

**ВІННИЦЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ПЕДАГОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені МИХАЙЛА КОЦЮБИНСЬКОГО**

ПОПРОЦЬКА Ірина Володимирівна

**РЕГУЛЯЦІЯ ДОНОРНО–АКЦЕПТОРНИХ ВІДНОСИН У
РОСЛИН В СИСТЕМІ “ДЕПО АСИМІЛЯТІВ – РІСТ” У
ПРОЦЕСІ ПРОРОСТАННЯ**

ВІННИЦЯ

ТОВ «Нілан-ЛТД»

2017

УДК 581.142 : 581.143 : 577.175.1

П 58

Рецензенти:

Кірізій Д.А. – доктор біологічних наук, професор, провідний науковий співробітник відділу екології та фізіології фотосинтезу Інституту фізіології рослин та генетики НАН України

Фурман Ю.М. - доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри медико-біологічних основ фізичного виховання та фізичної реабілітації Вінницького державного педагогічного університету імені М. Коцюбинського

Рекомендується до друку рішенням Вченої ради
Вінницького державного педагогічного університету імені М. Коцюбинського
від 29.06.2017 р. (протокол № 21)

Попроцька І. В.

Регуляція донорно - акцепторних відносин у рослин в системі «депо асимілятів – ріст» у процесі проростання. – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2017. - 122 с.

ISBN 978-966-924-620-2

Монографія присвячена вивченню фізіологічних і біохімічних реакцій рослин в гетеротрофну фазу розвитку проростків за умов різного напруження донорно-акцепторних відносин під впливом комплексної дії світла, гібереліну і ретардантів як теоретичної основи оптимізації процесу виходу рослин зі стану спокою. Для фізіологів рослин, викладачів, аспірантів і студентів вищих навчальних закладів.

УДК 581.142 : 581.143 : 577.175.1

ISBN 978-966-924-620-2

© І. В. Попроцька, 2017

©Вінницького державного педагогічного університету імені М. Коцюбинського, 2017

ЗМІСТ

	Стор.
ВСТУП	4
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	7
1.1. Характеристика основних класів ретардантів та механізми їх дії	7
1.2. Надходження, пересування та метаболізм ретардантів в рослинах.....	12
1.3. Вплив ретардантів на ріст і трофічне забезпечення процесів морфогенезу.....	15
1.4. Ското- і фотоморфогенез як гіберелінзалежні процеси.....	26
РОЗДІЛ 2. УМОВИ ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДІВ, МАТЕРІАЛИ, ОБ'ЄКТИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ	31
2.1. Характеристика препаратів.....	31
2.2. Характеристика об'єктів дослідження.....	34
2.3. Методи досліджень.....	35
РОЗДІЛ 3. АНАТОМО - МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОРОСТКІВ РІЗНИХ ЗА ПОХОДЖЕННЯМ ОРГАНІВ ЗАПАСУ ПРИ ШТУЧНІЙ ЗМІНІ ЇХ АТРАГУВАЛЬНОЇ АКТИВНОСТІ	39
РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ МОБІЛІЗАЦІЇ РЕЗЕРВНИХ СПОЛУК ЗАПАСАЮЧИХ ОРГАНІВ РОСЛИН ЗА ШТУЧНОЇ ЗМІНИ АТРАГУВАЛЬНОЇ АКТИВНОСТІ ПРОРОСТКІВ ПІД ВПЛИВОМ ГІБЕРЕЛІНУ І РЕТАРДАНТІВ	51
4.1. Особливості мобілізації крохмалю в період проростання бульб картоплі за дії гібереліну і ретардантів.....	51
4.2. Використання резервної олії насіння для забезпечення процесів росту і розвитку проростків за умов формування різного запиту на резервні метаболіти.....	57
4.3. Ремобілізація азотовмісних сполук в процесах проростання насіння при екзогенному стимулюванні та інгібуванні росту проростків.....	74
РОЗДІЛ 5. ЗМІНИ В ПОЛІСАХАРИДНОМУ КОМПЛЕКСІ КЛІТИННИХ СТІНОК СІМ'ЯДОЛЕЙ ПРОРОСТКІВ ГАРБУЗА ЗА РІЗНОЇ НАПРУЖЕНОСТІ ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНИХ ВІДНОСИН В СИСТЕМІ «ДЕПО АСИМІЛЯТІВ – РІСТ»	81
ВИСНОВКИ	92
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	94

ВСТУП

В сучасній фізіології рослин регуляція донорно-акцепторних відносин розглядається як найбільш високий рівень у ієрархії процесів, що забезпечують функціонування рослини як цілісної системи. Регуляція цих відносин, як системи перерозподілу асимілятів між органами і тканинами рослини в процесі онтогенезу, може здійснюватися на всіх рівнях організації рослинного організму за участі різних регуляторних механізмів [108, 184, 220, 230]. При цьому основну увагу дослідники приділяють функціональній та регуляторній взаємодії фотосинтезу і росту, де першому процесу відводиться роль донора, а другому – основного акцептора асимілятів [69]. Значно менше уваги приділяється регуляції донорно-акцепторних відносин в системі “депо асимілятів – ріст”, хоча всі процеси переходу від спокою до активного росту і гістогенезу різних органів рослин, а також пов’язаний з цим короткий період гетеротрофного живлення (до формування фотосинтезуючого апарату) можуть бути розглянуті в межах цієї концепції [107]. Найбільш поширений аналітичний підхід при вивченні цих процесів – штучна зміна активності донора або акцептора асимілятів за допомогою регуляторів росту і фітогормонів [42]. Разом з тим, роль проміжного депонування асимілятів, особливостей утилізації депонованих в органах запасу сполук у процесах гетеротрофного росту, формуванні фотосинтетичного апарату, газообміні, перемиканні зв’язків в системі донор–акцептор залишається значною мірою невивченою.

Важливою складовою формування «запиту» на асиміляти є процеси органо- і гістогенезу, оскільки диференціація різних тканин органу, який розвивається, потребує різних витрат резервних метаболітів. В свою чергу, запит на асиміляти при різних інтенсивностях ростових процесів значною мірою визначається гормональним статусом [66], і факторами зовнішнього середовища, зокрема світлом [26, 66].

Відомо, що світло змінює програму розвитку рослин – скотоморфогенез (ріст в темряві) і фотоморфогенез (ріст на світлі) характеризуються відмінностями у швидкості і тривалості росту окремих частин проростка [26], що суттєво змінює атрагувальний потенціал органів і швидкість відтоку асимілятів з сім'ядолей та інших органів запасу. За сучасними уявленнями, фітогормони включені в систему трансдукції світлового сигналу [26, 42], за дії світла змінюється метаболізм і чутливість рослин до гіберелінів [26, 211].

Встановлено, що однією з найважливіших функцій гіберелінів при стимуляції процесу проростання насіння злакових культур є здатність стимулювати виділення зародком в ендосперм α -амілази, що веде до розщеплення крохмальних зерен. При цьому слід відзначити, що практично невивченими залишаються особливості регуляції гіберелінами та ретардантами проростання насіння і запасаючих вегетативних органів рослин, які містять в якості резервної речовини не крохмаль, а інші сполуки – ліпіди, інулін тощо. Суперечливими є відомості про можливість використання нецелюлозних полісахаридів клітинних стінок в якості резервних сполук при проростанні насіння і роль світла та гіберелінів в регуляції цих процесів [94, 195, 236].

При вивченні дії окремих фітогормонів широко застосовується обробка органів екзогенними гормонами з наступним аналізом швидких і повільних зворотних реакцій. Разом з тим недостатність такого підходу очевидна, оскільки обробка рослини тим чи іншим фітогормоном призводить до змін синтезу і метаболізму інших, що може призвести до змін морфологічних і фізіологічних програм. На нашу думку, дослідження такого плану повинні бути доповнені підходом “від протилежного” – обробкою рослин інгібіторами дії окремих фітогормонів з наступним порівнянням наслідків дії гормону та його інгібіторів. Встановлено, що застосування антагоністів гібереліну – етиленпродуцентів кампозану, гідрелу, дігідрелу на бульбах картоплі уповільнювало проростання і продовжувало спокій бульб [72, 73]. Разом з тим, особливості впливу ретардантів з іншим механізмом дії

(четвертинних солей амонію, триазолпохідних препаратів) на ростову активність, гістогенез, інтенсивність метаболізму акцепторних зон рослин практично залишається невивченою. Крім того, активність росту пригнічується світлом, а введення екзогенної гіберелової кислоти (ГК₃) знімає цей ефект [66]. При цьому, практично немає досліджень, які стосуються впливу антигіберелінових препаратів (ретардантів) на процеси фото- і скотоморфогенезу [87].

Таким чином, важливим теоретичним аспектом вивчення функціонування системи “депо асимілятів – ріст” є порівняння ефектів дії гібереліну і різних груп ретардантів на світлі та в темряві як чинників, що протилежно діють на ростові процеси, а отже і на атрагуєчий потенціал акцептора.

Метою роботи було дослідити зміни ростових процесів та характеру використання запасних речовин різної хімічної природи при виході насіння та бульб зі стану спокою для з'ясування особливостей регуляції донорно-акцепторних відносин у системі “депо асимілятів–ріст”.

Для досягнення цієї мети були поставлені наступні завдання:

- вивчити особливості росту і формування анатомічної будови ското- і фотоморфних проростків, як основного акцептора резервних речовин насіння і бульб, під впливом гібереліну та його антагоністів – ретардантів;
- з'ясувати особливості мобілізації основних резервних речовин органів запасу – крохмалю, резервної олії та азотовмісних речовин за умов формування різного запиту на резервні метаболіти;
- провести дослідження дихальних витрат за дії гібереліну і ретардантів у фазу гетеротрофного росту, а також співвідношення фотосинтезу і дихання при перемиканні зв'язків в системі “донор – акцептор” у процесі переходу до автотрофного живлення;
- дослідити зміни в полісахаридному комплексі клітинних стінок сім'ядолей за умов ското- і фотоморфогенезу при різному напруженні донорно-акцепторних відносин в системі “депо асимілятів – ріст”.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Характеристика основних класів ретардантів та механізми їх дії

Гормональний статус рослин в період завершення глибокого спокою і переходу до активного проростання має важливе значення для розгортання морфологічних програм розвитку, регуляції біохімічних реакцій і фізіологічних процесів рослинного організму. В зв'язку з цим важливо розробити засоби, за допомогою яких можна регулювати вміст і співвідношення різних класів фітогормонів. Серед відомих регуляторів росту рослин найбільшу цінність у сільськогосподарському виробництві являють ретарданти – синтетичні інгібітори росту з антигібереліновим механізмом дії. Ці препарати інгібують поділ і розтягування клітин, внаслідок чого здатні уповільнювати ріст, але не викликають при цьому аномальних відхилень.

На сучасному етапі ретардантні властивості встановлені для п'яти груп сполук, які відрізняються хімічною будовою, однак проявляють чітку антигіберелінову дію [82]:

- гідразидпохідні препарати – гідразид малеїнової кислоти (ГМК, МГ-натрій), N,N-диметилгідразид бурштинової кислоти (ДЯК, В-9, алар-85, кілар-85);
- триазолпохідні препарати – паклобутразол, уніконазол, тебуконазол, пиридазин (BAS –111), азовіт, амідол;
- четвертинні амонієві сполуки – АМО-1618, фосфон Д, морфол, пікс, хлормекватхлорид (хлорхолінхлорид, ССС), бромхолінхлорид (ВСС);
- ізобутирати – ДХІБ, ФВ-450, МЕНДОК;
- етиленпродуценти – 2-ХЕФК, етефон, гідрел, дигідрел, кампозан М, декстрел.

Останнім часом встановлено значну мутагенну і канцерогенну дію гідразидпохідних препаратів на тваринні організми, тому для виробництва

продуктів харчування рослинного походження препарати цієї групи не використовуються. Перспективним залишається використання ГМК та інших гідразидпохідних препаратів у декоративному садівництві, квітникарстві [14].

Відомо, що швидкість росту стебла залежить від меристематичної активності апікальної зони, яка значною мірою контролюється гіберелінами [40]. Вивчення дії одного з перших синтезованих ретардантів – АМО-1618 показало, що під його впливом рослини набувають розеткового габітусу внаслідок інгібування поділу клітин в апікальній зоні стебла. Рістгальмуюча дія препаратів знімалася під впливом екзогенного гібереліну [232]. Пізніше було встановлено, що ретарданти є речовинами антигіберелінової дії [112, 113, 177]. З'ясовано, що четвертинні амонієві сполуки інгібують активність ент-каурен-синтази при утворенні копаліпірофосфату з геранілгераніолдифосфату [34, 40], ізобутирати блокують синтез гіберелінів на більш пізніх етапах, – на етапі утворення кауренової кислоти з каурену [176], паклобутразол перериває синтез гібереліну зразу в трьох точках, з чим пов'язана його більш висока активність [135].

Встановлено, що рістгальмуюча дія етиленпродуцентів не знімається введенням екзогенної гіберелінової кислоти. Таким чином, на відміну від інших груп ретардантів, етиленпродуценти не впливають на синтез гіберелінів, однак здатні інгібувати активність вже синтезованих гормонів цього класу шляхом блокування утворення гормон-рецепторного комплексу [112].

Оскільки місця переривання синтезу гіберелінів за дії різних типів ретардантів не співпадають, застосування сумішей ретардантів призводить до більш сильного ефекту і дозволяє зменшити їх концентрації в сумішах.

Зменшення біологічної активності гіберелінів відбувалося під впливом хлорхолінхлориду в проростках квасолі [223], пагонах картоплі [6], ячменю [151], а під впливом паклобутразолу відбувалося зменшення вмісту окремих гіберелінів в проростках ріпаку [141, 201], листках цукрового буряку [173] та

інших культур [41]. Під впливом паклобутразолу, хлормекватхлориду і декстрелу встановлено значне зменшення активності вільних гіберелінів в пагонах малини [89]. Паклобутразол суттєво впливав на вміст різних форм гіберелінів в паростках картоплі при виході бульб із стану спокою. Цей ретардант викликав зменшення в 1,7 рази вмісту вільних і збільшення в 1,2 рази зв'язаних форм гіберелінів у порівнянні з контролем. При цьому співвідношення «вільні/зв'язані» гібереліни в контролі становило 1,25, а в дослідному варіанті – 0,69. На підставі цього зроблено висновок, що рістгальмуюча дія паклобутразолу реалізується в першу чергу через зменшення активності вільних гіберелінів в паростках [6].

Роль фітогормонів у регуляції функціональної активності хроматину рослинних клітин і експресії специфічних генів протягом перших хвилин чи годин їх дії показана в дослідях з різними об'єктами. За сучасними даними, експресія гіберелінрегульованих генів спостерігається в усіх меристематичних тканинах. Серед них ідентифіковано три групи: 1 - гени, які відповідають за регуляцію клітинного циклу; 2 - гени, які відповідають за властивості клітинних стінок; 3 - гени, роль яких ще не з'ясована [92]. Таким чином, застосування ретардантів, як речовин з антигібереліновим механізмом дії, дозволяє цілеспрямовано змінювати програму розвитку.

Зменшення активності вільних гіберелінів за дії ретардантів є універсальною реакцією рослини. Разом з тим, вирішальну роль у морфогенезі відіграє баланс, співвідношення і послідовність дії різних груп фітогормонів, невірним було б зводити реакцію рослин на дію рістгальмуючих препаратів до змін у вмісті і активності тільки гіберелінів [81].

Встановлено зменшення концентрації індолілоцтової кислоти в апікальній зоні проростків квасолі під дією ССС [223] і огірка під дією хлорхолінхлориду і декстрелу [19]. Відрізки стебел, взяті з оброблених хлорхолінхлоридом рослин гороху, слабо реагували на гіберелін і дуже сильно на ІОК [22]. Аналогічне зменшення вмісту ауксину в тканинах цієї ж

культури спостерігалось і під впливом уніконазолу [219]. Під впливом хлорхолінхлориду, паклобутразолу і декстрелу відбувалося зменшення вмісту цього фітогормону в тканинах пагонів малини [81], а обробка паклобутразолом призводила до однозначного зменшення вмісту вільної і зв'язаної ІОК в паростках картоплі [6].

Відомо, що цитокініни є стимуляторами клітинних поділів, однак не встановлено чіткої залежності між інгібуванням росту рослин ретардантами та вмістом цитокінінів. Зокрема, за дії уніконазолу зростала концентрація вмісту цитокінінів в пагонах рису, така ж закономірність відмічалася для листків і пагонів малини [89]. Збільшення вмісту зеатину і зеатинрибозиду за дії паклобутразолу відбувалося і в паростках картоплі, що не супроводжувалося посиленням поділу клітин: зменшення довжини і маси паростків при одночасному збільшенні розмірів клітин паренхіми свідчило про інгібування ретардантом меристематичної активності зон росту [6].

Встановлено, що абсцизова кислота виступає в клітині як антагоніст гіберелінів, ауксинів, цитокінінів, що може призводити до гальмування росту [62, 110]. Зокрема, всі відомі на сьогодні ефекти гіберелінів, в тому числі синтез і секреція гідролітичних ферментів, інгібуються абсцизовою кислотою. Запрограмована загибель клітин алейронового шару після завершення секреції гідролітичних ферментів зерна пшениці здійснюється під контролем гіберелінів, в той час як АБК інгібує цей ефект цього класу фітогормонів [10]. Відомо, що синтез гіберелінів і абсцизової кислоти – гілки єдиного шляху синтезу терпенів в рослині [40], тому в літературі приділено значної уваги впливу ретардантів на вміст і співвідношення у тканинах різних форм АБК в зв'язку із застосуванням антигіберелінових препаратів.

Гіберелін і ретарданти діаметрально протилежно діють на вміст абсцизової кислоти в тканинах. Отримані результати свідчать, що здатність гіберелінів переривати глибокий спокій бульб картоплі пов'язана із зменшенням вмісту АБК, яка ініціює і підтримує спокій [39, 73]. В листках

малини у варіантах із препаратами, які блокують синтез гіберелінів (хлорхолінхлорид, паклобутразол), навпаки, спостерігалось суттєве підвищення вмісту АБК. Етиленпродуцент декстрел, інгібіторна дія якого на ріст визначається блокуванням активності вже синтезованого гібереліну, значно менше впливав на вміст АБК [81]. З'ясовано, що хлорхолінхлорид підвищував активність АБК в стеблах ячменю [132], ярого [101] і озимого ріпаку [141]. Інші дослідники відмічали збільшення вмісту гормону під впливом етиленпродуцентів в бульбах картоплі [51]. Під впливом 2-ХЕФК вміст АБК в листках картоплі зростав на 26%, а в бульбах вміст гормону зростав у 8 разів [16]. Встановлено, що аналогічний ефект здійснює гідрел і екзогенний попередник етилену – аміноциклопропанова кислота (АЦК), особливо сильно це відбувається в бульбах під час проростання [73]. У цієї культури під впливом паклобутразолу містилося в 1,7 рази більше вільної і в 1,4 більше зв'язаної АБК, ніж у контролі [6]. Автори роботи роблять висновок про чітку залежність між активністю ростових процесів і станом абсцизової кислоти в тканинах: в контролі співвідношення “зв'язана/вільна” АБК було більшим, ніж в дослідному варіанті, при гальмуванні росту ретардантом паклобутразолом. Таким чином, на думку авторів, уповільнення росту пов'язане із збільшенням відносного вмісту вільної АБК. Висловлене припущення, що за умов застосування ретардантів, які блокують утворення гіберелінів, функціонує метаболічна вилка і біосинтез терпенів зміщується у бік біосинтезу секвітерпенів – АБК [6, 89]. Іншою причиною підвищення вмісту АБК в тканинах за дії паклобутразолу, є те, що цей ретардант є потужним інгібітором катаболізму абсцизової кислоти. При обробці арабідопсису цією сполукою в рослинах зростав вміст гормону, зменшувався вміст продуктів катаболізму АБК (в тому числі і фазеєвої кислоти), значно пригнічувалася активність 8'-гідролази АБК – головного ферменту катаболізму абсцизової кислоти [51, 242]. Таким чином, за дії ретардантів у гормональному комплексі збільшується вміст абсцизової кислоти і

зменшується відносний вміст вільних форм цитокінінів, індолілоцтової кислоти і гіберелінів.

1.2. Надходження, пересування і метаболізм ретардантів в рослинах

Ефективність дії ретардантів значною мірою визначається особливостями надходження препаратів в тканини, швидкості пересування і метаболізму їх в рослині.

Хлормекватхлорид відносно швидко адсорбується листками і здатний рухатися як у базипетальному, так і в акропетальному напрямках. Розщеплення препарату в тканинах рослин відбувається за участю специфічних ферментів. У злакових знайдені холінестераза, холінкіназа, які розщеплюють молекулу хлормекватхлориду. У різних злакових активність цих ферментів різна, тому швидкість інактивації ретарданту неоднакова. У ячменю відмічена більш висока активність холінестерази і холінкінази, тому очевидно, ця культура гірше реагує на дію хлормекватхлориду, ніж пшениця. Час руйнування препарату в рослинах залежить від застосованої дози. В дозі 1,5 кг/га ретардант повністю розкладається в рослинах пшениці приблизно за 2,5 тижні, а в дозі 12 кг/га - за 6,5 тижнів [135]. Встановлено, що при обробці озимого ріпаку сорту Галицький 0,5%-ним водним розчином ССС у фазу бутонізації, залишкова кількість ретарданту в насінні не перевищує норми (0,1 мг/кг) і становить нижче 0,05 мг/кг [141].

Дослідження метаболізму міченого ССС показало, що при руйнуванні препарату послідовно утворюються холінхлорид, холін і бетаїн. Ці сполуки мають біологічну активність, але меншу, ніж хлорхолінхлорид і є природними продуктами метаболізму. Так, наприклад, холін знаходиться в рослинах в значній кількості (0,001–0,2 %) у складі фосфатидів. В пшениці і томатах знайдені похідні холіну. Гліцилбетаїн також широко розповсюджений в рослинних тканинах і утворюється внаслідок окислювально-відновлювальних процесів з участю холіноксидази [38, с. 28].

Холін, як природний продукт, включається в обмін речовин, а бетаїн в процесах метаболізму перетворюється в гліцин і серин. Рухаючись у базипетальному напрямку, препарат може частково надходити у незміненому стані у ґрунт з корневими виділеннями [11].

Значно менше даних по транслокації і метаболізму в рослинах паклобутразолу. Основні результати одержані при введенні паклобутразолу в судинну систему дерева [233], при нанесенні його на різні частини сіянця, або через поживний розчин. Було встановлено, що найбільша швидкість поглинання і транслокації препарату була при нанесенні його на молоді пагони і листки, однак при нанесенні паклобутразолу на повністю сформовані листки рослин переміщення препарату не спостерігалось.

Триазолпохідні проявляють властивості як регуляторів росту, так і фунгіцидні властивості [171]. 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 енантіомери з S-конфігурацією при цьому ж атомі вуглецю, то такі триазоли є інгібіторами гіберелінів [193]. Триазолпохідні препарати – паклобутразол, уніконазол та азовіт (триадимефон), – характеризуються низькою токсичністю, здатністю діяти в малих дозах та екологічною безпечністю [134]. 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 [134].

Методом біопроб було встановлено, що навіть після 11 тижнів після застосування препарату він не розкладався і спричиняв рістгальмуючу дію на пагони суниць, що пов'язано з високою стабільністю його молекул [11]. Разом з тим, в іншій роботі встановлено, що при застосуванні 0,25%-го паклобутразолу на озимому ріпаку в період бутонізації вміст ретарданту в насінні виявлений лише в слідових кількостях [141].

Фізіологічний ефект дії етиленпродуцентів також залежить від особливостей надходження препаратів в тканини, швидкості пересування і метаболізму їх в рослині [171].

При вивченні перерозподілу хлоретилфосфонової кислоти по органах рослин квасолі і проростків озимого жита було з'ясовано, що 2-ХЕФК, яка надійшла в тканини листка, швидко транспортується по всій рослині. Через 24 години після нанесення 2-ХЕФК на листя квасолі у інших органах, в залежності від віку дослідних рослин, знаходиться від 28 до 57%, а через 72 години – від 60 до 81% від загально виявленої в рослинах кількості 2-ХЕФК. Найбільша кількість 2-ХЕФК, що надійшла через листя, переміщується в корінь. Найбільш висока концентрація 2-ХЕФК у молодих 14-денних рослинах на третій день досліду констатована у верхівках пагону, а у рослин 22-38-денного віку – безпосередньо в тих органах, на які був нанесений препарат (в листках). Суттєвої різниці в переміщенні 2-ХЕФК по рослині в залежності від препаративної форми цієї суміші (кампозан М або гідрел) не виявлено [74].

В інших дослідях з міченою ^{14}C 2-ХЕФК встановлено, що препарат легко пересувається догори і донизу від місця нанесення і накопичується в зонах росту і активного метаболізму [37, с. 21; 143, 208], однак швидкість пересування препарату залежить від віку рослини. В дослідях 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 [150]. При цьому значна частина препарату на протязі кількох днів залишається на поверхні органів рослин і може змиватися водою [37, с. 21; 109]. Частина дослідників вважає, що 2-ХЕФК пересувається по рослині у незмінному вигляді, в інших роботах встановлена поява кон'югатів з цукрами [143, 208]. Припускають, що зв'язування етиленпродуценту в клітині може відбуватися з участю ферментів, оскільки в дослідях з

інгібіторами синтезу білку спостерігалось зменшення зв'язування 2-ХЕФК [37, с. 21]. Разом з тим, наявність в рослинах таких ферментних систем поки що не встановлено, тому інші дослідники вважають, що зв'язування з цукрами може відбуватися чисто хімічним шляхом [143].

Виявлено, що інтенсивність виділення етилену у оброблених 2-хлоретилфосфоною кислотою рослинах знаходиться в прямій залежності від концентрації препарату [54], а інтенсивність розкладання 2-ХЕФК як в розчинах, так і в рослинах залежить від температури. У озимого жита при підвищенні температури від +10 до +30°C виділення етилену збільшується в 10 разів, а при +40°C припиняється повністю [143].

Частина введеного в рослину препарату залишається або в незміненому вигляді, або розкладається. Мічені ^{14}C 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 [208].

Таким чином, представлені в літературі результати досліджень свідчать про суттєві відмінності в надходженні, транслокації та метаболізмі ретардантів різної хімічної будови в рослині, однак можна вважати встановленим, що рістгальмуюча дія препаратів цієї групи пов'язана в першу чергу з затримкою проліферації меристематичних клітин і антигібереліновим ефектом дії ретардантів.

1.3. Вплив ретардантів на ріст і трофічне забезпечення процесів морфогенезу

Оскільки основною фізіологічною дією ретардантів є гальмування ростових процесів рослин і, відповідно, зменшення атрагувальної активності “стоку” асимілятів, доцільним є застосування їх в якості активного зовнішнього фактору впливу на рослину при вивченні закономірностей функціонування рослинного організму як системи “джерело–стік” замість розповсюджених хірургічних способів змін співвідношення потужностей

“джерела “ і “ стоку “ (стерилізація, дефоліація, дерізоідація, тощо), або введення в рослину екзогенних гормонів [81, 102].

Екзогенне застосування фітогормонів для цієї мети не є доцільним, оскільки обробка рослин одним гормоном призводить до змін синтезу і метаболізму інших [185] та співвідношення компонентів гормонального комплексу, що може призводити до змін морфологічних і фізіологічних програм [110]. Достатньо інформативним вважають підхід “від протилежного “ – обробка рослин інгібіторами дії тих чи інших фітогормонів з наступним вивченням ролі ендогенного гормонального комплексу в регуляції фотосинтетичної і ростової функцій, що забезпечується застосуванням ретардантів.

Гальмування росту рослин під впливом ретардантів пов’язано з уповільненням поділу і розтягування клітин, внаслідок чого відбувається зменшення накопичення сухої маси органів [46, 187]. В період вегетативного росту основним “стоком“ асимілятів в системі “джерело – стік” рослин є меристеми, атрагувальна активність яких знаходиться під гормональним контролем [64, 65, 104, 108].

Антигібереліновий характер дії ретардантів призводить до суттєвих змін в процесах диференціації меристем. Зокрема, за дії ретарданту 17–ДМС гальмування лінійного росту і збільшення діаметру стебла рослин ріпаку визначалося розвитком кільця первинної кори і центрального циліндру, збільшувалася кількість судинно-волокнистих пучків в останньому [101]. При цьому у дослідних рослин спостерігалось збільшення поперечних розмірів клітин склеренхімних волокон з одночасним потовщенням їх оболонки. Така специфіка диференціації пагона сприяє посиленню механічної міцності стебла, що створює технологічні переваги при збиранні врожаю, особливо на сортах ріпаку, які сильно вилягають [141]. При вивченні впливу ретардантів на морфогенез і анатомічну будову рослин картоплі встановлено, що розростання стебла в товщину за дії паклобутразолу відбувається за рахунок збільшення розмірів первинної кори

та кількості шарів паренхіми з одночасним зменшенням об'єму клітин, при цьому збільшувалися розміри коленхіми та ендодерми [158].

Ретарданти різної хімічної будови призводили до однотипних змін в анатомічній будові деревних рослин: зменшувалася активність камбію, відбувалася більш рання лігніфікація провідних і механічних тканин деревини і вторинної кори, посилене відкладання біополімерів клітинних стінок і формувалася більш потужний корковий шар. Це свідчить про прискорення процесів диференціації основних тканин стебла та його визрівання за дії препаратів з антигібереліновим механізмом дії [81].

Характер диференціації меристематичних тканин за дії ретардантів має суттєве значення, оскільки формування того чи іншого типу тканини потребує різних витрат асимілятів або резервних речовин. Таким чином, впливаючи за допомогою фітогормонів і ретардантів на морфогенез, можливо штучно моделювати різний ступінь напруження донорно-акцепторних відносин.

Відомо, що гормональна система рослин значною мірою впливає на поглинання, пересування і включення в обмінні процеси елементів мінерального живлення [47, 76]. Підтримування певних співвідношень елементів мінерального живлення є необхідною умовою нормального росту і розвитку рослин. Оскільки ретарданти є модифікаторами гормонально-інгібіторного балансу в рослині, виникає питання про зміни у надходженні і перерозподілу між органами рослини елементів мінерального живлення при ретардантних ефектах. Трофічне забезпечення рослин при штучному гальмуванні росту ретардантами визначається не лише надходженням асимілятів, а й засвоєнням елементів. Недостатня кількість будь-якого елементу мінерального живлення впливає на різні сторони метаболізму та надходження чи перерозподіл інших елементів.

Слід відмітити обмежену кількість і суперечливість даних про вплив ретардантів на надходження і перерозподіл азоту, калію, фосфору та інших елементів живлення в органи рослин при обробці їх ретардантами.

За дії декстрелу, паклобутразолу збільшувався вміст білкового і зменшувався вміст небілкового азоту в листках цукрового буряку на кінець вегетації, а в коренеплодах відбувалися протилежні зміни [173]. Збільшення вмісту білкового азоту під впливом хлорхолінхлориду відмічалось для рослин яблуні, картоплі [21], сої [189]. Як показали результати ряду досліджень, зміни у вмісті білку під впливом ретардантів супроводжуються, як правило, суттєвими змінами вмісту вільних амінокислот в рослинах. З'ясовано, що хлорхолінхлорид впливає на амінокислотний склад білків рослин пшениці, підвищує вміст вільних амінокислот в надземній частині рослини [33]. За дії паклобутразолу зменшувався вміст амінокислот в насінні ріпаку озимого, що супроводжувалося зростанням вмісту вищих жирних кислот [141]. Встановлено, що під впливом ССС посилюється дезамінування ароматичних амінокислот за рахунок посилення активності фенілаланін- і тирозин-амоній-ліаз. Тим самим попереджається включення цих амінокислот в білки, що спрямовує їх обмін у бік утворення фенольних попередників лігніну [55].

Вивчення вмісту мінеральних речовин у пагонах чорноплідної горобини під впливом ретардантів свідчить про зменшення вмісту фосфору та калію в стеблах і листках у період активного росту пагонів. Після закінчення плодоношення вміст цих елементів збільшувався в листках, що пояснюється притоком в листки елементів мінерального живлення внаслідок завершення періоду росту та формування плодів. У рослин малини спостерігалось збільшення вмісту кальцію під впливом хлорхолінхлориду, що може бути пов'язане із накопиченням біополімерів клітинних стінок внаслідок перерозподілу асимілятів при штучному гальмуванні росту, більш раннім та інтенсивним формуванням механічних та провідних тканин [81].

Обробка озимої пшениці ССС призводила до збільшення кількості кальцію у вегетативних органах і зменшення у колосі [38]. Цей же препарат збільшував поглинання коренями кукурудзи фосфору та рубідію [38]. Під впливом хлорхолінхлориду спостерігалось зменшення калію в листках вики і

збільшення вмісту цього елемента в стеблах. Ретардант викликав зміни в кількості і перерозподілі кальцію, магнію, марганцю, міді, заліза та натрію в стеблах, листках та плодах вики [38]. Є дані про збільшення вмісту марганцю й заліза в стеблах і листках квасолі та коренях пшениці за дії даного препарату [38]. Рослини томату, оброблені хлормекватхлоридом, містили більше азоту, кальцію, магнію [67]. За дії ретардантів відбувалося збільшення вмісту фосфору в листках і зменшення його в коренеплодах цукрового буряка [173]. Відмічалось інтенсивне накопичення органічного кислоторозчинного фосфору в пагонах яблунь при обробці хлорхолінхлоридом [18], а у сильнорослого винограду у фазі активної вегетації під впливом ССС вміст кислоторозчинного органічного фосфору зменшувався [24]. Підвищення інтенсивності надходження азоту і фосфору при обробці хлорхолінхлоридом відбувалося у рослин картоплі, а поглинання цих елементів і кальцію рослинами гарбуза пригнічувалося [21].

На вміст і перерозподіл елементів мінерального живлення за дії ретардантів суттєво впливають тип препарату та погодні умови вегетації. Зокрема, за дії різних за хімічною будовою ретардантів на ранніх етапах вегетації відмічався підвищений вміст азоту, фосфору та калію в усіх органах рослин картоплі. Зменшення вмісту калію в листках і стеблах картоплі за дії ретардантів на кінець вегетації свідчить про уповільнення транспортування асимілятів від місць синтезу до бульб, причому на фоні більш посушливих умов вегетації дія ретардантів на надходження та перерозподіл елементів живлення була менш ефективною [156, 158].

Отже, в літературі представлені досить суперечливі дані про надходження з середовища та перерозподіл елементів мінерального живлення в рослинах під впливом антигіберелінових препаратів в процесі росту.

Важливою особливістю дії ретардантів є здатність їх впливати на характер перерозподілу асимілятів в рослині. Так, хлорхолінхлорид гальмує ріст і накопичення вегетативної маси надземними органами пшениці і одночасно посилює наростання маси коренів [2], що супроводжується підвищенням

зернової продуктивності рослин [50]. Укорочування соломини у пшениці під впливом етефону і бромистого етилсульфонію супроводжувалося посиленням росту колосу і наливу зерна [131]. Обробка бульб картоплі ретардантами в період виходу зі спокою призводила до уповільнення проростання бульб, зменшення витрат резервних вуглеводів на процеси росту та розщеплення крохмалю в бульбах за рахунок інгібування активності амілазного комплексу, що значно покращувало господарсько-цінні властивості в період зберігання [155, 156, 157]. За дії паклобутразолу відбувалося посилення відтоку асимілятів до бульб з листків, стебел, столонів і коренів картоплі як при вирощуванні в тропіках [238], так і в умовах центральної України [158].

Обробка ретардантами призводила до більш ранньої закладки бульб, збільшувалася їх кількість в кущі, що робить перспективним застосування ретардантів у насінництві даної культури [154, 158]. При цьому зменшувався індекс листової поверхні і утворення біомаси надземної частини, однак посилювалися темпи росту бульб. За дії ретардантів відбувалося зменшення листової поверхні рослин картоплі, цукрового буряку, озимого ріпаку, що частково компенсувалося перебудовою асиміляційного апарату листків. Зокрема, обробка ретардантами призводила до потовщення листків за рахунок розростання стовпчастої паренхіми, яка є основною фотосинтезуючою тканиною листка [141, 157, 173]. Обробка рослин цукрового буряку ретардантами у період утворення 14-16 і 38-40 листків знижувала співвідношення мас сухих речовин гички до коренеплоду, що свідчить про перерозподіл асимілятів на користь росту маси коренеплоду і підвищення показника господарської ефективності урожаю. При цьому застосування 0,05%-го паклобутразолу в оптимальні періоди розвитку підвищувало урожайність коренеплодів на 22%, а цукристість на 1,3% у порівнянні з контролем [173]. Цим же автором встановлена післядія ретардантів різної хімічної будови, яка проявлялася у збільшенні насінневої

продуктивності маточників цукрового буряка та у підвищенні енергії проростання і схожості всіх фракцій насіння [173].

Посилення росту коренів при гальмуванні росту надземної частини дерева хлорхолінхлоридом спостерігалось у яблуні. У цієї ж культури під впливом ССС гальмування лінійного росту пагона супроводжувалося збільшенням кількості квіточок [56, 57]. Обробка хлорхолінхлоридом кущів винограду у ранні строки викликала зменшення довжини гребнів та плодоніжок, при цьому збільшувала розмір і число ягід, краще закладалися плодіві бруньки, підвищувалася врожайність на наступний рік. Порівняльний аналіз впливу гібереліну і його антагоністу – мепікват-хлориду на формування і урожай ямсу показало, що кращий урожай отримували при застосуванні ретарданту [227]. Застосування ретардантів на маточних рослинах агрусу у фазу затухання росту призводило до зниження запиту на асиміляти і початку відкладання вуглеводів в пагонах у запас [5]. Уповільнення росту стебла ріпаку озимого під впливом різних за механізмом дії ретардантів – паклобутразолу, декстрелу і хлормекватхлориду призводило до перерозподілу потоків асимілятів в бік формування стручків, що визначало підвищення урожайності культури і збільшення вмісту олії в насінні [141]. Гальмування небажаного росту листків більш високих порядків у цукрового буряка за допомогою 0,025%-го паклобутразолу у період утворення 14-16 листків призводило до збільшення маси коренеплодів та підвищення цукристості [172]. Показано що збільшення господарської продуктивності цукрового буряка при такій обробці відбувалося внаслідок скорочення частки черешків у надземній масі та перерозподілу пластичних речовин у коренеплід при майже незмінній біологічній продуктивності цілої рослини [70]. В іншій роботі встановлено, що ретарданти сприяють продовженню життя листків. Завдяки такій дії скорочуються витрати асимілятів на новоутворення листків, а надлишок пластичних речовин використовується на накопичення маси коренеплодів [98]. Застосування етрелу, хлормекватхлориду і паклобутразолу призводило до зменшення

висоти рослин, однак збільшувалися сира та суха маса квітів у хризантем [200].

Гальмування нарощування маси структурної речовини одних органів може супроводжуватися накопиченням резервних речовин в інших органах і тканинах. На ранніх етапах розвитку картоплі за дії ретардантів в листках дослідних рослин відбувалося збільшення вмісту основної транспортної форми цукрів – сахарози – внаслідок зменшення атрагувальної активності ростових центрів [158]. Різне навантаження рослин озимого ріпаку урожаєм у контролі і за дії ретардантів впливало на інтенсивність відтоку асимілятів з вегетативних органів: депонування вуглеводів у вегетативних органах рослин ріпаку при застосуванні паклобутразолу і хлормекватхлориду протягом періоду росту забезпечувало приріст урожаю цієї культури у порівнянні з контролем [141]. Уповільнення росту коренів картоплі при обробці рослин хлорхолінхлоридом сприяло утворенню бульб, посиленню включення ^{14}C в крохмаль і зростанню вмісту крохмалю у бульбах [28]. Відомо, що гібереліни здійснюють інгібуючий вплив на АДФГ-пірофосфорилазу, яка приймає участь у синтезі крохмалю. Хлормекватхлорид, блокуючи синтез гіберелінів, очевидно знімає цей ефект [28]. Можливо, що посилений синтез крохмалю за дії ретардантів реалізується через підвищення вмісту АБК в бульбах: встановлено стимулюючий ефект екзогенної абсцизової кислоти на швидкість включення ^{14}C -глюкози в крохмаль на етапі його активного відкладання у запас і встановлена кореляція між вмістом ендогенної АБК в бульбах і швидкістю синтезу крохмалю [12]. За дії хлормекватхлориду у таро (*Colacasia esculenta* L.) відбувалося суттєве зменшення інтенсивності вегетативного росту, яке супроводжувалося накопиченням редукуючих та нередукуючих цукрів і крохмалю [212].

Надлишок асимілятів, що накопичується в рослинах під впливом ретардантів, може відкладатися не тільки у вигляді крохмалю, але й у вигляді структурних полісахаридів і лігніну, що пов'язано з посиленням утворення механічних і провідних тканин [80] і потовщенням стінок клітини [55]. За дії

піксу відмічалось збільшення активності ферментів, що регулюють процес формування волокон бавовнику – глюкансинтетази і пероксидази, внаслідок чого прискорювався процес формування волокон [17]. Процес накопичення цих речовин протилежний дії ауксинів і гіберелінів, які викликають розпушення клітинної стінки за рахунок активації ферментів, що розщеплюють полісахариди [203, 206].

Відомо, 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, а також фотосинтезу від росту при зміні умов зовнішнього середовища [103, с. 41; 104, 108]. В зв'язку з цим слід відзначити, що масштабність і значення донорних і акцепторних властивостей клітинних оболонок під впливом ретардантів потребують більш детального вивчення, оскільки структурні полісахариди становлять основну масу рослини і в критичні періоди росту і розвитку можуть частково включатися в обмін, забезпечуючи незалежний від фотосинтезу потік цукрів до атрагувальних центрів [95, 96]. Зокрема, з клітинних стінок сім'ядолей люпину виділена екзо-(1→4)- β -галактаназа, яка проявляє високу специфічність до (1→4)- β зв'язків D-галактанів, з яких і побудовані резервні полісахариди клітинних стінок [186]. Суттєві зміни у вмісті галактоманнанів, молярному співвідношенні маноза-галактоза відбувалися при формуванні і проростанні насіння козлятнику (*Galega orientalis* L.) [94].

Ретарданти суттєво інгібують апікальне домінування [56]. За дії паклобутразолу інгібування лінійного росту рослин ріпаку озимого супроводжувалося суттєвим посиленням галуження стебла і утворенням додаткових гілочок першого порядку. За дії препарату кількість додаткових пагонів першого порядку зростала на 15%, кількість стручків на рослині на 20%, а кількість насінин в стручку – на 20%. В результаті технічна урожайність зростала на 20% [141]. В інших випадках, наприклад в дослідях

з соєю, обробка рослин ретардантом флурпримидолом, хоча і приводила до підвищення фотосинтезу, однак викликала зменшення біомаси рослин внаслідок зменшення листової поверхні [198]. Одержані результати свідчать про те, що основною причиною підвищення інтенсивності фотосинтезу на одиницю площі листової поверхні при обробці рослин ретардантами є збільшення питомої ваги листка при одночасному зменшенні площі листової пластинки [36, 181, 198, 235]. Позитивна кореляція між інтенсивністю фотосинтезу і цим показником пояснюється збільшенням концентрації основних структурних елементів, при безпосередній участі яких здійснюється асиміляція CO₂ [137]. В зв'язку з цим важливими є дані про особливості впливу ретардантів на формування листових пластинок. 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 рослини.

Зокрема, за дії хлормекватхлориду відбувалося зменшення площі листків у котовнику та ельсгольції [139]. В одних випадках відмічалось потовщення листової пластинки рослин під впливом ретардантів внаслідок розростання епідермальних і мезофільних клітин [3, 36, 181], в інших роботах відмічалось, що препарати або не впливали на загальну чисельність клітин на одиницю площі листка [202], або викликали збільшення числа клітин в мезофілі дослідних рослин. Оскільки в ряді випадків зменшення площі і маси листових пластинок під впливом ретардантів не супроводжувалося зменшенням розмірів клітин мезофілу, вважають, що це пов'язане із зменшенням частоти антиклинальних поділів і загальним інгібуванням активності маргіналей [82].

Згідно з одержаними даними, анатомо-морфологічні зміни структури листка під впливом ретардантів супроводжуються суттєвими змінами в хлоропластогенезі. Так, обробка рослин різних видів хлормекватхлоридом викликала розбухання хлоропластів, руйнування ламелярної структури,

просвітління матриксу, зменшення розмірів і числа хлоропластів в клітині [234]. Проведені на листках малини електронно-мікроскопічні дослідження клітин мезофілу рослин, оброблених хлорхолінхлоридом, свідчать про те, що препарат викликав у частини хлоропластів різноманітні пошкодження, аж до повного їх розпаду. При цьому руйнувалася ламелярна структура, хлоропласти розбухали, з'являлася велика кількість осміофільних глобул [81, 213]. Відмічені зміни хлоропластогенезу під впливом хлормекватхлориду мали антигіберелінову спрямованість, оскільки при внесенні дослідних рослин в середовище з гібереліном структура хлоропластів відновлювалася [183].

Встановлено, що збільшення об'єму асиміляційних клітин листків малини у варіантах із застосуванням різних типів ретардантів не супроводжувалося адекватним збільшенням числа хлоропластів – воно було на рівні, або нижче контрольного варіанту [81, 215]. На низьку кореляцію числа пластид в клітині з її об'ємом вказується і в роботі [107]. Разом з тим, внаслідок відставання хлоропластогенезу від росту клітини спостерігалася важлива закономірність: об'єм клітини, що відповідає одному хлоропласту, під впливом ретардантів на протязі всього періоду досліджень був значно більшим, ніж в контролі. Це свідчить про значні метаболічні, енергетичні та інформаційні зміни взаємозв'язків пластоми і цитоплазми. Оскільки хлоропластогенез знаходиться під гормональним контролем, а за дії ретардантів зменшувалася концентрація гіберелінів і цитокінінів в клітинах, автором зроблено висновок, що зменшення кількості хлоропластів і відношення «кількість хлоропластів/об'єм клітини» визначалося збільшенням концентрації абсцизової кислоти [81].

Експериментальні і теоретичні роботи останніх років свідчать про те, що ростова функція рослини значною мірою визначається співвідношенням фотосинтезу і дихання в онтогенезі окремих органів і рослини в цілому [20, 145]. Встановлено, що загальні дихальні витрати можуть сягати 30-80 % від засвоєного при фотосинтезі вуглецю [20, с. 101], причому зміни у донорно-

акцепторній системі рослини, викликані шляхом хірургічного видалення частини акцептора не тільки пригнічують фотосинтез, але можуть посилювати темнове дихання [105]. На сучасному етапі дихання розглядається як потужний метаболічний акцептор вуглецю, а співвідношення дихання/фотосинтез значною мірою характеризує напруженість донорно-акцепторних відносин в рослині [29].

З'ясовано, що характер дії кампозану М на фотосинтез, дихання і ріст рослин огірка залежав від концентрації препарату. Обприскування рослин кампозаном М більш низької концентрації викликало короткочасне гальмування як фотосинтезу, так і дихання, інтенсивність яких досягала рівня контролю на 8-9 день після обробки. Під впливом високих концентрацій препарату зміни інтенсивності фотосинтезу і дихання набували іншого характеру: зменшення інтенсивності фотосинтезу супроводжувалося значним підвищенням інтенсивності дихання [15].

Представлені в літературі поодинокі дані про вивчення дихання під впливом ретардантів стосуються змін у цьому процесі безпосередньо після обробки рослин препаратом [245]. Системного вивчення дихальних витрат зв'язку з гальмуванням (стимулюванням) росту під впливом ретардантів (гіберелінів) і світла, очевидно, не проводилося, що значно обмежує можливості аналізу впливу цієї групи регуляторів росту на формування донорно-акцепторної системи рослини. Це зумовлює необхідність поглибленого дослідження названих процесів при застосуванні ретардантів різної хімічної природи.

1.4. Ското- і фотоморфогенез як гіберелінзалежні процеси

Ріст і розвиток рослин контролюється генетичними детермінантами, продуктами їх експресії і сигналами зовнішнього середовища [23, 66]. Встановлено, що світло, як один з ключових факторів середовища, не тільки забезпечує процес автотрофного живлення і визначає перехід до репродуктивного розвитку, але і через систему фоторецепторів (фітохромів,

кріптохромів і фототропіну) вмикає програму фотоморфогенезу [23, 66, 244, 246]. Це забезпечує деетиоляцію, диференціювання хлоропластів, формування листкових пластинок і як наслідок – перехід до авторофного живлення. Початкові етапи фотоморфогенезу супроводжуються також активними метаболічними змінами, фітохромною модифікацією гормонального статусу проростків, зокрема розпочинається транспорт ІОК по проростку, утворюються градієнти цитокінінів і гіберелінів в рослині, що формується [66]. Встановлено, що світло може модифікувати ріст і морфогенез рослин через систему фітогормонів, змінювати інтенсивність дії гормонів і активувати утворення природних інгібіторів. Всі ці проблеми в нинішній час вивчені не повністю і потребують детального експериментального дослідження [66]. Оскільки хлоропластогенез, формування тканин листка і розвиток стебла з листками знаходиться під прямим гормональним контролем, доцільно більш детально зупинитися на ролі світла в гіберелінзалежних ростових реакціях рослини.

Сигнали світла регулюють експресію генів біосинтезу і катаболізму гіберелових кислот, що і визначає рівень біоактивних фітогормонів цього класу. Показано, що короткочасна і тривала дія світла різного спектрального складу змінює інтенсивність росту і гормональний статус рослини. Зокрема, світло червоної ділянки спектру є стримуючим фактором щодо росту проростків бульб картоплі [152]. Встановлено, що гіберелін-залежний ріст гіпокотилля арабідопсису визначає якість світла через реакції фітохрому і кріптохрому [211]. Роботами останніх років встановлено, що червоне світло може діяти як фактор, який збільшує рівень гіберелінів в тканинах. Ген біосинтезу *AtGA3ox1* позитивно впливає на активність фітохрому, підвищуючи рівень біоактивних гіберелінів під час проростання насіння арабідопсису [231, 247]. Встановлено, що червоне світло блокує утворення GA 2-оксидаз, що призводить до значного підвищення вмісту гіберелінів в насінні салату під час проростання за дії червоного світла [199]. Синє світло пригнічувало розтягування гіпокотилля етиольованих проростків

арабідопсису за допомогою механізмів, залежних від фоторецепторного фітохрому, зокрема через кодування ферментів біосинтезу гіберелінів і ферментів, пов'язаних з метаболізмом клітинної стінки [204]. Вивчається роль криптохрому і фітохрому в регуляції морфогенетичних реакцій на умови освітлення монохроматичним світлом різної якості [27, 211]. Зокрема, встановлено принципову можливість фотоінактивації 3-кетогібереліну A_3 під впливом УФ-світла [66, с. 28].

Фітогормони включені в систему трансдукції світлового сигналу, оскільки багато з регульованих світлом реакцій розвитку рослин також реагують на обробку рослин гормонами [26, 212]. Ріст проростків салату суттєво пригнічувався на світлі, однак обробка проростків гібереловою кислотою значно знімає ефект, викликаний світлом [66, с. 37].

Результати генетичного аналізу мутацій гіберелінів і фітохромів свідчать про взаємодію між цими сигнальними системами при певних фізіологічних умовах, хоча окремі онтогенетичні стадії розвитку, наприклад цвітіння, контролюються незалежно обома системами [23].

Рослини, які проростають в повній темряві, розвиваються за програмою скотоморфогенезу: в них видовжується епикотиль і гіпокотиль, утворюється гіпокотильна петля, жовтіють сім'ядолі і гофровані перші листки. На світлі вмикається програма фотоморфогенезу: гіпокотиль і епикотиль вкорочуються, гіпокотильна петля повністю розправляється, відбувається позеленіння сім'ядолі і первинних листків, листкові пластинки розправляються і розширюються [26]. В темряві рослини формують слабorozвинені провідні структури [222].

У однодольних і дводольних рослин суттєво проявляється різниця у морфології проростків, які вирощувалися на світлі і в темряві. У однодольних проростків (овес, кукурудза) в процесі етіоляції відбувається розтягування у довжину як осьових органів, так і листка. В той же час у дводольних рослин розтягуються лише міжвузля стебла (гіпокотиль, епикотиль), а первинні листки і сім'ядолі змінюються мало [126].

Таким чином, світло контролює не тільки власне процес фотосинтезу (донорна функція), але і морфофізіологічні параметри рослин з певною ієрархічною структурою акцепторів [203]. Світло змінює реалізацію програми розвитку рослин, що прослідковується в змінах швидкості і тривалості росту рослин як в цілому, так і їх окремих частин (корінь, епикотиль, гіпокотиль, листок). Ці зміни реалізуються через перебудову гормонального комплексу. В процесі скотоморфогенезу встановлена висока кореляція між змінами біомаси і довжини гіпокотіля квасолі з вмістом гіберелінів, тоді як на світлі відмічалася негативна кореляція між цими параметрами [26].

Відомо, що формування листків рослин за дії променів світла різного спектрального складу можуть суттєво розрізнятися за багатьма анатомо-морфологічними характеристиками: анатомічною будовою, хлоропластогенезом, будовою листкової пластинки та її товщиною тощо [169]. Встановлено, що при тривалій дії червоних променів у рослин огірка відбувається деструкція стовпчастої паренхіми, в той час як губчаста паренхіма страждає менше. Для окремих видів рослин, наприклад соняшнику, вона бере на себе основне функціональне навантаження [169]. Вивчення мезоструктури листків показало, що поділ клітин в етиольованих листках квасолі припинявся на п'яту добу, а на світлі цей процес був активним до семи діб з наступним уповільненням і переходом більшості клітин до розтягування [26]. Етиольовані рослини характеризуються активним розтягуванням осьових органів, що супроводжується збільшенням вмісту вільних форм активних гіберелінів, а уповільнення розтягування гіпокотилів на світлі зумовлюється зменшенням вмісту вільних і зв'язаних форм гіберелінів. Вважають, що гібереліни потрібні для етиольованого росту і подавлення фотоморфогенезу [207].

Для розуміння функціонування донорно-акцепторної системи за умов фото- і скотоморфогенезу важливим є той факт, що відбувається суттєвий перерозподіл мас окремих органів. Зокрема, при освітленні суттєво зростає

частка маси листків від всієї маси рослини. Деетиольовані рослини характеризуються розвитком листової поверхні, активацією розвитку і галуження коренів. При цьому гетеротрофне живлення зародку при проростанні насіння в темряві сприяє більш активному відтоку поживних речовин із сім'ядолей [26].

Таким чином, світло є потужним чинником, який через перебудову гормонального комплексу, і в тому числі через синтез гіберелінів, суттєво впливає на систему «депо асимілятів–ріст» на ранніх етапах розвитку рослини. При цьому слід відмітити, що практично відсутні роботи, в яких вивчалися б особливості ското- і фотоморфогенезу за умов дії антигіберелінових препаратів – ретардантів. В зв'язку з цим доцільним є вивчення процесів морфо- і гістогенезу, використання і перерозподілу резервних речовин, фотосинтезу і дихання на ранніх етапах розвитку при переході від скотоморфогенезу до фотоморфогенезу за умов змін в донорно-акцепторних відносинах рослини під дією екзогенного гібереліну і ретардантів.

РОЗДІЛ 2. УМОВИ ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДІВ, МАТЕРІАЛИ, ОБ'ЄКТИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Експериментальну частину роботи виконано в лабораторії фізіології та біохімії рослин Вінницького державного педагогічного університету імені Михайла Коцюбинського та відділі фізіології та екології фотосинтезу Інституту фізіології рослин та генетики НАН України.

2.1. Характеристика препаратів

В дослідженнях використовували водні розчини хлормекватхлориду, паклобутразолу, декстрелу та гіберелової кислоти (ГК₃).

Хлормекватхлорид (ССС-720, *β*-хлоретилтриметиламонійхлорид), похідна четвертинних амонієвих солей. Біла кристалічна речовина, молекулярна маса – 158,1 Д, температура розкладання – 245°C, розчинність у воді – 74% при 20°C. Добре розчиняється у спиртах, ацетоні і погано у вуглеводнях. ЛД₅₀ для білих пацюків 600-700 мг/кг, малотоксичний для риб, максимально допустимий рівень препарату у продуктах харчування – 2 мг/кг, максимальна добова доза для людини – 0,08 мг. При розчиненні у воді хлормекватхлорид повністю диссоціює на іон хлору та іон *β*-хлоретилтриметиламонію. Одержують його шляхом взаємодії дихлоретану з триметиламіном, реакція йде в одну стадію під тиском при температурі 80-90°C [48].

Ретардантні властивості препарату виявлено у кінці 50-х років минулого століття американським біохіміком Н. Толбертом в процесі вивчення метаболізму фосфатів в рослинах з використанням похідних холіну [81]. Встановлено, що триметиламонійна група надає активності холіновим сполукам, заміна її на диметиламонієву, а також на інші триалкіламонієві групи призводить до різкого зниження або втрати активності.

Препарат малотоксичний, не виявляє бластомогенних властивостей, не акумулюється і не розкладається в організмі і через 48 годин виводиться з

нього. Період напіврозпаду у ґрунті, в залежності від температури і вологості ґрунту, становить від 3 до 43 діб. Оптимальними умовами для розкладання препарату в ґрунті є температура 25° С і вологість ґрунту біля 60% . В ґрунті препарат руйнується з утворенням вуглекислого газу, води, азоту і соляної кислоти, що нейтралізується карбонатами ґрунту.

Комахи, а також інші тварини на оброблених ділянках не гинуть, діяльність мікроорганізмів не гальмується навіть при високих дозах. На даний час в Україні хлормекватхлорид (ССС-720, фірма “Штефес”, Німеччина) зареєстрований і дозволений до впровадження.

Паклобутразол (P333)-4,4-Диметил-1-(1,2,4-триазоліл-1)-1-(4-хлорфеніл)-пентанол-3, похідна 1,2,4-триазолу.

Характеризується низькою розчинністю у воді – 0,035 г/л, температура плавлення 165-166°С. ЛД₅₀ для білих пацюків 1356-1953 мг/кг.

Висока активність паклобутразолу пов’язана із стабільністю його молекул. Методом біопроб встановлено, що навіть через 11 тижнів після застосування препарату спостерігалось гальмування росту пагонів суниць. Препарат синтезовано на фірмі “АСІ” (Великобританія) при вивченні ретардантної активності ряду триазолових сполук. На основі паклобутразолу створені торгові препаративні форми у вигляді гранул (ориза) і емульсії (культар), найбільш ефективного препарату на плодкових культурах серед всіх інших триазолпохідних препаратів .

Системний ретардант і фунгіцид для боротьби з борошнистою росою та паршею яблунь. Застосовується в концентраціях 0,125-4 кг/га як ретардант і в концентраціях 0,125-0,2 кг/га як фунгіцид.

Встановлено, що паклобутразол не спричиняє мутагенної дії, і з токсично-гігієнічних міркувань є найбільш прийнятними серед триазолпохідних препаратів. В порівнянні з іншими ретардантами в малих дозах паклобутразол має низьку фітотоксичність [11].

Декстрел Д-(+)-трео-1-(п-нітрофеніл)-1,3-диоксіізопропіламоній,
2-хлоретілфосфонова кислота.

Декстрел – тверда кристалічна речовина, жовтуватого кольору, не гігроскопічна, не вибухонебезпечна. Вміст діючої речовини в технічному продукті складає 95-96%, вміст води 3,95-4,95%. Температура плавлення 150-153°C. Сполука добре розчинна у воді. Під час зберігання у темряві стійка до 3-х років.

Препарат та його водні розчини не мають корозійних властивостей. Робочі розчини зберігають стабільність в інтервалі рН 4,6–7,1. Термін зберігання робочого розчину – дві доби. Через 7 днів зберігання рН однопроцентного розчину змінюється від 4,96 до 4,06. В практиці, частіше всього, застосовується 0,25% розчин декстрелу, який змінює свою кислотність з 5,60 до 4,61 за тиждень зберігання.

Декстрел відноситься до малотоксичних сполук. ЛД₅₀ при прероральному введенні для білих пацюків складає 6000 мг/кг. Препарат та його метаболіти виводяться з сечею на протязі 7 діб. Декстрел не має шкірянорезорбтивної дії і кумулятивних властивостей, не виявляє мутагенної, ембріотоксичної і тератогенної дії [11].

Гіберелова кислота (ГК₃) Гібереліни – це терпеноїди з тетрациклічним гібереловим скелетом з 19 чи 20 С-атомів, часто з додатковим лактоновим кільцем [138]. Вони відрізняються незначними деталями структури, індивідуальних гіберелінів на сьогодні ідентифіковано більше 125. Виділені гібереліни з грибів, водоростей, вищих рослин, з культуральної рідини ряду бактерій. У вищих рослин гібереліни знайдені у представників більш ніж 100 видів рослин, причому якісний склад гіберелінів різних рослин відрізняється. В роботі використовували водний розчин препарату ГК₃ (фірми “Sigma”, США).

2.2. Характеристика об'єктів дослідження

Дослідження проводилися на насінні соняшника, гарбуза, бульбах картоплі та топінамбуру.

Соняшник (*HELIANTHUS ANNUUS* L.). Гібрид Світоч – скоростиглий, оригінатор – Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва. Простий міжлінійний гібрид. Висота рослин 130-150 см. Кошики великі, трохи випуклої форми, діаметром 18-22 см. Насіння чорне, кулеподібно видовжене. Лушпинність 22-24%, панцирність 99,5%. Маса 1000 сім'янок 58-62 г. Тривалість вегетаційного періоду 100-105 днів. Стійкий щодо вовчка, несправжньої борошнистої роси, відносно стійкий проти сірої і білої гнилей. Гібрид олійного напрямку використання. Середня урожайність 37,9 ц/га. Максимальна урожайність – 45 ц/га. Вміст олії в насінні 51-53%, збір олії 1898 кг/га. Вміст олеїнової кислоти 32%. Урожайність материнської форми 15,2-18,9%. Вихід кондиційного насіння 55,0%. Рекомендований для Степу і Лісостепу [117].

Картопля (*SOLANUM TUBEROSUM* L.). Сорт Поляна – середньоранній, рік внесення до реєстру – 2002. Бульби продовгувато-овальної форми, шкірка червона, м'якуш жовтий. Вміст крохмалю 12,7–13,8%. Смакові якості добрі, стійкий проти раку, відносно стійкий проти фітофторозу, кільцевої та мокрої гнилі, парші звичайної, чутливий до вірусів S та M. Урожайність – 370-450 ц/га [123].

Гарбуз (*CUCURBITA PEPO* L.). Сорт Мозоліївський 15. Вегетаційний період 118-120 діб. Рослини з довгою гранчастою огудиною. Листки великі, п'ятикутні, гостролопатові, темно-зелені, з грубим колючим опушенням. Плоди овальної чи циліндричної форми, поверхня ребриста. Середня маса плода 4-8 кг. Забарвлення достиглих плодів – жовте, із широкими оранжевими смугами. Кора тонка, дерев'яниста. М'якуш апельсиновий, товщина близько 5 см, щільний, слабковолокнистий, солодкий. Насіння середнього розміру, кремове або жовто-кремове, різко облямоване подвійним обідком. Маса 1000 насінин – 200-250 г. Вміст сухої речовини 7,9-10,3%,

сума цукрів 6,9-8,3%, каротину 2,7-3,4 мг/100 г. Урожайність 24-26 т/га. Борошнистою росю і бактеріозною плямистістю уражується помірно або сильно, гнилями плодів – слабо. Придатний до вирощування в усіх зонах країни [93].

Топінамбур (*HELIANTHUS TUBEROSUS* L.). Сорт Інтерес. Виведений на Майкопській дослідній станції ВНДІР. Кущ прямостоячий. Стебло середньо розгалужене. Листок великий, темно - зелений. Бульби білі, шкірка гладка, вічка середні за розмірами, глибокі. Сорт пізньостиглий. За даними оригінатора середня урожайність бульб досягає 434 ц/га, зеленої маси – 265 ц/га. Вимогливий до вологи, може переносити нетривалу посуху. Жаростійкий, холодостійкий [167].

2.3. Методи досліджень

В умовах лабораторного дослідження пророщували насіння гарбуза і соняшника, бульби картоплі та топінамбура після обробки гібереліном та ретардантами.

Насіння гарбуза сорту Мозоліївський 15 замочували у розчинах препаратів (ГК₃ – 150 мг/л та хлормекватхлорид – 0,25%-ний водний розчин) протягом доби, а потім висаджували у кювети з вологим піском. Контрольний варіант пророщували на дистильованій воді. Насіння пророщували на розсіяному світлі і в темряві при кімнатній температурі. Насіння соняшника гібриду Світоч пророщували шляхом намочування в розчинах препаратів в чашках Петрі в термостаті при температурі 25°C. Контрольний варіант обробляли дистильованою водою. Концентрація робочих розчинів препаратів: гіберелін (ГК₃) – 150 мг/л, паклобутразол (ПБ) – 0,05 %, хлормекватхлорид (ССС) – 1%, декстрел – 0,5 %. Бульби картоплі середньораннього сорту Поляна, близькі за масою, на початку виходу із стану спокою (наприкінці лютого) обприскували до повного змочування 0,05 %-ним водним розчином паклобутразолу, 0,5%-ним водним розчином декстрелу, 1,0 %-ним водним розчином хлормекватхлориду або розчином

гібереліну (ГК₃) концентрації 150 мг/л. Контрольний варіант обробляли дистильованою водою. Половину бульб в кожному варіанті пророщували при кімнатній температурі на світлі, половину – в темряві.

Бульби топінамбура сорту Інтерес обприскували до повного змочування водними розчинами гіберелової кислоти (ГК₃, концентрація 150 мг/л), паклобутразолу (ПБ, 0,05%) або хлормекватхлориду (ССС, 1%). Контрольний варіант оброблявся дистильованою водою. Бульби пророщувалися у вологому піску при кімнатній температурі, половина на світлі, половина – в темряві.

Для анатомічних досліджень відокремлені від бульб паростки картоплі, гіпокотилі та сім'ядольні листки гарбуза, проростки топінамбуру фіксували у суміші рівних частин етилового спирту, гліцерину і води з додаванням 1 % формаліну. Встановлено, що така суміш не викликає змін розмірів основних тканин пагонів [81]. Анатомічну будову паростків картоплі, пагонів топінамбуру та гіпокотилів гарбуза досліджували на поперечних зрізах їх середніх частин. Лінійні розміри клітин вимірювали під мікроскопом за допомогою окуляр-мікрометра МОВ-1-15.

В проростаючому насінні соняшника і паростках картоплі проводили якісну реакцію на крохмаль з реактивом Люголя. Активність α - та β -амілаз визначали колориметричним методом [100], загальний вміст олії в насінні визначали методом екстракції в апараті Сокслета. В якості органічного розчинника використовували петролейний ефір з температурою кипіння 40-65⁰ С [100].

У зразках виділеної олії визначали її якісні характеристики: кислотне число, число омилення, ефірне число – за загальноприйнятими методиками [100]. Активність кислих і лужних ліпаз визначали методом титрування. Для створення слабкого кислого середовища використовували ацетатний буфер з рН 4,7, а для створення лужного середовища – боратний буфер з рН 8,5 [100].

Кількісний вміст і якісний склад вищих жирних кислот (ВЖК) визначали методом високоефективної газорідинної хроматографії на хроматографі

“Кристал-2000” фірми Хроматек (Росія). Умови хроматографування: скляні колонки розміром 1500 x 2 мм, заповнені сорбентом інтертоп-супер +5% неоплекс 400, зернистість сорбенту 0,16-0,20 мм. Газ-носії азот, швидкість проходження газу – 70 мл/хв. Температура колонки – 200⁰ С, випаровувача – 230⁰ С, полум’яно-іонізаційного детектора – 240⁰С [77]. Вміст загального, білкового і небілкового азоту визначали за методом К’ельдаля [130].

Інтенсивність вуглекислотного газообміну проростків гарбуза, бульб картоплі вимірювали за допомогою інфрачервоного оптико-акустичного газоаналізатора ГИАМ-5М. Для цього кювету з проростками, або бульби з паростками (4-5 шт.), розміщували у герметичному ексікаторі, через який продували атмосферне повітря зі швидкістю 2 л/хв. При визначенні темного дихання ексікатор накривали чорною тканиною, а для вимірювань інтенсивності фотосинтезу проростків, вирощених на світлі, ексікатор освітлювали лампою розжарювання КГ-2000 через водяний фільтр. Густина променевого потоку становила 200 Вт/м², температура в камері – 20 °С.

Кількісний вміст пектинів визначали методом пектату кальцію [49]. Препарати пектину для вивчення вмісту карбоксильних груп і молекулярної маси виділяли шляхом екстракції з сухого, попередньо обезжиреного матеріалу. Екстрагували 0,03 N HCl протягом години у співвідношенні 1:10 при температурі 80⁰ 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 і сушили [89]. В отриманих препаратах визначали вміст загальних, вільних і етерифікованих карбоксильних груп електрометричним титруванням [53]. Кількісний вміст целюлози визначали азотнокислим методом Кюршнера і Хафера, вміст пентозанів – колориметрично при довжині хвилі 610-660 нм за якісною реакцією з орциновим реактивом [100]. Ступінь полімеризації пектинів і целюлози визначали віскозиметричним

методом у віскозиметрі Убеллоде [175]. Розчинник – дистильована вода для пектинів, залізо-винно-натрієвий комплекс для целюлози [165]. Середню молекулярну масу полісахаридів розраховували за рівнянням Штаудингера [144, 175] за допомогою програми MathCad.

Графічне відображення результатів досліджень у вигляді діаграм виконано за допомогою програм Excel та Corel Draw. Одержані матеріали оброблені статистично та за допомогою комп'ютерної програми "STATISTICA-5".

РОЗДІЛ 3. АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОРОСТКІВ РІЗНИХ ЗА ПОХОДЖЕННЯМ ОРГАНІВ ЗАПАСУ ПРИ ШТУЧНІЙ ЗМІНІ ЇХ АТРАГУВАЛЬНОЇ АКТИВНОСТІ

Для вивчення особливостей перерозподілу асимілятів в рослині широко застосовується обробка органів екзогенними гормонами, що дозволяє змоделювати різний ступінь напруження в системі «донор – акцептор». Разом з тим недостатність такого підходу очевидна, оскільки обробка рослини тим чи іншим фітогормоном призводить до змін синтезу і метаболізму інших, що може викликати зміни морфологічних і фізіологічних програм [82]. В зв'язку з цим, дослідження такого плану повинні бути доповнені підходом “від протилежного” – обробкою рослин інгібіторами дії окремих фітогормонів з наступним порівнянням наслідків дії гормону та його інгібіторів.

Крім того, активність росту пригнічується світлом, а введення екзогенної гіберелової кислоти (ГК₃) знімає цей ефект [66]. Отже, важливим аспектом вивчення функціонування системи “депо асимілятів – ріст” є порівняння ефектів дії гібереліну і різних груп ретардантів на світлі та в темряві як чинників, що протилежно впливають на ростові процеси, а отже, і на атрагувальний потенціал акцептора [88].

Відомо, що регуляція активності донорно-акцепторної системи значною мірою визначається дією гормонального комплексу. Встановлено, що за дії паклобутразолу в паростках при проростанні бульб картоплі відбувається збільшення відносної частки абсцизової кислоти і зменшення відносного вмісту вільних форм цитокінінів, індолілоцтової кислоти і гіберелінів [6], а саме зміни у гормональному комплексі визначають особливості функціонування меристем і диференціації тканин органу.

Детальні дослідження структури клітин в різних тканинних комплексах показали, що обробка насіння гібереліном супроводжувалася тривалим підвищенням мітотичного індексу в меристемах зародка і суттєвими змінами у структурній організації меристематичних клітин – стимулювалися

проліферація диктіосом і вакуолізація клітини, посилювався розвиток ендоплазматичного ретикулула і полірибосом. Встановлено, що наряду з індолілоцтовою кислотою гібереліни стимулюють і розтягування клітин. Оскільки ріст і розвиток базуються на новоутворенні структурних елементів, одним із ключових завдань роботи було вивчити вплив екзогенного гібереліну та різних за механізмом дії ретардантів, що блокують синтез або рецепцію ендogenous гібереліну, на ростові процеси, гістогенез проростків з різних за походженням органів в період виходу зі стану спокою та встановити вплив світла на перебіг цих процесів.

За сучасними уявленнями, атрагувальна сила органу значною мірою залежить від кількості клітин, тому такими суттєвими є фактори, які впливають на поділ клітини [68, 69]. Разом з тим, на нашу думку, важливою складовою формування “запиту” на асиміляти є процеси гістогенезу, оскільки диференціація різних тканин органу, який розвивається, потребує різних витрат резервних метаболітів [162, 163].

Отримані результати свідчать про суттєвий вплив гібереліну і ретардантів на морфогенез і анатомічну будову проростків різних за походженням органів в період виходу зі стану спокою [87]. Як видно з представлених даних, проростки картоплі, топінамбура і гарбуза, які вирощувалися в темряві, розвивалися за програмою скотоморфогенезу (Рисунки 3.1, 3.3, 3.4). Вони характеризувалися більш довгими розмірами проростків, жовтим кольором стебла і листків, у гарбуза – наявністю гіпокотильної петлі, жовтим забарвленням сім’ядольних листків. На розсіяному світлі рослини розвивалися за програмою фотоморфогенезу: проростки були більш короткими, мали зелене забарвлення, гіпокотильна петля проростків гарбуза випрямлялася, листки розросталися і набували інтенсивного зеленого кольору.

Особливості гістогенезу рослин за дії ретардантів вивчалися, в основному, на злакових культурах в зв’язку з розробкою технологій підвищення їх стійкості до вилягання, причому дані носять суперечливий характер – одні

дослідники відмічали зменшення кінцевих розмірів паренхімних, склеренхімних та епідермальних клітин за дії ретардантів, інші відмічали збільшення числа шарів склеренхіми без зміни розмірів окремих клітин [159]. При цьому однозначно екстраполювати моделі росту стебла однодольних рослин на дводольні рослини не можна, оскільки закономірності росту злаків стосуються тканин, первинних за походженням, а у дводольних рослин первинне потовщення стебла обмежене в часі і для них характерним є формування вторинної будови за рахунок діяльності камбію [82].

Отримані нами результати дослідження свідчать, що на активність меристем і гістогенез паростків картоплі суттєво впливав тип ретарданту і наявність світла (Рисунок 3.1, 3.2, Таблиця 3.1).



Рисунок 3.1. Дія гібереліну і паклобутразолу на інтенсивність проростання бульб картоплі сорту Поляна на світлі (а) і в темряві (б):

1- ГК₃ (150 мг/л); 2 - контроль; 3 - ПБ (0,05%); 30-й день проростання.

Встановлено, що гіберелін суттєво прискорював проростання, а представники різних класів ретардантів уповільнювали його (Рисунок 3.2).

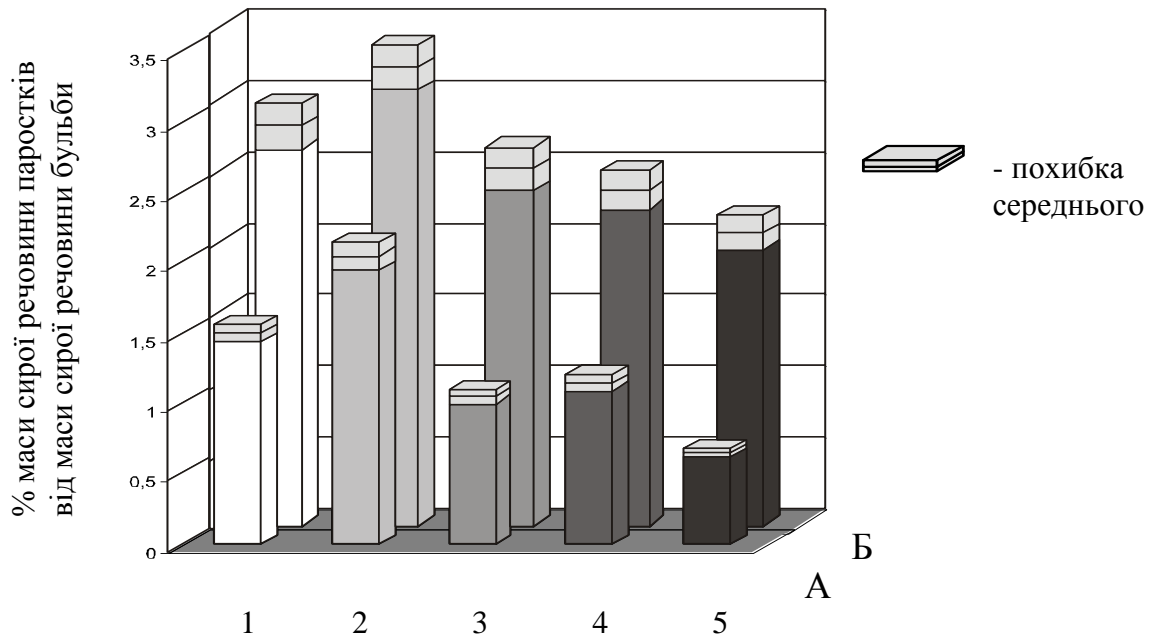


Рисунок 3.2. Дія гібереліну та ретардантів на інтенсивність проростання бульб картоплі сорту Поляна за умов фото- і скотоморфогенезу

А – фотоморфогенез, Б – скотоморфогенез. 1- контроль; 2 - ГК₃ (150 мг/л); 3-декстрел (0,5%-й); 4 - ССС (1%-й); 5- ПБ (0,05%-й); 30 -й день проростання

Як видно з наведених даних, найбільш суттєво інгібував проростання паклобутразол, а за умов фотоморфогенезу по всіх варіантах дослідження бульби проростали повільніше, ніж в темряві [140].

Аналіз отриманих даних свідчить про інгібування світлом росту паростків картоплі у товщину по всіх варіантах дослідження. У варіанті з гібереліном відмічалось зменшення, а у варіанті з паклобутразолом – збільшення лінійних розмірів основних тканин паростка – первинної кори і серцевини, за рахунок яких, в основному, і відбувалися відповідні зміни товщини паростків (Таблиця 3.1).

Таблиця 3.1. Дія гібереліну і паклобутразолу на анатомічну будову паростків картоплі сорту Поляна при виході зі стану спокою на світлі і в темряві (18.04.06)

Показник	Світло			Темрява		
	ГК ₃	Контроль	ПБ	ГК ₃	Контроль	ПБ
Ширина зрізу, мкм	*1324±165	5606±291	*8710±213	*1597±164	6131±214	*10220±452
Товщина первинної кори, мкм	*194±12	688±29	*1812±114	*230±24	643±71	*1850±85
Товщина серцевини, мкм	*724±41	4050±142	*4925±154	*662±51	4570±163	*6342±144
Ширина клітин паренхіми первинної кори, мкм	*38,6±2,3	73,5±3,8	70,5±3,5	*58,6±4,8	90,1±2,9	*71,8±2,8
Висота клітин паренхіми первинної кори, мкм	*81,5±1,9	55,9±2,3	51,5±3,4	*112,1±5,1	73,2±4,4	73,4±2,5
Об'єм клітин паренхіми первинної кори, тис. мкм ³	*63,6±4,4	120,2±10,7	97,9±5,3	*201,5±10,9	253,1±13,2	*198,1±2,6
Ширина клітин паренхіми серцевини, мкм	*47,6±1,7	127,8±3,4	*99,4±4,5	*59,6±2,2	145,8±3,2	*130,3±4,6
Висота клітин паренхіми серцевини, мкм	*110,4±3,2	64,3±2,7	67,7±2,8	*145,8±3,8	86,4±3,02	100,6±6,1
Об'єм клітин паренхіми серцевини, тис. мкм ³	*130,4±17,9	276,5±15,9	238,4±23,4	*271,0±12,3	569,6±26,8	*688,5±25,7
Ширина ксилеми, мкм	*107,1±4,3	194±7,1	182,3±17,5	*121,8±6,38	257,9±5,29	*183,7±12,3
Діаметр найбільших судин, мкм	*21,8±0,82	27,7±0,23	*21,3±0,61	*22,9±1,22	33±1,57	*24,7±1,39
Кількість склеренхімних волокон в ряду	*5,7±0,2	7,4±0,48	*5,2±0,8	*5,4±0,2	9,9±0,4	10,8±0,5
Довжина клітин склеренхіми на поперечному зрізі, мкм	*13,1±0,38	20,9±0,69	18,8±0,77	*17,64±0,48	24,4±0,76	*22,2±0,61
Ширина клітин склеренхіми, мкм	*9,6±0,32	16,1±0,87	13,9±0,71	*13,7±0,55	20,2±0,88	*14,6±0,59
Товщина клітинної стінки клітин склеренхіми, мкм	*2,2±0,04	3,1±0,11	2,9±0,08	*2,3±0,08	3,2±0,08	3,3±0,13

Примітки: ГК₃ - 150 мг/л; ПБ - 0,05%. Обробка препаратами - 24.02.06 р. *- різниця достовірна при P≤0,05

Аналогічні результати отримані і іншими авторами. Так, регулярна обробка проростків сосни етрелом призводила до потовщення стебла за рахунок розростання його кори [239], а обробка пагонів яблуні хлорхолінхлоридом у другій половині вегетації сприяла потовщенню верхньої частини пагона, однак в залежності від сорту потовщення відбувалося за рахунок різних тканин стебла [59]. Встановлені зміни лінійних розмірів паростків під дією препаратів носять інтегральний характер і не пояснюють причин таких змін, а саме – чи пов'язане це з гальмуванням новоутворення клітин, чи відбувається за рахунок зміни розмірів клітин. У всіх варіантах досліджу об'єм паренхімних клітин в темряві був значно більшим, ніж на світлі. При цьому у варіанті з ГК₃ відбувалося видовження і потоншення клітин у порівнянні з контролем і варіантом із паклобутразолом, що, з одного боку, засвідчує типову стимуляцію фази розтягування клітини за дії гормону. З іншого боку, збільшення об'єму клітин паренхіми при одночасному гальмуванні лінійного росту паростків за дії паклобутразолу відображує уповільнення клітинних поділів, тобто інгібування активності верхівкової меристеми, відповідальної за новоутворення клітин паренхіми первинної кори і серцевини.

Суттєві відмінності відбувалися за дії препаратів при формуванні ксилеми. Зокрема, на момент дослідження (18.04.2006 р.) ксилема у варіанті з ГК₃ була представлена суцільним кільцем, що свідчить про активне функціонування камбію. А у варіанті з паклобутразолом відмічалася пучкова будова з дуже вузьким шаром ксилеми між пучками, що є показником більш пізнього утворення камбіального кільця. Паростки контрольного варіанту характеризувалися середнім у порівнянні з цими варіантами розвитком ксилеми. Аналогічне зменшення активності камбію під впливом декстрелу і паклобутразолу відмічалось при формуванні пагонів малини [82, 213].

Внаслідок більш раннього завершення формування первинної і початку переходу до вторинної структури паростка за дії ГК₃ відбувалося формування менших за розмірами елементів ксилемної склеренхіми з більш тонкими

оболонками у порівнянні з контролем і варіантом з ПБ, зменшувалася кількість склеренхімних волокон в ряду, формувалися більш дрібні судини (Таблиця 3.1). Таким чином, стимулюючи більш раннє формування камбію, ГК₃ інгібує наступні процеси диференціації провідних і механічних елементів ксилеми.

Аналогічні результати отримані і при вивченні особливостей проростання топінамбура за дії гібереліну і ретардантів (Рисунок 3.3).



Рисунок 3.3. Дія гібереліну і ретардантів на інтенсивність проростання бульб топінамбуру сорту Інтерес на світлі (а) і в темряві (б):
 1 - ГК₃ (150 мг/л); 2 - контроль; 3 - ССС (1%); 4 - ПБ (0,05%)

Специфіка дії хлормекватхлориду проявилася в тому, що на світлі застосована концентрація препарату практично не впливала на швидкість росту проростків, але типово діяла при проростанні бульб у темряві [129].

За умов скотоморфогенезу під впливом гібереліну і ретардантів формувалися потовщені проростки за рахунок розростання первинної кори і серцевини (Таблиця 3.2). На світлі за дії гіберелової кислоти формувалися більш тонкі проростки з меншими за товщиною шарами первинної кори і серцевини. Меншими були також діаметри клітин коленхіми і судин ксилеми, при розвитку рослин в темряві чіткої різниці цих показників не встановлено. Не виявлено чіткої різниці між діаметром клітин серцевини і первинної кори у порівнянні з контролем і варіантами із застосуванням ретардантів. Разом з тим, відбувалося чітке стимулювання розтягування цих клітин – як на світлі, так і в темряві, довжина клітин паренхіми кори і серцевини була більшою за дії гібереліну. При цьому об'єм цих клітин, на відміну від аналогічних клітин у паростках картоплі, у варіантах із застосуванням ретардантів був меншим, ніж у варіанті із гібереліном. Звертає на себе увагу той факт, що діаметр (товщина) паренхімних клітин первинної кори і серцевини за дії ретардантів міг бути як меншим, так і більшим, ніж у контролі, однак товщина проростків була стабільно більшою. На нашу думку, це свідчить про складний характер впливу гіберелінів і антигіберелінових препаратів на інтенсивність поділу клітин різних зон апікальної меристеми.

Аналіз анатомічної будови проростків гарбуза свідчить, що за умов як ското-, так і фотоморфогенезу практично не змінювалася кількість судинно-волоконистих пучків в проростках. Однак, всі анатомічні елементи будови відрізнялися більшими розмірами при розвитку проростків в темряві (Таблиця 3.3). Це стосується лінійних розмірів клітин епідермісу, коленхіми (на поперечному зрізі), діаметру і довжини клітин паренхіми.

Таблиця 3.2. Дія гібереліну і ретардантів на анатомічну будову паростків топінамбура сорту Інтерес при виході зі стану спокою за умов фото- і скотоморфогенезу (04.05.06)

Показник	Світло				Темрява			
	ГК ₃	Контроль	ПБ	ССС	ГК ₃	Контроль	ПБ	ССС
Ширина зрізу, мкм	*3030±40	4300±100	4470±200	*4800±130	*4600±100	4200±100	*5400±200	*4960±60
Ширина первинної кори, мкм	*247±9	275±6	*322±8	*325±9	332±9	328±10	*363±7	341±7
Ширина серцевини, мкм	*2536±31	3749±94	3825±191	*4150±121	*3936±91	3543,4±87	*4674±193	*4279±53
Діаметр клітин коленхіми, мкм	*18,8±0,4	22,6±0,6	*20,3±0,7	22,5±0,4	*32,2±1,1	21,8±0,9	*28,9±0,8	21,3±0,7
Діаметр судин, мкм	*23,4±0,8	34,7±1,2	*26,6±0,8	*26,5±0,7	32,5±0,7	30,7±2,8	31,5±1,3	34,4±2,1
Діаметр клітин паренхіми серцевини, мкм	*58,4±2,2	76,1±2,0	*64,5±1,8	75,8±1,1	*81,3±2,2	87,3±0,9	*80,6±1,8	88,3±1,3
Висота клітин паренхіми серцевини, мкм	90,3 ±3,1	84±1,5	*43,5±2,3	*60,7±4,3	*143,8±2,1	137,4±2,2	*89,9±3,5	*77,2±4,7
Об'єм клітин паренхіми серцевини, тис. мкм ³	*161,1±24,6	254,6±36,9	*64,1±6,4	*146,2±24,6	497,4±35,7	548,3± 23,1	*305,6±7,4	*275,4±13,2
Діаметр клітин паренхіми первинної кори, мкм	*22,8±0,7	19,9±0,9	*23,5±0,9	*25,0±0,7	27,3±1,1	25,8±0,8	*32,5±1,4	23,6±0,9
Висота клітин паренхіми первинної кори, мкм	*92,9±3,4	59,9±2,1	*47,6±2,3	66,3±3,5	117,8±4,8	105,8±5,1	*89,0±3,6	*60,9±4,1
Об'єм клітин паренхіми первинної кори, тис. мкм ³	*33,2±3,8	13,6±0,7	13,7±0,8	*22,4±1,2	62,4±6,1	48,4±4,5	51,3±2,7	*18,3±0,9

Примітки: ГК₃ - 150 мг/л; ПБ - 0,05%, СССР - 1% ; Обробка бульб – 13.04.06 ; *- різниця достовірна при P≤0,05

Таким чином, за умов скотоморфогенезу посилення інтенсивності росту супроводжується формуванням більших за розмірами анатомічних елементів первинної будови, причому застосування гібереліну посилювало ріст рослин в темряві і знімало рістгальмуючу дію світла за умов фотоморфогенезу. Вплив гібереліну збільшував, а ССС – зменшував лінійні розміри і об'єм клітин основної паренхіми, однак застосування препаратів не впливало на кількість судинно-волокнистих пучків в стеблі.

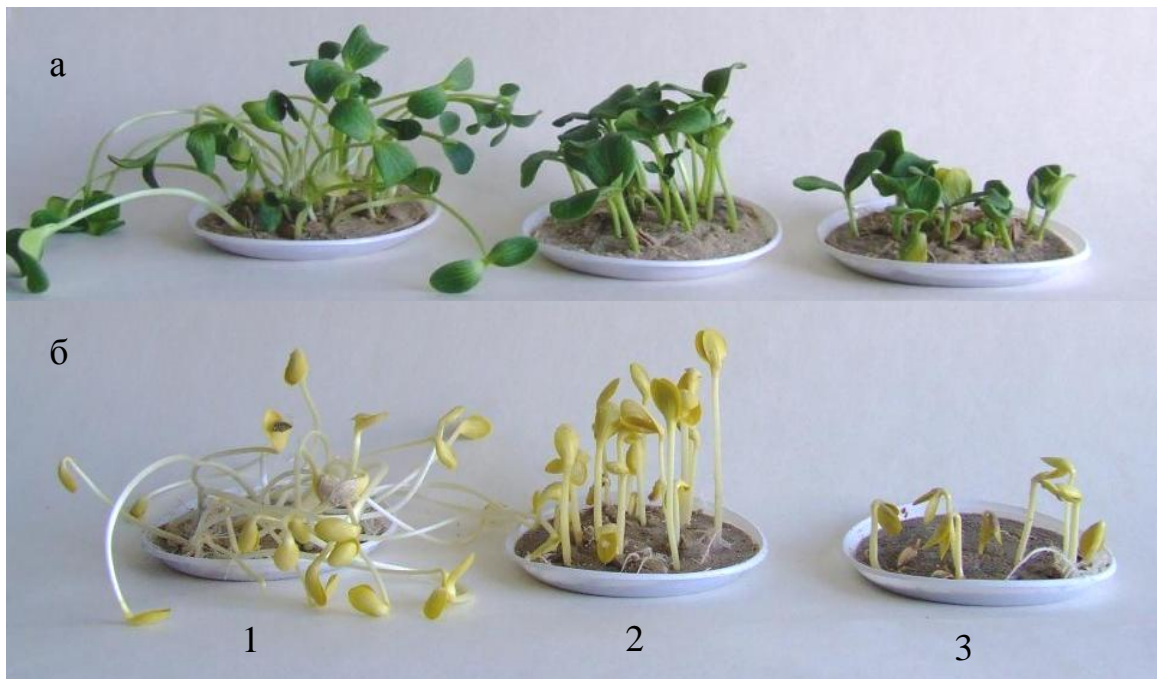


Рисунок 3.4. Дія гібереліну і хлормекватхлориду на проростання насіння гарбуза сорту Мозоліївський 15 на світлі (а) і в темряві (б): 1- ГК₃ (150 мг/л); 2 - контроль; 3 - ССС (0,25%); 12-й день проростання.

Відомо, що хлормекватхлорид і паклобутразол переривають біосинтез гіберелінів [34]. За умов зменшення синтезу гібереліну під впливом ретардантів рістгальмуючий ефект світла посилювався. Це дозволяє зробити висновок, що гібереліни є активними модифікаторами фоторецепторної системи рослин. Аналогічні висновки зроблені і іншими авторами при взаємодії світла різної довжини хвилі і фітогормонів

Таблиця 3.3. Дія гібереліну і ретардантів на анатомічну будову гіпокотилів гарбуза сорту Мозоліївський 15 за умов ското- і фотоморфогенезу

Показник	Світло			Темрява		
	ГК ₃	Контроль	ССС	ГК ₃	Контроль	ССС
Довжина клітин епідермісу, мкм	*17,25 ± 1,2	10,2 ± 0,4	11,7 ± 0,8	*19,56 ± 1,6	15,7 ± 0,4	*12,55 ± 1,1
Ширина клітин епідермісу, мкм	*11,58 ± 1,12	8,4 ± 0,91	7,8 ± 0,95	9,58 ± 0,7	9,46 ± 1,2	8,9 ± 0,9
Діаметр клітин паренхіми, мкм	*64,7 ± 1,6	54,5 ± 1,33	*45,5 ± 1,5	*84 ± 1,8	75,9 ± 2,1	*58,4 ± 1,8
Висота клітин паренхіми, мкм	*430,5 ± 26,7	262,9 ± 13,4	*186,9 ± 14,1	543,4 ± 22,6	484,8 ± 21,4	*182,4 ± 13,3
Об'єм клітин паренхіми, тис мкм ³	*1414,7 ± 74,1	594,6 ± 32,3	*265,8 ± 24,7	*3009,9 ± 64,8	2198,2 ± 49,7	*363,8 ± 24,9
Довжина клітин коленхіми, мкм	*29,7 ± 1,11	24,2 ± 1,2	26,4 ± 0,9	*29,02 ± 0,76	25,9 ± 0,84	*22,1 ± 0,97
Ширина клітин коленхіми, мкм	*18,3 ± 0,77	15,04 ± 0,75	13,4 ± 0,76	*24,3 ± 0,51	21,3 ± 0,63	22,4 ± 0,53
Кількість судинно-волокнистих пучків	10,5 ± 0,22	10,8 ± 0,4	11,3 ± 0,6	10,7 ± 0,43	9,5 ± 0,51	10,4 ± 0,65

Примітки: 12 - й день проростання; ГК₃ - 150 мг/л; СССР - 0,25% ; *- різниця достовірна при P ≤ 0,05

в процесах ското- і фотоморфогенезу рослин арабідопсису [42, 155] і квасолі [26].

Таким чином, відсутність світла і гібереліни посилюють ростові процеси, а значить, і атрагувальну активність проростків на гетеротрофному етапі живлення. Застосування ретардантів і вплив світла в цей період діють протилежно – зменшують інтенсивність ростових процесів і, відповідно, атрагувальну активність проростків.

Отже, формування проростками «запиту» на резервні асиміляти з різних за походженням органів запасу (бульби картоплі, топінамбуру, сім'ядолі насіння гарбуза) значною мірою визначається зміною активності субапикальних меристем, що проявляється у прискоренні проростання насіння і вегетативних органів запасу, посиленні гістогенезу за дії гібереліну і послабленні цих процесів під впливом ретардантів. Лінійні розміри анатомічних елементів могли за дії ретардантів зменшуватися або збільшуватися, однак спільним для всіх типів ретардантів і проростків рослин, що аналізувалися, було потовщення проростків за рахунок розростання паренхіми первинної кори і серцевини з одночасним суттєвим уповільненням лінійного росту проростків [88].

Оскільки під дією ГК₃ посилювався ріст і інтенсифікувалася активність меристем проростків у порівнянні з дією ретардантів, важливо проаналізувати особливості перерозподілу резервних речовин в акцепторну зону (проросток) по варіантах досліду в зв'язку з формуванням різного запиту на резервні метаболіти.

РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ МОБІЛІЗАЦІЇ РЕЗЕРВНИХ СПОЛУК ЗАПАСАЮЧИХ ОРГАНІВ РОСЛИН ЗА ШТУЧНОЇ ЗМІНИ АТРАГУВАЛЬНОЇ АКТИВНОСТІ ПРОРОСТКІВ ПІД ВПЛИВОМ ГІБЕРЕЛІНУ І РЕТАРДАНТІВ

4.1. Особливості мобілізації крохмалю в період проростання бульб картоплі за дії гібереліну і ретардантів

Відомо, що основними резервними речовинами запасуючих органів рослин є полісахариди і жири. Основною резервною речовиною картоплі, яка накопичується в бульбах, є крохмаль, однак питання використання цієї речовини за умов штучного посилення або уповільнення росту при виході бульб із стану спокою під впливом гібереліну і антигіберелінових препаратів, очевидно, не вивчалось. Управління періодом спокою дозволяє вирішувати важливі практичні завдання: прискорювати проростання бульб для отримання якісного посадкового матеріалу або зменшувати витрати вуглеводів і підвищувати стійкість бульб проти ураження бактеріальною та грибною мікрофлорою при їх тривалому зберіганні, зокрема, утворення паростків наприкінці періоду спокою погіршує якість насінневої та продовольчої картоплі. Втрати, зумовлені утворенням паростків, можуть досягати 10-15% від маси бульб, тому пошук способів регуляції періоду спокою картоплі є важливим практичним завданням. Встановлено принципову можливість штучно впливати на вміст і співвідношення гормонів, які регулюють стан спокою, за допомогою ретардантів різних класів [6, 158]. Разом з тим, залишаються маловивченими особливості перерозподілу резервних речовин між бульбою і паростками в період виходу бульб із стану спокою і витрати резервних метаболітів на процеси дихання. На нашу думку, застосування гібереліну та його антагоністів (ретардантів) дозволяє штучно змінювати напруженість донорно-акцепторних відносин в цей період і дозволяє більш глибоко проаналізувати ці процеси.

Гістохімічний аналіз з реактивом Люголя показав, що в залежності від варіанту досліду в паренхімних клітинах паростку накопичується вторинний крохмаль у вигляді крохмальних зерен, кількість якого визначається саме інтенсивністю росту і глибиною диференціації тканин паростку.

Встановлено, що при вирощуванні на світлі у паростків варіанту з ГК₃ амілопласти в паренхімних клітинах первинної кори і серцевини були відсутні зовсім, якісна реакція з реактивом Люголя була негативною (Рисунок 4.1.1).

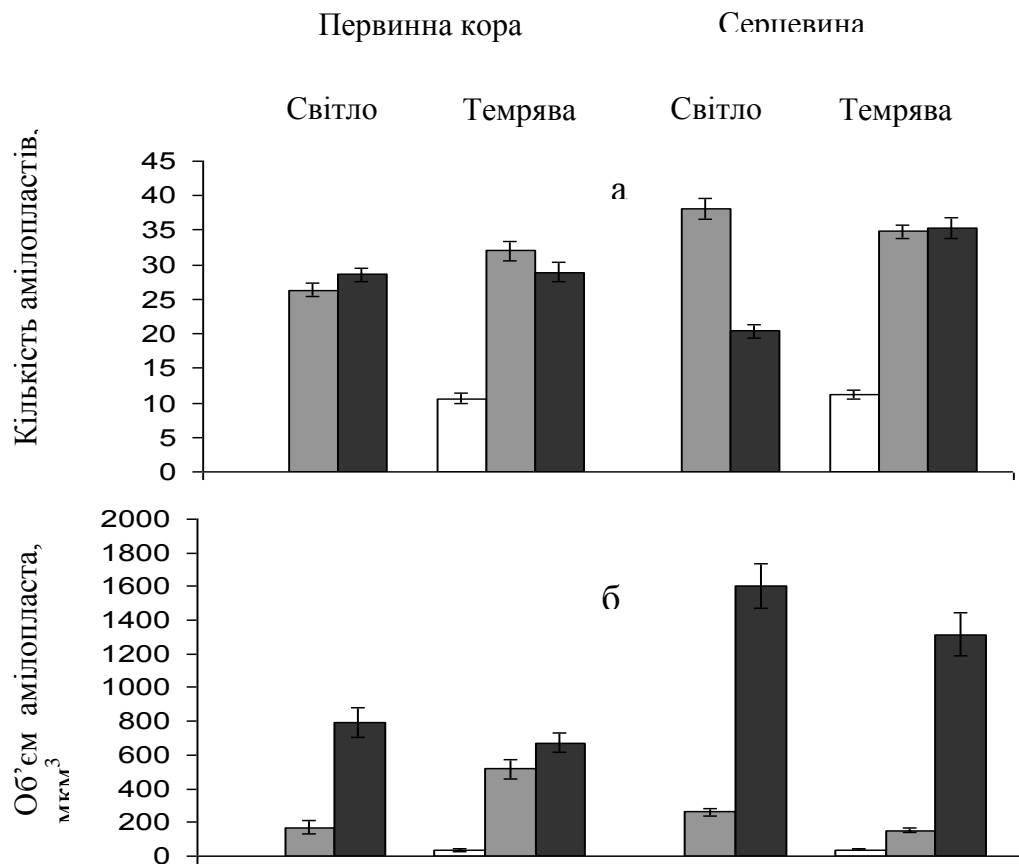


Рисунок 4.1.1. Вплив гібереллової кислоти (ГК₃, 150 мг/л) і паклобутразолу (0,05%) на формування амілопластів в клітинах паренхіми первинної кори та серцевини паростків картоплі сорту Поляна (а – кількість амілопластів в клітині, б – об'єм амілопласта).

□ - ГК₃, ■ - контроль, ■ - паклобутразол

В темряві за дії цього фітогормону формувалися дрібні амілопласти в окремих клітинах паренхіми первинної кори і серцевини паростку, кількість і розміри яких суттєво поступалися контролю і варіанту з паклобутразолом [229]. При цьому розміри амілопластів в паростках варіанту з паклобутразолом були значно більшими, ніж у контролі, особливо розмір амілопластів збільшувався в серцевині.

Таким чином, уповільнення росту і зменшення, відповідно, запиту на асиміляти точками росту за дії ретарданту призводило до посилення тимчасового депонування вторинного крохмалю в паренхімі кори і серцевини.

Аналіз активності амілазного комплексу в тканинах паростків за дії ГК₃ і паклобутразолу свідчить про дуже низьку швидкість ферментативного розщеплення крохмалю в паростках в цілому і відсутність достовірних відмінностей за дії вказаних препаратів у порівнянні з контролем. Так, після виявлення чіткої рістрегулюючої дії препаратів на паростки (18.04.2006 р.) в темряві у варіанті з ГК₃ вона становила $27,04 \pm 4,4$, у варіанті з ПБ – $27,98 \pm 2,15$, а у контролі – $25,14 \pm 3,34$ мг розщепленого крохмалю/г год. На світлі – відповідно, $20,6 \pm 3,68$; $18,2 \pm 4,3$ і $18,8 \pm 4,7$ мг/г год. Отже, дія гібереліну і його антагоністів не завжди реалізується через синтез і зміни активності амілази, як це відмічалось для злаків [133].

Таким чином, прискорення росту паростків за дії гібереліну супроводжувалося інтенсивним використанням вуглеводів на ростові процеси. Зменшення атрагуючого потенціалу паростків внаслідок інгібування активності апікальної меристеми і уповільнення процесів гістогенезу за дії антагоніста гіберелінів – паклобутразолу, призводило до депонування їх надлишку у вигляді вторинного крохмалю амілопластів.

Відомо, що в якості акцепторів асимілятів можуть виступати не лише структурні елементи рослини, але і процеси. Зокрема, загальні дихальні витрати можуть становити від 10 до 80% засвоєного при фотосинтезі

вуглецю [25, 29]. Разом з тим, дані літератури про вплив ретардантів на дихання рослин носять фрагментарний характер. Так, в дослідях з відокремленими листками плюща було встановлено, що екзогенний етилен посилює їх дихання [239], а під впливом хлорхолінхлориду в умовах підвищеної вологості зменшувалася інтенсивність дихання рослин нуту [218]. Обробка рослин цукрового буряку паклобутразолом і декстрелом у період утворення 14–16 листків знижувала інтенсивність фотосинтезу і збільшувала частку дихання у газообміні CO_2 [173]. В інших дослідях з виноградом встановлено, що двохкратна обробка 4-х річних пагонів винограду хлорхолінхлоридом не впливала на інтенсивність дихання [243]. Аналогічні результати отримані за дії декстрелу і паклобутразолу на рослинах малини [82]. Суперечливість даних про дію рістгальмуючих препаратів на інтенсивність дихання значно обмежує можливості аналізу впливу цієї групи регуляторів росту на формування донорно-акцепторних відносин в системі “депо асимілятів – ріст”.

Інтенсивність дихання рослин тісно пов’язана з ростовими процесами, як правило при посиленні росту інтенсивність дихання посилюється. Застосування ретардантів дозволяє чіткіше з’ясувати значення складових дихання при штучній зміні активності донора і акцептора, оскільки з’являється можливість змоделювати такий тип розбалансування активності донора і акцептора, при якому зменшується запит на асиміляти основним акцептором – паростком, що розвивається, внаслідок гальмування активності його меристем. Аналіз отриманих даних свідчить про суттєві зміни дихання за дії препаратів і специфіку їх впливу на цей процес на світлі і в темряві (Рисунок 4.1.2).

Обробка бульб картоплі гібереліном і ретардантами призводила до збільшення інтенсивності дихання, причому ефект дії посилювався на світлі. Зокрема, інтенсивність дихання бульб в контролі на світлі і в темряві практично не відрізнялася. Разом з тим, при застосуванні різних типів регуляторів росту, незалежно від типу ростової реакції (прискорення

проростання за дії ГК₃, гальмування за дії паклобутразолу і хлормекватхлориду) відмічалось посилення інтенсивності дихання, яке було максимальним під впливом ГК₃ і паклобутразолу за умов фотоморфогенезу.

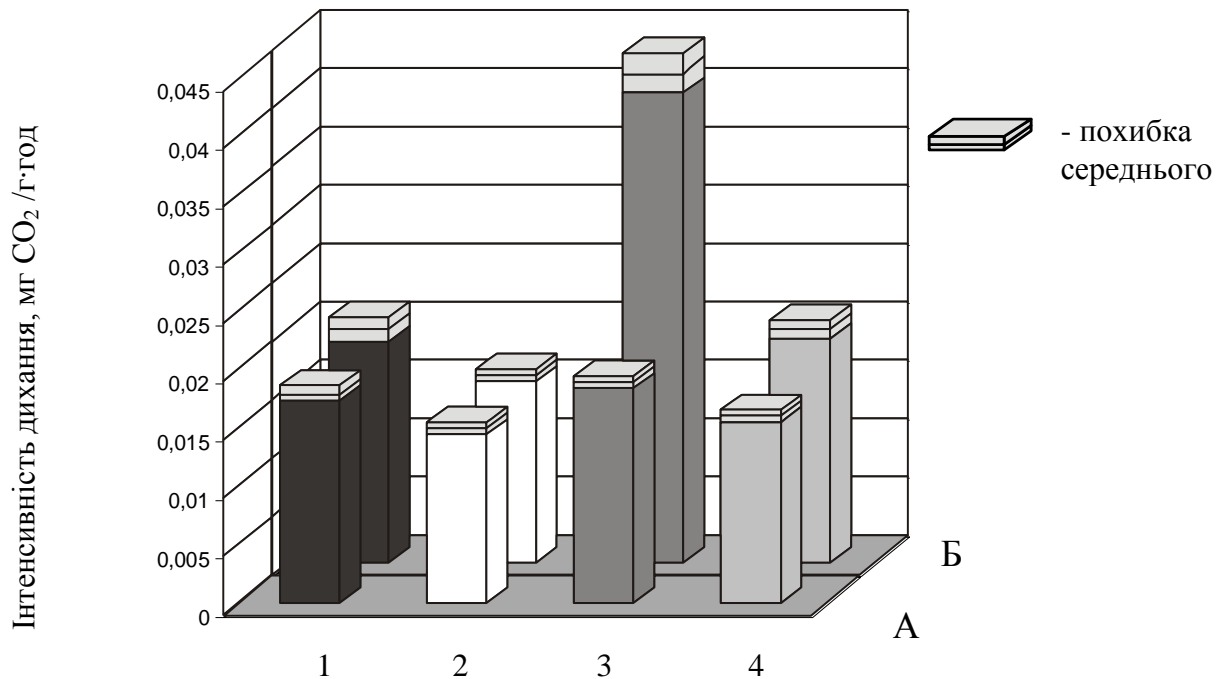


Рисунок 4.1.2. Інтенсивність дихання бульб картоплі сорту Поляна на світлі і в темряві за дії гібереліну і ретардантів (40-й день після обробки). А – скотоморфогенез, Б – фотоморфогенез. 1 - ГК₃ (150 мг/л), 2 - контроль, 3 - 0,05%-й паклобутразол, 4 - 1%-й хлормекватхлорид

Ці, на перший погляд суперечливі, дані пояснюються саме специфікою перебігу метаболічних процесів у бульбах картоплі як депонуючих асиміляти органів під час їх переходу до донорної функції в період проростання. Так, посилення дихання за обробки гібереліном зумовлене інтенсифікацією ростових процесів, в основі яких лежать гідроліз запасного крохмалю, транспорт цукрів у паростки та синтез їх структурних елементів, що супроводжується підвищенням енерговитрат порівняно з контрольними бульбами.

Щодо підвищення інтенсивності дихання за обробки паклобутразолом, то ключовим моментом для пояснення цього явища є те, що на світлі зазначена інтенсифікація була набагато сильнішою, ніж у темряві. Якщо взяти до уваги, що світло само по собі чинить гальмівний ефект на ріст паростків, то паклобутразол посилює цей ефект, або навпаки, – світло посилює дію ретарданту. Так, об'єм амілопластів у паростках за обробки паклобутразолом на світлі був значно більшим, ніж у темряві (див. рис. 4.1.1), що підтверджує зменшення витрат на ріст паростків асимілятів, які надійшли з бульби, та їх вторинне депонування. Отже, за дії ретарданту утворюється певний надлишок асимілятів.

Можна припустити, що при виході бульби із стану спокою процеси гідролізу крохмалю в них регулюються певним внутрішнім механізмом (за принципом біологічного годинника), який меншою мірою залежить від зовнішніх чинників, ніж наступний ріст паростків. Тому при гальмуванні їх росту ретардантом, світлом або обома чинниками одночасно витрати асимілятів на ріст зменшуються, а їх транспорт у паростки уповільнюється внаслідок зменшення атрагувальної здатності, що призводить до утворення в паростках надлишку доступного для дихання субстрату, й отже, інтенсифікації цього процесу. Проте на відміну від посилення дихання за обробки гібереліном, де воно забезпечує енергією та субстратами ріст паростків, посилення дихання за обробки ретардантом можна вважати до певної міри «холостим ходом», що спалює надлишок розчинних цукрів, утворених внаслідок незворотного гідролізу крохмалю у бульбах. Тобто в цьому разі темнове дихання виступає як альтернативний росту акцептор (аналогічно посиленню фотодихання в листках при гальмуванні відтоку асимілятів у разі зменшення на них попиту з боку акцепторів) [68, 69]. Частина ж асимілятів, які були спрямовані з бульби у паростки, незважаючи на гальмування їх росту паклобутразолом, вторинно депонується в амілопластах, що й призводить до істотного збільшення їх об'єму.

Відомо, що дихання росту забезпечує енергією формування нової фітомаси, а дихання підтримки – функціонально-активний стан структур, підтримання певної концентрації йонів та значень рН, збереження і ресинтез внутрішньоклітинного фонду метаболітів [25]. На нашу думку, отримані результати дозволяють зробити висновок про протилежну дію гібереліну та його антагоністів на складові дихання: стимуляція росту за дії ГК₃ супроводжується посиленням дихання росту, а підтримання гомеостазу клітини за дії синтетичних рістінгібуючих препаратів забезпечується посиленням дихання підтримки. В цілому на світлі в усіх варіантах дослідження спостерігалось підвищення інтенсивності дихання.

Таким чином, прискорення росту паростків за дії гібереліну супроводжувалося інтенсивним використанням вуглеводів на ростові процеси. Зменшення атрагуючого потенціалу паростків внаслідок інгібування активності апікальної меристеми і уповільнення процесів гістогенезу за дії антагоніста гіберелінів – паклобутразолу призводило до депонування їх надлишку у вигляді вторинного крохмалю амілопластів. Обробка бульб гібереліном і ретардантами призводила до збільшення інтенсивності дихання, причому ефект дії посилювався на світлі.

4.2. Використання резервної олії насіння для забезпечення процесів росту і розвитку проростків за умов формування різного запиту на резервні метаболіти

Відомо, що однією з найважливіших функцій гіберелінів при стимуляції процесу проростання насіння злакових культур є здатність стимулювати виділення зародком в ендосперм α -амілази, що веде до розщеплення крохмалю крохмальних зерен. Експериментально було доведено, що гіберелова кислота (ГК₃) стимулює синтез *de novo* чотирьох ізоферментів α -амілази в алейронових клітинах [210]. Антагоністи гіберелінів – четвертинні амонієві солі і триазолпохідні препарати, навпаки, суттєво

блокують активність цього ферменту, на чому базується α -амілазний тест визначення активності ретардантів [133].

При цьому слід відзначити, що практично невивченими залишаються особливості регуляції гіберелінами та ретардантами проростання насіння і запасуючих вегетативних органів рослин, які містять в якості резервної речовини не крохмаль, а інші сполуки – ліпіди, інулін, геміцелюлози тощо [30, 31]. Зокрема, в насінні соняшника крохмаль або відсутній, або заходиться в слідових кількостях, в якості резервної речовини використовуються ліпіди.

Інтерес до застосування ретардантів з метою регуляції росту і розвитку олійних культур підвищується в зв'язку із зростаючим значенням цих культур в світовому рослинництві. Разом з тим, ці роботи стосуються, в основному, питань регуляції морфогенезу в зв'язку з продуктивністю рослин [32, 91, 101, 120, 123, 124, 165]. Особливості ліпідного обміну при проростанні насіння соняшника за дії гіберелінів та їх антагоністів – ретардантів залишаються практично невивченими.

В зв'язку з цим, одним з основних завдань роботи було встановити вплив гібереліну і різних за механізмом дії ретардантів на інтенсивність мобілізації резервних ліпідів, активність ліпаз, зміни якісних характеристик і вмісту вищих жирних кислот в насінні соняшника під час проростання.

Отримані результати свідчать, що обробка ретардантами суттєво впливала на інтенсивність проростання насіння. Так, енергія проростання, визначена на 3-й день пророщування, в контролі становила $99,4 \pm 1,3\%$, у варіанті з гібереловою кислотою (ГК₃) – $99,8 \pm 1,1\%$, у варіанті з декстрелом – $97,6 \pm 1,6\%$, з паклобутразолом – $96,8 \pm 1,2\%$ і з хлормекватхлоридом – $93,6 \pm 1,2\%$. Обробка гібереліном стимулювала, а ретардантами – уповільнювала ріст проростків, найбільш сильну рістінгібуючу дію здійснював 1%-ний хлормекватхлорид (Рисунок 4.2.1).

Гістохімічний аналіз, проведений з реактивом Люголя на наявність крохмалю в насінні соняшнику гібриду Світоч, показав відсутність цього

резервного полісахариду. Вивчення активності α - і β -амілаз та їх суми протягом перших 3-х днів проростання в контролі та у варіантах з застосуванням ГК₃ і ретардантів показало відсутність активності амілазного комплексу. Таким чином, синтез амілаз в насінні при виході його зі стану спокою під впливом гіберелінів не є універсальним процесом, для культури соняшника дія гібереліну не призводить, очевидно, до синтезу амілаз *de novo* в насінні, яке проростає.

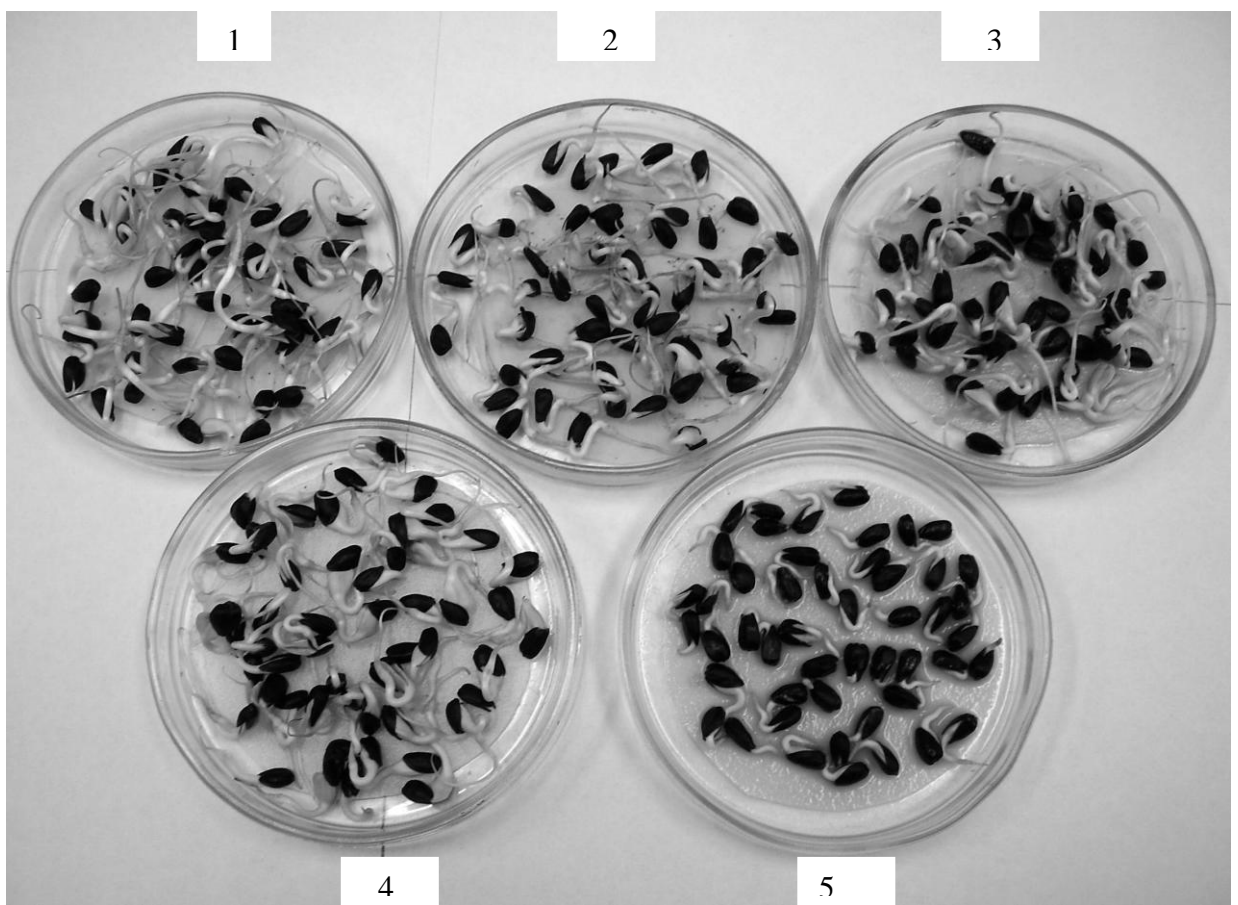


Рисунок 4.2.1. Дія гібереліну і ретардантів на інтенсивність проростання насіння соняшнику гібриду Світоч. 6-й день проростання.

1 - ГК₃ (150 мг/л), 2 – контроль, 3 – 0,05%-й паклобутразол,
4 – 0,5%-й декстрел, 5 – 1 %-й хлормекватхлорид

Відомо, що проростання насіння рослин, які містять в якості основної резервної речовини олію, супроводжується швидким зменшенням її вмісту в тканинах з одночасним накопиченням вуглеводів [118]. У перші дні проростання насіння соняшника суттєвих змін у вмісті олії не відбувається, різке зменшення її вмісту відбувається на 5-й і наступні дні проростання. Проведений нами аналіз вмісту олії в насінні на 6-й день проростання свідчить про більш повільне її використання у варіантах із застосуванням ретардантів у порівнянні з контролем і варіантом із застосуванням гібереліну (Рисунок 4.2.2).

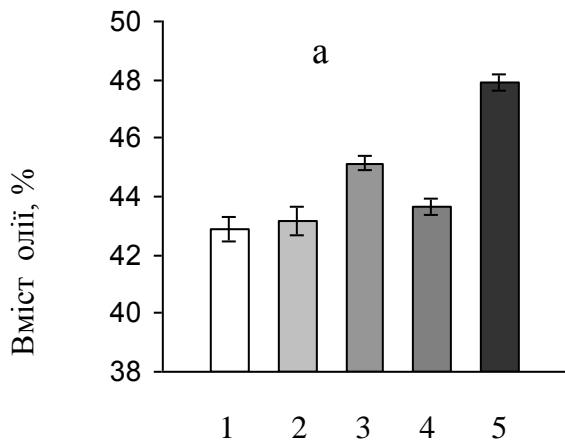
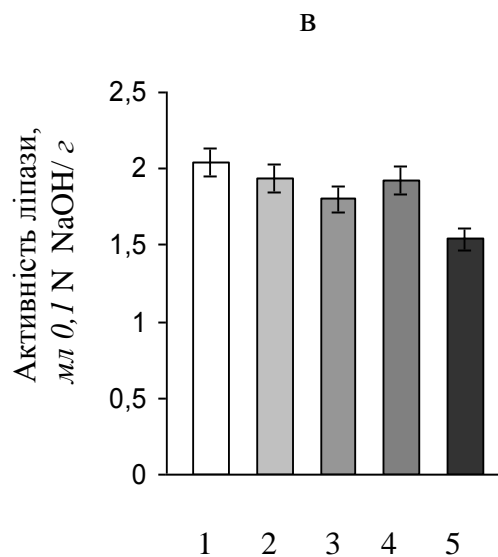
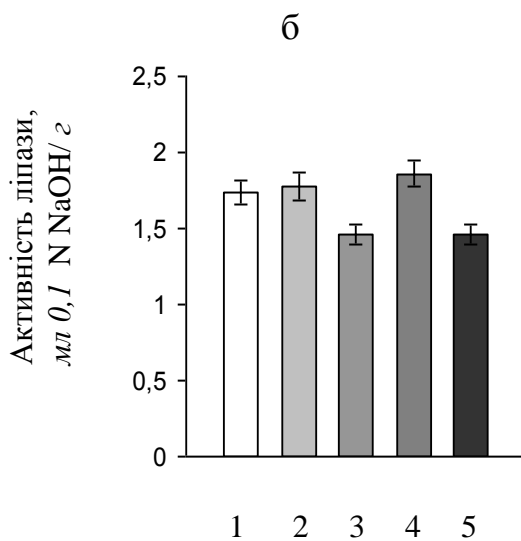


Рисунок 4.2.2. Дія гібереліну і ретардантів на вміст олії (а), активність кислих (б) та лужних (в) ліпаз в насінні соняшника гібриду Світоч (6-й день проростання): 1 - ГК₃ (150 мг/л), 2 - контроль, 3 - 0,5 %-й декстрел, 4 - 0,05%-й паклобутразол, 5 -1%-й хлормекватхлорид



Найбільш високий вміст олії відмічався у варіанті із застосуванням 1%-го хлормекватхлориду, що добре узгоджується з високоефективним гальмуванням проростання насіння цим препаратом (Рисунок 4.2.1).

Основну роль при гідролізі резервних ліпідів насіння, що проростає, відіграють ліпази (3.1.1.3). Ферменти синтезуються на мембранах ендоплазматичного ретикулулу і переносяться у вигляді секреторних пухирців до олеосом сім'ядолей, ендосперму і осьової частини зародку насіння. Вважається, що розпад олії в сферосомах починається після руйнування мембрани сферосом, що робить тригліцериди доступними для атаки кислої ліпази. Розщеплення вищих жирних кислот відбувається під впливом лужної ліпази в гліоксисомах [160]. Результати проведених нами досліджень свідчать, що під впливом ретардантів активність кислої і лужної ліпаз зменшувалася у порівнянні з контролем і варіантом із застосуванням ГК₃. Причому варіант із застосуванням 1%-го хлормекватхлориду, який характеризувався найменш інтенсивним проростанням насіння і використанням олії, відрізнявся і найменшою активністю кислих і лужних ліпаз (Рисунок 4.2.2).

Відомо, що процеси дозрівання і проростання насіння олійних культур супроводжуються суттєвими якісними змінами складу вищих жирних кислот, хоча послідовність їх перетворення при проростанні насіння залишається значною мірою невідомою [118, 194]. Аналіз ряду якісних характеристик олії, виділеної з насіння на 6-й день проростання по варіантах дослідження, дає можливість оцінити загальну спрямованість процесів, які супроводжують проростання насіння соняшника. Зокрема, за дії ГК₃ і різних типів ретардантів відбувалися зміни кислотного, лужного і ефірного чисел олії у порівнянні з контролем (Таблиця 4.2.1).

Кислотне число характеризує загальну кількість вільних вищих жирних кислот в олії. Отримані дані свідчать, що під впливом ретардантів вміст вільних жирних кислот в олії був меншим, ніж у варіанті з ГК₃ і контролі, причому найменше їх було у варіанті з 1%-ним хлормекватхлоридом, який

спричиняв найбільшу рістгальмуючу дію (Рисунок 4.2.1). Це дозволяє зробити висновок про більш повільний гідроліз олії запасних тканин насіння за дії цього ретарданту [82]. Число омилення характеризує середню молекулярну масу вищих жирних кислот олії, а ефірне число – вміст гліцерину в ній.

Результати наших досліджень свідчать, що у варіантах, в яких відбувалися найбільш інтенсивні зміни ростових процесів (дія ГК₃ і 1%-го хлормекватхлориду), ці показники змінювалися в діаметрально протилежних напрямках.

Таблиця 4.2.1. Дія ГК₃ і ретардантів на якісні характеристики олії насіння соняшнику гібриду Світоч (6-й день проростання)

Показник	Контроль	ГК ₃ (150 мг/л)	0,05%-й паклобут-разол	0,5%-й декстрел	1 %-й хлормекват-хлорид
Кислотне число (мг КОН/г олії)	4,1±0,2	3,9± 0,1	3,6±0,2	3,8±0,2	*2,2±0,2
Число омилення (мг КОН/г олії)	172,2±7,0	*189,7±4,2	177,3±5,1	179,7±7,3	*152,3±6,2
Ефірне число (мг КОН/г олії)	168,1±6,8	*185,8±4,1	173,7±4,9	*175,9±7,1	*150,1±6,0

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

Високе значення числа омилення олії у варіанті із застосуванням ГК₃ є показником більш інтенсивного окиснення високомолекулярних ВЖК до кислот з меншою молекулярною масою при стимуляції процесу проростання фітогормоном. І навпаки – зменшення цього показника у варіанті з

0,25%-ним хлормекватхлоридом, який найбільше інгібував проростання насіння, є свідченням уповільнення окиснення ВЖК. Більш високий вміст гліцерину в олії під впливом ГК₃ свідчить, очевидно, про більш повільне його використання на утворення цукрів у проростаючому насінні на перших етапах розвитку, ніж використання для цього жирних кислот.

Хроматографічний аналіз соняшnikової олії дозволив встановити наявність дев'яти вищих жирних кислот – міристинової, пальмітинової, пальмітолеїнової, стеаринової, олеїнової, лінолевої, ліноленової, арахінової і бегенової, вміст яких по варіантах досліду був різним (Таблиця 4.2.2).

Процес проростання насіння супроводжувався суттєвим зменшенням вмісту ВЖК в тканинах проростків у порівнянні з вмістом їх у насініні. Аналіз отриманих результатів свідчить, що під дією ГК₃ відбувалося зменшення вмісту суми насичених жирних кислот у порівнянні з контролем. Давно встановлено, що утилізація ВЖК в насінні, що проростає, може відбуватися шляхом α - і β -окиснення, внаслідок цих процесів відбувається утворення з них органічних кислот і цукрів [197]. В усіх варіантах досліду із застосуванням ретардантів відмічалася протилежна картина – підвищений у порівнянні з контролем вміст суми насичених і ненасичених жирних кислот, що свідчить про інгібування антигібереліновими препаратами утилізації ВЖК в процесі проростання насіння [82].

У низці досліджень відмічалася, що проростання насіння олійних культур супроводжується зміною співвідношення ненасичені/насичені ВЖК в бік останніх завдяки процесам сатурації [118]. Отримані результати підтверджують цю закономірність – по всіх варіантах досліду на 6-й день проростання це співвідношення було значно нижчим, ніж в олії сухого насіння (Таблиця 4.2.2). Найбільш суттєво зменшився вміст основних ненасичених ВЖК соняшnikової олії – олеїнової і лінолевої. Разом з тим, не встановлено чіткої залежності між застосуванням препаратів і вказаним співвідношенням в процесі проростання насіння.

Таблиця 4.2.2. Вміст вищих жирних кислот в сухому насінні і тканинах проростків соняшника гібриду Світоч за дії ГК₃ і ретардантів (мг/г сухої речовини, 6-й день проростання)

Показник	Сухе насіння	Контроль	ГК ₃ (150 мг/л)	0,05%-й паклобутразол	0,5%-й декстрел	1%-й хлормекватхлорид
Міристинова	0,23±0,006	0,24±0,010	*0,19±0,003	*0,19±0,003	*0,19±0,008	0,23±0,003
Пальмітинова	28,61±0,04	24,94±0,01	*22,93±0,04	*24,31±0,04	*25,16±0,03	*26,1±0,08
Пальмітолеїнова	0,64±0,003	0,29±0,003	*0,27±0,003	*0,27±0,006	*0,25±0,009	*0,34±0,003
Олеїнова	159,73±0,13	135,6±0,13	*136,4±0,18	*134,2±0,11	*146,1±0,13	*152,2±0,16
Стеаринова	21,21±0,06	18,1±0,03	18,2±0,18	18,0±0,07	*19,6±0,13	*20,4±0,16
Лінолева	291,83±2,10	236,2±1,93	231,7±3,46	*250,8±3,29	*242,4±0,91	*264,7±0,05
Ліноленова	6,93±0,07	6,62±0,09	6,78±0,04	6,61±0,03	*6,2±0,13	*7,45±0,04
Арахінова	2,27±0,03	2,07±0,02	*2,17±0,01	2,16±0,04	*2,21±0,03	*2,32±0,04
Бегенова	3,91±0,01	4,58±0,01	*4,38±0,03	*5,1±0,01	*8,82±0,01	*5,15±0,01
Сума насичених кислот	56,23±0,14	49,69±0,08	*47,87±0,26	49,75±0,19	*55,98±0,11	*54,20±0,42
Сума ненасичених кислот	459,13±2,3	378,7±1,15	375,15±3,68	*391,88±3,43	*395,01±1,18	*424,69±0,25
Співвідношення ненасичені/насичені кислоти	8,16	7,62	7,84	7,87	7,06	7,84

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

Узагальнений аналіз отриманих результатів підтвердив, що гальмівний ефект ретардантів на проростання насіння соняшника та процеси мобілізації його головної резервної речовини – олії був виражений значно сильніше, ніж стимулювальний вплив екзогенного гібереліну. Очевидно, це пояснюється тим, що у проростаючому насінні цілком достатньо ендогенних гіберелінів для ініціації регуляторних механізмів гідролізу ліпідів та окиснення жирних кислот. А от блокування синтезу гіберелінів (паклобутразол, хлормекватхлорид) або сайтів його дії (декстрел) призводить до гальмування мобілізації резервних речовин і як наслідок – до уповільнення росту проростків. Отже, можна дійти висновку, що гіберелін є важливою ланкою унікального регуляторного механізму мобілізації резервних речовин у проростаючому насінні незалежно від їх хімічної природи. Очевидно, цей гормон є необхідною складовою первинного сигнального ланцюга, що активує або запускає синтез ферментів гідролізу запасних речовин, специфічних для різних видів рослин (амілаз у злаків або ліпаз в олійних), а кінцева реалізація наслідків його дії залежить від генотипу рослини.

Інформативною моделлю переключення зв'язків в системі «донор-акцептор» може стати розвиток сім'ядольних листків рослин. Ця модель є цікавою тому, що при її аналізі немає потреби враховувати процеси дальнього транспорту асимілятів. Донор і акцептор (сім'ядоля – сім'ядольний листок) представлені одним органом і лише розділені у часі.

Відомо, що світло змінює програму розвитку рослин – скотоморфогенез (ріст в темряві) і фотоморфогенез (ріст на світлі) характеризуються відмінностями у швидкості і тривалості росту окремих частин проростка (корінь, гіпокотиль, листки) [26], що суттєво змінює атрагувальний потенціал органів і швидкість відтоку асимілятів з сім'ядолей.

За сучасними уявленнями, фітогормони включені в систему трансдукції світлового сигналу [23, 26]. Результати генетичного аналізу гібереліносигнальних і фітохромних мутантів свідчать про взаємодію між

гормональною і фітохромною сигнальними системами [23]. Зокрема, за дії світла змінюється метаболізм і чутливість рослин до гіберелінів [211].

В зв'язку з викладеним, доцільно проаналізувати особливості формування донорно-акцепторних відносин в проростках гарбуза в системі «депо асимілятів – ріст» під впливом гібереліну (GK_3) та його антагоністу хлормекватхлориду за умов ското- і фотоморфогенезу.

Як видно з представлених даних, рослини, які вирощувалися в темряві, розвивалися за програмою скотоморфогенезу (Рисунок 3.3, Розділ 3). Вони характеризувалися більш довгим гіпокотилем, наявністю гіпокотильної петлі, жовтим забарвленням сім'ядольних листків. На розсіяному світлі рослини розвивалися за програмою фотоморфогенезу: гіпокотиль був більш коротким, гіпокотильна петля випрямлялася, сім'ядольні листки розросталися і набували інтенсивного зеленого кольору.

Ріст проростків гарбуза пригнічувався на світлі, однак обробка проростків гібереловою кислотою значно знімала ефект, викликаний світлом. Відомо, що хлормекватхлорид перериває біосинтез гіберелінів на етапі перетворення копаліл-пірофосфату в ент-каурен [34]. За умов зменшення синтезу гібереліну під впливом ретарданту рістгальмуючий ефект світла посилювався. Це дозволяє зробити висновок, що гібереліни є активними модифікаторами фоторецепторної системи рослин. Аналогічні висновки зроблені і іншими авторами при взаємодії світла різної довжини хвилі і фітогормонів в процесах ското- і фотоморфогенезу рослин арабідопсису [42] і квасолі [26].

Отримані нами результати свідчать про суттєвий вплив гібереліну і ретарданту на проростання та інтенсивність використання резервних сполук сім'ядолей насіння гарбуза (Таблиця 4.2.3). Гіберелін прискорював, а ретардант уповільнював проростання [86]. Визначення коефіцієнту використання резервних речовин насіння (показник відношення сумарної сухої маси гіпокотилля і кореня до сухої маси цілої рослини) показало, що у проростків, які росли на світлі, на момент повного розкриття сім'ядольних

листіків (12-й день проростання) найбільше значення цього показника було під впливом ГК₃, а за дії ССС він зменшувався в порівнянні з контролем. У проростків, що росли в темряві, використання резервних речовин йшло більш інтенсивно. Застосування хлормекватхлориду викликало зниження коефіцієнту використання резервних речовин насіння у порівнянні з контролем і гібереліном. Аналогічні результати по використанню резервних сполук сім'ядолей при проростанні насіння квасолі на світлі і в темряві отримані також іншими авторами [26].

Таблиця 4.2.3. Дія гібереліну і хлормекватхлориду на інтенсивність використання резервних речовин сім'ядолей та енергію проростання насіння гарбуза сорту Мозоліївський 15

Варіант	Коефіцієнт використання резервних речовин насіння гарбуза, %		Енергія проростання насіння, %
	Фотоморфогенез	Скотоморфогенез	
Контроль	18,3±0,64	35,9±0,85	76,8±1,98
ГК ₃ (150 мг/л)	*22,2±0,35	*38,4±0,32	*87,5±2,3
ССС (0,25%)	*13,87±0,56	*22,9±0,18	*60,67±1,7

Примітки: 12-й день проростання; *- різниця достовірна при $P \leq 0,05$

Визначення вмісту олії в насінні та сім'ядольних листках проростків гарбуза показало, що процес проростання характеризується інтенсивним використанням цієї резервної речовини, причому світло і застосовані препарати впливали на цей процес (Рисунок 4.2.3). Зокрема, на 12-й день проростання найбільше резервної олії залишалося в сім'ядольних листках фотоморфогенетичних рослин за дії хлормекватхлориду, що чітко

корелювало з найменш інтенсивними темпами росту проростків в цьому варіанті.

Більш високий вміст резервної олії за дії антагоністу гібереліну – хлормекватхлориду зберігався в сім'ядолях у порівнянні з контролем як в темряві, так і на світлі, що чітко корелювало з уповільненням росту проростків за дії ретарданту [86]. Разом з тим, посилення росту проростків за дії гібереліну (ГК₃) не супроводжувалося більш інтенсивним використанням олії, вміст її у цьому варіанті був більш високим, ніж у контролі.

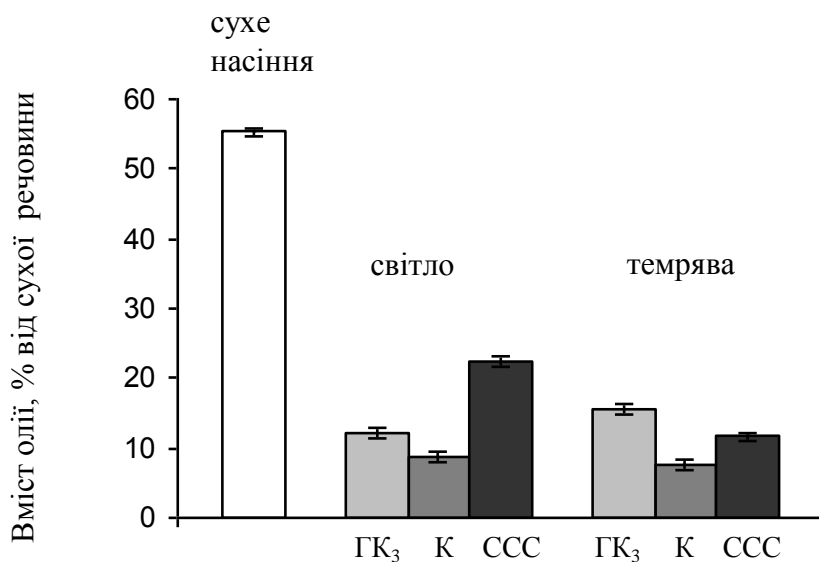


Рисунок 4.2.3. Дія гіберелової кислоти (ГК₃, 150 мг/л) і хлормекватхлориду (ССС, 0,25%) на інтенсивність використання резервної олії проростками гарбуза сорту Мозоліївський 15. 12-й день проростання

На нашу думку це свідчить про те, що за дії фітогормону посилений ріст визначається не лише швидкою утилізацією ліпідів, але і посиленням гідролізом, і включенням в ростові процеси інших резервних речовин сім'ядолей (білків, полісахаридів) [1, 182, 226].

Хроматографічний аналіз олії, виділеної із сім'ядоль насіння і проростків гарбуза сорту Мозоліївський 15, виявив шість вищих жирних кислот — пальмітинову, стеаринову, олеїнову, лінолеву, ліноленову та арахінову, що підтверджує існуючі в літературі дані [44]. Відомо, що проростання насіння культур, що містять олію в якості резервної речовини, супроводжується зменшенням співвідношення ненасичені/насичені ВЖК як наслідок процесів сатурації [118]. Отримані нами результати підтверджують цю закономірність – у всіх варіантах досліду на 12-й день проростання це співвідношення було значно нижчим, ніж в олії сухого насіння (Таблиця 4.2.4). Аналогічні зміни відмічені нами і при проростанні насіння соняшнику за дії гібереліну і ретардантів (Таблиця 4.2.2). Разом з тим, не встановлено чіткої залежності між застосуванням препаратів і вказаним співвідношенням в процесі проростання насіння, що, на нашу думку, свідчить про відсутність впливу гіберелінів на активність сатурації [82].

Найістотніше змінився вміст двох ненасичених ВЖК – олеїнової (зменшився по всіх варіантах досліду) і ліноленової (навпаки, збільшився).

Отримані результати дослідження свідчать, що за умов ското- і фотоморфогенезу відбуваються певні зміни в співвідношенні ВЖК олії сім'ядольних листків. Зокрема, на світлі у всіх варіантах досліду збільшувався вміст стеаринової кислоти у порівнянні з олією сухого насіння, а в темряві таке збільшення відмічалось лише у варіанті з ГК₃, у контролі і у варіанті з ретардантом вміст цієї кислоти не відрізнявся від олії сухого насіння. Особливо значні зміни відбувалися у вмісті ненасичених ВЖК – олеїнової і лінолевої за умов скотоморфогенезу. Якщо на світлі процес формування листків із сім'ядолей не супроводжувався суттєвими змінами співвідношення ненасичених жирних кислот, то в темряві у контролі і за дії хлормекватхлориду відбувалося значне зменшення вмісту

Таблиця 4.2.4. Вміст вищих жирних кислот в олії сухого насіння і сім'ядоль проростків гарбуза сорту Мозоліївський 15 за дії гіберелової кислоти (ГК₃, 150 мг/л) і хлормекватхлориду (ССС, 0,25%-й розчин) за умов фото- і скотоморфогенезу (%)

Показник	Суше насіння	Фотоморфогенез			Скотоморфогенез		
		ГК ₃	Контроль	ССС	ГК ₃	Контроль	ССС
Пальмітинова	11,72±0,04	*10,93±0,01	10,36±0,15	*11,85±0,13	*11,46±0,23	13,22±0,12	13,68±0,19
Стеаринова	5,87±0,07	*8,12±0,02	7,93±0,01	8,06±0,16	*8,06±0,04	5,38±0,09	5,39±0,08
Олеїнова	25,63±0,15	23,75±0,06	23,94±0,11	*24,59±0,01	*24,22±0,17	14,08±0,08	*14,89±0,06
Лінолева	56,48±0,25	*54,00±0,08	53,74±0,05	53,76±0,32	*53,70±0,07	63,04±0,31	*63,83±0,06
Ліноленова	0,09±0,005	*2,74±0,04	3,61±0,005	*1,44±0,02	*2,04±0,02	4,03±0,03	*2,1±0,11
Арахінова	0,21±0,003	0,45±0,005	0,42±0,025	*0,30±0,005	*0,52±0,005	0,25±0,005	*0,11±0,005
Вміст насичених кислот	17,8±0,113	*19,5±0,03	18,71±0,19	*20,21±0,29	*20,04±0,28	18,85±0,22	19,18±0,27
Вміст ненасичених кислот	82,2±0,41	*80,49±0,18	81,29±0,17	*79,79±0,35	*79,96±0,26	81,15±0,42	80,82±0,23
Ненасичені/ насичені кислоти	4,6	4,1	4,3	3,95	3,99	4,3	4,2

Примітки: 12-й день проростання; *- різниця достовірна при $P \leq 0,05$

олеїнової і зростання вмісту лінолевої кислот. На нашу думку, це пояснюється тим, що крім інших ознак, фотоморфогенез реалізується через ріст листкової пластинки і процес утворення хлоропластів.

Вже давно встановлено, що формування зелених листків на світлі супроводжується інтенсивним накопиченням в мембранах хлоропластів гліколіпідів, до складу яких входить ліноленова кислота [241]. Відомо, що перетворення олеїнової кислоти в лінолеву, а останньої – в ліноленову кислоту відбувається послідовно під дією специфічних десатураз [149]. Оскільки в темряві перетворення етіопластів в хлоропласти не відбувається, вказані зміни можуть визначатися блокуванням або уповільненням перетворення лінолевої на ліноленову кислоту внаслідок гальмування процесу хлоропластогенезу. Під дією гібереліну у темряві співвідношення між олеїновою та лінолевою кислотами наближається до такого на світлі. Хоча повноцінні хлоропласти при цьому не формуються, можна припустити, що початкові етапи хлоропластогенезу за цих умов відбуваються інтенсивніше та просуваються далі, ніж у контролі або за обробки ретардантом.

Нами встановлено, що гіберелін і хлормекватхлорид не впливали на загальну кількість і розміри хлоро- і етіопластів в асиміляційній тканині листків гарбуза за умов фото- і скотоморфогенезу (Рисунок 4.2.4.). Разом з тим, на світлі сім'ядолі переходили до автотрофного живлення, про що свідчать результати вивчення фотосинтезу дослідних рослин (Таблиця 4.2.5).

Відомо, що в якості донора і акцептора виступають не тільки органи, тканини, клітини і органоїди, але й процеси – фотосинтез, ріст, дихання [29]. Ростова функція рослини залежить не лише від особливостей будови і потужності фотосинтетичного апарату, але значною мірою визначається співвідношенням дихання і фотосинтезу в онтогенезі рослини [25]. Встановлено, що загальні дихальні витрати можуть сягати 30-80 % від

засвоєного при фотосинтезі вуглецю [20, с. 101], причому зміни у донорно-акцепторній системі рослини, викликані шляхом видалення частини акцептора, не тільки пригнічують фотосинтез, але й можуть посилювати темнове дихання [105].

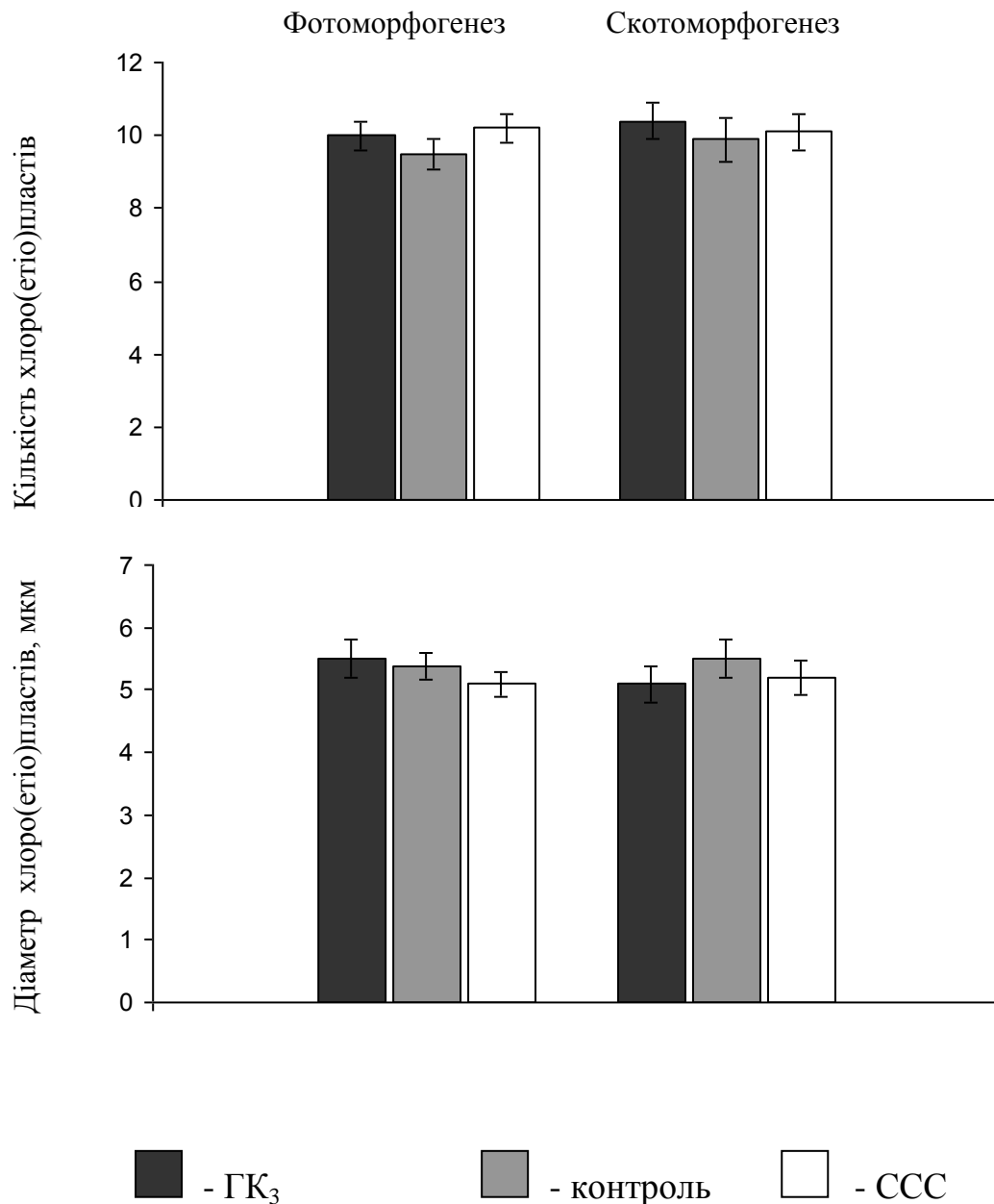


Рисунок 4.2.4. Кількість і діаметр хлоро- та етіопластів сім'ядолей гарбуза сорту Мозолівський 15 за дії гібереліну (150 мг/л) та хлормекватхлориду (0,25%) за умов фото- і скотоморфогенезу

На сучасному етапі дихання розглядається як потужний метаболічний акцептор вуглецю, а співвідношення дихання/фотосинтез значною мірою

характеризує напруженість донорно-акцепторних відносин в рослині [29]. При цьому масштаби дихальних витрат у порівнянні з грес-фотосинтезом при переході на інші рівні донорно-акцепторних відносин з'ясовані далеко не повністю.

Отримані результати досліджень свідчать, що застосування гібереліну і хлормекватхлориду в умовах фото- і скотоморфогенезу суттєво впливало на газообмін проростків (Таблиця 4.2.5). Так, у проростках, що росли у темряві, контрольний варіант відзначався найменшою інтенсивністю темного дихання [71]. Разом з тим, при застосуванні різних типів регуляторів росту, незалежно від типу ростової реакції (прискорення проростання за дії ГК₃ і гальмування за дії хлормекватхлориду) відмічалось посилення інтенсивності дихання. Аналогічні результати були нами отримані при вивченні впливу гібереліну і ретардантів на дихання бульб картоплі (див. рис. 4.1.2).

Таблиця 4.2.5. Інтенсивність газообміну проростків гарбуза сорту Мозоліївський 15 під впливом гібереліну (ГК₃, 150 мг/л) і хлормекватхлориду (ССС, 0,25%-й розчин) за умов фото- і скотоморфогенезу (мг СО₂/г сух. речов · год; 12-й день проростання)

Варіант досліджу	Фотоморфогенез				Ското-морфогенез
	Інтенсивність дихання (R)	Видимий фотосинтез	Істинний фотосинтез (Pg)	R / Pg	Інтенсивність дихання (R)
ГК ₃	*1,14±0,03	*0,81±0,03	*1,95±0,06	0,59	*3,00±0,12
Контроль	1,70±0,07	0,95±0,02	2,65±0,09	0,64	2,03±0,08
ССС	*2,57±0,08	*0,32±0,01	2,89±0,09	0,89	*2,94±0,11

Примітка: *- різниця достовірна при P≤0,05

На нашу думку, отримані результати підтверджують сформульоване нами положення про активізацію різних складових дихання за дії застосованих препаратів на рослинах картоплі. Отримані результати дозволяють зробити висновок про протилежну дію гібереліну та його антагоністів на складові дихання: стимуляція росту за дії ГК₃ супроводжується посиленням дихання росту, а підтримання гомеостазу клітини за дії рістінгібуючого препарату хлормекватхлориду забезпечується посиленням дихання підтримки.

У проростках, що росли на світлі, найвища інтенсивність дихання спостерігалася у варіанті з хлормекватхлоридом, а найменша – з гібереліном. Взагалі, по всіх варіантах досліду інтенсивність темного дихання у проростків, які переходили на світлі з гетеротрофного на автотрофне живлення, була нижчою, ніж у вирощених в темряві (Таблиця 4.2.5). На нашу думку, зменшення інтенсивності істинного фотосинтезу в перерахунку на одиницю маси сухої речовини під впливом ГК₃ у порівнянні з контролем можна пояснити меншою ваговою часткою сім'ядолей в цьому варіанті у порівнянні з цілою рослиною. При цьому в контролі і у варіанті із застосуванням хлормекватхлориду суттєво збільшувалися дихальні витрати (R/Pg).

Таким чином, донорна функція сім'ядольних листків фотоморфогенетичних рослин обмежується збільшенням дихальних витрат, внаслідок чого зменшується частка асимілятів, які направляються на потреби органогенезу.

4.3. Ремобілізація азотовмісних сполук в процесах проростання насіння при екзогенному стимулюванні та інгібуванні росту проростків

Цілісність рослинного організму базується на взаємодії органів і активному обміні органічних і мінеральних речовин між ними. Основні

закономірності фотосинтезу і перерозподілу потоків асимілятів по рослині при зміні інтенсивності росту окремих органів рослини достатньо повно вивчено в межах концепції “source-sink“. Однак характер надходження і перерозподілу азотистих сполук між органами рослини при змінах напруженості донорно-акцепторних відносин під час гетеротрофного розвитку взагалі (і під впливом гіберелінів і ретардантів зокрема) залишаються значною мірою невивченими. Оскільки ретарданти є модифікаторами гормонально-інгібіторного балансу в рослині, виникає питання про зміни у надходженні і перерозподілі між органами рослин сполук азоту за дії препаратів цієї групи.

В літературі є достатньо даних про те, що існує чітка залежність між інтенсивністю росту, фотосинтезу, диханням і азотним живленням рослини. Спостерігалася позитивна кореляція між вмістом білкового азоту та інтенсивністю фотосинтезу [240] і диханням рослин [25, с. 87; 97, 145], а також перерозподіл білкового азоту протягом вегетації з вегетативних у генеративні органи рослини [145], з чим пов'язують зміни інтенсивності фотосинтезу і дихання органів в онтогенезі [25].

Обмін азотистих сполук під впливом хлорхолінхлориду достатньо повно вивчений у злакових, бобових та деяких інших культур [48, 164]. Відмічалось значне накопичення загального азоту та посилення накопичення білку [45, 60], ряд змін у співвідношенні білкових фракцій [75], підвищення термостійкості розчинних білків листка під впливом ретарданту [13].

За дії ретардантів на ранніх етапах вегетації картоплі в цілому відмічався підвищений вміст азоту в усіх органах рослини. У процесі вегетації відбувалося поступове зменшення концентрації цього елемента в органах, що, очевидно, зумовлено інтенсивністю накопичення органічних речовин і, відповідно, біорозбавленням вмісту елементів [157, 158].

Вивчення азотного обміну у яблуні та айви показало, що хлорхолінхлорид впливає на синтез та реутилізацію білкових сполук [58,

59], уповільнює розпад білку і посилює процеси амідування у верхній частині пагону яблуні [18]. Результати досліджень свідчать також про те, що обробка насаджень хлорхолінхлоридом здійснює суттєвий вплив на динаміку азотовмісних сполук в вегетативних органах ягідних культур. Відмічалось збільшення вмісту загального і білкового азоту як у стеблах, так і в листках малини, чорноплідної горобини, агрусу [82, 89, 90].

На думку авторів, збільшення вмісту азотовмісних сполук у вегетативних органах ягідних культур пов'язане із уповільненням їх надходження і використання у ростових центрах, активність яких під впливом ретарданту інгібується. Одержані результати вивчення гормонального комплексу пагонів малини під впливом ретардантів різної хімічної природи свідчать, що в основі такого зменшення атрагувальної активності зон росту пагона лежить зменшення вмісту і активності індолілоцтової кислоти і гіберелінів [81]. Одержані цими авторами результати свідчать про значне зменшення вмісту азотистих речовин у вегетативних органах ягідних культур в червні - липні. Відмічений факт автори пояснюють реутилізацією білків і відтоком азотистих сполук у нову потужну акцепторну зону – плоди, що формуються. Цей висновок підтверджується ще й тим, що в листках суниці в серпні, після завершення плодоношення, спостерігалось чітке збільшення вмісту загального і небілкового азоту. Аналогічні дані про неухильне зменшення вмісту азотистих сполук у різних культур протягом вегетації одержані в ряді інших робіт [25, 60].

При цьому, збільшення навантаження пагонів дозріваючими ягодами під впливом ретарданту (збільшення ємності акцептора) викликало більш інтенсивний відтік сполук азоту і амінокислот з вегетативних органів в дозріваючі плоди.

Аналогічні результати отримані і на інших культурах. Зокрема, обробка рослин цукрового буряка різними концентраціями триазолпохідного препарату паклобутразолу у фазу 20-22 листків зумовила зменшення вмісту

білкового азоту в листках і збільшення його вмісту в коренеплодах [172, 173]. Застосування ретардантів різної хімічної будови на рослинах озимого ріпаку у фазу бутонізації призводило до короткочасного збільшення співвідношення вмісту білкового азоту до небілкового у вегетативних органах. У подальшому формування нових атрагувальних центрів – стручків на додаткових гілочках першого порядку і збільшення попиту на асиміляти призводило до зниження цього показника внаслідок відтоку продуктів гідролізу азотовмісних сполук з вегетативних органів до стручків [141].

Наведені результати досліджень вказують на тісний зв'язок між зміною атрагувальної потужності органів під впливом ретардантів і перерозподілом азотистих сполук по органах рослини [79]. Зміна напруженості донорно-акцепторних відносин внаслідок появи додаткових акцепторних ємностей при застосуванні ретардантів значною мірою регулює вміст і перерозподіл сполук азоту в органах рослини.

Оскільки суть змін характеру донорно-акцепторних відносин полягає у перерозподілі потоків асимілятів між органами рослин, для розробки заходів екзогенної регуляції онтогенезу необхідно мати чітке уявлення про динаміку накопичення і перерозподілу азотистих речовин в рослині.

Для вивчення питання утилізації резервних азотистих сполук в системі «депо асимілятів – акцептор» важливою моделлю може стати розвиток сім'ядольних листків рослин. Це дозволяє аналізувати транслокацію лише резервних форм азотистих сполук і виключити «свіжий» азот, який надходить з кореневої системи за рахунок мінерального живлення. Донор і акцептор (сім'ядоля – сім'ядольний листок) представлені одним органом і лише розділені у часі – під час гетеротрофної фази розвитку сім'ядоля виконує функцію донора, а після формування фотосинтетичного апарату виступає як акцептор елементів живлення, в тому числі і азоту.

На нашу думку, для більш глибокого осмислення характеру змін донорно-акцепторних відносин за дії ретардантів доцільно проаналізувати

динаміку вмісту різних форм азоту та їх співвідношення на різних етапах росту і розвитку при штучній зміні активності акцептора за дії гібереліну та його антагоністу (Таблиця 4.3.1).

Попередніми дослідженнями інших авторів встановлено, що клітини сім'ядолей насіння гарбуза заповнені запасними білками алейронових зерен, які інтенсивно використовуються в процесі росту [61]. Цими авторами встановлено, що в ізольованих сім'ядолях загальна кількість білку протягом перших етапів їх росту змінюється відносно мало і фітогормони, в тому числі і гіберелін, практично не впливали на цей процес. Автори пояснюють цей факт тим, що в ізольованих сім'ядолях одночасно йдуть процеси розпаду резервних білків і новоутворення білків, пов'язаних з перетворенням сім'ядолей у зелений листок.

Таким чином, при штучному виключенні з системи акцептора (гіпокотилія), відбувається перерозподіл резервного білку в межах донора (ізольована сім'ядоля) і відтік азотовмісних сполук в інші органи не йде.

Таблиця 4.3.1. Вміст різних форм азоту в сім'ядолях проростаючого насіння гарбуза сорту Мозолівський 15 під впливом гібереліну і хлормекватхлориду за умов фото- і скотоморфогенезу (% на масу сухої речовини)

Варіант досліджу	Азот загальний	Азот білковий	Азот небілковий
Сухе насіння	11,08±0,02	10,40±0,01	0,68±0,01
Фотоморфогенез			
Контроль	6,05±0,01	4,04±0,01	2,01±0,04
ГК ₃	*5,99±0,02	*3,68±0,01	*2,31±0,03
ССС	*7,13±0,02	*4,94±0,04	*2,19±0,02
Скотоморфогенез			
Контроль	6,91±0,01	4,75±0,01	2,16±0,05
ГК ₃	*6,73±0,03	4,76±0,01	*1,97±0,02
ССС	*7,16±0,01	*5,09±0,02	2,07±0,01

Примітки: 12-й день проростання, знежирений матеріал; ГК₃ - 150 мг/л; СССР - 0,25%;

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

Аналіз отриманих нами даних свідчить, що за умов фото- і скотоморфогенезу відбувався суттєвий відтік азоту з сім'ядолей в проростки, а вміст загального і білкового азоту в знежиреному матеріалі сім'ядольних листків суттєво відрізнявся, зокрема він був меншим при розвитку проростків на світлі (Таблиця 4.3.1). На наш погляд, це свідчить про більш інтенсивне використання білку сім'ядолей на ростові процеси при формуванні структур проростку за умов фотоморфогенезу. Різна швидкість ростових процесів за дії ретарданту і гібереліну супроводжувалася і різною інтенсивністю відтоку азотмістких сполук з сім'ядолей. Зокрема, на світлі найменше білкового азоту залишалось у варіанті з гібереліном, а найбільше – у варіанті із застосуванням його антагоніста – хлормекватхлориду. При проростанні в темряві найменш інтенсивно білковий азот використовувався за дії ретарданту. В контролі і у варіанті із застосуванням гібереліну інтенсивність використання білкового азоту була однаковою, однак зменшення вмісту загального азоту в сім'ядолях під впливом фітогормону більш інтенсивно відбувалося за рахунок небілкової фракції.

При аналізі вмісту олії в сім'ядолях проростаючого насіння гарбуза нами було встановлено, що посилення росту проростків за дії гібереліну не супроводжувалося більш інтенсивним використанням олії, вміст її у цьому варіанті був більш високим, ніж у контролі як на світлі, так і в темряві (Розділ 4, рисунок 4.2.3). На підставі цього було висловлене припущення, що за дії фітогормону посилений ріст визначається не лише швидкою утилізацією ліпідів, але і посиленням гідролізом і включенням в ростові процеси інших резервних речовин сім'ядолей. Отримані результати по визначенню вмісту різних форм азоту в сім'ядолях підтверджують висловлену думку – рівень утилізації азотистих сполук з сім'ядолей за дії гібереліну був більш високим [226].

Отже, гібереліни є важливою ланкою унікального регуляторного механізму мобілізації резервних речовин у насінні, яке проростає,

незалежно від їх хімічної природи. Зменшення атрагувального потенціалу паростків внаслідок інгібування активності апікальної меристеми і уповільнення процесів гістогенезу за дії антагоніста гіберелінів паклобутразолу призводило до депонування їх надлишку у вигляді вторинного крохмалю амілопластів. Для рослин, які містять в якості основної резервної речовини олію (соняшник, гарбуз), ретарданти зменшували активність ліпазного комплексу, що призводило до відповідних змін у вмісті резервної олії в сім'ядолях насіння, причому за умов скотоморфогенезу інтенсивність утилізації олії з сім'ядолей була вищою. За дії гібереліну вміст вищих жирних кислот в олії соняшнику збільшувався і посилювалися процеси їх окиснення, а хлормекватхлорид діяв протилежно – зменшувався вміст і уповільнювалися процеси окиснення ВЖК. Різна швидкість ростових процесів за дії гібереліну і ретарданту супроводжувалася і різною інтенсивністю відтоку азотмістких сполук з сім'ядолей. Рівень утилізації резервних азотовмісних сполук з сім'ядолей гарбуза в процесі розвитку проростка за умов фотоморфогенезу був вищим, ніж за умов скотоморфогенезу, причому за дії гібереліну процес відтоку посилювався, а за дії ретарданту хлормекватхлориду – уповільнювався як на світлі, так і при розвитку в темряві. Обробка бульб картоплі гібереліном і ретардантами призводила до збільшення інтенсивності дихання, причому ефект дії посилювався на світлі. Суттєве збільшення інтенсивності дихання у фотоморфних рослин за дії паклобутразолу виступає в якості альтернативного росту акцептора, в якому «спалюється» надлишок розчинних цукрів, утворених внаслідок незворотного гідролізу крохмалю у бульбах.

РОЗДІЛ 5. ЗМІНИ В ПОЛІСАХАРИДНОМУ КОМПЛЕКСІ КЛІТИННИХ СТІНОК СІМ'ЯДОЛЕЙ ПРОРОСТКІВ ГАРБУЗА ЗА РІЗНОЇ НАПРУЖЕНОСТІ ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНИХ ВІДНОСИН В СИСТЕМІ «ДЕПО АСИМІЛЯТІВ – РІСТ»

Відомо, 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, а також фотосинтезу від росту при зміні умов зовнішнього середовища [103, 104, 108].

Надлишок асимілятів може відкладатися не тільки у вигляді крохмалю, але й у вигляді структурних полісахаридів і лігніну [80], 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 [17], а гібереліни і ауксини викликали розпушення клітинної стінки за рахунок активації ферментів, що розщеплюють полісахариди [206]. Зворотні процеси – посилення активності ферментів, що руйнують полісахариди [99, 225], значні зміни структури геміцелюлоз [196], співвідношення протопектин : розчинний пектин і деполімерізація пектинів [191, 225], розщеплення глікопротеїнового комплексу серединних пластинок [63] – відбуваються при дозріванні плодів і ягід. З'ясовано, що пектинові олігомери, які вивільнюються внаслідок кислотного або ферментативного гідролізу, здатні ініціювати швидке прискорення синтезу етилену [99], а вивільнені із клітинних стінок олігосахариди ініціюють синтез інших ферментів, що руйнують

полісахариди клітинних оболонок [9, 99]. Зміни у клітинній стінці ведуть до зменшення твердості плоду, покращення його технологічних якостей.

Разом з тим, зміни у полісахаридному комплексі клітинних стінок запасуючих клітин при проростанні насіння, масштабність використання полісахаридів в якості резервних сполук залишаються маловідомими. В літературі представлені лише поодинокі роботи, присвячені цій темі.

Аналіз полісахаридного складу знежиреного матеріалу насіння гарбуза сорту Мозоліївський 15 свідчить, що структурні полісахариди представлені целюлозою ($16,89 \pm 0,33\%$), пентозанами ($13,9 \pm 0,53\%$) і пектинами ($12,6 \pm 0,45\%$) (Рисунок 5.1).

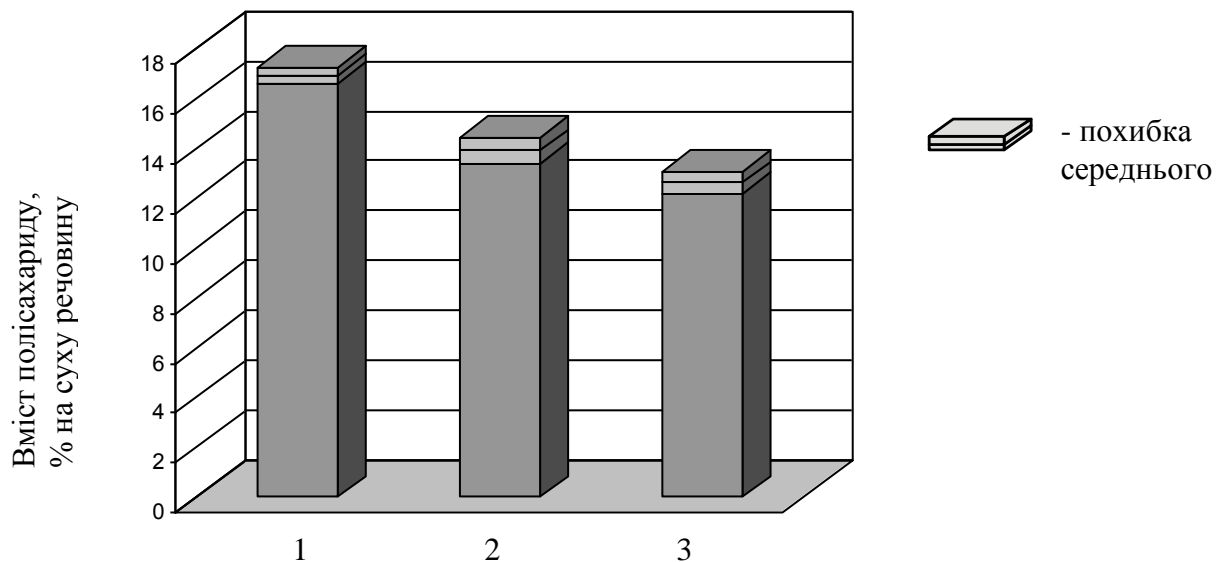


Рисунок 5.1. Вміст біополімерів полісахаридного комплексу в сухому насінні гарбуза сорту Мозоліївський 15

Примітки: знежирений матеріал; 1 - целюлоза; 2 – пентозани; 3 - пектини

Оскільки висловлюються різні, часто протилежні висновки про можливість використання структурних біополімерів клітинних стінок в якості резервних сполук, важливим, на нашу думку, було проаналізувати динаміку вмісту і особливості будови полісахаридів клітинних стінок по варіантах досліджу для з'ясування цього питання.

Відомо, що в окремих випадках в критичні періоди життя рослини основний структурний полісахарид клітинних стінок – целюлоза – може частково гідролізуватися і використовуватися у вигляді резервної речовини. Зокрема, зміни у молекулярній структурі целюлози клітинних стінок ягід малини при дозріванні показані у роботі [81]. Цим 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 в природних умовах, так і при інкубації тканин з розчинами ферментів, показано, що процеси мацерації локалізовані в серединних пластинках і зовнішніх шарах клітинних стінок [99]. Відмічалось, що дозрівання томатів, авокадо, ожини, груші, суниць, папайї, персику завжди пов'язане із збільшенням активності целюлази [179]. 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 і у зовнішній частині клітинної стінки, а внутрішня її частина не піддавалася дії цього ферменту [99]. Разом з тим, можливості використання целюлози в якості резервної речовини при проростанні насіння, очевидно, не вивчалися.

На нашу думку, важливу інформацію про можливість використання целюлозних компонентів клітинних стінок при проростанні насіння може дати вивчення змін вмісту полісахариду і ступеня полімеризації зразків целюлози з аналізом цих даних сукупно з сучасною концепцією будови клітинної стінки.

Проведені нами дослідження вмісту целюлози та її ступеня полімеризації свідчать, що вміст целюлози в знежиреному матеріалі сім'ядолей відрізняється по варіантах досліду (Таблиця 5.1).

Зокрема, за умов скотоморфогенезу по всіх варіантах вміст целюлози в сім'ядолях був більшим у порівнянні з фотоморфними рослинами. На нашу думку, це є свідченням того, що у темряві, внаслідок більш інтенсивного росту проростків з сім'ядолей більш інтенсивно евакууються резервні сполуки, внаслідок чого відносний вміст структурного полісахариду підвищується.

Таблиця 5.1. Вплив гібереліну і хлормекватхлориду на вміст целюлози в знежиреному матеріалі сім'ядолей насіння гарбуза сорту Мозоліївський 15 за умов фото- і скотоморфогенезу

Варіант	Вміст целюлози, % на суху речовину		Ступінь полімеризації (СП)	
	Фотоморфогенез	Скотоморфогенез	Фотоморфогенез	Скотоморфогенез
Контроль	20,4±0,43	22,9±0,35	470	460
ГК ₃ (150 мг/л)	*17,5±0,68	22,6±0,82	450	460
ССС (0,25%)	*18,7±0,38	*20,1±0,24	460	470

Примітки: 12-й день проростання; *- різниця достовірна при $P \leq 0,05$

Аналіз ступеня полімеризації зразків целюлози по варіантах досліджу свідчить, що цей показник практично не відрізнявся за умов ското- і фотоморфогенезу під впливом застосованих препаратів. Це свідчить про відсутність суттєвих змін у полімерній структурі цього полісахариду в

процесі проростання внаслідок відсутності активності целюлазного комплексу.

Більшої уваги надають резервним функціям геміцелюлоз клітинних стінок. Зокрема, на резервну функцію клітинних стінок сім'ядолей люпину вказується в роботі [195]. Пізніше, з клітинних стінок сім'ядолей люпину була виділена екзо-(1→4)- β -галактаназа, яка проявляє високу специфічність до (1→4)- β зв'язків *D*-галактанів, з яких і побудовані резервні полісахариди клітинних стінок цієї культури [186]. Суттєві зміни у вмісті галактоманнанів, молярному співвідношенні маноза-галактоза відбувалися при формуванні і проростанні насіння козлятнику (*Galega orientalis* L.) [94]. Вміст полісахаридів в клітинних стінках алейронового шару насіння ячменю в процесі проростання зменшувався в 3-10 разів [221]. Застосування гібереліну для стимуляції проростання насіння кавового дерева призводило до різкого зменшення вмісту полісахаридів і більш інтенсивного їх використання в якості резервної речовини [236].

Отримані нами результати досліджень свідчать про суттєві відмінності у вмісті пентозанів клітинних стінок сім'ядолей в процесі проростання на світлі і в темряві за дії гібереліну і ретарданту (Рисунок 5.2). За умов фотоморфогенезу чіткої залежності між вмістом пентозанів і застосуванням гібереліну і хлормекватхлориду не встановлено, однак вміст цієї групи полісахаридів в сім'ядолях по всіх варіантах дослідження був вищим, ніж у скотоморфних рослин. На нашу думку, це пов'язано з тим, що у проростків гарбуза, які розвивалися на світлі, внаслідок формування повноцінних хлоропластів в цей час відбувається переключення на автотрофний спосіб живлення. У проростків, які розвивалися за програмою скотоморфогенезу, продовжувалася гетеротрофна фаза росту, що і проявилось у максимальній утилізації всіх резервів клітини, зокрема і пентозанів [127]. .

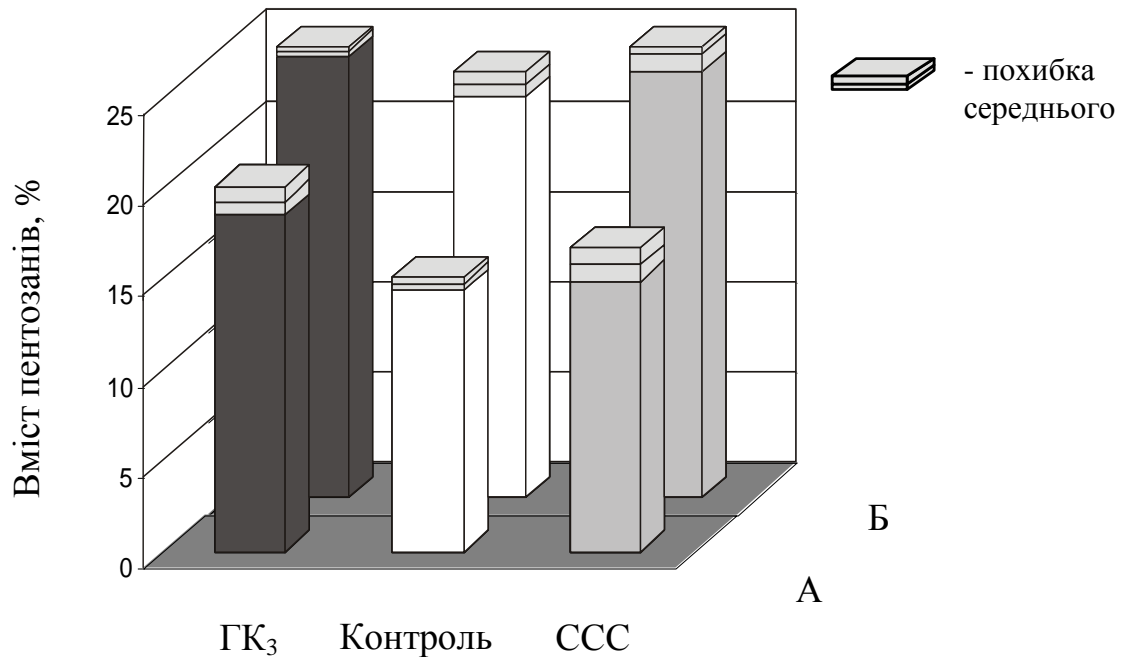


Рисунок 5.2. Вплив гібереліну (ГК₃, 150 мг/л) і хлормекватхлориду (ССС, 0,25%) на вміст пентозанів в знежиреному матеріалі сім'ядолей гарбуза за умов фото- і скотоморфогенезу (12-й день проростання).

А – скотоморфогенез, Б – фотоморфогенез

Процеси, які відбуваються в полісахаридах клітинних стінок, найбільш повно вивчено при дозріванні плодів. Встановлено, що деградація структур клітинної стінки при дозріванні плодів і ягід починається з ферментативного розщеплення поліуронових полімерів [99]. Висловлюються різні точки зору про спрямованість змін у структурі пектинових речовин на різних етапах карпогенезу [191]. Наприклад, в томатах при переході зеленого плоду до споживчої зрілості активність пектинестерази зростала у 20 разів. Активність полігалактуронази не вдалося виявити у зелених плодів, але вона була надзвичайно високою у зрілих томатах [7, с. 225]. Проведене визначення молекулярної маси пектинів, виділених з ягід малини протягом тижня після обробки насаджень 0,1%-ним розчином кампозану М, показало, що поліуронідний комплекс піддається значним змінам: при дозріванні ягід знижувалася середня

молекулярна маса пектинів, причому в дослідному варіанті процес йшов швидше [89]. Проведений цим автором аналіз свідчить про зменшення масової частки високомолекулярних фракцій пектинів в досліді у порівнянні з контролем. На думку автора, це вказує на переважне розщеплення полігалактураназою високомолекулярних фракцій пектинів при дозріванні, що, очевидно, є однією з причин переходу протопектину у розчинний пектин. Таким чином, вивчення молекулярної структури поліуронідів (пектинів) дозволяє більш глибоко охарактеризувати участь пектинів в обмінних процесах.

Проведене нами вивчення вмісту пектинів в знежиреному матеріалі за умов проростання на світлі і в темряві під впливом гібереліну і ретарданту свідчить, що за умов скотоморфогенезу, при якому ростові процеси прискорені, відмічалось деяке збільшення вмісту цих полісахаридів в сім'ядолях (Рисунок 5.3). Це, на нашу думку, не дає підстави говорити про використання цих речовин в якості резервних сполук.

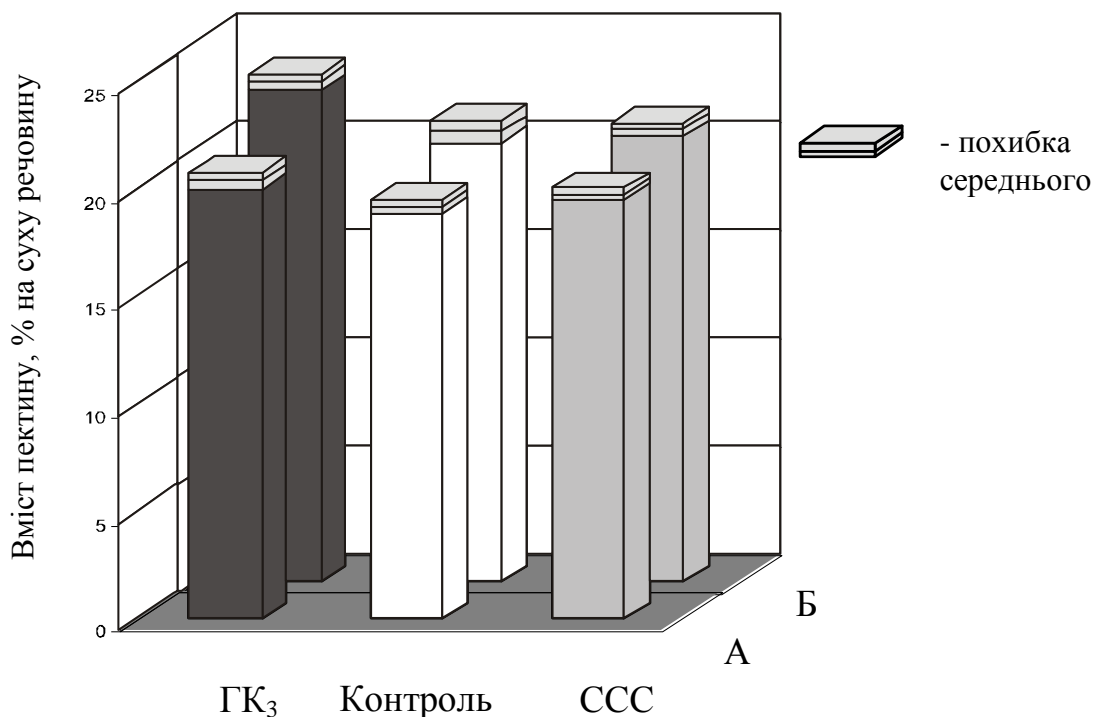


Рис. 5.3. Вміст пектинів в знежиреному матеріалі сім'ядолей гарбуза сорту Мозоліївський 15 під впливом гібереліну (ГК₃, 150 мг/л) і хлормекватхлориду (ССС, 0,25%) за умов фото- і скотоморфогенезу (12-й день проростання); А – фотоморфогенез, Б – скотоморфогенез

При цьому звертає на себе увагу той факт, що у порівнянні з сухим насінням, в якому співвідношення між вмістом целюлози і пектинів складало 1,3, в різних варіантах досліду це співвідношення зменшувалося і становило 0,9–1,1. На нашу думку, це свідчить про зміни в клітинних стінках сім'ядолей під час проростання насіння, а саме, про збільшення вмісту пектинів в них.

Відомо, що властивості пектинів суттєво залежать від зміни ступеню етерифікації молекул [148]. Вивчаючи фізико-хімічні константи пектинів дозріваючих ягід вишні, В. П. Тищенко з співр. [153] дійшли висновку, що на момент дозрівання плодів зростає кількість вільних карбоксильних груп як в розчинних пектинах, так і в протопектині, тоді як в іншому дослідженні було встановлено, що ступінь етерифікації і розподіл метоксильних груп в пектинових речовинах яблук при їх старінні суттєво не змінювалися при значному зменшенні ступеня полімеризації [191]. Інші дані, отримані при вивченні елементів структури пектинів в контролі і за дії етиленпродуцентів протягом періоду дозрівання ягід малини, свідчать про те, що в період інтенсивного розм'якшення клітинних стінок вміст загальних, вільних і зв'язаних карбоксильних груп у зразках пектину не змінювався. Автором було зроблено висновок про те, що в період швидкого розм'якшення плоду, по суті в період старіння [40], пектинестерази не приймають участі в деградації пектинів. Часткове деметоксилювання пектинів, відмічене в деяких роботах [154], відбувається, очевидно, на більш ранніх етапах карпогенезу.

Разом з тим, в літературі практично відсутні відомості про зміни у пектиновому комплексі клітинних стінок під час проростання насіння.

Проведений нами аналіз на вміст карбоксильних груп і визначення молекулярної маси зразків пектинів по варіантах досліду свідчить про суттєві фізико-хімічні зміни цих полісахаридів під час проростання насіння в темряві і на світлі за умов впливу гібереліну і ретарданту (Таблиця 5.2)

Результати аналізу свідчать, що пектин, виділений з сім'ядолей насіння гарбуза в стані спокою і пектин, виділений з сім'ядолей в процесі росту за дії чинників, що вивчалися, містять різну кількість функціональних карбоксильних груп [128]. При цьому скотоморфогенез характеризувався меншим вмістом в пектині вільних, але більшим вмістом загальних і зв'язаних карбоксильних груп у порівнянні з фотоморфними рослинами. Таким чином, в темряві, при більш високих темпах росту рослин, зростає ступінь етерифікації пектинів (Таблиця 5.2). Ці дані мають 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 [116]. Як свідчать отримані дані, збільшення ступеня етерифікації пектинів сім'ядолей в темряві супроводжується суттєвим зменшенням вмісту пентозанів клітинних стінок, що, на нашу думку, свідчить про їх часткове включення в структуру молекул поліуроніду. Цей висновок узгоджується з сучасними уявленнями про принципову можливість етерифікації карбоксильних груп полігалактуронової кислоти нейтральними полісахаридами [111]. Саме цим, очевидно, і пояснюється збільшення молекулярної маси пектинів в досліді за умов скотоморфогенезу. При цьому варіант, в якому відбувався найбільш інтенсивний ріст (обробка гібереліном, скотоморфогенез), і характеризувався найбільшою молекулярною масою пектинів.

Збільшення вмісту пектинів в клітинних стінках сім'ядолей і збільшення їх молекулярної маси в період проростання є важливими процесами, оскільки пектини мають високу водоутримуючу здатність і таким чином оптимізують водний обмін в період проростання насіння.

Таблиця 5.2. Молекулярна маса, вміст карбоксильних груп і ступінь етерифікації пектину сім'ядолей гарбуза сорту Мозолівський 15 під впливом хлормекватхлориду і гібереліну за умов проростання на світлі і в темряві

Варіант дослідження	COOH _{загальних} (мг-екв./г)	COOH _{вільних} (мг-екв./г)	COOH _{зв'язаних} (мг-екв./г)	Ступінь етерифікації (%)	Молекулярна маса (Д)
Сухе насіння	6, 19± 0,15	1,89 ± 0,03	4,3± 0,12	69,5	11500
Фотоморфогенез					
Контроль	5,31 ± 0,11	1,19 ± 0,04	4,12 ± 0,17	77,6	14300
ГК ₃	5,45± 0,13	*1,44± 0,05	4,01 ± 0,08	73,6	14500
ССС	5,21 ± 0,26	1,12±0,01	4,09 ± 0,25	78,5	11700
Скотоморфогенез					
Контроль	*5,82± 0,18	*0,99 ±0,04	*4,83± 0,18	82,9	14700
ГК ₃	5,94± 0,14	0, 92 ±0,02	5,02± 0,12	84,5	22700
ССС	5,44± 0,16	0,89 ± 0,02	4,55 ± 0,14	83,6	12900

Примітки: 12-й день проростання; ГК₃ - 150 мг/л; ССС - 0,25%; *- різниця достовірна при P≤0,05

Отже, процес проростання насіння гарбуза супроводжується не лише використанням резервної олії та азотвмістних речовин сім'ядолей, але й суттєвою перебудовою полісахаридного комплексу. В якості резервної речовини використовуються пентозани клітинних стінок і відбувається зміна конформації і часткове збільшення молекулярної маси пектинів за рахунок процесів етерифікації карбоксильних груп цих полісахаридів. Процес посилюється в умовах скотоморфогенезу внаслідок інтенсивного росту проростків за відсутності автотрофного живлення і, як наслідок, більш глибокої утилізації резервів донора пластичних речовин – сім'ядолей.

ВИСНОВКИ

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

2. Формування проростками «запиту» на резервні асиміляти з різних за походженням органів запасу (бульби картоплі і 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 гібереліну і послабленні цих процесів під впливом ретардантів. За дії останніх відбувалося потовщення проростків за рахунок розростання паренхіми первинної кори і серцевини з одночасним суттєвим уповільненням їх лінійного росту.

3. Гальмування проростання бульб картоплі призводило до вторинного депонування надлишку вуглеводів у паростках у вигляді крохмалю амілопластів, тоді як посилення атрагувального потенціалу меристем за дії гібереліну супроводжувалося інтенсивним використанням вуглеводів у ростових процесах.

4. Зміна донорно-акцепторного балансу проростаючих бульб картоплі як під впливом гібереліну, так і ретарданту, призводила до підвищення інтенсивності дихання, причому ефект посилювався на світлі. У першому випадку збільшення інтенсивності дихання було обумовлене посиленням ростових процесів, тоді як у другому – дихання виступало як альтернативний росту акцептор, що утилізує надлишок розчинних цукрів.

5. При проростанні насіння, яке містить в якості резервної речовини олію, обробка ретардантами гальмувала використання олії сім'ядолей, що визначалося відповідними змінами активності ліпазного комплексу. За умов скотоморфогенезу інтенсивність утилізації олії з сім'ядолей була вищою, ніж на світлі.

6. Гальмування мобілізації резервної олії сім'ядолей насіння соняшника під впливом ретардантів супроводжується уповільненим використанням вищих жирних кислот. При проростанні насіння підвищується сатурація жирних кислот незалежно від дії застосованих регуляторів росту.

7. Вміст білкового азоту у сім'ядолях гарбуза зменшувався сильніше на світлі, ніж у темряві, причому гальмування росту ретардантом уповільнювало, а прискорення гібереліном посилювало цей процес як за умов фото-, так і скотоморфогенезу.

8. За умов скотоморфогенезу проростків гарбуза посилення або гальмування росту спричинювало підвищення інтенсивності дихання аналогічно бульбам картоплі. При перемиканні типу живлення на світлі з гетеротрофного на автотрофний обробка гібереліном збільшувала частку асиміляційних процесів у вуглекислотному газообміні проростків гарбуза, а гальмування росту ретардантом спричинювало збільшення дихальних витрат.

9. Процес проростання насіння гарбуза супроводжується не лише використанням резервної олії та азотовмісних речовин сім'ядолей, але й суттєвою перебудовою полісахаридного комплексу. В якості резервної речовини використовуються пентозани клітинних стінок і відбувається зміна конформації і часткове збільшення молекулярної маси пектинів за рахунок процесів етерифікації карбоксильних груп цих полісахаридів. Процес посилюється в умовах скотоморфогенезу внаслідок посиленого росту проростків за відсутності автотрофного живлення і, як наслідок, більш глибокої утилізації резервів донора пластичних речовин – сім'ядолей.

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. Авуджян З. С. Изменение отношения веса надземной части к весу корней проростков пшеницы и содержания в них РНК под влиянием хлорхолинхлорида / З. С. Авуджян, Э. Х. Ширакян, Г. А. Арутюнян // Докл. АН Арм. ССР. – 1968. – Т. 47, №1. – С. 62–64.
3. Азарян К. Т. Действие регуляторов роста на анатомическое строение листьев картофеля / К. Т. Азарян, Н. М. Меликян, С. С. Папаян // Биол. журн. Армении. – 1982. – Т.35, №1. – С. 69–72.
4. Аймухамедова Г. Б. Пектиновые вещества и методы их определения / Г. Б. Аймухамедова, Н. П. Шелухина. – Фрунзе: Илим, 1964. – 195 с.
5. 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.
6. Анатомічні зміни і гормональний статус паростків картоплі в період проростання за дії паклобутразолу / В. Г. Кур'ята, Л. М. Рогальська, В. А. Негрецький, Б. І. Гуляєв // Фізіологія і біохімія культ. рослин. – 2006. – 38, № 6. – С. 498–507.
7. Бертон У. Г. Физиология созревания и хранения продовольственных культур / У. Г. Бертон. – М.: Агропромиздат, 1985. – 359 с.
8. Біологічно активні речовини в рослинництві / З. М. Грицаєнко, С. П. Пономаренко, В. П. Карпенко, І. Б. Леонтюк. – К. : ЗАТ "НІЧЛАВА", 2008.– 352 с.
9. Биохимия иммунитета, покоя, старения растений / Л. В. Метлицкий, О. Л. Озерецковская, Н. П. Кораблева [и др.] . – М. : Наука, 1984. – 264 с.
10. Бисенбаев А. К. Роль супероксиддисмутазы в ходе реализации гормонально регулируемой гибели клеток алейронового слоя зерна

пшеницы / А. К. Бисенбаев // Известия НАН РК. Серия биологическая и медицинская. – 2005. – № 1. – С. 45–53.

11. Блиновский И. К. Пути повышения эффективности и экологической безопасности применения ретардантов в плодоводстве / И. К. Блиновский, Г. Л. Соркина, Д. В. Калашников. – М. : ВНИИТЭИ-агропром, 1991. – 56 с. – (Сер. "Пр-во, хранение и перераб. плодоовощной продукции и картофеля" / ВАСХНИЛ, ВНИИ информ. и техн.-экон. исслед. агропром. комплекса).

12. Борзенкова Р. А. Динамика распределения фитогормонов по различным зонам клубней картофеля в связи с ростом и запасанием крахмала / Р. А. Борзенкова, М. П. Боровкова // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 1. – С. 129–135.

13. Бухольцев А. Н. Изменение порога коагуляции водорастворимых белков при обработке растений хлорхолинхлоридом / А. Н. Бухольцев // Физиология и продуктивность растений в Забайкалье. – Улан-Уде: Б.и., 1978. – С. 69–72.

14. Василенко В. Е. Токсиколого-гигиеническая характеристика ретардантов / В. Е. Василенко, И. К. Блиновский // Регуляторы роста растений. – М.: Агропромиздат, 1990. – С. 115–132.

15. Витола А. К. Действие кампозана М на фотосинтез и дыхание / А. К. Витола // Этиленпродуценты в растениеводстве. Физиологическое действие и применение. – Рига : Зинатне, 1989. – С. 79–88.

16. Влияние амбиола и 2-хлорэтилфосфоновой кислоты на содержание фитогормонов в листьях и клубнях картофеля / И. Г. Кириллова, А. С. Евсюнина, Т. И. Пузина, Н. П. Кораблева // Прикладная биохимия и микробиология. – 2003. – Т. 39, № 2. – С. 237–241.

17. Влияние ретарданта пикса и дефолианта друппа на биосинтез белков в листьях и волокне хлопчатника / А. А. Ахунов, А. А. Умаров, Ф. А. Ибрагимов [и др.] // Агрехимия. – 2005. – № 9. – С. 43–50.

18. Влияние хлорхолинхлорида на метаболизм молодых деревьев яблони типа спур / С. М. Иванов, Э. Н. Кириллова, Ф. И. Клещ [и др.] // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. Наук. – 1980. – №5. – С. 22–26.

19. Волкова Р. И. Влияние ретардантов на начальную низкотемпературную адаптацию огурца / Р. И. Волкова, Т. Ф. Алексеева, С. И. Дроздов // Физиология растений. – 1996. – Т.43, № 4. – С. 581–586.

20. Газообмен CO₂, рост и продуктивность люпина при различном обеспечении минеральным и биологическим азотом / К. Н. Голик, Б. И. Гуляев, А. Я. Зубцова, Т. К. Теслюк // Физиология и биохимия культ. растений. – 1989. – Т.21, № 5. – С. 431–435.

21. Галамба В. В. Вплив препарату ТУР на вміст NPK в рослинах картоплі, врожайність та якість бульб / В. В. Галамба // Картоплярство. – 1985. – № 16. – С. 48–49.

22. Гамбург К. З. Физиология действия гиббереллина на вегетативный рост растений / К. З. Гамбург // Регуляторы роста растений. – М : Наука, 1964. – С. 3–52.

23. Генетический и эпигенетический контроль роста и развития растений. Гены фотоморфогенеза и регуляция их экспрессии светом / В. А. Цыганкова, Л. А. Галкина, Л. И. Мусатенко, К. М. Сытник // Біополімери і клітина. – 2004. – 20, № 6. – С. 451–471.

24. Георгобиани Э. Л. Влияние хлорхолинхлорида на содержание форм фосфорных соединений в побегах виноградной лозы / Э. Л. Георгобиани, Ш. Ш. Чашишвили // Сообщ. АН ГССР. – 1983. – Т.110, № 2. – С. 377–380.

25. Голик К. Н. Темновое дыхание растений / К. Н. Голик. – К. : Наукова думка, 1990. – 137 с.

26. Головацкая И. Ф. Динамика роста растений и содержание эндогенных фитогормонов в процессе ското- и фотоморфогенеза фасоли / И. Ф. Головацкая, Р. А. Карначук // Физиология растений. – 2007. – 54, № 3. – С. 461–468.

27. Головацкая И. Ф. Роль криптохрома 1 и фитохромов в регуляции фотоморфогенетических реакций растений на зеленом свете / И. Ф. Головацкая // Физиология растений. – 2005. – 52, № 6. – С. 822–829.
28. Головки Т. К. Влияние хлорхолинхлорида на крахмалсинтезирующую способность и урожай клубней картофеля / Т. К. Головки, Г. Н. Табаленкова // Физиология растений. – 1989. – Т. 36, вып.3. – С. 544–550.
29. Головки Т. К. Дыхание в донорно-акцепторной системе растений / Т. К. Головки // Физиология растений. – 1998. – 45, № 4. – С. 632–640.
30. 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.
31. Голунова Л. А. Дія хлормекватхлориду на продуктивність та якість насіння *Glucinetax L.* / Л. А. Голунова // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2015. - №1. – С. 68-72.
32. Голунова Л. А. Регуляція продукційного процесу і симбіотичної азотфіксації сої за допомогою ретардантів / Л. А. Голунова, В. Г. Кур'ята. – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – 142 с.
33. Груздев Л. Г. Обмен азотистых веществ в растениях пшеницы, обработанных хлорхолинхлоридом / Л. Г. Груздев, В. П. Крищенко // Физиология растений. – 1975. – Т.22, вып.1. – С. 181–187.
34. Гудвин Т. Введение в биохимию растений / Т. Гудвин, З. Мерсер. – М.: Мир, 1986. – Т.2. – 312 с.
35. 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.

36. Деева В. П. Влияние хлорхолинхлорида на рост и строение листьев растений картофеля / В. П. Деева // Изв. АН БССР. Сер. биол. наук. – 1978. – №3. – С. 9–13.

37. 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.

38. Деева В. П. Ретарданты - регуляторы роста растений / В. П. Деева. – Минск : Наука и техника, 1980. – 176 с.

39. Действие гиббереллина и ауксина на образование абсцизовой кислоты и этилена в точках роста клубней картофеля в покое и при прорастании / М. З. Догондзе, Н. П. Кораблева, Т. А. Платонова, Г. Л. Шапошников // Прикладная биохимия и микробиология. – 2000. – Т. 36, № 5. – С. 588–591.

40. Дерфлинг К. Гормоны растений. Системный подход / К. Дерфлинг ; пер. с нем. Н. С. Гельман ; под ред. В. И. Кефели. – М. : Мир, 1985. – 303 с.

41. Дія паклобутразолу на активність гіберелінів і вміст абсцизової кислоти в листках деяких сільськогосподарських рослин / В. Г. Кур'ята, В. А. Негрецький, В. В. Рогач [та ін.] // Физиология и биохимия культ. растений. – 2005. – № 5. – С. 35–39.

42. Дроздова И. С. Влияние экзогенного гиббереллина и ингибитора синтеза гиббереллинов на скорость газообмена CO_2 в листьях редиса, выращенных на синем или красном свете / И. С. Дроздова, В. В. Бондар, Н. Г. Бухов // Вестник Башкирского университета. – 2001. – № 2 (I). – С. 31–33.

43. Дулин А. Ф. Влияние экологических факторов на прорастание семян некоторых дальневосточных растений / А. Ф. Дулин // Ресурсы и экологические проблемы Дальнего Востока: Материалы Межрегиональной научно-практической конференции, Хабаровск, 20-22 февр., 2006. – Хабаровск. – 2006. – С. 28–33.

44. Ермаков А. И. Содержание и состав масла семян различных видов тыквы / А. И. Ермаков, З. Д. Артюгина // Физиология и биохимия культ. растений. – 1982. – 14, №4. – С. 332–336.

45. Ефремова Л. Н. Действие хлорхолинхлорида на уменьшение полегаемости озимой пшеницы, урожай и качество зерна / Л. Н. Ефремова // Тр. Белгород. с.х. опыт. ст. – 1970. – Вып. 4. – С. 59–66.

46. Живухина Г. М. Влияние некоторых физиологически активных веществ на процесс фотосинтеза / Г. М. Живухина // Гормональная регуляция ростовых процессов. – М.: МОПИ. – 1985. – С. 9–14.

47. Жолобак Г. М. Влияние природных регуляторов роста на азотное питание растений / Г. М. Жолобак, И. Н. Гудков // Физиологические основы повышения эффективности минерального питания растений. – Киев: Наукова думка, 1987. – С. 31–48.

48. Задонцев А. И. Хлорхолинхлорид в растениеводстве / А. И. Задонцев, Г. Р. Пикуш, А. Л. Гринченко. – М.: Колос, 1973. – 359 с.

49. Иванов Н. Н. Методы физиологии и биохимии растений / Н. Н. Иванов. - ОГИЗ: Сельхозиздат, 1946. – 499 с.

50. Игнатъев Л. А. Влияние азотных, фосфорных удобрений и ретарданта ССС на зерновую продуктивность яровой пшеницы / Л. А. Игнатъев // Агрохимия. – 2006. – № 6. – С. 45-53.

51. Изменение содержания абсцизовой кислоты в меристематических тканях клубней картофеля под действием доноров этилена / Н. П. Кораблева, Л. С. Сухова, Л. А. Назаренко, Г. А. Вороненко // Физиология и биохимия культ. растений. – 1986. – Т. 18, № 1. – С. 60–64.

52. Икрина М. А. Регуляторы роста и развития растений : в 2 т. / М. А. Икрина, А. М. Колбин. – М. : Химия, 2005. Т. 2 : Альгициды. Антидоты. Антистрессовые препараты. Влияние на репродуктивные органы растений. Дефолианты. Ингибиторы роста и развития растений. Ретарданты. – 2005. – 472 с.

53. Исследование состава пектина методами кондукто- и потенциометрии / А. Л. Лукин, С. В. Славгородский, В. В. Котов, К. К. Полянский // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2005. – № 4. – С. 85–88.

54. Калінін Ф. Л. Застосування регуляторів росту в сільському господарстві / Ф. Л. Калінін. – К. : Урожай, 1989. – 162 с.

55. Калинин Ф. Л. Управление делением и растяжением растительной клетки ретардантами и борьба с полеганием озимой пшеницы и ржи / Ф. Л. Калинин, Б. А. Курчий // Биохимия регуляции онтогенеза растительной клетки. – Киев: Наук. думка. – 1983. – С. 167–200.

56. 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.

57. Калашников В. Д. Теоретическое обоснование применения смеси ретардантов на яблоне / В. Д. Калашников, И. К. Блиновский, А. В. Кокурин // Физиолого-биохимические основы применения регуляторов роста в Сибири. – Иркутск : Изд-во АН СССР, 1986. – С. 108–112.

58. Капля А. В. Изменение ростовых процессов и морозоустойчивость плодовых растений под действием хлорхолинхлорида / А. В. Капля, Т. А. Мороз, А. И. Тернавский // Устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды. – Киев: Наук. думка, 1976. – С. 31–44.

59. Капля А. В. Физиология действия ретардантов на плодовые культуры / А. В. Капля, Т. А. Мороз, А. И. Тернавский. – К.: Вища школа, 1978. – 150 с.

60. Каптюшина Г. А. Азотистый обмен пшеницы при действии на растения хлорхолинхлорида / Г. А. Каптюшина, И. Рахимбаев, М. В. Кузьмина // Тр. Ин-та ботаники АН Каз. ССР. – 1970. – Вып. 28. – С. 123–144.

61. Каравайко Н. Н. Влияние фитогормонов на развитие активности ряда ферментов в изолированных семядолях тыквы / Н. Н. Каравайко, Д. Мишера // Физиология растений. – 1976. – Т.23, Вып. 3. – С. 531–537.
62. Каримов Х. Х. Действие абсцизовой кислоты на синтез нуклеиновых кислот в прорастающих семенах хлопчатника / Х. Х. Каримов, С. В. Донцова // Физиология растений. – 1989. – Т.36, Вып. 2. – С. 332–338.
63. Кахана Б. М. Превращения гликопротеинового комплекса клеточных стенок при размягчении плодов / Б. М. Кахана, Н. И. Кривилева // Теоретическая и прикладная карпология: Тез. Всесоюз. конф. – Кишинев: Штиинца, 1989. – С. 123–124.
64. Кефели В. И. Гормональная регуляция роста растений / В. И. Кефели // Рост и устойчивость растений. – Новосибирск : Наука, 1988. – С. 79–115.
65. Кефели В.И. Торможение роста и развития в онтогенезе растений / В. И. Кефели // Гормональная регуляция онтогенеза растений. – М.: Наука, 1984. – С.101-106.
66. Кефели В. И. Фотоморфогенез, фотосинтез и рост, как основа продуктивности растений / В. И. Кефели. – Пушкино: ОНТИ ПНЦ АН СССР, 1991. – 133 с.
67. Кефели В. И. Химические регуляторы растений / В. И. Кефели, А. Д. Прусакова. – М. : Знание, 1985. – 63 с.
68. Киризий Д. А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений / Д. А. Киризий. – К. : Логос, 2004. – 191 с.
69. Киризий Д. А. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции / Д. А. Киризий, О. О. Стасик, Г. А. Прядкина, Т. М. Шадчина. – Киев: Логос. – 2014. – 478 с.

70. Кірізій Д. А. Вплив паклобутразолу на продуктивність цукрового буряка / Д. А. Кірізій, Б. І. Гуляєв, В. Г. Кур'ята // Физиология и биохимия культ. растений. – 2002. – Т. 34, № 2. – С. 108–112.

71. Кірізій Д. А. Вплив гібереліну і хлормекватхлориду на газообмін проростків гарбуза / Д. А. Кірізій, І. В. Кур'ята // Матеріали за III міжнародна научна практична конференція «Наука и образование без граница – 2007». –София, «БялГРАД-БГ» ООд. – Том 13. – С. 7-8.

72. Кораблева Н. П. Механизмы гормональной регуляции состояния покоя картофеля *Solanum tuberosum* L. / Н. П. Кораблева, Э. П. Ладыженская // Биохимия. – 1995. – Т.60, №1. – С. 49–57.

73. Кораблева Н. П. Биохимические аспекты гормональной регуляции покоя и иммунитета растений / Н. П. Кораблева, Т. А. Платонова // Прикладная биохимия и микробиология. – 1995. – 31, № 1. – С.103–104.

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

75. Крищенко В. П. Изучение действия ССС на обмен веществ и качество зерна пшеницы / В. П. Крищенко, А. П. Дмитрук // Физиология растений. – 1969. – Т.16, вып.2. – С. 347–349.

76. Кудоярова Г. Р. Гормоны и минеральное питание / Г. Р. Кудоярова, И. Ю. Усманов // Физиология и биохимия культ. растений. – 1991. – Т.23, №3. – С. 232–244.

77. Кулик М. Ф. Корми: оцінка, використання, продукція тваринництва, екологія / М. Ф. Кулик, Р. Й. Кравців, Ю. В. Обертюх. – Вінниця: Тезис. – 2003. – 334 с.

78. Кур'ята В. Г. Вплив хлормекватхлориду на урожайність та якісні характеристики олії льону / В. Г. Кур'ята, О.О. Ходаніцька // Основи біологічного рослинництва в сучасному землеробстві / Збірник наукових праць. – Умань: Уманське комунальне видавничо-поліграфічне підприємство, 2011. – 468 с. – С. 203-208.

79. Кур'ята В. Г. Вміст вуглеводів та азотовмісних сполук в органах рослин льону олійного за дії трептолему / В.Г. Кур'ята, О.О. Ходаніцька // Збірник наукових праць Уманського національного університету садівництва. Частина 1. Агронімія. – Умань, 2011. – Вип. 77. – С.84-92.

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

81. Кур'ята В. Г. Ретарданти – модифікатори гормонального статусу рослин / В. Г. Кур'ята // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку, у 2-х т. / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин; голов. ред. В. В. Моргун. – К.: Логос, 2009. – Т. 1. – С. 565–589.

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

83. Кур'ята І. В. Особливості використання резервних ліпідів у проростаючому насінні соняшника *HELIANTHUS ANNUUS* L. за дії гібереліну і ретардантів / І. В. Кур'ята, Д. А. Кірізій // Физиология и биохимия культурных растений. – 2007. – Т.39, №2. – С. 114–121.

84. Кур'ята І. В. Дія гібереліну і паклобутразолу на гістогенез і депонування вторинного крохмалю в паростках картоплі при виході бульб зі стану спокою / І. В. Кур'ята, Д. А. Кірізій // Физиология и биохимия культурных растений. – 2007. – Т.39, №4. – С. 343–352.

85. Кур'ята І. В. Регуляція донорно-акцепторних відносин в системі депо асимілятів – ріст у проростків гарбуза (*Cucurbita pepo* L.) під впливом гібереліну і хлормекватхлориду за умов ското- і фотоморфогенезу / І. В. Кур'ята, Д. А. Кірізій // Физиология и биохимия культурных растений. – 2008. – 40, №5. – С.448–457.

86. Кур'ята І. В. Вплив гібереліну та хлормекватхлориду на особливості проростання насіння гарбуза (*CUCURBITA PEPO L.*) / І. В. Кур'ята, Д. А. Кірізій // Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти: матеріали міжнар. наук. конф., 13–15 жовтня, 2008 р. – Харків, 2008. – С. 139–140.

87. Кур'ята І. В. Регуляція у рослин донорно-акцепторних відносин в системі «депо асимілятів–ріст» у процесі проростання // Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук: 03.00.12 – фізіологія рослин. – Київ, 2011. – 23 с.

88. Кур'ята І. В. Функціонування донорно-акцепторної системи рослин у процесі проростання за дії гібереліну і ретардантів/ І. В. Кур'ята // Физиология и биохимия культ. растений. – 2012. – 44. – №6. – С. 484–494.

89. Курьята В. Г. Действие ретардантов на мезоструктуру листьев малины / В. Г. Курьята // Физиология и биохимия культ. растений. – 1998. – Т. 30, № 2. – С. 144-149.

90. Курьята В. Г. Гормональный статус и ростовые характеристики побегов малины под действием гиббереллина и ретардантов / В. Г. Курьята, В. А. Берестецкий, В. А. Негрецкий // Физиология и биохимия культ. растений. – 1991. – Т.23, № 6. – С. 563–569.

91. Курьята В. Г. Влияние хлормекватхлорида на формирование фотосинтетического аппарата и продуктивность льна масличного в условиях правобережной Лесостепи Украины / В.Г. Курьята, Е.А. Ходаницкая // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2013. – № 4 (8). – С. 88-93.

92. Листопад Т. А. Ранняя активация геному клітин проростаючого насіння кукурудзи під впливом гіберелової кислоти та цитокініну 6-бензиламінопурину / Т. А. Листопад, В. М. Троян // Доповіді Національної академії наук України. – 2001. – № 6. – С. 151–155.

93. Лихацький В. І. Баштанництво: навчальний посібник / В. І. Лихацький. – К.: Вища школа, 2002. – 166 с. з іл.

94. Лобанова И. Е. Галактоманнаны *Galega orientalis* Lam. в процессе созревания и прорастания семян / И. Е. Лобанова, О. В. Анулов, В. Д. Щербухин // Сиб. экол. ж. – 2007. – 14, № 3. – С. 477–484.

95. Лясковский М. И. Динамика и метаболизм этанолрастворимых углеводов в онтогенезе озимой пшеницы / М. И. Лясковский // Физиология растений. – 1991. – Т.38, вып. 6. – С. 1159–1170.

96. Лясковский М. И. Полегание злаков и меры его предотвращения / М. И. Лясковский // Физиология и биохимия культ. растений. – 1991. – Т. 23, №4. – С. 315–328.

97. Май В. В. Рост и газообмен горчицы сарептской в отсутствие экзогенного азота / В. В. Май, Т. Ф. Андреева, А. А. Ничипорович // Физиология растений. – 1987. – Т.34, вып.2. – С. 244–243.

98. Макарова С. С. Новые ретарданты - стресспротекторы для сахарной свеклы / Макарова С. С., Безлер Н. В. // Сахарная свекла. – 2004. – № 5. – С. 29–31.

99. Метлицкий Л. В. Иммунологический контроль в жизни растений / Л. В. Метлицкий. – М. : Наука, 1987. – 70 с.

100. Методы биохимического исследования растений / [А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, Н. П. Ярош и др.] ; под ред. А. И. Ермакова. – [3-е изд., перераб., доп.]. – Л. : Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1987. – 430 с.

101. Милювене Л. Эффект соединения 17-DMC на уровень фитогормонов и рост рапса *Brassica napus* / Л. Милювене, Л. Новицкене, В. Гавелене // Физиология растений. – 2003. – 50, №5. – С. 733–737.

102. Михалевская О. Б. О донорно- акцепторных отношениях и ростовых корреляциях в развитии побега проростка дуба черешчатого / О. Б. Михалевская, К. А. Абдрахманова, А. Я. Гульбе // Онтогенез. – 2004. – 35, № 4. – С. 273–279.

103. Мокроносков А. Т. Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений / А. Т. Мокроносков // Физиология фотосинтеза. – М. : Наука, 1982. – С. 235–250.

104. Мокроносов А. Т. Интеграция функций роста и фотосинтеза / А. Т. Мокроносов // Физиология растений. – 1983. – Т.30, вып. 5. – С. 868–880.
105. Мокроносов А.Т. Клубнеобразование и донорно-акцепторные связи у картофеля / А. Т. Мокроносов // Регуляция роста и развития картофеля. – М. : Наука, 1990. – С. 6–12.
106. Мокроносов А. Т. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов / А. Т. Мокроносов, Р. А. Борзенкова // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1978. – Вып. 61, №3. – С. 119–131.
107. Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза / А. Т. Мокроносов. – М.: Наука, 1981. – 191 с.
108. Мокроносов А. Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма / А. Т. Мокроносов. – М.: Наука, 1983. – 63 с.
109. Мосеев В. В. Действие 2-хлорэтилфосфоновой кислоты на пролиферацию и рост клеток / В. В. Мосеев, В. В. Ильин // Этиленпродуценты в растениеводстве : Физиология действия и применение. – Рига : Зинатне, 1989. – С. 53–70.
110. Москалева О. В. Динамика эндогенных фитогормонов в развивающихся проростках кукурузы / О. В. Москалева, Н. И. Каравайко // Физиология растений. – 1990. – Т.37, вып. 6. – С. 1113–1120.
111. Муравьева Д. А. Фармакогнозия / Д. А. Муравьева. – М.: Медицина. – 1981. – 656 с.
112. Муромцев Г. С. Антигиббереллиновая активность ретардантов и этилена / Г. С. Муромцев, А. В. Кокурин, З. И. Павлова // С.- х. биология. – 1985. – № 5. – С.112–115.
113. Муромцев Г. С. Регуляторы роста растений / Г. С. Муромцев // Аграрная наука. – 1993. – № 3. – С. 21–24.
114. Мусатенко Л. І. Ріст і розвиток рослин та проблеми їх регуляції / Л. І. Мусатенко, В. К. Яворська // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. Т.1. – К. : Український фітосоціоцентр, 2001. – С. 269–281.

115. Мусатенко Л. І. Фітогормони і фізіологічно активні речовини в регуляції росту і розвитку рослин / Л. І. Мусатенко // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку, у 2-х т. / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин; голов. ред. В. В. Моргун. – К.: Логос, 2009. – Т. 1. – С. 508–536.

116. Мухиддинов З. К. Физико-химические аспекты получения и применения пектиновых полисахаридов: Автореф. дис... д-ра хим. наук: 02.00.06 / Зайниддин Камарович Мухиддинов // Институт химии им. В. И. Никитина АН Республики Таджикистан. Лаборатория химии высокомолекулярных соединений. – Душанбе, 2003. – 51с.: рис.

117. Найпродуктивніші – гібриди / І. Д. Ткаліч, М. З. Дідик, О. О. Коваленко, А. А. Морщацький // Насінництво. – 2004. – №11. – С. 5–6.

118. Овчаров К. Е. Физиология формирования и прорастания семян / К. Е. Овчаров. – М.: Колос, 1976. – 256 с.

119. Омаров Я. А. Влияние синтетических этиленпродуцентов на активность фосфофруктокиназы при созревании яблок в модельных опытах / Я. А. Омаров, С. Г. Гюльяхмедов, А. А. Кулиев // Вестн. Бакин. ун-та. Сер. естеств. н. – 2006. – № 3. – С. 79–85.

120. Пат. № 34704, Україна, МПК (2006) А 01 G 7/00. Спосіб підвищення виходу олії з рослин ріпаку / Кур'ята В. Г., Рогач В. В., Гуляєв Б. І., Корнійчук О. В., Кірізій Д. А., Ткачов В. І. ; заявник і патентовласник Ін-т фізіол. рослин і генет. НАН України. - и 2008 00367; заявл. 11.01.08 ; опубл. 26.08.08, Бюл. № 16.

121. Пат. № 41162А, Україна, МПК (2001) А01G7/00. Спосіб підвищення маси та цукристості коренеплодів цукрових буряків / Кірізій Д. А., Гуляєв Б. І., Кур'ята В. Г., Шевчук О. А. ; заявник і патентовласник Ін-т фізіол. рослин і генет. НАН України. - № 2001031699; заявл. 13.03.01 ; опубл. 15.08.01, Бюл. № 7.

122. Пат. 91888 Україна, МПК (2014.01) А01G 7/00. Спосіб підвищення продуктивності льону олійного / Кур'ята В.Г., Ходаніцька О.О., Корнійчук

О.В.; власник Інститут кормів та сільського господарства Поділля НААН України. – № и 2013 13330; заяв. 15.11.2013; опубл. 25.07.2014, Бюл. № 14.

123. Пахольчук В. Д. Картопля / В. Д. Пахольчук // Насінництво. – 2006. – №5. – С. 15.

124. Поливаний С. В. Вплив суміші трептолему і хлормекватхлориду на продуктивність і якість продукції маку олійного / С. В. Поливаний, В. Г. Кур'ята // Агробіологія: Збірник наукових праць / Білоцерків. нац. аграр. ун-т. – Біла Церква, 2013. – Вип. 10(100). – 191 с. – 103–106 с.

125. 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.

126. Полевой В. В. Физиология целостности растительного организма / В. В. Полевой // Физиология растений. – 2001. – Т. 48. – С. 631–643.

127. Попроцька І. В. Зміни в полісахаридному комплексі клітинних стінок сім'ядолей проростків гарбуза за різної напруженості донорно-акцепторних відносин в процесі проростання / І. В. Попроцька // Физиология и биохимия культ. растений. – 2014. – 46 (3). – С. 190–195.

128. 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. / Вінницький державний педагогічний університет ім. М. Коцюбинського; відпов. ред. В. Г. Кур'ята. – Вінниця, 2017. – С. 103-120.

129. Попроцька І. В. Особливості ското- і фотоморфогенезу паростків топінамбура за дії антигіберелінових препаратів / І. В. Попроцька, О. В. Сумленний // Актуальні питання географічних, хімічних і біологічних наук : основні наукові проблеми та перспективи дослідження : збірник наукових

праць ВДПУ; [відп. ред.. А. В. Гудзевич]. – Вінниця, 2013. – Вип. 10 (15). - С. 138-139.

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

131. Протасова Н. М. Влияние ретардантов и этиленпродуцентов на фотосинтез растений яровой пшеницы / Н. М. Протасова, Л. Д. Прусакова, В. П. Новак // Физиология растений. – 1989. – Т.36, вып. 1. – С. 178–180.

132. Прусакова Л. Д. О некоторых различиях в механизме действия хлорхолинхлорида и этиленпродуцентов на рост стебля ячменя / Л. Д. Прусакова, С. И. Чижова // Механизмы действия гербицидов и синтетических регуляторов роста растений. – Уфа : Наука, 1984. – С. 192–196.

133. Прусакова Л. Д. Оценка ретардантной активности триазолов в α -амилазном биотесте на эндосперме ярового ячменя / Л. Д. Прусакова, С. И. Чижова, В. В. Павлова // Физиология растений. – 2004. – 51, №4. – С. 626–630.

134. Прусакова Л. Д. Применение производных триазола в растениеводстве / Л. Д. Прусакова, С. И. Чижова // Агрохимия. – 1998. – № 10. – С. 37–44.

135. Прусакова Л. Д. Синтетические регуляторы онтогенеза растений / Л. Д. Прусакова, С. И. Чижова // Итоги науки и техники. Физиология растений. – М., 1990. – Т. 7. – С. 84–124.

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

137. Расулов Б. Х. Зависимость интенсивности фотосинтеза различных видов хлопчатника от удельной поверхностной плотности листа / Б. Х. Расулов, К. А. Асроров // Физиология фотосинтеза. – М. : Наука. – 1982. – С. 270–283.

138. Регулятори росту на основі природної сировини та їх застосування в рослинництві / В. К. Яворська, І. В. Драговоз, Л. О. Крючкова [та ін.]. – К.: Логос, 2006. – 176 с.: іл.

139. Регуляция продуктивности в онтогенезе эльсгольции реснитчатой (*Elscholzia ciliata* (thunb.) Nyl.) и котовника кошачьего (*Nepeta cataria* L.) / Е. Л. Маланкина, С. С. Шаин, М. В. Гринева [и др.] // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты: Сборник научных трудов Рос. акад. естеств. наук и др. – М., 2003. – Вып. 7. – С. 227–233.

140. Рогач В. В. Дія ретардантів на морфологічні показники, продуктивність та період спокою картоплі / В. В. Рогач, І. В. Попроцька, Т. І. Рогач, В. Г. Кур'ята // Вісник Уманського національного університету садівництва. – 2015. – № 1. – С. 51-54.

141. Рогач В. В. Дія ретардантів на морфогенез, продуктивність і складвищих жирних кислот олії ріпаку / В. В. Рогач, В. Г. Кур'ята, С. В. Поливаний. – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – 152 с.

142. Рогач Т. І. Накопичення та перерозподіл вуглеводів і азотовмісних сполук між органами рослин соняшника в онтогенезі за дії хлормекватхлориду / Т. І. Рогач, В. Г. Кур'ята // Збірник наукових праць ВНАУ. Серія : Сільськогосподарські науки. – Вінниця, 2011. – Вип. 8 (48). – С. 49-54.

143. 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.

144. Роскин Е. С. Об одном простом способе определения характеристической вязкости разбавленных растворов высокополимеров / Е. С. Роскин // Коллоидный журнал. – 1953. – Т. 15, Вып. 6. – С. 455–458.

145. Рост, CO₂–газообмен и белковый обмен листьев в онтогенезе картофеля / Т. К. Головки, Е. В. Некучаева, Г. И. Табаленкова, В. М. Шведова. – Свердловск: Уральский ун-т, 1985. – С. 109–117.

146. Руководство по методам исследования, технологическому контролю и учету производства в масложировой промышленности : в 6 т. / под общ. ред. В. П. Ржехина и А. С. Сергеева. – Л.: ВНИИЖ, 1967. – Т. I, Кн. 2-я : Общие методы исследования жиров и жиросодержащих продуктов (химия и анализ). – 1967. – С. 888-962.

147. Салькова Е. Г. Современные проблемы биохимии сочных плодов / Е. Г. Салькова // Теоретическая и прикладная карпология. Тез. докл. Всесоюзн. конференции, Кишинев (30 октября – 1 ноября 1989 г.). – Кишинев, Штиинца, 1989. – С. 17–19.

148. Сапожникова Е. В. Пектиновые вещества и пектолитические ферменты / Е. В. Сапожникова, В. П. Тищенко // Успехи биол. химии. – 1969. – № 10. – С. 164–181.

149. Ситнік І. Д. Динаміка синтезу вмісту жирних кислот в процесі досягання насіння ріпаку / І. Д. Ситнік, В. І. Яремко // Вісник аграрної науки Причорномор'я. – 2003. – Вип. 3 (23). – С. 215–220.

150. Сиушева А. Г. Поступление, распределение и метаболизм изотопмеченых ретардантов в растениях яблони / А. Г. Сиушева, И. К. Блиновский // Регуляторы роста растений. – М. : Агропромиздат, 1990. – С. 168–183.

151. Скоробогатова И. В. Изменение активности эндогенных фитогормонов в онтогенезе растений ячменя / И. В. Скоробогатова // Гормональная регуляция ростовых процессов. – М. : МОПИ, 1985. – С. 16–21.

152. Таран О. П. Особливості морфогенезу картоплі під впливом короткочасної обробки світлом червоної ділянки спектра (658, 720 нм) / О. П. Таран, Є. Г. Самохвал, А. А. Булах // Физиология и биохимия культ. растений. – 1998. – 30, № 4. – С. 253–257.

153. 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.

154. 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.

155. 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.

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

157. Ткачук О. О. Вплив ретардантів на вміст азоту, фосфору та калію у рослин картоплі / О. О. Ткачук // Фізіологія рослин : проблеми та перспективи розвитку, у 2-х т. / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин; голов. ред. В. В. Моргун. – К.: Логос, 2009. – Т. 1. – С. 663–669.

158. 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.

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

160. Физиология семян / К. Н. Данович, А. М. Соболев, Л. П. Жданов и др.; отв. ред. А. А. Прокофьев. – М.: Наука, 1982. – 317 с.

161. Ходаницька О.О. Дія трептолему на насінневу продуктивність і якісні характеристики олії льону / О.О. Ходаницька, В.Г. Кур'ята // Корми і кормовиробництво: Міжвідомчий тематичний науковий збірник. – Вінниця, 2011. – Вип. 70. – 248 с. – С. 54-59.

162. Ходаницька О.О. Вплив хлормекватхлориду на накопичення і перерозподіл вуглеводів між органами рослин льону олійного в процесі росту та урожайність культури / О.О. Ходаницька, 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.

163. Ходаницька О.О. Продуктивність льону-кучерявцю за дії суміші регуляторів росту / О.О. Ходаницька, В.Г. Кур'ята // Ученые записки Таврического национального университета имени В.И.Вернадского. – 2013. – Т. 26 (65), № 3. – С. 203-210.

164. Ходаницька О.О. Вплив регуляторів росту на вміст азоту, фосфору та калію у рослинах льону олійного / О.О. Ходаницька, В.Г. Кур'ята // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2013. – № 3 (56). – С.102-108.

165. Ходаницька О.О. Дія хлормекватхлориду і трептолему на морфогенез, продуктивність та жирнокислотний склад насіння льону олійного: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. сільськогосп. наук: спец. 03.00.12 – фізіологія рослин / О.О. Ходаницька. – Умань, 2014. – 20 с.

166. Целлюлоза и ее производные / ред. Н. Байклз, Л. Сегал.– М.: Мир, 1974. – Т. 2. – 509 с.

167. Цугкиева В. Б. Содержание питательных веществ в зеленой массе топинамбура сорта Интерес / В. Б. Цугкиева, Б. Г. Цугкиев, Л. Б. Дзантиева // Кормопроизводство. – 2006. – № 6. – С. 27–29.

168. Чиждова С. И. Содержание абсцизовой кислоты и рост растений ярового ячменя под действием триазолов / С. И. Чиждова, В. В. Павлова, Л. Д. Прусакова // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 1. – С. 108–114.

169. Шалаева Е. Е. Спектральный состав света и некоторые особенности мезоструктуры листьев различных растений / Е. Е. Шалаева, Г. М. Лисовский, А. А. Тихомиров // Физиология растений. – 1991. – 38, № 1. – С. 55–62.

170. Шаповалов А. А. Отечественные регуляторы роста растений / А. А. Шаповалов, Н. Ф. Зубкова // Агрехимия. – 2003. – №11. – С. 33–47.

171. Шевчук О. А. Екологічні аспекти застосування ретардантів та етиленпродуцентів у рослинництві / О. А. Шевчук // Наукові записки Вінницького держ. пед. ун-ту ім. М. Коцюбинського. Серія: Географія. – 2005. – №12. – С. 31–35.

172. Шевчук О. А. Накопичення та перерозподіл елементів мінерального живлення у вегетативних органах рослин цукрового буряка за дії ретардантів / О. А. Шевчук, В. Г. Кур'ята // Збірник наукових праць Вінницького державного аграрного університету / Ред. Серета Л. П. та інші. – Вінниця, 2007. – Вип. 32. – С. 18–26.

173. 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.

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

175. Шур А. М. Высокомолекулярные соединения / А. М. Шур. – М.: Высш. шк., 1981. – 656 с.

176. Экзогенные и эндогенные регуляторы роста и развития растений. – Кишинев : Штиинца, 1985. – 119 с.

177. Эрдели Г. С. Изобутираты – новый класс ретардантов : монография / Г. С. Эрдели, Г. Н. Хожайнова, Г. Шиллинг. – Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 1992. – 159 с.

178. A reevaluation of the key factors that influence tomato fruit softening and integrity / M. Saladie, A. Matas, T. Isaacson [etc.] // *Plant Physiol.* – 2007. – 144, №2. – P. 1012–1028.

179. Abeles F. B. Role of cellulase in ethylene action / F. B. Abeles // *Ethylene : Physiol., Biochemistry and Practical Applications : Int. Conf. mark 90 Anniv. Discov. Ethylene D. N. Neljubov (1866-1926) Moscow-Pushckino- St. Petersburg, July 16–21: Abstr.* – Pushckino, 1992. – P. 6–7.

180. Auškalnienė O. Augalu augimo regulatoriaus modus mišiniu itaka žieminiu kviečiu derliui ir jo struktūros elementams / Ona Auškalnienė // *Žemdirbystė.* – 2003. – 39, № 1. – P. 51–56.

181. Barnes A. M. Anatomy of zea mays and Glycine max seedling treated with triazole plant growth regulators / A. M. Barnes, R. H. Walser, T. D. Davis // *Biol. Plant.* – 1989. – Vol. 31, №5. – P. 370–375.

182. Bialecka B. Regulation of α -amylase activity in *Amaranthus caudatus* seeds by methyl jasmonate, gibberellin A₃ benzyladenine and ethylene / B. Bialecka, J. Kepczynski // *Plant Growth Regul.* – 2003. – 39, № 1. – P. 51–56.

183. Bode I. Water relations in young growing wheat leaves after application of (2-chloroethyl)trimethylammoniumchloride (CCC) to the root of wheat seedlings / I. Bode, A. Wild // *Z.Naturforsch.* – 1985. – C.40, № 9–10. – P. 745–747.

184. 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 [etc.] // *Field Crops Research.* – 2016. – 198. – P. 215–225.

185. Bourguin M., Pilet P.E. Effect of zeatin on the growth and indolil-3-acetic acid and abscisic acid levels in maize root // *Physiol. Plant.* - 1990. - Vol.80, №3. – P. 342–349.

186. Buckeridge M. S. The role of $\text{exo-(1}\rightarrow\text{4)-}\beta\text{-galactanase}$ in the mobilization of polysaccharides from the cotyledon cell walls of *Lupinus angustifolius* following germination / Marcos S. Buckeridge, Ian S. Hutcheon, J. S. Grant Reid // *Ann. Bot. (USA)*. – 2005. – 96, № 3. – P. 435–444.

187. Buta I. G. Effect of paclobutrazol on abscisic acid levels in wheat seedlings / I. G. Buta, D. W. Spaulding // *J. Plant Growth Regul.* – 1991. – Vol. 10, №2. – P. 59–61.

188. Buttrose M. S. Use of carbohydrate reserves during growth from cuttings of grape vine / M. S. Buttrose // *Austral. J. Biol. Sci.* – 1966. – 19, № 2. – P. 247–256.

189. Castro P. R. C. Acao de reguladores de crescimento nos teores de proteina e aminoacidos em soja (*Glycine max cv/ Davis*) / P. R. C. Castro, O. J. Crocomo // *Turrialba*. – 1984. – Vol. 34, № 2. – P. 229–232.

190. Change in molecular size of cellulose during regeneration of cell wall on carrot protoplasts / A. Tetsuya, T. Keiichi, T. Itaru, N. Arasuke // *Physiol. Plant.* – 1977. – 40, № 3. – P. 215–218.

191. Changes in the structure of apple pectic substances during ripening and storage / J. Vries, A. Vogaren, F. Romauts, W. Plinic // *Carbohydr. Polym.* – 1984. – Vol.4, №1. – P. 3–13.

192. Characterization of a xyloglucan endotransglucosylase gene that was upregulated by gibberellin in rice / J. Guangxiao, N. Hidemitsu, I. Hiroaki [etc.] // *Plant. Physiol.* – 2004. – 136, № 3. – P. 3670–3681.

193. Comparative Activity of the Enantiomers of Triadimenol and Paclobutrazol as Inhibitors of Fungal Growth and Plant Sterol and Gibberelin Biosynthesis / R. S. Burden, G. A. Carter, T. Clark [etc.] // *Pestic. Sci.* – 1987. – V. 21. – P. 253–267.

194. Comparison of fatty acid metabolism of two oleic and one conventional sunflower hybrids: A new hypothesis / T. Lagravère, D. Kleiber, O. Surel [etc.] // *J. Agron. and Crop Sci.* – 2004. – 190, № 4. – P. 223–229.

195. Craushau L. A. Change of cell walls polysaccharides in connection with a sprout development and mobilization of reserves in cotyledons of *Lupinus angustifolius* sort Unicrop / L. A. Craushau, R. J. I. Grant // *Planta*. – 1984. – 160, № 5. – P. 449–454.

196. Darvill A. Structure and function of plant cell wall polisaccharides / A. Darvill, P. Albersheim, M. Neil // *J.Cell Sci.* –1985. – Vol. 78, suppl. №2. – P. 203-217.

197. Davies D. *Plant Biochemistry* / D. Davies, J. Giovanelli, T. Rees. – Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1964. – 512 p.

198. Davis Tim D., Sankhla Narendra. Soybean photosynthesis and growth as influenced by flurprimidol / T. D. Davis, N. Sankhla // *Compar. Physiol. and Ecol.* – 1986. – Vol. 11, №4. – P. 166 – 169.

199. Deactivation of Gibberellin by 2-oxidation during germination of photoblastic lettuce seeds / N. Kentaro, S. Yoshiaki, S. Miwako [etc.] // *Biosci., Biotechnol. and Biochem.* – 2003. – 67, № 7. – P. 1551–1558.

200. Effect of ethrel, chlormequat chloride and paclobutrazol on growth and pyrethrins accumulation in *Chrysanthemum cinerariaefolium* Vis. / S. Haque, A. H. A. Farooqi, M. M. Gupta, R. S. Sangwan // *Plant Growth Regul.* – 2007. – 51, № 3. – P. 263–269.

201. Effects of the triazole plant growth retardant BAS 111 W on gibberellin levels in oilseed rape *Brassica napus* / P. Hedden, S. Croker, W. Rademacher, J. Jung // *Physiol. Plant.* – 1989. – Vol.75, №4. – P. 445–451.

202. Effects of triazole growth retardants on oilseed rape , photosynthesis of single leaves / D. R. Butler, E. Pears, R. D. Child, P. Brain // *Ann. Appl. Biol.* – 1989. – Vol. 114, №2. – P. 331–337.

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

204. Genomic and physiological studies of early cryptochrome 1 action demonstrate roles for auxin and gibberellin in the control of hypocotyl growth by

blue light / Kevin M. Folta, Mariela A. Pontin, George Karlin-Neumann [etc.] // *Plant J.* – 2003. – 36, № 2. – P. 203–214.

205. Gibberellin signal in barley aleurone: early activation of PLC by G protein mediates amylase secretion / A. Villasuso, M. Molas, G. Racagni [etc.] // *Plant Growth Regul.* – 2003. – 41, №3. – P. 197–205.

206. Gibberellin-induced hydrolysis of endosperm cell walls in gibberellin-deficient tomato seed prior to radicle protrusion / S. P. C. Groot, B. Kielizewska-Rokicka, E. Vermer, C. M. Karssen // *Planta.* – 1988. – Vol. 174, №4. – P. 500–504.

207. Gibberellins Repress Photomorphogenesis in Darkness / D. Alabady, I. Gil, M. A. Blazques, I. L. Garcya-Martinez // *Plant Physiol.* – 2004. – Vol. 134. – P. 1050–1057.

208. Giulio C. Metabolism and translocation of 1.2 $^{-14}$ C (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.

209. Golunova L. A. Influence of retardants dextral and paklobutrasol on rearrangement of carbohydrates in soybean plants in the early period of vegetation / L. A. Golunova, V. G. Kuryata // *International Conference „Photosynthesis and crop production”.* – Kyiv, 2002. – P. 51.

210. Goodwin T. W. *Introduction to Plant Biochemistry* / T. W. Goodwin, E. I. Merser. – Oxford- New-York- Toronto: Pergamon Press, 1983. – 312 p.

211. Hirai Tadayoshi. The responsiveness to gibberellin in *Arabidopsis* hypocotyl changes depend on light quality : 46 Annual Meeting of the Japanese Society of Plant Physiologists (JSPP). Niigata, March 24-26, 2005 / T. Hirai, W. Amaki // *Plant and Cell Physiol.* – 2005. – 46. – P. 128.

212. Induction of CCC on growth and tuberisation of *Colocasia esculenta* / B. Annudarai, S. Chitra, K. Govindoraju, C. Radjalakshmi // *J. Ecotoxicol. and Environ. Monit.* – 2003. – 13, № 4. – P. 249–254.

213. Kuryata V. G. Histometrical analysis of secondary growth of a raspberry under the effect of paclobutrazol and dextrel / V. G. Kuryata // *Physiology and*

biochemistry of cultural plants. – 1998. – Vol.30. – P. 374-379.

214. Kuryata V. G. Effect of retardants on the assimilation apparatus, morphogenesis and growth of the plants / V. G. Kuryata, B. I. Gulyaev // Physiology and biochemistry of cultural plants. – 1999. – Vol.31. – P. 3-12

215. Kuryata V. G. Physiological and biochemical substantiation of retardants and ethylenproducts application to plants of berry cultures / V. G. Kuryata // Physiology and biochemistry of cultural plants. – 1999. – Vol.31. – P. 93-102.

216. Kuryata V. G. Peculiarities of morphogenesis and production process of the oil flax plants under the effect of hormonal complex modifiers / V. G. Kuryata, O. O. Khodanitska // Physiology and biochemistry of cultural plants. – 2012. – 44, № 6. – P. 522-528.

217. 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 // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія. – 2017. – вип.1(40). – С.127–132.

218. Krishnamoorthy X. N. Effect of waterlogging and growth retardants on gram (*Cicer arictinum* Var. H-355) / X. N. Krishnamoorthy, C. L. Gosmani, I. Dayal // Indian J. Plant Physiol. – 1987. – 30, № 4. – P. 387–389.

219. Law David M. Reduction in the free indole-3-acetic acid levels in Alaska pea by the gibberellin biosynthesis inhibitor uniconazol / David M. Law, R. H. Hamilton // Physiol. Plant. – 1989. – Vol.76, №4. – P. 535–538.

220. 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.

221. Morall P. Changes in cell wall polysaccharides of germinating barley grains / Philip Morall, Dennis E. Briggs // Phytochemistry. – 1978. – 17, №9. – P. 1495–1502.

222. Morelli G. Shade Avoidance Responses. Driving Auxin along Lateral Roots / G. Morelli, I. Ruberti // Plant Physiol. – 2000. – Vol. 122. – P. 621–626.

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

224. Noriko K. Quantitative and qualitative changes in cell wall polysaccharides in relation to growth and cell wall loosening in *Lactuca sativa* hypocotyls / K. Noriko, K. Seiichiro // *Physiol. Plant.* – 1983. – 58, №1. – P. 33–40.

225. Pal D. Biochemistry of papaya (*Carica papaya* L.) fruit ripening : changes in RNA, DNA, protein and enzymes of mitochondrial, carbohydrate, respiratory and phosphate metabolism / D. Pal, J. Selvaraj // *J. Hortic. Sci.* – 1987. – Vol. 62, №1. – P. 117–124.

226. 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 // *Regul. Mech. Biosyst.* – 2017. – 8(1). – P. 71–76.

227. Possible residual effects of gibberellic acid and gibberellin biosynthesis inhibitors on sprouting, early bulbil formation and tuber yield in Chinese yam / Kim S. K., Lee S. C., Kim K. M. [etc.] // *J. Agron. and Crop Sci.* – 2003. – 189, №6. – P. 428–432.

228. Research concerning seed germination and seedling growth of *Cucumis sativus* in relation with two growth regulators / M. Apahidean, D. Stana, Al. S. Apahidean [etc.] // *Bul. Univ. şti. agr. şi med. vet., Cluj-Napoca. Ser. Hort.* – 2004. – 61. – P. 400.

229. Rogach V. V. Effect of gibberellin and retardants on morphogenesis, photosynthetic apparatus and productivity of the potato / V. V. Rogach, I. V. Poprotska, V. G. Kuryata // *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology.* – 2016. – 24(2). – P. 416–419.

230. Savage J. A. The making of giant pumpkins: how selective breeding changed the phloem of *Cucurbita maxima* from source to sink / J. A. Savage, D.

F. Haines, N. M. Holbrook // *Plant, Cell & Environment*. – 2015. – 38(8). – P. 1543–1554.

231. Shinjiro Yamaguchi. Environmental regulation of gibberellin biosynthesis and response pathways in germinating *Arabidopsis* seeds : 45 Annual Meeting of the Japanese Society of Plant Physiologists (ISPP), Tokyo, March 27-29, 2004 / Yamaguchi Shinjiro // *Plant and Cell Physiol.* – 2004. – 45. – P. 23.

232. Shoot histogenesis: subapical meristematic activity in a caulescent plant and the action of gibberellic acid and AMO-1618 / R. M. Sachs, A. Lang, C. F. Bretz, J. Roach // *Amer. J. Bot.* – 1960. – № 47. – P. 260–266.

233. Stetter J.P. Paclobutrazol : a promising growth inhibitor for injection in woody plants / J. P. Stetter // *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* – 1985. – Vol. 110, № 1. – P. 4–8.

234. Stoyanova E. Influence of CCC on chloroplasts ultrastructure of the Vine leaves / E. Stoyanova, D. Lilov // *Plant Growth Regulators: Proc. u-th Int. Symp., Pamporovo, Sept. 28 – oct.4, 1986, Pt.1.* – Sofia, 1987. – P. 530–535.

235. Takafumi T. Physiological studies on the action of CCC in Kyoho grapes / T. Takafumi, S. Xironori, O. Xajime // *Plant and Cell Physiol.* – 1980. – 21, № 6. – P. 969–977.

236. Takaki M. Effect of GA₃ and light on polysaccharide levels and metabolism in germinating coffee seeds / M. Takaki, S. M. C. Dietrich // *J. Exp. Bot.* – 1980. – 31, № 125. – P. 1643–1649.

237. Tari I. Abaxial and adaxial stomatal density, stomatal conductances and water status of bean primary leaves as affected by paclobutrazol / I. Tari // *Biol. plant.* – 2003. – 47, № 2. – P. 215–220.

238. Tekalign T. Growth and biomass production in potato grown in the hot tropics as influenced by paclobutrazol / T. Tekalign, P. S. Hammes // *Plant Growth Regul.* – 2005. – 45, № 1. – P. 37–46.

239. Telewsky F. W. Computer-assisted image analysis of tissues of 503 ethrel-treated *Pinus taeda* seedling / F. W. Telewsky, A. H. Wakefield, M. J. Jaffe // *Plant Physiol.* – 1983. – 72, № 1. – P. 177–181.

240. Tolley-Henry L. Expansion and photosynthetic rate of leaves of soybean plants during onset of and recovery from nitrogen stress / L. Tolley-Henry, C. D. Ir. Raper // *Bot. Gas.* – 1986. – Vol. 147, №4. – P. 400–406.

241. Tremolieres A. Biosynthese de d'acide α -linolenique au cours du verdissement des cotyledons etioles de trefle / A. Tremolieres, P. Mazliak // *Compt. Rend. Acad. Sci.* – 1967. – V. 265, № 10. – P.1936–1945.

242. Uniconazole-P is a potent inhibitor for ABA catabolism : 46 Annual Meeting of the Japanese Society of Plant Physiologists (JSPP), Niigata, March 24-26, 2005 / Saito Shigeki, Okamoto Masanori, Shinoda Shoko [etc.] // *Plant and Cell Physiol.* – 2005. – 46. – P. 215.

243. Varman T. W. Ethylene production and action during foliage senescence in *Hedera helix* L. / T. W. Varman, T. Solomonos // *J. Exp. Bot.* – 1986. – 39, № 203. – P. 685– 694.

244. VanHook A. M. Rapidly inhibiting ethylene signaling with light / A. M. VanHook // *Science Signaling.* – 2016. – 9(458). – P.294.

245. Woodrow L. Effect of ethylene on photosynthesis and partitioning in tomato, *Lycopersicon esculentum* Mill. / L. Woodrow, R. G. Thompson, B. Grodzinski // *J. Exp. Bot.* – 1988. – Vol.39, №203. – P. 667–684.

246. Wu S.-H. Gene expression regulation in photomorphogenesis from the perspective of the central dogma / S.-H. Wu // *Annual Review of Plant Biology.* – 2014. – 65. – P. 311–333.

247. Yamauchi Yukika. Regulation of gibberellin catabolism by environmental factors in *Arabidopsis* seed germination: 45 Annual Meeting of the Japanese Society of Plant Physiologists. Tokyo, March 27-29, 2004. / Yukika Yamauchi, Damian O'Neill, Mikihiro Ogawa // *Plant and Cell Physiol.* – 2004. – 45. – P. 111.

**ВІННИЦЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ПЕДАГОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені МИХАЙЛА КОЦЮБИНСЬКОГО**

ПОПРОЦЬКА Ірина Володимирівна

**РЕГУЛЯЦІЯ ДОНОРНО–АКЦЕПТОРНИХ ВІДНОСИН У
РОСЛИН В СИСТЕМІ “ДЕПО АСИМІЛЯТІВ – РІСТ” У
ПРОЦЕСІ ПРОРОСТАННЯ**

