

УДК 582.675.5:661.162.65/66

## **ФІЗИОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЗАСТОСУВАННЯ РЕТАРДАНТІВ НА ОЛІЙНИХ КУЛЬТУРАХ**

**В.Г. КУР'ЯТА, І.В. ПОПРОЦЬКА**

*Вінницький державний педагогічний університет імені Михайла Коцюбинського  
21100 Вінниця, вул. Острозького, 32  
e-mail: vsrip@sovamua.com*

Узагальнено й проаналізовано літературні та власні експериментальні дані щодо впливу ретардантів на морфогенез і функціонування донорно-акцепторної системи рослин олійних культур. Застосування ретардантів забезпечує формування потужнішого асиміляційного апарату, що створює передумови для підвищення продуктивності рослин. Зміни у морфогенезі й фотосинтетичному апараті під впливом ретардантів, перерозподіл потоків асимілятів та елементів живлення на процеси карпогенезу сприяють підвищенню урожайності, збільшенню виходу олії та поліпшенню її якості.

*Ключові слова:* олійні культури, ретарданти, морфогенез, фотосинтетичний апарат, донорно-акцепторна система, урожайність, якість продукції.

Аналіз тенденцій розвитку світового рослинництва свідчить, що одним зі шляхів вирішення проблеми високих і стабільних урожаїв є застосування новітніх технологій з використанням синтетичних регуляторів росту рослин [22, 36, 54, 56, 57]. Ця група сполук дає можливість спрямовано регулювати окремі етапи онтогенезу з метою мобілізації потенційних можливостей рослинного організму, що впливає на урожайність та якість сільськогосподарської продукції [28, 34, 44, 52, 62].

Одним із ключових підходів у вирішенні питання оптимізації продукційного процесу сільськогосподарських рослин є регуляція донорно-акцепторних відносин, зокрема штучним перерозподілом потоків асимілятів до господарсько важливих органів (плодів, коренеплодів, інших органів запасу). Виходячи із сучасних теоретичних уявлень про механізми функціонування і взаємозв'язки донорної та акцепторної сфер у рослині [7, 8, 17], такого ефекту можна досягти через морфофізіологічні зміни — формування потужної листкової поверхні, ефективної мезоструктури листка, пришвидшення темпів формування фотосинтетичного апарату, подовження тривалості життя листків як основного донора асимілятів [8, 17, 33]. Водночас ефективність функціонування цієї системи залежить від потужності акцепторних центрів, формування «запиту» на асиміляти [7, 19]. Головними акцепторами асимілятів є процеси вегетативного росту, формування і ріст плодів (карпогенез). За достатньої активності асиміляційного апарату штучне обмеження росту вегетативних органів приводить до перерозподілу асимілятів у бік формування плоду [11, 16, 19, 25]. Такого ефекту можна досягти механічними методами, зокрема обрізанням пагонів, видаленням жирую-

чих пагонів тощо, що потребує істотних фізичних витрат й економічно недоцільне. В останні роки з цією метою почали використовувати препарати з антигібереліновим механізмом дії — ретарданти. Отримані результати досліджень підтвердили високу ефективність їх застосування для регуляції продукційного процесу сільськогосподарських культур [5, 6, 38, 40, 45]. Водночас, хоча в літературі й наведено позитивні результати застосування ретардантів для підвищення врожаю окремих олійних культур, праць, у яких були б узагальнені результати дослідження шляхів і механізмів дії ретардантів на функціонування донорно-акцепторної системи й оптимізацію продукційного процесу цієї групи культур, немає.

Олії є однією з важливих складових харчового раціону людини. Рослинні жири мають цілу низку переваг порівняно з тваринними. Це відносно низька собівартість, безвідходність виробництва, більша корисність для здоров'я, яку пов'язують з оптимальним профілем жирних кислот і вмістом жиророзчинних вітамінів [2, 4, 20, 37]. Виробництво олій — одна з найважливіших галузей агропромислового комплексу України. Зокрема, наша держава є найпотужнішим виробником та експортером соняшникової олії. В структурі обсягів виробництва всіх олійних культур соняшник займає понад 90 %, а в структурі посівних площ — 10 %. Виробництво соєвої олії становить 2,7 %, ріпакової — 1 % загального обсягу виробництва олій і постійно збільшується [25, 29]. Стрімке зростання посівних площ для вирощування ріпаку в останні роки пов'язане насамперед із виробництвом з його насіння біодизельного палива для двигунів внутрішнього згоряння. Збільшується виробництво лляної, макової олії, які мають цінні лікувальні властивості, а також є важливою сировиною для харчової та парфумерної промисловості [4, 23, 37]. Для олійних культур крім завдання підвищення урожайності актуальними залишаються питання підвищення стійкості до вилягання, морозостійкості, вмісту олії в насінні та оптимізації її хімічного складу.

Збільшення масштабів виробництва і застосування синтетичних регуляторів росту, в тому числі й ретардантів, підвищує небезпеку забруднення ними навколишнього середовища і сільськогосподарської продукції. У зв'язку з цим можливість застосування ретардантів має визначатися жорсткими токсиколого-гігієнічними вимогами. Неприпустиме накопичення препаратів у рослинах, їх акумулювання в ґрунті та вплив на мікрофлору останнього. Постає потреба в таких регламентах застосування препаратів, які б давали змогу отримати максимальний ефект за мінімальних доз ретарданту. Вивчення фізіолого-біохімічних механізмів дії різних груп ретардантів — необхідна умова для визначення шляхів підвищення ефективності і безпеки застосування цієї групи регуляторів росту на олійних культурах.

**Особливості морфогенезу олійних культур за дії ретардантів.** Зважаючи на істотні морфологічні аспекти дії ретардантів, можна дослідити значення анатомо-морфологічної та мезоструктурної складових у реалізації донорно-акцепторних відносин рослини й оптимізації продукційного процесу.

Відомо, що ключову роль у регуляції морфогенезу рослин відіграє гормональна система, причому фізіологічний ефект залежить не лише від концентрації окремих фітогормонів, а й від їх співвідношення [15]. Онтогенетичні зміни у співвідношенні гіберелінів, цитокінінів, ауксинів та абсцизової кислоти істотно впливають на ростові процеси, особливості гістогенезу вегетативних і генеративних органів рослин [17, 22]. За

механізмом дії ретардантні є модифікаторами гормонального комплексу рослин: залежно від хімічної природи вони значно зменшують вміст або знижують активність уже синтезованих гіберелінів у тканинах.

Відомо, що четвертинні амонієві, фосфонієві і сульфонієві солі (АМО 1618, ССС, ДХІБ, фосфон D) переривають біосинтез гіберелінів в одній ланці цього процесу, а основою сильнішої ретардантної дії триазолпохідних ретардантів (паклобутразолу, уніконазолу, BAS 111 та ін.) є блокування ферментів синтезу гіберелінів на трьох етапах [17]. Ці дані підтверджуються тим, що ретардантні ефекти четвертинних і триазолових препаратів усуваються введенням екзогенної гіберелінової кислоти [46, 47]. Зокрема, за дії триазолпохідного препарату паклобутразолу встановлено зменшення вмісту вільних форм гіберелінів порівняно з контрольним варіантом у рослин сої та ріпаку, а вміст неактивних, зв'язаних форм гіберелінів різнився — зростав у ріпаку і зменшувався у сої [15].

Доведено, що застосування триазолпохідного препарату BAS 111 приводило до істотного зменшення вмісту у рослинах озимого та ярого ріпаку попередників гіберелінів [45]. Зменшувався вміст гіберелінів й у разі застосування аналога четвертинних солей амонію DMC-17 у дозі 500 г/га у фазу чотирьох—п'яти листків на рослинах ярого ріпаку [21, 52]. Зміни вмісту гіберелінів супроводжувалися значним зростанням вмісту вільної та зв'язаної форм абсцизової кислоти, що, очевидно, пояснюється спільним попередником у синтезі гіберелінів та абсцизової кислоти і наявністю метаболічного розгалуження у шляху синтезу терпенів [17]. Встановлено чітке збільшення вмісту вільної форми абсцизової кислоти під впливом паклобутразолу в рослинах ріпаку, люцерни і сої [15], а також істотне зменшення вмісту іншого природного стимулятора росту — індолілоптової кислоти в різних рослинах за дії ретардантів [17].

Отже, основою морфофізіологічних змін рослин за дії ретардантів є перебудова гормонального комплексу. Зоною впливу препаратів цієї групи є субапикальна меристема, де починаються процеси диференціації, що призводить до змін анатомічної будови вегетативних органів та їх функціональної активності.

Для переважної більшості сільськогосподарських культур характерним є вилягання посівів [42, 61]. У літературі достатньо інформації стосовно застосування антигіберелінів з метою запобігання вилягання рослин [58], підвищення стійкості яких до вилягання пов'язане зі збільшенням механічної міцності стебла. Так, обробка рослин ріпаку навесні у фазу початку росту стебла триазолпохідним препаратом BAS 111 W в дозі 300—600 г/га істотно гальмувала ріст стебла й підвищувала врожайність насіння [45]. Подібні результати отримано в разі застосування триапентенолу [41]. В іншому досліді за обробки ярого ріпаку на початку активного росту стебла триапентенолом із концентрацією діючої речовини 245—320 г/га його ріст гальмувався, однак за пізнішої обробки — наприкінці бутонізації та перед початком цвітіння — осьові розміри рослин не змінювались [53].

Встановлено, що одночасно зі зменшенням висоти рослини за дії цих препаратів потовщується стебло і з'ясовано, за рахунок яких тканин. Так, за дії хлормекватхлориду збільшувався діаметр стебла льону олійного через посилення розвитку кори і ксилеми [31]. Під дією препарату кількість судин у ряду ксилеми зростала в 1,3—1,7 рази, що приводило

до істотного потовщення її шару. Кількість луб'яних волокон не змінювалась, однак зростав їх діаметр та істотно потовщувались клітинні стінки. Аналогічне потовщення стебел сої [3], соняшнику [29], ріпаку озимого [25], маку олійного [23] за дії ретардантів відбувалося в результаті збільшення розмірів кори, в основному внаслідок розростання механічних тканин — коленхіми та склеренхіми. Отже, зміни у процесах диференціації субапикальної меристеми за дії ретардантів приводили до ліпшого розвитку механічних тканин, що сприяло збільшенню міцності стебла, підвищувало стійкість рослин до вилягання, створювало технологічні переваги під час збирання врожаю.

Перебудова гормонального комплексу під впливом ретардантів і відповідне інгібування апікального домінування зумовлювали важливе з погляду регуляції продуктивності рослин посилення галуження стебла. Зокрема, за дії фолікуру збільшувалась кількість пагонів у маку олійного [16], за дії хлормекватхлориду й паклобутразолу — в ріпаку озимого [18], за дії хлормекватхлориду — в льону олійного [19], за дії паклобутразолу — в гірчиці білої [59]. Унаслідок посилення галуження стебел цих культур закладалася більша кількість листків, квіток і плодів, що є важливою передумовою підвищення врожайності.

Ключову роль у продуктивності рослин відіграє фотосинтетична активність, яка великою мірою визначається площею листової поверхні, кількістю і тривалістю життя листків, мезоструктурною організацією листка. Роботи останніх років підтвердили, що штучне гальмування ростових процесів рослин за допомогою ретардантів різних класів супроводжується істотними змінами морфогенезу, які стосуються формування різних рівнів організації фотосинтетичного апарату рослин [8, 17]. У разі застосування хлормекватхлориду на культурі льону олійного кількість листків на рослині збільшувалась без відчутного зростання площі листової поверхні через менші розміри окремих листків [31]. У рослин сої збільшувались як кількість листків, так і їх сумарна площа [3], у соняшнику під впливом хлормекватхлориду кількість листків зменшувалась, однак унаслідок істотного зростання їх площі загальна площа листової поверхні збільшувалась [29]. У рослин ріпаку озимого сумарна площа листової поверхні зменшувалась, однак листки потовщувалися [25]. У рослин маку олійного за дії триазолпохідного препарату фолікуру збільшувались площа листової поверхні, маса сирої та сухої речовини листків, подовжувалася тривалість життя [16]. У разі застосування ретардантів на олійних культурах загальна площа їх листової поверхні може збільшуватися без змін або навіть при зменшенні площі окремих листків через інтенсивніше галуження стебла й закладання більшої кількості листків [3, 16, 28, 31].

Важливим показником асиміляційної активності є питома маса листків, що характеризується співвідношенням маса сухої речовини листків : площа листків. Позитивну кореляцію між інтенсивністю фотосинтезу і цим показником пояснюють підвищенням кількості основних структурних елементів і фотосинтетичних пігментів, за безпосередньої участі яких асимілюється  $\text{CO}_2$ . Загальною ознакою позитивних змін фотосинтетичного апарату олійних культур за дії ретардантів є зростання питомої маси й потовщення листків. Встановлено, що питома маса листків маку у варіантах з обробкою рослин антигібереліновими препаратами хлормекватхлоридом і фолікуром збільшується [16]. Подібні ре-

зультати отримали інші дослідники на культурах соняшнику [29] та льону олійного [19].

Збільшення питомої маси листків свідчить про мезоструктурні зміни в них за дії препаратів. Товщина листків істотно збільшується насамперед через потовщення шару фотосинтетичної тканини — хлоренхіми, збільшення розмірів та об'єму клітин стовпчастої й губчастої паренхіми в ній [16, 19]. Застосування хлормекватхлориду сприяє також зростанню об'єму хлоропластів у клітинах стовпчастої паренхіми льону олійного на 14—15 %, в клітинах губчастої паренхіми — на 21—27 % порівняно з контролем [31].

Характер дії ретардантів різних класів на пігментну систему листків доволі складний і залежить від особливостей об'єкта дослідження, специфіки препарату та умов його застосування. Разом з тим в окремих дослідженнях виявляли позитивний вплив триазолпохідних препаратів, зокрема паклбутразолу, на вміст хлорофілів у листках [38]. Отримані дані підтвердили, що препарат фолікур цього ж триазолового ряду також істотно підвищує вміст хлорофілів у листках маку олійного [16].

Отже, дія ретардантів на морфогенез не обмежується змінами лише в субапикальній меристемі стебла, а виявляється також у впливі на маргінальні меристеми листків олійних культур.

Важливим ценотичним показником потужності фотосинтетичного апарату є листковий індекс [24]. Встановлено, що за дії ретардантів різної хімічної будови він зростає у рослин маку олійного [16], сої [3], соняшнику [29]. Разом з тим збільшення листкового індексу в ценозі не завжди є позитивним явищем, оскільки загущення посівів, формування надмірної листової поверхні може призводити до затінення сусідніх рослин і, як наслідок, до зниження врожаю культури [16]. Застосування ретардантів на олійних культурах не призводило до таких наслідків, їх урожайність зростала [3, 23, 25, 29, 32].

Отже, застосування ретардантів забезпечує формування потужнішого асиміляційного апарату рослин олійних культур, що створює передумови для підвищення їх продуктивності.

**Особливості перерозподілу вуглеводів та елементів мінерального живлення між органами рослин за дії ретардантів.** Закономірності перерозподілу органічних речовин в рослині в разі зміни інтенсивності росту окремих її органів доволі повно вивчено в межах концепції функціонування донорно-акцепторної системи [7, 8, 17, 33]. Оскільки дія різних груп ретардантів зумовлює перебудову асиміляційного апарату рослини, зміну габітусу, співвідношення мас її органів, появу додаткових атрагувальних центрів і посилення або ослаблення функціонування вже існуючих, це свідчить про зміни характеру донорно-акцепторних відносин у рослині. Так як суть змін характеру донорно-акцепторних відносин полягає в перерозподілі потоків асимілятів та елементів живлення між органами рослин, для розробки заходів екзогенної регуляції онтогенезу за допомогою ретардантів необхідно сформувати чітке уявлення про динаміку накопичення й перерозподіл пластичних і мінеральних речовин у рослині за їх дії.

Встановлено, що в листках і стеблах ріпаку озимого за дії паклбутразолу та хлормекватхлориду сумарний вміст вуглеводів (цукри і крохмаль) протягом вегетації був більшим, ніж у контролі [26]. У листках та коренях рослин маку олійного, оброблених фолікуром і хлормекватхлоридом, сумарний вміст вуглеводів протягом усієї вегетації також був ви-

шим [23]. У разі застосування паклобутразолу й хлормекватхлориду на рослинах льону олійного та соняшнику отримано аналогічні результати [29, 32]. Така однотипна реакція зумовлена блокуванням ретардантами атрагувальної активності зон росту вегетативних органів і зменшенням відтоку асимілятів до них. При цьому збільшення кількості вуглеводів у листках і коренях дослідних варіантів є позитивним, оскільки створюється потужний резервний фонд асимілятів, який використовується на формування і ріст плодів [17].

Отже, під впливом регуляторів росту зростає донорний потенціал листків дослідних рослин. Надлишок вуглеводів використовується на формування потужнішого стебла рослин і ріст плодів, кількість яких унаслідок посиленого галуження стебла за дії препаратів збільшувалась [3, 16, 31].

Аналіз динаміки вмісту різних форм вуглеводів в органах рослин олійних культур дає підставу зробити висновок про поступове зменшення сумарного вмісту цукрів і крохмалю в листках і стеблах ріпаку озимого, маку олійного, льону олійного і соняшнику протягом вегетації, причому процес активувався за дії ретардантів [23, 25, 29, 32]. Оскільки після фази бутонізації ростові процеси у вегетативних органах істотно уповільнюються й одночасно з'являються нові потужні акцепторні зони — плоди, основний потік асимілятів спрямовується на процеси карпогенезу, з чим і пов'язані поступове зменшення вмісту вуглеводів у вегетативних органах та приріст урожаю культур під впливом ретардантів.

Відомо, що між інтенсивностями росту, фотосинтезу, дихання та азотним живленням рослин існує чітка залежність [9]. Разом з тим інформація щодо перерозподілу азотовмісних сполук між органами рослин у процесі вегетації за дії регуляторів росту досить суперечлива й розрізнена [5, 39, 49]. Встановлено, що за дії хлормекватхлориду вміст білкового азоту в листках і стеблах соняшника порівняно з контролем підвищувався [27], а за обробки ріпаку паклобутразолом — його вміст у тканинах вегетативних органів знижувався [26]. Доведено, що за надлишку азоту в тканинах під час розвитку рослин олійних культур посилюється накопичення білка й одночасно зменшуються вміст олії в насінні та вміст ненасичених жирних кислот в олії [1, 20, 54]. Встановлено, що підвищення вмісту вуглеводів у вегетативних органах рослин маку олійного за дії хлормекватхлориду й фолікуру супроводжувалось зниженням вмісту в них загального азоту [23]. Максимальну кількість азотовмісних речовин у листках і коренях виявляли на початкових етапах дослідження. До кінця вегетації вміст азоту в тканинах вегетативних органів активніше зменшувався під впливом хлормекватхлориду та фолікуру, що, на нашу думку, свідчить про інтенсивний гідроліз білків і відтік азотовмісних сполук у нові атрагувальні центри — корбочки, кількість яких збільшувалась [16]. Подібні результати відтоку азоту з вегетативних органів у генеративні отримали інші автори, які досліджували рослини озимого ріпаку [63].

Для бобових рослин аналіз донорно-акцепторних відносин не можна обмежити лише специфікою перерозподілу асимілятів між вегетативними й генеративними органами рослин, процесами росту і фотосинтезу, оскільки додатковими атрагувальними центрами є бобово-ризобіальні симбіотичні утворення. Досліджено, що в разі обробки рослин сої хлормекватхлоридом після появи 8—10-го листка кількість і загальна маса бульбочок збільшувались. Кількість бульбочок у рослин сої за дії ретар-

дантів зростала на фоні використання штамів 6346 і М8 в усі фази розвитку рослин [10, 11]. За використання ретардантів на фоні штамів *B. japonicum* активність нітратредуктази в листках у фазу цвітіння підвищувалась, у фазу формування бобів — знижувалась. У варіантах сумісного використання штамів *B. japonicum* і ретардантів нітрогеназна активність у рослин посилювалась, а її пік зміщувався на пізніші етапи онтогенезу. Встановлено спад активності нітратредуктази в коренях у період масового формування бобів за сумісного використання штамів і ретардантів. Зниження активності ферменту у вегетативних органах сої в цей період компенсувалося підвищеною активністю нітрогеназного комплексу. В листках і стеблах за дії штамів та антигіберелінових препаратів вміст азотистих сполук у перші дві досліджувані фази зростав і різко зменшувався у фазу зелених бобів унаслідок їх використання на потреби карпогенезу [3].

Встановлено зниження вмісту білкової фракції азоту в тканинах вегетативних органів льону олійного за дії ретардантів, що, на думку автора, пов'язано з відтоком азотовмісних сполук до плодів, кількість яких збільшується [31]. Подібні результати отримали й інші автори на рослинах озимого ріпаку [18].

Підтримання певного балансу елементів живлення за впливу регуляторів росту сприяє нормальному перебігу фаз онтогенезу рослин, підвищенню продуктивності культур. Відомо небагато робіт, присвячених впливу ретардантів на вміст і динаміку елементів живлення рослин. За дії хлормекватхлориду кількість фосфору в листках цукрових буряків зменшувалась, а вміст калію зростав як у листках, так і в коренеплодах дослідних рослин [35]. В оброблених ретардантами рослин картоплі вміст фосфору в бульбах був підвищеним протягом усього дослідження. В листках дослідних рослин вміст фосфору на початку вегетації збільшувався, наприкінці — зменшувався [30]. Вміст калію в листках на початку дослідження зменшувався, в період цвітіння — збільшувався, наприкінці дослідження знову зменшувався. У бульбах вміст калію зростав лише на перших етапах дослідження, а в подальшому знижувався. В період плодоношення під впливом хлорхолінхлориду підвищувався вміст калію в листках чорноплідної горобини [17].

У результаті вивчення метаболізму елементів мінерального живлення в органах рослин льону олійного встановлено, що за дії препаратів з антигібереліновою активністю вміст фосфору в листках на початку дослідження зростав, що свідчить про оптимізацію фосфорного живлення рослин під впливом ретарданту. Наприкінці вегетації його вміст поступово зменшувався через посилення відтоку цього елемента до плодів, які в цей час інтенсивно формуються. Таку ж саму закономірність відмічено й для стебла. Наслідком посилення відтоку фосфору до плодів є факт, що його концентрація в плодах за дії ретардантів в онтогенезі зростає інтенсивніше, ніж у контрольному варіанті [31].

Аналогічні закономірності встановлено для ріпаку озимого [25], соняшника [29].

Доведено, що за дії регуляторів росту концентрація калію у вегетативних органах рослин відносно контролю підвищується, що свідчить про інтенсифікацію обмінних процесів за дії препаратів. Чіткіше ця тенденція простежується для стебел. Зокрема, у стеблах рослин льону, оброблених хлормекватхлоридом, вміст калію був вищим у середньому на 13—15 % протягом усього періоду дослідження [31], у тканинах вегета-

тивних органів рослин льону він був максимальним у період цвітіння. Під час формування та дозрівання плодів вміст калію як у листках, так і стеблах знижувався, що пов'язано з посиленням відтоку пластичних і мінеральних сполук до генеративних органів, які формуються. На думку автора, тимчасове депонування калію в стеблі дає рослині можливість активніше реутилізувати його в подальшому для забезпечення формування і росту плодів. Разом з цим у рослинах дослідних варіантів істотні кількості калію в коробочках не накопичуються, що, очевидно, пов'язано з біорозбавлянням цього елемента внаслідок збільшення навантаження рослин плодами [31]. Аналогічно за дії фолікуру та хлор-мекватхлориду зменшувався вміст калію в листках і коренях маку олійного при формуванні коробочок [23]. Наприкінці вегетації вміст елемента як у листках, так і в коренях зменшувався, що, очевидно, пов'язано з посиленням відтоку мінеральних сполук до генеративних органів, які формуються.

Отже, за обробки рослин олійних культур ретардантами відбувалися зміни у засвоєнні й перерозподілі основних елементів живлення. Загалом протягом вегетації вміст азоту, фосфору та калію у вегетативних органах за дії препаратів поступово зменшувався внаслідок посилення відтоку цих елементів живлення до плодів, кількість яких за обробки препаратами зростала.

**Вплив препаратів з антигібереліновим механізмом дії на урожайність і якість продукції олійних культур.** Регуляція росту і розвитку олійних культур за допомогою ретардантів дає змогу спрямовано впливати на окремі етапи онтогенезу і в кінцевому підсумку підвищувати продуктивність та якість урожаю олійних культур. Перебудова гормонального комплексу рослин за дії ретардантів, посилене галуження стебла, підвищення фотосинтетичної активності листкового апарату, перерозподіл асимілятів та елементів живлення в бік формування нових органів — плодів забезпечують підвищення продуктивності рослин.

Концепція функціонування донорно-акцепторних відносин у рослині передбачає, що активність донорної функції фотосинтетичного апарату великою мірою визначається активністю акцептора, потужністю його «запиту» на асиміляти [7, 17]. На організменому рівні акцепторними центрами є зони росту, зокрема карпогенезу. Так, гальмування лінійного росту рослин маку олійного ретардантом сприяє посиленню галуження і, відповідно, закладанню більшої кількості плодів — нових акцепторних центрів, це стимулює відтік асимілятів до них, що само по собі слугує додатковим чинником стимуляції фотосинтетичних процесів.

У разі обприскування рослин ярого ріпаку розчинами четвертинних онієвих сполук 3-DEC і 17-DMC врожайність зростала на 10—27 %, в основному внаслідок впливу на формування стручків головного стебла [21, 52]. Застосування паклобутразолу і декстрелу для обробки озимого ріпаку зумовлювало збільшення кількості пагонів першого порядку і стручків, що підвищувало насінневу продуктивність культури [18]. Подібні результати отримано при використанні триапентенолу [40], модусу [46] і церону в низьких концентраціях перед початком цвітіння [55].

Встановлено, що обробка рослин ріпаку препаратом BAS 111 W та внесення його в ґрунт підвищували урожайність насіння на 6—15 % [51]. За використання уніконазолу врожайність насіння культури збільшувалась на 20—30 % [41], триапентенолу — на 3,7—8,3 % [40]. Обробка посівів озимого ріпаку триазолопохідними препаратами культуар і баронет



у фазу дозрівання насіння депресивно впливала на насінневу продуктивність [50]. Аналогічний ефект спостерігали при використанні триапентенолу з метою запобігання вилягання посівів ріпаку, він не впливав на продуктивність рослин у разі його застосування в осінній період для поліпшення зимостійкості [40].

За дії хлормекватхлориду та його суміші з трептоломом урожайність соняшника підвищувалась унаслідок збільшення кількості сім'янок у кошику, їх маси та діаметра кошика [29]. Обробка рослин сої хлормекватхлоридом і декстрелом сприяла інтенсивнішому накопиченню маси генеративних органів та зростанню врожайності на 5—12 % [12]. Найефективніше впливали 0,3 %-й декстрел і 0,5 %-й хлормекватхлорид на фоні бактеризації штамами *Bradyrhizobium japonicum* M8 і 761T. За дії паклобутразолу збільшувалась продуктивність рослин гірчиці [59, 60].

Застосування хлормекватхлориду й триазолпохідного препарату фолікуру забезпечувало зростання насінневої продуктивності маку олійного, оскільки за обробки рослин фолікуром вірогідно збільшувалась кількість коробочок. Одночасно зростали маса тисячі насінин і маса насіння в коробочці, що сприяло збільшенню врожайності культури [16].

За дії хлормекватхлориду вміст олії в насінні льону олійного підвищувався, змінювались якісні показники олії порівняно з контролем — збільшувались число омилення, ефірне та йодне числа, вміст гліцерину [31]. Аналогічні зміни якості та збільшення вмісту олії на 1—4 % в насінні соняшника за дії хлормекватхлориду встановили автори праці [29].

У низці досліджень доведено, що в разі застосування ретардантів змінюється профіль жирних кислот і співвідношення ненасичених і насичених жирних кислот. Зокрема у соняшниковій, ріпаковій, соєвій, лляній оліях за дії ретардантів це співвідношення збільшене, що корелює зі збільшенням йодного числа [3, 25, 29, 31]. У сої зазначене співвідношення змінювалось унаслідок підвищення вмісту незамінної лінолевої і зниження вмісту пальмітинової та стеаринової кислот [3], у рослин соняшнику — через зміну вмісту лінолевої кислоти [29]. У рослин льону олійного за дії хлормекватхлориду вірогідно зростав вміст олеїнової й ліноленої кислот [31], у рослин маку олійного відносний вміст насичених і ненасичених жирних кислот не змінювався [16].

Одним із важливих практичних завдань є зменшення в олії вмісту ліноленої кислоти, яка при зберіганні надає їй гіркої смаку. За дії ретардантів вміст цієї кислоти в ріпаковій олії зменшувався, що, як правило, супроводжувалось зростанням вмісту лінолевої кислоти, а це є позитивним чинником [18]. Наявність ерукової кислоти в ріпаковій олії небажана, оскільки вона негативно впливає на серцево-судинну систему й печінку, що значно обмежує використання ріпакової олії для харчування людей. Разом з тим в окремих літературних джерелах наведено інформацію, що ерукова кислота важлива при використанні ріпакової олії у виробництві біодизеля [25]. Встановлено, що в разі застосування паклобутразолу вміст ерукової кислоти в ріпаковій олії зростав порівняно з контролем, а хлормекватхлорид і декстрел знижували або не змінювали її вмісту. При застосуванні цих ретардантів незалежно від погодних умов вегетації ріпаку вміст ерукової кислоти в олії не виходив за межі 2 %, що є показником її високої харчової якості [18].

Ретарданти істотно уповільнюють швидкість утилізації олії, змінюють її хімічний склад при проростанні насіння. Відомо, що під час проростання насіння рослин, основною резервною речовиною якого є олія,

її вміст у тканинах швидко зменшується й одночасно накопичуються вуглеводи. За дії ретардантів у процесі проростання в насінні соняшника зменшувалась активність кислої й лужної ліпаз порівняно з контролем, вміст вільних жирних кислот в олії був меншим, ніж у контрольному варіанті [13, 14].

З урахуванням вимог екологічної безпеки при застосуванні синтетичних регуляторів росту рослин необхідними умовами є дослідження токсикологічного ризику і контроль вмісту залишкових кількостей препаратів у готовій продукції. В разі застосування ретардантів у рекомендованих концентраціях на олійних культурах вони не накопичувались у продукції понад встановлені норми. Визначено, що в насінні ріпаку озимого, маку олійного, сої, льону олійного та соняшника концентрація хлормекватхлориду не перевищувала дозволу 0,1 мг/кг (ДСанПіН 8.8.1.2.3.4.-000—2001), а паклобутразол у слідових кількостях містився тільки в насінні озимого ріпаку [25].

Отже, застосування препаратів з антигібереліновим механізмом дії (ретардантів) зумовлює істотні зміни у морфогенезі та функціонуванні донорно-акцепторної системи рослин олійних культур, наслідком чого є підвищення насінневої продуктивності, збільшення виходу олії та поліпшення її якості.

1. Балов В.К., Шибзухов М.Н. Масличность семян подсолнечника в зависимости от уровня минерального питания // Зерн. хоз-во. — 2006. — № 5. — С. 9.
2. Гаврилюк М.М., Салатенко В.Н., Чехов А.В. Олійні культури в Україні. — К.: Основа, 2007. — 416 с.
3. Голунова Л.А. Регуляція продукційного процесу і симбіотичної азотфіксації сої за допомогою ретардантів: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2013. — 20 с.
4. Городній М.М., Гонар О.М. Прикладна біохімія та управління якістю продукції рослинництва. — К.: Арістей, 2006. — 484 с.
5. Гуляев Б.І., Карлова А.Б., Кірізій Д.А. Вплив хлормекватхлориду та естерону на засвоєння цукровим буряком елементів мінерального живлення // Физиология и биохимия культ. растений. — 2007. — 39, № 5. — С. 401—408.
6. Икрина М.А., Колбин А.М. Регуляторы роста и развития растений. — Т. 2. — М.: Химия, 2005. — 471 с.
7. Киризій Д.А. Роль акцепторов ассимилятов в регуляции фотосинтеза и распределения углерода в растении // Физиология и биохимия культ. растений. — 2003. — 35, № 5. — С. 382—391.
8. Киризій Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез. Ассимиляция CO<sub>2</sub> и механизмы ее регуляции. — Киев: Логос, 2014. — Т. 2. — 478 с.
9. Коць С.Я., Моргун В.В., Патыка В.Ф. и др. Биологическая фиксация азота: бобоворизобияльный симбиоз. — К.: Логос, 2010. — Т. 2. — 2011. — 523 с.
10. Кур'ята В.Г., Голунова Л.А., Береговенко С.К. Ефективність симбіотичної системи соя—*Bradyrhizobium japonicum* за дії паклобутразолу // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — 42, № 3. — С. 218—224.
11. Кур'ята В.Г., Голунова Л.А. Вплив хлормекватхлориду на формування симбіотичної системи соя—*Bradyrhizobium japonicum* // Наук. зап. Тернопіл. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2011. — № 3 (48). — С. 79—83.
12. Кур'ята В.Г., Голунова Л.А. Якісний склад насіння сої за дії ретардантів // Там само. — 2009. — № 4 (41). — С. 96—100.
13. Кур'ята І.В., Кірізій Д.А. Особливості використання резервних ліпідів у проростаючому насінні соняшника *Helianthus annuus* L. за дії гібереліну і ретардантів // Физиология и биохимия культ. растений. — 2007. — 39, № 2. — С. 114—121.
14. Кур'ята І.В., Кірізій Д.А. Функціонування донорно-акцепторної системи рослин в процесі проростання за дії гібереліну і ретардантів // Там само. — 2012. — 44, № 6. — С. 484—494.
15. Кур'ята В.Г., Негрецький В.А., Рогач В.В. та ін. Дія паклобутразолу на активність гіберелінів і вміст абсцизової кислоти в листках деяких сільськогосподарських рослин // Там само. — 2005. — 37, № 5. — С. 452—458.

16. Кур'ята В.Г., Поливаный С.В. Потужність фотосинтетичного апарату та насіннева продуктивність маку олійного за дії ретарданту фолікуру // Физиология растений и генетика. — 2015. — 47, № 4. — С. 313—320.
17. Кур'ята В.Г. Ретарданты — модификаторы гормонального статуса растений // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку. Т. 1. / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин; голов. ред. В.В. Моргун. — К.: Логос, 2009. — С. 565—587.
18. Кур'ята В.Г., Рогач В.В., Гуляев Б.І. Дія ретардантів на морфогенез і продуктивність рослин озимого ріпаку // Физиология и биохимия культ. растений. — 2004. — 36, № 2. — С. 167—172.
19. Кур'ята В.Г., Ходаницька О.О. Особливості морфогенезу і продукційного процесу льону-кучерявцю за дії хлормекватхлориду і трептолему // Там само. — 2012. — 44, № 6. — С. 522—528.
20. Милащенко Н.З., Абрамов В.Ф. Технология выращивания и использование рапса и сурепицы. — М.: Агропромиздат, 1990. — 223 с.
21. Милуевне Л., Новицкене Л., Гавелене В. Эффект соединения 17-DMC на уровень фитогормонов и рост рапса *Brassica napus* // Физиология растений. — 2003. — 50, № 5. — С. 733—737.
22. Мусатенко Л.І. Фітогормони і фізіологічно активні речовини в регуляції росту і розвитку рослин // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку. Т. 1. / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин; голов. ред. В.В. Моргун. — К.: Логос, 2009. — С. 508—536.
23. Поливаный С.В. Фізіологічні основи застосування ретардантів та стимуляторів росту для регуляції продукційного процесу маку олійного: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2016. — 21 с.
24. Прядкіна Г.О., Швартау В.В., Михальська Л.М. Потужність фотосинтетичного апарату, зернова продуктивність та якість зерна інтенсивних сортів м'якої озимої пшениці за різного рівня мінерального живлення // Физиологи и биохимия культ. растений. — 2011. — 43, № 2. — С. 158—163.
25. Рогач В.В. Вплив ретардантів на морфогенез, продуктивність і склад вищих жирних кислот олії ріпаку озимого: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2009. — 21 с.
26. Рогач В.В. Накопичення і перерозподіл вуглеводів і азотовмісних сполук між органами рослин ріпаку в онтогенезі за дії хлормекватхлориду // Агробіологія: Зб. наук. праць Білоцерків. нац. аграр. ун-ту. — 2010. — Вип. 4 (80). — С. 45—50.
27. Рогач Т.І., Кур'ята В.Г. Накопичення та перерозподіл вуглеводів і азотовмісних сполук між органами рослин сояшника в онтогенезі за дії хлормекватхлориду // Зб. наук. праць Вінниц. нац. аграр. ун-ту. — 2011. — № 8 (48). — С. 49—54.
28. Рогач Т.І. Особливості морфогенезу і продуктивності сояшника за дії трептолему // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку. Т. 1 / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин; голов. ред. В.В. Моргун. — К.: Логос, 2009. — С. 680—686.
29. Рогач Т.І. Фізіологічні основи регуляції морфогенезу та продуктивності сояшника за допомогою хлормекватхлориду і трептолему: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Умань, 2011. — 20 с.
30. Ткачук О.О. Вплив ретардантів на вміст азоту, фосфору та калію у рослин картоплі // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку. Т. 1. / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин; голов. ред. В.В. Моргун. — К.: Логос, 2009. — С. 663—669.
31. Ходаницька О.О. Дія хлормекватхлориду і трептолему на морфогенез, продуктивність та жирнокислотний склад насіння льону олійного: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Умань, 2014. — 20 с.
32. Ходаницька О.О., Кур'ята В.Г., Корнійчук О.В. Вплив хлормекватхлориду на накопичення і перерозподіл вуглеводів між органами рослин льону олійного в процесі росту та урожайність культури // Агробіологія: Зб. наук. праць Білоцерків. нац. аграр. ун-ту. — 2011. — Вип. 6 (86). — С. 119—123.
33. Шадчина Т.М., Гуляев Б.І., Кірізій Д.А. та ін. Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин: фізіологічні основи та екологічні аспекти. — К.: Фітосоціоцентр, 2006. — 384 с.
34. Шаповалов А.А., Зубкова Н.Ф. Отечественные регуляторы роста растений // Агробиохимия. — 2003. — № 11. — С. 33—47.
35. Шевчук О.А. Дія ретардантів на морфогенез, газообмін і продуктивність цукрових буряків: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2005. — 21 с.
36. Шерстобоева О.В., Чабанюк Я.В. Вплив сумісного застосування тебуконазолу та біополіциду на врожайність озимої пшениці // Аграрна наука — виробництву: Наук.-інформ. біол. завершених наук. розробок. — 2014. — № 1. — С. 5.

37. Яковенко Т.М. Олійні культури України. — К.: Урожай, 2005. — 408 с.
38. Bekheta M.A., Abbas S., El-Kobisy O.S. Influence of selenium and paclobutrazole on growth, metabolic activities and anatomical characters of *Gerbera jasmonii* L. // Austr. J. of Basic and Applied Sci. — 2008. — **2**, N 4. — P. 1284–1297.
39. Bruns G.R., Kuchenbuch R., Jung J. Influence of a triazole plant growth regulator on root and shot development and nitrogen utilisation of oilseed rape (*Brassica napus* L.) // Z. Acker und Pflanzenbau. — 1990. — **165**, N 4. — P. 257–262.
40. Budzynski W., Ojczyk T. The influence of triapentenol used in autumn on wintering, lodging and yielding of winter rape // Rostl. výroba. — 1995. — **41**, N 5. — P. 201–205.
41. Child R.D., Arnold G., Hislop E.C. et al. Effects of some experimental triazole retardants on yield of oilseed rape // Proceedings. — 1985. — **2**. — P. 561–567.
42. Cook Sarah K. Evaluation of FD4121A as a growth regulator for linseed // Ann. Appl. Biol. — 1992. — **120**, N 1. — P. 66–67.
43. Fletcher R.A., Nath V. Triadimefon reduces transpiration and increases yield in water stressed plants // Physiol. Plant. — 1984. — **62**, N 3. — P. 422–426.
44. Hagye S., Farooqi A.H.A., Gupta M.M. et al. Effect of ethrel, chlormequat chloride and paclobutrazol on growth and pyrethrins accumulation in *Chrysanthemum cinerariaefolium* Vis. // Plant Grow. Regul. — 2007. — **51**, N 3. — P. 263–269.
45. Hedden P., Croker S.J., Rademacher W., Jung J. Effects of the triazole plant growth retardant BAS 111 W on gibberellin levels in oilseed rape, *Brassica napus* // Physiol. Plant. — 1989. — **75**, N 4. — P. 445–451.
46. Jung J., Rademacher W. Plant growth regulating chemicals — cereal grains // Plant Grow. Regul. Chem. Boca Ration. — 1983. — N 1. — P. 253–271.
47. Jung J., Rentzea C., Rademacher W. Plant growth regulation with triazoles of the dioxanyl type // J. Plant Grow. Regul. — 1986. — **4**, N 4. — P. 181–188.
48. Koshuchowa S.H., Miiller W., Adolf K. Der einfluss von CCC auf die Entwicklung des Roggenhalms // Biol. Plant. — 1982. — **24**, N 1. — P. 20–27.
49. Kulkarni S.S., Chetti M.B., Uppar D.S. Influence of growth retardants on biochemical parameters in sunflower // J. Maharashtra Agr. Univ. — 1995. — **20**, N 3. — P. 352–354.
50. Lembecke G., Gebert J., Hoffmann G. Erfahrungen und erste Ergebnisse beim Einsatz von Wachstumsregulatoren im Winterraps // Feldwirtschaft. — 1989. — **30**, N 3. — P. 130–132.
51. Luib M., Jung J., Rademacher W. BAS 111 W — ein neuer Bioregulator for Raps. Meded // Meded. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent. — 1986. — **51**, N 2a. — P. 493–497.
52. Miliuviene L. Oilseed rape growth regulation by compounds 3-DEC and 17-DMC // Bot. Lithuan. — 2007. — **13**, N 2. — P. 115–121.
53. Naylor Robert E.L., Waldren Lindsay, Connon Andrew. Effect of the growth regulator triapentenol on height of two cultivars of spring oilseed rape // Tests Agrochem. and Cultiv. — 1987. — N 8 (Ann. Appl. Biol., 110, Suppl.). — P. 130–131.
54. Pageau D., Lajeunesse J., Lafond J. Effet du taux de semis et de la fertilization azotee sur la productivite du lin oleagineux // Can. J. Plant. Sci. — 2006. — **86**, N 2. — P. 363–370.
55. Palosz T., Sienkowski A. Nowa metoda stosowania retardantow w rzepaku ozimym // Mater. 30 Ses. nauk. Inst. ochr. rosl. — Cz. 2. — Poznan, 1990. — P. 327–330.
56. Qui Jun, Wang Renmin, Yan Jizhi, Hu Jin. Seed film coating with uniconazole improves rape seedling growth in relation to physiological changes under waterlogging stress // Plant Grow. Regul. — 2005. — **47**, N 1. — P. 75–81.
57. Saini J.S., Jolly R.S., Singh O.S. Influence of chlormequat on the growth and yield of irrigated and rainfed indian mustard (*Brassica juncea*) in the field // Exp. Agr. — 1987. — **23**, N 3. — P. 319–324.
58. Scarisbrick D.H., Addo-Quaye A.A., Daniels R.W. The effect of paclobutrazol on plant height and seed yield of oil-seed rape (*Brassica napus* L.) // J. Agr. Sci. — 1985. — **105**, N 3. — P. 605–612.
59. Setia R.C., Gurmeet Bhatthal, Setia Neelam. Influence of paclobutrazol on growth and yield of *Brassica carinata* A. Br. // Plant Grow. Regul. — 1995. — **16**, N 2. — P. 121–127.
60. Setia R.C., Setia N. Influence of paclobutrazol on growth and development of fruit in *Brassica juncea* (L.) Czern. and Coss. // Ibid. — 1996. — **20**, N 2. — P. 307–325.
61. Skubisz G., Muller Z. Results of bending-breaking investigation of rape stalk // Zesz. probl. post. nauk rol. — 1991. — N 397. — P. 65–68.
62. Soni Manisha, Bishi Radha, Chouhan Jitendra, Bohra S.P. Sensitivity of sesame to triazoles at various growth stages // J. Ecobiol. — 2006. — **19**, N 4. — P. 321–329.
63. Zhang Q.Z., Kullmann A., Geisler Y. Nitrogen transportation in oilseed rape (*Brassica napus* L.) plant during flowering and early siliqua developing // J. Agr. Crop. Sci. — 1991. — **167**, N 4. — P. 229–235.

Отримано 13.06.2016

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРИМЕНЕНИЯ РЕТАРДАНТОВ НА МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУРАХ

*В.Г. Курьята, И.В. Попротская*

Винницкий государственный педагогический университет имени Михаила Коцюбинского

Обобщены и проанализированы литературные и собственные экспериментальные данные о влиянии ретардантов на морфогенез и функционирование донорно-акцепторной системы растений масличных культур. Применение ретардантов обеспечивает формирование более мощного ассимиляционного аппарата, что создает предпосылки для повышения продуктивности растений. Изменения в морфогенезе и фотосинтетическом аппарате под влиянием ретардантов, перераспределение потоков ассимилятов и элементов питания на процессы карпогенеза способствуют повышению урожайности, увеличению выхода масла и улучшению его качества.

THE PHYSIOLOGICAL BASICS OF RETARDANTS APPLICATION TO OILSEEDS

*V.G. Kuryata, I.V. Poprotska*

M. Kotsiubynskiy Vinnytsia State Pedagogical University  
32 Ostrozkogo St., Vinnytsya, 21100, Ukraine

The literary and own experimental data of the impact of retardants on morphogenesis and functioning of a source-sink system of oilseed plants were summarized and analyzed. Use of retardants leads to formation of the more powerful assimilation system, that creates preconditions for increasing plant productivity. Changes in morphogenesis and photosynthetic apparatus under the influence of retardants, redistribution of assimilates and mineral elements on the formation of fruits lead to increase of the yield and oil content, and improved oil quality.

*Key words:* oilseeds, retardants, morphogenesis, photosynthetic system, source-sink, yield, oil quality.