

<https://doi.org/10.15407/frg2020.01.031>

УДК 581.1:[661.162.6:582.707]

ДІЯ ГІБЕРЕЛІНУ І РЕТАРДАНТІВ НА ПЕРЕРОЗПОДІЛ ВУГЛЕВОДІВ ТА ЕЛЕМЕНТІВ ЖИВЛЕННЯ В ЛИСТКАХ І СТЕБЛАХ РОСЛИН АГРУСУ (*GROSSULARIA RECLINAT* (L.) MILL) У ЗВ'ЯЗКУ З ПРОДУКТИВНІСТЮ КУЛЬТУРИ

В.Г. КУР'ЯТА, Г.С. ШАТАЛЮК

Вінницький державний педагогічний університет ім. М. Коцюбинського
21100 Вінниця, вул. Острозького, 32
e-mail: halya17061991@gmail.com
e-mail: vggk2006@ukr.net

Досліджено вплив 0,005 %-ї гіберелової кислоти та ретардантів 0,025 %-го тебуконазолу (EW-250), 0,1 %-го есфону (2-ХЕФК) на ростові процеси, формування мезоструктури листків, накопичення та перерозподіл асимілятів і елементів мінерального живлення між органами рослини у різні фази розвитку агрусу сорту Машенька. Польові дрібноділянкові дослідження заклали в 2015—2017 рр. Встановлено, що застосування гібереліну і ретардантів приводило до оптимізації мезоструктури листків рослин агрусу, зростання товщини листка внаслідок збільшення об'єму стовпчастої паренхіми. У разі застосування тебуконазолу та гіберелової кислоти формувалась потужніша хлоренхіма. Гіберелін та етиленпродуцент есфон викликали зменшення вмісту хлорофілів у листках порівняно з контролем. За дії препаратів інтенсивніше накопичувались неструктурні вуглеводи (цукри + крохмаль) та елементи живлення у вегетативних органах рослин на ранніх етапах розвитку й швидше зменшувався їх вміст від фази цвітіння до фази повної зрілості плодів. У варіанті із застосуванням тебуконазолу вміст неструктурних вуглеводів у листках був вищим, ніж в інших варіантах, а саме у фази формування та повної стиглості плодів, що свідчить про інтенсивну реутилізацію цих речовин на потреби карпогенезу. Вміст неструктурних вуглеводів та їх суми в стеблах був близьким до вмісту цих вуглеводів у листках. У разі застосування препаратів у ранні фази розвитку рослин в листках та однорічних стеблах агрусу накопичувались загальний азот, фосфор і калій. Від фази цвітіння до фази повної зрілості плодів вміст цих елементів зменшувався. Унаслідок такої перебудови донорно-акцепторних відносин урожайність культури зростала. Найефективнішим виявилось застосування триазолпохідного препарату тебуконазолу.

Ключові слова: *Grossularia reclinat* (L.) Mill, агрус, гібереліни, ретарданти, фотосинтетичний апарат, донорно-акцепторні відносини, продуктивність.

Сучасний стан розвитку фізіології рослин дає змогу проаналізувати процеси накопичення і перерозподілу фотоасимілятів між органами рослини з позицій концепції донорно-акцепторних відносин. Донор-

на й акцепторна сфери рослини пов'язані системою прямих і зворотних зв'язків (гормональних, трофічних), що забезпечує взаємну корекцію процесів росту і фотосинтезу. Як донор розглядають процеси фотосинтезу, як акцептор — процеси росту, накопичення резервних речовин і зони активного метаболізму за автотрофного живлення [1, 2] або взаємодію між органами запасу та процесами росту на гетеротрофному етапі розвитку проростка [3, 4].

Відомо також, що запасні речовини різних типів відіграють роль буфера між фотосинтезом як «джерелом» асимілятів і ростом структурної речовини вегетативних, запасуючих і репродуктивних органів як «стоком» асимілятів, що певною мірою зменшує залежність ростових процесів від фотосинтезу [5]. При цьому питання проміжного депонування асимілятів та елементів мінерального живлення у вегетативних органах рослини як додаткового резерву, що використовується на процеси карпогенезу (формування плодів і насіння), вивчені недостатньо. Застосування фітогормонів і синтетичних регуляторів росту дає можливість штучно змінювати активність і співвідношення ростових та фотосинтетичних процесів, морфогенез, навантаження рослин плодами [6—8]. При застосуванні препаратів із протилежним механізмом дії можна штучно змоделювати різний ступінь напруження донорно-акцепторних відносин і з'ясувати, через які морфологічні та фізіологічні зміни відбувається перерозподіл потоків асимілятів між органами рослини [9—11].

Відомо, що гібереліни істотно посилюють процеси вегетативного росту [12]. Серед екзогенних фіторегуляторів широко використовують також групу синтетичних інгібіторів ростових процесів — ретардантів. Механізм фізіологічної дії представників цієї групи полягає в тому, що вони є антигіберелінами — блокують синтез або фізіологічну дію вже синтезованого гібереліну в рослині [12, 13]. Аналіз даних літературних джерел підтвердив, що ретарданти зумовлюють штучні зміни морфогенезу [14—16], регулюють активність ростових процесів [6, 7, 17], фотосинтетичну продуктивність як одиниці площі листка, так і цілої рослини й ценозу загалом [18, 19], впливають на процеси карпогенезу, навантаження рослин плодами і насінням [6—8, 20]. У разі застосування ретардантів часто істотно зростає продуктивність сільськогосподарських культур [21—23]. У сучасному сільському господарстві, садівництві й виноградарстві широко використовують гібереліни та інгібітори їх біосинтезу, а глобальний ринок цих засобів оцінюється в 500 млн дол. США [12].

Разом з тим дію ретардантів різних типів на ягідні культури вивчено недостатньо. Зокрема в літературі відсутні роботи з дослідження впливу гіберелінів і різних типів ретардантів на морфогенез, особливості формування фотосинтетичного апарату, накопичення, перерозподіл асимілятів та елементів мінерального живлення між органами рослин агрусу в зв'язку з продуктивністю культури.

Метою нашої роботи було встановлення особливостей морфогенезу і функціонування донорно-акцепторної системи рослин агрусу за дії гібереліну та його антагоністів — триазолпохідного препарату тебуконазолу й етиленпродуцента есфону у зв'язку з продуктивністю культури.

Методика

Роботу виконували на насадженнях рослин агрусу сорту Машенька у спеціалізованому фермерському господарстві (ФГ) «Дагор» (с. Ракове Томашпільського р-ну Вінницької обл.) у вегетаційні періоди 2015–2017 рр. Дослідні ділянки розміщені рендомізовано, в ряду по п'ять кущів, повторність польового досліду п'ятиразова. Рослини за варіантами досліду обробляли за допомогою ранцевого обприскувача ОП-2 0,005 %-м розчином гіберелової кислоти (ГК₃), 0,025 %-м водним розчином триазолпохідного препарату тебуконазолу (C₁₆H₂₂ClN₃O — 4,4-диметил-3-(1H-1,2,4-триазол-1-ілметил)-1-п-хлорфенілпентан-3-ол, виробник — фірма «Bayer Crop Science AG», Німеччина) та 0,1 %-м розчином есфону (за діючою речовиною — 65 %-й розчин дихлоретилфосфонової кислоти C₂H₆ClO₃P, виробник — ООО «Агросинтез», Росія). Ці препарати відрізняються за механізмом дії: тебуконазол належить до групи ретардантів, які блокують синтез гіберелінів, а етиленпродуцент есфон блокує дію вже синтезованого гібереліну [24]. Рослини контрольного варіанта обробляли водопровідною водою. Обробку проводили одноразово у фазу бутонізації до повного змочування листків. Площу листків встановлювали розрахунковим методом у середній частині однорічних пагонів [25].

Мезоструктурну організацію листка визначали наприкінці вегетації на матеріалі листків, які повністю закінчили ріст. Для консервації листків використовували суміш, яка складалася з однакових частин етанолу, гліцерину і води з додаванням 1 % формаліну. Розміри тканин листка вимірювали під мікроскопом за допомогою окулярного мікрометра МОВ-1-15х. Розміри окремих клітин хлоренхіми визначали після мацерації тканин листка 5 %-м розчином оцтової кислоти в соляній кислоті (2 М).

Проби для біохімічного аналізу відбирали в кожну фазу розвитку в середині дня. Рослинний матеріал фіксували в польових умовах рідким азотом, досушували в сушильній шафі за температури 70 °С до повітряно-сухого стану. Вміст неструктурних вуглеводів (цукрів і крохмалю) в листках і стеблах агрусу визначали йодометричним методом, вміст фосфору — за інтенсивністю утворення фосфорно-молібденового комплексу, калію — полуменево-фотометричним методом, вміст азоту — за К'ельдалем, хлорофілів — спектрофотометричним методом на спектрофотометрі СФ-16. У плодах визначали вміст суми цукрів, аскорбінової кислоти та загальну кислотність [26].

Аналітична повторність досліджень — п'ятиразова. Результати оброблено статистично за комп'ютерною програмою «Statistica-6». Достовірність різниці контрольних і дослідних результатів визначали за *t*-критерієм Стьюдента. В таблицях і на графіках наведено середньоарифметичні значення та їхні стандартні похибки за три роки досліджень.

Результати та обговорення

Отримані результати підтвердили типову рістрегульовальну дію гібереліну та ретардантів на ростові процеси рослин агрусу. За дії гібере-

лової кислоти довжина однорічних пагонів наприкінці вегетації становила $32,2 \pm 0,62$ см, тебуконазолу $22,16 \pm 0,44$ см, есфону — $18,16 \pm 0,38$ см, у контрольному варіанті — $27,7 \pm 0,56$ см. Істотно відрізнялася середня площа листків: за дії гібереліну вона становила $20,8 \pm 0,42$ см², тебуконазолу — $16,6 \pm 0,33$, есфону — $15,2 \pm 0,30$, у контрольному варіанті — $18,4 \pm 0,36$ см². Отже, за дії гібереліну площа листків збільшувалась, за дії ретардантів — зменшувалась порівняно з контролем.

Раніше ми встановили, що ретарданти різних типів впливають не лише на активність апікальних і латеральних меристем, а й на маргінальні (крайові) меристеми листка, що може призводити до істотної перебудови мезоструктурної організації листків [24]. Виявлено, що в разі застосування всіх препаратів істотно перебудовувалась анатомічна структура листків агрусу (табл. 1), значно стовщувались листки рослин дослідних варіантів. Це свідчить про збільшення кількості структур, які забезпечують фотосинтез одиниці площі листка. Зростання показника чистої продуктивності фотосинтезу, який характеризує фотосинтетичну продуктивність одиниці площі листка, за дії гібереліну та ретардантів ми встановили раніше на інших культурах [19, 27]. Отримані дані підтвердили, що листки стовщувались як унаслідок збільшення товщини основної фотосинтетичної тканини — хлоренхіми, так і товщини верхнього і нижнього епідермісу. За обробки рослин гібереліном і ретардантами збільшувались лінійні розміри клітин губчастої тканини та об'єм клітин основної асиміляційної тканини листка — стовпчастої паренхіми. Найефективніше впливав на мезоструктуру листків триазолпохідний препарат тебуконазол. Отже, під впливом гібереліну і ретардантів зростав донорний потенціал листків унаслідок оптимізації їх мезоструктури, в результаті створювались передумови для підвищення продуктивності культури агрусу (див. табл. 1).

Позитивний вплив тебуконазолу порівняно з контрольным варіантом та іншими засобами виявився і в накопиченні суми хлорофілів. Застосування гібереліну та етиленпродуцента есфону неістотно знижувало вміст хлорофілів у листках порівняно з контролем.

Відомо, що частина асимілятів може тимчасово депонуватися в органах запасу з наступною реутилізацією на процеси карпогенезу [5]. На нашу думку, щоб оцінити донорну та депонувальну потужності вегетативних органів за варіантами дослідів, доцільно визначити динаміку і співвідношення вмісту неструктурних вуглеводів в органах рослин на різних етапах формування плоду. Згідно з отриманими результатами, протягом усього періоду розвитку внаслідок формування потужнішої мезоструктури під впливом препаратів вміст неструктурних вуглеводів (цукри + крохмаль) у листках був стабільно вищим, ніж у контрольному варіанті (табл. 2).

При цьому у варіанті з тебуконазолом вміст неструктурних вуглеводів у листках був максимальним порівняно з іншими варіантами саме у фазі формування та повної стиглості плодів. На нашу думку, це свідчить про більшу фотосинтетичну і донорну активність листків за дії цього препарату внаслідок формування оптимальної мезоструктури та зростання вмісту хлорофілів у них.

ТАБЛИЦЯ 1. Вплив гібереліну і ретардантів на мезоструктуру організації сформованих листків агрусу сорту Машенька (усереднені дані за 2015–2017 рр.)

Показник	Контроль	Гіберелін	Тебуконазол	Есфон
Товщина листка, мкм	244,0±8,0	287,6±8,6*	317,7±7,4*	293,7±10,1*
Товщина хлоренхіми, мкм	208,2±5,4	237,95±3,9*	265,5±1,7*	243,1±4,1*
Товщина верхнього епідермісу, мкм	18,1±0,6	26,2±0,7*	27,0±0,8*	25,3±0,8*
Товщина нижнього епідермісу, мкм	17,7±0,4	23,5±0,5*	25,1±0,8*	24,1±0,8*
Об'єм клітин стовпчастої паренхіми, мкм ³	10305,5±555,3	13446,6±222,9*	14795,1±371,4*	11885,3±499,1
Довжина клітин губчастої паренхіми, мкм	28,1±1,6	33,0±0,3*	35,1±1,5*	31,0±0,9
Ширина клітин губчастої паренхіми, мкм	23,6±0,6	24,23±0,6	26,1±0,6*	22,5±0,4
Вміст хлорофілу (a+b), % маси сирої речовини	0,56±0,02	0,51±0,05	0,63±0,03*	0,5±0,02

Примітка. Тут і в табл. 2–6: * — різниця достовірна за $p \leq 0,05$.

Таблиця 2. Вміст гібереліну і ретардантів на вміст цукрів і крохмалю в листках і стеблах агрусу сорту Машенька у різні фази розвитку рослини (% маси сухої речовини)

Фаза роз-вигту	Орган рослини	Неструктурні вуглеводи (сума цукрів + крохмаль)				Сума цукрів				Крохмаль			
		Контроль	Тебукона-зол	Гіберелін	Есфон	Контроль	Тебукона-зол	Гіберелін	Есфон	Контроль	Тебукона-зол	Гіберелін	Есфон
Пів-тіння	Листок	11,34± ±0,24	11,86± ±0,24*	13,37± ±0,28*	11,90± ±0,24*	10,02± ±0,20	10,67± ±0,21*	11,71± ±0,24*	10,50± ±0,22	1,32± ±0,02	1,19± ±0,02*	1,56± ±0,04*	1,40± ±0,03*
	Стебло	12,07± ±0,24	12,87± ±0,26	12,74± ±0,26	11,40± ±0,23*	10,78± ±0,22	11,32± ±0,18*	11,40± ±0,23*	10,19± ±0,22	1,29± ±0,02	1,45± ±0,02*	1,34± ±0,02	1,21± ±0,02*
Формування плодів	Листок	11,71± ±0,21	12,91± ±0,26	12,4± ±0,24	11,70± ±0,24	10,22± ±0,20	11,21± ±0,22	10,59± ±0,22	10,31± ±0,22	1,49± ±0,03	1,70± ±0,03*	1,81± ±0,04*	1,39± ±0,02*
	Стебло	8,36± ±0,16	9,11± ±0,18*	10,75± ±0,26*	10,11± ±0,20*	6,69± ±0,14	7,11± ±0,16*	8,73± ±0,18*	8,50± ±0,18*	1,67± ±0,04	2,00± ±0,04*	2,02± ±0,04*	1,61± ±0,04*
Повна стиг-лість плодів	Листок	11,37± ±0,22	13,32± ±0,27*	11,63± ±0,24	12,51± ±0,26*	10,28± ±0,21	11,22± ±0,22*	9,45± ±0,20*	10,20± ±0,21*	1,09± ±0,02	2,10± ±0,06*	2,18± ±0,05*	2,31± ±0,05*
	Стебло	8,31± ±0,18	10,68± ±0,22*	9,94± ±0,20*	9,18± ±0,18*	7,10± ±0,16	8,59± ±0,17*	8,12± ±0,16*	7,50± ±0,16	1,21± ±0,02	2,09± ±0,06*	1,82± ±0,04*	1,68± ±0,03*

Відомо, що надлишок асимілятів може тимчасово депонуватися не лише в листках, а й в інших органах рослин із наступною їх ремобілізацією на процеси вегетативного росту або карпогенезу.

Раніше ми встановили значні депонувальні можливості вегетативних органів рослин томатів — стебла і коренів — у тимчасовому накопиченні резервних вуглеводів [19]. Отримані результати свідчать про потужну депонувальну роль стебла агрусу в регуляції процесів росту і формування плодів рослин. Вміст цукрів і крохмалю та їх суми був близьким до вмісту цих вуглеводів у фотосинтезуючих органах — листках. При цьому загалом фіксували закономірність, аналогічну як і в листках — вміст неструктурних вуглеводів у рослин дослідних варіантів був вищим, ніж у контролі.

Про потужнішу донорну функцію листків варіанта із застосуванням тебуконазолу свідчить, на нашу думку й те, що у фазу повної стиглості плодів унаслідок припинення процесів вегетативного росту і закінчення карпогенезу вміст неструктурних вуглеводів як у листках, так і стеблах агрусу був вищим, ніж у інших варіантах досліду. При цьому в однорічних стеблах накопичувалось більше крохмалю і цукрів порівняно з іншими варіантами досліду. Доволі чітке уявлення про особливості накопичення і перерозподілу цукрів між органами рослин дали результати вивчення динаміки вмісту редукувальних цукрів і сахарози в листках і стеблах агрусу в різні фази онтогенезу рослин (табл. 3). В листках у цілому накопичувалося більше редукувальних цукрів і сахарози у фазі цвітіння та формування плодів.

Реутилізація депонованих цукрів з листків і стебла на потреби росту і формування плодів від фази формування плодів до фази їх повної стиглості відбувалася як у варіанті з обробкою гібереліном, так і у варіанті з обробкою ретардантами. При цьому в рослин контрольного варіанта вміст сахарози і редукувальних цукрів або не змінювався, або навіть зростав. Оскільки сахароза є основною транспортною формою цукрів у рослині, це, на нашу думку, свідчить про раніше припинення надходження в рослин контрольного варіанта вуглеводів до плодів в останню фазу їх розвитку.

Слід зазначити, що оптимізація мезоструктурної організації листків, посилення накопичення вуглеводів у них за дії застосованих препаратів призводить не лише до підвищення забезпеченості асимілятами, які використовуються в період карпогенезу. Чітка різниця за вмістом резервних вуглеводів у стеблах рослин дослідних і контрольного варіантів зберігається протягом усього річного циклу їх розвитку. Так, після завершення періоду росту й переходу до стану осінньо-зимового спокою (кінець жовтня) стебла рослин, оброблених тебуконазолом, гібереліном та есфоном містили більше неструктурних вуглеводів (цукри і крохмаль) порівняно з контролем (табл. 4). Це має важливе значення, оскільки накопичення резервних вуглеводів у зимуючих тканинах є важливою передумовою вищої морозостійкості рослин. Найефективнішим у цьому плані виявився триазолпохідний ретардант тебуконазол.

Основні закономірності фотосинтетичних процесів і перерозподілу потоків асимілятів у рослині при зміні інтенсивності росту ок-

Таблиця 3. Вміст гібереліну і ретардантів на вміст редукованих цукрів і сахарози в листках і стеблах агрусу сорту Машенька у різні фази розвитку

Фаза розвитку	Орган рослини	Вміст редукованих цукрів, % маси сухої речовини				Вміст сахарози, % маси сухої речовини			
		Контроль	Тебуконазол	Гіберелін	Есфон	Контроль	Тебуконазол	Гіберелін	Есфон
Цвітіння	Листок	8,82± ±0,24	9,61± ±0,29*	10,45± ±0,31*	9,67± ±0,29*	0,89± ±0,03	1,29± ±0,04*	1,45± ±0,04*	0,83± ±0,02*
	Стебло	10,50± ±0,31	11,31± ±0,36*	10,60± ±0,32*	10,10± ±0,30*	0,80± ±0,02	1,09± ±0,03*	1,02± ±0,03*	0,80± ±0,02
Формування плодів	Листок	9,11± ±0,28	10,40± ±0,32*	9,29± ±0,27*	9,20± ±0,28	1,29± ±0,05	1,51± ±0,04*	1,41± ±0,04	1,40± ±0,04
	Стебло	6,12± ±0,18	7,30± ±0,22*	8,21± ±0,25*	7,01± ±0,22*	0,68± ±0,02	1,10± ±0,03*	1,10± ±0,03*	1,00± ±0,03*
Повна стиглість плодів	Листок	9,22± ±0,28	9,80± ±0,29*	8,72± ±0,25*	8,83± ±0,28*	1,08± ±0,03	1,20± ±0,03*	1,01± ±0,03	1,17± ±0,04*
	Стебло	6,60± ±0,20	7,59± ±0,23*	7,28± ±0,22*	6,53± ±0,20	0,69± ±0,02	0,81± ±0,02*	0,92± ±0,03*	0,77± ±0,02*

ДІЯ ГІБЕРЕЛІНУ І РЕТАРДАНТІВ

ТАБЛИЦЯ 4. Вплив гібереліну і ретардантів на вміст цукрів і крохмалю (% маси сухої речовини) в однорічних стеблах агрусу сорту Машенька наприкінці вегетації (усереднені дані за 2015–2017 рр.)

Показник	Контроль	Тебуконазол	Есфон	Гіберелін
Сума цукрів, % маси сухої речовини	5,35±0,16	9,69±0,29*	7,47±0,29*	9,16±0,27*
Редуковальні цукри, % маси сухої речовини	2,55±0,08	4,5±0,14*	3,24±0,09*	3,96±0,12*
Сахароза, % маси сухої речовини	2,66±0,05	4,93±0,09*	4,02±0,08*	4,94±0,09*
Крохмаль, %	1,9±0,05	1,91±0,05	1,85±0,07	2,11±0,08*
Сума вуглеводів (сума цукрів + крохмаль)	7,25±0,22	11,6±0,35*	9,32±0,28*	11,27±0,34*

ремих органів достатньо вивчені в межах концепції функціонування донорно-акцепторної системи рослин [1, 2, 5]. Однак особливості надходження елементів мінерального живлення та їх перерозподілу по органах рослини за дії гібереліну і ретардантів у зв'язку з продуктивністю сільськогосподарських культур системно не вивчали.

Встановлено, що за дії ретардантів та інших регуляторів росту зміна активності ростових процесів може супроводжуватися перерозподілом між донорною та акцепторною сферами рослини не лише пластичних речовин, а й елементів живлення [19]. У результаті проведеного нами аналізу динаміки вмісту азоту, фосфору й калію в листках та однорічних стеблах агрусу в різні фази розвитку рослин встановлено, що за дії всіх препаратів інтенсивніше накопичувались елементи живлення у вегетативних органах рослин на ранніх етапах розвитку й сильніше зменшувався їх вміст від фази цвітіння до фази повної зрілості плодів (табл. 5). На нашу думку, чітке зменшення вмісту елементів у вегетативних органах протягом онтогенезу свідчить про реутилізацію їх на потреби формування і росту плодів. Отримані дані також підтверджують істотну депонувальну роль стебла в процесах накопичення і реутилізації елементів мінерального живлення на процеси карпогенезу.

Отже, екзогенний контроль донорно-акцепторної системи рослини за допомогою регуляторів росту дає змогу перерозподіляти потоки асимілятів та елементів живлення в рослині, що в кінцевому підсумку має за мету підвищення врожайності.

Згідно з отриманими даними внаслідок формування потужнішої донорної сфери, накопичення й перерозподілу потоків асимілятів та основних елементів живлення з вегетативних органів до плодів за дії препаратів урожайність культури агрусу зростала. Найефективнішим виявився тебуконазол (табл. 6).

Слід зазначити, що в разі застосування препаратів спостерігались певні відмінності якості продукції — достовірно підвищувались вміст цукрів, аскорбінової кислоти та загальна кислотність ягід.

Отже, застосування гібереліну і ретардантів забезпечувало оптимізацію мезоструктури листків, накопичення більшої кількості асимілятів та елементів живлення як у листках, так і в стеблах рос-

ТАБЛИЦЯ 5. Вплив гібереліну і ретардантів на динаміку елементів мінерального живлення в листках і стеблах агрусу сорту Машенька в різні фази розвитку (% маси сухої речовини)

Фаза розвитку	Контроль			Тебуконазол			Гіберелін			Есфон		
	Азот	Фосфор	Калій	Азот	Фосфор	Калій	Азот	Фосфор	Калій	Азот	Фосфор	Калій
Півніння	2,60±	0,37±	1,95±	2,70±	0,41±	2,13±	2,71±	0,39±	2,07±	2,90±	0,37±	1,79±
	±0,03	±0,01	±0,07	±0,05	±0,02*	±0,09*	±0,03	±0,01	±0,02*	±0,06*	±0,01	±0,03
	2,40±	0,33±	1,86±	2,71±	0,42±	2,05±	2,50±	0,36±	2,03±	2,42±	0,32±	1,91±
Формування плодів	±0,02	±0,01	±0,06	±0,03*	±0,02*	±0,03*	±0,03	0,01*	±0,07*	±0,03	0,009	±0,06
Повна стиглість плодів	2,04±	0,24±	1,59±	2,20±	0,30±	1,98±	2,21±	0,29±	1,98±	2,01±	0,23±	1,53±
	0,03	0,007	0,02	0,02*	0,009*	0,13*	0,03	0,008*	0,08*	0,01	0,007	0,03
	1,31±	0,32±	1,73±	1,80±	0,39±	1,84±	1,73±	0,37±	1,81±	1,50±	0,34±	1,75±
Півніння	±0,05	±0,01	±0,08	±0,04*	±0,01*	±0,02*	±0,06*	±0,01*	±0,09**	±0,01	±0,01	±0,06*
Формування плодів	1,42±	0,21±	1,64±	1,92±	0,41±	1,72±	1,51±	0,34±	1,55±	1,10±	0,32±	1,38±
	±0,02	±0,01	±0,12	±0,03*	±0,02*	±0,02*	±0,05	±0,01*	±0,04*	±0,03	±0,01*	±0,04
	0,90±	0,23±	1,02±	0,80±	0,25±	1,14±	0,82±	0,25±	1,05±	0,7±	0,22±	1,01±
Повна стиглість плодів	±0,03	±0,01	±0,02	±0,01	±0,01*	±0,04*	±0,04	±0,01*	±0,09	±0,05	±0,01	±0,01

ДІЯ ГІБЕРЕЛІНУ І РЕТАРДАНТІВ

ТАБЛИЦЯ 6. Вплив гібереліну і ретардантів на урожайність та якість продукції агрусу сорту Машенька

Показник	Контроль	Тебуконазол	Гіберелін	Есфон
Урожайність, т/га	14,21±0,28	18,32±0,38*	17,33±0,42*	14,69±0,28
Урожайність з куща, кг	2,90±0,05	3,71±0,07*	3,52±0,06*	3,10±0,04
Кислотність, %	1,90±0,07	2,21±0,06*	1,89±0,03	2,04±0,04*
Вміст аскорбінової кислоти, мг/100г	20,82±0,41	24,22±0,48*	23,13±0,45*	21,30±0,42
Вміст цукрів, % сирої речовини	7,43±0,16	9,00±0,18*	8,43±0,17*	8,34±0,16*

лин агрусу з наступною інтенсивною реутилізацією цих речовин на потреби карпогенезу. Наслідком такої перебудови донорно-акцепторних відносин було підвищення урожайності культури. Найефективнішим виявилось застосування триазолпохідного препарату тебуконазолу.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Yu S.-M., Lo S.-F., Ho T.-H. D. Source-sink communication: regulated by hormone, nutrient, and stress cross-signaling. *Trends in Plant Sci.* 2015. 20, Is. 12. P. 844–857. <http://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.10.009>
2. Bonelli L. E., Monzon J. P., Cerrudo A., Rizzalli R. H., Andrade F.H. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *Field Crops Resh.* 2016. 198. P. 215–225. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.003>
3. Kuryata V.G., Poprotska I.V., Rogach T.I. The impact of growth stimulators and retardants on the utilization of reserve lipids by sunflower seedlings. *Regulatory mechanisms in biosystems.* 2017. 8 (3). P. 317–322.
4. Poprotska I.V., Kuryata V.G. 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. *Regulatory mechanisms in biosystems.* 2017. 8 (1). P. 71–76. <https://doi.org/10.15421/021713>
5. Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляція CO₂ і механізми її регуляції. Київ: Логос. 2014. 478 с.
6. Kasem M.M., Abd El-Baset M.M. Studing the influence of some growth retardants as a chemical mower on ryegrass (*Lolium perenne* L.). *J. Plant Sci.* 2015. 3 (5). P. 255–258. <http://dx.doi.org/10.11648/j.jps.20150305.12>
7. Carvalho M.E.A., Castro C.P.R., Castro F.M.V., Mendes A.C.C. Are plant growth retardants a strategy to decrease lodging and increase yield of sunflower. *Comunicata Scientiae.* 2016. N 7 (1). P. 154–164. <http://dx.doi.org.vlib.interchange.at/10.14295/CS.v7i1.1286>
8. Koutroubas S.D., Damalas C.A. Morpho-physiological responses of sunflower to foliar applications of chlormequat chloride (CCC). *Bioscience Journal.* 2016. N 32 (6). P. 1493–1501. <http://dx.doi.org/10.14393/BJ-v32n6a2016-33007>
9. Yan Y., Wan Y., Liu W., Wang X., Yong T., Yang W. Influence of seed treatment with uniconazole powder on soybean growth, photosynthesis, dry matter accumulation after flowering and yield in relay strip intercropping system. *Plant Production Science.* 2015. N 18 (3). P. 295–301. <https://doi.org/10.1626/pps.18.295>
10. Yan W., Yanhong Y., Wenyu Y., Taiwen Y., Weiguo L., Wang X. Responses of root growth and nitrogen transfer metabolism to uniconazole, a growth retardant, during the seedling stage of soybean under relay strip. *Communications in Soil Science and Plant Analysis Intercropping System.* 2013. N 44 (22). P. 3267–3280. <https://doi.org/10.1080/00103624.2013.840838>

11. Wang Y., Gu W., Xie T., Li L., Sun Y., Zhang H., Li J., Wei S. Mixed compound of DCPTA and CCC increases maize yield by improving plant morphology and upregulating photosynthetic capacity and antioxidants. *PLoS ONE*. 2016. N 11 (2):e0149404. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149404>
12. Rademacher W. Chemical regulators of gibberellin status and their application in plant production. *Annual Plant Reviews*. 2016. N 49. P. 359–403. <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0541>
13. Sang-Kuk K., Hak-Yoon K. Effects of Gibberellin Biosynthetic Inhibitors on Oil, Secoisolarosonolodiglucoside, Seed Yield and Endogenous Gibberellin Content in Flax. *Korean Journal of Plant Resources*. 2014. N 27 (3). P. 229–235. <https://doi.org/10.7732/kjpr.2014.27.3.229>
14. Altintas S. Effects of chlormequat chloride and different rates of prohexadione-calcium on seedling growth, flowering, fruit development and yield of tomato. *African Journal of Biotechnology*. 2011. N 10 (75). P. 17160–17169. <https://doi.org/10.5897/AJB11.2706>
15. Yang L., Yang D., Yan X., Cui L., Wang Z., Yuan H. The role of gibberellins in improving the resistance of tebuconazole-coated maize seeds to chilling stress by microencapsulation. *Scientific Reports*. 2016. N 60. P. 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep35447>
16. Рогач В.В., Попроцька І.В., Кур'ята В.Г. Дія гібереліну та ретардантів на морфогенез, фотосинтетичний апарат і продуктивність картоплі. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*. 2016. № 24 (2). С. 416–419. <https://doi.org/10.15421/011656>
17. Espindula M.C., Rocha V.S., Souza L.T., Souza M.A., Grossi M.A.S. Effect of growth regulators on wheat stem elongation. *Acta Scientiarum. Agronomy*. 2010. N 32 (10). P. 109–111. <http://dx.doi.org.vlib.interchange.at/10.4025/actasciagr.v32i1.943>
18. Kumar S., Sreenivas G., Satyanarayana J., Guha A. Paclobutrazol treatment as a potential strategy for higher seed and oil yield in field-grown *Camelina sativa* L. *Crantz. BSK Research Notes*. 2012. N 5 (1). P. 1–13. <http://dx.doi.org/10.1186/1756-0500-5-137>
19. Kuryata V.G., Kravets O.O. Features of morphogenesis, accumulation and redistribution of assimilate and nitrogen containing compounds in tomatoes under retardants treatment. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2018. N 8 (1). P. 356–362. http://doi.org/10.15421/2018_222
20. Zhang W., Xu F., Hua C., Cheng S. Effect of chlorocholine chloride on chlorophyll, photosynthesis, soluble sugar and flavonoids of *Ginkgo biloba*. *Not. Bot. Horti. Agrobot.* 2013. N 41 (1). P. 97–103. <https://doi.org/10.15835/nbha4118294>
21. Rogach V.V., Kravets O.O., Buina O.I., Kuryata V.G. Dynamic of accumulation and redistribution of various carbohydrate forms and nitrogen in organs of tomatoes under treatment with retardants. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2018. N 9(2). P. 293–299. <https://doi.org/10.15421/021843>
22. Kuryata V.G., Khodanitska O.O. Features of anatomical structure, formation and functioning of leaf apparatus and productivity of linseed under chlormequatchloride treatment. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2018. N 8 (1). P. 918–926. https://doi.org/10.15421/2018_294
23. Kuryata V.G., Polyvani S.V. Formation and functioning of source-sink relation system of oil poppy under treptolem treatment towards crop productivity. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2018. 8, Is. 1. P. 11–20. http://doi.org/10.15421/2018_182
24. Кур'ята В.Г. Ретарданти — модифікатори гормонального статусу рослин. Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку. Київ: Логос, 2009. Т. 1. С. 565–589.
25. Николенко В.В., Котов С.Ф. Методика определения площади листовой поверхности сортов декоративной земляники. *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2010. Вып. 2. С. 99–105.
26. AOAC. Official Methods of Analysis of Association of Analytical Chemist International 18th ed. Rev. 3. 2010. Asso. of Analytical Chemist. Gaithersburg, Maryland, USA. 2010.
27. Kuryata V.G., Golunova L.A. Peculiarities of the formation and functioning of soybean-rhizobial complexes and the productivity of soybean culture under the influence of retardant of paclobutrazol. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2018. N 8 (3). P. 98–105.

Отримано 30.09.2019

REFERENCES

1. Yu, S.M., Lo, Sh.F. & Ho, T.D. (2015). Source-sink communication: regulated by hormone, nutrient, and stress cross-signaling. *Trends in Plant Science*, 20(12), pp. 844-857. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.10.009>
2. Bonelli, L.E., Monzon, J.P., Cerrudo, A., Rizzalli, R.H. & Andrade, F.H. (2016). Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *Field Crops Research*, 198, pp. 215-225. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.003>
3. Kuryata, V.G., Poprotska, I.V. & Rogach, T.I. (2017). The impact of growth stimulators and retardants on the utilization of reserve lipids by sunflower seedlings. *Regulatory mechanisms in biosystems*, 8 (3), pp. 317-322.
4. Poprotska, I.V. & Kuryata, V.G. (2017). 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. *Regulatory mechanisms in biosystems*, 8 (1), pp. 71-76. <https://doi.org/10.15421/021713>
5. Kiriziy, D.A., Stasyk, O.O., Pryadkina, G.A. & Shadchyna, T.M. (2014). Photosynthesis. Vol. 2. Assimilation of CO₂ and mechanisms of its regulation. Logos: Kiev [in Russian].
6. Kasem, M.M. & Abd El-Baset, M.M. (2015). Studing the influence of some growth retardants as a chemical mower on ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Journal of Plant Sciences*, 3(5), pp. 255-258. <http://dx.doi.org/10.11648/j.jps.20150305.12>
7. Carvalho, M.E.A., Castro, C.P.R., Castro, F.M.V. & Mendes, A.C.C. (2016). Are plant growth retardants a strategy to decrease lodging and increase yield of sunflower. *Comunicata Scientiae*, 7 (1), pp. 154-164. <http://dx.doi.org.vlib.interchange.at/10.14295/CS.v7i1.1286>
8. Koutroubas, S.D. & Damalas, C.A. (2016). Morpho-physiological responses of sunflower to foliar applications of chlormequat chloride (CCC). *Bioscience Journal*, 32 (6), pp. 1493-1501. <http://dx.doi.org/10.14393/BJ-v32n6a2016-33007>
9. Yan, Y., Wan, Y., Liu, W., Wang, X., Yong, T. & Yang, W. (2015). Influence of seed treatment with uniconazole powder on soybean growth, photosynthesis, dry matter accumulation after flowering and yield in relay strip intercropping system. *Plant Production Science*, 18 (3), pp. 295-301. <https://doi.org/10.1626/ppls.18.295>
10. Yan, W., Yanhong, Y., Wenyu, Y., Taiwen, Y., Weiguo, L. & Wang, X. (2013). Responses of root growth and nitrogen transfer metabolism to uniconazole, a growth retardant, during the seedling stage of soybean under relay strip. *Communications in Soil Science and Plant Analysis Intercropping System*, 44 (22), pp. 3267-3280. <https://doi.org/10.1080/00103624.2013.840838>
11. Wang, Y., Gu, W., Xie, T., Li, L., Sun, Y., Zhang, H., Li, J. & Wei, S. (2016). Mixed compound of DCPTA and CCC increases maize yield by improving plant morphology and upregulating photosynthetic capacity and antioxidants. *PLoS ONE*, 11 (2): e0149404. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149404>
12. Rademacher, W. (2016). Chemical regulators of gibberellin status and their application in plant production. *Annual Plant Reviews*, 49, pp. 359-403. <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0541>
13. Sang-Kuk, K. & Hak-Yoon, K. (2014). Effects of Gibberellin Biosynthetic Inhibitors on Oil, Secoisolarosonolodiglucoside, Seed Yield and Endogenous Gibberellin Content in Flax. *Korean Journal of Plant Resources*, 27(3), pp. 229-235. <https://doi.org/10.7732/kjpr.2014.27.3.229>
14. Altintas, S. (2011). Effects of chlormequat chloride and different rates of prohexadione-calcium on seedling growth, flowering, fruit development and yield of tomato. *African Journal of Biotechnology*, 10 (75), pp. 17160-17169. <https://doi.org/10.5897/AJB11.2706>
15. Yang, L., Yang, D., Yan, X., Cui, L., Wang, Z. & Yuan, H. (2016). The role of gibberellins in improving the resistance of tebuconazole-coated maize seeds to chilling stress by microencapsulation. *Scientific Reports*, 60, pp. 1-12. <https://doi.org/10.1038/srep35447>
16. Rogach, V.V., Poprotska, I.V. & Kuryata, V.G. (2016). Effect of gibberellin and retardants on morphogenesis, photosynthetic apparatus and productivity of the potato. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.*, 24 (2), pp. 416-419 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15421/011656>

17. Espindula, M.C., Rocha, V.S., Souza, L.T., Souza, M.A. & Grossi, M.A.S. (2010). Effect of growth regulators on wheat stem elongation. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 32 (10), pp. 109-111. <http://dx.doi.org.vlib.interchange.at/10.4025/actasciagron.v32i1.943>.
18. Kumar, S., Sreenivas, G., Satyanarayana, J. & Guha, A. (2012). Paclobutrazol treatment as a potential strategy for higher seed and oil yield in field-grown *Camelina sativa* L. Crantz. *BSK Research Notes*, 5 (1), pp. 1-13. <http://dx.doi.org/10.1186/1756-0500-5-137>.
19. Kuryata, V.G. & Kravets, O.O. (2018). Features of morphogenesis, accumulation and redistribution of assimilate and nitrogen containing compounds in tomatoes under retardants treatment. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8 (1), pp. 356-362. https://doi.org/10.15421/2018_222
20. Zhang, W., Xu, F., Hua, C. & Cheng, S. (2013). Effect of chlorocholine chloride on chlorophyll, photosynthesis, soluble sugar and flavonoids of *Ginkgo biloba*. *Not. Bot. Horti. Agrobo*, 41 (1), pp. 97-103. <https://doi.org/10.15835/nbha4118294>.
21. Rogach, V.V., Kravets, O.O., Buina, O.I. & Kuryata, V.G. (2018). Dynamic of accumulation and redistribution of various carbohydrate forms and nitrogen in organs of tomatoes under treatment with retardants. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 9 (2), pp. 293-299 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15421/021843>
22. Kuryata, V.G. & Khodanitska, O.O. (2018). Features of anatomical structure, formation and functioning of leaf apparatus and productivity of linseed under chlormequatchloride treatment. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8 (1), pp. 918-926. https://doi.org/10.15421/2018_294
23. Kuryata, V.G. & Polyvanyi, S.V. (2018). Formation and functioning of source-sink relation system of oil poppy plants under treptolem treatment towards crop productivity *Ukrainian Journal of Ecology*, 8 (1), pp. 11-20. <https://doi.org/10.15421/2017>
24. Kuryata, V.G. (2009). Retardants — modifiers of plants hormonal status. *Fiziologija roslyn: problemy ta perspektyvy rozvytku*. T.1. Kyiv, Logos [in Ukrainian].
25. Nikolenko, V.V. & Kotov, S.F. (2010). Method of determination of leaf area of strawberry ornamental varieties. *Optimization and Protection of Ecosystems*. Simferopol: TNU, 2, pp. 99-105 [in Russian].
26. AOAC (2010). Official methods of analysis of association of analytical chemist international 18th ed. Rev. 3.2010. Asso. of Analytical Chemist. Gaithersburg, Maryland, USA.
27. Kuryata, V.G. & Golunova, L.A. (2018). Peculiarities of the formation and functioning of soybean-rhizobial complexes and the productivity of soybean culture under the influence of retardant of paclobutrazol. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8 (3), pp. 98-105.

Received 30.09.2019

THE EFFECT OF GIBBERELLIN AND RETARDANTS ON THE REDISTRIBUTION OF CARBOHYDRATES AND NUTRIENTS IN GOOSEBERRY (*GROSSULARIA RECLINAT* (L.) MILL) LEAVES AND STEMS IN RELATION TO THE CULTURE PRODUCTIVITY

V.G. Kuryata, H.S. Shataliuk

M. Kotsiubynskyy Vinnytsia State Pedagogical University
32 Ostrozhskogo St., Vinnytsia, 21100, Ukraine
e-mail: halya17061991@gmail.com; e-mail: vkg2006@ukr.net

The influence of 0,005 % gibberellin and retardants 0,025 % tebuconazole (EW-250), 0,1 % esphone (2-HEFK) on the growth process, morphogenesis, formation of leaf mesostructure, accumulation and redistribution of assimilates and elements of mineral nutrition between plant organs in different phases of the development of gooseberry cv. Mashen'ka were investigated. Field experiments were carried out in 2015—2017. It was established that the application of gibberellin and retardants optimized leaf mesostructure, increased leaf thickness due to increase in palisade parenchyma volume. The use of tebuconazole and gibberellic acid result in formation of more potent chlorenchyma. There was a decrease in the content of chlorophylls in the leaves when using gibberellin and esfon compared with the control.

Under the action of the preparations there was more intensive accumulation of non-structural carbohydrates (sugars + starch) and nutrient elements in the vegetative organs of the plants at the early stages of development and a more intense reduction of their content from the flowering phase to the phase of fruits full maturity. In the variant with tebuconazole, the content of non-structural carbohydrates in leaves was higher than in other variants, namely in the phases of fruits formation and full ripeness. This revealed intensive remobilization of these substances for the needs of carpogenesis. The content of non-structural carbohydrates and their sum in stems was close to the content of these substances in leaves. Under application of the preparations, the accumulation of total nitrogen, phosphorus and potassium in the leaves and annual stalks of the gooseberry at the early stages of plant development was observed and their content decreased from the flowering to the fruits full maturity stage. The consequence of such restructuring of source-sink relations was the increase in culture productivity. The most effective was the use of a triazole derivative tebuconazole.

Key words: *Grossularia reclinat* (L.) Mill, gooseberry, gibberellins, retardants, photosynthetic apparatus, source-sink relations, productivity.

ДЕЙСТВИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА И РЕТАРДАНТОВ НА ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ УГЛЕВОДОВ И ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ В ЛИСТЬЯХ И СТЕБЛЯХ РАСТЕНИЙ КРЫЖОВНИКА (*GROSSULARIA RECLINAT* (L.) MILL) В СВЯЗИ С ПРОДУКТИВНОСТЬЮ КУЛЬТУРЫ

В.Г. Курьята, Г.С. Шаталюк

Винницкий государственный педагогический университет им. М. Коцюбинского
e-mail: halya17061991@gmail.com; e-mail: vkg2006@ukr.net

Исследовано влияние 0,005 %-й гибберелловой кислоты и ретардантов 0,025 %-го тебуконазола (EW-250), 0,1 %-го эффона (2-ХЕФК) на ростовые процессы, формирование мезоструктуры листьев, накопление и перераспределение ассимилятов и элементов минерального питания между органами растений в разные фазы развития крыжовника сорта Машенька. Полевые мелкоделяночные опыты закладывали в 2015–2017 гг. Установлено, что применение гиббереллина и ретардантов приводило к оптимизации мезоструктуры листьев растений крыжовника, росту толщины листа вследствие увеличения объема столбчатой паренхимы. При применении тебуконазола и гибберелловой кислоты формировалась более мощная хлоренхима. Гиббереллин и этиленпродуцент эффон вызывали уменьшение содержания хлорофиллов в листьях по сравнению с контролем. Под воздействием препаратов более интенсивно накапливались неструктурные углеводы (сахара + крахмал) и элементы питания в вегетативных органах растений на ранних этапах развития и быстрее уменьшалось их содержание от фазы цветения до фазы полной зрелости плодов. В вариантах с применением тебуконазола содержание неструктурных углеводов в листьях было выше, чем в других вариантах, а именно в фазы формирования и полной зрелости плодов, что свидетельствует об интенсивной реутилизации этих веществ на нужды карпогенеза. Содержание неструктурных углеводов и их суммы в стеблях было близким к содержанию этих углеводов в листьях. При применении препаратов в ранние фазы развития растений в листьях и однолетних стеблях крыжовника накапливались общий азот, фосфор и калий. От фазы цветения до фазы полной зрелости плодов содержание этих элементов уменьшалось. Вследствие такой перестройки донорно-акцепторных отношений урожайность культуры повышалась. Наиболее эффективным оказалось применение триазолпроизводного препарата тебуконазола.

Ключевые слова: *Grossularia reclinat* (L.) Mill, крыжовник, гиббереллины, ретарданты, фотосинтетический аппарат, донорно-акцепторные отношения, продуктивность.