Impact of gibberelic acid and tebuconazole on formation of the leaf system and functioning of donor – acceptor plant system of solanaceae vegetable crops

V. H. Kuryata, V. V. Rogach, O. I. Buina, O. V. Kushnir, O. V. Buinyi

Mykhailo Kotsiubynskiy Vinnytsia State Pedagogical University, Vinnytsia, Ukraine

Article info

Received 21.03.2017

Received in revised form
25.04.2017

Accepted 29.04.2017

Mykhailo Kotsiubynskiy
Vinnytsia State Pedagogical
University, Ostrozhskogo Str., 32,
Vinnytsia, 21000, Ukraine.
Tel.: +38-098-59-44-832.
E-mail: rogachv@ukr.net

Kuryata, V. H., Rogach, V. V., Buina, O. I., Kushnir, O. V., & Buinyi, O. V. (2017). Impact of gibberelic acid and tebuconazole on formation of the leaf system and functioning of donor – acceptor plant system of solanaceae vegetable crops. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 8(2), 162–168. doi:10.15421/021726

We studied the comparable effect of gibberelic acid and tebuconazole on morphogenesis, mesostructure formation and redistribution of flows in sweet peppers and tomatoes. It has been found that the use of gibberelic acid and tebuconazole retardant during budding leads to increased plant productivity due to optimization of the structure and operation of the plants' leaf apparatus. It was established that both gibberelic and antigibberelic tebuconazole drug stimulated the formation and functioning of the photosynthetic apparatus of peppers and tomatoes, but the mechanisms of this regulation were different. Increased photosynthetic activity of plants under the influence of gibberellin was determined primarily by the formation of more leaves and total leaf surface. When using tebuconazole retardant there was a significant restructuring of the organization of leaf mesostructure: the leaves were thickened by chlorenchyma proliferation, there was an increase in the volume of columnar parenchyma cells and linear dimensions of spongy parenchyma leaf cells. The surface density of leaves significantly increased, the chlorophyll content and nitrogen content (especially protein) also increased, compared with control variants and variants using gibberellin. Such a profound restructuring of the photosynthetic apparatus in plants under the actions of tebuconazole led to a significant increase in donor leaves function of peppers and tomatoes, which is an indicator of the growth of net productivity of photosynthesis – the highest among all the variants of the experiment. The results also show that increasing the chlorophyll phytocenotic index was more significant than the increase of leaf index: the tomatoes under the actions of tebuconazole had a lower leaf index than in control options, but due to a higher chlorophyll index the crop productivity increased. Since during the fruiting period the costs of assimilates to the growth of vegetative organs are greatly reduced, optimization of photosynthetic apparatus in pepper and tomato plants led to the laying of more fruit per plant and increasing crop yield. The analysis of the mass ratio of the researched vegetative and fruit plants shows that the mass fraction of fruit (an acceptor sphere of plants during fruiting) under the action of both drugs increased. Thus in both variants of the experiment both the mass fraction and donor assimilates of leaves was higher. Apart from the main source of assimilates – the processes of photosynthesis, which intensified due to the formation of a larger area of leaf surface (variant with gibberellin) or optimization of mesostructure (variant with tebuconazole) it is probable that the formation and growth of the embryo occurred in part due to reutilization of carbohydrates from the vegetative plant organs in carpogenesis processes.

Keywords: donor – acceptor system; gibberellins; retardants; photosynthesis; *Capsicum annuum* L.; *Lycopersicum esculentum* L.

Вплив гіберелової кислоти та тебуконазолу на формування листкового апарату та функціонування донорно-акцепторної системи рослин овочевих пасльонових культур

В. Г. Кур'ята, В. В. Рогач, О. І. Буйна, О. В. Кушнір, О. В. Буйний

Вінницький державний педагогічний університет імені Михайла Коцюбинського, Вінниця, Україна

Оцінено вплив гіберелової кислоти та тебуконазолу на морфогенез, формування мезоструктури та перерозподіл потоків асимілятів у рослинах перцю солодкого та томату їстівного. Застосування у період бутонізації гіберелової кислоти та тебуконазолу викликає підвищення продуктивності культур внаслідок оптимізації структури та функціонування їх листкового апарату. Як гіберелін, так і антигібереліновий препарат тебуконазол стимулювали формування та функціонування фотосинтетичного апарату перцю та томатів, однак шляхи цієї регуляції різні. Посилення фотосинтетичної активності рослин за впливу гібереліну визначалося в першу чергу формуванням більшої кількості листків і загальної площі листкової поверхні. Застосування тебуконазолу зумовлювало суттєву перебудову мезоструктури листків, їх потовщення за

рахунок розростання хлоренхіми, збільшення об'єму клітин стовпчастої паренхіми та лінійних розмірів клітин губчастої паренхіми листків. При цьому підвищувалася питома поверхнева щільність листків, суттєво зростав вміст хлорофілів та вміст азоту (у першу чергу білкового) порівняно з контролем і варіантом із застосуванням гібереліну. Така глибока перебудова фотосинтетичного апарату рослини за дії тебуконазолу спричинювала суттєве зростання донорної функції листків перцю та томатів, показником чого є зростання чистої продуктивності фотосинтезу – найвищої серед усіх варіантів дослідів. Отримані результати свідчать також про те, що збільшення хлорофільного індексу виявилось вагомим фактором, ніж збільшення листового індексу: у томатів за дії тебуконазолу листовий індекс був нижчим, ніж у контролі, однак завдяки вищому хлорофільному індексу урожайність насаджень збільшилася. Оскільки у період плодоношення витрати асимілятів на ріст вегетативних органів суттєво зменшуються, оптимізація фотосинтетичного апарату рослин перцю та томатів сприяла закладанню більшої кількості плодів на рослині та підвищенню урожайності культур. Аналіз співвідношення мас вегетативних органів і плодів дослідних рослин свідчить, що масова частка плодів (акцепторна сфера рослини під час плодоношення) за дії обох препаратів зросла. При цьому в обох варіантах дослідів вищою була також масова частка донорів асимілятів – листків. Крім основного джерела асимілятів – процесів фотосинтезу, які посилювалися внаслідок формування більшої площі листової поверхні (варіант із гібереліном), або оптимізації мезоструктури (варіант із тебуконазолом), формування та ріст плодів відбувалися, імовірно, частково за рахунок реутилізації вуглеводів із вегетативних органів рослини на процеси карпогенезу.

Ключові слова: донорно-акцепторна система; гіберелін; ретардант; фотосинтетичний апарат; *Capsicum annuum* L.; *Lycopersicon esculentum* L.

Вступ

Важливе завдання сучасної фітофізіології – розроблення методів і технологій, які б забезпечили повніше використання рослиною енергії світла для інтенсифікації синтезу асимілятів та спрямування їх до господарсько цінних тканин і органів. Один із ключових підходів до вирішення питання оптимізації продукційного процесу сільськогосподарських рослин – регуляція донорно-акцепторних відносин, зокрема, шляхом перерозподілу потоків асимілятів до господарсько важливих органів (плодів, коренеплодів тощо). Основні закономірності функціонування донорно-акцепторних відносин (концепції “source-sink”) вивчаються під час аналізу співвідношення інтенсивності росту та фотосинтезу, де процеси росту виступають як основний акцептор, а фотосинтез – як донор асимілятів (Rogach and Rogach, 2015; Yu et al., 2015; Kuryata et al., 2016; Rogach et al., 2016). Регуляція ростових процесів – один із дієвих засобів підвищення урожайності сільськогосподарських культур шляхом змін донорно-акцепторних відносин у рослині (Poprotska and Kuryata, 2017), поліпшення якості аграрної продукції (Kuryata and Hodanic'ka, 2012) та підвищення стійкості культурних рослин до несприятливих абіотичних та біотичних чинників середовища завдяки мобілізації потенційних можливостей рослинного організму (Khan et al., 2012; Tae-Yun and Jung-Hee, 2012; Matysiak and Kaczmarek, 2013; Muhammad and Muhammad, 2013; Saeidi-Sar et al., 2013; Yang et al., 2016).

Перспективний напрям регуляції ростових процесів – застосування нативних фітогормонів та синтетичних регуляторів росту – аналогів або модифікаторів дії фітогормонів. Із практичною метою широко застосовують рістстимулювальні гіберелінові препарати (Ribeiro et al., 2012; Wang et al., 2013; Poprotska and Kuryata, 2017), а також їх антагоністи – ретарданти, які блокують синтез або утворення гормон-рецепторного комплексу, внаслідок чого зменшується інтенсивність лінійного росту рослин (Ribeiro et al., 2012; Rogach et al., 2016). У літературі міститься інформація про застосування гібереліну та антигіберелінових препаратів із метою оптимізації продукційного процесу шляхом анатомо-морфологічних та фізіолого-біохімічних змін у зерново-круп'яних (Muhammad and Muhammad, 2013; Wang et al., 2016; Yang et al., 2016), зернобобових (Saeidi-Sar et al., 2013; Yan et al., 2013; Golunova, 2015; Yan et al., 2015), олійних (Kuryata and Hodanic'ka, 2012; Kumar et al., 2013; Matysiak and Kaczmarek, 2013; Kuryata and Polyvanuj, 2015), овочевих (Khan et al., 2012; Tae-Yun and Jung-Hee, 2012; Pavlista, 2013; Tkachuk, 2015), технічних (Mohammad and Mohammad, 2013), лікарських і декоративних (Zhang et al., 2013; Sardoei et al., 2014; Sugiura et al., 2015) культур.

Нативні гормони-стимулятори та їх синтетичні аналоги застосовують у рослинництві з метою інтенсифікації гісто- та морфогенезу, прискорення проліферації та диференціації клітин, внаслідок чого формується розгалужена коренева система, змінюються анатомо-морфологічні, мезоструктурні та фізіолого-біохімічні особливості листка. Такі зміни зумовлюють формування потужного асиміляційного апарату, здатного забезпе-

чити активний синтез пластичних сполук, потік яких у більший кількості буде спрямований до генеративних органів (Kuryata and Poprotska, 2016; Poprotska and Kuryata, 2017). Дія гіберелінів пов'язана з підвищенням активності різних груп меристематичних тканин і формуванням потужнішого рослинного організму, внаслідок посилення поділу та розтягування клітин (Rogach and Rogach, 2015). Крім цього гібереліни затримують старіння листків та індукують закладання більшої кількості квіток на рослині.

Sugiura et al. (2015) показали, що гіберелова кислота збільшує біомасу листя та активізує фотосинтетичні процеси у *Polygonum cuspidatum*. Гіберелова кислота сприяє накопиченню сухої речовини рослинами льону, зростанню чистої продуктивності фотосинтезу, збільшенню урожайності насіння, підвищенню його олійності та виходу волокон (Mohammad and Mohammad, 2013). Цей самий препарат підвищує стійкість проростків звичайних бобів (Saeidi-Sar et al., 2013), пшениці (Muhammad and Muhammad, 2013), рису (Khan et al., 2012; Wang et al., 2013) та огірка (Khan et al., 2012) до засолення, підвищує їх продуктивність.

Перебудова гормонального комплексу за впливу ретардантів та відповідне інгібування апікального домінування спричиняли важливе з погляду регулювання продуктивності рослин посилення галузнення стебла. Завдяки посиленню галузнення стебла цих культур закладається більша кількість листків, квітів і плодів. Застосування хлормекватхлориду на рослинах сої зумовило гальмування ростових процесів, що спричинило закладання більшої кількості плодів, підвищення вмісту олії та поліпшення її якості (Golunova, 2015). Yan et al. (2013) встановили, що уніконазол одночасно з гальмуванням лінійних розмірів рослин зумовлює посилення розвитку кореневої системи. Обробка насіння сої цим препаратом окрім гальмування росту зумовила затримання процесів старіння листків, збільшення маси сухої речовини рослин і показника чистої продуктивності фотосинтезу. Одночасно препарат збільшує вміст хлорофілу в листках, зменшує площу листя та підвищує урожайність культури (Yan et al., 2015). Оптимізацію фотосинтетичних процесів під час гальмування росту рослин вігні спостерігали за впливу CCC та ГМК (Sukul et al., 2014). Тебуконазол гальмує ріст рослин кукурудзи, але підвищує схожість та стійкість рослин до холодового стресу. За дії препарату зростає вміст фотосинтетичних пігментів у листках культури (Yang et al., 2016). Суміш етиленпродуценту DCPTA та четвертинної амонієвої солі CCC зменшує висоту рослин за рахунок зменшення довжини міжвузлів. Суміш антигіберелінових препаратів збільшує також площу листя та масу сухої речовини листків, вміст у них хлорофілу. Такі зміни сприяли підвищенню продуктивності культури (Wang et al., 2016).

Інгібітори гібереліну також широко застосовують на олійних культурах. Для озимого ріпаку негативним є надмірний розвиток вегетативної маси восени, що погіршує перезимівлю культури та зменшує її продуктивність на наступний рік. Обробка культури озимого ріпаку тебуконазолом і флуцілазолом зменшує швидкість ростових процесів та приріст вегетативної маси з одночасним збільшенням урожайності насіння,

причому вміст олії в насінні та її якісні характеристики не змінюються (Matysiak and Kaczmarek, 2013). Застосування паклобутразолу зменшує висоту рослин, площу їх листя, але збільшує вміст хлорофілу в листках і врожайність насіння за рахунок посилення галузнення стебла та збільшення кількості стручків (Kumar et al., 2012). Обробка маку олійного фолікуром на фоні зменшення лінійних розмірів рослин позитивно впливає на показники листового апарату рослин. Автори встановили зростання кількості листків на рослині, їх маси та площі листової поверхні. За дії ретарданту зростає вміст хлорофілу в листках, підвищується чиста продуктивність фотосинтезу, одночасно поліпшуються ценогнічні показники посівів (листовий і хлорофільний індекси). Зміни листового апарату стали передумовою підвищення урожайності культури (Kuryata and Polyvanyj, 2015). Подібні зміни листового апарату зафіксовано в льону олійного у разі застосування хлормекватхлориду. Ретардант зменшував лінійні розміри рослин, потовщував стебло, збільшував кількість листків, масу їх сухої речовини та площу листя. Хлормекватхлорид збільшував об'єм клітин стовпчастої паренхіми листка та розміри клітин губчастої паренхіми, а також збільшував кількість і об'єм хлоропластів обох тканин хлоренхіми. За дії препарату зростала чиста продуктивність фотосинтезу, збільшувалася урожайність насіння та вихід олії із нього, поліпшувалися якісні характеристики олії (Kuryata and Hodanic'ka, 2012). Аналогічні зміни зафіксовані у разі застосування інгібіторів росту ретардантного типу також на інших олійних сільськогосподарських культурах (Kuryata and Poros'ka, 2016).

Літературні джерела містять інформацію про вплив ретардантів на листовий апарат і продуктивність лікарських і декоративних рослин. Зокрема, хлорхолінхлорид збільшував фотосинтетичну активність листків гірко дволопатевого за рахунок зростання вмісту хлорофілу у листках; також зростає вміст розчинних цукрів і амінокислот, що поліпшувало якість сировини, її лікувальні властивості (Zhang et al., 2013). Цей самий препарат змінював активність накопичення вуглеводів листками рослин коноплі (Sardoei et al., 2014). У рослин пуансетії флурпірамідол зменшував лінійні розміри та збільшував вміст хлорофілу в листках (Pobudkiewicz, 2014). Інший триазолопіридинний препарат – уніконазол – на фоні зменшення біомаси листків рослин *Polygonum cuspidatum* збільшував відношення біомаси до площі листової поверхні (Sugiura et al., 2015).

Овочеві культури мають велике господарське значення, тому вивчення процесів регуляції їх росту та розвитку за допомогою антигіберелінових препаратів та гібереліну – актуальне питання сучасної фізіології рослин. Дані літератури свідчать, що обробка картоплі паклобутразолом зменшує лінійні розміри пагона та потовщує його. Препарат зменшує площу листя, але збільшує товщину листків та масу їх сирої та сухої речовини. За дії паклобутразолу поліпшується мезоструктурні показники листка – об'єм клітин стовпчастої паренхіми та розміри клітин губчастої паренхіми. Застосування препарату зумовило зростання чистої продуктивності фотосинтезу та урожайності культури (Tkachuk, 2015). Урожайність картоплі також зростає після обробки CCC (Pavlista, 2013). В іншій бульбової культури – маніоки їстівної – паклобутразол зменшує висоту рослин та листовий індекс, але збільшує масу сухої речовини цілої рослини за рахунок зростання маси бульб. За дії препарату у цієї тропічної культури зростає вміст крохмалю у бульбах (Panyaruek et al., 2016). В огірків інший триазолопіридинний ретардант – гексаконазол – зменшує довжину стебла, масу його сирої та сухої речовини, площу листя, але збільшує товщину листових пластинок, вміст хлорофілу в них та підвищує стійкість культури до дії ультрафіолетового опромінення за рахунок активізації антиоксидантних ферментів та збільшення вмісту аскорбінової кислоти у листках (Tae-Yun and Jung-Hee, 2012).

Ми встановили підвищення врожайності за дії різнонаправлених регуляторів росту в овочевих культур роду *Solanum*.

Зокрема, обробка гібереловою кислотою та антигібереліновими препаратами тебуконазолом і хлормекватхлоридом позитивно впливає на листовий апарат рослин картоплі та баклажанів, що оптимізує продуктивність цих культур (Rogach and Rogach, 2015; Kuryata et al., 2016; Rogach et al., 2016).

Отже, численні дані літератури свідчать, що екзогенно застосовані гібереліни та їх антагоністи (ретарданти) достатньо часто викликають один і той самий результат – оптимізацію продукційного процесу сільськогосподарських культур і підвищення їх урожайності. Разом із цим, у літературі практично відсутні системні дослідження регуляції швидкості росту, морфогенезу, формування фотосинтетичного апарату за дії гібереліну та антигіберелінових препаратів, залишаються невстановленими складові системи регуляції донорно-акцепторних відносин у рослинах за дії цих різнонаправлених препаратів.

У зв'язку з викладеним, мета цього дослідження – встановити роль морфологічної та мезоструктурної складових у регуляції донорно-акцепторних відносин рослин томатів і перців за дії гіберелової кислоти та антигіберелінового препарату тебуконазолу.

Матеріал і методи досліджень

Польові дрібноділянкові досліди закладали на землях СФГ «Бержан П. Г.» (с. Горбанівка Вінницького району Вінницької області) у вегетаційні періоди 2013–2015 років. Розсаду перців сорту Антей висаджували стрічковим способом за формулою $80 + 50 + 50 \times 25$, а томатів сорту Бобкат – $80 + 50 + 50 \times 50$. Вносили мінеральні добрива $N_{50}P_{40}K_{30}$. Площа ділянок – 33 м^2 , повторність – п'ятикратна. Рослини обробляли вранці за допомогою ранцевого оприскувача ОП-2 до повного змочування листків $0,025\%$ розчином тебуконазолу (EW-250) та $0,005\%$ розчином гіберелової кислоти ($ГК_3$) у фазу бутонізації 17.07.2013, 10.07.2014 і 19.07.2015 р. – перців, 14.06.2013, 17.06.2014 і 19.06.2015 р. – томатів. Контрольні рослини обприскували водопровідною водою. Фітометричні показники (висота рослин, маса сухої та сирої речовини рослини та листя, площа листків) визначали на 20 рослинах. Матеріали для вивчення мезоструктурної будови листка відбирали у фазу утворення плодів. Мезоструктуру листків дослідних рослин вивчали на фіксованому матеріалі. Для його консервації застосовували суміш рівних частин етилового спирту, гліцерину, води з додаванням 1% формаліну. Визначення розмірів клітин хлоренхіми та її товщини здійснювали за допомогою мікроскопа Микмед-1 та окулярного мікрометра МОБ-1-15х у 35-кратній повторності. Для мезоструктурного аналізу відбирали листки середнього ярусу. У фазу плодоношення визначали вміст суми хлорофілів у свіжому матеріалі спектрофотометричним методом на спектрофотометрі СФ-16, вміст цукрів і крохмалю, вміст різних форм азоту у фіксованому та висушеному матеріалі у п'ятикратній аналітичній повторності (Bala et al., 2013). Протягом вегетації визначали чисту продуктивність фотосинтезу (ЧПФ) як приріст маси сухої речовини за одиницю часу на одиницю площі листків, індекс листової поверхні (ЛІ) як відношення сумарної площі листків до одиниці площі насаджень і хлорофільний індекс (ХІ) як добуток площі листків рослини та вмісту сумарного хлорофілу в них.

У таблицях і на графіках наведено середні дані за три роки досліджень. Результати обробляли статистично за допомогою комп'ютерної програми Statistica 6.0 (StatSoft Inc., USA). Застосовували однофакторний дисперсійний аналіз, відмінності між середніми значеннями вважали вірогідними за $P < 0,05$ (Van Emden, 2008). У таблицях наведено середні арифметичні значення та їх стандартні похибки (SE).

Результати

Антигіберелінові препарати тебуконазол гіберелова кислота зумовили зміни морфогенезу та продуктивності рослин тома-

тів сорту Бобкат і перців сорту Антей. Зокрема, застосування ретарданту зумовило зменшення лінійних розмірів рослин перців і томатів у фазу формування плодів (відповідно на 18% та 16% протягом різних років досліджень). За дії гіберелової кислоти ріст відбувався активніше, висота рослин перевищувала контрольний показник на 12% та 16% відповідно (табл. 1).

Зміна темпів ростових процесів за впливу регуляторів росту супроводжувалася змінами будови, розмірів і функціонування вегетативних і генеративних органів. Установлено зміни листкового апарату дослідних рослин. За обробки гібереловою кислотою рослин томатів і перцю зростала кількість листків на рослині, середня маса сухої та сирої речовини листків. Обробка тебуконазолом зумовила достовірне зростання маси сирої та сухої речовини у рослин перців за зменшення загальної кількості листків. У томатів за дії ретарданту збільшилася маса сирої та сухої речовини листків, збільшилась кількість листків.

Площа листя – один з основних морфологічних показників, що суттєво впливає на продуктивність сільськогосподарських культур. Обробка гібереловою кислотою достовірно збільшує цей показник у рослин перців і томатів. Антигібереліновий препарат тебуконазол збільшує площу листя рослин перців і практично не змінює у томатів. Збільшення площі листової поверхні у перців відбувається за рахунок збільшення площі окремих листків, оскільки загальна їх кількість за дії препарату зменшилася.

Кількісна характеристика фотосинтетичних процесів – питома поверхнева щільність листка. Тебуконазол суттєво збільшує цей показник у рослин перців (на 61%) і томатів (на 23%). Аналогічні результати отримано для інших культур (Kuryata and Porros'ka, 2016). За дії гіберелової кислоти цей показник порівняно з контролем достовірно не змінюється.

Отримані результати свідчать про суттєву перебудову листкового апарату за впливу гібереліну та ретарданту. У зв'язку з цим доцільно проаналізувати зміни мезоструктури листків дослід-

них рослин за дії регуляторів росту різного напрямку дії. Тебуконазол суттєво потовщував листові пластинки рослин перців і томатів за рахунок розростання клітин основної фотосинтетичної тканини – хлоренхіми, зміни товщини верхнього та нижнього епідермісу були незначними (табл. 2). Потовщення асиміляційної тканини відбувалося як за рахунок зростання об'єму клітин стовпчастої паренхіми, так і розмірів клітин губчастої. Гіберелова кислота також впливала на розвиток фотосинтетичної тканини, але не так відчутно. Вказані зміни мезоструктури листових пластинок пасльонових культур можуть створювати передумови для підвищення їх фотосинтетичної активності.

Один з основних показників, що впливає на продуктивність рослин, – вміст хлорофілів у листках. Протягом вегетаційного періоду інгібітори росту збільшували концентрацію хлорофілів (a + b) у листках перців і томатів, що відмічалось раніше для інших культур (Kuryata and Polyvanyj, 2015). За дії гіберелової кислоти вміст хлорофілів зменшувався. Про позитивний вплив обох препаратів на формування фотосинтетичних структур листка свідчить підвищений вміст азоту в листках обох культур, причому дія тебуконазолу більш виражена. Важливі ценотичні показники насаджень – листовий та хлорофільний індекси. Гіберелова кислота збільшувала листовий індекс у рослин перців і томатів у фазу активного формування плодів і зменшувала хлорофільний індекс. Тебуконазол збільшував як листовий, так і хлорофільний індекси у рослин перців і хлорофільний індекс у рослин томатів.

З погляду ефективності біологічної продуктивності дослідних рослин важливе вивчення динаміки накопичення маси сухої речовини рослинами. Обидва регулятори росту стимулюють накопичення маси сухої речовини рослинами овочевих (табл. 1). Триазолохідний ретардант тебуконазол суттєво збільшує показник ЧПФ у період плодоношення в обох культур. При цьому за дії гібереліну зростання цього показника було значно меншим (перці), або різниця була недостовірною (томати).

Таблиця 1

Морфобіологічні показники перців сорту Антей та томатів сорту Бобкат за дії регуляторів росту (фаза плодоношення, середні дані за 2013–2015 роки, n = 20)

Показник	Перці			Томати		
	К	ГК ₃	EW-250	К	ГК ₃	EW-250
Висота рослини, см	42,4 ± 1,08	47,5 ± 1,12*	34,6 ± 1,02*	64,3 ± 1,57	74,9 ± 1,89*	54,1 ± 1,32*
Кількість листків, шт.	96,5 ± 2,44	97,7 ± 2,68	86,4 ± 2,12*	72,1 ± 1,74	89,4 ± 2,21*	80,2 ± 1,98*
Маса сирої речовини листків, г	36,3 ± 0,97	47,6 ± 1,11*	48,4 ± 1,32*	286,8 ± 7,71	471,3 ± 9,93*	295,2 ± 8,12
Маса сухої речовини листків, г	12,6 ± 0,55	18,2 ± 0,81*	23,1 ± 0,97*	55,5 ± 2,14	91,7 ± 4,27*	58,2 ± 2,02
Площа листків, см ²	1 434 ± 69,9	1 962 ± 89,7*	2 172 ± 98,9*	10 937 ± 414,4	19 177 ± 832,1*	9 494 ± 404,3
Питома поверхнева щільність листка, мг/см ²	6,66 ± 0,21	7,05 ± 0,28	10,74 ± 0,41*	4,82 ± 0,18	4,57 ± 0,14	5,92 ± 0,22*
Вміст суми хлорофілів (a + b), % на масу сирої речовини	0,58 ± 0,02	0,54 ± 0,02	0,68 ± 0,03*	0,58 ± 0,03	0,55 ± 0,03	0,70 ± 0,04*
Загальний азот, % на масу сухої речовини	3,32 ± 0,07	3,59 ± 0,08	3,68 ± 0,09	2,92 ± 0,06	2,82 ± 0,06	3,05 ± 0,07
Білковий азот, % на масу сухої речовини	2,71 ± 0,05	3,01 ± 0,06	3,14 ± 0,07	2,37 ± 0,05	2,40 ± 0,05	2,58 ± 0,06
Маса сухої речовини рослини, г	51,3 ± 2,28	66,4 ± 3,32*	77,1 ± 3,54*	201,8 ± 9,19	299,1 ± 11,17*	218,4 ± 10,11
ЧПФ, г/(м ² ·доба)	11,0 ± 0,51	13,8 ± 0,58*	19,9 ± 0,98*	8,81 ± 0,38	8,72 ± 0,42	12,7 ± 0,55*
ЛП, м ² /м ²	1,49 ± 0,061	1,89 ± 0,082*	1,91 ± 0,084*	3,64 ± 0,173	6,39 ± 0,280*	3,16 ± 0,142
ХЛ, г/м ²	1,92 ± 0,08	1,30 ± 0,05*	2,01 ± 0,09	1,31 ± 0,07	1,17 ± 0,05	1,87 ± 0,08*

Примітка: К – контроль, ГК₃ – гіберелова кислота, EW-250 – тебуконазол; * – різниця порівняно з контролем достовірна за P < 0,05.

Таблиця 2

Вплив регуляторів росту на мезоструктурні показники листків перців і томатів (фаза утворення плодів, n = 35)

Показник	Перці			Томати		
	К	ГК ₃	EW-250	К	ГК ₃	EW-250
Товщина листка, мкм	264 ± 5,8	298 ± 6,5*	337 ± 8,5*	239 ± 3,2	289 ± 8,8*	296 ± 9,6*
Товщина хлоренхіми, мкм	217 ± 4,7	237 ± 5,8*	283 ± 7,1*	186 ± 1,6	242 ± 7,7*	243 ± 8,3*
Товщина верхнього епідермісу, мкм	23,3 ± 0,62	31,1 ± 0,21*	26,2 ± 0,84*	29,2 ± 0,81	28,0 ± 0,76	31,0 ± 0,79
Товщина нижнього епідермісу, мкм	23,9 ± 0,49	29,6 ± 0,53*	27,8 ± 0,51*	24,1 ± 0,80	18,8 ± 0,41*	22,0 ± 0,54*
Об'єм клітин стовпчастої паренхіми, мкм ³	19 857 ± 896	26 689 ± 1 117*	28 366 ± 788*	6 228 ± 301	10 057 ± 495*	9 949 ± 332*
Довжина клітин губчастої паренхіми, мкм	33,3 ± 0,95	39,8 ± 0,78*	40,2 ± 0,57*	30,3 ± 1,46	36,1 ± 1,25*	41,6 ± 2,14*
Ширина клітин губчастої паренхіми, мкм	24,9 ± 0,75	32,4 ± 0,89*	31,9 ± 0,57*	23,6 ± 1,46	25,5 ± 0,59	26,4 ± 1,37

Примітка: позначення див. табл. 1.

Аналіз отриманих результатів свідчить про суттєві зміни співвідношення мас вегетативних і генеративних органів обох культур за дії препаратів (рис.). В обох культур відмічене

зростання частки плодів у загальній масі рослини, у першу чергу за рахунок зменшення частки сухої речовини стебла, що свідчить про зміни характеру донорно-акцепторних відносин і

перерозподіл асимілятів у рослині у бік плодів. При цьому масова частка листків не лише не зменшувалась, а навіть збільшувалась, – важливий показник оптимізації продукційного процесу. Аналіз отриманих даних свідчить, що протягом вегетаційного періоду в цілому відбувалося зменшення вмісту суми вуглеводів (цукри + крохмаль) у вегетативних органах рослин, причому найсуттєвіші зміни відбувалися у стеблі рослин перців і томатів (табл. 3). Дія тебуконазолу сильніша саме в цьому варіанті: в обох культур вміст вуглеводів у стеблі був мінімальним. Отже, у період плодоношення за впливу застосованих регуляторів росту посилений ріст плодів визначається

інтенсивним перерозподілом асимілятів на процеси карпогенезу.

Зміна швидкості ростових процесів у рослин перців і томатів і зумовлена цим зміна співвідношення мас між вегетативними та генеративними органами, характеру донорно-акцепторних відносин у рослинах вплинули на продуктивність культур. Гіберелова кислота збільшує кількість плодів у рослин перців і томатів на 33% та 26%, що збільшує урожайність культур відповідно на 28% та 30%. Тебуконазол збільшує кількість плодів у перців і томатів на 14% і 21%, що сприяло збільшенню урожайності відповідно на 22% та 12% (табл. 4).

Таблиця 3

Вплив регуляторів росту на вміст суми вуглеводів (цукри + крохмаль)

у вегетативних органах рослин перців і томатів у фазу плодоношення (% на суху речовину, середні дані за 2013–2014 роки, n = 5)

Показники	Перці			Томати		
	К	ГК ₃	EW-250	К	ГК ₃	EW-250
Коріння	5,96 ± 0,12	5,76 ± 0,11	5,25 ± 0,12*	4,51 ± 0,09	4,54 ± 0,10	6,84 ± 0,15*
Стебло	11,89 ± 0,29	11,31 ± 0,26	11,15 ± 0,27*	6,65 ± 0,17	6,65 ± 0,17	6,03 ± 0,14*
Листя	13,37 ± 0,32	12,81 ± 0,28	12,39 ± 0,33	10,08 ± 0,27	9,58 ± 0,24	10,20 ± 0,28

Примітка: позначення див. табл. 1.

Таблиця 4

Вплив регуляторів росту на урожайність рослин перців і томатів (середні дані за 2013–2015 роки, n = 5)

Показник	Перці			Томати		
	К	ГК ₃	EW-250	К	ГК ₃	EW-250
Кількість плодів на рослині, шт.	5,89 ± 0,232	7,85 ± 0,381*	6,73 ± 0,320*	10,01 ± 0,483	12,60 ± 0,611*	12,14 ± 0,572*
Середня маса одного плоду, г	88,1 ± 4,24	83,4 ± 3,98	90,2 ± 4,44	152,6 ± 7,14	159,5 ± 7,47	161,1 ± 7,92
Урожайність плодів, т/га	32,9 ± 1,57	42,2 ± 2,04*	40,0 ± 1,89*	53,4 ± 2,54	69,6 ± 3,44*	67,8 ± 3,35*

Примітка: позначення див. табл. 1.

Рис. Вплив гіберелової кислоти та тебуконазолу на співвідношення маси сухої речовини органів перців і томатів (фаза утворення плодів): білі – плоди; світло-сірі – листки; темно-сірі – стебло; чорні – коріння; * – різниця за P < 0,05

Обговорення

Ключову роль у продуктивності рослин відіграє фотосинтетична активність, яка великою мірою визначається площею

листової поверхні, кількістю та тривалістю життя листків, мезоструктурою листка. Дослідження останніх років свідчать, що регуляція ростових процесів рослин за допомогою фітогормонів і ретардантів різних класів супроводжується суттєвими

змiнами морфогенезу, якi стосуються формування рiзних рiвнiв органiзацiї фотосинтетичного апарату рослин (Kuryata and Polyvanuj, 2015; Kuryata and Porcos'ka, 2016). Зважаючи на суттєвi морфологiчнi аспекти дiї стимуляторiв та iнгибiторiв росту рослин, застосування цих груп препаратiв дозволяє з'ясувати значення анатомо-морфологiчної та мезоструктурної складових у реалiзацiї донорно-акцепторних вiдносин рослини та оптимiзацiї продукцiйного процесу.

Отриманi нами результати свiдчать, що як гiберелiн, так i антигiберелiновий препарат тебуконазол стимулювали формування та функцiонування фотосинтетичного апарату перцю солодкого та томатiв iстивних, однак шляхи цiєї регуляцiї рiзнi. Посилення фотосинтетичної активностi рослин за дiї гiберелiну визначалося у першу чергу формуванням бiльшої кiлькостi листкiв i загальної площi листової поверхнi. Застосування ретарданту тебуконазолу зумовлювало суттєву перебудову мезоструктури листкiв: листки потовщувалися за рахунок розростання ключової фотосинтетичної тканини – хлоренхіми. Вiдбувалося збiльшення об'єму клiтин стовпчастої асиміляційної паренхіми та лiнійних розмiрiв клiтин губчастої паренхіми листкiв. При цьому пiдвищується питома поверхнева щiльнiсть листкiв, суттєво зростає вміст хлорофілів та вміст азоту (у першу чергу бiлкового) порiвняно з контролем i варіантом iз застосуванням гiберелiну. Така глибока перебудова фотосинтетичного апарату рослини викликала суттєве зростання донорної функцiї листкiв перцю та томатiв за дiї тебуконазолу. Показник цього – зростання чистої продуктивностi фотосинтезу (найвищої серед усiх варіантiв дослiду). Отриманi результати свiдчать також про те, що збiльшення хлорофiльного iндексу фiтоценозу виявилось вагомiшим фактором, нiж збiльшення листового iндексу. Зокрема, у томатiв за дiї тебуконазолу листовий iндекс нижчий, нiж у контролi, однак завдяки високому показнику хлорофiльного iндексу урожайнiсть насаджень збiльшувалася. Зростання листового iндексу в агроценозi – не завжди позитивний фактор бiопродуктивностi, оскiльки загущення посiвiв, формування надмiрної листової поверхнi може спричинити затiнення сусiднiх рослин, i, як наслiдок, зумовити зменшення урожайностi культури. Результати нашого дослiдження свiдчать, що застосування гiберелiну та тебуконазолу не викликало таких негативних наслiдкiв. Навпаки, вiдбувалося зростання урожайностi культур у дослiдних варіантах.

Один iз найпотужнiших акцепторiв асимілятив – процеси вегетативного росту та рiст плодiв (карпогенез). Оскiльки у перiод плодоношення витрати асимілятив на процеси росту вегетативних органiв суттєво зменшуються, оптимiзацiя фотосинтетичного апарату рослин перцю та томатiв викликала закладання бiльшої кiлькостi плодiв на рослини та пiдвищення урожайностi культур. Аналiз спiввiдношення мас вегетативних органiв i плодiв дослiдних рослин свiдчить, що масова частка плодiв (акцепторна сфера рослини у перiод плодоношення) за дiї обох препаратiв зросла. При цьому в обох варіантах дослiду вищою була також масова частка донорiв асимілятив – листкiв. Крiм основного джерела асимілятив – процесiв фотосинтезу, якi посилюються внаслiдок формування бiльшої площi листової поверхнi (варіант iз гiберелiном), або оптимiзацiї мезоструктури (варіант iз тебуконазолом), ймовiрно формування та рiст плодiв вiдбуваються частково за рахунок реутилізації вуглеводiв iз вегетативних органiв рослини на процеси карпогенезу. Зокрема, у перцю солодкого у перiод росту плодiв вiдбувалося зменшення вмісту суми вуглеводiв у всiх вегетативних органах. У томатiв достовiрне зменшення вмісту вуглеводiв вiдмiчалось лише в стеблi.

Отже, застосування у перiод бутонiзацiї гiберелової кислоти та ретарданту тебуконазолу сприяє пiдвищенню продуктивностi рослин перцю солодкого та томатiв унаслiдок оптимізації структури та функцiонування листового апарату рослин.

Висновки

Оптимiзацiя продукцiйного процесу рослин перцю солодкого та томату iстивного за дiї гiберелової кислоти i тебуконазолу реалiзується через посилення донорного потенцiалу рослин унаслiдок морфологiчних i мезоструктурних змiн листового апарату. За дiї гiберелової кислоти зростає кiлькiсть листкiв та їх сумарна площа на рослині, а за дiї тебуконазолу вiдбувається перебудова мезоструктури листкiв, формування потужнiшої хлоренхіми, збiльшення вмісту хлорофілів, сумарного та бiлкового азоту в них, що є важливою передумовою iнтенсифікацiї фотосинтетичних процесiв.

References

- Bala, M., Gupta, S., Gupta, N. K., & Sangha, M. K. (2013). Practicals in plant physiology and biochemistry. Scientific Publishers, Jodhpur.
- Khan, A. L., Hamayun, M., Kang, S. M., Kim, Y. H., Jung, H. Y., Lee, J. H., & Lee, I. J. (2012). Endophytic fungal association via gibberellins and indole acetic acid can improve plant growth under abiotic stress: An example of *Paecilomyces formosus* LHL10. BMC Microbiology, 12(1), 3.
- Kumar, S., Ghatti, S., 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, 1–13.
- Kuryata, V. G., Rohach, V. V., Rohach, T. I., & Khranovska, T. V. (2016). The use of antigibberellins with different mechanisms of action on morphogenesis and production process regulation in the plant *Solanum melongena* (Solanaceae). Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology, 24(1), 230–234.
- Matysiak, K., & Kaczmarek, S. (2013). Effect of chlorocholine chloride and triazoles – tebuconazole and flusilazole on winter oilseed rape (*Brassica napus* var. *oleifera* L.) in response to the application term and sowing density. Journal of Plant Protection Research, 53(1) 79–88.
- Mohammad, N. K., & Mohammad, F. (2013). Effect of GA3, N and P ameliorate growth, seed and fibre yield by enhancing photosynthetic capacity and carbonic anhydrase activity of linseed. Integrative Agriculture, 12(7), 1183–1194.
- Muhammad, I., & Muhammad, A. (2013). Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: Growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis. Environmental and Experimental Botany, 86, 76–85.
- Panyapruet, S., Sinsiri, W., Sinsiri, N., Arimatsu, P., & Polthanee, A. (2016). Effect of paclobutrazol growth regulator on tuber production and starch quality of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Asian Journal of Plant Sciences, 15(1-2), 1–7.
- Pavlista, A. D. (2013). Influence of foliar-applied growth retardants on russet burbank potato tuber production. American Journal of Potato Research, 90, 395–401.
- Pobudkiewicz, A. (2014). Influence of growth retardant on growth and development of *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch. Acta Agrobotanica, 67(3), 65–74.
- 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), 71–76.
- Ribeiro, D. M., Araújo, W. L., Fernie, A. R., Schippers, J. H. M., & Mueller-Roeber, B. (2012). Translational and metabolome effects triggered by gibberellins during rosette growth in *Arabidopsis*. Journal of Experimental Botany, 63(7), 2769–2786.
- Rogach, V. V., & Rogach, T. I. (2015). Vplyv syntetychnykh stymulatoriв росту na morfofiziologichni harakterystyky ta biologichnu produktyvnist' kul'tury kartopli. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology, 23(2), 221–224 (in Ukrainian).
- Rogach, V. V., Poprotska, I. V., & Kuryata, V. G. (2016). Diya giberelinu ta retardantiv na morfogenez, fotosyntetychny aparat i produktyvnist' kartopli [Effect of gibberellin and retardants on morphogenesis, photosynthetic apparatus and productivity of the potato]. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology, 24(2), 416–419 (in Ukrainian).
- Saeidi-Sar, S., Abbaspour, H., Afshari, H., & Yaghoobi, S. R. (2013). Effects of ascorbic acid and gibberellin A3 on alleviation of salt stress in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings. Acta Physiologiae Plantarum, 35(3), 667–677.
- Sardoei, A. S., Yazdi, M. R., & Shshadneghad, M. (2014). Effect of cycocel on growth retardant cycocel on reducing sugar, malondialdehyde and other aldehydes of *Cannabis sativa* L. International Journal of Biosciences, 4(6), 127–133.

- Sugiura, D., Sawakami, K., Kojim, M., Sakakibara, H., Terashima, I., & Tateno, M. (2015). Roles of gibberellins and cytokinins in regulation of morphological and physiological traits in *Polygonum cuspidatum* responding to light and nitrogen availabilities. *Functional Plant Biology*, 42(4), 397–409.
- Sukul, A., Sukul, N. C., Sen, P., Bhattacharya, A., & Sukul, S. (2014). Homeopathic potencies alter photosynthesis of cowpea. *Homeopathy*, 103(1), 91–92.
- Tae-Yun, K., & Jung-Hee, H. (2012). Effects of hexaconazole on growth and antioxidant potential of cucumber seedlings under UV-B radiation. *Journal of Environmental Science International*, 21(12), 1435–1447.
- Van Emden, H. F. (2008). *Statistics for terrified biologists*. Blackwell, Oxford.
- Wang, X., Han, F., Yang, M., Yang, P., & Shen, S. (2013). Exploring the response of rice (*Oryza sativa*) leaf to gibberellins: A proteomic strategy. *Rice*, 6(1), 17.
- 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 up-regulating photosynthetic capacity and antioxidants. *Plos One*, 11(2), e0149404.
- 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), 3267–3280.
- 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), 295–301.
- 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*, 6, 1–12.
- Yu, S. M., Lo, S. F., & Ho, T. D. (2015). Source-sink communication: Regulated by hormone, nutrient, and stress cross-signaling. *Trends in Plant Science*, 20(12), 844–857.
- Zhang, W., Xu, F., Hua, C., & Cheng, S. (2013). Effect of chlorocholine chloride on chlorophyll, photosynthesis, soluble sugar and flavonoids of *Ginkgo biloba*. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 41(1), 97–103.