



УДК: 581.1[661.162.65:582.672.61]

ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЗАСТОСУВАННЯ ФІТОГОРМОНІВ ТА АНТИГІБЕРЕЛІНОВИХ ПРЕПАРАТІВ В РОСЛИННИЦТВІ

Кушнір О.В. аспірант

Кур'ята В. Г., д.б.н., професор

e-mail: stepan.polivaniy@ukr.net

В статті розглядаються особливості хімічної будови та фізіологічний вплив різних класів фітогормонів і антигіберелінових препаратів-ретардантів на морфогенез, фотосинтетичний апарат, ріст та розвиток сільськогосподарських культур, функціонування донорно-акцепторної системи рослин. Проаналізовано еколого-токсикологічні аспекти застосування ретардантів в рослинництві.

Ключові слова: фітогормони, фізіологія дії, екологічна безпека

The article deals with the peculiarities of the chemical structure and the physiological influence of various classes of phytohormones and antihyperellin preparations-retardants on morphogenesis, photosynthetic apparatus, growth and development of crops, and the functioning of the donor-acceptor system of plants. The ecological and toxicological aspects of application of retardants in plant growing are analyzed.

Key words: phytohormones, physiology of action, ecological safety

Загальна характеристика стимуляторів росту та механізми їх дії у рослинні. Серед важливих та ключових напрямків фітофізіології залишається вивчення механізмів гормональної регуляції фізіологічних функцій та фізіологічних процесів у рослинах під час онтогенезу, а також адаптації рослин до несприятливих абіотичних і біотичних факторів [32].

Одним із сучасних напрямків удосконалення технології підвищення врожайності сільськогосподарських культур є застосування природних і синтетичних регуляторів росту рослин. Під регуляторами росту розуміють сполуки, яким властива біологічна активність і які в невеликих кількостях викликають зміни у фізіологічних, біохімічних процесах [16,73]. Вони дозволяють цілеспрямовано регулювати процеси росту і розвитку рослин, ефективніше реалізувати потенційні можливості сортів та гібридів, закладених селекційним чи генетично-інженерним шляхом.

Більшість штучно створених фізіологічно активних сполук залежно від напрямку їх впливу на рослинний організм поділяють на інгібітори росту і розвитку рослин та стимулятори цих процесів.

За механізмом впливу більшість синтетичних регуляторів росту рослин об'єднують у групи [24, 53]:

- 1) препарати, пов'язані з метаболізмом ауксинів та реалізацією їхньої фізіологічної активності (аналоги ауксинів, антиауксини, інгібітори транспорту);
- 2) препарати, пов'язані з метаболізмом та реалізацією фізіологічної



активності гіберелінів (аналоги, інгібітори синтезу і транспорту);

- 3) регулятори росту і розвитку рослин цитокінінової природи;
- 4) ретарданти- антигіберелінові препарати

Такий поділ для сполук залишається умовним, значною мірою це стосується антистресових препаратів і регуляторів метаболізму, оскільки механізм їх дії складний та множинний [53].

Ауксини

В 1933 році голандські вчені хіміки Кегль, Хаанген-Сміт і Еркслебен виділили ростовий гормон з сечі людини, в організм якого він потрапляє разом із рослинною їжею [26].

Природний ауксин було ідентифіковано у верхівках колеоптилів злаків в 1935 р. в лабораторії Ф. Кегля як індоліл-3- оцтову кислоту ($C_{10}H_9NO_2$). Відомо багато синтетичних препаратів, які стимулюють ріст подібно до індолілоцтової кислоти. Це й індолілпіровиноградна, хлорфеноксіоцтова, 2,4-дихлорфеноксіоцтова кислоти та інші сполуки. Вони активніші порівняно з ІОК, оскільки у рослин немає ферментів для їхнього розщеплення. Індолілоцтова кислота швидко розщеплюється за дії ферменту індолацетатоксидази [65].

Індоліл-3- оцтова кислота- біла кристалічна речовина має молекулярну масу 175,19 і температуру плавлення $168^{\circ}C$. Швидко темніє на світлі. Максимум поглинання її в області 279 нм. Індолілоцтова кислота добре розчиняється в етиловому, метиловому й інших спиртах, в сірчаному ефірі й етилацетаті, погано - у воді, бензолі, хлороформі. В кислому середовищі при наявності окисників, наприклад H_2O_2 швидко розкладається. Більш стабільна в лужному середовищі [49].

Попередником ІОК у рослині є триптофан. За дії трансамілази вона може перетворюватися в індоліл -3- піруват. Цей процес відбувається за присутності кетокислот й піридоксальфосфату. Індолілпіруват декарбоксилюється за участі декарбоксилази і тіамінпірофосфату до індоліл- 3- ацетальдегіду. Альдегіддегідрогеназа окислює індоліл-3- ацетальдегід до відповідної кислоти. Інший шлях утворення ІОК відбувається за рахунок декарбоксилювання триптофану й утворенням триптаміну, який за дії амін оксидази перетворюється в індолілацетальдегід, з наступним окисненням до ІОК. Триптамін може також утворюватися з індолу, а далі перетворюватися в ІОК за попереднім механізмом. Індоліл-3- етанол за дії етанол оксидази перетворюється в індоліл або ацетальдегід.

Більша частина ауксину в рослинах перебуває в неактивній конюгованій формі. Різні види рослин використовують неоднакові шляхи біосинтезу ауксину і триптофану. Незначна кількість ауксину виявлена в меристемах верхівок кореня, але, ймовірно, він транспортується до апекса по провідній тканині від основи кореня. Транспортування ауксину паренхімними та камбіальними клітинами здійснюється полярно зі швидкістю 10-15 мм/год від верхівки пагона до кореня. Від листків до стебла й інших частин рослини ауксин рухається по флоемі. Цей рух



неполярний і за напрямком збігається з транспортуванням вуглеводів [33, 49].

Ауксин по-різному впливає на рослину, залежно від онтогенезу, виду рослин і, особливо, типу тканини. У високих концентраціях ауксин токсичний. Найвиразніший ефект ауксину проявляється саме в стимуляції росту розтягування, під час формування камбію та провідних пучків. Він контролює закладання коренів, цвітіння, утворення бульб та цибулин. Перше практичне застосування фітогормону базувалося на здатності його стимулювати утворення корінців у живців. Активну участь ауксини беруть у процесах морфогенезу органів, а також регулюють в'язкість цитоплазми в окремій клітині, пластичність і еластичність клітинної оболонки. Тканини, які містять ауксин характеризуються атрагуючою здатністю.

Ауксин впливає на диференціювання провідної тканини пагонів, що ростуть. Також контролює ріст плодів, зумовлює явище апікального домінування, коли верхівкова брунька затримує ріст бічних - пазушних. Крім того, ІОК індукує утворення етилену, тому здатний затримати процес розпускання бічних бруньок та опадання листків і плодів. У процесі старіння листків спостерігається реутилізація йонів, цукрів, амінокислот, які транспортуються до стебла. Після чого, ферменти руйнують оболонки клітин відокремлювальної зони при основі черешка за рахунок розчинення серединної пластинки та гідролізу целюлозних волокон мікрофібрил. Під відокремлювальним шаром утворюється захисний шар із просочених суберином клітин, які перед листопадом ізолюють листок від пагона [26]. За допомогою ауксину можливо контролювати листопад, опадання плодів і квіток.

Проникаючи в клітину, ІОК зв'язується зі специфічними рецепторами і впливає на функціональну здатність мембран, полірибосом та роботу ядерного апарату [33].

У плазмалемі ауксин взаємодіє з рецептором й індукує роботу H^+ -насоса, в результаті чого матрикс клітинних оболонок підкислюється. В результаті клітинна оболонка розм'якшується, що є важливим фактором росту клітин. Під впливом ауксинів зростає спряженість окиснення і фосфорилювання та підвищення вмісту АТФ, що позитивно впливає на енергетичний заряд клітини. Відомо, що навіть незначні зміни в енергетичному потенціалі клітини спричиняють зміни швидкості протікання ферментативних реакцій [25].

Майже усі тканини можуть розчеплювати ауксин за допомогою ІОК-оксидази, яка руйнує ІОК у тому місці, де вона більше не потрібна. Контроль над процесами росту та розвитку рослини за допомогою ауксинів можливий лише тоді, коли концентрація їх в клітині може регулюватися. Рівновага синтезу ауксинів, окиснення і зв'язування ІОК – це механізми регуляції концентрації індолілоцтової кислоти, а отже, і процесів росту.

Препарати на основі ауксинів стимулюють ріст розтягуванням і клітинні поділи, за рахунок явища апікального домінування регулюють пересування речовин по рослині, є обов'язковим елементом координації процесів морфогенезу.



На даний час найбільш широкого використання синтетичні ауксини набули при вегетативному розмноженні культур, що важко вкорінюються, та для відновлення кореневої системи при пересадці великих рослин завдяки здатності посилювати коренеутворення [35].

Ауксинвмісні препарати впливають на квіти затримуючи цвітіння рослини. Зовнішнє внесення ауксинів попереджує раннє опадання плодів, запобігає утворенню відокремлювального шару у плодоніжках [54]. Крім цього, їх застосовують для отримання партенокарпічних плодів, проріджування квіток і зав'язей у плодових. Незначні концентрації ауксинів прискорюють ріст рослин, проте високий вміст препаратів гальмує збільшення лінійних розмірів, зокрема 2,4-Д може застосовуватися як гербіцид селективної дії.

Виділяють три групи синтетичних аналогів ІОК. До першої належать похідні індолу – індоліл-3-пропіонова (ІПК), індоліл-3-масляна (ІМК) та індолілбурштинова кислоти, які рідко зустрічаються в природі, але мають ауксинову дію. ІМК менше підлягає руйнуванню в тканинах і застосовується для індукції коренеутворення. Отриманий ряд аліфатичних гомологів ІОК із парною і непарною кількістю атомів вуглецю в бічному ланцюгу в С-3-положенні. Але з подовженням бічного аліфатичного ланцюга ауксинова активність швидко втрачається. Крім того, активність гомологів вища, якщо ланцюг містить парну кількість атомів вуглецю [25, 38].

Препарати широко застосовуються на практиці з різною метою. Встановлено їх вплив на ріст та розвиток рослин на різних етапах онтогенезу. Препарати 2,4-Д та 2,4,5-Т пришвидшували ріст гіпокотелей огірків, пшениці і кукурудзи [29], а ІОК посилювала ріст геленіума впродовж вегетації [45]. Посилення росту стебла та коренів вики спостерігалось під впливом гетероауксину, а 2,4-Д збільшував суху масу рослин пшениці при обробці у фазу виходу в трубку. Препарати ауксинової дії впливали на процес фотосинтезу та посилювали біосинтез пігментів.

Посилення фотосинтезу під впливом ІОК спостерігалось в листках сої [28], під впливом 2,4-Д – у листках люцерни [29] та за дії гетероауксину – в коноплі. Але встановлено зниження інтенсивності фотосинтезу за дії гетероауксину в кукурудзи та під впливом 2,4-Д – у картоплі. За іншими даними, гетероауксин збільшував суму хлорофілів у кукурудзи та редису [29]. Відомо, що інтенсивність фотосинтезу пов'язана з нагромадженням і перерозподілом асимілятів. Застосування препарату 2,4-Д збільшувало вміст крохмалю в бульбах та суми вуглеводів у надземній частині рослин картоплі. Усі групи ауксинових стимуляторів застосовують із метою підвищення продуктивності сільськогосподарських культур та покращення якості їх продукції. Висока фізіологічна активність ауксинових регуляторів росту підтверджується тим, що високі дози препаратів (0,6-1,5 кг/га) спричиняють пошкодження і навіть загибель рослин. У зв'язку з цим їх використовують як гербіциди для знищення бур'янів [47]. Застосування препарату 2,4-Д збільшувало вміст крохмалю в бульбах та суми вуглеводів у надземній частині рослин картоплі



[37,30], а в рослин томатів зумовлювало їх зменшення. Збільшення вуглеводів у листках конопель та цукрового буряку спостерігалось за дії гетероауксину [58]. Стимулятори росту ауксинового типу переважно посилювали нагромадження азоту в сільськогосподарських рослинах. Зокрема, ІОК збільшувала вміст усіх форм азоту в бульбах картоплі та квасолі при обробці у фазу бутонізації і цвітіння [78]. Зменшення загального і білкового азоту під впливом ІОК і 2,4-Д спостерігалось в кукурудзи [45]. Часто дія препарату залежить також і від фази обробки рослин. Наприклад, 2,4-Д збільшував вміст білка в зерні пшениці Миронівська 808 при обробці у фазу виходу в трубку, не впливав на його вміст при застосуванні у фазу кушіння та зменшував вміст білка при застосуванні у фазу колосіння. А обробка розеток листків ананасів розчином 1-НОК та 2,4-Д призводила до стимуляції біосинтезу ендogenous етилену в рослинах. Крім цього, спостерігалось більш дружнє цвітіння та пришвидшення дозрівання плодів [47].

Практичне значення має обробка рослин регуляторами росту для утворення партенокарпічних плодів. У груші вони утворюються при обробці розчином натрієвої солі а-нафтілоксіпропіонової кислоти в концентрації 100-250 мг/л. Обробка абрикосів, персиків, слив 2,4,5-три хлорфенооцтовою кислотою прискорює дозрівання на 10 днів. [15].

Якщо обробку проводити в період затвердіння кісточок, то м'якоть плоду збільшується на 25-37 %. За допомогою ауксинових препаратів можна затримувати цвітіння, регулювати кількість квіток й плодів на рослині. Наприклад, обробка дерев персика а-нафтилоцтовою кислотою викликала затримку цвітіння на 11 днів, а обробка калійною сіллю цієї кислоти в концентрації затримувала цвітіння яблуні, вишні, груші, персика майже на тиждень.

Цілеспрямоване використання ауксинів та препаратів на основі ауксину дає можливість управляти ростом і розвитком рослин, підвищує урожай багатьох сільськогосподарських культур [16, 49].

Цитокініни

Відкриття цитокінінів відбулося у 1955 році К. Міллером та Ф. Скугом із екстракту дріжджів. Цитокініни присутні серед продуктів метаболізму різних мікроорганізмів. Вони стимулюють ріст тканин або органів й пришвидшують поділ клітин, також беруть участь у регуляції посухостійкості рослин [52]. Вміст цитокінінів у рослинах присутній в малих кількостях, тому їх можливо визначити методом маспектрометрії. [33, 49].

Регуляція поділу клітин та їх диференціації- одна з головних функцій цитокінінів у рослин. Здатність індукувати мітоз в культурі тканин багатьох рослин була встановлена ще на початку дослідження цих гормонів [79].

Важливу групу стимуляторів росту складають препарати на основі цитокінінів. За хімічною будовою серед аналогів цитокінінів виділяють три групи сполук [16]. Перша група включає сполуки, близькі за структурою до природних цитокінінів. Із синтезованих цитокінінів найактивнішим є 6-бензиламіноурин (6-



БАП). Вплив препаратів реалізується через посилення активності РНК-полімерази та інтенсивності синтезу білків. Одночасно прискорюються процеси транспорту через мембрани за рахунок підвищення їх проникності [16, 82].

До другої групи цитокінінових препаратів належать похідні дифенілсечовини. Подібні препарати використовували як стимулятори синтезу етилену, дефоліанти. Однією з найбільш активних речовин є 1-феніл-3-(1,2,4-триазол-4-іл)сечовина, на основі якої розроблено препарат цитодеф [59]. До третьої групи відносять N-оксид заміщені піридину.

Першим виділеним природним цитокініном був зеатин. Ця речовина є похідною аденіну – 6-(4-окси-3-метил-транс-2-бутеніламіно) пурин. Зеатин вважають найактивнішим із природних цитокінінів, але вже синтезовано і більш активні сполуки. Речовина яка є близькою за складом до зеатину – пурин- виділили у формі рибонуклеозиду із серинової і тирозинової транспортних РНК дріжджів, гороху, шпинату і печінки. Цитокініни аналогічно ауксином, мають здатність утворювати кон'югати з глюкозою. Зокрема, зеатин утворює 2 глюкозида: 7-глюкозилзеатин і 9- глюकोзилзеатин.

Цитокініни присутні у мікроорганізмах, водоростях, папоротях, мохах і великій кількості вищих рослин. Найбільш багаті на цитокініни недозрілі плоди та насіння, а також меристеми. Основне місце синтезу цитокініну- апікальні меристеми кореня. Всі природні цитокініни- це похідні ізопентеніладеніну. Спектр їх дії не лише у стимуляції клітинних поділів, а й у здатності змінювати структуру клітин рослин, які вирощують у культурі. В поживному середовищі при низьких концентраціях вони утворюють рихлі, неміцні тканини. При більш високих на поверхні культури починають утворюватися корінці, а при найвищих концентраціях утворюються пагони [20, 56]. Цитокініни знаходять також у складі тРНК багатьох груп живих організмів, при розкладанні якої вони вивільняються. Але в рослин тРНК не є суттєвим джерелом цитокінінів, біосинтез цих гормонів відбувається іншим шляхом, наприклад ізопреноїдні цитокініни у рослинах синтезуються приєднанням до аденінової молекули. пагони [72].

Кількість цитокінінів визначити досить важко через їх низький вміст у тканинах рослин. Наприклад, для отримання 1 мг зеатину необхідно використати 70 кг недостиглого кукурудзяного насіння.

Екстрагують цитокініни органічними розчинниками етанолом 70-95 %, метанолом при кислих і лужних рН з свіжого або ліофільно висушеного рослинного зразка, етилацетатом.

Методами біотестів встановлено, що найбільший вміст цитокінінів в насінні й плодах рослин, що розвивається, а саме в плодах найвища кількість даних гормонів міститься в місцях з активним поділом клітин. В органах рослин велика кількість фітогормонів міститься в ділянках, які мають меристематичну активність- в твірних зонах коренів і камбії меристеми. Основний місце синтезу цитокінінів у рослині, що росте, є апікальні тканини коренів. До надземних органів вони



надходять у складі пасоки [42].

Цитокініни сприяють синтезу ДНК в клітині і контролюють S-фазу клітинного циклу у рослинних клітин. Стимулююча дія цитокінінів спостерігається при формуванні мітохондрій, ендоплазматичного ретикулуму, апарату Гольджі і рибосом. Також, цитокініни впливають на активність синтезу білка в чутливих до них рослинних об'єктах, викликаючи при цьому зміни функціональної активності рибосом. Як і інші фітогормони, цитокініни діють на функціональний стан мембран в рослинних клітинах [56]. В культурі тканин цитокініни необхідні для утворення недиференційованих калусів, а також для подальшого утворення нової верхівкової меристеми пагону, де вони стимулюють проліферацію недиференційованих клітин і власне формування самої меристеми. Вони надають регулюючу дію на розподіл поживних речовин в рослині, беруть участь в регуляції поділу й росту клітин, виступають як індуктори органоутворення. За допомогою цитокінінів вдається перервати стан спокою бруньок деревних рослин в літній і зимовий періоди, і так само вивести з цього стану бульби окремих рослин, наприклад бегонії. Цитокінінові препарати використовують для підвищення продуктивності. Так, застосування 6-БАП збільшує урожай бобових трав – конюшини і люцерни [47], бензімідазол покращує врожайність ячменю, гороху.

Ефективність застосування цитокінінових препаратів визначається їх впливом на гормональний комплекс рослин. Так, під впливом 6-БАП зростала кількість зеатину в листках чотириденних проростків, знижувався вміст ендогенних гіберелінів, різко посилювався синтез етилену [66]. Препарат здійснював омолоджуючий вплив на інтактні листки пшениці, проса [43].

На сьогодні у сучасному рослинництві широко використовують комплексні цитокінінові регулятори на основі 2,6-диметилпіридину. Ці препарати являють собою композиції природних фітогормонів або їх аналогів, N-оксид заміщених сполук піридину, мікроелементів, вільних амінокислот, бурштинової, щавлевої, жирних кислот тощо [9,69,20]. Застосування даної групи регуляторів росту сприяє підвищенню енергії проростання насіння, стимулює процеси коренеутворення та фотосинтезу, впливає на строки дозрівання, призводить до зниження ураженості хворобами, що забезпечує підвищення продуктивності [39].

У багатьох видів бактерій [74], мікро-і макроводоростей (Chlorophyta, Phaeophyta, Rhodophyta та ін.) [77, 84], папоротей [67], грибів [70], мохів [88], комах [71] домінантним є цитокініни цис- зеатинового типу, що свідчить про можливість суттєвого вкладу деградації tPHK в пул цитокінінів цих організмів. Аналоги цитокінінів використовують для оптимізації процесів росту та розвитку рослин. Бензиламінопурин стимулював ріст стебла, кореневої системи у пшениці, жоржини, шалфею і бегонії. Препарат призводив до зростання сухої маси лучних трав, пшениці [1, 20]. Кінетин сприяв посиленому зростанню маси сухої речовини у рослин гарбуза [28, 36], бензімідазол – кукурудзи, емістим С – моркви [13]. Водночас за дії 6-БАП збільшувалася площа листя в проса [82], пшениці [2, 66],



бензимидазолу – в кукурудзи, цитодифу – в огірків [36], квасолі, сої [5, 7, 59]. Використання дифосету прискорювало утворення якісної розсади огірка з розвиненою асиміляційною поверхнею [27].

Регулятори цитокінінової природи підвищують стійкість зернових культур до посухи, захворювань і низьких температур, здійснюють захисний вплив на апарат білкового синтезу [19, 17, 21]. Практичне використання синтетичних аналогів цитокінінів пов'язане із індукцією цвітіння і зсувом вираженості статі рослин з утворенням більшої кількості жіночих квіток.

Використання бензиламінопурину підвищувало інтенсивність фотосинтезу у вівсянки, гарбуза [43], люцерни, що супроводжувалося підвищенням вмісту хлорофілів у листках [47]. Обробка рослин кінетином стимулювала фотосинтетичні процеси у рису, сої, збільшувала вміст пігментів у листках гарбуза [79]. Застосування 6-БАП збільшує урожай бобових трав – конюшини і люцерни [47], бензимидазол покращує врожайність ячменю, гороху [16].

Гібереліни

Дана група фітогормонів пов'язана із відкриттям хвороби рису «баканае», або «скажені» паростки- швидке видовження стебла та листків рослини. Гіберелін відкрив японський вчений Е. Куросава у 1926 році вивчаючи уражені рослини рису грибом *Gibberella* [49, 33]. На сьогодні відомо більше 100 різних гіберелінів, які позначають скорочено ГК₁; ГК₂ і т.д. чи А₁, А₂ порядковий номер присвоюється кожному новому гібереліну в процесі відкриття. Типовим представником гіберелінів є гіберелова кислота (ГК₃), яка присутня в усіх досліджених рослинах. Якісний склад гіберелінів у різних рослин суттєво відрізняється, крім того він змінюється в процесі онтогенезу. В середньому вміст даних фітогормонів в рослинах становить 10⁻⁹-10⁻⁸ г/кг на сиру масу.

Гібереліни- чисельна група досить близьких за будовою сполук класу тетрациклічних дитерпеноїдів, складної групи рослинних вторинних метаболітів, близьких до ліпідів. Вихідними речовинами для їх синтезу у клітинах є ацетат і мевалонова кислота. В комерційних цілях гібереліни отримують з культури грибів шляхом мікробіологічного синтезу. Природні гібереліни в рослинах містяться в основному не у вільному вигляді. А у формі їх похідних. Широку популярність і поширення гібереліни отримали завдяки надзвичайно високій активності. Немає життєвого процесу квіткової рослини, на який обробка гібереліном не впливала б. Прискорення росту рослин – один з найголовніших ефектів гібереліну. Гібереліни в рослинах можуть перебувати як у вільному, так і в зв'язаному стані. Відповідно до сучасних уявлень, зв'язані гібереліни можуть виконувати функції запасних і транспортних форм. Кон'югація гіберелінів, яка веде до їх оборотної інактивації, широко поширена у вищих рослин.

Трапляються гібереліни в грибах, водоростях і вищих рослинах. Найбільшим вмістом характеризуються недозріле насіння. Різні етапи онтогенезу рослин можуть характеризуватися неоднаковим вмістом і набором гіберелінів.



Синтезуються вони в різних частинах рослинного організму, проте в основному в листках. Світло стимулює утворення гіберелінів. Існують вони у вільній та зв'язаній формах. Запасні та транспортні форми трапляються у вигляді глікозидів, які пересуваються із листків як вгору, так і вниз із флоємним потоком. Як правило, пересуваються по молодих тканинах верхівок пагонів і кореня.

Гібереліни синтезуються багатьма органами рослини, особливо тими, що інтенсивно ростуть. Стимулятори росту рослин, створені на основі гіберелінової кислоти, застосовують для підвищення енергії проростання насіння редису і буряку, проса [2, 43 с.83], кукурудзи [6]. Вони збільшують лінійні розміри стебла практично всіх культур [2, 6, 8, 9, 42]. Разом з тим, за дії гіберелінів відбувається погіршення стійкості рослин до вилягання. Неоднозначною є дія цих регуляторів росту на масу сухої та сирої речовини рослин. Так, препарат гіберсид збільшував суху масу рослин томатів, але зменшував – у капусти і гороху. В інших дослідженнях за дії цього ж препарату суха маса томатів не змінювалася, натомість в огірків зростала [16, 22]. ГК збільшувала масу надземної частини рослин озимої пшениці і зменшувала підземної [2, 9]. Зменшення маси підземної частини спостерігалось і в кормового буряку на відміну від квасолі, в якій зменшувалася надземна частина [5, 59]. Разом з тим, за дії препарату зростала суха маса конюшини і сира маса огірка.

Гібереліни та препарати на їх основі збільшували площу листків у картоплі, огірка, проса [43 с.83], жасмину, редису та буряку і неоднозначно впливали на кількість листків на рослині. Так, ГК зменшувала кількість листків в озимої пшениці і збільшувала в кормового буряку. Неоднозначною також була дія гіберелінів на інтенсивність фотосинтезу, а особливо концентрацію хлорофілу в листках дослідних рослин [16, 75].

Гібереліни впливають на цвітіння ряду рослин. Використання препаратів прискорює цвітіння рудбекії, каланхое, моркви. Обробка ГК₃ сприяла збільшенню кількості чоловічих рослин у коноплі, призводила до чоловічої стерильності кукурудзи, рису [57]. Вплив гіберелінів на стать рослин залежить від генетичної лінії. Так, використання стимулятора на томатах (*Lycopersicon esculentum*) дикорослого типу призводило до утворення значної кількості гнізд у зав'язях. У мутантів томату *stamenless*, позбавлених тичинок, ГК₃ зумовлювала нормалізацію андроцею [57].

Гіберелінові препарати переважно застосовують з метою підвищення врожайності. Дані регулятори росту збільшують урожай цибулі, суниці та картоплі [30, 36], плодів баклажанів, масу зерен у колосі і масу 1000 насінин рису, пшениці і ячменю, кількість та розміри початків кукурудзи [6, 9], товщину та кількість волокон коноплі. Однак інші літературні джерела містять інформацію, що гібереліни і їх аналоги можуть знижувати продуктивність рослин. Такі результати спостерігалися на рослинах конюшини при обробці у фазу галушення, вишні – у фазу бутонізації, сої – під впливом різних концентрацій ГК [42, 51, 74].



Оприскування безнасінних сортів винограду ГК у фазу цвітіння призводить до проріджування кисті, зменшення кількості ягід та збільшення їх розмірів. Застосування гіберелінів на цитрусових ущільнювало шкірку плодів та запобігало їх загниванню [57].

Один з найбільш виражених ефектів гібереліну є здатність змінювати у деяких рослин певні зовнішні умови, необхідні для проходження нормального циклу розвитку, особливо для переходу до цвітіння. Багато рослин, які потребують для нормального розвитку в охолодженні або довгому дні, або в обох цих факторах, зацвітають при відсутності цих умов, якщо їх систематично обробляти гібереловою кислотою.

Рослини накопичують більше гіберелінів при довгому дні, ніж при короткому. Помітно підвищується їх вміст в деяких розеткових рослинах перед стрілкуванням, і процес яворизації супроводжується значним накопиченням в рослинах гіберелінів або їх хімічних попередників типовий результат дії гібереліну на квітучі рослини- утворення партенокарпічних плодів.

Гіберелінівмісні препарати беруть участь в регуляції утворення стебла. В основі цього ефекту лежить активація гіберелінами поділу та розтягування клітин. Через це гіберелін вважають гормоном росту стебла. Місце дії гіберелінів- апікальна та інтеркалярна меристеми. Гібереліни не стимулюють ріст кореня, а за підвищених концентрацій навіть шкідливі, а також активує синтез нуклеїнових кислот і білків. Тому у практиці сільського господарства гіберелінові препарати використовують для підвищення врожаю зеленої маси [49,91]. Вплив гіберелінів на розтягування пов'язаний з утворенням білка клітинної стінки екстенсину та підвищенням активності ферментів. Дія аналогів гіберелінів супроводжується різними фенотиповими проявами – цвітіння рослин довгого дня в умовах короткого дня, утворення партенокарпічних плодів та їх ріст (для рослин винограду, томату, цитрусових, груші), порушення стану спокою та проростання бульб, синхронне проростання насіння злакових культур [59]. Гібереліни мають значення у процесах яровизації і цвітіння. Яровизація- реакція рослин на вплив низьких позитивних температур ($+2$ - $+10^{\circ}\text{C}$) у певний період онтогенезу. Центром сприйняття яровизаційного впливу в рослині може бути точка росту або будь-яка зона, в якій відбувається поділ клітин [49]. Яровизація проявляється у прискоренні початку періоду плодоношення (цвітіння). Відомо, що у ході яровизації підвищується рівень гіберелінів, що дозволяє холодову обробку замінити обробкою не яровизованих рослин гіберелінами.

Наявність ендогенних гіберелінів та їх активність визначають морфологічні процеси в рослинах: зокрема позитивна кореляція між вмістом гіберелінів й інтенсивністю росту всієї рослини чи її органів. Як правило, високий вміст гіберелінів у рослин, що характеризуються високими темпами росту чи витких форм.

Екзогенно введений гіберелін у багатьох дворічних рослин виключає



потребу в яровизації і викликає їх цвітіння.

Гібереліни здатні змінювати у деяких рослин вираженість статі. Встановлено, що вміст гіберелоподібних речовин в рослинах огірка корелює із кількістю чоловічих квіток. Встановлена маскулінізація (зсування статі у чоловічий бік) рослин родини гарбузових за дії гіберелінів.

Гібереліновмісні препарати беруть участь в регуляції утворення стебла. В основі цього ефекту лежить активація гіберелінами поділу та розтягування клітин. Тому у практиці сільського господарства гіберелінові препарати використовують для підвищення врожаю зеленої маси [14]. Вплив гіберелінів на розтягування пов'язаний з утворенням білка клітинної стінки екстенсину та підвищенням активності ферментів. Дія аналогів гіберелінів супроводжується різними фенотиповими проявами – цвітіння рослин довгого дня в умовах короткого дня, утворення партенокарпічних плодів та їх ріст (для рослин винограду, томату, цитрусових, груші), порушення стану спокою та проростання бульб, синхронне проростання насіння злакових культур [86, 44].

Вплив ретардантів на процеси росту і розвитку рослин

Прийнято порівнювати регулятори росту рослин зі стимуляторами, однак в рослинництві провідну роль часто відіграють препарати не стимулюючої, а інгібуючої дії: гербіциди, ретарданти, дефоліанти [24, 18]. Ретарданти – це синтетичні інгібітори росту і розвитку рослин з антигібереліновим механізмом дії. Різні групи ретардантів значно відрізняються за своєю хімічною будовою, властивостями та характером впливу на рослинний організм, однак викликають один і той же самий ефект: уповільнюють поділ і розтягування клітин в апікальних меристемах, що призводить до уповільнення росту в цілому.

За своєю природою ці препарати є аналогами фітогормонів або модифікаторами гормонального статусу рослин. В зв'язку з цим, регулятори росту володіють широким спектром дії на рослини, а їх використання дозволяє спрямовано регулювати окремі етапи росту і розвитку рослин з метою мобілізації потенційних можливостей сортів та гібридів, закладених у геномі природою, селекційним чи генетично-інженерним шляхом [10, 11, 41, 87, 88].

Дія ретардантів полягає не лише в гальмуванні лінійного росту, сучасні препарати використовують з ціллю запобігти вилягання злакових посилення росту кореневої системи, регуляції процесів плодоношення і дозрівання, підвищення урожайності рослин та їх стійкості до несприятливих факторів середовища [78].

Першими дослідженнями з використанням ретардантів проводилися саме на злакових культурах, основною метою яких було покращення їх стійкості проти вилягання. З часом було винайдено можливість використання ретардантів на інших рослинах таких як: зернові, технічні, овочеві та плодово-ягідні культури. Останніми роками встановлено що, рістгальмуюча дія ретардантів супроводжується накопиченням надлишку асимілятів та їх перерозподілом між



органами рослини у зв'язку із зміною донорно-акцепторних відносин [4]. Під впливом ретардантів також змінюється гормональний статус рослинного організму, вуглеводний та азотний обміни, підвищується морозостійкість, зимостійкість, посухостійкість, стійкість рослин до фітопатогенів.

Дія ретардантів визначається ґрунтово- кліматичними умовами, фазою розвитку рослин, співвідношенням застосування препаратів. Різні ретарданти по різному діють на окремі сорти та види рослин. Ретарданти, що використовуються із сільськогосподарською метою відносяться до 4-х груп речовин, які за своєю хімічною будовою та властивостями є різними [34, 53]:

1. Онієві сполуки – четвертинні солі амонію, фосфонію і сульфонію (хлормекватхлорид, бромхолінбромид, мепікватхлорид, АМО-1618, фосфон D, мефлюїдид, 3-DEC, 17-DMC) [24, 68,78, 81];
2. Препарати, утворені на основі 2,3-дихлорізобутирату (ДХІБ) з діючою речовиною N,N-диметилгідразин бурштинової кислоти (ДЯК, ГМК-натрію, алар-85, кілар-85) [12, 24, 48, 66];
3. Триазол- та пентанолпохідні препарати (паклобутразол, уніконазол, BAS 11100 W, триапентанол, флурпірамідол, тебуконазол, RSW-0411 триадиметафон) [69, 83, 89];
4. Етиленпродуценти (декстрел, етрел, гідрел, дигідрел, кампозан М, етеверс, церон, етефон) [64, 90];
5. ізобутирати (ДХІБ, МЕНДОК, ФВ-450, тебепас [55, 63];
6. пентанолпохідні препарати (триапентанол, флурпірамідол) [80].

Інтерес викликав синтез нової групи ретардантів- похідних триазолу. На цей час найпоширеніший- фолікул (тебуконазол), дія якого вивчена не достатньо. Особливістю ретардантів є посилення формування механічних тканин, що впливає на підвищення стійкості рослини до вилягання. Внаслідок утворюється міцна коренева система, що впливає також на покращення живлення рослин. Усі ретарданти є препаратами з антигібереліновою дією, але механізми впливу різних груп ретардантів на рослини відрізняються. Дослідження механізмів дії різних груп ретардантів дозволило розробити суміші препаратів (ССС+ кампозан; паклобутразол + 2-ХЕФК), які при взаємодії проявляють синергізм тобто, суміш блокує і біосинтез і реалізацію фітогормонального ефекту гібереліну. При цьому підвищується ефективність і безпека застосування ретардантів.

Застосування регуляторів росту рослин у сільському господарстві є одним із найдоступніших і високорентабельних агрозаходів для підвищення продуктивності основних культур, покращення їх якості та збільшення врожайності. Введення регуляторів росту рослин в сільськогосподарську практику не можливе без достатнього вивчення їхньої дії на процеси метаболізму, росту та розвитку рослин [61, 23]. Вивчаються різні типи препаратів, терміни обробки, сортові характеристики культури та вплив інших



факторів на рослину.

Застосування екологічно безпечних регуляторів росту та розвитку рослин є одним із способів підвищення врожайності та якості сільськогосподарської продукції у сучасному рослинництві [40, 61]. З метою упорядкування досліджень по регуляторах росту рослин і більш об'єктивнішого висвітлення їх ефективності Мінагрополітики та Українська академія аграрних наук своїми наказами затвердили Інститут «Агроресурси» (Науковий центр «Агроресурси» при Інституті гідротехніки і меліорації УААН) головною науково-методичною установою щодо проблеми «Регулятори росту рослин» в Україні. Українські екологічно безпечні регулятори росту рослин нового покоління, такі як Біосил, Біолан, Радостим, Емістим С та інші, за результатами багаторічної перевірки в різних країнах визнані високоефективними. Ці регулятори росту зареєстровані Державною комісією України і дозволені до використання в аграрному комплексі нашої країни для допосівної обробки насіння та обприскування посівів головних сільськогосподарських культур. Регулятори нового покоління за санітарно-гігієнічною класифікацією належать до малотоксичних речовин третього і четвертого класів небезпеки. Вони не виявляють негативного впливу на мікрофлору ґрунту, гідробіоти, не накопичуються в ґрунті, їх швидко нейтралізують ґрунтові сапрофітні мікроорганізми. Крім того, вони інтенсифікують розвиток фосфатмобілізувальних бактерій, різних форм азототрофів та симбіотичних мікроорганізмів, не шкодять комахам-запилювачам та об'єктам довкілля [46,50,60].

Отже, застосування синтетичних регуляторів росту не залежно від напрямку їх дії призводить до формування більш потужного фотосинтетичного апарату рослин перцю солодкого, листового та хлорофільного індексів, що підвищує продуктивність культури.

Література:

1. Анішин Л.А. Регулятори росту рослин. Рекомендації по застосуванню / Л.А. Анішин, С.П. Пономаренко, З.М. Грицаєнко – К., 2011. – 40 с.
2. Ахиярова Г.Р. Участие гормонов в возобновлении роста побегов пшеницы при кратковременном засолении NaCl/ Г.Р. Ахиярова, И.Б. Сабиржанова, Д.С. Веселов, В. Фрике//Физиология растений.- 2005.-Т.52.-С.891-896
3. Біологічно активні речовини в рослинництві / Грицаєнко З. М., Пономаренко С. П., Карпенко В. П., Леонтюк І. Б. – К. : ЗАТ «НІЧЛАВА», 2008. – 352 с.
4. Бровко О.В.Дія гібереліну на формування фотосинтетичного апарату та продуктивність перцю солодкого / Бровко О.В., В. Г. Кур'ята, Рогач В.В. // Біла церква .-Агробіологія,збірник наукових праць № 1(124) 2016.-С.86-90
5. Васюк В. А. Вплив водного дефіциту на вміст гормонів у первинному листку квасолі на різних стадіях росту/ В.А. Васюк, Н.П. Веденічева, В.М. Генералова, Л.І. Мусатенко//Наукові записки Тернопільського держ. Пед.ун-ту ім. В.ж Гнатюка. Серія Біологія.-2002.- №3(18). Спеціальний випуск: Фізіологія рослин.- С. 86-90
6. Васюк В.А. Фітогормони осьових органів проростків кукурудзи в гетеротрофний період росту/ В.А. Васюк, Н.П. Веденічева, В.М. Генералова та ін.//Укр. ботан. журн.-



2006.-Т. 63.-С.829-836

7. Веденічева Н.П. Вміст цитокинінів в листках квасолі при адаптації до посухи/Веденічева, Л.І. Мусатенко//Вісник Харків.нац.аграр.ун-ту.Сер.Біологія.-2006.-№2(9).-С.31-35
8. Влияние эстрела и гиббереллина на рост и характер цветения растений огурца / Р. Я. Варна, В. Р. Эглите, Х. А. Мауриня, И. В. Вербовская // Регуляция роста и питание растений. – Вильнюс : „Мокслас”, 1980. – С. 139-147.
9. Григорюк І.П. Ріст пшениці і кукурудзи в умовах посухи та його регуляція/І.П. григорюк,О.І.Жук.- Київ: Наук.світ,2002.-118 с.
10. Гуляев Б.І. Вплив хлормекватхлориду та естерону на засвоєння цукровим буряком елементів мінерального живлення / Б.І. Гуляев, А.Б. Карлова, Д.А. Кірізії // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т. 39, № 5. – С. 401-408.
11. Деева В.П. Ретарданты – регуляторы роста растений / В.П. Деева. – Мн.: Наука и техника, 1980. – 176 с.
12. Деева В.П. Физиология устойчивости сортов растений к гербицидам и ретардантам / В.П. Деева, З.И. Шелег. – Мн. : Наука и техника, 1976. – 248 с.
13. Думанчук Н.Я. Ріст і врожайність моркви і пастернака за дії регуляторів росту івіну та емістиму С: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.12 „Фізіологія рослин” / Н. Я. Думанчук. – Львів, 2004.– 20 с.
14. Элементы регуляции в растениеводстве: сб. науч. пр. / под ред. В.П. Кухаря. – К.: Компас, 1998. – 358 с.
15. Жосан Сильвия. Физиологические особенности применения регуляторов роста стероидной природы на растениях озимого ячменя : дис. ... доктора биол. наук : 03.00.12 „Физиология растений” / Жосан Сильвия. – Кишинев, 2009. – 122 с.
16. Калінін Ф.Л. Застосування регуляторів росту в сільському господарстві / Ф.Л. Калінін. – К.: «Урожай», 1989. – 168 с.
17. Кефели В. И. Общие проблемы регуляции онтогенеза / В. И. Кефели, П. В. Власов, Л. Д. Прусакова // Природные и синтетические регуляторы онтогенеза растений ; под ред. Н. И. Якушкиной. – М., 1990. – С. 6-40.
18. Кефели В.И. Химические регуляторы растений / В.И. Кефели, Л.Д. Прусакова. – М.: Знание, 1985. – 64 с.
19. Кружилин А.С. Помидоры, перцы, баклажаны. Кружилин А.С., Шведская З.М. – М.: Россельхозиздат, 1972. С.144.
20. Кулаева О.Н., Прокопцева О.С. Новейшие достижения и перспективы в области изучения цитокининов// Биохимия.- 2004.- Т.69, № 3.- С. 293-310.
21. Кур'ята В. Г. Вплив ретардантів на ростові процеси, морфогенез і продуктивність рослин картоплі / В. Г. Кур'ята, О. О. Ткачук, Г. Л. Ременюк, Б. І. Гуляев // Физиология и биохимия культурных растений. - 2002. - Т. 34, № 4. - С. 305-310.
22. Кур'ята В.Г. Вплив синтетичних регуляторів росту 1-НОК та 6- БАП на морфогенез та продуктивність перцю солодкого / В.Г. Кур'ята, Рогач В.В., Бровко О.В.// Львівський національний аграрний університет м. Дубляни, Жовківський район, Львівська область
23. Кур'ята В.Г. Стан і перспективи підвищення ефективності та екологічної безпеки застосування ретардантів і етиленпродуцентів в рослинництві / В. Г. Кур'ята, О. А. Шевчук, О. О. Ткачук, С. В. Мазніченко // Наукові записки Вінницького державного педагогічного університету імені Михайла Коцюбинського. Серія: Географія. – Вінниця. - 2002. – Вип.4. – С. 85-90.
24. Лукаткин А.С. Влияние препарата цитодеф на рост и холодоустойчивость теплолюбивых растений / А.С. Лукаткин, О.В. Овчинникова // Агрохимия. – 2009. – № 12. – С. 32-38.
25. М. Ярошенко Фітогормони та фітогормональна регуляція рослин/ М. Ярошенко, К.



- Бреммер, Х. Шонбергер// *Агроном.*-2012.-№2.- С. 40-43
26. М.К. Мананков, Н.Н. Мусієнко, О.П. Мананкова Регуляторы роста растений и практика их применения.- К.: Фитосоциосентр, 2002.- 184 с.
27. Матевосян Г.Л. Совместное действие регуляторов роста, индукторов устойчивости и биопестицидов при выращивании тепличной культуры огурца / Г.Л. Матевосян, А.Н. Кононенко // *Агрохимия.* – 2006. – № 11. – С. 25-34.
28. Маційчук В.М. Вплив норм висіву та удобрення на продуктивність сортів льону-довгунця в умовах центральних районів Полісся України: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук: спец. 06.01.09 «Рослинництво» / В.М. Маційчук; ДВНЗ «Державний агроекологічний університет». – Житомир, 2008. – 18 с.
29. Михалків Л. М. Азотофіксувальна активність і продуктивність люцерни за різного водозабезпечення та дії регуляторів росту : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.12 „Фізіологія рослин” / Л. М. Михалків. – К., 2002. – 20 с.
30. Моргун В.В. Вплив регуляторів росту на водний статус і продуктивність сортів картоплі за умов посухи/В.В. моргун, І.П. Григорюк, В.С. Кравець та ін.//*Фізіологія і біохімія культ. Растений.*-2001.-Т.33.-С.371-376
31. Муромцев Г.С. Регуляторы роста растений / Г.С. Муромцев. – М.: Колос, 1979. – 246 с.
32. Мусатенко Л.І. Фітогормони і фізіологічно активні речовини в регуляції росту і розвитку рослин / Л.І. Мусатенко // *Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку: Ф 50 у 2т / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Українське товариство фізіологів рослин; голов. ред. В.В. Моргун.* – К.: Логос, 2009. – С. 508-536.
33. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин/ Мусієнко М.М. .-К.: Либідь, 2005.-808 с.
34. Никелл Л.Дж. Регуляторы роста растений: применение в сельском хозяйстве / Л.Дж. Никелл; перевод с англ. В.Г. Кочанкова; под ред. В.И. Кефели. – М.: Колос, 1984. – 192 с.
35. Ніколайчук В. І. Вивчення регулюючої ролі та розвиток рослин дії етиленпродуцента ретпролу / В. І. Ніколайчук, Л. В. Гейник, І. Ю. Горбатенко // *Фізіологія і біохімія культ. растений.* – 1999. – Т. 31, № 4. – С. 281-284.
36. Новиков И. С. Гибберсиб-У – биостимулятор плодообразования растений / И. С. Новиков // *Защита и карантин растений.* – 1997. – № 1. – С. 41-42.
37. Оргильянова Л. В. Об ауксиновой активности метил-феноксиуксусных (крезоксиксусных) кислот / Л. В. Оргильянова, К. З. Гамбург, М. В. Дьяков // *Оперативные информационные материалы (физиология и биохимия роста и развития растений, физиология и биохимия регуляторов роста) / отв. ред. Р. К. Салаяев.* – Иркутск : АН СССР, 1977. – С. 40-42. 121
38. Панин Г. И. Влияние гиббереллина и гетероауксина на прорастание семян и физиологические процессы некоторых овощных культур / Г. И. Панин, С. В. Фивейская // *Рост растений. Пути регуляции : межвуз. сб. науч. тр.* – М. : МОПИ им. Н. К. Крупской, 1991. – С. 71-75.
39. Пономаренко С.П. Біостимуляція в рослинництві – український прорив / С.П. Пономаренко // *Основи формування продуктивності сільськогосподарських культур за інтенсивних технологій вирощування: зб. наук. праць УДАУ.* – Умань, 2008. – С.44-51.
40. Пономаренко С.П. Високі технології в сільському господарстві/С.П. Пономаренко//*Агро світ.*- 2005.-№4-с.16-21
41. Пономаренко С.П. Регуляторы роста растений на основе N-оксидов производных пиридина: (физико-химические свойства и биологическая активность) / С. П. Пономаренко. – К.: Техника, 1999. – 270 с.
42. Пономаренко С.П. Регуляторы роста растений/Пономаренко С.П. //Институт



- биоорганической химии.-К., 2003.-319 с.
43. Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях: шестая междунар. конф., 26-28 июня 2001 г.: тезисы докл. / под ред. В.С. Шевелуха. – М.: Изд-во МСХА, 2001. – 296 с.
 44. Рогач Т.І. Фізіологічні основи регуляції морфогенезу та продуктивності соняшника за допомогою хлормекватхлориду і трептолему: дис. ... канд. с.-г. наук: 03.00.12. / Тетяна Іванівна Рогач. – Вінниця, 2011. – 183 с.
 45. Рудик Р. І. Врожай та якість продукції льону-довгунця залежно від доз і строків застосування вуглеамонійних солей та стимулятора росту триман : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук : спец. 06.01.09 „Рослинництво” / Р. І. Рудик. – К., 2000. – 18 с.
 46. Терек О. І. Ріст рослин та використання регуляторів росту в сільському господарстві / О. І. Терек, Н. Д. Романюк // Сільський господар. — 1999. — № 1—2. — С. 6—7.
 47. Терек О.І. Ріст рослин : навч. посібник. – Львів : Видавничий центр ЛНУ ім. Івана Франка, 2007. – 248 с.
 48. Тіханков І. Гідразид малеїнової кислоти – фізіологічно активна сполука широкого спектру дії / І. Тіханков // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2008. – № 47. – С. 3-20.
 49. Ткачук О.О. Фітогормони та синтетичні регулятори росту рослин.- Посібник.- Вінниця, 2016.- 120 с.
 50. Ткачук О. О. Екологічна безпека та перспективи застосування регуляторів росту рослин / О. О. Ткачук // Вісник Вінницького політехнічного інституту. – №3 (114), 2014. – С. 41-44.
 51. Умаров А.А. Бензимидазолы, их регуляторные свойства и функции / А.А. Умаров. – Ташкент: „ФАИ”, 1990. – 132 с.
 52. Харківський національний аграрний університет імені В.В. Докучаєва Вісник Харківського національного аграрного університету, серія біологія 2006 вип.1(37)
 53. Химическая защита растений / Под ред. Т.С. Груздева. – М.: Агропромиздат, 1987. – 415 с.
 54. Ходянков А. А. Влияние брассиностероидов на устойчивость растений льна-долгунца к засухе / А. А. Ходянков // Агрохимический вестник. – 2008. – № 1. – С. 21-24.
 55. Хожайнова Г.Н. Физиолого-биохимическая характеристика действия на растения 2,3-дихлоризобутирата натрия и ретарданта на его основе – тебепаса: автореф. дис. на соискание науч. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.12 „Физиология растений” / Г. Н. Хожайнова. – Воронеж, 1994. – 23 с.
 56. Цитокініни як регулятори росту органів рослин за різних умов існування/ Н.П. Веденичова//Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України (Київ, Україна) 2016 р.
 57. Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений / М.Х. Чайлахян. – М.: Наука, 1984. – 238 с
 58. Чуйкова Л. В. Особенности физиологического действия регуляторов роста при опрыскивании полевых культур в целях повышения их продуктивности : автореф. дис. на соискание науч. степени канд. биол. наук / Л. В. Чуйкова. – Воронеж, 1965. – 20 с.
 59. Шаповалов А.А. Отечественные регуляторы роста растений / А.А. Шаповалов, Н.Ф. Зубкова // Агрохимия. – 2003. – № 11. – С. 33-47.
 60. Шевчук О. А. Екологічна безпека та перспективи застосування синтетичних регуляторів росту у рослинництві / О. А. Шевчук, О. О. Кришталь, В. В. Шевчук // Вісник Вінницького політехнічного інституту. – Вінниця : ВНТУ. – 2014. – №1(112). – С. 34-39.
 61. Шевчук О. А. Екологічні аспекти застосування ретардантів та етиленпродуцентів в рослинництві / О. А. Шевчук, О. О. Ткачук, Л. А. Голунова, І. В. Кур'ята, Л. М.



- Рогальська, В. В. Рогач // Наукові записки Вінницького державного педагогічного університету імені Михайла Коцюбинського. Серія: Географія. – Вінниця. - 2006.– Вип.12. – С.118-123.
62. Шевчук О. А. Екологічні аспекти застосування ретардантів та етиленпродуцентів в рослинництві / О. А. Шевчук, О. О. Ткачук, Л. А. Голунова, І. В. Кур'ята, Л. М. Рогальська, В. В. Рогач // Наукові записки Вінницького державного педагогічного університету імені Михайла Коцюбинського. Серія: Географія. – Вінниця. - 2006.– Вип.12. – С.118-123.
63. Эрдели Г.С. Изобутираты – новый класс ретардантов / Г.С. Эрдели, Г.Н. Хожаинова, Г. Шиллинг. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1992. – 157 с.
64. Этиленпродуценты в растениеводстве: Физиологическое действие и применение / [О. И. Романовская, М.П. Селга, О.Э. Крейцберг и др.]. – Рига: Зинатне, 1989. – 155 с.
65. Яворська В.К. Регулятори росту на основі природної сировини та їх застосування в рослинництві/ Яворська В.К.,І.В. Драгозов, Л.О. Крючкова (та інші).-К.: Логос,2006.- 176 с.
66. Ahmed F.A. Biochemical studies of the effect of B9 (growth regulator) on safflower plant / F.A. Ahmed, H.O. Osman, F.A. Kahiu // Grasas y Acoitos. – 1986. – 37, №2. – P. 68-71.
67. Aronne G. The effect of uns-axial clinostat rotation on germination and root anatomy of *Phaseolus vulgaris* L./ G. Aronne, V. De Micco, P.Ariaudo, S. De Pascale// Plant Biosystems- An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology.-2003.- V.137.-P.155
68. Bode J. The influence of (2-chloroethyl)—trimethylammoniumdioride (CCC) on growth and rhotosintetic metabolism of young wheat planta (*Triticum distivam* L.) / J. Bode, A. Wild // Plant Physiol. – 1984. – Vol. 116, № 5. – P. 435-446.
69. Burden R.S. Comparative activity of the enantimers of triadimenol and paclobutrazol as inhibitors of fungal growth and plant sterol and gibberellin biosynthesis / R.S. Burden, G.A. Carter, T. Clark et al. // Pestic. Sci. – 1987. – Vol. 21. – P. 253-267.
70. Dekhuijzen H.M. The occurrence of free and bound cytokinins in clubroots and *Plasmodiophora brassicae* infected turnip tissue cultures/ H.M. Dekhuijzen// Physiol. Plant.-1980.-V.49.P.169-176
71. Dorhin N. Sexually dimorphic gall structures correspond to differential phytohormone contents in male and female wasp larvae/ N. Dorhin, J.H. Hoffman, W.A. Stirk et al.// Physiol Entomol.- 2009.- V. 34.- P. 359-369
72. Kamada-Nobusada T. Molecular basis for cytokinin biosynthesis/ T. Kamada-Nobusada, H. Sakakibara//Phytochemistry.2009.-V.70.-P. 444-449
73. Kuriata, V.G., Rohach, V.V., Rohach, T.I., Khranovska, T.V., 2016. The use of antigibberelins with different mechanisms of action on morphogenesis and production process regulation in the plant *Solanum melongena* (Solanaceae) Visnyk Dnipropetrovs'kogo universytetu. Biologija, ekologija 24(1), 221–224.
74. Kuryata, V.G., Poproc'ka, I.V. (2016). Fiziologichni osnovy zastosuvannja retardantiv na olijnyh kul'turah. Fyzyologyja rastenyj y genetyka. 48(6), 475–487 (in Ukrainian).
75. Maruyama A. Occurrence of plant hormone (cytokinin)- producing bacteria sn the sea/ A. Maruyama, M. Maeda, U. Simidu// J. Appl. Bacteriol.- 1986.- V.61.- P. 197-220.
76. Novickienė L. The effect of auxin analogues on the rooting of green cherry cuttings : pap. 5th Congr. Lith. Soc. Biochem. Vilnius, 26-27 Oct., 1995 / L. Novickienė, T. Pižmontas, A. Merkys // Biologija. – 1995. – № 1-2. – P. 137-143.
77. Ordog V. Endogenous cytokinins in three genera of microalgae from the Chlorophyta/ V. Ordog,W. A.Stirk, J. Van Staden, O. Novak, M. Strnad// J. Phycology.-2004.-V.40.-P.88-95
78. Saini J.S. Influence of chlormequat on the growth and yield of irrigated and rainfed indian mustard (*Brassica juncea*) in the field / J.S. Saini, R.S. Jolly, O.S. Singh // Exp. Agr. – 1987. – Vol. 23, № 3. – P. 319-324.



79. Schaller G.E. Cytokinin and the cell cycle/ G.E. Schaller, I.H. Street, J.J. Kieber.// Curr. Opin. Plant Biol.- 2014.-V.21.-P. 7-15
80. Setia R.C. Influence of paclobutrazol on growth and yield of Brassica carinata A. Br. / R.C. Setia, Gurmeet Bhathal, Neelam Setia // Plant Growth Regul. – 1995. – Vol. 16, № 2. – P. 121-127.
81. Smith L.J. The effects of Cerone on plant structure and seed yield of winter oilseed rape / L.J. Smith, D.H. Scarisbrick // GCIRC Bull. – 1986. – № 3. – P. 39-41.
82. Stark C. Osmotic adjustment and growth of salt-stressed cotton as improved by a bioregulator / C. Stark // J. Agron. and Crop. Sci. – 1991. – 167, № 5. – P. 326-334.
83. Steffens G.L. Influence of paclobutrazol (PP 333) on apple seeding growth and physiology / G.L. Steffens, S.Y. Wang, C.L. Steffens // Plant Growth regulator Soc. of America Annual Meeting, 10Proc.–1983.– P. 195-206
84. Stirk W.A. Flow of cytokinins through the environment/ W.A. Stirk, J. Van Staden// Plant Growth Regul.-2010.- V.62.-101-116
85. Urwiler M. Influence of ethephon on soybean reproductive development / M. Urwiler, C. Stutte // Crop. Sc. – 1986. – Vol. 26. – № 5. – P. 975-979.
86. Varkonda S. Rozvoj vyuzitia regulatorov rastu rastlin / S. Varkonda, M. Henselova, L. Ujhelyiova // Agrochemia: Bratislava. – 1988. – Vol. 28. – P. 8-14.
87. Varkonda S. Rozvoj vyuzitia regulatorov rastu rastlin / S.Varkonda, M. Henselova, L. Ujhelyiova // Agrochemia : Bratislava. – 1988. – Vol. 28. – P.8
88. Von Schwartzenberg K. Cytokinins in the Bryophyte Physcomitrella patens: Analysis of activity, distributions, and cytyokinin oxidase/ dehydrogenase overexpression reveal the role of extracellular cytokinins/ K. Von Schwartzenberg, M.F. Nunez, H. Blaschke et al. // Plant Physiol.- 2007.-V. 145.-P. 786-800
89. Wample Robert L. The influence of Paclobutrozol, a new growth regulator, on sunflowers / Robert L.Wample, Elaine D.Culver // J. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1983. – 108, №1. – P. 122-125.
90. Wei Zhang. Preparation of ethylene gas and comparison of ethylene responses induced by ethylene, ACC, and ethephon / Wei Zhang, Chi-Kuang Wen // Plant Physiology and Biochemistry. – 2010. – Vol. 48, Issue 1. – P. 45-53
91. Zafirova T.P. The influence of some growth regulators on the sunflower production / T.P. Zafirova, Ch.D. Christov, V. Iliev // Plant Growth regulators: Proc. 4th Int. Symp., Pamporovo, Sept. 28. – Oct. 4, 1986. – Pt 1. – Sofia, 1987. – P. 797-800.