

ДІЯ СВІТЛА ТА РІСТРЕГУЛЮЮЧИХ РЕЧОВИН НА НАПРУЖЕНІСТЬ ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНИХ ВІДНОСИН В РОСЛИНІ У ПРОЦЕСІ ПРОРОСТАННЯ

Попроцька І. В. к.б.н., доцент

E-mail: irinka-2005@ukr.net

Вивчалися фізіологічні і біохімічні реакції рослин на гетеротрофному етапі розвитку проростків під впливом комплексної дії світла, гібереліну і ретардантів.

Встановлено, що дія гібереліну та його інгібіторів модифікується світлом - відсутність світла і гіберелін посилювали ростові процеси і атрагувальну активність проростків в гетеротрофній фазі живлення, а застосування ретардантів і вплив світла в цей період діяли протилежно, зменшуючи інтенсивність ростових процесів і, відповідно, акцепторну активність проростків. Підвищення інтенсивності дихання у фотоморфних рослин за дії ретардантів виступає в якості альтернативного росту акцептора, в якому «спалюється» надлишок резервних метаболітів. При перемиканні типу обміну з гетеротрофного на автотрофний обробка гібереліном зменшувала інтенсивність дихання у фотоморфних рослин гарбуза, внаслідок чого збільшувалася частка асиміляційних процесів у загальному вуглекислотному обміні проростків. Встановлено, що наряду з крохмалем, резервною олією та азотовмісними сполуками в якості резервної речовини використовуються пентозани клітинних стінок, відбувається зміна конформації і часткове збільшення молекулярної маси пектинів за рахунок процесів етерифікації їх карбоксильних груп. Під впливом гіберелінів в умовах скотоморфогенезу процес посилюється в результаті прискорення росту проростків за відсутності автотрофного живлення і, як наслідок, більш глибокої утилізації резервів сім'ядолей як донора пластичних речовин.

Ключові слова: донорно-акцепторна система – гібереліни – ретарданти – проростання – скотоморфогенез – фотоморфогенез – газообмін.

Вступ Регуляція донорно-акцепторних відносин у рослин на сучасному етапі розглядається як найвищий рівень у ієрархії процесів, що забезпечують функціонування рослини як цілісної системи. Така регуляція може здійснюватися на всіх рівнях організації рослинного організму за участі різних регуляторних механізмів [42, 50, 54, 55]. При цьому основну увагу дослідники приділяють функціональній та регуляторній взаємодії фотосинтезу і росту, де процеси росту виступають в якості основного акцептора, а фотосинтез - в якості донора асимілятів [7, 59]. Значно менше уваги приділяється регуляції донорно-акцепторних відносин в системі “депо асимілятів – ріст” при проростанні насіння або бульб, хоча всі процеси переходу від спокою до активного росту, а також пов'язаний з цим короткий період гетеротрофного живлення можуть розглядатися в межах цієї концепції. Разом з тим, роль проміжного депонування асимілятів, особливостей утилізації резервних сполук у процесах гетеротрофного росту, формуванні фотосинтетичного апарату, перемиканні зв'язків в системі донор–акцептор є значною мірою невивченою [14, 15].

Світло, як один з ключових факторів середовища, не тільки забезпечує процес автотрофного живлення, але і через систему фоторецепторів вмикає програму

фотоморфогенезу [44, 49, 56, 58]. Світло змінює програму розвитку рослин – скотоморфогенез (ріст в темряві) і фотоморфогенез (ріст на світлі) характеризуються відмінностями у швидкості і тривалості росту окремих органів проростка [1], що суттєво змінює атрагувальний потенціал органів і швидкість відтоку асимілятів з сім'ядолей та інших органів запасу. Відомо, що фітогормони включені в систему трансдукції світлового сигналу [45], за дії світла змінюється метаболізм і чутливість рослин до гіберелінів [2, 35, 60]. Також відомо, що гібереліни посилюють запит на асиміляти, стимулюючи ростові процеси [18]. Але поглиблення уявлень про особливості регуляції гіберелінами атрагувальної активності акцепторів та використання резервних речовин проростками в умовах фото- і скотоморфогенезу можливе лише при експериментальному застосуванні речовин антигіберелінової дії – ретардантів. Ретарданти, які за своєю природою є модифікаторами дії фітогормонів, здатні до регуляції швидкості росту, морфогенезу, формування фотосинтетичного апарату, виходу рослин зі стану спокою, що має велике значення у продукційному процесі різноманітних сільськогосподарських культур [46, 51, 53, 57]. Вони широко застосовуються в сучасному рослинництві та є екологічно безпечними [28, 37, 38]. Так, встановлено підвищення продуктивності цукрових буряків [36, 39], картоплі [29, 30], томатів [48] під дією ретардантів різних типів. Збільшення врожайності та підвищення якісних характеристик олії насіння під дією регуляторів росту відмічалось у маку олійного [11, 20, 21], сої [3, 4, 5, 10], ріпаку [23, 24], льону [13, 32, 33, 34], соняшнику [26, 27]. Ретарданти блокують синтез гібереліну або утворення гормон-рецепторного комплексу, внаслідок чого зменшується інтенсивність лінійного росту рослин [9, 47]. Проте, у літературі практично відсутні дані про дослідження впливу гібереліну та антигіберелінових препаратів - ретардантів на процеси проростання насіння та бульб. Отже, важливим теоретичним аспектом дослідження функціонування системи “депо асимілятів – ріст” є порівняння ефектів дії гібереліну і різних груп ретардантів на світлі та в темряві як чинників, що протилежно діють на ростові процеси, а отже, і на атрагувальний потенціал акцептора.

Таким чином, метою роботи було дослідити зміни ростових процесів та характеру використання запасних речовин різної хімічної природи при проростанні насіння та бульб для вивчення особливостей регуляції донорно-акцепторних відносин у системі «депо асимілятів–ріст».

Об'єкти і методи досліджень В умовах лабораторного досліду пророщували насіння гарбуза і соняшника, бульби картоплі та топінамбура після обробки гібереліном та ретардантами.

Насіння гарбуза сорту Мозоліївський 15 замочували у розчинах препаратів (ГК₃ – 150 мг/л, хлормекватхлорид – 0,25%-ний розчин) протягом доби, а потім висаджували у кювети з вологим піском. Контрольний варіант пророщували на дистильованій воді. Насіння пророщували на розсіяному світлі і в темряві при кімнатній температурі. Насіння соняшника гібриду Світоч пророщували шляхом намочування в розчинах препаратів в чашках Петрі в термостаті при температурі

25°C. Контрольний варіант обробляли дистильованою водою. Концентрація робочих розчинів препаратів: гіберелін (ГК₃) – 150 мг/л, паклобутразол (ПБ) – 0,05%, хлормекватхлорид (ССС) – 1,0%, декстрел – 0,5%. Бульби картоплі середньораннього сорту Поляна, близькі за масою, на початку виходу із стану спокою (наприкінці лютого) обробляли до повного змочування 0,05%-ним розчином паклобутразолу, 0,5%-ним розчином декстрелу, 1,0 %-ним розчином хлормекватхлориду або розчином гібереліну (ГК₃, 150 мг/л). Контрольний варіант обробляли дистильованою водою. Половину бульб в кожному варіанті пророщували при кімнатній температурі на світлі, половину – в темряві. Бульби топінамбура сорту Інтерес обробляли до повного змочування розчинами гіберелової кислоти (ГК₃, 150 мг/л), паклобутразолу (ПБ, 0,05%) або хлормекватхлориду (ССС, 1%). Контрольний варіант обробляли дистильованою водою. Бульби пророщували у вологому піску при кімнатній температурі, половина на світлі, половина – в темряві.

Анатомічну будову паростків картоплі, пагонів топінамбуру та гіпокотилів гарбуза досліджували на поперечних зрізах їх середніх частин. Лінійні розміри клітин вимірювали під мікроскопом за допомогою окуляр-мікрометра МОВ-1-15. Активність α - та β -амілаз визначали колориметричним методом, загальний вміст олії в насінні визначали методом екстракції в апараті Сокслета. У зразках виділеної олії визначали її якісні характеристики: кислотне число, число омилення, ефірне число – за загальноприйнятими методиками. Активність кислих і лужних ліпаз визначали методом титрування. Для створення слабкого кислого середовища використовували ацетатний буфер з рН 4,7, а для створення лужного середовища – боратний буфер з рН 8,5 [6].

Кількісний вміст і якісний склад вищих жирних кислот (ВЖК) визначали методом вискоэффективної газорідинної хроматографії на хроматографі “Кристал-2000” фірми Хроматек (Росія). Умови хроматографування: скляні колонки розміром 1500 x 2 мм, заповнені сорбентом інтертоп-супер +5% неоплекс 400, зернистість сорбенту 0,16-0,20 мм. Газ-носії азот, швидкість проходження газу – 70 мл/хв. Температура колонки – 200⁰ С, випаровувача – 230⁰ С, полум’яно-іонізаційного детектора – 240⁰С. Вміст загального, білкового і небілкового азоту визначали за методом К’ельдаля [41].

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

Кількісний вміст пектинів визначали методом пектату кальцію. Препарати пектину для вивчення вмісту карбоксильних груп і молекулярної маси виділяли шляхом екстракції з сухого, попередньо знежиреного матеріалу. Екстрагували 0,03 N

НСІ протягом години у співвідношенні 1:10 при температурі 80⁰ С. Отриману витяжку фільтрували, залишок промивали 0,03 N НСІ. Отриманий екстракт осаджували трикратним об'ємом етилового спирту. Після декантації осад центрифугували, розчиняли у воді, переосаджували спиртом (трикратний об'єм), центрифугували, промивали ацетоном і сушили [8]. В отриманих препаратах визначали вміст загальних, вільних і етерифікованих карбоксильних груп електрометричним титруванням. Кількісний вміст целюлози визначали азотнокислим методом Кюршнера і Хафера, вміст пентозанів – колориметрично при довжині хвилі 610-660 нм за якісною реакцією з орциновим реактивом. Ступінь полімеризації пектинів і целюлози визначали віскозиметричним методом у віскозиметрі Убеллоде [40]. Розчинник – дистильована вода для пектинів, залізо-винно-натрієвий комплекс для целюлози. Середню молекулярну масу полісахаридів розраховували за рівнянням Штаудингера за допомогою програми MathCad.

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

Результати досліджень. Дослідження впливу світла та рістрегулюючих речовин різних типів на процес виходу бульб картоплі зі стану спокою показало, що гіберелін суттєво прискорював проростання, а ретарданти, що належать до різних класів, уповільнювали його (рис.1). Отримані дані засвідчили, що найсильніше інгібував проростання паклобутразол, а на світлі в усіх варіантах досліді бульби проростали повільніше, ніж в темряві.

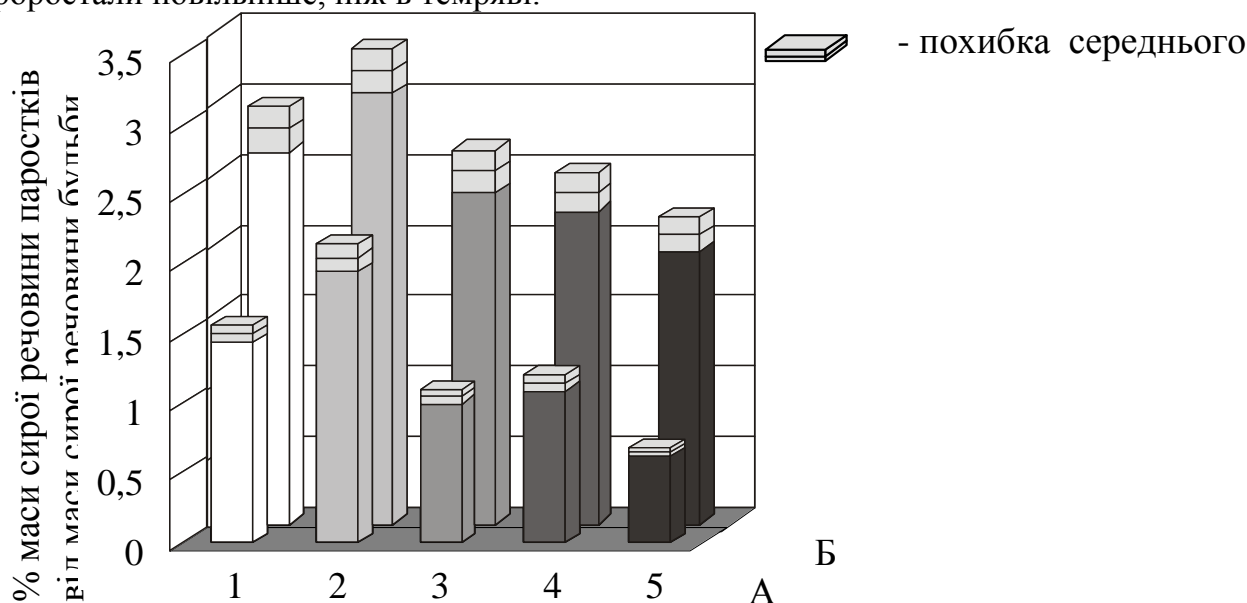


Рисунок 1. Дія гібереліну та ретардантів на інтенсивність проростання бульб картоплі сорту Поляна за умов фото- і скотоморфогенезу.

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

30-й день проростання

Дослідження анатомічної будови паростків картоплі показало, що на активність

їх меристем та гістогенез суттєво впливав тип препарату і наявність світла. Світло інгібувало ріст паростків картоплі у довжину і товщину по всіх варіантах дослідів. Під дією ГК₃ зменшувалися, а під дією паклобутразолу збільшувалися лінійні розміри основних тканин паростка – первинної кори і серцевини, за рахунок яких, в основному, і відбувалися відповідні зміни товщини паростків. У всіх варіантах дослідів об'єм паренхімних клітин в темряві був значно більшим, ніж на світлі, зокрема, за умов фотоморфогенезу об'єм клітин паренхіми первинної кори у варіанті з ГК₃ становив $63,6 \pm 4,4$, в контролі – $120,2 \pm 10,7$, у варіанті з паклобутразолом – $97,9 \pm 5,3$ тис. мкм³; за умов скотоморфогенезу, відповідно, $201,5 \pm 10,9$, $253,1 \pm 13,2$ і $198,1 \pm 2,6$ тис. мкм³. За умов фотоморфогенезу об'єм клітин паренхіми серцевини становив по цих варіантах дослідів відповідно $130,4 \pm 17,9$, $276,5 \pm 15,9$ і $238,4 \pm 23,4$ тис. мкм³, за умов скотоморфогенезу – $271,0 \pm 12,3$, $569,6 \pm 26,8$ і $688,5 \pm 25,7$ тис. мкм³. При цьому у варіанті з ГК₃ відбувалося видовження і потоншення клітин у порівнянні з контролем і варіантом із паклобутразолом. З одного боку, це засвідчує типову стимуляцію фази розтягування клітини за дії гормону, з іншого боку, збільшення об'єму клітин паренхіми при одночасному гальмуванні лінійного росту паростків за дії паклобутразолу відображує уповільнення клітинних поділів, тобто інгібування активності верхівкової меристеми, відповідальної за новоутворення клітин паренхіми первинної кори і серцевини. За дії ГК₃ формувалися менші за розмірами елементи ксилемної склеренхіми з більш тонкими оболонками у порівнянні з контролем і варіантом із застосуванням паклобутразолу, кількість склеренхімних волокон в ряду була меншою, судини - дрібнішими.

Аналогічні результати були отримані і при вивченні особливостей впливу гібереліну і ретардантів на анатомічну будову проростків топінамбура. При пророщуванні в темряві під впливом гібереліну і ретардантів проростки потовщувалися за рахунок первинної кори і серцевини (ГК₃ – 4600 ± 100 мкм, контроль – 4200 ± 100 мкм, паклобутразол – 5400 ± 200 мкм, хлормекватхлорид – 4960 ± 60 мкм). На світлі за дії гіберелінової кислоти формувалися більш тонкі проростки (ГК₃ – 3030 ± 40 мкм, контроль – 4300 ± 100 мкм, паклобутразол – 4470 ± 200 мкм, хлормекватхлорид – 4800 ± 130 мкм) з меншими за товщиною шарами первинної кори і серцевини. При проростанні на світлі зменшувалися діаметри клітин коленхіми і судин ксилеми, при розвитку рослин в темряві чіткої відмінності між даними показниками не встановлено. Не виявлено суттєвої різниці між діаметром клітин серцевини і первинної кори у порівнянні з контролем і варіантами із застосуванням ретардантів. Разом з тим, відбувалося стимулювання розтягування цих клітин – як на світлі, так і в темряві довжина клітин паренхіми кори і серцевини була більшою у варіанті із застосуванням гібереліну. При цьому об'єм цих клітин, на відміну від паростків картоплі, у варіантах із застосуванням ретардантів був меншим, ніж у варіанті із гібереліном. Звертає на себе увагу той факт, що діаметр паренхімних клітин первинної кори і серцевини за дії ретардантів міг бути як менше, так і більше, ніж у контролі, однак товщина проростків була стабільно більшою. Це свідчить про складний характер впливу гіберелінів і антигіберелінових препаратів на інтенсивність

поділу клітин різних зон верхівкової меристеми.

Встановлено, що в умовах скотоморфогенезу інтенсивність росту проростків гарбуза посилювалася, також формувалися більші за розмірами анатомічні елементи первинної будови гіпокотилу. Зокрема, об'єм клітин паренхіми становив у варіанті з ГК₃ – 3009±64, у контролі – 2198±49 і у варіанті з ССС – 364±25 тис. мкм³. В умовах фотоморфогенезу цей показник становив, відповідно, 1415±74, 595±32 і 266±24 тис. мкм³. За умов зменшення синтезу гібереліну під впливом ретардантів рістгальмуючий ефект світла посилювався.

Таким чином, з'ясовано, що відсутність світла і гібереліни посилюють ростові процеси, а отже і атрагувальну активність проростків на гетеротрофному етапі живлення. Обробка ретардантами і дія світла в цей період діють протилежно – зменшують інтенсивність ростових процесів і, відповідно, атрагувальну активність проростків.

Відомо, що основними резервними речовинами запасуючих органів рослин є полісахариди і жири. Основною резервною речовиною картоплі, яка накопичується в бульбах, є крохмаль, однак питання використання цієї речовини за умов штучного посилення або уповільнення росту при виході бульб із стану спокою під впливом гібереліну і антигіберелінових препаратів, є маловивченим. Поодинокі дані свідчать про уповільнення проростання бульб та зменшення витрат вуглеводів на ростові процеси під впливом ретардантів [31]. Також практично відсутні дані про особливості витрат резервних метаболітів на процеси дихання в період виходу бульб із стану спокою. Застосування гібереліну та його антагоністів ретардантів дозволяє штучно змінювати напруженість донорно-акцепторних відносин в цей період і дозволяє більш глибоко проаналізувати ці процеси.

Досліджуючи вплив гібереліну і ретардантів на особливості мобілізації крохмалю в період проростання бульб картоплі, встановили, що у паростках, які росли на світлі, у варіанті з ГК₃ амілопласти в паренхімних клітинах первинної кори і серцевини були відсутні зовсім. В темряві за дії гібереліну формувалися дрібні амілопласти в окремих клітинах паренхіми первинної кори і серцевини паростку, причому їх кількість та розміри значно поступалися контролю і варіанту із застосуванням паклобутразолу. При цьому розміри амілопластів в паростках варіанту із паклобутразолом були значно більшими, ніж у контролі. Таким чином, уповільнення росту та зменшення запиту на асиміляти точками росту за дії ретарданту призводило до посилення тимчасового депонування вторинного крохмалю в паренхімі кори і серцевини.

Відомо, що в ролі акцептору асимілятів можуть виступати не тільки структурні елементи рослини, але і процеси [7]. Зокрема, загальні дихальні витрати можуть становити від 10 до 80% засвоєного при фотосинтезі вуглецю [9]. Застосування ретардантів дозволяє змоделювати такий тип розбалансування активності донора і акцептора, при якому зменшується запит на асиміляти основним акцептором – паростком, що розвивається, внаслідок гальмування активності його меристем. Це дає змогу більш чітко з'ясувати значення складових дихання при штучній зміні

активності донора і акцептора.

Встановлено, що обробка бульб гібереліном і ретардантами викликала збільшення інтенсивності дихання, причому ефект був сильнішим на світлі. Інтенсивність дихання бульб в контролі на світлі і в темряві практично не відрізнялася. Однак при застосуванні регуляторів росту протилежної дії - гібереліну і ретардантів - спостерігали посилення інтенсивності дихання, яке було найбільшим під впливом ГК₃ і паклобутразолу в умовах пророщування на світлі (рис. 2). Ці дані пояснюються специфікою перебігу процесів метаболізму у бульбах картоплі як органах, що депонують асиміляти, при переході до донорної функції в період проростання. Зокрема, посилення дихання під впливом гібереліну зумовлене прискоренням ростових процесів, в основі яких лежать гідроліз резервного крохмалю, транспорт цукрів у паростки та синтез елементів їх будови, що супроводжується підвищеними енерговитратами порівняно з контрольними бульбами. Підвищення інтенсивності дихання при обробці паклобутразолом пояснюється тим, що в умовах фотоморфогенезу під дією ретарданту утворюється певний надлишок цукрів в результаті уповільнення їх використання на процеси росту, що призводить до накопичення в паростках доступного субстрату, та як наслідок - інтенсифікації процесу дихання [25]¹

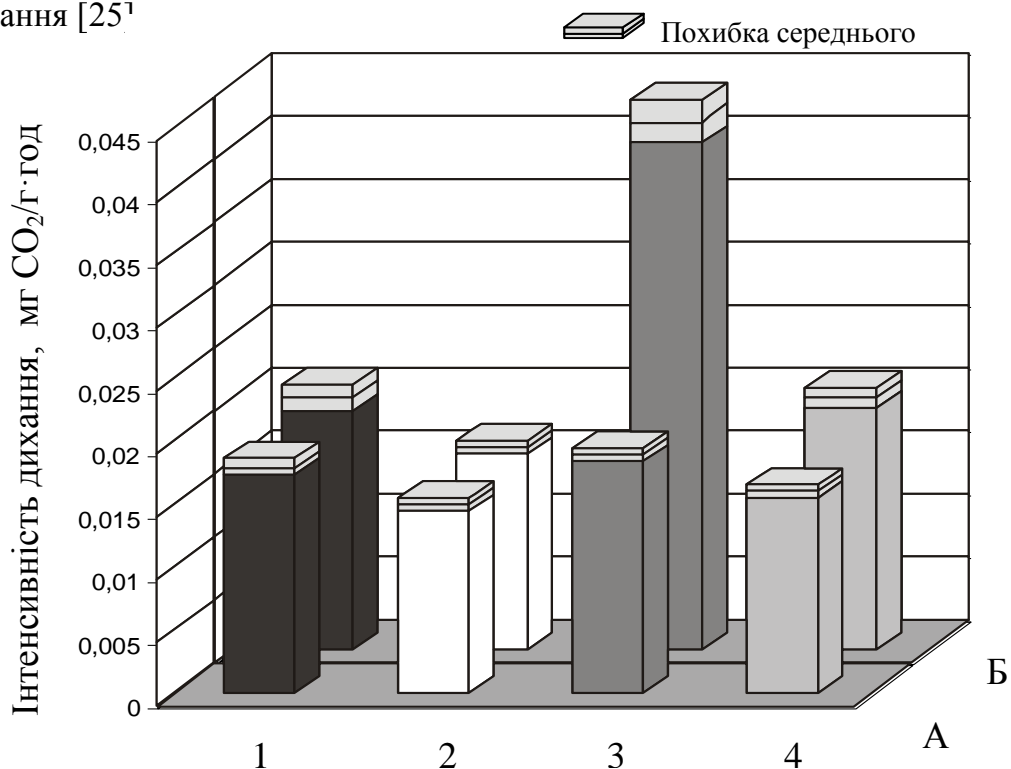


Рисунок 2. Інтенсивність дихання бульб картоплі сорту Поляна на світлі і в темряві за дії гібереліну і ретардантів (40-й день після обробки).

А – скотоморфогенез, Б – фотоморфогенез. 1 – ГК₃ (150 мг/л), 2 – контроль, 3 – 0,05%-й паклобутразол, 4 – 1%-й хлормекватхлорид

Отже, за дії гібереліну відбувалося інтенсивне використання вуглеводів на ростові процеси. Зменшення атрагувального потенціалу паростків внаслідок уповільнення ростових процесів під впливом антагоніста гіберелінів паклобутразолу призводило до депонування надлишку вуглеводів у вигляді вторинного крохмалю

амілопластів. Обробка бульб гібереліном і ретардантами підвищувала інтенсивність дихання, причому світло ще більше посилювало цей ефект.

Практично невивченими залишаються особливості регуляції гіберелінами та ретардантами проростання насіння і запасуючих вегетативних органів рослин, які містять в якості резервної речовини не крохмаль, а інші сполуки – ліпіди, інουλін, геміцелюлози тощо. Зокрема, в насінні соняшника крохмаль або відсутній, або заходиться в залишкових кількостях, в якості резервної речовини використовуються ліпіди. Встановлено, що обробка ретардантами суттєво впливала на інтенсивність проростання насіння соняшника гібриду Світоч. На 3-й день пророщування енергія проростання становила в контрольному варіанті $99,4 \pm 1,3\%$, у варіанті з гібереловою кислотою (ГК₃) – $99,8 \pm 1,1\%$, у варіанті з декстрелом – $97,6 \pm 1,6\%$, з паклобутразолом – $96,8 \pm 1,2\%$ і з хлормекватхлоридом – $93,6 \pm 1,2\%$. Обробка гібереліном стимулювала, а ретардантами – уповільнювала ріст проростків, найбільш сильну рістінгібуючу дію здійснював 1%-ний хлормекватхлорид.

Проаналізувавши вміст олії в насінні соняшника гібриду Світоч на 6-й день проростання, встановили, що повільніше вона використовувалася у варіантах із застосуванням ретардантів порівняно з контролем і варіантом із застосуванням гібереліну. Найбільш високий вміст олії спостерігали у варіанті із застосуванням 1%-го хлормекватхлориду, що узгоджується з високоефективним гальмуванням проростання насіння цим препаратом. Також під впливом ретардантів зменшувалася активність кислої і лужної ліпази у порівнянні з контролем і варіантом із застосуванням ГК₃, у варіанті із застосуванням 1%-го хлормекватхлориду була встановлена і найнижча активність ферментів (рис.3).

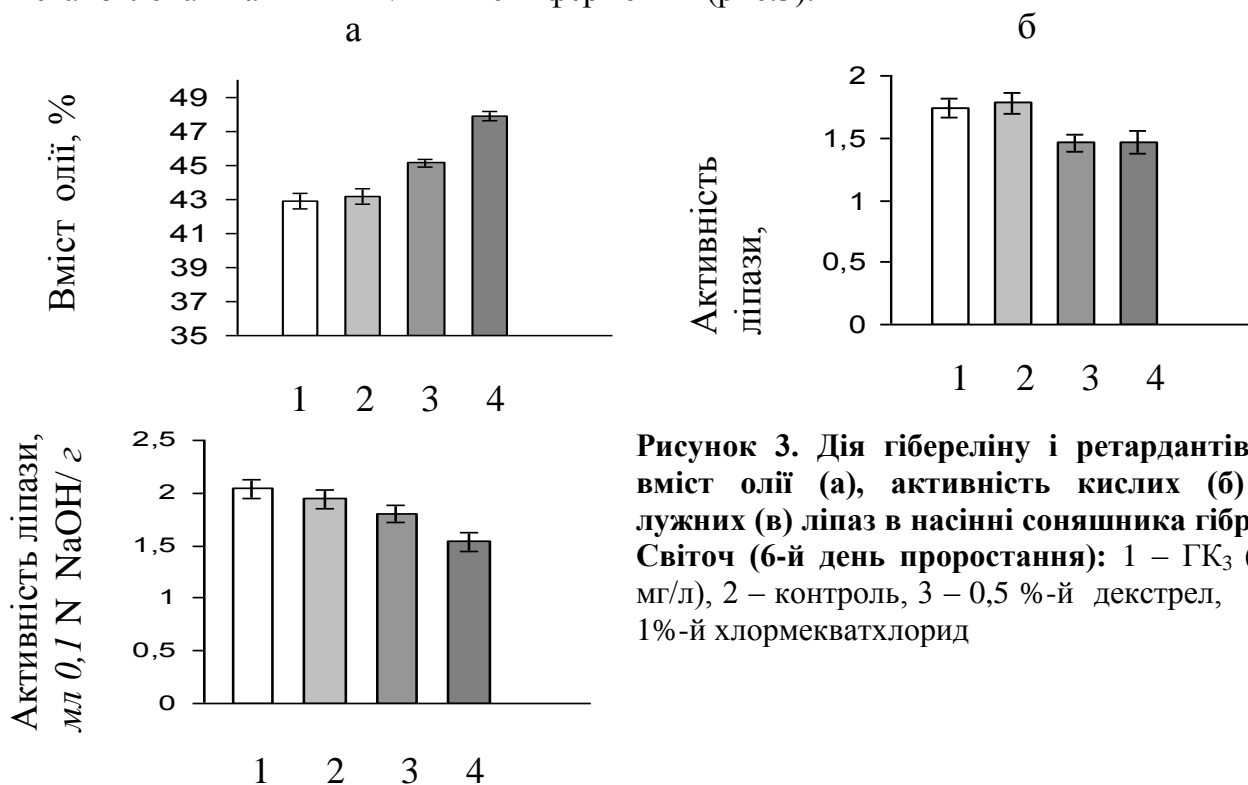


Рисунок 3. Дія гібереліну і ретардантів на вміст олії (а), активність кислої (б) та лужної (в) ліпази в насінні соняшника гібриду Світоч (6-й день проростання): 1 – ГК₃ (150 мг/л), 2 – контроль, 3 – 0,5 %-й декстрел, 4 – 1%-й хлормекватхлорид

Також встановлено, що застосування ГК₃ і різних типів ретардантів призвело

до зміни кислотного, лужного і ефірного чисел олій у порівнянні з контролем. У варіантах із найінтенсивнішими змінами ростових процесів (ГК₃ і 1%-й ССС) ці показники змінювалися в діаметрально протилежних напрямках. Так, кислотне число становило у контролі $4,1 \pm 0,2$, у варіанті із ГК₃ $-3,9 \pm 0,1$, із 1%-м ССС $-2,2 \pm 0,2$ мг КОН/г олії, ефірне число - відповідно $168,1 \pm 6,8$, $185,8 \pm 4,1$ та $150,1 \pm 6,0$ мг КОН/г олії. Високе значення числа омилення олії у варіанті із застосуванням ГК₃ ($189,7 \pm 4,2$ мг КОН/г олії) порівняно з контролем ($172,2 \pm 7,0$ мг КОН/г олії) є показником більш інтенсивного окиснення високомолекулярних ВЖК до кислот з меншою молекулярною масою при стимуляції проростання фітогормоном. Навпроти, зменшення цього показника у варіанті з 1%-ним хлормекватхлоридом ($152,3 \pm 6,2$ мг КОН/г олії), який найбільше інгібував проростання насіння, є свідченням уповільнення окиснення ВЖК. Більш високий вміст гліцерину в олії під впливом ГК₃ свідчить, очевидно, про більш повільне його використання у проростаючому насінні на перших етапах розвитку, ніж використання жирних кислот.

При хроматографічному аналізі соняшникової олії було встановлено наявність дев'яти вищих жирних кислот – міристинової, пальмітинової, пальмітолеїнової, стеаринової, олеїнової, лінолевої, ліноленої, арахінової і бегенової, вміст яких по варіантах дослідження відрізнявся. Проростання насіння супроводжувалося суттєвим зменшенням вмісту ВЖК в тканинах проростків у порівнянні з вмістом їх у насінні. При застосуванні ГК₃ відбувалося зменшення вмісту суми насичених жирних кислот у порівнянні з контролем. В варіантах із застосуванням ретардантів відмічалася протилежна картина – підвищений порівняно з контролем вміст суми насичених і ненасичених жирних кислот, що свідчить про інгібування антигібереліновими препаратами утилізації ВЖК при проростанні насіння [12].

Проростання насіння соняшнику супроводжувалося зміною співвідношення ненасичені/насичені ВЖК у порівнянні з олією сухого насіння в бік останніх завдяки процесам сатурації (сухе насіння – 8,16; контроль – 7,62; ГК₃ – 7,84; Д – 7,06; ССС – 7,84). Суттєво зменшився в процесі проростання вміст основних ненасичених ВЖК соняшникової олії – олеїнової і лінолевої. Разом з тим, не встановлено чіткої залежності між застосуванням препаратів і вказаним співвідношенням в процесі проростання насіння, що свідчить про відсутність впливу гібереліну та його антагоністів на процеси сатурації.

Розвиток сім'ядольних листків рослин є інформативною моделлю переключення зв'язків в системі «донор–акцептор». В цій системі донор і акцептор (сім'ядоля та сім'ядольний листок) представлені одним органом і розділені тільки у часі [15].

Встановлено, що процес проростання насіння гарбуза характеризується інтенсивним використанням резервної олії, на цей процес значний вплив здійснювало світло та застосовані препарати. Зокрема, на 12-й день проростання найбільше резервної олії залишалося в сім'ядольних листках фотоморфних рослин за дії хлормекватхлориду - $22,4 \pm 0,3$ % на масу сухої речовини, в контролі цей показник становив $8,8 \pm 0,2$ %, що чітко корелювало з найменш інтенсивними темпами росту

проростків у варіанті із ССС. Більш високий вміст резервної олії за дії антагоністу гібереліну – хлормекватхлориду – зберігався в сім'ядолях у порівнянні з контролем також і в темряві (відповідно $15,5 \pm 0,4$ та $7,6 \pm 0,1$ % на масу сухої речовини), що чітко корелювало з уповільненням росту проростків за дії ретарданту.

Разом з тим, посилення росту проростків за дії гібереліну (ГК₃) не супроводжувалося більш інтенсивним використанням олії, вміст її у цьому варіанті був більш високим, ніж у контролі (на світлі - $12,2 \pm 0,3$, в темряві - $11,6 \pm 0,2$ % на масу сухої речовини). Це свідчить, що за дії фітогормону посилений ріст визначається не лише швидкою утилізацією ліпідів, але і посиленням гідролізом і включенням в ростові процеси інших резервних речовин сім'ядолей - білків, полісахаридів [52].

При хроматографічному аналізі олії, що була виділена із сім'ядолей насіння і проростків гарбуза сорту Мозолівський 15, виявлено шість вищих жирних кислот – пальмітинову, стеаринову, олеїнову, лінолеву, ліноленову та арахінову. Проростання насіння супроводжувалося зменшенням співвідношення ненасичені/насичені ВЖК як наслідок процесів сатурації, як і у до проростків соняшнику. Дане співвідношення на 12-й день проростання було значно нижчим, ніж в олії сухого насіння (4,6), залежності цього процесу від типу застосованого препарату встановлено не було. Зокрема, цей показник становив за умов фотоморфогенезу у варіанті з ГК₃ – 4,1, у контролі – 4,3, у варіанті з ССС – 3,95, за умов скотоморфогенезу у варіанті з ГК₃ – 3,99, в контролі – 4,3, у варіанті з ССС – 4,2. Найістотніше змінився вміст двох ненасичених ВЖК – олеїнової (зменшився по всіх варіантах досліджу) і ліноленової (навпаки, збільшився).

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

На нашу думку, зменшення інтенсивності істинного фотосинтезу в перерахунку на одиницю маси сухої речовини під впливом ГК₃ ($1,95 \pm 0,06$ мг CO₂/г сух. речов. год) у порівнянні з контролем ($2,65 \pm 0,09$ мг CO₂/г сух. речов. год) можна пояснити меншою ваговою часткою сім'ядолей в цьому варіанті у порівнянні з цілою рослиною. З'ясовано, що у проростках гарбуза, в умовах скотоморфогенезу контрольний варіант відзначався найменшою інтенсивністю темного дихання ($2,03 \pm 0,08$ мг CO₂/г сух. речов. год). Разом з тим, при застосуванні різних типів регуляторів росту відмічалось посилення інтенсивності дихання, як і при дії гібереліну і ретардантів на дихання бульб картоплі (ГК₃ - $3,00 \pm 0,12$ мг CO₂/г сух. речов. год, ССС - $2,94 \pm 0,11$ мг CO₂/г сух. речов. год). Отримані результати дозволяють зробити висновок про протилежну дію гібереліну та його антагоністів на складові дихання: стимуляція росту за дії ГК₃ супроводжується посиленням дихання росту, а підтримання гомеостазу клітини за дії рістінгібуючого препарату хлормекватхлориду забезпечується посиленням дихання підтримки.

У проростках, що росли на світлі, найвища інтенсивність дихання

спостерігалася у варіанті з хлормекватхлоридом ($2,57 \pm 0,08$ мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сух. речов. год), а найменша – з гібереліном ($1,14 \pm 0,03$ мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сух. речов. год), в контролі цей показник становив ($1,70 \pm 0,07$ мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сух. речов. год). Взагалі, по всіх варіантах досліду інтенсивність темного дихання у проростків, які переходили на світлі з гетеротрофного на автотрофне живлення, була нижчою, ніж у вирощених в темряві. При цьому в контролі і у варіанті із застосуванням хлормекватхлориду суттєво збільшувалися дихальні витрати (R/Pg): у контролі цей показник становив 0,64, у варіанті з ССС – 0,89, із ГК₃ – 0,59.

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

Між зміною атрагувальної потужності органів під впливом регуляторів росту і перерозподілом азотистих сполук по органах рослини існує тісний зв'язок. Зміна напруженості донорно-акцепторних відносин внаслідок появи додаткових акцепторних ємностей при застосуванні ретардантів здатна викликати зміни вмісту і перерозподілу сполук азоту в органах рослини.

З'ясовано, що за умов фото- і скотоморфогенезу відбувався відтік азоту з сім'ядолей в проростки. Суттєво відрізнявся вміст загального і білкового азоту в знежиреному матеріалі сім'ядольних листків, зокрема він був нижчим при розвитку проростків в умовах фотоморфогенезу (табл. 1).

Таблиця 1.

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

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

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

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

За дії ретарданту і гібереліну спостерігалася різна інтенсивність відтоку азотмістких сполук з сім'ядолей. Зокрема, на світлі найнижчий вміст білкового азоту спостерігали у варіанті з гібереліном, найвищий – у варіанті із застосуванням його антагоніста хлормекватхлориду. При проростанні в темряві найменш інтенсивно білковий азот використовувався за дії ретарданту. В контролі і у варіанті із застосуванням гібереліну інтенсивність використання білкового азоту була однаковою, однак зменшення вмісту загального азоту в сім'ядолях під впливом

фітогормону більш інтенсивно відбувалося за рахунок небілкової фракції.

Відомо, що надлишок асимілятів може відкладатися не тільки у вигляді крохмалю, але й у вигляді структурних полісахаридів і лігніну, причому ретарданти і фітогормони протилежно діють на ці процеси. В літературі представлені лише поодинокі роботи, присвячені дослідженням змін у полісахаридному комплексі клітинних стінок запасуючих клітин при проростанні насіння та особливостей використання полісахаридів в якості резервних сполук. Оскільки можливість використання структурних біополімерів клітинних стінок в якості резервних сполук досі є дискусійним питанням, важливим, на нашу думку, було проаналізувати динаміку вмісту і особливості будови полісахаридів клітинних стінок по варіантах досліду. Аналіз полісахаридного складу знежиреного матеріалу насіння гарбуза сорту Мозоліївський 15 свідчить, що структурні полісахариди представлені целюлозою ($16,89 \pm 0,33\%$), пентозанами ($13,9 \pm 0,53\%$) і пектинами ($12,6 \pm 0,45\%$).

Відомо, що в окремих випадках в критичні періоди життя рослини основний структурний полісахарид клітинних стінок – целюлоза – може частково гідролізуватися і використовуватися у вигляді резервної речовини. Існують дані про зміни у молекулярній структурі целюлози клітинних стінок ягід малини при дозріванні, зокрема, було встановлено, що процес дозрівання ягід супроводжувався збільшенням ступеня полімеризації молекул целюлози, на підставі чого було зроблено висновок про частковий гідроліз целюлози зовнішніх шарів клітинної стінки в процесі дозрівання, причому процес посилювався за дії етиленпродуценту [8].

Нами було встановлено, що на 12-й день проростання в сім'ядолях проростків, що росли в умовах скотоморфогенезу по всіх варіантах вміст целюлози був більшим (контроль – $22,9 \pm 0,35$, ГК₃ – $22,6 \pm 0,82$ і ССС – $20,1 \pm 0,24\%$ на суху речовину) у порівнянні з фотоморфними рослинами (контроль – $20,4 \pm 0,43$, ГК₃ – $17,5 \pm 0,68$ і ССС – $18,7 \pm 0,38\%$ на суху речовину). Це на нашу думку свідчить, що у темряві в результаті більш інтенсивного проростання інтенсивніше утилізуються резервні сполуки, внаслідок чого відносний вміст цього структурного полісахариду підвищується.

Значно більше уваги у дослідженнях приділялося геміцелюлозам клітинних стінок в якості резервних речовин, зокрема, існують дані про резервну функцію геміцелюлоз клітинних стінок сім'ядолей люпину [43] та козлятнику (*Galega orientalis* L.) [16]. При проростанні насіння гарбуза на світлі і в темряві за дії гібереліну і ретарданту були виявлені значні відмінності у вмісті пентозанів клітинних стінок сім'ядолей (рис. 4). За умов фотоморфогенезу чіткої залежності між вмістом пентозанів і застосуванням рістрегулюючих препаратів не було встановлено, проте вміст цієї групи полісахаридів в сім'ядолях по всіх варіантах досліду був вищим, ніж у скотоморфних рослин. На нашу думку, це пов'язано з тим, що в умовах фотоморфогенезу внаслідок формування повноцінних хлоропластів у проростків гарбуза в цей момент відбувається переключення на автотрофний спосіб живлення. У проростків, які розвивалися за програмою скотоморфогенезу, продовжувалася фаза

гетеротрофного росту, яка характеризувалася максимальною утилізацією всіх резервів клітини, зокрема пентозанів [22].

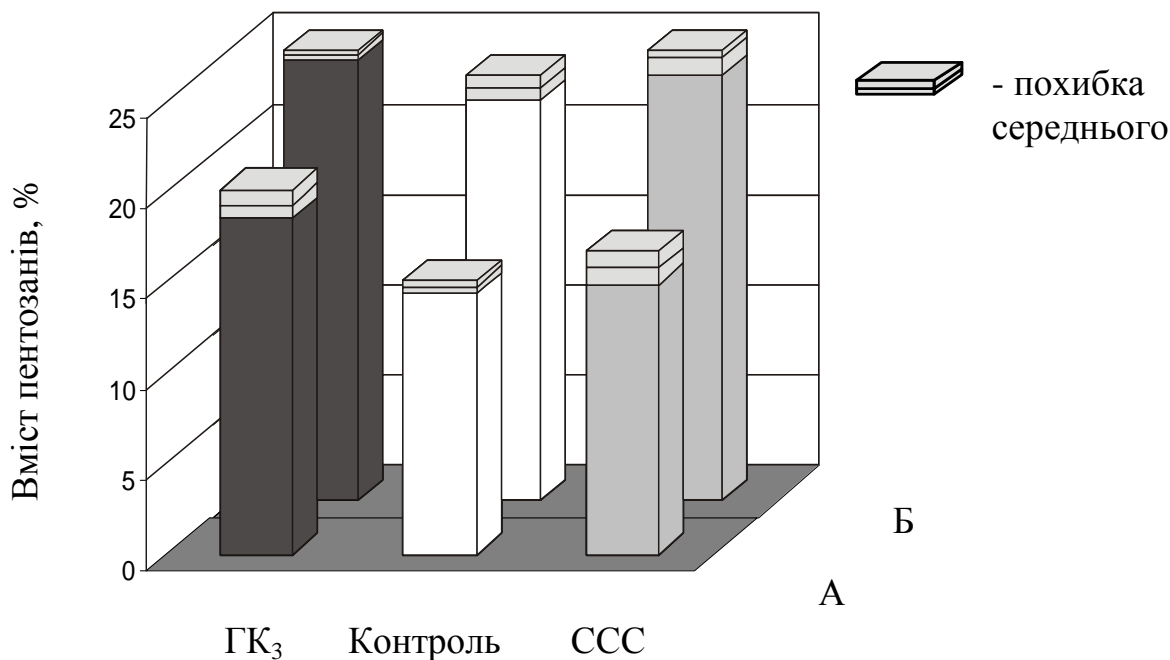


Рисунок 4. Вплив гібереліну (ГК₃, 150 мг/л) і хлормекватхлориду (ССС, 0,25%) на вміст пентозанів в знежиреному матеріалі сім'ядолей гарбуза за умов фото- і скотоморфогенезу (12 –й день проростання, % на суху речовину). А – скотоморфогенез, Б – фотоморфогенез

Було з'ясовано, що співвідношення між вмістом целюлози і пектинів в сухому насінні складало 1,3, а в різних варіантах досліду це співвідношення зменшувалося та становило 0,9-1,1. Це свідчить про збільшення вмісту пектинів в клітинних стінках сім'ядолей, під час проростання насіння. Вивчення молекулярної структури поліуронідів (пектинів) дозволяє більш глибоко охарактеризувати участь пектинів в обмінних процесах.

Результати аналізу свідчать, що пектин, виділений з сім'ядолей сухого насіння гарбуза, і пектин, виділений з сім'ядолей при проростанні за дії світла та регуляторів росту, містить різну кількість функціональних карбоксильних груп. Варіант скотоморфогенезу характеризувався меншим вмістом в пектині вільних, але більшим вмістом загальних і зв'язаних карбоксильних груп у порівнянні з фотоморфними рослинами. Отже, в темряві, при більш інтенсивному рості рослин, зростав ступінь етерифікації пектинів (контроль – 82%, GK₃ – 84,5% і ССС – 83,6 %) у порівнянні з фотоморфними рослинами (контроль – 77,6%, GK₃ – 73,6% і ССС – 78,5%) і сухим насінням (69,5%). Ці дані мають важливе значення для розуміння конформаційних змін макромолекул пектину в клітинних стінках під час проростання насіння. Відомо, що із збільшенням ступеня етерифікації карбоксильних груп відбувається перехід структури клубка в структуру спіралі, збільшується об'єм макромолекули [19]. Результати досліджень свідчать, що збільшення ступеня етерифікації пектинів сім'ядолей в темряві супроводжується зменшенням вмісту пентозанів клітинних стінок, що, на нашу думку, свідчить про їх

часткове включення в структуру молекул поліуроніду. Цей висновок узгоджується з сучасними уявленнями про принципову можливість етерифікації карбоксильних груп полігалактуронової кислоти нейтральними полісахаридами [17]. Очевидно, цим можна пояснити збільшення молекулярної маси пектинів в досліді за умов скотоморфогенезу (контроль – 14700, ГК₃ – 22700 і ССС – 12900 Д) у порівнянні з фотоморфогенезом (контроль – 14300, ГК₃ – 14500 і ССС – 11700 Д) і пектином сухого насіння (11500 Д). При цьому найбільша молекулярна маса пектинів була відмічена у варіанті, в якому відбувався найбільш інтенсивний ріст (обробка гібереліном, скотоморфогенез).

Отже, процес виходу зі стану спокою насіння гарбуза супроводжується не тільки використанням резервної олії та азотовмісних сполук сім'ядолей, але й суттєвими змінами полісахаридного комплексу. Пентозани клітинних стінок використовуються в якості резервної речовини, змінюється конформація та частково збільшується молекулярна маса пектинів за рахунок процесів етерифікації карбоксильних груп. Процес посилюється в темряві в результаті більш інтенсивного росту проростків за відсутності автотрофного живлення і, як наслідок, більш глибокої утилізації резервів сім'ядолей як донора пластичних речовин.

Висновки. На початку розвитку проростків як з насіння, так і з бульб обробка екзогенним гібереліном і ретардантами призводить до змін морфогенезу і швидкості росту, що проявляється у інтенсивності використання резервних сполук, дихання та фотосинтезу при переході до автотрофного живлення. Застосування гібереліну та темрява посилюють запит на резервні речовини, тоді як при розвитку на світлі та за дії ретардантів акцепторна активність проростків зменшується. Зміна активності апікальних меристем при формуванні проростками “запиту” на резервні метаболіти з різних за походженням органів запасу (бульби картоплі і топінамбуру, сім'ядолі насіння соняшнику і гарбуза) проявляється у підвищенні енергії проростання насіння, посиленні гістогенезу за дії гібереліну і послабленні цих процесів під впливом ретардантів. Потовщення проростків під впливом ретардантів відбувалося за рахунок розростання паренхіми первинної кори і серцевини з одночасним гальмуванням їх лінійного росту.

Гальмування проростання бульб картоплі супроводжувалося посиленням вторинного депонування надлишку вуглеводів у паростках у вигляді крохмалю амілопластів, тоді як прискорення ростових процесів за дії гібереліну супроводжувалося інтенсивним використанням вуглеводів. Штучна зміна донорно-акцепторного балансу проростаючих бульб картоплі призводила до підвищення інтенсивності дихання, причому ефект посилювався на світлі. У першому випадку збільшення інтенсивності дихання було обумовлене посиленням ростових процесів, тоді як у другому – дихання виступало як альтернативний росту акцептор, що утилізує надлишок розчинних цукрів.

Обробка ретардантами насіння, яке містить в якості резервної речовини олію, гальмувала використання олії сім'ядолей при проростанні, що визначалося

відповідними змінами активності ліпазного комплексу. При проростанні в темряві інтенсивність утилізації олії з сім'ядолей була вищою, ніж на світлі. Під впливом ретардантів гальмування мобілізації резервної олії сім'ядолей насіння соняшника супроводжувалася уповільненим використанням вищих жирних кислот. Незалежно від дії застосованих регуляторів росту при проростанні насіння підвищувалася сатурація жирних кислот. Вміст білкового азоту у сім'ядолях гарбуза зменшувався сильніше на світлі, ніж у темряві. Гальмування росту ретардантом уповільнювало, а прискорення гібереліном посилювало цей процес як за умов фото-, так і скотоморфогенезу.

У проростків гарбуза в темряві посилення або гальмування росту спричинювало підвищення інтенсивності дихання аналогічно бульбам картоплі. У фотоморфних рослин обробка гібереліном збільшувала частку асиміляційних процесів у вуглекислотному газообміні, а гальмування росту ретардантом підвищувало дихальні витрати.

Проростання насіння гарбуза супроводжується не лише використанням резервної олії та азотовмісних речовин сім'ядолей, але й суттєвою перебудовою полісахаридного комплексу. Як резервна речовина використовуються пентозани клітинних стінок, відбувається зміна конформації і часткове збільшення молекулярної маси пектинів за рахунок процесів етерифікації їх карбоксильних груп. Процес посилюється в темряві внаслідок посиленого росту проростків в умовах відсутності автотрофного живлення та в результаті, більш інтенсивної утилізації резервів сім'ядолей як донора пластичних речовин.

Література:

1. Головацкая И. Ф. Динамика роста растений и содержание эндогенных фитогормонов в процессе ското- и фотоморфогенеза фасоли / И. Ф. Головацкая, Р. А. Карначук // Физиология растений. – 2007. – 54, № 3. – С. 461–468.
2. Головки Т. К. Перестройка донорно-акцепторной системы теневыносливого растения *Ajuga reptans* при изменении условий освещения / Т. К. Головки, О. В. Дымова, Г. Н. Табаленкова // Физиология растений. – 2004. – 51, № 5. – С. 674–679.
3. Голунова Л. А. Дія хлормекватхлориду на продуктивність та якість насіння *Glycine max* L. / Л. А. Голунова // Наукові записки ТНПУ ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. – Тернопіль, 2015. – №1. (62) – 206 с. – С. 66-71.
4. Голунова Л. А. Анатоми-морфологічні особливості рослин сої за комплексної дії *bradyrhizobium japonicum* і ретардантів / Л. А. Голунова, В. Г. Кур'ята // Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету. Серія: біологія. – 2012.– №3 (52).– С. 79–83.
5. Голунова Л. А. Регуляція продукційного процесу і симбіотичної азотфіксації сої за допомогою ретардантів / Л. А. Голунова, В. Г. Кур'ята. – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – 142 с.
6. Ермаков А. И. Содержание и состав масла семян различных видов тыквы / А. И. Ермаков, З. Д. Артюгина // Физиология и биохимия культ. растений. – 1982. – 14, №4. – С. 332–336.
7. Киризий Д. А. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции / Д. А. Киризий, О. О. Стасик, Г. А. Прядкина, Т. М. Шадчина. – Киев: Логос. – 2014. – 478 с.
8. Кур'ята В. Г. Изменения в полисахаридном комплексе клеточных стенок и химическом составе ягод малины под воздействием донора этилена кампозана М / В. Г. Кур'ята //

- Физиология и биохимия культ. растений. – 1991. – Т. 23, №2. – С. 164–169.
9. Кур'ята В. Г. Ретарданти – модифікатори гормонального статусу рослин / В. Г. Кур'ята // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку, у 2-х т. / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин; голов. ред. В. В. Моргун. – К.: Логос, 2009. – Т. 1. – С. 565–589.
 10. Кур'ята В. Г. Якісний склад насіння сої за дії ретардантів / В. Г. Кур'ята, Л. А. Голунова // Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету. Серія: біологія, 2009. – № 4 (41). – С. 96 – 100.
 11. Кур'ята В. Г. Потужність фотосинтетичного апарату та насіннева продуктивність маку олійного за дії ретарданту фолікуру / В. Г. Кур'ята, С. В. Поливаний // Физиология растений и генетика. – 2015. – Т. 47, № 4. – С. 313–320.
 12. Кур'ята В. Г. Физиологічні основи застосування ретардантів на олійних культурах / В. Г. Кур'ята, І. В. Попроцька // Физиология растений и генетика. – 2016. – 48, №6. – С. 475–487.
 13. Кур'ята В. Г. Особливості морфогенезу і продукційного процесу льону-кучерявцю за дії хлормекватхлориду і трептолему / В. Г. Кур'ята, О. О. Ходаніцька // Физиология и биохимия культ. растений. – 2012. – Т. 44, № 6. – С. 522–528.
 14. Кур'ята І. В. Функціонування донорно-акцепторної системи рослин у процесі проростання за дії гібереліну і ретардантів / І. В. Кур'ята // Физиология и биохимия культ. растений. – 2012. – 44. – №6. – С. 484–494.
 15. Кур'ята І. В. Регуляція донорно-акцепторних відносин в системі депо асимілятів – ріст у проростків гарбуза (*Cucurbita pepo L.*) під впливом гібереліну і хлормекватхлориду за умов ското- і фотоморфогенезу / І. В. Кур'ята, Д. А. Кірізій // Физиология и биохимия культурных растений. – 2008. – 40, №5. – С.448–457.
 16. Лобанова И. Е. Галактоманнаны *Galega orientalis Lam.* в процессе созревания и прорастания семян / И. Е. Лобанова, О. В. Анулов, В. Д. Щербухин // Сиб. экол. ж. – 2007. – 14, № 3. – С. 477–484.
 17. Муравьева Д. А. Фармакогнозия / Д. А. Муравьева. – М.: Медицина. – 1981. – 656 с.
 18. Мусатенко Л. І. Фітогормони і фізіологічно активні речовини в регуляції росту і розвитку рослин / Л. І. Мусатенко // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку, у 2-х т. / НАН України, Ін-т фізіології рослин і генетики, Укр. т-во фізіологів рослин; голов. ред. В. В. Моргун. – К.: Логос, 2009. – Т. 1. – С. 508–536.
 19. Мухиддинов З. К. Физико-химические аспекты получения и применения пектиновых полисахаридов: Автореф. дис... д-ра хим. наук: 02.00.06 / З. К. Мухиддинов // Институт химии им. В. И. Никитина АН Республики Таджикистан. Лаборатория химии высокомолекулярных соединений. – Душанбе, 2003. – 51с.
 20. Поливаний С. В. Вплив суміші трептолему і хлормекватхлориду на продуктивність і якість продукції маку олійного / С. В. Поливаний, В. Г. Кур'ята // Агробіологія: Збірник наукових праць / БНАУ. – Біла Церква, 2013. – Вип. 10(100). – 191 с. – 103–106 с.
 21. Поливаний С. В. Физиологічні основи застосування модифікаторів гормонального комплексу для регуляції продукційного процесу маку олійного / С. В. Поливаний, В. Г. Кур'ята. – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – 140 с.
 22. Попроцька І. В. Зміни в полісахаридному комплексі клітинних стінок сім'ядолей проростків гарбуза за різної напруженості донорно-акцепторних відносин в процесі проростання / І. В. Попроцька // Физиология и биохимия культ. растений. – 2014. – 46 (3). – С. 190–195.
 23. Рогач В. В. Вплив хлормекватхлориду на продуктивність та якість продукції озимого ріпаку / В. В. Рогач // Збірник наукових праць Вінницького національного аграрного університету. Серія : Сільськогосподарські науки – 2011. – Випуск 8 (48). – С. 43–49.
 24. Рогач В. В. Дія ретардантів на морфогенез, продуктивність і склад вищих жирних кислот олії ріпаку / В. В. Рогач, В. Г. Кур'ята, С. В. Поливаний. – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – 152 с.

25. Рогач В. В. Дія гібереліну та ретардантів на морфогенез, фотосинтетичний апарат і продуктивність картоплі / В. В. Рогач, І. В. Попроцька, В. Г. Кур'ята // *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*. – 2016. – 24(2). – С. 416–419.
26. Рогач Т. І. Вплив суміші хлормекватхлориду і трептолему на морфогенез та продуктивність соняшнику / Т. І. Рогач // *Збірник наукових праць ВНАУ. Серія : Сільськогосподарські науки*. – Вінниця, 2012. – Вип. 1 (57). – С. 121-127.
27. Рогач Т. І. Вплив суміші хлормекватхлориду і трептолему на якість продукції *Helianthus annuus* L. / Т. І. Рогач // *Вісник Уманського національного університету садівництва*. – 2015. – № 2. – С. 80– 83.
28. Ткачук О. О. Екологічна безпека та перспективи застосування регуляторів росту рослин / О. О. Ткачук // *Вісник ВПІ*. – №3 (114). – 2014. – С. 41– 44.
29. Ткачук О. О. Вплив паклобутразолу на анатомо-морфологічні показники рослин картоплі / О. О. Ткачук // *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки*. – 2015. – № 2. – С. 47-50.
30. Ткачук О. О. Вплив паклобутразолу на вміст вуглеводів у рослинах картоплі / О. О. Ткачук // *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*. – 2015. – №1. – С. 144–147.
31. Ткачук О. О. Дія ретардантів на морфогенез, період спокою і продуктивність картоплі / О. О. Ткачук, В.Г. Кур'ята. - Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. – 152 с.
32. Ходаніцька О. О. Вплив хлормекватхлориду на накопичення і перерозподіл вуглеводів між органами рослин льону олійного в процесі росту та урожайність культури / О. О. Ходаніцька, В. Г. Кур'ята, О. В. Корнійчук // *Агробіологія: Збірник наукових праць Білоцерків. нац. аграр. ун-т. – Біла церква, 2011. – Вип. 6 (86). – С. 119–123.*
33. Ходаніцька О. О. Вплив суміші регуляторів росту хлормекватхлориду і трептолему на якість олії льону сорту Орфей / О. О. Ходаніцька, В. Г. Кур'ята // *Питання біоіндикації та екології*. – 2013. – Вип. 18, № 2. – С. 77–88.
34. Ходаніцька О. О. Продуктивність льону-кучерявцю за дії суміші регуляторів росту / О. О. Ходаніцька, В. Г. Кур'ята // *Ученые записки Таврического национального университета имени В.И.Вернадского*. – 2013. – Т. 26 (65), № 3. – С. 203–210.
35. Цыганкова В. А. Генетический и эпигенетический контроль роста и развития растений. Гены фотоморфогенеза и регуляция их экспрессии светом. / В. А. Цыганкова, Л. А. Галкина, Л. И. Мусатенко, К. М. Сытник // *Biorolym.Cell*. – 2004. – 20(6). – С.451–471.
36. Шевчук О. А. Дія ретардантів на морфогенез, газообмін і продуктивність цукрових буряків : автореф. дис.. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.12 / О. А. Шевчук. – К., 2002. – 20 с.
37. Шевчук О. А. Екологічні аспекти застосування ретардантів та етиленпродуцентів у рослинництві / О. А. Шевчук // *Наукові записки Вінницького держ. пед. ун-ту ім. М. Коцюбинського. Серія: Географія*. – 2005. – №12. – С. 31–35.
38. 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.
39. Шевчук О. А. Дія ретардантів на морфогенез, газообмін і продуктивність цукрових буряків / О. А. Шевчук, В. Г. Кур'ята. – Вінниця : ТОВ «Нілан-ЛТД», 2015. – 140 с.
40. Шур А. М. Высокомолекулярные соединения / А. М. Шур. – М.: Высш. шк., 1981. – 656 с.
41. Bala M. Practical in plant physiology and biochemistry / M. Bala, S.Gupta, N. K. Gupta, M. K. Sangha. – Scientific Publisher, Jodhpur. – 2013.
42. Bonelli L. E. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date / L. E. Bonelli, J. P. Monzon, A. Cerrudo [etc.] // *Field Crops Research*. – 2016. – 198. – P. 215–225.
43. Buckeridge M. S. The role of exo-(1→4)-β-galactanase in the mobilization of polysaccharides from the cotyledon cell walls of *Lupinus angustifolius* following germination / Marcos S. Buckeridge, Ian S. Hutcheon, J. S. Grant Reid // *Ann. Bot. (USA)*. – 2005. – 96, № 3. – P.

- 435–444.
44. De Wit M. Photomorphogenesis and Photoreceptors / M. De Wit, R. Pierik // *Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications*. – 2016. – 42. – P. 171–186.
 45. Humplík J. F. Spatio-temporal changes in endogenous abscisic acid contents during etiolated growth and photomorphogenesis in tomato seedlings / J. F. Humplík, V. Turečková, M. Fellner, V. Bergougnoux // *Plant Signaling & Behavior*. – 2015. – 10(8):e1039213.
 46. Kumar S. Paclobutrazol treatment as a potential strategy for higher seed and oil yield in field-grown *Camelina sativa L.* / S. Kumar, S. Ghatty, J. Satyanarayana [etc.] // *Crantz. BMC Research Notes* – 2012. – №5. – P. 137.
 47. Kuriata V. G. The use of antigibberelins with different mechanisms of action on morphogenesis and production process regulation in the plant *Solanum melongena (Solanaceae)* / V. G. Kuriata, V. V. Rohach, T. I. Rohach, T. V. Khranovska // *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*. – 2016. – 24(1). – P. 230–234.
 48. Kuryata V. G. Peculiarities of the growth, formation of leaf apparatus and productivity of tomatoes under action of retardants folicur and ethephon / V. G. Kuryata, O. O. Kravets // *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*. – 2017. – вип.1(40). – С.127–132.
 49. Kutschera U. Seedling development in buckwheat and the discovery of the photomorphogenic shade-avoidance response / U. Kutschera, W. R. Briggs // *Plant biology*. – 2013. – 15(6). – P. 931–940.
 50. Ljung K. New mechanistic links between sugar and hormone signalling networks / K. Ljung, J. L. Nemhauser, P. Perata // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2015. – 25. – P. 130–137.
 51. Matysiak K. 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 / K. Matysiak, S. Kaczmarek // *Journal of Plant Protection Research*. – 2013. – 53(1). – P. 79–88.
 52. Poprotska I. V. The features of gas exchange and use of reserve substances in pumpkin seedlings in conditions of skoto- and photomorphogenesis under the influence of gibberellin and chlormequat-chloride / I. V. Poprotska, V. G. Kuryata // *Regul. Mech. Biosyst*. – 2017. – 8(1). – P. 71–76.
 53. Ramburan S. Use of ethephon and chlormequat chloride to manage plant height and lodging of irrigatend barley (cv. Puma) when high rates of N-fertiliser are applied / S. Ramburan, P. L. Greenfield // *South African Journal of Plant and Soil*. – 2007. – 24(4). – P. 181–187.
 54. Savage J. A. The making of giant pumpkins: how selective breeding changed the phloem of *Cucurbita maxima* from source to sink / J. A. Savage, D. F. Haines, N. M. Holbrook // *Plant, Cell & Environment*. – 2015. – 38(8). – P. 1543–1554.
 55. Sugiura D. Roles of gibberellins and cytokinins in regulation of morphological and physiological traits in *Polygonum cuspidatum* responding to light and nitrogen availabilities / D. Sugiura, K. Sawakami, M. Kojima [etc.] // *Functional Plant Biology*. – 2014. – 42(4). – P.397–409.
 56. VanHook A. M. (2016). Rapidly inhibiting ethylene signaling with light / A. M. VanHook // *Science Signaling*. – 2016. – 9(458). – P.294
 57. Wang Y. Mixed Compound of DCPTA and CCC increases maize yield by improving plant morphology and upregulating photosynthetic capacity and antioxidants / Y. Wang, W. Gu, T. Xie [etc.] // *PLOS ONE*. – 2016. – 11(2):e0149404.
 58. Wu S.-H. Gene expression regulation in photomorphogenesis from the perspective of the central dogma / S.-H. Wu // *Annual Review of Plant Biology*. – 2014. – 65. – P. 311–333.
 59. Yu S.M. Source–Sink Communication: Regulated by Hormone, Nutrient, and Stress Cross-Signaling / S.M. Yu, Sh.F. Lo, // *Trends in plant science*. – 2015. – 20(12). – P. 844–857.
 60. Zhang D. The Chromatin-Remodeling Factor PICKLE Integrates Brassinosteroid and Gibberellin Signaling during Skotomorphogenic Growth in *Arabidopsis* / D. Zhang, Ya. Jing, Zh. Jiang, R. Lin // *The Plant Cell*. – 2014. – 26(6). – P. 2472–2485.