

УДК 58.1:[661.162.6:582.707]  
DOI: 10.15587/2519-8025.2019.158224

## ВПЛИВ ГІБЕРЕЛІНУ НА МЕЗОСТРУКТУРНУ ОРГАНІЗАЦІЮ ЛИСТКА, НАКОПИЧЕННЯ ТА ПЕРЕРОЗПОДІЛ АСИМІЛЯТІВ ТА ЕЛЕМЕНТІВ ЖИВЛЕННЯ У РОСЛИН АГРУСУ (*GROSSULARIA RECLINAT*) В ЗВ'ЯЗКУ З ПРОДУКТИВНІСТЮ КУЛЬТУРИ

© Г. С. Шаталюк, В. Г. Кур'ята

*Встановлено вплив гібереллової кислоти на морфогенез, мезоструктурну організацію листка, накопичення та перерозподіл різних форм вуглеводів, азоту, фосфору і калію між органами рослин агрусу сорту Машенька в зв'язку з продуктивністю культури.*

*Метою дослідження було з'ясувати особливості морфогенезу, формування листкового апарату, накопичення та перерозподілу асимілятів та азотомісних сполук між органами рослин агрусу за дії гібереллової кислоти в зв'язку з продуктивністю культури.*

*Матеріали та методи.* Рослини обробляли одноразово в період бутонізації 0,005 %-м розчином гібереллової кислоти у фазу бутонізації. Вміст вуглеводів визначали йодометричним методом, азоту - за Кельдалем, фосфору - за інтенсивністю утворення фосфорно - молібденового комплексу, калію - полум'яно - фотометричним, вміст хлорофілів - спектрофотометрично.

*Результати.* Під впливом препарату відбувалося формування більш потужної донорної сфери внаслідок розростання хлоренхіми за рахунок збільшення об'єму і лінійних розмірів клітин стовпчастої і губчастої асиміляційної тканини. Це призводило до посиленого утворення асимілятів, збільшення в пагонах вмісту неструктурних вуглеводів (цукри + крохмаль). Обробка гібереліном сприяла оптимізації надходження азоту, фосфору та калію в пагони. Встановлена значна депонувальна потужність стебла у тимчасовому резервуванні асимілятів та елементів живлення рослин агрусу з наступною реутилізацією їх на процесі карпогенезу. Зміни характеру донорно-акцепторних відносин у рослинах агрусу під впливом гібереллової кислоти зумовлювали перерозподіл потоків асимілятів та елементів живлення від вегетативних органів до плодів, що позитивно впливало на продуктивність культури.

*Висновки.* Застосування гібереллової кислоти призводило до формування більш потужної донорної сфери, накопичення і тимчасового депонування частини вуглеводів та елементів мінерального живлення у вегетативних органах рослин агрусу з наступною їх ремобілізацією на потреби формування і росту плодів, що призводило до суттєвого зростання урожайності та покращення якості продукції

*Ключові слова:* агрус, гібереліни, фотосинтетичний апарат, мезоструктура, донорно-акцепторна система, морфогенез, вуглеводи, елементи мінерального живлення, урожайність, якість продукції

### 1. Вступ

Застосування фітогормонів та модифікаторів їх дії в сучасному рослинництві є перспективним напрямком, оскільки дозволяє посилювати або уповільнювати ростові процеси, регулювати морфогенез, плодоношення [1], змінювати структуру урожаю та оптимізувати якість продукції [2, 3]. Застосування таких препаратів відкриває перспективи штучного перерозподілу потоків асимілятів з процесів вегетативного росту на потреби формування і росту плодів, а отже може стати ефективним чинником підвищення урожайності сільськогосподарських культур [4].

### 2. Літературний огляд

Цілісність рослинного організму підтримується функціонуванням донорно-акцепторної ("source-sink") системи [5, 6]. Відомо, що у рослин регуляція донорно – акцепторних відносин визначається системою прямих і зворотних зв'язків (гормональних, трофічних) [7, 8], де процеси фотосинтезу виконують роль основного донора, а процеси росту і відкладання речовин у запас – акцептора асимілятів [9]. Застосування синтетичних регуляторів росту дозволяє штучно змінювати морфогенез, активність ростових та фотосинтетичних процесів, регулювати

навантаження рослин плодами та насінням [10, 11]. Застосування регуляторів росту дає можливість штучно змінювати напруження донорно – акцепторних відносин в рослині і з'ясувати, через які анатомо-морфологічні та фізіологічні зміни відбувається перерозподіл потоків асимілятів між органами рослини.

Відомо також, що запасні речовини різних типів відіграють роль буферу між фотосинтезом як "джерелом" асимілятів і ростом структурної речовини вегетативних, запасуючих і репродуктивних органів як "стоком" асимілятів, що і визначає до певної міри незалежність ростових процесів від фотосинтезу [12]. При цьому питання проміжного депонування асимілятів та елементів мінерального живлення у вегетативних органах рослини як додаткового резерву, що використовується на процеси карпогенезу, є маловивченим [6].

Світовою практикою доведено ефективність використання гіберелінів на різноманітних сільськогосподарських культурах з метою підвищення урожаю, поліпшення якості та розміру плодів [13, 14]. Разом з тим, залишаються маловивченими фізіологічні механізми регуляції фітогормоном функціонування донорно-акцепторних відносин, перерозподілу асимілятів та елементів живлення між донорною та

акцепторною сферою рослин сільськогосподарських культур

### 3. Мета і задачі дослідження

В зв'язку з цим, метою даної роботи було з'ясувати особливості морфогенезу, формування листкового апарату, накопичення та перерозподілу асимілятів та азотвмісних сполук між органами рослин агрусу за дії гіберелової кислоти в зв'язку з продуктивністю культури.

Для досягнення мети були поставлені такі завдання:

1. Встановити особливості формування мезоструктури листків агрусу за дії гібереліну;
2. Проаналізувати дію препарату на особливості накопичення, тимчасового депонування та реутилізації неструктурних вуглеводів (цукри і крохмаль) в онтогенезі рослин;
3. З'ясувати особливості накопичення та реутилізації азоту, фосфору і калію в пагонах рослин агрусу за дії гібереліну;
4. Оцінити вплив гібереліну на урожайність та якість продукції культури.

### 4. Матеріали та методи дослідження

Роботу проведено на виробничих насадженнях СФГ «Дагор» Томашпільського району Вінницької області у вегетаційний період 2015–2017 рр. на рослинах агрусу сорту Машенька. Площа дослідної ділянки – 10 м<sup>2</sup>, повторність дослідів – п'ятиразова. Рослини обробляли за допомогою ранцевого оприскувача ОП-2 одноразово в період бутонізації 0,005 %-м розчином гібереліну (ГК<sub>3</sub>) до повного змочування листків. Контрольні рослини обприскували водопровідною водою.

Мезоструктурну організацію листків визначали в кінці вегетації на фіксованому матеріалі листків середнього ярусу пагона, які повністю закінчили ріст. Для консервації листків використовували суміш етилового спирту, гліцерину і води (1:1:1) з додаванням 1 % формаліну. Визначення розмірів клітин і товщи-

ни хлоренхіми здійснювали за допомогою мікроскопа Микмед-1 та окулярного мікрометра МОВ-1-15x у 20-кратній повторності. Мацеруючим агентом було обрано 5 %-й розчин оцтової кислоти в 2М соляній кислоті. Визначення вмісту хлорофілів проводили у свіжому матеріалі спектрофотометричним методом на спектрофотометрі СФ-16. Вміст неструктурних вуглеводів (цукрів і крохмалю) визначали йодометричним методом, вміст фосфору – за інтенсивністю утворення фосфорно – молібденового комплексу, калію – полум'яно - фотометричним методом, вміст різних форм азоту – за Кельдалем. В плодах визначали вміст суми цукрів та органічних кислот [15]. Відбір проб для аналізу здійснювалися в середині дня. Повторність аналітичних досліджень п'ятикратна. В таблицях і діаграмах представлені середні дані за три роки досліджень. Статистичну обробку даних здійснювали за допомогою комп'ютерної програми «STATISTICA – 6» StatSoftInc. Достовірність різниці показників контролю і досліді визначали за t-критерієм Стьюдента.

### 5. Результати досліджень та їх обговорення

Отримані результати дослідження свідчать, що гіберелова кислота здійснювала типовий вплив на ріст рослин агрусу. Під впливом препарату довжина однорічних пагонів агрусу с. Машенька в кінці вегетації становила 32,2±0,47 см, проти 27,7±1,13 см контролю, відбувалася також перебудова анатомічної будови листка. Мезоструктура листка є важливою характеристикою фотосинтетичного апарату рослин [4]. Отримані нами результати свідчать, під впливом гіберелової кислоти відбувалося достовірне потовщення листків і окремих тканин листка – епідермісу та основної фотосинтетичної тканини рослини – хлоренхіми (табл. 1). Встановлено, що розростання хлоренхіми визначалося більшими розмірами її клітин, про що свідчать показники об'єму клітин стовпчастої, та показники довжини та ширини губчастої паренхіми. Аналогічне потовщення листків за дії гібереліну спостерігалося і на інших культурах [4, 6].

Таблиця 1

Вплив гібереліну на мезоструктурну організацію листка агрусу сорту Машенька (середні значення за 2015–2017 рр.)

Показники	Контроль	Гіберелін
Товщина листка, мкм	244,0±8,03	287,63±8,56 *
Товщина хлоренхіми, мкм	208,2±5,36	237,95±3,86*
Товщина верхнього епідермісу, мкм	18,1±0,62	26,2±0,21*
Товщина нижнього епідермісу, мкм	17,7±0,42	23,5±0,51*
Об'єм клітин стовпчастої паренхіми, мкм <sup>3</sup>	10305,5±555,25	13446,6±222,94*
Довжина клітин губчастої паренхіми, мкм	28,1±1,55	33,0±0,30*
Ширина клітин губчастої паренхіми, мкм	23,6±0,55	24,23±0,61
Вміст хлорофілу, % на масу сирової речовини	0,56±0,021	0,51±0,05

Примітка: \* – різниця достовірна при  $p \leq 0,05$

Важливим показником фотосинтетичної продуктивності є вміст хлорофілів у листках. За дії гібереліну цей показник достовірно не змінювався у порівнянні з контролем. Отже, під впливом гібереліну формувалася більш потужна донорна сфера рослини, що у першу чергу проявлялося в оптимізації мезост-

руктурної організації листка. Такі зміни є важливою передумовою підвищення фотосинтетичної продуктивності культури. Зокрема, вивчення впливу гібереліну на вміст неструктурних вуглеводів (цукри + крохмаль) у вегетативних органах рослин агрусу свідчить про те, що за дії препарату відбувалися кількі-

сні зміни цих речовин у рослині (табл. 2). Прослідковується чітка закономірність у вмісті суми цукрів і крохмалю у листках та пагонах рослин агрусу у різні фази розвитку: за дії гібереліну вміст обох форм вуглеводів був суттєво вищим у порівнянні з контролем протягом всього періоду онтогенезу. Незначне зменшення суми цукрів в листках дослідного варіанта у порівнянні з контролем в у фазу повної стиглості, коли відток вуглеводів до плодів практично закінчився, супроводжувалося зростанням резервної форми вуглеводів – крохмалю як у листках, так і у стеблах рослин. Важливим на наш погляд є те, що за вмістом неструктурних вуглеводів стебла агрусу мало відрізнялися від листків. Це свідчить про важливу депоновальну роль стебла у тимчасовому зберіганні резервів

вуглеводів, які в наступному реутилізуються на потреби карпогенезу (формування і росту плодів). На нашу думку, важливими є також показники динаміки сахарози в листках і стеблах протягом онтогенезу. Сахароза є основною транспортною формою цукрів у рослині. Отримані результати свідчать, що як у листках, так і в стеблах вміст цього цукру був стабільно вищим, ніж у контролі. Це є свідченням посилення відтоку асимілятів з місць утворення (листки) і тимчасового депоновання (стебла) до акцепторної зони формування і росту плодів. Отже, в період плодоношення під впливом гібереліну посилений ріст плодів визначається інтенсивним перерозподілом новоутворених в листках та депонованих в стеблах асимілятів на процеси карпогенезу.

Таблиця 2

Дія гібереліну на вміст цукрів і крохмалю у вегетативних органах рослин агрусу сорту Машенька (% маси сухої речовини)

Фаза розвитку	Органи рослин	Сума цукрів		Редукуючі цукри		Сахароза		Крохмаль	
		Контроль	Гіберелін	Контроль	Гіберелін	Контроль	Гіберелін	Контроль	Гіберелін
Цвітіння	Листок	10,01±0,81	11,7±0,31*	8,8±0,51	10,5±0,64*	0,9±0,02	1,4±0,04*	1,3±0,04	1,6±0,02*
	Стебло	10,8±0,12	11,4±0,11*	10,5±0,16	10,6±0,23	0,8±0,01	1,02±0,03*	1,3±0,01	1,4±0,02
Формування плодів	Листок	10,2±0,11	10,6±0,09	9,1±0,48	9,3±0,06	1,3±0,05	1,4±0,02	1,5±0,06	1,8±0,03*
	Стебло	6,7±0,12	8,7±0,73*	6,1±0,36	8,2±0,41*	0,7±0,07	1,1±0,01*	1,7±0,02	2,02±0,08*
Повна стиглість плодів	Листок	10,3±0,11	9,5±0,16*	9,2±0,12	8,7±0,10*	1,1±0,01	1,01±0,03	1,1±0,01*	2,24±0,01*
	Стебло	7,1±0,07	8,1±0,18*	6,6±0,91	7,3±0,16	0,7±0,03	0,9±0,02	1,2±0,01*	1,8±0,03*

Примітка: \* – різниця достовірна при  $p \leq 0,05$

Таблиця 3

Вплив гібереліну на вміст елементів мінерального живлення у вегетативних органах рослин агрусу сорту Машенька (% на масу сухої речовини)

Фаза розвитку	Органи рослин	Азот		Фосфор		Калій	
		Контроль	Гіберелін	Контроль	Гіберелін	Контроль	Гіберелін
Цвітіння	Листок	2,6±0,03	2,7±0,04	0,37±0,08	0,39±0,07	1,95±0,07	2,07±0,02*
	Стебло	1,3±0,05	1,7±0,06*	0,32±0,07	0,37±0,05*	1,73±0,08	1,81±0,09*
Формування плодів	Листок	2,4±0,02	2,5±0,03	0,33±0,08	0,36±0,05*	1,86±0,06	2,03±0,07*
	Стебло	1,4±0,02	1,5±0,05	0,21±0,04	0,34±0,08*	1,64±0,12	1,55±0,04*
Повна стиглість плодів	Листок	2,04±0,01	2,2±0,02*	0,24±0,02	0,29±0,03*	1,59±0,02	1,98±1,08*
	Стебло	0,9±0,03	0,8±0,03	0,23±0,02	0,25±0,02	1,02±0,02	1,05±0,09

Примітка: \* – різниця достовірна при  $p \leq 0,05$

При аналізі змін донорно-акцепторних відносин в рослині за дії зовнішніх і внутрішніх факторів найбільшої уваги приділяють особливостям перерозподілу вуглеводів, які забезпечують формування структури та енергетичний обмін рослини. Значно менше вивчено особливості перерозподілу елементів мінерального живлення, особливості їх депоновання та реутилізації при змінах активності донорних та акцепторних зон. Отримані результати свідчать про суттєві зміни у накопиченні та динаміці використання азоту, фосфору і калію у листках та однорічних стеблах агрусу за дії гібереліну на різних етапах розвитку. Встановлено позитивну дію гібереліну на накопичення азоту, фосфору та калію в листках і стеблах рослин протягом всього періоду онтогенезу (табл. 3). Аналіз отриманих даних свідчить про загальне зменшення вмісту основних макроелементів рослини – азоту, фосфору та калію в листках і стеблах рослин агрусу

від фази цвітіння до фази повної стиглості плодів. На нашу думку таке зменшення вмісту елементів не можна пояснити біорозбавленням, оскільки у період росту і формування плодів вегетативний ріст рослин суттєво уповільнюється. В зв'язку з цим зміни у вмісті цих елементів визначаються відтоком на потреби карпогенезу. Основним донором азоту виступали листки, де концентрація елементу була значно більшою, ніж у стеблах. Аналогічна динаміка змін відзначалася і для фосфору. Встановлено, що у контрольному варіанті зменшення вмісту цього елементу в листках та стеблах припинялося раніше, ніж у варіанті з гібереліном, що пояснюється меншою потужністю акцепторної зони, меншим навантаженням рослини урожаєм. Аналогічні зміни відзначалися і для динаміки калію у листках і стеблах (табл. 3).

Отримані дані свідчать також про високу депоновальну здатність стебла рослин, в тканинах

якого накопичувалася значна кількість фосфору і калію. Зменшення в стеблі вмісту цих елементів в онтогенезі свідчить про інтенсивне їх використання на формування і ріст плодів. Внаслідок формування більш потужного фотосинтетичного апарату,

посилення синтезу, накопичення та інтенсивного перерозподілу потоків асимілятів, сполук азоту, фосфору та калію з вегетативних органів на процеси плордоутворення зростала урожайність культури за дії препарату (табл. 4).

Таблиця 4

Вплив гібереліну на урожайність та якість продукції агрусу сорту Машенька

Варіант досліджу	Урожай, т/га	Урожайність з куща, кг	Кислотність, %	Аскорбінова кислота, мг/100г	Сума цукрів, %
Контроль	14,2±0,08	2,9±0,92	1,90±0,15	20,8±0,70	7,4±0,05
Гіберелін	17,3±0,1*	3,5 ± 0,06*	1,89±0,06	23,16±0,45*	8,42±0,09*

Примітка: \* – різниця достовірна при  $p \leq 0,05$

Важливими показниками ефективності застосування препарату є якісні характеристики продукції – вміст аскорбінової кислоти, суми цукрів та загальної кислотності. Отримані результати свідчать, що застосування гібереліну призводить до підвищення показників вмісту аскорбінової кислоти та цукрів в ягодах, що є показником покращення якості продукції.

## 6. Висновки

1. Застосування гіберелінової кислоти призвело до формування більш потужної донорної сфери за рахунок кращого розвитку хлоренхіми внаслідок збільшення розмірів клітин стовпчастої та губчастої асиміляційної паренхіми.

2. За дії гібереліну посилювалося накопичення і тимчасове депонування не структурних вуглеводів (цукри + крохмаль) в листках і стеблах рослин агрусу з наступною їх ремобілізацією на потреби формування і росту плодів.

3. Під впливом препарату відбувалося більш інтенсивне накопичення азоту, фосфору та калію у вегетативних органах агрусу в фазу цвітіння з наступним використанням цих елементів на потреби карпогенезу.

4. Наслідком формування більш потужного листкового апарату, посиленого утворення асимілятів та надходження елементів живлення стало зростання урожайності культури та покращення якості продукції.

## Література

1. Influence of plant growth regulators on growth, yield and quality of strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch) cv. Sweet Charlie / Kumar R. et. al. // Asian Journal of Horticulture. 2012. Vol. 7, Issue 1. P. 40–43.
2. Greene D. W. The development and use of plant bioregulators in tree fruit production // Acta Horticulturae. 2010. Issue 884. P. 31–40. doi: <http://doi.org/10.17660/actahortic.2010.884.1>
3. Effect of different plant growth regulators on yield and quality parameters on strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) / Vishal V. C. et. al. // Research in Environment and Life Sciences. 2017. Vol. 10, Issue 5. P. 461–463.
4. Kuryata, V. G., Kravets, O. O. (2018). Features of morphogenesis, accumulation and redistribution of assimilate and nitrogen containing compounds in tomatoes under retardants treatment. Ukrainian Journal of Ecology, 8 (1), 356–362. doi: [http://doi.org/10.15421/2018\\_222](http://doi.org/10.15421/2018_222)
5. Кур'ята І. В. Функціонування донорно-акцепторної системи рослин у процесі проростання за дії гібереліну і ретардантів // Физиология и биохимия культурных растений. 2012. Т. 44, № 6. С. 484–494.
6. Кур'ята В. Г. Ретарданты – модифікатори гормонального статусу рослин // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку. Київ: Логос, 2009. Т. 1. С. 565–589.
7. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date / Bonelli L. E. et. al. // Field Crops Research. 2016. Vol. 198. P. 215–225. doi: <http://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.003>
8. Yu S.-M., Lo S.-F., Ho T.-H. D. Source–Sink Communication: Regulated by Hormone, Nutrient, and Stress Cross-Signaling // Trends in Plant Science. 2015. Vol. 20, Issue 12. P. 844–857. doi: <http://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.10.009>
9. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляция CO<sub>2</sub> и механизмы ее регуляции / Киризий Д. А. и др. Киев: Логос, 2014. 478 с.
10. Kuryata V. G., Polyvani S. V. Formation and functioning of source-sink relation system of oil poppy under treptolem treatment towards crop productivity // Ukrainian Journal of Ecology. 2018. Vol. 8, Issue 1. P. 11–20. doi: [http://doi.org/10.15421/2018\\_182](http://doi.org/10.15421/2018_182)
11. Мананкова О. П. Влияние гиббереллина на плодообразование семенных сортов винограда в условиях Крыма // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». 2010. Т. 23, № 4 (62). С. 151–157.
12. Прядкіна Г. О. Депонувальна здатність стебла сучасних сортів озимої пшениці за змінних умов довкілля як фізіологічний маркер їх продуктивності // Вісник українського товариства генетиків і селекціонерів. 2016. Т. 14, № 2. С. 44–50.