https://doi.org/10.15407/frg2021.01.63
УДК 581.143:577.175.1

ДІЯ ТЕБУКОНАЗОЛУ НА ВИКОРИСТАННЯ ДЕПОНОВАНИХ У НАСІНИНІ *VICIA FABA* L. РЕЗЕРВНИХ РЕЧОВИН У ГЕТЕРОТРОФНУ ФАЗУ РОЗВИТКУ ЗА УМОВ ФОТО- І СКОТОМОРФОГЕНЕЗУ

В.Г. КУР'ЯТА, Б.О. КУЦ, І.В. ПОПРОЦЬКА

Вінницький державний педагогічний університет імені Михайла Коцюбинського
21001 Вінниця, вул. Острозького, 32
e-mail: vgk2006@ukr.net

Комбінування зовнішнього (світло/темрява) чинника та інгібітора синтезу гіберелінів тебуконазолу в період проростання насіння істотно змінювало характер донорно-акцепторних відносин у проростках кінських бобів. За дії препарату достовірно зменшувались довжини епікотиля, кореня і проростка в цілому як на світлі, так і в темряві. Аналогічно зменшувалась і маса сухої речовини органів проростка. Інтенсивніше використовувалися запасні речовини насінини за умов скотоморфогенезу, про що свідчать мінімальна маса сухої речовини сім'ядолей у рослин цього варіанта та вищі коефіцієнти використання резервних речовин на потреби формування кореня й епікотиля в процесі проростання. Ретардант уповільнював відтік резервних речовин насінини на формування епікотиля та кореня. За умов скотоморфогенезу інтенсивність використання резервного крохмалю насінини була вищою. Застосування інгібітора біосинтезу гіберелінів тебуконазолу не впливало на швидкість гідролізу крохмалю сім'ядолей, що свідчить про достатнє забезпечення насіння зарезервованими формами гіберелінів. Вищий вміст цукрів у сім'ядолях скотоморфних рослин як у контролі, так і за дії тебуконазолу пов'язаний з уповільненням відтоку на потреби органогенезу — формування структур кореня та епікотиля. Кількісні зміни вмісту азоту в сім'ядолях скотоморфних і фотоморфних рослин у процесі проростання були значно меншими, ніж зміни вмісту крохмалю. Достовірного впливу тебуконазолу на реутилізацію азотовмісних сполук, елементів мінерального живлення — фосфору і калію, депонованих у насінині, на потреби органогенезу не встановлено.

Ключові слова: *Vicia faba* L., морфогенез, донорно-акцепторна система, проростання насіння, світло, ретарданти.

Пізнання механізмів регуляції в рослинах швидкості росту, перерозподілу потоків асимілятів на потреби формування і росту плодів та інших органів запасання, виходячи з положень концепції донорно-акцепторних відносин, створює теоретичне підґрунтя оптимізації їх продукційного процесу [1—3]. Найбільш вивченим аспектом цієї концепції є взаємодія процесів росту і фотосинтезу. Фотосинтез розглядають як донор (source) асимілятів, а ріст — як їх акцептор (sink)

Цитування: Кур'ята В.Г., Куц Б.О., Попроцька І.В. Дія тебуконазолу на використання депонованих у насінині *Vicia faba* L. резервних речовин у гетеротрофну фазу розвитку за умов фото- і скотоморфогенезу. *Фізіологія рослин і генетика*. 2021. **53**, № 1. С. 63—73. https://doi.org/10.15407/frg2021.01.63

[4—7]. Такі відносини в рослинах регулюються на різних рівнях [8—10]. Разом з тим практично нерозробленими залишаються питання функціонування цієї системи в гетеротрофну фазу розвитку рослини — період проростання насіння та інших органів запасання. Маловідомими є також особливості використання депонованих у них запасних речовин різної хімічної будови та елементів живлення на потреби органогенезу.

Серед зовнішніх чинників, які істотно впливають на морфогенез, одним з найважливіших є світло. У рослин відомі три основні класи фоторецепторних білків: фітохроми (до 5 різних типів з частково різними функціями), криптохроми (2 типи), фототропіни (2 типи). Передача сигналу від них відбувається не простими ланцюгами, вони утворюють мережу, і збудження одного фоторецептора може посилювати або гальмувати дію іншого [11]. Через систему фоторецепторів світло вмикає програму фотоморфогенезу [12—14]. Це забезпечує структурування хлоропластів, формування розвинених зелених листків і перехід до повноцінного фотосинтезу. В цілковитій темряві дводольні рослини розвиваються за програмою скотоморфогенезу: в них утворюється гіпокотильна петля, жовкнуть сім'ядолі і видовжується епікотиль або гіпокотиль. Швидке видовження цих органів забезпечує інтенсивний вихід на світло, а щільно складена верхівкова петля дає змогу легко проходити крізь ґрунт або інші субстрати і захищає від пошкоджень невеликі розгорнені сім'ядолі та підмеристематичні тканини. Також стратегія росту гарантує, що обмежені запаси насіння використовуються економно, що є необхідною умовою виживання фотоавтотрофа [15].

На сьогодні встановлено, що світло здатне модифікувати ріст і морфогенез рослин через перебудову гормонального комплексу [16—18]. Зокрема відомо, що меристематичну активність значною мірою контролюють гібереліни [19]. Ген біосинтезу AtGA3ox1 позитивно впливає на активність фітохрому, підвищує рівень біоактивних гібереліnів. Встановлено, що червоне світло блокує утворення GA2-оксидаз, унаслідок чого значно підвищується вміст гібереліnів у насінні салату під час проростання за дії червоного світла [17]. Синє світло пригнічувало розтягування гіпокотиля етіольованих проростків арабідопсису за механізмами, залежними від фоторецепторного фітохрому, зокрема через кодування ферментів біосинтезу гібереліnів і ферментів, пов'язаних із метаболізмом клітинної стінки [20]. Деетіоляція, або перехід від етіольованого росту до фотоморфогенезу, включає перепрограмування метаболізму рослинних клітин, реорганізацію роботи гормональної системи та зміну морфології рослин. Світло діє як основний екзогенний агент, пригнічує активність головного репресора фотоморфогенезу (COP1) та регуляторів транскрипції, які визначають реалізацію сигналів гібереліну (DELLA) й активують трансфактори, що ініціюють перехід до автотрофного живлення (наприклад, HY5) [20]. Отже, гібереліни є вкрай важливим чинником забезпечення переходу від скотоморфогенезу до фотоморфогенезу. При цьому в літературі зазначено, що питання кількісної залежності між просторово-часовими розподілами клітинного гібереліну для проростання насіння, регулювання росту клітин у проростках, видовження

стебла і коренів потребують подальшого дослідження [21]. Наслідки блокування синтезу або реалізації дії вже синтезованого фітогормону за умов ското- і фотоморфогенезу систематично не вивчалися, є лише поодинокі праці, в яких проаналізовано вплив інгібіторів синтезу гібереліну на проростання насіння [23—25].

Зміни інтенсивності росту різних органів проростка за умов фото- і скотоморфогенезу супроводжуються відмінностями інтенсивності використання депонованих у органах запасання резервних речовин, унаслідок чого змінюється ступінь напруження між активностями донора й акцептора. В окремих працях наведені дані щодо можливості регуляції зовнішніми і внутрішніми чинниками швидкості утилізації резервних сполук на потреби росту і розвитку [16, 24].

У зв'язку з наведеним метою нашої роботи було встановлення впливу антигібереліновго препарату тебуконазолу на функціонування системи депо асимілятів—ріст у період проростання насіння кінських бобів за умов фото- і скотоморфогенезу.

Методика

Роботу виконано на проростках кінських бобів (*Vicia faba* L.) сорту Віват. Це середньостиглий сорт із періодом вегетації 100—105 діб. У роботі реалізовано комбінований вплив світла і ретарданту тебуконазолу (інгібітора синтезу гібереліни) для створення різної напруженості донорно-акцепторних відносин у період проростання насіння кінських бобів.

Насіння замочували на 1 добу в 0,05 %-му водному розчині тебуконазолу ($C_{16}H_{22}ClN_3O$ — 4,4-диметил-3-(1H-1,2,4-триазол-1-лметил)-1-n-хлорфеніл-пентан-3-ол [26]). Це прозора кристалічна речовина, має молекулярну масу 307,8 Д, температуру плавлення — 104,7 °С. Малотоксична для теплокровних, $ЛД_{50}$ для білих пацюків становить 3,9—5,0 г/кг маси тіла, 3-й клас небезпеки. Виробник — фірма Bayer Crop Science AG (Німеччина). Насіння контрольного варіанта замочували в дистильованій воді.

Насіння висівали у кювети з вологим піском, біологічна повторність дослідів п'ятиразова. Досліди проводили за дії світла (близько 500 лк) та в темряві з метою дослідження реалізації програм ското- і фотоморфогенезу. Інтенсивність освітлення була достатньою, щоб активувати рослинні фоторецептори, але значно нижчою за потрібну для фотосинтетичної асиміляції CO_2. Морфометричні й фізіологічні показники (довжина кореня, довжина проростка, маса сухої речовини окремих органів та цілої рослини, коефіцієнти використання резервних асимілятів) визначали на 18-ту добу після початку експерименту.

Вміст неструктурних вуглеводів (цукрів і крохмалю) в органах проростків визначали йодометричним методом, вміст фосфору — за інтенсивністю утворення фосфорно-молібденового комплексу, калію — полуменево-фотометричним методом, вміст загального азоту — за К'єльдалем [27]. Аналітична повторність досліджень п'ятиразова. Коефіцієнти використання резервних асимілятів визначали як відношення маси сухої речовини органа до маси сухої речовини всього проростка, виражене у відсотках.

Результати оброблено статистично за допомогою комп'ютерної програми «Statistica-6». Достовірність різниці контрольних і дослідних показників визначали за *t*-критерієм Стьюдента. В таблицях і на рисунках наведено середньоарифметичні значення та їхні стандартні похибки.

Результати та обговорення

Аналіз отриманих даних підтвердив, що тебуконазол за умов ското- і фотоморфогенезу істотно впливав на швидкість росту органів проростка та інтенсивність утилізації резервних речовин насіння на ростові процеси (табл. 1). Встановлено, що за дії препарату достовірно зменшуються довжини епікотиля, кореня й проростка в цілому як на світлі, так і в темряві. При цьому вплив ретарданту сильніше виявлявся за умов фотоморфогенезу. Аналогічно зменшувалась і маса сухої речовини органів проростка. На світлі резервні речовини насіння використовувались повільніше, ніж у темряві, при цьому тебуконазол ще й уповільнював ці процеси. Це підтвердили дані щодо залишкової маси сім'ядолей ското- і фотоморфних рослин та коефіцієнти використання резервних асимілятів на формування епікотиля й кореня на 18-ту добу проростання.

Один із провідних факторів впливу гіберелінів на проростання насіння, резервною речовиною якого є крохмаль — здатність стимулювати виділення зародком в ендосперм α-амілази, що веде до розщеплення крохмальних зерен [28]. Дані, отримані нами раніше, підтвердили посилення гідролізу крохмалю під впливом екзогенного гібереліну в проростаючому насінні кінських бобів за умов як фото-, так і скотоморфогенезу [29]. Результати даних досліджень свідчать також про швидший гідроліз резервного крохмалю в сім'ядолях скотоморфних рослин, однак встановлено відсутність впливу антигібереліну на швидкість гідролізу резервного

ТАБЛИЦЯ 1. Вплив тебуконазолу на ростові процеси і використання резервних речовин насінини кінських бобів за умов фото- і скотоморфогенезу

Показник	Контроль		Тебуконазол	
	a	b	a	b
Довжина, см				
епікотиля	17,14±0,86	19,50±0,98*	12,46±0,62*	13,23±0,66*
кореня	8,12±0,40	9,33±0,47*	3,56±0,18*	6,25±0,31*
рослини	25,26±1,26	28,83±1,44*	16,02±0,80*	19,48±0,97*
Маса сухої речовини, г				
епікотиля	0,034±0,002	0,039±0,002*	0,021±0,001*	0,028±0,001*
кореня	0,017±0,001	0,021±0,001*	0,011±0,001*	0,019±0,001*
сім'ядоль	0,513±0,011	0,449±0,021*	0,559±0,028*	0,526±0,026*
Коефіцієнт використання асимілятів, %				
потреби епікотиля	6,02±0,30	7,66±0,38*	3,55±0,17*	4,88±0,24*
потреби кореня	3,01±0,15	4,12±0,20*	1,86±0,09*	3,31±0,16*

Примітка. Тут і табл. 2, 3: a — фотоморфогенез, b — скотоморфогенез; *різниця достовірна за $p \le 0,05$.

крохмалю за умов фото- і скотоморфогенезу (табл. 2). На нашу думку, це пов'язано з тим, що триазолпохідні препарати, до яких належить і тебуконазол, не впливають на активність уже синтезованого гібереліну, а блокують лише його новоутворення [26]. Очевидно, в насінині бобів зарезервована достатня кількість гіберелінів для швидкого гідролізу крохмалю на перших етапах проростання проростка. При цьому відбувається істотне накопичення на світлі й за дії тебуконазолу суми цукрів і сахарози у сім'ядолях проростків. Мабуть це є свідченням того, що повільніше формування епікотиля та кореня пов'язане не лише з уповільненням гідролізу крохмалю, а й із гальмуванням відтоку утворених цукрів із сім'ядолі під впливом ретарданту.

За умов фотоморфогенезу в корені й епікотилі вміст цукрів і сахарози був вищим порівняно зі скотоморфогенезом, що зумовлено, на нашу думку, повільнішим їх використанням на потреби органогенезу.

Для рослин кінських бобів характерно, що основні запаси насінини представлені як крохмалем, так і білком. У літературі є лише обмежені дані стосовно впливу гіберелінів та антигіберелінових препаратів на використання відмінних від крохмалю речовин запасу, зокрема білків і ліпідів [23, 24].

Згідно з отриманими результатами, азотовмісні сполуки сім'ядолей за умов скотоморфогенезу використовуються інтенсивніше порівняно з фотоморфними рослинами (табл. 3). Зміни вмісту азоту в сім'ядолях скотоморфних і фотоморфних рослин на 18-ту добу проростання були значно меншими, ніж зміни вмісту крохмалю. За дії тебуконазолу залишковий вміст азоту в сім'ядолях скотоморфних і фотоморфних рослин був нижчим порівняно з цим показником у контрольних рослин. Разом з тим це не корелює з менш інтенсивними темпами росту гіпокотиля та кореня проростків під впливом препарату, а також із нижчими значеннями коефіцієнтів використання резервних сполук на утворення цих органів (див. табл. 1). На нашу думку, нижчий відносний вміст азоту в сім'ядолях пов'язаний не з

ТАБЛИЦЯ 2. Вплив тебуконазолу на вміст неструктурних вуглеводів в органах проростків кінських бобів за умов фото- і скотоморфогенезу (18-та доба проростання, % маси сухої речовини)

Орган	Варіант досліду	Сума цукрів, %		Сахароза, %		Крохмаль, %	
		a	b	a	b	a	b
Корінь	Контроль	1,34±0,07	1,27±0,06	0,35±0,02	0,33±0,016	1,13±0,06	1,06±0,05
	Тебуконазол	1,85±0,09*	1,08±0,05*	0,48±0,01*	0,28±0,01	1,88±0,09*	0,38±0,02*
Епікотиль	Контроль	3,11±0,15	1,78±0,09	0,84±0,04	0,80±0,04	0,47±0,02	0,38±0,02
	Тебуконазол	3,67±0,13*	1,11±0,08*	0,78±0,04*	0,29±0,014	0,65±0,032*	0,44±0,022*
Сім'ядолі	Контроль	11,52±0,57	7,76±0,33	4,12±0,21	3,14±0,16	22,31±1,11	15,20±0,76
	Тебуконазол	14,3±0,71*	9,69±0,48*	6,73±0,34*	4,25±0,21	22,17±1,20*	15,52±0,56

ТАБЛИЦЯ 3. Вплив тебуконазолу на вміст загального азоту в органах проростків кінських бобів за умов фото- і скотоморфогенезу (18-та доба проростання, % маси сухої речовини)

Орган	Варіант досліду	Вміст азоту, %	
		a	b
Корінь	Контроль	3,16±0,16	2,74±0,14
	Тебуконазол	5,42±0,27*	3,4±0,17*
Епікотиль	Контроль	7,56±0,38	5,57±0,28
	Тебуконазол	7,01±0,35*	7,42±0,37*
Сім'ядолі	Контроль	4,74±0,24	4,26±0,21
	Тебуконазол	4,04±0,20*	3,64±0,18*

підвищенням темпів його використання за дії тебуконазолу, а є результатом біорозбавляння внаслідок уповільнення відтоку цукрів до атрагувальних зон. Логічно припустити, що за рістгальмувальної дії тебуконазолу зменшувались і витрати цукрів на дихальні процеси, які також є метаболічним акцептором асимілятів у самих сім'ядолях. Це теж могло призвести до зниження в них відносного вмісту азотовмісних сполук порівняно з контрольними рослинами. Про менші витрати депонованих вуглеводів на дихання за дії тебуконазолу під час гетеротрофного росту непрямо свідчить помітно більша маса сухої речовини сім'ядолей і цілих рослин за умов як фото-, так і скотоморфогенезу (див. табл. 1).

Згідно з отриманими раніше даними, глибокий гідроліз резервного білка насінини і використання азотовмісних сполук на процеси органогенезу запускаються після інтенсивного гідролізу крохмалю. Зокрема така тенденція встановлена при проростанні насіння кукурудзи: перш за все використовується крохмаль, а білкові сполуки — на пізніших етапах проростання [25].

Основні закономірності перерозподілу потоків пластичних речовин по рослині при зміні інтенсивності росту окремих органів доволі повно вивчені в межах концепції функціонування донорно-акцепторної системи рослини [2, 4, 7]. Однак особливості перерозподілу елементів мінерального живлення по органах рослини під впливом гібереліну за умов фото- і скотоморфогенезу залишаються практично невивченими.

Проведений нами аналіз вмісту фосфору в органах проростків ското- і фотоморфних рослин підтвердив відсутність достовірної різниці у вмісті цього елемента в сім'ядолях на 18-ту добу проростання (рис. 1). Разом з тим концентрація елемента в епікотилях і коренях скотоморфних рослин була нижчою, ніж у фотоморфних. На нашу думку, ці результати разом із даними про відсутність істотної різниці за вмістом фосфору в сім'ядолях і пришвидшеним ростом органів у темряві свідчать про інтенсивніше біорозбавляння елемента в органічній речовині органів. Отримані дані підтвердили також, що тебуконазол істотно не впливав на використання резервного фосфору сім'ядолей на ростові процеси — різниця у вмісті елемента в сім'ядолях на 18-ту добу проростання була недостовірною.

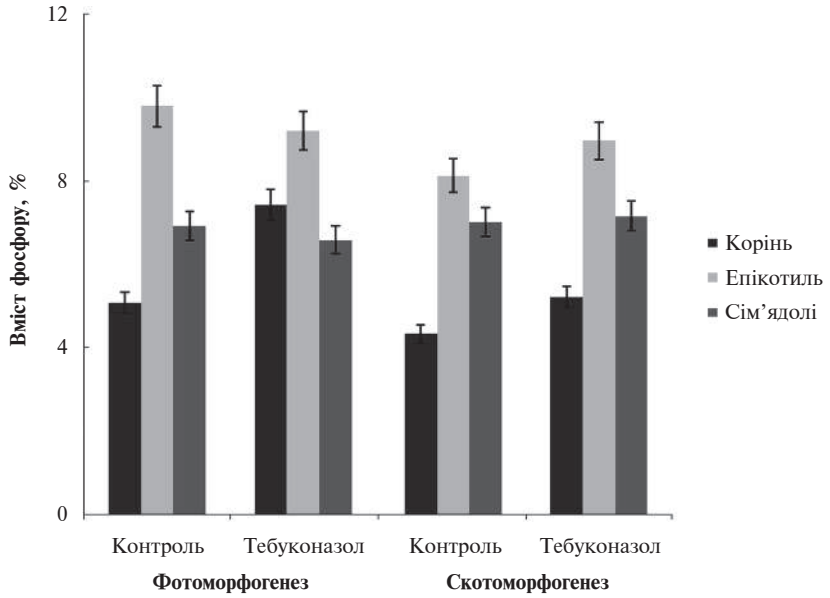

Рис. 1. Дія тебуконазолу на вміст фосфору в органах проростків кінських бобів за умов фото- і скотоморфогенезу (% маси сухої речовини)

В цілому аналогічні закономірності зазначено й для калію: внаслідок біорозбавляння скотоморфні рослини характеризувалися нижчим вмістом калію в епікотилях і коренях проростків і незначним зменшенням вмісту цього елемента в сім'ядолях (рис. 2). Антигіберелiновий препарат тебуконазол істотно не впливав на вміст калію в сім'ядолях скотоморфних рослин на 18-ту добу проростання. Це, на нашу думку, означає, що в насінині містяться достатні кількості фосфору і калію для забезпечення процесів фото- і скотоморфогенезу цими елементами живлення і відсутня специфічна гіберелінова регуляція їх реутилізації в процесах проростання.

Отже, комбінування зовнішнього (світло/темрява) чинника та інгібітора синтезу гіберелінів тебуконазолу в період проростання насіння істотно змінювало характер донорно-акцепторних відносин у проростках кінських бобів. За дії препарату достовірно зменшувалися довжина епікотиля, кореня і проростка в цілому як на світлі, так і в темряві. Аналогічно зменшувалась і маса сухої речовини органів проростка. Інтенсивніше використовувалися запасні речовини насінини за умов скотоморфогенезу, що підтвердили мінімальна маса сухої речовини сім'ядолей у рослин цього варіанта та вищі коефіцієнти використання резервних речовин на потреби формування кореня й епікотиля в процесі проростання. Ретардант уповільнював відтік резервних речовин насінини на формування епікотиля та кореня.

За умов скотоморфогенезу інтенсивність використання резервного крохмалю насінини була вищою. Застосування інгібітора біосинтезу гіберелінів тебуконазолу не впливало на швидкість гідролізу крохмалю сім'ядолей, що свідчить про достатнє забезпечення насіння зарезервованими формами гіберелінів. Вищий вміст цукрів у сім'ядолях скотоморфних рослин як у контролі, так і за дії тебукона-

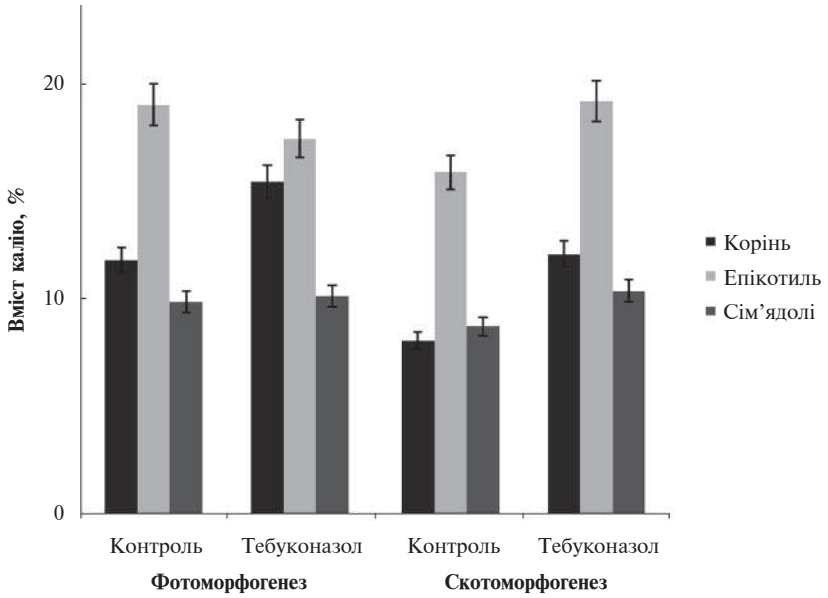

Рис. 2. Дія тебуконазолу на вміст калію в органах проростків кінських бобів за умов фото- і скотоморфогенезу (% маси сухої речовини)

золу пов'язаний з уповільненням відтоку на потреби органогенезу — формування структур кореня та епікотиля. Кількісні зміни вмісту азоту в насінні скотоморфних і фотоморфних рослин у процесі проростання були значно меншими, ніж зміни вмісту крохмалю. Достовірного впливу тебуконазолу на реутилізацію азотовмісних сполук, елементів мінерального живлення — фосфору і калію, депонованих у насінині, на потреби органогенезу не встановлено.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез. Ассимиляция CO_2 и механизмы ее регуляции. Киев: Логос, 2014. Т. 2. 478 с.
2. Bonelli L.E., Monzon J. P., Cerrudo A., Rizzalli R. H., Andrade F.H. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *Field Crops Research*. 2016. **198**. P. 215—225.
3. Kuryata V.G., Golunova L.A. Peculiarities of the formation and functioning of soybean-rhizobial complexes and the productivity of soybean culture under the influence of retardant of paclobutrazol. *Ukr. J. Ecol.* 2018. **8**, N 3. P. 98—105.
4. Yu S.M., Lo S.F., Ho T.D. Source-sink communication: regulated by hormone, nutrient, and stress cross-signaling. *Trends in Plant Science*. 2015. **20**, N 12. P. 844—857.
5. Kuryata V.G, Kravets O.O. Features of morphogenesis, accumulation and redistribution of assimilate and nitrogen containing compounds in tomatoes under retardants treatment. *Ukr. J. Ecol.* 2018. **8**, N 1. P. 356—362.
6. Kuryata V.G., Khodanitska O.O. Features of an atomical structure, formation and functioning of leaf apparatus and productivity of linseed under chlormequat chloride treatment. *Ukr. J. Ecol.* 2018. **8**, N 1. P. 918—926.
7. Kuryata V.G., Rogach V.V., Buina O.I., Kushnir O.V. Impact of gibberelic acid and tebuconazole on formation of the leaf system and functioning of donor-acceptor plant system of solanaceae vegetable crops. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2017. **8**, N 2. P. 162—168.
8. Matysiak K., Kaczmarek S. Effect of chlorocholine chloride and triazoles—tebuconazole and flusilazole on winter oilseed rape (Brassica napus var. oleifera L.) in response to the

application term and sowing density. *Journal of plant protection research*. 2013. **53**, N 1. P. 79—88.
9. Savage J.A., Haines D.F., Holbrook N.M. The making of giant pumpkins: how selective breeding changed the phloem of Cucurbita maxima from source to sink. *Plant Cell Environ*. 2015. **38**, N 8. P. 1543—1554.
10. Sugiura D., Sawakami K., Kojim M., Sakakibara H., Terashima I., Tateno M. Roles of gibberellins and cytokinins in regulation of morphological and physiological traits in Polygonum cuspidatum responding to light and nitrogen availabilities. *Funct Plant Biol*. 2015. **42**, N 4. P. 390—397.
11. Jiang L., Li S. Signaling Cross Talk Under the Control of Plant Photoreceptors. Bjorn L. (Eds.) Photobiology. Springer, New York. 2015. P. 177—187.
12. Hornitschek P., Kohnen M.V., Lorrain S., Rougemont J., Ljung K., Lopez-Vidriero I., Franco-Zorrilla J.M., Solano R., Trevisan M., Pradervand S., Xenarios I., Fankhauser C. Phytochrome interacting factors 4 and 5 control seedling growth in changing light conditions by directly controlling auxin signaling. *Plant J*. 2012. **71**, N 5. P. 699—711.
13. Wu S.H. Gene expression regulation in photomorphogenesis from the perspective of the central dogma. *Annu Rev Plant Biol*. 2014. **65**. P. 311—333.
14. Franklin K.A. Photomorphogenesis: plants feel blue in the shade. *Curr Biol*. 2016. **26**, N 24. P. 1275—1276.
15. Josse E.M., Halliday K.J. Skotomorphogenesis: The Dark Side of Light Signalling. *Curr. Biol*. 2008. **18**, N 24. P. 1144—1146.
16. Kutschera U., Briggs W.R. Seedling development in buckwheat and the discovery of the photomorphogenic shade-avoidance response. *Plant Biol*. (Stuttg). 2003. **15**, N 6. P. 931—940.
17. Nakaminami K., Sawada Y., Suzuki M., Kenmoku H., Kawaide H., Mitsuhashi W., Sassa T., Inoue Y., Kamiya Y., Toyomasu T. Deactivation of gibberellin by 2-oxidation during germination of photoblastic lettuce seeds. *Biosci Biotechnol Biochem*. 2003. **67**, N 7. P. 1551—1558.
18. De Wit M., Pierik R. Photomorphogenesis and Photoreceptors. *Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications*. 2016. **42**. P. 171—186.
19. Hedden P., Thomas S. G. Annual Plant Reviews. Vol. 49. The Gibberellins. John Wiley & Sons, Ltd. 2016. 472 p.
20. Folta K.M., Pontin M.A., Karlin-Neumann G. Genomic and physiological studies of early cryptochrome 1 action demonstrate roles for auxin and gibberellin in the control of hypocotyl growth by blue light. *Plant J*. 2003. **36**, N 2. P 203—214.
21. Kusnetsov V.V., Doroshenko A.S., Kudryakova N.V. Role of phytohormones and light in de-etiolation. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2020. **67**. P. 971—984.
22. Rizza A., Jones A.M. The makings of a gradient: spatiotemporal distribution of gibberellins in plant development. *Current Opinion in Plant Biology*. 2019. **47**. P. 9—15. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.08.001
23. Poprotska I.V., Kuryata V.G. Features of gas exchange and use of reserve substances in pumpkin seedlings in conditions of skoto- and photomorphogenesis under the influence of gibberellin and chlormequat-chloride. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2017. **8**, N 1. P. 71—76.
24. Попроцька І.В. Регуляція донорно-акцепторних відносин у системі депо асимілятів—ріст у процесі проростання. Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. 124 с.
25. Poprotska I., Kuryata V., Khodanitska O., Polyvanyi S., Golunova L., Prysedsky Yu. Effect of gibberellin and retardants on the germination of seeds with different types of reserve substances under the conditions of skoto- and photomorphogenesis. *Biologija*. 2019. **65**, N 4. P. 296—307.
26. Кур'ята В.Г., Попроцька І.В. Фізіолого-біохімічні основи застосування ретардантів в рослинництві. Вінниця: Твори, 2019. 98 с.
27. AOAC. Official methods of analysis of association of analytical chemist international 18th ed. Rev. 3.2010. Asso of Analytical Chemist. Gaithersburg, Maryland, USA, 2010.
28. Rademacher W. Chemical regulators of gibberellin status and their application in plant production. *Annu Plant Rev*. 2016. **49**. P. 359—403.
29. Kuryata V., Kuts B., Prysedsky Yu. Effect of gibberellin on the use of reserve substances deposited in Vicia faba L. seeds at the phase of heterotrophic development under the conditions of photo- and skotomorphogenesis. *Biologija*. 2020. **66**, N 3. P. 159—167.

Отримано 11.01.2021

REFERENCES

1. Kiriziy, D.A., Stasyk, O.O., Pryadkina, G.A. & Shadchyna, T.M. (2014). Photosynthesis. CO_2 assimilation and mechanisms of its regulation. Kyiv: Logos [in Russian].
2. Bonelli, L.E., Monzon, J. P., Cerrudo, A., Rizzalli, R. H. & Andrade, F. H. (2016). Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. Field Crops Research, 198, pp. 215-225.
3. Kuryata, V.G. & Golunova, L.A. (2018). Peculiarities of the formation and functioning of soybean-rhizobial complexes and the productivity of soybean culture under the influence of retardant of paclobutrazol. Ukr. J. Ecol., 8(3), pp. 98-105.
4. Yu, S.M., Lo, S.F. & Ho, T.D. (2015). Source-sink communication: regulated by hormone, nutrient, and stress cross-signaling. Trends in Plant Science, 20(12), pp. 844-857.
5. Kuryata, V.G. & Kravets, O.O. (2018). Features of morphogenesis, accumulation and redistribution of assimilate and nitrogen containing compounds in tomatoes under retardants treatment. Ukr. J. Ecol., 8(1), pp. 356-362.
6. Kuryata, V.G. & Khodanitska, O.O. (2018). Features of an atomical structure, formation and functioning of leaf apparatus and productivity of linseed under chlormequat chloride treatment. Ukr. J. Ecol., 8(1), pp. 918-926.
7. Kuryata, V.G., Rogach, V.V., Buina, O.I. & Kushnir, O.V. (2017). Impact of gibberelic acid and tebuconazole on formation of the leaf system and functioning of donor-acceptor plant system of solanaceae vegetable crops. Regulatory Mechanisms in Biosystems, 8(2), pp. 162-168.
8. Matysiak, K. & Kaczmarek, S. (2013). Effect of chlorocholine chloride and triazoles — tebuconazole and flusilazole on winter oilseed rape (Brassica napus var. oleifera L.) in response to the application term and sowing density. Journal of plant protection research, 53(1), pp. 79-88.
9. Savage, J.A., Haines, D.F. & Holbrook, N.M. (2015). The making of giant pumpkins: how selective breeding changed the phloem of Cucurbita maxima from source to sink. Plant Cell Environ., 38(8), pp. 1543-1554.
10. Sugiura, D., Sawakami, K., Kojim, M., Sakakibara, H., Terashima, I. & Tateno, M. (2015). Roles of gibberellins and cytokinins in regulation of morphological and physiological traits in Polygonum cuspidatum responding to light and nitrogen availabilities. Funct. Plant Biol., 42(4), pp. 390-397.
11. Jiang, L. & Li, S. (2015). Signaling Cross Talk Under the Control of Plant Photoreceptors. Bjorn L. (Eds.) Photobiology. Springer, New York, pp. 177-187.
12. Hornitschek, P., Kohnen, M.V., Lorrain, S., Rougemont, J., Ljung, K., Lopez-Vidriero, I., Franco-Zorrilla, J.M., Solano, R., Trevisan, M., Pradervand, S., Xenarios, I. & Fankhauser, C. (2012). Phytochrome interacting factors 4 and 5 control seedling growth in changing light conditions by directly controlling auxin signaling. Plant J., 71(5), pp. 699-711.
13. Wu, S.H. (2014). Gene expression regulation in photomorphogenesis from the perspective of the central dogma. Annu. Rev. Plant Biol., 65, pp. 311-333.
14. Franklin, K.A. (2016). Photomorphogenesis: plants feel blue in the shade. Curr. Biol., 26(24), pp. 1275-1276.
15. Josse, E.M. & Halliday, K.J. (2008). Skotomorphogenesis: The Dark Side of Light Signalling. Current Biology, 18(24), pp. 1144-1146.
16. Kutschera, U. & Briggs, W.R. (2003). Seedling development in buckwheat and the discovery of the photomorphogenic shade-avoidance response. Plant Biol. (Stuttg), 15(6), pp. 931-940.
17. Nakaminami, K., Sawada, Y., Suzuki, M., Kenmoku, H., Kawaide, H., Mitsuhashi, W., Sassa, T., Inoue, Y., Kamiya, Y. & Toyomasu, T. (2003). Deactivation of gibberellin by 2-oxidation during germination of photoblastic lettuce seeds. Biosci Biotechnol. Biochem., 67(7), pp. 1551-1558.
18. De Wit, M. & Pierik, R. (2016). Photomorphogenesis and Photoreceptors. Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications., 42, pp. 171-186.
19. Hedden, P. & Thomas, S.G. (2016). Annual Plant Reviews. Vol. 49. The Gibberellins. John Wiley & Sons, 472 p.
20. Folta, K.M., Pontin, M.A. & Karlin-Neumann, G. (2003). Genomic and physiological studies of early cryptochrome 1 action demonstrate roles for auxin and gibberellin in the control of hypocotyl growth by blue light. Plant J., 36(2), pp. 203-214.

21. Kusnetsov, V.V., Doroshenko, A.S. & Kudryakova, N.V. (2020). Role of phytohormones and light in de-etiolation. Russian Journal of Plant Physiology, 67, pp. 971-984.
22. Rizza, A. & Jones, A.M. (2019). The makings of a gradient: spatiotemporal distribution of gibberellins in plant development. Current Opinion in Plant Biology, 47, pp. 9-15. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.08.001
23. Poprotska, I.V. & Kuryata, V.G. (2017). Features of gas exchange and use of reserve substances in pumpkin seedlings in conditions of skoto- and photomorphogenesis under the influence of gibberellin and chlormequat-chloride. Regulatory Mechanisms in Biosystems, 8(1), pp. 71-76.
24. Poprotska, I.V. (2016). Regulation of sourse-sink relations in plants in the assimilates depot-growth system during germination. Vinnytsia: TOV «Nilan-LTD» [in Ukrainian].
25. Poprotska, I., Kuryata, V., Khodanitska, O., Polyvanyi, S., Golunova, L. & Prysedsky, Yu. (2019). Effect of gibberellin and retardants on the germination of seeds with different types of reserve substances under the conditions of skoto- and photomorphogenesis. Biologija, 65(4), pp. 296-307.
26. Kuryata, V.G. & Poprotska, I.V. (2019). Physiological and biochemical basics of application of retardants in plant growing. Vinnitsa: "Tvory" [in Ukrainian].
27. AOAC. (2010). Official methods of analysis of association of analytical chemist international 18th ed. Rev. 3. Asso of Analytical Chemist. Gaithersburg, Maryland, USA.
28. Rademacher, W. (2016). Chemical regulators of gibberellin status and their application in plant production. Annu. Plant Rev., 49, pp. 359-403.
29. Kuryata, V., Kuts, B. & Prysedsky, Yu. (2020). Effect of gibberellin on the use of reserve substances deposited in Vicia faba L. seeds at the phase of heterotrophic development under the conditions of photo- and skotomorphogenesis. Biologija, 66 (3), pp. 159-167.

Received 11.01.2021

EFFECT OF TEBUCONAZOLE ON THE USE OF RESERVE SUBSTANCES DEPOSITED IN THE SEED OF *VICIA FABA* L. AT THE HETEROTROPHIC PHASE OF DEVELOPMENT UNDER CONDITIONS OF PHOTO- AND SCOTOMOROPHOGENESIS

V.G. Kuryata, B.A. Kuts, I.V. Poprotska

Mykhailo Kotsyubynsky Vinnytsia State Pedagogical University
32 Ostrozhskoho St., Vinnytsia, 21001, Ukraine
e-mail: vgk2006@ukr.net

The combination of external (light/dark) factor and the action of the gibberellin synthesis inhibitor tebuconazole during seed germination significantly changed the pattern of source-sink relationships in horse beans seedlings. Under the action of the tebuconazole the epicotyl, root, and seedling length in general were reduced significantly, both at light and dark. Similarly, the dry matter mass of the seedling organs was decreased. Seed reserve substances were used more intensively under conditions of scotomorphogenesis, as evidenced by the minimum cotyledons dry matter mass in this variant and higher utilization rates of reserve substances for root and epicotyl formation during germination. The retardant application led to a slowdown in the outflow of seed reserves for the formation of epicotyl and root. Under conditions of scotomorphogenesis, the rate of reserve seed starch use was higher. The gibberellin biosynthesis inhibitor tebuconazole did not affect the rate of cotyledon starch hydrolysis, indicating an internal sufficient supply by reserved forms of gibberellins. The higher sugar content in the cotyledons of scotomorphic plants, both in the control and under the action of tebuconazole, is explained by the slowing of the outflow for the needs of organogenesis — the formation of root and epicotyl structures. Quantitative changes of the nitrogen content in the cotyledons of scotomorphic and photormorphic plants during germination were much smaller than the changes of the starch content. It was no significant effect of tebuconazole on the remobilization of nitrogen-containing compounds and mineral nutrients — phosphorus and potassium deposited in the seed, on the needs of organogenesis.

Key words: Vicia faba L., morphogenesis, source-sink system, seed germination, light, retardants.