

8. Широбоков В. П., Янковський Д. С., Димент Г. С. Мікробна екологія з кольоровим атласом: уч. пос. / ред. Калпин А. Г. Київ: Типографія НМУ, 2009. 173 с.
9. Мачоган В. Р. Мікрофлора порожнини рота та її роль у патогенезі генералізованого пародонтиту // Вісник проблем біології і медицини. 2014. Т. 4, № 4 (116). С. 24–28.
10. Вринчану Н. О. Кандидоз. Проблеми та перспективи антифунгальної терапії (частина I) // Фармакологія та лікарська токсикологія. 2016. № 6 (51). С. 3–11.
11. Павленко Е. Ю., Зиядинова М. С. Место кандидозов в инфекционной патологии на современном этапе // Крымский журнал экспериментальной и клинической медицины. 2011, Т. 1 (2), № 2. С. 63–66.
12. Лесовой В. С., Липницкий А. В., Очкурова О. М. Кандидоз ротовой полости (обзор) // Проблемы медицинской микологии. 2003. Т. 5, № 1. С. 21–26.
13. Медведєва М. Б., Матвійчук Н. О. Оральне кандидозоносійство у практично здорових осіб молодого віку // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія «Медицина». 2012. № 1 (43). С. 45–47.

*Рекомендовано до публікації д-р мед. наук Широбоков В. П.
Дата надходження рукопису 25.10.2018*

Осипчук Надія Олексіївна, асистент, кафедра мікробіології, вірусології та імунології, Національний медичний університет імені О. О. Богомольця, бул. Тараса Шевченка, 13, м. Київ, Україна, 01601
E-mail: OsyupchukNO@i.ua

УДК 581.1:[661.162.65:582.681.62]

DOI: 10.15587/2519-8025.2018.153463

ВЛИЯНИЕ ХЛОРМЕКВАТХЛОРИДА НА ФОРМИРОВАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ ЛЬНА

© **Е. А. Ходаницкая, В.Г. Курьята**

Применение ретардантов как антигиббереллиновых веществ приводит к изменению в функционировании донорно-акцепторных связей в растительном организме и замедлению ростовых процессов. Снижение запроса на ассимилянты для роста вегетативных органов приводит к накоплению пластических веществ с последующим их перераспределением на процессы формирования семян, плодов и органов запаса.

Целью исследования было установить влияние хлормекватхлорида как разрешенного в Украине ретарданта на формирование листового аппарата и продуктивность растений льна масличного.

Материалы и методы. Растения льна масличного сортов Дебют и Орфей однократно обрабатывали 0,5%-ным водным раствором хлормекватхлорида в фазу бутонизации. Морфологические показатели изучали каждые 10 суток. Мезоструктурную организацию определяли для листьев одного возраста и яруса. Общее количество масла в семенах льна определяли путем экстракции.

Результаты. Было установлено, что применение хлормекватхлорида приводит к утолщению стеблей растений льна. Внесение препарата способствовало формированию более мощного фотосинтетического аппарата. При использовании хлормекватхлорида увеличивалось количество листьев на растении и уменьшалась площадь одного листа. Установлено, что применение регулятора роста приводило к увеличению размеров и объема клеток палисадной паренхимы, количества и размеров хлоропластов в клетках палисадной и губчатой паренхимы. Данные изменения в мезоструктурной организации листьев способствовали повышению продуктивности фотосинтеза, что стало важной предпосылкой для увеличения урожайности культуры. Потоки ассимилятов были перенаправлены к генеративным органам – корбочкам, число которых повышалось при использовании ретарданта за счет более интенсивного ветвления стебля. Также нами отмечено, что число семян в плодах и масса семян повышались под действием регулятора роста. Показано, что внесение ретарданта стимулировало более интенсивный синтез резервных веществ в семенах, поэтому содержание масла в семенах увеличивалось. Необходимо отметить, что остаточное количество хлормекватхлорида в семенах было значительно ниже допустимых концентраций.

Выводы. Таким образом, обработка хлормекватхлоридом растений льна масличного в фазу бутонизации приводит к улучшению развития листового аппарата и формированию плодов, что привело к повышению урожайности

Ключевые слова: *Linum usitatissimum L.*; регуляторы роста; ретарданты; фотосинтетический аппарат; продуктивность; структура урожая

1. Введение

Современная физиология растений и агробиология направлены на поиск эффективных путей и методов формирования высоких и стабильных урожаев за счет искусственного регулирования процессов роста и развития сельскохозяйственных культур. Оптимизация продуктивности растений возможна как результат изменений в функционировании донорно-акцепторных отношений [1, 2]. На уровне клетки донорами ассимилятов является весь процесс фотосинтеза, в меньшей степени резервные соединения, акцепторами выступают процессы роста, дыхания, транспорта и другие. На уровне организма донорами выступают фотосинтезирующие органы, прежде всего, листья [3]. Внутри донорно-акцепторной системы растений формируются сложные связи между органами и процессами, поэтому направленное воздействие на их усиление, подавление или изменение направления дает возможность реализовать потенциал растительного организма [4, 5].

2. Литературный обзор

Ключевую роль в регуляции морфогенеза растений играет гормональная система, причем физиологический эффект зависит не только от концентрации отдельных фитогормонов, но и от их соотношения [6, 7]. Изменения в балансе фитогормонов влияют на ход процессов гисто- и морфогенеза, а также карпогенеза, что является основой формирования продуктивности растения. Использование препаратов на основе природных фитогормонов, их аналогов и модификаторов действия дает возможность влияния на урожайность и качество сельскохозяйственной продукции [8, 9].

Среди современных регуляторов развития растений используются препараты не только стимулирующего действия, но и ингибиторы ростовых процессов, например, ретарданты – это вещества различного химического состава, но все они обнаруживают антигиберелиновое влияние. Так, ретарданты различных групп блокируют синтез гиббереллинов или предотвращают образование гормон-рецепторного комплекса, чем нивелируют эффект уже синтезированных фитогормонов [10]. Дефицит гиббереллинов в растительном организме приводит к изменениям в функционировании донорно-акцепторных связей в растительном организме и замедлению ростовых процессов. Снижение запроса на ассимиляты для роста вегетативных органов приводит к накоплению пластических веществ с последующим их перераспределением на процессы формирования семян, плодов и органов запаса. Поэтому влияние синтетических регуляторов развития на растения не ограничивается торможением линейного роста, а проявляется в изменениях интенсивности физиологических процессов, улучшении продуктивности растений, повышении качества урожая, устойчивости растительного организма к стрессовым факторам [11, 12]. Экзогенное внесение аналогов фитогормонов или их антагонистов дает возможность направлено влиять на взаимосвязи органов доноров и акцепторов ассимилятов, а детальное установление физиологических механизмов их действия позволяет разработать эф-

фективные технологии выращивания сельскохозяйственных культур.

Лен масличный и продукты его переработки имеют широкое применение в различных отраслях народного хозяйства [13, 14]. Однако при выращивании культуры возникает ряд проблем, которые решить традиционными агротехническими приемами очень трудно – стабильность урожая семян по годам независимо от метеорологических условий, полегание, увеличение выхода льняного масла, экологизация технологий выращивания. В связи с этим, возможность влияния рострегулирующих препаратов на производительность и масличность льна вызывает существенный практический интерес.

3. Цель и задачи исследования

Целью исследования было установить влияние хлормекватхлорида как разрешенного в Украине ретарданта на формирование листового аппарата и продуктивность растений льна масличного.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Установить изменения в морфогенезе растений льна при использовании хлормекватхлорида;
2. Исследовать особенности фотосинтетического аппарата под воздействием ретарданта;
3. Выяснить влияние хлормекватхлорида на продуктивность и масличность семян льна;
4. Установить остаточное количества препарата в семенах.

4. Материалы и методы исследования

Экспериментальную часть работы проводили на растениях льна масличного на посевах Института кормов и сельского хозяйства Подолья НААН Украины. Площадь участка составляла 10 м², повторность опыта пятикратная. Агротехнические приемы и мероприятия при выращивании льна масличного применяли согласно технологической карты по стандартной технологи [15]. Растения льна масличного сортов Дебют и Орфей однократно обрабатывали 0,5%-ным водным раствором хлормекватхлорида в фазу бутонизации.

Морфологические показатели (высоту растения, диаметр стебля в центральной части, количество листьев, сухую массу целого растения и его органов) изучали каждые 10 суток. Площадь листьев исследовали методом отпечатков. Мезоструктурную организацию определяли для листьев одного возраста и яруса. Для консервации образцов биологического материала использовали смесь равных частей глицерина, этилового спирта, воды, добавляя 1% формалина. Определение размеров органов, клеток проводили с использованием окулярного микрометра МОВ 1-15х, а также цифровой камеры для микроскопа ScienceLab DCM 250. Для установки размеров отдельных клеток паренхимы листа проводили предварительную мацерацию тканей в 5%-ном растворе уксусной кислоты в хлоридной кислоте (2 моль/л). Определение чистой продуктивности фотосинтеза проводили по методике А. А. Ничипоровича как прирост массы сухого вещества на единицу площади листовой поверхности за единицу времени. Общее количество масла в семенах

льна определяли путем экстракции в аппарате Сокслета, как растворитель использовали петролейный эфир [16].

Определение остаточного количества хлормекватхлорида в семенах льна масличного проводили методом тонкослойной хроматографии, для чего использовали пластинки марки «Silufol UV-254» производства «Kavalier» (Чехия). Данный метод базировался на экстракционном удалении хлормекватхлорида с помощью ацетона и дальнейшей очистке силикагелем в хроматографической колонке. Хроматографирование осуществляли в тонком слое катионита. Подвижным растворителем была серная кислота (23 %). Проявление происходило за счет погружения пластинок в фосфорно-молибденовую кислоту (11 %), после чего проводили промывку водой в течение 30 мин. Далее пластинки опускали в 1 % раствор дихлорида олова в 10 %-й соляной кислоте. Содержание хлормекватхлорида устанавливали при сопоставлении оптической плотности хроматограммы опытного образца и стандартных растворов, которые определяли на спектрофотометре СФ-

46 (Россия). Длина волны сквозного света 730 нм. Уровень чувствительности измерений составлял 0,05 мг/кг. Для зерновых и семян стандартная ошибка анализа 0,01 мг/кг.

Статистический анализ полученных экспериментальных данных проводили с помощью компьютерной программы «STATISTICA - 6» (StatSoft Inc.). Достоверность различий экспериментальных данных относительно контроля определяли с использованием t-критерия Стьюдента. В таблицах и рисунках представлены средние данные.

5. Результаты исследований и их обсуждение

Нашими исследованиями установлено, что применение ретарданта хлормекватхлорида на посевах льна масличного приводило к изменениям в формировании вегетативных органов растений и габитуса в целом, что является типичной реакцией на дефицит гиббереллинов (рис. 1). Так, отмечалось замедление линейного роста и уменьшение высоты стебля растений льна на 12–14 %, что сопровождалось увеличением поперечных размеров.

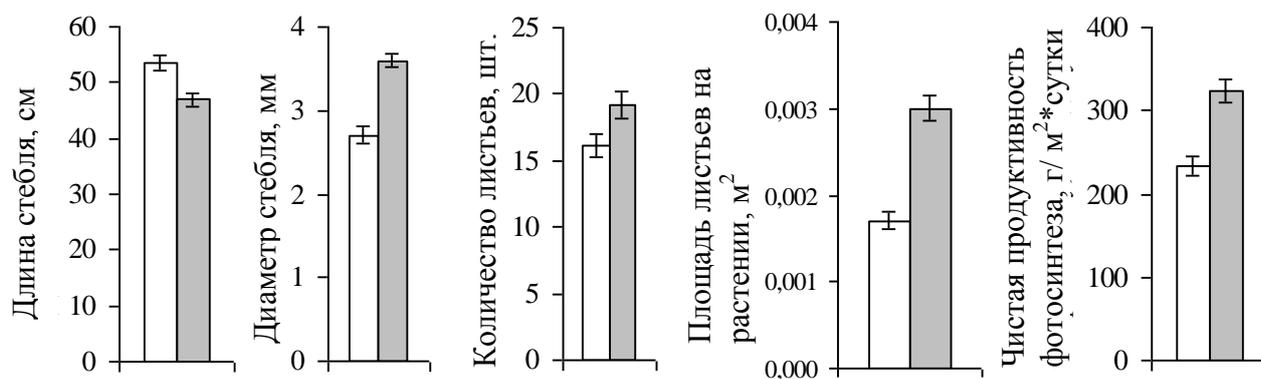


Рис. 1. Морфометрические характеристики льна масличного под влиянием хлормекватхлорида. □ – контроль, ■ – хлормекватхлорид. Представлены данные на 20 сутки после обработки растений препаратом, чистая продуктивность фотосинтеза – за 10 суток

Важную роль в формировании урожая играет нарастание листовой поверхности растений льна масличного, а также мезоструктурная организация листа. Нами установлено, что в ответ на снижение содержания гиббереллинов в растении под влиянием хлормекватхлорида формируются листья, которые имеют меньшую площадь поверхности. Однако количество листьев на растении и их общая площадь поверхности при внесении ретарданта увеличивались (рис. 1). Это приводит к нарастанию более мощной ассимиляционной поверхности и повышению фотосинтетической продуктивности.

Интенсивность фотосинтетических процессов и обеспечение воздушного питания в значительной степени зависят от анатомо-морфологической организации листа. Результаты опытов свидетельствуют,

что обработка посевов льна масличного хлормекватхлоридом приводила к увеличению толщины листовой пластинки, которое происходит вследствие разрастания хлоренхимы (табл. 1). При действии регулятора роста отмечалось увеличение размера и объема клеток в палисадной паренхиме листа в 1,5 раза. В то же время в губчатой ткани существенных изменений не выявлено.

При применении хлормекватхлорида повышение фотосинтетической продуктивности осуществлялось также за счет процессов хлоропластогенеза. Так, использование препарата приводило к формированию большего количества хлоропластов с одновременным ростом их размеров. Объем хлоропластов в палисадной паренхиме составил на 13% больше, чем в контроле.

Таблица 1

Анатомическая организация листа растений льна масличного под влиянием хлормекватхлорида

Показатель	Контроль	Хлормекватхлорид
Толщина листовой пластинки, мкм	144,7±1,49	170,7±3,4*
Палисадная паренхима		
Длина клетки, мкм	35,6±2,1	39,9±2,0
Ширина клетки, мкм	13,9±0,8	15,4±0,7
Объем клетки, мкм ³	3824±171	5327±196*
Количество хлоропластов в клетке, шт.	12,9±0,5	14,5±0,6
Объем хлоропласта, мкм ³	38,3±1,8	43,6±1,8*
Губчатая паренхима		
Длина клетки, мкм	19,4±0,7	17,5±0,8
Ширина клетки, мкм	16,2±0,6	14,2±0,6
Количество хлоропластов в клетке, шт.	6,2±0,3	8,9±0,3*
Объем хлоропласта, мкм ³	30,7±1,4	37,1±1,6*

Примечание: * – разница достоверна при $p \leq 0,05$

Экзогенное вмешательство в работу донорно-акцепторной системы взаимодействий в растительном организме приводит к перенаправлению потоков ассимилятов, что в конечном итоге имеет целью улучшение урожайности культуры. По результатам наших исследований применение хлормекватхлорида

повышало продуктивность льна масличного за счет изменений структурных показателей урожая (табл. 2). Так, ретардант блокировал образование гиббереллинов, уменьшал эффект доминирования апикальных меристем, в результате чего ветвление стебля усиливалось и закладывалась большее количество плодов.

Таблица 2

Продуктивность растений льна масличного под влиянием хлормекватхлорида

Показатель	Контроль	Хлормекватхлорид
Количество плодов на растении, шт.	27,00±1,24	36,94±1,42*
Количество семян в коробочке, шт.	8,25±0,27	9,23±0,18*
Масса 1000 семян, г	7,86±0,23	8,16±0,30
Масса семян с растения, г	1,75±0,12	2,75±0,13*
Урожайность, ц/га	18,8±0,6	21,3±0,5*

Примечание: * – разница достоверна при $p \leq 0,05$

Формирование большего числа коробочек льна и семян в них, а также увеличение массы семян при использовании препарата приводило к повышению массы семян собранных с одного растения. В целом урожайность льна масличного под воздействием хлормекватхлорида увеличивалась на 2,5 ц/га, что составляет 13 %.

При формировании и наливе семян льна как резервное вещество накапливается масло, ценное высоким содержанием ненасыщенных жирных кислот. Нами установлено, что повышение урожая семян льна при использовании хлормекватхлорида сопровождалось увеличением содержания масла в нем. В семенах контрольных растений содержание масла составило 36,5±0,6 %, тогда как в варианте с ретардантом – 39,3±0,8 %.

С учетом требований экологической безопасности при применении синтетических и комплексных регуляторов роста растений необходимым условием является исследование токсикологического риска и контроль содержания остаточных количеств препаратов в готовой продукции. Исследованиями установлено, что хлормекватхлорид не аккумулировался в растениях льна масличного. Методом тонкослойной хроматографии установлено, что остаточное содержание хлормекватхлорида в семенах льна масличного составлял 0,042 мг/кг, то

есть значительно ниже допустимых концентраций (0,1 мг/кг), которые регламентированы ДСанПиН. 8.8.1.2.3.4.-000-2001.

6. Выводы

1. Под влиянием хлормекватхлорида как анти-гиббереллинового препарата происходит торможение линейного роста вегетативных органов с одновременным увеличением диаметра стеблей.

2. Препарат индуцирует усиленное развитие фотосинтетического аппарата: закладку большего количества листьев, увеличение размеров клеток хлоренхимы и улучшения хлоропластогенеза. Повышение фотосинтетической продуктивности растений льна масличного усиливает образование пластических соединений в листьях с последующим их оттоком к генеративным органам.

3. Под влиянием хлормекватхлорида повышалось количество плодов на растении, семян в плодах, а также масса семян, что приводит к увеличению урожайности. Применение препарата способствовало также повышению содержания масла в семенах льна.

4. Остаточное содержание хлормекватхлорида в семенах льна масличного значительно ниже допустимых концентраций.

Благодарности

Публикация содержит результаты исследований, проведенных по гранту Президента Украины по

конкурсному проекту № Ф75/190-2018 Государственного фонда фундаментальных исследований.

Литература

1. Кур'ята В. Г. Ретарданти – модифікатори гормонального статусу рослин // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку: Ф 50. К.: Логос, 2009. С. 565–587.
2. 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: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.003>
3. Кур'ята В. Г., Ходаницька Е. А. Влияние хлормекватхлорида на формирование фотосинтетического аппарата и продуктивность льна масличного в условиях правобережной Лесостепи Украины // Зернобобовые и крупяные культуры. 2013. № 4 (8). С. 88–93.
4. Кур'ята В. Г., Ходаницька О. О. Особливості морфогенезу і продукційного процесу льону-кучерявцю за дії хлормекватхлориду і трептолему // Физиология и биохимия культур. растений. 2012. Т. 44, № 6. С. 522–528.
5. Екологічні аспекти застосування ретардантів та етиленпродуцентів у рослинництві / Шевчук О. А. та ін. // Наукові записки Вінницького державного педагогічного університету імені М. Коцюбинського. Серія: Географія. 2006. С. 118–123.
6. Kuryata V. G., Khodanitska O. O. Features of anatomical structure, formation and functioning of leaf apparatus and productivity of linseed under chlormequatchloride treatment // Ukrainian Journal of Ecology. 2018. Vol. 8, Issue 1. P. 918–926. doi: https://doi.org/10.15421/2018_294
7. Rohach V. V. Influence of growth stimulants on photosynthetic apparatus, morphogenesis and production process of eggplant (*Solanum melongena*) // Biosystems Diversity. 2017. Vol. 25, Issue 4. doi: <https://doi.org/10.15421/011745>
8. Ходаницька О. О. Регуляція продуктивності та якості продукції льону олійного за допомогою регуляторів росту з різним напрямком дії // Зб. наук. праць ВНАУ. Серія: Сільськогосподарські науки. 2012. Вип. 1 (57). С. 153–157.
9. Matsoukis A., Gasparatos D., ChronopoulouSereli A. Mepiquat chloride and shading effects on specific leaf area and K, P, Ca, Fe and Mn content of *Lantana camara* L. // Emirates Journal of Food and Agriculture. 2015. Vol. 27, Issue 1. P. 121. doi: <https://doi.org/10.9755/ejfa.v27i1.17450>
10. Rademacher W. Chemical Regulators of Gibberellin Status and Their Application in Plant Production // Annual Plant Reviews online. 2017. P. 359–403. doi: <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0541>
11. Koutroubas S. D., Damalas C. A. Morpho-physiological responses of sunflower to foliar applications of chlormequat chloride (CCC) // Bioscience Journal. 2016. P. 1493–1501. doi: <https://doi.org/10.14393/bj-v32n6a2016-33007>
12. Cook S. K. Evaluation of FD4121A as a growth regulator for linseed // Ann. Appl. Biol. 1992. P. 66–67.
13. DeClerg D. R., Daun J. K. Quality of western Canadian flaxseed // Report. Canadian Grain Commission. Winnipeg, MB, Canada, 2002. P. 1–14.
14. Diederichsen A., Raney J. P. Seed colour, seed weight and seed oil content in *Linum usitatissimum* accessions held by Plant Gene Resources of Canada // Plant Breeding. 2006. Vol. 125, Issue 4. P. 372–377. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01231.x>
15. Дрозд О. М. Технології вирощування льону олійного // Вісник аграрної науки. 2007. № 7. С. 24–26.
16. AOAC. Official Methods of Analysis of Association of Analytical Chemist International 18 th ed. Rev. 3. // Asso of Analytical Chemist. Gaithersburg, Maryland, USA, 2010.

Дата надходження рукопису 23.10.2018

Ходаницька Елена Александровна, кандидат сельскохозяйственных наук, старший преподаватель, Кафедра биологии, Винницкий государственный педагогический университет имени Михаила Коцюбинского, ул. Острожского, 32, Винница, Украина, 21000
E-mail: olena.khodanitska@gmail.com

Кур'ята Владимир Григорьевич, доктор биологических наук, профессор, кафедра биологии, Винницкий государственный педагогический университет имени Михаила Коцюбинского, ул. Острожского, 32, г. Винница, Украина, 21000
E-mail: vgk2006@ukr.net