

Features of anatomical structure, formation and functioning of leaf apparatus and productivity of linseed under chlormequatchloride treatment

V.G. Kuryata , O.O. Khodanitska

Mykhailo Kotsyubynsky Vinnytsya State Pedagogical University
Ostrozhskego Str., 32, Vinnytsya, 21000, Ukraine

Tel.: +38-097-514-56-36. E-mail: vgk2006@ukr.net

Tel.: +38-097-74-34-436. E-mail: olena.khodanitska@gmail.com

ORCID: [0000-0002-7801-933X](https://orcid.org/0000-0002-7801-933X), [0000-0001-5887-1755](https://orcid.org/0000-0001-5887-1755)

Received: 15.02.2018 Accepted: 19.03.2018

We studied the influence of antigibberellin compound chlormequatchloride on the morphogenesis, functioning of "source-sink" relation system, yield and quality of linseed oil. It was found that chlormequat chloride application led to enhance the thickening of stems which based on the changes in the anatomical structure: the thickness of bark, the diameter of bastfibres and the number of xylem elements in the row were increased. Formation of the more powerful stem significantly increased the lodging resistance of retardant treated linseed and created the technological advantages of mechanical harvesting. Chlormequat chloride treatment resulted the formation of powerful photosynthetic apparatus. The application of retardant increased the number of leaves per plant, as well as the period of their active functioning was prolonged. We also noted that the application of plant growth regulators led to increase the cells size and volume of palisade chlorenchyma, the chloroplast number and size in palisade and spongy parenchyma. Such changes in the mesostructure measurement of leaves lead to increase the net photosynthetic productivity and more intense accretation of linseed dry weight matter. Consequently, retardant treatment improved the gross photosynthetic productivity of linseed, that was the important prerequisite for enhancement of crop production. Application of chlormequat chloride resulted on the formation of higher amount of carbohydrates in the leaves, which formed a significant reserve of assimilates for the strong stem growth, formation of fruits and seeds ripening. At the period of fruit formation, the processes of morphogenesis and vegetative growth slowed down so carpogenesis was a powerful acceptor of organic compounds. The flow of assimilates was directed to the development of generative organs – fruits, the number of which increased by the drug as a result of intensive branching of the stem. The number of seeds per fruit, the weight of a single seed and seed weight of linseed increased under the influence of growth regulator. Application of retardant stimulated a more intense synthesis of reserve compounds in the seeds that increased the yield of linseed oil. The analysis of iodine number, qualitative composition and quantitative content of fatty acids indicates that the growth regulator improved the qualitative parameters and degree of unsaturation of linseed oil. It was established that chlormequat chloride did not accumulated in excessive amounts in linseed plants. The amount of residual drugs substance in the seeds was significantly lower than the permissible concentrations, which made it possible to use seeds and linseed oil in the food and pharmaceutical industries. We concluded that the application of chlormequat chloride on the linseed during the budding period with standard cultivation technology leads to morphological restructuring of plants, improve the development of leaf apparatus and formation of fruits, which contributed to the improvement of crop production.

Keywords: *Linum usitatissimum* L.; growth regulators; photosynthetic apparatus; morphogenesis; productivity.

Особливості анатомічної будови і функціонування листяного апарату та продуктивність рослин льону олійного за дії хлормекватхлориду

Кур'ята В.Г., Ходаніцька О.О.

Вінницький державний педагогічний університет імені Михайла Коцюбинського,
вул. Острозького, 32, Вінниця, 21000, Україна
Тел.: +38-097-514-56-36. E-mail: vgk2006@ukr.net
Тел.: +38-097-74-34-436. E-mail: olena.khodanitska@gmail.com
ORCID: [0000-0002-7801-933X](https://orcid.org/0000-0002-7801-933X), [0000-0001-5887-1755](https://orcid.org/0000-0001-5887-1755)

Встановлено вплив інгібітора росту з антигібереліновим механізмом дії хлормекватхлориду на ростові процеси, мезоструктуру листків, перерозподіл пластичних речовин та продуктивність льону олійного (*Linum usitatissimum* L.). Застосування хлормекватхлориду під час періоду бутонізації призводить до підвищення продуктивності льону олійного за рахунок оптимізації донорно - акцепторних взаємозв'язків у рослинному організмі. Під впливом ретарданту відбувається гальмування лінійного росту вегетативних органів з одночасною реструктуризацією анатомічної будови пагона та листків. Збільшення діаметра стебла завдяки кращому розвитку кори, ксилеми, потовщенню луб'яних волокон підвищує стійкість рослин льону олійного до вилягання. Препарат індукує посилений розвиток фотосинтетичного апарату: закладання більшої кількості листків, пролонгація їх активного функціонування, збільшення розмірів клітин хлоренхіми та покращення хлоропластогенезу. Підвищення фотосинтетичної продуктивності рослин льону олійного посилює утворення пластичних сполук в листках з наступним їх відтоком до генеративних органів, що призводить до інтенсифікації процесів карпогенезу, збільшення урожайності та покращення структури врожаю. За дії хлормекватхлориду підвищувався вміст олії в насінні льону та її покращувалася її якість.

Ключові слова: *Linum usitatissimum* L.; регулятори росту; фотосинтетичний апарат; морфогенез; продуктивність.

Вступ

Відомо, що гормональна система відіграє важливу роль у регуляції процесів морфогенезу рослин, причому фізіологічний ефект залежить не лише від концентрації окремих класів фітогормонів, але і від їх співвідношення (Hedden and Thomas, 2016; Rademacher, 2016). Використання препаратів на основі нативних фітогормонів, їх аналогів та модифікаторів дії дає можливість екзогенного впливу на врожайність та якість продукції сільськогосподарства (Li et al., 2010; Mo et al., 2016; Kendall and Storer, 2017). Розробка засобів регуляції донорно - акцепторної ("source-sink") системи рослин відкриває перспективи штучного перерозподілу потоків асимілятів з процесів вегетативного росту на потреби карпогенезу (формування і росту плодів), а отже може стати ефективним чинником підвищення урожайності сільськогосподарських культур (Yu et al., 2015; Rogach and Rogach, 2015; Bonelli et al., 2016). Застосування фітогормонів та синтетичних регуляторів росту дозволяє штучно змінювати морфогенез, активність ростових та фотосинтетичних процесів, регулювати навантаження рослин плодами та насінням (Altintas, 2011; Rogach et al., 2016; Macedo et al., 2017; Kuryata and Kravets, 2018). Застосування препаратів з протилежним механізмом дії для впливу на активність ростових процесів дозволяє штучно змодельовувати різний ступінь напруження донорно - акцепторних відносин в рослині і з'ясувати, через які морфологічні, анатомічні та фізіологічні зміни відбувається перерозподіл потоків асимілятів між органами рослини (Poprotska, 2014; Poprotska and Kuryata, 2017; Kuryata et al., 2017).

Серед сучасних регуляторів росту і розвитку рослин є препарати не лише рістстимулюючої дії, але й інгібітори ростових процесів, зокрема, дефоліанти, гербіциди, десиканти тощо. В агробіології широкого застосування набули ретарданти – сполуки різного хімічного складу, які виявляють антигіберелінову дію (Kong et al., 2013; Robudkiewicz, 2014; Koutroubas and Damalas, 2016). Так, ретарданти різних груп блокують синтез нативних гіберелінів або запобігають утворенню гормон-рецепторного комплексу, чим нівелюють ефект вже синтезованих фітогормонів (Peng et al., 2014; Rademacher, 2016; Rogach, 2017). Дефіцит гіберелінів призводить до змін у функціонуванні донорно - акцепторних зв'язків у рослинному організмі та уповільнення ростових процесів (Kumar et al., 2012; Matsoukis et al., 2015; Carvalho et al., 2016). Зниження запиту на асиміляти для росту вегетативних органів зумовлює накопичення надлишку пластичних речовин з наступним їх перерозподілом на процеси формування резервних речовин у насінні, плодах і органах запасання (Kuryata and Polyvaniy, 2018). Тому вплив ретардантів на рослини не обмежується гальмуванням лінійного росту, а часто виявляється в змінах інтенсивності фізіологічних процесів, покращенні продуктивності рослин, підвищенні якості врожаю, стійкості рослинного організму до стресових факторів тощо (De Sousa Lima et al., 2016; Kasem et al., 2015). Застосування аналогів фітогормонів або їх антагоністів широко використовується в рослинництві, оскільки дає можливість спрямовано впливати на взаємозв'язки органів-донорів та акцепторів асимілятів, а детальне встановлення фізіологічних механізмів їх дії дозволяє розробити нові ефективні технології виробництва сільськогосподарських культур (Yan et al., 2013; Yan et al., 2015; Ljung et al., 2015).

Льон олійний і продукти його переробки мають широке застосування в різних галузях господарства. Проте при вирощуванні культури виникає ряд проблем: отримання стабільного врожаю насіння по роках незалежно від метеорологічних умов, стійкість до вилягання, збільшення виходу лляної олії, покращення її якості та екологізація технологій вирощування. У зв'язку з цим, можливість впливу рістрегулюючих препаратів на морфогенез, продуктивність та олійність льону викликає суттєвий теоретичний і практичний інтерес.

Як ретардант серед агрохімікатів в Україні дозволено використовувати хлормекватхлорид (CCC) – β -хлоретилтриметиламонійний хлорид $[\text{Cl}-\text{CH}_2-\text{CH}_2\text{N}(\text{CH}_3)_3]^+\text{Cl}^-$, який отримують шляхом взаємодії дихлоретану з триметиламіном в одну стадію під тиском при температурі 80-90°C. Препарат малотоксичний, не виявляє канцерогенних та бластомогенних властивостей, не акумулюється і не розкладається в організмі і через 48 годин виводиться з нього, чим і визначається його широке використання в рослинництві. Антигіберелінова дія цього препарату пов'язана з інгібуванням активності ент-каурен-синтази при утворенні копаліпірофосфату з геранілгераніолдифосфату в процесі синтезу гіберелінів. В ґрунті ретардант розщеплюється до холінхлориду, холіну та бетаїну, які є природними метаболітами. Препарат проникає в рослинний організм переважно через листковий апарат, інгібує ріст розтягуванням клітин субапикальної меристеми, гальмує диференціацію конуса наростання, внаслідок чого етапи органогенезу уповільнюються (Kuryata, 2009). Встановлено чітку позитивну дію цього препарату на урожайність ряду культур, однак вплив його на продукційний процес олійних культур вивчено недостатньо (Altintas, 2011; Zhang et al., 2013). В зв'язку з цим, метою даної роботи було з'ясувати особливості морфогенезу, формування листкового апарату, накопичення та перерозподілу асимілятів між органами рослин льону олійного за дії хлормекватхлориду в зв'язку з продуктивністю культури.

Матеріали і методи досліджень

Експеримент проводили на посівах рослин льону олійного ВДСГДС Інституту кормів та сільського господарства Поділля НААН України у 2011-2014 рр. Площа ділянки становила 10 м², повторність досліду п'ятикратна. Агротехнічні заходи та прийоми при вирощуванні льону олійного застосовували відповідно до технологічної карти за стандартною технологією. Рослини льону олійного (сорту Орфей) одноразово обробляли водним розчином хлормекватхлориду (0,5%) у фазу бутонізації.

Морфологічні показники (висоту рослини, діаметр стебла в центральній частині, кількість листків, їх площу, масу сухої речовини) визначали кожні 10 діб. Мезоструктурну організацію визначали для листків одного віку та ярусу, для вивчення анатомічної будови стебла відбирали середні частини пагона. Для консервації зразків біологічного матеріалу використовували суміш рівних об'ємів гліцерину, етилового спирту, води, додаючи 1% формаліну. Вимірювання розмірів органів, клітин, діаметра судин проводили з використанням окулярного мікрометра МОВ-1-15х, а також цифрової камери для мікроскопа ScienceLab DCM 250. Для встановлення розмірів окремих клітин паренхіми листка проводили попередню мацерацію тканин в 5%-ому розчині оцтової кислоти в соляній кислоті (2 моль/л).

Визначення вмісту цукрів (моно- і дисахаридів) та крохмалю проводили йодометричним методом, кількості загального азоту – за методикою Кельдаля. Загальну кількість олії в лляному насінні визначали шляхом екстракції в апараті Сокслета, як розчинник використовували петролейний ефір. Кількісний вміст і якісний склад вищих жирних кислот визначали методом газової 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 - носій азот, швидкість проходження газу – 70 мл/хв. Температура колонки – 200°C, випаровувача – 230°C, полум'яно - іонізаційного детектора – 240°C. Аналітична повторність досліджень п'ятикратна (АОАС, 2010).

Визначення залишкової кількості хлормекватхлориду в насінні льону олійного проводили методом тонкошарової хроматографії, для чого використовували пластинки марки «Silufol UV-254» виробництва «Kavalier» (Чехія). Даний метод базувався на екстракційному видаленні хлормекватхлориду за допомогою ацетону та подальшому очищенні силікагелем в хроматографічній колонці. Хроматографування здійснювали у тонкому шарі катіоніту. Рухомим розчинником була сульфатна кислота (23%). Проявлення відбувалося за рахунок занурення пластинок у фосфорно-молібденову кислоту (11%), після чого проводили промивання водою протягом 30 хв. Далі пластинки опускали в 1%-й розчин дихлориду олова в 10%-й соляній кислоті. Вміст хлормекватхлориду встановлювали при зіставленні оптичної густини хроматограми дослідного зразка та стандартних розчинів, які визначали на спектрофотометрі СФ-46 (Росія) при довжині хвилі 730 нм. Рівень чутливості вимірювань становив 0,05 мг/кг. Для зернових та насіння стандартна похибка аналізу 0,01 мг/кг.

Статистичний аналіз отриманих експериментальних даних проводили за допомогою комп'ютерної програми «STATISTICA – 6» (StatSoft Inc.). Достовірність різниці експериментальних даних відносно контролю визначали з використанням t-критерію Стьюдента. В таблицях і рисунках представлені середні дані за вказані роки досліджень.

Результати

Нашими дослідженнями встановлено, що застосування ретарданту хлормекватхлориду на посівах льону олійного призводило до змін у формуванні стебла та листкового апарату льону олійного (табл. 1, 2). Відмічалось уповільнення лінійного росту і зменшення висоти стебла рослин льону по роках дослідження на 12-14% . Середнє значення висоти рослин під впливом CCC становило 46,5±1,6* см проти 53,5±2,0 см контролю, при цьому відмічалось достовірне збільшення поперечних розмірів стебла (табл. 1).

Потовщення стебла рослин льону за дії препарату відбувалося в першу чергу за рахунок більш інтенсивного формування кори та ксилеми. Збільшення товщини шару ксилеми відбувалося внаслідок формування більшої кількості провідних елементів – судин. Для культури льону характерним є значний розвиток луб'яних волокон у стеблі. Застосування ретарданту не впливало на число волокон лубу, однак збільшувалася кількість елементів важкого типу, які мали значно потовщені клітинні оболонки. Такі зміни в анатомічній організації стебла підвищували стійкість льону до вилягання, що має важливе значення в умовах надмірної кількості опадів, сильних вітрів, для збору врожаю.

Таблиця 1. Вплив хлормекватхлориду на анатомічну організацію стебла льону олійного

Показник	Контроль	Хлормекватхлорид
Діаметр стебла (мм)	2,71±0,11	3,63±0,12*
Товщина епідермісу (мкм)	18,52±0,41	20,84±0,53*
Товщина кори (мкм)	241,40±8,30	320,70±12,30*
Товщина ксилеми (мкм)	541,70±10,50	1016,50±12,80*
Кількість елементів ксилеми в ряду (шт.)	23,20±0,50	40,10±0,60*
Число луб'яних волокон в групі (шт.)	32,20±2,10	32,10±3,80
Діаметр луб'яного волокна (мкм)	29,10±0,50	39,40±0,60*
Товщина клітинної оболонки луб'яного волокна (мкм)	11,32±0,52	16,82±0,41*

Примітка: * - різниця достовірна при $P \leq 0,05$.

Провідну роль у формуванні врожаю відіграє наростання листової поверхні рослин, а також мезоструктурна організація листка (Kirizi et al, 2014). Нами встановлено, що у відповідь на зниження вмісту гіберелінів у рослині під впливом хлормекватхлориду формуються листки, які мають меншу площу поверхні. Однак кількість листків на одній рослині та їх загальна площа внаслідок інтенсивного галуження стебла під впливом ретарданту була більшою, ніж у контролі (табл. 2). Відмічено також зростання важливого показника продукційного процесу – чистої продуктивності фотосинтезу на протязі всього періоду плодоношення. Сукупність цих факторів зумовлює підвищення валової фотосинтетичної продуктивності і посилене утворення маси сухої речовини листків.

Окрім формування великої площі листової поверхні не менш важливою для продукційного процесу є тривалість їх функціонування як фотосинтетичного апарату. За результатами наших досліджень під впливом регулятора росту термін життя листків пролонгується (табл. 2). Відомо, що інтенсивність фотосинтетичних процесів значною мірою залежить від анатомо-морфологічної організації листка, яка в науковій літературі отримала назву «мезоструктура». Результати дослідів свідчать, що обробка посівів льону олійного хлормекватхлоридом призводила до потовщення листків (табл. 3). Збільшення товщини листової пластинки відбувається внаслідок розростання хлоренхіми. Так, за дії регулятора росту відмічалася збільшення розміру та об'єму клітин в основній фотосинтезуючій тканині – стовпчастій паренхімі листка в 1,5 рази. Водночас в губчастій тканині суттєвих змін не виявлено.

Таблиця 2. Вплив хлормекватхлориду на формування листового апарату рослин льону олійного

Показник	Період вегетації	Контроль	Хлормекватхлорид
Кількість листків на рослині (шт.)	Фаза цвітіння	90,9±4,21	99,5±4,64
	Фаза досягання (зелена стиглість)	50,1±2,13	57,8±2,52*
	Фаза досягання (жовта стиглість)	37,5±1,84	45,7±2,04*
Площа листків на рослині (м²)	Фаза цвітіння	0,014±0,0006	0,015±0,0008
	Фаза досягання (зелена стиглість)	0,009±0,0004	0,009±0,0003
	Фаза досягання (жовта стиглість)	0,007±0,0002	0,008±0,0002*
Маса сухої речовини листків (г на рослину)	Фаза цвітіння	0,37±0,015	0,42±0,018*
	Фаза досягання (зелена стиглість)	0,26±0,012	0,29±0,012*
	Фаза досягання (жовта стиглість)	0,21±0,012	0,24±0,013*
Чиста продуктивність фотосинтезу (г/м²·доба)	Фаза цвітіння	0,14±0,005	0,25±0,011*
	Фаза досягання (зелена стиглість)	0,23±0,009	0,39±0,015*
	Фаза досягання (жовта стиглість)	0,16±0,010	0,17±0,009

Примітка: див. табл.1.

При застосуванні хлормекватхлориду підвищення фотосинтетичної продуктивності здійснювалося також за рахунок процесів хлоропластогенезу. Так, використання препарату призводило до формування більшої кількості хлоропластів з одночасним зростанням їх розмірів. Зокрема об'єм хлоропластів у стовпчастій паренхімі становив на 13% більше, ніж в контролі, а в клітинах губчастої тканини – на 20%. Саме такі зміни мезоструктури листків і призводили до зростання показників чистої продуктивності фотосинтезу, що характеризують ефективність фотосинтетичної активності одиниці площі листка (табл. 3).

Таблиця 3. Вплив хлормекватхлориду на анатомічну організацію листка рослин льону олійного

Показник	Контроль	Хлормекватхлорид
Товщина листової пластинки (мкм)	144,7±1,4	170,7±3,4*
Стовпчаста паренхіма		
Довжина клітини (мкм)	35,6±2,1	39,9±2,0
Ширина клітини (мкм)	13,9±0,8	15,4±0,7
Об'єм клітини (мкм ³)	3824±171	5327±196*
Кількість хлоропластів у клітині (шт.)	12,9±0,5	14,5±0,6
Об'єм хлоропласта(мкм ³)	38,3±1,8	43,6±1,8*
Губчаста паренхіма		
Довжина клітини (мкм)	19,4±0,7	17,5±0,8
Ширина клітини (мкм)	16,2±0,6	14,2±0,6
Кількість хлоропластів у клітині (шт.)	6,2±0,3	8,9±0,3*
Об'єм хлоропласта(мкм ³)	30,7±1,4	37,1±1,6*

Примітка: див. табл.1.

Фітогормональні регулятори росту або їх антагоністи впливають на підвищення атрагувальної активності акцепторних зон, що призводить до посиленої фіксації вуглекислого газу під час фотосинтезу, збільшення фотосинтетичної продуктивності і перерозподілу асимілятів від листків до зон росту чи запасання (Mohammad and Mohammad, 2013; Cai et al., 2014; Ljung et al., 2015). Результати наших досліджень свідчать, що застосування хлормекватхлориду індукувало зміни в процесах накопичення вуглеводів протягом онтогенезу та перерозподілу їх між органами (табл. 4).

Таблиця 4. Вплив хлормекватхлориду на кількість неструктурних вуглеводів та азотовмісних речовин в рослинах льону олійного (% на суху речовину)

Органи рослин льону олійного	Період вегетації	Вміст вуглеводів (вільні цукри+крохмаль)		Вміст загального азоту	
		Контроль	Хлормекват-хлорид	Контроль	Хлормекват-хлорид
Стебло	Фаза цвітіння	11,1±0,08	10,8±0,10	0,96±0,011	1,16±0,022*
	Фаза досягання (зелена стиглість)	10,4±0,09	9,8±0,09*	0,75±0,033	0,84±0,025
	Фаза досягання (жовта стиглість)	7,7±0,08	7,4±0,06*	0,60±0,022	0,69±0,032*
Листки	Фаза цвітіння	11,2±0,08	12,2±0,07*	3,21±0,104	3,47±0,085
	Фаза досягання (зелена стиглість)	8,8±0,07	10,7±0,05*	2,13±0,086	2,44±0,060*
	Фаза досягання (жовта стиглість)	6,4±0,05	7,5±0,06*	1,75±0,091	1,95±0,105
Генеративні органи	Фаза цвітіння	21,2±0,12	20,1±0,11*	1,77±0,024	2,01±0,030*
	Фаза досягання (зелена стиглість)	11,8±0,07	10,7±0,09*	1,89±0,031	2,09±0,032*
	Фаза досягання (жовта стиглість)	8,1±0,09	6,5±0,06*	2,00±0,024	2,24±0,032*

Примітка: див. табл.1.

За дії хлормекватхлориду сумарний вміст неструктурних вуглеводів (крохмаль і вільні цукри) у листках протягом періоду вегетації у порівнянні з контролем, що спричинене формуванням більш потужної донорної сфери рослини під впливом ретарданту. Накопичення продуктів фотосинтезу в листках створює резерв пластичних речовин, які можуть бути використані для формування плодів та синтез запасних сполук в насінні. Надлишок асимілятів, які перерозподіляються

з листків, може використовуватися також на синтез структурних полісахаридів пагона, зокрема, ксилеми та луб'яних волокон, що призводить до потовщення стебла за дії інгібітора росту. Тому, на нашу думку, застосування ретарданту суттєво не змінювало рівень цукрів у стеблі дослідних рослин льону олійного. Показовим є зменшення вмісту неструктурних вуглеводів у вегетативних органах рослин контрольного і дослідного варіантів від фази цвітіння до завершення фази досягання насіння. На цьому етапі ростові процеси завершені, тому зменшення вмісту вуглеводів не може бути пояснено простим біорозбавленням. В цей період, очевидно, відбувається реутилізація надлишку тимчасово депонованих в листках і стеблах вуглеводів на потреби карпогенезу – процеси формування і росту плодів (коробочок). В той же час, більш інтенсивне зменшення вмісту вуглеводів у коробочках рослин дослідного варіанту відбувалося внаслідок біорозбавлення: у цьому варіанті закладалася значно більша кількість плодів.

Аналіз динаміки вмісту загального азоту в листках та стеблах льону олійного протягом періоду плодоношення свідчить про суттєве покращення азотного обміну за дії хлормекватхлориду – вміст елементу у вегетативних та генеративних органах рослин дослідного варіанту був більш високим протягом всього періоду вегетації (табл. 4).

Штучне втручання в роботу донорно-акцепторної системи рослини за допомогою регуляторів росту дозволяє перерозподіляти потоки асимілятів між її органами, що в кінцевому підсумку має на меті покращення врожайності культури. Отримані нами дані свідчать, що застосування хлормекватхлориду підвищувало продуктивність льону олійного за рахунок змін структурних показників урожаю (табл. 5). Внаслідок гальмування ретардантом синтезу гіберелінів зменшувався ефект домінування апікальних меристем, в результаті чого посилювалося галушення стебла і закладалася більша кількість плодів.

Формування більшого числа коробочок льону та насінин у них, а також збільшення маси насіння за використання препарату призводило до підвищення маси насіння, зібраного з однієї рослини. В цілому врожайність льону олійного під впливом хлормекватхлориду збільшувалася на 2,5 ц/га, що становить 13%. Подібні результати були отримані нами під час виробничих досліджень щодо оптимізації продукційного процесу льону олійного при використанні хлормекватхлориду. Під час виробничої перевірки продуктивність насіння льону за дії препарату становила 20,1 ц/га, тоді як в контролі – 18,2 ц/га.

Таблиця 5. Продуктивність рослин льону олійного за дії хлормекватхлориду

Показник	Контроль	Хлормекватхлорид
Число насінин у коробочці (шт.)	8,3±0,27	9,2±0,18*
Кількість плодів на рослині (шт.)	27,0±1,24	36,9±1,42*
Маса 1000 насінин (г)	7,9±0,23	8,16±0,30
Маса насіння з рослини (г)	1,8±0,12	2,8±0,13*
Урожайність (ц/га)	18,8±0,61	21,3±0,53*

Примітка: див. табл.1.

При формуванні та наливі насіння льону в якості резервної речовини накопичується олія, яка цінна високим вмістом ненасичених жирних кислот. Нами встановлено, що підвищення врожаю насіння льону при використанні хлормекватхлориду супроводжувалося достовірним збільшенням вмісту олії в ньому. В насінні контрольних рослин вміст олії становив 36,5±0,6%, тоді як у варіанті з ретардантом – 39,3±0,8%. Зважаючи на збільшення врожаю насіння та його олійності під впливом регулятора росту вихід олії становив 8,3 ц/га проти 6,8 ц/га у контролі.

Високі якісні показники лляної олії дозволяють використовувати її в різних галузях господарства, а також в харчуванні як джерело незамінних жирних кислот. Застосування хлормекватхлориду при вирощуванні льону олійного сприяє покращенню її якісних параметрів (табл. 6). Підвищення показників ефірного числа та числа омилення свідчить про збільшення кількості зв'язаних жирних кислот в олії. Водночас кількість вільних жирних кислот, що характеризується величиною кислотного числа олії, зменшувалася. Високі показники йодного числа вказують на значний вміст ненасичених жирних кислот в лляній олії.

Таблиця 6. Якісні характеристики лляної олії за дії хлормекватхлориду

Показник	Контроль	Хлормекватхлорид
Кислотне число (мг КОН на 1 г олії)	1,7±0,03	1,5±0,07*
Число омилення (мг КОН на 1 г олії)	162,5±1,92	170,6±2,42*
Ефірне число (мг КОН на 1 г олії)	160,8±2,82	168,8±2,12*
Йодне число (г I ₂ на 100 г олії)	153,7±4,62	168,4±1,47*

Примітка: див. табл.1.

Вміст жирних кислот та їх співвідношення між собою значною мірою визначають якість олії (Kumar et al., 2012). За результатами газорідинної хроматографії нами виявлено основні жирні кислоти лляної олії: пальмітинова (C 16),

пальмітолеїнова (C 16:1), стеаринова (C18), олеїнова (C 18:1), ліолева (C 18:2), α -ліноленова (C 18:3), гондоїнова (C 20:1) (табл. 7).

За дії хлормекватхлориду співвідношення жирних кислот олії льону змінювалося в бік ненасичених кислот. Так, при застосуванні препарату знижувався вміст насичених пальмітинової і стеаринової кислот. Водночас загальна концентрація ненасичених жирних кислот в олії оброблених рослин підвищувалася, що корелює із змінами величини йодного числа за дії ретарданту.

Токсикологічний контроль та дослідження залишкових кількостей біохімічних препаратів у продукції рослинництва є необхідною умовою екологічної безпеки при розробці технологій вирощування сільськогосподарських культур із використанням регуляторів розвитку. Методом тонкошарової хроматографії встановлено, що залишковий вміст хлормекватхлориду в насінні льону олійного становив 0,042 мг/кг, тобто значно нижчий за допустимі концентрації (0,1 мг/кг), які регламентовані ДСанПіН. 8.8.1.2.3.4.-000-2001.

Таблиця 7. Вміст жирних кислот в лляній олії за дії хлормекватхлориду (% на суху речовину)

Жирна кислота	Контроль	Хлормекватхлорид
Пальмітинова (C 16)	4,90±0,021	4,39±0,042*
Пальмітолеїнова (C 16:1)	0,07±0,012	0,05±0,011
Стеаринова (C 18)	4,19±0,070	3,57±0,062*
Олеїнова (C 18:1)	19,17±0,112	20,10±0,145*
Ліолева (C 18:2)	13,88±0,065	13,91±0,044
α -Ліноленова (C 18:3)	57,65±0,213	57,88±0,166
Гондоїнова (C 20:1)	0,15±0,013	0,09±0,011
Сума насичених кислот	9,09±0,18	7,96±0,14
Сума ненасичених кислот	90,92±0,31	92,04±0,35
Співвідношення ненасичені/насичені кислоти	10,00±0,27	11,56±0,31

Примітка: див. табл.1.

Обговорення

Використання синтетичних фітогормонів, їх аналогів та антагоністів індукує зміни у процесах гісто- і морфогенезу, що призводить до уповільнення ростових процесів в окремих органах та інтенсифікації метаболізму в інших частинах рослини. У зв'язку з цим модифікуються донорно-акцепторні зв'язки в рослинному організмі і потоки пластичних речовин, в першу чергу продуктів фотосинтезу, перерозподіляються в бік потужних акцепторів – процесів закладання плодів і формування насіння.

Внесення хлормекватхлориду на посівах льону олійного зумовлювало зміни в активності і направленості ростових процесів. Регулятор росту і розвитку уповільнював лінійний ріст, тому формувалися рослини нижчі, але відмічалася сильніше галузнення стебла порівняно з контролем. За дії препарату відбувалося потовщення стебла, в основі якого лежать зміни в анатомічній структурі: збільшувалася товщина кори, зростав діаметр луб'яних волокон, збільшувалося число елементів ксилеми у ряду. Отже, хлормекватхлорид суттєво впливав на активність латеральних меристем, сприяв формуванню більшої кількості провідних елементів та посилював процеси біосинтезу біополімерів клітинних стінок. Формування більш потужного стебла суттєво підвищує стійкість до вилягання оброблених рослин льону олійного, а також створює технологічні переваги при механізованому зборі урожаю.

Застосування хлормекватхлориду сприяло утворенню потужного фотосинтетичного апарату. Під впливом ретарданту на стеблі льону олійного формувалася більша кількість листків, а також подовжувався термін їх активного функціонування. Незважаючи на те, що площа одного листка суттєво не змінювалася або була меншою, ніж в контролі, загальна площа листків на рослині льону зростала. Вплив регулятора росту на асиміляційну поверхню реалізувався і через зміни в мезоструктурі листка. За дії препарату розміри та об'єм клітин стовпчастої хлоренхіми збільшувалися, зростала кількість і величина хлоропластів у стовпчастих та губчастій тканині листка, що призводило до зростання показнику чистої продуктивності фотосинтезу, підвищення фотосинтетичної продуктивності, більш інтенсивного приросту маси сухої речовини рослин льону олійного. Отже, обробка ретардантом сприяла підвищенню валової фотосинтетичної продуктивності рослин льону олійного, що є важливою передумовою підвищення урожайності культури.

Відомо, що регулятори розвитку рослин впливають на синтез фітогормонів або змінюють їх активність, що призводить до порушення співвідношення між різними класами біологічно активних речовин та модифікацій в функціонуванні рослини як донорно-акцепторної системи. Тому застосування рістрегулюючих препаратів супроводжується змінами в біосинтезі асимілятів та їх наступному перерозподілі між органами. При використанні хлормекватхлориду в листках утворювалася більша кількість вуглеводів, які накопичувалися і формували потужний резерв пластичних сполук для формування міцного стебла, закладки більшого числа плодів, наливу насіння. Водночас крохмаль і вільні цукри включалися в метаболізм та використовувалися для накопичення в насінні олії. У період формування плодів процеси морфогенезу, вегетативного росту уповільнювалися, тому саме карпогенез виявлявся потужним акцептором

пластичних речовин, а потік асимілятів був направлений на розвиток генеративних органів, що призводило до зниження концентрації неструктурних вуглеводів у вегетативних органах.

Такий перерозподіл асимілятів в бік плодів зумовлював підвищення продуктивності за рахунок змін у структурі врожаю. При застосуванні хлормекватхлориду відбувалося посилене галуження стебла, в результаті чого закладалося більше число плодів – коробочок. Під впливом препарату також збільшувалася кількість насінин в плодах, маса окремої насінини та маса насіння з рослини льону олійного. Використання ретарданту стимулювало більш інтенсивний синтез резервних сполук в насінні льону, внаслідок чого вихід олії зростав. За дії регулятора росту покращувалися якісні параметри лляної олії, відмічалася збільшення ступеня ненасиченості олії, про що свідчать показники йодного числа і результати аналізу якісного складу та кількісного вмісту жирних кислот.

Дослідженнями встановлено, що хлормекватхлорид не акумулювався в рослинах льону олійного. Вміст залишкових кількостей ретарданту в кінцевій продукції значно нижчий, ніж допустимі концентрації, що дає можливість використовувати насіння та олію льону в харчовій та фармакологічній промисловості.

Таким чином, застосування хлормекватхлориду на посівах льону олійного в період бутонізації при стандартній технології вирощування призводить до морфологічної перебудови рослин, кращого розвитку листового апарату та утворення більшої кількості плодів, що сприяє покращенню продуктивності культури.

Висновки

Використання хлормекватхлориду під час періоду бутонізації призводить до підвищення продуктивності льону олійного за рахунок оптимізації донорно - акцепторних взаємозв'язків у рослинному організмі. Під впливом ретарданту відбувається гальмування лінійного росту вегетативних органів з одночасною реструктуризацією анатомічної будови пагона та листків. Збільшення діаметра стебла завдяки кращому розвитку кори, ксилеми, потовщенню луб'яних волокон підвищує стійкість рослин льону олійного до вилягання. Препарат індукує посилений розвиток фотосинтетичного апарату: закладання більшої кількості листків, пролонгація їх активного функціонування, збільшення розмірів клітин хлоренхіми та покращення хлоропластогенезу. Підвищення фотосинтетичної продуктивності рослин льону олійного посилює утворення пластичних сполук в листках з наступним їх відтоком до генеративних органів, що призводить до інтенсифікації процесів карпогенезу, збільшення урожайності та покращення структури врожаю. За дії хлормекватхлориду підвищувався вміст олії в насінні льону та покращувалася її якість.

References

- Altintas, S. (2011). Effects of chlormequat chloride and different rates of prohexadione-calcium on seedling growth, flowering, fruit development and yield of tomato. *African Journal of Biotechnology*, 10(75), 17160–17169, doi: [10.5897/AJB11.2706](https://doi.org/10.5897/AJB11.2706).
- AOAC (2010). Official Methods of Analysis of Association of Analytical Chemist International 18 th ed. Rev. 3. 2010. Asso of Analytical Chemist. Gaithersburg, Maryland, USA.
- 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, 215–225. doi: [10.1016/j.fcr.2016.09.003](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.003).
- De Sousa Lima, G. M., Pereira M.C.T., Oliveira, M.B., Nietzsche S., Mizobutsi G.P., Filho, W.M. (2016). Floral induction management in 'Palmer' mango using uniconazole. *Ciencia Rural*, 46 (8), 1350–1356. doi: [10.1590/0103-8478cr20150940](https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20150940).
- Cai, T., Xu, H., Peng, D., Yin, Y., Yang, W., Ni, Y., Chen, X., Xu, C., Yang, D., Cui, Z., Wang, Z. (2014). Exogenous hormonal application improves grain yield of wheat by optimizing tiller productivity. *F Crop Res*, 155, 172–183. doi: [10.1016/j.fcr.2013.09.008](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.008).
- Carvalho, M.E.A., Castro, C.P.R., Castro F.M.V., Mendes A.C.C. (2016). Are plant growth retardants a strategy to decrease lodging and increase yield of sunflower. *Comunicata Scientiae*, 7(1), 154–164. doi: [10.14295/CS.v7i1.1286](https://doi.org/10.14295/CS.v7i1.1286).
- Hedden, P., Thomas, S. G. (2016). The Gibberellins. John Wiley & Sons. doi: [10.1002/9781119210436](https://doi.org/10.1002/9781119210436).
- Kasem, M. M., Abd El-Baset, M.M. (2015). Studying the Influence of Some Growth Retardants as a Chemical Mower on Ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Journal of Plant Sciences*, 3(5), 255–258. doi: [10.11648/j.jps.20150305.12](https://doi.org/10.11648/j.jps.20150305.12).
- Kendall, S. L., Storer, P M. (2017). Berry Measuring canopy size and nitrogen content in oilseed rape for variable plant growth regulator and nitrogen fertiliser application. *Advances in Animal Biosciences*, 8, 299–302. doi: [10.1017/S2040470017000875](https://doi.org/10.1017/S2040470017000875).
- Kiriziy, D.A., Stasyk, O.O., Pryadkina, G.A. Shadchyna, T.M. (2014). Fotosintez. T.2. Assimilyatsiya CO₂ i mehanizmy jejyo regulyatsii. Logos, Kiev. (in Russian)
- Kong, E., Liu, D., Guo X., Yang, W., Sun, J., Li, X., Zhan, K., Cui, D., Lin, J., Zhang, A. (2013). Anatomical and chemical characteristics associated with lodging resistance in wheat. *Crop J.* (1), 43–49. doi: [10.1016/j.cj.2013.07.012](https://doi.org/10.1016/j.cj.2013.07.012).
- Koutroubas, S. D., Damalas, C. A. (2016). Morpho-physiological responses of sunflower to foliar applications of chlormequatchloride (CCC) (2016). *Bioscience Journal*, 32(6), 1493–1501. DOI: [10.14393/BJ-v32n6a2016-33007](https://doi.org/10.14393/BJ-v32n6a2016-33007).
- Kumar, S., Sreenivas, G., Satyanarayana, J., Guha, A. (2012). Paclobutrazol treatment as a potential strategy for higher seed and oil yield in field-grown *Camelina sativa* L. Crantz. *BSK Research Notes* 5(1), 1–13. doi: [10.1186/1756-0500-5-137](https://doi.org/10.1186/1756-0500-5-137).
- Kuryata, V. G. (2009). Retardanty – modyfikatory gormonalnogo statusu roslyn. *Fiziologija roslyn: problemy ta perspektyvy rozvytku*. T.1. Logos, Kyiv (in Ukrainian).
- Kuryata, V.G., Poprotska, I. V., Rogach, T. I. (2017). The impact of growth stimulators and retardants on the utilization of reserve lipids by sunflower seedlings. *Regul. Mech. Biosyst.*, 8(3), 317–322. doi: [10.15421/021750](https://doi.org/10.15421/021750).

- 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://dx.doi.org/10.15421/2018_222
- Kuryata, V.G., Polyvanyi, S.V. (2018). Formation and functioning of source-sink relation system of oil poppy plants under treptolem treatment in connection with productivity of crop. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(1), 11-20. DOI: http://dx.doi.org/10.15421/2018_182
- Li, N., Li, J.M., Zhai, Z., Li, Z.H., Duan, L.S. (2010) Effects of chemical regulator on the lodging resistance traits, agricultural characters and yield of maize. *J Maize Sci* 18:38–42. doi: [10.13597/j.cnki.maize.science.2010.06.015](https://doi.org/10.13597/j.cnki.maize.science.2010.06.015)
- Ljung, K., Nemhauser, J.L., Perata, P. (2015). New mechanistic links between sugar and hormone signalling networks. *Current Opinion in Plant Biology*, 25, 130–137. doi: [10.1016/j.pbi.2015.05.022](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.05.022)
- Macedo, W.R., Araujo, D. K., Santos, V.M., Camargo, G.M., Castroand, P.R. (2017). Plant growth regulators on sweet sorghum: physiological and nutritional value analysis. *Comunicata Scientiae*, 8(1), 170–175. DOI: [10.14295/CS.v8i1.1315](https://doi.org/10.14295/CS.v8i1.1315)
- Matsoukis, A., Gasparatos, D., Chronopoulou-Sereli A. (2015). 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*, 27(1), 121–125. DOI: [10.9755/ejfa.v27i1.17450](https://doi.org/10.9755/ejfa.v27i1.17450)
- Mo, Z.W., Pan S.G., Kanu, A.S., Li, W., Duan, M.Y., Tang, X.R. (2016). Exogenous application of plant growth regulators induce chilling tolerance in direct seeded super and non-super rice seedlings through modulations in morpho-physiological attributes. *Cereal Research Communications*, 44(3), 524–534. doi: [10.1556/0806.44.2016.010](https://doi.org/10.1556/0806.44.2016.010)
- Mohammad, N.K., Mohammad, F. (2013). Effect of GA₃, N and P ameliorate growth, seed and fibre yield by enhancing photosynthetic capacity and carbonic anhydrase activity of linseed. *Integrative Agriculture*, 12(7), 1183–1194. doi: [10.1016/S2095-3119\(13\)60443-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60443-8)
- Peng, D., Chen, X., Yin, Y., Lu, K., Yang, W., Tang, Y., Wang, Z. (2014). Lodging resistance of winter wheat (*Triticum aestivum* L.): Lignin accumulation and its related enzymes activities due to the application of paclobutrazol or gibberellin acid. *F. Crop Res* (157), 1–7. doi: [10.1016/j.fcr.2013.11.015](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.11.015)
- Pobudkiewicz, A. (2014). Influence of growth retardant on growth and development of *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch. *Acta Agrobotanica*, 67(3), 65–74. doi: [10.5586/aa.2014.030](https://doi.org/10.5586/aa.2014.030)
- Poprotska I.V. (2014). Zminy v polisakharydnomu kompleksi klitynykh stinok simiadolei prorostkiv harbuza za riznoi napruzhenosti donorno-aktseptornykh vidnosyn v protsesi prorostannia. *Fyzyolohyia y byokhymyia kulturnykh pastenyi*, 46(3), 190–195. (in Ukrainian).
- 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), 71-76. doi.org/10.15421/021713
- Rademacher, W. (2016). Chemical regulators of gibberellin status and their application in plant production. *Annual Plant Reviews*, 49, 359–403. doi: [10.1002/9781119312994.apr0541](https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0541)
- Rogach, V.V. (2017). Influence of growth stimulants on photosynthetic apparatus, morphogenesis and production process of eggplant (*Solanum melongena*). *Biosystems Diversity*, 25 (4), 297-304.
- Rogach, V.V., Rogach, T.I. (2015). Vplyv syntetychnykh stymulyatoriv rostu na morfofizyologichni harakterystyky ta biologichnu produktyvnist' kul'tury kartopli [Influence of synthetic growth stimulants on morphological and physiological characteristics and biological productivity of potato culture]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.*, 23(2), 221–224 (in Ukrainian). doi: [10.15421/011532](https://doi.org/10.15421/011532)
- Rogach, V. V., Poprotska, I. V., Kuryata, V. G. (2016). Diya giberelinu ta retardantiv na morfogenez, fotosyntetychnyj aparat i produktyvnist' kartopli [Effect of gibberellin and retardants on morphogenesis, photosynthetic apparatus and productivity of the potato]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.*, 24(2), 416-419 (in Ukrainian). doi: [10.15421/011656](https://doi.org/10.15421/011656)
- Yan, Y., Wan, Y., Liu, W., Wang, X., Yong, T., Yang, W. (2015). Influence of seed treatment with uniconazole powder on soybean growth, photosynthesis, dry matter accumulation after flowering and yield in relay strip intercropping system. *Plant Production Science*, 18(3), 295–301. doi.org/10.1626/pps.18.295.
- Yan, W., Yanhong, Y., Wenyu, Y., Taiwen, Y., Weiguo, L., Wang Xiaochun (2013). Responses of root growth and nitrogen transfer metabolism to uniconazole, a growth retardant, during the seedling stage of soybean under relay strip. *Communications in Soil Science and Plant Analysis Intercropping System*, 44(22), 3267–3280. doi: [10.1080/00103624.2013.840838](https://doi.org/10.1080/00103624.2013.840838).
- 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), 844–857. doi: [10.1016/j.tplants.2015.10.009](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.10.009)
- Zhang, W., Xu, F., Hua, C., Cheng, S. (2013). Effect of chlorocholine chloride on chlorophyll, photosynthesis, soluble sugar and flavonoids of *Ginkgo biloba*. *Not Bot Horti Agrobi*, 41(1), 97–103. doi: [10.15835/nbha4118294](https://doi.org/10.15835/nbha4118294)

Citation:

Kuryata, V.G., Khodanitska, O.O. (2018). Features of anatomical structure, formation and functioning of leaf apparatus and productivity of linseed under chlormequatchloride treatment. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(1), 918–926.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0. License