

<https://doi.org/10.15407/frg2022.02.214>

УДК (581.1:582.926.2):661.162.65/66

## МОРФОГЕНЕЗ, ФОТОСИНТЕЗ І ПРОДУКТИВНІСТЬ ПЕРЦЮ (*CAPSICUM ANNUUM* L.) ЗА ВПЛИВУ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ З РІЗНИМИ НАПРЯМАМИ ТА МЕХАНІЗМАМИ ДІЇ

В.В. РОГАЧ<sup>1</sup>, Д.А. КІРІЗІЙ<sup>2</sup>, В.Г. КУР'ЯТА<sup>1</sup>, Т.І. РОГАЧ<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Вінницький державний педагогічний університет імені Михайла Коцюбинського  
21100 Вінниця, вул. Острозького, 32

e-mail: rogachv@ukr.net

<sup>2</sup>Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України  
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17

Вивчали особливості ростових процесів, формування листкового апарату, його мезоструктуру, фотосинтез, дихання, транспірацію, а також продуктивність рослин перцю солодкого під впливом синтетичних аналогів гормонів-стимуляторів і ретардантів, що відрізняються за механізмом дії. Показано, що обробка стимуляторами росту збільшувала, а інгібіторами гібереліну зменшувала лінійні розміри рослин перцю солодкого сорту Антей. Встановлено, що 6-бензиламінопурин (6-БАП), гіберелова кислота (ГК<sub>3</sub>) та тебуконазол (EW-250) підвищували кількість листків на рослині, тоді як за обробки есфоном (2-ХЕФК) та хлормекватхлоридом (ССС-750) показник був меншим за контрольний, а за дії 1-нафтилоцтової кислоти (1-НОК) практично не змінювався. Усі стимулятори росту та ретарданти EW-250 і ССС-750 збільшували масу сирої речовини листків, стебел і коренів, а також масу сухої речовини цілої рослини, тоді як обробка 2-ХЕФК зменшувала їх. Усі регулятори росту (крім 2-ХЕФК) підвищували середню площу листка та загальну площу листків на рослині у фазу формування плодів. Інгібітори гібереліну та 6-БАП достовірно збільшували вміст суми хлорофілів у листках перцю. За дії ГК<sub>3</sub> показник знижувався, а обробка 1-НОК його достовірно не змінювала. 2-ХЕФК, EW-250, ССС-750 та 6-БАП потовщували хлоренхіму листків перцю. За дії усіх регуляторів росту, окрім 1-НОК, зростав об'єм клітин стовпчастої паренхіми, а під впливом ГК<sub>3</sub>, 6-БАП та EW-250 також збільшувалися розміри клітин губчастої паренхіми. Стимулятори росту 1-НОК і ГК<sub>3</sub> та ретарданти EW-250 і ССС-750 достовірно зменшували кількість клітин продохів, а за обробки 6-БАП та 2-ХЕФК спостерігалася тенденція до їх зменшення. Інтенсивності фотосинтезу, фото- і темного дихання демонстрували стійку тенденцію до підвищення за дії регуляторів росту (крім ГК<sub>3</sub>), а транспірації, навпаки — до зменшення. В цілому обробка регуляторами росту (крім 2-ХЕФК) інтенсифікувала цвітіння рослин і підвищувала їхню господарську продуктивність. Найефективнішим для підвищення продуктивності культури виявилось застосування 6-БАП та EW-250.

**Ключові слова:** *Capsicum annuum* L., перець, стимулятори росту, ретарданти, морфогенез, листковий апарат, мезоструктура, хлорофіл, фотосинтез, дихання, продуктивність.

Цитування: Рогач В.В., Кірізій Д.А., Кур'ята В.Г., Рогач Т.І. Морфогенез, фотосинтез і продуктивність перцю (*Capsicum annuum* L.) за впливу регуляторів росту з різними напрямками та механізмами дії. *Фізіологія рослин і генетика*. 2022. 54, № 3. С. 214—232. <https://doi.org/10.15407/frg2022.02.214>

Відомо, що регулятори росту діють на рослинний організм переважно через його гормональну систему, яка, у свою чергу, контролює функціонування меристематичних тканин. Пришвидшення або сповільнення функціонування меристем різних органів впливає на морфогенез і продукційний процес цілої рослини [1]. Насамперед це здійснюється через формування й функціонування листкового апарату як основного донора асимілятів для процесів онтогенезу [2].

Відповідно до сучасних уявлень, рослинний організм являє собою складнопідпорядковану донорно-акцепторну (source-sink) систему, де головним донором асимілятів є фотосинтетичний апарат, а всі інші частини рослини виступають у ролі акцепторів [3]. Регуляція донорно-акцепторних відносин у рослині є найвищим рівнем в ієрархії процесів, що забезпечують її функціонування як цілісної системи [4]. Дослідження взаємодії фотосинтетичних і ростових процесів та їхніх зв'язків з біологічною продуктивністю основних сільськогосподарських культур є одним з головних завдань сучасної фізіології рослин [5].

У рослин овочевих пасльонових культур, які характеризуються потужними акцепторними зонами, регуляція лінійного росту є важливим компонентом впливу на продукційний процес [6–8]. Застосування регуляторів росту, що різняться за напрямом дії, дає змогу впливати на донорно-акцепторну систему рослини через посилення або послаблення акцептування пластичних речовин осьовими вегетативними органами, а також контролювати закладання бічних вегетативних і генеративних органів [9–12].

Метою роботи було дослідити особливості ростових процесів, формування листкового апарату, його активність, а також вплив на елементи продуктивності у рослин перцю за дії синтетичних аналогів основних гормонів-стимуляторів росту й ретардантів — інгібіторів гібереліну, що різняться за механізмом дії.

## Методика

Рослини вирощували в умовах вегетаційного дослідження в ґрунтовій культурі у непрозорих пластмасових посудинах місткістю 10 л (по 3 рослини у посудині) за природного освітлення. Ґрунт сірий лісовий опідзолений крупнопилювато-середньосуглинковий. Ґрунтово-піщану суміш для набивання посудин готували у співвідношенні 3 : 1. Вологість ґрунту впродовж вегетації підтримували на рівні 60 % ПВ.

Рослини перцю солодкого сорту Антей на початку фази бутонізації одноразово обприскували до повного змочування листків 0,005 %-ми розчинами 1-нафтилоцтової кислоти (1-НОК), гібереллової кислоти (ГК<sub>3</sub>) та 6-бензиламінопурина (6-БАП), а також 0,25 %-м розчином хлормекватхлориду (ССС-750), 0,025 %-м розчином тебуконазолу (EW-250) та 0,15 %-м розчином есфону (2-ХЕФК). Контрольні рослини обприскували водою. Повторність вегетаційного дослідження десятиразова [13].

Морфологічні показники визначали кожні 10 днів після обробки. Маса окремих органів визначали зважуванням на лабораторних вагах. Площу листків визначали ваговим методом [14]. Мезоструктурну організацію листка вивчали у період карпогенезу на фіксова-

ному матеріалі [15]. Для фіксації матеріалу застосовували суміш однакових частин етилового спирту, гліцерину, води з додаванням 1 %-го формаліну. Розміри окремих клітин хлоренхіми визначали на препаратах, одержаних методом часткової мацерації тканин листка. Мацеруючим агентом був 5 %-й розчин оцтової кислоти в 2 М соляній кислоті. Для анатомічного аналізу відбирали листки середнього ярусу, які повністю закінчили ріст [16]. Анатомічні елементи вимірювали за допомогою мікроскопа «Мікмед-1» та окулярного мікрометра МОВ-1-15×. Повторність вимірювань тридцятип'ятиразова.

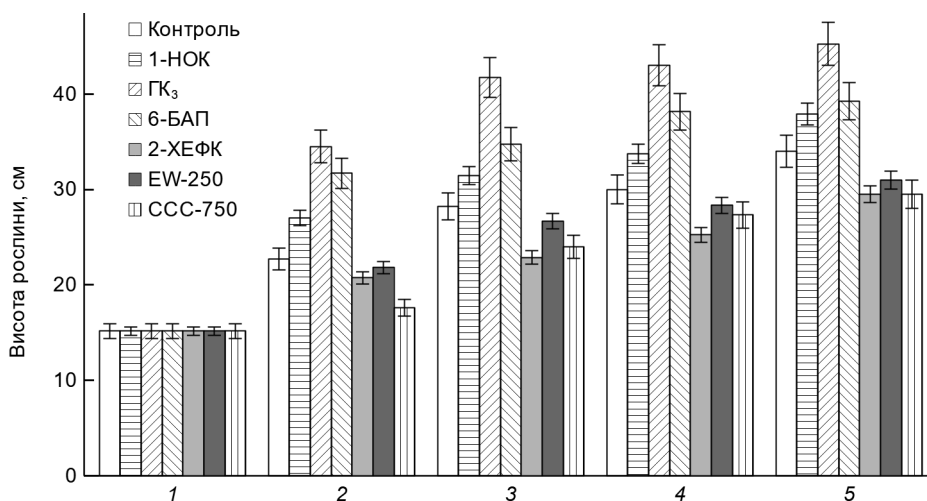
Вміст суми хлорофілів визначали у сирій речовині листків спектрофотометричним методом на спектрофотометрі СФ-16 у п'ятиразовій повторності [17].

Інтенсивність вуглекислотного газообміну вимірювали на невідокремлених від рослини листках середнього ярусу, що закінчили ріст, у контрольованих умовах на установці, змонтованій на основі інфрачервоного оптико-акустичного газоаналізатора ПІАМ-5М. Ділянку листка вміщували в термостатовану (25 °С) листову камеру розміром 3×7 см. Листок освітлювали світлодіодним прожектором ТА-11 50W з колірною температурою 5200 К. Інтенсивність освітлення становила 1800 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с) ФАР. Через камеру продували атмосферне повітря з природною концентрацією CO<sub>2</sub> зі швидкістю 1 л/хв. Інтенсивність фотосинтезу і транспірації реєстрували через 40–50 хв після початку освітлення листка в камері, коли показники газообміну виходили на стаціонарний рівень. Інтенсивність транспірації визначали портативним газоаналізатором EGM-5 (PP Systems, USA) за різницею вологості повітря на вході й виході з камери. Інтенсивність фотодихання оцінювали за викидом CO<sub>2</sub> листком впродовж 1 хв після вимикання світла. Розрахунки показників газообміну проводили за стандартною методикою [18]. Повторність вимірювань триразова.

У тексті, таблицях і на графіках наведено середньоарифметичні значення та їхні стандартні похибки. Результати обробляли статистично за допомогою комп'ютерної програми Statistica-6.0. Застосовували однофакторний дисперсійний аналіз, відмінності між середніми значеннями обчислювали за критерієм ANOVA, їх вважали вірогідними за  $p \leq 0,05$ .

### Результати та обговорення

Важливою морфометричною характеристикою рослини є її висота. Встановлено, що регулятори росту по-різному впливали на лінійні розміри перцю солодкого сорту Антей. Серед варіантів із рістстимулювальними препаратами на кінець досліджуваного періоду найвищими були рослини, оброблені ГК<sub>3</sub> (на 33 % порівняно з контролем) (рис. 1). Після застосування 1-НОК висота рослин збільшувалася на 12 %, а за дії 6-БАП — на 15 %. Антигіберелінові препарати 2-ХЕФК, EW-250 та ССС-750 зменшували висоту рослин відповідно на 13 %, 8 та 13 %. Ці результати узгоджуються з літературними даними щодо впливу регуляторів росту з різним механізмом дії на тривалість та інтенсивність росту культурних і дикорослих форм рослин [19–21].

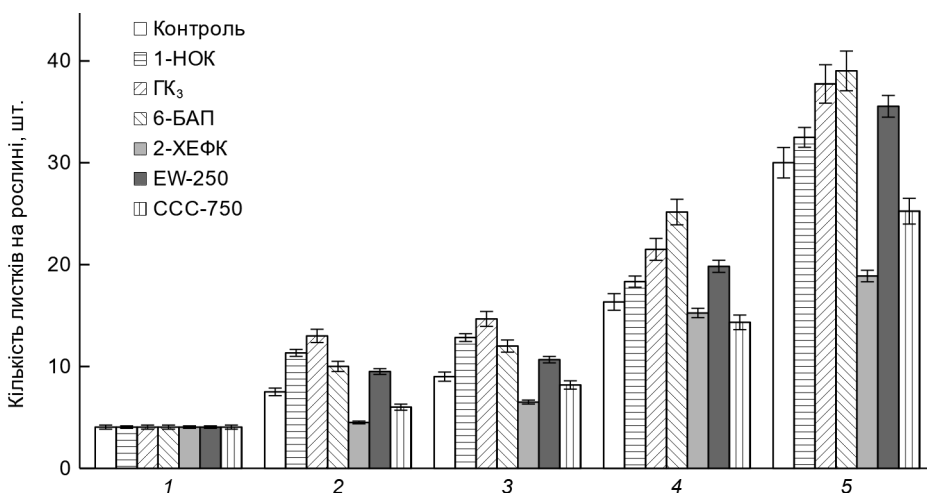


**Рис. 1.** Вплив обробки у фазу бутонізації регуляторами росту на висоту рослин перцю сорту Антей:

1 — день обробки; 2 — 10-й день після обробки; 3 — 20-й день після обробки; 4 — 30-й день після обробки; 5 — 40-й день після обробки

Оскільки основним донором асимілятів у рослині є фотосинтектичний апарат, важливо встановити особливості впливу різних регуляторів росту на листки. Нами виявлено, що найбільше листків на рослині у період карпогенезу спостерігалось після обробки 6-БАП — на 30 % порівняно з контролем (рис. 2). GK<sub>3</sub> та EW-250 збільшували кількість листків відповідно на 26 та 19 %. Натомість за дії 2-ХЕФК та CCC-750 спостерігалось зменшення цього показника відповідно на 37 і 16 %, а 1-НОК достовірно не змінювала його.

За літературними даними, зростання кількості листків під впливом регуляторів росту було зафіксовано у рослин томатів за обробки



**Рис. 2.** Вплив обробки у фазу бутонізації регуляторами росту на кількість листків на рослині перцю сорту Антей:

1 — день обробки; 2 — 10-й день після обробки; 3 — 20-й день після обробки; 4 — 30-й день після обробки; 5 — 40-й день після обробки

ТАБЛИЦЯ 1. Вплив регуляторів росту на масу вегетативних органів рослин перцю сорту Антей на початку фази формування плодів ( $n = 10$ ,  $x \pm SD$ )

Показник	Контроль	1-НОК	ГК <sub>3</sub>	6-БАП	2-ХЕФК	EW-250	ССС-750
Маса сирої речовини листків, г	11,11±0,32	14,22±0,44*	13,81±0,41*	14,66±0,35*	4,93±0,15*	12,44±0,38*	12,65±0,39*
Маса сирої речовини стебел, г	8,12±0,25	9,32±0,28*	18,88±0,61*	12,74±0,39*	6,61±0,22*	10,75±0,33*	18,81±0,66*
Маса сирої речовини коренів, г	4,12±0,12	5,11±0,15*	5,93±0,19*	5,14±0,18*	3,32±0,11*	4,61±0,17*	6,67±0,21*
Маса сухої речовини рослини, г	7,09±0,23	9,41±0,28*	11,31±0,35*	9,98±0,28*	4,34±0,14*	8,64±0,29*	10,72±0,33*

\*Тут і в табл. 2—4: — різниця з контролем достовірна за  $p \leq 0,05$ .

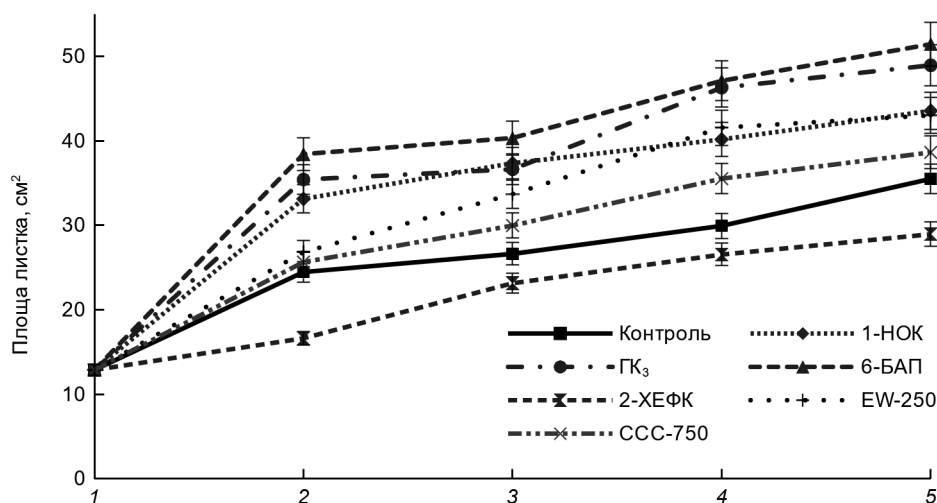
різними концентраціями ГК<sub>3</sub> [22] та 1-НОК [23]. Обробка насіння баклажана біопрепаратами на основі синтетичного цитокінінового стимулятора із групи N-оксидпіридинів (епін-екстра) збільшувала кількість листків на 5—12 % [24]. Також відомо про позитивний вплив інгібіторів гібереліну на листовий апарат сільськогосподарських культур. Зокрема, прогексадіон-Са збільшував кількість листків у рослин томатів [25], уніконазол — у ячменю [26], а мепікватхлорид — у соняшника [27].

Всі досліджені нами стимулятори росту й ретарданти EW-250 і ССС-750 підвищували масу сирої речовини листків, однак вплив стимуляторів росту був сильніший (табл. 1).

Одним із найважливіших показників потужності фотосинтетичного апарату, що впливає на продуктивність рослин, є площа листків. Відомо, що стимулятори росту зазвичай збільшують цей показник, а при застосуванні ретардантів на різних культурах ефект може бути неоднозначним. Так, під впливом препарату 1-НОК зростала площа листків у куркуми, натомість ретардант цикоцель зменшував її [28]. При застосуванні стимуляторів росту 1-НОК, ГК<sub>3</sub> та ретарданту мепікватхлориду збільшувалась площа листків у бавовнику [20]. Зростання площі листової поверхні спостерігали й інші дослідники при застосуванні ГК<sub>3</sub>, 1-НОК та кінетину на культурі томату [23]. Збільшення площі листків за обробки ГК<sub>3</sub> зафіксовано у батату [29]. Водночас триазолпохідний ретардант уніконазол зменшував площу листків у рослин сої [30], а паклобутразол — у нарцису [31].

Ми дослідили динаміку середньої площі одного листка на рослині перцю за обробки регуляторами росту. Встановлено, що найбільше цей показник зростає після застосування стимуляторів росту 6-БАП та ГК<sub>3</sub> (відповідно на 45 % та 38 %) (рис. 3). Менш істотним було зростання площі листка після обробки ретардантами EW-250 та ССС-750 (відповідно на 21 та 9 %). Після обробки 2-ХЕФК середня площа листової пластинки зменшилась на 19 %.

Загальна площа листової поверхні цілої рослини на початку фази формування плодів

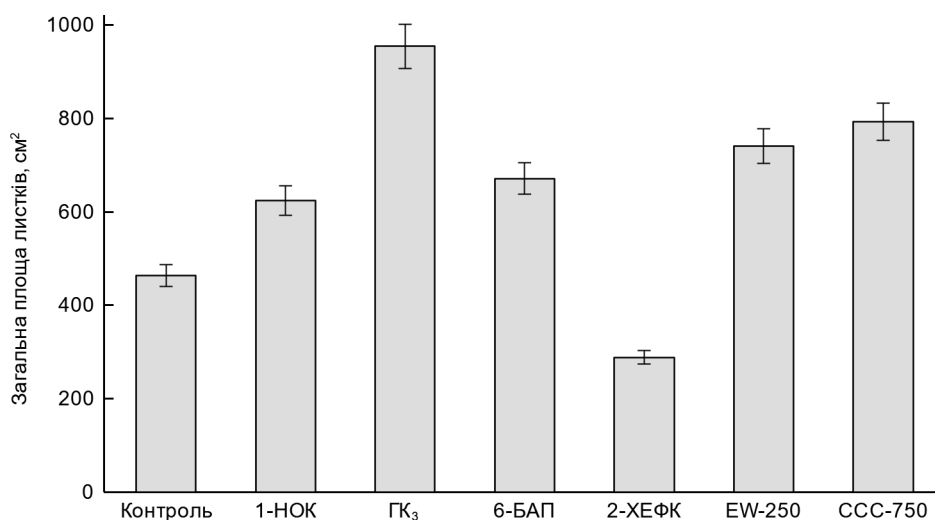


**Рис. 3.** Вплив обробки у фазу бутонізації регуляторами росту на середню площу листка перцю сорту Антей:

1 — день обробки; 2 — 10-й день після обробки; 3 — 20-й день після обробки; 4 — 30-й день після обробки; 5 — 40-й день після обробки

була найбільшою після застосування ГК<sub>3</sub> та ССС-750 (рис. 4). При цьому її показник був вищим порівняно з контролем відповідно на 106 і 71 %. Після застосування ретарданту EW-250 площа листків зросла на 60 %, а синтетичний цитокинін 6-БАП та ауксин 1-НОК збільшили її відповідно на 45 і 35 %. Після обробки 2-ХЕФК вона зменшилась на 38 % порівняно з контролем.

Зміни структури листкового апарату позитивно вплинули на інші анатомо-морфологічні показники рослин. Так, усі регулятори росту, крім 2-ХЕФК, підвищили масу сирової речовини стебел і коренів.



**Рис. 4.** Вплив обробки у фазу бутонізації регуляторами росту на загальну площу листків на рослині перцю сорту Антей на початку фази формування плодів:

1 — день обробки; 2 — 10-й день після обробки; 3 — 20-й день після обробки; 4 — 30-й день після обробки; 5 — 40-й день після обробки

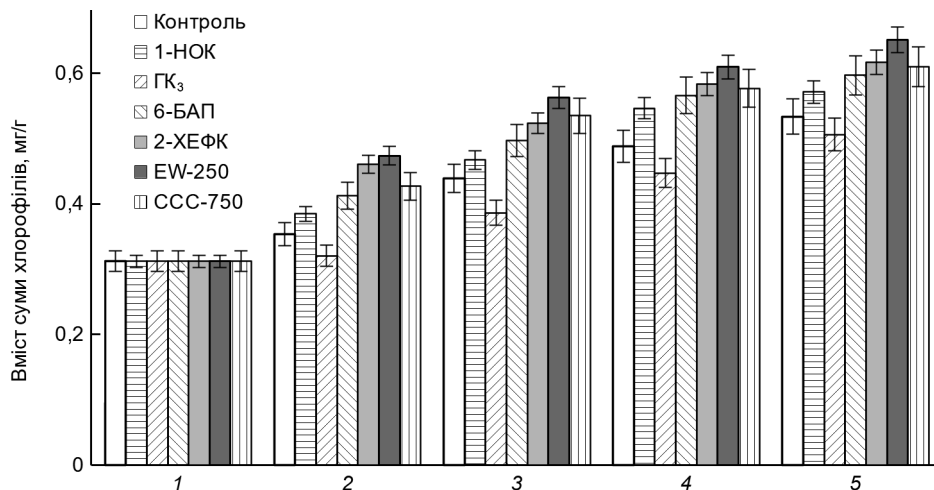
Найбільше показники зросли після застосування ГК<sub>3</sub> і ССС-750. Також достовірно збільшення спостерігалось після обробки 6-БАП і EW-250 (див. табл. 1). У літературних джерелах міститься інформація про збільшення маси вегетативних органів як під впливом стимуляторів росту [21, 24], так і за дії ретардантів [26].

У наших дослідах усі регулятори росту, крім 2-ХЕФК, істотно збільшили масу сухої речовини цілої рослини. На кінець періоду досліджень найвищі показники спостерігалися після застосування ГК<sub>3</sub>, далі у порядку зменшення ефекту йшли ССС-750, 6-БАП та 1-НОК. 2-ХЕФК знизила масу сухої речовини цілої рослини порівняно з контролем (див. табл. 1).

За літературними даними, зростання маси сухої речовини цілої рослини спостерігалось після обробки ГК<sub>3</sub> у томатів [22], перцю солодкого [32], соняшника [33]. Масу сухої речовини цілої рослини квасолі підвищував ретардант ССС [34], а вігні — паклобутразол [35].

Іншим важливим показником потужності фотосинтетичного апарату є вміст у листках хлорофілу. Ми встановили, що обробка всіма антигібереліновими препаратами та цитокініновим стимулятором росту 6-БАП достовірно збільшувала вміст суми хлорофілів у листках рослин перцю (рис. 5). Максимальним даний показник був після застосування EW-250 (підвищення на 22 % порівняно з контролем). За дії 2-ХЕФК вміст хлорофілів перевищував контроль на 15 %, а після обробки ССС-750 — на 14 %. Стимулятор 6-БАП теж збільшував вміст суми хлорофілів у листках (на 12 %). Після застосування 1-НОК спостерігалась лише тенденція до зростання (7 %), а під впливом ГК<sub>3</sub> — до зниження вмісту хлорофілів (5 %).

Наведені ефекти збігаються з літературними даними щодо впливу на вміст фотосинтетичних пігментів у листках при застосуванні регуляторів росту на інших культурах. Так, кінетин [36] та 6-БАП [37] у концентрації 10 мкМ за обробки проростків і рослин баклажанів



**Рис. 5.** Вплив обробки у фазу бутонізації регуляторами росту на вміст суми хлорофілів ( $a+b$ ) у сирій речовині листків рослин перцю сорту Антей:

1 — день обробки; 2 — 10-й день після обробки; 3 — 20-й день після обробки; 4 — 30-й день після обробки; 5 — 40-й день після обробки

підвищував вміст хлорофілу *a* й *b* у листках. 6-БАП у концентрації 5 і 10 мкМ збільшував вміст каротиноїдів, хлорофілу *a* та *b* у листках томатів [38]. Водночас обприскування рослин перцю ГК<sub>3</sub> у концентрації 100 мкМ зменшувало вміст суми хлорофілів у листках порівняно з контролем [39]. Застосування антигіберелінових препаратів теж підвищувало вміст хлорофілів у листках. Обробка рослин картоплі ССС концентрацією 1,5 г/л на 25- та 30-у добу після висаджування збільшила вміст хлорофілу та каротиноїдів у листках [40]. Обприскування рослин ефіопського пасльону антигібереліновими препаратами РР333, В9 (дамінозином) та ССС підвищило вміст хлорофілів у листках [41]. На рослини томатів впливав РР333, внесений у ґрунт (1 мг/л), і за фоліарної обробки (25 мг/л), що спричинило збільшення вмісту хлорофілу *a* в третьому та п'ятому листках на 13–21 %. При цьому вміст хлорофілу *b* і каротиноїдів у листках практично не змінився [42].

Ефективність функціонування фотосинтетичного апарату рослини також істотно залежить від мезоструктурної організації листка. За літературними даними, обробка рослин регуляторами росту здебільшого спричинює зміни анатомічної будови листків. Зокрема, потовщення листків за рахунок асиміляційної паренхіми спостерігали за дії паклобутразолу у рослин картоплі [12], цукрового буряка [2], ріпаку [43]. В цих випадках збільшувався об'єм клітин стовпчастої паренхіми. У рослин томатів тебуконазол і гіберелова кислота також збільшували товщину хлоренхіми та об'єм клітин стовпчастої паренхіми [44]. Потовщення листків за рахунок мезофільної тканини спостерігали й у рослин кукурудзи за дії стимулятора росту 6-бензиладеніну [45]. Аналогічні результати зафіксовані у рослин маку олійного після обробки емістимом С та трептолемом [10]. Водночас у рослин соняшника трептолем практично не змінював товщину хлоренхіми, а ретардант хлормекватхлорид достовірно її потовщував з одночасним збільшенням об'єму клітин стовпчастої паренхіми [46].

Результати наших досліджень свідчать, що як серед рістстимулювальних, так і серед рістінгібувальних сполук були такі, що потовщували хлоренхіму в листках рослин перцю сорту Антей (табл. 2). Найбільша товщина основної фотосинтезуючої тканини спостерігалась після застосування антигіберелінів 2-ХЕФК, EW-250, ССС-750 та синтетичного цитокиніну 6-БАП. За дії цих препаратів товщина хлоренхіми зростала відповідно на 53 %, 46, 33 та 35 %. Одночасно усі регулятори росту потовщували епідерміс адаксіальної поверхні листка та практично не змінювали абаксіальної.

Стимулятори росту 1-НОК, 6-БАП та ретардант EW-250 збільшували розміри клітин губчастої паренхіми, а інші регулятори росту цей показник достовірно не змінювали. Усі регулятори росту, крім 1-НОК, підвищували об'єм клітин стовпчастої паренхіми. Найефективнішим у даному випадку виявилось застосування інгібіторів гібереліну EW-250, 2-ХЕФК і стимулятора росту 6-БАП. Такі зміни мезоструктури листка сприятимуть, на нашу думку, посиленню їхньої фотосинтетичної активності та матимуть позитивний вплив на біологічну продуктивність культури.



ТАБЛИЦЯ 2. Вплив регуляторів росту на мезоструктурні показники листків перцю сорту Айтей на покату фазі формування плодів ( $n = 35$ ,  $x \pm SD$ )

Показник	Контроль		1-НОК	ГК <sub>3</sub>	6-БАП	2-ХЕФК	EW-250	ССС-750
	1	2						
Товщина верхнього епідермісу, мкм	17,9±0,6	29,7±0,6*	25,5±0,3*	28,3±0,5*	29,3±0,8*	28,5±0,9*	26,7±0,4*	
Товщина хлоренхіми, мкм	107±1	134±2*	119±1*	145±1*	165±3*	157±3*	143±1*	
Товщина нижнього епідермісу, мкм	14,9±0,6	13,5±0,6*	15,5±0,4	13,6±0,3	17,4±0,4*	15,9±0,8	13,8±0,2	
Об'єм клітин стовпчастої паренхіми, мкм <sup>3</sup>	9603±317	9152±275	11691±164*	14278 ±658*	15062±689*	15297±754	12366±435*	
Довжина клітин губчастої паренхіми, мкм	25,9±0,4	33,8±0,8*	26,4±0,4	28,6±0,6*	24,9±0,5	31,4±0,8*	26,0±0,4	
Ширина клітин губчастої паренхіми, мкм	23,1±0,6	28,9±0,8*	24,3±0,4	25,8±0,5*	20,9±0,5*	30,0±0,8	22,5±0,4*	
Кількість клітин епідермісу, шт. на 1 мм <sup>2</sup> поверхні листка	499±8	423±7*	382±4*	394±5*	489±10	284±5*	516±8	
Кількість продохів, шт. на 1 мм <sup>2</sup> поверхні листка	127±5	99±3*	113 ± 3*	118±4	117±3	114±3*	112±3*	
Площа клітин продохів, мкм <sup>2</sup>	300±8	245±7*	208±4*	285±4	291±9	316±9	232±10*	
Площа продохової поверхні, мкм <sup>2</sup>	37938±1891	24204±1111*	23405±1124*	33627±1551*	33852±1541	36058±1802	25892±1222*	

ТАБЛИЦЯ 3. Вплив регуляторів росту на інтенсивність газообміну листків перцю сорту Айтей у фазу цвітіння (1) та формування плодів (2) ( $n = 3$ ,  $x \pm SD$ )

Варіант дослідження	Фотосинтез, мг СО <sub>2</sub> /(дм <sup>2</sup> · год)		Фотодихання, мг СО <sub>2</sub> /(дм <sup>2</sup> · год)		Темнове дихання, мг СО <sub>2</sub> /(дм <sup>2</sup> · год)		Транспірація, г Н <sub>2</sub> O/(дм <sup>2</sup> · год)	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Контроль	12,0±0,6	17,3±0,8	1,3±0,1	2,3±0,1	0,8±0,0	1,0±0,0	1,46±0,06	1,93±0,08
1-НОК	16,3±0,8*	17,8±0,9	1,8±0,1*	2,5±0,1	1,3±0,1*	1,3±0,1*	0,92±0,04*	1,39±0,06*
ГК <sub>3</sub>	9,5±0,4*	9,8±0,4*	1,3±0,1	1,5±0,1*	0,8±0,0	1,3±0,1*	0,92±0,04*	1,16±0,05*
6-БАП	12,8±0,5	17,5±0,8	1,5±0,1	2,0±0,1	1,0±0,0*	1,3±0,1*	1,62±0,07	1,77±0,08
2-ХЕФК	15,8±0,7*	20,0±1,0	2,5±0,1*	4,0±0,2*	1,5±0,1*	2,5±0,1*	1,16±0,04*	1,69±0,07
EW-250	12,3±0,5	18,0±0,9	1,5±0,1	2,5±0,1	0,8±0,0	1,3±0,1*	1,54±0,07	1,85±0,09
ССС-750	12,5±0,5	11,8±0,6*	1,8±0,1*	2,8±0,1*	1,0±0,0*	1,0±0,0	1,46±0,06	1,23±0,11*

Результати наших досліджень вказують на зміни у продиховому апараті рослин і кількості та розмірів клітин нижнього епідермісу листка за дії регуляторів росту. Всі стимулятори росту та ретардант EW-250 достовірно зменшували кількість клітин епідермісу на одиницю площі абаксильної поверхні листка. Стимулятори росту 1-НОК і ГК<sub>3</sub> та ретарданти EW-250 й ССС-750 достовірно знижували кількість клітин продихів, а за обробки 6-БАП та 2-ХЕФК спостерігалася лише тенденція до їх зменшення. При цьому площа продихів була меншою тільки за дії 1-НОК, ГК<sub>3</sub> та ССС-750. Отже, достовірне зниження площі продихової поверхні спостерігалось за обробки 1-НОК, ГК<sub>3</sub> та ССС-750. При застосуванні інших регуляторів росту зменшення площі продихової поверхні було неістотним (див. табл. 2).

Вимірювання інтенсивності газообміну листків перцю за обробки регуляторами росту виявили, що на кінець фази цвітіння лише 1-НОК та 2-ХЕФК достовірно збільшували інтенсивність фотосинтезу, а за дії 6-БАП, EW-250 і ССС-750 спостерігалася лише тенденція до зростання цього показника (табл. 3). Водночас на початку фази формування плодів за дії усіх регуляторів росту, крім ГК<sub>3</sub> та ССС-750, спостерігалась стійка тенденція до зростання інтенсивності фотосинтезу. У літературі неодноразово відзначалось явище інтенсифікації фотосинтетичних процесів під впливом стимуляторів росту [47–50] та антигіберелінових препаратів [51–53].

Більшість регуляторів росту (крім ГК<sub>3</sub> та 6-БАП) у фазу цвітіння та на початку фази формування плодів одночасно з інтенсифікацією фотосинтетичної асиміляції CO<sub>2</sub> посилювали інтенсивність фотодихання (див. табл. 3), що можна пояснити проявом оксигеназної активності головного ферменту асиміляції CO<sub>2</sub> — Рубіско [54]. Це припущення підтверджується істотним зменшенням інтенсивності фотодихання після обробки перцю ГК<sub>3</sub>, яка зумовила також зниження інтенсивності фотосинтезу. У фазу формування плодів спостерігалось достовірне посилення інтенсивності темного дихання за впливу всіх регуляторів росту, крім ССС-750 (див. табл. 3).

Крім вуглекислотного газообміну, обробка рослин перцю регуляторами росту впливала і на інтенсивність транспірації, переважно зменшуючи цей показник. Так, у фазу цвітіння він був достовірно менший за контроль у варіантах з обробкою 1-НОК, ГК<sub>3</sub> і 2-ХЕФК, а у фазу формування плодів — з обробкою 1-НОК, ГК<sub>3</sub> і ССС-750 (див. табл. 3). В інших варіантах у період формування плодів інтенсивність транспірації також виявляла тенденцію до зменшення. Ці результати збігаються з обговорюваними вище показниками мезоструктурної організації листків, зокрема щодо зменшення площі продихової поверхні за дії регуляторів росту (див. табл. 2). З огляду на підвищення інтенсивності фотосинтезу або її неістотні зміни порівняно з контролем, можна припустити поліпшення такого важливого показника як ефективність використання води за обробки рослин перцю регуляторами росту.

Окремого обговорення заслуговують результати, отримані за обробки перцю етиленпродуцентом 2-ХЕФК. Так, товщина хлоренхіми листків, вміст суми хлорофілів та питома інтенсивність фотосинтезу

ТАБЛИЦЯ 4. Вплив регуляторів росту на елементи продуктивності рослин перцю сорту Антей ( $n = 10$ ,  $x \pm SD$ )

Показник	Контроль	1-НОК	ГК <sub>3</sub>	6-БАП	2-ХЕФК	EW-250	ССС-750
Кількість квіток на рослині, шт.	3,03±0,12	3,87±0,15*	4,12±0,18*	5,04±0,25*	2,13±0,16*	5,51±0,27*	4,05±0,24*
Діаметр плодів, см	4,02±0,18	4,08±0,17	4,33±0,21	4,25±0,20	5,31±0,25*	5,03±0,24*	5,12±0,22*
Довжина плодів, см	4,13±0,19	4,62±0,21	3,39±0,15*	5,65±0,25*	4,75±0,22	6,01±0,32*	5,18±0,23*
Середня маса одного плоду, г	43,05±2,11	44,25±2,17	32,41±1,55*	58,06±2,28*	41,12±2,03	55,81±2,22*	38,97±1,77
Кількість плодів на рослині, шт.	4,32±0,14	4,94±0,16	6,81±0,18*	6,17±0,17*	3,28±0,12*	5,11±0,16*	5,09±0,24*
Маса плодів з однієї рослини, г	185,3±8,9	218,6±10,1*	220,3±10,0*	358,2±16,9*	134,9±6,2*	284,6±12,9*	198,4±10,0

одиниці площі листка у цьому варіанті була на рівні найвищих показників серед інших варіантів обробки регуляторами росту (див. табл. 2, 3, рис. 5). Проте маса листків на рослині, їх кількість і площа були найменшими (див. табл. 1, рис. 2, 3, 4). Зокрема загальна площа листків на рослині у фазу формування плодів у цьому варіанті становила лише 62 % контролю. Зрозуміло, що підвищення питомої інтенсивності фотосинтезу на 16 % не могло компенсувати таке різке зменшення площі асиміляційної поверхні. Високі показники фотодихання та темного дихання при застосуванні 2-ХЕФК, на нашу думку, також могли стати причиною зниження ефективності функціонування фотосинтетичного апарату рослини як донора асимілятів. Все це призвело до істотного зменшення маси як вегетативних частин рослини (див. табл. 1), так і плодів (табл. 4). В теоретичному плані ці результати ще раз ілюструють неоднозначність зв'язку між питомою інтенсивністю фотосинтезу одиниці площі листка та продуктивністю рослини і наголошують на важливості прийняття до уваги загальної площі асиміляційної поверхні при пошуку кореляцій між потужністю фотосинтетичного апарату й врожайністю культури.

Щодо інших варіантів обробки, то всі стимулятори росту та ретарданти EW-250 і ССС-750 збільшували кількість плодів на рослині (див. табл. 4). Найсильніше цей показник зростав після застосування ГК<sub>3</sub> (57 %) та 6-БАП (42 %). 1-НОК збільшувала кількість плодів на 14 %, EW-250 — 18, а ССС-750 — на 17 %. За дії 2-ХЕФК кількість плодів була меншою на 24 % порівняно з контролем.

Регулятори росту також змінювали діаметр плодів. За дії усіх стимуляторів росту показник мав лише тенденцію до зростання, а за дії ретардантів достовірно збільшувався (на 25—32 %). Усі регулятори росту, крім ГК<sub>3</sub>, подовжували плоди. Середня маса плоду за обробки 6-БАП та EW-250 достовірно зростала (відповідно на 35 та 30 %), а після обробки ГК<sub>3</sub> та

ССС-750 зменшувалась (відповідно на 25 та 10 %). 1-НОК і 2-ХЕФК цей показник достовірно не змінювали.

Зазначені зміни кількісних показників елементів продуктивності перцю за дії регуляторів росту позначились на покращенні господарської продуктивності культури. Найістотніше маса плодів з рослини зроста після застосування триазолпохідного ретарданту EW-250 та цитокінінового стимулятора росту 6-БАП. Обробка іншими регуляторами росту теж підвищувала продуктивність культури. Лише за дії 2-ХЕФК продуктивність перцю знизилась на 27 % порівняно з контролем, переважно внаслідок зменшення кількості плодів.

На нашу думку, подібність анатомо-морфологічних ефектів при застосуванні різноспрямованих регуляторів росту пов'язана з тим, що, з одного боку, у варіантах із обробкою різними стимуляторами росту посилювався синтез пластичних речовин та їхній транспорт до зон акцептування внаслідок загальної активації фотосинтетичних і ростових процесів. З іншого боку, при застосуванні інгібіторів гібереліну зменшувався запит на асиміляти для лінійного росту через пригнічення активності апікальних та інтеркалярних меристем. Це спричинювало компенсаційне посилення активності латеральних меристем і, як наслідок, перерозподіл пластичних речовин на ріст й формування потужніших механічних, транспортних та запасуючих тканин в осьових і бічних органах (листках, плодах).

Таким чином, обробка рослин перцю у фазу бутонізації регуляторами росту з різними механізмами дії позитивно (крім етиленпродукенту 2-ХЕФК) впливала на анатомо-морфологічні та фізіологічні показники, що підвищило господарську продуктивність культури. В кінцевому підсумку найефективнішим було застосування синтетичного цитокініну 6-БАП та триазолпохідного ретарданту EW-250.

#### ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Poprotska I.V., Kuryata V.G., Polyvaniy S.V., Golunova L.A., Prysedsky Y.G. 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**, № 4. С. 296—307.
2. Кур'ята В.Г., Шевчук О.А., Кірізій Д.А., Гуляев Б.І. Структурно-функціональна організація листка цукрового буряка за дії ретардантів. *Фізіологія і біохімія культ. рослин*. 2002. **34**, № 1. С. 11—16.
3. Киризій Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. Киев: Логос, 2004. 191 с.
4. Киризій Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляция CO<sub>2</sub> и механизмы ее регуляции. Киев: Логос, 2014. 480 с.
5. Стасик О.О., Киризій Д.А., Прядкина Г.А. Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных растений. *Фізіологія рослин і генетика*. 2016. **48**, № 3. С. 232—251. <https://doi.org/10.15407/frg2016.03.232>
6. Kuriata V.G., Rohach V.V., Rohach T.I., Khranovska T.V. The use of antigibberelins with different mechanisms of action on morphogenesis and production process regulation in the plant *Solanum melongena* (Solanaceae). *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія*. 2016. **24** (1). С. 221—224. <https://doi.org/10.15421/011628>
7. Рогач В.В., Рогач Т.І. Вплив синтетичних стимуляторів росту на морфофізіологічні характеристики та біологічну продуктивність культури картоплі. *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія*. 2015. **23** (2). С. 221—224. <https://doi.org/10.15421/011532>

8. Рогач В.В., Попроцька І.В., Кур'ята В.Г. Дія гібереліну і ретардантів на морфогенез, фотосинтетичний апарат та продуктивність картоплі. *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія*. 2016. **24** (2). С. 416—420. <https://doi.org/10.15421/011656>
9. Кур'ята І.В., Кірізієв Д.А. Регуляція донорно-акцепторних відносин у системі депо асимілятив-ріст у проростків гарбуза під впливом гібереліну і хлормекватхлориду за умов ското- і фотоморфогенезу. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2008. **40**, № 5. С. 448—456.
10. Поливаний С.В. Анатомо-морфологічні особливості будови листкового апарату рослин маку олійного за дії стимуляторів росту. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол.* 2018. № 3—4. С. 21—27.
11. Ходаніцька О.О., Кур'ята В.Г. Вплив трептолему на насінневу продуктивність і якісні характеристики льону олійного. *Корми і кормовиробництво*. 2011. **70**. С. 54—59.
12. Ткачук О.О. Вплив паклобутразолу на анатомо-морфологічні показники рослин картоплі. *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки*. 2015. № 2. С. 47—50. <https://doi.org/10.29038/2617-4723-2015-302-47-50>
13. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат, 1985. 351 с.
14. Казаков Є.О. Методологічні основи постановки експерименту з фізіології рослин. Київ: Фітосоціоцентр, 2000. 272 с.
15. Мокроносів А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1978. **61**, № 3. С. 119—131.
16. Кур'ята В.Г. Действие ретардантов на мезоструктуру листьев малины. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1998. **30**, № 2. С. 144—149.
17. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина М.Н. Большой практикум по физиологии растений. Москва: Высшая школа, 1975. 392 с.
18. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения: Мокроносів А.Т., Ковалев А.Г. (ред.). Москва: Агропромиздат, 1989. 460 с.
19. Akter N., Islam M.R., Karim M.A., Hossain T. Alleviation of drought stress in maize by exogenous application of gibberellic acid and cytokinin. *Journal of Crop Science and Biotechnology*. 2014. **17**. P. 41—48. <https://doi.org/10.1007/s12892-013-0117-3>
20. Sabale S. S., Lahane G. R., Dhakulkar S. J. Effect of various plant growth regulators on growth and yield of cotton (*Gossypium hirsutum*). *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 2017. **6** (11). P. 978—989.
21. Zhao H., Cao H.H., Pan M.Z., Sun Y.X., Liu T.X. The role of plant growth regulators in a plant-aphid-parasitoid tritrophic system. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2017. **36** (4). P. 868—876. <https://doi.org/10.1007/s00344-017-9689-3>
22. Kumar A., Biswas T.K., Singh N., Lal E.P. Effect of gibberellic acid on growth, quality and yield of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *IOSR Journal of Agriculture and Veterinary Science*. 2014. **7**. P. 28—30.
23. Deepak Jakhar T., Nain S., Jakhar N. Effect of Plant Growth Regulator on Growth, Yield & Quality of Tomato (*Solanum lycopersicum*) Cultivar 'Shivaji' under Punjab Condition. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 2018. **7** (6). P. 2630—2636. <https://doi.org/10.20546/ijemas.2018.706.311>
24. Басем М.А.Э. Продуктивность баклажана в зависимости от применения инсектицидов и регуляторов роста : автореф. дис. ... канд. с.-г. наук/ Астраханский государственный университет. Астрахань, 2011. 23 с.
25. Altintas S. Effects of chlormequat chloride and different rates of prohexadione-calcium on seedling growth, flowering, fruit development and yield of tomato. *Afr. J. Biotechnol.* 2011. **10**. P. 17160—17169. <https://doi.org/10.5897/AJB11.2706>
26. Hussein M.M., Bakheta M.A., Zaki S.N.S. Influence of uniconazole on growth characters, photosynthetic pigments, total carbohydrates and total soluble sugars of *Hordium vulgare* L. plants grown under salinity stress. *Int. J. Sci. Res.* 2014. **3**. P. 2208—2213.
27. Doddamani M.B., Dinesh K., Mummigatti U.V., Kuloigod V.B., Chetti M.B. Effect of growth regulators on physiological and bio-chemical traits and yield in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Environment and Ecology*. 2010. **28** (1B). P. 697—702.
28. Sashidhar M.D., Shivanand M.R. Effect of Growth Regulators on Growth and Yield of Turmeric var. Suroma. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 2018. **7** (1). P. 3156—3158.

29. Rao K.G., Ashok P., Swami D.V., Sasikala K. Influence of plant growth regulators on growth, root tuber yield and quality of orange flesh sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) varieties. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 2017. **6** (6). P. 2017–2025.
30. Yan, Y., Wan, Y., Liu, W., Wang, X., Yong, T., Yang, W., & Zhao, L. 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.* 2015. **18** (3). P. 295–301. <https://doi.org/10.1626/ppp.18.295>
31. Demir S., Celikel F.G. Effects of plant growth regulators on the plant height and quantitative properties of *Narcissus tazetta*. *Turkish journal of agriculture and forestry.* 2019. **43**. P. 105–114. <https://doi.org/10.3906/tar-1802-106>
32. Maboko M.M., Du Plooy C.P. Effect of plant growth regulators on growth, yield, and quality of sweet pepper plants grown hydroponically. *HortScience.* 2015. **50** (3). P. 383–386. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.50.3.383>
33. Ransing S.K., Kengare R.A., Chavan C.K., Totre A.S. Effect of growth regulators on yield and yield contributing characters of sunflower (*Helianthus annuus* L.) variety Phule Bhaskar during kharif season. *Int. J. Chem. Stud.* 2018. **6** (6). P. 967–968.
34. Креславский В.Д., Любимов В.Ю., Котова Л.М., Котов А.А. Влияние предобработки хлорхолинхлоридом на устойчивость ФС II растений фасоли к УФ-В радиации, содержание фитогормонов и перекиси водорода. *Физиология растений.* 2011. **58**, № 2. С. 262–267.
35. Yin B., Zhang Y., Zhang Y. Effects of plant growth regulators on growth and yields characteristics in adzuki beans (*Phaseolus angularis*). *Front. Agric. China.* 2011. **5** (4). P. 519–523. <https://doi.org/10.1007/s11703-011-1150-y>
36. Singh S., Prasad S. M. Growth, photosynthesis and oxidative responses of *Solanum melongena* L. seedlings to cadmium stress: mechanism of toxicity amelioration by kinetin. *Scientia Horticulturae.* 2014. **176**. P. 1–10.
37. Chen J., Wu X., Yao X., Zhu Z., Xu S., Zha D. Exogenous 6-benzylaminopurine confers tolerance to low temperature by amelioration of oxidative damage in eggplant (*Solanum melongena* L.) seedlings. *Brazilian Journal of Botany.* 2016. **39** (2). P. 409–416. <https://doi.org/10.1007/s40415-015-0241-z>
38. Kamran M., Danish M., Saleem M.H., Malik Z., Parveen A., Abbasi G.H., Jamil, M., Ali, S., Afzal, S., Riaz, M., Rizwan, M., Ali, M., Zhou Y. Application of abscisic acid and 6-benzylaminopurine modulated morpho-physiological and antioxidative defense responses of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) by minimizing cobalt uptake. *Chemosphere.* 2021. **263**. P. 128169. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128169>
39. Ouzounidou G., Ilias I., Giannakoula A., Papadopoulou P. Comparative study on the effects of various plant growth regulators on growth, quality and physiology of *Capsicum annuum* L. *Pak. J. Bot.* 2010. **42** (2). P. 805–814.
40. Wang H., Li Hesong, Liu F., Xiao L. Chlorocholine chloride application effects on photosynthetic capacity and photoassimilates partitioning in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Scientia Horticulturae.* 2009. **119** (2). P. 113–116. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.07.019>
41. Wang H.S., Sun H.M. The Research on Plant Growth Retardants Improving Drought Resistance of *Solanum Integrifolium* Poir. *Chin. Agric. Sci. Bull.* 2012. **28**. P. 126–132.
42. Sarker B.C., Rahim M.A. Influence of paclobutrazol on growth, yield and quality of mango. *Bangladesh Journal of Agricultural Research.* 2018. **43** (1). P. 1–12. <https://doi.org/10.3329/bjar.v43i1.36154>
43. Рогач В.В., Кур'ята В.Г., Поливаний С.В. Дія ретардантів на морфогенез, продуктивність і склад вищих жирних кислот олії ріпаку. Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. 152 с.
44. Рогач В.В., Кравець О.О., Буйна О.І., Кур'ята В.Г. Динаміка накопичення і перерозподілу різних форм вуглеводів та азоту в органах рослин томатів за дії ретардантів. *Regul. Mech. Biosyst.* 2018. **9** (2). С. 293–299. <https://doi.org/10.15421/021843>
45. Ren B., Zhang J., Dong S., Liu P., Zhao B. Regulations of 6-benzyladenine (6-BA) on leaf ultrastructure and photosynthetic characteristics of waterlogged summer maize. *J. Plant Growth Regul.* 2017. **36** (3). P. 743–754. <https://doi.org/10.1007/s00344-017-9677-7>

46. Рогач Т.І. Вплив суміші хлормекватхлориду і трептолему на морфогенез та продуктивність соняшнику. *Збірник наукових праць ВНАУ. Серія : Сільськогосподарські науки*. 2012. **1** (57). С. 121—127.
47. Luo Y., Yang D., Yin Y., Cui Z., Li Y., Chen J., Zheng M., Wang Y., Pang D., Li Y., Wang Z. Effects of exogenous 6-BA and nitrogen fertilizers with varied rates on function and fluorescence characteristics of wheat leaves post anthesis. *Scientia Agricultura Sinica*. 2016. **49** (6). P. 1060—1083. <https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2016.06.004>
48. Xiaotao D., Yuping J., Hong W., Haijun J., Hongmei Z., Chunhong C., Jizhu Y. Effects of cytokinin on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence parameters, antioxidative system and carbohydrate accumulation in cucumber (*Cucumis sativus* L.) under low light. *Acta Physiol Plant*. 2013. **35** (5). P. 1427—1438. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1182-9>
49. Mesejo C., Rosito S., Reig C., Martinez-Fuentes A., Agusti M. Synthetic auxin 3,5,6-TPA provokes *Citrus clementina* (Hort. ex Tan) fruitlet abscission by reducing photosynthate availability. *J. Plant Growth Regul.* 2012. **31** (2). P. 186—194. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9230-z>
50. Khan M.N., Mohammad F. Effect of GA<sub>3</sub>, N and P ameliorate growth, seed and fibre yield by enhancing photosynthetic capacity and carbonic anhydrase activity of linseed. *Journal of Integrative Agriculture*. 2013. **12** (7). P. 1183—1194. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(13\)60443-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60443-8)
51. Yooyongwech S., Samphumphuang T., Tisarum R., Theerawitaya C., Chaum S. Water-deficit tolerance in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) by foliar application of paclobutrazol: role of soluble sugar and free proline. *Front Plant Sci*. 2017. **8**. P. 1400. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01400>
52. Liu Y., Fang Y., Huang M., Jin Y., Sun J., Tao X., Zhang G., He K., Zhao Y., Zhao H. Uniconazole-induced starch accumulation in the bioenergy crop duckweed (*Landoltia punctata*) I: transcriptome analysis of the effects of uniconazole on chlorophyll and endogenous hormone biosynthesis. *Biotechnol Biofuels*. 2015. **8**. P. 57. <https://doi.org/10.1186/s13068-015-0246-7>
53. Zhang W., Xu F., Cheng H., Li L., Cao F., Cheng S. Effect of chlorocholine chloride on chlorophyll, photosynthesis, soluble sugar and flavonoids of *Ginkgo biloba*. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. 2013. **41** (1). P. 97—103. <https://doi.org/10.15835/nbha4118294>
54. Стасик О.О. Фотодыхание: метаболизм и физиологическая роль. Современные проблемы фотосинтеза. Т. 2. Аллахвердиева С.И., Рубина А.Б., Шувалова В.А. (ред.). Москва-Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2014. С. 505—535.

Отримано 02.05.2022

#### REFERENCES

1. Poprotska, I.V., Kuryata, V.G., Polyvanyi, S.V., Golunova, L.A. & Prysedsky, Y.G. (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, No. 4, pp. 296-307.
2. Kuryata, V.G., Shevchuk, O.A., Kiriziy, D.A. & Gulyaev, B.I. (2002). Structural and functional organization of sugar beet leaf under the action of retardants, 34, No. 1, pp. 11-16 [in Ukrainian].
3. Kiriziy, D.A. (2004). Photosynthesis and plant growth in the aspect of source-sink relationships. Kyiv: Logos [in Russian].
4. Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Pryadkina, G.A. & Shadchina, T.M. (2014). Photosynthesis (Vol. 2) Assimilation of CO<sub>2</sub> and the mechanisms of its regulation. Kyiv: Logos [in Russian].
5. Stasik, O.O., Kiriziy, D.A. & Priadkina, G.O. (2016). Photosynthesis and crop productivity. *Fiziol. rast. genet.*, 48, No. 3, pp. 232-251 [in Russian]. <https://doi.org/10.15407/frg2016.03.232>
6. Kuriata, V.G., Rohach, V.V., Rohach, T.I. & Khranovska, T.V. (2016). The use of anti-gibberelins with different mechanisms of action on morphogenesis and production

- process regulation in the plant *Solanum melongena* (Solanaceae). *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.*, 24 (1). pp. 221-224. <https://doi.org/10.15421/011628>
7. Rogach, V.V. & Rogach, T.I. (2015). Influence of synthetic growth stimulators on morphological and physiological characteristics and biological productivity of potato culture. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.*, 23 (2), pp. 221-224 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15421/011532>
  8. Rogach, V.V., Poprotska, I.V., & Kuryata, V.G. (2016). Effect of gibberellin and retardants on morphogenesis, photosynthetic apparatus and productivity of the potato. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.*, 24 (2), pp. 416-420 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15421/011656>
  9. Kuryata, I.V. & Kiriziy, D.A. (2008). Regulation of source-sink relations in the system assimilate depot-growth in pumpkin seedlings by the influence of gibberellin and chlormequat chloride under conditions of skoto — and photomorphogenesis. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 40, No. 5, pp. 448-456 [in Ukrainian].
  10. Polyvaniy, S.V. (2018). Anatomical and morphological features of the poppy plants leaf apparatus structure under the action of growth promoters. *Naukovi zapysky Ternopil'skoho natsionalnoho pedahohichnoho universytetu imeni V. Hnatyuka. Ser. Biolohiya*, No. 3-4, pp. 21-27 [in Ukrainian].
  11. Khodanitska, O.O. & Kuryata, V.G. (2011). The effect of treptolem on seed yield and quality characteristics of flax seed oil. *Kormy i kormovyrobnyctvo*, No. 70, pp. 54-59 [in Ukrainian].
  12. Tkachuk, O.O. (2015). Effect of paclobutrazole on anatomical and morphological parameters of potato plants. *Naukovyy visnyk Skhidnoyevropeyskoho natsionalnoho universytetu imeni Lesi Ukrayinky*, No. 2, pp. 47-50 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.29038/2617-4723-2015-302-47-50>
  13. Dospekhov, B.A. (1985). *Methods of field experiment*. Moscow: Agropromizdat [in Russian].
  14. Kazakov, E.A. (2000). *Methodological bases of the experiment on plant physiology*. Kyiv: Phytosociocenter [in Ukrainian].
  15. Mokronosov, A.T. & Borzenkova, R.A. (1978). Method for quantitative assessment of the structure and functional activity of photosynthetic tissues and organs. *Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*, 61, No. 3, pp. 119-131 [in Russian].
  16. Kuryata, V.G. (1998). The effect of retardants on the mesostructure of raspberry leaves. *Fiziologija i biokhimiya kul't. rastenij*, 30, No. 2, pp. 144-149 [in Russian].
  17. Gavrilenko, V.F., Ladygina, M.E. & Handobina, M.N. (1975). *Great workshop on plant physiology*. Moscow: Vysshaya shkola [in Russian].
  18. Mokronosov, A.T. & Kovalev, A.G. (Eds.). (1989). *Photosynthesis and Bioproductivity: Methods of Determination*. Moscow: Agropromizdat [in Russian].
  19. Akter, N., Islam, M. R., Karim, M. A. & Hossain, T. (2014). Alleviation of drought stress in maize by exogenous application of gibberellic acid and cytokinin. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 17, pp. 41-48. <https://doi.org/10.1007/s12892-013-0117-3>.
  20. Sabale, S. S., Lahane, G. R. & Dhakulkar, S. J. (2017). Effect of various plant growth regulators on growth and yield of cotton (*Gossypium hirsutum*). *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci*, 6 (11), pp. 978-989.
  21. Zhao, H., Cao, H.H., Pan, M.Z., Sun, Y.X. & Liu, T.X. (2017). The role of plant growth regulators in a plant-aphid-parasitoid tritrophic system. *Journal of Plant Growth Regulation*, 36 (4), pp. 868-876. <https://doi.org/10.1007/s00344-017-9689-3>
  22. Kumar, A., Biswas, T.K., Singh, N. & Lal, E.P. (2014). Effect of Gibberellic Acid on Growth, Quality and Yield of Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *IOSR Journal of Agriculture and Veterinary Science*, 7, pp. 28-30.
  23. Deepak Jakhar, T., Nain, S. & Jakhar, N. (2018). Effect of Plant Growth Regulator on Growth, Yield & Quality of Tomato (*Solanum lycopersicum*) Cultivar 'Shivaji' under Punjab Condition. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci*, 7 (6), pp. 2630-2636. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.706.311>
  24. Basem, M.A.Je. (2011). Eggplant productivity depending on the use of insecticides and growth regulators. (Extended abstract of candidate thesis). Astrakhan State University, Astrahan, Russia [in Russian].



25. Altintas, S. (2011). Effects of chlormequat chloride and different rates of prohexadione-calcium on seedling growth, flowering, fruit development and yield of tomato. *Afr. J. Biotechnol.*, 10, pp. 17160-17169. <https://doi.org/10.5897/AJB11.2706>
26. Hussein, M.M., Bakheta, M.A. & Zaki, S.N.S. (2014). Influence of uniconazole on growth characters, photosynthetic pigments, total carbohydrates and total soluble sugars of *Hordeum vulgare* L. plants grown under salinity stress. *Int J Sci Res*, 3, pp. 2208-2213.
27. Doddamani, M.B., Dinesh, K., Mummigatti, U.V., Kuloigod, V.B., & Chetti, M.B. (2010). Effect of growth regulators on physiological and bio-chemical traits and yield in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Environment and Ecology*, 28 (1B), pp. 697-702.
28. Sashidhar, M.D. & Shivanand, M.R. (2018). Effect of Growth Regulators on Growth and Yield of Turmeric var. Suroma. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.*, 7 (1), pp. 3156-3158.
29. Rao, K.G., Ashok, P., Swami, D.V. & Sasikala, K. (2017). Influence of plant growth regulators on growth, root tuber yield and quality of orange flesh sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) varieties. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.*, 6 (6), pp. 2017-2025.
30. Yan, Y., Wan, Y., Liu, W., Wang, X., Yong, T., Yang, W. & Zhao, L. (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), pp. 295-301. <https://doi.org/10.1626/ppls.18.295>
31. Demir, S. & Celikel, F.G. (2019). Effects of plant growth regulators on the plant height and quantitative properties of *Narcissus tazetta*. *Turkish journal of agriculture and forestry*, 2019. 43. pp. 105-114. <https://doi.org/10.3906/tar-1802-106>
32. Maboko, M.M. & Du Plooy, C.P. (2015). Effect of plant growth regulators on growth, yield, and quality of sweet pepper plants grown hydroponically. *HortScience*, 50 (3), pp. 383-386. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.50.3.383>
33. Ransing, S.K., Kengare, R.A., Chavan, C.K., & Totre, A.S. (2018). Effect of growth regulators on yield and yield contributing characters of sunflower (*Helianthus annuus* L.) variety Phule Bhaskar during kharif season. *Int. J. Chem. Stud.*, 6 (6), pp. 967-968.
34. Kreslavskij, V.D., Ljubimov, V.Ju., Kotova, L.M. & Kotov, A.A. (2011). Influence of pretreatment with chlorocholine chloride on the resistance of PS II bean plants to UV-B radiation, the content of phytohormones and hydrogen peroxide. *Fiziologija rastenij*, 58, No. 2, pp. 262-267 [in Russian].
35. Yin, B., Zhang, Y. & Zhang, Y. (2011). Effects of plant growth regulators on growth and yields characteristics in adzuki beans (*Phaseolus angularis*). *Front. Agric. China*, 5 (4), pp. 519-523. <https://doi.org/10.1007/s11703-011-1150-y>
36. Singh, S. & Prasad, S.M. (2014). Growth, photosynthesis and oxidative responses of *Solanum melongena* L. seedlings to cadmium stress: mechanism of toxicity amelioration by kinetin. *Scientia Horticulturae*, 176, pp. 1-10.
37. Chen, J., Wu, X., Yao, X., Zhu, Z., Xu, S. & Zha, D. (2016). Exogenous 6-benzylaminopurine confers tolerance to low temperature by amelioration of oxidative damage in eggplant (*Solanum melongena* L.) seedlings. *Brazilian Journal of Botany*, 39 (2), pp. 409-416. <https://doi.org/10.1007/s40415-015-0241-z>
38. Kamran, M., Danish, M., Saleem, M. H., Malik, Z., Parveen, A., Abbasi, G. H., Jamil, M., Ali, S., Afzal, S., Riaz, M., Rizwan, M., Ali, M. & Zhou, Y. (2021). Application of abscisic acid and 6-benzylaminopurine modulated morpho-physiological and antioxidative defense responses of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) by minimizing cobalt uptake. *Chemosphere*, 263, p. 128169. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128169>
39. Ouzounidou, G., Ilias, I., Giannakoula, A. & Papadopoulou, P. (2010). Comparative study on the effects of various plant growth regulators on growth, quality and physiology of *Capsicum annuum* L. *Pak. J. Bot.*, 42 (2), pp. 805-814.
40. Wang, H., Li, Hesong, Liu, F. & Xiao, L. (2009). Chlorocholine chloride application effects on photosynthetic capacity and photoassimilates partitioning in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Scientia Horticulturae*, 119 (2), pp. 113-116. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.07.019>
41. Wang, H.S. & Sun, H.M. (2012). The Research on Plant Growth Retardants Improving Drought Resistance of *Solanum Integrifolium* Poir. *Chin. Agric. Sci. Bull.* 28, pp. 126-132.

42. Sarker, B.C. & Rahim, M.A. (2018). Influence of paclobutrazol on growth, yield and quality of mango. *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, 43 (1), pp. 1-12. <https://doi.org/10.3329/bjar.v43i1.36154>
43. Rogach, V.V., Kuryata, V.G. & Polyvani, S.V. (2016). The influence of retardants on morphogenesis, productivity and composition of higher fat acids of oil of winter rape. Vinnitsia: TOV 'Nilan-LTD' [in Ukrainian].
44. Rogach, V.V., Kravets, O.V., Buinaya, O.I. & Kuryata, V.G. (2018). Dynamics of accumulation and redistribution of different forms of carbohydrates and nitrogen in organs of tomato plants under the action of retardants. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 9, No. 2, pp. 293-299 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15421/021843>
45. Ren, B., Zhang, J., Dong, S., Liu, P. & Zhao, B. (2017). Regulations of 6-benzyladenine (6-BA) on leaf ultrastructure and photosynthetic characteristics of waterlogged summer maize. *J. Plant Growth Regul.*, 36 (3), pp. 743-754. <https://doi.org/10.1007/s00344-017-9677-7>
46. Rogach, T.I. (2012). Influence of a mixture of chloromethochloride and treptolem on the morphogenesis and productivity of sunflower. *Zbirnyk naukovykh prats VNAU, Ser. Silskohospodarski nauky, Iss. 1 (57)*, pp. 121-127 [in Ukrainian].
47. Luo, Y., Yang, D., Yin, Y., Cui, Z., Li, Y., Chen, J., Zheng, M., Wang, Y., Pang, D., Li, Y. & Wang, Z. (2016). Effects of exogenous 6-BA and nitrogen fertilizers with varied rates on function and fluorescence characteristics of wheat leaves post anthesis. *Scientia Agriculturalura Sinica*, 49, No. 6, pp. 1060-1083. <https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2016.06.004>
48. Xiaotao, D., Yuping, J., Hong, W., Haijun, J., Hongmei, Z., Chunhong, C. & Jizhu, Y. (2013). Effects of cytokinin on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence parameters, antioxidative system and carbohydrate accumulation in cucumber (*Cucumis sativus* L.) under low light. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35, No. 5, pp. 1427-1438. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1182-9>
49. Mesejo, C., Rosito, S., Reig, C., Martinez-Fuentes, A. & Agusti, M. (2012). Synthetic auxin 3,5,6-TPA provokes *Citrus clementina* (Hort. ex Tan) fruitlet abscission by reducing photosynthate availability. *J. Plant Growth Regul.*, 31 (2), pp. 186-194. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9230-z>
50. Khan, M.N. & Mohammad, F. (2013). Effect of GA<sub>3</sub>, N and P ameliorate growth, seed and fibre yield by enhancing photosynthetic capacity and carbonic anhydrase activity of linseed. *Journal of Integrative Agriculture*, 12 (7), pp. 1183-1194. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(13\)60443-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60443-8)
51. Yooyongwech, S., Samphumphuang, T., Tisarum, R., Theerawitaya, C. & Chaum, S. (2017). Water-deficit tolerance in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) by foliar application of paclobutrazol: role of soluble sugar and free proline. *Frontiers in Plant Sci.*, 8, 1400 p. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01400>
52. Liu, Y., Fang, Y., Huang, M., Jin, Y., Sun, J., Tao, X., Zhang, G., He, K., Zhao, Y. & Zhao, H. (2015). Uniconazole-induced starch accumulation in the bioenergy crop duckweed (*Landoltia punctata*) I: transcriptome analysis of the effects of uniconazole on chlorophyll and endogenous hormone biosynthesis. *Biotechnol Biofuels*, 8, 57. <https://doi.org/10.1186/s13068-015-0246-7>
53. Zhang, W., Xu, F., Cheng, H., Li, L., Cao, F. & Cheng, S. (2013). Effect of chlorocholine chloride on chlorophyll, photosynthesis, soluble sugar and flavonoids of *Ginkgo biloba*. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 41 (1), pp. 97-103. <https://doi.org/10.15835/nbha4118294>
54. Stasik, O.O. (2014). Photorespiration: metabolism and physiological role. In *Modern problems of photosynthesis* (Vol. 2, pp. 505-535). Moskow—Izhevsk: Institute of Computer Research [in Russian].

Received 02.05.2022

MORPHOGENESIS, PHOTOSYNTHESIS, AND PRODUCTIVITY OF PEPPER (*CAPSICUM ANNUUM* L.) UNDER THE IMPACT OF GROWTH SUBSTANCES WITH DIFFERENT DIRECTIONS AND MECHANISMS OF ACTION

V.V. Rogach<sup>1</sup>, D.A. Kiriziy<sup>2</sup>, V.G. Kuryata<sup>1</sup>, T.I. Rogach<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Vinnitsia Mykhailo Kotsiubynskyi State Pedagogical University

32 Ostrozhsky St., Vinnitsia, 21100, Ukraine

e-mail: rogachv@ukr.net

<sup>2</sup>Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine

31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The peculiarities of growth processes, leaves formation, their mesostructure, photosynthesis, respiration, transpiration, as well as productivity of sweet pepper plants under the impact of synthetic analogues of growth stimulant hormones, and retardants, which differ in mechanisms of action, were studied. It was shown that treatment with growth stimulants increased, and gibberellin inhibitors — decreased the linear size of sweet pepper plants Antey variety. It was found that 6-benzylaminopurine (6-BAP), gibberellic acid (GA<sub>3</sub>) and tebuconazole (EW-250) increased the number of leaves on the plant, while under the treatment by ethephon (2-chloroethylphosphonic acid, 2-CEPA) and chloromequat chloride (CCC-750) this index was lower than the control, and the action of 1-naphthaleneacetic acid (1-NAA) did not change it. All growth stimulants, and retardants EW-250 and CCC-750 increased the leaves, stems and roots fresh weight, as well as the dry mass of the whole plant, while the treatment with 2-CEPA reduced them. All growth regulators (except 2-CEPA) increased the average leaf area and the total leaf area on the plant during the fruit formation stage. Gibberellin inhibitors and 6-BAP significantly increased the amount of chlorophyll in pepper leaves. Under the action of GA<sub>3</sub> this index decreased, and the treatment by 1-NAA did not significantly change it. 2-CEPA, EW-250, CCC-750, and 6-BAP thickened the pepper leaves chlorenchyma. Under the action of all growth substances (except 1-NAA) the columnar parenchyma cells volume increased, and under the influence of GA<sub>3</sub>, 6-BAP and EW-250, the spongy parenchyma cells size increased also. Growth promoters 1-NAA and GA<sub>3</sub>, and retardants EW-250 and CCC-750 significantly reduced the number of stomatal cells on leaf surface, and treatment by 6-BAP and 2-CEPA showed a tendency to reduce them. Photosynthesis, photo- and dark respiration rates showed a steady tendency to increase under the action of growth substances (except GA<sub>3</sub>), while transpiration, on the contrary — to decrease. In general, treatment with growth substances (except 2-CEPA) intensified the flowering of plants and increased their economic productivity. The use of 6-BAP and EW-250 was the most effective.

**Key words:** *Capsicum annuum* L., pepper, growth promoters, retardants, morphogenesis, leaf apparatus, mesostructure, chlorophyll, photosynthesis, respiration, productivity.