
... ПРИКЛАДНІ АСПЕКТИ РЕГУЛЯЦІЇ РОСТУ, РОЗВИТКУ ТА ПРОДУКТИВНОСТІ РОСЛИН ... APPLIED ASPECTS OF PLANT GROWTH, DEVELOPMENT AND PRODUCTIVITY CONTROL ...

УДК: 577.161.3;633.358

Вплив токоферолу на адаптивний стан та формування біологічної продуктивності гороху посівного (*Pisum sativum* L.) М.О. Колесніков

Таврійський державний агротехнологічний університет (Мелітополь, Україна)
anirouz@ukr.net

Робота присвячена з'ясуванню впливу екзогенного α -токоферолу (α -ТФ) на адаптивний стан гороху посівного (*Pisum sativum* L.) та формування його біологічної продуктивності. α -ТФ (0,1 г/л) завдяки передпосівній обробці насіння гороху та фоліарних обробок рослин знижував вміст продуктів пероксидації ліпідів, проліну в листках та коренях, зменшував вихід електролітів. Відмічено зниження каталазної (КАТ) та гваяколпероксидазної (ГПОх) активності разом з накопиченням аскорбінату та глутатіону в період вегетації гороху за дії α -ТФ. Обробка гороху α -ТФ сприяла синтезу хлорофілу та каротиноїдів в листках, збільшенню індексу листової поверхні та чистої продуктивності фотосинтезу посівів. Використання α -ТФ при вирощуванні гороху посівного дозволило збільшити біологічну врожайності на 11%.

Ключові слова: α -токоферол, антиоксидант, *Pisum sativum* L., адаптація, біологічна продуктивність.

Влияние токоферола на адаптационное состояние и формирование биологической продуктивности гороха посевного (*Pisum sativum* L.) М.А. Колесников

Робота посвящена выяснению влияния экзогенного α -токоферола (α -ТФ) на адаптационное состояние гороха посевного (*Pisum sativum* L.) и формирование его биологической продуктивности. α -ТФ (0,1 г/л) благодаря предпосевной обработке семян гороха и фоліарных обработок растений снижал содержание продуктов пероксидации липидов, пролина в листьях и корнях, уменьшал выход электролитов. Отмечено снижение КАТ и ГПОх активности, вместе с накоплением аскорбината и глутатиона в период вегетации гороха под влиянием α -ТФ. Обработка гороха α -ТФ способствовала синтезу хлорофилла и каротиноидов в листьях, увеличению индекса листовой поверхности и чистой продуктивности фотосинтеза посевов. Использование α -ТФ при выращивании гороха посевного позволило увеличить биологическую урожайность на 11%.

Ключевые слова: α -токоферол, антиоксидант, *Pisum sativum* L., адаптация, биологическая продуктивность.

The influence of tocopherol on adaptive state and biological productivity formation of pea (*Pisum sativum* L.) M.O. Kolesnikov

The influence of exogenous α -tocopherol (α -TPh) on adaptive state of pea (*Pisum sativum* L.) and the formation of its biological productivity was investigated. α -TPh (0.1 g/l) reduced the content of lipid peroxidation products, proline in the leaves and roots and decreased electrolytes leakage due to presowing treatment of pea seeds and folia application. Catalase (CAT) and peroxidase (GPOx) activities were decreased, whereas the ascorbate and glutathione pool was accumulated during pea growing and under the α -TPh influence. α -TPh peas processing promotes chlorophyll and carotenoids synthesis, leaf area index and net photosynthetic productivity of crops increasing. The use of α -TPh allows to increase the biological productivity on 11% while pea grown.

Key words: α -tocopherol, antioxidant, *Pisum sativum* L., adaptation, biological productivity.

Вступ

Зона Південного степу України характеризується низкою несприятливих абіотичних факторів, які суттєво лімітують біопродуктивність рослин. Увагу дослідників привертає пошук засобів, які б забезпечували належне формування адаптивних властивостей сільськогосподарських культур. Використання регуляторів росту дозволяє підвищити стійкість рослин до стресових факторів, реалізувати генетичні програми, збільшити урожай та поліпшити його якість.

Токоферол – ліпофільний мембранозв'язаний клітинний антиоксидант, знайдений у всіх фотосинтезуючих організмах. Відомо 8 стереоізомерів ТФ, з яких найбільшою біологічною активністю володіє RRR- α -ТФ. α -ТФ є головною формою представленою в листках, тоді як γ -ТФ – в насінні. ТФ володіє виразними мембранотропними властивостями і здатний стабілізувати клітинні мембрани, гальмувати процеси утворення активних кисневих метаболітів та пероксидації ліпідів, впливати на активність ферментативної антиоксидантної ланки (Munne-Bosch et al., 2002). У сучасній літературі розглядається роль ТФ в процесах захисту рослин від фотоокиснення, зміни вмісту ендогенного ТФ в різних тканинах в залежності від фази онтогенезу рослин та дії стресорів (Sattler et al., 2004; Falk, 2010; Farouk, 2011). Підняті питання застосування ТФ в якості екзогенного регулятора росту рослин. У низці робіт показано ефективність застосування токоферолу при вирощуванні томатів, квасолі, льону, пшениці, рису через його вплив на ріст рослин, формування генеративних органів та врожайність культур (Mady et al., 2009; Bassiouny et al., 2005; Mohammed, 2011; Farouk, 2011; Orabi et al., 2014).

Горох є основною зернобобовою культурою на Україні. Він має велике продовольче, кормове та агротехнічне значення, цінний на широкий спектр поживних речовин. Посівні площі гороху в Україні становлять близько 0,3 млн. га, 25% з яких приходиться на зону степу. Горох дуже вимоглива до світла, вологі та ґрунту культура, тому часто він не реалізує генетичний потенціал продуктивності в умовах несприятливих факторів (Камінський, 2000). У насінні гороху міститься 6 мкг ТФ/г, що в 18 разів менше, ніж в зерні пшениці. Слід зазначити, що дія екзогенного ТФ на адаптивність зернобобових та гороху, зокрема, з'ясовано недостатньо, а застосування подібної речовини природного походження є перспективним з огляду на екологізацію ведення сільського господарства. Тому метою роботи було з'ясувати особливості впливу екзогенного α -ТФ на адаптивний статус гороху посівного (*Pisum sativum* L.) та формування його біологічної продуктивності.

Об'єкти та методи дослідження

Для проведення досліджень використовували насіння гороху посівного (*Pisum sativum*) сорту Глянс (F1). У вегетаційному досліді насіння висівали у добре підготований ґрунт. Норма висіву 120 шт. схожого насіння/м². Облікова площа ділянки 2,5 м². Розміщення варіантів здійснювалося систематичним дволярним методом у 5-ти разовій повторності.

Насіння гороху дослідних варіантів замочували у розчині, який містив солюбілізований α -ТФ оцтовокислий в концентрації 0,1 г/л з додаванням диметилсульфуроксиду (0,001%), а насіння контрольного варіанту – у дистильованій воді. Для приготування емульсії α -ТФ використовували 10% олійний розчин DL- α -ТФ ацетату (ПрАТ "Технолог", Україна), який солюбілізували за допомогою нейоногенного емульгатора Twin 80 (оксиетильований етер ЖК). Отриману емульсію розводили водою з диметилсульфуроксидом (ДМСО) до необхідної концентрації.

Листкові обробки посівів проводили у фазі 6-7 листка (55 днів після посіву) та у фазу бутонізації – початок цвітіння (65 ДПП). Відбирали по 30 типових для варіанту рослин у фазі 2-3 листка (30 ДПП), 5-6 листків (45 ДПП), бутонізації (60 ДПП), цвітіння-плодоутворення (75 ДПП). Облік біологічного врожаю проведено на 90 ДПП. Листкову обробку посівів проводили у вечірній час з використанням ранцевого обприскувача з нормою використання робочого розчину 300 л/га (0,03 л/м²). Посіви не оброблялися інсектицидами, боротьба з бур'янами здійснювалася ручним способом.

Вміст тіобарбітурат-активних продуктів (ТБК-АП) в листках та коренях гороху визначали за модифікованою методикою (Dhindsa et al., 1981) з використанням коефіцієнту мілімолярного поглинання малонового диальдегіду (МДА) ($\epsilon=156$ мМ \cdot см⁻¹), як кінцевого продукту процесів пероксидації ліпідів (ПОЛ), вимірюючи величину оптичного поглинання при 532 та 620 нм.

Вміст проліну визначали колориметрично в реакції з нінгідриним реактивом (Bates et al., 1973). Рослинні зразки гомогенізували 3% сульфосаліциловою кислотою. Калібрувальний графік будували за L-проліном.

Каталазну активність оцінювали за ступенем розкладу каталазою пероксиду водню, залишок якого визначали за реакцією з молібдатом амонію (Корольок та ін., 1988). Рослинні тканини гомогенізували у 0,05 М трис-НСІ буфері рН 7,6 у співвідношенні 1:9 на холоді. Гомогенат

центрифугували 10 хв. при 6000 об/хв., а надосадкову рідину використовували для аналізу. Активність ферменту розраховували в мкат/мг білка із застосуванням коефіцієнту мілімолярної екстинції пероксиду водню ($22,2 \cdot 10^3 \text{ мМ}^{-1} \text{ см}^{-1}$). Пероксидазну активність визначали за оптичною густиною ($\lambda=470 \text{ нм}$) продукту реакції тетрагваяколінону, що утворювався при окисненні гваяколу за певний проміжок часу та виражали в ум.од/мг білку. Для цього наважку тканин гомогенізували в 0,1 М фосфатному буфері рН 6,0 у співвідношенні 1:100. Гомогенат витримували 15 хв. при 4°C та центрифугували при 6000 об/хв., а отриманий супернатант використовували для аналізу (Ермаков, 1987). Вміст водорозчинної фракції білка визначали за О.Н. Lowry (1951). Калібрувальний графік будувався на розчині кристалічного альбуміну.

Ступінь проникності клітинних мембран оцінювали кондуктометричним методом за виходом електролітів з листових висічок у дистильовану воду (Blum et al., 1981). Для цього наважку висічок ($D=10 \text{ мм}$) промивали дистильованою водою, обсушували та заливали дистильованою водою. Електропровідність вимірювали за допомогою кондуктометру «Нанпа ЕС 214» до і після 4 годин експозиції та після кип'ятіння проб.

Визначення вмісту аскорбінової кислоти проводили титриметрично на основі реакції відновлення 2,6-дихлорфеноліндофенолу. Для стабілізації аскорбінової кислоти рослинний матеріал гомогенізували з 1% хлоридною кислотою та 10% щавлевою кислотою. Гомогенат центрифугували 10 хв. при 4000 об/хв та титрували супернатант. Вміст глутатіону визначали шляхом титрування фільтрату 0,001 н. калій йодатом у присутності калій йодиду та крохмалю (Грицаєнко та ін., 2003).

Вміст хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів визначали спектрофотометрично в ацетонових витяжках з гомогенатів тканин листків та розраховували за рівнянням Хольма-Веттштейна (Ермаков, 1987).

Індекс листової поверхні (ІЛП) розраховували на підставі площі листової поверхні рослин та щільності стеблостою. Площу листового апарату вимірювали сканографічно програмою LeafSquare 2.0. Чисту продуктивність фотосинтезу (ЧПФ) визначали як відношення приросту сухої маси рослин за певний проміжок часу віднесений до одиниці листової поверхні. Облік біологічної врожайності посівів гороху проводили відповідно до загальноприйнятих в агробіології методик (Єщенко та ін., 2014).

Спектрофотометричні дослідження проводили з використанням СФ «Unico UV-2800» та КФК-2. В роботі використані реактиви кваліфікації «хч» та «чда» виробництва «Реактив» (Україна), «Shanghai Synnad Chemical Co., Ltd» (КНР), «V & V Pharma industries» (Індія), Ангарський завод хімічних реактивів (Росія). Результати досліджень оброблено статистично з розрахунком коефіцієнту С'тюдента та застосуванням програмного пакету Microsoft Office Excel 2010.

Результати

В ході онтогенезу рослин гороху відмічено поступову інтенсифікацію процесів пероксидації в коренях, тоді як в тканинах листків вміст ТБК-АП майже не змінювався і значно зростав лише в період цвітіння та дозрівання плодів (рис. 1(A)). Обробка насіння та посівів гороху препаратом на основі α -ТФ призвела до зниження вмісту продуктів пероксидації в листках та коренях гороху в 1,2 – 1,3 рази впродовж вегетаційного періоду. Відмічена інтенсифікація процесів пероксидації в листках рослин гороху оброблених α -ТФ під час цвітіння та плодоутворення.

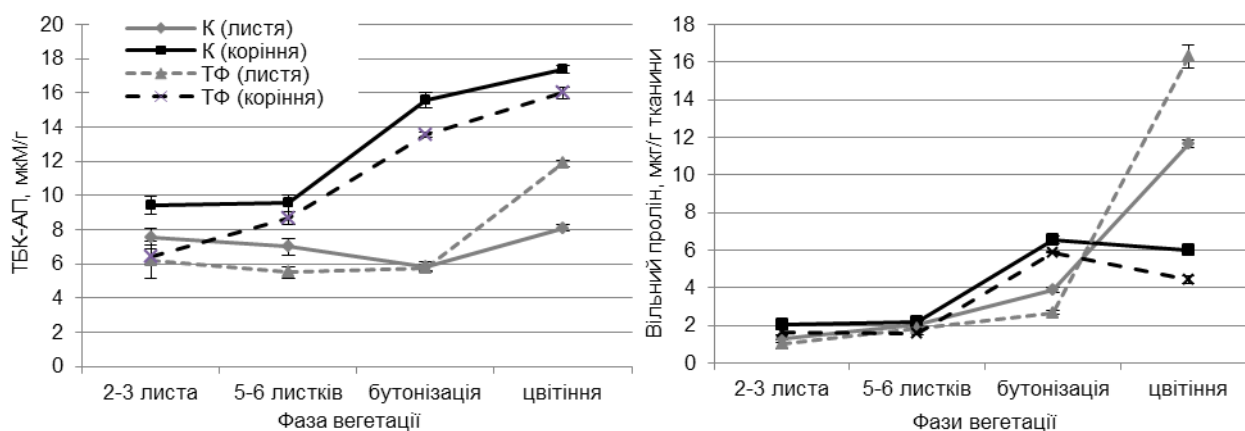


Рис. 1. Зміни вмісту ТБК-АП (А) та проліну (Б) в листках та коренях *Pisum sativum* L. за дії α -ТФ

Для рослин гороху впродовж початкової вегетативної фази онтогенезу характерним був низький вміст проліну в досліджуваних органах, який зростав під час цвітіння та плодоутворення (рис. 1(Б)). Так, вміст проліну зріс у 9,2 рази в листках гороху впродовж досліджуваного періоду. За дії α -ТФ вміст проліну, вірогідно, знижувався в листках на 11-31% та коренях гороху на 10-26% порівняно з рослинами, які необроблялися α -ТФ. Разом з тим, зафіксовано зростання вмісту проліну в листках на 40% у фазу цвітіння та плодоутворення порівняно з контрольними рослинами гороху.

Про зміни проникності мембран клітин можуть свідчити дані аналізу екзоосмосу електролітів (табл. 1). Кондуктометричне вимірювання виходу електролітів з листових висічок показало, що α -ТФ ефективно захищав мембрани та знижував інтенсивність виходу електролітів від 12% до 40% впродовж вегетаційного періоду та порівняно з рослинами гороху, які не оброблялися α -ТФ.

Таблиця 1.

Вплив α -ТФ на екзоосмос електролітів з листових висічок гороху

Варіант	Фази розвитку			
	2-3 листки	5-6 листків	бутонізація	цвітіння-плодоутворення
контроль	15,72±1,27	19,69±1,82	22,03±1,69	36,42±2,63
α -ТФ (0,1 г/л)	10,27±0,55*	12,71±3,23*	13,23±1,27*	32,62±2,68

Примітка. Тут і далі * – різниця істотна порівняно з контрольним варіантом при $P \leq 0,05$.

Було встановлено, що вегетативні органи гороху проявляють різну КАТ та ГПОх активність як в онтогенетичному розвитку, так і в залежності від дії α -ТФ (рис. 2). Активність зазначених ферментів в коренях в декілька разів перевищувала їх активність у листках гороху протягом всього періоду вегетації. КАТ активність коренів гороху, що оброблялися α -ТФ, знижувалася в 1,6 рази в період інтенсивного вегетативного росту порівняно з контрольними рослинами. Тоді як КАТ активність листків за дії α -ТФ знижувалася незначно. Цікавим є факт стимуляції КАТ та ГПОх активності в коренях під впливом α -ТФ у фізіологічно-критичний період онтогенезу, пов'язаний з цвітінням та утворенням плодів. ГПОх активність коренів гороху майже не змінювалася під впливом α -ТФ, а в листках знижувалася на 19-23% порівняно з рослинами, які не оброблялися розчинами α -ТФ.

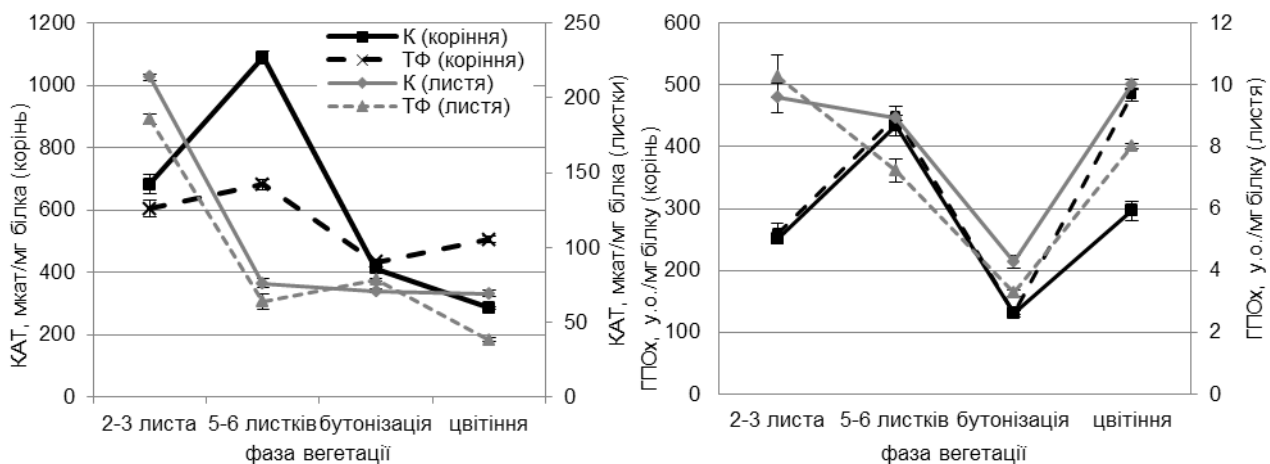


Рис. 2. Каталазна (А) та гваяколпероксидазна (Б) активність тканин листків та коренів гороху за дії α -токоферолу

В ході досліджуваного вегетаційного періоду спостерігали поступове накопичення аскорбінової кислоти та глутатіону в листках гороху, вміст яких зріс відповідно в 6,1 та 8,6 рази (рис. 3).

Також відмічено, що під впливом α -ТФ відбувалося накопичення пулу аскорбінату та глутатіону в тканинах листків гороху, особливо у другій половині вегетаційного періоду, що сприяло зростанню загальної редукуючої активності досліджуваних тканин. Так, максимальне підвищення вмісту аскорбінової кислоти в листках на 18% та глутатіону на 7,5% за дії α -ТФ спостерігали у фазу цвітіння та плодоутворення гороху.

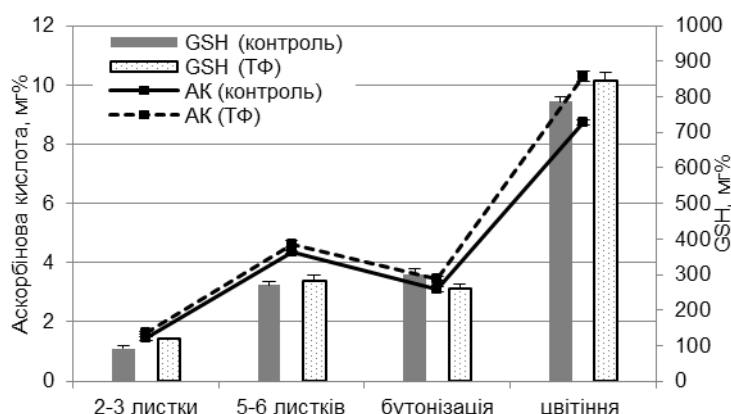


Рис. 3. Вміст аскорбінової кислоти та глутатіону в листках та коренях гороху за дії α-ТФ

Важливою характеристикою фотосинтетичного процесу є вміст хлорофілу в асимілюючих органах. Обробка насіння та посівів гороху α-ТФ сприяла нагромадженню хлорофілу та каротиноїдів в листках впродовж досліджуваних фаз вегетації (табл. 2).

Таблиця 2.

Вміст хлорофілу *a* і *b* та каротиноїдів в листках гороху за дії α-ТФ

Фази розвитку	Варіант	Хлорофіл <i>a</i> , мг/г	Хлорофіл <i>b</i> , мг/г	Хлорофіл <i>a+b</i> , мг/г	Відношення хлорофіл <i>a/b</i>	Каротиноїди, мг/г
2-3 листків	контроль	0,60±0,04	0,29±0,05	0,90±0,06	2,94±0,26	0,08±0,01
	α-ТФ (0,1 г/л)	0,81±0,04*	0,34±0,03	1,15±0,07*	2,49±0,04	0,09±0,01
5-6 листків	контроль	1,90±0,03	0,66±0,02	2,55±0,04	2,82±0,04	0,81±0,01
	α-ТФ (0,1 г/л)	1,96±0,02	0,64±0,02	2,54±0,03	2,94±0,04	0,84±0,03
бутонізація	контроль	1,08±0,05	0,47±0,01	1,55±0,06	2,19±0,06	0,41±0,03
	α-ТФ (0,1 г/л)	1,29±0,02*	0,51±0,04	1,74±0,05*	2,26±0,16	0,54±0,01*
цвітіння	контроль	1,84±0,02	0,82±0,02	2,66±0,03	2,25±0,02	0,57±0,02
	α-ТФ (0,1 г/л)	1,97±0,05*	0,76±0,02*	2,68±0,04	2,61±0,05	0,68±0,03*

В цілому, вміст хлорофілу *a* збільшувався максимально на 35% у рослин оброблених α-ТФ порівняно з контрольними рослинами гороху. Зміни вмісту хлорофілу *b* мали мінливий характер та були неістотними за дії α-ТФ. Виявлено, що α-ТФ викликав зміни у співвідношенні хлорофілу *a/b*, яке перебільшувало на 6-18% цей показник у рослин контрольних посівів впродовж вегетаційного періоду. Також, за дії α-ТФ зростав вміст каротиноїдів у листках гороху в середньому на 20-30% в період формування генеративних органів та утворення плодів.

Таблиця 3.

Індекс листової поверхні та чиста продуктивність фотосинтезу посівів гороху за дії α-ТФ

показники	варіант	Фази розвитку			
		2-3 листки	5-6 листків	бутонізація	цвітіння
ІЛП, м ² /м ²	контроль	0,58±0,04	4,04±0,31	12,87±1,11	19,54±1,80
	α-ТФ (0,1 г/л)	0,76±0,05	4,43±0,42	19,37±1,25*	24,21±2,23*
ЧПФ, г/м ² *доба	контроль	9,08±0,11		12,07±0,23	23,25±0,53
	α-ТФ (0,1 г/л)	8,42±0,08		15,31±0,15*	24,28±0,21

Однією з головних характеристик продуктивності посівів є індекс листової поверхні. Передпосівна обробка насіння гороху препаратом на основі α-ТФ суттєво не впливала на формування

листового апарату на початкових стадіях вегетативного розвитку рослин (табл. 3). Разом з тим, позакоренева обробка гороху α -ТФ викликала зростання ІЛП посівів на 50% у фазу бутонізації та на 24% у фазу цвітіння-плодоутворення гороху, порівняно з контрольними посівами. ЧПФ посівів гороху зростала на 4,4-26,8% за умов обробки α -ТФ впродовж другої половини вегетації.

Таблиця 4.

Біологічна врожайність посівів гороху сорту Глянс під впливом α -ТФ

показники	варіанти	
	контрольний	дослідний
Схожість, %	86,8 \pm 1,1	91,0 \pm 1,1*
Кількість гілочок на рослині, шт	3,14 \pm 0,10	3,53 \pm 0,12*
Кількість бобів на рослині, шт	5,39 \pm 0,16	6,07 \pm 0,23*
Маса 1000 насінин, г	215,2 \pm 10,4	216,9 \pm 7,5
Відношення товарна/нетоварна частина врожаю	0,378	0,406
Біологічна врожайність, ц/га	35,83 \pm 1,07	39,78 \pm 1,91*

Застосування препарату на основі α -ТФ при вирощуванні гороху вплинуло на біологічну продуктивність посівів (табл. 4). Передпосівна обробка насіння α -ТФ підвищила схожість гороху на 5%. Застосування α -ТФ дозволило, вірогідно, збільшити кількість сформованих гілочок та бобів на рослинах гороху, але не викликало вірогідних змін у масі 1000 насінин. Стимулювання токоферолом ростових процесів змістилося в бік формування товарної частини врожаю, про що свідчить зростання відношення товарної та нетоварної частин врожаю на 7,4%. В цілому, зміни елементів структури врожаю гороху посівного за дії α -ТФ сприяли збільшенню біологічної врожайності на 11% порівняно з контрольними посівами.

Обговорення

Вирощування гороху в зоні Південного степу України супроводжується низкою характерних для регіону несприятливих абіотичних факторів, пов'язаних з високим температурним режимом, дефіцитом вологи, засоленістю ґрунтів, що суттєво впливає на реалізацію генетичного потенціалу рослин (Кордюм та ін., 2003).

В попередніх лабораторних та вегетаційних дослідженнях було визначено оптимальні концентрації та співвідношення α -ТФ і ДМСО у складі застосованої композиції. Показано, що досліджувана композиція α -ТФ (0,1 г/л) та ДМСО (0,001%) може розглядатися як адаптогенний регулятор росту (Колесніков, 2013). Пероксидація ліпідів є нормальним фізіологічним процесом, необхідним для оновлення складу та підтримки властивостей біомембран. Посилення ПОЛ і, як результат, нагромадження кінцевого продукту МДА, вважається маркером адаптаційного стану рослин. Проведені дослідження доводять, що екзогенний α -ТФ включається в процеси інгібування пероксидації ліпідів, ймовірно, через вплив на структуру клітинних мембран та інактивацію ліпо- та гідропероксидів (Munne-Bosch S. et al., 2002). Дійсно, в літературі є дані про зниження вмісту ТБК-АП та активізацію антиоксидантної системи при обприскуванні токоферолом бобових культур (Bassiouny et al., 2005). Комплекс абіотичних факторів під час вирощування культур впливає на вибіркочу проникність клітинних мембран, що пов'язують з порушенням їх білково-ліпідної структури, зокрема, і в наслідок процесів пероксидації (Спивак, 2010). Тому, відмічене нами зменшення виходу електролітів на всіх фазах вегетації гороху під впливом α -ТФ знаходить підтвердження в літературі (Abbasi et al., 2007; Mohammed, 2011).

Пролін відносять до так званих «стресових» амінокислот. Посилення синтезу проліну відбувається в ході розвитку стрес-реакції або при старінні організму, а накопичення проліну є адаптивною реакцією рослинного організму (Колупаєв та ін., 2014). Зниження вмісту проліну в листках та коренях гороху за дії α -ТФ та біоактивних речовин, в цілому, частково знаходить підтвердження в експериментальних роботах (Агаджанян та ін., 2001; Кузнецова та ін., 2012). Це пов'язано з тим, що вплив екзогенного α -ТФ на вміст проліну різниться в залежності від концентрації діючої речовини та сили і типу стресу. Хоча є повідомлення про стимуляцію токоферолом синтезу проліну в стресових умовах (Mohammed, 2011; Orabi et al., 2014), відмічене нами збільшення вмісту проліну в листках та зменшення в коренях гороху в фазу цвітіння та плодоутворення, ймовірно, обумовлено змінами

інтенсивності процесів пероксидації та активностями ферментів, які утилізують пролін. Проліну властива не лише осморегуляторна функція, а й протекторна, яка реалізується через регуляцію рН цитозолу, інактивацію вільних радикалів (Колупаєв та ін., 2014). Так, встановлено високий рівень кореляції між вмістом ТБК-АП та проліном в коренях ($r=0,85-0,96$) та листках ($r=0,48-0,98$) гороху впродовж вегетації.

Каталаза є ключовим компонентом ферментативної антиоксидантної системи в процесах елімінації пероксиду водню. Загальне зниження КАТ активності в онтогенезі, імовірно, пов'язане із накопиченням АФК, які здатні впливати на фермент, та активізацією ГПОх, зростанням вмісту низькомолекулярних антиоксидантів в клітинах. Аналіз показав, що КАТ активність листя та коренів рослин гороху, які оброблялися α -ТФ, знижувалася в період інтенсивного вегетативного росту порівняно з контрольними рослинами, що є адекватною реакцією на уповільнення процесів пероксидації під впливом α -ТФ. В зв'язку з поліфункціональністю пероксидаз вважають, що вони беруть активну участь в контролі рівня активованих кисневих метаболітів. Зміни ГПОх активності впродовж вегетації гороху не мали монотонного характеру та ГПОх активність коренів майже не змінювалася під впливом α -ТФ, на відміну від листків. На думку авторів, подібне пояснюється тим, що основний пул антиоксидантної активності ГПОх локалізований у надземній частині рослин, а прооксидантний (оксидазна функція ГПОх) в коренях (Orabi, 2014). Відмічена нами висока ГПОх та КАТ активність в коренях гороху, порівняно з листками, пояснюється існуванням декількох ізоформ ферментів в коренях рослин (Šukalović et al., 2003). Також, посилення ГПОх та КАТ активності в коренях та зниження в листках у фізіологічно критичний період утворення генеративних органів та початок плодоутворення гороху під впливом екзогенного α -ТФ є дзеркальним відображенням змін вмісту ТБКАП та проліну саме в цей період розвитку.

Аскорбінова кислота та глутатіон є основними водорозчинними антиоксидантами в процесах фотосинтезу, реагують з активними формами кисню, сприяють цілісності клітинних структур і певним функціям різних метаболічних шляхів. Компоненти аскорбат-глутатіонового циклу прямо сполучені з окисно-відновними перетвореннями токоферолу (Noctor et al., 1998). В клітині, пара α -ТФ і аскорбат працюють синергістично, та вилучає радикали з легко окиснювальної ліпідної фази до водної. Тому дія екзогенного α -ТФ проявляється в накопиченні аскорбату і глутатіону, що також розглядалося раніше (Sakr et al., 2009; Farouk, 2011)

Доведено, що існує пряма кореляція між кількістю пігменту в листках, інтенсивністю фотосинтезу, ростом і розвитком рослин та їх продуктивністю. Відомо, що навіть незначні впливи абіотичних факторів призводять до зниження синтезу хлорофілів, тоді як обробка посівів культур екзогенним α -ТФ сприяє накопиченню хлорофілу та каротиноїдів в листках (Gajewska et al., 2007). Щодо питання зміни співвідношення хлорофілу a/b , то воно сильно варіює в залежності від виду, умов вирощування та стійкості рослин до стресу (Munne-Bosch, 2002; Falk et al., 2010).

Використана композиція на основі α -ТФ (0,1 г/л) сприяла покращенню адаптивного стану рослин гороху через зниження вмісту продуктів пероксидації ліпідів, проліну та інтенсивності виходу електролітів, модуляції КАТ та ГПОх активності, накопичення аскорбінової кислоти, глутатіону в досліджуваних тканинах рослин гороху впродовж вегетаційного періоду. Позакоренева обробка гороху ТФ покращувала функціональні параметри фотосинтетичного апарату рослин гороху. Зафіксовані зміни позитивно відбиваються на формуванні біологічної продуктивності посівів. Як показують отримані дані, реалізація більшої продуктивності відбувається за рахунок утворення більшої кількості квіток та бобів на рослинах. На підтримку отриманих результатів є чисельні повідомлення про роль екзогенних антиоксидантів і ТФ, зокрема, у формуванні структури врожаю сільськогосподарських культур (Semida et al., 2014; Sakr, 2009; Mohammed et al., 2011; Orabi et al., 2014; Seguin, 2010). Тому, досліджена композиція може бути рекомендована для використання при вирощуванні гороху з метою підвищення його адаптаційних потенцій та врожайності.

Список літератури

- Агаджанян А.Х., Молай Рад М.Б., Гукасян Д.Г., Агаджанян А.А. Влияние некоторых эффекторов на накопление свободного пролина в прорастающих семенах гороха *Pisum sativum* L. // Биол. Журн. Армении. – 2001. – Т.53, № 1–2. – С. 92–97. / Agadzhanyan A.H., Molay Rad M.B., Gukasyan D.G., Agadzhanyan A.A. Vliyaniye nekotorykh effektorov na nakopleniye svobodnogo prolina v prorastayuschih semenah goroha *Pisum sativum* L. // Biol. Zhurn. Armenii. – 2001. – Т.53, № 1–2. – S. 92–97.
- Грицаєнко З.М., Грицаєнко А.О., Карпенко В.П. Методи біохімічних та агрохімічних досліджень рослин та ґрунтів. – К.: ЗАТ «Нічлава», 2003. – 320 с. / Hrytsayenko Z.M. Hrytsayenko A.O., Karpenko V.P. Metody biokhimichnykh ta

ahrokhimichnykh doslidzhen' roslin ta hruntiv. – K.: ZAT «Nchlava», 2003. – 320 s.

Єщенко В.О., Копитко П.Г., Костогриз П.В., Опришко В.П. Основи наукових досліджень в агрономії. – Вінниця: ПП «ТД «Едельвейс і К», 2014. – 332 с. / Yeshchenko V.O. Kopytko P.H., Kostohryz P.V., Opryshko V.P. Osnovy naukovykh doslidzhen' v ahronomiyi. – Vinnytsya: PP «TD «Edel'veys i K», 2014. – 332 s.

Ермаков А.И. Методы биохимического исследования растений. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 430 с. / Ermakov A.I. Metody biokhicheskogo issledovaniya rasteniy. – L.: Agropromizdat, 1987. – 430 s.

Камінський В.Ф. Стан та перспективи виробництва гороху в Україні // Вісник аграрної науки. – 2000. – № 5. – С. 22–25. / Kamins'kyy V.F. Stan ta perspektyvy vyrobnytstva horokhu v Ukraini // Visnyk ahraryoi nauky. – 2000. – №5. – S. 22–25.

Колесніков М.О. Вплив токоферолу на проростання гороху (*Pisum sativum* L.) та формування його біологічної врожайності // Агробіологія: збірник наукових праць Білоцерків. нац. аграр. ун-т. – 2013. – Вип. 11(104) – С. 115–119. / Kolesnikov M.O. Vplyv tokoferolu na prorostannya horokhu (*Pisum sativum* L.) ta formuvannya yoho biolohichnoyi vrozhaynosti // Ahrobiologiya: zbirnyk naukovykh prats' Bilotserkiv. nats. ahrrar. un-t. – 2013. – Vyp. 11(104) – S. 115–119.

Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Ястреб Т.О. Пролін: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях // Вісник Харк. нац. агр. ун-ту. Серія Біологія. – 2014, вип. 2 (32). – С. 6–22. / Kolupaev Yu.E. Vayner A.A., Yastreb T.O. Prolin: fiziologicheskie funktsii i regulyatsiya sodержaniya v rasteniyah v stressovyih usloviyah // Vlsnik Hark. nats. agr. un-tu. Seriya Biologiya. – 2014, vip. 2 (32). – S. 6–22.

Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях / под ред. чл-кор. НАНУ Е.Л. Кордюм. – К.: Наук. думка, 2003. – 273 с. / Kordyum E.L., Syitnik K.M., Baranenko V.V. Kletochnyie mehanizmyi adaptatsii rasteniy k neblagopriyatnyim vozdeystviyam ekologicheskikh faktorov v estestvennyih usloviyah / pod red. chl-kor. NANU E.L. Kordyum. – K.: Nauk. dumka, 2003. – 273 s.

Королюк М.А., Иванова А.И., Майорова И.Т. Метод определения активности каталазы // Лаб.дело. – 1988. – №1. – С.16–19. / Korolyuk M.A., Ivanova A.I., Mayorova I.T. Metod opredeleniya aktivnosti katalazyi // Lab.delo. – 1988. – №1. – S.16–19.

Кузнецова С.А., Климачев Д.А. Изменение содержание пролина в условиях хлоридного засоления и обработки фитогормонами // Вест. МГОУ. (Естест. науки). – 2012. – №5. – С. 28–33. / Kuznetsova S.A., Klimachev D.A. Izmenenie sodержanie prolina v usloviyah hlорidnogo zasoleniya i obrabotki fitogormonami // Vest. MGOU. (Estest. nauki). – 2012. – №5. – S. 28–33.

Спивак Е.А. Генерация активных форм кислорода, перекисное окисление липидов и проницаемость клеточных мембран в листьях проростков ячменя (*Hordeum vulgare* L.) при засухе // Весник БГУ. – 2010. Сер. 2, № 1. – С. 51–54. / Spivak E.A. Generatsiya aktivnyih form kisloroda, perekisnoe okislenie lipidov i pronitsaemost kletochnyih membran v listyah prorostkov yachmenya (*Hordeum vulgare* L.) pri zasuhe // Vesnik BGU. – 2010. Ser. 2, № 1. – S. 51–54.

Abbasi A.-R., Hajirezaei M., Hofius D., Sonnewald U., Voll L.M. Specific Roles of α - and γ -Tocopherol in Abiotic Stress Responses of Transgenic Tobacco // Plant Physiology. – 2007. – V. 143, № 4. – P. 1720-1738.

Bassiouny H.M.S., Gabarah M.E., Ramadan A.A. Effect of antioxidants on growth yield and fauvism causative agents in seeds of *Vicia faba* plant grown under reclaimed sandy soil // J. Agr. – 2005. – V. 4 (4). – P. 281-287.

Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid Determination of Free Proline for Water Stress Studies // Plant Soil. – 1973. – V. 39, – P. 205–207.

Blum A., Ebercon A. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat // Crop Sci. – 1981. – V. 21. – P. 43–47.

Dhindsa R.S., Plumb-Dhindsa P., Thorpe TA. Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase // Journal of Experimental Botany. – 1981. – V.32. – P. 93 – 101.

Falk J., Munne-Bosch S. Tocochromanol functions in plants: antioxidant and beyond // J. of Exp. Botany/ - 2010. – V. 61 (6). – P. 1549 – 1566.

Farouk S. Ascorbic Acid and α -Tocopherol Minimize Salt-Induced Wheat Leaf Senescence // Journal of Stress Physiology & Biochemistry. – 2011. – V.7(3), – P. 58–79.

Gajewska E., Skłodowska M. Relations between tocopherol, chlorophyll and lipid peroxides contents in shoots of Ni-treated wheat //J. of plant physiol. – 2007. – V. 164(3). – P. 364–366.

Lowry O.H., Rosenbrough N.I., Farr A.R. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J.Biol.Chem. – 1951. – V. 193, № 1. – P. 265–275.

Mady M.A. Effect of foliar application with salicylic acid and vitamin E on growth and productivity of tomato (*Lycopersicon esculentum*, Mill.) // Plant. J. Agric. Sci. – 2009. – V.34 (6). – P. 6735 – 6746.

Mohammed A.R., Tarpley L. Impact of high nighttime temperature on respiration, membrane stability, antioxidant capacity, and yield of rice plants // Crop Sci. – 2009. – V. 49 (1). – C. 313–322.

Mohammed A.R. Characterization of rice (*Oryza sativa* L.) physiological responses to a-tocopherol, betaine or

-
- salicylic acid application // J. of Agr. Science. – 2011. – V. 3 (1). – P. 3–13.
- Munne-Bosch S., Alegre L. The function of tocopherols and tocotrienols in plants // Crit. Rev. in Plant Sci. – 2002. – V. 22, – P. 31–57.
- Noctor G., Foyer C.H. Ascorbate and glutathione: Keeping active oxygen under control // Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol. – 1998. – V. 49. – P. 249–279.
- Orabi SA., Abdelhamid V.N. Protective role of α -tocopherol on two *Vicia Faba* cultivars against seawater-induced lipid peroxidation by enhancing capacity of anti-oxidative system // J. of the Saudi Soc. of Agr. Sci. – 2014. – V.14, №1 – P. 82–92.
- Sakr M.T., El-Metwally M.A. Alleviation of the harmful effects of soil salt stress on growth, yield and endogenous antioxidant content of wheat plant by application of antioxidant // Pakistan J. of Biol. Sci. – 2009. – V. 12(8). – P. 624–630.
- Sattler S.E., Gilliland L.U., Magallanes-Lundback M., Pollard M., DellaPenna D. Vitamin E Is Essential for Seed Longevity and for Preventing Lipid Peroxidation during Germination // The Plant Cell. – 2004, – V.16, – P. 1419–1432.
- Sequin P. Soybean tocopherol concentrations are affected by crop management // J. of agricultural and food chemistry. – 2010. – V. 58, – № 9. – P. 5495–5501.
- Semida W.M., Taha R.S., Abdelhamid M.T., Rady M.M. Foliar-applied α -tocopherol enhances salt-tolerance in *Vicia faba* L. plants grown under saline conditions // South African J. of Botany. – 2014. – V. 95. – P. 24–31.
- Šukalović V.H.T., Vuletić M., Vučinić Ž. Plasma membrane-bound phenolic peroxidase of maize roots: in vitro regulation of activity with NADH and ascorbate // Plant science. – 2003. – V.165. – № 6. – P. 1429–1435.

Представлено: О.О. Данченко / Presented by: O.O. Danchenko

Рецензент: В.Ф. Тимошенко / Reviewer: V.F. Tymoshenko

Подано до редакції / Received: 20.10.2014