

ОПТИМІЗАЦІЯ ФІЗІОЛОГІЧНОГО СТАНУ РОСЛИН ЯК ОСНОВА ЕКОЛОГІЧНО БЕЗПЕЧНОГО АГРОВИРОБНИЦТВА

Н. В. Карачинська

кандидат біологічних наук

Інститут агроєкології і природокористування НААН (м. Київ, Україна)

e-mail: karachinskan051177@gmail.com; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-6571-8430>**А. М. Ліщук**

доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник

Інститут агроєкології і природокористування НААН (м. Київ, Україна)

e-mail: lishchuk.alla.n@gmail.com; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-8339-9365>

У роботі розглядається оптимізація фізіологічного стану рослин як механізм зниження екологічних ризиків в агроценозах. Запропоновано модель, що ґрунтується на поетапній оптимізації метаболічної активності агрофітоценозів і забезпечує зниження екологічних ризиків у них. Показано, що ефективна взаємодія між метаболічною активністю рослин, станом ґрунтової мікробіоти та абіотичними чинниками середовища формує основу для підвищення їхньої толерантності до стресових факторів. Доведено значення поетапної активації сигнальних і метаболічних каскадів у регуляції фізіологічного стану рослин за участі мінерального живлення, біостимуляторів та симбіотичних організмів. Підкреслено, що біосинтез біологічно активних фітосполук (вторинних метаболітів) виконує захисну функцію (антипатогенну, антистресову), а також слугує медіатором трофічних і регуляторних взаємодій у ризосфері. Доведено, що регуляція біосинтезу таких сполук має вирішальне значення для підтримання життєздатності рослин в умовах несприятливого середовища та мінімізації екологічних ризиків, пов'язаних із деградацією ґрунтів, поширенням фітопатогенів і зменшенням агробіорізноманіття. Запропонована модель оптимізації фізіологічного стану рослин, що є удосконаленням концепції "піраміди здоров'я рослин" J. Kempf, обумовлює підвищення енергетичної ефективності їхнього функціонування, сприяє зростанню врожайності та стійкості, а також активно стимулює відновлення ґрунту. Це робить фізіологічно оптимізовані рослини визначальним чинником регенеративного землеробства, дозволяючи впроваджувати екологічно безпечні агротехнології для формування сталих агроєкосистем. Розкрито потенціал використання природних механізмів для створення таких агротехнологій шляхом інтеграції біотехнологічних і агроєкологічних підходів, спрямованих на підвищення адаптивності та стійкості агроєкосистем, забезпечення сталої продуктивності культур і зниження антропогенного навантаження на довкілля.

Ключові слова: фізіологічно оптимізовані рослини, екологічні ризики, агроценози, фотосинтез, білковий обмін, синтез ліпідів, симбіоз, вторинні метаболіти, імунітет рослин.

ВСТУП

Фотосинтетична активність є фундаментальним екологічним механізмом, що забезпечує енергетичну й метаболічну підтримку рослин, а також інтегрує сигнали зовнішнього середовища для регуляції росту, розвитку та адаптаційних процесів в агроценозах. Актуальність дослідження фотосинтетичної активності та її ролі в регуляції фізіолого-біохімічних процесів суттєво зростає, оскільки агроєкосистеми дедалі частіше потерпають від кліматичних змін, забруднення, деградації ґрунтів та інших дестабілізуючих чинників.

Одна з адаптивних реакцій рослин на стресові умови полягає в посиленому синтезі біоактивних вторинних метаболітів, які модулюють мікробні спільноти ґрунту та коло-

обіг поживних речовин, тим самим сприяючи екологічній стабільності агроєкосистем [1]. Підтримання фотосинтетичної активності в умовах стресу, спричиненого фітопатогенними мікроорганізмами, може сприяти збереженню біомаси та активувати захисні механізми, підкреслюючи її важливу роль у захисних реакціях рослин [2]. За даними J. Kempf, рослини з активним фотосинтетичним апаратом здатні підвищувати в тканинах рівень цукру в 3–4 рази (за шкалою Брікса (Brix)), що підтверджується зростанням вмісту розчинних твердих речовин до 12–15 Brix порівняно з базовими 3–5 Brix [3].

Посилення фотосинтезу збільшує кількість вуглеводневих кореневих ексудатів, які слугують ключовими джерелами вуглецю та

сигнальними молекулами для корисних ризобактерій, тим самим формуючи структуру та функціонування ризосферного мікробіому [4]. Таким чином, фізіологічний стан рослин регулюється завдяки фотосинтетичній активності та біосинтезу біологічно активних фітосполук за участю мікроорганізмів, що формують основу адаптації рослин до стресових чинників.

Мета роботи — теоретично обґрунтувати роль фотосинтезу як регулятора біосинтезу біоактивних фітосполук і його опосередкований вплив через ґрунтовий біоценоз на фізіологічний стан рослин для мінімізації екологічних ризиків та забезпечення сталої продуктивності агроєкосистем в умовах біотичних й абіотичних стрес-факторів.

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

У сучасній науковій спільноті зростає зацікавленість до концепцій відновлення родючості ґрунту та покращення фізіологічного стану рослин як ефективного підходу до мінімізації екологічних ризиків в агроєкосистемах [5]. Підвищення фотосинтетичної продуктивності рослин є стратегією, що сприяє покращенню структури ґрунту, збільшенню накопичення вуглецю та зниженню залежності від хімічних засобів захисту, що, своєю чергою, підвищує стійкість до абіотичних і біотичних стрес-факторів [6; 7].

У наукових працях [8; 9] учені наголошують на вагомості колообігу фотосинтетично фіксованого вуглецю до ґрунту через кореневі екsudати, що стимулює розвиток симбіотичних і сапрофітних мікроорганізмів, а також сприяє формуванню стабільної агрегатної структури, підвищенню біологічної активності та відновленню родючості ґрунту. Управління вуглеводним метаболізмом агроценозів, згідно з цими дослідженнями, забезпечує трофічну підтримку ризосферної мікробіоти та активізує процеси самоорганізації ґрунтових біогеохімічних циклів.

Ж. Kempf зазначає, що рослини в оптимізованому фізіологічному стані (тобто в добромu здоров'ї та з активним метаболізмом) здатні самостійно протистояти більшості патогенів і шкідників завдяки підвищеному вмісту складних вуглеводів, амінокислот та біоактивних сполук [3]. Особливу увагу зосереджено на моніторингу асиміляційного потенціалу за використання показника цукристості (Brix) як індикатора метаболічної активності. Підвищення цього показника відображає зростання метаболічної активності рослини та її стійкості до зовнішніх стресів. Згідно з теорією поживної привабливості ослаблених рослин (метаболічної

вразливості), яку обґрунтували В. У. Thomas і М. Dykstra, патогени та шкідники уражають рослини переважно тоді, коли їхній метаболізм порушений, що призводить до накопичення в тканинах легкодоступних, неасимільованих цукрів й амінокислот, які слугують живильним середовищем для збудників хвороб [10].

У низці фундаментальних досліджень, опублікованих Ж. F. White та ін. протягом останнього десятиліття, представлено новий тип взаємодії між рослинами та мікроорганізмами. Встановлено, що механізм ризофагії є важливим для розуміння цих симбіотичних взаємодій і суттєво залежить від фотосинтетичної активності рослин: види з високим асиміляційним потенціалом краще регулюють мікробні взаємодії в ризосфері [11].

У сучасних дослідженнях ґрунтової біології все більше уваги приділяється ролі фотосинтетичних екsudатів як основного джерела енергії для ґрунтової харчової мережі. Як зазначають L. Zhong та ін., ефективне залучення вуглецю кореневого походження є вирішальним для підтримки функціонування ґрунтових екосистем. За їхніми висновками, родючість ґрунту значною мірою залежить від наявності органічної речовини та від активного метаболізму мікро- та мезоорганізмів, що обумовлено фотосинтетичною продуктивністю рослин [12].

Особливу роль у забезпеченні біоактивності ґрунту відіграють представники макрота мезофауни: дощові черв'яки (*Lumbricidae*), нематоди (*Steinernematidae*, *Rhabditidae*), кліщі (*Acari*), колемболи (*Collembola*) та інші детритофаги. Як підкреслюють L. Zhong і співавт., взаємодія систем землеробства з функціональними групами ґрунтових тварин визначає ефективність переносу вуглецю з коренів у ґрунтову харчову мережу, а також впливає на засвоєння мінерального азоту, що зумовлює формування стабільних і продуктивних агроєкосистем [12].

Отже, фотосинтетичні екsudати забезпечують живлення ґрунтової харчової мережі, підтримуючи біологічну активність, яка, своєю чергою, є функцією здорової та фотосинтетично активної рослинності. Численні наукові дослідження підтверджують, що покращення фізіологічного стану рослин є не лише ефективним засобом підвищення врожайності, а й фундаментальним чинником підтримання екологічної рівноваги агроєкосистем. Підвищення фотосинтетичної активності, стимуляція біоактивного метаболізму та формування стабільного мікробіому — це взаємопов'язані процеси, які створюють надійну основу для розвитку сталого землеробства з мінімізацією агрохімічних втручань.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

У дослідженні застосовано системний підхід, що передбачає комплексний аналіз взаємозв'язків між фізіологічним станом рослин та їхньою екологічною стабільністю. Методологічну основу становлять загальноприйняті наукові методи: абстрактно-логічний аналіз, методи синтезу, аналогії, порівняння та узагальнення, що використовуються для інтеграції емпіричних даних і теоретичних положень у сфері агроекології.

Інформаційне підґрунтя дослідження сформоване на основі аналізу монографічних джерел, наукових публікацій, даних періодичних фахових видань, а також результатів експериментальних досліджень, присвячених впливу агротехнологічних практик на фотосинтетичну активність, трофічну взаємодію в ризосфері та біоадаптивний потенціал культурних рослин.

Вивчення механізмів зниження екологічних ризиків здійснювалося шляхом виявлення причинно-наслідкових зв'язків між фотосинтетичним потенціалом, біологічною активністю ґрунту та стійкістю культур до біотичних і абіотичних чинників. Такий підхід дозволив сформулювати науково обґрунтовані пропозиції щодо впровадження біологічно обґрунтованих підходів для забезпечення екологічно сталого землеробства.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

За узагальненням сучасних наукових підходів до управління фізіологічним станом рослин і формування агроекологічної рівноваги, нами запропоновано модель, що ґрунтується на поетапній оптимізації метаболічної активності агрофітоценозів і забезпечує зниження екологічних ризиків в агроценозах. Запропонована модель охоплює п'ять послідовних етапів

оптимізації процесів розвитку рослин, а саме: 1) фотосинтетичної активності, 2) білкового обміну, 3) синтезу ліпідів, 4) симбіозу у трофічних мережах, 5) секреції вторинних метаболітів (рис. 1).

Модель оптимізації фізіологічного стану рослин є удосконаленою та обґрунтованою модифікацією оригінальної концепції “піраміди здоров'я рослин” J. Kempf, яка пояснює фізіологічні процеси в рослинах, є практичною базою для агрономічного управління та повністю корелює з принципами регенеративного землеробства [3]. Модель зосереджується на внутрішньому здоров'ї рослин, їхній оптимальній фотосинтетичній ефективності та глибокій взаємодії з ґрунтовим біоценозом. Такий механізм дозволяє досягти не лише підвищення врожайності та стійкості до біотичних й абіотичних стресів, але й активно сприяє відновленню та покращенню здоров'я ґрунту, а отже, й агроecosистеми загалом. Тобто здорові рослини визнаються рушійною силою процесів регенерації ґрунту, підкреслюючи взаємозв'язок між рослиною, ґрунтовим біоценозом як основою для екологічно безпечних агротехнологій, зокрема регенеративного землеробства.

Характеристика етапів оптимізації метаболічної активності рослин наведена в табл. 1.

Переваги запропонованої нами модифікованої моделі полягають у тому, що вона є не просто доповненням, а системним удосконаленням концепції J. Kempf, яка інтегрує сучасні теорії взаємодій між мікроорганізмами та рослинами й біосинтезом захисних сполук. Модель містить розширені можливості ефективнішого управління здоров'ям рослин в агроценозах для досягнення екологічної безпеки та сталої продуктивності агроecosистем.

Згідно з модифікованою моделлю, оптимізація фізіологічного стану рослин на кожному

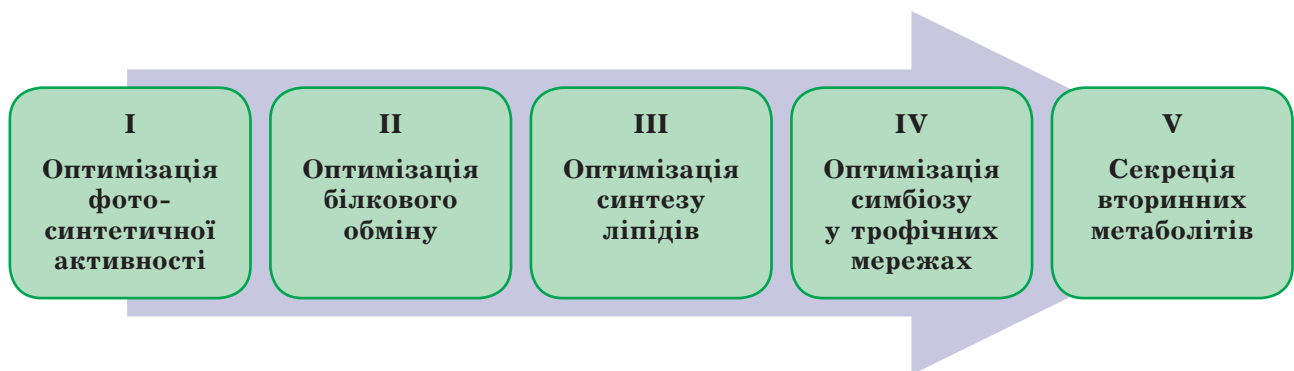


Рис. 1. Модель оптимізації фізіологічного стану рослин
(у модифікації концепції “піраміди здоров'я рослин” J. Kempf)

Джерело: сформовано авторами на основі [3; 10; 11].

Таблиця 1

Характеристика етапів оптимізації метаболічної активності рослин

Етап	Основні процеси, що відбуваються за оптимізації етапу	Екологічні чинники впливу на етап	Екологічне значення
I. Оптимізація фотосинтетичної активності	Фіксація CO ₂ , синтез цукрів і біологічно активних речовин	Доступність світла, CO ₂ , елементів живлення (Mg, Fe, Mn, P, N)	Стартовий рівень енергозабезпечення
II. Оптимізація білкового обміну	Повне перетворення азоту на амінокислоти та білки	Доступність елементів живлення (S, Mo, B)	Зниження привабливості для фітофагів
III. Оптимізація синтезу ліпідів	Синтез восків і жирів, формування гідрофобного бар'єру	Симбіоз із ризосферною мікробіотою	Захист від аерогенних патогенів
IV. Оптимізація симбіозу у трофічних мережах	Мобілізація поживних речовин у біодоступній формі	Різноманіття ґрунтових мікроорганізмів	Зниження екологічного навантаження
V. Секреція вторинних метаболітів	Індукція алкалоїдів, фенолів, терпеноїдів	Стабільність симбіотичних мікробних популяцій	Стійкість до вірусів, бактерій, грибів, нематод, комах

Джерело: сформовано авторами на основі [3; 10–11].

етапі охоплює низку основних процесів. А саме *фотосинтетичну активність* забезпечують такі процеси, як: ефективна фіксація CO₂ за максимального поглинання вуглекислого газу та його перетворення в органічні сполуки; оптимальне використання сонячної енергії шляхом збільшення квантового виходу фотосинтезу, ефективної роботи фотосистем; синтез первинних цукрів (глюкоза, сахароза) за безпосереднього утворення основних енергетичних і будівельних матеріалів рослини та збалансованого обміну речовин для забезпечення достатньої кількості енергії для всіх метаболічних потреб. *Оптимізацію білкового обміну* забезпечують: ефективний синтез амінокислот та функціональних білків, збалансований азотний обмін і підвищення ефективності азотфіксації у разі симбіотичних взаємодій. *Оптимізація синтезу ліпідів* охоплює ефективне утворення жирних кислот і гліцерину як базових компонентів, що забезпечують формування структурних ліпідів для клітинних мембран та їхніх бар'єрних і транспортних функцій, накопичення енергетичних резервів, а також синтез сигнальних ліпідів, які беруть участь у внутрішньо- та міжклітинній сигналізації. *Оптимізація симбіозу у трофічних мережах* досягається через посилення кореневої секреції, що приваблює корисні мікроорганізми, стимулює їхній ріст та активність для ефективного обміну поживними речовинами (зокрема фосфором та азотом) і водою, а також сприяє пригніченню патогенів завдяки конкуренції та виробленню антимік-

робних сполук. *Модуляція секреції вторинних метаболітів* забезпечує цілеспрямований синтез і регульоване виділення захисних та сигнальних сполук, що призводить до підвищення антиоксидантної здатності та посилення імункомпетентності рослин у відповідь на біотичні й абіотичні стреси. Ці етапи відображають комплексний і взаємопов'язаний підхід до управління фізіологією рослин, що є основою для їхньої стійкості та продуктивності в агроценозах.

Оптимізація фотосинтетичної активності як основа метаболічної стійкості агроценозів. Наявність і доступність елементів живлення, що безпосередньо впливають на процес фотосинтезу, є лімітуючими факторами його продуктивності. Важливо створювати умови для збалансованого живлення рослин і забезпечувати доступність ключових макро- та мікроелементів, необхідних для підвищення ефективності фотосинтезу. Як зазначають дослідники [13], на початкових етапах вкрай важливими для фотосинтезу є наявність органічного вуглецю, магнію, заліза, марганцю, азоту і фосфору. Їхня доступність оптимізує метаболізм фотосинтетичних продуктів, змінює склад рослинного соку та корневих ексудатів, що знижує чутливість рослин до зовнішніх чинників.

Більшість досліджень фотосинтезу зосереджені на впливі світла, температури, водного режиму та мінерального живлення [14], проте повноцінна реалізація фотосинтетичного

потенціалу, зокрема синтез якісних вуглеводів і біоактивних фітосполук, неможлива без достатнього забезпечення вуглекислим газом і підтримання стабільного вуглецевого балансу в агроєкосистемі. Так, наприклад, зниження концентрації вуглекислого газу в умовах ущільнених посівів, надмірного зрошення або вирощування культур у закритому ґрунті, здатне істотно зменшувати швидкість фіксації вуглецю та, відповідно, продуктивність фотосинтезу [14]. Вміст органічної речовини безпосередньо впливає на стабільність кореневих ексудатів, які секретуються коренями і визначають якісний склад ризосферних мікроорганізмів [15]. За умов дефіциту органічного вуглецю (менше 1,5%) спостерігається зниження біологічної активності ґрунту, зменшення буферної здатності та посилення ризику деградації фотосинтетичних функцій [16].

Ефективна реалізація фотосинтетичного потенціалу рослин тісно пов'язана з наявністю основних мінеральних елементів живлення, які беруть безпосередню участь у структурі, регуляції та енергетичному забезпеченні фотосинтетичного апарату. Дефіцит кожного з них викликає глибокі порушення функціонування фотосистеми та знижує продуктивність агроєкосистем і стійкість рослин до стресових чинників. Основні процеси фотосинтезу забезпечують магній, азот, залізо, марганець і фосфор [17]. Дефіцит цих елементів впливає на вміст хлорофілу, площу листової поверхні, ферментну активність і загальну фотосинтетичну ефективність та обмежує продуктивність культур у стресових умовах.

Оптимальна інтенсивність фотосинтезу сприяє ефективному синтезу високоякісних вуглеводів із переважанням структурованих форм, що мають низький вміст простих, метаболічно нестабільних цукрів, що зумовлено швидкою трансформацією моносахаридів, зокрема глюкози та фруктози, у складні вуглеводи, такі як сахароза, крохмаль або целюлоза [3; 10]. Оптимальна інтенсивність фотосинтезу є важливим чинником, що підвищує стійкість рослин до ґрунтових фітопатогенних мікроміцетів і знижує сприйнятливість до збудників таких захворювань, як вертицильозне в'янення (*Verticillium* spp.), фузаріозна коренева гниль (*Fusarium* spp.), ризоктоніозна гниль (*Rhizoctonia* spp.), пітіозна гниль (*Pythium* spp.) та фітофтороз (*Phytophthora* spp.) [2; 18]. Натомість недостатня активність фотосинтезу підвищує вразливість рослин, роблячи їх привабливими для фітопатогенних ґрунтових мікроорганізмів.

Отже, фотосинтез є фундаментальним процесом, що забезпечує енергією та інтегровано регулює синтез фітосполук, які формують

резистентність агроєкосистем до біотичних й абіотичних несприятливих чинників. Оптимізація фотосинтетичної активності обумовлює метаболічну стійкість агроценозів, оскільки вона забезпечує ефективне засвоєння вуглекислого газу, синтез якісних вуглеводів, опосередковано впливає на склад кореневих ексудатів, посилює імунітет рослин до патогенів і стресів, а також підтримує життєздатність ґрунтового мікробіому через збалансоване живлення та доступність основних елементів.

Оптимізація білкового обміну як механізму зниження біотичних ризиків у агроценозах. Одним із недостатньо вивчених, але надзвичайно важливих механізмів підвищення стійкості агроценозів до біотичних факторів є повноцінний білковий синтез у рослинному організмі [19]. Цей процес обумовлює ефективне засвоєння різних форм азоту (аміачна, нітратна, амідна, амінокислотна) та їх оперативне включення до високомолекулярних білкових структур. У фізіологічно стабільному стані рослина здатна майже повністю трансформувати доступний азот у протеїни без накопичення проміжних нестабільних сполук, таких як амоній і нітрати, що супроводжується високим вмістом загального азоту в соку рослин за відсутності його розчинних форм, що корелює з інтенсивною фотосинтетичною активністю [3].

З екологічної точки зору, зазначений механізм має виняткове значення, оскільки саме розчинні форми азоту є основним джерелом живлення для багатьох фітофагів, особливо на ранніх стадіях розвитку. Відомо, що шкідники, зокрема попелиця (*Myzus persicae*), білокрилка (*Trialeurodes vaporariorum*), трипс (*Thrips tabaci*), капустяна пильщик (*Plutella xylostella*), павутинний кліщ (*Tetranychus urticae*) та щитівка (*Bemisia tabaci*), надають перевагу ослабленим рослинам із високим вмістом амонійного чи нітратного азоту в тканинах [3; 10]. Дослідження [20] підтверджують, що рослини з високим вмістом доступного азоту можуть бути більш привабливими для самок комах, оскільки вони забезпечують більший ресурс для росту та розвитку нових поколінь. Доведено зростання популяції трав'янистих комах в агроценозах завдяки внесенню високих норм азоту порівняно з контрольною групою [21]. Наприклад, самки бурякової молі (*Spodoptera exigua*) надавали перевагу відкладанню яєць на рослинах бавовни, що отримували високі дози азотних добрив порівняно з контролем.

Як стверджує J. Kempf, пасивний імунітет у рослин, які перебувають у стані повного білкового синтезу, реалізується не шляхом вироблення фітозахисних метаболітів, а через усунення поживної бази для фітофагів [3].

Унаслідок відсутності розчинних форм азоту шкідники уникають таких рослин або мігрують до фізіологічно нестабільних особин, де азот міститься у доступній формі. Це забезпечує ефект так званої “функціональної репелентності”, що є екологічно сталим механізмом зниження біотичного тиску в агроценозах. За високих температур або дефіциту специфічних кофакторів азотного метаболізму (зокрема молібдену, який є коферментом нітратредуктази) у рослинних тканинах накопичується амонійний азот. Це супроводжується підвищенням концентрації вільних амінів, які слугують атрактантами для трипсів (*Thysanoptera*), кліщів (*Acari*) та інших шкідників [3]. Це свідчить, що порушення балансу між органічними та неорганічними формами азоту не тільки знижує синтетичну активність рослин, але й суттєво послаблює їхню загальну імунну реактивність. Проте активний імунітет рослин може бути повністю сформований лише за умови відновлення біологічної активності ґрунту. У цьому процесі головну роль відіграють симбіотичні мікроорганізми, фітогормони та вторинні метаболіти, які спільно регулюють трофічні й сигнальні шляхи, посилюючи імунну відповідь рослини на патогени та абіотичні стреси.

Отже, оптимізація білкового обміну в рослинах обумовлює зниження біотичних ризиків в агроценозах, оскільки ефективний синтез протеїнів забезпечує повноцінне засвоєння азоту без накопичення привабливих для фітофагів розчинних форм, формуючи таким чином “функціональну репелентність” і підвищуючи загальну імунну реактивність рослин.

Оптимізація синтезу ліпідів в адаптації рослин до надлишкової енергії. Завдяки повноцінному фотосинтезу та взаємодії з мікроорганізмами концентрація ліпідів у тканинах рослин підвищується з 1,5–2% до 4–6% сухої речовини [3]. Це свідчить про суттєву перебудову метаболічних процесів, зумовлену підвищеною фотосинтетичною активністю та ефективним засвоєнням елементів живлення. Циклічний процес ризофагії сприяє передачі поживних речовин від симбіотичних мікроорганізмів до коренів рослин-господарів [11]. У цьому процесі мікроорганізми спочатку акумулюють поживні елементи у ґрунті. Потім вони, потрапляючи в кореневі клітини, частково руйнуються під дією активних форм кисню та вивільняють накопичені речовини. Резистентні мікроорганізми ревертують до ризосфери, чим забезпечується циклічність процесу. Саме через ризофагічний механізм трав'янисті рослини можуть отримувати до 30% азоту [22].

Досягнення рівня ліпідної надбудови в рослинах можливе лише за умов тісної симбіо-

тичної взаємодії з ґрунтовими мікроорганізмами. Ці мікроорганізми здатні забезпечувати рослини складними органічними сполуками — амінокислотами, жирними кислотами, вітамінами, полісахаридами та іншими метаболітами, які є безпосередньо доступними для клітинного метаболізму [23]. Так, у випадку, коли рослина засвоює азот у формі нітратів, на процес синтезу амінокислот витрачається до 16% загального енергетичного бюджету. Натомість, якщо амінокислоти надходять напряду від мікробіому, ця енергія може бути збережена та перенаправлена на синтез запасних речовин, зокрема ліпідів [24]. Такий механізм зумовлює зниження енергетичних витрат та формування фізіологічного захисту за рахунок епідермальних восків і жирів, що відіграють бар'єрну функцію проти патогенів.

Накопичення ліпідів у рослин проявляється через специфічні анатомо-морфологічні маркери, зокрема, листки набувають воскового блиску або стають гладкими завдяки утворенню гідрофобної ліпідної плівки [25]. Такий ефект має важливе фізіологічне та екологічне значення, оскільки ліпідний шар функціонує як ефективний бар'єр проти патогенів, особливо тих, що здатні проникати через листову поверхню. Ліпіди слугують не лише цінними енергетичними резервами, а й формують гідрофобний фізико-хімічний бар'єр на поверхні листя, підвищуючи імунітет та стійкість рослин до патогенів і стресів. А ліпідний профіль рослини є важливим індикатором її фотосинтетичної активності та ефективності симбіотичних зв'язків у ризосфері, що має особливе значення в системах екологічного та біологізованого землеробства, оскільки високий рівень ліпідної продукції свідчить про оптимальне функціонування ґрунтового біоценозу без надмірного використання синтетичних добрив чи стимуляторів.

Отже, оптимізація синтезу ліпідів у рослинах обумовлює адаптивну відповідь на енергетичний надлишок, що виникає внаслідок повноцінного фотосинтезу та ефективної симбіотичної взаємодії з ґрунтовим біоценозом, зокрема через механізм ризофагії. Цей процес дозволяє рослинам мінімізувати енергетичні витрати на поглинання поживних речовин, перенаправляючи вивільнені ресурси на утворення та накопичення ліпідів.

Оптимізація симбіозу у трофічних мережах. Мікроорганізми ризосфери сприяють мінералізації органічних решток і вивільненню поживних речовин, забезпечуючи доступний трофічний ресурс для коренів. Коріння рослин модулює ґрунтову мікробіоту шляхом секреції фітохімічних сполук, що призводить

до формування ризосферного мікробіому. Так, J. Chaparro та ін. досліджували зміни мікробного складу за допомогою піросеквенування ^{16}S рРНК. Вони встановили, що ексудати коренів *Arabidopsis* можуть модулювати склад ґрунтових мікроорганізмів без рослин. Окремі фітохімічні сполуки по-різному впливають на групи мікроорганізмів, а фенольні сполуки (н-д, саліцилова кислота), специфічно корелюють з певними мікроорганізмами. Флавоноїди забезпечують розгалуження гіф, а отже, сприяють мікоризній взаємодії [26].

Мікоризний шлях живлення, що реалізується через симбіотичну взаємодію кореневих систем з арбускулярно-мікоризними грибами (зокрема родів *Rhizophagus*, *Funneliformis*, *Claroideoglomus*), сприяє забезпеченню рослин поживними речовинами [27]. Формуючи арбускули та екстраадикальні гіфи, гриби значно розширюють зону поглинання води, фосфору та мікроелементів, особливо в умовах дефіциту. Гіфи значно розширюють зону поглинання води, фосфору, цинку, міді та інших малорухомих і слабкодоступних сполук, що робить мікоризний канал основним шляхом живлення в умовах дефіциту елементів. Через гіфи мікоризи відбувається передача сигналів між рослиною та мікробіомом, що стимулює захисні реакції і посилює імунітет. Корені рослин формують унікальний ризосферний мікробіом, виділяючи специфічні сигнальні та метаболічні сполуки, які селективно впливають на склад ґрунтових мікробних угруповань [28].

Отже, оптимізація симбіозу в трофічних мережах забезпечує функціонування агроєко-систем і високий рівень імунного захисту рослин. Для цього необхідний різноманітний та активний мікробіом як у надземних, так і в підземних (ґрунтових) частинах рослини. Правильно сформований мікробіом здатний ініціювати імунну відповідь рослини, включно із системною набутою резистентністю та індукованою системною резистентністю. Важливо, щоб мікробіом містив саме ті мікроорганізми, які ефективно пригнічують розвиток захворювань, забезпечують активацію імунних механізмів і посилений синтез вторинних метаболітів.

Секреція вторинних метаболітів. Імунна система рослин є багаторівневою та здатною до активної адаптації в умовах дії біотичних чинників, завдяки чому формується підвищена стійкість до їх повторного інфікування. Важливою складовою такого захисту є системна набута резистентність, за якої після первинного патогенного ураження формується стан довготривалої неспецифічної стійкості. Системна набута резистентність активується через сигнальні шляхи саліцилової кислоти й супроводжується

накопиченням PR-білків (*pathogenesis-related proteins*), які пригнічують розвиток широкого спектра патогенів [29].

Індукована системна резистентність є механізмом, що доповнює системну набуту резистентність. Вона виникає, коли рослина взаємодіє з корисними мікроорганізмами в ризосфері, такими як представники родів *Pseudomonas*, *Bacillus* та *Trichoderma*. На відміну від набутої, індукована системна резистентність активується за участю жасмонової кислоти та етилену і не характеризується значним виробленням PR-білків. Натомість цей механізм "готує" рослину до швидшої та ефективнішої імунної відповіді на майбутні загрози, фактично запускаючи її захисні реакції [29].

Незважаючи на відмінності в сигнальних шляхах, системна набута резистентність та індукована системна резистентність функціонують синергічно, зміцнюючи фізіологічні та бар'єрні функції тканин і знижуючи енергетичні витрати на імунну відповідь. Важливу роль у реалізації обох механізмів відіграє ризосферний мікробіом, який є не лише трофічним партнером, але й сигнальним посередником, що активує захисні механізми через хімічну комунікацію з рослиною.

Вторинні метаболіти, що синтезуються завдяки активації системної набутої резистентності та індукованої системної резистентності, значно розширюють спектр неспецифічної стійкості рослин до біотичних і абіотичних стресів. До них належать флаванолі, фітоалексини, біфлавоноїди, алкалоїди, терпеноїди та інші сполуки, які проявляють антибактеріальну, фунгіцидну, антиоксидантну й інсектицидну дію [30].

Важливо підкреслити, що синтез вторинних метаболітів тісно інтегрований в загальну імунну мережу рослини та залежить від ефективності системної набутої резистентності й індукованої системної резистентності, активності сигнальних молекул (саліцилової та жасмонової кислот, етилену), а також складу та біоактивності ризосферного мікробіому. Таким чином, активація генів вторинного метаболізму є результатом скоординованої взаємодії між внутрішньорослинною сигналізацією та екзогенними біологічними стимулами.

З огляду на енерговитратність цього процесу, ефективність хімічного захисту через вторинні метаболіти залежить від фізіологічного стану рослини, зокрема рівня забезпечення макро- та мікроелементами, фотосинтетичної активності та інтенсивності трофічних взаємодій у кореневій зоні. Стимуляція системної набутої резистентності та індукованої системної резистентності в таких умовах виконує не лише

імунну, а й регуляторну енергетичну функцію, спрямовану на раціональне використання ресурсів.

Накопичення захисних метаболітів підвищує стійкість рослин до фітофагів, зокрема японських жуків (*Popillia japonica*), кукурудзяних вогнівок (*Helicoverpa zea*), гарбузових клопів (*Anasa tristis*), колорадських жуків (*Leptinotarsa decemlineata*) і бурих мармурових клопів-щитників (*Halyomorpha halys*). Крім того, ці метаболіти забезпечують опірність до нематод, охоплюючи ті, що спричиняють кореневу гниль (*Nematodis radicis putredinis*) [12].

Таким чином, у синтезі й секреції вторинних метаболітів кульмують системна набута резистентність та індукована системна резистентність. Вони виступають основоположними тригерами багаторівневої захисної системи, де секреція вторинних метаболітів (флаванолів, фітоалексинів та алкалоїдів) є завершальною фазою, що забезпечує тривалий і комплексний імунний ефект, забезпечуючи їхній ефективний захист від патогенів, фітофагів та абіотичних стресів. Такий інтегрований підхід забезпечує підвищення енергетичної ефективності функціонування рослинного організму та сприяє формуванню сталих екологічно безпечних агро-екосистем із мінімальною залежністю від агрохімічного втручання.

ВИСНОВКИ

Оптимізація фізіологічного стану рослин, що здійснюється за запропонованою моделлю поетапної метаболічної активності агрофітоценозів, безпосередньо призводить до зниження

екологічних ризиків. Такий ефект досягається завдяки ефективній взаємодії між метаболічною активністю рослин, станом ґрунтової мікробіоти та абіотичними чинниками середовища, що обумовлює підвищену толерантність культур до стресових факторів. Поетапна активація сигнальних і метаболічних каскадів, за участі мінерального живлення, біостимуляторів і симбіотичних організмів, регулює фізіологічний стан рослин, тоді як біосинтез вторинних метаболітів виконує захисну функцію та слугує медіатором трофічних і регуляторних взаємодій у ризосфері. Така регуляція біосинтезу обумовлює підтримання життєздатності рослин у несприятливих умовах, а також сприяє мінімізації екологічних ризиків, пов'язаних із деградацією ґрунтів, поширенням фітопатогенів і зменшенням агробіорізноманіття.

Запропонований інтегрований підхід до оптимізації фізіологічного стану рослин обумовлює підвищення енергетичної ефективності їхнього функціонування, сприяє зростанню врожайності та стійкості, а також активно стимулює відновлення ґрунту. Це робить фізіологічно оптимізовані рослини визначальним чинником регенеративного землеробства, дозволяючи впроваджувати екологічно безпечні агротехнології для формування сталих агро-екосистем. Використання природних механізмів, інтегрованих у біотехнологічні й агро-екологічні підходи, спрямоване на підвищення адаптивності та стійкості агро-екосистем, забезпечення сталої продуктивності культур і зниження антропогенного навантаження на довкілля.

ЛІТЕРАТУРА

1. Clemensen A. K., Provenza F. D., Hendrickson J. R., Grusak M. A. Ecological implications of plant secondary metabolites — phytochemical diversity can enhance agricultural sustainability. *Frontiers in Sustainable Food Systems*. 2020. Vol. 4. 547826. DOI: <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.547826>
2. Yang H., Luo P. Changes in photosynthesis could provide important insight into the interaction between wheat and fungal pathogens. *International journal of molecular sciences*. 2021. Vol. 22, iss. 16. 8865. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms22168865>
3. Kempf J. Quality agriculture: Conversations about regenerative agronomy with innovative scientists and growers. *Regenerative Agriculture Publishing*. 2020. 298 p. URL: https://books.google.com.ua/books/about/Quality_Agriculture.html?id=DZ_qDwAAQBAJ (accessed: 12.05.2025).
4. Liu Y., Xu Z., Chen L. et al. Root colonization by beneficial rhizobacteria. *FEMS Microbiology reviews*. 2024. Vol. 48, iss. 1. fuad066. DOI: <https://doi.org/10.1093/femsre/fuad066>
5. Cárcelos Rodríguez B., Durán-Zuazo V. H., Soriano Rodríguez M. et al. Conservation agriculture as a sustainable system for soil health: a review. *Soil systems*. 2022. Vol. 6, iss. 4. 87. DOI: <https://doi.org/10.3390/soilsystems6040087>
6. Husson O., Sarthou J. P., Bousset L. et al. Soil and plant health in relation to dynamic sustainment of Eh and pH homeostasis: a review. *Plant and soil*. 2021. Vol. 466, no. 1. P. 391–447. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05047-z>
7. Zhang Y., Zhou T., Zeng J. et al. Impact of annual plant prevalence on soil carbon storage through root turnover and productivity. *Plant soil*. 2025. P. 1–17. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-025-07439-x>
8. Seitz V. A., McGivern B. B., Daly R. A. et al. Variation in root exudate composition influences soil microbiome membership and function. *Applied and environmental microbiology*. 2022. Vol. 88, no. 11. e00226-22. DOI: <https://doi.org/10.1128/aem.00226-22>
9. Low K. E., Tingley J. P., Klassen L. et al. Carbohydrate flow through agricultural ecosystems: Implications for synthesis and microbial conversion of carbohydrates. *Biotechnology Advances*. 2023. Vol. 69. 108245. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2023.108245>
10. Thomas B. Y., Dykstra M. Picky-eater insects pass on high brix plants. Acres U.S.A., 2019.

11. White J. F., Kingsley K. L., Verma S. K., Kowalski K. P. Rhizophagy cycle: an oxidative process in plants for nutrient extraction from symbiotic microbes. *Microorganisms*. 2018. Vol. 6, iss. 3. 95. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms6030095>
12. Zhong L., Li Z., Shi L. et al. Cropping systems and ecological groups of soil animals jointly affect the transfer of root-derived carbon and mineral nitrogen into the soil food web. *Soil biology and biochemistry*. 2025. Vol. 200. 109646. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109646>
13. Cakmak I., Engels C. Role of mineral nutrients in photosynthesis and yield formation. In *Mineral nutrition of crops*. 2024. P. 141–168. DOI: <https://doi.org/10.1201/9781003578468-6>
14. Shi Y., Wang, Z., Zhao X. et al. Harnessing the power of photosynthesis: from current engineering strategies to cell factory applications. *Small Methods*. 2025. 2402147. DOI: <https://doi.org/10.1002/smt.202402147>
15. Molefe R. R., Amoo A. E., Babalola O. O. Communication between plant roots and the soil microbiome; involvement in plant growth and development. *Symbiosis*. 2023. Vol. 90. P. 231–239. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13199-023-00941-9>
16. Bhattacharyya S. S., Ros G. H., Furtak K. et al. Soil carbon sequestration — An interplay between soil microbial community and soil organic matter dynamics. *Science of the total environment*. 2022. Vol. 815. 152928. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.152928>
17. Kumari V. V., Banerjee P., Verma V. C. et al. Plant nutrition: an effective way to alleviate abiotic stress in agricultural crops. *International journal of molecular sciences*. 2022. Vol. 23, iss. 15. 8519. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms23158519>
18. Yang S., Li X., Chen W. et al. Wheat resistance to fusarium head blight is associated with changes in photosynthetic parameters. *Plant Disease*. 2016. Vol. 100. P. 847–852. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-14-0398-RE>
19. Ullah S., Ali I. Understanding the molecular mechanisms of nitrogen assimilation in C3 plants under abiotic stress: a mini review. *Phyton*. 2025. Vol. 94, no. 4. P. 1029. DOI: <https://doi.org/10.32604/phyton.2025.064608>
20. Braswell L. R., Reisig D. D., Sorenson C. E. Helicoverpa zea (*Lepidoptera: Noctuidae*) oviposition and larval vertical distribution in Bt cotton under different levels of nitrogen and irrigation. *Journal of Economic Entomology*. 2019. Vol. 112. P. 1237–1250. DOI: <https://doi.org/10.1093/jee/toz023>
21. Lange E. S. D., Kyryczenko-Roth V., Johnson-Cicalese J. et al. Increased nutrient availability decreases insect resistance in cranberry. *Agricultural and Forest Entomology*. 2019. Vol. 21. P. 326–335. DOI: <https://doi.org/10.1111/afe.12335>
22. Das P. P., Singh K. R., Nagpure G. et al. Plant-soil-microbes: A tripartite interaction for nutrient acquisition and better plant growth for sustainable agricultural practices. *Environmental research*. 2022. Vol. 214. 113821. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envres.2022.113821>
23. Jacoby R., Peukert M., Succurro A. et al. The role of soil microorganisms in plant mineral nutrition — current knowledge and future directions. *Frontiers in Plant Science*. 2017. Vol. 8. 1617. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01617>
24. Kraiser T., Gras D. E., Gutiérrez A. G. et al. A holistic view of nitrogen acquisition in plants. *Journal of experimental botany*. 2011. Vol. 62, iss. 4. P. 1455–1466. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erq425>
25. Tian R., Liu W., Wang Y., Wang W. Cuticular wax in wheat: biosynthesis, genetics, and the stress response. *Frontiers in Plant Science*. 2024. 3. Vol. 15. 1498505. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1498505>
26. Chaparro J. M., Badri D. V., Bakker M. G. et al. Root exudation of phytochemicals in arabidopsis follows specific patterns that are developmentally programmed and correlate with soil microbial functions. *Plos one*. 2013. Vol. 8, iss. 2. e55731. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055731>
27. Chen M., Arato M., Borghi L. et al. Beneficial services of arbuscular mycorrhizal fungi — from ecology to application. *Frontiers in plant science*. 2018. Vol. 9. Article 1270. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01270>
28. Trivedi P., Leach J. E., Tringe S. G. et al. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*. 2020. Vol. 18, no.11. P. 607–621. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0412-1>
29. Sharma S., Kumar P., Singh A. Systemic acquired resistance vs induced systemic resistance: a review. *Agricultural reviews*. 2024. Vol. 45, iss. 3. P. 410–419. DOI: <https://doi.org/10.18805/ag.R-2411>
30. Kumar S., Korra T., Thakur R. et al. Role of plant secondary metabolites in defence and transcriptional regulation in response to biotic stress. *Plant stress*. 2023. Vol. 8. 100154. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100154>

OPTIMIZATION OF PLANT PHYSIOLOGICAL STATUS AS A BASIS FOR ENVIRONMENTALLY SAFE AGRICULTURAL PRODUCTION

Karachynska N.

Candidate of Biological Sciences

Institute of Agroecology and Environmental Management of NAAS (Kyiv, Ukraine)

e-mail: karachinskana051177@gmail.com; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-6571-8430>

Lishchuk A.

Doctor of Agricultural Sciences, Senior Researcher

Institute of Agroecology and Environmental Management of NAAS (Kyiv, Ukraine)

e-mail: lishchuk.alla.n@gmail.com; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-8339-9365>

This study examines the optimization of plant physiological status as a mechanism for reducing environmental risks in agroecosystems. A model is proposed based on the stepwise optimization of the metabolic activity of agro-phytocenoses, which ensures a reduction in environmental risks. It is shown that effective interaction

between plant metabolic activity, the state of soil microbiota, and abiotic environmental factors forms the basis for enhancing plant tolerance to stress conditions. The importance of phased activation of signaling and metabolic cascades in regulating plant physiological status is demonstrated, involving mineral nutrition, biostimulants, and symbiotic organisms. It is emphasized that the biosynthesis of biologically active phytochemicals (secondary metabolites) not only performs protective functions (anti-pathogenic, anti-stress) but also acts as a mediator of trophic and regulatory interactions in the rhizosphere. It is proven that the regulation of the biosynthesis of such compounds plays a decisive role in maintaining plant viability under unfavorable conditions and minimizing ecological risks associated with soil degradation, the spread of phytopathogens, and the decline of agrobiodiversity. The proposed integrated approach to managing plant physiological status, which advances J. Kempf's "plant health pyramid" concept, enhances the energetic efficiency of plant functioning, increases yield and resilience, and actively contributes to soil regeneration. This makes healthy plants a key factor in regenerative agriculture, enabling the implementation of environmentally safe agrotechnologies for building sustainable agroecosystems. Abiotic stresses (temperature, water regime, CO₂ concentration, light, etc.) increase plant susceptibility to pathogens and pests. The study highlights the potential of leveraging natural mechanisms for developing such agrotechnologies through the integration of biotechnological and agroecological solutions aimed at enhancing the adaptability and stability of agroecosystems, ensuring sustainable crop productivity, and reducing anthropogenic pressure on the environment.

Keywords: environmental risks, agroecosystems, photosynthesis, protein metabolism, lipid synthesis, symbiosis, secondary metabolites, plant immunity.

REFERENCES

- Clemensen, A. K., Provenza, F. D., Hendrickson, J. R., & Grusak M. A. (2020). Ecological implications of plant secondary metabolites: Phytochemical diversity can enhance agricultural sustainability. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, 547826. doi: 10.3389/fsufs.2020.547826
- Yang, H., & Luo, P. (2021). Changes in photosynthesis could provide important insight into the interaction between wheat and fungal pathogens. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(16), 8865. doi: 10.3390/ijms22168865
- Kempf, J. (2020). Quality agriculture: Conversations about regenerative agronomy with innovative scientists and growers. *Regenerative Agriculture Publishing*. Retrieved from https://books.google.com.ua/books/about/Quality_Agriculture.html?id=DZ_qDwAAQBAJ
- Liu, Y., Xu, Z., Chen, L., Xun, W., Shu, X., Chen, Y., & Zhang, R. (2024). Root colonization by beneficial rhizobacteria. *FEMS Microbiology Reviews*, 48(1), fuad066. doi: 10.1093/femsre/fuad066
- Cárceles Rodríguez, B., Durán-Zuazo, V. H., Soriano Rodríguez, M., García-Tejero, I. F., Gálvez Ruiz, B., & Cuadros Tavera, S. (2022). Conservation agriculture as a sustainable system for soil health: A review. *Soil Systems*, 6(4), 87. doi: 10.3390/soilsystems6040087
- Husson O., Sarthou J. P., Bousset L., Ratnadass A., Schmidt H. P., Kempf J., & Lamichhane J. R. (2021). Soil and plant health in relation to dynamic sustaiment of Eh and pH homeostasis: A review. *Plant and Soil*, 466(1), 391–447. doi: 10.1007/s11104-021-05047-z
- Zhang, Y., Zhou, T., Zeng, J., Tan, E., Zhang, J., Wu, X., & Liu, B. (2025). Impact of annual plant prevalence on soil carbon storage through root turnover and productivity. *Plant Soil*, 1–17. doi: 10.1007/s11104-025-07439-x
- Seitz, V. A., McGivern, B. B., Daly, R. A., Chaparro, J. M., Borton, M. A., Sheflin, A. M., & Prenni, J. E. (2022). Variation in root exudate composition influences soil microbiome membership and function. *Applied and Environmental Microbiology*, 88(11), e00226-22. doi: 10.1128/aem.00226-22
- Low, K. E., Tingley, J. P., Klassen, L., King, M. L., Xing, X., Watt, C.,... & Abbott, D. W. (2023). Carbohydrate flow through agricultural ecosystems: Implications for synthesis and microbial conversion of carbohydrates. *Biotechnology Advances*, 69, 108245. doi: 10.1016/j.biotechadv.2023.108245
- Thomas, B. Y., & Dykstra, M. (2019). Picky-eater insects pass on high brix plants. *Acres U.S.A.*
- White, J. F., Kingsley, K. L., Verma, S. K., & Kowalski, K. P. (2018) Rhizophagy cycle: an oxidative process in plants for nutrient extraction from symbiotic microbes. *Microorganisms*, 6(3), 95. doi: 10.3390/microorganisms6030095
- Zhong, L., Li, Z., Shi, L., Larsen, T., Scheu, S., & Pollierer, M. M. (2025). Cropping systems and ecological groups of soil animals jointly affect the transfer of root-derived carbon and mineral nitrogen into the soil food web. *Soil Biology and Biochemistry*, 200, 109646. doi: 10.1016/j.soilbio.2024.109646
- Cakmak, I., & Engels, C. (2024). Role of mineral nutrients in photosynthesis and yield formation. In *Mineral nutrition of crops*, 141–168. doi: 10.1201/9781003578468-6
- Shi, Y., Wang, Z., Zhao, X., Li, Z., Zheng, J., & Liu, J. (2025). Harnessing the power of photosynthesis: from current engineering strategies to cell factory applications. *Small Methods*, 2402147. doi: 10.1002/smt.202402147
- Molefe, R. R., Amoo, A. E., & Babalola, O. O. (2023). Communication between plant roots and the soil microbiome; involvement in plant growth and development. *Symbiosis*, 90, 231–239. doi: 10.1007/s13199-023-00941-9
- Bhattacharyya, S. S., Ros, G. H., Furtak, K., Iqbal, H. M., & Parra-Saldívar, R. (2022). Soil carbon sequestration—An interplay between soil microbial community and soil organic matter dynamics. *Science of the Total Environment*, 815, 152928. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.152928
- Kumari, V. V., Banerjee, P., Verma, V. C., Sukumaran, S., Chandran, M. A. S., Gopinath, K. A., ... Awasthi, N. K. (2022). Plant nutrition: an effective way to alleviate abiotic stress in agricultural crops. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(15), 8519. doi: 10.3390/ijms23158519

18. Yang, S., Li X., Chen, W., Liu, T., Zhong, S., Ma, L., ... Luo, P. (2016). Wheat resistance to fusarium head blight is associated with changes in photosynthetic parameters. *Plant Disease*, 100, 847–852. doi: 10.1094/PDIS-04-14-0398-RE
19. Ullah, S., & Ali, I. (2025). Understanding the molecular mechanisms of nitrogen assimilation in C3 plants under abiotic stress: A mini review. *Phyton*, 94(4), 1029. doi: 10.32604/phyton.2025.064608
20. Braswell, L. R., Reisig, D. D., & Sorenson, C. E. (2019). Helicoverpa zea (*Lepidoptera: Noctuidae*) oviposition and larval vertical distribution in Bt cotton under different levels of nitrogen and irrigation. *Journal of Economic Entomology*, 112, 1237–1250. doi: 10.1093/jee/toz023
21. Lange, E. S. D., Kyryczenko-Roth, V., Johnson-Cicalese, J., Davenport, J., Vorsa, N., & Rodriguez-Saona, C. (2019). Increased nutrient availability decreases insect resistance in cranberry. *Agricultural and Forest Entomology*, 21, 326–335. doi: 10.1111/afe.12335
22. Das, P. P., Singh, K. R., Nagpure, G., Mansoori, A., Singh, R. P., Ghazi, I. A., & Singh, J. (2022). Plant-soil-microbes: A tripartite interaction for nutrient acquisition and better plant growth for sustainable agricultural practices. *Environmental Research*, 214, 113821. doi: 10.1016/j.envres.2022.113821
23. Jacoby, R., Peukert, M., Succurro, A., Koprivova, A., & Kopriva, S. (2017). The role of soil microorganisms in plant mineral nutrition-current knowledge and future directions. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1617. doi: 10.3389/fpls.2017.01617
24. Kraiser, T., Gras, D. E., Gutiérrez, A. G., González, B., & Gutiérrez, R. A. (2011). A holistic view of nitrogen acquisition in plants. *Journal of experimental botany*, 62(4), 1455–1466. doi: 10.1093/jxb/erq425
25. Tian, R., Liu, W., Wang, Y., & Wang, W. (2024). Cuticular wax in wheat: biosynthesis, genetics, and the stress response. *Frontiers in Plant Science*, 3, 15, 1498505. doi: 10.3389/fpls.2024.1498505
26. Chaparro, J. M., Badri, D. V., Bakker, M. G., Sugiyama, A., Manter, D. K., & Vivanco, J. M. (2013). Root Exudation of Phytochemicals in Arabidopsis Follows Specific Patterns That Are Developmentally Programmed and Correlate with Soil Microbial Functions. *Plos one*, 8(2), e55731. doi: 10.1371/journal.pone.0055731
27. Chen, M., Arato, M., Borghi, L., Nouri, E., & Reinhardt, D. (2018). Beneficial services of arbuscular mycorrhizal fungi — from ecology to application. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1270. doi: 10.3389/fpls.2018.01270
28. Trivedi, P., Leach, J. E., Tringe, S. G., Sa, T., & Singh, B. K. (2020). Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*, 18(11), 607–621. doi:10.1038/s41579-020-0412-1
29. Sharma, S., Kumar, P., & Singh, A. (2024). Systemic acquired resistance vs induced systemic resistance: A review. *Agricultural Reviews*, 45(3), 410–419. doi: 10.18805/ag.R-2411
30. Kumar, S., Korra, T., Thakur, R., Arutselvan, R., Kashyap, A. S., Nehela, Y., & Keswani, C. (2023). Role of plant secondary metabolites in defence and transcriptional regulation in response to biotic stress. *Plant stress*, 8, 100154. doi: 10.1016/j.stress.2023.100154

ВІДОМОСТІ ПРО АВТОРІВ

КАРАЧИНСЬКА Надія Василівна — кандидат біологічних наук, науковий співробітник лабораторії біоконтролю агроєкосистем і органічного виробництва відділу агробіоресурсів та екологічно безпечних технологій, Інститут агроєкології і природокористування НААН (вул. Метрологічна, 12, м. Київ, Україна, 03143; e-mail: karachinskana051177@gmail.com; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-6571-8430>).

ЛІЩУК Алла Миколаївна — доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник, старший науковий співробітник лабораторії біоконтролю агроєкосистем і органічного виробництва відділу агробіоресурсів та екологічно безпечних технологій, Інститут агроєкології і природокористування НААН (вул. Метрологічна, 12, м. Київ, Україна, 03143; e-mail: lishchuk.alla.n@gmail.com; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-8339-9365>).