

КАБІНЕТ МІНІСТРІВ УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ І
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ

Науково-методичні рекомендації
«Застосування вуглецевих наночастинок як засобів
боротьби зі стресом рослин»



Київ 2025

Рекомендовано до видання рішенням вченої ради факультету захисту рослин, біотехнологій та екології Національного університету біоресурсів і природокористування України (Протокол № 9 від 18.04.2025 року)

Укладачі:

Прилуцька С.В., доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри фізіології, біохімії рослин та біоенергетики НУБіП України

Ємець А.І., доктор біологічних наук, професор, завідувач відділу клітинної біології та біотехнології ДУ Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України

Ткаченко Т.А., кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри фізіології, біохімії рослин та біоенергетики НУБіП України

Нестерова Н.Г., кандидат с.-г. наук, доцент, доцент кафедри фізіології, біохімії рослин та біоенергетики НУБіП України

Рецензенти:

Ліханов А.Ф., доктор біологічних наук, доцент, професор кафедри ботаніки, дендрології та лісової селекції НУБіП України

Кваско О.Ю., кандидат біологічних наук, доцент, завідувач кафедри екобіотехнології та біорізноманіття НУБіП України

Застосування вуглецевих наночастинок як засобів боротьби зі стресом рослин: науково-методичні рекомендації / С.В. Прилуцька, А.І. Ємець, Т.А. Ткаченко, Н.Г. Нестерова – Київ: НУБіП України, 2025. – 43 с.

Для підготовки фахівців освітнього ступеня «Бакалавр» та «Магістр» за спеціальністю 162 «Біотехнології та біоінженерія».

ЗМІСТ

Вступ	4
1. ХАРАКТЕРИСТИКА, СТРУКТУРА І ВЛАСТИВОСТІ ВУГЛЕЦЕВИХ НАНОМАТЕРІАЛІВ	4
<i>Фулерен</i>	5
<i>Вуглецеві нанотрубки</i>	6
<i>Графен</i>	7
2. ВИКОРИСТАННЯ ВУГЛЕЦЕВИХ НАНОЧАСТИНОК У СІЛЬСЬКОМУ ГОСПОДАРСТВІ	8
<i>Нановуглецеві матеріали як засоби захисту рослин та стимулятори росту і продуктивності</i>	8
<i>Вплив фулерену C₆₀ на морфометричні показники <i>Triticum aestivum</i></i>	10
3. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ПОКАЗНИКИ РОСЛИН ЗА ДІЇ СТРЕСОВИХ ФАКТОРІВ	12
<i>Значення вторинних метаболітів для функціонування організму рослин</i>	12
<i>Вміст фенольних сполук у проростках пшениці за дії фулерену</i>	17
<i>Вміст фотосинтетичних пігментів у <i>Triticum aestivum</i> за дії фулерену C₆₀</i>	19
<i>Активність каталази та вміст малонового діальдегіду (МДА) у рослинах пшениці (<i>Triticum aestivum</i>) за дії фулерену C₆₀</i>	21
ЗАКЛЮЧЕННЯ	26
ПЕРЕЛІК ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАННЯ	27
Додатки	38

ВСТУП

Під час вирощування сільськогосподарських культур рослини зазнають екологічних стресів, які можуть перешкоджати їхньому росту та продуктивності. До таких стресових факторів належать низькі температури, посуха, кислотність ґрунту, а також шкідники та хвороби. Кожен з цих факторів створює значні проблеми для рослин, що потенційно може призвести до зниження врожайності та погіршення якості продукції [1, 86].

Вуглецеві наноматеріали (ВНМ), до яких належать фулерен, графен і вуглецеві нанотрубки, викликають значний інтерес у сільськогосподарських дослідженнях завдяки своїм унікальним хімічним і фізичним властивостям [2, 65, 114].

Постійно зростає кількість досліджень стосовно впливу вуглецевих наноматеріалів на організм рослин, не лише роглядаючи ці наночастинки як новий клас ксенобіотиків, а і з точки зору їх практичного використання у рослинництві: як регуляторів росту і розвитку; речовин, що підвищують стійкість різних культур до абіотичного стресу; таргентних засобів для доставки добрив, засобів захисту рослин; стимуляторів накопичення фармацевтично активних сполук [6, 122].

Дані досліджень є досить суперечливими, оскільки відрізняються з огляду на вид рослини і стадію її онтогенезу, особливості її вирощування, тип наноалотропів карбону, дозу, спосіб та тривалість експозиції, розмір наночастинок і їх чистоту. Високі дози вуглецевих наночастинок переважно викликають токсичні ефекти, впливаючи на процеси росту і розвитку рослин, гальмуючи процеси фотосинтезу та стимулюючи розвиток окислювального стресу [10].

Разом з тим, низькі і помірні концентрації різних наноформ карбону переважно стимулюють проростання насіння, ріст і розвиток вегетативних частин рослини і коренів, покращують ефективність фотосинтезу, сприяють захисту рослини від дії стресових умов довкілля та накопиченню фармацевтично цінних сполук. Цей огляд узагальнює дані останніх досліджень щодо впливу наноалотропів карбону на організм рослин та можливості їх використання як регуляторів стресостійкості при вирощуванні сільськогосподарських культур [11-14].

1. ХАРАКТЕРИСТИКА, СТРУКТУРА І ВЛАСТИВОСТІ ВУГЛЕЦЕВИХ НАНОМАТЕРІАЛІВ

Вуглець, як хімічний елемент, має особливе значення, оскільки є біогенним елементом. Його універсальність проявляється в здатності утворювати сполуки з широким спектром елементів і створювати молекули різного складу та структури [3, 17, 99]. Нещодавні відкриття різних форм вуглецю спонукали до переоцінки нашого розуміння фундаментальних процесів за участю вуглецю як у живих, так і в неживих системах [16, 100].

Завдяки маніпуляціям з атомами вуглецю, було досягнуто значного прогресу в галузі наноматеріалів, що призвело до створення різноманітних форм з різною морфологією та електронною структурою [15, 80].

Відкриття нових структурних конфігурацій вуглецю, фулеренів, нанотрубок, графену, наноалмазів, нановолокон тощо, поряд з добре відомими кристалічними структурами, викликало підвищений інтерес до вивчення їхніх унікальних характеристик [20, 98].

Атом вуглецю демонструє міцні зв'язки завдяки sp , sp^2 та sp^3 гібридизації, утворюючи ковалентні зв'язки з органічними та металевими атомами [4, 21, 101]. Така універсальність дозволяє створювати широкий спектр структур, від невеликих молекул до довголанцюгових сполук. Деякі з цих вуглецевих структур знайшли застосування в сільському господарстві, підвищуючи ефективність сільськогосподарського виробництва [18, 102, 103].

Наноматеріали на основі вуглецю застосовуються в сільському господарстві як стимулятори росту рослин, нанодобрива та засоби для боротьби зі шкідниками [19, 104]. Крім того, ці матеріали можна функціоналізувати з іншими наноматеріалами або хімічними речовинами, що використовуються в сільському господарстві, підвищуючи їхню ефективність та універсальність застосування [22, 98, 105].

Фулерен

Фулерен C_{60} є одним із найцікавіших і найвідоміших наноматеріалів. Вперше виявлений у 1985 році групою вчених під керівництвом Роберта Керла, Гарольда Крото і Річарда Смоллі. Фулерен C_{60} або бакібол відомий своєю геометричною структурою, яка нагадує футбольний м'яч. Ця структура складається з 60 атомів вуглецю, розташованих у формі тридцяти двокутників (п'яти шестикутників) [80]. За своє відкриття цих молекул, що стали першими ідентифікованими фулеренами, дослідники отримали Нобелівську премію з хімії у 1996 році [26, 81].

Існує кілька методів синтезу фулерену C_{60} , серед яких найбільш популярним є метод випаровування графіту під дією дугового розряду в інертному середовищі [82]. Під час цього процесу атоми вуглецю утворюють кластери, серед яких значна кількість є молекулами C_{60} . Ще одним методом є лазерна абляція графіту, що дозволяє досягати високого виходу фулеренів [83]. Хімічний синтез дозволяє контролювати формування фулеренових структур і сприяє функціоналізації молекули для подальших досліджень [24, 84].

Завдяки високій симетрії та стабільності ці молекули здатні до різних модифікацій. Фулерен функціоналізують гідроксильними, карбоксильними та іншими групами [85].

Молекули C_{60} відрізняються високою електронною мобільністю і можуть легко приймати до шести електронів, що робить їх ефективними акцепторами електронів [86]. Завдяки цій властивості C_{60} знайшов застосування у фотоніці та електроніці, зокрема у сонячних елементах та датчиках [23, 27, 86, 87, 94].

Фулерен C_{60} також привернув увагу вчених у сфері сільського господарства завдяки своїм біологічним властивостям. Наприклад, водорозчинні похідні C_{60}

можуть сприяти поглинанню мікроелементів рослинами, що покращує їх ріст і підвищує врожайність [88].

Дослідження показали, що фулеренові наноматеріали здатні захищати рослини від стресових факторів, таких як ультрафіолетове випромінювання і засуха, що робить їх корисними в умовах зміни клімату [89].

Крім того, фулерен C_{60} використовується у складі нанокомпозитів, які допомагають покращити ефективність фітореMediaції, тобто очищення ґрунтів від забруднюючих речовин за допомогою рослин [22, 90]. Наприклад, його водорозчинні форми можуть сприяти біоаккумуляції важких металів у рослинах, що дозволяє ефективніше очищати забруднені території [91].

Фулерени також знайшли застосування в медицині, де вони використовуються як антиоксиданти, антивірусні та антимікробні агенти [26, 92]. Їх унікальна здатність стабілізувати вільні радикали робить C_{60} перспективним для лікування хвороб, пов'язаних з окислювальним стресом [93].

Попри численні перспективи, застосування фулерену C_{60} пов'язане з певними викликами. Одним із них є низька розчинність у воді, що обмежує його біодоступність. Розв'язання цієї проблеми передбачає модифікацію молекули, що підвищує її розчинність у водних середовищах [95]. Існують також певні занепокоєння щодо потенційного токсичного впливу фулеренів на живі організми, що вимагає додаткових досліджень їхнього впливу на навколишнє середовище та здоров'я [30, 96].

Вуглецеві нанотрубки

Вуглецеві нанотрубки (CNT) - це наноструктури, що стали популярними завдяки своїм унікальним фізичним та хімічним властивостям. Вперше відкриті у 1991 році японським вченим Суміо Ідзімою, вони складаються з вуглецевих атомів, що утворюють порожнисті трубки з діаметром на рівні нанометрів. Існують два основні типи нанотрубок: одностінні (SWCNT) та багатостінні (MWCNT), кожен з яких має свої специфічні властивості та методи застосування [29, 70].

Існує кілька методів синтезу CNT, серед яких найпопулярнішими є методи дугового розряду, лазерної абляції та хімічного осадження з газової фази (CVD). Метод CVD дозволяє контролювати діаметр, довжину та якість нанотрубок, а також є одним з найбільш економічних та масштабованих методів [41, 71]. Важливим фактором є вибір каталізаторів, які впливають на структуру та властивості отриманих CNT [38, 72].

Завдяки високій міцності на розтягування, електропровідності та теплопровідності, CNT знаходять застосування у багатьох галузях, зокрема в електроніці, медицині та сільському господарстві [73].

У сільському господарстві нанотрубки використовуються для поліпшення поглинання води та іонів у рослинах, зокрема кукурудзі, що сприяє інтенсивному росту культур [33, 74]. CNT також покращують біодоступність

поживних речовин і можуть використовуватися як носії для доставки пестицидів та добрив [75].

Останнім часом зросла увага до використання CNT у сільському господарстві як засобів підвищення врожайності та зменшення негативного впливу на довкілля. CNT також мають антибактеріальні властивості, що підвищує стійкість культур до хвороб [76]. Вони широко застосовуються у фіторемедіації, оскільки сприяють кращому поглинанню важких металів з ґрунту рослинами [32, 77].

Однак використання вуглецевих нанотрубок пов'язане з певними викликами, зокрема з можливою токсичністю. Проводяться дослідження щодо оцінки екологічних ризиків та впливу CNT на здоров'я [78]. Для подолання цих проблем розробляються методи контролю синтезу та модифікації поверхні нанотрубок, що зменшує їхній потенційний негативний вплив на довкілля [7, 93].

Графен

Оксид графену (GO) - це форма графену, яка має численні функціональні групи на поверхні, що відкриває широкі можливості для його використання в різних галузях, включаючи науку, промисловість, сільське господарство, медицину та екологію. Завдяки здатності до хімічної модифікації GO стає універсальним матеріалом для багатьох застосувань [35, 60].

Перший синтез GO був проведений у середині XX століття шляхом окиснення графіту за допомогою сильних окисників. На сьогодні найпоширенішим методом отримання GO є модифікований метод Гаммерса, що включає використання калій перманганату та інших окисників. Це дозволяє отримати GO, який добре розчиняється у воді та має великий потенціал для подальших модифікацій [61, 62].

Останнім часом зростає інтерес до зелених методів синтезу GO, які використовують відновлювальні ресурси, такі як рослинні відходи. Ці методи є більш екологічними, оскільки знижують використання токсичних реагентів і зменшують негативний вплив на довкілля [63]. Зокрема, GO можна виготовляти з сільськогосподарських відходів, що робить цей процес економічно та екологічно вигідним [64].

Завдяки своїм відмінним адсорбційним властивостям GO широко використовують для очищення води та ґрунтів від важких металів і забруднювачів. Крім того, антибактеріальні властивості GO відкривають можливості для його застосування в медицині та сільському господарстві, зокрема для захисту рослин від шкідливих мікроорганізмів [65].

Однією з основних переваг GO є висока сумісність з іншими наноматеріалами, що дозволяє створювати нанокомпозити з покращеними характеристиками. Ці композити використовуються для виробництва суперконденсаторів, сенсорів та у різних екологічних технологіях [66]. Крім того, GO допомагає підвищувати врожайність сільськогосподарських культур і захищати рослини від стресових факторів навколишнього середовища [67].

У сільському господарстві GO використовується для покращення стійкості рослин до стресів і підвищення їх здатності поглинати поживні речовини. Він також сприяє доставці добрив і пестицидів, допомагаючи краще розподіляти їх у рослинах і захищати від несприятливих умов [68]. Оксид графену посилює здатність рослин до фіторемедіації, допомагаючи їм ефективніше поглинати важкі метали з ґрунту [69].

Незважаючи на значний потенціал GO, є певне занепокоєння щодо його впливу на екосистеми та здоров'я людей. Вивчення можливих токсичних і екологічних наслідків GO залишається важливим напрямком досліджень [71]. З метою зниження екологічного впливу важливо розробляти безпечні методи синтезу та утилізації GO, що стане ключовим фактором для його широкого застосування. Окрім того розробка екологічних методів виробництва GO забезпечує великий потенціал для сталого розвитку та вирішення глобальних проблем, таких як забруднення довкілля і зниження врожайності.

2. ВИКОРИСТАННЯ ВУГЛЕЦЕВИХ НАНОЧАСТИНОК У СІЛЬСЬКОМУ ГОСПОДАРСТВІ

Нановуглецеві матеріали як засоби захисту рослин та стимулятори росту і продуктивності

В умовах постійного зростання населення планети, оптимізація сільськогосподарського виробництва на обмежених орних землях з одночасною мінімізацією негативного впливу на навколишнє середовище є значним викликом. Сучасні нанотехнології пропонують потенційне вирішення цих проблем:

- підвищення продуктивності сільськогосподарських культур: стимулятори росту рослин та добрива на основі наноматеріалів мають потенціал для підвищення продуктивності сільськогосподарських культур;
- покращений захист рослин: продукти на основі наноматеріалів, включаючи пестициди та гербіциди, забезпечують покращений захист рослин;
- зменшення використання агрохімікатів: наноінкапсульовані засоби захисту рослин і добрива з повільним вивільненням можуть призвести до скорочення загального застосування агрохімікатів;
- оптимізація точного землеробства: нанотехнології можуть полегшити практику точного землеробства, дозволяючи проводити більш ефективну і цілеспрямовану сільськогосподарську діяльність.

Нановуглецеві матеріали мають екологічні характеристики та високе співвідношення поверхні до об'єму, що робить їх ефективними носіями поживних речовин у сільському господарстві. Ці матеріали, відомі як «розумні» нанодобрива, продемонстрували здатність утримувати воду та поживні речовини протягом тривалого часу, повільно вивільняючи їх за потреби. Такий цілеспрямований підхід призвів до зменшення залежності від синтетичних добрив, тим самим мінімізуючи надмірне вимивання хімічних речовин у навколишнє середовище і зменшуючи забруднення ґрунту та води [107].

Дослідження показали, що різні типи вуглецевих наноматеріалів використовуються і досліджуються як добрива для різних культур [108]. Наприклад, водорозчинні вуглецеві наночастинки (wsCNPs), отримані шляхом хімічного окислення необроблених вуглецевих наночастинок (rCNPs) у біопаливі, показали позитивний вплив на рослини пшениці в певному діапазоні концентрацій [109]. У модельному експерименті було виявлено, що wsCNPs вивільняють поживні речовини контрольованим чином, посилюючи ріст рослин, причому оптимальна концентрація спостерігається при 50 мг/л. Аналогічно багатостінні вуглецеві нанотрубки (MWCNT) сприяють проростанню коренів, пагонів та насіння у *Brassica juncea*, що свідчить про позитивний вплив на розвиток рослин [110].

Вуглецеві наноматеріали продемонстрували свою здатність впливати на різні фізіологічні та біохімічні процеси в рослинах, що призвело до значного прогресу в посиленні росту рослин [111, 112, 113]. Зокрема, вуглецеві нанотрубки та фулерен C₆₀ продемонстрували значний вплив на фізіологію рослин, збільшуючи здатність утримувати воду та стимулювати ріст рослин [114]. Крім того, було виявлено, що ці наноматеріали стимулюють синтез біологічно активних сполук у рослинах, що призводить до помітного збільшення врожайності *Brassica juncea* [116].

Дослідження показали, що нановуглець, диспергований у воді, може поглинатися кореневими системами рослин і транспортуватися по судинах ксилеми [115]. На поглинання і транспортування нановуглецю в рослинах впливають такі фактори, як розмір, тип, функціоналізація і розчинність нановуглецю, а також реакція рослин на нановуглець [117]. До того ж, дослідження проростання насіння, яке піддавалося впливу вуглецевих нанотрубок у різних концентраціях, показало покращення показників проростання у певних видів рослин, таких як *Lycopersicum esculentum* та *Allium sera*, тоді як вплив на інші види, такі як *Brassica rapa*, був мінімальним [117].

Вплив вуглецевих наноматеріалів на рослини є змінним і залежить від таких факторів, як природа наноматеріалу, вид рослини, концентрація, ґрунтові умови та тривалість впливу. Крім того, заряд вуглецевих наноматеріалів також впливає на їх переміщення в рослинах. Нещодавні дослідження [118] висвітлили вплив багатопарових вуглецевих нанотрубок на систему фотосинтезу рослин, що призводить до збільшення швидкості транспорту електронів і фотохімічного квантового виходу фотосистеми II порівняно з контрольними рослинами. Крім того було показано, що вплив багатопарових вуглецевих нанотрубок індукуює білки, пов'язані з фотосинтезом, і пригнічує білки окислювального стресу в *Arabidopsis thaliana*.

Вуглецеві наноматеріали є допоміжними засобами для рослин у стресових умовах, таких як посуха та сольовий стрес. Наприклад, було доведено, що фулеренол допомагає рослинам цукрових буряків впоратися зі стресом від посухи, проникаючи в коріння і листя, тим самим сприяючи додатковому надходженню води [119]. Дослідники помітили, що позакореневе застосування

фулерену пригнічує активність ферментів, що викликають стрес у рослинах цукрових буряків [119].

Аналогічно, дослідження показали [120], що наноматеріали на основі вуглецю, полегшують токсичний вплив сольового стресу на сорго та світчграс. Також вони покращують схожість насіння та сприяють розвитку молодих проростків, активуючи експресію генів, пов'язаних з водними каналами, індукуючи синтез білка аквапорину. Аквапорини відіграють вирішальну роль у регулюванні взаємовідносин між рослиною та водою й експресуються за різних екологічних стресів, підтримуючи ріст рослин [121].

Крім того, вуглецеві наноматеріали можуть модулювати фізіологічні показники рослин і склад ґрунтових бактерій. Застосування вуглецевих наноматеріалів, таких як фулерен C_{60} , відновлений оксид графену та багат шарові вуглецеві нанотрубки на рослинах рису, вирощених у суглинистому ґрунті, спричинило значне підвищення рівня фітогормонів (індолілоцтової кислоти, гіберелінової кислоти та брасиностероїдів). Ці фітогормони відіграють важливу роль у регулюванні росту рослин та забезпеченні стійкості до абіотичних стресів. Крім того, після застосування вуглецевих наноматеріалів у коренях рослин зросла активність антиоксидантних ферментів, що додатково сприяє стійкості до стресу [122].

Загалом, вуглецеві наноматеріали мають великі перспективи для покращення продуктивності сільськогосподарських культур, за рахунок підвищення стійкості рослин до стресів, стимулювання проростання насіння та лінійного росту проростків, збільшення біомаси та ряду необхідних біомолекул.

Вплив фулерену C_{60} на морфометричні показники *Triticum aestivum*

Морфометричний аналіз сіянців сортів Актер та Патрас за впливу фулерену C_{60} в діапазоні концентрацій 0,1 мкг/мл, 0,2 мкг/мл, 0,5 мкг/мл, 1 мкг/мл показав суттєвий вплив цих наночастинок на ріст і розвиток рослин (табл.1-2).

Таблиця 1

Морфометричні показники (довжина пагонів, коренів, загальна висота, сира маса) проростків пшениці сорту Актер у контролі та після обробки фулереном C_{60} на 14 день після посіву

№	Проба	Довж. пагонів, мм	Довж. коренів, мм	Заг. висота, мм	Сира маса, г
1	Контроль	30,36±3,93	57,96±4,23	108,80±2,07	0,22±0,01
2	C_{60} 0,1 мкг/мл	31,66±5,53	62,26±5,61	114,30±3,63	0,23±0,10
3	C_{60} 0,2 мкг/мл	38,75±2,81	74,15±0,91	131,55±3,41	0,25±0,03
4	C_{60} 0,5 мкг/мл	38,87±3,42	40,47±4,02	134,35±4,56	0,25±0,06
5	C_{60} 1 мкг/мл	38,80±2,29	57,80±3,43	109,70±1,79	0,24±0,05

Встановлено, що у пшениці сорту Актер обробка фулереном C_{60} впливає на ріст і розвиток рослин залежно від концентрації. Середня довжина пагонів за використання фулерену C_{60} знаходилась в межах від 31,66 мм до 38,87 мм, що перевищує показники контрольної групи (30,36 мм) (табл.1).

Фулерен C_{60} у концентраціях 0,1 та 1 мкг/мл не виявив суттєвого впливу на довжину пагонів, коренів та загальну висоту рослин у порівнянні з контрольною групою. Найбільш виражений стимулюючий ефект на ріст надземної маси спостерігався при концентрації 0,2 мкг/мл, де загальна висота рослин склала 131,55 мм, що значно вище порівняно з контрольними зразками.

При концентрації фулерену 0,5 мкг/мл відзначено зменшення довжини коренів до 40,47 мм, що може вказувати на негативний вплив фулерену на розвиток кореневої системи. Щодо сирі маси паростків пшениці сорту Актер, то обробка фулереном C_{60} не спричинила значних змін: середні показники сирі маси залишалися на рівні контрольних значень (0,22 г). Лише у зразках пшениці, де застосовували фулерен 0,1 мкг/мл наявне помірне зменшення сирі маси ($0,170 \pm 0,01$ г).

Таблиця 2

Морфометричні показники (довжина пагонів, коренів, загальна висота, сира маса) проростків пшениці сорту Патрас у контролі та після обробки фулереном C_{60} на 14 день після посіву

№	Проба	Довж. пагонів, мм	Довж. коренів, мм	Заг. висота, мм	Сира маса, г
1	Контроль	32,16 $\pm$ 2,66	54,36 $\pm$ 2,66	88,00 $\pm$ 2,66	0,18 $\pm$ 0,02
3	C_{60} 0,1 мкг/мл	29,46 $\pm$ 3,96	61,06 $\pm$ 3,96	116,40 $\pm$ 3,96	0,24 $\pm$ 0,08
4	C_{60} 0,2 мкг/мл	25,35 $\pm$ 1,94	61,55 $\pm$ 1,94	122,75 $\pm$ 1,94	0,27 $\pm$ 0,05
5	C_{60} 0,5 мкг/мл	33,47 $\pm$ 2,53	60,67 $\pm$ 2,53	110,95 $\pm$ 2,53	0,25 $\pm$ 0,02
6	C_{60} 1 мкг/мл	33,00 $\pm$ 1,28	52,40 $\pm$ 1,28	107,90 $\pm$ 1,28	0,22 $\pm$ 0,05

У рослин пшениці сорту Патрас фулерен C_{60} демонструє різноманітні ефекти впливу на ріст пагонів, коренів та загальну висоту рослин, залежно від концентрації. Контрольні рослини мали середню довжину пагонів 32,16 мм, довжину коренів 54,36 мм і загальну висоту 88,00 мм. Сира маса в контрольній групі становила 0,18 г, що є базовим показником для порівняння впливу інших обробок (табл.2).

Після дії фулерену C_{60} за концентрації 0,1 мкг/мл довжина пагонів та коренів становила 29,46 мм і 61,06 мм відповідно, що є нижчим за контрольні показники. Проте загальна висота рослин значно зросла до 116,4 мм, що вказує на позитивний вплив цієї концентрації фулерену C_{60} на ріст надземної частини. Сира маса при цьому залишалася на рівні 0,2 г, що є дещо вищим від контрольних показників.

При концентрації C_{60} 0,2 мкг/мл спостерігалось деяке зниження довжини пагонів до 25,35 мм, що може свідчити про стресову реакцію рослин. Проте довжина коренів залишалася високою (61,65 мм), а загальна висота сягала 116,2

мм, що свідчить про покращення росту кореневої системи. Це підкреслює, що в даній концентрації фулерен C_{60} може стимулювати ріст коренів, водночас пригнічуючи розвиток пагонів.

Найбільш сприятливу дію на пшеницю сорту Патрас мала концентрація C_{60} 0,5 мкг/мл. Довжина пагонів і коренів досягала 33,47 мм і 60,67 мм, що є оптимальними показниками для цього сорту. Загальна висота рослин становила 110,95 мм, а сира маса досягала 0,25 г, що значно перевищує контрольні значення і свідчить про стимулюючий вплив цієї концентрації на ріст надземної частини та кореневої системи (табл.2).

Таким чином у рослин сорту Актер найкращі результати щодо довжини пагонів і загальної висоти рослин спостерігалися при концентрації фулерену C_{60} 0,2 мкг/мл, тоді як у сорту Патрас оптимальні зміни морфометричних показників спостерігалися за концентрації 0,5 мкг/мл. Це свідчить про те, що рослини сорту Патрас краще реагують на вищі концентрації фулерену, тоді як пшениця сорту Актер демонструє позитивні ефекти при менших дозах.

Таким чином фулерен має потенціал при використанні його як стимулятора росту у сільському господарстві, зокрема для підвищення біомаси та покращення розвитку кореневої системи.

3. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ПОКАЗНИКИ РОСЛИН ЗА ДІЇ СТРЕСОВИХ ФАКТОРІВ

Значення вторинних метаболітів для функціонування організму рослин

Рослини шляхом вторинного синтезу утворюють низькомолекулярні біохімічні продукти, які відіграють вирішальну роль у їхній адаптації до стресу [34, 35]. Ці вторинні метаболіти тісно пов'язані з факторами транскрипції через складні регуляторні мережі, посилюючи епігенетичний контроль над рослинними організмами в несприятливих умовах [36]. Гормональні стимули регулюють процеси росту і розвитку рослин, тоді як розподіл і транспорт фітогормонів контролюються вторинними метаболітами, такими як флавоноїди та інші фенольні сполуки [37].

Сучасні молекулярно-біологічні та екофізіологічні дослідження зосереджені на розумінні широкого спектру та біологічної багатофункціональності вторинних метаболітів, що дає змогу зрозуміти функціонування рослинних організмів на різних стадіях розвитку [38]. Оцінка потенційної стійкості інтродуцентів до несприятливих факторів, патогенів та шкідників передбачає врахування умов середовища існування, прогнозування поширення інвазійних видів та оцінку здоров'я рослин в умовах антропогенної трансформації лісових та паркових екосистем [39].

Однак вивчення ролі вторинних метаболітів на організмовому та екосистемному рівнях є складним завданням через видоспецифічний якісний склад, динаміку синтезу та біохімічних перетворень, поліфункціональність та значну фізіологічну активність цих сполук [40]. Тим не менш, сучасні дослідження спрямовані на розшифрування складних процесів, пов'язаних із

вторинними метаболітами, та їхнього значення в адаптації рослин і функціонуванні екосистем [41].

У 1891 році професор Альбрехт Коссель ввів терміни "вторинний метаболізм" і "вторинні метаболіти" під час лекції про склад клітини на засіданні Фізіологічного товариства в Берліні. Він запропонував розділити складові рослинної клітини на первинні та вторинні речовини [42]. Первинні метаболіти - це основні компоненти, які містяться у всіх рослинних клітинах, здатних до поділу, тоді як вторинні метаболіти - це несуттєві речовини, що трапляються в клітинах спорадично. Коссель винайшов термін "вторинні метаболіти", щоб позначити їхню побічну, несуттєву природу [43].

Наразі відомі численні групи вторинних сполук [36], що налічують від кількох десятків до кількох тисяч індивідуальних сполук у кожній групі. Фенольні сполуки та ізопреноїди поширені серед усіх видів рослин, тоді як ацетогеніни або тіофени, зустрічаються лише в декількох видах. Найбільш вивченими групами є фенольні сполуки, ізопреноїди (терпеноїди) та алкалоїди, кожна з яких складається з декількох тисяч вторинних сполук, розділених на різні підгрупи. Крім того, існує близько десятка менш численних груп вторинних метаболітів, таких як небілкові амінокислоти, рослинні аміни, глюкозинолати, ціаногенні глікозиди, беталаїни, поліацетилени, тіофени, алкіламідати тощо, кількість сполук у кожній з яких коливається від декількох до декількох сотень.

Алкалоїди - азотовмісні органічні сполуки, що походять переважно з рослин, демонструють надзвичайну різноманітність і складність своєї молекулярної структури. У молекулах алкалоїдів азот зазвичай включений у гетероциклічні кільця, хоча він також може міститися в бічних ланцюгах. Класифікація алкалоїдів базується на структурі їхніх гетероциклів або біогенетичних попередників, які зазвичай походять від амінокислот.

Різнманітність алкалоїдів охоплює різні хімічні групи, включаючи піридин, піролідін, індол та інші, кожен з яких має відмінні фармакологічні профілі та біологічну активність. Незважаючи на свою структурну різноманітність, алкалоїди в сукупності являють собою багате джерело сполук зі значним терапевтичним потенціалом і продовжують залишатися предметом широких досліджень в галузі хімії природних продуктів і фармакології [126].

Роль алкалоїдів наразі розглядають з двох основних точок зору: їхньої функції в організмі-продуценті та ефектів за межами цього організму. Хоча дослідження зовнішніх функцій алкалоїдів набули значного розвитку, особливо з акцентом на їхню потенційну захисну роль у взаємодії з іншими організмами, цей погляд може спрощувати складність функціональності алкалоїдів. Варто зазначити, що відсутні докази, які підтверджують захисну функцію алкалоїдів, оскільки не зрозуміло, чи є це їхньою основною роллю в організмах-продуцентах.

Альтернативна точка зору припускає, що алкалоїди в першу чергу регулюють метаболізм через експресію генів, тобто мають глибший зв'язок з фундаментальними клітинними процесами [126]. Наприклад, дослідження

хінолізидинових алкалоїдів виявили їхню незамінність, оскільки повне видалення цих сполук шляхом генетичних маніпуляцій призводить до загибелі рослин, що підкреслює їхню важливу роль у клітинній активності та експресії генів.

Ізопреноїди - група природних сполук з регулярною будовою вуглецевого скелета, який містить ізопентанові ланки (насичені або ненасичені C5 - одиниці). Ізопреноїди є найбільшим класом вторинних метаболітів, що налічує понад 23 тисячі ідентифікованих сполук [127]. Серед них деякі ізопреноїди мають унікальні фізіологічні властивості, як, наприклад, таксол, що видобувається з кори тиса [128], відомий своїми потужними протираковими ефектами. Ця сполука є перспективною для лікування онкологічних захворювань завдяки своїй чудовій цитостатичній активності проти ракових клітин [129].

Ізопреноїди також мають значний фармакологічний потенціал, багато з них відомі як серцеві глікозиди та карденоліди. Зокрема, близько 50 карденолідів, включаючи дигітоксин, було виділено з таких видів, як наперстянка пурпурова та наперстянка шерстиста. Дигітоксин, природний глікозид, є важливим засобом невідкладної допомоги при серцевих захворюваннях, який швидко діє протягом 1-3 хвилин після внутрішньовенного введення. Його отримують з насіння ліани *Strophanthus kombe*, що росте в африканських тропічних лісах і здавна використовувалася місцевими жителями як отрута для стріл під час мисливських експедицій [129].

Ізопреноїди в рослинах беруть участь як у первинному, так і вторинному метаболізмі. Наразі, більшість з них відноситься до речовин вторинного (спеціалізованого) обміну. Як вторинні метаболіти вони беруть участь у: процесах сигналізації; захисті від дії негативних абіотичних та біотичних факторів; атрагуючій дії для комах-запилувачів; алелопатичних взаємодіях рослин у екосистемі [156].

Фенольні сполуки. Фенольні сполуки (ФС) є ключовими речовинами, що утворюються в результаті вторинного метаболізму рослин. Вони забезпечують пігментацію, терпкість, захист від ультрафіолетового випромінювання, а також захист від паразитів та комах [131, 132]. В основному фенольні сполуки синтезуються з коричної кислоти, яка сама по собі утворюється з фенілаланіну завдяки активності L-фенілаланін амоніак-ліази, ферменту, який діє як ключовий перехід між первинним метаболізмом (шикіматний шлях) та вторинним метаболізмом (фенілпропаноїдний шлях). Цей шлях є надзвичайно важливим, оскільки він направляє близько 20 % вуглецю, що засвоюється рослинами за нормальних умов росту [55, 132, 156].

За хімічною будовою фенольні сполуки складаються з одного або кількох ароматичних кілець з приєднаними гідроксильними групами та поділяються на:

1. Фенольні кислоти: це найпростіші ФС, які мають одне фенольне кільце та карбонову кислоту (кавова та ферулова кислоти, які зустрічаються у фруктах та овочах) [132, 134].

2. Флавоноїди: є найпоширенішими ФС, з понад 8 000 відомих сполук [17, 51, 132, 135]. Вони мають структуру, що складається з 15 атомів вуглецю (С6–С3–С6), які утворюють два бензольних кільця, з'єднані піроновим кільцем. Флавоноїди поділяються на шість підгруп: флавоноли, флавони, флаванони, флаваноли, ізофлавоноїди та антоціани, причому їхні антиоксидантні властивості залежать від конфігурації та кількості гідроксильних груп [44, 132, 135].

3. Флавоноли: характеризуються подвійним зв'язком між С2 та С3, гідроксильною групою в положенні С3 та карбоксильною групою в положенні С4. Вони (наприклад, кемпферол, мірицетин та кверцетин) поширені в їстівних та лікарських рослинах та мають різноманітні біоактивні властивості [132, 135].

4. Флавони: флавони мають схожу структуру з флавонолами, але без гідроксильної групи в положенні С3. Найпоширеніші флавони - лютеолін і апігенін, а їхні антиоксидантні властивості обумовлені наявністю вільних гідроксильних груп у кільцях [11, 18, 132, 135].

5. Флаванони: вони містять карбоксильну групу в положенні 4 без подвійного зв'язку між С2 та С3, флаванони (наприклад, нарингенін та гесперидин) переважно присутні в цитрусових фруктах і служать попередниками для інших флавоноїдів.

6. Флаваноли: характеризуються наявністю гідроксильної групи в положенні 3, з катехіном та епікатехіном як основними представниками. Їх можна знайти в різних рослинах, особливо в зеленому чаї, який пов'язаний зі зниженням ризику серцево-судинних захворювань.

7. Ізофлавоноїди: унікальні завдяки бензоїдному заміснику в положенні 3, що надає їм схожість із ендогенними естрогенами та здатні взаємодіяти з естрогеновими рецепторами. Ізофлавоноли є найвідомішими серед ізофлавоноїдів.

8. Антоціани: походять від флавонолів, мають гідроксильну групу в положенні 3, два подвійні зв'язки та не мають кетонів в положенні 4. Вони відповідають за червоно-фіолетове забарвлення багатьох фруктів та овочів і широко використовуються як натуральні барвники в харчовій промисловості [131-135].

Фенольні сполуки відіграють різноманітні ролі в фізіології рослин, а їх синтез часто посилюється у відповідь на різні екологічні стреси та умови [136, 138]. Наприклад, виробництво ізофлавонолів та деяких інших флавоноїдів збільшується, коли рослини піддаються інфекції, фізичному пошкодженню [137, 139], низьким температурам або дефіциту поживних речовин [140, 139], демонструючи їх антимікробні властивості.

Рослини також накопичують флавоноїди, що поглинають УФ-випромінювання, та інші фенольні сполуки в вакуолях епідермальних клітин, щоб захиститися від шкідливого УФ-випромінювання, запобігаючи його проникненню в глибші тканини [139]. У бобових рослин флавоноїди, секретовані з коренів, відіграють роль у активації генів у бактеріях кореневих бульбочок [138]. У відповідь на стрес, обумовлений важкими металами, спостерігається індукція біосинтезу фенольних сполук; наприклад, пшениця

накопичує феноли за дії нікелю [136], а кукурудза - алюмінію [138]. Аналогічно, під впливом кадмію *Phaseolus vulgaris* накопичує як розчинні, так і нерозчинні феноли, а листя демонструють підвищений вміст фенолів після обробки сульфатом міді [136].

Це збільшення вмісту фенолів часто пов'язано з підвищеною активністю ферментів, які беруть участь у фенольному метаболізмі, у відповідь на стрес. Однак деякі дані свідчать про те, що накопичення флавоноїдів відбувається в основному за рахунок гідролізу кон'югатів, а не нового синтезу [141]. Крім того, збільшення розчинних фенолів, зокрема проміжних продуктів біосинтезу лігніну, може бути пов'язане з типовими змінами анатомії, викликаних стресом, включаючи посилення міцності клітинної стінки та утворення фізичних бар'єрів для захисту від важких металів [136].

Роль фенольних сполук як антиоксидантів у рослин є добре встановленою [11, 142]. Важливим механізмом, що лежить в основі дії фенольних антиоксидантів, є їх здатність інгібувати перекисне окиснення ліпідів [143]. Дослідження Arora et al [144] показують, що феноли, особливо флавоноїди, можуть змінювати кінетику перекисного окиснення ліпідів, впливаючи на порядок упаковки ліпідів, тим самим стабілізуючи мембрани та зменшуючи їх текучість, що інгібує дифузію вільних радикалів та перекисні реакції [17, 144]. Крім того, флавоноїди та проціанідини можуть зв'язуватися з фосфоліпідами мембрани за допомогою водневих зв'язків, накопичуючись на поверхнях мембрани та захищати їх цілісність, запобігаючи доступу шкідливих молекул до гідрофобної області бішару [145].

Крім того, *in vitro* дослідження показали, що флавоноїди можуть безпосередньо нейтралізувати різні активні форми кисню (АФК), такі як супероксид ($\cdot\text{O}_2^-$), пероксид водню (H_2O_2), гідроксильні радикали ($\cdot\text{OH}$), синглетний кисень ($^1\text{O}_2$) та пероксильні радикали, віддаючи електрони або атоми водню [136, 145].

Структурна хімія поліфенолів ідеально підходить для антиоксидантної активності, часто є більш ефективною *in vitro*, ніж вітаміни Е і С [147]. Три структурні особливості значно впливають на антиоксидантний потенціал флавоноїдів: (а) орто 3',4'-дигідрокси структура в кільці В (виявлена в катехін, кверцетин), (b) 2,3-подвійний зв'язок з 4-оксо групою в кільці С (що дозволяє делокалізацію електронів між кільцями А і В) та (с) наявність 3-ОН групи в кільці С та 5-ОН групи в кільці А. Група 3-ОН є найважливішою для віддачі електронів. Глікозильовані флавоноїди, однак, мають тенденцію втрачати свою антиоксидантну активність порівняно з агліконами [146].

Під впливом пероксиду водню спостерігається окиснення флавонолів, у рослинних тканинах, таких як *Vicia faba* [148], *Tradescantia virginiana* [149] та в мезофільних клітинах *V. faba* [148]. Рослини мають два основних типи пероксидаз: аскорбатпероксидазу (АРХ), яка використовує аскорбат (ASC) як донор електронів, та інші пероксидази, які використовують феноли. АРХ переважно зустрічається в хлоропластах, цитозолі та пероксисомах, де функціонує для детоксикації H_2O_2 [150]. У цих компартментах аскорбат

окиснюється до монодегідроаскорбату за допомогою аскорбатпероксидази, який потім відновлюється глутатіон-залежною дегідроаскорбат редуктазою [151]. Монодегідроаскорбат також може бути відновлений назад до аскорбату через неферментні реакції, що включають ферредоксин або NAD (P)-залежну ферментативну активність монодегідроаскорбатредуктази [150].

Пероксидази, які використовують феноли, належать до наступних типів: розчинні або зв'язані зі стінкою клітини, апопластичні та вакуолярні. Пероксидази, зв'язані зі стінкою клітини, беруть участь в окисленні мономера лігніну, сприяючи утворенню лігніну та різним фізіологічним процесам [136, 137].

За даними Rai et al [152], пероксидази, які беруть участь у біосинтезі лігніну, мають вирішальне значення для формування фізичних бар'єрів проти токсичності важких металів, поранень, впливу патогенів та особливо стресів, спричинених важкими металами. Розчинні й апопластичні пероксидази можуть працювати з фенолами та аскорбатом для нейтралізації H_2O_2 [137]. Фітофеноли, особливо флавоноли та фенілпропаноїди, присутні у вакуолях та апопласті, можуть детоксикувати H_2O_2 , слугуючи донорами електронів для фенольних пероксидаз, що призводить до утворення феноксильних радикалів [9, 137].

Вміст фенольних сполук у проростках пшениці за дії фулерену

Фенольні сполуки є важливими антиоксидантами в рослинах. Антиоксидантні властивості фенольних сполук забезпечують захист клітинних мембран та білків від ушкоджень, які можуть бути спричинені окислативним стресом, індукованим різними факторами довкілля [36].

Дослідження впливу фулерену C_{60} на вміст фенольних сполук у зразках пшениці сорту Актер показує різноспрямовані реакції, які залежать від концентрації цих наночастинок (табл.3).

Таблиця 3

Вміст фенольних сполук за обробки фулереном C_{60} у зразках пшениці сорту Актер на 14 добу експерименту, мг/г

№	Дослідна проба	C, мг/г	Середньокв. відх., σ
1	Контроль	14,07±0,14	0,37
2	C_{60} 0,1 мкг/мл	23,33±0,86	0,93
3	C_{60} 0,2 мкг/мл	21,3±2,78	1,67
4	C_{60} 0,5 мкг/мл	30,93±0,86	0,93
5	C_{60} 1 мкг/мл	22,22±0,03	0,19

У контрольній пробі (№1) вміст фенольних сполук становить $14,07 \pm 0,14$ мг/г, що відображає їх базовий сортовий рівень без додаткових стимулюючих факторів.

При застосуванні фулерену C_{60} в низькій концентрації 0,1 мкг/мл (проба №2) рівень фенольних сполук підвищується до $23,33 \pm 0,86$ мг/г. Цей результат

свідчить про те, що низькі концентрації фулерену можуть виконувати роль слабого стресора, що активує антиоксидантний захист, стимулюючи синтез фенольних сполук. Фенольні сполуки нейтралізують активні форми кисню, які утворюються під впливом фулерену та відіграють роль сигнальних молекул у захисних реакціях.

При концентрації фулерену 0,2 мкг/мл (проба № 3) спостерігається також підвищення вмісту фенольних сполук до $21,3 \pm 2,78$ мг/г, проте цей показник є нижчим, ніж у пробі № 2.

Максимальний рівень фенольних сполук $30,93 \pm 0,86$ мг/г спостерігається у пробі № 4 (концентрація фулерену 0,5 мкг/мл). Це значення є найвищим серед усіх дослідних проб і свідчить про інтенсивне накопичення фенольних сполук. Подібно до результатів, отриманих у дослідженнях з іншими вуглецевими наноматеріалами, такими як нанотрубки, помірні дози фулерену C_{60} можуть виступати як еліситори, що підвищують вміст фенолів у рослинах [1].

Подальше збільшення концентрації фулерену C_{60} до 1 мкг/мл (проба № 5) обумовлює зниження вмісту фенольних сполук до $22,22 \pm 0,03$ мг/г, але цей показник залишається вищим, ніж у контрольній групі.

Разом з тим аналіз вмісту фенольних сполук за впливу різних концентрацій фулерену C_{60} у зразках пшениці сорту Патрас показує цікаві відмінності в реакції, порівняно з сортом Актер (табл. 4).

У контрольній пробі для сорту Патрас рівень фенольних сполук є аналогічним і становить $14,16 \pm 0,13$ мг/г. Проте низька концентрація фулерену C_{60} (0,1 мкг/мл, проба № 2) у сорту Патрас обумовила зниження рівня фенольних сполук до $13,15 \pm 0,86$ мг/г, тобто може свідчити про різні адаптаційні можливості сортів.

При концентрації фулерену 0,2 мкг/мл (проба № 3) рівень фенольних сполук у сорту Патрас підвищується до $17,04 \pm 0,6$ мг/г, тобто сорт Актер має більш активну реакцію на середні концентрації фулерену, підвищуючи рівень антиоксидантів для захисту клітин.

Таблиця 4

Вміст фенольних сполук за обробки фулереном C_{60} у зразках пшениці сорту Патрас на 14 добу експерименту, мг/г

№	Дослідна проба	C, мг/г	Середньокв. відх., σ
1	Контроль	$14,16 \pm 0,13$	0,37
2	C_{60} 0,1 мкг/мл	$13,15 \pm 0,86$	0,93
3	C_{60} 0,2 мкг/мл	$17,04 \pm 0,00$	0,00
4	C_{60} 0,5 мкг/мл	$29,44 \pm 0,03$	0,19
5	C_{60} 1 мкг/мл	$11,48 \pm 0,55$	0,74

Максимальний рівень фенольних сполук ($29,44 \pm 0,03$ мг/г) у рослинах пшениці сорту Патрас спостерігається у пробі № 4, де використовувалась концентрація фулерену 0,5 мкг/мл, вказуючи на значну стимуляцію антиоксидантної системи.

За найвищої досліджуваної концентрації фулерену (1 мкг/мл, проба № 5) вміст фенольних сполук у рослинах пшениці сорту Патрас різко знижується до $11,48 \pm 0,55$ мг/г, що свідчить про токсичний ефект і надмірне навантаження на антиоксидантну систему. Тобто сорт Патрас має гіршу адаптивну реакцію на дію фулерену порівняно з сортом Актер.

З огляду на здатність вуглецевих наночастинок стимулювати синтез фенольних сполук і підвищувати антиоксидантний захист рослин, вони мають великий потенціал для використання в агротехнологіях. Крім обробки сільськогосподарських культур їх можна використовувати при вирощуванні лікарських рослин з метою збільшення вмісту вторинних метаболітів, що використовуються в фармацевтичній промисловості.

Вміст фотосинтетичних пігментів у *Triticum aestivum* за дії фулерену C_{60}

Фотосинтез є найважливішим джерелом енергії для росту рослин, а хлорофіл (Chl) - важливим пігментом для фотосинтезу. Як важливий фотосинтетичний пігмент рослин, хлорофіл зазнає значного впливу навколишнього середовища. Вимірювання вмісту хлорофілу може дати важливу інформацію щодо наявності факторів біотичного стресу, а також негативного впливу абіотичних чинників, таких як рівень світла, забезпечення водою чи пошкодження хімічними чинниками (гербіциди, важкі метали).

Використовуючи вимірювання вмісту хлорофілу в рослинах можна швидко й ефективно отримати цінну інформацію про ріст рослин і потенціал врожайності, дозволяючи розробляти цілеспрямовані оптимізовані стратегії внесення поживних речовин. Переваги цього підходу можуть включати: покращення врожайності завдяки фотосинтетично ефективнішій культурі; зменшення використання добрив; підбір гербіцидів.

Хлорофіл *a* і хлорофіл *b* – два основних типи хлорофілу та основні фотосинтетичні пігменти, які мають дещо різні абсорбційні спектри. Коли фотосинтетична активність стає надмірною, в процесі передачі електронів у фотосистемах I та II можуть утворюватися активні форми кисню, особливо за умов інтенсивного освітлення. Каротиноїди поглинають надлишок світлової енергії і нейтралізують вільні радикали, захищаючи таким чином клітини рослин від оксидативного стресу.

Показник загального хлорофілу вказує на загальну фотосинтетичну активність, відображаючи суму концентрацій хлорофілу *a* та *b*, які беруть участь у поглинанні світлової енергії. Показник співвідношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b* або хлорофіловий індекс може бути використаним для оцінки фізіологічного стану рослини, фотосинтетичної активності та ефективності використання світла. Показник співвідношення загального хлорофілу до каротиноїдів демонструє наскільки оптимальними є умови зростання.

За результатами спектрофотометричного вимірювання фотосинтетичних пігментів рослини пшениці сорту Актер контрольної групи мають високий

вміст хлорофілів і оптимальне співвідношення їх до каротиноїдів, що вказує на відсутність стресу і оптимальні умови для фотосинтезу.

У дослідних пробах рослин, які обробляли різними концентраціями фулерену C₆₀, результати виявилися очікувано протилежними: у пробі № 2 з найменшою концентрацією (0,1 мкг/мл) загальні показники вмісту хлорофілу *a*, *b*, каротиноїдів, загального хлорофілу та співвідношення хлорофілів до каротиноїдів знизилися майже вдвічі в порівнянні з контролем, що може вказувати на сильний адаптаційний стрес (табл.5).

Таблиця 5

Вміст фотосинтетичних пігментів у зразках пшениці озимої сорту Актер, мг/г

№	Дослідна проба	с _{хл a}	с _{хл b}	с _{кар}	с _{хл a} + с _{хл b}	с _{хл a} / с _{хл b}	хл / кар
1	Контроль	3,81	2,81	0,71	6,62	1,36	9,38
2	C ₆₀ 0,1 мкг/мл	2,69	1,49	0,61	4,17	1,81	6,90
3	C ₆₀ 0,2 мкг/мл	5,10	2,77	1,10	7,87	1,84	7,15
4	C ₆₀ 0,5 мкг/мл	2,93	1,47	0,77	4,40	1,99	5,72
5	C ₆₀ 1 мкг/мл	3,85	2,03	1,06	5,87	1,90	5,55

При концентрації 0,2 мкг/мл відмічається різке збільшення вмісту хлорофілу *a*, що може вказувати на активізацію процесу фотосинтезу, адже хлорофіл *a* є основним пігментом, який безпосередньо перетворює світлову енергію в хімічну, в той час як хлорофіл *b* розширяє спектр поглинання світла і передає поглинену енергію хлорофілу *a*. Підвищення концентрації каротиноїдів в цьому випадку може вказувати на поглинання надлишку світлової енергії внаслідок активного фотосинтезу.

У пробах № 4 та 5 з вищими концентраціями фулерену C₆₀ (0,5 мкг/мл і 1 мкг/мл) відзначається сильне зниження показників вмісту хлорофілу *b*, загального хлорофілу та співвідношення хлорофілів до каротиноїдів, що є показником сильного оксидативного стресу.

За результатами спектрометричного аналізу контрольного зразку озимої пшениці сорту Патрас (табл. 6) також відзначаються оптимальні співвідношення хлорофіли *a* / хлорофіли *b*, хлорофіли / каротиноїди та вміст каротиноїдів, загального хлорофілу. Проте варто відзначити, що показники контрольної групи пшениці сорту Патрас вищі за відповідні показники сорту Актер.

У пробі № 2 з найнижчою досліджуваною концентрацією фулерену (0,1 мкг/мл), на відміну від аналогічної проби сорту Актер, спостерігається значне збільшення вмісту хлорофілів *a* і *b*, каротиноїдів, співвідношення хлорофілів до каротиноїдів в порівнянні з контрольною пробою. Особливо зріс вміст хлорофілу *b*, що може вказувати на більш ефективне поглинання світла та високий рівень фотосинтетичної активності. Також це може бути пов'язане зі змінами в складі фотосистем чи антенних комплексів.

При дії концентрації C_{60} 0,2 мкг/мл також спостерігається позитивна реакція на дію фулерену, проте підвищення вмісту хлорофілів a і b , а також співвідношення хлорофілів до каротиноїдів не сягає рівня проби № 2, але разом з тим є вищим за контроль. У зразках рослинного матеріалу відзначається також підвищення вмісту каротиноїдів, що може бути фактором адаптивної реакції на стресові умови.

Таблиця 6

Вміст фотосинтетичних пігментів у зразках пшениці озимої сорту Патрас, мг/г

№	Дослідна проба	$C_{хл\ a}$	$C_{хл\ b}$	$C_{кар}$	$C_{хл\ a} + C_{хл\ b}$	$C_{хл\ a} / C_{хл\ b}$	хл / кар
1	Контроль	5,31	2,50	1,14	7,81	2,12	6,88
2	C_{60} 0,1 мкг/мл	7,62	4,29	1,52	11,91	1,78	7,85
3	C_{60} 0,2 мкг/мл	7,41	3,89	2,02	11,30	1,90	5,61
4	C_{60} 0,5 мкг/мл	4,39	2,33	1,23	6,72	1,89	5,46
5	C_{60} 1 мкг/мл	3,86	2,03	1,13	5,89	1,91	5,22

Разом з тим у пробі № 4 показники в межах контрольних з невеликим відхиленням, а у пробі № 5 (найвища концентрація C_{60}) спостерігається зниження значень. Це може вказувати на те, що концентрація наночастинок є занадто високою і може спричиняти окиснювальний стрес.

Активність каталази та вміст малонового діальдегіду (МДА) у рослинах пшениці (*Triticum aestivum*) за дії фулерену C_{60}

Найпоширеніші активні форми кисню включають супероксидні радикали ($O_2^{\cdot-}$), пероксид водню (H_2O_2) та гідроксильні радикали ($OH^{\cdot}$) [21]. Ці молекули постійно утворюються як побічні продукти нормальних клітинних процесів, але можуть надмірно синтезуватись під впливом стресів навколишнього середовища, таких як високотемпературний стрес, що спричиняє пошкодження клітинних мембран та перекисне окиснення ліпідів [22].

Малоновий діальдегід є продуктом перекисного окиснення поліненасичених жирних кислот і широко використовується як окиснювальний маркер у рослинах, оскільки він відображає рівень цього процесу і подальшого пошкодження клітинних мембран. Вміст МДА зазвичай зростає в рослинних тканинах у періоди екологічного стресу, наприклад, під впливом дуже високих або дуже низьких температур; отже, він вважається хорошим індикатором рівня окиснювального стресу, якого зазнала рослина в звичайних умовах [10, 23].

Високотемпературний стрес спричиняє окиснювальний стрес у рослин. Внаслідок цього збільшується утворення АФК, що призводить до пероксидного окиснення ліпідів, а отже, до підвищення рівня МДА [24]. Це один з добре вивчених окиснювальних процесів у багатьох видів, що зазнають теплового стресу; відповідно, значне збільшення МДА пов'язане зі ступенем пошкодження клітинних мембран [25]. Таким чином, МДА виявився одним із важливих маркерів для диференціювання рослин, які є відносно толерантними або чутливими до теплового стресу [26].

Наприклад, експерименти з високорослими сортами костриці та кукурудзи показали, що тепловий шок асоціюється з різким підвищенням рівня МДА, що відображає посилення окиснювального пошкодження. Така ж тенденція спостерігалася і для проростків пшениці, де накопичення МДА за високої температури було використано для кількісної оцінки ступеня пошкодження мембран. Крім того, вміст МДА тісно пов'язаний з експресією HSPs та іншими антиоксидантними механізмами захисту, які рослини використовують для пом'якшення наслідків теплового оксидативного стресу [29].

Крім того, що МДА використовується для індикації теплового стресу, його також застосовують для оцінки реакції рослин на стрес, спричинений засоленням. Повідомлялося, що рівень МДА корелює з рівнем толерантності до засолення як у *Chloris gayana*, так і у *Cenchrus ciliaris* [30].

Результати вказують на те, що МДА може бути одним з біохімічних маркерів для оцінки стійкості різних генотипів до дії важких металів та інших екологічних викликів, які індукують окиснювальний стрес. У всіх випадках МДА залишається надійним індикатором пошкодження клітин та ефективності антиоксидантної відповіді в рослинах [8, 31].

Незважаючи на те, що МДА є маркером оксидативного стресу, його вимірювання має певні труднощі. Найпоширенішим методом є аналіз з тіобарбітуровою кислотою, яка реагує з МДА з утворенням забарвленого комплексу, що вимірюється за допомогою спектрофотометра [33]. Однак цей метод має свої обмеження, оскільки інші альдегіди, що утворюються в результаті перекисного окислення ліпідів, також можуть реагувати з тіобарбітуровою кислотою і призводити до підвищення рівня МДА [34].

Малоновий діальдегід є важливим маркером оксидативного стресу в рослинах за умов абіотичних стресів, таких як висока температура та засолення. Будучи індикатором ступеня перекисного окиснення ліпідів, він є дуже корисним інструментом у польових дослідженнях з фізіології рослин, які дозволяють ідентифікувати стресостійкі генотипи та перевіряти механізми антиоксидантного захисту. Подальші дослідження можуть бути спрямованими на вдосконалення методів визначення МДА, а саме підвищення їх точності, та пошуку його застосування в умовах різноманітних екологічних стресів.

Каталаза, ключовий фермент у механізмах антиоксидантного захисту рослин, відіграє вирішальну роль у детоксикації перекису водню, активних форм кисню (АФК). Каталаза розщеплює перекис водню на воду і кисень, знижуючи його токсичну дію в клітинах [70]. Підвищена активність каталази зазвичай свідчить про надмірну концентрацію H_2O_2 у клітинах, що може вказувати на оксидативний стрес.

У рослинах саме каталаза є основним ферментом, що руйнує H_2O_2 . Вона міститься в пероксисомах/гліюксисомах, а в кукурудзі ще й в мітохондріях, тоді як аскорбатпероксидаза - в цитозолі та хлоропластах.

Субклітинний розподіл цих ферментів свідчить про те, що аскорбатпероксидаза хлоропластів руйнує H_2O_2 , що утворюється під час реакції Мелера, тоді як каталаза поглинає фотодихальний H_2O_2 . Однак цей процес є

набагато складнішим, по-перше, тому що H_2O_2 не є строго компартменталізованим та здатним вільно дифундувати через мембрани, а по-друге, тому що каталаза та аскорбатпероксидаза мають різні каталітичні властивості.

Каталаза ($2 \text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow \text{O}_2 + 2 \text{H}_2\text{O}$) не потребує процесу відновлення і має дуже високу швидкість реакції, але нижчу спорідненість до H_2O_2 . Аскорбатпероксидаза ($\text{H}_2\text{O}_2 + \text{аскорбат} \rightarrow 2 \text{H}_2\text{O} + \text{дегідроаскорбат}$) вимагає джерела відновника, аскорбату, і має вищу спорідненість до H_2O_2 , ніж каталаза.

Численні молекулярні форми ізоферментів каталази вказують на її різноманітну роль у рослинній системі. Модуляція H_2O_2 ізоферментами каталази в конкретних клітинах або органелах у певний час і на різних фазах розвитку прямо чи опосередковано перешкоджає передачі сигналу в рослинах.

Результатами проведеного дослідження щодо впливу вуглецевих наночастинок фулерену на активність каталази (Е) для сортів Актер (табл. 7) та Патрас (табл. 8) виявлено суттєві зміни цього показника, що може бути свідченням адаптації рослин пшениці до оксидативного стресу.

Встановлено, що фулерен в найнижчій досліджуваній концентрації (проба № 2) істотно не змінював ферментативну активність каталази. Значне збільшення активності каталази спостерігалось у пробах № 3-5 з концентрацією фулерену C_{60} 0,2-1 мкг/мл, що може вказувати на розвиток оксидативного стресу або індукцію захисних механізмів внаслідок впливу наночастинок.

Таблиця 7

Активність каталази (Е) у зразках пшениці сорту Актер, мкат/мл

№	Дослідна проба	Е
1	Контроль	572,96
2	C_{60} 0,1 мкг/мл	592,88
3	C_{60} 0,2 мкг/мл	2562,84
4	C_{60} 0,5 мкг/мл	1517,76
5	C_{60} 1 мкг/мл	991,08

У досліджуваних пробах пшениці сорту Патрас зміни активності каталази були подібними до таких у рослин пшениці сорту Актер (табл.8).

Таблиця 8

Активність каталази (Е) у зразках пшениці сорту Патрас, мкат/мл

№	Дослідна проба	Е
1	Контроль	526,08
2	C_{60} 0,1 мкг/мл	1398,60
3	C_{60} 0,2 мкг/мл	1165,50
4	C_{60} 0,5 мкг/мл	579,72
5	C_{60} 1 мкг/мл	792,72

Проте найбільше зростання активності каталази відмічали у пробах № 2, 3 та 5 за концентрацій фулерену 0,1 мкг/мл, 0,2 мкг/мл та 1 мкг/мл відповідно. За концентрації C_{60} 0,5 мкг/мл також відбувається підвищення рівня активності, але менш суттєво порівняно з іншими концентраціями фулерену.

Малоновий діальдегід (МДА) є важливим показником рівня перекисного окиснення ліпідів у клітинах, що виникає внаслідок дії активних форм кисню (АФК) на мембрани клітин. Накопичення МДА зазвичай вказує на підвищення оксидативного стресу, який може призводити до пошкодження клітинних структур та впливати на життєдіяльність рослин.

На основі результатів аналізу вмісту МДА для сорту Актер (табл. 9) та сорту Патрас (табл. 10) можна оцінити рівень окиснювального стресу в клітинах та адаптацію пшениці до дії фулерену C_{60} . Вищий рівень МДА може свідчити про більшу чутливість рослин до оксидативного стресу або про активні процеси захисної реакції, спрямованої на відновлення пошкоджених структур.

За результатами спектрофотометричного вимірювання у рослинах контрольної групи пшениці сорту Актер (табл. 9) вміст МДА був на рівні $3,24 \pm 0,01$ мкмоль/г. Значне зростання вмісту МДА спостерігалось у всіх дослідних групах за концентрації фулерену C_{60} 0,1-1 мкг/мл, що значно перевищує контрольні значення і може вказувати на розвиток оксидативного стресу або індукцію захисних механізмів внаслідок впливу наночастинок. Максимальне значення МДА ($7,32 \pm 0,04$ мкмоль/г) спостерігається у зразку № 4 (0,5 мкг/мл), що вказує на посилений оксидативний стрес у рослин.

Таблиця 9

Вміст МДА у зразках пшениці сорту Актер на 14 день експерименту після обробки фулереном C_{60} , мкмоль/г

№	Дослідна проба	С, мкмоль/г	Середньокв. відх., σ
1	Контроль	$3,24 \pm 0,01$	0,11
2	C_{60} 0,1 мкг/мл	$6,12 \pm 0,08$	0,28
3	C_{60} 0,2 мкг/мл	$5,69 \pm 0,02$	0,15
4	C_{60} 0,5 мкг/мл	$7,32 \pm 0,04$	0,19
5	C_{60} 1,0 мкг/мл	$6,55 \pm 0,17$	0,41

Таким чином, використання високих концентрацій фулерену C_{60} сприяє підвищенню активності каталази і рівня МДА, що може бути свідченням розвитку оксидативного стресу у пшениці.

За результатами аналізу вмісту малонового діальдегіду у дослідних зразках пшениці сорту Патрас (табл. 10) виявлено цікаві особливості у відповідях рослин на вплив різних концентрацій фулерену C_{60} .

Контрольна проба мала рівень МДА $3,11 \pm 0,08$ мкмоль/г, який і використовувався нами для порівняння з іншими експериментальними групами. У рослин, оброблених низькою концентрацією фулерену (0,1 мкг/мл, проба №

2) рівень МДА підвищується до $5,18 \pm 0,08$ мкмоль/г, що свідчить про активацію стресової реакції, однак, на відміну від сорту Актер, де відбувається сильний адаптаційний стрес, у сорту Патрас збільшення вмісту МДА є менш інтенсивним, що може бути пов'язане з кращою здатністю до адаптації. Підвищення концентрації фулерену до 0,2 мкг/мл (проба № 3) призводить до подальшого збільшення рівня МДА до $4,6 \pm 0,98$ мкмоль/г.

Таблиця 10

Вміст МДА у зразках пшениці сорту Патрас на 14 день експерименту після обробки фулереном C_{60} , мкмоль/г

№	Дослідна проба	С, мкмоль/г	Середньокв. відх., σ
1	Контроль	$3,11 \pm 0,08$	0,28
2	C_{60} 0,1 мкг/мл	$5,18 \pm 0,02$	0,15
3	C_{60} 0,2 мкг/мл	$4,6 \pm 0,98$	0,99
4	C_{60} 0,5 мкг/мл	$5,58 \pm 0,03$	0,17
5	C_{60} 1,0 мкг/мл	$6,81 \pm 0,13$	0,37

Максимальний вміст МДА у пшениці сорту Патрас був виявлений у пробі № 5 ($6,81 \pm 0,13$ мкмоль/г) при концентрації фулерену C_{60} 1 мкг/мл. Це значення суттєво перевищує контрольну пробу, що свідчить про розвиток значного окисного стресу в клітинах. Нижча концентрація фулерену (0,5 мкг/мл) викликає менше зростання рівня МДА до $5,58 \pm 0,03$ мкмоль/г.

Таким чином, зростання вмісту МДА у тканинах рослин пшениці зі зростанням концентрації фулерену вказує на негативний вплив більш високих доз C_{60} на клітинні мембрани, що може бути наслідком активації процесів перекисного окиснення ліпідів.

ЗАКЛЮЧЕННЯ

Підсумовуючи вищезазначене можна відмітити, що вуглецеві наноматеріали є не просто новим класом ксенобіотиків, а і з успіхом можуть застосовуватись у рослинництві як регулятори росту і розвитку, таргентні засоби доставки добрив і засобів захисту рослин, стимулятори накопичення фармацевтично активних сполук, для підвищення стійкості різних культур до абіотичного стресу.

Їх дія на організм рослин є не однозначною, оскільки залежить від виду рослини, стадії онтогенезу, особливостей та умов вирощування, типу наноалотропів карбону, дози, способу та тривалості експозиції, розміру наночастинок і їх чистоти.

Як показали результати наших досліджень, високі дози вуглецевих наночастинок переважно спричиняють токсичні ефекти, впливаючи на активність росту і розвитку рослин пшениці, гальмуючи фотосинтез та активуючи розвиток окиснювального стресу. Разом з тим, низькі та помірні концентрації різних наноформ карбону переважно стимулюють проростання насіння, ріст і розвиток вегетативних частин рослини і коренів, покращують ефективність фотосинтезу, сприяють захисту рослини від дії стресових умов довкілля та накопиченню фармацевтично цінних сполук.

Однак для широкомасштабного застосування потрібно провести подальші дослідження для визначення оптимальних доз і умов використання вуглецевих наночастинок та з'ясувати, які типи наночастинок і в яких концентраціях найбільш ефективно сприяють підвищенню врожайності різних видів с.-г. культур без ризику для довкілля.

ПЕРЕЛІК ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАННЯ

1. Sigala-Aguilar N. A., López M. G., Fernández-Luqueño F. Carbon-based nanomaterials as inducers of biocompounds in plants: Potential risks and perspectives. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2024. Vol. 212. P. 108753.
2. Liu F. et al. Facile and scalable fabrication engineering of fulleranol nanoparticles by improved alkaline-oxidation approach and its antioxidant potential in maize. *Journal of Nanoparticle Research*. 2016. Vol. 18, № 11.
3. Sharifi P. et al. Efficacy of multi-walled carbon nanotubes in regulating growth performance, total glutathione and redox state of *Calendula officinalis* L. cultivated on Pb and Cd polluted soil. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. Elsevier BV, 2021. Vol. 213. P. 112051–112051.
4. Xiong J.-L. et al. Fullerol improves seed germination, biomass accumulation, photosynthesis and antioxidant system in *Brassica napus* L. under water stress. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018. Vol. 129. P. 130–140.
5. Ali Shakouri Ganjavi et al. Glycine betaine functionalized graphene oxide as a new engineering nanoparticle lessens salt stress impacts in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*. Elsevier BV, 2021. Vol. 162. P. 14–26.
6. Verma S.K., Das A.K., Gantait S., Kumar V., Gurel E. Applications of carbon nanomaterials in the plant system: A perspective view on the pros and cons. *Sci Total Environ*. 2019. 667:485-499. doi:10.1016/j.scitotenv.2019.02.409
7. Borišev M. et al. Drought Impact Is Alleviated in Sugar Beets (*Beta vulgaris* L.) by Foliar Application of Fulleranol Nanoparticles. *PLOS ONE* / ed. Ng C. 2016. Vol. 11, № 11. P. e0166248.
8. Shafiq F. et al. Fulleranol regulates oxidative stress and tissue ionic homeostasis in spring wheat to improve net-primary productivity under salt-stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2021. Vol. 211. P. 111901.
9. Younes N.A., Dawood M.G., Wardany A.A. Biosafety assessment of graphene nanosheets on leaf ultrastructure, physiological and yield traits of *Capsicum annum* L. and *Solanum melongena* L.. *Chemosphere*. Elsevier BV, 2019. Vol. 228. P. 318–327.
10. Samadi S. et al. Effect of carbon nanomaterials on cell toxicity, biomass production, nutritional and active compound accumulation in plants. *Environmental Technology & Innovation*. 2021. Vol. 21. P. 101323.
11. Hatami M., Hadian J., Ghorbanpour M. Mechanisms underlying toxicity and stimulatory role of single-walled carbon nanotubes in *Hyoscyamus niger* during drought stress simulated by polyethylene glycol. *Journal of Hazardous Materials*. 2017. Vol. 324. P. 306–320.
12. Verma S.K. et al. Applications of carbon nanomaterials in the plant system: A perspective view on the pros and cons. *Science of The Total Environment*. 2019. Vol. 667. P. 485–499.

13. McGehee D., Mahmood Alimohammadi, Mariya Khodakovskaya. Carbon-based nanomaterials as stimulators of production of pharmaceutically active alkaloids in cell culture of *Catharanthus roseus*. *Nanotechnology*. 2019. Vol. 30, № 27. P. 275102–275102.
14. Soraki R.K., Gerami M., Ramezani M. Effect of graphene / metal nanocomposites on the key genes involved in rosmarinic acid biosynthesis pathway and its accumulation in *Melissa officinalis*. *BMC Plant Biology*. Springer Science and Business Media LLC, 2021. Vol. 21, № 1. P. 306–320.
15. Sigala-Aguilar N.A., López M.G., Fernández-Luqueño F. Carbon-based nanomaterials as inducers of biocompounds in plants: Potential risks and perspectives. *Plant Physiology and Biochemistry*. Elsevier BV, 2024. Vol. 212. P. P. 27–38..
16. Rahmani N., Radjabian T., Soltani B.M. Impacts of foliar exposure to multi-walled carbon nanotubes on physiological and molecular traits of *Salvia verticillata* L., as a medicinal plant. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020. Vol. 150. P. 27–38.
17. Shafiq F., Iqbal M., Ali M., Ashraf M.A. Fullerenol regulates oxidative stress and tissue ionic homeostasis in spring wheat to improve net-primary productivity under salt-stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2021. Vol. 211. P. 68–72.
18. Ponomarova L.M., Yaroshchuk R.A., Kovalenko I.M., Guz O.I. Determination of the total content of phenolic compounds in the extract of leaves *Ginkgo biloba* L. *Scientific Works, Odessa National Academy of Food Technologies*. 2018. Vol. 82, Issue 2. P. 68–72.
19. Thazhenandayipurath V.V., Mathew J., Radhakrishnan E.K. Nano-based biofertilizers for horticulture. *Environmental Technology and Innovation*. 2022. Vol. 23. P. 239–246
20. Blainski A., Lopes G., de Mello J.C.P. Application and Analysis of the Folin Ciocalteu Method for the Determination of the Total Phenolic Content from *Limonium Brasiliense* L. *Molecules*. 2013. Vol. 18, № 6. P. 6852–6865.
21. Hussain I., Ashraf M.A., Rasheed R. Heat shock increases oxidative stress to modulate growth and physico-chemical attributes in diverse maize cultivars. *International Journal of Agriculture and Biology*. 2016. Vol. 30, № 4. P. 239–246.
22. Khoubnasabjafari M., Jouyban A. Challenges on determination of malondialdehyde in plant samples. *Archives of Crop Science*. 2020. Vol. 15, № 2. P. 102–112.
23. Hu L., Bi A., Hu Z., Amombo E., Li H., Fu J. Antioxidant metabolism, photosystem II, and fatty acid composition of two tall fescue genotypes with different heat tolerance under high temperature stress. *Frontiers in Plant Science*. 2018. Vol. 9, № 1242. P. 1–14.
24. Tommasino E., Griffa S., Grunberg K. Malondialdehyde content as a potential biochemical indicator of tolerant *Cenchrus ciliaris* L. genotypes under heat stress treatment. *Grass and Forage Science*. 2012. Vol. 67, № 4. P. 110–120.

25. Yamauchi Y., Furutera A., Seki K. Malondialdehyde generated from peroxidized linolenic acid causes protein modification in heat-stressed plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2008. Vol. 46, № 6. P. 720–728.
26. Hasanuzzaman M., Nahar K., Alam M.M. Exogenous nitric oxide alleviates high temperature-induced oxidative stress in wheat seedlings by modulating the antioxidant defense. *Australian Journal of Crop Science*. 2012. Vol. 10, № 6. P. 503–512.
27. Narayanan S., Tamura P.J., Roth M.R. Wheat leaf lipids during heat stress: I. High day and night temperatures result in major lipid alterations. *Plant, Cell & Environment*. 2016. Vol. 39, № 5. P. 1959–1970.
28. Xu Z.Z., Zhou G.S. Combined effects of water stress and high temperature on photosynthesis, nitrogen metabolism, and lipid peroxidation in *Leymus chinensis*. *Planta*. 2006. Vol. 224, № 3. P. 582–588.
29. Carneiro-Carvalho A., Anjos R., Pinto T. Stress oxidative evaluation on SiK®-supplemented *Castanea sativa* Mill. plants growing under high temperature. *Soil Science and Plant Nutrition*. 2021. Vol. 21, № 3. P. 175–182.
30. Suleman P., Redha A., Afzal M. Temperature-induced changes of malondialdehyde, heat-shock proteins in relation to chlorophyll fluorescence and photosynthesis in *Conocarpus lancifolius*. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2013. Vol. 35, № 5. P. 1545–1556.
31. Ahammed G.J., Xu W., Liu A. Endogenous melatonin deficiency aggravates high temperature-induced oxidative stress in *Solanum lycopersicum* L. *Environmental and Experimental Botany*. 2019. Vol. 161, № 6. P. 44–53.
32. Ratzinger A. Development and application of LC-MS-based differential metabolic profiling in plant systems. *Citeseer*. 2008. Vol. 56. P. 389–400.
33. Luna C.M., Pastori G.M., Driscoll S., Groten K., Bernard S., Foyer C.H. Drought controls on H₂O₂ accumulation, catalase (CAT) activity and CAT gene expression in wheat. *Journal of Experimental Botany*. 2005. Vol. 56, № 411. P. 417–423.
34. Lanza Castelli M.E., Conti G., Fagioli V., Pinedo M., González Antivilo F., Agostini E. Response of *Cenchrus ciliaris* to heat stress: Effects on antioxidant enzyme activities and oxidative damage. *Environmental and Experimental Botany*. 2010. Vol. 68, № 2. P. 218–226.
35. Chen D., Mubeen B., Hasnain A., Rizwan M. Role of promising secondary metabolites to confer resistance against environmental stresses in crop plants: Current scenario and future perspectives. *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. P. 881032.
36. Elhamouly N.A., Hewedy O.A., Zaitoon A. The hidden power of secondary metabolites in plant-fungi interactions and sustainable phytoremediation. *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. P. 1044896.
37. Muhammad M., Basit A., Wahab A., Li W.J. Response mechanism of plant stresses to secondary metabolites production. *Secondary Metabolites*. Elsevier. 2024. Vol. 32. P. 25–50.

38. Farouk S. Silicon-mediated modulations of genes and secondary metabolites in plants. *Silicon in Environmental Stress Management and Crop Productivity*. Elsevier. 2022. Vol. 45. P. 65–85.
39. Umar A., Darwish D.B.E., Albalwe F.M. Fungal secondary metabolites and their role in stress management. *Fungal Secondary Metabolites*. 2024. Vol. 11. P. 177–202.
40. Sansinenea E., Ortiz A. Secondary metabolites of soil *Bacillus* spp. *Biotechnology Letters*. 2011. Vol. 33, № 7. P. 1515–1523.
41. Rivero Bravo J. Metabolic reprogramming in arbuscular mycorrhiza symbiosis for enhanced resistance and tolerance against stresses. *Digibug*. 2019. Vol. 16. P. 215–240.
42. Bodade R., Lonkar K. Antifungal activity of microbial secondary metabolites. *Nanohybrid Fungicides*. 2024. Vol. 9. P. 320–345.
43. Abd-Elsalam K.A., Mohamed H.I. Fungal Secondary Metabolites: Synthesis and Applications in Agroecosystem. *Elsevier*. 2023. Vol. 12. P. 89–105.
44. Prylutska S.V., Franskevych D.V., Yemets A.I. Cellular biological and molecular genetic effects of carbon nanomaterials in plants. *Cytology and Genetics*. 2022. Vol. 56, № 4. P. 389–400.
45. Zhao Q., Ma C., White J.C., Dhankher O.P., Zhang X. Quantitative evaluation of multi-wall carbon nanotube uptake by terrestrial plants. *Carbon*. 2017. Vol. 124. P. 598–607.
46. Shweta G., Vishwakarma K., Sharma S. Plants and carbon nanotubes (CNTs) interface: present status and future prospects. *Nanotechnology: Food Security and Water Purification*. 2017. P. 413–428.
47. Husen A. Carbon-based nanomaterials and their interactions with agricultural crops. *Nanomaterials for Agriculture and Forestry Applications*. 2020. P. 225–246.
48. Shukla P.K., Misra P., Kole C. Uptake, translocation, accumulation, transformation, and generational transmission of nanoparticles in plants. *Plant Nanotechnology: Principles and Practices*. 2016. P. 193–215.
49. Gopalakrishnan Nair P.M. Toxicological impact of carbon nanomaterials on plants. *Nanotechnology, Food Security, and Water Purification*. 2018. P. 177–202.
50. Joshi A., Kaur S., Singh P., Dharamvir K., Nayyar H. Tracking multi-walled carbon nanotubes inside oat (*Avena sativa* L.) plants and assessing their effect on growth, yield, and mammalian (human) cell viability. *Applied Nanoscience*. 2018. Vol. 8, № 5. P. 625–641.
51. Hermes P.H., Gabriela M.P., Ileana V.R., Fusaro C. Carbon nanotubes as plant growth regulators: prospects. *Green Nanoparticles and Nanostructures for Phytomedicine*. 2020. P. 91–112.
52. Miralles P., Church T.L., Harris A.T. Toxicity, uptake, and translocation of engineered nanomaterials in vascular plants. *Environmental Science & Technology*. 2012. Vol. 46, № 17. P. 9224–9239.
53. Singh A., Bhati A., Gunture, Tripathi K.M. Nanocarbons in agricultural plants: can be a potential nanofertilizer? *Nanotechnology in Agriculture*. 2018. P. 155–176.

54. Vithanage M., Seneviratne M., Ahmad M. Contrasting effects of engineered carbon nanotubes on plants: a review. *Environmental Geochemistry and Health*. 2017. Vol. 39, № 1. P. 97–120.
55. Tan X., Lin C., Fugetsu B. Studies on toxicity of multi-walled carbon nanotubes on suspension rice cells. *Carbon*. 2009. Vol. 47, № 15. P. 3479–3487.
56. Hao Y., Yu F., Lv R., Ma C., Zhang Z., Rui Y., Liu L. Carbon nanotubes filled with different ferromagnetic alloys affect the growth and development of rice seedlings. *PLoS ONE*. 2016. Vol. 11, № 6. e0157264.
57. Lahiani M.H., Nima Z.A., Villagarcia H. Assessment of effects of the long-term exposure of agricultural crops to carbon nanotubes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2017. Vol. 65, № 24. P. 5072–5082.
58. Zhang P., Ma Y., Zhang Z., He X., Zhang J., Guo Z., Tai R., Zhao Y., Chai Z. Biotransformation of ceria nanoparticles in cucumber plants. *Chemosphere*. 2019. Vol. 222. P. 132–139.
59. Serag M.F., Kaji N., Tokeshi M., Baba Y. Carbon nanotubes and modern nanoagriculture. *Nanotechnology and Plant Sciences*. 2015. P. 183–207.
60. Singh S., Hasan M.R., Sharma P., Narang J. Graphene nanomaterials: The wondering material from synthesis to applications. *Sensors International*. 2022. Vol. 3. P. 35–52.
61. Abbas Q., Shinde P.A., Abdelkareem M.A., Alami A.H. Graphene synthesis techniques and environmental applications. *Materials*. 2022. Vol. 15, № 21. P. 7804.
62. Al-Ahmed A. Graphene from Natural Sources: Synthesis, Characterization, and Applications. *Elsevier*. 2022. P. 295–310.
63. Pendolino F., Armata N. Graphene oxide in environmental remediation process. *Springer*. 2017. P. 89–101.
64. Dimiev A.M., Eigler S. Graphene oxide: fundamentals and applications. *Elsevier*. 2016. P. 55–75.
65. Mousavi S.S., Karami A. Graphene Oxide from Natural Products and Its Applications in the Agriculture and Food Industry. *Taylor & Francis*. 2022. Vol. 15, № 21. P. 134–147.
66. Mohan A.N., Panicker S. Facile synthesis of graphene-tin oxide nanocomposite derived from agricultural waste for enhanced antibacterial activity. *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9, № 40916.
67. Lim J.Y., Mubarak N.M., Abdullah E.C. Recent trends in the synthesis of graphene and graphene oxide based nanomaterials for removal of heavy metals. *Journal of Industrial and Engineering Chemistry*. 2018. Vol. 56. P. 1–10.
68. Tamilselvi R., Ramesh M., Lekshmi G.S., Bazaka O. Graphene oxide-based supercapacitors from agricultural wastes. *Renewable Energy*. 2020. Vol. 145. P. 370–379.
69. Singh P.M., Tiwari A., Maity D. Recent progress of nanomaterials in sustainable agricultural applications. *Journal of Materials Science*. 2022. Vol. 57, № 12. P. 23–30.
70. Mukherjee A., Majumdar S., Servin A.D. Carbon nanomaterials in agriculture: a critical review. *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7. P. 172.

71. Hermes P.H., Gabriela M.P., Ileana V.R. Carbon nanotubes as plant growth regulators: prospects. *Advances in Nanomedicine and Nanobiotechnology*. 2020. Vol. 4. P. 46–68.
72. Chandel M., Kaur K., Sahu B.K. Promise of nano-carbon to the next generation sustainable agriculture. *Carbon*. 2022. Vol. 182. P. 56–68.
73. Mohamed M.A., Hashim A.F., Alghuthaymi M.A. Nano-carbon: plant growth promotion and protection. *Agricultural Applications of Carbon Nanotubes*. 2018. Vol. 8. P. 115–130.
74. Tiwari D.K., Dasgupta-Schubert N. Interfacing carbon nanotubes (CNT) with plants: enhancement of growth, water, and ionic nutrient uptake in maize (*Zea mays*) and implications for nanoagriculture. *Applied Nanoscience*. 2014. Vol. 4, № 1. P. 81–86.
75. Zaytseva O., Neumann G. Carbon nanomaterials: production, impact on plant development, agricultural and environmental applications. *Agriculture and Environmental Applications*. 2016. Vol. 7. P. 10–15.
76. Vithanage M., Seneviratne M., Ahmad M. Contrasting effects of engineered carbon nanotubes on plants: a review. *Environmental Geochemistry and Health*. 2017. Vol. 39, № 1. P. 97–120.
77. De La Torre-Roche R., Hawthorne J. Multiwalled Carbon Nanotubes and C₆₀ Fullerenes Differentially Impact the Accumulation of Weathered Pesticides in Four Agricultural Plants. *Environmental Science & Technology*. 2013. Vol. 47, № 1. P. 79–85.
78. Singh P.M., Tiwari A., Maity D. Recent progress of nanomaterials in sustainable agricultural applications. *Journal of Materials Science*. 2022. Vol. 57, № 12. P. 23–30.
79. Thomas E. Carbon Nanotubes in the Agricultural Sector. *Nanotubes for Energy and Environmental Applications*. 2022. Vol. 9. P. 95–104.
80. Khamitova K.K., Kayupov B.A. The use of fullerenes as a biologically active molecule. *International Journal of Nanotechnology*. 2019. Vol. 16, № 3. P. 345–360.
81. Kroto H.W., Heath J.R., O'Brien S.C., Curl R.F., Smalley R.E. C₆₀: Buckminsterfullerene. *Nature*. 1985. Vol. 318. P. 162–163.
82. Iijima S., Ichihashi T. Synthesis of carbon nanotubes and fullerene C₆₀ using arc-discharge technique. *Nature*. 1993. Vol. 363. P. 603–605.
83. Kratschmer W., Lamb L.D., Fostiropoulos K., Huffman D.R. Solid C₆₀: A New Form of Carbon. *Nature*. 1990. Vol. 347. P. 354–358.
84. Taylor R., Walton D.R. The Chemistry of Fullerenes. *Nature*. 1993. Vol. 363. P. 685–693.
85. Semenov K.N., Andrusenko E.V., Charykov N.A. Carboxylated fullerenes: physico-chemical properties and potential applications. *Progress in Solid State Chemistry*. 2017. Vol. 46, № 2. P. 111–145.
86. Diederich F., Thilgen C. Covalent fullerene chemistry. *Science*. 1996. Vol. 271. P. 317–323.

87. Iwamoto T., Mizorogi N., Tsuchiya T., Guo J.D., Nagase S. Fullerene derivatives for organic photovoltaics. *Accounts of Chemical Research*. 2010. Vol. 43. P. 1437–1448.
88. Panova G.G., Semenov K.N., Zhuravleva A.S. Obtaining vegetable production enriched with minor micronutrients using fullerene derivatives. *Horticulturae*. 2023. Vol. 9, № 7. P. 828.
89. Yamskova O.V., Kurilov D.V., Zavarzin I.V. Effects of the impact of water-soluble forms of fullerenes and their derivatives on metabolism of plants and yield of agricultural crops. *Biology Bulletin Reviews*. 2023. Vol. 13, № 4. P. 511–525.
90. Kulenova N.A., Charykov N.A., Keskinov V.A., Gur'eva A.A. Research and possible agronomic applications of C₆₀(OH)₂₄ adducts with heavy metals for crop treatment. *Processes*. 2023. Vol. 11, № 12. P. 3354.
91. Liang C., Xiao H., Hu Z., Zhang X., Hu J. Uptake, transportation, and accumulation of C₆₀ fullerene and heavy metal ions (Cd, Cu, and Pb) in rice plants grown in an agricultural soil. *Environmental Pollution*. 2018. Vol. 234. P. 422–431.
92. Foley S., Crowley C., Smayda M. Cellular uptake and cytotoxicity of fullerenes. *Chemistry & Biology*. 2002. Vol. 9, № 6. P. 765–774.
93. Montellano A., Da Ros T., Bianco A., Prato M. Fullerene C₆₀: Chemistry and biological implications. *Journal of Nanoscience and Nanotechnology*. 2011. Vol. 11, № 1. P. 189–210.
94. Wei X., Yang X., Ma A., Zhang J., Peng P. Fullerene C₆₀/Eucommia ulmoides rubber nanocomposite films with excellent UV-blocking performance for controlling wheat scab fungus. *Industrial Crops and Products*. 2021. Vol. 167. P. 113–129.
95. Wang L., Li J., Pan H. Enhanced solubility and cellular uptake of C₆₀ derivatives. *Nanoscale*. 2012. Vol. 4. P. 6363–6374.
96. Sayes C.M., Gobin A.M., Ausman K.D. The differential cytotoxicity of fullerenes and other carbon nanomaterials. *Toxicological Sciences*. 2004. Vol. 80. P. 33–39.
97. Cao X., Zhang J., Wang Y. Opportunities for graphene, single-walled and multi-walled carbon nanotube applications in agriculture: A review. *Crop and Environment*. 2022. Vol. 1, № 1. P. 100006.
98. Zhu Y., Li C., Wu X. Carbon-based nanomaterials for sustainable agriculture: their application as light converters, nanosensors, and delivery tools. *Plants*. 2022. Vol. 11, № 4. P. 511.
99. Abd-Elsalam K.A. Carbon nanomaterials for agri-food and environmental Applications. *Academic Press*, 2019. Vol. 11, № 4. 652 p.
100. Aacharya R., Chhipa H. Nanocarbon fertilizers: Implications of carbon nanomaterials in sustainable agriculture production. In: *Carbon Nanomaterials for Agri-food and Environmental Applications*. Academic Press, 2020. P. 411–433.
101. Patel S., Rathod D., Desai H. Carbon nanotubes-based nanomaterials and their agricultural and biotechnological applications. . 2020. Vol. 13, № 7. P. 1679.
102. Safdar M., Khan S., Shams S. Engineering plants with carbon nanotubes: a sustainable agriculture approach. *ACS Nano*. 2022. Vol. 16, № 6. P. 7921–7928.

103. Rezaei Cherati R., Shabani L., Masomi B. Comprehensive risk assessment of carbon nanotubes used for agricultural applications. *Journal of Nanobiotechnology*. 2022. Vol. 20, № 1. P. 100.
104. Zaytseva O., Neumann G. Carbon nanomaterials: production, impact on plant development, agricultural and environmental applications. *Agriculture & Food Security*. 2016. Vol. 5, № 1. P. 16.
105. González-García Y., Morsella M., Cirillo M.C. Impact of carbon nanomaterials on the antioxidant system of tomato seedlings. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. Vol. 20, № 23. P. 5858.
106. Zaytseva O., Neumann G. Carbon nanomaterials: production, impact on plant development, agricultural and environmental applications. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*. 2016. Vol. 3, № 1.
107. Ruchi Aacharya, Hemraj Chhipa. Nanocarbon fertilizers: Implications of carbon nanomaterials in sustainable agriculture production. *Elsevier eBooks*. 2020. Vol. 1, № 1. P. 297–321.
108. Zhu L. et al. Carbon-based nanomaterials for sustainable agriculture: Their application as light converters, nanosensors, and delivery tools. *Plants*. 2022. Vol. 11, № 4. P. 511.
109. Saxena M., Maity S., Sarkar S. Carbon nanoparticles in “biochar” boost wheat (*Triticum aestivum*) plant growth. *RSC Adv*. 2014. Vol. 4, № 75. P. 39948.
110. Martínez-Ballesta M.C. et al. Multiwalled carbon nanotubes enter broccoli cells enhancing growth and water uptake of plants exposed to salinity. *Journal of Nanobiotechnology*. 2016. Vol. 14, № 1.
111. Lin S. et al. Uptake, Translocation, and Transmission of Carbon Nanomaterials in Rice Plants. *Small*. 2009. Vol. 5, № 10. P. 1128–1132.
112. Vithanage M. et al. Contrasting effects of engineered carbon nanotubes on plants: a review. *Environmental Geochemistry and Health*. 2017. Vol. 39, № 6. P. 1421–1439.
113. Sun L. et al. Physiological, Metabolic, and Transcriptomic Analyses Reveal the Responses of Arabidopsis Seedlings to Carbon Nanohorns. *Environmental Science & Technology. American Chemical Society*, 2020. Vol. 54, № 7. P. 4409–4420.
114. De La Torre-Roche R. et al. Multiwalled Carbon Nanotubes and C₆₀ Fullerenes Differentially Impact the Accumulation of Weathered Pesticides in Four Agricultural Plants. *Environmental Science & Technology*. 2013. Vol. 47, № 21. P. 12539–12547.
115. Schwab F. et al. Barriers, pathways and processes for uptake, translocation and accumulation of nanomaterials in plants – Critical review. *Nanotoxicology*. 2015. Vol. 10. P. 1–22.
116. Mondal A. et al. Beneficial role of carbon nanotubes on mustard plant growth: an agricultural prospect. *Journal of Nanoparticle Research*. 2011. Vol. 13, № 10. P. 4519–4528.
117. Husen A., Siddiqi K. Carbon and fullerene nanomaterials in plant system. *Journal of Nanobiotechnology*. 2014. Vol. 12, № 1. P. 16.

118. Fan X. et al. Multiwall carbon nanotubes modulate paraquat toxicity in *Arabidopsis thaliana*. 2018. Vol. 233. P. 633–641.
119. Blokhina O. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*. 2003. Vol. 91, № 2. P. 179–194.
120. Tessia Rakgotho et al. Green-synthesized zinc oxide nanoparticles mitigate salt stress in sorghum bicolor. *Agriculture. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2022. Vol. 12, № 5. P. 597–597.
121. Lahiani M.H. et al. Comparative study of plant responses to carbon-based nanomaterials with different morphologies. *Nanotechnology*. 2016. Vol. 27, № 26. P. 265102.
122. Hao Y. et al. Carbon nanomaterials alter plant physiology and soil bacterial community composition in a rice-soil-bacterial ecosystem. *Environmental Pollution*. 2018. Vol. 232. P. 123–136.
123. Mojica M., Alonso J.A., Méndez F. Synthesis of fullerenes. *Journal of Physical Organic Chemistry*. 2013. Vol. 26, № 7. P. 526–539.
124. Aguilar Z.P. Types of nanomaterials and corresponding methods of synthesis. *Nanomaterials for Medical Applications*. 2013. P. 33–82.
125. Мельничук М. та ін. Вторинні метаболіти та їх роль у системах адаптації і захисту рослин. Вінниця: ТОВ “Друк,” 2022. С. 1–193.
126. (Levy) von Linné C. Biological significance of alkaloids. *Alkaloids - Secrets of Life*. 2007. P. 141–180.
127. Eva V. et al. Structure and dynamics of the isoprenoid pathway *Network. Molecular Plant*. 2012. Vol. 5, № 2. P. 318–333.
128. Stierle A., Strobel G., Stierle D. Taxol and taxane production by *Taxomyces andreanae*, an endophytic fungus of Pacific yew. *Science*. 1993. Vol. 260, № 5105. P. 214–216.
129. Qiao W. et al. Enhancing taxol production in a novel endophytic fungus, *Aspergillus aculeatinus* Tax-6, isolated from *Taxus chinensis* var. *mairei*. *Fungal Biology*. 2017. Vol. 121, № 12. P. 1037–1044.
130. Welsh K.J. et al. Rapid Detection of the Active Cardiac Glycoside Convallatoxin of Lily of the Valley Using LOCI Digoxin Assay. *American Journal of Clinical Pathology*. 2014. Vol. 142, № 3. P. 307–312.
131. Caleja C. et al. Phenolic Compounds as Nutraceuticals or Functional Food Ingredients. *Current Pharmaceutical Design*. 2017. Vol. 23, № 19. P. 2787–2806.
132. Durazzo A. et al. Polyphenols: A concise overview on the chemistry, occurrence, and human health. *Phytotherapy research: PTR*. 2019. Vol. 33, № 9. P. 2221–2243.
133. Soto M.L., Falqué E., Domínguez H. Relevance of natural phenolics from Grape and Derivative Products in the Formulation of Cosmetics. *Cosmetics*. 2015. Vol. 2, № 3. P. 259–276.
134. Çam M., İçyer N.C., Erdoğan F. Pomegranate peel phenolics: Microencapsulation, storage stability and potential ingredient for functional food development. *LWT - Food Science and Technology*. 2014. Vol. 55, № 1. P. 117–123.

135. Mark R. et al. Sustainable production of natural phenolics for functional food applications. *Journal of Functional Foods*. 2019. Vol. 57. P. 233–254.
136. Díaz J. et al. Induction of shikimate dehydrogenase and peroxidase in pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings in response to copper stress and its relation to lignification. *Plant Science*. 2001. Vol. 161, № 1. P. 179–188.
137. Takahama U., Oniki T. Flavonoids and Some Other Phenolics as Substrates of Peroxidase: Physiological Significance of the Redox Reactions. *Journal of Plant Research*. 2000. Vol. 113, № 3. P. 301–309.
138. Vermerris W., Nicholson R. Phenolic Compound Biochemistry. *Springer Science & Business Media*, 2007.
139. Kondo N., Kawashima M. Enhancement of the Tolerance to Oxidative Stress in Cucumber (*Cucumis sativus* L.) Seedlings by UV-B Irradiation: Possible Involvement of Phenolic Compounds and Antioxidative Enzymes. *Journal of Plant Research*. 2000. Vol. 113, № 3. P. 311–317.
140. Sakihama Y., Yamasaki H. Lipid Peroxidation Induced by Phenolics in Conjunction with Aluminum Ions. *Biologia plantarum*. 2002. Vol. 45, № 2. P. 249–254.
141. Parry A.D., Tiller S.A., Edwards R. The Effects of Heavy Metals and Root Immersion on Isoflavonoid Metabolism in Alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant Physiology*. 1994. Vol. 106, № 1. P. 195–202.
142. Bors W. et al. Flavonoids as antioxidants: Determination of radical-scavenging efficiencies. *Oxygen Radicals in Biological Systems Part B: Oxygen Radicals and Antioxidants*. 1990. Vol. 186. P. 343–355.
143. Milić B.L., Djilas S.M., Čanadanović-Brunet J.M. Antioxidative activity of phenolic compounds on the metal-ion breakdown of lipid peroxidation system. *Food Chemistry*. 1998. Vol. 61, № 4. P. 443–447.
144. Arora A. et al. Modulation of Liposomal Membrane Fluidity by Flavonoids and Isoflavonoids. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 2000. Vol. 373, № 1. P. 102–109.
145. Verstraeten S.V. et al. Flavan-3-ols and procyanidins protect liposomes against lipid oxidation and disruption of the bilayer structure. *Free Radical Biology and Medicine*. 2003. Vol. 34, № 1. P. 84–92.
146. Sakihama Y. et al. Reduction of Phenoxyl Radicals Mediated by Monodehydroascorbate Reductase. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. Elsevier BV, 2000. Vol. 279, № 3. P. 949–954.
147. Rice-Evans C., Miller N., Paganga G. Antioxidant properties of phenolic compounds. *Trends in Plant Science*. 1997. Vol. 2, № 4. P. 152–159.
148. Takahama U. Oxidation of Flavonols by Hydrogen Peroxide in Epidermal and Guard Cells of *Vicia faba* L.. *Plant and Cell Physiology*. 1988. Vol. 29, № 3.
149. Takahama U. Hydrogen Peroxide-Dependent Oxidation of Flavonoids and Hydroxycinnamic Acid Derivatives in Epidermal and Guard Cells of *Tradescantia virginiana* L. *Plant and Cell Physiology*. 1988. Vol. 29, № 3.

150. Noctor G., Foyer C.H. Ascorbate and glutathione: Keeping Active Oxygen Under Control. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1998. Vol. 49, № 1. P. 249–279.
151. Sakihama Y. Plant phenolic antioxidant and prooxidant activities: phenolics-induced oxidative damage mediated by metals in plants. *Toxicology*. 2002. Vol. 177, № 1. P. 67–80.
152. Rai V. et al. Effect of chromium accumulation on photosynthetic pigments, oxidative stress defense system, nitrate reduction, proline level and eugenol content of *Ocimum tenuiflorum* L. *Plant Science*. 2004. Vol. 167, № 5. P. 1159–1169.
153. Cao, X., Zhang, J., Wang, Y. Opportunities for graphene, single-walled and multi-walled carbon nanotube applications in agriculture: A review. *Crop and Environment*. – 2022. <https://doi.org/10.1016/j.crope.2022.100006>.
154. Yastreba, T., Kovalenko, I., Butkova, T., Mazur, V. *Fiziologija vtorynnoho metabolizmu roslyn* (Plant Secondary Metabolism Physiology). Kyiv: Taras Shevchenko National University of Kyiv, 2014. P. 1–275.
155. Cakmak I., Horst W.J. Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). *Physiologia Plantarum*. 1991. Vol. 83, № 3. P. 463–468.
156. Войцехівська О.В., Белава В.Н., Смірнов О.Є. *Фізіологія вторинного метаболізму рослин (навчально-методичні рекомендації)* – К.: АВЕГА, 2020. - 47 с.

ЧИННИКИ, ЗДАТНІ ВИКЛИКАТИ АБІОТИЧНИЙ СТРЕС У РОСЛИН

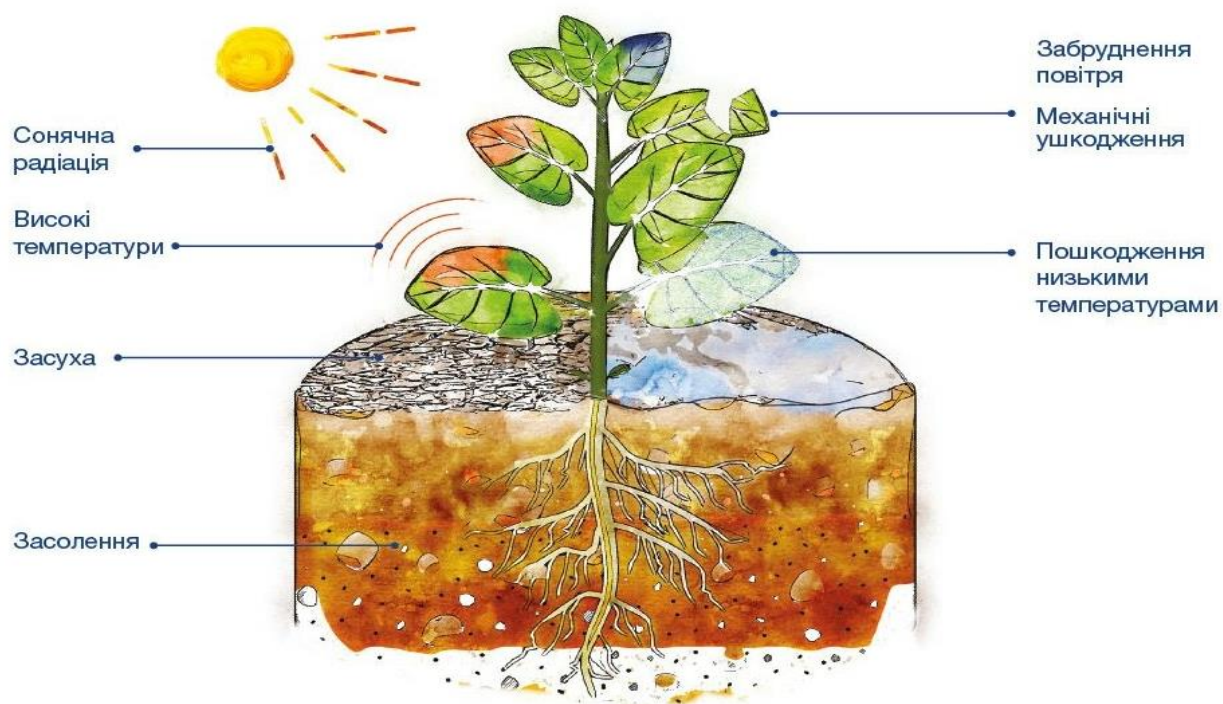


Рис. 1. Чинники, які викликають у рослин абіотичний стрес
<http://surl.li/jdeyt>

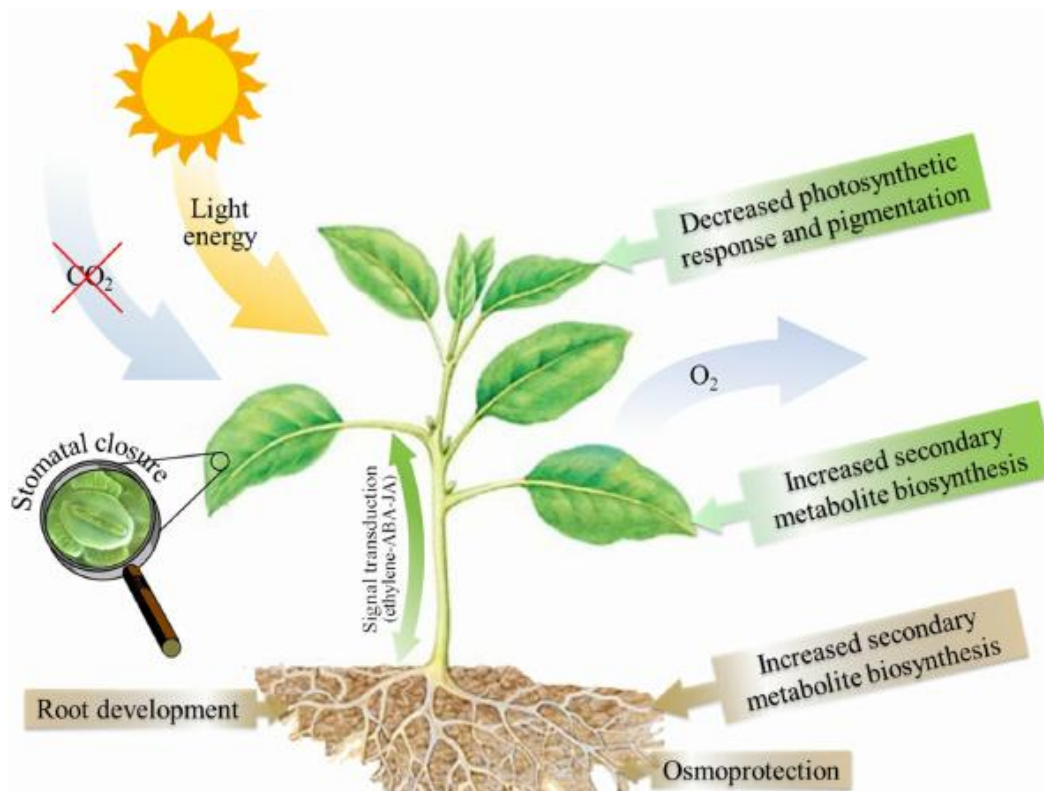


Рис. 2. Вплив дефіциту води на врожайність

<http://surl.li/jdez m>

A

В Рослина яка в'яне



Рис. 3. Пристосування рослин до дефіциту води

<https://aqua-svit.com.ua/koral>

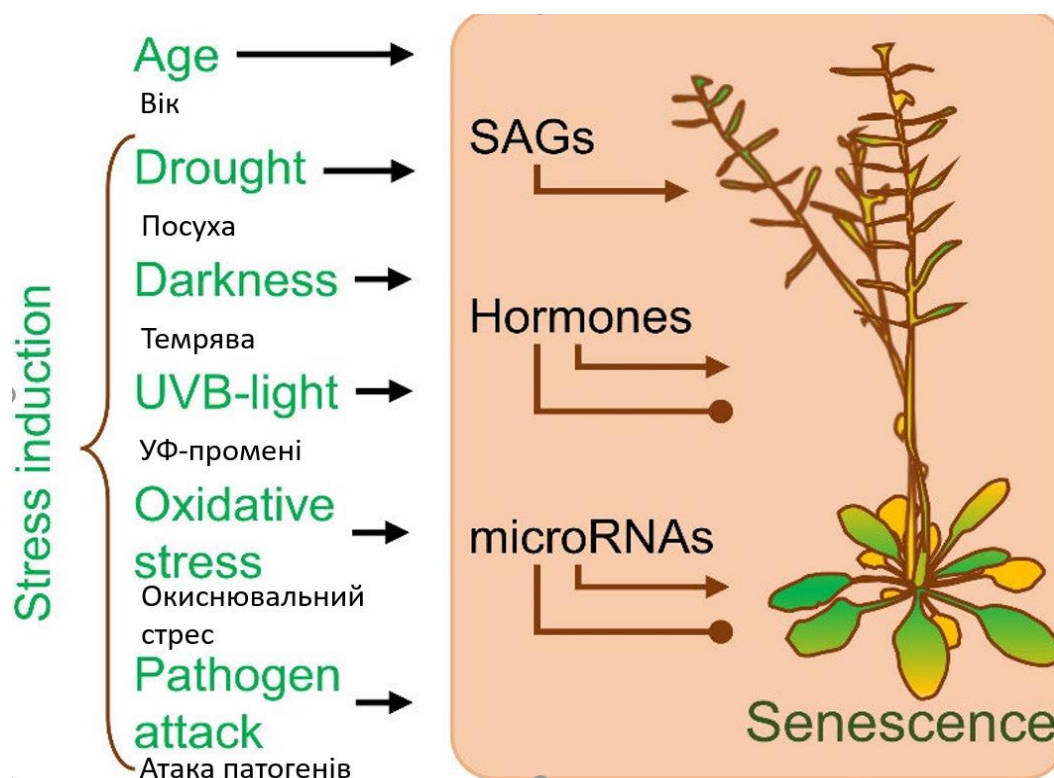


Рис. 4. Фактори індукції стресу
<https://www.mdpi.com/2073-4425/10/3/210>

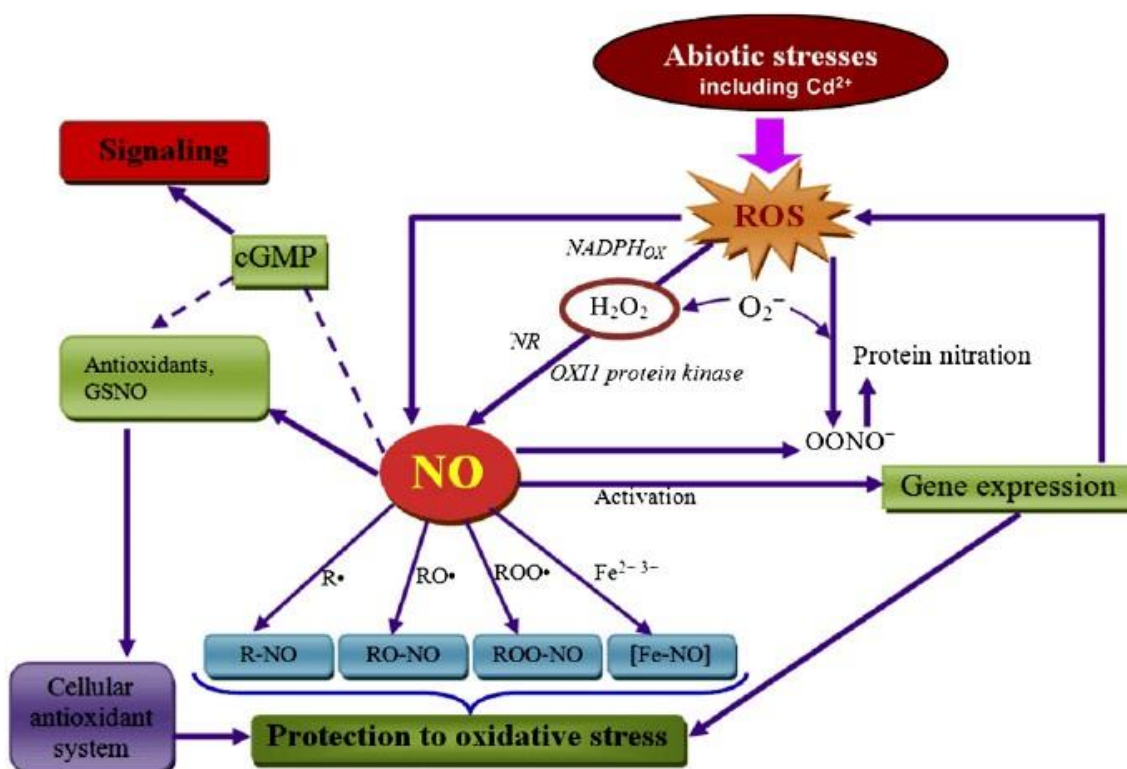


Рис. 5. Розвиток окисного стресу
https://www.researchgate.net/figure/Possible-mechanisms-of-NO-induced-oxidative-stress-protection_fig1_234122953

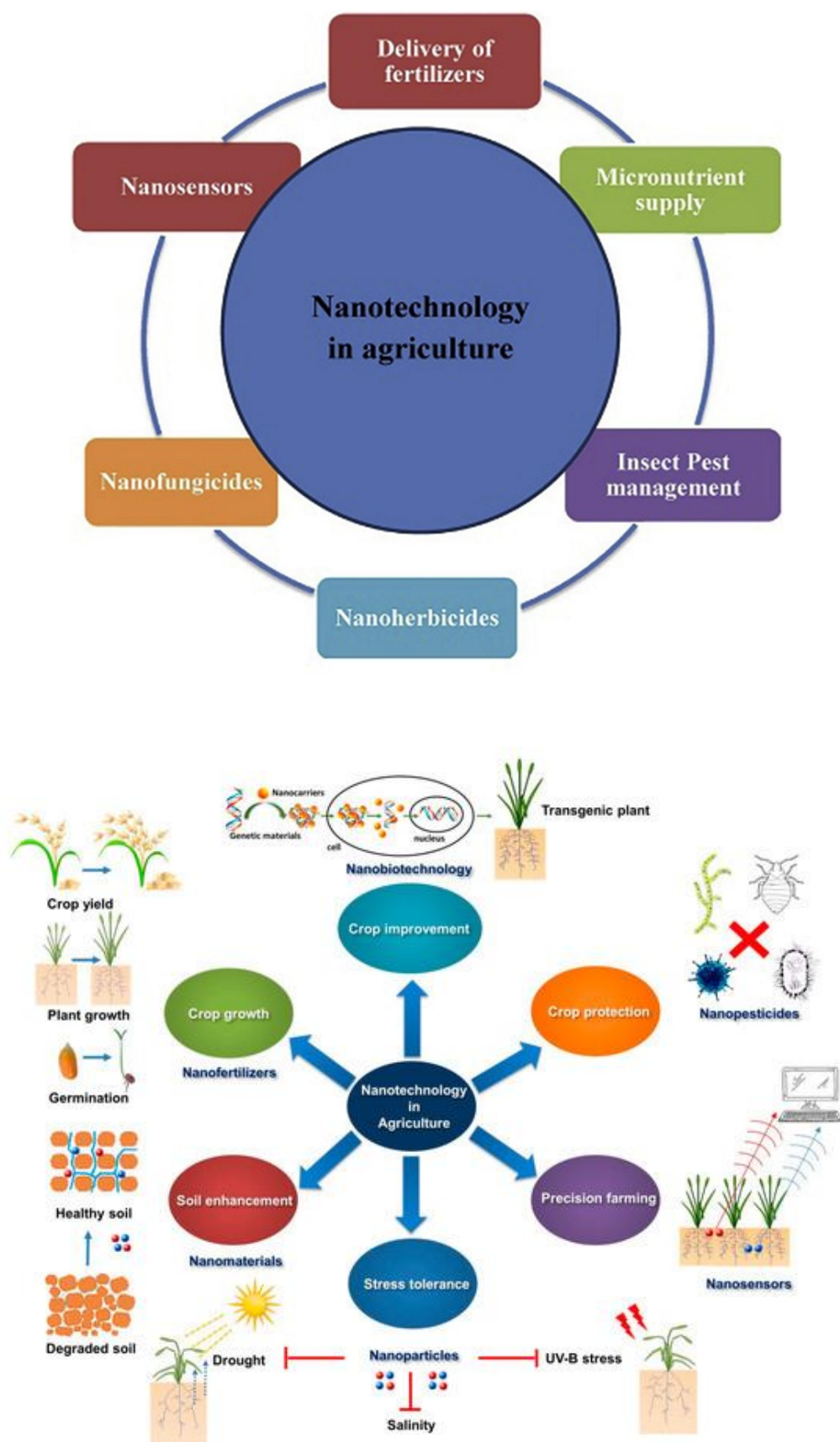


Рис. 6. Використання нанотехнологій у сільському господарстві
<https://www.mdpi.com/1420-3049/24/14/2558>

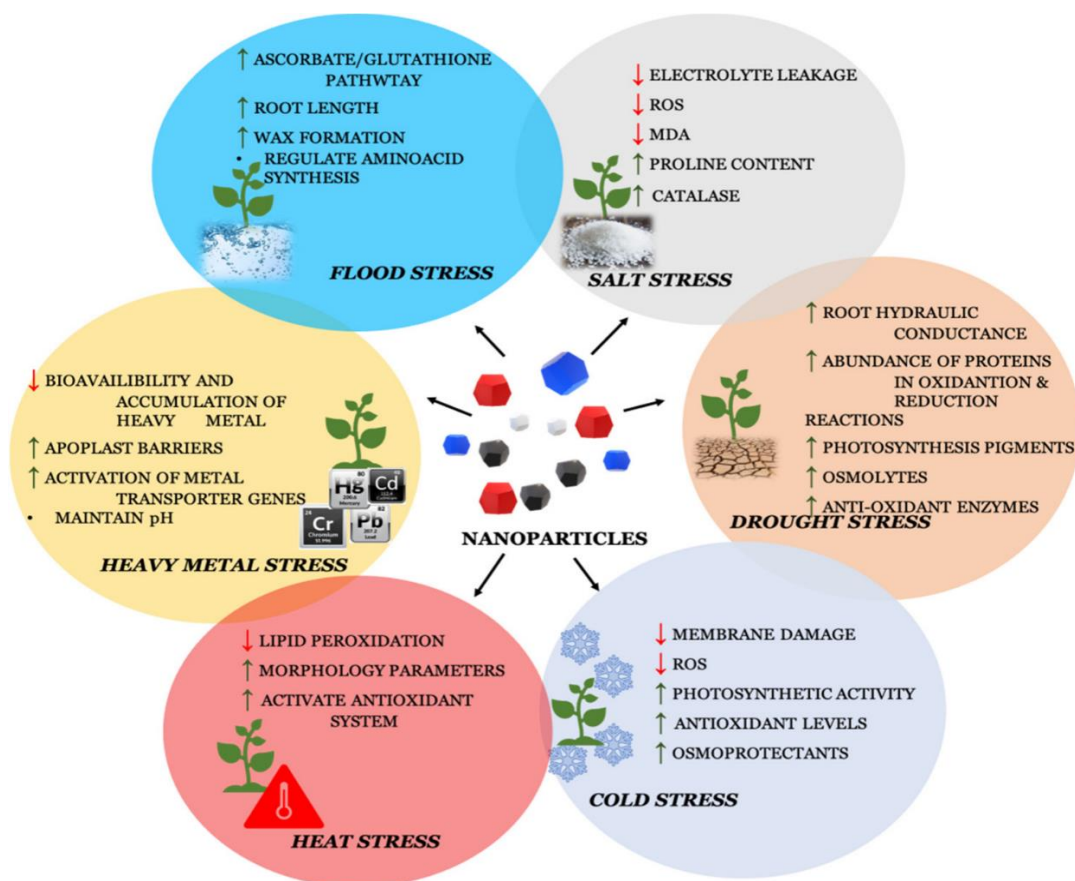


Рис. 7. Наночастинки як регулятори абіотичного стресу
https://www.researchgate.net/figure/Nanoparticles-involved-in-combating-abiotic-stress-Al-Khayri-et-al-2023_fig1_382242381

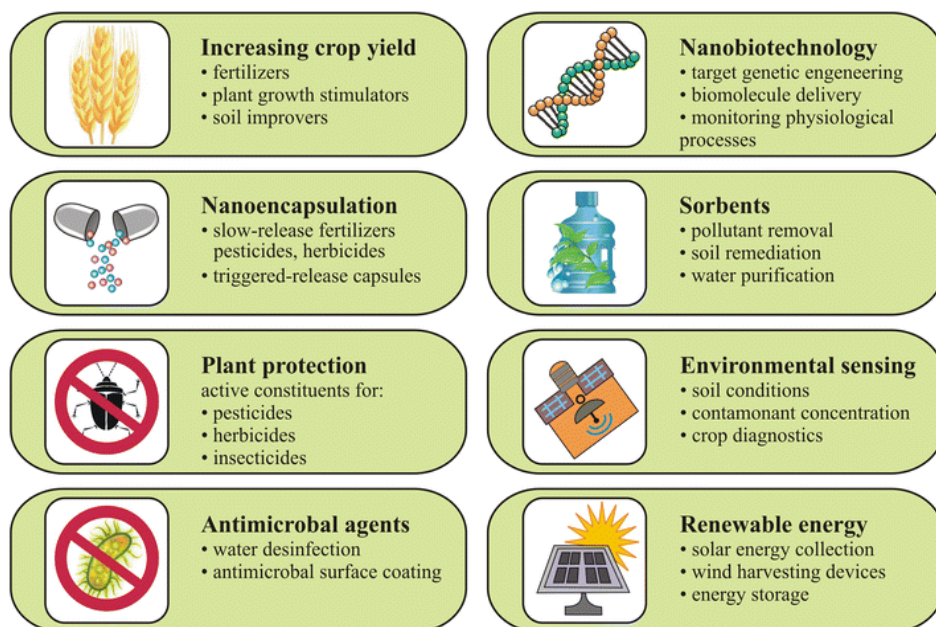


Рис. 8. Застосування вуглецевих наноматеріалів в екології та сільському господарстві.

https://www.researchgate.net/figure/Potential-applications-of-carbon-based-nanomaterials-in-environmental-and-agricultural_fig3_303501822

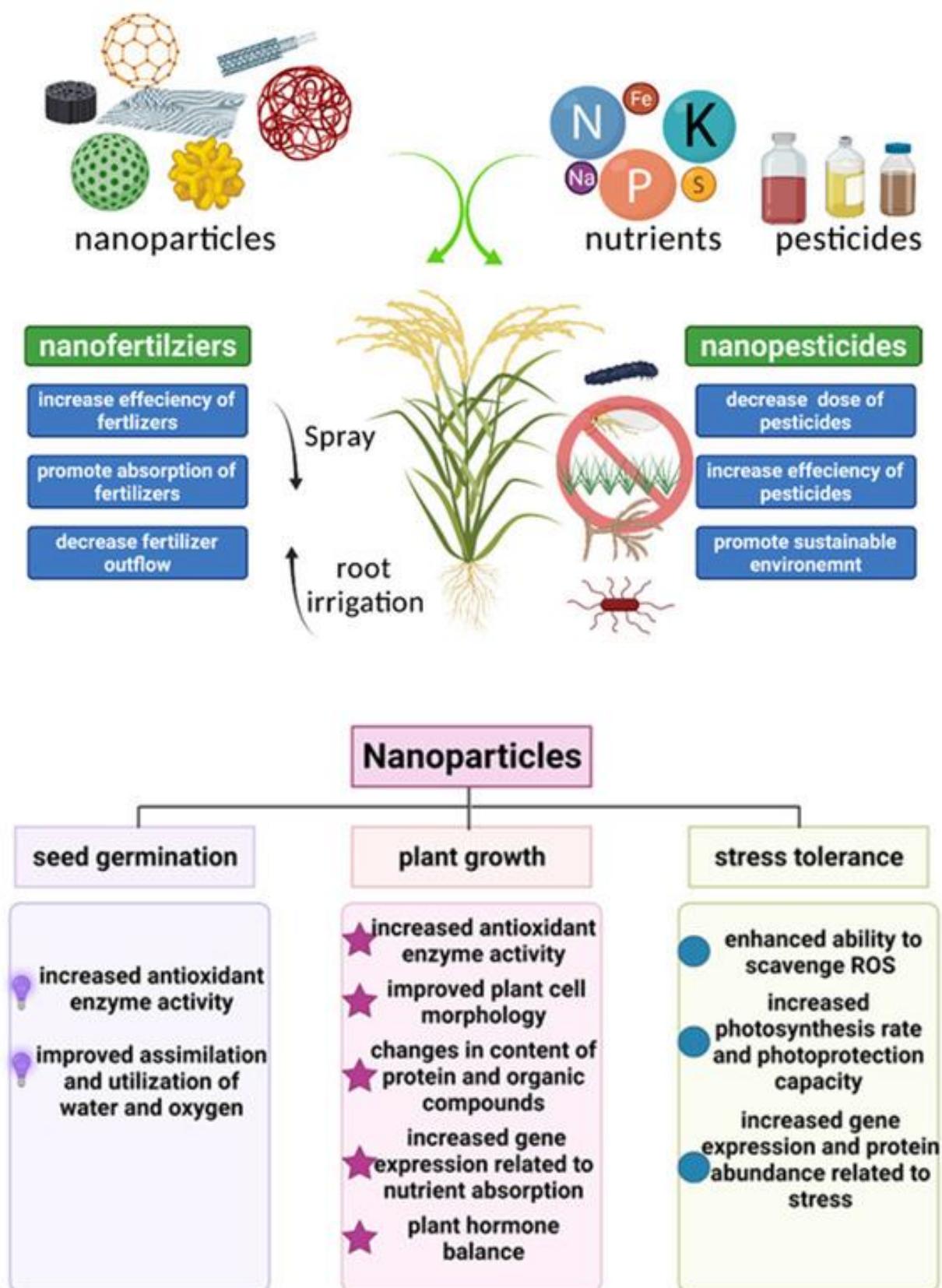


Рис. 9. Шляхи застосування вуглецевих наночастинок у сільському господарстві.

<https://www.mdpi.com/1420-3049/26/23/7070>