

**НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ І
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ**

Факультет захисту рослин, біотехнологій та екології

ПОГОДЖЕНО
Декан факультету захисту рослин,
біотехнологій та екології
_____ **Юлія КОЛОМІЄЦЬ**
(підпис)
«___»_____2026 р.

ДОПУСКАЄТЬСЯ ДО ЗАХИСТУ
Завідувач кафедри фізіології,
біохімії рослин та біоенергетики
_____ **Світлана ПРИЛУЦЬКА**
(підпис)
«___»_____2026 р.

БАКАЛАВРСЬКА КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА

на тему: «Вплив біокомпозиції грибів роду *Pleurotus* (FR.) P. Kumm на ріст і
розвиток сільськогосподарських рослин»

Спеціальність 162 «Біотехнології та біоінженерія»

Освітньо-професійна програма «Біотехнології та біоінженерія»

Гарант освітньої програми
кандидат біологічних наук,
доцент

(підпис)

Олена КВАСКО

**Керівник бакалаврської
кваліфікаційної роботи**
доктор біологічних наук,
доцент

(підпис)

Ольга БОЙКО

Виконала

(підпис)

Наталія ЗВЯГОЛЬСЬКА

**НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ І
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ**

Факультет захисту рослин, біотехнологій та екології

ЗАТВЕРДЖУЮ

**Завідувач кафедри
фізіології, біохімії рослин та
біоенергетики**

_____ **Світлана ПРИЛУЦЬКА**
(підпис)

«___» _____ 2026 р.

З А В Д А Н Н Я
ДО ВИКОНАННЯ БАКАЛАВРСЬКОЇ КВАЛІФІКАЦІЙНОЇ РОБОТИ ЗДОБУВАЧУ
Звягольській Наталії Сергіївні

Спеціальність – 162 «Біотехнології та біоінженерія»

Освітньо-професійна програма – «Біотехнології та біоінженерія»

Тема бакалаврської кваліфікаційної роботи: «Вплив біокомпозиції грибів роду
Pleurotus (FR.) P. Kumm на ріст і розвиток сільськогосподарських рослин»

затверджена наказом від «30» жовтня 2025 року № 2596 «С»

Термін подання завершеної роботи на кафедру: «21» травня 2026 р.

Вихідні дані до бакалаврської кваліфікаційної роботи: біокомпозиції на основі
грибів роду *Pleurotus*, методи обробки, біоморфологічні показники озимої
пшениці (*Triticum aestivum* L.).

Перелік питань, що підлягають дослідженню: оцінити доцільність
використання відпрацьованого грибного субстрату *P. cornisporiae* як
органічного добрива під озиму пшеницю Перелік графічних документів (за
необхідності).

Дата видачі завдання «30» жовтня 2025 р.

**Керівник бакалаврської
кваліфікаційної роботи**

(підпис)

Ольга БОЙКО

**Завдання взяв до
виконання**

(підпис)

Наталія Звягольська

РЕФЕРАТ

Бакалаврська робота викладена на 52 сторінках друкованого тексту, складається зі вступу, трьох розділів, висновків, списку використаних джерел (49 найменувань, з яких 48 – латиницею). Робота містить 5 таблиць, 7 рисунків та 1 додаток.

Ключові слова: *PLEUROTUS*, АГРОТЕХНОЛОГІЇ, ОЗИМА ПШЕНИЦЯ, ВІДПРАЦЬОВАННИЙ ГРИБНИЙ СУБСТРАТ, УРОЖАЙНІСТЬ.

Актуальність теми. Все більшого значення набуває пошук екологічно безпечних, відновлюваних та економічно вигідних альтернатив традиційним агротехнологіям. Серед перспективних напрямів – використання біологічно активних речовин, виділених з їстівних грибів, зокрема з представників роду *Pleurotus*.

Метою роботи є наукове обґрунтування застосування біокомпозицій на основі гриба *Pleurotus cornucopiae* Paulet. (водного екстракту плодових тіл та відпрацьованого субстрату) для стимуляції росту, підвищення продуктивності та покращення якості озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.).

Об'єкт дослідження – процес стимуляції росту та розвитку озимої пшениці під впливом біокомпозицій з гриба *Pleurotus cornucopiae*.

Предмет дослідження – водний екстракт плодових тіл та відпрацьований субстрат *P. cornucopiae*, а також їхній вплив на морфометричні показники, продуктивність та якість зерна озимої пшениці сорту «Ірун».

Основні завдання до виконання: проаналізувати сучасний стан досліджень щодо біологічних властивостей грибів роду *Pleurotus* та їхнього потенціалу для використання в рослинництві; розробити методику приготування водного екстракту з плодових тіл *P. cornucopiae* та визначити оптимальну концентрацію для позакореневого підживлення озимої пшениці; дослідити вплив позакореневого застосування 10% та 20% водних екстрактів *P. cornucopiae* на основні показники структури врожаю озимої пшениці (висота рослин, довжина колосу, вага колосу, кількість колосків та зерен у колосі, маса 1000 зерен,

біологічна врожайність, урожайність зерна та соломи); оцінити доцільність використання відпрацьованого грибного субстрату *P. cornucopiae* як органічного добрива під озиму пшеницю; розробити практичні рекомендації для виробників озимої пшениці та грибів *P. cornucopiae* щодо інтегрованого застосування біокомпозицій.

ABSTRACT

This bachelor's thesis comprises 52 pages of printed text and consists of an introduction, three chapters, conclusions, and a list of references (49 entries, 48 of which are in Latin script). The thesis contains 5 tables, 7 figures and 1 appendix.

Keywords: PLEUROTUS, AGRICULTURAL TECHNOLOGIES, WINTER WHEAT, SPENT MUSHROOM SUBSTRATE, YIELD.

Relevance of the topic. The search for environmentally safe, renewable and economically viable alternatives to traditional agricultural technologies is becoming increasingly important. Among the promising areas is the use of biologically active substances isolated from edible fungi, in particular from species of the genus *Pleurotus*.

The aim of this work is to provide a scientific justification for the use of biocompositions based on the fungus *Pleurotus cornucopiae* (aqueous extract of fruiting bodies and spent substrate) to stimulate growth, increase yield and improve the quality of winter wheat (*Triticum aestivum* L.).

The subject of the study is the process of stimulating the growth and development of winter wheat under the influence of biocompositions derived from the *Pleurotus cornucopiae* mushroom.

The subject of the study is the aqueous extract of fruiting bodies and spent substrate of *P. cornucopiae*, as well as their effect on the morphometric parameters, yield and grain quality of the 'Irun' variety of winter wheat.

Main tasks to be performed: to analyse the current state of research into the biological properties of fungi of the genus *Pleurotus* and their potential for use in crop production; to develop a method for preparing an aqueous extract from the

fruiting bodies of *P. cornucopiae* and to determine the optimal concentration for foliar feeding of winter wheat; to investigate the effect of foliar application of 10% and 20% aqueous extracts of *P. cornucopiae* on the main indicators of winter wheat yield structure (plant height, ear length, ear weight, number of spikelets and grains per ear, weight of 1000 grains, biological yield, grain yield and straw yield); to assess the feasibility of using spent *P. cornucopiae* fungal substrate as an organic fertiliser for winter wheat; to develop practical recommendations for producers of winter wheat and *P. cornucopiae* mushrooms regarding the integrated application of biocompositions.

ЗМІСТ

ВСТУП.....	5
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	7
1.1. Біологічні властивості та таксономія роду <i>Pleurotus</i>	7
1.2. Особливості та інновації комерційного виробництва	12
1.3. Відновлення забруднених ґрунтів, що сприяє розвитку рослинництва.....	14
1.4. Біохімічні властивості грибів для сталого контролю хвороб та збільшення врожаю сільськогосподарських рослин	18
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ.....	26
2. 1. Матеріали дослідження	26
2.2. Методи дослідження	31
2.2.1. Метод світлової мікроскопії	31
2.2.2. Метод приготування екстрактів	33
2.3.3. Методи обробки рослин.....	33
2.3.4. Методи статистичного та бібліометричного аналізу	34
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ	35
3.1. Вплив позакореневого підживлення озимої пшениці водним екстрактом <i>P. cornucopeiae</i> на ріст і розвиток озимої пшениці	35
3.2. Рекомендації виробництву.....	39
3.2.1. Рекомендації для вирощування грибів <i>Pleurotus cornucopeiae</i>	39
3.2.2. Рекомендації для вирощування грибів і озимої пшениці	39
ВИСНОВКИ.....	40
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	41
ДОДАТКИ.....	47

ВСТУП

Актуальність теми. Сучасне сільське господарство стоїть перед низкою викликів, серед яких – зростання населення світу, потреба в збільшенні виробництва продовольства, виснаження ґрунтів, забруднення довкілля хімічними добривами та пестицидами. У відповідь на ці виклики дедалі більшої уваги набуває пошук екологічно безпечних, відновлюваних та економічно доцільних альтернатив традиційним агротехнологіям. Одним із перспективних напрямів є використання біологічно активних сполук, отриманих з їстівних грибів, зокрема з представників роду *Pleurotus*.

Гриби роду *Pleurotus* є не лише цінним харчовим продуктом, але й джерелом біоактивних метаболітів: β -глюканів, полісахаридів, фенольних сполук, терпеноїдів та ферментів. Ці речовини проявляють виражені антиоксидантні, антимікробні, імуномодулюючі властивості та здатні впливати на ріст і розвиток рослин. Особливу увагу дослідників привертає здатність грибних екстрактів активувати захисні механізми рослин, а також стимулювати кореневе живлення, підвищувати врожайність та якість продукції. Крім того, відпрацьований грибний субстрат після вирощування *Pleurotus* є цінним органічним добривом, багатим на міцелій, ферменти та поживні речовини, що відкриває можливості для створення замкнених циклів у аграрному виробництві відповідно до принципів циркулярної біоекономіки.

У світовій науковій літературі накопичено значний масив даних щодо харчової, лікувальної та біотехнологічної цінності *Pleurotus* spp. Відомо про успішне застосування екстрактів цих грибів для біоремедіації ґрунтів, забруднених нафтовими вуглеводнями, а також для захисту рослин від патогенів. Однак, більшість досліджень зосереджена на використанні відпрацьованого субстрату як добрива, тоді як вплив безпосередньо водних екстрактів плодових тіл *Pleurotus* на ріст і розвиток сільськогосподарських рослин, особливо зернових культур, залишається маловивченим.

Зокрема, практично відсутні системні дослідження ефективності позакореневого підживлення озимої пшениці екстрактами *Pleurotus*

cornusoriae в умовах виробничих випробувань. Це зумовлює необхідність заповнення зазначеної наукової прогалини та розробки практичних рекомендацій для фахівців агросфери.

Бібліометричний пошук у науково метричній базі Scopus за ключовими словами «*Pleurotus* AND biotechnology» протягом 2020-2026 рр. повернув результат, що містив 423 публікації. За результатом аналізу ключових слів цих публікацій було побудовано хмару слів, що і визначила напрям дослідження (рис. 1 додатка А).

Результати бібліометричного аналізу вказаних публікацій показують, що найбільший внесок у розв'язання досліджуваної проблеми внесла Джардіна Паола – дослідниця Університету імені Федеріко II в Неаполі (Італія) (рис. 2 додатка А). Нею активно вивчалися фенолоксидази, які широко вивчаються для їх використання в кількох промислових застосуваннях, включаючи відбілювання целюлози в паперовій промисловості, знебарвлення барвників, детоксикацію забруднювачів навколишнього середовища та ревалоризацію відходів і стічних вод.

Мета і завдання дослідження. Метою роботи є наукове обґрунтування застосування біокомпозицій на основі гриба *Pleurotus cornusoriae* (водного екстракту плодових тіл та відпрацьованого субстрату) для стимуляції росту, підвищення продуктивності та покращення якості озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.).

Для досягнення поставленої мети було поставлено **наступні завдання:**

- проаналізувати сучасний стан досліджень щодо біологічних властивостей грибів роду *Pleurotus* та їхнього потенціалу для використання в рослинництві;
- розробити методику приготування водного екстракту з плодових тіл *P. cornusoriae* та визначити оптимальну концентрацію для позакореневого підживлення озимої пшениці;
- дослідити вплив позакореневого застосування 10% та 20% водних екстрактів *P. cornusoriae* на основні показники структури врожаю озимої

пшениці (висота рослин, довжина колосу, вага колосу, кількість колосків та зерен у колосі, маса 1000 зерен, біологічна врожайність, урожайність зерна та соломи);

- оцінити доцільність використання відпрацьованого грибного субстрату

P. cornusoriae як органічного добрива під озиму пшеницю;

- розробити практичні рекомендації для виробників озимої пшениці та грибів *P. cornusoriae* щодо інтегрованого застосування біокомпозицій.

Об'єкт дослідження – процес стимуляції росту та розвитку озимої пшениці під впливом біокомпозицій з гриба *Pleurotus cornusoriae*.

Предмет дослідження – водний екстракт плодових тіл та відпрацьований субстрат *P. cornusoriae*, а також їхній вплив на морфометричні показники, продуктивність та якість зерна озимої пшениці сорту «Ірун».

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Біологічні властивості та таксономія роду *Pleurotus*

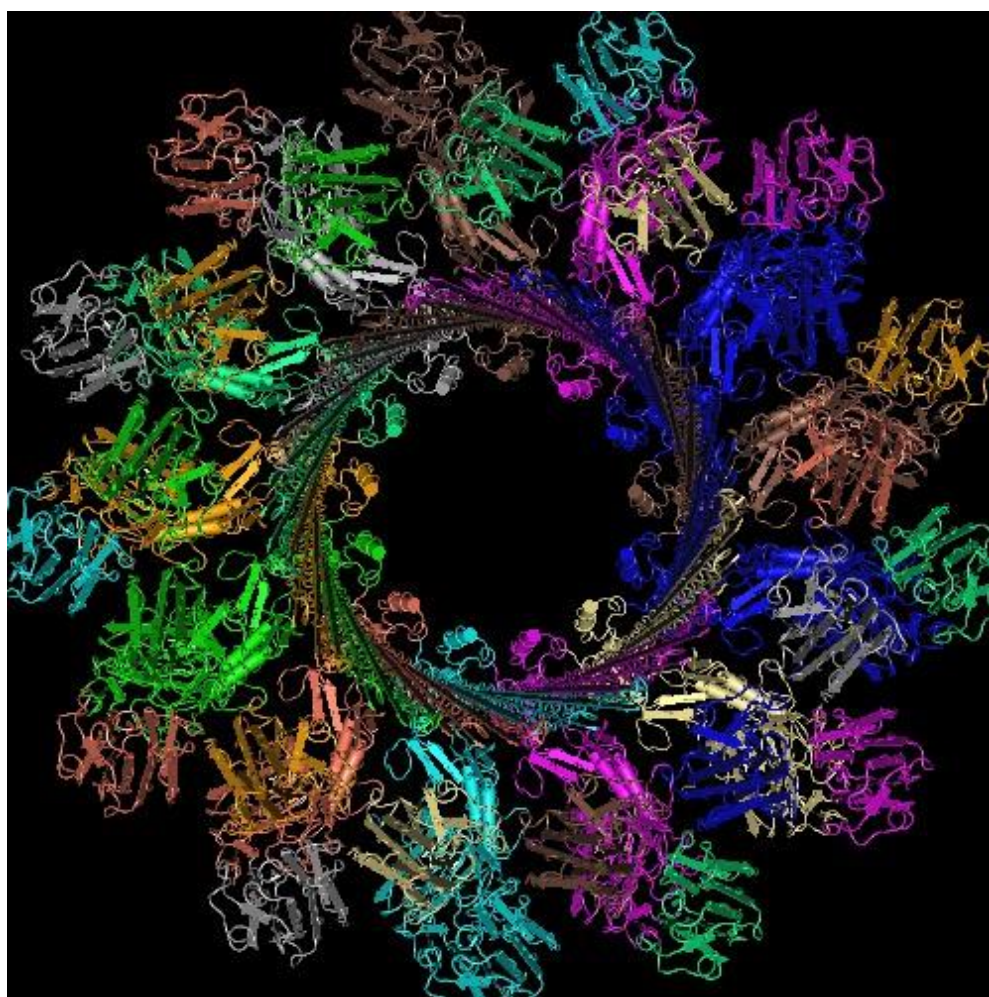
Плевротус (*Pleurotus*) – рід базидіоміцетних грибів родини Плевротові (*Pleurotaceae*) (ідентифікатор таксономії NCBI – 5320).

Pleurotus нині є одними з найважливіших комерційно культивованих грибів – з 85 % світового виробництва, зосередженого на п'яти родах, виробництво *Pleurotus* sp. сягає 27 %, тоді як *Agaricus bisporus* та *A. Subrufescens* – 30%, *Lentinula edodes* – 17%, *Auricularia* sp. – 6% та *Flammulina* – 5% [1]. *Pleurotus* у науковій літературі характеризуються значним біотехнологічним потенціалом. Рід *Pleurotus* належить до типу *Basidiomycota* і включає макроміцети, що характеризуються бульбоподібною структурою – плодовим тілом (карпофором), на якому утворюються мейоспори (базидіоспори). *Pleurotus* вважається хорошим джерелом білків (до 40 % сухої маси) з високою біологічною цінністю, оскільки багатий на незамінні амінокислоти, такі як аргінін, глютамін та глютамінова кислота. При цьому, вміст жиру в ньому дуже низький і складається переважно з ненасичених жирних кислот – у 100 г сухої маси гриба міститься 34-63 г вуглеводів, 1,1-3,1 – ліпідів, 12,0-40,0 – білків, 6,2-28,3 – сироватки клітковини [2]. Поряд з цим, *Pleurotus* містить вітаміни (тіамін, рибофлавін, піридоксин, пантотенову кислоту, нікотинову кислоту, нікотинамід, фолієву кислоту, кобаламін, вітаміни D, C та E), мінерали (калій, залізо, мідь, цинк і марганець), фенольні кислоти та харчові волокна. Вміст клітковини та β -глюканів зумовлює гепатопротекторні, антихолестеринемічні, антидіабетичні, антиоксидантні, антимікробні та імуномодулюючі властивості, що стало відомо з сучасних оглядів [3].

Pleurotus вирощують та споживають переважно в Азіатсько-Тихоокеанському регіоні (Китай, Японія, Малайзія, Індія та Австралія).

Комерційне вирощування *Pleurotus* забезпечує продовольчу та харчову безпеку сільських районів у країнах з низьким рівнем доходу [2].

Попри високу харчову та комерційну цінність, ідентифікація видів, таксономічна класифікація та метаболічне профілювання досі потребують остаточної ідентифікації та стандартизації. У таблиці 1 додатка 1 наведено перелік семи видів грибів роду *Pleurotus*, для яких у базі даних NCBI наявні повні послідовності мітохондріальних геномів (органел) [4]. У таблиці 2 додатка 1 наведено перелік збірок (assemblies) ядерних геномів видів роду *Pleurotus*, доступних у базі даних NCBI. Загальна кількість збірок становить 49, серед яких представлені *P. ostreatus*, *P. eryngii*, *P. cornucopiae*, *P. pulmonarius*, *P. tuoliensis*, *P. citrinipileatus*, *P. djamor*, *P. tuber-regium* та *P. floridanus* [5]. На рисунку 1 наведено тривимірну модель білка *Pleurotus*. Для роботи в базі нуклеотидних послідовностей National Center for Biotechnology (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) використовували референсний геном ASM1446616v1 (RefSeq: GCF_014466165.1), який був секвенований Academia Sinica у 2020 році для штаму PC9.



Molecular Components in 9D07

Label	Count	Molecule
Proteins (39 molecules)		
	13	Pleurotolysin B 1 100 200 300 400 483 13 Proteins 30 Domains 1 2 3 2
	26	Ostreolysin A6 1 100 143 26 Proteins

Рис. 1.1. – Тривимірна модель білка з ідентифікатором 9D07_M (MMDb: 270253), отримана за допомогою інструменту NCBI iCn3D [6]

Примітка. Кольоровими маркерами позначено: домен MACPF (фіолетовий), домен РуВ_С (блакитний), а також амінокислотні позиції 41–173 (виділено зеленим та жовтим); нижня панель відображає шкалу залишків та позначки консервативних ділянок

Їстівні гриби зазвичай класифікують за морфологією базидіокарпу або за допомогою доказових систем класифікації (дослідження статевої та

вегетативної сумісності, типи спарювання). Останні, у свою чергу, часто базуються на неперевіраних, упереджених або неоднозначних даних [7]. Ці методи в мікології є традиційними, але, поряд з цим, є не досить ефективними через схожість морфологічних ознак та надзвичайну фенотипну пластичність грибів на різних субстратах культивування та в різних екологічних умовах. Протягом останніх 10-15 років фундаментальними методами стали ДНК-штрих-кодування або молекулярне відбиття [8]. Сучасна молекулярна селекція грибів вимагає правильно таксономічної класифікації та вдосконаленої геномної характеристики задля розуміння механізмів статевого розвитку, створення штамів грибів з поліпшеними харчовими та біотехнологічними властивостями та вищою комерційною цінністю. Таксономія роду *Pleurotus* зазнала кардинальних змін протягом останніх десятиліть. Повний мітохондріальний геном базидіоміцетного гриба *Pleurotus ostreatus* є кільцевою молекулою ДНК розміром 73 242 п.н. (рис. 2), яка містить 44 відомі гени, що кодують 18 білків та 26 генів РНК. Гени, що кодують білки, включають 14 поширених мітохондріальних генів, один ген білка 3 малої субодиниці рибосоми, один ген РНК-полімерази та два гени ДНК-полімерази. [9]

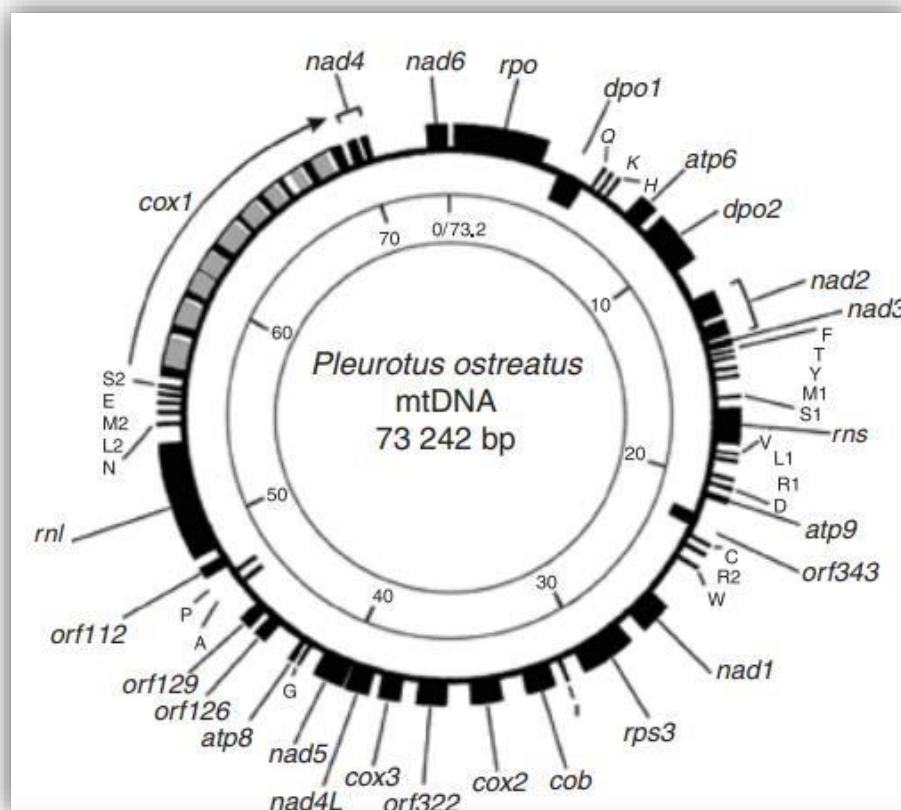


Рис. 1.2. – Фізична карта мітохондріального геному *Pleurotus ostreatus* [9]
Примітка. Сірим кольором позначені інтронні відкриті рамки зчитування (ORF) гена *cox1*, білим – інтрони цього гена. Гени, розташовані всередині зовнішнього кола, кодуються в протилежній орієнтації порівняно з генами, що знаходяться за межами цього кола. Невеликий інтрон гена *cox2* (15 п.н.) не відображено на рисунку

Отже, визначення таксономії та філогенії комплексу *Pleurotus* досі є предметом дискусій, як і генетичні маркери, які можуть забезпечити найвищу роздільну здатність у розрізненні видів на основі міжвидових та внутрішньовидових варіацій.

1.2. Особливості та інновації комерційного виробництва

Pleurotus – гриби-базидіоміцети, вони є гетеротрофними організмами, здатними рости на рослинних рештках, мертвій та гниючій деревині, з яких вони отримують поживні речовини, необхідні для свого росту. Це дає змогу культивувати їх на сільськогосподарських відходах – тирсі, лушпинні бавовняного насіння, подрібненій рисовій соломі тощо. Процес розвитку плодового тіла гриба вивчалося морфологічно та генетично на модельних видах *Coprinopsis cinerea* та *Schizophyllum commune*. Гомологічні гени – генетичні ортологи у *Pleurotus* були ідентифіковані, проте молекулярні механізми, що лежать в основі морфогенезу плодових тіл, залишаються лише частково зрозумілими [10].

Комерційне виробництво плодових тіл *Pleurotus* передбачає послідовне проходження трьох етапів – виробництва грибниці; заселення субстрату грибницею; виробництво власне плодових тіл [11]. Грибницю складають насіннєві зерна ізольовано або ж у суміші, разом з тирсою, висівками чи деревною стружкою, які замочують, стерилізують, а потім інокують грибним міцелієм. Міцелійний заквас складається з вегетативного міцелію і використовується для інокуляції субстрату, який можна розміщувати в перфорованих поліетиленових пакетах, поліпропіленових пляшках або лотках. Посівний матеріал розміщують у темній вирощувальній кімнаті на піднятих платформах або полицях для колонізації субстрату міцелієм при температурі 25–28 °C, відносній вологості 80–90 % та м'якій вентиляції (300/400 м³ повітря на тонну субстрату). Після повної колонізації субстрату (15–20 днів) починають з'являтися зачатки грибів, а плодоношення можна індукувати шляхом зниження температури до 14–18 °C [12].

Сталий розвиток грибництва, і його подальший розвиток залежить від стратегій розвитку галузі, що базуються на можливостях автоматизації, клімат-контролі, технологіях приготування міцелію та субстратів, транспортуванню, характеристиках транспортування та зберігання (логістика,

стан складських і лабораторних приміщень). Саме тому розвиток грибництва у країнах з низьким і високим рівням доходу перебуває на якісно різних рівнях [13]. Для підвищення рівня розвитку цієї сфери існує поле потенційних інновацій, серед яких економічна та екологічна стійкість методів вирощування, що виражена покращенням використання агропродовольчих відходів для підготовки субстрату, розробкою теплостійких та безспорових штамів грибів, масштабуванням виробництва (у тому числі з використанням рідкого міцелію), повторним використанням відпрацьованого грибного субстрату (SMS) та покращенням якості й терміну придатності плодових тіл. SMS є перспективною органічною добавкою для відновлення деградованих ґрунтів, проте її ефективність часто обмежується низькою зрілістю та стабільністю компосту [14]. Світова наука та практика розглядають SMS після вирощування глив як цінну сировину для добрив. В Україні це питання перебуває на стадії наукових досліджень або одиничних експериментів, але поки не набуло промислового впровадження.

В Україні органічне виробництво грибів сертифікується відповідно до національного законодавства та міжнародних стандартів. Ці стандарти дозволяють використовувати у якості субстратів гній, торф та деревину без хімічної обробки. Загалом, міжнародними стандартами висувається ряд вимог до вирощування органічних грибів, серед яких використання відновлюваних та локальних ресурсів та технологій, які надають пріоритет здоров'ю людини, рослинам і тваринам, одночасно мінімізуючи або запобігаючи забрудненню навколишнього середовища. До субстратів висуваються наступні вимоги – вони мають складатися із гною чи тваринних екскрементів, продуктів сільськогосподарського походження, торфу і деревини без хімічної обробки, мінеральних продуктів, води та ґрунту [15].

Такі інновації активно використовуються виробниками, що сприяє високим обсягам виробництва гливи. За даними експортного вантажного маніфесту, у 2016 році українське ТОВ «Еко-Плант» експортувало до Чехії

6320 грибних блоків міцелію гливи звичайної (*Pleurotus ostreatus*, штам NK35) [16].

Отже, сучасний стан органічного грибництва зумовлює необхідність подальших досліджень для заповнення прогалин у знаннях та перетворення наукових результатів на інновації, що підвищують ефективність та стійкість вирощування грибів.

1.3. Відновлення забруднених ґрунтів, що сприяє розвитку рослинництва

Основним напрямком застосування біокомпозицій *Pleurotus* є біоремедіація – відновлення забруднених ґрунтів, що опосередковано сприяє розвитку рослинництва.

Відомо, що додавання відпрацьованого субстрату *Pleurotus ostreatus* до ґрунту, забрудненого кам'яновугільною смолою (поліциклічними ароматичними вуглеводнями), посилило розкладання цих токсичних сполук. Це важливо, оскільки очищення ґрунту від поліутантів є передумовою для вирощування безпечних сільськогосподарських культур [17].

Вищезгадані вуглеводні – це гідрофобні та дуже стійкі токсичні речовини, які мають властивість зв'язуватися та утворювати комплекси з частинками ґрунту та органічними речовинами, тим самим закупорюючи пори ґрунту та створюючи зони анаеробних умов, що перешкоджають біорозкладу [18].

Вуглеводні потрапляють у ґрунт внаслідок випадкових розливів, витоків або під час операцій із завантаження/розвантаження [19]. Вони міняють структуру, електропровідність, рН або гідрофобність ґрунту, що може призвести, з-поміж інших негативних наслідків, до зміни складу природної мікробіоти ґрунту [20].

Загальні нафтові вуглеводні складають групу з кількох сотень сполук, що походять із сирової нафти та складаються з водню й вуглецю, а також, у менших пропорціях, кисню, азоту та сірки. До них належать насичені вуглеводні/парафіни, ароматичні сполуки, смоли та асфальтени [21]. Існує дві основні категорії вищевказаних сполук (табл. 1.1).

Таблиця 1.1.

Основні категорії загальних нафтових вуглеводнів

Леткі нафтові вуглеводні	Вуглеводні, що вилучаються з нафти
коротколанцюгові (C6-C10) вуглеводні (бензол, толуол, етилбензол та ксилол)	довголанцюгові (C10-C40) аліфатичні вуглеводні та поліциклічні ароматичні вуглеводні (ПАВ)

Алкани з низькою молекулярною масою легко летючі, тоді як алкани середньої довжини (C14-C20) та довші практично нерозчинні у воді і тому не піддаються біологічному розкладу. Смоли та асфальтени – в'язкі сполуки з високою молекулярною масою, що складаються з поліциклічних груп, які мають різні заміщення алкільними групами, що сприяє їхній стійкості до біологічного розкладу. Крім того, стійкі сполуки, присутні у забруднених ґрунтах, важко видалити через їх адсорбцію на частинках ґрунту та поверхнях органічної речовини, а також через їх фізичне утримання в мікропорах [22].

Протягом десятиліть вуглеводні та мікроорганізми перебували у взаємодії, і ці постійні взаємовідносини спонукали біологічну еволюцію до розвитку широкого спектру метаболічних та фізіологічних адаптацій. Ці мікроорганізми спочатку пристосувалися до присутності вуглеводнів, а потім почали використовувати їх як джерело живлення. Бактерії еволюціонували, щоб використовувати вуглеводні як єдині джерела вуглецю та енергії,

мінералізуючи їх у воду та вуглекислий газ з фізіологічним обмеженням, що вимагає розчинних сполук, здатних проникати крізь клітинну стінку. Навпаки, гриби демонструють метаболічні та фізіологічні переваги над бактеріями, що дозволяє їм харчуватися розчинними та нерозчинними сполуками. Це зумовлено наявністю неспецифічних позаклітинних ферментів, що розщеплюють полімерні сполуки. Потім простіші продукти можуть бути поглинені та катаболізовані внутрішньоклітинними ферментами. Крім того, гіфи грибів становлять фізіологічний механізм адаптації до середовищ, бідних на поживні речовини, оскільки їх вегетативний ріст забезпечує внутрішню транслокацію поживних речовин у твердому матеріалі, такому як ґрунт [23]. Здатність багатьох видів мікроорганізмів розкладати вуглеводні відома вже давно [24].

Відомо про 81 рід мікроорганізмів, які, як було встановлено, здатні біологічно розкладати нафту або її похідні в різних середовищах. До цих мікроорганізмів належать представники типів Протеобактерії, Актинобактерії а також гриби.

У процесі біоремедіації першочерговим має бути аналіз природної мікробіоти ґрунту для визначення потенційної здатності до розкладу необхідних сполук, далі – розробляють стратегію для оптимізації процесу біоремедіації. Наявність забруднювачів разом із властивостями ґрунту є визначальними факторами для складу природної мікробіоти, що сприяє зміні її динаміки через потенційну токсичність забруднювача та конкуренцію між мікроорганізмами.

Коли бактерії та гриби співіснують в одній популяції, вони спільно розкладають забруднювачі: найскладніші сполуки окислюються неспецифічними позаклітинними ферментами грибів, перетворюючись на простіші сполуки, які легко розкладаються бактеріями, що ними живляться. Часто ці гриби не використовують забруднювач як джерело вуглецю, а скоріше кометаболізують його, живлячись іншими речовинами [25]. Однак взаємовідносини між грибами та бактеріями призвели до розвитку складних

стратегій з боку грибів, включаючи виробництво антибіотиків з негативного боку та селективну стимуляцію місцевих бактерій з позитивного. Ці здібності, набуті мікроорганізмами, призвели до їхнього використання в біоремедіації для видалення забруднювачів, забезпечуючи стійку альтернативу традиційним методам ремедіації, таким як промивання ґрунту або термічна обробка, серед інших [26]. Біоремедіація включає дві основні стратегії: біостимуляцію, яка покращує стан ґрунту шляхом додавання поживних речовин для стимулювання метаболізму ґрунтової мікробіоти, та біоаугментацію, яка передбачає додавання спеціалізованих мікроорганізмів для сприяння біодеградації забруднювачів.

Біоремедіація вуглеводнів за допомогою грибів повинна бути адаптована до конкретних умов ділянки, оскільки на цей процес можуть впливати екологічні параметри, зокрема автохтонна мікробіота. Гриби в основному розкладають вуглеводні в аеробних умовах, де їхні метаболічні шляхи вимагають окислення субстрату в мікосоміях за допомогою комплексу монооксигеназ цитохрому P450 (CYP), який містить деякі ферменти алкан-оксигенази. Цей ферментативний комплекс каталізує гідроксилування аліфатичних або ароматичних сполук на додаток до випадкового окислення їхніми позаклітинними оксидазами.

Більшість культивованих їстівних грибів, таких як *Pleurotus ostreatus* або *Pleurotus eryngii*, виробляють позаклітинні неспецифічні оксидази, наприклад лаказу (Lac) або Mn-пероксидазу (MnP). Ці ферменти дають їм змогу окислювати різноманітні органічні субстрати, а також окислювати й розщеплювати лігнін. Після збору врожаю відпрацьований грибний субстрат стає відходом, багатим на органічну речовину та поживні речовини (C і N), а також містить грибний міцелій та ферменти. Ці характеристики зробили відпрацьований грибний субстрат цінним матеріалом для біоремедіації. Введення екзогенної мікробіоти через відпрацьований грибний субстрат може вплинути на автохтонну мікробну спільноту ґрунту, потенційно

встановлюючи складні взаємозв'язки, які можуть змінити структуру спільноти і навіть експресію функціональних генів [27].

Відпрацьований грибний субстрат містить цінну мікробіоту, яка може бути корисною для відновлення забруднених ґрунтів вуглеводнями. Відходи виробництва *Pleurotus* розглядаються як перспективна сировина для виробництва добрив, але ця технологія ще не набула масового поширення.

1.4. Біохімічні властивості грибів для сталого контролю хвороб та збільшення врожаю сільськогосподарських рослин

Метаболіти грибів стали екологічно безпечною альтернативою хімічним пестицидам у боротьбі з хворобами рослин. Ці біоактивні сполуки не тільки підвищують стійкість рослин, а й зменшують негативний вплив на довкілля, сприяючи таким чином розвитку сталого сільського господарства. Загалом, метаболіти грибів володіють біологічною активністю, яка може бути корисною для профілактики та лікування безлічі захворювань [28, 29].

Потенційними можливостями для росту і розвитку сільськогосподарських рослин володіють лентинан, схізофілан, плевротин – метаболіт, що отримується з грибів роду *Pleurotus*.

Метаболіти видів *Pleurotus*, зокрема фенольні сполуки та полісахариди, виявляють антимікробні властивості широкого спектру дії, пригнічуючи ріст як бактеріальних, так і грибкових патогенів. Ці метаболіти стимулюють розвиток коренів та поглинання поживних речовин, ще більше посилюючи життєздатність рослин [30]. Такі полісахариди виділяються як важливі компоненти клітинної стінки грибів, відомі своєю здатністю ефективно передавати біологічні сигнали. Вони демонструють протипухлинну, протизапальну та антиоксидантну дії, регуляцію імунної системи, антимікробну активність та протидіабетичні властивості.

При цьому, на конкретну біологічну активність та її модуляцію значною мірою впливають структурні та фізичні властивості молекули, включаючи ступінь розгалуження, зв'язки в основному ланцюзі, типи бокових ланцюгів та склад моносахаридів, що входять до його складу. У цьому контексті найчастіше говорять про α - та β -глюкани. Вони, насамперед, чинять імуномодулюючу дію, зв'язуючись із специфічними рецепторами на клітинних стінках та запускаючи цілеспрямовану імунну реакцію. Іншою важливою групою сполук, присутніх у грибах, що мають вирішальне значення для їх біологічної дії, є терпени – клас сполук, що складаються з повторюваних 5-вуглецевих ланок гемитерпенів (номер дерева: D02.455.849; унікальний ідентифікатор MeSH: D013729) [31]. Ці сполуки визначаються ланками з п'яти атомів вуглецю ізопрену, а додавання функціональних груп утворює терпеноїди. Вони відіграють важливу роль у регуляції імунної системи, стимулюючи активацію генів, відповідальних за утворення білків, залучених до імунних реакцій. Окрім цієї функції, терпеноїди також виявляють протизапальні, антиоксидантні та протипухлинні властивості.

Гриби *Pleurotus* цінуються за свої поживні та лікувальні властивості, оскільки містять необхідні поживні речовини, біоактивні сполуки та антиоксиданти [32]. Ці гриби виробляють різноманітні метаболіти, які можуть знайти застосування у боротьбі з хворобами рослин. Оскільки *Pleurotus* є важливим їстівним грибом, його ефективність у непрямому контролі різних мікроорганізмів досліджена недостатньо. Більшість досліджень, що стосуються *Pleurotus*, зосереджуються на повторному використанні відпрацьованого грибного субстрату. SMS, як йшлося у підрозділі 1.2., має високий вміст органічної речовини (22–40 %), високий рівень поживних речовин, а також високу катіонообмінну здатність та повільну мінералізацію, що робить цей субстрат ефективним для росту рослин [33]. Встановлено, що метанольний екстракт *Pleurotus ostreatus* є високоефективним у пригніченні росту міцелію *Cladosporium spp.* [34] на 88,6 % за концентрації 500 мкг/мл. Це, у свою чергу, свідчить про його сильну протигрибкову активність.

Противгрибкова ефективність тісно корелює з концентрацією метаболіту. Плевротин (реєстраційний номер: O1NJT91NK5; унікальний ідентифікатор MeSH: C479485) [35] – інгібітор атіоредоксину може порушувати редокс-баланс у клітинах грибів, потенційно пригнічуючи їх ріст і патогенність. Плевротин із *Pleurotus* spp. значно пригнічує ріст міцелію плямистості листя, спричиненої *Alternaria alternata* [36] на бобах, причому зі збільшенням концентрації спостерігалася більша ефективність.

Дослідження *in vivo* в тепличних умовах виявило помітне зменшення симптомів плямистості листя порівняно з необробленими рослинами, що свідчить про посилене пригнічення хвороби та біоефективність, що робить його потенційною альтернативою синтетичним фунгіцидам [37].

Екстракт клітинної стінки (CCWE) гриба *Pleurotus ostreatus*, відомий як Pleuran CCWE, під час польових випробувань продемонстрував різке зниження захворюваності (на 50,5 %) на борошнисту росу, спричинену грибом *Plasmopara viticola*.

Важливу частину біомаси *Pleurotus ostreatus* становить клітинна стінка гриба, яка складається зі складного комплексу різних полісахаридів (α - та β -глюканів, галактоманану та хітину) та різноманітних білків. У грибах β -глюкани складаються з лінійного β 1 $\rightarrow$ 3-глюканового ланцюга, що містить бічні ланцюги β 1-6-глюкану. Також описано лінійні (1 $\rightarrow$ 3) α -D-глюкани. Хітин складається з довгих ланцюгів одиниць N-ацетилглюкозаміну, з'єднаних β (1 $\rightarrow$ 4). Усі ці полісахариди тісно пов'язані з клітинними стінками грибів. Ці полісахариди також мають перспективу стати привабливою альтернативою шкідливим для довкілля та здоров'я фітохімічним речовинам, які зараз широко застосовуються для захисту сільськогосподарських культур. Хітин, β -глюкан або їх похідні можуть розпізнаватися рослинною клітиною як сигнали патогенів і викликати захисні реакції рослини. Позначені як молекулярні патерни, асоційовані з мікроорганізмами (MAMPs), вони взаємодіють з так званими рецепторами розпізнавання рослин (PRR). Потім запускаються швидкі внутрішньоклітинні реакції, зокрема зміна концентрації

цитозольного Ca^{2+} , утворення активних форм кисню та активація MAPK (мітоген-активованих протеїнкіназ). За цим слідує посилений синтез білків, пов'язаних з патогенезом (PR); деякі з них, наприклад глюканаза або хітиназа, безпосередньо беруть участь у захисті від патогенів і здатні розщеплювати компоненти клітинних стінок грибів. Розпізнавання MAMPs індукує додатковий синтез фіто алексинів – вторинних метаболітів, наділених антимікробними властивостями. Клітинна стінка рослини також зміцнюється за рахунок лігніфікації, що обмежує її руйнування патогеном.

Останнім часом MAMP використовуються для підвищення стійкості культурних рослин у процесі, який називається імунітетом, що індукований MAMP (MTI). Ця стратегія допомагає рослині захищатися від атак патогенів і зменшує необхідність застосування фунгіцидів [38]. Деякі MAMP вже дозволені для використання в сільському господарстві – ламінарин, β -глюкан, видобутого з бурих водоростей [39], або COS-OGA, який поєднує олігогалактуронати (OGA), тобто фрагменти пектинів, з частково ацетильованим хітозаном (COS), отриманим з екзоскелетів ракоподібних, структура якого імітує клітинну стінку грибів. Так, COS, MAMP, пов'язаний з OGA, DAMP (молекулярним патерном, пов'язаним з пошкодженням), що також розпізнається як сигнал атаки патогена, посилює захисні механізми рослини.

У лабораторному дослідженні Trouvelot S. та співавторів [40] було встановлено вміст β -глюканів на рівні $15,5 \pm 4,1$ % маси, α -глюканів – $4,1 \pm 1,0$, сирих білків – $22,6 \pm 2,5$. Основні глюкани, описані в *Pleurotus ostreatus*, є розгалуженими (1–3), (1-6)- β -D-глюканами [41]. Вони складаються з основного ланцюга з'єднаних β (1-3)-зв'язками одиниць D-глюкопіранози, в якому O-6 заміщений однією групою D-глюкопіранозилу кожні чотири залишки. Були виявлені й інші полісахаридні структури з *Pleurotus*, наприклад лінійний α -(1-3)-зв'язаний D-глюкан, виділений з *P. ostreatus* та *P. eryngii*, та β -(1-3),(1-6)-зв'язаний глюкан, екстрагований з *P. ostreatus*. Вміст сирого білка в Pleuran CCWE становить 23% від усього екстракту, але ця фракція насправді

складається зі складної суміші білків, пептидів та вільних амінокислот. Загалом сума глюканів та сирих білків становить щонайменше 40% сухої маси, решту складають інші компоненти, такі як моно-, полісахариди та мінерали. У цьому ж дослідженні встановили, що кількість генів, пов'язаних із захистом (PR1, PR2, PR4, PR5, PR8 та PR15), значно зросла. Це свідчить про активацію системних захисних шляхів під час профілактичного обприскування Pleuran CCWE проти *Botrytis cinerea*. Використаний дослідниками субстрат *Pleurotus ostreatus* застосовували і для боротьби з фузаріозним в'яненням бананів. У результаті – його визнали ефективним у боротьбі в умовах *in vivo*. Автори припускають, що метаболітом, який контролював патоген, був термолабільний вторинний метаболіт. Дослідження *in vitro* на подвійних культурах *P. ostreatus*-*Foc* показали сильне інгібування, починаючи з 6-го дня після інокуляції. Пригнічення *Fusarium* також спостерігалось на нижній частині бульби рослин у горщиках, оброблених *P. ostreatus*, як у попередньо стерилізованих штучно інокульованих ґрунтах, так і в природно заражених нестерилізованих ґрунтах [42.].

У контрольованих умовах біологічну активність Pleuran CCWE спочатку досліджували на тепличних томатах. Здатність викликати захисні реакції рослин визначали шляхом обприскування розчином Pleuran CCWE (350 мг×л⁻¹) листя томатів (тричі з інтервалом у два дні) перед інокуляцією рослин *Botrytis cinerea* (через три дні після останнього обприскування). Через день було зібрано кілька листків (інших, ніж інкубовані) для визначення за допомогою кількісної полімеразної ланцюгової реакції (qPCR) рівня експресії генів, пов'язаних із патогенезом (PR): PR1, PR2, PR4, PR5, PR8, PR14 та PR15. Експресія всіх цих генів PR була значно стимульована, за винятком PR14, експресія якого не відрізнялася від групи контролю. Для визначення внутрішньої здатності Pleuran CCWE стимулювати захисні механізми рослин у контексті атаки патогенів на рослини томатів були нанесені різні концентрації Pleuran CCWE. Еталонну дозу, названу 1N, яка відповідала 350

мг×л⁻¹ у перерахунку на суху речовину, порівнювали з двома розчинами (таблиця 1.2). Рослини контрольної групи обприскували порожнім препаратом (BF), що складався з водної суміші, яка містила лише поверхнево-активну речовину та консервант, що використовуються для приготування розчину Pleuran CCWE. Біомаркером захисних реакцій було обрано активність пероксидази, яка може брати участь у зміцненні клітинних стінок рослин шляхом зшивання компонентів клітинної стінки, у синтезі антимікробних молекул, таких як фітоалексини, а також у метаболізмі активних форм кисню, що може обмежувати розвиток патогенів у місці інфікування.

Таблиця 1.2.

Активність пероксидази у тепличних томатах залежно від дози Pleuran CCWE

Активність пероксидази, нмоль×с ⁻¹ ×мг ⁻¹	Дози Pleuran CCWE			
	BF	0,5 N	N	2 N
	-	175 мг×л ⁻¹	350 мг×л ⁻¹	700 мг×л ⁻¹
	1,9	2,8	4,5	4,2

Як видно із таблиці 1.2., використання концентрації 2N не призвело до підвищення активності пероксидази, а, у той же час, зменшення концентрації вдвічі значно знизило активність пероксидази в досліджуваних рослинах.

Ще однією моделлю однодольних рослин стала *Brachypodium distachyon*, яку теж піддавали обробці препаратом Pleuran CCW. При ураженні патогеном *Fusarium graminearum*, попередня обробка препаратом Pleuran CCWE ефективно зменшувала прояви симптомів на колосках. Автори пояснюють це стимуляцією експресії деяких генів білків PR – PR9, що кодує пероксидазу, або PAL, що кодує фенілаланін-аміак-ліазу. PAL каталізує першу реакцію фенілпропаноїдного шляху, тобто перетворення фенілаланіну на коричну кислоту, що, у свою чергу, призводить до синтезу фітоалексинів (з

антибактеріальною активністю) або до синтезу монолігнолів, які беруть участь у формуванні лігніну і, як вважається, зміцнюють клітинну стінку рослини [43].

Вищевказані дослідження на контрольованих моделях стали підґрунтям проведення польових досліджень біохімічних властивостей *Pleurotus* на ріст і розвиток сільськогосподарських рослин. У результаті – було досліджено пшеницю (*Triticum aestivum* L.) у 2017 році, оскільки ця рослина є зерновою культурою, що культивується в усьому світі, а також виноградну лозу (*Vitis vinifera*) у 2015 році (таблиця 1.3.).

Таблиця 1.3.

Результати польових досліджень *Pleurotus* на ріст і розвиток пшениці та виноградної лози

Моделі		
	Пшениця (<i>Triticum aestivum</i> L.)	Виноградна лоза (<i>Vitis vinifera</i>)
Доза препарату	Позакореневе обприскування двома різними рівнями доз: 1 л×га ⁻¹ або 2 л×га ⁻¹ (що відповідає дозам 35 та 70 л×га ⁻¹ відповідно).	Позакореневе обприскування у дозі 350 мг×га ⁻¹
Частота і періоди обприскування	Тричі (9, 30 березня, 29 квітня)	Кожні 8-10 днів, починаючи з середини травня
Препарати контролю	Фунгіциди Cherokee ® (30 березня) та Adexar ® (29 квітня)	CuSO ₄
Ефективність обробки, %	76 (у дозі 2 л×га ⁻¹)	80

Ефективність обробки *Pleurotus*, як видуо із таблиці 1.3., у дозі $2 \text{ л} \cdot \text{га}^{-1}$ еквівалентна обробці фунгіцидом. Доза $1 \text{ л} \cdot \text{га}^{-1}$ показала в експерименті меншу ефективність – 45%, але набагато вищу за групу контролю. Також показано, що Pleuran CCWE може бути запропонований як додатковий засіб для зменшення застосування фунгіцидів, зберігаючи при цьому розвиток патогена на достатньо низькому рівні для використання в сільськогосподарських цілях з незначним впливом на посіви. Ця стратегія також може суттєво допомогти у зменшенні фітохімічних залишків у навколишньому середовищі, оскільки Cu, завдяки широкому використанню для захисту винограду, є забруднювачем, який накопичується в ґрунтах виноградників [44].

У лабораторних масштабах Faugeron-Girard С та співавтори [42] отримали лужний екстракт культивованого їстівного гриба *P. ostreatus*. Цей екстракт складається переважно з β -глюканів (17,3%) та білків або їх похідних (23,4%). Аналізи SEC-MALS та HPLC-SEC підтвердили, що ці полімери тісно пов'язані в цьому екстракті під назвою Pleuran CCWE. Випробуваний на сільськогосподарських рослинах шляхом позакореневого обприскування, Pleuran CCWE продемонстрував чудову елісаторну активність, яку можна було б використовувати для стимуляції захисних сил рослин. Польові випробування підтвердили ефективність Pleuran CCWE для обмеження симптомів хвороб рослин, викликаних патогенами, на пшениці та виноградній лозі.

Таким чином, Pleuran CCWE пропонується дослідниками як приваблива альтернатива використанню пестицидів, щоб ефективно та безпечно захищати культурні рослини від атак патогенів більш безпечно та екологічно.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Матеріали дослідження

Зразки плодових тіл, міцелію різних штамів *Pleurotus*, а також компосту, покривного ґрунту відбирали на підприємствах Києва та Київській області для подальших аналізу: росту і розвитку, урожайності, ураження збудниками хвороб.

Для досліджень була відібрана глива ріжковидна (*Pleurotus cornucopiae*) (рис. 2.1) або ж глива рясна – їстівний гриб 4-категорії, поширений в Україні. Ростає з травня по середину жовтня на деревині, на залишках листяних дерев, зокрема на вирубках, має м'ясисту м'якоть, борошняний запах [45]. Відбір зразків проводився під час виїзду на підприємство з вирощування грибів у Київській області.



Рис. 2.1 – Глива ріжковидна (*Pleurotus cornucopiae*) [45]

У їжу глива ріжковидна вживають переважно молоді гриби, бо старі мають досить жорстку текстуру. Для комерційного вирощування в Україні гриб доступний, міцелій (грибниця) гливи ріжковидної продається на зерні або букових брусочках.

Капелюшок гриба ріжковидної або лійкоподібної форми, діаметр – 3-10 см. Колір гриба варіюється від білого до сіро-охристого. Пігментом у видах *Pleurotus* є меланін, який є важливим грибовим пігментом. Ген, що контролює колір шапочки гливи, був додатково визначений на основі результатів QTL-картування та порівняльного транскриптомного аналізу. *rcmfs* був ідентифікований як ще один ключовий ген-кандидат. Аналіз картини експресії та тестування генетичної трансформації показали, що *rcmfs* відіграє вирішальну роль у формуванні кольору шапочки у *P. cornucopiae*. Аналіз послідовності показав, що *rcmfs* кодує білок, що належить до надродини основних посередників (MFS). MFS є однією з найбільших відомих надродин мембранних транспортних білків, здатних полегшувати трансмембранний транспорт розчинених речовин, таких як вуглеводи, органічні аніони, неорганічні аніони та пептиди через електрохімічні градієнти [46]. Рівень експресії *rcmfs* у темних штаммах більш ніж у 1000 разів вищий, ніж у білих штамів. Крім того, патерни експресії цього гена на різних стадіях розвитку та анатомічних частинах плодових тіл показали значну кореляцію з кольором капелюшка. Висунуто гіпотезу, що *rcmfs* сприяє позаклітинному транспорту гранул меланіну до клітинної стінки, тим самим відіграючи ключову роль у синтезі меланіну у *P. cornucopiae* (рис. 2.2). Це перший зареєстрований ген, який може бути задіяний у транспорті меланіну в їстівних грибах.

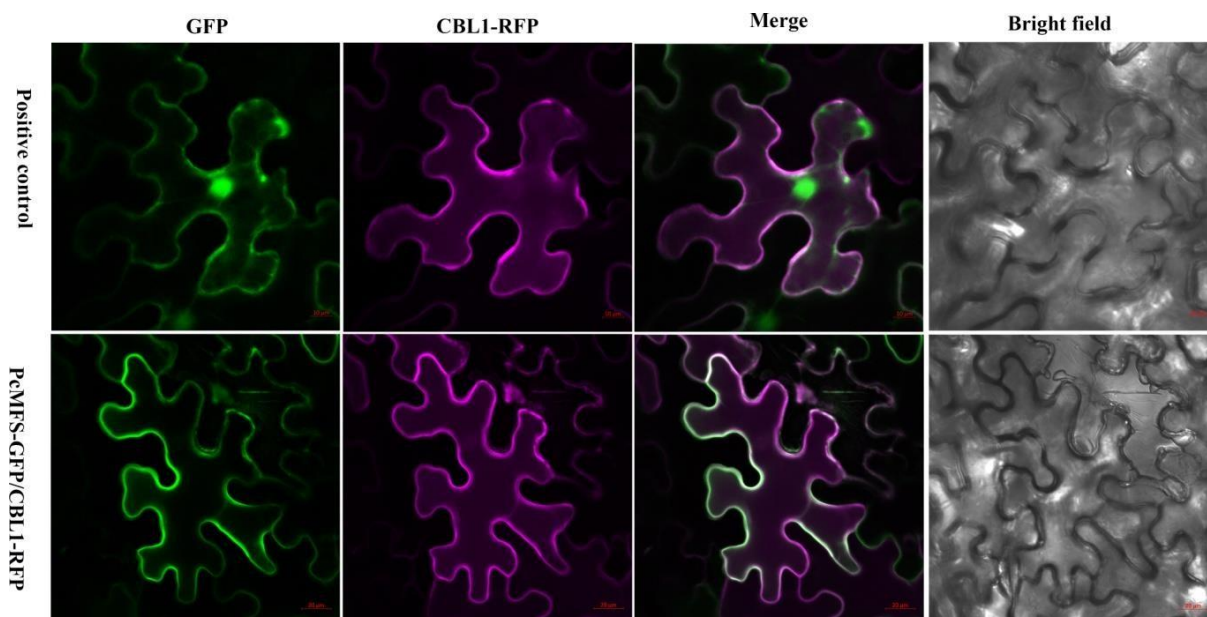


Рис. 2.2 – Субклітинна локалізація білка PCMFS

Як видно із рис. 2.2 на основі аналізу локалізації GFP, CBL1-RFP білок PCMFS локалізований на клітинній мембрані.

Ріст і розвиток сільськогосподарських рослин під впливом біокомпозицій грибів роду *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm досліджували на озимій пшениці (*Triticum aestivum* L.). Вона належить до родини Злакові (Poaceae), класу Однодольні (Liliopsida). Вибір цієї рослини як об'єкта дослідження зумовлено наступним – вона є найважливішою культурною рослиною, яка вирощується для отримання зерна, що використовується в харчовій промисловості.

Коренева система озимої пшениці мичкувата, добре розвинена, складається з трьох типів коренів: первинних (зародкових) коренів, що розвиваються ще на етапі проростання насіння; вторинних і (вузлових), що формуються після утворення стебла і забезпечують рослину поживними речовинами та водою; додаткових коренів, що можуть утворюватися за сприятливих умов і зміцнюють рослину. При цьому, глибина проникнення кореневої системи в ґрунт становить 1,5-2 м залежно від сорту та умов вирощування.

Стебло озимої пшениці є соломиною. Воно прямостояче, порожнисте, складається з 5-8 міжвузлів, висотою від 50 до 120 см (залежно від сорту та умов вирощування). Поверхня стебла може бути гладкою або злегка опушеною.

Листя озимої пшениці лінійне, чергове, з паралельним жилкуванням. Складається з листкової пластинки, листкової піхви та язичка (лігули). Довжина листкової пластинки – 15-30 см, ширина – 1-2 см. Колір листя — від світло-зеленого до темно-зеленого, інколи з восковим нальотом.

Суцвіттям є складний колос, що складається з головної осі та багатоквіткових колосків. Колос має довжину від 5 до 15 см. Кожен колосок складається з двох колоскових лусок і 2–5 квіток, з яких зазвичай утворюються 2-3 зернівки.

Квітка озимої пшениці дрібна, гермафродитна, складається з колоскових лусок, які захищають квітку; двох квіткових лусок (нижньої та верхньої); трьох тичинок з довгими пиляками; маточки з двома розгалуженими приймочками.

Запилення найчастіше самозапильне, можливе і перехресне.

Плід озимої пшениці зернівка, що має видовжену форму, довжиною 5-9 мм, шириною 2-4 мм. Колір оболонки може варіюватися від світло-жовтого до бурого або червонуватого залежно від сорту. Маса 1000 зерен становить 35-50 г.

Рослина озимої пшениці розвивається за наступними фазами: проростання (насіння набухає, зародковий корінь починає ріст); кущіння (формування вузлових коренів і кущення рослини); виходу в трубку (подовження стебла та утворення міжвузлів), колосіння (вихід колоса з піхви верхнього листка); цвітіння (запилення і формування зернівок); наливу зерна (накопичення поживних речовин у зернівці); дозрівання (зерно стає твердим, сухим).

Озимі пшениці проявляють стійкість до холоду, переносячи низькі температури до -15°C у фазі кущіння, потребують гарного освітлення,

ростуть добре на родючих ґрунтах із нейтральним рН. Оптимальний для росту рівень вологості ґрунту становить 65–75% від повної вологості.

Об'єктом дослідження стала м'яка озима середньорання пшениця класу А «Ірун». Різновид пшениці – лютесценс (безоста). Має середньорпанне колосіння, середньоросла. Зонами вирощування переважно є лісостеп і степ.

Сорт «Ірун» адаптований до вирощування на «важких» і заболочених ґрунтах завдяки добре розвиненій кореневій системі, зберігає оптимальну густоту після зимівлі через високий рівень зимостійкості.

Агрономічні характеристики сорту передбачають високі зимостійкість та посухостійкість, високу стійкість до жовтої іржі, проте нижчі показники стійкості до борошнистої (рис. 2.3) і бурої іржі, септоріозу, низьку – до фузаріозу.



Рис. 2.3 – Борошниста роса на озимій пшениці [48]

Одним із показників структури врожаю визначали кількість колосків у колосі (number of spikelets per spike, шт.). Для цього після досягання відбирали 20 типових колосів з кожної ділянки, підраховували кількість колосків уздовж стрижня колосу та обчислювали середнє значення.

Модель експерименту передбачала дві дослідні групи: група 1а – позакоренева обробка 10% розчином, 1б – позакоренева обробка 20% розчином, а також контрольну групу (КГ) – без обробки розчином (рис. 2.4).

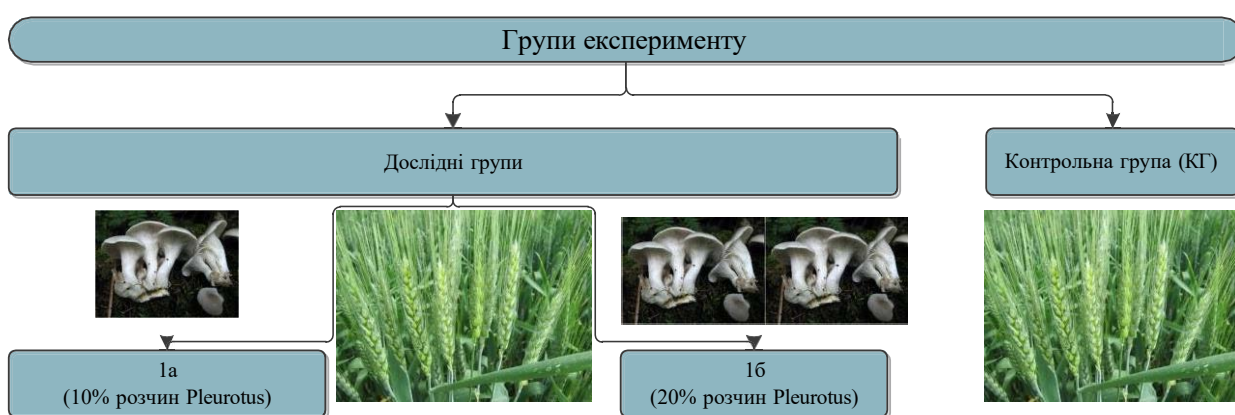


Рис. 2.4 – Модель експерименту

2.2. Методи дослідження

2.2.1. Метод світлової мікроскопії

Для мікоморфологічного аналізу сухі зразки досліджували за стандартними процедурами. Використовували різні хімічні реакції, включаючи реакції з водою, 3–6% розчином гідроксиду калію (КОН) та барвником конго червоним. Всі мікоморфологічні особливості були сфотографовані та виміряні за допомогою світлового мікроскопа.

Методи світлової мікроскопії для ідентифікації *Pleurotus cornicopiae* ґрунтуються на аналізі мікоморфологічних ознак, таких як розміри спор,

структура гіфів та затискних з'єднань, зазвичай із використанням барвників, таких як 3–6 % розчин гідроксиду калію (KOH), конго-червоного або азур-еозин.

Основні мікроморфологічні ознаки базидіоспори: від циліндричної до довгастої форми. Розміри мають вирішальне значення, зазвичай становлять близько $9-11 \times 3,8-4,4 \mu\text{m}$.

Гіфальна система – це мономітична система, що складається з гіалінових, тонкостінних генеративних гіфів з послідовними затискними з'єднаннями.

Мікроскопічне дослідження дозволяє досліджувати пілейпеліс (кутикула капелюшка) і виявляє решітку генеративних гіфів.

Можуть бути присутні хейлоцистидії (цистидії на краю пластинок), які часто описують як опуклі або паличкоподібні, хоча для деяких видів *Pleurotus* задокументовано відсутність плевроцистидій.

Підготовка для мікроскопічного дослідження передбачає наступні етапи. З свіжого або висушеного матеріалу готують зрізи пілейпелісу (кутикули капелюшка) та ламел (пластинок) з допомогою розчину KOH (3–6%).

Загалом, метод світлової мікроскопії використовується для відновлення висушених гербарних зразків та регідrataції тканин з метою чіткого спостереження за клітинними структурами. Барвник конго червоний часто використовується для фарбування гіфів та покращення видимості перетинок і затискних з'єднань.

Азур-еозин використовується для фарбування базидіоспор з метою покращення візуалізації їх стінок та вимірювань. Для точного вимірювання спор, базидій та цистидій необхідна складна мікроскопія з імерсійними лінзами. Білий, лілово-сірий або жовтувато-білий споровий відбиток є важливою макроскопічною ознакою, яку спостерігають під мікроскопом на скляній пластинці.

Спеціальні методи можуть виявити товстостінні рефракційні гіфи (скелетоподібні), які можуть з'являтися у зразках *Pleurotus*.

Метод світлової мікроскопії в ідентифікації грибів та їх морфологічних структур використовують у комплексі з іншими. Для остаточного підтвердження виду світловий мікроскоп часто поєднують з молекулярними методами, такими як аналіз ITS-послідовностей методом ПЛР [47].

2.2.2. Метод приготування екстрактів

Сировиною для приготування екстракту були свіжі або ліофілізовані плодові тіла *P. cornucopiae*, які подрібнювали до порошку в стерильній ступці або за допомогою гомогенізатора.

Водна екстракція здійснена наступним чином – до 5 г подрібненої сировини додавали 100 мл дистильованої води (співвідношення 1:20); нагрівали на водяній бані при 60–80°C протягом 2–4 годин або екстрагували при кімнатній температурі на орбітальному шейкері (150 об/хв, 24 год).

Отриманий екстракт фільтрували через ватман № 1 і центрифугували (10000 g, 15 хв, 4°C).

2.3.3. Методи обробки рослин

Вплив на активність антиоксидантної системи у проростках *Triticum aestivum* L. Досліджували з допомогою 10%, 20% розчинів екстракту *Pleurotus cornucopiae*.

Відсотковий вміст *Pleurotus cornucopiae* у розчині обирали, спираючись на наявні літературні дані про нелінійний характер реакції рослин на грибні екстракти. Відомо, що низькі концентрації можуть стимулювати ріст, тоді як високі – пригнічувати [49].

Розчином екстракту *Pleurotus cornucopiae* здійснювали замочування насіння (передпосівна обробка), що мало на меті стимулювання енергії проростання та початковий ріст.

Проводили також позакореневе обприскування розчином у фазі вегетації задля зміни активності ферментів – супероксиддисмутази, каталази та накопичення низькомолекулярних антиоксидантів, що сприяло підвищенню стійкості до стресів.

2.3.4. Методи статистичного та бібліометричного аналізу

Статистичну обробку отриманих результатів проводили з використанням пакетів прикладних програм Microsoft Office Excel 2019 та GraphPad Prism 8.0. Нормальність розподілу визначали з допомогою тесту Д'Агостіно-Пірсона. Дані представляли у вигляді медіани та міжквартильного розмаху (Me (Q1-Q3)). Відмінності між групами визначали з допомогою тестів Манна-Уїтні, Стюдента, Краскела-Уоліса. Кореляційні взаємозв'язки визначали з допомогою рангового критерію Спірмена. Відмінності вважали статистично значимими при $p < 0,05$.

Для бібліометричного аналізу використовували наукометричну базу Scopus (<https://www.scopus.com>). Було проведено пошук документів за ключовими словами «*Pleurotus* AND biotechnology» протягом 2020-2026 рр. Результат, пошуку, що склав 423 документи, експортували із усіма метаданими у вигляді файлу *.csv.

Хмару ключових слів за результатом ошуку у наукометричній базі Scopus візуалізували з допомогою Інтернет-ресурсу Wordart (<https://wordart.com/>).

Для візуалізації взаємозв'язків між авторами та ключовими словами, отриманими за результатами пошуку у Scopus, використовували Інтернет-ресурс Vosviewer (<https://app.vosviewer.com/>)

У ході виконання роботи ресурси III не використовувалися.

РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ

3.1. Вплив позакореневого підживлення озимої пшениці водним екстрактом *P. cornu-scorpiae* на ріст і розвиток озимої пшениці

У таблиці 3.1 наведена інформація за показниками росту озимої пшениці у дослідних групах.

Таблиця 3.1.

Вплив позакореневого підживлення озимої пшениці водним екстрактом *P. cornu-scorpiae* на кількість колосків на квадратний метр, довжину колоса, вагу колоса, кількість колосків на колос, кількість зерен на колос, масу 1000 зерен пшениці

Показники	Групи			р
	1а	1б	КГ	
Висота рослини (см)	103,0 (93,75-110,8)	110,5 (102,3-118,5)	96,0 (83,75-105,3)	0,06
Суха маса на рослину (г)	19,2 (18,3-20,5)	22,5 (21,73-23,23)	10,65 (10,35-11,35)	0,0006
Кількість колосків на м ²	408,7 (391,0-471,6)	508,0 (451,6-540,8)	353,9 (335,0-384,7)	0,0011
Довжина колоса (см)	12,3 (11,75-12,95)	14,1 (13,0-14,38)	9,7 (8,75-10,05)	0,0007
Вага колоса (г)	34,8 (31,4-36,8)	47,9 (44,63-)	23,0 (21,75-24,0)	0,0005
Кількість колосків на колосі	21,5 (19,58-22,5)	24,0 (21,48-24,0)	17,5 (14,75-18,00)	0,0018
Кількість зерен	56,5 (54,75-)	65,0 (62,5-)	44,5 (43,5-)	0,0006

у колосі	60,5)	68,25)	46,25)	
Вага 1000 зерен (г)	54,6 (54,03- 55,5)	59,6 (59,05- 60,18)	48,8 (47,85- 50,15)	0,0005
Біологічна врожайність (т/га)	17,0 (16,54- 17,83)	19,37 (18,99- 19,74)	13,83 (13,65- 14,29)	0,0005
Урожайність зернових (т/га)	6,94 (6,75- 7,02)	8,48 (8,46-8,5)	5,72 (5,68- 5,89)	0,0005
Урожайність соломи (т/га)	10,09 (9,79- 10,43)	11,41 (10,97- 11,55)	8,07 (7,88- 8,56)	0,0005

Результати інтегрального порівняння груп за всіма досліджуваними показникам наведено на рисунку 3.1.

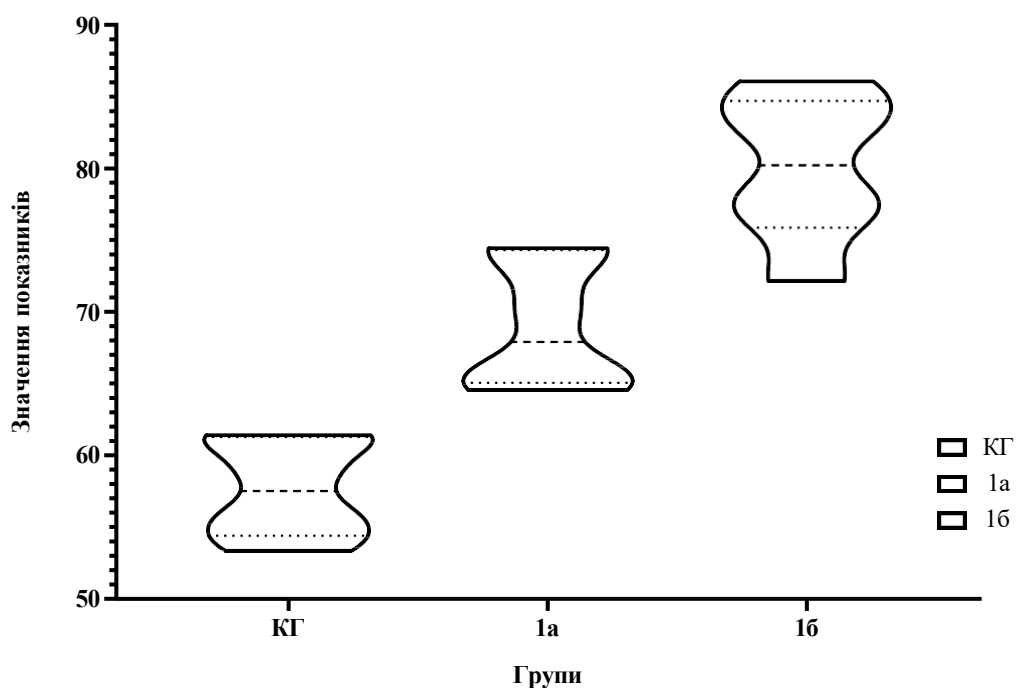


Рис. 3.1 – Інтегральне порівняння груп за досліджуваними показникам

За усіма досліджуваними показниками, окрім, висоти рослин, позакореневе підживлення показує достовірну ефективність.

Наведемо результати порівняння впливу позакореневого підживлення озимої пшениці різними концентраціями водного екстракту *P. cornisopriae* на кількість колосків на квадратний метр, довжину колоса, вагу колоса, кількість колосків на колос, кількість зерен на колос, масу 1000 зерен пшениці

Таблиця 3.2.

Вплив позакореневого підживлення озимої пшениці різними концентраціями водного екстракту *P. cornisopriae* на кількість колосків на квадратний метр, довжину колоса, вагу колоса, кількість колосків на колос, кількість зерен на колос, масу 1000 зерен пшениці

Показники	Групи		p
	1a	1б	
Висота рослини (см)	103,0 (93,75-110,8)	110,5 (102,3-118,5)	0,1488
Суша маса на рослину (г)	19,2 (18,3-20,5)	22,5 (21,73-23,23)	0,0043
Кількість колосків на м ²	408,7 (391,0-471,6)	508,0 (451,6-540,8)	0,0304
Довжина колоса (см)	12,3 (11,75-12,95)	14,1 (13,0-14,38)	0,0128
Вага колоса (г)	34,8 (31,4-36,8)	47,9 (44,63-)	0,005
Кількість колосків на колосі	21,5 (19,58-22,5)	24,0 (21,48-24,0)	0,155
Кількість зерен у колосі	56,5 (54,75-60,5)	65,0 (62,5-68,25)	0,0043
Вага 1000 зерен (г)	54,6 (54,03-55,5)	59,6 (59,05-60,18)	0,0022

Біологічна врожайність (т/га)	17,0 (16,54- 17,83)	19,37 (18,99- 19,74)	0,0022
Урожайність зернових (т/га)	6,94 (6,75-7,02)	8,48 (8,46-8,5)	0,0022
Урожайність соломи (т/га)	10,09 (9,79- 10,43)	11,41 (10,97- 11,55)	0,0022

Дослідження впливу позакореневого підживлення озимої пшениці 10% та 20 % концентраціями водного екстракту *P. cornu-scorpiae* показує достовірну ефективність 20% розчину за всіма досліджуваними показниками, крім висоти рослини та кількості колосків на колосі.

Важливо відмітити, що кількість колосків у колосі є важливим компонентом продуктивності пшениці, що тісно пов'язаний із довжиною колосу та врожайністю. Відсутність вірогідної різниці саме за цими двома показниками може свідчити, що вони є інтегральним індикатором ефективності фітопрепаратів і цей показник бути використаний для оцінки їхньої стимулювальної дії.

За результатами кореляційного аналізу показників дослідних груп встановили тісний прямий кореляційний зв'язок між показниками ваги колоса та висоти рослини ($R=-0,99$; $p=0,006$), довжини колоса та біологічної врожайності ($R=0,89$; $p=0,028$), довжини колоса та врожайності зернових ($R=0,93$; $p=0,017$), біологічної врожайності та врожайності соломи ($R=0,94$; $p=0,017$). Встановлено також тісні обернені кореляційні взаємозв'язки між показниками кількості колосків на колосі та висотою рослини ($R=-0,94$; $p=0,01$), кількості колосків на колосі та біологічною врожайністю ($R=-0,84$, $p=0,04$).

Отже, індикативними показниками ефективності слід вважати саме висоту рослин та кількість колосків на колосі. Можемо стверджувати, що кращу стимулювальну дію на ріст і розвиток озимої пшениці має 10% розчин *P. cornu-scorpiae*, попри достовірно кращий вплив на ріст пшениці 20% розчину за окремими показниками.

3.2. Рекомендації виробництву

3.2.1. Рекомендації для вирощування грибів *Pleurotus cornucopiae*

У частині використання відпрацьованого грибного субстрату потрібне використання останнього як цінної сировини для рослинництва, адже ці відходи містять залишки міцелію, β -глюкани, органічні речовини та поживні елементи, що роблять його ефективним органічним добривом для польових культур.

У частині підготовки субстрату його слід після завершення плодоношення висушити до вологості не більше 25–30% для запобігання розвитку небажаної мікрофлори. Рекомендована норма внесення під озиму пшеницю становить 5–10 т/га під основний обробіток ґрунту. Ефективність використання відпрацьованого грибного субстрату підвищується у процесі компостування протягом 2–4 тижнів у пропорції 1:1.

Використання відпрацьованого субстрату дозволить зменшити витрати на мінеральні добрива на 20–30%, покращити структуру ґрунту, підвищити вміст органічної речовини та катіонообмінну здатність; знизити навантаження на довкілля за рахунок утилізації відходів грибного виробництва.

3.2.2. Рекомендації для вирощування грибів і озимої пшениці

Застосування двократного позакореневого підживлення (в ранковій або вечірній годині) з інтервалом у 10–14 днів екстрактом *P. cornucopiae* для позакореневого підживлення озимої пшениці рекомендується у концентрації 10% для обприскування рослин у фазах початку виходу в трубку та прапорцевого листка. Таке обприскування сприяє збільшенню довжини колоса на 45%, ваги колоса – майже удвічі, маси 1000 зерен – на 22%, кількості зерен у колосі – а 46%, а також сприяє підвищенню урожайності зерна на 48%.

ВИСНОВКИ

1. Біокомпозиції на основі гриба *Pleurotus cornucopiae* мають виражений позитивний вплив на ріст, розвиток та продуктивність озимої пшениці сорту «Ірун».

2. Позакореневе дворазове підживлення озимої пшениці 10% водним екстрактом *P. cornucopiae* забезпечило достовірне ($p < 0,05$) підвищення основних показників структури врожаю порівняно з контролем – урожайність зерна збільшилася на 48%.

3. 20% екстракт виявив меншу ефективність, що свідчить про дозозалежний характер дії препарату і пригнічення росту у більш високих концентраціях.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Sharma A, Sharma S, Kaur M. Spent mushroom waste: An emerging bio-fertilizer for improving soil health and plant productivity. In: Sarma BK, editor. New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering: Sustainable Agriculture: Revitalization through Organic Products. Amsterdam: Elsevier; 2022. p. 345-354. doi: 10.1016/B978-0-323-85579-2.00010-1.
2. Afsar M., Zia A., Us Salam M. B., Ahmad, M. N., Khan A. A., ul Haq T., Aziz T. et al. A multifaceted analysis of spent mushroom substrate of selected oyster mushrooms for enzymatic activity, proximate composition, and antimicrobial activity. Italian Journal of Food Science. 2024; 36(1): 165-174.
3. Juárez Hernández JE.O., Pérez Zavala M.L., Román Reyes M., Barboza-Corona J.E., Macías-Sánchez K.L. Overview of *Pleurotus* spp., edible fungi with various functional properties. Int. Food Res. J. 2023; 30 (5): 1.
4. Organelle [Електронний ресурс] / Режим доступу: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/organelle/?taxon=5320>
5. Genome [Електронний ресурс] / Режим доступу: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/assembly>
6. Structure [Електронний ресурс] / Режим доступу: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/icn3d/full.html?&mmdbid=270253&bu=0&showanno=1&source=full-feature>
7. Li H., Tian Y., Menolli N. et al. Reviewing the world's edible mushroom species: A new evidence-based classification system Comp. Rev. Food Sci. Food Saf. 2021; 20:1982-2014, 10.1111/1541-4337.12708
8. Zhao P., Ji S.P., Cheng X.H., Bau T., Dong H.X., Gao X.X. DNA barcoding mushroom spawn using EF-1 α barcodes: a case study in oyster mushrooms (*Pleurotus*) Front. Microbiol. 2021; 12: Article 624347, 10.3389/fmicb.2021.624347

9. Wang Y, Zeng F, Hon CC, Zhang Y, Leung FC. The mitochondrial genome of the Basidiomycete fungus *Pleurotus ostreatus* (oyster mushroom). FEMS Microbiol Lett. 2008 Mar; 280(1):34-41. doi: 10.1111/j.1574-6968.2007.01048.x
10. Virág M., Merényi Z., Csernetics Á., Földi C., Sahu N., Liu X. et al. Evolutionary morphogenesis of sexual fruiting bodies in basidiomycota: toward a new evo-devo synthesis Microbiol. Mol. Biol. Rev. 2022; 86 (2022):Article e00019-21, 10.1128/MMBR.00019-21
11. Raman K.Y., Jang Y.L., Oh M., Oh J.H., Im H. Lakshmanan V. Sabaratnam Cultivation and nutritional value of prominent *Pleurotus* spp.: an overview Mycobiology. 2020; 49 (1) (2020): pp. 1-14, 10.1080/12298093.2020.1835142
12. Borah T.R., Singh A.R., Paul P., Talang H., Kumar B., Hazarika S. Spawn production and mushroom cultivation technology ICAR Res. Complex NEH Reg. 2019; 21: 46
13. Dey B., Ador M.A.H., Haque M.M.U., Ferdous J., Halim M.A., Uddin et al. Ahmed Strategic insights for sustainable growth of mushroom farming industry in Bangladesh: a comprehensive evaluation using SWOT-AHP and TOPSIS frameworks Heliyon. 2024; 10 (17) 10.1016/j.heliyon.2024.e36956
14. Bo X, Liu Y, Zhang H, Su C, Miao Y. Synergistic effects of beneficial microbial inoculants and SMS-amendments on improving soil properties and Pinus seedling growth in degraded soils. Front Microbiol. 2025 Sep 1;16:1608689. doi: 10.3389/fmicb.2025.1608689
15. Certification of Mushroom Cultivation [Электронный ресурс] / Режим доступа: <https://organicstandard.ua/en/services/inspectionandcertification/mushroom-farming>
16. Cultivator Exports Bill of Lading [Электронный ресурс] / Режим доступа: <https://www.volza.com/p/cultivator/export/bill-of-lading-53193-0-224381/>

17. Hestbjerg H., Arentsen Willumsen P., Christensen M., Andersen O., Jacobsen S. J. Scale Bioremediation Of Tar Contaminated Soil With Commercial Mushroom *Pleurotus Ostreatus* Refuse WIT Transactions on Ecology and the Environment. 2002; 10.2495/oil020211 [Электронный ресурс] / Режим доступа: <https://www.witpress.com/elibrary/wit-transactions-on-ecology-and-the-environment/59/805>
18. Ramadass K., Smith E., Palanisami T., Mathieson G., Srivastava P., Megharaj M. et al. Evaluation of constraints in bioremediation of weathered hydrocarbon-contaminated arid soils through microcosm biopile study Int J Environ Sci Technol. 2015; 3597-3612, 10.1007/s13762-015-0793-2
19. Naseri M., Barabadi A., Barabady J. Bioremediation treatment of hydrocarbon-contaminated Arctic soils: influencing parameters Environ Sci Pollut Res. 2014; 21: 11250-11265 10.1007/s11356-014-3122-2
20. Daccò C., Girometta C., Asemoloye M.D., Carpani G., Picco A.M., Tosi S. Key fungal degradation patterns, enzymes and their applications for the removal of aliphatic hydrocarbons in polluted soils: a review. Int Biodeterior Biodegrad. 2020; 147: 104866, 10.1016/j.ibiod.2019.104866
21. Varjani S.J. Microbial degradation of petroleum hydrocarbons Bioresour Technol. 2017; 223: 277-286, 10.1016/j.biortech.2016.10.037
22. Winqvist E., Björklöf K., Schultz E., Räsänen M., Salonen K., Anasonye F. et al. Bioremediation of PAH-contaminated soil with fungi – From laboratory to field scale. Int Biodeterior Biodegrad. 2014; 86:238-247, 10.1016/j.ibiod.2013.09.012
23. Prenafeta-Boldú F.X., de Hoog G.S., Summerbell R.C. Fungal Communities in Hydrocarbon Degradation Microbial Communities Utilizing Hydrocarbons and Lipids: Members, Metagenomics and Ecophysiology, Springer International Publishing, Cham. 2019; 1-36, 10.1007/978-3-319-60063-5_8-2
24. Chikere C.B., Okpokwasili G.C., Chikere B.O. Monitoring of microbial hydrocarbon remediation in the soil 3 Biotech. 2011; 1:117-138, 10.1007/s13205-011-0014-8

25. Espinosa-Ortiz E.J., Rene E.R., Gerlach R. Potential use of fungal-bacterial co-cultures for the removal of organic pollutants. Crit Rev Biotechnol. 2022; 42: 361-383 [10.1080/07388551.2021.1940831](https://doi.org/10.1080/07388551.2021.1940831)
26. Ossai I.C., Ahmed A., Hassan A., Hamid F.S. Remediation of soil and water contaminated with petroleum hydrocarbon: a review. Environ Technol Innov. 2020; 17: Article 100526, [10.1016/j.eti.2019.100526](https://doi.org/10.1016/j.eti.2019.100526)
27. Liu X., He L., Zhang X., Kong D., Chen Z., Lin J. et al. Bioremediation of petroleum-contaminated saline soil by *Acinetobacter baumannii* and *Talaromyces* sp. and functional potential analysis using metagenomic sequencing Environ Pollut. 2022; 311: Article 119970, [10.1016/j.envpol.2022.119970](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119970)
28. Vinklárková K., and Sladký Z. Exogenous Regulators in the Mycelium of *Pleurotus Ostreatus* after Exogenous Application. Folia Microbiologica. 1978; 23(1): 55–59. <https://doi.org/10.1007/bf02876596>.
29. Amrith Ra, Heera G. A. Paradigm Shift in Agriculture: Using Mushroom Metabolites for Sustainable Plant Disease Control and Crop Health. Journal of Advances in Biology & Biotechnology. 2025; 28 (8): 598-612. <https://doi.org/10.9734/jabb/2025/v28i82733>
30. Jesenak M., Majtan J., Rennerova Z., Kyselovic J., Banovcin P., Hrubisko M. Immunomodulatory effect of pleuran (β -glucan from *Pleurotus ostreatus*) in children with recurrent respiratory tract infections. Int. Immunopharmacol. 2013;15:395–399. doi: [10.1016/j.intimp.2012.11.020](https://doi.org/10.1016/j.intimp.2012.11.020).
31. Terpenes [Электронный ресурс] / Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/mesh/68013729>
32. Khan M.A., Tania M. Nutritional and medicinal importance of *Pleurotus* mushrooms: An overview. Food Reviews International. 2012; 28(3): 313–329
33. Othman N.Z., Sarjuni M.N.H., Rosli M.A., Nadri M.H., Yeng L.H., Ying O.P., Sarmidi, M.R.. Spent mushroom substrate as biofertilizer for

agricultureapplication. In Valorisation of Agro-industrial Residues. 2020; I (Biological Approaches): 37–57

34. Identification of pathogenic fungi [Электронный ресурс] / Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nlmcatalog/?term=Cladosporium%20spp>

35. pleurotin [Supplementary Concept] [Электронный ресурс] / Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/mesh/?term=Pleurotin>

36. *Alternaria alternata* [Электронный ресурс] / Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/taxonomy/5599/>

37. Awad M., Hassan A. Evaluation of the pleurotin efficacy extracted from *Pleurotus* spp. in controlling leaf spot disease caused by *Alternaria alternata* on broad bean. Euphrates Journal of Agricultural Science. 2023; 15(2):120–130

38. Trouvelot S., Héloir M.C., Poinssot B., Gauthier A., Paris F., Guillier C., Combier M., Trdà L., Daire X., Adrian M. Carbohydrates in plant immunity and plant protection: Roles and potential application as foliar sprays. Front. Plant Sci. 2014;5:592. doi: 10.3389/fpls.2014.00592.

39. Ménard R., de Ruffray P., Fritig B., Yvin J.C., Kauffmann S. Defense and resistance-inducing activities in tobacco of the sulfated β -1, 3 glucan PS3 and its synergistic activities with the unsulfated molecule. Plant Cell Physiol. 2005;46:1964–1972. doi: 10.1093/pcp/pci212.

40. Trouvelot S., Héloir M.C., Poinssot B., Gauthier A., Paris F., Guillier C., Combier M., Trdà L., Daire X., Adrian M. Carbohydrates in plant immunity and plant protection: Roles and potential application as foliar sprays. Front. Plant Sci. 2014;5:592. doi: 10.3389/fpls.2014.00592.

41. Palacios I., García-Lafuente A., Guillamón E., Villares A. Novel isolation of water-soluble polysaccharides from the fruiting bodies of *Pleurotus ostreatus* mushrooms. Carbohydr. Res. 2012;358:72–77. doi: 10.1016/j.carres.2012.06.016.

42. Faugeron-Girard C, Gloaguen V, Koçi R, Célérrier J, Raynaud A, Moine C. Use of a *Pleurotus ostreatus* Complex Cell Wall Extract as Elicitor of

Plant Defenses: From Greenhouse to Field Trial. *Molecules*. 2020 Feb 29;25(5):1094. doi: 10.3390/molecules25051094.

43. Almagro L., Gómez Ros L.V., Belchi-Navarro S., Bru R., Ros Barceló A., Pedreño M.A. Class III peroxidases in plant defence reactions. *J. Exp. Bot.* 2009;60:377–390. doi: 10.1093/jxb/ern277.

44. Célérier, J.; Moine, C.; Faugeron-Girard, C.; Gloaguen V. 2018. Substance biologiquement active, son procédé de fabrication et son utilisation comme agent protecteur d'un tissu biologique. Deposited on 21 December 2018 (FR 1874070).

45. *Pleurotus cornucopiae* [Електронний ресурс] / Режим доступу: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/taxonomy/5321/>

46. Zhang Y, Xu S, Li Y, Zhang Q, Wang W, Li Z. Identification and functional characterization of major gene pcms, controlling cap color formation in *Pleurotus cornucopiae*. *Appl Environ Microbiol.* 2025 Mar 19;91(3):e0189424. doi: 10.1128/aem.01894-24.

47. Kornerup, A. & Wanscher, J. H. *Methuen Handbook of Colour* 3rd edn. (Eyre Methuen, 1978).

48. Головне управління Держпродспоживслужби в Херсонській області [Електронний ресурс] / Режим доступу: <https://dpss-ks.gov.ua/novini/xvorobi-ozimix-zernovix-kultur-2>

49. Assessment of agronomic crops-based residues for growth and nutritional profile of *Pleurotus eryngii*. [Електронний ресурс] / Режим доступу: <https://www.medscape.com/medline/abstract/35544797>

ДОДАТКИ

Додаток А

Результати бібліометричного аналізу

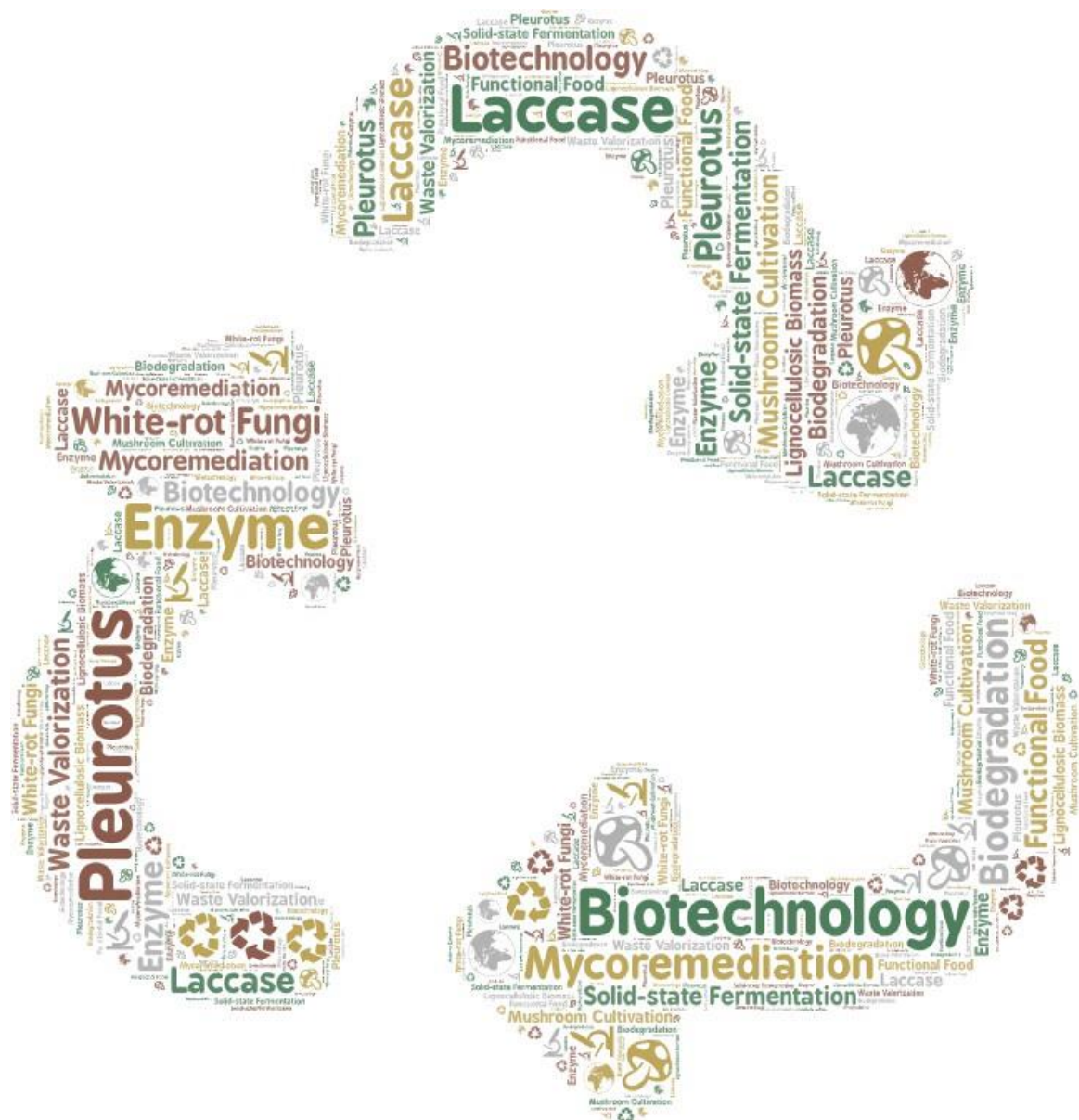


Рис. 1 – Хмара слів за темою роботи

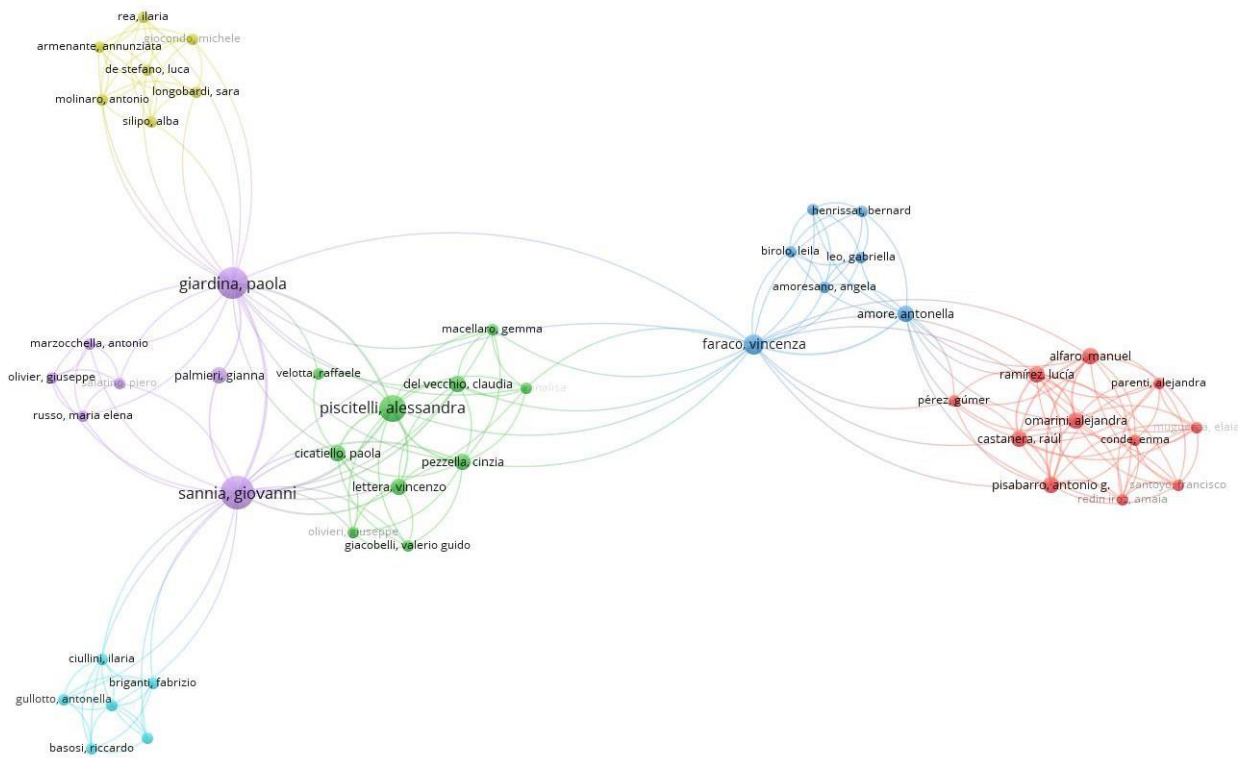


Рис. 2 – Бібліометричний аналіз за авторами публікацій