

## ЗНАЧЕННЯ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР В УМОВАХ ЗМІНИ КЛІМАТУ ТА ДЕФІЦИТУ РЕСУРСІВ

**ТИЩЕНКО А.В.** – доктор сільськогосподарських наук, старший дослідник  
*orcid.org/0000-0003-1918-6223*

Інститут кліматично орієнтованого сільського господарства  
Національної академії аграрних наук України

**ТИЩЕНКО О.Д.** – кандидат сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник  
*orcid.org/0000-0002-8095-9195*

Інститут кліматично орієнтованого сільського господарства  
Національної академії аграрних наук України

**ПІЛЯРСЬКА О.О.** – кандидат сільськогосподарських наук, старший дослідник  
*orcid.org/0000-0001-8649-0618*

Інститут кліматично орієнтованого сільського господарства  
Національної академії аграрних наук України

**КОБЛАЙ О.О.** – кандидат сільськогосподарських наук, докторант  
*orcid.org/0009-0003-9436-9844*

Інститут кліматично орієнтованого сільського господарства  
Національної академії аграрних наук України

**Вступ.** Зміна клімату призвела до частих екстремальних погодних явищ, особливо нерегулярних опадів. Це викликає біотичні і абіотичні стреси у сільськогосподарських рослин, що негативно впливають на їх продуктивність. Тому, існують серйозні проблеми отримання високих врожаїв сільськогосподарських культур та, відповідно, виробництва продуктів харчування [47, 98]. Через це зростають втрати врожаю, незважаючи на прогресивні зусилля щодо підвищення врожайності за допомогою селекції та технологічних заходів, проте вони недостатні для досягнення цілі. Тому, вирішення цих проблем потребують додаткових кроків на розробку цілеспрямованої стратегії адаптації сільськогосподарських культур до змін клімату [53, 78]. Зміна клімату, а також зростання чисельності населення, зменшення запасів ресурсів та їх деградація погіршують ситуацію, яка вже викликає тривогу. За даними FAO зараз недоїдають 768 мільйонів людей [26]. Крім того, ускладнює ситуацію збільшення засолених земель та розширення ерозії сільськогосподарських угідь у всьому світі, що приводить до зниження врожайності [75]. Через те, необхідний набір сільськогосподарських культур зі стресостійкістю та здатністю поповнювати дефіцитні ґрунтові ресурси для отримання врожаю [62].

У цьому контексті бобові культури можуть відігравати важливу роль, завдяки здатності фіксувати атмосферний азот, зберігати потенціал родючості ґрунту, що робить їх дуже привабливими для включення в сівозміни з низькими затратами, а також через їх роль у зменшенні викидів парникових газів [39, 46], та як диверсифікаційні культури в агроєкосистемах розриваючи цикли шкідників і хвороб [40].

**Аналіз останніх досліджень і публікацій. RSA кореневої системи та її компоненти.** Дослідження показали, що культури з більшою стресостійкістю, мають добре розвинену кореневу систему, відрізняються високою метаболічною діяльністю, пов'язаною з поглинанням і засвоєнням поживних речовин [62, 79, 88].

Слід відмітити, що різні культури та сорти володіють не однаковим ступенем прояву різних ознак, насамперед, урожайністю. Для розуміння варіацій у рості рослин і врожайності необхідно установити, що є визначальним у їх варіюванні. Seong-Hoon Kim та інш. у цьому питанні, виділяють оптимізований рівень розвитку кореневої системи або її архітектури (RSA). Вони вважають, що це є необхідною умовою для стійкої продуктивності рослини за різних умов і викликів з огляду на зміну клімату та дефіцит ресурсів [43]. Atkinson J.A. та інш звертають увагу на те, що будова кореневої системи (RSA) є потужним індикатором, що відображає забезпеченість рослин поживними речовинами, а також для визначення її відповідних реакцій на зовнішні подразники [2].

Тому, постає питання, що таке архітектура кореневої системи (RSA)? Архітектура кореневої системи – це складне поняття, що включає в себе елементи кореневої структури та форми кореневої системи, тому при її характеристиці зазвичай архітектура кореневої системи (RSA) описується з урахуванням форми та фізичного поширення у ґрунті коренів [71]. Серед вчених немає єдиної думки, що до поняття архітектури кореневої системи (RSA). За визначенням Marta Del Bianco та інш кількість бічних коренів, їх довжина та кут розташування бічних коренів у ґрунті складають кореневу архітектуру (RSA) [17]. Jiangan Zhao та інш. дотримуються трохи іншої точки зору та зазначають, що довжина стрижневого кореня та бічних коренів це морфологія кореневої системи й RSA, як поняття представляє кількість бічних гілок, їх кут розгалуження, тобто кут між стрижневим і бічним коренем (ARLR – angle between the rod and lateral root) [103]. Надалі цей кут, який має горизонтальне (0°) та вертикальне (до 90°) поширення у ґрунті будемо позначати як ARLR.

Інше тлумачення архітектури кореневої системи дають Heng Ye та інш без поділу на морфологію та архітектуру кореневої системи. Вони у характеристику RSA включають довжину первинного кореня, щільність біч-

них кореня та під яким кутом по відношенню до стрижневого вони розташовані у ґрунті, діаметр коренів та їх анатомію. Автори відзначають важливість цієї ознаки (RSA) у рослинництві, яка відіграє життєво важливу роль у продуктивності та адаптації рослин до різних середовищ [99]. Jonathan P. Lynch вважає, що дійсно RSA належить центральна роль у продуктивності та стійкості всіх рослинних екосистем у здатності їх існуванню, взагалі [58]. Тому, що коренева система відповідає за забезпечення рослин водою та поживними речовинами, які необхідно видобути з ґрунту. Gregory P.J. та ін. зазначають, що видобуток ресурсів є основною функцією кореневої системи і ця її здатність залежить від форми кореневої системи, яка описує різне розповсюдження коренів у ґрунті залежно від умов навколишнього середовища [31]. Проте, щоб зрозуміти будову кореневої архітектури, важливо знати, з яких елементів вона складається. Як відмічують MC Brundrett та інш. її утворюють різні структурні елементи при розташуванні їх у ґрунті [8]. Вона є дуже складною й кількість бічних коренів, їх розміщення та напрямок росту кожного кореня в системі дуже різні, навіть у генетично ідентичних рослин [63], тобто RSA складається з різних корневих сегментів, які мають різноманітні властивості, що пов'язані з процесами росту та розвитку рослини [35, 93].

**Модифікація RSA залежно від ресурсів.** Внаслідок того, що основні ґрунтові ресурси неоднорідно розподілені в ґрунті, тому й просторове розміщення коренів буде відповідним, задля здатності рослини забезпечувати себе поживними речовинами та водою [56]. З огляду на це, рослини можуть різко змінити свою кореневу архітектуру в різноманітних умовах навколишнього середовища для оптимізації росту та з урахуванням поживних речовин у ґрунті [92]. Разом з тим, RSA визначає ступінь контактів та взаємодій між рослиною та ризосферою. Причому, за архітектурою кореневої системи (RSA) рослини значно відрізняються між видами й спостерігаються значні варіації всередині видів, залежно від генотипу та середовища й таких середовищ може бути безліч, у яких можуть зростати рослини [55, 56]. Оскільки рослини демонструють високу пластичність коренів, це дозволяє рослинам модулювати свою архітектуру кореневої системи (RSA) у відповідь на навколишнє середовище [41], тому, зростає визнання того, що майбутні прирости врожайності, можуть бути досягнуті шляхом оптимізації RSA [42, 105]. На думку Sponchiado B.N. та ін. RSA завдяки своїй пластичності до змін навколишнього середовища здатна уникнути стресу від посухи, оскільки при дефіциті води коріння мають тенденцію продовжувати ріст і проникати у глибші шари ґрунту [85]. Крім того, RSA реагує на інші зовнішні умови навколишнього середовища, такі як температура, pH, поживні речовини і мікробні спільноти [3].

Залежно від того як і де розподіляються поживні речовини в профілі ґрунту, залежить площа поверхні кореневої системи, що визначається довжиною кореня його розгалуженням та кутом бічних відгалужень [61]. У різних видів сільськогосподарських культур існує велика різноманітність корневих систем, але вони мають первинний корінь (походить від зародкового

корінця) і різні типи бічних коренів. Причому додаткові корені виконують ті ж функції, що й бічні, проте розвиваються з надземних тканин. Однак, вони не тільки розвиваються як адаптивна відповідь на різні стреси, (поранення або затоплення), але також є ключовим компонентом вегетативного розмноження [5].

Зовнішні фактори, такі як доступність води та поживних речовин, можуть регулювати формування бічних і додаткових коренів та залежно від цього вони здатні заглиблюватися мілко чи глибоко [17]. Наприклад, поверхневі корені для поглинання фосфору, а глибокі – для поглинання нітратів та для забезпечення надійного закріплення рослин у ґрунті. Різноманітні види культур утворюють та використовують різні комбінації бічних або додаткових коренів, щоб досягти цілі, причому бічні корені домінують у кореневій системі дводольних, тоді як додаткові корені переважають у кореневій системі однодольних [1]. Тому, розгалуження кореневої системи за рахунок утворення бічних і додаткових коренів є важливою ознакою її пристосованості до навколишнього середовища. Вони мають спільні ключові елементи генетичної та гормональної регуляторної мережі, проте на них впливають різні механізми [5], які функціонують локально, щоб індукувати або гальмувати розгалуження коренів.

Є багато доказів того, що наявність води може регулювати кореневу архітектуру. Дефіцит води у верхніх шарах ґрунту пригнічує ріст бічних коренів у *Arabidopsis* [76] і ріст коронкових коренів у *Setaria viridis* [83]. Затоплення, з іншого боку, сприяє утворенню додаткових коренів у *Oryza sativa* L. та подовженню їх у *Arabidopsis* [51]. Генетична реакція кореневої системи у рослин на посуху та повені також дуже не проста та складні варіації відмічались в обох випадках [38, 69].

Таким чином, розуміння розвитку та архітектури коренів містить потенціал для використання та маніпулювання характеристиками коренів як для оптимізації поглинання поживних речовин, фіксації азоту та збільшення врожайності, що дозволяє здійснити дуже необхідний новий етап у сільськогосподарському господарстві [18]. Наприклад, Melissa D. та інш. припускають, що архітектурна пластичність і кореневий диморфізм та додатковий ріст різних класів коренів, можуть бути важливими засобами для оптимізації отримання багатьох ґрунтових ресурсів. Їх результати досліджень підтверджують гіпотезу про те, що існують компроміси між елементами кореневої архітектури для отримання кількох ресурсів, особливо коли ресурси по-різному локалізовані в профілі ґрунту [34]. Доступність поживних речовин має глибокий вплив на RSA, змінюючи кількість, довжину, кут розміщення коренів у ґрунті, їх діаметр, а також кількість корневих волосків [6]. Коли коріння росте в умовах дефіциту фосфору, то воно демонструє більш дрібну архітектуру, що є результатом інгібування росту первинного кореня та збільшення утворення бічних коренів [95]. Навпаки, ріст рослин за дефіциту азоту стимулює зростати первинний корінь, але не ініціює подовження бічного кореня [52, 54]. За сильного дефіциту азоту утворення бічних коренів майже повністю відсутнє [45]. Ці приклади вказують на те, що різниця в доступності поживних речовин може впли-

нути на RSA, яка залежить від типу поживних речовин та їх концентрації у ґрунті [74]. Архітектурна пластичність і кореневий диморфізм, досягнутий шляхом додаткового росту різних класів коренів, можуть бути важливими засобами для оптимізації отримання багатьох ґрунтових ресурсів [34].

Тому, необхідно, насамперед, визначити пріоритетність властивостей, які сприяють отриманню кількох основних мінеральних елементів й таким чином можна створювати кореневі ідеотипи для багатьох середовищ. Залежно від рухливості основних елементів, глибини їх залягання у профілі ґрунтів та від потреби рослин. Автори, ці елементи розділили на три групи. Група 1 включає N, S, K, B і P. Виняток становить P, який мало рухливий, але має важливе значення для зростання та розвитку рослин. Група 2 включає Fe, Zn, Cu, Mn і Ni. Третя група містить мінеральні елементи, які рідко впливають на врожайність [94]. Дослідження Dunbabin V. та інш. на прикладі модельних рослин показали, що із глибоким стрижневим коренем та високою здатністю швидко розвивати підвищену щільність коренів у верхньому шарі ґрунту рослини здатні поглинати воду та нітрати, як у верхніх шарах ґрунту так й глибоких, цим мінімізуючи стрес від посухи і максимально вбираючи нітрати. Це свідчить про те, що для покращення здатності захоплювати нітрати рослинам слід збільшити щільність бокових коренів першого порядку, а також повинен бути швидкий ріст довжини коренів у верхньому шарі ґрунту у перший період росту рослин. Так, повідомляється про пристосувальні властивості архітектури RSA рослин до умов Австралії, коли рослини швидко формують високу щільність бокових коренів у верхній частині ґрунту на початку сезону дощів для поглинання нітратів, бо пізніше нітрати вимиваються. Але, для забезпечення доступу до глибоко накопиченої води та нітратів, пізніше в сезоні, відбувається інтенсивний ріст стрижневого кореня [22].

Загальна концепція процесу коренеутворення полягає в тому, що на початку розвитку рослин, оскільки первинний корінь проникає в глибші шари ґрунту, рослині вигідно формувати неглибокі корені для отримання ресурсів верхнього шару ґрунту, які включають нерухомі ресурси, такі як P, K та амоній, а також рухливі – вода та нітрати, які ще не були поглинені з верхнього шару ґрунту рослинами та не зазнали випаровування й вимивання. [60]. У цьому плані цікаві дослідження проведені на квасолі. При ідентифікації генотипів квасолі за RSA було виявлено, три групи генотипів за посухостійкістю та врожайністю: 1) генотипи з більшою розгалуженістю, щільністю бічних коренів та довжиною стрижневого кореня й високою врожайністю розглядалися як глибоко вкорінені та придатні для середовища з водним стресом; 2) генотипи з меншою щільністю бічних розгалужень були ідентифіковані як неглибокі та придатні для середовищ із низьким вмістом фосфору; 3) генотипи з кореневою системою з нижчою розгалуженістю стрижневого кореня які відрізнялися низькою врожайністю не були адаптовані ні до низького P, ні до стресу від посухи [12]. Внаслідок чого вчені приходять до висновку, що доступність фосфору регулює ріст коренів у різних

середовищах, реакція кореня на доступність фосфору варіює залежно від генотипу та існує зв'язок між адаптацією до низької доступності фосфору та здатністю розміщувати корені в неглибоких горизонтах ґрунту в умовах фосфорного стресу [49]. Таким чином, коріння виявляють специфічні реакції в різних середовищах, наприклад під впливом водного стресу проникають глибоко в ґрунт і розгалужену кореневу систему можна розглядати як ключову ознаку посухостійкості рослин [27]. Результати досліджень Wenli Quan та інш. показали, що сорти люцерни стійкі до посухи характеризувалися більшою кількістю бічних коренів, вищою надземною і підземною біомасою на рослину та високим рівнем виживання [73].

Сильний вплив на морфологію, архітектуру коренів і холодостійкість люцерни має зрошення. Наприклад, поверхнєве зрошення сприяє росту та розвитку рослин, включаючи збільшення надземної та підземної біомаси, зокрема, довжини бічного кореня, діаметра стрижневого кореня, площі поверхні кореня, його об'єму та кількості кореневих розгалужень, які є корисними властивостями для покращення ефективності поглинання коренем води та поживних речовин [104]. Бічні корені є одним із компонентів кореневої системи, які відіграють важливу роль у поглинанні води. На розвиток бічних коренів і їх зростання впливає складна взаємодія різних факторів, насамперед, навколишнє середовище та гормони [13, 63]. Тому фізіологічна функція всієї кореневої системи значною мірою визначається ступенем розвитку бічних коренів, які служать не тільки фізичними якорями в ґрунті, але й забезпечують рослини водою та поживними речовинами із ґрунту для підтримки їх росту та розвитку. Вони, як правило, складають більшу частину кореневої системи. Через те, пластичність розвитку бічних коренів може бути використана як маркер здатності рослини адаптуватися до змін ґрунтових умов [102].

Відмічається, що формування бічних коренів (LR) та утворення нових, регулюється гормонами та середовищем. Основна роль у цьому процесі належить ауксину як триггеру в формуванні LR [28].

Крім того, важливою ознакою, що реагує на стрес, є кут кореня (ARLR), що має горизонтальне та вертикальне поширення у ґрунті [14]. Наприклад, ARLR кореня впливає на глибину поширення кореня, а отже, на продуктивність рослини в умовах нестачі поживних речовин і води [16, 89]. Trachsel S. та інш. відмічають, що круті кути росту забезпечують глибше вкорінення та захоплення рухомих поживних речовин у глибоких у горизонтах ґрунту [89].

Ця ознака була використана для класифікації сортів сої за посухостійкістю. Чутливий до посухи сорт характеризувався дрібною кореневою системою та з кутом розповсюдження кореня  $<40^\circ$  по відношенню до стрижневого кореня. Посухостійкий – мав глибоке вкорінення з кутом  $>60^\circ$ , середньостійкий – із кутом залягання  $40-60^\circ$  [27].

Отже, розгалужена коренева система з глибокими, тонкими коренями мають високий потенціал для використання води та її регулювання у ґрунті під час посухи [20]. Ке Yі та інш. звертають увагу, що при гене-

тичному вдосконаленні Р-ефективних генотипів цукрової тростини необхідно враховувати найбільш дрібні корені [100]. Крім перелічених архітектурних ознак, що формуються у верхньому шарі ґрунту, які важливі для отримання нерухомих поживних речовин з ґрунтів, слід зважати й генетичні відмінності в довжині та щільності кореневих волосків значущі для отримання речовин, таких як фосфор і калій [59].

За даними Lynch J.P. у селекційному процесі звичайної квасолі (Мозамбик) основна увага була приділена таким елементам кореневої системи, як щільності бічних коренів, куту (ARLR) зростанню коренів, довжині та кількості кореневих волосків, що є основними сегментами кореневої систем та покращують поглинання фосфору і води [62]. Таким чином були створені нові лінії з кращими кореневими фенотипами, що мали в 2,5 рази більшу врожайність, ніж найкращі існуючі лінії в регіональних середовищах. Вони також забезпечили кілька агроєкологічних переваг, включаючи краще використання фосфоритів та більшу біологічну фіксацію азоту [33].

**Контроль розвитку архітектури кореневої системи мікроорганізмами: PGPR-бактерії та AMF.** Слід зазначити, що на архітектуру кореневої системи впливають, не тільки ті фактори, про які говорилося раніше, але ще й мікроорганізми: бактерії та гриби. Тому встановлення корисних взаємодій між рослинами та мікроорганізмами ризосфери має важливе значення, насамперед для виживання рослин в умовах зниженої доступності поживних речовин та води. Тим більше виявлено, що мікроорганізми значною мірою контролюють архітектуру коренів рослин та викликають безліч модифікацій у морфології коренів, особливо їх розгалуження [30]. Застосування арбускулярної мікоризи (AMF) та PGPR-бактерій (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) змінюють та покращують архітектуру кореневої системи при цьому збільшують довжину кореня, діаметр кореня, сприяють росту кореневих волосків та розвитку бічних коренів, але ефект їх застосування залежить від рослини-господаря та активності, стабільності й стимулюючої дії мікробних інокулянтів [48, 64]. Ризобактерії PGPR мають здатність контролювати архітектуру кореневої системи (RSA). Крім того, вегетативний ріст і фізіологічні процеси всієї рослини також перебувають під їх контролем [90]. Загальною рисою бактерій, як вважають Gopin et al., є модифікація бічних коренів. Результати їх досліджень показують, що більшість штамів бактерій змінюють архітектуру кореневої системи та часто зміни щільності бічних коренів корелюють зі змінами первинного росту коренів, але не завжди, оскільки формування бічного кореня відбувається незалежно від розвитку первинного кореня [30]. Модифікація архітектури кореневої системи при інокуляції PGPR відбувається за допомогою фітогормонів та інших сигналів, які стимулюють розвиток бічного розгалуження коренів і кореневих волосків, що сприяє збільшенню поверхні коренів та покращенню поглинання поживних речовин рослиною. Тому, застосування PGPR це важлива умова для стимулювання росту та розвитку рослин та є одним із суттєвих чинників поліпшення кореневої системи [19,

64]. Наприклад, у саджанців *Elaeis guineensis*, інокуляція *Rhizobacteria modify* змінювала архітектуру коренів, при цьому збільшувала кореневу систему: об'єм коренів на 46,7%, загальну довжину кореня на 28,4%, загальну площу поверхні на 42,5%, діаметр на 43,7% і розгалужень на 115% [50], у *Cárthamus tinctorius* – довжину кореня на 74% [68]. Використання диких штамів *Azospirillum brasilense* Sp245 і Sp7 у пшениці викликала значне зменшення довжини кореня, але збільшення кількості кореневих волосків [21], у розсади томатів *Azospirillum brasilense* Sp245 сприяла формуванню як бічних, так і додаткових коренів. Застосування *Azospirillum brasilense* ATCC 29710 на рисі збільшувала подовження кореня, площу поверхні кореня, суху речовину кореня та розвиток бічних коренів і кореневих волосків [24]. Рослини люцерни інокульовані штамом GM *Rhizobium* збільшували ступінь розгалуження та кількість бічних коренів [4]. Використання *Bradyrhizobium japonicum* на сої сприяла модифікації архітектури кореневої системи через збільшення маси коренів, середнього діаметру, товстих коренів та посилення симбіозу сої [29]. Але мабуть має значення і сорт культури та штам *Rhizobium* тому, привертає увагу той факт, що у дослідженнях Dilfuza Egamberdieva та інш., роздільна інокуляція сої звичайним штамом *Bradyrhizobium japonicum* USDA110 сприяла тільки стимуляції росту рослин, а солестійким штамом TSAU1 – колонізації кореневої системи та посиленню симбіозу. Однак, спільна інокуляція цими штамми викликала синергізм та покращила солестійкість, водночас відбулася зміна архітектурних характеристик кореня: збільшилася довжина кореня, площа та об'єм кореня, а також посилюється бульбочкоутворюючий процес, що покращує забезпеченість рослин азотом [23].

Використання мікоризних грибів AMF, загалом, впливає на розвиток кореневої системи шляхом збільшення ступеня розгалуження коренів [15], збільшення загальної довжини, площі поверхні та об'єму коренів [67], тобто модифікація архітектури RSA може бути також різною, залежно від культури та виду AMF. Наприклад у цибулі-пореню, при колонізації AMF *Glomus sp.* спостерігається більше розгалуження вторинних коренів, що призводить до збільшенню загальної довжини кореневої системи [7]. Подібним чином, коли рослини винограду звичайно інфіковані AMF (*G. fasciculatum*), зростала кількість бічних частин усіх порядків кореня, а отже, і збільшується загальна довжина кореня [80]. У рисі колонізація *Glomus intraradices* індукує зміни архітектуру кореня, а саме, AMF стимулює подовження коронкового кореня, додатково збільшує частоту їх ініціації для обох типів бічних коренів – тонкого й великого [32]. Інокуляція апельсина трійчастого арбускулярними мікоризними грибами (*G. mosseae*, *G. versiforme*) значно збільшувала площу кореня, об'єм і загальну довжину кореня, але зменшувала середній діаметр кореня [106]. Застосування AMF на рослинах *Medicago ruthenica* L. сприяла зростанню довжини кореня та кількості кореневих відгалужень, одночасно знижуючи об'єм та середній діаметр кореня. Однак, багатосторонні симбіози, створені між AMF, *Bacillus*, *Rhizobium* і *Medicago ruthenica*, мали значний негативний вплив на довжину

коренів рослин. Разом з тим, подвійна інокуляція AMF і *Rhizobium* показала синергетичну дію на збільшення площі кореневої поверхні, але антагоністичну дію на середній діаметр і об'єм коренів [101]. Значне зростання кількості додаткових коренів відбувається у всіх сортів бананів при комбінованій обробці *G. manihotis* + *Bacillus sp.* Однак, використання, тільки PGPB, не впливає на морфологію кореня бананів [37].

Таким чином, розробка нових сортів сільськогосподарських культур із покращеним використанням ґрунтових ресурсів є важливою стратегічною метою теперішнього часу та культури з ефективним використанням поживних речовин стануть важливою частиною в системах землеробства. Хоча більшість поживних речовин для рослин можуть обмежувати ріст рослин у певних ґрунтах, найбільш універсальними поживними речовинами у цих процесах є N, P і K. Таким чином, зростання врожаю часто обмежується двома мобільними ресурсами, водою та нітратами, а також двома нерухомими ресурсами – P і K [57, 59]. Слід враховувати, що адаптивна цінність пластичності обмежена чіткими генетично контрольованими реакціями на різні умови середовища. Тому, селекціонерам необхідно зважати на конкретну реакцію певної ознаки або набору ознак на визначений абіотичний стрес, того що генотипи, які характеризуються пластичною реакцією на дефіцит вологи, мають різний набір генів у порівнянні з генотипами із пластичною реакцією на інші абіотичні стреси [81, 82]. Тобто зусилля селекції, повинні бути спрямовані на створення сортів, які є пластичними до широкого діапазону середовищ і стресів. Оскільки кожна пластична реакція на вплив навколишнього середовища має певну генетику, використання пластичності як критерію відбору є складним завданням для селекціонерів, які повинні орієнтуватися на кожну пластичну реакцію на конкретне середовище чи стрес [33]. Через те, включення певних ознак коренів у селекцію дозволить створити зародкову плазму з необхідними ознаками для задоволення виробничих потреб на різноманітних типах ґрунтів та при різних кліматичних сценаріях [66].

**Фенотипування RSA.** Хоча кількість повідомлень, пов'язаних з RSA, швидко зростає, коренева система залишається погано вивченою порівняно з надземними частинами рослин через обмеження та труднощі прямого фенотипування кореневої системи. Це є основним вузьким місцем у вивченні та використанні властивостей коренів для підвищення продуктивності сільськогосподарських культур як в оптимальних, так і стресових умовах [25, 44]. Через їх підземне розташування обмежена здатність фенотипувати та відбирати рослини з бажаними характеристиками RSA. Зусилля селекції рослин, спрямовані на модифікацію властивостей коренів, можуть призвести до отримання нових, більш стійких до стресу культур і підвищення врожайності.

Для вирішення проблеми фенотипування RSA, дослідники виділяють три позиції: добре контрольовані лабораторні методи, які дають змогу автоматично фенотипувати RSA [36, 70], помірно контрольовані тепличні методи [96] та польові методи [105], де є можливість досліджувати зрілі кореневі системи у реальних

ґрунтових умовах у полі [9] із застосуванням інтегрованого способу, що поєднує візуальну оцінку, ручні вимірювання та аналіз зображення [11].

В теплиці умови зростання обмежені простором і менш ефективно відображають реальну можливість формування коренів [99], яка дуже динамічна і на неї сильно впливають не тільки вода, поживні речовини та температури ґрунту, а й взаємодії рослин із ґрунтом [72]. Rich S. M., Christopher J. та ін. відмічають низьку кореляцію між RSA рослин, вирощених у високо контрольованих ростових камерах або у теплицях, і рослин, вирощених у польових експериментах [77]. Потрібне широке і масштабне фенотипування коренів у польових умовах, щоб отримати вихідні дані для селекції культур з оптимальною RSA з метою пом'якшення наслідків зміни клімату [10]. Багато дослідників розробляють технології, які дозволяють високопродуктивне фенотипування ознак RSA в польових умовах та особливу увагу приділяють останнім досягненням у зображенні та аналізу рослин [84, 86, 87]. Фенотипування кореневої системи, проводиться на викопаних рослинах, вирощених у полі, як один із прикладів, з вимірюванням ознак кореня з застосуванням цифрового зображення та програмного забезпечення [11, 89]. Використання методів на основі зображень для вимірювання властивостей кореневої системи, дозволяє отримати непогані результати. Аналіз даних показав, що платформа, наприклад, PhenoRoots дає можливість швидко отримувати надійні дані з високим ступенем точності та допоможе краще зрозуміти складні взаємодії, які формують кореневі системи рослин та їх адаптивні реакції на зміни навколишнього середовища [65]. Інтерес представляє та платформа, яка для фенотипування потребує мало часу, праці і мета може бути досягнута з мінімальними витратами. Для виконання цього необхідно вирощування сільськогосподарських культур в особливих польових умовах, таких як піщані ґрунти, який мають великий потенціал, оскільки спеціфічне ґрунтове середовище забезпечує не тільки сильне зростання коренів, але також швидке та зручне фенотипування коренів без великої втрати коріння [10]. Як відмічають Zhanou Xu та ін. у селекційних програмах по люцерні фенотипування архітектури кореневої системи (RSA) залишаються рідкісними; незважаючи на те селекція на розгалужені та стрижневі типи кореневої системи триває. Проте для фенотипування здебільшого використовують візуальну оцінку ознак або суб'єктивну класифікацію за різними типами коренів. Хоча методи, засновані на зображенні, були розроблені, але у практичній селекції вони обмежені та не завжди влучні. Автори використовували зображення та кілька програмних алгоритмів і лише тоді завдяки доповненню до зображення, точність фенотипування була покращена до 97%. Цей глибокий підхід до вивчення дозволив точно класифікувати фенотипи RSA люцерни [97].

Таким чином досягнення у високопродуктивному фенотипуванні коренів дозволять зосередити зусилля на відборі ідеотипів коренів та полегшать генетичний аналіз RSA та допоможуть в ідентифікації генетичних локусів, що лежать в основі корисних агрономічних ознак [105].

**Висновки.** Будова кореневої системи (RSA) є потужним індикатором, що відображає забезпеченість рослин поживними речовинами, а також для визначення її відповідних реакцій на зовнішні фактори. Тому, вона відіграє життєво важливу роль у продуктивності та адаптації рослин до різних середовищ та їй належить центральна роль у продуктивності та стійкості всіх рослинних екосистем у здатності їх існуванню, взагалі. У характеристику RSA включають довжину первинного кореня, щільність бічних кореня та під яким кутом по відношенню до стрижневого вони розташовані у ґрунті, діаметр коренів. Зовнішні фактори, такі як доступність води та поживних речовин, регулюють формування бічних і додаткових коренів та залежно від цього вони можуть поширюватися не глибоко поверхнево або заглиблюватися. Генотипи з більшою розгалуженістю, щільністю бічних коренів та довжиною стрижневого кореня й високою врожайністю розглядалися як глибоко вкорінені та придатні для середовища з водним та азотним стресом, а генотипи з меншою щільністю бічних розгалужень, неглибокі придатні для середовищ із низьким вмістом фосфору. На архітектуру кореневої системи впливають мікроорганізми: бактерії та гриби які викликають безліч модифікацій у морфології коренів, залежно від культури, штаму ризобактерій PGPR та виду мікоризних грибів AMF. Загальною рисою Ризобактерії PGPR є модифікація бічних коренів.

Використання мікоризних грибів AMF, збільшує ступінь розгалуження коренів, збільшення загальної довжини, площі поверхні та об'єму коренів. Пряме фенотипування залишається актуальною проблемою. Тому, виділяється позиції: добре контрольовані лабораторні методи, які дають змогу автоматично фенотипувати RSA, помірно контрольовані тепличні методи та польові методи де досліджуються зрілі кореневі системи у реальних ґрунтових умовах у полі із застосуванням інтегрованого способу: візуальна оцінка, ручні вимірювання та аналіз зображення з допомогою 2D, 3D.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

- Atkinson J.A., Rasmussen A., Traini R., Voß U., Sturrock C. and et al. Branching Out in Roots: Uncovering Form, Function, and Regulation. *Plant Physiol.*, 2014, Vol. 166. P.538-550. <https://doi.org/10.1104/pp.114.245423>.
- Atkinson J.A., Pound M.P., Bennett M.J., Wells D.M. Uncovering the hidden half of plants using new advances in root phenotyping. *Curr. Opin. Biotechnol.*, 2019, Vol. 55. P. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2018.06.002>.
- Bao Y., Aggarwal P., Robbins N.E., Sturrock C.J., Thompson M.C. and et al. Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2014, Vol. 111. P. 9319–9324. <https://doi.org/10.1073/pnas.1400966111>.
- Barea J.M., Tobar R.M., Azcon-Aguilar C. Effect of a Genetically Modified Rhizobium meliloti Inoculant on the Development of Arbuscular Mycorrhizas, Root Morphology, Nutrient Uptake and Biomass Accumulation in *Medicago sativa*. *New Phytol.*, 1996, Vol. 134. P. 361-369. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04641.x>.
- Bellini C., Pacurar D.I., Perrone I. Adventitious roots and lateral roots: similarities and differences. *Annu Rev Plant Biol.*, 2014, Vol. 65. P. 639–666. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-035645>.
- Benjamin D.G., Ricardo F.H.G., Svetlana F., von Nicolaus W. Plasticity of the Arabidopsis root system under nutrient deficiencies. *Plant Physiology*, 2013, Vol. 163. P. 161–179. <https://doi.org/10.1104/pp.113.218453>.
- Berta G., Fusconi A., Trotta A., Scannerini S. Morphogenetic modifications induced by the mycorrhizal fungus *Glomus* isolate E3 in the root system of *Allium porrum* L. *New Phytol.*, 1990, Vol. 114. P. 207-215. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00392.x>.
- Brundrett M.C., Ferguson B.J., Gressshoff P.M., Matheson U., Munns A. et al. Chapter 4: Nutrient uptake from soils Chapter editors: Rana Munns and Susanne Schmidt Contributing. PP. 1-59. Australian Society of Plant Scientists, New Zealand Society of Plant Biologists, and New Zealand Institute of Agricultural and Horticultural Science 2010–2018.
- Bucksch A., Burrige J., York L.M., Das A., Nord E. and et al. Image-based high-throughput field phenotyping of crop roots. *Plant Physiology.*, 2014, Vol. 166, Issue 2. P. 470–486. <https://doi.org/10.1104/pp.114.243519>.
- Bui K.T., Naruse T., Yoshida H., Toda Y., Omori Y. and et al. Effects of irrigation on root growth and development of soybean: A 3-year sandy field experiment. *Front. Plant Sci.*, 2022, Vol. 13. 1047563. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1047563>
- Burrige J., Jochua C.N., Bucksch A., Lynch J.P. Legume shovelomics: high-throughput phenotyping of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and cowpea (*Vigna unguiculata* subsp. *unguiculata*) root architecture in the field. *Field Crops Research.*, 2016, Vol. 192. P. 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.008>.
- Camilo S., Odindo A.O., Kondwakwenda A. and Sibiya J. Root Traits Related with Drought and Phosphorus Tolerance in Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agronomy*, 2021, Vol. 11. P. 552. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030552>.
- Casimiro I.T., Beeckman N., Graham R., Bhalerao H., Zhang P. and et al. Dissecting Arabidopsis lateral root development. *Trends Plant Sci.*, 2003, Vol. 8. P. 165-17. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00051-7](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00051-7)
- Christopher J., Christopher M., Jennings R., Jones S., Fletcher S. and et al. QTL for root angle and number in a population developed from bread wheat (*Triticum aestivum*) with contrasting adaptation to water-limited environments. *Theor. Appl. Genet.*, 2013, Vol. 126. P. 1563–1574. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2074-0>.
- Cruz C., Green J.J., Watson C.A., Wilson F., Martins-Loução M.A. Functional aspects of root architecture and mycorrhizal inoculation with respect to nutrient uptake capacity. *Mycorrhiza*, 2004, Vol. 14. P. 177-184. <https://dx.doi.org/10.1007/s00572-003-0254-5>
- Dathe A., Postma J., Postma-Blaauw M. and Lynch, J. Impact of axial root growth angles on nitrogen acquisition in maize depends on environmental conditions. *Ann. Bot.*, 2016, Vol. 118. P. 401–414. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw112>.
- Del Bianco M., Kepinski S. Building a future with root architecture. *Journal of Experimental Botany*, 2018, Vol. 69, No. 22. P. 5319–5323. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery390>.

18. Den Herder G., Van Isterdael G., Beeckman T., De Smet I. The roots of a new green revolution. *Trends Plant Sci.*, 2010, Vol. 15. P. 600–607. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.009>.
19. Desbrosses G., Bouffaud M.L., Touraine B., Moënnelocoz Y., Muller D. and et al. Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Front. Plant Sci.*, 2013, Vol. 4. P. 356. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00356>.
20. Ding Z., Fu L., Tie W., Yan Y., Wu C. and et al. Highly dynamic, coordinated, and stage-specific profiles are revealed by a multi-omics integrative analysis during tuberous root development in cassava. *J. Expt. Bot.*, 2020, Vol. 71. P. 7003–7017. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa369>
21. Dobbelaere S., Croonenborghs A., Thys A., Broek, A.V. and Vanderleyden J. Phytostimulatory effect of *A. brasilense* wild type and mutant strains altered in IAA production on wheat. *Plant Soil.*, 1999, Vol. 212, P. 155–164. <https://doi.org/10.1023/a:1004658000815>.
22. Dunbabin V., Diggle A. and Rengel Z. Is there any optimal root architecture for nitrate capture in leaching environments? *Plant Cell Environ.*, 2003, Vol. 26. P. 835–844. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01015.x>.
23. Egamberdieva D., Wirtha S., Jabborovac D., Räsänen L.A. and Liaoe H. Coordination between Bradyrhizobium and Pseudomonas alleviates salt stress in soybean through altering root system architecture. *Journal of plant interactions.*, 2017, Vol. 12, No. 1. P. 100–107 <https://doi.org/10.1080/17429145.2017.1294212/>
24. El-Khawas H. and Adachi K. Identification and quantification of auxins in culture media of *Azospirillum* and *Klebsiella* and their effect on rice roots. *Biol. Fertil. Soils*, 1999, Vol. 28. P. 377–381. <https://doi.org/10.1007/s003740050507>.
25. Falk K.G., Jubery T.Z., O'Rourke J.A., Singh A., Sarkar S. and et al. Soybean root system architecture trait study through genotypic, phenotypic, and shape-based clusters. *Plant Phenom.*, 2020, Vol. 2020. 1925495. <https://doi.org/10.34133/2020/192549>.
26. FAO. (2021) <http://www.FAO.org/hunger/en>
27. Fenta B.A., Beebe S.E., Kunert K.J., Burrige J.D., Barlow K.M. and et al. Field Phenotyping of Soybean Roots for Drought Stress Tolerance. *Agronomy*, 2014, Vol. 4, Issue 3. P. 418–435. <https://doi.org/10.3390/agronomy4030418>.
28. Fukaki H, Tasaka M. Hormone interactions during lateral root formation. *Plant Molecular Biology*, 2009, Vol. 69, Issue 4. P. 437–449. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9417-2>.
29. Garciaa J., Schmidta J.E., Gidekelc M. and Gaudin A.C.M. Impact of an antarctic rhizobacterium on root traits and productivity of soybean (*Glycine max* L.). *Journal of plant nutrition*, 2021, Vol. 44, No. 12. P. 1818–1825. <https://doi.org/10.1080/01904167.2021.1884704>.
30. Gonin M., Salas-González I., Gopaulchan D. and Castrillo G. Plant microbiota controls an alternative root branching regulatory mechanism in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2023, Vol. 120. P. 1–10. <https://doi.org/10.1073/pnas.2301054120>.
31. Gregory P.J., Hutchison D.J., Read D.B. and et al. Non-invasive imaging of roots with high-resolution X-ray micro-tomography. *Plant Soil*, 2023, Vol. 255. P. 351–359. <https://doi.org/10.1023/A:1026179919689>.
32. Gutjahr C., Casieri L. and Paszkowski U. Glomus intraradices induces changes in root system architecture of rice independently of common symbiosis signaling. *New Phytologist*, 2009, Vol. 182. P. 829–837. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02839.x>.
33. Hannah M. Schneider and Lynch J.P. Should Root Plasticity Be a Crop Breeding Target? *Front. Plant Sci.*, 2020, Vol. 11. P. 546. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00546>.
34. Ho M.D., Rosas J.C., Brown K.M. and Lynch J.P. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Functional Plant Biology*, 2005, Vol. 32, Issue 8. P. 737–748 <https://doi.org/10.1071/FP05043>.
35. Hochholdinger F., Park W.J., Sauer M., Woll K. From weeds to crops: genetic analysis of root development in cereals. *Trends Plant Sci.*, 2004, Vol. 9. P. 42–48. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2003.11.003>
36. Iyer-Pascuzzi A.S., Symonova O., Mileyko Y. and et al. Imaging and analysis platform for automatic phenotyping and trait ranking of plant root systems. *Plant physiology*, 2010, Vol. 152, Issue 3. P. 1148–1157. <https://doi.org/10.1104/pp.109.150748>.
37. Jaizme-Vega M.C., Rodríguez-Romero A.S. and Piñero Guerra M.S. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (amf) and other rhizosphere microorganisms on development of the banana root system. *Journal of Applied. Pharmaceutical Science*, 2016, Vol. 6, Issue 06. P. 131–138. <https://doi.org/10.7324/JAPS.2016.60623>.
38. Janiak A., Kwaśniewski M., Szarejko I. Gene expression regulation in roots under drought. *Journal of Experimental Botany*, 2016, Vol. 67. P. 1003–1014. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv512>
39. Jensen E.S., Chongtham I.R., Dhamala N.R., Rodriguez C., Carton N. and Carlsson G. J. Diversifying European agricultural systems by intercropping grain legumes and cereals. *Agric. Nat. Resour.*, 2020, Vol. 47, Issue 3. P. 174–186. <https://doi.org/10.7764/ijanr.v47i3.2241>
40. Jensen E.S., Peoples M.B., Hauggaard-Nielsen H. Faba bean in cropping systems. *Field Crops Res.*, 2010, Vol. 115, Issue 3. P. 203–216. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.10.008>.
41. Karlova R., Boer D., Hayes S. and Testerink C. Root plasticity under abiotic stress. *Plant Physiol.*, 2021, Vol. 187, Issue 3. P. 1057–1070. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab39>.
42. Khan M.A., Dorcus C. Gemenet and Arthur Villordon Root System Architecture and Abiotic Stress Tolerance: Current Knowledge in Root and Tuber Crops. *Plant Sci.*, 2016, Vol. 7. P. 2016. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01584>
43. Kim S.H., Subramanian P., Hahn B.S. and Ha B.K. High-Throughput Phenotypic Characterization and Diversity Analysis of Soybean Roots (*Glycine max* L.). *Plants*, 2022, Vol. 11, Issue 15. P. 2017. <https://doi.org/10.3390/plants11152017>.
44. Koevoets I.T., Venema J.H., Elzenga J.T.M. and Testerink C. Roots withstanding their environment: exploiting root system architecture responses to abiotic stress to improve crop tolerance. *Front. Plant Sci.*, 2016, Vol. 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01335>.

45. Krouk G., Lacombe B., Bielach A., Perrine-Walker F., Malinska K. and et al. Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. *Development Cell*, 2010, Vol. 18. P. 927–937. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2010.05.008>.
46. Lemke R.L., Zhong Z., Campbell C.A., Zentner R.P. Can pulse crops play a role in mitigating greenhouse gases from North American agriculture? *Agron J.*, 2007, Vol. 99. P. 1719–25
47. Lesk C., Rowhani P., Ramankutty N. Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*, 2016, Vol. 529. P. 84–87
48. Li M., Li Z., Zhou S., Guo H., He X. and et al. Advances in the Root System Architecture Regulated by Plant Rhizosphere Microorganisms. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2021, Vol 42, Issue 11. P. 895-904. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-6362.2021.11.001>;
49. Liao H., Rubio G., Yan X., Cao A., Brown K.M. & Lynch J.P. Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean. *Plant and Soil*, 2001, Vol. 232. P.69–79 <https://doi.org/10.1023/A:1010381919003>.
50. Lima J.V., Tinôco R.S., Olivares F.L., Chia G.S., de Melo Júnior J.A.G. and da Silva G.B. Rhizobacteria modify root architecture and improve nutrient uptake in oil palm seedlings despite reduced fertilizer. *Rhizosphere*, 2021, Vol. 19. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100420>
51. Lin C., Sauter M. Control of adventitious root architecture in rice by darkness, light, and gravity. *Plant Physiology*, 2018, Vol. 176. P. 1352–1364. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01540>.
52. Linkohr B.I., Williamson L.C., Fitter A.H., Leyser H.M.O. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2002, Vol. 29. P.751–760. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2002.01251.x>
53. Lobell D.B., Roberts M.J., Schlenker W., Braun N., Little B.B., and et al. Greater sensitivity to drought accompanies maize yield increase in the U.S. *Midwest. Science*, 2014, Vol. 344. P. 516–519.
54. López-Bucio J., Cruz-Ramírez A., Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, Vol. 6. P. 280–287 [https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(03\)00035-9](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(03)00035-9).
55. Loudet O., Gaudon V., Trubuil A., Daniel-Vedele F. Quantitative trait loci controlling root growth and architecture in *Arabidopsis thaliana* confirmed by heterogeneous inbred family. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, Vol. 110. P. 742 –753. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1900-9>
56. Lynch J. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol.*, 1995, Vol. 109. P. 7–13. <https://doi.org/10.1104/pp.109.1.7>
57. Lynch J. The Role of Nutrient-Efficient Crops in Modern Agriculture. *Journal of Crop Production*, 1998, Vol. 1. P. 241–264. [https://doi.org/10.1300/J144v01n02\\_10](https://doi.org/10.1300/J144v01n02_10).
58. Lynch J.P. Harnessing root architecture to address global challenges. *The Plant Journal*, 2022, Vol. 109. P. 415–431. <https://doi.org/10.1111/tpj.15560>.
59. Lynch J.P. Roots of the Second Green Revolution. *Australian Journal of Botany*, 2007, Vol. 55, Issue 5. P. 493-512. <https://doi.org/10.1071/BT06118>.
60. Lynch J.P. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany* 112: 347–357, 2013. doi:10.1093/aob/mcs293.
61. Lynch J.P. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. *Plant Physiology*, 2011, Vol. 156. P. 1041–1049. <https://doi.org/10.1104/pp.111.175414>.
62. Lynch, J.P. Root phenotypes for improved nutrient capture: an underexploited opportunity for global agriculture. *New Phytol.*, 2019, Vol. 223. P. 548–564. <https://doi.org/10.1111/nph.15738>.
63. Malamy J.E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant Cell Environ.*, 2005, Vol. 28, Issue 1. P. 67-77. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01306.x>
64. Mantelin S., Desbrosses G., Larcher M., Tranbarger T.J., Cleyet-Marel J.C., and Touraine B. Nitrate-dependent control of root architecture and N nutrition are altered by a plant growth-promoting *Phyllobacterium sp.* *Planta*, 2006, Vol. 223. P. 591–603. <https://doi.org/10.1007/s00425-005-0106-y>
65. Martins M.S., de Brito G.G., da Conceição Gonçalves W., Tripode B.M.D., Lartaud M. and et al. PhenoRoots: an inexpensive non-invasive phenotyping system to assess the variability of the root system architecture. *Genetics and Plant Breeding. Sci. agric. (Piracicaba, Braz.)*, 2020, Vol. 77, Issue 5. <https://doi.org/10.1590/1678-992X-2018-0420>
66. McGrail R.K., Van Sanford D.A. and McNear D.H. Trait-Based Root Phenotyping as a Necessary Tool for Crop Selection and Improvement. *Jr. Agronomy*, 2020, Vol. 10. P. 1328; <https://doi.org/10.3390/agronomy10091328>.
67. Ning Y., Xiao Z., Weinmann M., Li Z. Phosphate uptake is correlated with the root length of celery plants following the association between arbuscular mycorrhizal fungi, *Pseudomonas sp.* and biochar with different phosphate fertilization levels. *Agronomy*, 2019, Vol. 9. P. 824. <https://dx.doi.org/10.3390/agronomy9120824>.
68. Nosheen A., Bano A., Ullah F., Farooq U., Yasmin H., and Hussain I. Effect of plant growth promoting rhizobacteria on root morphology of Safflower (*Carthamus tinctorius L.*). *Afr. J. Biotechnol.*, 2011, Vol. 10. P. 12639–12649. <https://doi.org/10.5897/AJB11.1647>.
69. Opitz N., Marcon C., Paschold A., Malik WA., Lithio A., and et al. 2016. Extensive tissuespecific transcriptomic plasticity in maize primary roots upon water deficit. *Journal of Experimental Botany.*, 2016, Vol. 67. P. 1095–1107. <https://doi.10.1093/jxb/erv453>
70. Paez-Garcia A., Motes C. M., Scheible W.-R., Chen R., Blancaflor E. B., Monteros M. J. Root traits and phenotyping strategies for plant improvement. *Plants.*, 2015, Vol.4, Issue 2. P. 334–355. <https://doi.10.3390/plants4020334>.
71. Pagès L. Root system morphogenesis. Particular traits of trees. In: INRA (ed) Huitiemecolloque sur les recherches fruitières, “La racine – le porte-greffe. Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Legumes, Bordeaux. 1989. P. 81–92. URL: [https://www.researchgate.net/publication/271529393\\_Root\\_system\\_Architecture](https://www.researchgate.net/publication/271529393_Root_system_Architecture).
72. Poorter H., Fiorani F., Pieruschka R., Wojciechowski T., van der Putten W.H., Kleyer M. et al. Pampered inside, pestered outside? differences and similarities between plants growing in controlled conditions and in the field. *New Phytol.*, 2016, Vol. 212. P. 838–855. <https://doi.10.1111/nph.14243>.



73. Quan W., Liu X., Wang H., Chan Z. Comparative Physiological and Transcriptional Analyses of Two Contrasting Drought Tolerant Alfalfa Varieties. *Front. Plant Sci.*, 2016. Vol. 6. P. 12-56 <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01256>.
74. Rattanapichai W., Klem K. Two-dimensional Root Phenotyping System Based on Root Growth on Black Filter Paper and Recirculation Micro-irrigation. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2016. Vol. 52, Issue 2. P.64-70. <https://doi.org/10.17221/121/2015-CJGPB>.
75. Ray DK., Mueller ND., West PC, Foley JA. 2013. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *Plos One*. 2013. Vol. 8, Issue 2 : e66428.. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066428>
76. Rellán-Alvarez R., Lobet G., Lindner H., Pradier P.L., Sebastian J. and et al. GLO-Roots: an imaging platform enabling multidimensional characterization of soil-grown root systems. 2015. <https://doi.org/10.7554/eLife.07597>.
77. Rich S. M., Christopher J., Richards R., Watt M. Root phenotypes of young wheat plants grown in controlled environments show inconsistent correlation with mature root traits in the field. *Journal of Experimental Botany*. 2020. Vol. 71, Issue 16. P. 4751–4762. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa201>.
78. Rosenzweig C., Elliott J., Deryng D., Ruane A.S., Muller C. et al. Assessing agricultural risks of climate change in the 21st century in a global gridded crop model intercomparison. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 2014. Vol. 111. P. 3268–3273. <https://doi.org/10.21073/pnas1222463110>.
79. Roumet C., Urcelay C., Diaz S. Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytol.*, 2006, Vol. 170. P. 357–368. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01667.x>.
80. Schellenbaum L., Berta G., Ravolanirina F., Tisserant, B., Gianinazzi S., Fitter, A.H. Influence of endomycorrhizal infection on root morphology in a micropropagated woody plant species (*Vitis vinifera* L.). *Ann. Bot.*, 1991, Vol. 68, P. 135-141.
81. Schneider H., Klein S., Hanlon M., Brown K., Kaeppler S. and Lynch J. Genetic control of root anatomical plasticity in maize. *Plant Genome*. 2020, Vol. 13, Issue 2. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20003>.
82. Schneider H., Klein S., Hanlon M., Nord E., Kaeppler S., Brown K., et al. Genetic control of root architectural plasticity in maize. *J. Exp. Bot.*, 2020, Vol. 71, Issue 10. P. 3185-3197. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa084>.
83. Sebastian J, Yee MC, Goudinho Viana W, et al. 2016. Grasses suppress shoot-borne roots to conserve water during drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.*, 2016, Vol. 113. P. 8861–8866. <https://doi.org/10.1073/pnas.1604021113>.
84. Shao H., Shi D., Shi W., et al. Genotypic difference in the plasticity of root system architecture of field-grown maize in response to plant density. *Plant and Soil.*, 2019, Vol. 439, Issue 1-2. P. 201–217. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03964-8>
85. Sponchiado B.N., White J.W., Castillo J.A., Jones P.G. Root growth of four common bean cultivars in relation to drought tolerance in environments with contrasting soil types. *Experimental Agriculture*, 1989, Vol. 25. P. 249–257.
86. Teramoto S. and Uga Y. A deep learning-based phenotypic analysis of rice root distribution from field images. *Plant phenomics*, 2020, Vol. 2020, article 3194308. P. 1–10.
87. Teramoto S., Takayasu S., Kitomi Y., Arai-Sanoh Y., Tanabata T. and Uga Y. High-throughput three-dimensional visualization of root system architecture of rice using X-ray computed tomography. *Plant Methods*, 2020, Vol. 16, No. 1.
88. Tjoelker M.G., Craine J.M., Wedin D., Reich P.B., Tilman D. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytol.*, 2005, Vol. 167. P. 493–508. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01428.x>
89. Trachsel S., Kaeppler S.M., Brown K.M. and Lynch J.P. Maize root growth angles become steeper under low N conditions. *F. Crop. Res.*, 2013, Vol. 140. P. 18–31. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.09.010>.
90. Turan M., Arjumend T., Argın S., Yildirim E., Katırcıoğlu H. and et al. Plant Root Enhancement by Plant Growth Promoting Rhizobacteria. In book: *Plant Roots / Edited by Yildirim E., Turan M. and Ekinçi M.* 2021. <https://doi.org/10.5772/intechopen.99890>.
91. Vance C.P., Uhde-Stone C., Allan D.L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 2003, Vol. 157. P. 423–447. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00695.x>
92. Waines J.G., Ehdaie B. Domestication and crop physiology: roots of green-revolution wheat. *Ann. Bot.*, 2007, Vol. 100. P. 991–998. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm180>.
93. Waisel Y., Eshel A., Kafkafi U. Aeroponics: a tool for root research under minimal environmental restrictions. In: *Plant roots: the hidden half*, 2002, Vol. 3. P. 323–331.
94. White Ph.J., George T.S., Dupuy L.X., Karley A.J., Valentine T.A. and et al. Root traits for infertile soils. *Front Plant Sci.*, 2013, Vol. 4. P. 93. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00193>.
95. Williamson L.C., Ribrioux S.P.C.P., Fitter A.H., Leyser H.M.O. Phosphate availability regulates root system architecture in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 2001, Vol. 126. P. 875–882. <https://doi.org/10.1104/pp.126.2.875>.
96. Xie Q., Fernando K.M.C., Mayes S., Sparkes D.L. Identifying seedling root architectural traits associated with yield and yield components in wheat. *Annals of Botany*, 2017, Vol. 119, Issue 7. P. 1115–1129. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx001>.
97. Xu Z., York L.M., Seethepalli A., Bucciarelli B., Cheng H. and et al. Objective Phenotyping of Root System Architecture Using Image Augmentation and Machine Learning in Alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant Phenomics*, 2022. 9879610. <https://doi.org/10.34133/2022/9879610>
98. Yadav S.S., Hunter D., Redden B., Nang M., Yadava D.K., Habibi A.B. Impact of climate change on agriculture production, food, and nutritional security. In: Redden R., et al. *Crop wild relatives and climate change*. New Jersey, USA: Wiley, 2015. P. 1–23
99. Ye H., Roorkiwal M., Valliyodan B., Zhou L., Chen P. et al. Genetic diversity of root system architecture in response to drought stress in grain legumes. *Journal of Experimental Botany*, 2018, Vol. 69, No. 13. P. 3267–3277. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery082>

100. Yi K., Li X., Chen D., Yang S., Liu Y. et al. Root Spatial Distribution Induced by Phosphorus Deficiency Contributes to Topsoil Foraging and Low Phosphorus Adaption in Sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). *Front. Plant Sci.*, 2022, Vol. 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.797635>.
101. Yu L., Zhang H., Zhang W., Han B., Zhou H. et al. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Alter the Interaction Effects Between *Bacillus* and *Rhizobium* on Root Morphological Traits of *Medicago ruthenica* L. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2023, Vol. 23, Issue 2. P. 2868-2877. <https://doi.org/10.1007/s42729-023-01242-2>.
102. Zhang Y., Ma Y., Zhao D., Tang Z., Zhang T. et al. Genetic regulation of lateral root development. *Plant Signal Behav.*, 2023, Vol. 18, Issue 1.:2081397. <https://doi.org/10.1080/15592324.2022.2081397>.
103. Zhao J., Bodner G., Rewald B., Leitner D., Nagel K.A., Nakhforoosh A. Root architecture simulation improves the inference from seedling root phenotyping towards mature root systems. *Journal of Experimental Botany*, 2017, Vol. 68, No. 5. P. 965–982. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw494>.
104. Zhensong Li, Xianglin Li and Feng He. Drip Irrigation Depth Alters Root Morphology and Architecture and Cold Resistance of Alfalfa. *Agronomy*, 2022, Vol. 12. P. 2192. <https://doi.org/10.3390/agronomy12092192>.
105. Zhu J., Ingram P. A., Benfey P. N., Elich T. From lab to field, new approaches to phenotyping root system architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 2011, Vol. 14, Issue 3. P. 310–317. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.020>.
106. Zou Y.N., Wu Q.S., Li Y., Huang Y.M. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on root system morphology and sucrose and glucose contents of *Poncirus trifoliata*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, Vol. 25, Issue 4. P. 1125-1129.
- REFERENCES:**
1. Atkinson, J.A. et al. (2014). Branching Out in Roots: Uncovering Form, Function, and Regulation. *Plant Physiol.*, 166, 538-550. <https://doi.org/10.1104/pp.114.245423>.
2. Atkinson, J.A., Pound, M.P., Bennett, M.J. & Wells, D.M. (2019). Uncovering the hidden half of plants using new advances in root phenotyping. *Curr. Opin. Biotechnol.*, 55, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2018.06.002>.
3. Bao, Y. et al. (2014). Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 111, 9319–9324. <https://doi.org/10.1073/pnas.1400966111>.
4. Barea, J.M., Tobar, R.M. & Azcon-Aguilar, C. (1996). Effect of a Genetically Modified *Rhizobium meliloti* Inoculant on the Development of Arbuscular Mycorrhizas, Root Morphology, Nutrient Uptake and Biomass Accumulation in *Medicago sativa*. *New Phytol.*, 134, 361-369. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04641.x>.
5. Bellini, C., Pacurar, D.I. & Perrone, I. (2014). Adventitious roots and lateral roots: similarities and differences. *Annu Rev Plant Biol.*, 65, 639–666. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-035645>.
6. Benjamin, D.G., Ricardo, F.H.G., Svetlana, F. & von Nicolaus, W. (2013). Plasticity of the Arabidopsis root system under nutrient deficiencies. *Plant Physiology*, 163, 161–179. <https://doi.org/10.1104/pp.113.218453>.
7. Berta, G., Fusconi, A., Trotta, A. & Scannerini, S. (1990). Morphogenetic modifications induced by the mycorrhizal fungus *Glomus* isolate E3 in the root system of *Allium porrum* L. *New Phytol.*, 114, 207-215. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00392.x>.
8. Brundrett, M.C. et al. Chapter 4: Nutrient uptake from soils Chapter editors: Rana Munns and Susanne Schmidt Contributing. PP. 1-59. Australian Society of Plant Scientists, New Zealand Society of Plant Biologists, and New Zealand Institute of Agricultural and Horticultural Science 2010–2018.
9. Bucksch, A. et al. (2014). Image-based high-throughput field phenotyping of crop roots. *Plant Physiology.*, 166(2), 470–486. <https://doi.org/10.1104/pp.114.243519>.
10. Bui, K.T. et al. (2022). Effects of irrigation on root growth and development of soybean: A 3-year sandy field experiment. *Front. Plant Sci.*, 13:1047563. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1047563>.
11. Burridge, J., Jochua, C.N., Bucksch, A. & Lynch, J.P. (2016). Legume shovelomics: high-throughput phenotyping of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and cowpea (*Vigna unguiculata* subsp. *unguiculata*) root architecture in the field. *Field Crops Research.*, 192, 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.008>.
12. Camilo, S., Odindo, A.O., Kondwakwenda, A. & Sibiya, J. (2021). Root Traits Related with Drought and Phosphorus Tolerance in Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agronomy*, 11, 552. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030552>.
13. Casimiro, I.T. et al. (2003). Dissecting Arabidopsis lateral root development. *Trends Plant Sci.*, 8, 165-17. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00051-7](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00051-7).
14. Christopher, J. et al. (2013). QTL for root angle and number in a population developed from bread wheat (*Triticum aestivum*) with contrasting adaptation to water-limited environments. *Theor. Appl. Genet.*, 126, 1563–1574. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2074-0>.
15. Cruz, C. et al. (2004). Functional aspects of root architecture and mycorrhizal inoculation with respect to nutrient uptake capacity. *Mycorrhiza*, 14, 177-184. <https://dx.doi.org/10.1007/s00572-003-0254-5>.
16. Dathe, A., Postma, J., Postma-Blaauw, M. & Lynch, J. (2016). Impact of axial root growth angles on nitrogen acquisition in maize depends on environmental conditions. *Ann. Bot.*, 118, 401–414. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw112>.
17. Del Bianco, M. & Kepinski, S. (2018). Building a future with root architecture. *Journal of Experimental Botany*, 69(22), 5319–5323. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery390>.
18. Den Herder, G., Van Isterdael, G., Beeckman, T. & De Smet, I. (2010). The roots of a new green revolution. *Trends Plant Sci.*, 15, 600–607 <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.009>.
19. Desbrosses, G. et al. (2013). Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Front. Plant Sci.*, 4, 356. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00356>.
20. Ding, Z. et al. (2020). Highly dynamic, coordinated, and stage-specific profiles are revealed by a multi-omics integrative analysis during tuberous root development in cassava. *J. Expt. Bot.*, 71, 7003–7017. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa369>.
21. Dobbelaere, S. et al. (1999). Phytostimulatory effect of *A. brasilense* wild type and mutant strains altered in IAA

- production on wheat. *Plant Soil.*, 212, 155–164. <https://doi.org/10.1023/a:1004658000815>.
22. Dunbabin, V., Diggle, A. & Rengel, Z. (2003). Is there any optimal root architecture for nitrate capture in leaching environments? *Plant Cell Environ.*, 26, 835–844. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01015.x>.
  23. Egamberdieva, D. et al. (2017). Coordination between Bradyrhizobium and Pseudomonas alleviates salt stress in soybean through altering root system architecture. *Journal of plant interactions*, 12(1), 100–107. <https://doi.org/10.1080/17429145.2017.1294212/>
  24. El-Khawas, H. & Adachi, K. (1999). Identification and quantification of auxins in culture media of *Azospirillum* and *Klebsiella* and their effect on rice roots. *Biol. Fertil. Soils*, 28, 377–381. <https://doi.org/10.1007/s003740050507>.
  25. Falk, K.G. et al. (2020). Soybean root system architecture trait study through genotypic, phenotypic, and shape-based clusters. *Plant Phenom.*, 1925495. <https://doi.org/10.34133/2020/192549>.
  26. FAO. (2021). URL: <http://www.FAO.org/hunger/en>
  27. Fenta, B.A. et al. (2014). Field Phenotyping of Soybean Roots for Drought Stress Tolerance. *Agronomy*, 4(3), 418–435. <https://doi.org/10.3390/agronomy4030418>.
  28. Fukaki, H. & Tasaka, M. (2009). Hormone interactions during lateral root formation. *Plant Molecular Biology*, 69(4), 437–449. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9417-2>.
  29. Garciaa, J., Schmidta, J.E., Gidekelc, M. & Gaudin, A.C.M. (2021). Impact of an antarctic rhizobacterium on root traits and productivity of soybean (*Glycine max* L.). *Journal of plant nutrition*, 44(12), 1818–1825. <https://doi.org/10.1080/01904167.2021.1884704>.
  30. Gonin, M., Salas-González, I., Gopaulchan, D. & Castrillo, G. (2023). Plant microbiota controls an alternative root branching regulatory mechanism in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 120, 1–10. <https://doi.org/10.1073/pnas.2301054120>.
  31. Gregory, P.J. & et al. (2003). Non-invasive imaging of roots with highresolution X-ray microtomography. *Plant Soil*, 255, 351–359. <https://doi.org/10.1023/A:1026179919689>.
  32. Gutjahr, C., Casieri, L. & Paszkowski, U. (2009). Glomus intraradices induces changes in root system architecture of rice independently of common symbiosis signaling. *New Phytologist*, 182: 829–837. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02839.x>.
  33. Hannah, M.S. & Lynch, J.P. (2020). Should Root Plasticity Be a Crop Breeding Target? *Front. Plant Sci.*, 11, 2020. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00546>.
  34. Ho, M.D., Rosas, J.C., Brown, K.M. & Lynch, J.P. (2005). Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Functional Plant Biology*, 32(8), 737–748. <https://doi.org/10.1071/FP05043>.
  35. Hochholdinger, F., Park, W.J., Sauer, M. & Woll, K. (2004). From weeds to crops: genetic analysis of root development in cereals. *Trends Plant Sci.*, 9, 42–48. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2003.11.003>
  36. Iyer-Pascuzzi, A.S. et al. (2010). Imaging and analysis platform for automatic phenotyping and trait ranking of plant root systems. *Plant physiology*, 152(3), 1148–1157. <https://doi.org/10.1104/pp.109.150748>.
  37. Jaizme-Vega, M.C., Rodríguez-Romero, A.S. & Piñero Guerra, M.S. (2016). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (amf) and other rhizosphere microorganisms on development of the banana root system. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*, 6(06), 131–138. <https://doi.org/10.7324/JAPS.2016.60623>.
  38. Janiak, A., Kwaśniewski, M. & Szarejko, I. (2016). Gene expression regulation in roots under drought. *Journal of Experimental Botany*, 67, 1003–1014. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv512>
  39. Jensen, E.S. et al. (2020). Diversifying European agricultural systems by intercropping grain legumes and cereals. *Agric. Nat. Resour.*, 47(3), 174–186. <https://doi.org/10.7764/ijanr.v47i3.2241>
  40. Jensen, E.S., Peoples, M.B. & Hauggaard-Nielsen, H. (2010). Faba bean in cropping systems. *Field Crops Res.*, 115(3), 203–216. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.10.008>.
  41. Karlova, R., Boer, D., Hayes, S. & Testerink, C. (2021). Root plasticity under abiotic stress. *Plant Physiol.*, 187(3), 1057–1070. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab39>.
  42. Khan, M.A., Gemenet, D.C. & Villordon, A. (2016). Root System Architecture and Abiotic Stress Tolerance: Current Knowledge in Root and Tuber Crops. *Plant Sci.*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01584>
  43. Kim, S.H., Subramanian, P., Hahn, B.S. & Ha, B.K. (2022). High-Throughput Phenotypic Characterization and Diversity Analysis of Soybean Roots (*Glycine max* L.). *Plants*, 11(15), 2017. <https://doi.org/10.3390/plants11152017>.
  44. Koevoets, I.T., Venema, J.H., Elzenga, J.T.M. & Testerink, C. (2016). Roots withstanding their environment: exploiting root system architecture responses to abiotic stress to improve crop tolerance. *Front. Plant Sci.*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01335>.
  45. Krouk, G. et al. (2010). Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. *Development Cell*, 18, 927–937. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2010.05.008>.
  46. Lemke, R.L., Zhong, Z., Campbell, C.A. & Zentner, R.P. (2007). Can pulse crops play a role in mitigating greenhouse gases from North American agriculture? *Agron J.*, 99, 1719–25
  47. Lesk, C., Rowhani, P. & Ramankutty, N. (2016). Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*, 529, 84–87
  48. Li, M. & et al. (2021). Advances in the Root System Architecture Regulated by Plant Rhizosphere Microorganisms. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 42(11), 895–904. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-6362.2021.11.001>;
  49. Liao, H. et al. (2001). Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean. *Plant and Soil*, 232, 69–79. <https://doi.org/10.1023/A:1010381919003>.
  50. Lima, J.V. et al. (2021). Rhizobacteria modify root architecture and improve nutrient uptake in oil palm seedlings despite reduced fertilizer. *Rhizosphere*, 19. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100420>
  51. Lin, C. & Sauter, M. (2018). Control of adventitious root architecture in rice by darkness, light, and gravity. *Plant Physiology*, 176, 1352–1364. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01540>.
  52. Linkohr, B.I., Williamson, L.C., Fitter, A.H. & Leyser, H.M.O. (2002). Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture

- of Arabidopsis. *The Plant Journal*, 29, 751–760. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2002.01251.x>
53. Lobell, D.B. et al. (2014). Greater sensitivity to drought accompanies maize yield increase in the U.S. Midwest. *Science*, 344, 516–519.
  54. López-Bucio, J., Cruz-Ramírez, A. & Herrera-Estrella L. (2003). The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 6, 280–287. [https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(03\)00035-9](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(03)00035-9).
  55. Loudet, O., Gaudon, V., Trubuil, A. & Daniel-Vedele, F. (2005). Quantitative trait loci controlling root growth and architecture in Arabidopsis thaliana confirmed by heterogeneous inbred family. *Theoretical and Applied Genetics*, 110, 742–753. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1900-9>
  56. Lynch, J. (1995). Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol*, 109, 7–13. <https://doi.org/10.1104/pp.109.1.7>,
  57. Lynch, J. (1998). The Role of Nutrient-Efficient Crops in Modern Agriculture. *Journal of Crop Production*, 1, 241–264. [https://doi.org/10.1300/J144v01n02\\_10](https://doi.org/10.1300/J144v01n02_10).
  58. Lynch, J.P. (2022). Harnessing root architecture to address global challenges. *The Plant Journal*, 109, 415–431. <https://doi.org/10.1111/tbj.15560>.
  59. Lynch, J.P. (2007). Roots of the Second Green Revolution. *Australian Journal of Botany*, 55(5), 493–512. <https://doi.org/10.1071/BT06118>.
  60. Lynch, J.P. (2013). Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany*, 112, 347–357. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs293>.
  61. Lynch, J.P. (2011). Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. *Plant Physiology*, 156, 1041–1049. <https://doi.org/10.1104/pp.111.175414>.
  62. Lynch, J.P. (2019). Root phenotypes for improved nutrient capture: an underexploited opportunity for global agriculture. *New Phytol.*, 223, 548–564. <https://doi.org/10.1111/nph.15738>.
  63. Malamy, J.E. (2005). Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant Cell Environ.*, 28(1), 67–77. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01306.x>
  64. Mantelin, S. et al. (2006). Nitrate-dependent control of root architecture and N nutrition are altered by a plant growth-promoting *Phyllobacterium* sp. *Planta*, 223, 591–603. <https://doi.org/10.1007/s00425-005-0106-y>
  65. Martins, M.S. et al. (2020). PhenoRoots: an inexpensive non-invasive phenotyping system to assess the variability of the root system architecture. *Genetics and Plant Breeding. Sci. agric. (Piracicaba, Braz.)*, 77(5). <https://doi.org/10.1590/1678-992X-2018-0420>
  66. McGrail, R.K., Van Sanford, D.A. & McNear, D.H. (2020). Trait-Based Root Phenotyping as a Necessary Tool for Crop Selection and Improvement. *Jr. Agronomy*, 10, 1328. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091328>.
  67. Ning, Y., Xiao, Z., Weinmann, M. & Li, Z. (2019). Phosphate uptake is correlated with the root length of celery plants following the association between arbuscular mycorrhizal fungi, *Pseudomonas* sp. and biochar with different phosphate fertilization levels. *Agronomy*, 9, 824. <https://dx.doi.org/10.3390/agronomy9120824>.
  68. Nosheen, A. et al. (2011). Effect of plant growth promoting rhizobacteria on root morphology of Safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Afr. J. Biotechnol.*, 10, 12639–12649. <https://doi.org/10.5897/AJB11.1647>.
  69. Opitz, N. et al. (2016). Extensive tissuespecific transcriptomic plasticity in maize primary roots upon water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 67, 1095–1107. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv453>
  70. Paez-Garcia, A. et al. (2015). Root traits and phenotyping strategies for plant improvement. *Plants*, 4(2), 334–355. <https://doi.org/10.3390/plants4020334>.
  71. Pagès, L. (1989). Root system morphogenesis. Particular traits of trees. In: INRA (ed) Huitiemecolloque sur les recherches fruitières, “La racine – le porte-griffe. Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Legumes, Bordeaux, 81–92.
  72. Poorter, H. et al. (2016). Pampered inside, pestered outside? differences and similarities between plants growing in controlled conditions and in the field. *New Phytol.*, 212, 838–855. <https://doi.org/10.1111/nph.14243>.
  73. Quan, W., Liu, X., Wang, H. & Chan, Z. (2016). Comparative Physiological and Transcriptional Analyses of Two Contrasting Drought Tolerant Alfalfa Varieties. *Front. Plant Sci.*, 6, 2015. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01256>.
  74. Rattanapichai, W. & Klem, K. (2016). Two-dimensional Root Phenotyping System Based on Root Growth on Black Filter Paper and Recirculation Micro-irrigation. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 52(2), 64–70. <https://doi.org/10.17221/121/2015-CJGPB>.
  75. Ray, D.K., Mueller, N.D., West, P.C. & Foley, J.A. (2013). Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *Plos One*, 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066428>
  76. Rellan-Alvarez, R. et al. (2015). GLO-Roots: an imaging platform enabling multidimensional characterization of soil-grown root systems. *Elife*, 4. <https://doi.org/10.7554/eLife.07597>.
  77. Rich, S.M., Christopher, J., Richards, R. & Watt, M. (2020). Root phenotypes of young wheat plants grown in controlled environments show inconsistent correlation with mature root traits in the field. *Journal of Experimental Botany*, 71(16), 4751–4762. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa201>.
  78. Rosenzweig, C. et al. (2014). Assessing agricultural risks of climate change in the 21st century in a global gridded crop model intercomparison. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 3268–3273
  79. Roumet, C., Urcelay, C. & Diaz, S. (2006). Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytol.*, 170, 357–368. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01667.x>
  80. Schellenbaum, L. et al. (1991). Influence of endomycorrhizal infection on root morphology in a micropropagated woody plant species (*Vitis vinifera* L.). *Ann. Bot.*, 68, 135–141. <https://dx.doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088231>.
  81. Schneider, H. et al. (2020). Genetic control of root anatomical plasticity in maize. *Plant Genome*, 13(1):e20003. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20003>.
  82. Schneider, H., et al. (2020). Genetic control of root architectural plasticity in maize. *J. Exp. Bot.*, 71 (10), 3185–3197. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa084>.

83. Sebastian, J. et al. (2016). Grasses suppress shoot-borne roots to conserve water during drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 113(31), 8861–8866. <https://doi.org/10.1073/pnas.1604021113>.
84. Shao, H. et al. (2019). Genotypic difference in the plasticity of root system architecture of field-grown maize in response to plant density. *Plant and Soil*, 439(1–2), 201–217. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03964-8>.
85. Sponchiado, B.N., White, J.W., Castillo, J.A. & Jones, P.G. (1989). Root growth of four common bean cultivars in relation to drought tolerance in environments with contrasting soil types. *Experimental Agriculture*, 25, 249–257.
86. Teramoto, S. & Uga, Y. (2020). A deep learning-based phenotypic analysis of rice root distribution from field images. *Plant phenomics*, 2020(1), 1–10. <https://doi.org/10.34133/2020/3194308>.
87. Teramoto, S. et al. (2020). High-throughput three-dimensional visualization of root system architecture of rice using X-ray computed tomography. *Plant Methods*, 16, 66. <https://doi.org/10.1186/s13007-020-00612-6>.
88. Tjoelker, M.G. et al. (2005). Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytol.*, 167, 493–508. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01428.x>.
89. Trachsel, S., Kaeppler, S.M., Brown, K.M. & Lynch, J.P. (2013). Maize root growth angles become steeper under low N conditions. *F. Crop. Res.*, 140, 18–31. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.09.010>.
90. Turan, M. et al. (2021). Plant Root Enhancement by Plant Growth Promoting Rhizobacteria. In book: *Plant Roots*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.99890>.
91. Vance, C.P., Uhde-Stone, C. & Allan, D.L. (2003). Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 157, 423–447. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00695.x>.
92. Waines, J.G. & Ehdaie, B. (2007). Domestication and crop physiology: roots of green-revolution wheat. *Ann. Bot.*, 100, 991–998. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm180>.
93. Waisel, Y., Eshel, A. & Kafkafi, U. (2002). Aeroponics: a tool for root research under minimal environmental restrictions. In: *Plant roots: the hidden half*, 3. Dekker, New York, 323–331.
94. White, Ph.J. et al. (2013). Root traits for infertile soils. *Front Plant Sci.*, 4, 93. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00193>.
95. Williamson, L.C., Ribrioux, S.P.C.P., Fitter, A.H. & Leyser, H.M.O. (2001). Phosphate availability regulates root system architecture in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 126, 875–882. <https://doi.org/10.1104/pp.126.2.875>.
96. Xie, Q., Fernando, K.M.C., Mayes, S. & Sparkes, D.L. (2017). Identifying seedling root architectural traits associated with yield and yield components in wheat. *Annals of Botany*, 119(7), 1115–1129. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx001>.
97. Xu, Z. et al. (2022). Objective Phenotyping of Root System Architecture Using Image Augmentation and Machine Learning in Alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant Phenomics*, 9879610. <https://doi.org/10.34133/2022/9879610>.
98. Yadav, S.S. et al. (2015). Impact of climate change on agriculture production, food, and nutritional security. In: Redden R., Yadav S.S., Macted N., Dulloo M.S., Guarino L., Smith P., editors. *Crop wild relatives and climate change*. New Jersey, USA: Wiley, 1–23.
99. Ye, H. et al. (2018). Genetic diversity of root system architecture in response to drought stress in grain legumes. *Journal of Experimental Botany*, 69(13), 3267–3277. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery082>.
100. Yi, K. et al. (2022). Root Spatial Distribution Induced by Phosphorus Deficiency Contributes to Topsoil Foraging and Low Phosphorus Adaptation in Sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). *Front. Plant Sci.*, 12, 2021. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.797635>.
101. Yu, L. et al. (2023). Arbuscular Mycorrhizal Fungi Alter the Interaction Effects Between *Bacillus* and *Rhizobium* on Root Morphological Traits of *Medicago ruthenica* L. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 23(2), 2868–2877. <https://doi.org/10.1007/s42729-023-01242-2>.
102. Zhang, Y. et al. (2023). Genetic regulation of lateral root development. *Plant Signal Behav.*, 18(1):2081397. <https://doi.org/10.1080/15592324.2022.2081397>.
103. Zhao, J. et al. (2017). Root architecture simulation improves the inference from seedling root phenotyping towards mature root systems. *Journal of Experimental Botany*, 68(5), 965–982. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw494>.
104. Zhensong, Li, Xianglin, Li & Feng, He. (2022). Drip Irrigation Depth Alters Root Morphology and Architecture and Cold Resistance of Alfalfa. *Agronomy*, 12, 2192. <https://doi.org/10.3390/agronomy12092192>.
105. Zhu, J., Ingram, P.A., Benfey, P.N. & Elich, T. (2011). From lab to field, new approaches to phenotyping root system architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 14(3), 310–317. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.020>.
106. Zou, Y.N., Wu, Q.S., Li, Y. & Huang, Y.M. (2014). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on root system morphology and sucrose and glucose contents of *Poncirus trifoliata*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25(4), 1125–1129.

**Тищенко А.В., Тищенко О.Д., Пілярська О.О., Коблай О.О. Значення кореневої системи сільськогосподарських культур в умовах зміни клімату та дефіциту ресурсів**

**Вступ.** Зміна клімату призвела до частих екстремальних погодних явищ, особливо нерегулярних опадів. Це викликає біотичні і абіотичні стреси у сільськогосподарських рослин, що негативно впливають на їх продуктивність. **Результати.** Аналіз літературного матеріалу показав, що будова кореневої системи (RSA) є потужним індикатором, що відображає забезпеченість рослин поживними речовинами, а також для визначення її відповідних реакцій на зовнішні фактори. Вона відіграє життєво важливу роль у продуктивності та адаптації рослин до різних середовищ та їй належить центральна роль у продуктивності та стійкості всіх рослинних екосистем у здатності їх існуванню, взагалі. Тому, зростає значення того, що майбутні природи врожайності, можуть бути досягнуті шляхом оптимізації RSA. Основні елементи архітектури RSA це довжина первинного кореня, щільність бічних кореня та під яким кутом по відношенню до

стрижневого вони розташовані у ґрунті, діаметр коренів. Зовнішні фактори, такі як доступність води та поживних речовин, регулюють формування бічних і додаткових коренів та залежно від цього вони можуть поширюватися не глибоко поверхнево або заглиблюватися. Генотипи з більшою розгалуженістю, щільністю бічних коренів та довжиною стрижневого кореня й високою врожайністю розглядаються як глибоко вкорінені та придатні для середовища з водним та азотним стресом, а генотипи з меншою щільністю бічних розгалужень, неглибокі придатні для середовищ із низьким вмістом фосфору. На архітектуру кореневої системи впливають мікроорганізми: бактерії та гриби які викликають безліч модифікацій у морфології коренів, залежно від культури, штаму ризобактерій PGPR та виду мікоризних грибів AMF. Загальною рисою Ризобактерії PGPR є модифікація бічних коренів. **Висновок.** Використання мікоризних грибів AMF, збільшує ступінь розгалуження коренів, збільшення загальної довжини, площі поверхні та об'єму коренів. Пряме фенотипування залишається актуальною проблемою. Для вирішення цього завдання виділяється наступні методи: добре контрольовані лабораторні, які дають змогу автоматично фенотипувати RSA, помірно контрольовані тепличні та польові методи де досліджуються зрілі кореневі системи у реальних ґрунтових умовах у полі із застосуванням інтегрованого способу: візуальна оцінка, ручні вимірювання та аналіз зображення з допомогою 2D, 3D.

**Ключові слова:** архітектура кореневої системи, продуктивність, стрес, вплив зовнішніх факторів, генотипи.

**Tyshchenko A.V., Tyshchenko O.D., Piliarska O.O., Koblai O.O. The importance of the root system of agricultural crops in the conditions of climate change and resource scarcity**

**Introduction.** Climate change has led to frequent extreme weather events, especially irregular rainfall. This causes biotic and abiotic stresses in agricultural plants, which negatively affect their productivity. **The results.** The

analysis of the literature showed that the structure of the root system (RSA) is a powerful indicator that reflects the supply of nutrients to plants, as well as for determining its corresponding responses to external factors. It plays a vital role in the productivity and adaptation of plants to different environments and has a central role in the productivity and stability of all plant ecosystems in their ability to exist, in general. Therefore, there is growing recognition that future yield gains can be achieved by optimizing RSA. The main elements of the RSA architecture are the length of the primary root, the density of the lateral roots and at what angle they are located in the soil in relation to the tap root, and the diameter of the roots. External factors, such as the availability of water and nutrients, regulate the formation of lateral and secondary roots, and depending on this, they can spread shallowly or go deep. Genotypes with greater branching, lateral root density and taproot length and high yield are considered deep rooted and suitable for water and nitrogen stressed environments, while genotypes with less lateral branching density and shallowness are suitable for low phosphorus environments. The architecture of the root system is influenced by microorganisms: bacteria and fungi that cause many modifications in the morphology of the roots, depending on the culture, the strain of rhizobacteria PGPR and the type of mycorrhizal fungi AMF. A common feature of Rhizobacteria PGPR is the modification of lateral roots. **Conclusion.** The use of mycorrhizal fungi AMF increases the degree of root branching, increasing the total length, surface area and volume of roots. Direct phenotyping remains an urgent problem. To solve this problem, the following methods are distinguished: well-controlled laboratory methods that allow automatic phenotyping of RSA, moderately controlled greenhouse and field methods where mature root systems are studied in real soil conditions in the field using an integrated method: visual assessment, manual measurements and image analysis with using 2D, 3D.

**Key words:** root system architecture, productivity, stress, influence of external factors, genotypes.