

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДНІПРОВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНО-ЕКОНОМІЧНИЙ
УНІВЕРСИТЕТ

Факультет водогосподарської інженерії та екології
Кафедра екології

ДОПУСКАЄТЬСЯ ДО ЗАХИСТУ
Завідувач кафедри екології
_____ доц. Вікторія КАЦЕВИЧ
« ____ » _____ 2024 р.

Пояснювальна записка
до кваліфікаційної роботи
освітнього ступеня «магістр»

на тему «**Обґрунтування екологічної стійкості представників роду
Гіркокаштан (Aesculus) в умовах зелених зон міста Дніпро**»

Виконав: здобувач вищої освіти
2 курсу, групи МГЕ-1-23
спеціальності 101 «Екологія»
_____ Євген ПОДВАЛЬНИЙ

Керівник д.б.н., проф. Кирило ГОЛОБОРОДЬКО

Рецензент: к.б.н., с.н.с. Ірина ІВАНЬКО

Дніпро 2024

ДНІПРОВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНО-ЕКОНОМІЧНИЙ
УНІВЕРСИТЕТ

Факультет: Водогосподарської інженерії та екології

Кафедра: Екології

Освітньо-професійна програма: «Екологія»

Спеціальність: 101«Екологія»

Ступінь вищої освіти: Магістр

ДОПУСКАЄТЬСЯ ДО ЗАХИСТУ
Завідувач кафедри екології
_____ доц. Вікторія КАЦЕВИЧ
« ____ » _____ 2024 р.

ЗАВДАННЯ

на підготовку кваліфікаційної роботи
Подвальному Євгену Євгеновичу

1. Тема роботи «Обґрунтування екологічної стійкості представників роду Гірकोкаштан (Aesculus) в умовах зелених зон міста Дніпро»

Науковий керівник: Голобородько К.К., д.біол.н., професор.

затверджена наказом по ДДАЕУ від «25» жовтня 2024р. № 3584.

2. Термін подання здобувачем роботи: 16 грудня 2024 р.

3. Вихідні дані до проекту (роботи): матеріали, отримані при проходженні виробничо-технологічної практики

4. Зміст розрахунково-пояснювальної записки (перелік питань, що їх належить розробити): Аналіз сучасних літературних джерел. Особливості інтродукції представників роду Гіркокаштан (Aesculus). Досвід використання біосенсорних технологій у дослідженні процесів фотосинтезу. Методи і матеріали. Результати досліджень та їх обговорення. Список літератури.

5. Перелік графічного матеріалу (з точним зазначенням обов'язкових креслень): Особливість заселення видів роду Aesculus колекції Ботсаду

ДНУ. Результати загальних лінійних моделей для оцінки залежності показників фотосинтетичної активності від виду дерев, часу, та мінування листя. Бокс-плот мінливості показників фотосинтетичної активності залежно. Описові статистики параметрів фотосинтетичної активності.

6. Дата видачі завдання: 01.09.2024 р.

КАЛЕНДАРНИЙ ПЛАН

№	Назва етапів дипломного роботи	Термін виконання етапів	Примітка
1	ВСТУП		виконано
2	БІО-ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОДУ ГІРКОКАШТАН (AESCULUS)		виконано
3	ПРОЦЕС ФОТОСИНТЕЗУ ТА ЙОГО ВИКОРИСТАННЯ У ДІАГНОСТИЦІ ФІЗІОЛОГІЧНОГО СТАНУ РОСЛИН		виконано
4	МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ		виконано
5	ОСОБЛИВОСТІ ЗАСЕЛЕННЯ КАШТАНОВИМ МІНЕРОМ РІЗНИХ ВИДІВ РОДУ ГІРКОКАШТАН (AESCULUS)		виконано
6	ОСОБЛИВОСТІ ВПЛИВУ КАШТАНОВОГО МІНЕРА НА ПРОЦЕСИ ФОТОСИНТЕЗУ РІЗНИХ ВИДІВ РОДУ ГІРКОКАШТАН (AESCULUS)		виконано
7	ВИСНОВКИ ТА СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ		виконано

Здобувач

_____ Євген ПОДВАЛЬНИЙ

Керівник роботи

_____ Кирило ГОЛОБОРОДЬКО

РЕФЕРАТ

Дипломна робота присвячена дослідженню екологічної стійкості представників роду Гірकोкаштан (*Aesculus*) в умовах зелених зон міста Дніпро.

Робота містить 55 сторінки тексту, 4 таблиці, 5 рисунків, 45 літературних джерел. До структури роботи входить 5 розділів, в яких представлені отримані протягом досліджень результати.

Об'єкт досліджень: види роду Гірकोкаштан (*Aesculus*).

Предмет досліджень: екологічна стійкість представників роду Гірकोкаштан (*Aesculus*) в умовах зелених зон міста Дніпро.

Метою роботи було з'ясувати особливості екологічної стійкості представників роду Гірकोкаштан (*Aesculus*) в умовах зелених зон міста Дніпро.

Для досягнення поставленої мети поставлено такі задачі:

1. З'ясувати екологічні особливості інтродукції представників роду Гірकोкаштан (*Aesculus*).
2. Проаналізувати досвід використання процесу фотосинтезу для діагностики фізіологічного стану рослин.
3. Здійснити моніторинг особливостей заселення каштановим мінером представників роду Гірकोкаштан (*Aesculus*).
4. Виявити особливості впливу каштанового мінеру на процеси фотосинтезу різних видів роду Гірकोкаштан (*Aesculus*).
5. Узагальнити отримані результати та сформулювати висновки.

Методи дослідження: молекулярно-фізіологічні, статистичні.

Ключові слова: інтродуковані дерева, фотосинтез дерев, адаптація дерев до живлення фітофагів, фіто-санітарний моніторинг.

ЗМІСТ

ВСТУП	6
РОЗДІЛ 1. БІО-ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОДУ ГІРКОКАШТАН (AESCULUS)	7
1.1. Загальна ботанічна характеристика роду Aesculus	7
1.2. Інтродуковані на територію України види роду Aesculus	9
РОЗДІЛ 2. ПРОЦЕС ФОТОСИНТЕЗУ ТА ЙОГО ВИКОРИСТАННЯ У ДІАГНОСТИЦІ ФІЗІОЛОГІЧНОГО СТАНУ РОСЛИН	16
2.1. Загальна характеристика основних процесів фотосинтезу	16
2.2. Фотосинтетичні мембрани та органели	20
2.3. Ефективність процесів фотосинтезу	22
2.4. Метод індукції флуоресценції хлорофілу	25
РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	29
3.1. Програма польових досліджень	29
3.2. Методика використання приладу «Портативний флуорометр «FLS 10s»»	31
3.3. Техніка безпеки у науково-дослідній лабораторії молекулярної біології та фізіології рослин	34
РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ ЗАСЕЛЕННЯ КАШТАНОВИМ МІНЕРОМ РІЗНИХ ВИДІВ РОДУ ГІРКОКАШТАН (AESCULUS)	36
РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ ВПЛИВУ КАШТАНОВОГО МІНЕРА НА ПРОЦЕСИ ФОТОСИНТЕЗУ РІЗНИХ ВИДІВ РОДУ ГІРКОКАШТАН (AESCULUS)	41
ВИСНОВКИ	49
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	50

ВСТУП

В умовах міської забудови рослини роду *Aesculus* L. широко використовуються для створення паркових та лісопаркових фітоценозів, в групових та поодиноких посадках, в озелененні міських площ, проспектів, бульварів. Серед представників даного роду найбільша частка в урболандшафті м. Дніпро належить гірकोкаштану звичайному (*A. hippocastanum* L.), але за останній час, внаслідок сумарної дії високого ступеня антропогенного впливу, ураження рослин шкідниками та хворобами, значна його кількість знаходиться в критичному стані.

У межах роду *Aesculus* відносна стійкість властива гірकोкаштанам гібридному (*A. × hybrida* D.C.), м'ясочервоному (*A. × carnea* Zeyh., 1822), червоному (*A. pavia* L., 1753), восьмитичинковому (*A. flava* Sol., 1778), індійському (*A. indica* (Wall. ex Camb.) Hooker, 1859), каліфорнійському (*A. californica* (Spach) Nutt.), китайському (*A. chinensis* var. *wilsonii*), які походять з Азії та Північної Америки.

Сучасні методи діагностики екологічного стану фотосинтетичного апарату деревних рослин дозволяють отримувати адекватну інформацію про ступінь впливу різних параметрів навколишнього середовища. Використання біосенсорних технологій для вимірювання індукції флуоресценції хлорофілу дозволяє швидко встановити актуальні зміни в фотосинтетичному апараті листків під впливом стресу різного походження.

Отже, метою роботи було з'ясувати особливості екологічної стійкості представників роду Гірकोкаштан (*Aesculus*) в умовах зелених зон міста Дніпро.

РОЗДІЛ 1. БІО-ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОДУ ГІРКОКАШТАН (AESCULUS)

1.1. Загальна ботанічна характеристика роду *Aesculus*

Рід Гірकोкаштан (*Aesculus* Linnaeus, 1775), з видами, які називаються бакай та кінський каштан, включає 13–19 видів квіткових рослин родини Sapindaceae. Це дерева та куці, які поширені в помірній північній півкулі, причому шість видів поширені в Північній Америці, а від семи до 13 видів – в Євразії. Зустрічається кілька гібридів. *Aesculus* демонструє класичне аркто-третинне поширення [1].

Насінневі стручки мексиканського бакайя нагадують стручки *Aesculus*, але належать до іншого роду.

Карл Лінней назвав рід *Aesculus* за римською назвою їстівного жолудя. Загальні назви цих дерев включають «бакай» і «кінський каштан», хоча вони не в такому порядку, як справжні каштани, *Castanea* у Fagales. Деякі також називають білим каштаном або червоним каштаном. У Британії їх іноді називають конкерними деревами через їхній зв'язок із грою в конкери, в яку грають із насінням, яку також називають конкерами.

Види *Aesculus* мають міцні пагони зі смолистими, часто липкими, бруньками, з супротивними, пальчасто розділеними листками, часто дуже великими – до 65 см (26 дюймів) у поперечнику японського кінського каштана *A. turbinata*. Види листяні або вічнозелені. Квіти ефектні, запилюються комахами або птахами, з чотирма або п'ятьма пелюстками, зрощеними в лопатеву трубку віночка, розташовані в суцвітті волоті. Цвітіння починається через 80-110 градусних днів [2].

Плід дозріває до коробочки діаметром 2–5 см (1–2 дюйми), зазвичай кулястої форми, що містить від одного до трьох насіння (часто помилково

називають горіхом) на коробочку. Капсули, що містять більше одного насіння, призводять до плоскості на одній стороні насіння. Місце прикріплення насіння в коробочці (гілум) видно як великий круглий білуватий рубець. Епідерміс капсули має «шипи» (ботанічно: колючки) у деяких видів, тоді як у інших капсули бородавчасті або гладкі. У зрілому віці коробочка розпадається на три частини, щоб випустити насіння [2].

Насіння *Aesculus* традиційно вживалося в їжу після вилуговування японським народом Дзьомон протягом приблизно чотирьох тисячоліть, до 300 року нашої ери [3].

Усі частини бакаї або кінського каштана помірно токсичні, включаючи горіхоподібне насіння. Токсин вражає шлунково-кишкову систему, викликаючи шлунково-кишкові розлади. Міністерство сільського господарства США зазначає, що токсичність зумовлена сапоніном есцином і глюкозидом ескуліном, причому, можливо, цьому сприяють алкалоїди.[1]

Корінні американці подрібнювали насіння, а отримане пюре кидали в тихі або мляві водойми, щоб оглушити або вбити рибу. Потім вони відварювали та зціджували (вилуговували) рибу принаймні три рази, щоб зменшити дію токсину. Відомо, що нові пагони з насіння також вбивають худобу, що пасеться [4].

Найвідомішим представником роду в усьому світі є звичайний кінський каштан *Aesculus hippocastanum*. Бакея жовта, *Aesculus flava* (син. *A. octandra*), також є цінним декоративним деревом із жовтими квітами, але висаджується менш широко. Серед дрібніших видів – квітучий кущ кущовий, *Aesculus parviflora*. Декілька інших представників роду використовуються як декоративні рослини, а також було розроблено декілька садових гібридів, зокрема червоний кінський каштан *Aesculus* × *carnea*, гібрид між *A. hippocastanum* та *A. pavia*.

Вважалося, що рід належить до дитипової родини Hippocastanaceae разом із *Billia* [5], але філогенетичний аналіз морфологічних і молекулярних даних нещодавно спричинив цю родину разом із Aceraceae (клени та *Dipteronia*) до зараховують до родини милярних (*Sapindaceae*).






1.2. Інтродуковані на територію України види роду *Aesculus*

Всі представники роду *Aesculus* є інтродуцентами на території Європи, зокрема в межах України. Активна інтродукція почалась із середини XVII ст., коли виникла певна мода на вирощування різних видів Гіркокаштанів у приватних парках Великобританії.

На початок XXI ст. на території України активно вирощується 5 видів та один гібрид (табл. 1.1.).

Гіркокаштан звичайний або гіркокаштан кінський (*Aesculus hippocastanum*) це велике дерево, виростає приблизно до 39 метрів (128 футів) у висоту [1] з куполоподібною кроною міцних гілок. На старих деревах зовнішні гілки часто звисають із закрученими кінчиками. Листя супротивні та пальчасто складені, з 5–7 листочками 13–30 см (5–12 дюймів) завдовжки, що робить весь листок до 60 см (24 дюймів) у поперечнику з 7–20 см (3–8 дюймів).) черешок. Сліди листя, що залишаються на гілках після того, як листя опаде, мають характерну форму підкови з сімома «цвяхами». Квітки зазвичай білі з жовтою або рожевою плямою біля основи пелюсток; [2] вони утворюються навесні в прямостоячих волотях 10–30 см (4–12 дюймів) заввишки з приблизно 20–50 квітками на кожній волоті. Його пилок не отруйний для медоносних бджіл [5]. Зазвичай на кожній волоті розвивається лише 1–5 плодів. Шкаралупа – це зелена гостра капсула, що містить одне (рідше два або

Таблиця 1.1. Сучасний асортимент роду *Aesculus* на території України

Наукова назва	Зовнішній вигляд	Регіон походження
<i>Aesculus hippocastanum</i>		Європа, батьківщина на Балканах
<i>Aesculus flava</i>		схід Північної Америки
<i>Aesculus glabra</i>		схід Північної Америки
<i>Aesculus parviflora</i>		схід Північної Америки
<i>Aesculus pavia</i>		схід Північної Америки

три) схожих на горіхи насіння, які називаються конкерами або кінськими каштанами. Кожен конкер має 2–4 см (3/4–1+1/2 дюйма) у діаметрі, глянцева горіхово-коричнева з білуватим рубцем біля основи [4].

Місце походження *A. hippocastanum*, наведене різними джерелами, відрізняється. Станом на березень 2023 року Plants of the World Online вважали, що він походить з Балкан (Албанія, Болгарія, Греція та колишня Югославія), а також Туреччини та Туркменістану. Оцінка 2017 року для Червоного списку МСОП обмежила місцеве поширення балканським регіоном: Албанія, Болгарія, материкова Греція та Північна Македонія [5]. Його запровадили та розсадили по всьому світу. Його можна знайти в багатьох частинах Європи, аж до Харстада на північ від Полярного кола в Норвегії і Гестрікленд у Швеції, а також у багатьох парках і містах на півночі Сполучених Штатів і Канади, таких як Едмонтон в Канаді [2]. *A. hippocastanum* є одним із символів Києва, столиці України.

Aesculus flava, також широко відомий як бакай звичайний, бакай солодкий і бакай жовтий, – це вид листяних дерев із підродина Hippocastanoideae родини Sapindaceae. Вид походить із долини Огайо та гір Аппалачі на сході США. Він росте в мезофітних лісах або заплавах, як правило, в кислих або нейтральних ґрунтах, досягаючи висоти від 20 до 48 м (65 футів до 154 футів) [2].

A. flava – це неправильне або прямоовальне дерево з кроною, воно може досягати 50-75 футів у висоту з міцними мальовничими гілками, які мають тенденцію підмітати землю [3]. Листя пальчасто складене з п'ятьма (рідше сімома) листочками, довжиною 10–25 см (3,9–9,8 дюйма) і шириною. Пальчасті листяні листя восени зазвичай стають помаранчевими до червоних. Квіти утворюються в волотях навесні, від жовтого до жовто-зеленого кольору, кожна квітка 2–3 см (0,79–1,18 дюйма) завдовжки з тичинками, коротшими за пелюстки (на відміну від спорідненого *A. glabra*, у якого тичинки довші за пелюстки) [2].

Після цвітіння розвиваються плоди бакеї, які складаються з 1-2 бакей у шкірястій світло-коричневій оболонці з перегородками. Деревина м'яка, слабка і не протистоїть гниттю, вона також створює неприємний запах, коли зелена, але витримана деревина не має запаху, біла та легка [1]. Гілочки мають ледь помітний запах, але набагато слабший, ніж *A. glabra*. Плід – гладка (без шипів), округла або довгаста коробочка діаметром 5–7 см (2,0–2,8 дюйма), що містить 1–3 горішкоподібні насінини діаметром 2,5–3,5 см (0,98–1,38 дюйма), коричневі з білуватий прикореневий рубець. Стовбур у молодому віці може бути від темно-сірого до коричневого, у середньому віці – з борознами та ребрами, у зрілому віці він стає лускатим і пластинчастим [2]. Плід бакаї нагадує око оленя, тому він отримав свою назву бакай. Плід отруйний для людини, але його можна зробити їстівним шляхом вилуговування.

A. flava найбільш успішний на повному сонці на вологих, багатих, добре дренованих, просочуються та злегка кислих ґрунтах [2]. Бідні глинисті або сухі ґрунти не є найкращими умовами, але він може переносити короткочасні затоплення та міські умови. *A. flava* можна зустріти в багатих ґрунтах на дні річок, берегах струмків і гірських схилах у південно-східній Пенсільванії до північної Алабами та Джорджії, а також у долині річки Огайо, що досягає Іллінойсу.

Відомо, що це дерево безладне і потребує великого парку або двору, щоб процвітати [1]. Дерево може вирости на 60 футів у висоту, але в горах воно може досягати 90 футів у висоту і 40 футів завширшки або більше, з овальною кроною і 3 фути в діаметрі стовбура [2]. У низинах це дерево частіше приймає форму невеликого дерева або куща. Рослина потребує повного сонця, 6 або більше годин прямого сонячного світла на день і півтіні. Рослина має низький показник горючості.

Aesculus glabra, широко відомий як бакай Огайо, бакай Техаський, бакай смердючий [2] – це вид дерев родини мильноягідних (Sapindaceae), що походить із Північної Америки.

Його природний ареал переважно в регіонах Середнього Заходу та нижніх Великих рівнин Сполучених Штатів, простягаючись на південний схід до геологічного Чорного поясу Алабами та Міссісіпі [2]. Він також зустрічається локально на крайньому південному заході Онтаріо, на острові Волпол в озері Сент-Клер. Він зустрічається в різноманітних природних середовищах існування, включаючи береги струмків, гірські ліси та уздовж старих полів. Зазвичай він зустрічається в вапнякових областях.

Листя пальчасто складене з п'ятьма листочками довжиною та шириною 8–16 см (3–6+1/2 дюйма). Квітки утворюються в волотях навесні, червоні, жовті або жовто-зелені, кожна квітка довжиною 2–3 см (3/4–1+1/4 дюйма) з тичинками, довшими за пелюстки (на відміну від спорідненого жовтого бакаї, де тичинки коротші за пелюстки). Плід – кругла коробочка діаметром 4–5 см (1+1/2–2 дюйма), що містить одне горіхове насіння діаметром 2–3 см (3/4–1+1/4 дюйма), коричневе з білуватий прикореневий рубець.

Неїстівне насіння містить дубильну кислоту і є отруйним для худоби та людини. Молоде листя, пагони та кора також певною мірою отруйні [2]. Проте корінні американці, як повідомляється, їли фрукти бакаїї після кип'ятіння для вилучення таніну.

Aesculus parviflora, кущик пляшковий або дрібноквітковий кущ – це вид локонових листопадних чагарників родини сапіндових. Батьківщиною цього виду є південно-східна частина Сполучених Штатів, де він поширений переважно в Алабамі та Джорджії, з окремою популяцією в Південній Кароліні вздовж річки Саванна [5]. Його природне середовище існування - мексиканські ліси, на скелях і в ярах.

Ця рослина дуже отруйна для людини при вживанні в їжу. Симптоми включають м'язову слабкість, параліч, блювоту, діарею та смерть. Також повідомлялося, що він токсичний для домашніх тварин.

Aesculus parviflora досягає 2–4 м у висоту [1]. Листя розташовані супротивними парами, пальчасто складені з 5-7 листочками, кожна листочка короткочерешкова, 12-22 см завдовжки і 5-10 см завширшки, з суцільним краєм. Квіти утворюються в помітних прямостоячих волотях 20–50 см завдовжки, що нагадують традиційну щітку для пляшок, кожна квітка має трубчасту чашечку, маленькі білі пелюстки та кілька виступаючих тичинок довжиною 3–4 см. Квіти змінюються грушоподібними коробочками, що містять поліроване коричневе насіння [2].

Латинський специфічний епітет *parviflora* означає «дрібноквіткова».

A. parviflora вирощують як декоративну рослину в садах, де його серпневе цвітіння приваблює метеликів. Віддає перевагу вологим, добре дренованим ґрунтам у півтіні та повній тіні. У США він підходить для зон стійкості USDA 4–8.

Натураліст, дослідник і колекціонер рослин Вільям Бартрам вперше помітив цей неописаний чагарник під час своєї подорожі Кароліною, Джорджією та Флоридою в 1773–78 роках [1]. У 1930 році в саду Бартрама, Філадельфія, ще можна було знайти старий приклад.

A. parviflora був представлений британському садівництву завдяки діяльності Джона Фрейзера, який здійснив свою першу ботанічну подорож американським півднем у 1785 році. Знахідки Фрейзера були розповсюджені серед англійських розсадників, таких як Лі та Кеннеді чи Лоддігес, або серед приватних покровителів, і цей чагарник був " можна зустріти в більшості наших розплідників» до 1820 року [2]. Ця рослина отримала нагороду Королівського садівничого товариства за садові заслуги.

Aesculus pavia, відомий як червоний бакей або вогняний (раніше *Pavia rubra*), є видом листяних квіткових рослин. Невелике дерево або чагарник є рідним для південних і східних частин Сполучених Штатів, зустрічається від Іллінойсу до Вірджинії на півночі та від Техасу до Флориди на півдні [4]. Він витривалий далеко на північ від свого рідного ареалу, з успішним вирощуванням до полюса Arboretum Mustila у Фінляндії. Має низку місцевих назв, таких як бакей червоний, бакей шерстистий.

Aesculus pavia – великий чагарник або невелике дерево. Він досягає висоти 5–8 м (16–26 футів), часто росте у формі з кількома стеблами. Його листя розташовані супротивно і зазвичай складаються з п'яти еліптичних зубчастих листочків, кожна довжиною 10–15 см (4–6 дюймів). Навесні він несе 10–18-сантиметрові (4–7 дюймів) кисті привабливих темно-червоних трубчастих квітів. Квітки гермафродити. Гладкі світло-коричневі плоди діаметром близько 2,5 см (1 дюйм) досягають зрілості на початку осені.

Квіти привабливі для колібри, а також для бджіл.

Aesculus pavia схрещувався з кінським каштаном звичайним (*Aesculus hippocastanum*) у культивуванні, гібрид отримав назву *Aesculus* × *carnea*, червоний кінський каштан. Гібрид є деревом середнього розміру до 13,5–17 м (45–55 футів) заввишки, проміжним між батьківськими видами в більшості аспектів, але успадковує червоне забарвлення квіток від *A. pavia*. Це популярне дерево у великих садах і парках, найчастіше обраний сорт «Briotii». Також були знайдені гібриди червоного бакея з жовтим бакаєм (*A. flava*), які отримали назву *Aesculus* × *hybrida* [5].

РОЗДІЛ 2. ПРОЦЕС ФОТОСИНТЕЗУ ТА ЙОГО ВИКОРИСТАННЯ У ДІАГНОСТИЦІ ФІЗІОЛОГІЧНОГО СТАНУ РОСЛИН

2.1. Загальна характеристика основних процесів фотосинтезу

Фотосинтез – це система біологічних процесів, за допомогою яких фотосинтезуючі організми, такі як більшість рослин, водоростей і ціанобактерій, перетворюють світлову енергію, як правило, сонячного світла, на хімічну енергію, необхідну для живлення їх метаболізму [6]. Фотосинтез зазвичай відноситься до кисневого фотосинтезу, процесу, який виробляє кисень. Фотосинтезуючі організми зберігають вироблену таким чином хімічну енергію у внутрішньоклітинних органічних сполуках (сполуках, що містять вуглець), таких як цукри, глікоген, целюлоза та крохмаль. Щоб використати цю накопичену хімічну енергію, клітини організму метаболізують органічні сполуки за допомогою клітинного дихання. Фотосинтез відіграє вирішальну роль у виробництві та підтримці вмісту кисню в атмосфері Землі, а також забезпечує більшу частину біологічної енергії, необхідної для складного життя на Землі [7].

Деякі бактерії також здійснюють аноксигенний фотосинтез, який використовує бактеріохлорофіл для розщеплення сірководню як відновника замість води, утворюючи сірку замість кисню. Такі археї, як *Halobacterium*, також здійснюють тип аноксигенного фотосинтезу без фіксації вуглецю, де простіший фотопігмент сітківки та його мікробні похідні родопсину використовуються для поглинання зеленого світла та живлення протонних насосів для безпосереднього синтезу аденозинтрифосфату (АТФ), «енергетичної валюти». " клітинок. Такий архейний фотосинтез міг бути найдавнішою формою фотосинтезу, яка

розвинулась на Землі ще в палеоархеї, передуючи ціанобактеріям (див. гіпотезу Пурпурної Землі).

Хоча деталі можуть відрізнятися між видами, процес завжди починається, коли світлова енергія поглинається реакційними центрами, білками, які містять фотосинтетичні пігменти або хромофори. У рослинах ці білки є хлорофілами (похідними порфірину, які поглинають червоний і синій спектри світла, таким чином відбиваючи зелений колір), які містяться в хлоропластах, яких багато в клітинах листя.

У бактерій вони вбудовані в плазматичну мембрану. У цих залежних від світла реакціях деяка енергія використовується для відриву електронів від відповідних речовин, таких як вода, з утворенням кисню. Водень, що звільняється при розщепленні води, використовується для створення двох важливих молекул, які беруть участь в енергетичних процесах: відновленого нікотинамідаденіндинуклеотид фосфату (NADPH) і АТФ.

У рослинах, водоростях і ціанобактеріях цукри синтезуються шляхом наступної послідовності незалежних від світла реакцій, званих циклом Кальвіна. У цьому процесі атмосферний вуглекислий газ включається в уже існуючі органічні сполуки, такі як рибулозобісфосфат (RuBP) [7]. Використовуючи АТФ і НАДФН, що утворюються в результаті світлозалежних реакцій, отримані сполуки потім відновлюються та видаляються з утворенням додаткових вуглеводів, таких як глюкоза. В інших бактеріях для досягнення тієї самої мети використовуються різні механізми, такі як зворотний цикл Кребса.

Перші фотосинтезуючі організми, ймовірно, виникли на початку еволюційної історії життя, використовуючи в якості джерела електронів відновники, такі як водень або сірководень, а не воду [2]. Ціанобактерії з'явилися пізніше; надлишок кисню, який вони виробляли, безпосередньо сприяв насиченню Землі киснем, що зробило можливим розвиток складного життя. Середня потужність енергії, яку споживає глобальний

фотосинтез, становить приблизно 130 терават [8], що приблизно у вісім разів перевищує загальне енергоспоживання людської цивілізації. Фотосинтезуючі організми також перетворюють приблизно 100–115 мільярдів тонн (91–104 Pg петаграм, або мільярди метричних тонн) вуглецю на біомасу на рік [9]. Фотосинтез відкрив у 1779 році Ян Інгенхаус. Він показав, що рослинам потрібне світло, а не тільки повітря, ґрунт і вода.

Фотосинтез життєво важливий для кліматичних процесів, оскільки він захоплює вуглекислий газ з повітря та зв'язує його в рослинах, зібраній продукції та ґрунті. За оцінками, лише зернові культури щороку зв'язують 3825 Tg або 3,825 Pg вуглекислого газу, тобто 3,825 мільярда метричних тонн [9].

Більшість фотосинтезуючих організмів є фотоавтотрофами, що означає, що вони здатні синтезувати їжу безпосередньо з вуглекислого газу та води, використовуючи енергію світла. Однак не всі організми використовують вуглекислий газ як джерело атомів вуглецю для здійснення фотосинтезу; фотогетеротрофи використовують органічні сполуки, а не вуглекислий газ, як джерело вуглецю [2].

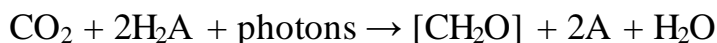
У рослинах, водоростях і ціанобактеріях фотосинтез виділяє кисень. Цей кисневий фотосинтез є найпоширенішим типом фотосинтезу, який використовується живими організмами. Деякі тіньолюбні рослини (сциофіти) виробляють такий низький рівень кисню під час фотосинтезу, що вони використовують весь його самотійно, замість того, щоб випускати в атмосферу [10].

Хоча існують деякі відмінності між кисневим фотосинтезом у рослин, водоростей і ціанобактерій, загальний процес у цих організмів досить схожий. Існує також багато різновидів аноксигенного фотосинтезу, який використовується переважно бактеріями, які споживають вуглекислий газ, але не виділяють кисень [10].

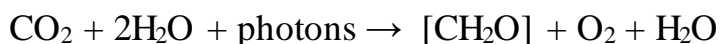
Вуглекислий газ перетворюється на цукор у процесі, який називається фіксацією вуглецю; фотосинтез захоплює енергію сонячного світла для перетворення вуглекислого газу на вуглеводи. Фіксація вуглецю є ендотермічної окисно-відновною реакцією. Загалом, фотосинтез є протилежністю клітинному диханню: тоді як фотосинтез є процесом відновлення вуглекислого газу до вуглеводів, клітинне дихання є окисленням вуглеводів або інших поживних речовин до вуглекислого газу. Поживні речовини, які використовуються в клітинному диханні, включають вуглеводи, амінокислоти та жирні кислоти. Ці поживні речовини окислюються, утворюючи вуглекислий газ і воду, а також вивільняють хімічну енергію для метаболізму в організмі.

Фотосинтез і клітинне дихання є різними процесами, оскільки вони відбуваються через різні послідовності хімічних реакцій і в різних клітинних компартментах (клітинне дихання в мітохондріях) [11].

Загальне рівняння фотосинтезу, яке вперше запропонував Корнеліс ван Ніль[18], таке:



Оскільки вода використовується як донор електронів у кисневому фотосинтезі, рівняння для цього процесу виглядає так:



Це рівняння підкреслює, що вода є як реагентом у світлозалежній реакції, так і продуктом світлонеалежної реакції, але скасування п молекул води з кожного боку дає сумарне рівняння:



Інші процеси замінюють воду іншими сполуками (наприклад, арсенітом) у ролі джерела електронів; наприклад, деякі мікроби використовують сонячне світло для окислення арсеніту до арсенату: [12] Рівняння для цієї реакції таке:

$\text{CO}_2 + (\text{AsO}^{3-}_3) + \text{photons} \rightarrow (\text{AsO}^{3-}_4) + \text{CO}$ (використовується для створення інших сполук у наступних реакціях)[20].

Фотосинтез відбувається в два етапи. На першому етапі світлозалежні реакції або світлові реакції вловлюють енергію світла та використовують її для створення носія водню NADPH і молекули, що накопичує енергію, АТФ. На другому етапі незалежні від світла реакції використовують ці продукти для захоплення та відновлення вуглекислого газу.

Більшість організмів, які використовують кисневий фотосинтез, використовують видиме світло для світлозалежних реакцій, хоча принаймні три використовують короткохвильове інфрачервоне або, точніше, далеко-червоне випромінювання [13].

Деякі організми використовують навіть більш радикальні варіанти фотосинтезу. Деякі археї використовують простіший метод, який використовує пігмент, схожий на той, який використовується для зору у тварин. Бактеріородопсин змінює свою конфігурацію у відповідь на сонячне світло, діючи як протонний насос. Це створює більш прямий градієнт протонів, який потім перетворюється на хімічну енергію. Процес не включає фіксацію вуглекислого газу та не виділяє кисень, і, здається, розвинувся окремо від більш поширених типів фотосинтезу [13].

2.2. Фотосинтетичні мембрани та органели

У фотосинтезуючих бактеріях білки, які збирають світло для фотосинтезу, вбудовані в клітинні мембрани. У своїй найпростішій формі це стосується мембрани, що оточує саму клітину. Однак мембрана може бути щільно згорнута в циліндричні листи, які називаються тилакоїдами [14], або зібрана в круглі везикули, які називаються внутрішньо цитоплазматичними мембранами. Ці структури можуть заповнювати

більшу частину внутрішньої частини клітини, надаючи мембрані дуже велику площу поверхні і, отже, збільшуючи кількість світла, яке можуть поглинати бактерії [14].

У рослин і водоростей фотосинтез відбувається в органелах, які називаються хлоропластами. Типова рослинна клітина містить приблизно від 10 до 100 хлоропластів. Хлоропласт оточений мембраною. Ця мембрана складається з фосфоліпідної внутрішньої мембрани, фосфоліпідної зовнішньої мембрани та міжмембранного простору. Мембрана оточена водянистою рідиною, яка називається строною. Усередині строми розташовані стопки тилакоїдів (grana), які є місцем фотосинтезу. Тилакоїди виглядають як сплюснені диски. Сам тилакоїд оточений тилакоїдною мембраною, а всередині замкнутого об'єму є просвіт або тилакоїдний простір. У тилакоїдну мембрану вбудовані інтегральні та периферичні мембранні білкові комплекси фотосинтетичної системи.

Рослини поглинають світло переважно за допомогою пігменту хлорофілу. Зелена частина спектру світла не поглинається, а відбивається, тому більшість рослин мають зелений колір. Окрім хлорофілу, рослини також використовують такі пігменти, як каротини та ксантофіли [15]. Водорості також використовують хлорофіл, але присутні різні інші пігменти, такі як фікоціанін, каротини та ксантофіли у зелених водоростях, фікоеритрин у червоних водоростях (родофіти) та фукоксантин у бурих і діатомових водоростях, що призводить до широкого розмаїття кольорів.

Ці пігменти вбудовані в рослини та водорості в комплекси, які називаються білками-антенами. У таких білках пігменти організовані для спільної роботи. Така комбінація білків також називається світлозбираючим комплексом [16].

Хоча всі клітини зелених частин рослини мають хлоропласти, більшість із них знаходяться в спеціально пристосованих структурах, які

називаються листками. Деякі види, пристосовані до умов сильного сонячного світла та посушливості, такі як багато видів молочаю та кактусів, мають головні органи фотосинтезу в стеблах. Клітини у внутрішніх тканинах листа, які називаються мезофілом, можуть містити від 450 000 до 800 000 хлоропластів на кожен квадратний міліметр листа.

Поверхня листя вкрита водостійкою восковою кутикулою, яка захищає лист від надмірного випаровування води та зменшує поглинання ультрафіолетового або синього світла, щоб мінімізувати нагрівання. Прозорий шар епідермісу дозволяє світлу проходити до клітин мезофілу частоколу, де відбувається більша частина фотосинтезу.

2.3. Ефективність процесів фотосинтезу

Рослини зазвичай перетворюють світло в хімічну енергію з фотосинтетичною ефективністю 3–6 % [17]. Поглинене світло, яке не перетворилося, розсіюється переважно у вигляді тепла, а невелика частка (1–2%) повторно випромінюється у вигляді флуоресценції хлорофілу на більш довгих (червоніших) довжинах хвиль. Цей факт дозволяє вимірювати світлову реакцію фотосинтезу за допомогою хлорофілових флуорометрів [18].

Реальна фотосинтетична ефективність рослин змінюється в залежності від частоти перетворення світла, інтенсивності світла, температури та частки вуглекислого газу в атмосфері та може варіюватися від 0,1% до 8% [18]. Для порівняння, сонячні панелі перетворюють світло в електричну енергію з ефективністю приблизно 6–20% для панелей масового виробництва та понад 40% для лабораторних пристроїв. Вчені вивчають фотосинтез, сподіваючись створити рослини з підвищеною врожайністю [19].

Ефективність як світлової, так і темної реакції можна виміряти, але зв'язок між ними може бути складним. Наприклад, світлова реакція створює енергетичні молекули АТФ і НАДФН, які СЗ рослини можуть використовувати для фіксації вуглецю або фотодихання. Електрони також можуть текти до інших поглиначів електронів [20]. З цієї причини автори нерідко розрізняють роботу, виконану в умовах не фотодихання, і в умовах фотодихання [21].

Інтегрований хлорофіловий флуорометр і система газообміну можуть досліджувати реакції як на світло, так і на темряву, коли дослідники використовують дві окремі системи разом.

Інфрачервоні газоаналізатори та деякі датчики вологи достатньо чутливі, щоб вимірювати фотосинтетичну асиміляцію CO_2 та $\Delta\text{H}_2\text{O}$ за допомогою надійних методів. CO_2 зазвичай вимірюється в $\mu\text{mol}/(\text{m}^2/\text{s})$, частках на мільйон або об'ємі на мільйон; а H_2O зазвичай вимірюється в $\text{mmol}/(\text{m}^2/\text{s})$ або в мбарах. Вимірюючи асиміляцію CO_2 , $\Delta\text{H}_2\text{O}$, температуру листя, барометричний тиск, площу листя та фотосинтетично активне випромінювання (PAR), стає можливим оцінити "А" або асиміляцію вуглецю, "Е" або транспірацію, "gs" або продихову провідність, і "Ci" або внутрішньоклітинний CO_2 . [22]

Однак більш поширеним є використання флуоресценції хлорофілу для вимірювання стресу рослин, де це доцільно, оскільки найбільш часто використовувані параметри FV/FM та Y(II) або F/FM' можна виміряти за кілька секунд, що дозволяє досліджувати більші популяції рослин [19].

Системи газообміну, які пропонують контроль рівнів CO_2 вище та нижче навколишнього середовища, дозволяють звичайну практику вимірювання кривих А/Ci при різних рівнях CO_2 , щоб охарактеризувати фотосинтетичну відповідь рослини [23].

У той час як стандартні системи газообмінного фотосинтезу можуть вимірювати Ci або підутичні рівні CO_2 , додавання інтегрованих

вимірювань флуоресценції хлорофілу дозволяє більш точно вимірювати CC , оцінку концентрації CO_2 у місці карбоксилювання в хлоропласті, замість C_i [24]. Концентрацію CO_2 в хлоропласті можна оцінити за допомогою вимірювання провідності мезофілу або g_m за допомогою інтегрованої системи.

Системи вимірювання фотосинтезу не призначені для прямого вимірювання кількості світла, яке поглинає лист, але аналіз флуоресценції хлорофілу, P700- і P515-поглинання, а також вимірювання газообміну розкривають детальну інформацію про, наприклад, фотосистеми, квантову ефективність і асиміляцію CO_2 . ставки. За допомогою деяких приладів можна проаналізувати навіть залежність ефективності фотосинтезу від довжини хвилі [16].

Явище, відоме як квантове блукання, значно підвищує ефективність транспортування енергії світла. У фотосинтетичній клітині водорості, бактерії або рослини є світлочутливі молекули, які називаються хромофорами, розташовані у формі антени, яка називається фотокомплексом. Коли фотон поглинається хромофором, він перетворюється на квазічастинку, яку називають екситоном, який перескакує від хромофора до хромофора до реакційного центру фотокомплексу, набору молекул, які вловлюють його енергію в хімічній формі, доступній для метаболізм клітини.

Хвильові властивості екситона дозволяють йому охоплювати ширшу територію та випробувати кілька можливих шляхів одночасно, дозволяючи йому миттєво «вибирати» найефективніший маршрут, де він матиме найвищу ймовірність прибути до місця призначення за мінімально можливий час.

Оскільки ця квантова ходьба відбувається при температурах, набагато вищих, ніж зазвичай відбуваються квантові явища, вона можлива лише на дуже коротких відстанях. Перешкоди у вигляді деструктивної інтерференції змушують частинку на мить втрачати свої хвильові властивості, перш ніж вона знову їх відновить після того, як звільниться зі свого заблокованого положення через класичний «стрибок». Таким чином, рух електрона до фоточентру охоплюється серією звичайних стрибків і квантових блукань [20].

2.4. Метод індукції флуоресценції хлорофілу

Флуоресценція хлорофілу – явище світіння хлорофілу при поглинанні ним світла, відбувається в результаті повернення молекули зі збудженого в основний стан. Широко використовується як показник фотосинтетичного перетворення енергії у вищих рослин, водоростей та бактерій.

Збуджений хлорофіл втрачає поглинену світлову енергію, витрачаючи її на фотосинтез (фотохімічні перетворення енергії або фотохімічне гасіння), переводячи її в тепло в результаті нефотохімічного гасіння або випромінюючи у вигляді флуоресценції. Оскільки всі ці процеси конкурують один з одним, аналізуючи флуоресценцію хлорофілу, можна отримати уявлення про інтенсивність фотосинтезу та здоров'я рослини [21].

Після освітлення адаптованого до темряви листя, можна спостерігати швидке зростання флуоресценції Фотосистеми II (ФС II), за яким слідує повільний спад. Вперше цей феномен описали Х. Каутський та А. Хірш у 1931 році. На ім'я свого першовідкривача ефект був названий Каутським ефектом.

Збільшення флуоресценції відбувається через те, що реакційні центри фотосистеми II (ФСII) переходять у «закритий» стан. Реакційний центр називається "закритим", коли він більше не в змозі передавати електрони. Це відбувається, коли переносник електронів відновлений і ще не передав свої електрони наступному акцептору електронів. Закриття реакційних центрів знижує загальну ефективність фотохімічних реакцій (kP), тому підвищує рівень флуоресценції (kF).

Різде перенесення листа з темного стану світ збільшує частку закритих реакційних центрів ФСII і призводить до посилення флуоресценції протягом перших 1-2 секунд. Пізніше флуоресценція повільно слабшає, цей процес може тривати кілька хвилин. Падіння зумовлене активацією «фотохімічного гасіння» та перенесення електронів від ФСII по ЕТЦ хлоропластів до НАДФ та циклу фіксації вуглецю, а також включенням механізмів нефотохімічного гасіння, що перетворює енергію збудження на тепло.

Вимірювання починають із визначення фонового рівня флуоресценції (F_0), який вимірюють, впливаючи на аркуш коротким спалахом світла низької інтенсивності (для приладів типу РАМ), недостатньою щоб викликати фотохімічну реакцію (всі реакційні центри відкриті), і тому повністю на флуоресценцію [17].

Щоб використовувати вимірювання флуоресценції хлорофілу для аналізу фотосинтезу, дослідники повинні розрізняти фотохімічне гасіння та нефотохімічне гасіння (тепловиділення). Це досягається шляхом зупинки фотохімічних реакцій, що дозволяє дослідникам виміряти флуоресценцію в присутності нефотохімічного гасіння.

Для цього рослину різко висвітлюють сильним спалахом світла або виносять на світло після темної адаптації. Відбувається тимчасове закриття всіх реакційних центрів ФСII, і енергія не передається ланцюгом переносників електронів. Нефотохімічне гасіння не впливає, якщо спалах

досить короткий. Під час спалаху (або після різкого винесення рослини на світло з темряви) відбувається насичення реакційних центрів світлом із переходом у закритий стан. У таких умовах, коли відсутнє фотохімічне гасіння, а не фотохімічне гасіння зневажливо мало, флуоресценції досягає свого максимального рівня, що позначається як максимум флуоресценції F_m .

Ефективність фотохімічного гасіння, яким визначають ефективність роботи ФСII, можна оцінити порівнюючи F_m зі стаціонарним рівнем флуоресценції на світлі F_t та фоновий рівень флуоресценції F_0 без світла придатного для фотосинтезу. Ефективність нефотохімічного гасіння змінюється залежно від різних внутрішніх та зовнішніх факторів. Його посилення веде до підвищення тепловиділення та зниження F_m . Оскільки неможливо повністю зупинить теплову дисипацію енергії, неможливо виміряти флуоресценцію хлорофілу за повної відсутності нефотохімічного гасіння. Тому дослідники використовують точку темної адаптації (F_m) з якою порівнюють розраховане значення нефотохімічного гасіння [24].

Загальні параметри флуоресценції:

F_0 – мінімальна флуоресценція (у відносних одиницях). Рівень флуоресценції за умов, коли передбачається, що це реакційні центри відкриті (темнова адаптація).

F_m – максимальна флуоресценція (у відносних одиницях). Рівень флуоресценції за спалахів високої інтенсивності. Усі реакційні центри вважаються закритими.

F_0' – мінімальна флуоресценція (у відносних одиницях) в умовах адаптації до світла. Рівень флуоресценції зразка, що опромінюється, який знижений в порівнянні з F_0 через наявність нефотохімічного гасіння.

F_m' – максимальна флуоресценція (у відносних одиницях) в умовах адаптації до світла. Рівень флуоресценції зразка, що опромінюється

насичувальними імпульсами світла, які тимчасово закривають усі реакційні центри ФСII.

F_{tr} – термінальна флуоресценція (у відносних одиницях). Гасіння флуоресценції станом на кінець тесту.

$T_{1/2}$ – половина часу наростання від F_0 до F_m .

Сучасні методи діагностики екологічного стану фотосинтетичного апарату деревних рослин дозволяють отримувати адекватну інформацію про ступінь впливу різних параметрів навколишнього середовища.

РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

3.1. Програма польових досліджень

Дослідження проведені з червня по вересень 2024 р. у м. Дніпро (Північно-стєпова підзона України), у межах ботанічного саду Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, заснованого ще у 1931 році (рис.3.1).

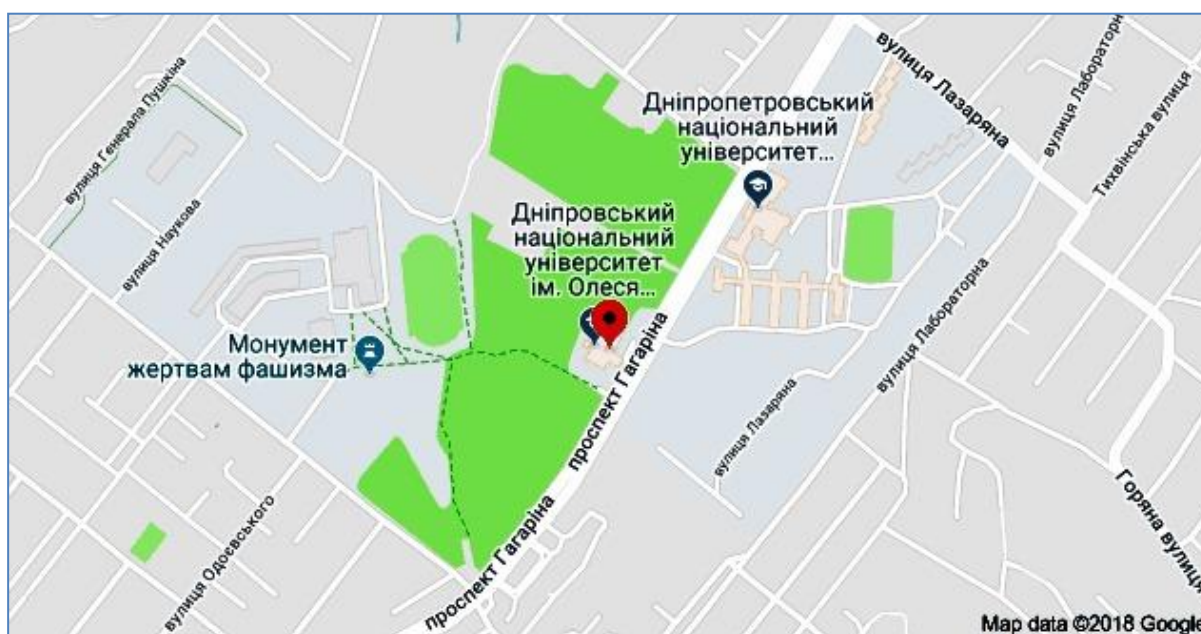


Рисунок 3.1. Карта ботанічного саду Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара

На його території окрім гіркокаштану звичайного (*Aesculus hippocastanum* L.), що широко використовується у зелених насадженнях міста, культивуються гіркокаштан криваво-м'ясний (*A. × carnea* Zeyh., 1818), гіркокаштан жовтий (*A. flava* Solander 1778), гіркокаштан голий (*A. glabra* Willdenow, 1809), гіркокаштан червоний (*A. pavia* Linnaeus, 1753) та гіркокаштан дрібноцвітий (*A. parviflora* Walter, 1788).

Моніторинг процесів фотосинтезу у живих листках різних видів роду *Aesculus* здійснювали портативним флуорометром «FLS 10s». Портативний флуорометр «FLS 10s» це прилад з графічним рідкокристалічним дисплеєм, та кабелем під'єднання до USB-порту ноутбуку. Прилад керується застосунком `fls_10s.exe` під ОС Windows 10. Спектр опромінення 460 нм – 485 нм. Час опромінювання 10 секунд. Потужність опромінювання 120 Вт/м². Допустимий діапазон вимірювання інтенсивності флуоресценції 600 нм – 1000 нм. Площа вічка з біосенсором через яке здійснювалось опромінювання/вимірювання становила 10 мм x 20 мм.

Виміри проводили на живих листках рослин роду *Aesculus* (по 7 на кожному) у червні, серпні та вересні 2024 р. Виміри проводили на повністю не пошкоджених та на уражених каштановим листяним мінером листках у межах одного дерева. На пошкоджених листках робота біосенсора здійснювалась поряд з міною. Відсоток ураження листкової пластинки фітофагом визначався візуально.

Робота біосенсору в приладі побудована таким чином: «після початку дії світла інтенсивність флуоресценції хлорофілу (індукція флуоресценції або флуоресценція, індукована (наведена) світлом) починає істотно змінюватись з часом; часова залежність інтенсивності флуоресценції хлорофілу має характерний вигляд кривої з одним чи кількома максимумами і отримала назву кривої індукції флуоресценції хлорофілу (крива Каутського); зміни у будь-якій ланці фотосинтезу призводять до зміни вигляду кривої індукції флуоресценції хлорофілу».

Для інтерпретації кривої Каутського ми використали відомі її критичні параметри:

F_0 – початкове значення індукції флуоресценції після включення опромінення;

F_p – значення індукції флуоресценції «плато»;

F_m – максимальне значення індукції флуоресценції;

F_{st} – стаціонарне значення індукції флуоресценції після світлової адаптації листка рослини.

Окрім критичних параметрів кривої Каутського нами було використано розрахункові:

$F_v = F_m - F_0$ – змінна флуоресценція хлорофілу;

F_v/F_m – імаксимальна ефективність первинних процесів фотосинтезу;

$(F_m - F_{st})/F_{st}$ – коефіцієнт ефективності фотохімічних процесів;

$(F_p - F_0)/F_v$ – частка QA-акцепторів невідновлюваних реакційних центрів PSII.

3.2. Методика використання приладу «Портативний флуорометр «FLS 10s»»

Портативний флуорометр «FLS 10s» призначений для моніторингу фізіологічного стану рослин, який здійснюється через діагностику порушень фотосинтезу хлорофілу (рис.3.2.).

Прилад розроблений для адаптації процесу вимірювання до специфіки роботи із біологічними об'єктами як у польових так й у лабораторних умовах. Біосенсор приладу працює із живим листком в якому відбуваються процеси фотосинтезу. Приладом «FLS 10s» забезпечується гарна візуалізація отриманих вимірів (крива флуоресценції хлорофілу, або крива Каутського) (рис. 3.3).

Однією з важливих особливостей пристрою є енергозбереження, що дозволяє отримувати якісні результати при мінімально необхідному опроміненні. Ця особливість пристрою не вносить незворотних змін в об'єкт дослідження. «FLS 10s» в основному призначений для отримання даних про швидку фазу (динамічні характеристики) флуоресцентного



Рисунок 3.2. Портативний флуорометр «FLS 10s»

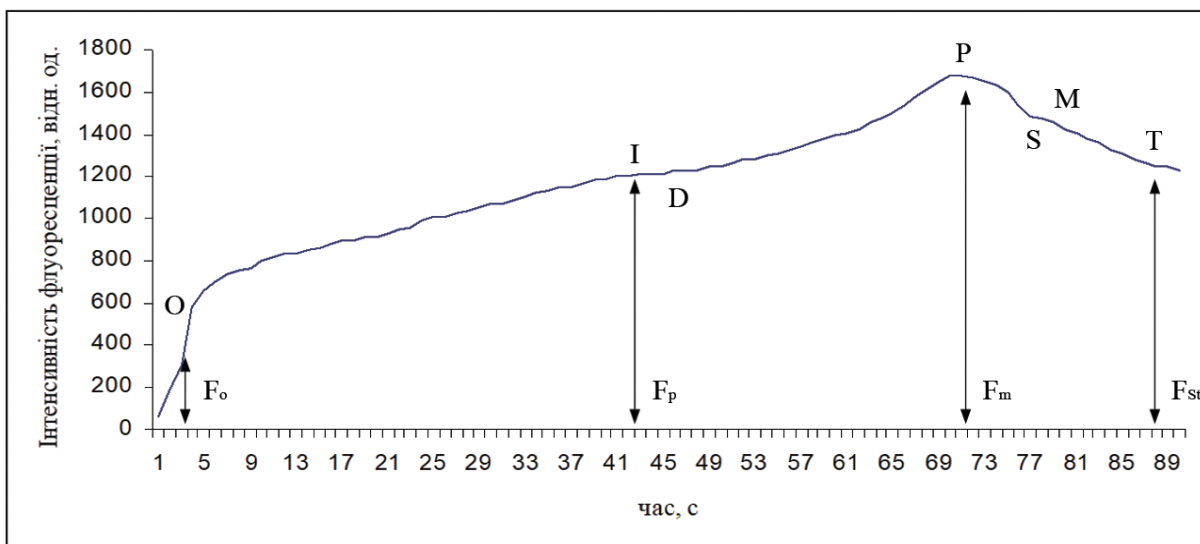


Рисунок 3.3. Типова крива індукції флуоресценції хлорофілу

випромінювання різних органів рослин, таких як хлоропласти, водорості, хвоя, листя рослин тощо протягом перших 10 секунд опромінення.

Незважаючи на те, що на даний момент є багато спеціалізованих флуорометрів на світовому ринку немає меж для вдосконалення таких пристроїв і їх зручніше використання, що пов'язано з розробки в галузі мікроелектроніки. Мета розробка приладу флуорометр «FLS 10s» полягала в створенні базової моделі флуорометра для використання в різних сферах екологічних досліджень.

Пріоритетом при створенні пристрою було його застосування для наукових досліджень біологічних об'єктів, в окремих рослин із застосуванням добре відомого тесту ОЛР.

Технічні дані «FLS 10s»:

Час вимірювання (МТ)	10 секунд
Кількість проб на МТ	470
Роздільна здатність даних	12 біт
Кількість надійних біт	10 біт
Зона взаємодії	10 мм x 20 мм
Енергія освітлення (потужність)	120 Вт/м ²
Спектр збудження на рівні 0,5	460 нм – 485 нм
Смуга вимірювального сигналу на рівні 0,5	600 нм – 1000 нм

Живлення:

@ USB в режимі очікування	20 мА @ 5В
@ USB у режимі вимірювання	140 мА @ 5 В

Розміри:

довжина	185 мм
висота	65 мм
ширина	120 мм
Вага	433 г

Прилад «FLS 10s» розроблений для наукових досліджень флуоресцентної активності живих об'єктів, спеціально для вивчення флуоресценції хлорофілу рослин. Прилад в першу чергу призначений для отримання даних швидкої фази (динамічної характеристики) флуоресцентного випромінювання рослинних органів, таких як хлоропласти, водорості, хвоя, листя, в перші 10 секунд експозиції.

Програмний додаток «fls_10s.exe» призначений для збору, візуалізації, аналізу та вивчення отриманих даних дані з приладу "FLS 10s". Це програмне забезпечення заощадить час і кошти науковців у їхніх дослідженнях.

3.3. Техніка безпеки у науково-дослідній лабораторії молекулярної біології та фізіології рослин

Дослідження проведені на базі науково-дослідної лабораторії фізіології та молекулярної біології рослин науково-дослідного інституту біології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара (НДЛ фізіології та молекулярної біології рослин).

НДЛ фізіології та молекулярної біології рослин розташована у навчальному корпусі № 17 на 5 поверсі, кабінет 501. Займає окреме приміщення, площею 40 м² із трьома вікнами. У приміщенні за чинними вимогами відбувається користування водою у межах встановлених санітарних та гігієнічних правил. За всіма чинними нормами відбувається поводження із джерелами надходження постійного струму (220 W) при використанні приладів та лабораторного устаткування.

Параметри освітлення приміщення в денний і відповідно вечірній час, відповідають чинним санітарним вимогам, що пред'являються для науково-дослідних лабораторій хімічного та біологічного профілю.

У приміщенні НДЛ фізіології та молекулярної біології рослин дотримано всіх протипожежних вимог згідно чинного ГОСТ 12.1.004-91.

Розташування та експлуатація наявного в НДЛ фізіології та молекулярної біології устаткування та приладів відповідають правилам і вимогам безпеки життєдіяльності в науково-дослідній лабораторії.

Всі прилади в НДЛ фізіології та молекулярної біології рослин використовуються згідно Свідоцтва Державного підприємства «Дніпропетровський регіональний державний науково-технічний центр стандартизації, метрології та сертифікації» (ДП «ДНПРОСТАНДАРТМЕТРОЛОГІЯ») № ПЧ 06-2/1150-2023 від 14 липня 2023 р. та додатку № 2 від 30 листопада 2023 року до Свідоцтва № ПЧ 06-2/1150-2023 від 14 липня 2023 р.

У наявних документах та сертифікатах на обладнання НДЛ фізіології та молекулярної біології засвідчено, що вони відповідають вимогам ДСТУ ISO 10012:2005 «Системи керування вимірюваннями. Вимоги до процесів вимірювання та вимірювального обладнання».

РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ ЗАСЕЛЕННЯ КАШТАНОВИМ МІНЕРОМ РІЗНИХ ВИДІВ РОДУ ГІРКОКАШТАН (*AESCULUS*)

В умовах міської забудови рослини роду *Aesculus* L. широко використовуються для створення паркових та лісопаркових фітоценозів, в групових та поодиноких посадках, в озелененні міських площ, проспектів, бульварів. Серед представників даного роду найбільша частка в урболандшафті м. Дніпро (Україна) належить гіркокаштану звичайному (*A. hippocastanum* L.).

У 1994 році, в Австрії [41], розпочато перші дослідження біології та екології каштанового мінера. У результаті цих досліджень з'ясовано, що самиці мінера відкладають маленькі яйця (0.2–0.4 мм) по одинці на верхній бік складного листка. У середньому, на одному листку гірко каштана може знаходитись до 100 яєць [42-43].

Гусінь першого віку розвивається протягом 2–3 тижнів із 30% смертністю. Гусінь буравить верхній епідерміс листка, проникає всередину мезофілу [27]. У некротизованому листку активність фотосинтезу редукується через погіршення потоку води, мінералів і органічних речовин.

У південній і центральній частинах нового ареалу (а це відповідає територіям Центральної Європи) мінер розвивається, переважно у трьох генераціях [44]. Імаго першого покоління з'являються із настанням цвітіння гіркокаштанів, й проявляють активність близько одного місяця.

В умовах м. Дніпро зафіксовано розвиток каштанового мінера протягом 4 генерацій, які тривають весь вегетаційний сезон розвитку дерев гіркокаштана. Зимівля відбувається у лялечці, заляльковування відбувається в міні після перших приморозків. Різними авторами показано, що кількість генерацій залежить від джерел поживних речовин і погодних умов [45].

У роді *Aesculus* високим адаптивним потенціалом до життєдіяльності мінера відрізняються представники гіркокаштанів гібридного (*A. × hybrida* D.C.), м'ясочервоного (*A. × carnea* Zeyh., 1822), червоного (*A. pavia* L., 1753), восьмитичинкового (*A. flava* Sol., 1778), індійського (*A. indica* (Wall. ex Camb.) Hooker, 1859), каліфорнійського (*A. californica* (Spach) Nutt.), китайського (*A. chinensis* var. *wilsonii*), що завезені з Азії та Північної Америки [39]. Чутливим до каштанової молі є японський каштан кінський (*A. turbinata* Blume).

Спорадично, ознаки ушкоджень мінером реєструють на листках відносно стійких видів гіркокаштана (*A. glabra* Willd., *A. parviflora* Walt., *A. × carnea* та ін.)..

Під час моніторингу життєдіяльності каштанового мінера та його впливу на фотосинтетичний апарат представників роду *Aesculus* було встановлено, що критичні показники індукції флуоресценції хлорофілу, які характеризують певні процеси на початкових етапах фотосинтезу, відрізняються в неушкоджених і уражених листках різних видів роду.

Найбільшими (15% та 25%) рівні пошкодження листових пластинок виявились у видів *A. pavia* та *A. glabra* (Табл. 4.1).

У листках всіх рослин роду *Aesculus*, уражених мінером, значення F_0 зменшувалося на 8–30% порівняно з неураженими, що свідчить про зменшення втрати енергії під час її міграції до реакційних центрів.

У листків *A. glabra* значення показника F_0 у серпні зменшилося в 1.5 рази, а у *A. pavia* в 1.7 рази порівняно з червнем. Незначні відмінності цього показника серпні та вересні характерні для гібриду *A. × carnea*.

Таблиця 4.1. Особливість заселення видів роду *Aesculus* колекції
Ботсаду ДНУ

Вид каштану (гібрид)	<i>A. × carnea</i>	<i>A. flava</i>	<i>A. glabra</i>	<i>A. pavia</i>	<i>A. parviflora</i>
Ступінь пошкодження листя, %	5	5	25	15	0

Водночас, у рослин *A. parviflora*, на яких не було відмічено жодних ознак уражень *C. ohridella* протягом всього періоду досліджень, показник фонові флуоресценції хлорофілу був найвищим. Це свідчить про більшу кількість антенних хлорофілів у гіркокаштана дрібноцвітного порівняно з іншими видами [25].

Критичний параметр F_m характеризує найвищий рівень флуоресценції хлорофілу, який зареєстровано у вигляді максимуму на отриманих кривих Каутського. Вказаний критичний параметр, відмічений як найбільш варіабельний з усіх інших, а це, ймовірно можна пояснити як прояв адаптивних перетворень у структурі пігментних комплексів [26].

Показники F_m у пошкоджених листків *C. ohridella* у більшості варіантів було меншим порівняно з непошкодженими, за винятком виду *A. flava* у червні та *A. pavia* у серпні.

Отримані данні на різних кривих флуоресценції хлорофілу, можна пояснити початком процесів збільшення кількості молекул хлорофілу в неушкоджених деревах, через що не відбувається передача енергії реакційним центрам (F_0), а також фіксується збільшення «параметрів індукційних втрат» а од же, збільшення кількості енергії, яка не впливає на процеси фотосинтезу, а вивільняється також при більш повільних фазах індукції, що безумовно відображається на кривих Каутського різних видів роду *Aesculus*.

Значне зменшення цього параметра за впливу *C. ohridella* зафіксовано для виду *A. glabra* і становить 10% у червні та 30% у та вересні, що ймовірно можна пов'язати з процесами блокування ресинтезу хлорофілу, деградацією, чи навіть зруйнуванням структури хлоропластів, а отже й зменшенням впливу життєдіяльності фітофагів.

Показник F_v/F_m характеризує ефективність світлової фази фотосинтезу та водночас є найбільш інтегрованим показником. У сучасній практиці інтерпретації кривих Каутського, широко прийнятним підходом є здійснення оцінки квантового виходу PSII за параметрами співвідношенням F_v/F_m . Відносний рівень «чутливості» параметру F_v/F_m до процесу інгібування світлової фази надає можливості значення цього показника вважати ефективним засобом для здійснення моніторингу особливостей впливу різних параметрів стресу з навколишнього середовища на рослину.

У широкій практиці екологічних досліджень, багатьма авторами [27, 28] віддається перевага визначенню параметру F_v/F_m при різноманітних дослідженнях світлових реакцій фотосинтезу. Такий методичний прийом вважається надійним через значний ступінь чутливості та мінливості цього критичного параметру кривої Каутського. Визначено, що значення F_v/F_m у діапазоні 0.7–0.8 є властивим для повноцінно функціонуючої PSII рослин що знаходяться в оптимальних умовах вегетації, а для ушкоджених зафіксоване значне зменшення цих значень [29, 30].

Отримані нами результати, надають підстави констатувати що були отримані нормальні значення ефективності світлової фази фотосинтезу у червні для всіх піддослідних видів роду *Aesculus*. Такий висновок було зроблено через отримані показники, що перебували у діапазоні 0.67–0.78, а це свідчить про достатній рівень забезпечення функціонування

пігментного комплексу ФС2. Також, це можна пояснити достатньою пластичністю параметрів структурних змін в організації пігментного комплексу хлоропластів піддослідних рослин.

Проте із серпня по вересень у листків рослин *A. flava*, *A. pavia* та *A. glabra* відмічалось зменшення цього показника, що свідчить про порушення функціональної активності комплексів PSII внаслідок дії стресового чинника – *C. ohridella*. Імовірно, зменшення значень показника F_v/F_m , може свідчити про поступове зменшення світлозбиральної здатності PSII, можливо через поступову деградацію пігмент-білкових комплексів.

РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ ВПЛИВУ КАШТАНОВОГО МІНЕРА НА ПРОЦЕСИ ФОТОСИНТЕЗУ РІЗНИХ ВИДІВ РОДУ ГІРКОКАШТАН (*AESCULUS*)

Під час діагностування змін, що відбувалися у фотосинтетичному апараті гіркокаштанів, був визначений параметр F_v/F_o , що відображує ефективність використання енергії збудження у ФС II. Тенденції змін параметру F_v/F_o були ідентичними до змін параметру F_v/F_m , проте були більш помітними, що демонструє більшу його чутливість до впливу мінуючої молі на фотосинтетичний апарат гіркокаштанів [34, 35].

Показник перебігу фотосинтезу показує певну кількість неактивних реакційних центрів відносно загальної кількості реакційних центрів [37]. У дослідних рослин роду *Aesculus* параметр $(F_p-F_o)/F_v$ був у межах 0.52–0.8. Вплив мінуючої молі на рослини *A. pavia* призводив до зростання значення $(F_p-F_o)/F_v$ на 26% у серпні та 19% у вересні, порівняно з червнем.

У листках рослин *A. glabra* коефіцієнт плато за впливу фітофагу у серпні збільшився на 8%, а у листках *A. flava* на 20%, проте у вересні зменшився на 5% порівняно з червнем.

Коефіцієнт індукції $(F_m-F_{st})/F_m$, що віддзеркалює активність основного ферменту циклу Кальвіна рибульозобісфосфаткарбоксилази (RuBisCo), пригнічувався у листках всіх дослідних рослин роду *Aesculus* за впливу *C. ohridella* протягом всього періоду вегетації [38].

Однак, у серпні та вересні відмічене деяке зростання індукційного коефіцієнту, а отже і активності RuBisCo, у пошкоджених фітофагом листків порівняно з червнем. Відомо, що RuBisCo має не тільки карбоксилазну, а і оксигеназну активність, а отже зростання активності цього ферменту може бути обумовлено підвищенням конкурентного до фотосинтезу процесу – фотодихання, яке може складати до 50% активності

ферменту. Також відомо, що фотодихання має захисний ефект на фотосинтетичний апарат рослин і помітно зростає за дії стресових факторів [39, 41, 42].

За цих умов також відбувалося зниження ще одного параметра, що корелює із активністю асиміляції вуглецю – $(F_m - F_{st})/F_{st}$, фотохімічна сторона якої залежить від притоку електронів до QA та їх відтоку на пул пластохінонів (окисновідновного стану QA). Зниження цього параметру відображує пригнічення процесів, що підтримують електронний транспорт та реакції у яких витрачаються АТФ (англ. АТР) і НАДФН₂ (NADPH), найбільш значні витрати йдуть у біохімічних процесах фіксації вуглецю, які відповідно пригнічувалися.

Отже, ураження рослин роду *Aesculus* знижує ефективність використання світла фотосинтетичним апаратом за зниження квантової ефективності фотосинтезу, завдяки процесам деградації антен світлозбиральних комплексів ФС II [43, 44, 45].

Абсолютні фотосинтетичні показники протягом 27.06.23 були статистично вірогідно більшими порівняно з 07.09.23, а 14.08.23 були меншими порівняно з відповідною референсною датою (Табл. 5.1. та Табл. 5.2.). Питомі показники також змінювалися протягом часу експерименту (Рис. 5.1). Показник $(F_p - F_o)/F_v$ не залежав від часу.

Види дерев також розрізнялися за показниками інтенсивності фотосинтезу. Виняток становили F_o та $(F_p - F_o)/F_v$ за якими види статистично вірогідно не розрізнялися. До впливу мінування були чутливі такі показники, як F_o , F_p , та $(F_p - F_o)/F_v$ (Рис. 5.2).

Таблиця 5. 1. Результати загальних лінійних моделей для оцінки залежності показників фотосинтетичної активності від виду дерев, часу, та мінування листя (наведені статистично вірогідні для $P < 0.05$ стандартизовані регресійні коефіцієнти та \pm ст. помилка)

Effect	Date**		Species*			State	Species*State		
	27.06.23	14.08.23	<i>A. × carnea</i> (1)	<i>A. flava</i> (2)	<i>A. glabra</i> (3)		Health	1×Health	2×Health
Fo	0.76±0.07	-0.25±0.07	–	–	–	0.18±0.07	–	–	–
Fp	0.84±0.06	-0.29±0.06	0.34±0.08	–	–	0.13±0.06	–	–	–
Fm	0.87±0.06	-0.36±0.06	0.37±0.08	–	–	–	–	–	–
Fst	0.93±0.06	-0.42±0.06	0.31±0.07	-0.16±0.06	–	–	–	–	–
Fv	0.83±0.06	-0.34±0.06	0.43±0.08	-0.13±0.06	–	–	–	–	–
Fv/Fm	0.63±0.07	-0.17±0.07	0.64±0.09	-0.15±0.08	–	–	–	–	–
(Fm- Fst)/Fm	-0.59±0.08	0.40±0.08	–	0.35±0.08	-0.16±0.08	–	–	–	–
Fm/Fst	-0.57±0.08	0.35±0.08	–	0.38±0.08	–	–	–	–	–
Fv/Fo	0.69±0.07	-0.29±0.07	0.61±0.08	-0.22±0.07	–	–	–	–	–
(Fp–Fo)/Fv	–	–	–	–	–	0.22±0.09	–	–	–
(Fm–Fst)/Fst	-0.57±0.08	0.35±0.08	–	0.38±0.08	–	–	–	–	–

Помітка: * – 07.09.23 є референсною датою; ** – *A. pavia* є референсним видом; × позначає специфічний вплив мінування залежно від виду.

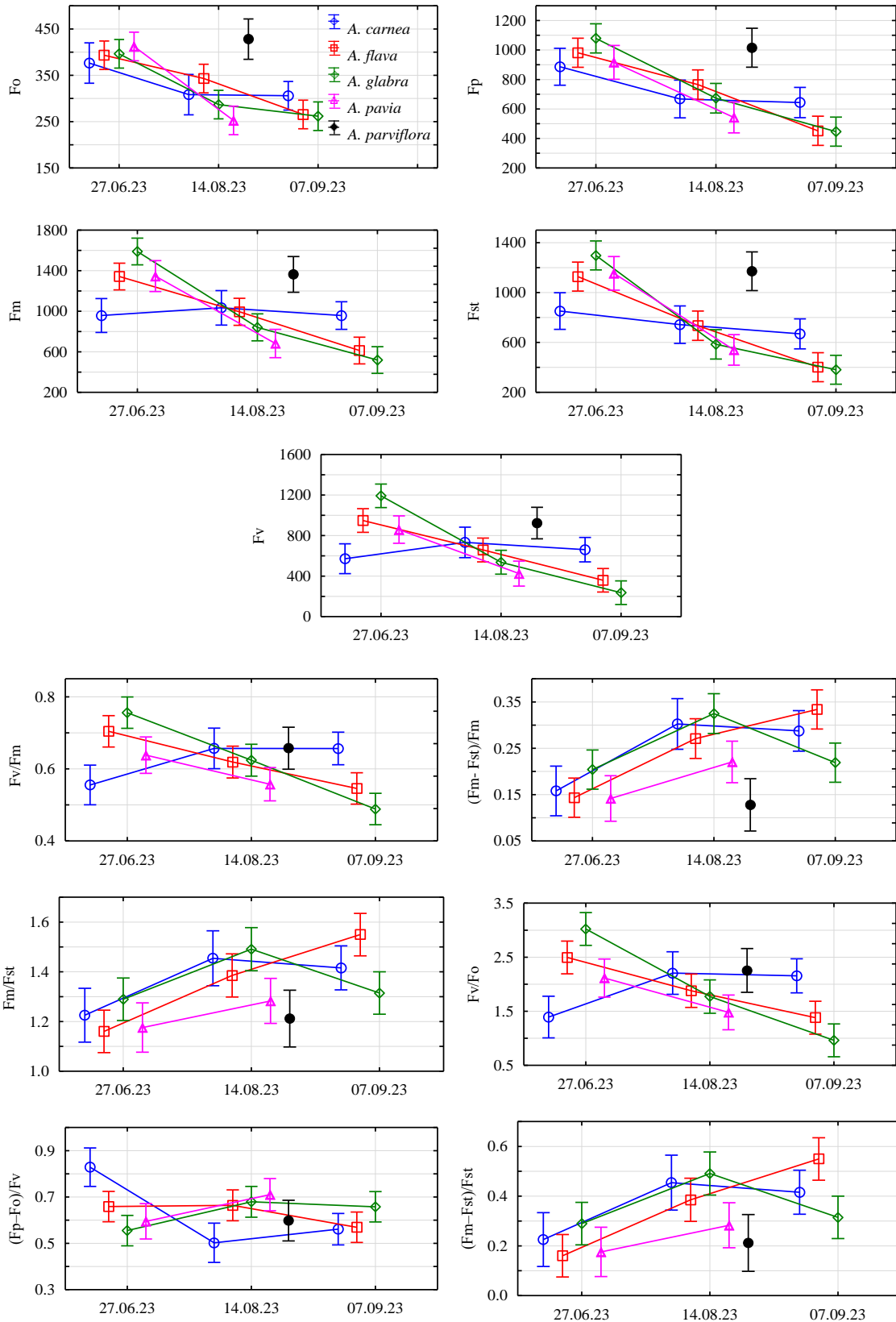


Рисунок 5.1. Бокс-плот мінливості показників фотосинтетичної активності залежно від часу та пошкодження мінами (середнє±95% довірчий інтервал)

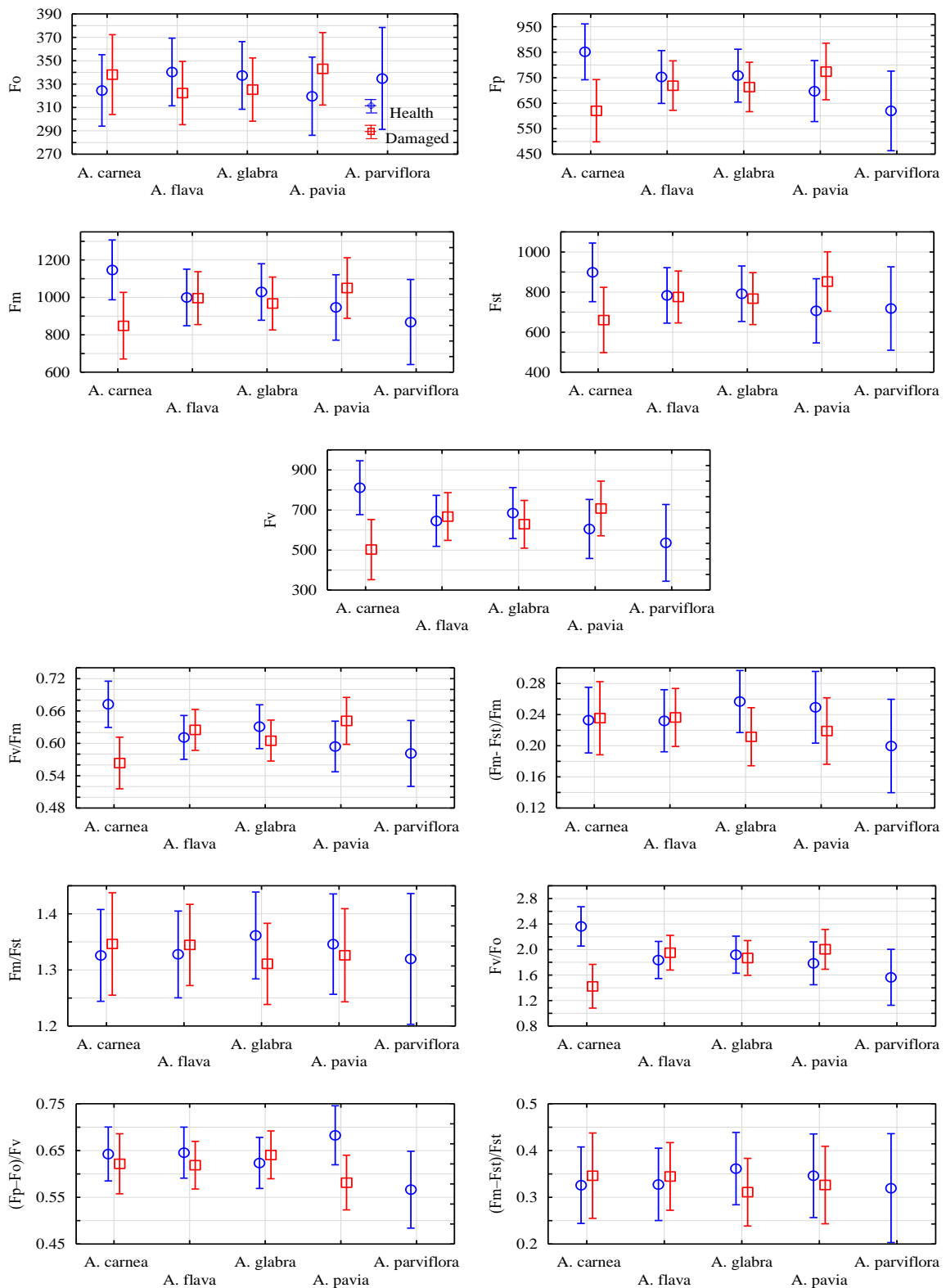


Рис. 1. Бокс-плот мінливості показників фотосинтетичної активності залежно від виду та пошкодження мінами (середнє±95% довірчий інтервал)

Рисунок 5.2. Бокс-плот мінливості показників фотосинтетичної активності залежно від виду та пошкодження мінами (середнє±95% довірчий інтервал)

Таблиця 5.2. Описові статистики параметрів фотосинтетичної активності (N = 6, mean±st. deviation)

Date	Species	State	Fo	Fp	Fm	Fst	Fv	Fv/Fm	(Fm-Fst)/Fm	Fm/Fst	Fv/Fo	(Fp-Fo)/Fv	(Fm-Fst)/Fst	
27.06.23	<i>A. × carnea</i>	H	376.4±67.6	1144.0±312.7	1341.3±299.5	1185.1±316.6	936.3±237.7	0.70±0.06	0.12±0.07	1.14±0.09	2.52±0.66	0.80±0.18	0.14±0.09	
		D	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	<i>A. flava</i>	H	408.7±55.5	1028.1±251.6	1308.1±162.1	1113.6±198.9	874.3±97.6	0.67±0.05	0.15±0.07	1.19±0.10	2.16±0.27	0.71±0.24	0.19±0.10	
		D	378.0±11.9	925.3±89.7	1376.6±161.9	1098.9±166.4	998.6±163.9	0.72±0.04	0.20±0.05	1.26±0.08	2.65±0.45	0.55±0.05	0.26±0.08	
	<i>A. glabra</i>	H	430.0±65.5	1199.1±216.1	1742.0±316.1	1454.7±316.8	1334.9±301.6	0.76±0.04	0.17±0.04	1.21±0.07	3.10±0.54	0.58±0.03	0.21±0.07	
		D	362.9±27.6	1032.4±162.6	1576.0±311.7	1332.0±270.0	1213.1±287.5	0.76±0.03	0.15±0.12	1.20±0.17	3.31±0.60	0.56±0.04	0.20±0.17	
	<i>A. pavia</i>	H	436.0±64.1	933.4±150.6	1363.6±183.0	1093.1±132.6	826.6±183.7	0.61±0.10	0.20±0.06	1.25±0.10	1.94±0.58	0.62±0.21	0.25±0.10	
		D	388.6±36.1	899.1±158.5	1330.3±218.5	1214.6±238.3	891.4±148.7	0.67±0.05	0.09±0.07	1.10±0.09	2.29±0.32	0.57±0.10	0.10±0.09	
	<i>A. parviflora</i>	H	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
		D	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
14.08.23	<i>A. × carnea</i>	H	308.3±71.8	732.7±270.4	1103.7±332.7	787.1±298.3	795.4±267.7	0.71±0.03	0.30±0.09	1.45±0.20	2.55±0.43	0.51±0.12	0.45±0.20	
		D	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	<i>A. flava</i>	H	356.3±56.9	689.4±193.5	869.1±248.6	589.0±182.5	512.9±196.8	0.58±0.06	0.32±0.05	1.49±0.12	1.40±0.35	0.65±0.06	0.49±0.12	
		D	329.9±90.4	638.6±250.4	807.0±364.2	546.9±268.3	477.1±289.1	0.56±0.09	0.32±0.08	1.49±0.17	1.39±0.54	0.66±0.08	0.49±0.17	
	<i>A. glabra</i>	H	290.4±45.0	621.4±190.6	753.1±239.2	524.9±194.9	462.7±196.0	0.60±0.07	0.31±0.06	1.46±0.11	1.54±0.44	0.71±0.09	0.46±0.11	
		D	283.1±43.2	605.9±195.0	755.3±295.7	547.4±263.6	472.1±258.2	0.58±0.13	0.28±0.11	1.43±0.23	1.59±0.75	0.71±0.07	0.43±0.23	

	<i>A. pavia</i>	H	252.1±80.1	453.9±158.0	496.0±126.1	392.6±65.9	247.1±60.8	0.50±0.04	0.20±0.08	1.25±0.14	1.00±0.16	0.84±0.41	0.25±0.14
		D	253.1±30.8	438.3±79.9	554.3±118.2	399.4±90.3	301.1±94.5	0.53±0.06	0.28±0.03	1.39±0.06	1.18±0.28	0.62±0.06	0.39±0.06
	<i>A. parviflora</i>	H	428.1±73.7	823.3±199.0	1050.7±273.9	882.1±309.5	622.0±253.2	0.58±0.09	0.16±0.19	1.29±0.50	1.47±0.62	0.64±0.07	0.29±0.50
		D	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
07.09.23	<i>A. × carnea</i>	H	328.0±46.5	903.1±273.6	1314.4±285.9	948.7±169.8	986.4±243.7	0.75±0.03	0.27±0.06	1.38±0.10	2.97±0.45	0.58±0.14	0.38±0.10
		D	283.9±21.9	642.3±76.5	983.9±147.3	722.6±140.7	700.0±134.2	0.71±0.03	0.27±0.05	1.37±0.10	2.46±0.42	0.52±0.05	0.37±0.10
	<i>A. flava</i>	H	310.6±42.1	523.0±105.9	711.6±211.9	445.1±139.0	401.0±206.8	0.53±0.14	0.37±0.09	1.61±0.26	1.31±0.64	0.54±0.13	0.61±0.26
		D	220.4±33.9	371.9±100.8	512.7±168.0	314.4±86.9	292.3±135.0	0.54±0.10	0.37±0.10	1.61±0.23	1.27±0.45	0.53±0.08	0.61±0.23
	<i>A. glabra</i>	H	289.3±51.0	560.6±173.4	690.3±233.2	545.1±178.1	388.3±209.9	0.53±0.15	0.20±0.10	1.27±0.16	1.30±0.71	0.67±0.06	0.27±0.16
		D	234.1±64.8	406.0±173.0	486.3±229.9	408.1±179.7	246.6±184.2	0.46±0.13	0.15±0.09	1.19±0.13	0.99±0.60	0.67±0.08	0.19±0.13
	<i>A. pavia</i>	H	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
		D	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	<i>A. parviflora</i>	H	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
		D	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Помітка: Н – не уражені листя; D – листя із мінами каштанового мінера.

Видоспецифічних ефектів мінування на фотосинтетичні показники не було встановлено. Специфічно чутливим до мінування був $(F_p - F_o)/F_v$, який демонстрував статистично вірогідний відгук тільки як відповідь на наявність мін на листях дерев не залежно від виду та часу проведення експерименту. У здорових рослин цей показник є звичайно більшим, ніж в уражених.

ВИСНОВКИ

1. Характер отриманих даних демонструє відносно високий рівень чутливості комплексу параметрів індукції флуоресценції хлорофілу від ушкоджень та уражень фітофагами та хворобами, несприятливих техногенних факторів умов довкілля та генотипових особливостей досліджених рослин роду *Aesculus* L.

2. Встановлено високу пластичність структурної організації хлоропластів листків видів *A. flava*, *A. glabra*, *A. pavia*, *A. parviflora* та гібриду *A. × carnea* за впливу каштанового листкового мінера *C. ohridella* в умовах м. Дніпро, що характеризується параметрами F_o , F_m , F_v/F_m . Зміни параметру F_v/F_o були ідентичними до змін параметру F_v/F_m , проте були більш помітними, що демонструє більшу його чутливість до впливу мінуючої молі на фотосинтетичний апарат гіркокаштанів.

3. Специфічно чутливим до життєдіяльності фітофагів був коефіцієнт $(F_p - F_o)/F_v$, який демонстрував статистично вірогідний відгук тільки як відповідь на наявність мін на листях дерев не залежно від виду та часу проведення експерименту. Результати отриманих показників низки розрахункових коефіцієнтів $(F_m - F_{st})/F_{st}$ свідчать про кращий фізіологічний стан видів *A. carnea* і *A. flava*.

4. Серед досліджених видів варто виокремити *A. parviflora* та *A. × carnea*, що показали найбільш якісні показники не залежно від ступеня пошкодження фотосинтетичного апарату фітофагом.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Hardin, JW. 1957. A revision of the American Hippocastanaceae I. *Brittonia* 9:145-171
2. Hardin, JW. 1957. A revision of the American Hippocastanaceae II. *Brittonia* 9:173-195
3. Hall, Alan (1976). *The Wild Food Trail Guide* (second ed.). New York: Holt, Rhinehart and Winston. p. 214.
4. Dale, Thomas R.; Scogin, Dixie B. (1988). 100 woody plants of Louisiana. Monroe, Louisiana: The Herbarium of Northeast Louisiana University. p. 118.
5. Harrington, Mark G.; Edwards, Karen J.; Johnson, Sheila A.; Chase, Mark W.; Gadek, Paul A. (Apr–Jun 2005). "Phylogenetic inference in Sapindaceae sensu lato using plastid matK and rbcL DNA sequences". *Systematic Botany*. 30 (2): 366–382.
6. "Photosynthesis". *lexico.com* (Lexico UK English Dictionary). Oxford University Press. Archived from the original on 2022-08-11. Retrieved 2023-07-15.
7. Bryant, Donald A.; Frigaard, Niels-Ulrik (Nov 2006). "Prokaryotic photosynthesis and phototrophy illuminated". *Trends in Microbiology*. 14 (11): 488–496.
8. Neelson KH, Conrad PG (Dec 1999). "Life: past, present and future". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 354 (1392): 1923–1939.
9. Frankelius P (July–August 2020). "A proposal to rethink agriculture in the climate calculations". *Agronomy Journal*. 112 (4): 3216–3221.
10. George, Drishya M.; Vincent, Annette S.; Mackey, Hamish R. (2020). "An overview of anoxygenic phototrophic bacteria and their applications

in environmental biotechnology for sustainable Resource recovery". *Biotechnology Reports* (Amsterdam, Netherlands). 28: e00563.

11. Shimakawa, Ginga; Matsuda, Yusuke; Burlacot, Adrien (2024). "Crosstalk between photosynthesis and respiration in microbes". *Journal of Biosciences*. 49 (2): 45.

12. Anaerobic Photosynthesis, *Chemical & Engineering News*, 86, 33, August 18, 2008, p. 36

13. Kulp TR, Hoefl SE, Asao M, Madigan MT, Hollibaugh JT, Fisher JC, Stolz JF, Culbertson CW, Miller LG, Oremland RS (Aug 2008). "Arsenic(III) fuels anoxygenic photosynthesis in hot spring biofilms from Mono Lake, California". *Science*. 321 (5891): 967–970.

14. Maxwell K, Johnson GN (April 2000). "Chlorophyll fluorescence – a practical guide". *Journal of Experimental Botany*. 51 (345): 659–668.

15. Rosenqvist E, van Kooten O (2006). "Chapter 2: Chlorophyll Fluorescence: A General Description and Nomenclature". In DeEll JA, Toivonen PM (eds.). *Practical Applications of Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology*. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers. pp. 39–78.

16. Baker NR, Oxborough K (2004). "Chapter 3: Chlorophyll fluorescence as a probe of photosynthetic productivity". In Papaioannidis G, Govindjee (eds.). *Chlorophylla Fluorescence a Signature of Photosynthesis*. Dordrecht, The Netherlands: Springer. pp. 66–79.

17. Flexas J, Escalona JM, Medrano H (January 1999). "Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines". *Plant, Cell and Environment*. 22 (1): 39–48.

18. Fryer MJ, Andrews JR, Oxborough K, Blowers DA, Baker NR (1998). "Relationship between CO₂ assimilation, photosynthetic electron transport, and active O₂ metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature". *Plant Physiology*. 116 (2): 571–580.

19. Bernacchi CJ, Portis AR, Nakano H, von Caemmerer S, Long SP (2002). "Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo". *Plant Physiology*. 130 (4): 1992–1998.
20. Bernacchi CJ, Portis AR, Nakano H, von Caemmerer S, Long SP (2002). "Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo". *Plant Physiology*. 130 (4): 1992–1998.
21. Yin X, Struik PC (2009). "Theoretical reconsiderations when estimating the mesophyll conductance to CO₂ diffusion in leaves of C₃ plants by analysis of combined gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements". *Plant, Cell and Environment*. 32 (11): 1513–1524 [1524].
22. Schreiber U, Klughammer C, Kolbowski J (2012). "Assessment of wavelength-dependent parameters of photosynthetic electron transport with a new type of multi-color PAM chlorophyll fluorometer". *Photosynthesis Research*. 113 (1–3): 127–144.
23. Lloyd S (10 March 2014). "Quantum Biology: Better living through quantum mechanics". *The Nature of Reality*. Nova: PBS Online; WGBH Boston. Archived from the original on 3 July 2017. Retrieved 8 September 2017.
24. Hildner R, Brinks D, Nieder JB, Cogdell RJ, van Hulst NF (June 2013). "Quantum coherent energy transfer over varying pathways in single light-harvesting complexes". *Science*. 340 (6139): 1448–1451.
25. Zhang, Y., Guanter, L., Joiner, J., Song, L., Guan, K. 2018. Spatially-explicit monitoring of crop photosynthetic capacity through the use of space-based chlorophyll fluorescence data. *Remote Sensing of Environment*. 210, 362–374.

26. Zhao, F., Zhang, W., Liu, Y., Wang, L. 2018. Responses of growth and photosynthetic fluorescent characteristics in *Ottelia acuminata* to a water-depth gradient. *Journal of Freshwater Ecology*. 33, 285–297.
27. Endo, H., Inomata, E., Gao, X., Kinoshita, J., Sato, Y., Agatsuma, Y. 2020. Agatsuma. heat stress promotes Nitrogen accumulation in meristems via apical blade erosion in a brown macroalga with intercalary growth. *Frontiers in Marine Science*. 7, 575721.
28. Wei, Y., Chen, Z., Guo, C., Zhong, Q., Wu, C., Sun, J. 2020. Physiological and ecological responses of photosynthetic processes to oceanic properties and phytoplankton communities in the oligotrophic Western Pacific Ocean. *Frontiers in Microbiology*. 11, 1774.
29. Matlok, N., Szostek, M., Antos, P., Gajdek, G., Gorzelany, J., Bobrecka-Jamro, D., Balawejder, M. 2020. Effect of foliar and soil fertilization with new products based on calcinated bones on selected physiological parameters of maize plants. *Applied Sciences*. 10 (7), 2579.
30. Zhu, Z., Cao, H., Li, X., Rong, J., Cao, X., Tian, J. 2021. A Carbon Fixation Enhanced *Chlamydomonas reinhardtii* Strain for Achieving the Double-Win Between Growth and Biofuel Production Under Non-stressed Conditions. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. 8, 603513.
31. Peng, J., Feng, Y., Wang, X., Li, J., Xu, G., Phoenasay S., Luo, Q., Han, Z., Lu, W. 2021. Effects of nitrogen application rate on the photosynthetic pigment, leaf fluorescence characteristics, and yield of indica hybrid rice and their interrelations. *Scientific Reports*. 11, 7485.
32. Vasylenko, O., Kondratenko, T., Havryliuk, O., Andrusyk, Y., Kutovenko, V., Dmytrenko, Y., Grevtseva, N., Marchyshyna, Y. 2021. The study of the productivity potential of grape varieties according to the indicators of functional activity of leaves. *Potravinarstvo Slovak Journal of Food Sciences*. 15, 639–647.

33. Chen, X., Mo, X., Hu, S., Liu, S. 2019. Relationship between fluorescence yield and photochemical yield under water stress and intermediate light conditions. *Journal of Experimental Botany*. 70 (1), 301–313.
34. Yanjun, Y., Jinhua, Z., Linjing, C., Aiqing, J., Hongmei, Z., Pingyi, G. 2018. Effects of fertilizer levels and plant density on chlorophyll contents, its fluorescence and grain yield of *Setaria italica*. *International Journal of Agriculture and Biology*. 20, 737–744.
35. Baghbani, F., Lotfi, R., Moharramnejad, S., Bandehagh, A., Roostaei, M., Rastogi, A., Kalaji, M. H. 2019. Impact of *Fusarium verticillioides* on chlorophyll fluorescence parameters of two maize lines. *European Journal of Plant Pathology*, 154 (2), 1–10. DOI: 10.1007/s10658-018-01659-x
36. D’Costa, L., Koricheva, J., Straw, N., Simmonds, M.S.J. 2013. Oviposition patterns and larval damage by the invasive horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* on different species of *Aesculus*. *Ecological Entomology*. 38, 456–462. DOI: 10.1111/een.12037
37. Deschka, G., Dimic, N. 1986. *Cameraria ohridella* n. sp. Aus Mactdonien, Jugoslawien (Lepidoptera, Gracillaridae). *Acta Entomologica Jugoslavica*. 22 (1), 11–23.
38. Štajner, D., Popović, B.M., Čalić, D., Štajner, M. 2014. Comparative study of antioxidant status in androgenic embryos of *Aesculus hippocastanum* and *Aesculus flava*. *The scientific World Journal*. 2014, 18–25. DOI:
39. Weryszko-Chmielewska, E., Haratym, W. 2011. Changes in leaf tissues of common horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) colonised by the horse-chestnut leaf miner (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimić). *Acta Agrobotanica*. 64 (4), 11–22.
40. Oszmianski, J., Kolniak-Ostek, J., Biernat, A. 2015. The content of phenolic compounds in leaf tissues of *Aesculus glabra* and *Aesculus parviflora* Walt. *Molecules*. 20, 2176–2189. DOI: 10.3390/molecules20022176

41. Gilbert, M., Gregoire, J.C., Freise, J.F., Heitland, W. 2004. Long-distance dispersal and human population density allow the prediction of invasive patterns in the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*. *Journal of Animal Ecology*. 73, 459–468.
42. Kautsky, H., Hirsch, A. 1931. Neue Versuche zur Kohlensäureassimilation. *Naturwissenschaften*. 19, 964.
43. Shupranova, L.V., Holoborodko, K.K., Seliutina, O.V., Pakhomov, O.Y. 2019. The influence of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) on the activity of the enzymatic antioxidant system of protection of the assimilating organs of *Aesculus hippocastanum* in an urbogenic environment. *Biosystems Diversity*. 27 (3), 238–243.
44. Shupranova, L., Holoborodko, K., Loza, I., Zhukov, O., Pakhomov, O. 2022. Assessment of *Parectopa robiniella* Clemens (Gracillariidae Stainton, 1854) effect on biochemical parameters of *Robinia pseudoacacia* under conditions of an industrial city in Steppe Ukraine. *Ekológia (Bratislava)*. 41 (4), 340–350.
45. Pschorn-Walcher, H. 1994. Freiland-Biologie der eingeschleppten Roßkastanien Miniermotte *Cameraria ohridella* DESCHKA et DIMIC (Lep., Gracillariidae) im Wienerwald. *Linzer biologische Beiträge*. 26 (2), 633-642.