

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДНІПРОВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНО-ЕКОНОМІЧНИЙ
УНІВЕРСИТЕТ

Факультет водогосподарської інженерії та екології

Кафедра екології

ДОПУСКАЄТЬСЯ ДО ЗАХИСТУ

Зав. кафедрою екології

доц. _____ Вікторія КАЦЕВИЧ

« _____ » червня 2025р.

Пояснювальна записка

до кваліфікаційної роботи освітнього ступеня «Бакалавр»

на тему: **«Вплив борошнистої роси (*Erysiphe alphitoides*) на процеси
фотосинтезу сіянців дуба звичайного (*Quercus robur*) у дібровах
природного заповідника Дніпровсько-Орільський»**

Виконала: здобувачка вищої освіти 4 курсу,
групи Е-1-21 спеціальності 101 «Екологія»

_____ Марія СЕРЕБРЯКОВА

Керівник _____ проф. Кирило ГОЛОБОРОДЬКО

Дніпро 2025

ДНІПРОВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНО-ЕКОНОМІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет: Водогосподарської інженерії та екології

Кафедра: Екології

Освітньо-професійна програма: «Екологія»

Спеціальність: 101 «Екологія»

Ступінь вищої освіти: Бакалавр

ЗАТВЕРДЖУЮ:

зав. кафедрою екології

доц. _____ Вікторія КАЦЕВИЧ

« _____ » _____ 202__ р.

ЗАВДАННЯ

на підготовку кваліфікаційної роботи

Серебряковій Марії Юріївні

(прізвище, ім'я, по батькові)

1. Тема роботи: Вплив борошнистої роси (*Erysiphe alphitoides*) на процеси фотосинтезу сіянців дуба звичайного (*Quercus robur*) у дібровах природного заповідника Дніпровсько-Орільський.

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

Затверджена наказом по ДДАЕУ від «16» квітня 2025 р. №768

2. Термін подання здобувачем роботи: _____ р.

3. Вихідні дані до роботи: банк даних вмісту важких металів у деревних рослинах м. Дніпро НДЛ лісового господарства ДДАЕУ; статистичні звіти НДЛ біомоніторингу НДІ біології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара та літопис природи природного заповідника «Дніпровсько-Орільський».

4. Зміст розрахунково-пояснювальної записки (перелік питань, що їх належить розробити): надати біоекологічну характеристику дубу звичайному; з'ясувати особливості життєвого циклу дубової борошнистої роси; з'ясувати особливості ураження борошнистою росою сіянців дубу звичайного на території природного заповідника

Дніпровсько-Орільський.

5. Перелік графічного матеріалу (з точним зазначенням обов'язкових креслень): карта природного ареалу дубу звичайного; ботанічна характеристика дубу звичайного; фото сіянців дубу звичайного уражених борошнистою росою; карта природного заповідника Дніпровсько-Орільський.

6. Дата видачі завдання: «_____» _____ 202_____ р.

КАЛЕНДАРНИЙ ПЛАН

№ пп	Назва етапів кваліфікаційної роботи	Термін виконання етапів роботи	Примітка
1	Аналіз літератури, присвяченої темі дипломної роботи		Виконано
2	Опис методів дослідження		Виконано
3	Аналіз отриманих матеріалів		Виконано
4	Опис отриманих результатів		Виконано
5	Оформлення рукопису		Виконано

Здобувачка

_____ Марія СЕРЕБРЯКОВА
(підпис) (Ім'я та прізвище)

Керівник роботи

_____ Кирило ГОЛОБОРОДЬКО
(підпис) (Ім'я та прізвище)

РЕФЕРАТ

Дипломна робота присвячена дослідженню впливу дубової борошнистої роси на фотосинтетичні процеси сіянців дубу звичайного на території природного заповідника Дніпровсько-Орільський.

Робота містить 46 сторінок тексту, 3 таблиці, 6 рисунків, 45 літературних джерел. До структури роботи входить 4 розділи, де розкрито одержані при виконанні досліджень результати.

Об'єкт досліджень: сіянці дубу звичайного.

Предмет досліджень: вплив дубової борошнистої роси на процеси фотосинтезу сіянців дубу звичайного.

Мета роботи – дослідити вплив дубової борошнистої роси на процеси фотосинтезу сіянців дубу звичайного на території природного заповідника Дніпровсько-Орільський.

Для досягнення поставленої мети поставлено такі задачі:

1. Надати біоекологічну характеристику дубу звичайному.
2. З'ясувати біологічні особливості життєдіяльності дубової борошнистої роси.
3. Здійснити дослідження особливостей ураження на території заповідника сіянців дубу звичайного борошнистою росю.
4. Виявити особливості впливу життєдіяльності борошнистої роси на процеси фотосинтезу сіянців дубу звичайного.

Методи дослідження: біофізичні; ботанічні, екологічні.

Ключові слова: природний заповідник Дніпровсько-Орільський, дубова борошниста роса, сіянці дубу звичайного, процеси фотосинтезу.

ЗМІСТ

ВСТУП	6
РОЗДІЛ 1. БІО-ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ДУБУ ЗВИЧАЙНОГО (QUERCUS ROBUR)	7
1.1. Загальна ботанічна характеристика	7
1.2. Сучасні екологічні проблеми існування дібров	11
РОЗДІЛ 2. ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ ДУБОВОЇ БОРОШНИСТОЇ РОСИ	16
2.1. Біологічна характеристика	16
2.2. Особливості впливу на організм господаря	19
РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	21
3.1. Особливості польових досліджень	21
3.2. Техніка безпеки у природному заповіднику «Дніпровсько-Орільський»	26
РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ УРАЖЕННЯ СІЯНЦІВ ДУБУ ЗВИЧАЙНОГО ДУБОВОЮ БОРОШНИСТОЮ РОСОЮ У ДІБРОВАХ ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА «ДНІПРОВСЬКО-ОРІЛЬСЬКИЙ»	28
РОЗДІЛ 5. ВПЛИВ ДУБОВОЇ БОРОШНИСТОЇ РОСИ НА ПРОЦЕСИ ФОТОСИНТЕЗУ СІЯНЦІВ ДУБУ ЗВИЧАЙНОГО В ДІБРОВАХ ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА «ДНІПРОВСЬКО-ОРІЛЬСЬКИЙ»	32
ВИСНОВКИ	40
ЛІТЕРАТУРА	41

ВСТУП

Природні діброви та штучні насадження за участю дуба звичайного мають виняткове екологічне, економічне та соціокультурне значення для суспільства. Вони надають широкий спектр екосистемних послуг, що зумовлює необхідність впровадження збалансованих підходів до управління цими лісовими угрупованнями з метою їх раціонального використання та збереження ресурсного потенціалу.

Діброви виступають ключовими осередками флористичного та фауністичного різноманіття в межах Європи, формуючи життєвий простір і трофічну базу для численних видів, тісно пов'язаних із дубом звичайним. Випадіння дубових дерев із лісових систем може мати каскадний ефект, спричиняючи порушення структурно-функціональної організації цілих екосистем.

Серед чинників, що обмежують природну регенерацію дуба, важливе місце посідає ураження сіянців та молодих дерев дубовою борошнистою росою (*Erysiphe alphitoides* (Griffon and Maubl.) U. Braun and S. Takam.). Це захворювання визнається одним із провідних біотичних стрес-факторів на ранніх етапах онтогенезу дуба звичайного.

Erysiphe alphitoides була зафіксована в Європі на початку XX століття й відтоді набула широкого розповсюдження, ставши одним з основних грибкових патогенів дубових насаджень. Відповідно до сучасної екологічної концепції «гіпотеза патогенної борошнистої роси» (pathogen mildew hypothesis), запропонованої низкою дослідників, цей чужорідний інвазійний гриб розглядається як новий суттєвий обмежувальний чинник для природного поновлення дуба. Його дія негативно позначається на фізіологічному стані, ростових процесах, життєздатності та конкурентоспроможності молодих особин у підліску дібров.

РОЗДІЛ 1. БІО-ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ДУБУ ЗВИЧАЙНОГО (QUERCUS ROBUR)

1.1. Загальна ботанічна характеристика

Дуб звичайний (*Quercus robur*) – вид квіткової рослини родини букових та дубових (Fagaceae). Це велике дерево, що росте в більшій частині Європи та західної Азії (рис. 1.1.), і широко культивується в інших помірних регіонах. Воно росте на ґрунтах з майже нейтральною кислотністю в низовинах і має цінність для природних екосистем, підтримуючи дуже широке різноманіття трав'яїдних комах та інших шкідників, хижаків і патогенів.



Рис. 1.1. Природний ареал дубу звичайного

Дуб звичайний – листяне дерево заввишки до 40 метрів [1], з одним міцним стовбуром, обхват якого може досягати 11 м або навіть 14 м у оброблених екземплярів. Старіші дерева, як правило, оброблені стволом, зі стовбурами (основним стовбуром) завдовжки близько 3 м. Вони часто живуть довше та стають міцнішими, ніж необроблені дерева.

Крона розлога та нерівномірно куполоподібна, а дерева часто мають масивні нижні гілки. Кора сірувато-коричнева та густо борозенчаста (рис.1.2.), з вертикальними пластинами. На стовбурі часто є великі задирки, які зазвичай дають багато дрібних пагонів. Дуби не дають пагонів, але добре відновлюються після обрізки або пошкодження блискавкою. Гілочки безволосі, а бруньки округлі (яйцеподібні), коричневі та загострені [2].

Листя розташоване по черзі вздовж гілочок і має широко довгасту або яйцеподібну форму, 10–12 см завдовжки та 7–8 см завширшки, з коротким (зазвичай 2–3 мм) черешком (рис.1.2.). Воно має серцеподібну (вушкоподібну) основу та 3–6 округлих лопатей, розділених не далі, ніж наполовину до середньої жилки.

Листя зазвичай голе або має лише кілька простих волосків на нижній поверхні. Зверху воно темно-зелене, знизу блідіше, і до осені часто покривається невеликими дисками блискіткового галлу [2].

Цвітіння відбувається навесні (на початку травня в Північній Європі), а квіти запилюються вітром. Чоловічі квіти розташовані у вузьких сережках довжиною близько 2-4 см і розташовані в невеликих пучках. Жіночі квіти дрібні, коричневі з темно-червоними рильцями, діаметром близько 2 мм, і знаходяться на кінчиках нових пагонів на квітконосах довжиною 2-5 см [2].

Плоди (жолуді) утворюються суцвіттями по 2-3 на довгій квітконіжці (стеблі) довжиною 4-8 см. Кожен жолудь має довжину 1,5-4 см, яйцеподібної форми із загостреним кінчиком, спочатку білувато-зелений, потім коричневий, а потім чорний. Як і у всіх дубів, жолуді знаходяться в характерній неглибокій чашечці, яка може бути корисною для ідентифікації виду [2]. Це вид з «альтернативним плодоношенням», з великим урожаєм, який дає через рік [3].



А



Б



В



Г



Д

Рис. 1.2. Ботанічна характеристика дубу звичайного: А – загальний вигляд дорослого дерева; Б – кора; В – суцвіття; Г – плоди; Д – листя

Quercus robur (від латинського *quercus*, «дуб» + *robur*, що походить від слова, що означає міцний, сильний) був названий Карлом Ліннеєм у книзі «Види рослин» (1753) [4]. Це типовий вид роду, класифікований у секції білого дуба (секція *Quercus Quercus*).

Він має численні поширені назви, включаючи «звичайний дуб», «європейський дуб» та «англійський дуб». Французькою мовою він називається «*chêne pédonculé*» [4].

Геном *Q. robur* був повністю секвенований (проект GenOak); перша версія була опублікована у 2016 році. Він складається з 12 пар хромосом ($2n = 24$), близько 26 000 генів та 750 мільйонів п.н. [5].

Існує багато синонімів, і було названо численні різновиди та підвиди. Популяції в Іберійському півострові, Італії, Південно-Східній Європі, Малій Азії та на Кавказі іноді розглядаються як окремі види, *Q. orocantabrica*, *Q. brutia* Tenore, *Q. pedunculiflora* K. Koch та *Q. haas* Kotschy відповідно [5].

Quercus ×rosacea Bechst. (*Q. petraea* x *Q. robur*) – єдиний природний гібрид, [6] але в культурі були отримані такі схрещування з іншими видами білого дуба:

Q. × bimundorum (*Q. alba* × *Q. robur*) (дуб двох світів)

Q. × macdanielli (*Q. macrocarpa* × *Q. robur*) (дуб-спадщина)

Q. × turneri Willd. (*Q. ilex* × *Q. robur*) (дуб Тернера)

Q. × warei (*Q. robur fastigiata* x *Q. bicolor*).

Існує безліч доступних сортів, серед яких зазвичай вирощуються такі:

«*Fastigiata*», кипарисовий дуб – це велике імпозантне дерево з вузькою колоноподібною формою.

«*Concordia*», золотий дуб – це невелике, дуже повільно зростаюче дерево, яке зрештою досягає 10 м (33 фути), з яскраво-золотисто-жовтим

листям протягом весни та літа. Спочатку його вивели в розпліднику Ван Герта в Генті в 1843 році.

«Pendula», плакучий дуб – це дерево невеликого або середнього розміру з висячими гілками, яке досягає до 15 м (49 футів).

«Purpurea» – ще одна невелика форма, що виростає до 10 м (33 фути), з фіолетовим листям.

«Pectinata» (син. «Filicifolia»), дуб з розрізаним листям, – це сорт, у якого лист перисто розділений на тонкі, спрямовані вперед сегменти [7].

1.2. Сучасні екологічні проблеми існування дібров

Дуб звичайний (*Quercus robur* L.) є одним з найбільш поширених деревних видів у Європі, який входить до складу різноманітних типів природних широколистяних та мішаних лісів [8].

В Україні до масштабних воєнних дій, які призводять до катастрофічного знищення лісів, площа дубових лісів оцінювалась у понад 1,7 млн. га та доля дуба звичайного серед лісообразуючих порід складала біля 28 % [9].

Природні ліси та штучні насадження за участю дуба звичайного мають неоціненну екологічну, економічну та соціокультурну значущість для людства та надають широкий спектр екосистемних послуг, що викликає необхідність збалансованого управління дібровами для забезпечення раціонального використання їх ресурсів [10].

Діброви є одними з основних осередків біорізноманіття флори та фауни в Європі, створюючи середовище існування та трофічну базу для пов'язаних з дубом звичайним видами, при цьому випадіння дерев дуба може викликати каскадний вплив на функціонування цілих лісових екосистем [11].

Прогнозується, що на тлі глобальних кліматичних змін, які можуть викликати значну трансформацію видового складу європейських лісів [12], призвести до збільшення вірогідності загибелі дерев та підсилувати

вразливість лісових екосистем до біотичних та абіотичних стрес факторів [13], зростатиме значимість дуба звичайного, як перспективного виду для забезпечення кліматичної адаптації європейських лісів. Так, за прогнозною моделлю реакції росту на кліматичні зміни за кліматичним сценарієм (RCP4.5) та стійкості до посухи деяких широколистяних порід (у тому числі, одного з най поширених видів європейських лісів *Fagus sylvatica*) очікується збільшення темпів приросту саме *Quercus robur* у північно-західній частині Європи, який показав значну стабільність до кліматичних змінних, пов'язаних з посухами, та позитивний відгук на підвищення температур [14].

Достатньо висока толерантність дуба по відношенню до водного дефіциту, пов'язаного з посухами, та тенденції до більш значного рівня приростів у більш сухих та теплих кліматичних умовах підтверджені дослідженнями у його природному ареалі у Центральній Європі та за його межами (Південна Африка), де кліматичні умови розглядались як вірогідна модель майбутнього клімату Європи. Відмічається значна фенологічна пластичність дуба звичайного, як передумова його потенційної кліматичної адаптації [15].

Значна екосистемна значимість дуба звичайного та його адаптаційні спроможності до проявів кліматичних змін зумовлюють необхідність спрямовувати лісогосподарські заходи на формування сприятливих екологічних умов для його зростання та регенерації у лісових екосистемах Європи, а також забезпечувати збереження генофонду дуба звичайного у природних резерватах [16].

Це набуває особливої актуальності, так як у Європі спостерігається достатньо довгострокова тенденція щодо зростання випадків ослаблення та всихання дубів та цілих насаджень за комбінованої та послідовної дії широкого спектру абіотичних та біотичних факторів (насамперед, екстремальних кліматичних явищ, комах шкідників та патогенних гибів, у тому числі *Erysiphe alphitoides*) [17], зниження долі участі дуба звичайного у

породному складі різних типів дібров, у тому числі у заповідних лісах [16] та зменшення площ природних та штучних дубових насаджень [9].

Одним з факторів, який збільшує вразливість заплавлених дібров є антропогенні та кліматогенні зміни гідрологічних режимів річок [18].

Однією з основних проблем щодо стану та прогнозів виживання у майбутньому дібров у Європі та, зокрема в Україні, є порушення природної регенерації дубів та недостатність благонадійного життєздатного його підросту у природних дібровах [19]. Повідомляється, що лише для 20 % території рівнинних дібров Лісостепової зони України визначено достатнє відновлення дуба.

Незважаючи на те, що самосів дуба під пологом дібров зазвичай є достатньо чисельним, особливо у роки масового плодоношення, смертність проростків дуже висока та до стадії молодих життєздатних особин він практично не доживає або відсоток вижившого підросту є недостатнім для ефективного відновлення дуба. За представленими результатами досліджень спільних мішаних насаджень (дуб звичайний, дуб скельний, сосна звичайна, бук європейський) Центральної Європи (Германія) відсоток життєздатного молодого покоління складав лише біля 1 % регенерації дуба [20].

Повідомляється, що у мезофітних умовах місцезростань Лівобережного Лісостепу України у середньовікових свіжих природних липово-кленових дібровах спостерігається практична відсутність підросту дубу звичайного старше за 3 роки при достатньо високих показниках проростання сіянців дуба за попередні роки (до 70 тис.шт.·га⁻¹) [21]. При цьому автори відмічають масове ураження сіянців та підросту дуба борошнистою росою та достатньо успішне поновлення супутніх деревних порід.

Необхідно зазначити, що проблема порушення природної регенерації дібров не є новою та вже на початку 20-го сторіччя викликала занепокоєння вчених та лісоводів.

Відомий лісовод Хитрово А. А. на самому початку минулого віку наводив припущення про поступову заміну дуба супутніми породами та

порушення його регенерації під наметом лісу пов'язував з надмірною густиною другого ярусу дерев та підліску, розвиток яких, на його думку, викликаний антропогенним впливом (насамперед, вирубом дуба та випасом). Він зазначав наявність молодого покоління дуба вздовж доріг у лісах, на узліссях в умовах додаткового бічного освітлення.

Причини відсутності ефективної природної регенерації дуба звичайного у природних лісах досі однозначно не визначені. Бобіц з співавторами (2018) [22], спираючись на метааналіз наукової літератури, просувають ідею, що нішами успішної регенерації дуба звичайного та скельного є не типово лісові біотопи, а відкриті та напіввідкриті місцезростання, а нестача у Європі молодих дібров, що самовідновлюються, є наслідком антропогенних змін ландшафтів у історичні періоди та сучасних методів землекористування та управління лісами, які порушили природні процеси [22].

Стосовно питання можливості поновлення дубів у лісових екосистемах існує широкий спектр наукових досліджень, у яких розглядаються різноманітні біотичні та абіотичні фактори, які лімітують або сприяють регенерації дубів.

Зокрема, серед різноманітних факторів, які можуть впливати на ефективність природного поновлення дуба у лісових екосистемах розглядають конкурентний тиск на сіянці та саджанці дуба з боку супутніх деревних порід та трав'яного покриву [23], структуру деревного пологу та повноту насаджень, які, насамперед, обумовлюють умови освітленості нижніх ярусів [24], вплив трав'яних ссавців, зокрема крупних копитних, ураження сіянців патогенним грибами [25], дефіцит вологи, особливо у перші вегетаційні періоди росту сіянців [26].

Більшість наукових робіт свідчить, що ефективність регенерації дуба залежить не від окремих лімітуючих факторів, а від їх комплексної дії та комбінації та різних стадіях розвитку сіянців та саджанців [20].

Так, за результатами багатофакторного польового експерименту, проведеного у Швеції, визначено, кліматичні зміни, що прогнозуються, можуть викликати здвиги у весняній фенології (строках проростання сіянців та олистяності крон дерев) та впливати на продуктивність та смертність сіянців дуба через комплексну та послідовну дію абіотичних та біотичних факторів, а саме, зміни освітленості нижніх ярусів, ушкодження сіянців борошнистою росою (*Erysiphe alphitoides*, *E. hypophylla*), мілкими трав'їдними ссавцями та трав'їдними комахами [27].

РОЗДІЛ 2. ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ ДУБОВОЇ БОРОШНИСТОЇ РОСИ

2.1. Біологічні характеристики

Дубова борошниста роса (*Erysiphe alphitoides*) – це вид грибка, який викликає борошністу росу на дубах (рис. 2.1.).



Рис. 2.1. Сіянци дубу звичайного уражені дубовою борошністою роскою

Сьогодні борошниста роса дуба є однією з найпоширеніших хвороб європейських лісів, але вважається, що вона не завжди була присутня в

цих лісах. Перші повідомлення про хворобу були зроблені в Парижі та інших регіонах Франції, Іспанії, Люксембургу та Нідерландів у 1907 році [28]. До 1908 року хвороба поширилася на багато інших європейських країн, перетворившись на епідемію.

До 1909 року вона досягла Росії та Туреччини, потім Бразилії в 1912 році, і невдовзі після цього поширилася по всьому світу. Раптовий спалах хвороби спантеличив мікологів, оскільки вони не були впевнені щодо походження збудника. Її анаморфну форму легко відрізнити від *Phyllactinia guttata*, про яку раніше повідомлялося, що вона викликає борошнисту росу на дубах у Європі з низькою інтенсивністю. Однак вона мала морфологічну схожість з *Oidium quercinum*, *Calocladia penicillata* та *Microsphaera penicillata*, які раніше повідомлялися як спричиняльники борошнистої роси на дубах у Європі [28].

Раптова поява та висока поширеність хвороби зробили малоімовірним, що її спричинив будь-який із цих видів, і натомість деякі автори висунули гіпотезу, що її спричинив новий вид з-за меж Європи. Борошниста роса вже була зареєстрована в Північній Америці, тому вважалося, що нова хвороба могла бути завезена з американських дубів до Європи. Однак відсутність хвороби на американських червоних дубах, що ростуть у Франції, зробила це малоімовірним.

Через чотири роки після першого спалаху на південному сході Франції було виявлено телеоморф, який Арно та Фокс ідентифікували як американський вид, *Microsphaera quercina* (тепер включений до *Microsphaera alni*). Детальне морфологічне дослідження, проведене Гріффоном та Мобланом у 1912 році, показало, що вид відрізняється від усіх раніше описаних видів, і запропонувало назву *Microsphaera alphitoides*, посилаючись на борошnistий вигляд рясного білого спороношення.

Ця ідентифікація залишалася суперечливою до 1940-х років. Походження хвороби все ще було невідомим, проте в 1927 році Раймонд

припустив, що хвороба могла бути спричинена грибком, виявленим у 1877 році в Португалії, який був імпортований з португальських колоній. У 1980 році Безевінкель продемонстрував, що той самий вид був відповідальним за борошнисту росу на *Quercus robur* та на видах манго з Нової Зеландії, підтверджуючи гіпотезу про те, що гриб змінив свого господаря [28].

Нещодавно молекулярна біологія надала нові інструменти для ідентифікації видів та з'ясування їхньої спорідненості. Дослідження рибосомної ДНК з 33 зразків борошнистої роси дуба з Європи показало, що *E. alphitoides* містить ідентичні послідовності з *Oidium mangiferae*, основною хворобою манго в кількох тропічних регіонах, та *Oidium heveae*, економічно важливим патогеном паракаучукового дерева. Ці результати підтверджують висновки Бозевінкеля та свідчать про те, що *E. alphitoides* та *O. mangiferae* можуть бути конспецифічними. Походження виду досі невідоме, але Мугу та ін. (2008) повідомили, що *E. alphitoides*, ймовірно, походить з тропіків і розширив свій ареал до дуба після інтродукції до Європи [28].

Лише молоде листя, що розвивається, схильне до колонізації *E. alphitoides*. Він викликає некроз лише тоді, коли інфекція відбувається дуже рано під час розвитку листя. Оскільки патоген розвивається пізно навесні, після того, як розвинулися перші листки дубових саджанців, він більш поширений на другому та третьому паростках листя, що розвиваються в липні та серпні. Ця звичка також зменшує тяжкість захворювання на дорослих деревах [29].

Хвороба може бути дуже серйозною на *Quercus robur* та *Quercus petraea* в Європі, особливо на молодих деревах. На дорослих деревах хвороба, як правило, менш шкідлива, але в поєднанні з іншими факторами, такими як дефоліація комахами, може сприяти занепаду дерев.

Дослідження впливу *E. alphitoides* на *Quercus robur* показало, що вона знижує продихову провідність на 15–30%, не впливає на співвідношення маси листя до площі, зменшує вміст азоту в листі та посилює темнове дихання. Фіксація вуглецю також знижується в зараженому листі приблизно на 40–50% у повністю зараженому листі, а ті, що були сильно заражені, скидаються раніше, ніж ті, що не заражені. Незважаючи на те, що хвороба впливає на здатність листя до фотосинтезу, її вплив низький, і вважається, що це пояснює, чому хвороба має лише помірні наслідки для здоров'я дерев, незважаючи на сильні інфекції [29]. Оскільки інфекція робить рослини менш тіньостійкими, вона може призвести до загибелі саджанців, що ростуть у тіні.

2.2. Особливості впливу на організм господаря

Одним з компонентів комплексу факторів, які впливають на регенерацію дуба звичайного, є ураження сіянців та саджанців дубовою борошнистою росою (*Erysiphe alphitoides* (Griffon and Maubl.) U. Braun and S. Takam.), яка для ранніх онтогенетичних стадій розвитку дубів вважається одним з провідних біологічних стрес-факторів [30].

Дубова борошниста роса з'явилась та почала розповсюджуватися у Європі ще на початку 20 сторіччя та нині стала одним з найбільш розповсюджених грибкових захворювань дубів.

Згідно сучасної екологічної гіпотези «pathogen mildew hypothesis», яка запропонована різними вченими, чужорідний інвазійний патогенний гриб *Erysiphe alphitoides* з початку 20 сторіччя стає новим значимим лімітуючим фактором природної регенерації дубів, який негативно впливає на фізіологічні та ростові процеси сіянців, знижуючи їх життєздатність та конкурентоспроможність під пологом лісів.

Зараження борошнистою росою суттєво впливає на функції мітохондрій і хлоропластів. Пошкоджуючи структуру мітохондрій, гриб викликає руйнування внутрішньої і зовнішньої мембран, знижуючи рівень їх інтактності до 70%, що стає причиною вивільнення АФК і згодом призводить до загибелі листя.

Вплив борошнистої роси на структуру хлоропластів проявляється у пошкодженні тилакоїдних мембран, що призводить до неефективного використання енергії світла у PSII реакційними центрами [31].

Хоча було доведено і добре задокументовано, що борошниста роса дуба негативно впливає на фотосинтез і транспірацію листя [32], існує додаткова потреба у більш глибокому розумінні впливу цього облигатного листового паразита на фотосинтетичний апарат через його складність. Вимірювання флуоресценції хлорофілу може надати корисну додаткову інформацію для розуміння первинних процесів фотосинтезу та впливу стресу на фотохімію [33].

РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

3.1. Особливості польових досліджень

Дослідження проведено у вегетаційний період 2024 р. на території природного заповідника Дніпровсько-Орільський (Дніпропетровська обл., Україна) (рис. 3.1.) ($48^{\circ}30'42''$, $34^{\circ}47'03''$).

Природний заповідник було засновано 15 вересня 1990 року на території двох терас річки Дніпро – заплавної та піщаної надзаплавної. Загальна площа заповідної території наразі становить 3 766 гектарів. Основною метою його створення є охорона унікальних природних ландшафтів долини Середнього Дніпра та річки Оріль, а також збереження їхнього біологічного різноманіття. Комплексна структура заповідника збагачена наявністю заплавної екосистем колишнього русла річки Проточа — колишньої притоки Дніпра — та сучасного русла річки Оріль, що формує різноманіття ландшафтних, ґрунтових і гідрологічних умов на його території.

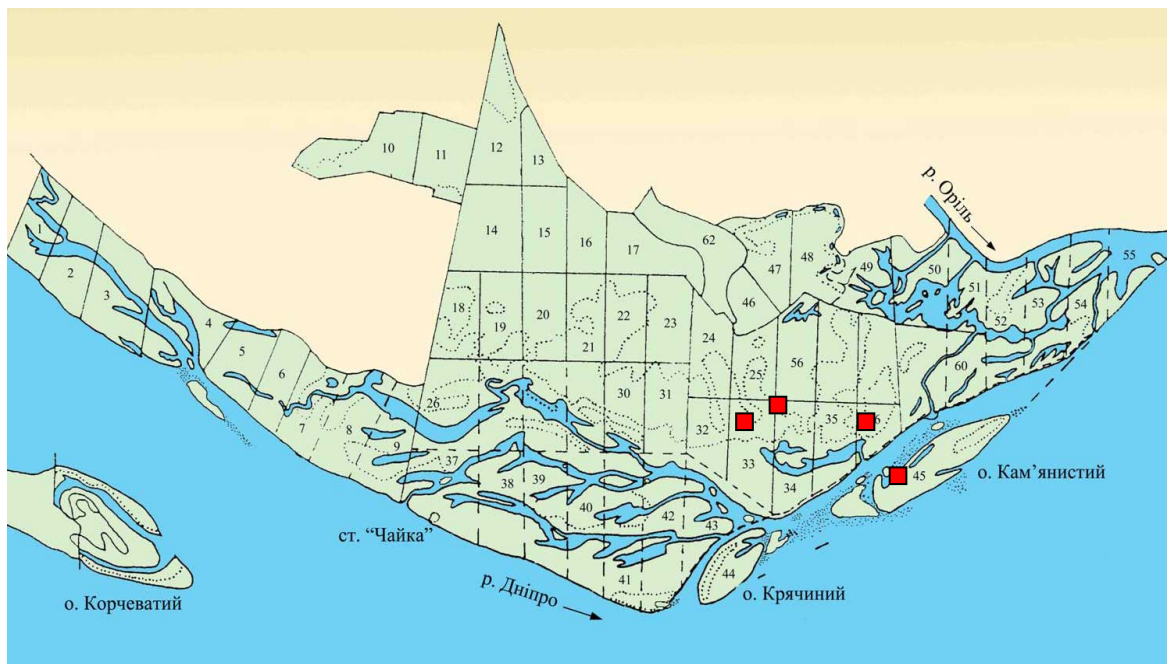


Рис. 3.1. Схема території природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» (червоними квадратами позначені пробні площі)

Рослинний покрив заповідника представлений переважно природними та штучно створеними лісовими екосистемами. Заплавна частина території охоплює фрагментарні ділянки та масиви природних лісів, у складі яких домінують дуб звичайний, в'яз гладкий, тополя чорна і біла, а також верба біла. Поруч розташовані штучні лісові насадження, що формуються дубом звичайним, ясенем звичайним, кленом польовим, гледичією звичайною та іншими деревними породами. Цю частину також доповнюють вологі та сухі луки, система заплавних озер із численними протоками, заболоченими ділянками та островами.

Піщана надзаплавна тераса вирізняється ділянками піщаного степу, природними чагарниковими угрупованнями (за участі верби гостролистої та клена татарського), а також штучними насадженнями сосни звичайної та робінії псевдоакації. Інтразональний характер природно-територіального комплексу заповідника зумовлює його унікальність і забезпечує високу екологічну цінність для збереження флористичного та фауністичного біорізноманіття регіону.

Територія заповідника з природною та штучною лісовою рослинністю є складовою Смарагдової мережі (Emerald Network) — системи природоохоронних територій, що створюється в Україні в межах імплементації Бернської конвенції про охорону дикої флори, фауни та природних оселищ у Європі, а також відповідно до Угоди про асоціацію між Україною та Європейським Союзом. У перспективі після вступу України до ЄС, території Смарагдової мережі можуть бути включені до загальноєвропейської мережі Natura 2000, що функціонує в країнах-членах ЄС.

Дуб звичайний (*Quercus robur* L.) є домінуючим та едифікаторним деревним видом більшості природних лісів та штучних насаджень заплавних територій заповідника. Нашими дослідженнями було охоплено 4 поширених у заповіднику варіанти дібров (рис.3.1., табл.3.1.).

Досліджені природні та штучні в'язові діброви (ділянки L 36, L 47, L 48) належать до групи асоціацій *Querceta (roburis) ulmosa* та чернокленова діброва (L 48M) до групи асоціацій *Querceta (roboris) acerosa (tatarici)*.

Таблиця 3.1.

Опис пробних площ

Номер ділянки (L)	Ґрунт і рослинний покрив	Візуалізація пробної ділянки	Відсоток уражених сіянців, %
36	Природна діброва. Soil – Eutric Cambisol (Arenic, Protocalcic, Humic). Canopy tree species: <i>Quercus robur</i> L. (dominant), <i>Ulmus laevis</i> Pall. (codominant), <i>Pyrus communis</i> L., <i>Populus nigra</i> L. (sporadically). Інші основні види дерев та кущів (Other fundamental tree and shrub species): <i>Acer tataricum</i> L., <i>Crataegus monogyna</i> Jacq., <i>Frangula alnus</i> Mill., <i>Rubus caesius</i> L., <i>Rhamnus cathartica</i> L. Relevant herbs: <i>Elymus repens</i> (L.) Gould, <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Bromus inermis</i> Leyss., <i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth, <i>Erigeron canadensis</i> L., <i>Verbascum densiflorum</i> Bertol., <i>Carex praecox</i> Schreb. The percentage grass cover – 50-60 %.		52.6 ± 6.1
47	Штучна діброва. Soil – Eutric Cambisol (Humic, Loamic). Canopy tree species: <i>Quercus robur</i> L. <i>Fraxinus excelsior</i> L. (codominants), <i>Acer campestre</i> L., <i>Acer platanoides</i> L., <i>Pyrus communis</i> L. (sporadically). Інші основні види дерев та кущів (Other fundamental tree and shrub species): <i>Acer tataricum</i> L., <i>Ulmus minor</i> Mill., <i>Sambucus nigra</i> L., <i>Crataegus monogyna</i> Jacq., <i>Euonymus europaeus</i> L., <i>Acer negundo</i> L., <i>Partenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch. Relevant herbs: <i>Bromus tectorum</i> L.,		57.1 ± 8.4

	<i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Chelidonium majus</i> L., <i>Geum urbanum</i> L., <i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.) Cavara & Grande, <i>Anthriscus cerefolium</i> (L.) Hoffm., <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm. The percentage grass cover – 20-30 %.		
48	Природна діброва. Soil – Eutric Pantofluvic Fluvisol (Protocalcic, Humic, Loamic). Canopy tree species: <i>Quercus robur</i> L. (dominant), <i>Ulmus laevis</i> Pall. (codominant), <i>Ulmus minor</i> Mill., <i>Pyrus communis</i> L., <i>Acer campestre</i> L., <i>Ulmus glabra</i> Huds. (sporadically). Інші основні види дерев та кущів (Other fundamental tree and shrub species): <i>Acer platanoides</i> L., <i>Acer tataricum</i> L., <i>Sambucus nigra</i> L., <i>Euonymus europaeus</i> L., <i>Corylus avellana</i> L., <i>Crataegus monogyna</i> Jacq. <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Carex hirta</i> L., <i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Chelidonium majus</i> L., <i>Geum urbanum</i> L., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.) Cavara & Grande, <i>Anthriscus cerefolium</i> (L.) Hoffm., <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm., <i>Viola odorata</i> L. The percentage grass cover – 20-30 %.		61 ± 9.6
48M	Природна діброва. Soil – Eutric Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Protocalcic, Humic, Loamic, Nechic). Canopy tree species: <i>Quercus robur</i> L. (dominant), <i>Pyrus communis</i> L. (sporadically). Інші основні види дерев та кущів (Other fundamental tree and shrub species): <i>Acer tataricum</i> L., <i>Ulmus minor</i> Mill., <i>Sambucus nigra</i> L., <i>Euonymus europaeus</i> L., <i>Cornus sanguinea</i> L., <i>Rhamnus cathartica</i> L. Relevant herbs: <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Viola</i>		43.6 ± 5.7

	<i>odorata</i> L., <i>Carex</i> <i>melanostachya</i> M.Bieb. ex Willd., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Convallaria majalis</i> L., <i>Urtica</i> <i>diocica</i> L., , <i>Elymus repens</i> (L.) Gould, <i>Bromus tectorum</i> L. The percentage grass cover – 30- 40%.		
--	---	--	--

Нині природні та штучні діброви заповідника є осередками збереження популяції *Quercus robur* у межах долини середньої та нижньої частин великої європейської річки Дніпро, де у наслідок довготривалого комплексного антропогенного впливу (створення каскаду водосховищ, урбанізація, техногенез, вируб лісів, а нині – військові дії) відбулося майже повне зникнення природних дібров.

Дослідження проведено в останній декаді вересня, що відповідало активній фазі ураження борошнистою росою поверхонь листків сіянців дуба. Протягом вегетаційного періода 2024 року на кожній пробній площі було обрано по 7 однорічних сіянців уражених борошнистою росою та по 7 без ураження (всього 14 екземплярів на кожній з 4 пробних площ) (рис. 3.2.). Дослідження сіянців було проведено у зоні проєкції крон дубів Ураження листкової поверхні визначалось візуальним обстеженням.

Для вимірів обирались листки сіянців з ураженням борошнистою росою не менше за 50 % площі листової пластини. При дослідженні процесів фотосинтезу уражених сіянців біосенсор розміщувався на ураженій частині листка. Для оцінки ураження сіянців дуба борошнистою росою у кожному варіанті дібров протягом року було закладено по 7 случайних площадок (2х2 м) на ділянках з наявністю сіянців. На площадках підраховувалась кількість уражених та не уражених екземплярів та відсоток уражених сіянців визначений як середнє спостережень (табл. 3.1). Опис ґрунтів досліджених дібров (табл. 3.1) наданий за результатами сучасних наукових досліджень ґрунтів природного заповідника Дніпровсько-Орільський.

Освітленість вимірювали за допомогою люксметра PCE-174 (PCE Instruments, Німеччина, 2018 р.). Показники температури повітря та його відносної вологості фіксувалися за допомогою термогігрометра HE-173

(HUATO ELECTRONIC CO. LTD, Китай, 2018 р.). Для оцінювання порушень у фотосинтетичній активності нативного хлорофілу в живих листках *Quercus robur* було застосовано портативний флуорометр «Флоратест» (Україна, 2016 р.).



Рис. 3. 2. Піддослідні сіянці *Q. robur* (А) та інструментальне забезпечення проведення вимірів (Б)

Вимірювання проводили на живих листках *Quercus robur*. З моменту опромінення листової пластинки інтенсивність флуоресценції хлорофілу, тобто світлоіндукована флуоресценція, починає динамічно змінюватися в часі. Ця залежність має характерну форму з одним або кількома максимумами та відома як крива індукції флуоресценції хлорофілу, або крива Каутського.

3.2. Техніка безпеки у природному заповіднику «Дніпровсько-Орільський»

Дотримання правил техніки безпеки в межах природного заповідника є необхідною умовою як для збереження природних комплексів, так і для забезпечення безпеки відвідувачів. Візитери мають пересуватися виключно встановленими маршрутами, уникати зон із обмеженим доступом та не залишати після себе відходів. Строго заборонено розводити вогнища поза

спеціально відведеними місцями, пошкоджувати рослинність, турбувати тварин або брати до рук їхнє потомство.

Серед основних правил, яких слід неухильно дотримуватися:

Дотримання маршрутів: пересування дозволене лише встановленими екологічними стежками без самовільного сходження з них;

Охорона природних компонентів: заборонено ламати гілки, пошкоджувати дерева та чагарники, рвати квіти, порушувати ґрунтовий покрив або кам'янисті утворення;

Уникнення шумового впливу: не можна створювати гучні звуки, руйнувати гнізда птахів або нори тварин, брати до рук диких тварин чи їх дитинчат;

Пожежна безпека: категорично заборонено розводити вогонь у непризначених для цього місцях або палити в лісі;

Правила поводження з відходами: усі види сміття мають бути вивезені з території заповідника;

Заборона на вживання алкоголю та паління: ці дії дозволені лише у спеціально визначених зонах;

Обмеження на вилучення природних ресурсів: полювання, збирання рослин, грибів та ягід суворо заборонені;

Збереження чистоти: заборонено використовувати синтетичні мийні засоби;

Поведінка у надзвичайних ситуаціях: у разі виникнення аварійної ситуації слід дотримуватися вказівок керівника групи та за можливості надати першу медичну допомогу.

Дотримання зазначених вимог є запорукою не лише особистої безпеки відвідувачів, але й збереження унікальних природних цінностей заповідної території.

РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ УРАЖЕННЯ СІЯНЦІВ ДУБУ ЗВИЧАЙНОГО ДУБОВОЮ БОРОШНИСТОЮ РОСОЮ У ДІБРОВАХ ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА «ДНІПРОВСЬКО-ОРІЛЬСЬКИЙ»

Здорові рослини мали вищі значення більшості фотосинтетичних параметрів (табл. 4.1 – 4.2, рис. 4.1.). Найбільший ефект спостерігався для таких показників, як F_p , F_m , F_{st} , F_v . Між здоровими та хворими тваринами не було встановлено статистично вірогідних відмінностей за такими показниками, як F_m/F_{st} , $(F_p-F_0)/F_v$, t , W , та L_x .

Аналіз головних компонент дозволив виділити чотири компоненти з власними значеннями, більшими за одиницю, які разом змогли пояснити 65,4% варіації в просторі ознак (табл. 4.2.). Головна компонента 1 пояснила 29,0% варіації ознак активності фотосинтезу та вказала на загальну інтенсивність цього процесу, оскільки головна компонента 1 позитивно корелювала з переважною більшістю ознак.

Винятком був L_x , який мав негативну кореляцію з цією компонентою. Головна компонента 2 пояснила 16,0% варіації в просторі ознак. Ця головна компонента вказувала на тенденцію до збільшення F_p , F_{st} , $(F_p-F_0)/F_v$ з одночасним зменшенням $(F_m-F_{st})/F_m$, F_m/F_{st} , $(F_m-F_{st})/F_{st}$, t та L_x . Головна компонента 3 пояснила 11,5% варіації та вказала на значне збільшення F_0 та t на тлі зменшення W . Головна компонента 4 описала 8,8% варіації в просторі ознак. Цей компонент вказував на односпрямовану динаміку таких показників, як F_p , F_v/F_m , $(F_p-F_0)/F_v$, W та L_x .

Рік, місце розташування та вплив хвороби змогли пояснити 27–66% варіації головних компонентів. Рік, місце розташування та вплив хвороби були статистично значущими предикторами головних компонентів. Головні компоненти 1 та 4 були чутливими до впливу патогенного фактора, тоді як головні компоненти 2 та 3 найбільшою мірою відображали вплив часових та просторових факторів.

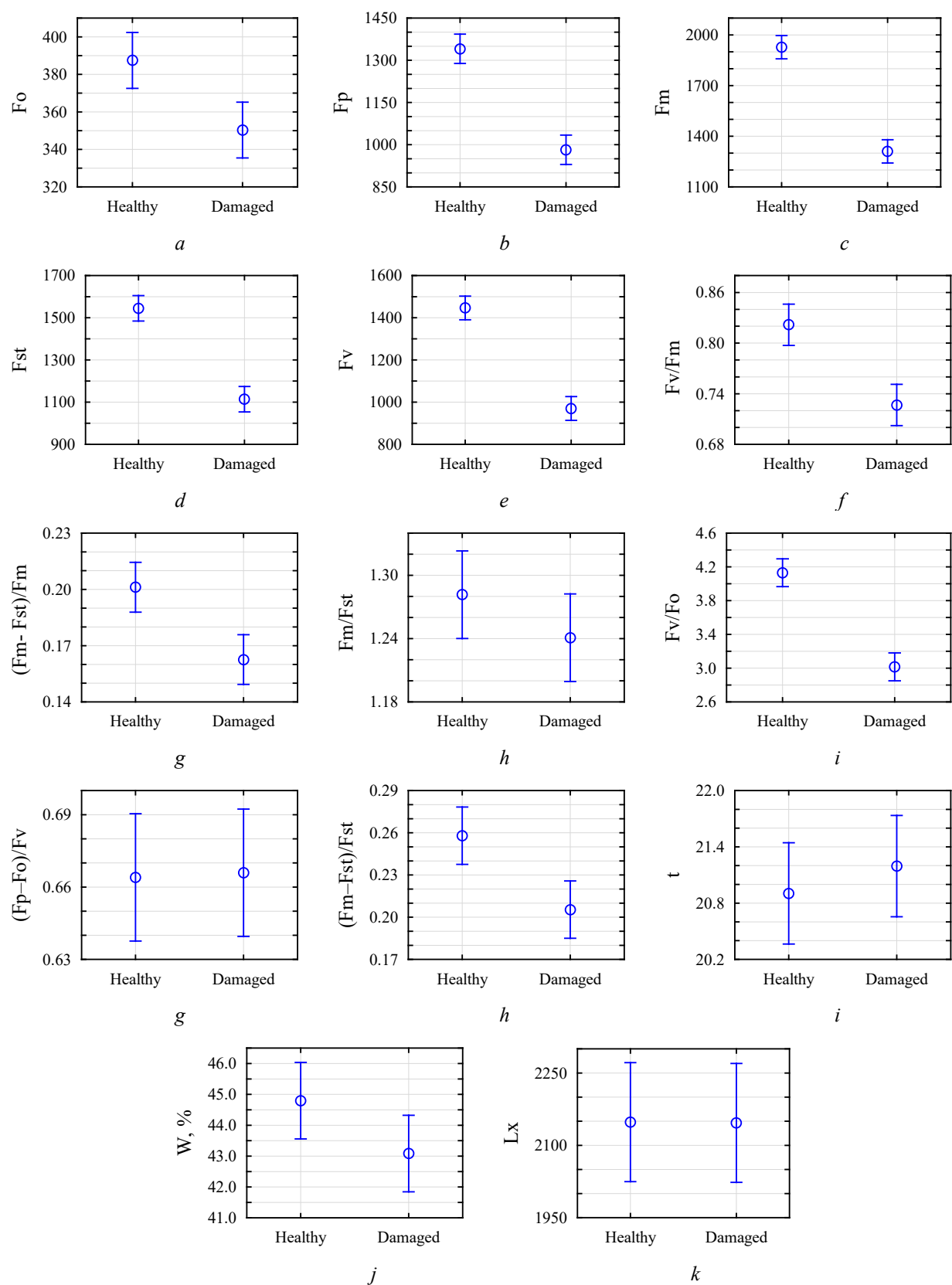


Рис. 4.1. Зміна параметрів фотосинтезу залежно від впливу пошкодження патогеном: а – F_0 , відносні одиниці, б – F_p , відносні одиниці, с – F_m , відносні одиниці, д – F_{st} , відносні одиниці, е – F_v , відносні одиниці, ф – F_v/F_m , г – $(F_m - F_{st})/F_m$, h – F_m/F_{st} , i – F_v/F_0 , г – $(F_p - F_0)/F_v$, h – $(F_m - F_{st})/F_{st}$

Таблиця 4.1.

Аналіз головних компонент варіації фотосинтетичної активності.

Variable	PC1, $\lambda = 4.4, 29.0\%$	PC2, $\lambda = 2.4, 16.0\%$	PC3, $\lambda = 1.7, 11.5\%$	PC4, $\lambda = 1.3, 8.8\%$
Fo	0.22	—	0.68	—
Fp	0.80	0.19	0.21	0.15
Fm	0.93	—	—	—
Fst	0.86	0.27	0.17	—
Fv	0.89	—	—	—
Fv/Fm	0.54	—	-0.15	0.49
(Fm-Fst)/Fm	0.24	-0.86	-0.14	—
Fm/Fst	0.17	-0.63	—	—
Fv/Fo	0.83	—	-0.27	—
(Fp-Fo)/Fv	—	0.35	—	0.76
(Fm-Fst)/Fst	0.26	-0.88	-0.15	—
t	—	-0.23	0.66	—
W, %	0.15	—	-0.72	0.18
Lx	-0.35	-0.22	0.29	0.64

Таблиця 4.2.

Загальна лінійна модель впливу року, кварталу та стану рослини на головні компоненти варіації фотосинтетичної активності

Predictor	Level of effect	PC1, $R_{adj}^2 = 0.66,$ $F = 61.8,$ $p < 0.001$	PC2, $R_{adj}^2 = 0.27,$ $F = 13.0,$ $p < 0.001$	PC3, $R_{adj}^2 = 0.63,$ $F = 54.5,$ $p < 0.001$	PC4, $R_{adj}^2 = 0.51,$ $F = 33.6,$ $p < 0.001$
Year*, $F = 37.3, p < 0.001$	2019	—	—	0.15±0.05	—
	2020	-0.23±0.05	—	0.68±0.05	-0.28±0.06
	2021	0.26±0.05	-0.16±0.07	—	0.46±0.06
Quarter**, $F = 34.4, p < 0.001$	36 (L1)	-0.29±0.05	0.21±0.07	—	0.68±0.06
	47 (L2)	0.25±0.05	0.45±0.07	—	-0.27±0.06
	48 (L3)	0.48±0.05	-0.16±0.07	—	-0.37±0.06
State***, $F = 51.6, p < 0.001$	Healthy	0.57±0.04	—	—	0.13±0.05

Примітка: * – 2024 рік вважається контрольним; ** – 47 квартал (L2) вважається контрольним, *** – стан пошкоджень вважається контрольним.

Вищі значення головних компонентів 1 та 4 відповідали здоровим рослинам, тоді як хвороба призводила до зменшення змінних, пов'язаних з відповідними головними компонентами. Обидва головні компоненти пов'язані з інтенсивністю фотосинтезу.

Особливістю головного компонента 4 є кореляція $(F_p - F_o)/F_v$ з , з якою головний компонент 1 не корелював. Головні компоненти 1 та 4 також мали часову та просторову специфічність своєї варіації. Часові закономірності мінливості головних компонентів були дуже схожими. Просторові закономірності мінливості цих головних компонентів були дещо протилежними.

РОЗДІЛ 5. ВПЛИВ ДУБОВОЇ БОРОШНИСТОЇ РОСИ НА ПРОЦЕСИ ФОТОСИНТЕЗУ СІЯНЦІВ ДУБУ ЗВИЧАЙНОГО В ДІБРОВАХ ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА «ДНІПРОВСЬКО-ОРІЛЬСЬКИЙ»

Результати цього дослідження продемонстрували несприятливий вплив інфекції борошнистої роси на процес фотосинтезу сіянців дуба звичайного. Наразі борошниста роса, спричинена паразитним грибом *Erysiphe alphitoides* (Griffon and Maubl.) U. Braun and S. Takam., є найголовнішим біотичним стресом, що поширюється як хронічна хвороба по всіх європейських лісах [34].

Цей облигатний збудник може завдавати серйозної шкоди рослинам, особливо молодим сіянцям дуба на ранніх етапах онтогенезу. Негативний вплив *E. alphitoides* множинний і його можна класифікувати як прямий (гриби забирають поживні речовини з рослини-господаря) і непрямий (вкриваючи поверхню листка, епіфітний міцелій зменшує асиміляцію [34]).

Вплив борошнистої роси на рівні листка сильно залежить від часу і тяжкості зараження, оскільки сприйнятливість листя до фітопатогену залежить від його віку. Одним із найбільш екстремальних впливів борошнистої роси на рослини є значне скорочення тривалості життя та передчасне опадання зараженого листя. Листки *Q. robur*, вражені інфекцією борошнистої роси на 50 % і більше, мають значно коротшу тривалість життя, порівняно із здоровими. Інші симптоми, такі як некроз і деформація молодого листя, призводять до зменшення функціональної площі листя [35].

Крім того, множинні негативні впливи цих грибів спричиняють зниження росту і, в кінцевому підсумку, загибель молодих сіянців дуба наприкінці літа. Середній час опадання для листків дуба, що демонструють деформацію та некроз, спричинених *E. alphitoides*, оцінено в 10–31 день.

Такий передчасний листопад може бути наслідком зміни водного балансу заражених листків, оскільки порушується їх здатність знижувати температуру за рахунок регулювання продихової провідності [36].

Найпоширенішим наслідком зараження борошнистою росою є зниження поглинання вуглецю. Як біотрофні паразити, для завершення свого циклу гриби борошнистої роси отримують поживні речовини і воду з живих клітин-господарів завдяки спеціалізованим структурам гаусторіям. Таким чином, зараження борошнистою росою призводить до порушення метаболізму рослин на користь грибів [37].

Патоген знижує засвоєння вуглецю і транслокацію вуглеводів із заражених листків до інших частин рослин. Зниження засвоєння вуглецю пов'язано як з впливом інфекції на максимальний потік електронів, керований світлом, так і на уявну максимальну швидкість карбоксилювання. Дослідження показали, що зниження засвоєння вуглецю в заражених листках сіянця дуба звичайного не компенсується підвищенням засвоєння вуглецю у здорових листках того ж сіянця, що призводить до загального зниження засвоєння вуглецю. На додаток до змін первинного метаболізму, зараження борошнистою росою також впливає на вторинний метаболізм, що бере участь у захисті рослин [38].

Пошкоджуючи листя, борошниста роса негативно впливає і на його фізіологічні ознаки, викликаючи зниження інтенсивності фотосинтезу та транспірації. Зниження фотосинтетичної активності може призвести до скорочення запасів вуглеводів у рослинах, що має негативний вплив на них в наступні роки [38].

Навесні у дубів потреба в запасах вуглеводів до утворення функціонально листя дуже висока, оскільки до моменту розпускання бруньок їх значна частина використовується на побудову річного кільця. Тому

обмежена здатність до фотосинтезу в попередній вегетаційний період може мати вирішальне значення.

Фотосинтез є універсальним процесом виживання рослин, а імунний захист – ключовим процесом адаптації рослин до умов зростання. Різні дослідження показали, що ці два процеси взаємопов'язані в складній мережі [39]. Фотосинтез може впливати на сигнальні шляхи і забезпечувати матеріали та енергію для імунного захисту, в той час як процес імунного захисту також може зворотно впливати на фотосинтез.

Зараження патогеном неминуче призводить до змін параметрів фотосинтезу (включаючи P_n або нетто-фотосинтез, G_s або продихову провідність і C_i або внутрішньоклітинний CO_2), біохімічних матеріалів (таких як SOD і CAT), сигнальні молекули (такі як H_2O_2 і гормони), експресії генів, що беруть участь у фотосинтезі. Відомо, що зміни в активності фотосинтезу пов'язані з рівнем резистентності господаря, тривалістю хвороби після зараження і локалізації інфекції [40].

У хлоропластах, виділених з уражених борошнистою росою листків, відмічене зниження швидкості перенесення електронів від води до НАДФ і супутнього утворення АТФ при нециклічному фотофосфорилуванні. Через інгібування нециклічного фотофосфорилування знижується швидкість фотосинтетичної асиміляції CO_2 і відносного збільшення вмісту амінокислот. Ці зміни супроводжуються змінами ультраструктури хлоропластів та зниженням активності ферментів, необхідних для утворення органічних сполук (фосфоенолпіруваткарбоксилази і малатдегідрогенази) [40].

Для оцінки стану фотосинтетичного апарату використовують комплекс параметрів, серед яких F_0 , F_m , F_v , F_v/F_0 , F_v/F_m , $(F_m - F_{st})/F_m$, $(F_m - F_{st})/F_{st}$, $(F_p - F_0)/F_v$ є одними з ключових [38]. Показник F_0 залежить від втрат енергії збудження при її міграції по пігментній матриці світлозбиральних комплексів. Найсуттєвіше зменшення цього показника було відмічене у заражених борошнистою росою листках *Q. robur* з ділянок 47 і 48М відповідно на 23.3 % і 22.9 % у 2024 році, а також з ділянок 36, 47 і 48М

відповідно у порівнянні з незараженими, що свідчить про зменшення втрати енергії під час її міграції до реакційних центрів (РЦ).

Зі зменшенням кількості антенних хлорофілів знижується початковий рівень флуоресценції і навпаки. Отримані дані свідчать про зменшення ефективності використовувати поглинуте світло у заражених листків дуба звичайного [41]. У заражених листках з ділянки 48 відмічене зростання F_0 протягом року на (5–55.8 %) у порівнянні з незараженими. Збільшення значення F_0 може бути наслідком порушення передачі енергії збудження, що починається в реакційних центрах і на кінцях в антені, і, таким чином, вказують на пошкодження фотосистемного апарату; наприклад, на незворотню інактивацію реакційних центрів PSII. Водночас зменшення параметру F_m , ймовірно, є результатом підвищення теплової або нефотохімічної дисипації, пов'язаної з циклом ксантофілу.

Параметр F_m характеризує найвищий рівень флуоресценції хлорофілу, що реєструється у вигляді максимуму на індукційній кривій. Йому властивий найбільш варіабельний характер, що зумовлено адаптивними змінами у структурі пігментного комплексу. За умов насиченої інтенсивності світла максимальне значення флуоресценції на індукційній кривій зобов'язане динамічній рівновазі між процесами флуоресценції, фотохімії та теплової дисипації. Вважається, що в точці F_m , за умов максимальної флуоресценції, фотосинтез знаходиться на мінімальному рівні [42].

Відрізок кривої Каутського від F_0 до F_m відображає швидке відновлення QA-акцепторів реакційних центрів PSII, які не беруть участі у транспорті електронів на QB-акцептори, та повільніше відновлення QA в комплексах PSII, які задіяні в транспорті електронів на пул пластохінонів. Частина кривої Каутського від фоновної флуоресценції до максимальної є швидкою фазою флуоресценції і триває до 1 с. Індукційні переходи, які відбуваються після досягнення піку флуоресценції, об'єднані у повільну фазу флуоресценції, яка залежить від окисно-відновного стану QA (фотохімічного

гасіння флуоресценції) та рівня теплової дисипації (нефотохімічного гасіння) [43].

У структурі пігментного комплексу заражених борошнистою росою листків дубу звичайного з усіх дослідних ділянок виявлено зменшення значення F_m на 5.0–76.0 % не залежно від умов зростання. Це може бути пов'язано з блокуванням ресинтезу хлорофілу, деградацією, руйнуванням, структури хлоропластів та зменшенням їхньої кількості за впливу *E. alphitoides*.

Зниження параметра F_v , про що свідчить дане дослідження, пов'язане з розладом перетворення енергії в PSII, а також із частковим закриттям реакційних центрів. Це призводить до фрагментарного порушення їх функції під час перетворення світлової енергії в хімічний потенціал, що вказує на меншу фотосинтетичну компетентність на одиницю хлорофілу, а потім на зниження фотосинтетичної активності ФСII. Повідомлялося, що параметр F_v зменшується за різних стресів, а саме стресу від замерзання та посухи, стресу від солі [43]. Крім того, його зниження найбільше поєднується зі зменшенням F_v/F_m часто використовуваний параметр флуоресценції для визначення фізіологічного стану рослини за різних несприятливих умов [44].

Починаючи з 10 дня після зараження листків борошнистою росою, спостерігаються серйозні порушення у циклі трикарбонових кислот і здатності до перенесення електронів, а також значне зниження вмісту хлорофілу, максимальної фотохімічної ефективності (F_v/F_m), фактичної фотохімічної ефективності PSII і швидкості перенесення електронів (ETR) [21].

За співвідношенням F_v/F_m оцінюють квантовий вихід PSII. Збільшення цього показника свідчить про підвищення ефективності роботи PSII, зменшення – про порушення функціональної активності комплексів PSII внаслідок дії стресових чинників. Чутливість F_v/F_m до інгібування світлової фази фотосинтезу робить цей показник ефективним засобом моніторингу стресових впливів навколишнього середовища на рослини.

Величина F_v/F_m може бути легко виміряна. Завдяки чутливості, швидкості реакцій та неінвазивності визначенню параметру F_v/F_m часто надається перевага при дослідженнях найрізноманітніших світлових реакцій фотосинтезу [44].

У мертвих клітин він дорівнює 0. Крім того, він може бути використаний для оцінки ростових процесів. Вважається, що значення F_v/F_m на рівні 0,81–0,83 характерні для повноцінно функціонуючої PSII в оптимальних для вегетації умовах, а при стресі спостерігається зменшення показника F_v/F_m . За задовільного для рослин впливу біотичних і абіотичних чинників їхній фізіологічний стан забезпечує флуоресценція листків, відносна змінна якої знаходиться у межах 0,75–0,80..

У сіянцях *Q. robur* з ділянки 48 М за впливу *E. alphitoides* показники F_v/F_m були нижче оптимального рівня протягом всього періоду дослідження. У проростків дуба з інших ділянок показник цього параметру залишався на задовільному рівні. Проте у 2024 році у заражених борошнистою росою листках проростків дубу звичайного з усіх дослідних ділянок параметр F_v/F_m був у межах 0.56–0.65, що вказує на зниження ефективності PSII заражених листків. Зниження F_v/F_m , свідчить про поступове скорочення світлозбиральної антени PSII завдяки деградації пігмент-білкових комплексів в її складі [41]. Отже, відношення F_v/F_m є ефективним засобом моніторингу стресових чинників на рослину, оскільки є чутливим до інгібування світлової фази фотосинтезу [45].

Ще одним параметром, що демонструє ефективність PSII, є максимальний квантовий вихід системи фотолізу води – F_v/F_o . Цей параметр є більш чутливим детектором стресу рослин, оскільки нормований за вимірюваннями мінімальної флуоресценції (F_o), а не максимальної флуоресценції (F_m), як у співвідношенні F_v/F_m . За впливу паразитного гриба *E. alphitoides* на сіянці *Q. robur* у 2024 р. параметр F_v/F_m зменшувався на 4.5–23.2%, а параметр F_v/F_o аж на 20.8–61.7%, що підтверджує його чутливість та виявляє стрес [44].

Ще одним показником, важливим для оцінювання функціонального стану листків, є коефіцієнт ефективності темнових фотохімічних процесів – $(F_m - F_{st})/F_{st}$. Цей параметр демонструє величину гасіння флуоресценції, на яку впливають як фотохімічні (фіксація CO_2), так і нефотохімічні процеси (теплова дисипація енергії збудженого стану молекул хлорофілу) [37]. Параметр $(F_m - F_{st})/F_{st}$ тісно корелює з ефективністю головного ферменту циклу Кальвіна рибулозобісфосфаткарбоксилази і характеризує адаптивність рослин до умов середовища [45]. У досліджених сіянцях *Q. robur* він змінювався в межах 0.09–0.40.

Найнижчу ефективність фотохімічних процесів зафіксовано у заражених листках дубу з ділянок 47 і 48 у 2024 році, що відповідно на 50 % і 46 % менше у порівнянні з незараженими. Зменшення цього показника на 41.7 % у листках *Q. robur* з L 47 спостерігалось за впливу *E. alphioides* у 2024 році. Водночас відмічене зростання на 10 % параметра $(F_m - F_{st})/F_{st}$ у заражених проростків з L 36.

Базуючись на показниках F_m і F_{st} та розрахунковому параметрі $(F_m - F_{st})/F_{st}$, що визначають форму спадної частини кривої Каутського, можна стверджувати, що активізація та протікання реакцій циклу Кальвіна і проходження речовин через мембрани й судини листків були ефективнішими у незаражених борошнистою россою рослин дубу звичайного.

Показник перебігу фотосинтезу $(F_p - F_o)/F_v$, який характеризує відносну кількість неактивних реакційних центрів відносно загального числа реакційних центрів, у дослідних рослин був у межах 0.46–0.94. Вплив борошнистої роси на проростки дубу звичайного призводили до зростання значення $(F_p - F_o)/F_v$ на 2.8–8.6 % протягом всього періоду дослідження. У заражених листках з *Q. robur* на ділянці L 47 цей параметр збільшився на 38.9 % у 2024 році.

У той час як протягом року у заражених листках параметр $(F_p - F_o)/F_v$ був нижчим на 22 % і 8,9 % відповідно. У рослин з ділянці 47 борошниста роса викликала зменшення на 16.9 % параметру $(F_p - F_o)/F_v$ у 2024 році, проте

у інші роки досліджень спостерігалось невелике його зростання. Цей параметр інформує про швидкість насичення неактивних реакційних центрів PSII, яка відповідає за розклад води і виділення кисню. Підвищення параметру $(F_p - F_o)/F_v$ означає порушення як у міграції енергії, так і у транспорті електронів, а зниження свідчить про можливе прискорення електрон-транспортних процесів.

Отже, в листках проростків *Q. robur*, уражених *E. alphitoides*, не тільки зменшується інтенсивність флуоресценції, що вказує на зменшення кількості хлорофілів, які не беруть участь у фотосинтетичному переносі енергії на реакційні центри в ушкоджених листках, а й практично зникають індукційні зміни, що вказують на гальмування фотохімічних процесів, а саме переносу енергії на реакційні центри, відтоку ферментів циклу Кальвіна тощо.

ВИСНОВКИ

У результаті виконання дипломної роботи було отримано наступні висновки:

1. Результати цього дослідження продемонстрували, що в умовах біотичного стресу, викликаного *E. alphitoides*, у сіянців *Q. robur* виникали порушення фотосинтетичного апарату, які прогресували з часом і залежали від тяжкості інфекції.
2. Підтверджено, що борошниста роса впливає на більшість досліджуваних фізіологічних характеристик. У листках сіянців дубу, поверхня яких була вражена грибом більше ніж на 50%, зафіксовано досить різні за інтенсивністю і спрямованістю зміни індукції флуоресценції хлорофілу порівняно з непошкодженими фітопатогеном листками.
3. Виявилося, що всі досліджувані параметри швидкої кінетики флуоресценції хлорофілу зазнали значного впливу збудника борошнистої роси. Це свідчить про те, що всі спостережувані параметри можна використовувати як індикатори високого стресового стану сіянців дубу звичайного.
4. Однак існує необхідність у проведенні подальших досліджень з метою виявлення ефективності використання досліджуваних параметрів флуоресценції швидкої кінетики для виявлення стресу на початкових етапах зараження.

ЖИТЕПАТҮПА

1. Stace, C. A. (2019). New flora of the British Isles (4th ed.). C & M Floristics.
2. Mitchell, A. (1974). A field guide to the trees of Britain and Northern Europe. Collins.
3. Crawley, M. J. (2005). The flora of Berkshire. Brambleby Books.
4. Plants of the World Online. (n.d.). *Quercus robur* L. Royal Botanic Gardens, Kew. Retrieved November 5, 2024, from <https://powo.science.kew.org>
5. Oak Genome Sequencing. (n.d.). Sequencing of the oak genome and identification of genes that matter for forest tree adaptation*. Retrieved November 4, 2024.
6. Stace, C. A., Preston, C. D., & Pearman, D. A. (2015). Hybrid flora of the British Isles. Botanical Society of Britain and Ireland.
7. Royal Horticultural Society. (n.d.). **Quercus robur* L.* Retrieved February 8, 2023, from <https://www.rhs.org.uk>
8. Novák, P., Willner, W., Biurrun, I., Gholizadeh, H., Heinken, T., Jandt, U., ... & Chytrý, M. (2023). Classification of European oak–hornbeam forests and related vegetation types. *Applied Vegetation Science, 26*, e12712. <https://doi.org/10.1111/avsc.12712>
9. Tkach, V., Rumiantsev, M., Kobets, O., Luk'yanets, V., & Musienko, S. (2019). Ukrainian plain oak forests and their natural regeneration. *Forestry Studies, 71*(1), 17–29. <https://doi.org/10.2478/fsmu-2019-0010>
10. Löf, M., Brunet, J., Filyushkina, A., Lindbladh, M., Skovsgaard, J. P., & Felton, A. (2016). Management of oak forests: Striking a balance between timber production, biodiversity and cultural services. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management, 12*(1–2), 59–73. <https://doi.org/10.1080/21513732.2015.1120780>

11. Mitchell, R. J., Bellamy, P. E., Ellis, C. J., Hewison, R. L., Hodgetts, N. G., Iason, G. R., ... & Taylor, A. F. S. (2019). Collapsing foundations: The ecology of the British oak, implications of its decline and mitigation options. **Biological Conservation*, 233*, 316–327. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.040>
12. Buras, A., & Menzel, A. (2019). Projecting tree species composition changes of European forests for 2061–2090 under RCP 4.5 and RCP 8.5 scenarios. **Frontiers in Plant Science*, 9*, 1986. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01986>
13. Forzieri, G., Girardello, M., Ceccherini, G., Spinoni, J., Feyen, L., Hartmann, H., ... & Cescatti, A. (2021). Emergent vulnerability to climate-driven disturbances in European forests. **Nature Communications*, 12*, 1081. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21399-7>
14. Huang, W., Fonti, P., Bo Larsen, J., Callesen, I., Ræbild, A., Pedersen, N. B., & Hansen, J. K. (2017). Projecting tree-growth responses into future climate: A study case from a Danish-wide common garden. **Agricultural and Forest Meteorology*, 247*, 240–251. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.07.016>
15. Wenden, B., Mariadassou, M., Chmielewski, F. M., & Vitasse, Y. (2019). Shifts in the temperature-sensitive periods for spring phenology in European beech and pedunculate oak clones. **Global Change Biology*, 26*, 1808–1819. <https://doi.org/10.1111/gcb.14918>
16. Neyko, I., Monarkh, V., Poznyakova, S., & Matusyak, M. (2021). State of in situ forest genetic resources of broadleaved tree species in the Right-Bank Forest-Steppe of Ukraine. **Folia Forestalia Polonica*, 63*(2), 88–96. <https://doi.org/10.2478/ffp-2021-0010>
17. Macháčová, M., Nakládal, O., Samek, M., Bařa, D., Zumr, V., & Peřková, V. (2022). Oak decline caused by biotic and abiotic factors in Central Europe. **Forests*, 13*(8), 1223. <https://doi.org/10.3390/f13081223>

18. Stojanović, D. B., Levanic, T., Matović, B., & Orlović, S. (2015). Growth decrease and mortality of oak floodplain forests due to changes in water regime and climate. **European Journal of Forest Research*, 134*, 555–567. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0871-5>
19. Demeter, L., Bede-Fazekas, Á., Molnár, Z., Csicssek, G., Ortmann-Ajkai, A., Varga, A., ... & Horváth, F. (2020). The legacy of management approaches and abandonment on old-growth attributes in hardwood floodplain forests in the Pannonian Ecoregion. **European Journal of Forest Research*, 139*, 595–610. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01272-w>
20. Annighöfer, P., Beckschäfer, P., Vor, T., & Ammer, C. (2015). Regeneration patterns of European oak species (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) in dependence of environment and neighborhood. **PLOS ONE*, 10*(8), e0134935. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134935>
21. Chygrynets, V. P., Rummyantsev, M. G., Solodovnik, V. A., & Buksha, M. I. (2016). Features of forming and regeneration for oak stands in a fresh maple-lime oak forest in the Left-Bank Forest Steppe. *Scientific Bulletin of UNFU*, 26(5), 177–182. <https://doi.org/10.15421/40260527>
22. Bobiec, A., Reif, A., & Öllerer, K. (2018). Seeing the oakscape beyond the forest: A landscape approach to the oak regeneration in Europe. *Landscape Ecology*, 33, 513–528. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0619-y>
23. Mölder, A., Meyer, P., & Nagel, R.-V. (2019). Integrative management to sustain biodiversity and ecological continuity in central European temperate oak (*Quercus robur*, *Q. petraea*) forests: An overview. *Forest Ecology and Management*, 437, 324–339. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.006>
24. Stimm, K., Uhl, E., & Pretzsch, H. (2022). Chances and limitations of mixed oak regeneration under continuous canopy cover—Evidence from long-term observations. *Forests*, 13(12), 2052. <https://doi.org/10.3390/f13122052>
25. Jankowiak, R., Stępniewska, H., Bilański, P., & Taerum, S. (2022). Fungi as potential factors limiting natural regeneration of pedunculate oak (*Quercus*

- robur) in mixed species forest stands in Poland. *Plant Pathology*, 4, 805–817. <https://doi.org/10.1111/ppa.13529>
26. Beloiu, M., Stahlmann, R., & Beierkuhnlein, C. (2022). Drought impacts in forest canopy and deciduous tree saplings in Central European forests. *Forest Ecology and Management*, 509, 120075. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120075>
 27. McClory, R. W., van Dijk, L. J. A., Mutz, J., Ehrlén, J., & Tack, A. J. M. (2021). Spring phenology dominates over light availability in affecting seedling performance and plant attack during the growing season. *Forest Ecology and Management*, 495, 119378. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119378>
 28. Mougou, A., Dutech, C., & Desprez-Loustau, M.-L. (2008). New insights into the identity and origin of the causal agent of oak powdery mildew in Europe. *Forest Pathology*, 38(4), 275–287. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2008.00544.x>
 29. Hajji, M., Dreyer, E., & Marçais, B. (2009). Impact of *Erysiphe alphitoides* on transpiration and photosynthesis in *Quercus robur* leaves. *European Journal of Plant Pathology*, 125, 63–72. <https://doi.org/10.1007/s10658-009-9458-7>
 30. Vastag, E., Orlović, S., Bojović, M., Kesic, L., Pap, P., & Stojnic, S. (2022). The influence of powdery mildew on chlorophyll a fluorescence and stomatal characteristics of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Topola*, 209, 31–46. <https://doi.org/10.5937/topola2209031v>
 31. Pérez-Bueno, M. L., Pineda, M., & Barón, M. (2019). Phenotyping plant responses to biotic stress by chlorophyll fluorescence imaging. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1135. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01135>
 32. Barón, M., Pineda, M., & Pérez-Bueno, M. L. (2016). Picturing pathogen infection in plants. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 71(9–10), 355–368. <https://doi.org/10.1515/znc-2016-0134>

33. Song, L., Guanter, L., Guan, K., You, L., Huete, A., Ju, W., & Zhang, Y. (2018). Satellite sun-induced chlorophyll fluorescence detects early response of winter wheat to heat stress in the Indian Indo-Gangetic Plains. *Global Change Biology*, 24(9), 4023–4037. <https://doi.org/10.1111/gcb.14302>
34. Dąbrowski, P. A., Kalaji, H., Keča, N., Horaczek, T., & Oszako, T. (2017). The influence of phosphite treatments on oak leaves and damage caused by powdery mildew *Erysiphe alphitoides*. *Folia Forestalia Polonica*, 59(3), 239–245. <https://doi.org/10.1515/ffp-2017-0025>
35. Sancho-Knapik, D., Mendoza-Herrer, Ó., Gil-Pelegrín, E., & Peguero-Pina, J. J. (2018). Chl fluorescence parameters and leaf reflectance indices allow monitoring changes in the physiological status of *Quercus ilex* L. under progressive water deficit. *Forests*, 9(7), 400. <https://doi.org/10.3390/f9070400>
36. Saja, D., Janeczko, A., Barna, B., Skoczowski, A., Dziurka, M., Kornaś, A., & Gullner, G. (2020). Powdery mildew-induced hormonal and photosynthetic changes in barley near isogenic lines carrying various resistant genes. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(12), 4536. <https://doi.org/10.3390/ijms21124536>
37. Hsiao, H.-Y., Ariyawansa, H. A., Hsu, C.-C., Wang, C.-J., & Shen, Y.-M. (2022). New records of powdery mildews from Taiwan: *Erysiphe ipomoeae* comb. nov., *E. aff. betae* on buckwheat, and *E. neolycopersici* comb. nov. on *Cardiospermum halicacabum*. *Diversity*, 14(3), 204. <https://doi.org/10.3390/d14030204>
38. Mölder, A., Meyer, P., & Nagel, R.-V. (2019). Integrative management to sustain biodiversity and ecological continuity in central European temperate oak (*Quercus robur*, *Q. petraea*) forests: An overview. *Forest Ecology and Management*, 437, 324–339. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.006>
39. Sett, R. (2017). Responses in plants exposed to dust pollution. *Horticulture International Journal*, 1(2), 53–56. <https://doi.org/10.15406/hij.2017.01.00010>

40. Yang, H., & Luo, P. (2021). Changes in photosynthesis could provide important insight into the interaction between wheat and fungal pathogens. *International Journal of Molecular Sciences*, 22, 8865. <https://doi.org/10.3390/ijms22168865>
41. 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. doi.org/10.1016/j.rse.2018.03.031
42. Lotfi R, Abbasi A, Kalaji HM, Eskandari I, Sedghieh V, Khorsandi H, Sadeghian N, Yadav S, Rastogi A (2022) The role of potassium on drought resistance of winter wheat cultivars under cold dryland conditions: Probed by chlorophyll a fluorescence. *Plant Physiology and Biochemistry* 182: 45-54. doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.04.010
43. Zushi K, Matsuzoe N (2017) Using of chlorophyll a fluorescence OJIP transients for sensing salt stress in the leaves and fruits of tomato. *Scientia Horticulturae* 219: 216-221. doi.org/10.1016/j.scienta.2017.03.016
44. Kalaji HM, Rastogi A, Živčák M, Brestic M, Daszkowska-Golec A, Sitko K, Alsharafa KY, Lotfi R, Stypiński P, Samborska IA, Cetner MD (2018) Prompt chlorophyll fluorescence as a tool for crop phenotyping: an example of barley landraces exposed to various abiotic stress factors. *Photosynthetica* 56: 953-961. doi.org/10.1007/s11099-018-0766-z
45. Guidi L, Lo Piccolo E, Landi EM (2019) Fluorescence Chlorophyll, Photoinhibition and abiotic stress: does it make any difference the fact to be a C3 or C4 species? *Frontiers in Plant Science* 10: 174. doi.org/10.3389/fpls.2019.00174