УДК 581.132:633.15 DOI: https://doi.org/10.33730/2077-4893.4.2024.317144

ВПЛИВ ЕКОЛОГІЧНИХ КРИЗ НА ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ СТАН *PICEA ABIES* (L.) KARST. У МІКРОКОСМАХ

О.В. Мудрак[1], Т.В. Морозова[2]

[1]КЗВО «Вінницька академія безперервної освіти» (м. Вінниця, Україна)
e-mail: ov_mudrak@ukr.net; ORCID: 0000-0002-1776-6120
[2]Національний транспортний університет (м. Київ, Україна)
e-mail: tetiana.morozova@ukr.net; ORCID: 0000-0003-4836-1035

У зв'язку з кліматичними змінами питання адаптації лісових екосистем до абіотичних стресів стає дедалі більш актуальним. Ключову роль у цьому процесі відіграє праймінг, який дає змогу рослинам ефективніше реагувати на стреси через активацію захисних механізмів. Важливим показником адаптації є вміст фотосинтетичних пігментів, що визначають ефективність фотосинтезу. Деградація хлоропластів під впливом абіотичних стресів знижує інтенсивність фотосинтезу та порушує окисно-відновний баланс мембран, що спричиняє пошкодження фотосинтетичного апарату рослин. У статті досліджено вплив підвищеної температури, кислотних дощів та ультрафіолетового випромінювання на функціональний стан P. abies (L.) Karst. у мікрокосмах. Оцінено вміст фотосинтетичних пігментів (хлорофілів і каротиноїдів) та показники валової первинної (ВПП) й чистої первинної продукції (ЧПП). Встановлено, що за впливу стресових чинників уміст пігментів і продуктивність рослин значно знижуються, що свідчить про порушення фотосинтетичних процесів. Ці абіотичні чинники знижують вміст хлорофілів і каротиноїдів, що зумовлює зменшення ефективності фотосинтезу. Крім того, підвищення активності дихання рослин і погіршення функціонального стану хлоропластів під впливом кислотного дощу вказує на розвиток стресових реакцій. Отримані результати дають можливість використовувати показники вмісту пігментів як індикатори стану фотосинтетичної системи P. abies (L.) Karst. в умовах глобальних екологічних змін. На основі проведених досліджень визначено, що найбільші зміни виявлено під впливом підвищеної температури, яка призвела до зменшення ЧПП на 83%. Тривала дія кислотного дощу викликала накопичення гормонів старіння та розвиток стресового синдрому за Г. Сельє. Скорочення ВПП і ЧПП свідчить про виснаження ресурсів стійкості рослин, що є критично важливим для стабільності лісових екосистем. Отримані результати дають змогу використовувати вміст пігментів як чутливі індикатори стану рослин під впливом абіотичних стресів. Дослідження підкреслює важливість моніторингу змін у лісових екосистемах у контексті глобальних екологічних викликів.

Ключові слова: *хлорофіл, каротиноїди, інтенсивність фотосинтезу, абіотичний стрес, екстремальні температури, кислотні опади.*

ВСТУП

Через зміни клімату дедалі більш актуальним постає питання крос-адаптації рослин до абіотичних стресових чинників. Ключовим процесом є формування праймінгу (стресової пам'яті) під впливом помірного стресу, що дозволяє рослині швидше активувати захисні механізми при наступному, більш сильному стресі іншої природи, таким чином пом'якшуючи його вплив [1]. Важливу роль у цьому процесі відіграють сигнальні системи, які сприймають стресовий чинник і запускають захисні механізми через багатокаскадні мережі. Одним із ключових показників адаптації рослин до умов середовища є вміст фотосинтетичних пігментів. Хлоропласти, які накопичують забруднювачі повітря, піддаються деградації, що призводить до руйнування їх структури і тилакоїдних мембран, знижуючи інтенсивність фотосинтезу через зміну окисного статусу мембран [2]. Надмірне накопичення іонів водню є основною причиною пошкодження фотосинтетичного апарату [3].

Для оптимальної роботи фотосинтетичних процесів важливою є структурно-функціональна організація фотосинтетичного апарату. Фотосинтез, що є результатом

© О.В. Мудрак, Т.В. Морозова, 2024

взаємодії різних пігментних систем, забезпечує рослину органічними речовинами та енергією. Його ефективність залежить від стану асиміляційного апарату і вмісту пігментів, що визначаються як генетично, так і умовами середовища. Хлорофіл *a* (Hl_a) є основним пігментом у фотосинтезі, тоді як хлорофіл *b* (Hl_b) підвищує світлозбиральну здатність. Каротиноїди (*Car*) виконують різноманітні функції, включаючи світлозбиральну, антиоксидантну, фотопротекторну й структурну [4].

Мета роботи — дослідити фотосинтетичні показники хвойних лісоформувальних порід Покутсько-Буковинських Карпат за впливу кислотних дощів, підвищених температур і короткохвильового ультрафіолетового опромінення.

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

Порушення екологічної рівноваги обмежує сталий розвиток регіонів і країн загалом, що робить питання екологічної безпеки надзвичайно актуальним. Оцінка екологічних ризиків є ефективним методом ідентифікації зон підвищеної небезпеки і сприяє збереженню природної рівноваги. Фотосинтез — ключовий біохімічний процес у рослинах, що визначає кінцеву продукцію сухої речовини і продуктивність екосистем. Як основний процес автотрофів, фотосинтез забезпечує первинне виробництво на Землі, але на нього впливають різні екстремальні погодні умови, як-от високі і низькі температури, посуха, солоність, коливання освітлення та підвищена концентрація CO_2. Численні дослідження присвячені вивченню впливу глобальних кліматичних змін на фотосинтетичні процеси висвітлені у роботах R. Gupta & R.R. Prasad [5], S.I. Allakhverdiev [6; 7], M. Brestic, X. Yang, X. Li [8], R. Gupta [9; 10], R.D. Sharma, Y.R. Rao [11; 12], A. Ansari, C.L. Vema [13], J.M. Ahmadi-Lahijani, S. Moori [14].

Атмосферні опади, які зазвичай постачають живі організми вологою, через антропогенні забруднення стають джерелом екологічної загрози. Частотний розподіл pH опадів [15] показує унімодальний максимум у діапазоні 6,4–6,7, що корелює зі зниженням pH. Трансформація хімічного складу опадів призводить до стабільного закислення, знижуючи pH до 5,58 [16]. Аналіз мікроелементного складу опадів виявляє підвищений вміст алюмінію та заліза, що може бути пов'язано з викидами промислових підприємств [17].

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Для створення умов теплового стресу підріст піддавали короткотривалій (упродовж 2 год) дії температури +40°C. Фотосинтетичні пігменти екстрагували ацетоном, уміст хлорофілу виявляли спектрофотометрично [24]. Матеріал для визначення фотосинтетичних пігментів обробляли в свіжому стані відразу після збору. Екстрагували пігменти 96%-м етанолом. Спектрофотометричне вимірювання оптичної густини екстрактів здійснювали при максимумах поглинання для Hl_a — 665 нм, для Hl_b — 649 нм, та для *Car* — 470 нм, використовуючи фотометр КФК-3-01 (315–990 нм). Розрахунок вмісту пігментів (мг/г сирої речовини) в етанольних екстрактах проводили за такими формулами:

$$C_{Hl_a} = \frac{(13{,}95 \cdot D_{665} - 6{,}88 \cdot D_{649}) \cdot V}{m};$$

$$C_{Hl_b} = \frac{(24{,}96 \cdot D_{649} - 7{,}32 \cdot D_{665}) \cdot V}{m};$$

$$C_{Car} = \frac{1000 \cdot D_{470} \cdot V}{m} - \frac{2{,}05 \cdot C_{Hl_a} - 114{,}8 \cdot C_{Hl_b}}{245}, \quad (1)$$

де D_{665} — оптична густина екстракту за довжини хвилі 665 нм; D_{649} — оптична густина екстракту за довжини хвилі 649 нм; V — об'єм етанолу, см^3; m — маса наважки, мг.

Оцінка валової продуктивності в умовах мікрокосмів. Зміна валової первинної продукції (GPP) є інтегральним показником, що дає можливість оцінити видову специфіку стійкості деревних порід до імітo-

ваних екстремальних чинників. *GPP* — це сумарна швидкість утворення органічної речовини популяцією або угрупованням (біоценозом) за певний проміжок часу на одиницю простору. Валову продукцію і дихання оцінювали за потоками вуглекислого газу в мікрокосмах за моделлю «Брутто» [25]. Інтенсивність утворення CO_2 розраховували за формулою:

$$I_{CO_2} = \frac{(a-b)\cdot 2{,}2}{v\cdot t}, \qquad (2)$$

де a — кількість 0,1 н HCl, використаного на титрування контрольної проби, мл; b — кількість 0,1 н HCl, використаного на титрування дослідної проби, мл; 2,2 — кількість CO_2, яка відповідає 1 мл 0,1 н HCl, мг; v — об'єм частини мікрокосмів, що не зайнята ґрунтом, м^3; t — тривалість досліду, год.

Для кожного експериментального варіанта у затемненому мікрокосмі визначали валове дихання (R) за кількістю CO_2, що утворилася за одну годину; у незатемненому мікрокосмі досліджували кількість CO_2, яка після його фіксації в процесі фотосинтезу (NR). За різницею $R–NR$ виявляли валову первинну продукцію (GPP). Рівень порушення *GPP* лісової екосистеми під впливом досліджуваного антропогенного чинника у мікрокосмах визначали за С.С. Руденко [25]. До того ж використовували таку градацію:

- 80–100% *GPP* від контрольного значення — безпечний рівень порушення;
- 60–79% — комфортний;
- 40–59% — загрозливий;
- 20–39% — критичний;
- 0–19% — небезпечний.

Оцінка чистої продуктивності в умовах мікрокосмів. Близько 95% загальної біомаси рослинного організму припадає на органічні сполуки, що утворюються в процесі фотосинтезу. Тому зміна сухої маси може об'єктивно відображати асиміляційну діяльність рослин. Цей показник є основою методу визначення «нетто-асиміляції» (модель «Нетто»), чистої первинної продукції [25]. Для оцінки чистої первинної продукції (*NPP*) з кожного дерева відбирали 10 хвоїнок, зважували їх та розраховували площу. Хвоїнки висушували до абсолютно сухої маси. ЧПП розраховували за формулою:

$$NPP = \frac{(B_2 - B_1)\cdot(ln Л_2 - ln Л_1)}{(Л_2 - Л_1)\cdot n}, \qquad (3)$$

де B_1 і B_2 — суха маса хвої на початку і в кінці періоду досліджень, г; $(B_2 - B_1)$ — приріст сухої маси за n днів, г; $Л_1$ та $Л_2$ — площі листків на початку і в кінці періоду досліджень, м^2; n — період між двома спостереженнями, днів.

Імітація впливу кислотного дощу. Рослини поливали розчинами, що імітують кислотні дощі з різними значеннями pH: 2,3; 3,5; 4,5. Полив здійснювали по 50 мл двічі на тиждень. Значення pH = 2,3 було обрано на основі максимальної зареєстрованої кислотності опадів у Західній Європі [25; 26]. Згідно з дослідженнями Г.М. Герецун [16], найбільш небезпечними для підстилаючої поверхні є перші порції опадів, pH яких варіюється від 3,5 до 4,5. Потрібне значення pH дощів досягали шляхом додавання концентрованих сульфатної і нітратної кислот до дистильованої води.

Імітація парникового ефекту. Рослини розміщували у термостаті на 8 год під час темного періоду, 5 разів на тиждень. Температурні умови були підібрані для прогнозування можливих змін глобальних середньорічних температурних трендів.

Імітація озонових дір. Наслідки утворення «озонових дір» імітували шляхом щоденного опромінення відкритих мікрокосмів короткохвильовим УФ-випромінюванням із використанням пересувної установки ОБПе-225м упродовж 30 хв. Дозу опромінення визначали за формулою:

$$H = E\cdot t\ (Вт/м^2\cdot с), \qquad (4)$$

де потужність вимірювали за допомогою ультрафіолетового радіометра УФ-С «Аргус-06», який працює в спектральному діапазоні від 0,20 до 0,28 мкм з розмахом вимірів від 1,0 Вт/м^2 до 2000 мВт/м^2. За кутового розміру 450, поправковий коефі-

цієнт дорівнював 1,09, що дає значення потужності 1,199 Вт/м^2. Депонувальна доза за 1 хв становила 72 Дж/м^2, а щоденна доза випромінення — 2160 Дж/м^2.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Рослини, як первинні поглиначі енергії, є надійними індикаторами стану повітряного середовища. Зміна газового складу атмосфери і забруднення полютантами впливають на функції рослин, піддаючи їх екологічному стресу. Фотосинтез, як чутливий до стресових екологічних чинників процес, може бути використаний для індикації чистоти повітря [18]. Дослідженнями виявлено, що антропогенне навантаження знижує вміст фотосинтезувальних пігментів [19]. Забруднення атмосфери зменшує вміст Hl_a і Hl_b [10], а нагромадження твердих частинок на листках спричиняє зниження інтенсивності фотосинтезу через блокування продихів [21; 22]. Реакція фотосинтетичних процесів на забруднення пилом також свідчить про високу пластичність хлоропластів [23]. Визначення вмісту хлорофілу і каротиноїдів є інформативним способом оцінки фотосинтетичного режиму рослин і є непрямим методом оцінки їх продуктивності [4; 25].

Вплив кислотного дощу на фотосинтетичний апарат рослин є складним і багатофакторним процесом. Кислотний дощ, знижуючи pH ґрунту та рослинних поверхонь, змінює доступність важливих іонів, як-от алюміній, магній, кальцій, що негативно впливає на живлення рослин та порушує фотосинтез. У кислих умовах утворюються активні форми кисню (АФК), які викликають окислювальний стрес, пошкоджуючи клітинні мембрани, ДНК і білки. Це зумовлює деградацію тилакоїдів, руйнування структури хлоропластів і зниження ефективності фотосинтезу. H.L. Liu та Y.S. Shen [2] підтверджують, що підвищена кислотність зменшує вміст хлорофілів, які несприятливо впливають на здатність рослин поглинати світло й утворювати енергію. Крім того, кислотний дощ знижує активність ключових ферментів фотосинтетичного циклу, як-от рибулозобісфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (РуБісКО), що зменшує продуктивність фотосинтезу та загальну стійкість рослин до стресів.

Підвищена температура також може порушувати функціонування фотосинтетичного апарату рослин. Високі температури викликають денатурацію білків і ферментів, що знижує ефективність фіксації вуглекислого газу та сприяє збільшенню фотодихання, яке конкурує з фотосинтезом. Це також впливає на структуру хлоропластів, порушуючи транспорт електронів і стабільність фотосинтетичних комплексів.

Короткохвильове УФ-випромінювання (УФ-С) є джерелом енергетичного стресу, що може пошкоджувати ДНК і спричиняти фотохімічні реакції, які призводять до утворення АФК і окислювального стресу. Це руйнує пігменти, зокрема хлорофіли, порушує структуру хлоропластів і знижує ефективність роботи фотосистем, особливо фотосистеми II, зменшуючи продуктивність фотосинтезу та адаптаційну здатність рослин до стресу.

Тіньовитривалі рослини мають вищий вміст хлорофілу порівняно зі світлолюбними видами, що вказує на умови середовища, в яких вони розвивалися. Високий вміст хлорофілу не завжди свідчить про інтенсивний фотосинтез, але використовується для оцінки продуктивності рослин. Аналіз вмісту пігментів показав негативний вплив кислотних дощів (pH = 2,3) на пігментну систему *P. abies* (L.) Karst., де в першій половині спостережень було виявлено збільшення вмісту зелених (на 53%) і жовтих пігментів (на 43%) під впливом кислотних дощів порівняно з контролем (*табл. 1*).

Значних змін у вмісті фотосинтетичних пігментів за впливу інших чинників не виявлено, але на 28-й день експерименту спостерігалося зміщення вмісту зелених пігментів. Вміст Hl_a зменшувався на 19% під впливом кислотного дощу (КД), на 55% від підвищеної температури (ПТ) та на 52% від УФ-випромінювання, тоді як Hl_b збільшувався у 2,7 раза від імітації парникового ефекту і «озонових дір», а за впливу

Таблиця 1. **Вміст пігментів у хвої *P. abies* (L.) Karst. за дії чинників глобальних катаклізмів**

Варіанти	День	Вміст пігментів, мг/г		
		Hl_a	Hl_b	*Car*
Контроль	14-й	0,179 ± 0,02	0,076 ± 0,007	0,095 ± 0,01
	28-й	0,251±0,02	0,026±0,002	0,032±0,003
Кислотний дощ	14-й	0,274 ± 0,02*	0,117 ± 0,011*	0,136 ± 0,01*
	28-й	0,203±0,01*	0,089±0,009*	0,071±0,007
Температура	14-й	0,174 ± 0,01	0,104 ± 0,009*	0,081 ± 0,008
	28-й	0,114±0,01*	0,069±0,007*	0,049±0,005
УФ-випромінювання	14-й	0,172 ± 0,01	0,082 ± 0,008	0,079 ± 0,008
	28-й	0,120±0,01*	0,071±0,006*	0,060±0,006*

Примітка: * — достовірна різниця порівняно з контролем за критерієм Стьюдента, $P<0,05$.

КД — у 3,4 раза. Вміст *Car* у хвої зростав у 2,2 раза від кислотного дощу, на 53% від парникового ефекту і на 87% від УФ-випромінювання. Це свідчить про зміну кольору листків, яка може бути зумовлена зниженням хлорофілу через дію кислих буферів. Рівень активності фотосинтезу залежить від співвідношення між швидкістю синтезу нових молекул хлорофілу і руйнуванням існуючих, що пов'язано з фізіологічним станом рослини та впливом стресових чинників (Duan et al., 2019). Антропогенний вплив може викликати зміни у пігментному складі, які свідчать про толерантність рослин. Співвідношення Hl_a/Hl_b та $(Hl_a+Hl_b)/Car$ є індикаторами ступеня розвитку фотосинтетичного апарату і антропогенного впливу (*табл. 2*). Зміни співвідношення можуть бути інформативним показником перебудови світлозбирального комплексу фотосистем рослин під впливом зовнішніх чинників [4].

Аналіз ANOVA виявив статистично значущі різниці у впливі чинників на вміст пігментів: для Hl_a ($F(3,8)=10,24$, $p<0,001$); Hl_b ($F(3,8)=12,29$, $p<0,001$) і *Car* ($F(3,8)=18,15$, $p<0,001$). Проведено регресійний аналіз для оцінки впливу досліджуваних чинників на вміст пігментів, результати якого показали статистично значущий вплив для дослідження на вміст Hl_a ($p=0,011$), Hl_b ($p=0,025$) та *Car* ($p=0,008$). Для Hl_a та

Таблиця 2. **Вміст і співвідношення пігментів у хвої *P. abies* (L.) Karst.**

Варіанти	День	$Hl_a + Hl_b$	Hl_a / Hl_b	$(Hl_a + Hl_b)/Car$
Контроль	14-й	0,26 ± 0,01	2,36 ± 0,11	2,80 ± 0,22
	28-й	0,51± 0,02	9,65 ± 0,29	10,07 ± 3,72
Кислотний дощ	14-й	0,39 ±0,02*	2,37 ± 0,12	2,94 ± 0,18
	28-й	0,29 ± 0,01*	2,28 ± 0,09*	4,28 ± 0,31*
Температура	14-й	0,28 ± 0,02	1,78 ±0,09*	4,74 ± 0,19
	28-й	0,18± 0,01	1,65 ± 0,10*	4,14 ± 0,29*
УФ-виромінювання	14-й	0,25 ± 0,01	2,16 ± 0,17	3,26 ± 0,13
	28-й	0,32 ± 0,01*	1,69 ± 0,12*	3,45 ± 0,30*

Примітка: * — достовірна різниця порівняно з контролем за критерієм Стьюдента, $P<0,05$.

Hl_b побудовані лінійні регресійні моделі, що демонструють залежність від чинників. Для *Car* залежність не була лінійною.

$$Hl_a \quad Y = 0{,}167X - 0{,}039.$$
$$Hl_b \quad Y = -0{,}047X + 0{,}287.$$

Залежність вмісту пігментів від варіанта:

кислотний дощ	Hl_a	$Y = 0{,}289X - 0{,}027,$
	Hl_b	$Y = 0{,}139X + 0{,}07,$
підвищена температура	Hl_a	$Y = 0{,}082X + 0{,}135,$
	Hl_b	$Y = 0{,}038X + 0{,}082,$
УФ-випромінювання	Hl_a	$Y = 0{,}057X + 0{,}122,$
	Hl_b	$Y = 0{,}052X + 0{,}067.$

Існує статистично значуща залежність між вмістом пігментів і чинниками, що дає змогу прогнозувати вміст пігментів у хвої. Пігмент *Car* функціонує як антиоксидант і захисний пігмент, що поглинає надлишкову енергію та забезпечує її безпечне розсіювання у вигляді тепла.

Фотосинтез значною мірою залежить від умов середовища, як-от вологість ґрунту і температура повітря. Впродовж перших двох тижнів експерименту не спостерігалося значних змін у фотосинтетичній активності під впливом кислотного дощу і УФ-С-випромінювання, однак згодом вплив призводив до зниження фотосинтетичної активності: за pH 2,3 — на 18%, під УФ-С-діапазоном — на 35% (*табл. 3*).

Низькі концентрації токсичних газів у повітрі можуть пригнічувати фотосинтез, до того ж швидкість їх накопичення у листках не завжди супроводжується вираженими ознаками пошкодження. Летальні концентрації газів можуть спричиняти миттєву зупинку фотосинтезу і появу некрозу через певний час. Незворотні порушення фотосинтетичної діяльності рослин можуть відбуватися через глибокі зміни у хвої, що спостерігається візуально зміною її кольору. Стресові умови спричиняють пригнічення фотосинтезу і збільшення інтенсивності дихання. Показано зростання інтенсивності дихання за впливу кислотного дощу і підвищеної температури у 2,6 і 2,3 раза відповідно. Виявлено негативний вплив чинників глобальної екологічної кризи на функціональний стан *P. abies* (L.) Karst. у мікрокосмах, що проявляється у збільшенні інтенсивності дихання і пригніченні фотосинтезу на тлі зменшення пігментного фонду. На сьогодні не існує єдиної думки щодо оптимальної кількості хлорофілу та його впливу на продуктивність рослин. Одні дослідники вважають, що невисокий рівень хлорофілу може бути вигідним, оскільки зниження кількості поглиненого світла запобігає руйнуванню фотосинтетичного апарату через надлишок енергії та сприяє більш ефективній роботі фотосинтезу. Однак інші дослідження вказують, що за умов дефіциту хлорофілу фотосинтетична активність знижується. Водночас, інша група науковців стверджує, що підвищений рівень хлорофілу дає змогу рослинам поглинати більше енергії, що поліпшує ефективність фотосинтезу і, як наслідок, урожайність культури.

Таблиця 3. **Інтенсивність фотосинтезу та дихання *Picea abies* (L.) Karst. за впливу чинників глобальних катаклізмів у мікрокосмних моделях, мг CO_2/г за год**

Варіант	Інтенсивність			
	фотосинтезу		дихання	
	14-й день	28-й день	14-й день	28-й день
Контроль	162,35 ± 6,09	173,58 ± 4,4	0,08±0,004	0,27±0,01
Кислотний дощ	167,31 ± 6,6	142,31 ± 3,2*	0,21±0,008*	0,41±0,01*
Температура	131,62 ± 5,2*	128,92 ± 3,6*	0,18±0,008*	0,34±0,01*
УФ-випромінювання	166,17 ± 7,8	112,31 ± 4,9*	0,32±0,01*	0,49±0,01*

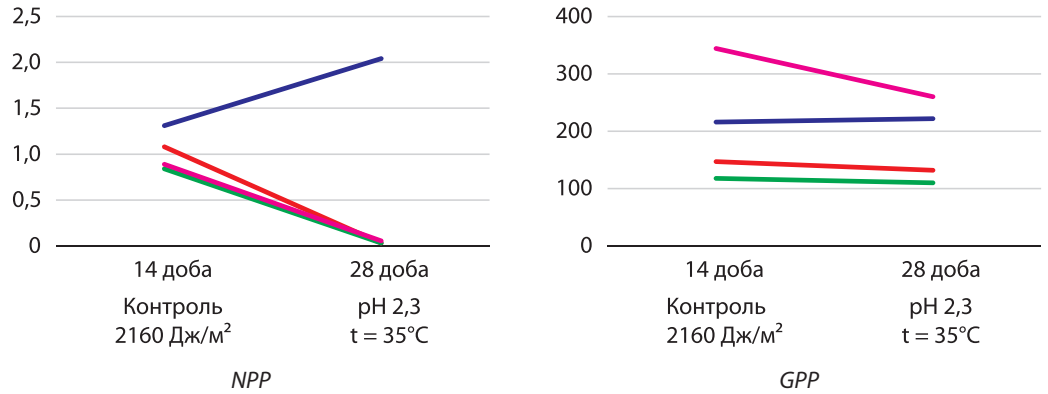
Примітка: * — достовірна різниця порівняно з контролем за критерієм Стьюдента, $P<0{,}05$.

Чиста і валова продуктивність рослин критично залежать від ефективності фотосинтезу, яка визначається рівнем хлорофілів і каротиноїдів у фотосинтетичному апараті. Абіотичні стресові чинники, як-от кислотні дощі, підвищена температура та ультрафіолетове випромінювання, негативно впливають на функціональний стан хлоропластів, знижуючи кількість фотосинтетичних пігментів і порушуючи окисно-відновний баланс мембран. Це призводить до зниження фотосинтетичної активності, що, своєю чергою, зменшує валову продуктивність через скорочення виробництва органічних речовин. Окрім того, для захисту від стресів рослини змушені активувати додаткові захисні механізми, витрачаючи ресурси, які могли б бути використані для росту і розвитку, що знижує чисту продуктивність. Отже, абіотичні чинники, спричиняючи деградацію фотосинтетичного апарату, не лише погіршують стан рослини, але й мають прямий негативний вплив на її продуктивність, знижуючи потенціал для підтримання високих урожаїв в умовах глобальних екологічних змін.

Оцінка продуктивності екосистем за впливу глобальних екологічних чинників в умовах мікрокосмів включає визначення валової первинної продукції (ВПП), що відображає сумарну швидкість утворення органічної речовини популяцією або угрупованням упродовж певного періоду на одиницю площі. Рівень ВПП та дихання можна визначати за потоками CO_2 [25]. Чиста первинна продукція (ЧПП), або «спостережуваний фотосинтез» відображає швидкість накопичення органічної речовини в рослинних тканинах після врахування витрат на дихання. Дослідження показали зниження ЧПП у *P. abies* (L.) Karst. за впливу глобальних екологічних чинників у мікрокосмах. Підвищена температура зумовила зменшення ЧПП на 83%, кислотний дощ — на 57, а короткохвильове УФ-випромінювання — на 55% (*рис.*).

Впродовж перших 14 днів дослідження ЧПП значно знизилась під впливом підвищеної температури (на 32%) і УФ-випромінювання (на 36%). Також було виявлено скорочення ВПП за впливу всіх екологічних чинників, які узгоджуються з попередніми дослідженнями [26].

Згідно з теорією адаптаційного синдрому Г. Сельє, рослини реагують на стресові умови першою стадією пригнічення метаболічних процесів, що супроводжується збільшенням концентрації гормонів старіння і зменшенням гормонів росту і розвитку. Це зумовлює пригнічення основних фізіологічних процесів. Зниження ВПП за незмінної ЧПП під впливом кислотного дощу впродовж перших 14 днів може бути пов'язано з інгібуванням синтезу органічних сполук та їх витратами на дихання. Висока температура також може викликати



Валова (*GPP*) і чиста (*NPP*) продукція *P. abies* (L.) Karst., мг/м^2 за добу:
— контроль; — pH 2,3; — 2160 Дж/м^2; — *t*=35°C

дефіцит води, що є вторинним стресом, який вимагає тривалої експозиції для розвитку. На другий період моніторингу було відзначено достовірне зниження ВПП *P. abies* (L.) Karst. за впливу всіх досліджених чинників. Зменшення ЧПП і ВПП під впливом УФ-випромінювання та кислотного дощу може вказувати на настання третьої стадії стресу, що свідчить про вичерпання ресурсів стійкості організму. Підвищення негативного впливу кислотного дощу залежить від тривалості експозиції, що спричиняє серйозні і навіть незворотні пошкодження на рівні тканин і клітин. Водночас підвищена температура викликає зниження ЧПП за незначного збільшення ВПП.

Дослідження продуктивності екосистем в умовах мікрокосмів під впливом глобальних екологічних чинників, як-от підвищена температура, кислотні дощі і короткохвильове УФ-випромінювання, виявило значні зміни у валовій (ВПП) і чистій первинній продукції (ЧПП) рослин, зокрема *Picea abies* (L.) Karst. ЧПП, що відображає накопичення органічної речовини після врахування витрат на дихання, значно знизилася під впливом усіх досліджених чинників, що свідчить про пригнічення основних метаболічних процесів рослин. Також спостерігалося зниження ВПП, що підтверджує несприятливий вплив цих чинників на загальну продуктивність екосистеми.

ВИСНОВКИ

Враховуючи проведені дослідження відмічено, що кислотний дощ має значний негативний вплив на фотосинтетичний апарат рослин, викликаючи окислювальний стрес і знижуючи ефективність фотосинтезу через зменшення вмісту хлорофілів та активності ключових ферментів. Підвищена температура і УФ-випромінювання також несприятливо впливають на фотосинтетичний апарат, викликаючи структурні порушення в хлоропластах та зміни вмісту пігментів, що знижує стійкість рослин до стресу. Тіньовитривалі рослини мають підвищений вміст хлорофілів, що може бути адаптацією до низької інтенсивності світла, однак їх продуктивність може знижуватися під впливом кислотного дощу та інших стресових чинників. Регресійний аналіз засвідчив статистично значущі залежності між впливом досліджуваних чинників і вмістом фотосинтетичних пігментів, що дає змогу прогнозувати їх зміни у відповідь на зміну умов середовища.

На основі проведених досліджень встановлено, що підвищена температура, кислотний дощ та УФ-випромінювання істотно знижують ЧПП і ВПП у *Picea abies* (L.) Karst. та спричиняють загальне погіршення екологічного стану екосистеми. Реакція рослин на стресові умови відповідає першій стадії адаптаційного синдрому, що характеризується пригніченням метаболічних процесів та збільшенням концентрації гормонів старіння. Зростання негативного впливу кислотного дощу передусім залежить від тривалості його дії, що може призводити до незворотних пошкоджень на рівні тканин і клітин. Зниження ЧПП і ВПП під впливом стресових чинників може вказувати на вичерпання ресурсів стійкості рослин, що є критичним для довгострокової стабільності екосистеми.

ЛІТЕРАТУРА

1. Kiriziy D.A. Priming and cross-adaptation of plants to abiotic stresses: state of the problem and prospect. *Fiziol. rast. genet.* 2023. Vol. 55. No. 2. P. 95–118. DOI: https://doi.org/10.15407/frg2023.02.095.
2. Liu H.L. and Shen Y.-S. The impact of green space changes on air pollution and microclimates: a case study of the Taipei metropolitan area. *Sustainability*. 2014. Vol. 6. P. 8827–8855. DOI: https://doi.org/10.3390/su6128827.
3. Rohach V.V., Kuryata V.G., Stasik O.O. et al. Effect of growth promotors on morphogenesis, photosynthetic apparatus, productivity and residual substances content in sweet pepper (*Capsicum annuum*) fruits. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2024. Vol. 15 (2). P. 189–197. DOI: https://doi.org/10.15421/022428.
4. Короткова І.В., Чайка Т.О., Ромашко Т.П., Рибальченко А.М. Вміст фотосинтетичних пігментів у рослинах пшениці полби як критерій продуктивності за традиційної та органічної технологій вирощування. *Innov Biosyst Bioeng*. 2022. Т. 6. № 1. С. 31–39. DOI: https://doi.org/10.20535/ibb.2022.6.1.255277.

5. Gupta R. and Prasad R.R. Dynamic Photosynthetic Apparatus in Plants Combats Climate Change / Ed. by Wahid Ansari, M. DOI: https://doi.org/10.1002/9781119858553.ch8.
6. Allakhverdiev S.I. Editorial for the special issue on photosynthesis and hydrogen energy research for sustainability-2019. *Photosynth. Res.* 2020. Vol. 146. P. 1–3. DOI: https://doi.org/10.1007/s11120-020-00764.
7. Allakhverdiev S.I. Optimising photosynthesis for environmental fitness. *Funct. Plant Biol.* 2020. Vol. 47. P. 11. DOI: https://doi.org/10.1071/FPv47n11_FO.
8. Brestic M., Yang X., Li X. and Allakhverdiev S.I. Crop photosynthesis for the twenty-first century. *Photosynth. Res.* 2021. Vol. 150 (1–3). P. 1–3. DOI: https://doi.org/10.1007/s11120-021-00869-5. PMID: 34674135.
9. Gupta R. Tissue specific disruption of photosynthetic electron transport rate in pigeonpea (*Cajanuscajan* L.) under elevated temperature. *Plant Signal Behav*. 2019. Vol. 14 (6). P. 1601952. DOI: https://doi.org/10.1080/15592324.2019.16019.
10. Gupta R. The oxygen-evolving complex: a super catalyst for life on earth, in response to abiotic stresses. *Plant Signal. Behav*. 2020. Vol. 15 (12). P. 1824721. DOI: https://doi.org/10.1080/15592324.2020.18247.
11. Gupta R., Sharma R.D. and Singh M. Energy dissipation and photosynthetic electron flow during the transition from juvenile red to mature green leaves in mango (*Mangifera indica* L.). *Plant Biosyst*. 2020. Vol. 155 (2). P. 1–12. DOI: https://doi.org/10.1080/11263504.2020.18108.
12. Gupta R., Sharma R.D., Rao Y.R. et al. Acclimation potential of Noni (*Morinda citrifolia* L.) plant to temperature stress is mediated through photosynthetic electron transport rate. *Plant Signal. Behav*. 2021. Vol. 16 (3). P. 1865687. DOI: https://doi.org/10.1080/15592324.2020.186568.
13. Gupta R., Ansari A. and Vema C.L. Physiological responses and adaptation mechanisms in plants to elevated temperature. *Understanding Abiotic Stress*. 2022. P. 133–152.
14. Ahmadi-Lahijani J.M. and Moori S. Photosynthetic Response and Adaptation of Plants in Perspective of Global Climate Change. 2023. DOI: https://doi.org/10.5772/intechopen.109544.
15. Yang F., Tan1 J., Shi Z.B. et al. Five-year record of atmospheric precipitation chemistry in urban Beijing, China. *Atmospheric Chemistry and Physics*. 2012. Vol. 12. P. 2025–2035.
16. Герецун Г.М., Масікевич Ю.Г., Гольонко Р.А. Аналіз забруднення атмосферних опадів домішками на вулицях міста. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2019. Т. 29. № 1. С. 66–69. DOI: https://doi.org/10.15421/40290114.
17. Mirzaei S., Hashemi H. and Hoseini M. Concentration and potential source identification of trace elements in wet atmospheric precipitation of Shiraz, Iran. *J. Environ Health Sci Eng*. 2018. Vol. 16 (2). P. 229–237. DOI: https://doi.org/10.1007/s40201-018-0310-x.
18. Масікевич А.Ю. Фотосинтетичні індикатори стану забруднення атмосферного повітря Покутсько-Буковинських Карпат. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2019. Т. 29. № 9. С. 87–91. DOI: https://doi.org/10.36930/40290915.
19. Deeva A.M., Lazaruk G.V., Pavlovskii N.B. et al. Dynamics of photosynthetic pigments content in leaves of *Vaccinium corymbosum* L. during vegetation. *Fiziol. rast. genet*. 2021. Vol. 53. № 1. P. 55–62. DOI: https://doi.org/10.15407/frg2021.01.055.
20. Шупранова Л.В., Лихолат Ю.В., Хромих Н.О. та ін. Реакція фотосинтетичного апарату представника екстразональної рослинності степу *Quercus robur* на забруднення атмосфери транспортними емісіями. *Biosyst. Divers*. 2017. Vol. 25 (4). P. 268–273. DOI: https://doi.org/10.15421/011741.
21. Popek R., Przybysz A., Gawrosska H. et al. Impact of particulate matter accumulation on the photosynthetic apparatus of roadside woody plants growing in the urban conditions. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2018. Vol. 163. P. 56–62. DOI: https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.07.051.
22. Lu T., Lin X., Chen J. et al. Atmospheric particle retention capacity and photosynthetic responses of three common greening plant species under different pollution levels in Hangzhou. *Global Ecology and Conservation*. 2019. Vol. 20. DOI: https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00783.
23. Шепелюк М.О., Ковалевський С.Б., Китаєв О.І. Флуоресценція хлорофілу та її індукційні зміни в листках деревних рослин в умовах урбанізованого середовища міста Луцька. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2017. Т. 27. № 1. С. 101–105. DOI: https://doi.org/10.15421/40270122.
24. Морозова Т.В. Аспекти екологічного моніторингу. Київ, 2020. 380 с.
25. Мудрак О.В., Морозова Т.В. Ефективність супутникових даних у системі агроекологічного моніторингу. *Агроекологічний журнал*. 2023. № 3. С. 53–61. DOI: https://doi.org/10.33730/2077-4893.3.2023.287763.
26. Морозова Т.В. Різнорівнева біоіндикаційна оцінка слабкоурбанізованих селитебних територій Чернівецької області: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16. Чернівці, 2005. 23 с.

REFERENCES

1. Kiriziy, D.A. (2023). Priming and cross-adaptation of plants to abiotic stresses: state of the problem and prospect. *Fiziol. rast. genet., 55 (2)*, 95–118. DOI: https://doi.org/10.15407/frg2023.02.095 [in English].
2. Liu, H.-L. & Shen, Y.S. (2014). The impact of green space changes on air pollution and microclimates: a case study of the Taipei metropolitan area. *Sustainability, 6*, 8827–8855. DOI: https://doi.org/10.3390/su6128827 [in English].
3. Rohach, V.V., Kuryata, V.G., Stasik, O.O. et al. (2024). Effect of growth promotors on morphogenesis, photosynthetic apparatus, productivity and residual substances content in sweet pepper (*Capsicum annuum*)

fruits. *Regulatory Mechanisms in Biosystems, 15 (2)*, 189–197. DOI: https://doi.org/10.15421/022428 [in English].
4. Korotkova, I., Chaika, T., Romashko, T. & Rybalchenko, A. (2022). Vmist fotosyntetychnykh pihmentiv u roslynakh pshenytsi polby yak kryterii produktyvnosti za tradytsiinoi ta orhanichnoi tekhnolohii vyroshchuvannia [Photosynthetic Pigments Content in Emmer Wheat Plants as Criteria of Productivity in Traditional and Organic Farming Technology]. *Innovative Biosystems and Bioengineering, 6 (1)*, 31–39. DOI: https://doi.org/10.20535/ibb.2022.6.1.255277 [in Ukrainian].
5. Gupta, R., Prasad, R.R. & Wahid Ansari, M. (Ed.). Dynamic Photosynthetic Apparatus in Plants Combats Climate Change. DOI: https://doi.org/10.1002/9781119858553.ch8 [in English].
6. Allakhverdiev, S.I. (2020). Editorial for the special issue on photosynthesis and hydrogen energy research for sustainability-2019. *Photosynth. Res., 146*, 1–3. DOI: https://doi.org/10.1007/s11120-020-00764 [in English].
7. Allakhverdiev, S.I. (2020). Optimising photosynthesis for environmental fitness. *Funct. Plant Biol., 47*, 11. DOI: https://doi.org/10.1071/FPv47n11_FO [in English].
8. Brestic, M., Yang, X., Li, X. & Allakhverdiev, S.I. (2021). Crop photosynthesis for the twenty-first century. *Photosynth. Res., 150 (1–3)*, 1–3. DOI: https://doi.org/10.1007/s11120-021-00869-5. PMID: 34674135 [in English].
9. Gupta, R. (2019). Tissue specific disruption of photosynthetic electron transport rate in pigeonpea (*Cajanuscajan* L.) under elevated temperature. *Plant Signal Behav., 14 (6)*, 1601952. DOI: https://doi.org/10.1080/15592324.2019.16019 [in English].
10. Gupta, R. (2020). The oxygen-evolving complex: a super catalyst for life on earth, in response to abiotic stresses. *Plant Signal. Behav., 15 (12)*, 1824721. DOI: https://doi.org/10.1080/15592324.2020.18247 [in English].
11. Gupta, R., Sharma, R.D. & Singh, M. (2020). Energy dissipation and photosynthetic electron flow during the transition from juvenile red to mature green leaves in mango (*Mangifera indica* L.). *Plant Biosyst., 155 (2)*, 1–12. DOI: https://doi.org/10.1080/11263504.2020.18108 [in English].
12. Gupta, R., Sharma, R.D., Rao, Y.R. et al. (2021). Acclimation potential of Noni (*Morinda citrifolia* L.) plant to temperature stress is mediated through photosynthetic electron transport rate. *Plant Signal. Behav., 16 (3)*, 1865687. DOI: https://doi.org/10.1080/15592324.2020.186568 [in English].
13. Gupta, R., Ansari, A. & Vema, C.L. (2022). Physiological responses and adaptation mechanisms in plants to elevated temperature. *Understanding Abiotic Stress*, 133–152 [in English].
14. Ahmadi-Lahijani, J.M. & Moori, S. (2023). Photosynthetic Response and Adaptation of Plants in Perspective of Global Climate Change. DOI: https://doi.org/10.5772/intechopen.109544 [in English].
15. Yang, F., Tan1, J., Shi, Z.B. et al. (2012). Five-year record of atmospheric precipitation chemistry in urban Beijing, China. *Atmospheric Chemistry and Physics, 12*, 2025–2035 [in English].
16. Heretsun, H.M., Masikevich, Yu.H. & Holyonko, R.A. (2019). Analiz zabrudnennia atmosfernykh opadiv domishkamy na vulytsiakh mista [Analysis of Atmospheric Deposit Pollution by Impurities in City Streets]. *Naukovyi visnyk NLTU Ukrainy — Scientific Bulletin of UNFU, 29 (1)*, 66–69. DOI: https://doi.org/10.15421/40290114 [in Ukrainian].
17. Mirzaei, S., Hashemi, H. & Hoseini, M. (2018). Concentration and potential source identification of trace elements in wet atmospheric precipitation of Shiraz, Iran. *J. Environ Health Sci Eng., 16 (2)*, 229–237. DOI: https://doi.org/10.1007/s40201-018-0310-x [in English].
18. Masikevich, A.Yu. (2019). Fotosyntetychni indykatory stanu zabrudnennya atmosfernoho povitrya Pokuts'ko-Bukovyns'kykh Karpat [Photosynthetic indicators of the atmospheric air pollution status of the Pokutsko-Bukovinian Carpathians]. *Naukovyi visnyk NLTU Ukrainy — Scientific Bulletin of UNFU, 29 (9)*, 87–91. DOI: https://doi.org/10.36930/40290915 [in Ukrainian].
19. Deeva, A.M., Lazaruk, G.V., Pavlovskii, N.B. et al. (2021). Dynamics of photosynthetic pigments content in leaves of *Vaccinium corymbosum* L. during vegetation. *Fiziol. rast. genet., 53, 1*, 55–62. DOI: https://doi.org/10.15407/frg2021.01.055 [in English].
20. Shupranova, L.V., Lykholat, Yu.V., Khromykh, N.O. et al. (2017). Reaktsiia fotosyntetychnoho aparatu predstavnyka ekstrazonalnoi roslynnosti stepu *Quercus robur* na zabrudnennia atmosfery transportnymy emisiiam [Response of the photosynthetic apparatus of the extrasonic vegetation of the *Quercus robur* steppe vegetation to atmospheric pollution by transport emissions]. *Biosyst. Divers., 25 (4)*, 268–273. DOI: https://doi.org/10.15421/011741 [in Ukrainian].
21. Popek, R., Przybysz, A., Gawrosska, H. et al. (2018). Impact of particulate matter accumulation on the photosynthetic apparatus of roadside woody plants growing in the urban conditions. *Ecotoxicology and Environmental Safety, 163*, 56–62. DOI: https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.07.051 [in English].
22. Lu, T., Lin, X., Chen, J. et al. (2019). Atmospheric particle retention capacity and photosynthetic responses of three common greening plant species under different pollution levels in Hangzhou. *Global Ecology and Conservation, 20*. DOI: https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00783 [in English].
23. Shepelyuk, M., Kovalevskiy, S. & Kytaiev, O. (2017). Fluorestsentsiia khlorofilu ta yii induktsiini zminy v lystkakh derevnykh roslyn v umovakh urbanizovanoho seredovyshcha mista Lutska [Chlorophyl Fluorescence and its Induction Changes in the Leaves of Woody Plants in the Conditions of Urban Environment of Lutsk]. *Naukovyi visnyk NLTU Ukrainy — Scientific Bulletin of UNFU, 27 (1)*, 101–105. URL: http://nv.nltu.edu.ua/index.php/journal/article/view/173 [in Ukrainian].

24. Morozova, T.V. (2020). *Aspekty ekolohichnoho monitorynhu [Aspects of environmental monitoring]*. Kyiv [in Ukrainian].
25. Mudrak, O.V. & Morozova, T.V. (2023). Efektyvnist suputnykovykh danykh u systemi ahroekolohichnoho monitorynhu [Efficiency of satellite data in the agroecological monitoring system]. *Ahroekolohichnyi zhurnal — Journal of Agroecology, 3*, 53–61. DOI: https://doi.org/10.33730/2077-4893.3.2023.287763 [in Ukrainian].
26. Morozova, T.V. (2005). Riznorivneva bioindykatsiina otsinka slabkourbanizovanykh selytebnykh terytorii Chernivetskoi oblasti [Multilevel Bioindication Assessment of Sparsely Urbanized Residential Areas of Chernivtsi Region]. *Extended abstract of candidate's thesis*. Chernivtsi [in Ukrainian].

Стаття надійшла до редакції журналу 23.08.2024