



The influence of powdery mildew (*Sawadaea bicornis* (Wallr.) Miyabe) on chlorophyll fluorescence in Norway maple (*Acer platanoides* L.) seedlings

A. A. Alexeyeva, K. K. Holoborodko, L. P. Holodok

Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine

Article info

Received 20.09.2023

Received in revised form
30.09.2023

Accepted 15.10.2023

Oles Honchar Dnipro National
University, Gagarin Ave., 72,
Dnipro, 49010, Ukraine.

E-mail:
ann.alekseeva21@gmail.com

Alexeyeva, A. A., Holoborodko, K. K., Holodok, L. P. (2023). The influence of powdery mildew (*Sawadaea bicornis* (Wallr.) Miyabe) on chlorophyll fluorescence in Norway maple (*Acer platanoides* L.) seedlings. *Ecology and Noospherology*, 34(2), 94–100. doi:10.15421/032314

The article presents the results of research on impact of *Sawadaea bicornis* (Wallr.) Miyabe on the state of photosynthetic apparatus in *Acer platanoides* L. seedlings using a technique of chlorophyll fluorescence induction (ChlF) measurement, which at the present time can be implemented through the use of biosensors. The research was conducted in September 2022 in the territory of the Botanical Garden of Oles Honchar Dnipro National University. To diagnose a violation of the native chlorophyll photosynthesis in fresh leaves of *A. platanoides*, a portable fluorometer “Floratest” was used (selected spectral range for fluorescence intensity measurement was 670–800 nm). The research was carried out on fresh leaves of Norway maple seedlings both not unaffected and affected with powdery mildew. Analysis of the data obtained indicates a high sensitivity of the parameters of chlorophyll fluorescence induction to damage by the disease regardless of environmental conditions of local growth of *A. platanoides* seedlings. The high informativeness of induction changes in chlorophyll fluorescence in the structural organization of chloroplasts in Norway maple leaves determined by the parameters F_o , F_m , F_v , F_v/F_o , F_v/F_m , $(F_m - F_{st})/F_{st}$, $(F_p - F_o)/F_v$ was revealed. This study demonstrated the effectiveness of using the studied chlorophyll fluorescence parameters to detect severe stress in Norway maple seedlings caused by powdery mildew exposure when the fungus affects more than 50% of the leaf blade area. It is further necessary to conduct dynamic studies throughout the growing season to determine the effectiveness of using these parameters to detect mild stress in the early stages of infection. Therefore, our research showed that the method of induction of chlorophyll fluorescence using the “Floratest” device allows you to quickly determine the general condition of the plant by evaluating photosynthesis, which is the main life process. Analysis of chlorophyll fluorescence parameters is a powerful and effective tool for determining the effect of a parasitic fungus on a plant.

Keywords: *Sawadaea bicornis*; *Acer platanoides*; the intensity of chlorophyll fluorescence induction; plant photosynthetic apparatus; biosensors

Вплив борошнистої роси (*Sawadaea bicornis* (Wallr.) Miyabe) на флуоресценцію хлорофілу сіянців клену гостролистого (*Acer platanoides* L.)

А. А. Алексеева, К. К. Голобородько, Л. П. Голодок

Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпро, Україна

У статті наведено результати досліджень впливу *Sawadaea bicornis* (Wallr.) Miyabe на стан фотосинтетичного апарату сіянців *Acer platanoides* L. за допомогою методики вимірювання індукції флуоресценції хлорофілу (ІФХ), яка на сучасному етапі може бути запроваджена завдяки використанню біосенсорів. Дослідження проводились протягом вегетаційного сезону 2022 р. на території Ботанічного саду Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара. Для діагностики порушення фотосинтезу нативного хлорофілу в живому листку *A. platanoides* використовували портативний флуорометр

«Флоратест» (спектральний діапазон вимірювання інтенсивності флуоресценції 670–800 nm). Дослідження проводили на живих листках сіянців клену гостролистого, неушкоджених і ушкоджених борошнистою росою. Аналіз отриманих даних свідчить про високу чутливість параметрів індукції флуоресценції хлорофілу до уражень хворобами та умов місця зростання сіянців *A. platanoides*. Виявлено високу інформативність індукційних змін флуоресценції хлорофілу в структурній організації хлоропластів листків клену гостролистого, що визначаються параметрами F_0 , F_m , F_v , F_v/F_0 , F_v/F_m , $(F_m - F_0)/F_{ss}$, $(F_p - F_0)/F_v$. Це дослідження продемонструвало ефективність використання досліджуваних параметрів флуоресценції хлорофілу для виявлення найсильнішого стресу у сіянців клену гостролистого, спричиненого борошнистою росою при ураженні грибом понад 50 % площі листової пластинки. Надалі необхідно проведення досліджень у динаміці протягом вегетаційного періоду визначення ефективності використання даних параметрів виявлення легкого стресу на ранніх етапах зараження. Таким чином, наші дослідження показали, що методика ІФХ з використанням апарату «Флоратест» дозволяє експресно визначати загальний стан рослини шляхом оцінки основного процесу життєдіяльності, а саме фотосинтезу. Аналіз параметрів флуоресценції хлорофілу є потужним і ефективним інструментом для визначення впливу паразитного гриба на рослину.

Ключові слова: *Sawadaea bicornis*; *Acer platanoides*; індукція флуоресценції хлорофілу; фотосинтетичний апарат; біосенсори

Вступ

Постійні зміни клімату в бік аридизації стають причиною погіршення умов для зростання дерев і для виконання ними екологічних та соціальних функцій (Iusyriya, Miasoid, 2016; Sen et al., 2017). Якісна оцінка реакції дерев на екстремальні кліматичні умови та пов'язані з цим зміни в місцях зростання дерев є важливою частиною догляду за міськими зеленими насадженнями (Kvitko et al., 2022; Kunah et al., 2022). Міське середовище являє собою широкий спектр стресових факторів із серйозним негативним впливом на міську рослинність (Cui et al., 2021; Lovynska et al., 2022; Shupranova et al., 2022). Антропогенне забруднення, тривалі літні посушливі періоди з високою температурою повітря та наявністю парникових газів викликають ефект міського теплого острова, що суттєво впливає на фізіолого-біохімічні особливості та імунітет міських рослин (Wang et al., 2019).

Клен гостролистий (*Acer platanoides* Linnaeus, 1753) є однією з найпоширеніших порід природних листяних дерев лісів та міських насаджень Центральної Європи. Це швидкозростаючий вид, здатний рости в широкому діапазоні ґрунтів і умов існування. Клен гостролистий інтенсивно висаджують як декоративне та тіньове дерево, цінують за велику розлогу щільну крону та різнокольорове листя восени (Kuzmin et al., 2020). У Північній Америці *A. platanoides* – це розповсюджений інвазивний вид, що натуралізувався в різних місцезростаннях. Деревя клену гостролистого стійкі до забруднення повітря, однак не досить довговічні особливо в умовах міста, де вони більш вразливі для патогенів (Uhrin et al., 2018; Kórányi et al., 2022). Ураження фітопатогенними грибами знижує їх декоративність, а також призводить до порушення фотосинтезуючих та транспіраційних процесів, викликають всихання та відмирання як окремих гілок, так і дерев загалом (Merinero, Gauslaa et al., 2018; Lu et al., 2022).

Однією з найпоширеніших хвороб, що вражає молоді проростки і дорослі рослини клена гостролистого, є борошниста роса, спричинена паразитним грибом *Sawadaea bicornis* (Wallroth) Miyabe 1937. Негативний вплив цього фітопатогену множинний, і його можна класифікувати як прямий (гриби забирають поживні речовини з рослини-господаря) і непрямий (вкриваючи поверхню листка, епіфітний міцелій зменшує асиміляцію (Dąbrowski et al., 2017; Desprez-Loustau et al., 2019). Вплив борошнистої роси на рівні листка сильно залежить від часу і тяжкості зараження, оскільки сприйнятливості листя до фітопатогену залежить від його віку. Більш уразливі для ураження *S. bicornis* молоді листки і верхівки пагонів, тому спочатку борошністу росу можна зустріти саме на верхівках рослин. При сильному ураженні нальотом покриваються всі листки і стебла, після чого вони жовтіють і засихають. Борошниста роса є однією з найбільш небезпечних захворювань рослин, особливо на ранніх етапах онтогенезу, оскільки здатна зупинити ріст проростків, суттєво погіршити зимівлю, викликати повне опадання листя й істотно виснажити рослину (Roszak et al., 2019).

Ефект стресу та пристосованість дерева до зміненого середовища часто оцінюють за допомогою вимірювання флуоресценції хлорофілу (Holoborodko et al., 2022). Цей метод є надійним, швидким, неруйнівним і на даний момент має широку область використання в умовах польових випробувань. Результати є репрезентативними в дослідженнях рослин під впливом абіотичного стресу. Метод флуоресценції хлорофілу був застосований під час оцінки міських насаджень *A. platanoides*. Було виявлено, що максимальний вихід флуоресценції (F_v/F_m) та швидкість транспорту електронів (ETR) у рослин клену гостролистого з міських насаджень були нижчими, ніж у дерев із сільської місцевості (Uhrin et al., 2018). Показано реакції дерев *A. platanoides* на різні стресові фактори, такі як посуха, підвищення температури (Lahr et al., 2018), засолення (Swoczyna, Latocha et al., 2020), дефіцит поживних речовин, важкі метали (Nancy et al., 2020).

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 (Sett, 2017; Baghbani et al., 2019; Dimitrijević et al., 2019). Фотосинтез може впливати на сигнальні шляхи і забезпечувати матеріали та енергію для імунного захисту, у той час як процес імунного захисту також може зворотно впливати на фотосинтез (Lu et al., 2018). Зараження патогеном 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 або супероксиддисмутаза і CAT або каталазу), 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 (Bojović et al., 2017).

У заражених борошнистою росою листках 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 фотосистеми II (ФСII) і швидкості перенесення електронів (ETR) (Vaštag et al., 2019).

Борошниста роса знижує засвоєння вуглецю і транслокацію вуглеводів із заражених листів до інших частин рослин. Зниження засвоєння вуглецю пов'язано як із впливом інфекції на максимальний потік електронів, керований світлом, так і на уявну максимальну швидкість карбоксилування (Matić et al., 2018).

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) (Yang et al., 2021).

Основною метою даного дослідження було дослідити вплив *S. bicornis* на фізіологію фотосинтезу листків клену гостролистого, використовуючи параметри неруйнівної флуоресценції, оскільки вимірювання флуоресценції хлорофілу може надати корисну додаткову інформацію для розуміння первинних процесів фотосинтезу та впливу стресу на фотохімію. Крім того, дане дослідження спрямоване на визначення параметрів флуоресценції хлорофілу, які можуть кількісно оцінити зміни ФСЦ, пов'язані з реакцією *A. platanoides* на стрес, спричинений *S. bicornis*. Відповідно, результати повинні надати цінну інформацію про те, які параметри флуоресценції хлорофілу можна використовувати для виявлення, оцінки та моніторингу інфекцій борошнистої роси.

Матеріали та методи досліджень

Дослідження проведені протягом вегетаційного сезону 2022 р. у м. Дніпро (північно-стєпова підзона України). Місто знаходиться у зоні помірних широт з досить активною атмосферною циркуляцією (переважним переміщенням повітряних мас зі сходу на захід). Клімат помірно-континентальний. Однією з особливостей клімату території є значні коливання погодних умов з року в рік. Помірно вологі роки чергуються з різко посушливими, нерідкі суховії. У цілому клімат характеризується досить прохолодною зимою і спекотним літом.

На території м. Дніпро у 1931 р. засновано Ботанічний сад Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара (48°26' N, 35°02' E; 127 м над рівнем моря). На його території закладено дві пробні ділянки з однаковими умовами, у межах яких рандомно обрано по 14 одно-, дворічних сіянців (7 уражених *S. bicornis* та 7 не уражених) клена гостролистого (*A. platanoides*) із близькими морфологічними характеристиками (висота 10–15 см) (рис. 1). Усі сіянці зростали під пологом крон і мали однакові умови освітленості. У цілому ґрунти обраної ділянки представлені урбоґрунтами, сформованими на зональних чорноземах звичайних малогумусових середьосуглинистих на лесовидних суглинках.

Для діагностики порушень фотосинтезу нативного хлорофілу у живому листку *A. platanoides* використано портативний флуорометр «Флоратест» (Romanov et al., 2013). Портативний флуорометр «Флоратест» складається з базового блоку з графічним рідиннокристальним дисплеєм, кнопками управління, виносного оптоелектронного сенсора, кабеля під'єднання до USB-порту персонального комп'ютера та мережевого адаптера (рис. 1, б). У виносному оптоелектронному сенсори знаходиться світлодіод, який має максимальну інтенсивність випромінювання на $\lambda = (470 + 20)$ нм. Показники опромінення в сенсори: довжина хвилі опромінення $470 + 15$ нм; спектральний діапазон вимірювання інтенсивності флуоресценції 670–800 нм; площа приймального вікна 9 мм²; чутливість фотоприймача на $\lambda = 650$ нм 0,45 А/В.

Виміри проводили на живих листках *A. platanoides* (по 7 вимірювань на кожному) у вересні 2022 р., коли спостерігалася найбільша ступінь покриття листків грибом. Вимірювання проводили на повністю неуразених рослинах і на рослинах, у котрих листки були покриті мінімум на 50 % грибом. Відсоток ураження визначався візуально. Робота біосенсора здійснювалась на пошкодженій частині листка. Після початку дії світла інтенсивність флуоресценції хлорофілу (індукція флуоресценції або флуоресценція, індукована (наведена) світлом) починає істотно змінюватися з часом. Часова залежність інтенсивності флуоресценції хлорофілу має характерний вигляд кривої з одним чи кількома максимумами і отримала назву кривої індукції флуоресценції хлорофілу (крива Каутського) (Kautsky, Hirsch, 1931). Зміни в будь-якій ланці фотосинтезу призводять до зміни вигляду кривої індукції флуоресценції хлорофілу. Тому за виглядом цієї кривої можна діагностувати поточний стан фотосинтетичного апарату рослини, оцінювати зміни ефективності фотосинтезу при змінах світлового режиму, температури, вологості та інших чинників (Holoborodko et al., 2022).

Для інтерпретації кривої Каутського ми використали відомі її критичні параметри: F_0 – початкове значення індукції флуоресценції після включення опромінення; F_p – значення індукції флуоресценції «плато»; F_m – максимальне значення індукції флуоресценції; F_{st} – стаціонарне значення індукції флуоресценції після



Рис. 1. Піддослідні паростки *A. platanoides* (а) та прилади для виміру параметрів фотосинтезу (б):
1 – портативний флуорометр «Флоратест» (Україна, 2016);
2 – люксметр PCE-174 (PCE Instruments, Німеччина, 2018);
3 – термометр HE-173 (HUATO ELECTRONIC CO.LTD, КНР, 2018)

світлової адаптації листка рослини. Окрім критичних параметрів кривої Каутського нами було використано розрахункові: $F_v = F_m - F_0$ – змінна флуоресценція хлорофілу; F_v/F_m – максимальна ефективність первинних процесів фотосинтезу; F_v/F_0 – ефективність водорозщеплюючого комплексу на донорній стороні ФСII; $(F_m - F_{st})/F_{st}$ – коефіцієнт ефективності фотохімічних процесів; $(F_p - F_0)/F_v$ – частка QA-акцепторів невідновлюваних реакційних центрів ФСII.

Результати та їх обговорення

Фотосинтез є одним з найуразливіших до стресових чинників процесом, тому вагому інформацію про стан фотосинтетичного апарату рослини, що знаходиться під впливом фітопатогену, можна дослідити методом флуоресценційного аналізу (Baghban et al., 2019). Швидкість фотосинтезу та транспортування електронів є ключовими фізіологічними характеристиками рослин, які можуть швидко реагувати на раптові зміни впливу сонячного випромінювання. У кінетиці індукційних переходів флуоресценції хлорофілу значну роль відіграють світлова і темнова фази фотосинтезу. Для оцінки стану фотосинтетичного апарату використовують комплекс параметрів, серед яких F_0 , F_m , F_v , F_v/F_0 , F_v/F_m , $(F_m - F_{st})/F_{st}$, $(F_p - F_0)/F_v$ є одними з ключових (Sancho-Knapik et al., 2018; Vaštag et al., 2019; Zhang et al., 2020).

Вплив паразитного гриба *S. bicornis* спричинив у рослин *A. platanoides* досить різні за інтенсивністю і спрямованістю зміни індукції флуоресценції хлорофілу (табл. 1). Показник F_0 залежить від втрат енергії збудження при її міграції по пігментній матриці світлозбиральних комплексів. У заражених борошнистою росою листках клена гостролистого з Location 1 і Location 2 цей показник зменшувався відповідно на 16.3 і 19.3 % 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 клена гостролистого (Zhang et al., 2018).

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. Уважається, що в точці F_m , за умов максимальної флуоресценції фотосинтез знаходиться на мінімальному рівні (Zhao et al., 2018). Відрізок кривої Каутського від F_0 до F_m відображає швидке відновлення QA-акцепторів реакційних центрів ФСII, які не беруть участі у транспорті електронів на QB-акцептори, та повільніше відновлення QA в комплексах ФСII, які задіяні в транспорті електронів на пул пластохінонів. Частина кривої Каутського від фонові флуоресценції до максимальної є швидкою фазою флуоресценції і триває до 1 с. Індукційні переходи, які відбуваються після досягнення піку флуоресценції, об'єднані в повільну фазу флуоресценції, яка залежить від окисно-відновного стану QA (фотохімічного гасіння флуоресценції) та рівня теплової дисипації (нефотохімічного гасіння) (Shin et al., 2021; Lotfi et al., 2022). У структурі пігментного комплексу заражених борошнистою росою листків *A. platanoides* виявлено зменшення значення F_m на 42.3–45.5 % незалежно від умов проростання. Це може бути пов'язано з блокуванням ресинтезу хлорофілу, деградацією, руйнуванням структури хлоропластів та зменшенням їхньої кількості за впливу *S. bicornis*.

Значення варіабельної флуоресценції хлорофілу у дослідних рослин на обох локаціях знаходилось у значному діапазоні 850–2900 у. о. Мінімальне значення (850 ± 241.7 у. о.) зафіксовано в заражених борошнистою росою листках клена гостролистого з ділянки 1, у той час як найбільше значення F_v (2090.3 ± 199.1 у. о.) зафіксовано в незаражених листках клена з ділянки 2. Оскільки варіабельна флуоресценція F_v визначається окисно-відновним статусом QA, її рівень є індикатором фотохімічних окисно-відновних процесів (Liang et al., 2020). У випадку якщо транспорт електронів від QA до наступних компонентів електронтранспортного ланцюга (ЕТЛ) блокується або інтенсивність освітлення вище максимального рівня, насичення F_v , швидко досягає можливих значень. Тому будь-які фактори, що впливають на процес електронного транспорту в ЕТЛ тилакоїдів, будуть позначатись і на значеннях F_v . Ця обставина дозволяє використовувати параметр F_v як фізіологічний показник, що відображає зовнішні впливи на рослини (Ayyaz et al., 2020).

За співвідношенням F_v/F_m оцінюють квантовий вихід ФСII. Збільшення цього показника свідчить про підвищення ефективності роботи ФСII, зменшення – про порушення функціональної активності комплексів ФСII 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 вимірювана. Завдяки чутливості, швидкості реакцій та неінвазивності визначенню параметру F_v/F_m часто надається перевага при дослідженнях найрізноманітніших світлових реакцій фотосинтезу (Endo et al., 2020; Wei et al., 2020; Neil et al., 2021). У мертвих клітин він дорівнює 0. Крім того, він може бути використаний для оцінки ростових процесів (Song et al., 2016). Уважається, що значення F_v/F_m на рівні 0,81–0,83 характерні для повноцінно функціонуючої ФСII в оптимальних для вегетації умовах, а при стресі спостерігається зменшення показника F_v/F_m (Matlok et al., 2020). У *A. platanoides* за впливу *S. bicornis* показники F_v/F_m були нижчі оптимального рівня, що вказує на зниження ефективності ФСII заражених листків. Зниження F_v/F_m , свідчить про поступове скорочення світлозбиральної антени ФСII завдяки деградації пігмент-білкових комплексів в її складі (Zhu et al., 2021). Отже, відношення F_v/F_m є ефективним засобом моніторингу стресових чинників на рослину, оскільки є чутливим до інгібування світлової фази фотосинтезу (Guidi et al., 2019).

Ще одним параметром, що демонструє ефективність PSII, є максимальний квантовий вихід системи фотолізу води – F_v/F_0 . Цей параметр є більш чутливим детектором стресу рослин, оскільки нормований за вимірюваннями мінімальної флуоресценції (F_0), а не максимальної флуоресценції (F_m), як у співвідношенні F_v/F_m . Зниження значення F_m та збільшення значення F_0 призводять до суттєвих змін параметру F_v/F_0 , у той час як зміни параметру F_v/F_m не такі помітні (Skórska, Murkowski, 2018). За впливу паразитного гриба *S. bicornis* на рослини *A. platanoides* з ділянки 1 і ділянки 2 параметр F_v/F_m зменшувався на 4.9–8.4 %, а параметр F_v/F_0 – аж на 35.3–36.7 %, що підтверджує його чутливість та виявляє стрес (Peng et al., 2021).

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) (YanJun et al., 2018). Параметр $(F_m - F_{st})/F_{st}$ тісно корелює з ефективністю головного ферменту циклу Кальвіна рибулозобісфосфаткарбоксилази і характеризує адаптивність рослин до умов середовища (Chen

Таблиця 1

Описова статистика параметрів флуоресценції ($M \pm SD$, $N = 7$)

Параметр	Непошкоджені листки		Пошкоджені листки	
	Ділянка 1	Ділянка 2	Ділянка 1	Ділянка 2
F_o	322.3 $\pm$ 22.3	413.4 $\pm$ 33.6	269.7 $\pm$ 61.1	333.7 $\pm$ 51.1
F_m	1939.4 $\pm$ 187.7	2534.6 $\pm$ 166.3	1119.7 $\pm$ 287.9	1382.6 $\pm$ 335.7
F_v	1617.1 $\pm$ 169.6	2090.3 $\pm$ 199.1	850 $\pm$ 241.7	1106 $\pm$ 382.4
F_{st}	1605.7 $\pm$ 123.8	2114.6 $\pm$ 149.5	936.9 $\pm$ 236.9	1230.9 $\pm$ 365.3
F_p	1052.3 $\pm$ 117.1	1856 $\pm$ 127.4	744.6 $\pm$ 227.5	1118.3 $\pm$ 302.1
F_v/F_o	5.01 $\pm$ 0.35	5.07 $\pm$ 0.43	3.17 $\pm$ 0.64	3.28 $\pm$ 0.82
F_v/F_m	0.83 $\pm$ 0.01	0.82 $\pm$ 0.05	0.76 $\pm$ 0.04	0.78 $\pm$ 0.08
$(F_m - F_{st})/F_{st}$	0.21 $\pm$ 0.06	0.20 $\pm$ 0.05	0.19 $\pm$ 0.05	0.14 $\pm$ 0.07
$(F_p - F_o)/F_v$	0.45 $\pm$ 0.03	0.69 $\pm$ 0.04	0.55 $\pm$ 0.08	0.71 $\pm$ 0.07

et al., 2019). У досліджених рослин *A. platanoides* він змінювався в межах 0.14–0.22: найнижчу ефективність фотохімічних процесів зафіксовано у заражених листках клену з ділянки 2, що на 30 % менше у порівнянні з незараженими.

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 перебіг реакцій циклу Кальвіна і проходження речовин через мембрани й судини листків були ефективнішими в незаражених борошнистою росою рослин клену гостролистого.

Показник перебігу фотосинтезу $(F_p - F_o)/F_v$, який характеризує відносну кількість неактивних реакційних центрів щодо загального числа реакційних центрів, у дослідних рослин був у межах 0.45–0.71. Вплив борошнистої роси на рослини клену гостролистого з ділянки 1 призводили до зростання значення $(F_p - F_o)/F_v$ на 22.2 %. Цей параметр інформує про швидкість насичення неактивних реакційних центрів PSII, яка відповідає за розклад води і виділення кисню (Vasylenko et al., 2021). Підвищення параметру $(F_p - F_o)/F_v$ означає порушення як у міграції енергії, так і в транспорті електронів, а зниження свідчить про можливе прискорення електрон-транспортних процесів.

Висновки

Аналіз отриманих даних свідчить про високу чутливість параметрів індукції флуоресценції хлорофілу до уражень хворобами та умов місця зростання сіяців *A. platanoides*. Виявлено високу інформативність індукційних змін флуоресценції хлорофілу у структурній організації хлоропластів листків клену гостролистого, що визначаються параметрами F_o , F_m , F_v , F_v/F_o , F_v/F_m , $(F_m - F_{st})/F_{st}$, $(F_p - F_o)/F_v$. Установлено, що в заражених борошнистою росою листках не тільки зменшується інтенсивність флуоресценції, що вказує на зменшення кількості хлорофілів, які не беруть участі 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. Виявлено більшу чутливість параметра F_v/F_o до впливу *S. bicornis* порівняно з параметром F_v/F_m , що має заохочувати дослідників використовувати його частіше для оцінки впливу хвороб на показник ефективності фотосинтезу. 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. Результати отриманих коефіцієнтів ефективності темнових фотохімічних процесів $(F_m - F_{st})/F_{st}$ свідчать про кращий фізіологічний стан незаражених дослідних паростків клену. За впливу паразитного гриба *S. bicornis* цей параметр зменшувався порівняно з незараженими листками, що вказувало на сильне пригнічення процесу асиміляції CO_2 і взаємодію між світловими і темновими реакціями фотосинтезу. У листках сіяців клена, поверхня яких була уражена грибом більш ніж на 50 %, зафіксовано досить різні за інтенсивністю та спрямованістю зміни індукції флуоресценції хлорофілу порівняно з неушкодженим фітопатогенним листям. Крім того, виявилось, що всі параметри швидкої кінетики флуоресценції хлорофілу, що вивчалися, зазнали значного впливу збудника борошнистої роси. Це свідчить про те, що всі параметри можна використовувати як індикатори високого стресового стану сіяців *A. platanoides*. Однак у подальшому існує необхідність проведення досліджень у динаміці протягом вегетаційного періоду визначення ефективності використання даних параметрів виявлення легкого стресу на ранніх етапах зараження.

References

- Ayyaz, A., Amir, M., Umer, S., Iqbal, M., Bano, H., Gul, H. S., Noor, Y., Kanwal, A., Khalid, A., Javed, M., Athar, H. R., Zafar, Z. U., Farooq, M. A. (2020). Melatonin induced changes in photosynthetic efficiency as probed by OJIP associated with improved chromium stress tolerance in canola (*Brassica napus* L.). *Heliyon*, 6, e04364.
- Baghbani, F., Lotfi, R., Moharramnejad, S., Bandehagh, A., Roostaei, M., Rastogi, A., Kalaji, M. H. (2019). Impact of *Fusarium verticillioides* on chlorophyll fluorescence parameters of two maize lines. *European Journal of Plant Pathology*, 154(2), 1–10.
- Bojović, M., Nikolić, N., Borišev, M., Pajević, S., Horák, R., Pavlović, L., Vaštag, E. (2017). Uticaj suše i oporavka na parametre razmene gasova kod populacija hrasta lužnjaka gajenih u polukontrolisanim uslovima. *Topola*, 199/200, 193–207.
- Chen, X., Mo, X., Hu, S., Liu, S. (2019). Relationship between fluorescence yield and photochemical yield under water stress and intermediate light conditions. *Journal of Experimental Botany*, 70(1), 301–313.
- Cui, B., Wang, X., Su, Y., Chen, Y., Yu, W., Gong, C., Li, L., Rehim, A., Wang, X. (2021). Impacts of pavement on the growth and biomass of young pine, ash and maple trees. *Trees*, 35, 2019–2029.
- Dąbrowski, P. A., Kalaji, H., Keča, N., Horaczek, T., Oszaiko, T. (2017). The influence of phosphite treatments on oak leaves

- and damage caused by powdery mildew *Erysiphe alphitoides*. *Folia Forestalia Polonica*, 59, 239–245.
- Desprez-Loustau, M., Hamelin, F., Marçais, B. (2019). The ecological and evolutionary trajectory of oak powdery mildew in Europe. In Wilson K., Fenton A., Tompkins D. (eds): *Wildlife Disease Ecology: Linking Theory to Data and Application (Ecological Reviews)*. Cambridge: Cambridge University Press, 429–457.
- Dimitrijević, M. V., Mitić, V. D., Ranković, G. Ž., Miladinović, D. L. (2019). Survey of antioxidant properties of barberry: a chemical and chemometric approach. *Analytical Letters*, 53 (5), 671–682.
- Endo, H., Inomata, E., Gao, X., Kinoshita, J., Sato, Y., Agatsuma, Y. (2020). Heat stress promotes Nitrogen accumulation in meristems via apical blade erosion in a brown macroalga with intercalary growth. *Frontiers in Marine Science*, (7), 575721.
- Guidi, L., Lo Piccolo, E., Landi, E. M. (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.
- Heil, P., Karsh, K., McMinn, A., Suzuki, K. (2021). Low Fe availability for photosynthesis of sea-ice algae: Ex situ incubation of the ice diatom *Fragilariopsis cylindrus* in low-Fe sea ice using an ice tank. *Frontiers in Marine Science*, 8, 632087.
- Holoborodko, K., Seliutina, O., Alexeyeva, A., Brygadyrenko, V., Ivanko, I., Shulman, M., Pakhomov, O., Loza, I., Sytnyk, S., Lovynska, V., Grytsan, Y., Bandura, L. (2022). The Impact of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) on the State of *Aesculus hippocastanum* Photosynthetic Apparatus in the Urban Environment. *International Journal of Plant Biology*, 2022, 13 (3), 223–234.
- Holoborodko, K. K., Sytnyk, S. A., Lovynska, V. M., Ivanko, I. A., Loza, I. M., Brygadyrenko, V. V. (2022). Impact of invasive species *Parectopa robinella* (Gracillariidae) on fluorescence parameters of *Robinia pseudoacacia* in the conditions of the steppe zone of Ukraine. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 13 (3), 324–330.
- Iusypiva, T., Miasoid, G. The Impact of Industrial Pollution with Toxic Gases on Stem Histological Parameters of Woody Plant Undergrowth under Conditions of the Southern Industrial Zone of the City of Dnipro, Ukraine. (2016). *International Letters of Natural Sciences*, 59, 62–71.
- Kautsky, H., Hirsch, A. (1931). Neue Versuche zur Kohlensäureassimilation. *Naturwissenschaften*, 19, 964.
- Korányi, D., Markó, V. (2022). Host plant identity and condition shape phytophagous insect communities on urban maple (*Acer* spp.) trees. *Arthropod-Plant Interactions*, 16, 129–143.
- Kunakh, O. M., Ivanko, I. A., Holoborodko, K. K., Lisovets, O. I., Volkova, A. M., Zhukov, O. V. (2022). Urban park layers: Spatial variation in plant community structure. *Biosystems Diversity*, 30 (3), 274–288.
- Kuzmin, P., Bukharina, I., Kuzmina, A. (2020). Biochemical characteristics of urban maple trees. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 27(11), 2912–2916.
- Kvitko, M. O., Savosko, V. M., Lykholat, Y. V., Holubiev, M. I., Hrygoruk, I. P., Lykholat, O. A., Kofan, I. M., Chuvasova, N. O., Yevtushenko, E. O., Lykholat, T. Y., Marenkov, O. M., Ovchinnikova, Y. Y. (2022). Assessment of the ecological hybrid threat to industrial area in connection with the vital state of artificial woody plantations in Kryvyi Rih District (Ukraine). *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 1049, 012046.
- Lahr, E. C., Dunn, R. R., Frank, S. D. (2018). Variation in photosynthesis and stomatal conductance among red maple (*Acer rubrum*) urban planted cultivars and wildtype trees in the southeastern United States. *PLOS ONE*, 13(5), e0197866.
- Liang, G., Liu, J., Zhang, J., Guo, J. (2020). Effects of drought stress on photosynthetic and physiological parameters of tomato. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 145(1), 12–17.
- Lotfi, R., Abbasi, A., Kalaji, H. M., 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.
- Lovynska, V. M., Sytnyk, S. A., Holoborodko, K. K., Ivanko, I. A., Buchavyi, Yu. V., Alekseeva, A. A. (2022). Study on accumulation of heavy metals by green plantations in the conditions of industrial cities. *Naukovyi Visnyk Natsionalnoho Hirnychoho Universytetu*, 6, 117–122.
- Lu, L., Tibpromma, S., Karunarathna, S. C., Jayawardena, R. S., Lumyong, S., Xu, J., Hyde, K. D. (2022). Comprehensive review of fungi on Coffee. *Pathogens*, 11, 411.
- Lu, Y., Yao, J. (2018). Chloroplasts at the crossroad of photosynthesis, pathogen infection and plant defense. *International Journal of Molecular Sciences*, 19, 3900.
- Matić, S., Cucu, M. A., Garibaldi, A., Gullino, M. L. (2018). Combined effect of CO₂ and temperature on wheat powdery mildew development. *Plant Pathology Journal*, 34(4), 316–326.
- Matlok, N., Szostek, M., Antos, P., Gajdek, G., Gorzelany, J., Bobrecka-Jamro, D., Balawejd, M. (2020). Effect of foliar and soil fertilization with new products based on calcinated bones on selected physiological parameters of maize plants. *Applied Sciences*, 10(7), 2579.
- Merinero, S., Gauslaa, Y. (2018). Specialized fungal parasites reduce fitness of their lichen hosts. *Annals of Botany*, 121(1), 175–182.
- Peng, J., Feng, Y., Wang, X., Li, J., Xu, G., Phonenasay, S., Luo, Q., Han, Z., Lu, W. (2021). Effects of nitrogen application rate on the photosynthetic pigment, leaf fluorescence characteristics, and yield of indica hybrid rice and their interrelations. *Scientific Reports*, 11, 7485.
- Romanov, V. O., Braiko, Y. O., Imamutdinova, R. G., Fedak, V. S., Sarakhan, E. V., (Eds.), 2013. Portable fluorometer “Floratest”. Operating instructions. Kyiv: V.M. Glushkov Institute of Cybernetics of the NAS of Ukraine [in Ukrainian].
- Sancho-Knapik, D., Mendoza-Herrer, Ó., Gil-Pelegrin, 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.
- Sen, A., Khan, I., Kundu, D., Das, K., Datta, J. K. (2017). Ecophysiological evaluation of tree species for biomonitoring of air quality and identification of air pollution-tolerant species. *Environmental Monitoring and Assessment*, 189, 262.
- Sett, R. (2017). Responses in plants exposed to dust pollution. *Horticulture International Journal*, 1(2), 53–56.
- Shin, Y. K., Bhandari, S. R., Lee, J. G. (2021). Monitoring of salinity, temperature, and drought stress in grafted watermelon seedlings using chlorophyll fluorescence. *Frontiers in Plant Science*, 12, 786309.
- Shupranova, L., Holoborodko, K., Loza, I., Zhukov, O., Pakhomov, O. (2022). Assessment of *Parectopa robinella* Clemens (Gracillariidae Stainton, 1854) effect on biochemical parameters of *Robinia pseudoacacia* under conditions of an industrial city in Steppe Ukraine. *Ekológia (Bratislava)*, 41(4), 340–350.
- Skórska, E., Murkowski, A. Photosynthetic responses of *Chlorella vulgaris* L. short-term UV-B radiation exposure. (2018). *Acta biologica Cracoviensia. Series botanica*, 60(1), 65–71.
- Song, X., Zhou, G., Xu, Z., Lu, X., Wang, Y. (2016). Detection of photosynthetic performance of *Stipa bungeana* seedlings under climatic change using chlorophyll fluorescence imaging. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1254.
- Sonti, N. F., Hallett, R. A., Griffin, K. L., Trammell, T. L. E., Sullivan, J. H. (2021). Chlorophyll fluorescence parameters, leaf traits and foliar chemistry of white oak and red maple trees in urban forest patches. *Tree Physiology*, 41(2), 269–279.
- Swoczyna, T., Latocha, P. (2020). Monitoring seasonal damage of photosynthetic apparatus in mature street trees exposed to

- [road-side salinity caused by heavy traffic. *Photosynthetica*, 58, 573–584.](#)
- [Uhrin, P., Supuka, J., Billikov, M. \(2018\). Growth adaptability of Norway maple \(*Acer platanoides* L.\) to urban environment. *Folia Oecologica*, 45\(1\), 33–45.](#)
- [Vaštag, E. E., Kastori, R. R., Orlović, S. S., Bojović, M. M., Kesić, L. A., Pap, P. L., Stojnić, S. M. \(2019\). Effects of oak powdery mildew \(*Erysiphe alphitoides* \[Griffon and Maubl.\] U. Braun and S. Takam.\) on photosynthesis of pedunculate oak \(*Quercus robur* L.\). *Zbornik Matice srpske za prirodne nauke*, 136, 43–56.](#)
- [Vasylenko, O., Kondratenko, T., Havryliuk, O., Andrusyk, Y., Kutovenko, V., Dmytrenko, Y., Grevtseva, N., Marchyshyna, Y. \(2021\). The study of the productivity potential of grape varieties according to the indicators of functional activity of leaves. *Potravinarstvo Slovak Journal of Food Sciences*, 15, 639–647.](#)
- [Wang, X. M., Wang, X. K., Chen, Y. Y., Berlyn, G. P. \(2019\). Photosynthetic parameters of urban greening trees growing on paved land. *iForest*, 12, 403–410.](#)
- [Wei, Y., Chen, Z., Guo, C., Zhong, Q., Wu, C., Sun, J. \(2020\). Physiological and ecological responses of photosynthetic processes to oceanic properties and phytoplankton communities in the oligotrophic Western Pacific Ocean. *Frontiers in Microbiology*, 11, 1774.](#)
- [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.](#)
- [Yanjun, Y., Jinhua, Z., Linjing, C., Aiqing, J., Hongmei, Z., Pingyi, G. \(2018\). Effects of fertilizer levels and plant density on chlorophyll contents, its fluorescence and grain yield of *Setaria italica*. *International Journal of Agriculture and Biology*, 20, 737–744.](#)
- [Zhang, P., Zhang, Z., Li, B., Zhang, H., Hu, J., Zhao, J. \(2020\). Photosynthetic rate prediction model of newborn leaves verified by core fluorescence parameters. *Sci. Rep.*, 10, 3013.](#)
- [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.](#)
- [Zhao, F., Zhang, W., Liu, Y., Wang, L. \(2018\). Responses of growth and photosynthetic fluorescent characteristics in *Ottelia acuminata* to a water-depth gradient. *Journal of Freshwater Ecology*, 33, 285–297.](#)
- [Zhu, Z., Cao, H., Li, X., Rong, J., Cao, X., Tian, J. \(2021\). A Carbon Fixation Enhanced *Chlamydomonas reinhardtii* Strain for Achieving the Double-Win Between Growth and Biofuel Production Under Non-stressed Conditions. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 8, 603513.](#)