

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ І
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ
Факультет захисту рослин, біотехнологій та екології**

ПОГОДЖЕНО

Декан факультету захисту рослин,
біотехнологій та екології

_____ Коломієць Ю.В.
«__» _____ 2026 р.

ДОПУСКАЄТЬСЯ ДО ЗАХИСТУ

Завідувач кафедри фізіології,
біохімії рослин та біоенергетики

_____ Прилуцька С.В.
«__» _____ 2026 р.

**БАКАЛАВРСЬКА КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА
на тему: «Екофізіологічні параметри дубу звичайного в умовах
урбаногенного впливу»**

Спеціальність «**162 Біотехнологія та біоінженерія**»

Освітньо-професійна програма «**Біотехнологія та біоінженерія**»

Гарант освітньої програми

кандидат біологічних наук, доцент

(підпис)

Кваско О.Ю.

Керівник бакалаврської кваліфікаційної роботи

кандидат сільсько-господарчих наук, доцент

(підпис)

Нестерова Н.Г

Виконав

(підпис)

Кравченко В.В.

Київ – 2026

ЗАТВЕРДЖУЮ

Завідувач кафедри

фізіології, біохімії рослин та біоенергетики

д.б.н., професор Прилуцька С.В.

«___» _____ 2026 р.

ЗАВДАННЯ

ДО ВИКОНАННЯ БАКАЛАВРСЬКОЇ КВАЛІФІКАЦІЙНОЇ РОБОТИ

ЗДОБУВАЧУ Кравченку Валерію Валерійовичу

Спеціальність: «162 Біотехнології та біоінженерія»

Освітньо-професійна програма: «Біотехнології та біоінженерія»

Тема бакалаврської кваліфікаційної роботи: «Екофізіологічні

параметри дубу звичайного в умовах урбаногенного впливу»

затверджена наказом від «30» жовтня 2025 року № 2596 «с»

Термін подання завершеної роботи на кафедру: «___» _____ 202__ р.

Вихідні дані до бакалаврської кваліфікаційної роботи результати

натурних результати обстеження 182 дерев *Quercus robur L.*, дані аналізу пігментів та МДА.

Перелік питань, що підлягають дослідженню: Аналіз наукової літератури, оцінка таксаційних показників та життєвого стану, дослідження теплостійкості(метод Мацкова), аналіз динаміки пластидних пігментів та МДА.

Перелік графічних документів: Таблиці ,графіки динаміки МДА, пігментів, термограми.

Дата видачі завдання: «___» _____ 202__ р.

**Керівник бакалаврської
кваліфікаційної роботи**

Нестерова Н.Г.

Завдання взяв до виконання

Кравченко В.В.

РЕФЕРАТ

Бакалаврська кваліфікаційна робота викладена на 50 сторінках друкованого тексту, містить 1 рисунки, 7 таблиць та 3 додатки. Список використаних джерел налічує 70 найменувань.

КЛЮЧОВІ СЛОВА: QUERCUS ROBUR, ЕКОФІЗІОЛОГІЯ, УРБАНІЗАЦІЯ, ПІГМЕНТИ, МАЛОНОВИЙ ДІАЛЬДЕГІД, БІОІНДИКАЦІЯ.

Мета роботи: встановлення закономірностей змін екофізіологічних параметрів дубу звичайного (*Quercus robur* L.) під впливом комплексу факторів урбанізованого середовища.

Об'єкт дослідження: екофізіологічні процеси адаптації деревних рослин роду *Quercus* до умов урбанізованого середовища.

Предмет дослідження: морфо-фізіологічні та біохімічні параметри *Quercus robur* L. в умовах м. Києва.

Методи дослідження: спектрофотометричний аналіз, лабораторний метод Мацкова, статистичний аналіз.

Результати та їх новизна: Доведено синергетичний негативний вплив транспортних емісій та ущільнення ґрунтів на віталітет дуба звичайного. Встановлено, що у вуличних насадженнях рівень малонового діальдегіду зростає вдвічі порівняно з фоном. Виявлено компенсаторну реакцію рослин у вигляді підвищення пулу каротиноїдів.

Рекомендації щодо використання: Результати можуть бути застосовані комунальними підприємствами для оптимізації стратегій озеленення міських територій та екологічного моніторингу.

ABSTRACT

The bachelor's qualification work is presented on 50 pages of printed text, contains 1 figures, 7 tables, and 3 appendices. The list of references includes 70 items.

KEYWORDS: QUERCUS ROBUR, ECOPHYSIOLOGY, URBANIZATION, PIGMENTS, MALONDIALDEHYDE, BIOINDICATION.

Objective: to establish the patterns of changes in the ecophysiological parameters of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under the influence of urban environmental factors.

Object of the study: ecophysiological processes of adaptation of woody plants of the genus *Quercus* to the conditions of an urbanized environment.

Subject of the study: morphological, physiological, and biochemical parameters of *Quercus robur* L. in Kyiv.

Research methods: spectrophotometric analysis, Matskov's laboratory method, statistical analysis.

Results: The synergistic negative impact of transport emissions and soil compaction on the vitality of pedunculate oak was proven. It was found that in street plantings, the level of malondialdehyde doubles compared to the background.

Recommendations: The results can be applied by municipal enterprises to optimize urban greening strategies and environmental monitoring

ЗМІСТ

ВСТУП.....	1
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	4
1.1. Екологічна характеристика м. Києва як середовища існування деревних рослин	4
1.2. Біологічні особливості <i>Quercus robur</i> L. та механізми його стійкості	5
1.3. Методи біоіндикації та екофізіологічного моніторингу	13
РОЗДІЛ 2. ОБ'ЄКТИ, МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	15
2.1. Характеристика районів та об'єктів дослідження.....	15
2.2. Методи досліджень	20
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ	24
3.1. Характеристика об'єктів та оцінка водного режиму	24
3.2. Динаміка вмісту пластидних пігментів під впливом міського середовища.....	33
3.3. Інтенсивність перекисного окиснення ліпідів (вміст МДА) під впливом міського стресу та оцінка адаптивного потенціалу <i>Quercus robur</i> в урбанізованому середовищі.....	38
ВИСНОВКИ	43
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	45

ВСТУП

Актуальність:

Сучасний етап розвитку людської цивілізації можна схарактеризувати стрімкими темпами урбанізації, що призводить до повної зміни природних ландшафтів і формування специфічних урбоєкосистем [1,2]. Київ, як найбільший мегаполіс України, є осередком антропогенного навантаження. Тут природні компоненти довкілля зазнають тиску з боку транспортної інфраструктури, промисловості та енергетичного сектору. Забруднення атмосферного повітря токсичними газами (оксидами азоту, сірки, вуглецю, формальдегідом) та аерозолями важких металів, ущільнення та засолення ґрунтів, зміна гідрологічного режиму та формування специфічного мікроклімату («міського теплового острова») створюють жорсткі умови для існування деревної рослинності.

В умовах урбанізованого середовища зелені насадження виконують важливі санітарно-гігієнічні, середовищеві, рекреаційні та естетичні функції. Вони є природним фільтром, що виконує низку функцій - акумулює токсичні речовини, регулює температурний режим та вологість повітря, знижує рівень шуму. Серед аборигенних видів-едифікаторів важливе місце займає дуб звичайний (*Quercus robur* L.) – порода, що історично сформувала лісовий покрив Київського плато та долини Дніпра. У Києві збереглися унікальні вікові насадження дуба (парк «Феофанія», Голосіївський ліс, Сирецький гай), які становлять високу наукову, історичну та екологічну цінність [3,4,5].

Останніми десятиліттями прослідковується погіршення стану дубових лісів та міських насаджень. Це проявляється у зниженні біологічної стійкості, поширенні патологій (суховершинність, некрози) та зниженні репродуктивного потенціалу. Здатність *Quercus robur* адаптуватися до комплексу урбаногенних факторів залежить, у тому числі, від пластичності його фізіолого-біохімічних

процесів. Саме тому дослідження екофізіологічних параметрів є актуальним науковим завданням, що дозволяє оцінити адаптаційний потенціал виду та розробити стратегію збереження міських насаджень.

Мета дослідження : встановлення закономірностей змін екофізіологічних параметрів дубу звичайного (*Quercus robur* L.) під впливом комплексу факторів урбанізованого середовища та оцінка його адаптаційного потенціалу для використання в системі екологічного моніторингу та озеленення.

Для досягнення мети поставлено такі завдання:

1. Здійснити аналіз наукової літератури щодо механізмів впливу урбаногенних чинників на морфо-фізіологічний стан деревних рослин та методів їх біоіндикації.
2. Провести оцінку таксаційних показників (просторово-висотної структури) та загального життєвого стану насаджень *Quercus robur* L. у різних функціональних зонах м. Києва[6].
3. Встановити особливості накопичення та співвідношення фотосинтетичних пігментів (хлорофілів *a*, *b* та каротиноїдів) у листі дубу в умовах різного рівня забруднення.
4. З'ясувати інтенсивність перекисного окиснення ліпідів (за вмістом малонового діальдегіду) та рівень теплостійкості листкового апарату за умов міського стресу.
5. Розробити практичні рекомендації щодо моніторингу стану та підвищення стійкості дубових насаджень в умовах м. Київ.

Об'єкт дослідження – екофізіологічні процеси адаптації деревних рослин роду *Quercus* до умов урбанізованого середовища.

Предмет дослідження – морфо-фізіологічні та біохімічні параметри (вміст пігментів, інтенсивність перекисного окиснення ліпідів та рівень теплостійкості) *Quercus robur* L. в умовах м. Києва.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Екологічна характеристика м. Києва як середовища існування деревних рослин

Сучасний Київ – це складна урбоєкосистема, яка функціонує в умовах інтенсивного техногенного тиску. Стан деревних рослин у місті визначається комплексною дією абіотичних факторів, таких як клімат, ґрунти, гідрологія, та специфічних антропогенних чинників, як от, забруднення, механічні пошкодження, рекреація.

За даними Центральної геофізичної обсерваторії імені Бориса Срезневського, рівень забруднення повітря у Києві стабільно оцінюється як високий [7]. Основним джерелом забруднення (понад як 80% викидів) є автомобільний транспорт, кількість якого постійно зростає. У вихлопних газах містяться оксиди азоту (NO_x), оксид вуглецю (CO), леткі органічні сполуки, сажа та важкі метали.

У 2023–2024 роках спостерігалось регулярне перевищення гранично допустимих концентрацій (ГДК) основних забруднювачів. Зокрема, середньодобові концентрації діоксиду азоту (NO_2) у вересні 2024 року досягали 3,6 ГДК. В цей період, в найбільш навантажених районах (Бессарабська площа, площа Галицька, проспект Берестейський) фіксувалися максимальні значення на рівні 3,8–5,3 ГДК. Діоксид азоту є високотоксичним фітотоксикантом. Проникаючи через продихи у мезофіл листка, він розчиняється у клітинному соку з утворенням азотистої та азотної кислот, що викликає закислення цитоплазми, руйнування хлоропластів та некрози тканин [8,9]. Крім того, NO_2 є прекурсором тропосферного озону, який є одним з найнебезпечніших окислювачів для рослин.

Характерною рисою клімату Києва є формування стійкого «міського теплового острова» (Urban Heat Island – UHI) [10,11]. Дослідження за допомогою

супутникових даних Landsat показують – температура підстильної поверхні в забудованих районах міста може бути на 5–10°C вищою, ніж у приміській зоні. Інтенсивність УНІ зростає в літній період, що призводить до зниження відносної вологості повітря та збільшення дефіциту вологості [12,13].

2024 рік став найтеплішим за всю історію спостережень у Києві (з 1881 року), із середньорічною температурою +11,4°C, що на 2,4°C вище за кліматичну норму. Особливо аномальними були лютий та вересень. Тоді відхилення досягали +5,7°C та +5,2°C відповідно. Такі умови створюють ефект «атмосферної посухи», який є критичним для мезофітних видів, яким дуб звичайний і є. Висока температура стимулює надмірну транспірацію, її коренева система не завжди здатна компенсувати, особливо в умовах ущільнених міських ґрунтів – це призводить до водного дефіциту, втрати тургору та пригнічення ростових процесів [14,15].

Урбаноземи Києва характеризуються порушенням структури, ущільненням, підлужненням (зсув рН у лужний бік через наявність будівельного сміття та вапнякових матеріалів) та забрудненням важкими металами і нафтопродуктами [16,17,18]. Ущільнення ґрунту в пристовбурових лунках та паркових зонах призводить до порушення аерації коренів та зниження інфільтрації води –це й посилює ефект посухи [19,20].

1.2. Біологічні особливості *Quercus robur* L. та механізми його стійкості

Дуб звичайний (*Quercus robur* L.) – довговічна, однодомна, анемофільна рослина родини Fagaceae. Це дерево з глибокою стрижневою кореневою системою, що дозволяє йому використовувати вологу з глибоких горизонтів ґрунту. В природних умовах дуб є едифікатором широколистяних лісів (дібров)

та заплавлених лісів. Як і зазначено вище, Києві він представлений як аборигенними популяціями (Голосіїв, Феофанія, Лиса гора), так і штучними насадженнями у парках та вздовж вулиць.

Quercus robur належить до роду *Quercus* (родина *Fagaceae*), який є найбільшим і таксономічно найскладнішим родом у родині. Вид входить до підроду *Quercus* і секції *Quercus* (відомої як "білі дуби" Європи), яка також включає *Q. petraea* (дуб скельний), *Q. pubescens* (дуб пухнастий) та *Q. frainetto* (дуб густий)

Сучасна генетична структура *Q. robur* сформувалася під впливом кліматичних коливань плейстоцену. Під час останнього льодовикового максимуму вид зберігся у рефугіумах (прихистках) на півдні Європи – Піренейському, Апеннінському та Балканському півостровах. З потеплінням клімату відбувалася швидка реколонізація на північ.

Генетичні маркери (хлоропластна ДНК, ядерні мікросателіти) демонструють чіткий градієнт різноманіття: південні популяції ("rear-edge populations") характеризуються вищим рівнем унікальних алелів та гаплотипів, тоді як північні популяції часто є генетично біднішими через ефект засновника під час міграції. Однак, інтенсивний обмін пилом на великі відстані сприяв підтримці високого рівня гетерозиготності навіть у периферійних популяціях. Південні популяції історично адаптувалися до більш посушливих та жарких умов [21,22]. Це дозволяє розглядати їх як критично важливий генетичний резерв для адаптації лісів до майбутніх кліматичних змін.

У онтогенезі дуба спостерігається чітка зміна стратегії вкорінення. Ювенільні рослини формують потужний стрижневий корінь (*taproot*), який швидко проникає в глибокі горизонти ґрунту, тим самим, забезпечуючи доступ до вологи в посушливі періоди [23,24]. З віком розвивається розгалужена система бічних коренів першого та другого порядків. У дорослих дерев коренева

система часто трансформується: стрижневий корінь може редукуватися або замінюватися системою потужних "якірних" коренів (sinker roots), що відходять вертикально вниз від горизонтальних скелетних коренів.

Це формує специфічну архітектуру, яка дозволяє дубу ефективно використовувати великий об'єм ґрунту. Глибина проникнення коренів може досягати кількох метрів, що надає *Q. robur* перевагу над видами з поверхневою кореневою системою (наприклад, смерекою) в умовах дефіциту поверхневої вологи [25,26].

Стовбур *Q. robur* покритий товстою, глибоко тріщинуватою корою, яка слугує першою лінією захисту від біотичних агентів, вогню та механічних пошкоджень.

Анатомія деревини *Q. robur* є класичним прикладом кільцесудинної (ring-porous) структури, з чого й випливає специфіка водного режиму та стійкості дерева.

Гідравлічна система дуба базується на ризикованій стратегії. Широкі судини ранньої деревини забезпечують надзвичайно ефективний транспорт, але є вкрай вразливими до кавітації (утворення повітряних пробок) під дією морозу або сильної посухи. Один цикл замерзання-відтавання може повністю емболізувати широкі судини. Тому *Q. robur* змушений щороку формувати нове кільце широких судин перед розпусканням листя, щоб відновити провідність. Вузькі судини пізньої деревини, навпаки, є більш стійкими до емболії і є "резервною системою" життєзабезпечення у критичні періоди.

Річний цикл розвитку *Q. robur* синхронізований з сезонними змінами клімату, але демонструє значну варіабельність. Початок вегетації регулюється сумою ефективних температур. Підвищення весняної температури прискорює розпускання бруньок (advance of bud burst) в середньому на 1-3 дні на кожен градус потепління [27,28]. Це подовжує вегетаційний період, проте підвищує

ризик пошкодження молодих пагонів пізніми весняними заморозками, до яких дуб є дуже чутливим. Унікальною особливістю дуба є здатність до вторинного росту в середині літа – формування так званих іванових пагонів. Цей ріст часто провокується рясними опадами після періоду посухи або дефоліацією комахами. Хоча це дозволяє компенсувати втрату листя, іванові пагони часто не встигають здерев'яніти до зими і пошкоджуються ранніми осінніми заморозками. Крім того, молоде листя на цих пагонах є ідеальним субстратом для розвитку борошнистої роси (*Erysiphe alphitoides*), що створює резервуари інфекції в кроні [29,30].

Q. robur – однодомна рослина з роздільностатевими квітками, запилюється вітром (анемофілія). Чоловічі квітки зібрані в сережки, жіночі – малопомітні, розташовані в пазухах листків. Дуб плодоносить нерегулярно, з чергуванням років рясного врожаю (мастові роки) та років з повною відсутністю жолудів. Це еволюційна стратегія, яка пояснюється гіпотезою "насичення хижаків" (Predator Satiation Hypothesis). Продукуючи величезну кількість насіння одночасно, популяція дуба "насихчує" споживачів (гризунів, кабанів, сойок) настільки, що частина жолудів гарантовано залишається нез'їденою і проростає. Механізм запуску мастингу пов'язаний зі складними погодними сигналами (proximate cues). Наприклад, тепла весна попереднього року може сприяти закладанню квіткових бруньок, тоді як умови поточного року впливають на запилення та дозрівання. Ресурсна гіпотеза припускає, що після мастового року дерево виснажує запаси вуглецю та азоту і потребує кількох років для їх відновлення ("resource switching"). На відміну від червоних дубів, жолуді *Q. robur* дозрівають за один вегетаційний сезон. Вони є рекальцитрантними (не переносять висихання) і проростають восени відразу після опадання, формуючи корінь, тоді як епикотиль розвивається лише наступної весни. Довга плодоніжка жолудя є морфологічною ознакою, що відрізняє *Q. robur* від сидячецвітого *Q. petraea* [31].

Характеризуючи основні аутоекологічні особливості *Quercus robur* L., необхідно насамперед акцентувати увагу на його специфічному відношенні до

світлового режиму, оскільки даний вид класифікується як яскраво виражена світлолюбна порода (геліофіт), причому ця вимога до інсоляції стає особливо критичною на пізніх етапах онтогенезу, тоді як для успішного рекрутменту підросту та його подальшого переходу в домінантний ярус деревостану наявність відповідних світлових вікон у зімкнутому наметі лісу є лімітуючим фактором. В аспекті едафічних вимог дуб звичайний проявляє себе як вибагливий мегатроф, що потребує ґрунтів з високим рівнем потенційної родючості, тому найбільш сприятливими, оптимальними умовами для його вегетації є глибокі, добре зволожені сірі лісові ґрунти, потужні чорноземи, а також алювіальні відклади річкових заплав; водночас рослина демонструє високу вітальність і на субстратах із важким механічним складом, зокрема на важких суглинках та глинах. Розглядаючи відношення виду до гідрологічного режиму, слід ідентифікувати його як гігрофільний таксон, що володіє високою адаптивною здатністю переносити довготривалі періоди затоплення паводковими водами (тривалістю до 2–3 тижнів і більше), і саме ця фізіологічна толерантність до умов тимчасової гіпоксії забезпечує дубу суттєву конкурентну перевагу та дозволяє формувати стійкі едифікаторні комплекси у заплавних лісових фітоценозах, де умови середовища є летальними для менш стійких деревних порід, таких як, наприклад, бук лісовий. Стосовно кислотності ґрунтового розчину *Q. robur* характеризується певною екологічною пластичністю і толерантністю до широкого діапазону показників рН, проте він чітко уникає надмірно кислих оліготрофних торф'янистих ґрунтів, а при зростанні на карбонатних субстратах, незважаючи на принципову можливість вегетації, іноді спостерігається пригнічення фізіологічних процесів у вигляді хлорозу внаслідок порушення балансу мінерального живлення [32,33].

Аналіз фізіологічних механізмів стійкості *Quercus robur* L. до впливу несприятливих абіотичних факторів дозволяє виявити складний комплекс адаптаційних реакцій. Вони й забезпечують виживання виду в умовах мінливого

середовища. Серед лімітуючих чинників, особливо у південній частині ареалу, критичне значення має посухостійкість. Вона у дуба звичайного, попри його меншу толерантність порівняно з *Q. petraea* чи ксерофільними середземноморськими видами, реалізується через ефективні стратегії виживання. З точки зору регуляції водного обміну, цей вид класифікується як такий, що тяжіє до анізогідричної стратегії [34,35]. Сутність цієї стратегії полягає у підтримці відкритих продихів та продовженні процесів фотосинтезу навіть на тлі зниження водного потенціалу тканин. Така фізіологічна поведінка, хоча і є ризикованою компенсується потужною архітектонікою кореневої системи. Це дозволяє реалізовувати стратегію уникнення посухи (drought avoidance) шляхом використання глибинних запасів ґрунтової вологи. На клітинному рівні резистентність до дегідратації забезпечується механізмами осмотичного регулювання, які включають акумуляцію осмолітів – проліну та гліцин-бетаїну [36,37]. Вони виконують осмопротекторну функцію та функцію стабілізаторів протеїнових структур, а також поліамінів (сперміну, спермідину), що регулюють активність іонних каналів і нівелюють наслідки оксидативного стресу, причому ефективність синтезу цих сполук корелює зі ступенем мікоризації кореневої системи. Важливо зазначити, що показник вразливості ксилеми до емболії (P_{50}), який для *Q. robur* варіює в межах -2.7 – -3.5 МПа, є суттєво вищим порівняно з ксерофільними чагарниками. Це свідчить про потенційну загрозу відмирання гілок (dieback) або повної загибелі особини при критичному пошкодженні провідної системи стовбура під час екстремальних посух.

На відміну від посухостійкості, толерантність *Q. robur* до гіпоксії та аноксії, викликаних тривалим затопленням, є однією з найвищих серед деревних порід помірного клімату. Це й зумовлює його едифікаторну роль у заплавних лісах Європи. Ключовим адаптаційним механізмом у даному випадку виступає специфічна метаболічна перебудова: в умовах дефіциту кисню коренева система переходить на шлях гліколізу та спиртового бродіння, продукуючи етанол, який

у більшості рослин є цитотоксичним. Унікальність фізіології дуба полягає в здатності до ефективної детоксикації етанолу шляхом його транспортування ксилемним транспіраційним током до аерованих тканин листка [38]. Додатковими, хоча і менш значущими порівняно з метаболічними, є морфо-анатомічні адаптації. Зокрема формування гіпертрофованих сочевичок на стовбурі для оптимізації газообміну та, в окремих випадках, індукція утворення аеренхіми.

Щодо резистентності до низьких температур, то здатність *Q. robur* витримувати морози до -40°C базується на біофізичному механізмі глибокого суперохолодження (deep supercooling) води у тканинах ксилеми. Якщо у великопросвітних судинах кристалізація води відбувається за типом гетерогенної нуклеації при температурах, близьких до 0°C , то волога у мікрокапілярах клітинних стінок та живих паренхімних клітинах серцевинних променів здатна утримуватись у рідкому метастабільному стані до моменту гомогенної нуклеації (близько -40°C). Це запобігає летальному внутрішньоклітинному льодоутворенню. Однак цей механізм має фізичні обмеження, і в суворі зими можливе виникнення морозобійних тріщин внаслідок температурного стиснення тканин. Окрім того, вид демонструє середній рівень стійкості до засолення ґрунтів

Аналіз біологічних особливостей *Quercus robur* дає зрозуміти його як вид з складною та багатогранною стратегією виживання. Його стійкість є результатом синергії багатьох механізмів.

Таблиця 1.1. Механізми стійкості *Q.Robur*

Рівень організації	Механізми стійкості <i>Q. robur</i>
Анатомічний	Глибока коренева система, товста кора, тилли в судинах, склеренхіма листя.
Фізіологічний	Осморегуляція, детоксикація етанолу (при повенях), глибоке суперохолодження ксилеми, регуляція продихів.
Біохімічний	Синтез танінів, фенолів, лігніну, летких сигнальних сполук, антиоксидантних ферментів.
Генетичний	Високе внутрішньопопуляційне різноманіття, гібридизація з спорідненими видами (інтрогресія адаптивних генів).
Екологічний	Симбіоз з мікоризою та бактеріями, стратегія мастингу для розмноження.

Попри високу адаптивність, *Q. robur* є вразливим до поєднання стресорів (наприклад, посуха + патогени). Феномен "комплексного всихання дуба" (oak decline) є результатом саме такої синергії, коли ослаблені посухою дерева стають жертвами вторинних шкідників (златок, короїдів) та корневих гнилей (*Armillaria*, *Phytophthora*) [39,40].

Збереження цього виду в умовах майбутнього клімату вимагає розуміння його екологічної пластичності. Підтримка генетичного різноманіття, охорона південних "крайових" популяцій як донорів посухостійких генотипів та сприяння природному поновленню є ключовими завданнями для лісового господарства та екології. *Quercus robur* залишається незамінним компонентом європейських ландшафтів.

1.3. Методи біоіндикації та екофізіологічного моніторингу

Біоіндикація виступає критично важливим комплементарним підходом, який дозволяє оцінити фактичну реакцію біоти на забруднення, тобто біологічну ціну адаптації організмів до екстремальних умов урбоценозу. Використання деревних рослин, зокрема дуба звичайного (*Quercus robur* L.), як біоіндикаторів є методологічно глибоко обґрунтованим завдяки низці факторів [41,42,43]. Ключовими є: їхній тривалий життєвий цикл, стаціонарність, потужність кореневої системи та здатність інтегрувати вплив навколишнього середовища протягом багатьох десятиліть. Рослини, ведучи прикріплений спосіб життя, позбавлені можливості уникнути впливу негативних факторів. Ця проблема змушує їх формувати складні механізми адаптації на морфологічному, фізіологічному та біохімічному рівнях.

Найшвидшим методом скринінгового моніторингу, що передувє лабораторним аналізам, є візуальна діагностика стану дерев на тестових ділянках. У Києві часто фіксуються періодичні перевищення ГДК діоксиду сірки, оксидів азоту та зваженого пилу. Через це у деревних рослин проявляється низка типових патологічних змін на рівні цілого організму.

Під час обстеження насаджень (наприклад, липи дрібнолистої чи дуба звичайного) дослідник фіксує такі ключові індикатори впливу забруднювачів повітря :

1. Загальний фітосанітарний стан
2. Ступінь дефоліації крони
3. Дехромація та передчасне пожовтіння
4. Ступінь пошкодження листя техногенними опіками
5. Стан природного відновлення (підросту)

Візуальні ознаки зазвичай оцінюються у відсотках (частка пошкодженої площі крони або окремих листків) і дозволяють швидко картувати території за рівнем екологічного ураження.

В умовах урбанізованого середовища деревні рослини постійно зазнають комплексного впливу несприятливих антропогенних факторів. Дія стресорів на клітинному рівні призводить до порушення прооксидантно-антиоксидантної рівноваги та гіперпродукції активних форм кисню (АФК).

Надлишок АФК (супероксид-аніон, пероксид водню, гідроксильний радикал) ініціює в клітинах рослин деструктивні ланцюгові реакції перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ) [44,45,46]. Мішенню для вільних радикалів стають поліненасичені жирні кислоти, що входять до складу фосфоліпідного бішару клітинних мембран. Внаслідок їх окиснення мембрани втрачають свою структурну цілісність, напівпроникність та еластичність. Як результат, це призводить до порушення іонного обміну, деградації хлоропластів та, як наслідок, зниження фотосинтетичної активності дерева.

Надійним та інформативним індикатором інтенсивності процесів ПОЛ є накопичення в тканинах рослин кінцевих продуктів деградації ліпідів, головним з яких є малоновий діальдегід (МДА) [47,48]. Кількісне визначення МДА дозволяє зафіксувати рівень окиснювального стресу та ступінь пошкодження мембранних структур асиміляційного апарату дерев ще до появи візуальних морфологічних змін (хлорозів чи некрозів).

Для кількісної оцінки інтенсивності перекисного окиснення ліпідів у свіжому листі або хвої деревних рослин найчастіше застосовують спектрофотометричний метод, що базується на реакції утворення забарвленого комплексу між малоновим діальдегідом та тіобарбітуровою кислотою (ТБК) за умов високої температури та кислого середовища.

РОЗДІЛ 2. ОБ'ЄКТИ, МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Характеристика районів та об'єктів дослідження

Для отримання максимально об'єктивної та репрезентативної оцінки життєвого стану, адаптаційного потенціалу та екофізіологічних реакцій *Quercus robur* L. (дуба звичайного) в умовах урбаногенного навантаження міста Києва, нами було закладено розгалужену мережу моніторингових ділянок. Обрані локації репрезентують повний градієнт антропогенного тиску [49,50,51]. Він включає від відносно збережених природних урочищ та заповідних парків до високоурбанізованих скверів і локалізованих вуличних насаджень, що перебувають під перманентним впливом транспортних емісій.

2.1.1. Парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення «Феофанія»

Парк «Феофанія» виступає в нашому дослідженні як умовно-контрольна зона (зона фонового моніторингу). Він розташований у Голосіївському районі на південній околиці Києва (вул. Академіка Лебедєва, 37; географічні координати ділянки: 50.338644 N, 30.488654 E). Територія площею понад 107 га сформована на лісовому плато зі складно розчленованим рельєфом, де домінують багаті на поживні речовини сірі опідзолені ґрунти. Деревостан парку є залишком автохтонних природних дібров, де *Q. robur* виступає головним едифікатором. За результатами останніх інвентаризацій, на території зростає понад 4600 екземплярів дуба. Серед них домінуючою (близько 40%) є вікова генерація 201–300 років з діаметром стовбура від 91 до понад 100 см. Особливу наукову цінність становлять надстарі екземпляри (віком понад 300 років), більшість з яких характеризуються наявністю дупел та повною деструкцією ядрової деревини. Хоча це ускладнює пряме дендрохронологічне визначення їхнього віку, такі дерева є унікальними моделями для вивчення механізмів

фізіологічного довголіття та компартменталізації гнилей. Незважаючи на охоронний статус, фітоценотична структура насаджень поступово трансформується: у 5-му та 6-му кварталах парку фіксується зниження частки дуба до 21,3% через агресивну експансію клена гостролистого (*Acer platanoides*). Він формує щільний другий ярус, кардинально змінює світловий режим та повністю пригнічує природне насіннєве поновлення дуба.

2.1.2. Регіональний ландшафтний парк «Лиса гора»

Урочище «Лиса гора» (площа 137,1 га, Голосіївський район, у межах Саперно-Слобідської вулиці та Столичного шосе) репрезентує собою один із найбільших збережених масивів острівної природної рослинності в межах мегаполісу. Складний рельєф із крутими схилами, терасами та глибокими ярами вкритий старовіковими грабово-дубовими лісами (асоціація *Carpino-Quercetum*). Ключовим об'єктом екофізіологічного моніторингу на цій ділянці є видатна ботанічна пам'ятка природи місцевого значення – «Дуб Григорія Кожевникова». Це дерево є еталоном життестійкості виду: його обхват стовбура на висоті 1,3 м становить 5,6 м, а розрахунковий вік сягає 500 років. Санітарно-патологічний стан насаджень в урочищі є вкрай гетерогенним. Поряд зі стабільними фітоценозами фіксуються осередки інтенсивної рекреаційної дигресії (ущільнення верхніх горизонтів ґрунту) та масове вкорінення інвазивних видів у підліску, що створює потужну кореневу конкуренцію для старовікових дубів за вологу в посушливі періоди.

2.1.3. Парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення «Сирецький гай»

Масив розташований на межі Подільського та Шевченківського районів міста (площа 175,6 га) і сформований на базі реліктових дубово-липових лісів, що покривають яружно-балкову систему правого берега річки Сирець.

Геоморфологічна строкатість території забезпечує високу мозаїчність мікрокліматичних умов. У першому ярусі деревостану абсолютно домінує *Q. robur* у консортивних зв'язках із липою серцелистою (*Tilia cordata*) та кленом гостролистим. Особлива увага в межах даної локації приділялася моніторингу вікових дерев-пам'яток природи. Серед них виділяється «Дуб у Сирецькому гаї» (вул. Володимира Сальського / вул. Ясногірська, координати: 50.480835 N, 30.436227 E, вік близько 400 років), а також легендарний «Дуб Шевченка», що історично прилягає до цього масиву (в парку «Березовий гай» за адресою вул. Вишгородська, 5). Стан цих дерев потребує індивідуального підходу через наявність наскрізних порожнин у стовбурах та високий ступінь антропогенного втручання. Додатковим стресором для насаджень «Сирецького гаю» є тривала відсутність науково обґрунтованих рубок догляду. Це призвело до критичного загущення деревостану, погіршення аерації крон та поширення мікозних захворювань листя.

2.1.4. Парк «Нивки» (східна частина)

Ця ділянка, що територіально прилягає до однієї з найбільш завантажених транспортних артерій столиці – Берестейського проспекту (колишній пр. Перемоги), 82-Б (Шевченківський район), є репрезентативною моделлю для вивчення поєднаного впливу рекреаційного пресу та транспортних емісій [52,53]. У східній частині парку збереглася унікальна біогрупа вікових дубів генерації 200–300 років, які є фрагментами пралісового покриву Києва. У 2022 році ці насадження стали полігоном для передових арбористичних досліджень: тут було проведено детальне інструментальне обстеження стовбурів із застосуванням імпульсної акустичної томографії (Arbotom). Це дозволило без пошкодження тканин візуалізувати внутрішню структуру деревини, виявити приховані стовбурові гнилі на ранніх стадіях розвитку та розробити індивідуальні плани стабілізації крон.

2.1.5. Вуличні насадження та санітарно-захисні смуги (Зона екстремального навантаження)

Для забезпечення контрастного порівняльного аналізу (визначення показників флуктуючої асиметрії, перекисного окиснення ліпідів тощо) було виділено групу модельних дерев *Q. robur*, що зростають у зонах максимального урботехногенного навантаження – впритул до автомагістралей із високим трафіком. Ці ділянки характеризуються хронічним забрудненням атмосферного повітря дрібнодисперсним пилом, оксидами нітрогену (NO_x), діоксидом сульфуру (SO_2), контамінацією ґрунтів важкими металами та антиожеледними реагентами, а також критичним ущільненням кореневмісного шару (асфальтування). До цієї категорії об'єктів були віднесені як рядові посадки, так і поодинокі вікові дерева-пам'ятки, що опинилися в епіцентрі міської забудови, зокрема:

- Віковий дуб Крістера (Подільський район, вул. Осиповського, 3) – об'єкт, що потерпає від зміни гідрологічного режиму через щільну забудову;
- Група дубів ботанічної пам'ятки «Старий дубовий гай» (Солом'янський район, вул. Борщагівська, 141) – вони зазнають потужного вібраційного та емісійного впливу від ліній швидкісного трамвая та автомагістралі;
- «Дуб Кащенко» (Голосіївський район, вул. Академіка Кащенко, 40);
- Вікові дуби, інтегровані в міську інфраструктуру Подільського району (наприклад, група дерев на вул. Вишгородській, 49 біля кінотеатру ім. Т. Шевченка та вул. Вишгородській, 51).

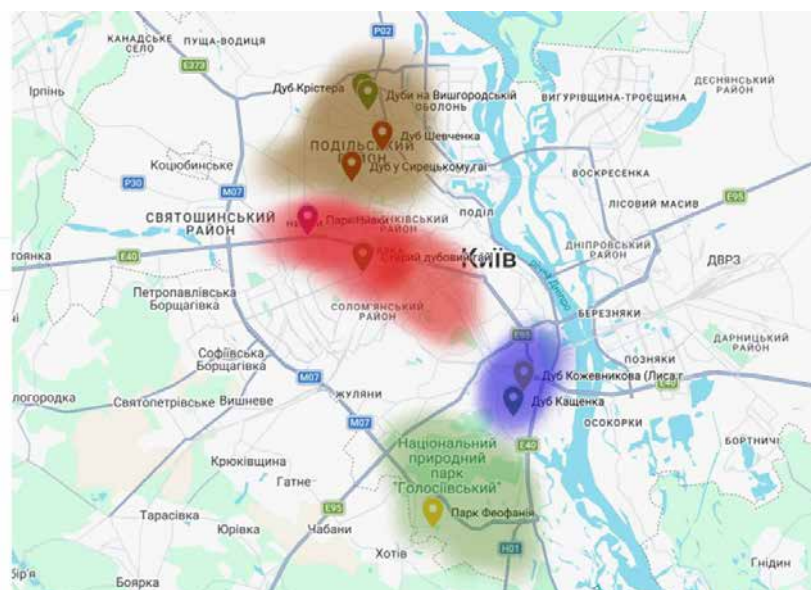


Рисунок 2.1 Розташування всіх пробних ділянок

Північна частина локацій, позначена на карті коричневим кольором, ілюструє зону міських та вуличних насаджень, що включає історичні дуби, які збереглися безпосередньо в умовах щільної міської забудови. Центральнo-західна червона зона відповідає міським паркам відпочинку, а саме спеціально облаштованим рекреаційним територіям з віковими деревами. Ближче до річки Дніпро синім кольором виділені пам'ятки природи та урочища з історичними насадженнями, що розташовані на рельєфних ділянках правого берега. Південна зелена зона охоплює наймасштабнішу природну територію – велику паркову зону та лісопарк із суцільними лісовими масивами і національними парками.

Залучення цих конкретних локусів дозволило сформувати повноцінну градієнтну шкалу урбаністичного стресу – від паркових екосистем із зімкнутим пологом (Феофанія, Лиса гора) до дерев-солітерів у агресивному вуличному середовищі (вул. Борщагівська, вул. Вишгородська).

2.2. Методи досліджень

2.2.1. Визначення рівня теплостійкості листкового апарату *Quercus robur* лабораторним методом Мацкова

Для точного визначення рівня теплостійкості листкового апарату використовували стандартизований лабораторний метод Мацкова (модифікація 1976 року) [54]. Ця методика базується на штучному провокуванні строго дозованого теплового шоку. Саме це й дозволяє змодельовати критичні температурні навантаження в контрольованих умовах. Під час експерименту суворо стандартизовані зразки листя без візуальних пошкоджень обережно занурюють на 30 хвилин у лабораторну водяну баню з точно налаштованою початковою температурою +40°C. Надалі створюється жорсткий градієнт температурного стресу: температуру середовища ступінчасто підвищують рівно на 10°C кожні 10 хвилин, аж доки вона не досягає завідомо летального рівня, де максимальна межа експерименту становить +90°C. Такий поступовий нагрів не лише враховує теплову інерцію тканин, але й дозволяє точно зафіксувати температурний поріг, при якому вичерпуються клітинні механізми захисту (наприклад, синтез білків теплового шоку) і починається незворотна деградація макромолекул.

Одразу після завершення термічного впливу листя швидко переносять у 0,2 н. розчин соляної кислоти (*HCl*) на 20 хвилин для хімічної візуалізації прихованих клітинних ушкоджень. Індикаторна оцінка базується на специфічному процесі феофітинізації хлорофілу. Цей процес слугує надійним маркером цілісності клітинних бар'єрів. Під дією екстремальних температур відбувається денатурація мембранних білків та структурне руйнування фосфоліпідного бішару, тому клітинні мембрани втрачають свою напівпроникність. Це дозволяє молекулам кислоти безперешкодно проникати всередину зруйнованих клітин і активно витісняти центральний іон магнію

(Mg^{2+}) з порфіринового кільця молекули хлорофілу. Ця замісна реакція перетворює зелений пігмент на бурий феофітин. Візуально це проявляється як різке побуріння (некротизація) листової пластинки, тоді як неушкоджені ділянки залишаються зеленими завдяки збереженій бар'єрній функції плазмалемми.

Ступінь термічної деструкції та площу некротизації експертно оцінюють за спеціальною напівкількісною трибальною шкалою, що дозволяє кількісно виразити рівень стресу. Оцінка в 1 бал (+) свідчить про високу термотолерантність, коли тканини залишаються живими з мінімальними ушкодженнями або їх повною відсутністю. Показник у 2 бали (++) маркує критичну межу з мозаїчним побурінням близько 50% площі листка, що вказує на частковий колапс структур і слугує основою для вирахування ключового екофізіологічного показника – напівлетальної температури (LT_{50}). Максимальні 3 бали (+++) констатують летальний поріг – 100% рівномірну некротизацію та загибель клітин асиміляційної паренхіми. На основі цих об'єктивних даних формується детальна термограма, яка дає змогу не лише діагностувати поточний фізіологічний стан дерев, але й виявляти найбільш стійкі, жаровитривалі екотиби *Q. robur*. Такі результати мають безпосереднє практичне застосування у сучасному лісівництві та урбоекології, дозволяючи цілеспрямовано відбирати стійкий посадковий матеріал для формування кліматично оптимізованих зелених насаджень в умовах зростаючих температурних аномалій.

2.2.2. Методика лабораторного визначення вмісту МДА

Для кількісної оцінки інтенсивності перекисного окиснення ліпідів у свіжому листі або хвої деревних рослин найчастіше застосовують спектрофотометричний метод. Цей метод базується на реакції утворення забарвленого комплексу між малоновим діальдегідом та тіобарбітуровою кислотою (ТБК) за умов високої температури та кислого середовища. Етапи проведення аналізу розпочинаються з екстракції. Під час нього наважку свіжого

рослинного матеріалу (асиміляційних органів досліджуваних дерев) масою m ретельно розтирають у порцеляновій ступці з додаванням розчину трихлороцтової кислоти (ТХК) для зупинки ферментативних реакцій та осадження білків. Далі для отримання супернатанту цей гомогенізатор центрифугують (зазвичай при 8000–10000 об/хв протягом 10-15 хвилин), що дозволяє відділити тверді залишки тканин. На наступному етапі хімічної реакції до відібраного супернатанту додають еквівалентний об'єм реактиву, що містить тіобарбітурову кислоту, опісля суміш інкубують на киплячій водяній бані (95°С) протягом 30 хвилин. У процесі нагрівання молекули МДА реагують з молекулами ТБК, утворюючи триметиновий комплекс рожевого або червоного кольору. Завершальним етапом є вимірювання. Після швидкого охолодження проб проводять спектрофотометричне вимірювання оптичної щільності розчинів. Поглинання світла вимірюють при довжині хвилі 532 нм, що є максимумом поглинання МДА-ТБК комплексу, а для врахування неспецифічного поглинання іншими сполуками додатково вимірюють оптичну щільність при 600 нм, віднімаючи це значення від показника при 532 нм. Концентрацію малонового діальдегіду (C_{MDA}) у перерахунку на грам сирової маси рослинної тканини (мкмоль/г) розраховують за рівнянням Бєра-Ламберта-Бугера з використанням коефіцієнта молярної екстинкції за формулою:

$$C_{MDA} = \frac{(D_{532} - D_{600}) \cdot V}{\epsilon \cdot l \cdot m} \cdot 1000 \quad (2.2)$$

де D_{532} та D_{600} – це оптична щільність розчину при довжині хвилі 532 нм та 600 нм (як поправка на неспецифічне каламутне поглинання) відповідно, V – позначає загальний об'єм екстрагенту у мілілітрах, ϵ є коефіцієнтом молярної екстинкції комплексу МДА-ТБК, що дорівнює 155 $\text{мМ}^{-1}\text{см}^{-1}$, l – товщина

оптичного шару кювети у сантиметрах, а m – маса наважки рослинного матеріалу в грамах.

2.2.3. Методика спектрофотометричного визначення вмісту пластидних пігментів

Для дослідження стану фотосинтетичного апарату *Quercus robur* L. визначали кількісний вміст хлорофілу a , хлорофілу b та суми каротиноїдів за методом Г. Ліхтенталера.

Наважку свіжого рослинного матеріалу (листіків дуба) масою 0,05 г ретельно розтирали в порцеляновій ступці з додаванням невеликої кількості CaCO_3 (для нейтралізації клітинних кислот) та 80%-го розчину ацетону, який використовували як екстрагент. Отриманий гомогенізатор центрифугували при 5000 об/хв протягом 10 хвилин для повного відділення щільного осаду тканин від супернатанту. Очищений екстракт переносили у мірну колбу та доводили його загальний об'єм 80%-м ацетоном до 10 мл.

Вимірювання оптичної щільності (густини) розчинів виконували на лабораторному спектрофотометрі в кюветах з товщиною робочого шару 1 см проти чистого розчинника (80% ацетон). Реєстрацію показників здійснювали на трьох аналітичних довжинах хвиль: 663 нм (максимум поглинання хлорофілу a), 645 нм (максимум поглинання хлорофілу b) та 470 нм (максимум поглинання каротиноїдів). Розрахунок концентрацій пігментів у вихідному розчині проводили за стандартними емпіричними рівняннями Ліхтенталера з наступним математичним перерахунком отриманих даних на абсолютно суху масу листової тканини (мг/г сухої маси).

РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

3.1. Характеристика об'єктів та оцінка водного режиму

3.1.1. Рослини дуба звичайного в зелених насадженнях м. Київ. Їхні таксаційні показники. Життєвий стан

Під час дослідження було проведено оцінку таксаційних показників та життєвого стану дерев *Quercus robur* L. на закладених моніторингових полігонах. Встановлено, що параметри насаджень суттєво варіюють залежно від рівня антропогенного навантаження та типу функціональної зони.

Аналіз розподілу 182 модельних дерев дуба звичайного (*Quercus robur* L.) за класами висот (табл 3.2) виявив чітку диференціацію. Вона закономірно корелює з умовами зростання та рівнем антропогенної трансформації середовища на досліджуваних ділянках.

Таблиця 3.1. Розподіл дерев дуба звичайного (*Quercus robur* L.) за класами висот на моніторингових ділянках м. Києва

Місцезнаходження рослин	Д о 4 м	4,1 - 6,0	6,1 - 8,0	8,1- 10, 0	10,1 - 12,0	12,1 - 14,0	14,1 - 16,0	16,1 - 18,0	18,1 - 20,0	Всього
Парки та заповідні урочища										
Парк «Феофанія» (контроль)			2	3	5	10	15	12	8	55

Місцезнаходження рослин	Д о 4 м	4,1 - 6,0	6,1 - 8,0	8,1- 10, 0	10,1 - 12,0	12,1 - 14,0	14,1 - 16,0	16,1 - 18,0	18,1 - 20,0	Всього
вул. Осиповського, 3 (Дуб Крістера)									1	1
вул. Академіка Кащенко, 40								1		1
Всього	0	1	7	15	22	32	43	38	24	182

Аналіз отриманої просторово-висотної структури дає змогу оцінити загальний життєвий стан досліджуваних насаджень. Висока частка дерев старших класів висот (14,1–20,0 м) у паркових зонах свідчить про їхній стабільний (здоровий) фізіологічний стан, зумовлений оптимальними едафічними умовами. Натомість пригнічений ріст дерев придорожніх смуг (лімітація висоти в межах 8,1–14,0 м) вказує на перехід рослинних організмів у категорію "ослаблених", що є результатом хронічної техногенної напруги та дефіциту вологи.

Результати інвентаризації засвідчили, що в умовах умовно-контрольних та рекреаційних зон, зокрема в парках «Феофанія», «Сирецький гай» та регіональному ландшафтному парку «Лиса гора», структура насаджень має виражену правобічну асиметрію. Абсолютна більшість дерев на цих локаціях (понад 70 %) належить до старших класів висот від 12,1 до 20,0 м, що

підтверджує збереження тут стабільного та життєздатного старовікового ядра популяції. Водночас на цих же ділянках фіксується критично низька частка молодих особин у класах до 8 м, яка сумарно становить менше 4 %. Така просторово-висотна диспропорція є надійним індикатором глибокого порушення процесів природного насіннєвого відновлення під наметом лісу. З екофізіологічної та фітоценотичної точок зору це пояснюється надмірним рекреаційним ущільненням верхніх горизонтів ґрунту та прогресуючою експансією супутніх тіньовитривалих порід, насамперед клена гостролистого, який формує щільний другий ярус і блокує доступ сонячної радіації до підросту дуба [55,56].

Діаметрально протилежна тенденція спостерігається у вуличних насадженнях та санітарно-захисних смугах вздовж вулиць Борщагівської та Вишгородської, які перебувають під інтенсивним і перманентним пресом комплексу урботехногенних факторів. Незважаючи на зрілий біологічний вік, дерева в цих екстремальних локаціях характеризуються помітно пригніченим ростом, а їхня висота здебільшого лімітується діапазоном від 8,1 до 14,0 м. Значне відставання в лінійному прирості виступає типовою неспецифічною адаптивною реакцією рослинного організму на хронічний екологічний стрес, спричинений високою загазованістю повітря, нестачею ґрунтової вологи внаслідок суцільного асфальтування та кумулятивною дією фітотоксикантів і важких металів [57,58,59]. За таких екстремальних умов енергетичні та пластичні ресурси дерева вимушено перенаправляються з активних ростових процесів на підтримання базового метаболізму, функціонування антиоксидантних захисних систем та репарацію пошкоджених мембранних структур асиміляційного апарату.

Окрему структурну групу становлять індивідуальні вікові дерева-пам'ятки, зокрема дуб Крістера та дуб Кашенка. Формуючись переважно як солітери в

умовах щільної міської забудови, вони розвинули потужні стовбури та розлогі крони, стабілізувавши свій верхівковий ріст на рівні 16–20 метрів, що є характерною морфологічною ознакою для багатовікових дерев відкритого простору. Таким чином, висотна структура насаджень *Quercus robur* у місті Києві є об'єктивним відображенням життєвого стану дерев та їхньої здатності адаптуватися до локальних умов урбаногенного середовища.

Для узагальнення отриманих результатів натурної інвентаризації та комплексного аналізу структурно-функціональних змін деревостанів нами розроблено порівняльну характеристику життєвого стану насаджень *Quercus robur* з урахуванням усіх закладених моніторингових локацій м. Києва (табл. 3.2). Аналіз засвідчує чітку диференціацію віталітету дуба під впливом урбаногенного пресингу. У межах умовно-контрольної зони парку «Феофанія» та урочища «Лиса гора» домінування дерев висотою 12,1–20,0 м поєднується зі стабільним фізіологічним станом особинового складу. Проте, тут фіксується критично низький рівень підросту (менше 4%) через експансію клена гостролистого та ущільнення ґрунту. Схожа ситуація спостерігається у парках «Сирецький гай» та «Нивки», де дерева зберігають високу вітальність, але потерпають від загушення деревостану та інтенсивної рекреації. Діаметрально протилежний патерн властивий лінійним посадкам уздовж автомагістралей (вул. Борщагівська, 141; вул. Вишгородська, 49 та 51): хронічний техногенний стрес викликає пригнічення приросту, обмежуючи висоту дерев межами 8,1–14,0 м. Окрему групу становлять індивідуальні вікові дерева-солітери – Дуб Крістера (вул. Осиповського) та Дуб Кащенко, які в умовах щільної забудови стабілізували верхівковий ріст на рівні 16,0–20,0 м, сформувавши потужні розлогі крони.

Таблиця 3.2. Порівняльна характеристика життєвого стану насаджень *Quercus robur* на всіх дослідних ділянках м. Києва

Дослідна локація	Основний клас висот	Оцінка загального життєвого стану	Стан природного насінневого відновлення
Парк «Феофанія» (Контроль)	12,1–20,0 м	Здоровий (стабільний), наявність вікових та надстарих екземплярів	Критично низький (менше 4%) через експансію інвазивних видів
РЛП «Лиса гора»	12,1–20,0 м	Здоровий (стабільний), висока життєстійкість	Вкрай низький через рекреаційну дигресію та кореневу конкуренцію
Парки «Сирецький гай» та «Нивки»	12,1–18,0 м	Задовільний (помірний вплив), наявність прихованих гнилей	Порушений через відсутність рубок догляду та загущення
Вуличні насадження (вул. Борщагівська, Вишгородська)	8,1–14,0 м	Ослаблений (пригнічений ріст) через хронічний екологічний стрес	Практично відсутнє (суцільне асфальтування, ущільнення ґрунту)

Дослідна локація	Основний клас висот	Оцінка загального життєвого стану	Стан природного насіннєвого відновлення
Солітери (Дуб Крістера, Дуб Кащенко)	16,1–20,0 м	Стабілізований верхівковий ріст, розлогі крони відкритого простору	Відсутнє в умовах ізольованої міської забудови

3.1.2. Оцінка водного режиму та теплостійкості листя дуба звичайного в різних умовах урбанізації

Аналіз екофізіологічної реакції *Q. robur* на термічний та водний стрес, експериментально змодельований за методом Мацкова, дозволив виявити глибоку диференціацію адаптивних стратегій дерев залежно від рівня техногенного тиску місця зростання. В умовах фонових ділянок, таких як парк-пам'ятка «Феофанія» та урочище «Лиса гора», де мікроклімат суттєво пом'якшений збереженням, зімкнутим наметом лісу, а непорушені сірі лісові ґрунти зберігають високу здатність до утримання капілярної вологи, клітинні мембрани листкового апарату дуба демонстрували надзвичайно високу терморезистентність.

Під час ступінчастого нагрівання у водяній бані, процес інтенсивної феофітінізації хлорофілу (який діагностується за тотальним руйнуванням ліпідного бішару, проникненням кислоти в хлоропласти та візуальним проявом некрозу на рівні 3 балів "+++") у цих "лісових" вибірках фіксувався лише після досягнення критичної температури експозиції у діапазоні +60...+70°C. Це

свідчить про збережену цілісність біомембран та високу ефективність внутрішньоклітинних шаперонів (білків теплового шоку), здатних утримувати структуру мембран під контролем.

Протилежна ситуація спостерігалася у листя дерев, що виростають у лінійних вуличних посадках (наприклад, вздовж магістралей). Ці насадження функціонують в умовах постійного теплового випромінювання (високого альбедо) від розпечених асфальтових покриттів та хронічного впливу ефекту "острова тепла". Листя з цих ділянок продемонструвало різке, достовірне зниження термостабільності. Тотальне руйнування мембран та повна некротизація тканин спостерігалися тут вже при температурному порозі $+50^{\circ}\text{C}$. Це фізіологічне явище переконливо свідчить про глибоке виснаження захисних механізмів рослини: хронічний ґрунтовий водний дефіцит в ущільнених, асфальтованих лунках перешкоджає повноцінному функціонуванню транспірації.

Експериментальна оцінка терморезистентності асиміляційного апарату *Quercus robur*, змодельована за методом Мацкова, виявила глибоку диференціацію адаптивних ресурсів серед усіх шести груп моніторингових об'єктів (табл. 3.3). Зразки листя з еталонних лісових екосистем парку «Феофанія» та урочища «Лиса гора» продемонстрували найвищу стійкість: тотальна термодеструкція та некротизація (3 бали «+++») фіксувалася тут лише при критичних температурах $+60...+70^{\circ}\text{C}$. Листя з паркових масивів «Сирецький гай» та «Нивки» показало близькі до контролю, але дещо нижчі показники стабільності через вплив помірної рекреації та загущення. Натомість у дерев із лінійних вуличних насаджень (вул. Борщагівська, вул. Вишгородська), які перманентно перебувають під впливом високого альбедо асфальту та «острова тепла», поріг напівлетальної температури різко зміщується до $+50^{\circ}\text{C}$. Індивідуальні вікові дерева-солітери (Дуб Крістера, Дуб Кашенка), хоча й мають більший об'єм кореневої системи порівняно з рядовими вуличними посадками,

також демонструють знижену термостабільність мембран через ізоляцію в міській забудові та зміну гідрологічного режиму.

Таблиця 3.3. Рівень теплостійкості листкового апарату *Quercus robur* на дослідних локаціях (за методом Мацкова)

Локація відбору зразків	Поріг тотальної некротизації (+++)	Фізіологічна характеристика клітинних мембран
Парк «Феофанія» (Контроль)	+60...+70°C	Висока терморезистентність, ефективна робота білків теплового шоку
РЛП «Лиса гора»	+60...+70°C	Збережена цілісність біомембран завдяки зімкнутому лісовому намету
Парки «Сирецький гай», «Нивки»	+55...+60°C	Помірна термостабільність, незначне виснаження через рекреацію
Солітери (Дуб Крістера, Дуб Каценка)	+50...+55°C	Знижена резистентність через вплив відкритого міського простору
Вуличні насадження (вул. Борщагівська, Вишгородська)	+50°C	Різне зниження термостабільності, повне виснаження захисних механізмів

3.2. Динаміка вмісту пластидних пігментів під впливом міського середовища

Біохімічний аналіз пігментного фонду дозволив проаналізувати метаболічні перебудови асиміляційного апарату *Q. robur* під дією комплексу міських поллютантів. Кількісний вміст та співвідношення хлорофілів та каротиноїдів є найточнішими біомаркерами, що безпосередньо відображають інтенсивність процесів фотосинтезу та загальний енергетичний віталітет дерева.

Розрахунок концентрації хлорофілу *a* проводили за емпіричною формулою Ліхтенталера (екстракція у 80% розчині ацетону) [60,61]:

$$C_a = 12.25 \cdot D_{663} - 2.79 \cdot D_{645} \quad (3.1)$$

Для одного зі зразків, відібраного на інтенсивно забрудненій ділянці (вздовж проспекту Берестейського), спектрофотометр показав такі значення оптичної густини: $D_{663} = 0.450$, $D_{645} = 0.180$, $D_{470} = 0.210$. Підставляємо отримані дані у формулу:

$$C_a = 12.25 \cdot 0.450 - 2.79 \cdot 0.180 = 5.5125 - 0.5022 = 5.01 \text{ мкг/мл} \quad (3.2)$$

Аналогічно, за суміжними рівняннями Ліхтенталера розраховується спектрофотометрична концентрація хлорофілу *b* та каротиноїдів :

$$C_b = 21.50 \cdot D_{645} - 5.10 \cdot D_{663} \quad (3.3)$$

$$C_{car} = \frac{1000 \cdot D_{470} - 1.82 \cdot C_a - 85.02 \cdot C_b}{198} \quad (3.4)$$

Підставляємо наявні значення оптичної густини:

$$C_b = 21.50 \cdot 0.180 - 5.10 \cdot 0.450 = 3.870 - 2.295 = 1.575 \text{ мкг/мл} \quad (3.5)$$

$$C_{car} = \frac{1000 \cdot 0.210 - 1.82 \cdot 5.01 - 85.02 \cdot 1.575}{198} = \frac{66.9753}{198} \approx 0.338 \text{ мкг/мл} \quad (3.6)$$

З метою забезпечення об'єктивного порівняння зразків різної гідратації, отримані спектрофотометричні концентрації обов'язково перераховуються на абсолютну суху масу листової тканини (A_A) за формулою:

$$A = \frac{C \cdot V}{P \cdot 1000} \quad (3.7)$$

де C – обчислена концентрація пігменту (мкг/мл), V – загальний об'єм екстракту (стандартно 10 мл), P – маса абсолютно сухої наважки листя (у нашому випадку 0.05 г). Наприклад, для перерахунку хлорофілу a :

$$A_{chl_a} = \frac{5.01 \cdot 10}{0.05 \cdot 1000} = \frac{50.1}{50} \approx 1.002 \text{ мг/г сухої маси} \quad (3.8)$$

Результати масового спектрофотометричного аналізу довели, що в умовно чистих, фонових зонах (таких як центральні ділянки парку «Феофанія») пул пігментів знаходиться на фізіологічному оптимумі. Аналіз висушеного листя контрольних дерев показав високий вміст основних світлозбираючих молекул: близько $1,82 \pm 0,036$ мг/г для хлорофілу *a* та $2,08 \pm 0,038$ мг/г для хлорофілу *b* у перерахунку на суху масу (що майже в 7 разів перевищує показники свіжозібраної сировини через видалення води). Вміст допоміжних пігментів – суми каротиноїдів – у контрольній вибірці складав $0,18 \pm 0,004$ мг/г.

Однак, у листках дуба, що зростає в умовах потужного урбогенного впливу (зокрема поблизу автошляхів з інтенсивним трафіком), було зафіксовано статистично достовірне, різке падіння загального пулу зелених пігментів. Деградація хлорофілів має виражену сезонну динаміку: найбільше зниження їхньої кількості (особливо хлорофілу *a*, який є головним компонентом реакційних центрів) у рослин придорожніх територій порівняно з умовно чистою зоною відбувається у найспекотніший місяць – липень. Головним тригером цієї деструкції виступає хімічний стрес. Діоксид азоту (NO_2) з транспортних емісій, проникаючи в листя, не лише закислює середовище, але й генерує вільні радикали, які безпосередньо атакують порфіринове кільце молекули хлорофілу, вибиваючи з нього магній.

Паралельно з деградацією хлорофілового комплексу, у вуличних насадженнях було виявлено надзвичайно важливий компенсаторний феномен – статистично значуще, пропорційне зростання концентрації каротиноїдів. Дослідження засвідчило, що на ділянках, розташованих впритул до перевантажених автомагістралей, вміст каротиноїдів значно перевищував контрольні показники абсолютно у всі місяці вегетаційного періоду. Цей феномен є ключовим біохімічним адаптивним механізмом: каротиноїди відіграють роль першочергових структурних, неферментативних антиоксидантів.

У періоди жорсткої посухи, коли продихи дуба закриті для економії вологи, асиміляція CO_2 припиняється. Проте сонячна енергія продовжує поглинатися антенами. Цей надлишок енергії, не знаходячи виходу у фотохімічних реакціях, перетворює кисень на небезпечні активні форми. Каротиноїди рятують клітину, перехоплюючи цю енергію (механізм нефотохімічного гасіння) та розсіюючи її у вигляді безпечного тепла, тим самим тилакоїди не зазнають окиснювального “згоряння” [61,62].

Кількісні параметри пігментного фонду асиміляційного апарату слугують прямими біомаркерами метаболічної адаптації *Quercus robur* на всіх обстежених ділянках (табл. 3.4). Пул світлозбиральних молекул у листі дерев контрольної групи (парк «Феофанія») та РЛП «Лиса гора» знаходиться на фізіологічному оптимумі: хлорофіл *a* сягає $1,82 \pm 0,036$ мг/г, хлорофіл *b* – $2,08 \pm 0,038$ мг/г, а сума каротиноїдів – $0,18 \pm 0,004$ мг/г. У насадженнях парків «Нивки» та «Сирецький гай» рівень зелених пігментів утримується на задовільних, проміжних позначках. Проте у зонах екстремального урботехногенного впливу (вздовж пр. Берестейського, вул. Борщагівської та Вишгородської) зафіксовано різке падіння загального пулу зелених пігментів: концентрація хлорофілу *a* падає майже до $1,002$ мг/г. Деградація хлорофілів викликана прямою атакою вільних радикалів, генерованих оксидами азоту з автотранспорту. Водночас у листі вуличних посадок, а також у міських солітерів (Дуб Крістера, Дуб Кащенка), фіксується статистично значуще зростання концентрації каротиноїдів. Ця реакція забезпечує критично важливе нефотохімічне гасіння надлишкової енергії та рятує тилакоїди від окиснювального «згоряння» в умовах жорсткого міського стресу.

Таблиця 3.4. Оцінка динаміки пластидних пігментів у листі *Quercus robur* за градієнтом урбанізації

Дослідна локація	Рівень хлорофілу a та b	Вміст каротиноїдів	Фізіолого-біохімічна характеристика
Парк «Феофанія», РЛП «Лиса гора»	Оптимальний (напр., Хл a ~1,82 мг/г)	Базовий (~0,18 мг/г)	Відсутність хімічного стресу, стабільний перебіг фотосинтезу
Парки «Сирецький гай», «Нивки»	Задовільний (проміжні значення)	Базовий/Помірно підвищений	Збереження енергетичного віталітету в умовах міських парків
Солітери (Дуб Крістера, Дуб Кащенка)	Помірно знижений	Підвищений	Активація антиоксидантного захисту через ізоляцію в забудові
Вулиці (пр. Берестейський, Борщагівська, Вишгородська)	Критично знижений (Хл a ~1,002 мг/г)	Значно перевищує фонові значення	Деградація порфіринового кільця (NO_2); екстрена мобілізація каротиноїдів

3.3. Інтенсивність перекисного окиснення ліпідів (вміст МДА) під впливом міського стресу та оцінка адаптивного потенціалу *Quercus robur* в урбанізованому середовищі

Аналіз рівня малонового діальдегіду (МДА) виступає прямим біохімічним маркером ступеня пошкодження клітинних мембран внаслідок оксидативного стресу, викликаного токсичними газами та важкими металами.

Для кількісного визначення інтенсивності цього руйнівного процесу було здійснено розрахунок за формулою Бера-Ламберта-Бугера. Далі вказується приклад розрахунку концентрації МДА для типового зразка листа дуба з вуличних насаджень (маса свіжої наважки $m=0.5$ г, об'єм екстрагента $V=5$ мл, товщина оптичного шару $l=1$ см). Спектрофотометричне вимірювання забарвленого комплексу показало наступні значення: оптична щільність при 532 нм (D_{532}) склала 0.380, а поправка на каламутність при 600 нм (D_{600}) – 0.045.

$$C_{MDA} = \frac{(0.380 - 0.045) \cdot 5}{155 \cdot 1 \cdot 0.5} \cdot 1000 = \frac{1.675}{77.5} \cdot 1000 \approx 21.61 \text{ мкмоль/г} \quad (3.9)$$

Згідно з отриманими результатами, у дерев, що зростають у санітарно-захисних смугах та впритул до перевантажених міських магістралей (наприклад, по вул. Борщагівській), концентрація МДА (близько 21.6 мкмоль/г) майже вдвічі перевищує фонові значення, зафіксовані у парку «Феофанія» (де цей показник утримується на стабільному рівні близько 11.2 мкмоль/г). Цей значний розрив підтверджує, що в умовах хронічної дії вихлопних газів (особливо діоксиду азоту та тропосферного озону) у клітинах листа дуба відбувається інтенсивне неконтрольоване перекисне окиснення ліпідів, що призводить до руйнування тилакоїдних мембран.

Надійним індикатором інтенсивності вільнорадикальних процесів виступає накопичення малонового діальдегіду (МДА), що дозволило чітко розмежувати всі шість досліджуваних локацій за рівнем оксидативного стресу (табл. 3.5). В еталонних умовах парку «Феофанія» та урочища «Лиса гора» концентрація МДА утримується на стабільному базовому рівні – близько 11,2 мкмоль/г свіжої маси, що свідчить про нормальний перебіг фізіологічних процесів та цілісність мембран. У зелених масивах «Сирецький гай» та парку «Нивки» фіксується помірне підвищення цього показника, зумовлене крайовими ефектами та впливом прилеглих міських територій. Вікові дерева-пам'ятки (Дуб Крістера, Дуб Кащенка) через локальне забруднення та порушення гідрологічного режиму демонструють підвищений рівень ПОЛ. Абсолютний максимум деструкції мембран виявлено у дерев, що зростають впритул до перевантажених магістралей (вул. Борщагівська, вул. Вишгородська): тут концентрація МДА сягає 21,61 мкмоль/г, що майже вдвічі перевищує фон. Такий стрибок підтверджує руйнівний вплив вихлопних газів на ліпідний бішар хлоропластів ще до появи візуальних некрозів.

Таблиця 3.5. Інтенсивність процесів ПОЛ (за вмістом МДА) у листі *Quercus robur* на дослідних локаціях

Дослідна локація	Концентрація МДА	Рівень оксидативного стресу та стан мембран
Парк «Феофанія» (Контроль)	~ 11,2 мкмоль/г	Базовий. Мембрани цілісні, ліпіди не пошкоджені
РЛП «Лиса гора»	На рівні фонових значень	Базовий. Ефективна робота природних антиоксидантів

Дослідна локація	Концентрація МДА	Рівень оксидативного стресу та стан мембран
Парки «Сирецький гай», «Нивки»	Помірне підвищення	Проміжний. Частковий вплив міських емісій на краях масивів
Солітери (Дуб Крістера, Дуб Кащенко)	Високий	Значний стрес від кумулятивного впливу міської забудови
Вулиці (Борщагівська, Вишгородська)	~ 21,61 мкмоль/г	Критичний (перевищення фону в 2 рази). Інтенсивне руйнування тилакоїдів

Комплексний аналіз отриманих фізіологічних, морфометричних та біохімічних показників свідчить, що дуб звичайний (*Quercus robur*) еволюційно наділений надзвичайно потужним, але аж ніяк не безмежним адаптаційним потенціалом. Цей вид демонструє здатність до активної фізіолого-біохімічної компенсації негативних впливів. В умовах міського стресу він миттєво запускає захисні механізми: посилює біосинтез осмопротекторів, різко підвищує пул каротиноїдів для антиоксидантного захисту, здійснює структурну ксероморфізацію листя (знижуючи площу випаровування) та намагається оптимізувати архітектоніку кореневої системи.

Проте в жорстких реаліях перевантаженого міського середовища Києва часто виникає ефект синергетичного стресу – поєднання кількох критичних факторів, що призводить до феномену «комплексного всихання дуба» (oak decline) [63,64,65,66]. Сучасні аномальні літні температури, посилені ефектом УНІ, змушують дерево працювати на межі гідравлічної відмови. Паралельно, механічне ущільнення ґрунту в лунках повністю блокує ріст стрижневого кореня

в глибину, позбавляючи дерево доступу до ґрунтових вод. Високі концентрації NO_2 та сольовий осмотичний стрес призводять до деструкції асиміляційного апарату, перетворюючи її на некротичні плями.

Рослини з виснаженими внутрішніми енергетичними ресурсами стрімко втрачають резистентність до біотичних загроз – вторинних патогенів. Ослаблені екземпляри стають легкою жертвою комах-ксилофагів (златок, короїдів), корневих гнилей (зокрема опенька *Armillaria*), а вторинні компенсаторні "іванові пагони", інтенсивно уражуються борошнистою росою (*Erysiphe alphitoides*).

Отже, екофізіологічний прогноз є чітким: хоча *Q. robur* чудово і довговічно функціонує як стійкий каркасний вид-домінант у великих міських парках, скверах та заповідних урочищах (де збережено об'єм ґрунту), його масове використання в якості рядового вуличного насадження безпосередньо вздовж перевантажених бетонованих автомагістралей є вкрай сумнівним і неефективним без створення спеціальних, надзвичайно дорогих інженерно-екологічних умов (таких як суттєве розширення пристовбурових площ, глибоке дренажування, системи аерації коренів та повна заміна субстрату на живильний) [67,68,69,70].

Системне узагальнення результатів екофізіологічного моніторингу дозволило сформулювати цілісну модель синергетичного впливу міських стресорів на *Quercus robur* у розрізі всіх досліджених територій (табл. 3.7). Якщо у заповідних лісопарках вид чудово функціонує як довговічний доміант завдяки збереженому об'єму ґрунту, то вуличні посадки та ізольовані солітери знаходяться під критичним тиском синергетичного стресу. Аномалії УНІ змушують дерево працювати на межі гідравлічної відмови, а асфальтування повністю блокує ріст стрижневого кореня. Високі концентрації NO_2 ініціюють деструкцію асиміляційного апарату. Як наслідок, компенсаторних реакцій

виявляється недостатньо: особини стрімко втрачають резистентність і зазнають патологічного феномену «комплексного всихання дуба», уражуючись злаками, опеньком (*Armillaria*) та борошнистою росою (*Erysiphe alphitoides*).

Таблиця 3.6. Синергетичний вплив урбаногенних стресорів на *Quercus robur* за градієнтом локацій

Урбаногенний стресор	Де проявляється найсильніше	Негативний вплив та адаптивна реакція дуба
Мікрокліматичні аномалії (УНІ)	Вулиці (Борщагівська, Вишгородська), Солітери (Дуби Крістера, Кащенко)	Ризик гідравлічної відмови; структурна ксероморфізація листя
Ущільнення ґрунту / Асфальтування	Вуличні насадження, Парки «Нивки», «Сирецький гай» (рекреаційні зони)	Блокування росту стрижневого кореня; критичний дефіцит вологи
Хімічне забруднення (NO ₂ , солі)	Вулиці (пр. Берестейський, Борщагівська, Вишгородська)	Оксидативний стрес, підвищення каротиноїдів; деструкція хлорофілу
Біотичні загрози та коренева конкуренція	Усі паркові зони («Феофанія», «Лиса гора»), ослаблені вуличні дерева	Блокування підросту кленом гостролистим; ураження <i>Armillaria</i> та борошнистою росою

ВИСНОВКИ

1. Всебічний аналіз екологічної ситуації в мегаполісі засвідчив, що деревні рослини м. Києва перебувають під перманентним, синергетичним тиском транспортних емісій (дефіксується хронічне перевищення ГДК діоксиду азоту в 3–5 разів), мікрокліматичних аномалій (ефект «міського острова тепла») та глибокої структурної деградації ґрунтового покриву. Для дуба звичайного (*Quercus robur* L.) цей комплекс створює безпрецедентний гідротермічний і фітотоксичний стрес.

2. Просторова інвентаризація та оцінка життєвого стану 182 модельних дерев чітко засвідчила глибоку диференціацію їхнього стану: дубові лісостани у заповідних парках («Феофанія», «Лиса гора», «Сирецький гай») демонструють збережене старовікове ядро (переважно дерева висотою 14,1-20,0 м), але страждають від критичної відсутності молодого підросту (менше 4%) через експансію інвазивних видів. Натомість вікові дерева в урбанізованих, транзитних зонах (вул. Борщагівська, вул. Вишгородська) мають очевидні ознаки пригнічення росту (висота лімітується діапазоном 8,1-14,0 м), зменшення площі активного асиміляційного апарату та структурної ксероморфізації.

3. Лабораторне дослідження теплостійкості листя (експеримент за методом Мацкова) виявило тривожне зниження стабільності ліпідних мембран у вуличних дерев. У них незворотна феофітинізація хлорофілу розпочиналася при значно нижчих температурних порогах ($+50^{\circ}\text{C}$) порівняно з деревами контрольних ділянок ($+60\dots+70^{\circ}\text{C}$), що свідчить про повне виснаження механізмів теплового захисту.

4. Динаміка пластидних пігментів характеризується чітким, дозозалежним біохімічним патерном: під впливом міського забруднення концентрація хлорофілів *a* та *b* закономірно та різко знижується (особливо в липні) через хімічну деградацію порфіринового кільця. В той самий час, вміст каротиноїдів достовірно, компенсаторно зростає, що пояснюється екстреною

мобілізацією антиоксидантного захисту фотосистем від руйнівного оксидативного стресу.

5. Комплексний аналіз доводить, що *Quercus robur* володіє колосальним потенціалом фізіологічної пластичності та виживання. Однак, його безпосереднє застосування для озеленення вузьких автомагістралей є обмеженим через критичну вразливість кореневої системи до ущільнення ґрунтів і непереносимість сильних посух у закритих лунках. Стратегічно найефективнішим підходом є збереження та культивування цього виду в межах паркових зон, масивів та широких скверів з достатньою площею відкритого, аерованого ґрунту.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Полякова Л. О. Стан зелених насаджень м. Києва в умовах антропогенного навантаження. *Вісник Київського національного університету. Серія: Біологія*. 2023. Вип. 85. С. 34–39.
2. Горелов О. М. Екологія міст : підручник. Київ : КНУБА, 2014. 416 с.
3. Чорнобров О. Ю., Мельник В. В. Дубові ліси Київського плато: сучасний стан та перспективи збереження. *Лісівництво і агролісомеліорація*. 2020. Вип. 136. С. 12–21.
4. Палагеча Р. М., Чурілов А. М. Стан вікових дерев дуба звичайного у парках Києва. *Інтродукція рослин*. 2018. № 1. С. 81–89.
5. Попович С. Ю., Корінько О. М. Охорона та збереження вікових дерев в Україні. *Природа*. 2017. № 3. С. 15–24.
6. Алексєєв В. А. Діагностика життєвого стану дерев і деревостанів. *Лісознавство*. 1989. № 4. С. 51–57.
7. Стан атмосферного повітря в місті Києві за 2023–2024 роки : щорічний звіт. Київ : Центральна геофізична обсерваторія імені Бориса Срезневського, 2025. 112 с. [Електронний ресурс]. URL: <http://cgo-sreznevskyi.kyiv.ua>.
8. Гришко В. М. Вплив важких металів та газоподібних токсикантів на деревні рослини. Київ : Наукова думка, 2012. 210 с.
9. Nowak D. J., Crane D. E., Stevens J. C. Air pollution removal by urban trees and shrubs in the United States. *Urban Forestry & Urban Greening*. 2006. Vol. 4, No. 3-4. P. 115–123.
10. Осадчий В. І., Косовець О. О. Клімат Києва. Київ : Ніка-Центр, 2010. 320 с.
11. Бойченко С. Г. Наслідки прояву ефекту "міського теплового острова" в умовах мегаполісу. *Кліматологія*. 2021. Т. 12, № 2. С. 45–56.

12. Urrego M. Urban heat island and its impact on physiological processes of street trees. *Environmental Pollution*. 2022. Vol. 294. 118580.
13. Cregg B. M., Dix M. E. Tree moisture stress and insect damage in urban areas in relation to heat island effects. *Journal of Arboriculture*. 2001. Vol. 27, No. 1. P. 8–17.
14. Breda N., Huc R., Granier A. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses. *Annals of Forest Science*. 2006. Vol. 63, No. 6. P. 625–644.
15. Fini A., Ferrini F., Frangi P. Tolerance of urban trees to drought and heat stress. *Horticulture Research*. 2017. Vol. 4. 17008.
16. Ковальчук І. В. Екологічний стан ґрунтів урбосистем (на прикладі м. Києва). *Екологія та ноосферологія*. 2021. Т. 32, № 1. С. 45–52.
17. Тарасов В. В. Екологія міських ґрунтів. Одеса : Астропринт, 2017. 180 с.
18. Цвєткова Н. М. Екологія міських ґрунтів та рослинність. Дніпро : ДНУ, 2009. 210 с.
19. Кучеров І. В., Ткаченко О. М. Вплив ущільнення ґрунту на кореневі системи дерев у міських умовах. *Лісове садово-паркове господарство*. 2014. № 1. С. 22–30.
20. Roberts S., Smith S. Urban soil compaction and its effect on tree root architecture. *Soil Science Society of America Journal*. 2018. Vol. 82, No. 4. P. 950–960.
21. Ducousso A., Bordacs S. *Quercus robur* and *Quercus petraea*: Technical guidelines for genetic conservation and use. Rome : IPGRI, 2004. 6 p.
22. Broadmeadow M. S. J., Jackson S. B. Climate change and oak. *Forestry Commission Information Note*. 2000. No. 31. P. 1–6.
23. Злобін Ю. А. Ботаніка: Анатомія і морфологія рослин. Київ : Вища школа, 2004. 280 с.

24. Бессонова В. П. Екофізіологія рослин : навчальний посібник. Дніпро : ДНУ, 2019. 320 с.
25. Pallardy S. G. Water responses of *Quercus* species. *Journal of Arboriculture*. 2001. Vol. 27, No. 5. P. 259–267.
26. Cochard H., Breda N., Granier A. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought. *Annales des Sciences Forestières*. 1996. Vol. 53. P. 197–206.
27. Niinemets U. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses. *Forest Ecology and Management*. 2010. Vol. 260. P. 1623–1639.
28. Smirnoff N. Plant Resistance to Environmental Stress. *Current Opinion in Plant Biology*. 1998. Vol. 1. P. 214–219.
29. Heath J., Ayres P. G. Water stress modifies the influence of elevated CO₂ on the tolerance of European oak to powdery mildew. *New Phytologist*. 2002. Vol. 155. P. 445–454.
30. Марков І. Л., Калініна О. В. Хвороби та шкідники лісових деревних порід у міських насадженнях. Київ : НУБіП, 2020. 280 с.
31. Palmer W. E., Jones S. M. The Predator Satiation Hypothesis and masting in oaks. *Journal of Ecology*. 2018. Vol. 106. P. 1450–1462.
32. Діденко В. І., М'якушко В. К. Екологія дубових лісів. Київ : Наукова думка, 2011. 220 с.
33. Larcher W. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. 4th ed. Berlin : Springer, 2003. 513 p.
34. Corcuera L., Camarero J. J., Gil-Pelegrín E. Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure–volume curves. *Trees*. 2002. Vol. 16. P. 465–472.
35. Taiz L., Zeiger E., Møller I. M. *Plant Physiology and Development*. 6th ed. Sunderland : Sinauer Associates, 2015. 761 p.

36. Шевченко Т. М. Фізіологічні особливості дуба звичайного (*Quercus robur* L.) за умов посухи. *Вісник Запорізького національного університету. Серія: Біологічні науки*. 2021. № 1. С. 88–95.
37. Yancey P. H. Organic osmolytes as compatible, metabolic and counteracting cytoprotectants in high osmolarity and other stresses. *Journal of Experimental Biology*. 2005. Vol. 208, No. 15. P. 2819–2830.
38. Parelle J., Roudet J., Rense C. How do European white oaks cope with waterlogging? *Annals of Forest Science*. 2006. Vol. 63. P. 597–606.
39. Thomas F. M., Blank R., Hartmann G. Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology*. 2002. Vol. 32. P. 277–307.
40. Tubby K. V., Webber J. F. Pests and diseases threatening urban trees under climate change. *Forestry*. 2010. Vol. 83, No. 4. P. 451–459.
41. Дідух Я. П. Основи біоіндикації. Київ : Наукова думка, 2012. 344 с.
42. Владимирова І. М. Методи біоіндикації та біотестування : навч. посіб. Харків : ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2018. 152 с.
43. Ольхович О. П., Мусієнко М. М. Фітоіндикація та фітомоніторинг. Київ : Київський університет, 2005. 210 с.
44. Шупранова Л. В. Окиснювальний стрес у рослин: механізми виникнення та захисту. Дніпро : ЛІРА, 2018. 150 с.
45. Іванов В. В., Петров О. М. Біохімічні маркери окиснювального стресу у деревних рослин. *Укр. ботан. журн*. 2018. Т. 75, № 4. С. 345–356.
46. Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010. Vol. 48, No. 12. P. 909–930.
47. Карпець Ю. В., Колупаєв Ю. Є. Відповідь рослин на тепловий стрес: роль активних форм кисню та антиоксидантів. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*. 2019. Вип. 2. С. 45–58.

48. Hodges D. M., DeLong J. M., Forney C. F. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues. *Planta*. 1999. Vol. 207. P. 604–611.
49. Кучерявий В. П. Озеленення населених місць. Львів : Світ, 2001. 456 с.
50. Клименко Ю. О. Міські ліси та парки: еколого-ценотичний аналіз. Київ : Фітосоціоцентр, 2005. 312 с.
51. Мазур А. Ю., Кучеревський В. В. Урбоекологія: стан та перспективи розвитку зелених насаджень. Дніпро : Ліра, 2017. 240 с.
52. Зибцева О. В. Стан вуличних насаджень мегаполісу (на прикладі м. Києва). *Науковий вісник НУБіП України. Серія: Лісівництво та декоративне садівництво*. 2016. Вип. 238. С. 112–119.
53. Руденко В. П. Довідник з екології та охорони довкілля. Київ : Знання, 2011. 422 с.
54. Мацков Ф. Ф. Оценка жароустойчивости растений : методические рекомендации. Харьков : ХДУ, 1976. 45 с.
55. Грицан Ю. І. Екологічні основи перетворюючого впливу лісової рослинності на степове середовище. Дніпро : ДНУ, 2000. 296 с.
56. Шлапак В. П. Лісові культури та лісомеліорація. Київ : Арістей, 2006. 400 с.
57. Білоус В. І. Лісова селекція та екологія. Умань : УДАУ, 2003. 534 с.
58. Лихолат Ю. В., Григорюк І. П. Рослинність індустріальних міст. Дніпро : Пороги, 2014. 250 с.
59. Мусієнко М. М. Екологія рослин. Київ : Либідь, 2006. 432 с.
60. Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*. 1987. Vol. 148. P. 350–382.

61. Lichtenthaler H. K., Buschmann C. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. 2001. Vol. 1. P. F4.3.1–F4.3.8.
62. Bussotti F., Pollastrini M. Evaluation of leaf vitality in urban trees using chlorophyll fluorescence. *Urban Forestry & Urban Greening*. 2015. Vol. 14, No. 4. P. 1095–1103.
63. Berrang P., Karnosky D. F., Stanton B. J. Environmental factors affecting the growth and vitality of urban trees. *Urban Forestry & Urban Greening*. 2015. Vol. 14, No. 2. P. 234–241.
64. Leuzinger S., Zotz G., Körner C. Tree growth and drought in urban environments. *Oecologia*. 2010. Vol. 162. P. 207–218.
65. Moser B., Schütz M., Hagedorn F. Responses of *Quercus robur* to multiple stress factors in a changing climate. *Forest Ecology and Management*. 2016. Vol. 372. P. 55–65.
66. Arend M., Kuster T. M., Günthardt-Goerg M. S. Responses of water-stressed *Quercus* species to changing environmental conditions. *Tree Physiology*. 2011. Vol. 31, No. 6. P. 614–624.
67. Kozlowski T. T., Pallardy S. G. *Physiology of Woody Plants*. 2nd ed. San Diego : Academic Press, 1997. 411 p.
68. Коршиков І. І. Адаптація рослин до умов техногенно забрудненого середовища. Донецьк : НАН України, 2003. 280 с.
69. Calfapietra C., Peñuelas J., Niinemets Ü. Urban plant physiology: adaptation-mitigation strategies under permanent stress. *Trends in Plant Science*. 2015. Vol. 20, No. 2. P. 72–75.
70. Pourrut B., Shahid M., Dumat C. Lead uptake, toxicity, and detoxification in plants. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*. 2011. Vol. 213. P. 113–136.