

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ ІНСТИТУТ КЛІТИННОЇ
БІОЛОГІЇ ТА ГЕНЕТИЧНОЇ ІНЖЕНЕРІЇ

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

ЯЦІВ ВОЛОДИМИР ІГОРОВИЧ

УДК 581.1.035.4 : 581.19 : 582.623.2

ДИСЕРТАЦІЯ

«ФІЗІОЛОГІЧНІ ТА БІОХІМІЧНІ РЕАКЦІЇ У РОСЛИН РОДИНИ
SALICACEAE ЗА ДІЇ УЛЬТРАФІОЛЕТУ»

Спеціальність 091 «Біологія»

Галузь знань 09 «Біологія»

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання чужих
ідей, результатів і текстів мають посилання на відповідне джерело



Володимир ЯЦІВ

Науковий керівник: Рашидов Намік Мамед огли
доктор біологічних наук, професор

АНОТАЦІЯ

Яців В. І. Фізіологічні та біохімічні реакції у рослин родини Salicaceae за дії ультрафіолету. - Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 «Біологія» – Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, Київ, 2026.

Ультрафіолетове випромінювання є одним із ключових абіотичних факторів, інтенсивність якого зростає внаслідок глобальних кліматичних змін та просторової неоднорідності відновлення озонового шару, що призводить до появи зон і регіонів із його зниженою товщиною. Сучасні супутникові спостереження підтверджують, що відновлення озонового шару відбувається нерівномірно, а локальні рівні УФ-В можуть суттєво коливатися залежно від хмарності, аерозольного навантаження та забруднення повітря, що створює додаткові ризики для фітоценозів у різних кліматичних зонах. УФ-В (280–320 нм) характеризується високою біологічною активністю та здатністю поглинатися нуклеїновими кислотами, білками й ліпідами, що призводить до фотоіндукованих ушкоджень клітинних структур, порушення функціонування фотосинтетичного апарату, індукції утворення активних форм кисню, зміни гормонального балансу та активації синтезу фенольних сполук у рослин. Сукупність цих процесів визначає складний характер фізіолого-біохімічної відповіді рослин на ультрафіолетовий стрес і підкреслює важливість дослідження механізмів їхньої адаптації.

Деревні рослини родини Salicaceae (тополі та верби) є перспективними модельними об'єктами для вивчення механізмів адаптації до УФ-В завдяки швидким темпам росту, високій екологічній пластичності, здатності до накопичення поліфенольних сполук та значному біоенергетичному потенціалу. Представники цієї родини відіграють важливу роль у формуванні стійких екосистем, зелених насаджень та фіторе mediaційних технологій, що підсилює практичну значущість дослідження їхньої стійкості до абіотичних стресів. Проте їхні фізіолого-біохімічні реакції на гостре УФ-В

випромінювання досліджені недостатньо, а наявні дані щодо видоспецифічних особливостей тополі та верби залишаються фрагментарними. Це зумовлює актуальність комплексного аналізу метаболічних та структурних змін у цих видів за дії ультрафіолетового стресу та необхідність поглибленого вивчення їхніх адаптаційних стратегій.

Дисертацію присвячено вивченню фізіологічних, біохімічних та структурних реакцій клонів рослин тополі «Новоберлінська-3» (*Populus pyramidalis* × *P. laurifolia*) та верби «Житомирська-1» (*Salix* sp.) за дії гострого УФ-В випромінювання. Особливу увагу приділено аналізу ранніх та пролонгованих змін у пігментному комплексі, вторинному метаболізмі та структурних компонентах клітинних стінок листків, що дозволяє охарактеризувати видоспецифічні стратегії адаптації представників родини *Salicaceae* до ультрафіолетового стресу. У роботі поєднано біотехнологічні підходи отримання однорідного рослинного матеріалу *in vitro*, фізіолого-біохімічні методи аналізу пігментного комплексу та вторинного метаболізму, а також спектроскопічні методи дослідження структурних змін біополімерів тканин листків, що забезпечило багаторівневий підхід до оцінки реакцій рослин на дію УФ-В.

У дослідженні використано такі методи: мікроклональне розмноження рослин *in vitro*, яке забезпечило отримання генетично однорідного та фізіологічно вирівняного матеріалу; моделювання гострого УФ-В стресу з використанням лампи Philips TL 20W/12 RS, що дозволило відтворити контрольовані умови одноразового опромінення; неруйнівне визначення фізіологічних параметрів листків за допомогою мультипігментметра MPM-100 для оцінки відносного вмісту хлорофілу, флавонолів, антоціанів та індексу азотного балансу, спектрофотометричне визначення загального вмісту фенольних сполук, флавоноїдів та саліцилової кислоти як ключових показників вторинного метаболізму, структурний аналіз біополімерів методом ATR-FTIR спектроскопії на спектрометрі Nicolet iS50, що дозволив дослідити білкові, ліпідні та полісахаридні компоненти клітинних стінок без попередньої

хімічної обробки зразків. Статистичний аналіз експериментальних даних із використанням відповідних критеріїв достовірності забезпечив коректність інтерпретації результатів та дозволив виявити основні закономірності адаптаційних реакцій рослин.

У роботі встановлено видоспецифічні реакції тополі та верби на гостре УФ-В випромінювання. Показано, що у тополі «Новоберлінська-3» УФ-В індукує виражені зміни пігментного комплексу, зокрема зниження відносного вмісту хлорофілу та підвищення вмісту флавонолів, що свідчить про активацію фотопротекторних механізмів і ранню мобілізацію ресурсів вторинного метаболізму. Крім того, у цього клону зафіксовано зміни, що зберігалися протягом тривалого часу після опромінення, що вказує на формування пролонгованої адаптаційної відповіді. У верби «Житомирська-1» реакції були менш інтенсивними, проте характеризувалися стабільністю ростових параметрів, помірним накопиченням флавонолів та збереженням метаболічної рівноваги, що свідчить про іншу, більш короткочасну модель адаптації. Довготривалі вимірювання у тополі виявили збереження змін пігментного комплексу протягом понад місяця після опромінення, що підтверджує пролонгований характер УФ-В-індукованих реакцій та відмінності між видами у тривалості адаптаційних процесів.

Спектрофотометричний аналіз вторинних метаболітів показав, що гостре УФ-В випромінювання спричиняє підвищення вмісту фенольних сполук, флавоноїдів та саліцилової кислоти, причому інтенсивність накопичення залежала від виду рослин та дози опромінення. У тополі «Новоберлінська-3» спостерігали більш виражене збільшення вмісту фенольних сполук, що узгоджується з її пролонгованою адаптаційною моделлю, тоді як у верби «Житомирська-1» домінувала реакція за участю флавоноїдів, що може свідчити про швидку мобілізацію фотопротекторних механізмів без суттєвих змін у загальному фенольному пулі.

Метод ATR-FTIR дозволив виявити структурні зміни у білкових, ліпідних та полісахаридних компонентах клітин і тканин листків. У тополі

встановлено зниження інтенсивності амідних піків та зміни у ділянці вуглеводів, що свідчить про перебудову клітинних стінок та білкових структур, а також про можливу стабілізацію білкових доменів за умов стресу. У верби зміни піків FTIR-спектрів були менш інтенсивними, але включали модифікації у ділянці ліпідів та структурних полісахаридів, що свідчить про короточасну перебудову клітинної стінки за умов гострого УФ-В стресу. Поєднання біохімічних та спектроскопічних даних дозволило встановити взаємозв'язок між накопиченням фенольних сполук та структурними перебудовами клітинних стінок за дії УФ-В, що підкреслює комплексний характер адаптаційних процесів у представників родини Salicaceae.

Наукова новизна отриманих результатів полягає у комплексному дослідженні фізіологічних, біохімічних та структурних реакцій клонів рослин тополі 'Новоберлінська-3' та верби 'Житомирська-1' на гостре УФ-В випромінювання, а саме уперше:

- встановлено видоспецифічні відмінності у змінах пігментного комплексу, індексу азотного балансу та вторинного метаболізму у представників родини Salicaceae за дії різних доз УФ-В;
- охарактеризовано динаміку накопичення фенольних сполук, флавоноїдів та саліцилової кислоти у листках тополі та верби після одноразового гострого УФ-В опромінення;
- виявлено структурні зміни білкових, ліпідних та полісахаридних компонентів листкових тканин за допомогою ATR-FTIR спектроскопії, що відображають перебудову клітинних стінок і макромолекулярних комплексів під впливом УФ-В;
- встановлено взаємозв'язок між змінами вторинного метаболізму та структурними модифікаціями біополімерів, що визначають адаптаційні стратегії тополі та верби до ультрафіолетового стресу;
- показано довготривалі фізіологічні ефекти УФ-В у тополі, зокрема збереження змін пігментного комплексу протягом понад місяця після опромінення.

Отримані результати мають практичне значення для біотехнології рослин, лісового господарства та екологічного моніторингу. Встановлені закономірності змін пігментного комплексу, вторинного метаболізму та структурних компонентів клітинних стінок можуть бути використані як маркери стійкості клонів тополі та верби до УФ-В, що є важливим для оптимізації етапів адаптації та загартовування рослин у розсадництві. Висока фізіологічна толерантність досліджених клонів свідчить про перспективність їхнього використання у створенні стійких зелених насаджень у регіонах із підвищеною інсоляцією. Запропонований комплексний підхід, що поєднує біохімічні методи з ATR-FTIR спектроскопією, може бути застосований для ранньої діагностики абіотичних стресів у деревних рослин та використаний у навчальних дисциплінах, пов'язаних із фізіологією та біохімією рослин.

Ключові слова: УФ-В випромінювання; стреси; фізіологічні відповіді на стрес; фізіолого-біохімічні реакції рослин; вторинні метаболіти; структурні зміни клітинних компонентів; ATR-FTIR спектроскопія; Salicaceae; фенольні сполуки; флавоноїди.

Ключові слова: УФ-В випромінювання; стреси; фізіологічні відповіді на стрес; фізіолого-біохімічні реакції рослин; вторинні метаболіти; структурні зміни клітинних компонентів; ATR-FTIR спектроскопія; Salicaceae; фенольні сполуки; флавоноїди.

ANNOTATION

Yatsiv V. I. Physiological and biochemical responses of Salicaceae plants to ultraviolet radiation. – Qualification scientific work (manuscript). Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy in Biology (091 “Biology”) – Institute of Cell Biology and Genetic Engineering, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2026.

Ultraviolet radiation is one of the key abiotic factors whose intensity increases due to global climate change and the spatial heterogeneity of ozone layer recovery, leading to the formation of zones and regions with reduced ozone thickness. Modern satellite observations confirm that ozone restoration occurs unevenly, and local UV-B levels may vary significantly depending on cloud cover, aerosol load, and air pollution, creating additional risks for phytocoenoses in different climatic zones. UV-B (280–320 nm) is characterized by high biological activity and the ability to be absorbed by nucleic acids, proteins, and lipids, resulting in photo-induced damage to cellular structures, disruption of photosynthetic apparatus functioning, induction of reactive oxygen species formation, changes in hormonal balance, and activation of phenolic compound synthesis. The combination of these processes determines the complex nature of physiological and biochemical plant responses to ultraviolet stress and highlights the importance of studying the mechanisms of their adaptation.

Woody plants of the family Salicaceae (poplars and willows) are promising model objects for studying adaptation mechanisms to UV-B due to their rapid growth rates, high ecological plasticity, ability to accumulate polyphenolic compounds, and considerable bioenergetic potential. Representatives of this family play an important role in forming resilient ecosystems, green plantations, and phytoremediation technologies, which enhances the practical relevance of studying their tolerance to abiotic stresses. However, their physiological and biochemical responses to acute UV-B radiation remain insufficiently investigated, and existing data on species-specific features of poplar and willow are fragmentary. This determines the relevance of a comprehensive analysis of metabolic and structural

changes in these species under ultraviolet stress and the need for an in-depth study of their adaptation strategies.

The dissertation focuses on the physiological, biochemical, and structural responses of clonal plants of poplar ‘Novoberlinska-3’ (*Populus pyramidalis* × *P. laurifolia*) and willow ‘Zhytomyrska-1’ (*Salix* sp.) under acute UV-B radiation. Special attention is paid to the analysis of early and prolonged changes in the pigment complex, secondary metabolism, and structural components of leaf cell walls, which allows characterization of species-specific adaptation strategies of Salicaceae representatives to ultraviolet stress. The study combines biotechnological approaches for obtaining homogeneous plant material in vitro, physiological and biochemical methods for analyzing pigment complexes and secondary metabolites, as well as spectroscopic methods for investigating structural changes in leaf tissue biopolymers, providing a multilevel approach to assessing plant responses to UV-B.

The following methods were used: microclonal propagation in vitro, which ensured genetically uniform and physiologically aligned plant material; modeling of acute UV-B stress using a Philips TL 20W/12 RS lamp to reproduce controlled single-exposure conditions; non-destructive assessment of leaf physiological parameters using an MPM-100 multipigment meter to evaluate relative chlorophyll content, flavonols, anthocyanins, and nitrogen balance index; spectrophotometric determination of total phenolic compounds, flavonoids, and salicylic acid as key indicators of secondary metabolism; structural analysis of biopolymers using ATR-FTIR spectroscopy on a Nicolet iS50 spectrometer, enabling the study of protein, lipid, and polysaccharide components of cell walls without prior chemical treatment. Statistical analysis ensured correct interpretation of the results and allowed identification of major patterns of plant adaptive responses.

Species-specific responses of poplar and willow to acute UV-B radiation were identified. In poplar ‘Novoberlinska-3’, UV-B induced pronounced changes in the pigment complex, including reduced relative chlorophyll content and increased flavonols, indicating activation of photoprotective mechanisms and early mobilization of secondary metabolism resources. Moreover, changes persisted for

an extended period after exposure, indicating the formation of a prolonged adaptation response. In willow ‘Zhytomyrska-1’, responses were less intense but characterized by stable growth parameters, moderate flavonol accumulation, and maintenance of metabolic balance, suggesting a different, shorter-term adaptation model. Long-term measurements in poplar revealed that pigment complex changes persisted for more than a month after exposure, confirming the prolonged nature of UV-B-induced responses and species differences in the duration of adaptive processes.

Spectrophotometric analysis of secondary metabolites showed that acute UV-B radiation increased phenolic compounds, flavonoids, and salicylic acid, with accumulation intensity depending on plant species and radiation dose. Poplar ‘Novoberlinska-3’ exhibited a more pronounced increase in phenolic compounds, consistent with its prolonged adaptation model, whereas willow ‘Zhytomyrska-1’ showed a response dominated by flavonoids, indicating rapid mobilization of photoprotective mechanisms without substantial changes in the total phenolic pool.

ATR-FTIR spectroscopy revealed structural changes in protein, lipid, and polysaccharide components of leaf cells and tissues. In poplar, reduced intensity of amide peaks and changes in the carbohydrate region indicated restructuring of cell walls and protein structures, as well as possible stabilization of protein domains under stress. In willow, FTIR peak changes were less intense but included modifications in lipid and structural polysaccharide regions, suggesting short-term cell wall remodeling under acute UV-B stress. The combination of biochemical and spectroscopic data allowed identification of relationships between phenolic compound accumulation and structural cell wall rearrangements under UV-B, highlighting the complex nature of adaptation processes in Salicaceae.

The scientific novelty of the obtained results lies in the comprehensive investigation of physiological, biochemical, and structural responses of microclonal plants of poplar ‘Novoberlinska-3’ and willow ‘Zhytomyrska-1’ to acute UV-B irradiation, and consists, for the first time, of the following:

- species-specific differences in pigment complex alterations, nitrogen balance index, and secondary metabolism in Salicaceae representatives under different UV-B doses were identified;
- the dynamics of phenolic compounds, flavonoids, and salicylic acid accumulation in poplar and willow leaves after a single acute UV-B exposure were characterized;
- structural changes in protein, lipid, and polysaccharide components of leaf tissues were detected using ATR-FTIR spectroscopy, reflecting the remodeling of cell walls and macromolecular complexes under UV-B influence;
- a relationship between secondary metabolism alterations and structural modifications of biopolymers determining the adaptive strategies of poplar and willow to ultraviolet stress was established;
- long-term physiological effects of UV-B in poplar were demonstrated, including the persistence of pigment complex alterations for more than a month after irradiation.

The obtained results have practical significance for plant biotechnology, forestry, and ecological monitoring. Identified patterns of changes in pigment complexes, secondary metabolism, and structural components of cell walls can be used as markers of UV-B tolerance in poplar and willow clones, which is important for optimizing adaptation and acclimation stages in nurseries. The high physiological tolerance of the studied clones indicates their potential use in creating resilient green plantations in regions with elevated insolation. The proposed integrated approach, combining biochemical methods with ATR-FTIR spectroscopy, can be applied for early diagnostics of abiotic stresses in woody plants and used in educational courses related to plant physiology and biochemistry.

Keywords: UV-B radiation; stress; plant stress responses; physiological and biochemical reactions; secondary metabolites; structural changes in cellular components; ATR-FTIR spectroscopy; Salicaceae; phenolic compounds; flavonoids.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

в яких опубліковані основні наукові результати дисертації:

Yatsiv, V., Kutsokon, N., & Rashydov, N. (2025). Physiological responses of microclonally propagated willow to excessive levels of UV-B radiation. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 16(4), e25185. <https://doi.org/10.15421/0225185>

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, проведенні експериментальних досліджень, аналізі та обробці отриманих результатів, написанні та підготовці статті до друку.

Berezhna, V. V., Sakada, V. I., Kutsokon, N. K., Litvinov, S. V., Yatsiv, V., & Rashydov, N. M. (2025). Assessment of the environmental effects of military activities on soil-plant systems during the war in Ukraine. *Journal of Radiation Researches*, 12(2), 5–12.

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, підготовці матеріалів статті до друку.

Yatsiv, V., Kutsokon, N., Zhuk, V., Zhuk, I., & Rashydov, N. (2026a). Biochemical responses of microclonally propagated poplar to excessive levels of UV-B radiation. *Біологічні студії / Studia Biologica*. 20(3),

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, проведенні експериментальних досліджень, аналізі та обробці отриманих результатів, написанні та підготовці статті до друку.

Yatsiv, V., Litvinov, S., Kutsokon, N., Sakada, V., Isokov, T., & Rashydov, N. (2026b). Impact of acute UV-B radiation on species specific metabolic responses in poplar and willow. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 17(3), e26058. <https://doi.org/10.15421/0226058>

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, проведенні експериментальних досліджень,

аналізі та обробці отриманих результатів, написанні та підготовці статті до друку.

які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:

Kutsokon, N., Khoma, Y., Khudolieieva, L., & Yatsiv, V. (2025, September 17–19). Salinity tolerance of fast-growing *Salicaceae* species. In *International Workshop "Crop Adaptation to Climate Change – Strengthening Crops for a Changing World": Abstract Book* (pp. 3–4). Ondokuz Mayıs Üniversitesi. https://crop2025.omu.edu.tr/wp-content/uploads/sites/151/2025/09/Abstract-Book_FINAL-6.pdf

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, підготовці матеріалів конференції до друку.

Yatsiv, V., & Kaniuka, O. (2024, June 25–26). Physiological responses of willow "Zhytomyrska-1" to excessive levels of UV-B radiation. In *10th International Meeting on Recent Advances in Plant Biotechnology: Book of Abstracts* (p. 49). Institute of Cell Biology and Genetic Engineering NASU. https://icbge.org.ua/re/images/1/14/RAPB_2024_Book_of_Abstracts1.pdf

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, проведенні експериментальних досліджень, аналізі та обробці отриманих результатів, написанні та підготовці матеріалів конференції до друку.

Yatsiv, V., Litvinov, S., Kutsokon, N., & Rashydov, N. (2026, June 2–3). Analysis of microclonally propagated poplar and willow plants exposed to an excessive level of UV-B radiation using ATR-FTIR markers. In *11th International Meeting "Recent Advances in Plant Biotechnology": Abstract Book* (p. 45). Institute of Cell Biology and Genetic Engineering NAS of Ukraine; Ukrainian Radiobiological Society.

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, проведенні експериментальних досліджень, аналізі та обробці отриманих результатів, написанні та підготовці матеріалів конференції до друку.

Яців, В. (2023, 21–25 серпня). Сучасний стан дослідження фізіологічних і генетичних характеристик рослин родини Salicaceae за дії ультрафіолету. В Н. К. Куцоконь & Н. М. Рашидов (Ред.), *Актуальні питання радіобіології: 8-ий з'їзд Радіобіологічного товариства України* (с. 185–186). Житомир.

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, написанні та підготовці матеріалів конференції до друку.

Berezhna V.V., Sakada V.I., Kutsokon N.K., Litvinov S.V., Yatsiv V., Rashydov N.M. Environmental pollution resulting from military activities during the war in Ukraine / Ефекти хронічного опромінення біоти у зоні відчуження. Радіобіологічне товариство України. – 20-21 травня, 2026. Київ. С. 10.

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, підготовці матеріалів конференції до друку.

Berezhna, V. V., Sakada, V. I., Kutsokon, N. K., Litvinov, S. V., Yatsiv, V., & Rashydov, N. M. (2025). Assessment of the environmental effects of military activities on soil-plant systems during the war in Ukraine. *Journal of Radiation Researches*, 12(2), 5–12.

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, підготовці матеріалів статті до друку.

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ.....	18
ВСТУП.....	19
РОЗДІЛ 1.....	28
ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	28
1.1. Стратосферний озон, кліматичні зміни та динаміка УФ-В.....	28
1.2. УФ-В як екологічний фактор: поглинання, пошкодження, АФК.....	29
1.3. Світлосигнальні шляхи та гормональна регуляція УФ-В відповіді.....	31
1.4. Фенольні сполуки та флавоноїди як ключові УФ-В-захисні метаболіти	33
1.5. Саліцилова кислота у відповіді на УФ-В.....	35
1.6. Біологічні, екологічні та біоенергетичні особливості <i>Populus</i> і <i>Salix</i> та їх реакції на УФ-В.....	37
1.6.1 Біоенергетичний потенціал та продуктивність.....	38
1.6.2 Фіторемедіаційний потенціал.....	39
1.6.3 Фармакологічні та біохімічні властивості.....	40
1.6.4 Стійкість до абіотичних стресів.....	41
1.6.5 Реакції <i>Populus</i> і <i>Salix</i> на УФ-В.....	41
1.7. Фізіологічні та біохімічні реакції рослин на абіотичні стресові фактори	42
1.7.1. Універсальні механізми стресової відповіді: АФК, редокс-баланс, сигнальні каскади.....	42
1.7.2. Водний дефіцит.....	43
1.7.3. Солевий стрес: іонна токсичність, Na^+/K^+ баланс, клітинні стінки.....	44
1.7.4. Важкі метали.....	45
1.7.5. Високі температури.....	46
1.7.6. Іонізуюче випромінювання.....	47
1.7.7. Крос-толерантність.....	48

1.8 Сучасні підходи FTIR-спектроскопії у вивченні адаптаційних реакцій рослин.....	49
1.8.1. Вступ до FTIR-спектроскопії у дослідженні листя тополі та верби.....	50
1.8.2. Переваги та обмеження ATR-FTIR.....	51
Висновки до розділу 1.....	52
РОЗДІЛ 2.....	55
МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ.....	55
2.1 Матеріали дослідження.....	55
2.1.1. Рослинний матеріал.....	55
2.1.1.1 Тополя «Новоберлінська-3» (<i>Populus pyramidalis</i> × <i>P. laurifolia</i>).....	53
2.1.1.2 Вербка «Житомирська-1» (<i>Salix sp.</i>).....	56
2.1.2. Складові поживного середовища та обладнання.....	56
2.2. Методи дослідження.....	59
2.2.1 Мікроклональне розмноження в культурі <i>in vitro</i> та акліматизація.....	59
2.2.1.1 Мікроклональне розмноження.....	59
2.2.1.2 Акліматизація та вирощування в ґрунті.....	60
2.2.3. Умови УФ-В опромінення.....	61
2.2.4. Спектроскопічні дослідження біохімічних та фізіологічних показників тополі та верби.....	62
2.2.4.1 Вимірювання фізіологічних параметрів за допомогою мультипигментного метра MPM-100.....	62
2.2.4.2 Визначення вмісту вторинних метаболітів тополі та верби методами світлової спектроскопії.....	64
2.2.4.2.1 Відбір проб та підготовка рослинного матеріалу.....	64
2.2.4.2.2 Визначення загального вмісту фенольних сполук методом Folin–Ciocalteu.....	64
2.2.4.2.3 Визначення загального вмісту флавоноїдів методом комплексоутворення з хлоридом алюмінію.....	65

2.2.4.2.4 Визначення вмісту саліцилової кислоти за реакцією з іонами тривалентного заліза.....	67
2.2.4.3 Інфрачервона спектроскопія з перетворенням Фур'є.....	68
2.2.4.3.1 Методика інфрачервоної спектроскопії з перетворенням Фур'є (ATR-FTIR)	68
2.2.4.3.2 Інтерпретація FTIR-пиків.....	70
2.2.5 Статистичний аналіз даних.....	75
Висновки до розділу 2.....	76
РОЗДІЛ 3.....	78
РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ.....	78
3.1 Фізіолого-біохімічні реакції верби «Житомирська 1» на гостре УФ-В опромінення (5–15 кДж/м ²).....	78
3.2 Фізіолого-біохімічні реакції тополі 'Новоберлінська-3' та верби 'Житомирська-1' на гостре УФ-В опромінення (17 кДж/м ²).....	86
3.2.1 Біохімічні та фізіологічні реакції тополі «Новоберлінська-3» на гостре УФ-В-опромінення.....	92
3.2.2 Біохімічні та фізіологічні реакції верби «Житомирська-1» на гостре УФ-В-опромінення.....	97
3.2.3 Порівняння біохімічних та фізіологічних реакцій тополі «Новоберлінська-3» та верби «Житомирська-1» на гостре УФ-В-опромінення.....	101
3.3 Біохімічні та структурні зміни листків тополі 'Новоберлінська-3' та верби 'Житомирська-1' за даними ATR-FTIR спектроскопії після гострого УФ-В опромінення (17 кДж/м ²).....	104
3.3.1 Структурно-метаболичні зміни у листках тополі за даними ATR-FTIR після гострого УФ-В опромінення.....	120
3.3.2 Структурно-метаболичні зміни у листках верби за даними ATR-FTIR після гострого УФ-В опромінення.....	124

3.3.3 Порівняння структурно-метаболічних реакцій тополі та верби за даними ATR-FTIR.....	128
Висновки розділу 3.....	131
Узагальнення результатів.....	134
ВИСНОВКИ.....	136
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	139
ДОДАТКИ.....	159

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ

UVR8 – (*UV resistance locus 8*) локус стійкості до уф-випромінювання 8.

HY5 - (*Elongated hypocotyl 5*) подовжений гіпокотиль 5

HYH - (*Elongated hypocotyl 5-Homolog*) гомолог подовженого гіпокотиля 5

COP1 - (*Constitutive photomorphogenic 1*) конститутивний фотоморфогенний білок 1.

RUP1 – (*Repressor of uv-b photomorphogenesis 1*) репресор УФ-В фотоморфогенезу 1.

RUP2 – (*Repressor of uv-b photomorphogenesis 2*) репресор УФ-В фотоморфогенезу 2.

АФК – активні форми кисню

ATR-FTIR – (*Attenuated total reflectance Fourier transform infrared spectroscopy*)

Інфрачервона спектроскопія з перетворенням Фур'є за порушеного повного внутрішнього відбивання

MS - (*Murashige and Skoog medium*) поживне середовище Мурасіге-Скуга

ІМК - індоліл-3-масляна кислота

MES - (*2-(N-morpholino) ethanesulfonic acid*) 2-(N-морфоліно) етансульфонова кислота

ФСII – фотосистема II

ПОЛ - перекисне окислення ліпідів

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження. Стан стратосферного озонового шару та сучасні кліматичні процеси визначають рівень ультрафіолетового випромінювання, що досягає поверхні Землі. У другій половині XX століття було зафіксовано його істотне виснаження, що спричинило зростання інтенсивності УФ-В у середніх і високих широтах (McKenzie et al., 2011). Хоча впровадження Монреальського протоколу зупинило подальше руйнування стратосферного озону, сучасні супутникові спостереження свідчать, що його відновлення є просторово неоднорідним (Bernhard et al., 2023). Крім того, локальні рівні УФ-В часто відхиляються від прогнозів через хмарність, аерозолі та забруднення повітря (Bernhard et al., 2023), а зміни клімату додатково впливають на циркуляцію повітряних мас і динаміку стратосферного озону (Fang et al., 2019; Solomon, 2020).

УФ-В (280–320 нм) є найбільш біологічно активною частиною ультрафіолетового спектра, здатною поглинатися нуклеїновими кислотами, білками та ліпідами, що призводить до фотоіндукованих ушкоджень клітинних структур (Reisz et al., 2014). Підвищені рівні УФ-В стимулюють утворення активних форм кисню, які порушують редокс-баланс, індукують окиснювальний стрес і запускають сигнальні каскади, пов'язані з експресією генів стресової відповіді (Rai & Agrawal, 2017; Bornman et al., 2019). УФ-В також негативно впливає на фотосинтетичний апарат, знижує вміст хлорофілу, порушує функціонування фотосистеми II та зменшує ефективність фотосинтезу (Lidon & Ramalho, 2011; Singh et al., 2012; Fernández Marín et al., 2020).

Одним із ключових механізмів адаптації рослин до УФ-В є накопичення фенольних сполук і флавоноїдів, які виконують як роль природних фільтрів ультрафіолету, так і антиоксидантів (Csepregi & Hideg, 2018; Naikoo et al., 2019). Їхній синтез активується світлосигнальними шляхами за участю фоторецептора UVR8 та транскрипційних факторів HY5/HYH (Podolec et al., 2021; Yadav et al., 2020). УФ-В також модулює гормональну регуляцію,

зокрема метаболізм ауксину, гіберелінів і брассиностероїдів, що визначає баланс між ростовими та захисними реакціями (Xie et al., 2019). Важливу роль у відповіді на УФ-В відіграє саліцилова кислота, яка інтегрує АФК-опосередковану сигналізацію з антиоксидантними системами та регуляцією експресії генів (Hara et al., 2012; Wani et al., 2017; Ullah et al., 2023).

Попри значний прогрес у вивченні реакцій трав'янистих рослин, реакції деревних видів на УФ-В залишаються недостатньо дослідженими. Це особливо важливо для представників родини Salicaceae, які поєднують високу екологічну пластичність, швидкі темпи росту та здатність до накопичення поліфенолів, проте їхні механізми адаптації до ультрафіолетового стресу досі описані неповно. УФ-В може змінювати пігментний склад, фенольний профіль, антиоксидантну активність та структурні характеристики листків тополі й верби, однак дані щодо видоспецифічних реакцій залишаються фрагментарними.

Узагальнюючи наведені дані, можна зазначити, що глобальних зміни ультрафіолетового навантаження на рослини, висока біологічна активність УФ-В та його здатності порушувати ключові фізіолого-біохімічні процеси, а також недостатня вивченість реакцій деревних видів, включно з представниками родини Salicaceae, зумовлюють потребу у комплексному дослідженні механізмів їхньої адаптації. Особливе значення мають фенольні сполуки, антиоксидантні системи та гормональна регуляція, які визначають стійкість рослин до ультрафіолетового стресу. Усе це підкреслює наукову та практичну актуальність дослідження видоспецифічних фізіолого-біохімічних реакцій клонів рослин тополі та верби на гостре УФ-В випромінювання.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами, грантами. Робота виконана у відділі біофізики та радіобіології Інституту клітинної біології та генетичної інженерії НАН України у межах проекту «Вплив стресових чинників на синтез білків з пріонними властивостями у рослин» (ДР №0120U104870, 2023 р.) за конкурсом Національного фонду досліджень України «Підтримка досліджень провідних та молодих учених».

Мета і завдання дослідження: Метою роботи є дослідження впливу УФ-В випромінювання на фізіологічні та біохімічні реакції у деревних рослин родини Salicaceae, зокрема клонованих рослин тополі ‘Новоберлінська-3’ та верби ‘Житомирська-1’. Для досягнення поставленої мети необхідно було вирішити такі завдання:

Оцінити фізіологічні реакції та загальну стійкість клонів рослин родини Salicaceae до гострого УФ-В випромінювання на основі пігментного комплексу, азотного балансу, фотосинтетичної активності, показників росту та метаболічної стабільності.

Дослідити біохімічні показники адаптації клонованих рослин до УФ-В, включаючи динаміку загального вмісту фенолів, флавоноїдів та саліцилової кислоти.

Визначити біохімічні зміни у листках тополі та верби після гострого УФ-В опромінення з використанням ATR-FTIR спектроскопії, зокрема зміни у вмісті білків, ліпідів, вуглеводів та компонентів клітинної стінки.

Порівняти видоспецифічні стратегії адаптації тополі ‘Новоберлінська-3’ та верби ‘Житомирська-1’ до УФ-В стресу на основі фізіологічних, біохімічних та спектроскопічних показників.

Оцінити вплив вікового фактора на формування фізіолого-біохімічних реакцій клонів рослин тополі та верби на гостре УФ-В опромінення.

Об’єкт дослідження – клони швидкорослих дерев тополь і верб;

Предмет дослідження – фізіолого-біохімічні реакції клонів рослин тополі та верби на гостре УФ-В випромінювання.

Методи дослідження. Для досягнення поставленої мети у роботі застосовано комплекс експериментальних методів, що охоплюють біотехнологічні, біохімічні та спектроскопічні підходи. Мікроклональне розмноження рослин тополі ‘Новоберлінська-3’ та верби ‘Житомирська-1’ у культурі *in vitro* забезпечило отримання генетично однорідного та фізіологічно вирівняного матеріалу, необхідного для коректного аналізу реакцій на дію

ультрафіолетового випромінювання. Акліматизовані рослини використовували як модельні об'єкти для подальших експериментів.

Дія гострого УФ-В випромінювання моделювалася за допомогою контрольованого одноразового опромінення рослин у лабораторних умовах із застосуванням джерела широкосмугового УФ-В. Це дозволило оцінити дозозалежні фізіологічні, біохімічні та структурні зміни у листових тканинах на різних часових етапах після впливу стресового фактора.

Фізіологічні параметри листків визначали неруйнівними методами за допомогою мультипігмент метра МРМ-100, що дало змогу оцінити вміст хлорофілу, флавонолів, антоціанів та індекс азотного балансу. Біохімічні показники, зокрема загальний вміст фенольних сполук, флавоноїдів та саліцилової кислоти, визначали спектрофотометричними методами на основі реакцій комплексоутворення та відновлення специфічних реагентів.

Для аналізу структурних змін біополімерів листових тканин застосовано метод інфрачервоної спектроскопії з перетворенням Фур'є у режимі АТР, який дозволяє оцінювати стан білкових, ліпідних та полісахаридних компонентів клітинних стінок без попередньої хімічної обробки зразків. Поєднання фізіологічних, біохімічних та спектроскопічних методів забезпечило комплексне вивчення реакцій рослин на дію УФ-В та дозволило простежити взаємозв'язок між змінами метаболізму та структурними перебудовами.

Отримані дані опрацьовували методами статистичного аналізу з використанням відповідних критеріїв для оцінки достовірності відмінностей між експериментальними варіантами. Різницю вважали статистично достовірною при $p < 0.05$. Такий підхід забезпечив коректність інтерпретації результатів та дав змогу виявити основні закономірності адаптаційних реакцій рослин.

Наукова новизна отриманих результатів. Наукова новизна дисертаційної роботи полягає у комплексному багаторівневому дослідженні фізіолого-біохімічних та структурно-метаболічних реакцій клонів рослин тополі 'Новоберлінська-3' та верби 'Житомирська-1' на гостре УФ-В

випромінення, що дозволило встановити особливості їхньої адаптації до УФ-індукованого стресу.

Вперше:

1. Встановлено видоспецифічні відмінності у стратегіях фізіологічної та біохімічної адаптації двомісячних проростків тополі та верби до гострого УФ-В опромінення, що відображає різний характер перерозподілу ресурсів між первинним і вторинним метаболізмом у представників родини Salicaceae.

2. Виявлено молекулярно-конформаційні зміни протеому тополі ‘Новоберлінська-3’ за даними ATR-FTIR спектроскопії, які проявляються у зростанні співвідношення Амід I/Амід II та збільшенні частки β -структур. Такі зміни розглядаються як можливий механізм стабілізації білкових доменів за умов УФ-В стресу.

3. Охарактеризовано двофазну модель адаптації тополі, що включає ранню активацію анаболічних процесів (зміни у вмісті нуклеїнових кислот, ліпідів, крохмалю та фенілпропаноїдів) із подальшим переходом до енергозберігаючої фази, що супроводжується зниженням рівня структурних компонентів клітинної стінки.

4. Встановлено модель швидкої короткочасної реакції верби ‘Житомирська-1’, яка характеризується інтенсивною активацією синтетичних процесів, посиленням фенілпропаноїдного шляху та змінами у структурних вуглеводах клітинної стінки.

Доведено:

5. Високу фізіологічну толерантність двомісячних клонів рослин тополі та верби до гострого УФ-В опромінення у дозах 5, 10 та 17 кДж/м², що проявляється у збереженні ростових показників, стабільності пігментного комплексу та відсутності ознак метаболічної дестабілізації.

Практичне значення отриманих результатів.

Практичне значення отриманих результатів визначається можливістю їх використання у біотехнології рослин, лісовому господарстві, екологічному моніторингу та навчальному процесі.

1. Для біотехнології та розсадництва. Отримані дані щодо динаміки вторинних метаболітів, структурних вуглеводів та ліпідів можуть бути використані для оптимізації етапів адаптації та загартовування клонів рослин перед перенесенням *ex vitro*. Виявлені відмінності у фазовій відповіді тополі та швидкій мобілізації ресурсів верби дозволяють диференціювати і оптимізувати технологічні підходи до вирощування цих культур.

2. Для лісового та садово-паркового господарства. Встановлена висока фізіологічна стійкість тополі 'Новоберлінська-3' та верби 'Житомирська-1' до підвищених доз УФ-В випромінювання свідчить про перспективність використання цих клонів у створенні стійких зелених насаджень, захисних лісосмуг та плантаційних насаджень у регіонах із високою інсоляцією.

3. Методологічне значення. Запропонований комплексний підхід, що поєднує класичні біохімічні методи з ATR-FTIR спектроскопією, може бути використаний для ранньої діагностики радіаційного та інших видів абіотичного стресу у деревних рослин.

4. Для навчального процесу. Теоретичні узагальнення та експериментальні дані можуть бути використані у викладанні дисциплін «Фізіологія рослин», «Екологія рослин», «Фізіологія стійкості рослин» та «Біотехнологія рослин».

Особистий внесок здобувача.

Дисертаційна робота виконана здобувачем особисто під науковим керівництвом д.б.н., професора Рашидова Н. М. та за консультативної підтримки к.б.н., провідного наукового співробітника Куцоконь Н. К. Здобувачем проведено аналіз наукової літератури, постановку експериментів з гострим УФ-В опроміненням клонів рослин тополі 'Новоберлінська-3' та верби 'Житомирська-1', визначення фізіологічних показників, біохімічних параметрів та підготовку рослинного матеріалу для спектроскопічних досліджень. Статистичну обробку експериментальних даних здобувач здійснював самостійно за методичної допомоги та перевірки окремих

розрахунків з боку к.б.н. Куцоконь Н. К., яка також надала консультації щодо вибору та застосування відповідних статистичних критеріїв. Інтерпретація результатів, їх узагальнення, формулювання висновків, написання основних розділів дисертації та підготовка матеріалів до публікації виконані здобувачем у співпраці з науковим керівником та консультантом.

Апробація матеріалів дисертації.

Основні результати дисертаційної роботи були апробовані на засіданнях Відділу біофізики і радіобіології Інституту клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, у якому виконувалося дослідження, а також представлені у складі щорічних наукових звітів інституту. Матеріали дисертації доповідалися на VIII з'їзді Радіобіологічного товариства України «Актуальні питання радіобіології» (Житомир, 2023), на 10th International Meeting on Recent Advances in Plant Biotechnology (Київ, 2024), на міжнародній конференції «Crop Adaptation to Climate Change – Strengthening Crops for a Changing World» (Samsun, 2025), а також на конференції RAPB-2026. Окремі результати дослідження були обговорені під час внутрішніх наукових семінарів та робочих нарад відділу, присвячених фізіології рослин, радіобіології та абіотичним стресам.

Публікації.

Результати дисертаційних досліджень представлені у 9 наукових працях: 3 статтях що опубліковані або прийняті до друку у фахових виданнях України, що індексуються у наукометричних базах даних «Scopus» та «Web of Science») і 1 стаття в закордонному періодичному виданні та 5 тезах доповідей, опублікованих у матеріалах міжнародних і всеукраїнських наукових конференцій.

Структура та обсяг дисертації.

Дисертація складається зі вступу, трьох розділів, висновків та списку використаних джерел і додатків. У дисертації міститься 2 таблиць, 40 рисунків. Загальний обсяг роботи складає 162 сторінок.

Подяка.

Автор щиро вдячний науковому керівникові, д.б.н., професору, завідувачу лабораторії біофізики сигнальних систем рослин відділу біофізики і радіобіології Інституту клітинної біології та генетичної інженерії НАН України Рашидову Н. М. за постійну підтримку, наукове керівництво, цінні поради та всебічне сприяння проведенню досліджень на всіх етапах виконання дисертаційної роботи. Автор також висловлює щирю подяку к.б.н., провідному науковому співробітнику лабораторії біофізики сигнальних систем рослин відділу біофізики і радіобіології Інституту клітинної біології та генетичної інженерії НАН України Куцоконь Н. К. за надані консультації, методичну допомогу, участь у проведенні експериментів, обробці та обговоренні результатів, а також за вагомий внесок у підготовку публікацій за матеріалами дисертації.

Автор висловлює щирю подяку науковому співробітнику лабораторії біофізики сигнальних систем рослин Інституту клітинної біології та генетичної інженерії НАН України Літвінову Сергію В'ячеславовичу за навчання методам інфрачервоної спектроскопії з перетворенням Фур'є (FTIR), консультації з методології спектрального аналізу та суттєву допомогу у виконанні експериментальної частини дослідження, що стало важливою складовою формування професійних навичок автора.

Окрему подяку автор висловлює к.б.н., науковому співробітнику лабораторії радіаційної епігеноміки Інституту клітинної біології та генетичної інженерії НАН України Жуку Владиславу Вікторовичу та завідувачці лабораторії імунітету рослин відділу біофізики та радіобіології к.б.н. Ірині Вікторівні Жук за допомогу у проведенні спектрофотометричних вимірювань, навчання методикам визначення загального вмісту фенольних сполук, флавоноїдів та саліцилової кислоти, а також за цінні поради під час обробки та інтерпретації отриманих результатів.

Також автор висловлює подяку співробітникам Інституту клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, які сприяли виконанню окремих етапів роботи. Автор щиро дякує к.б.н. Л. В. Худолєєвій та к.б.н. Юлії Андріївні Хомі за навчання методам мікроклонального розмноження рослин та методичні поради, що стали важливою основою для виконання експериментальної частини дисертації. Окрему подяку висловлено молодшому науковому співробітнику Володимиру Івановичу Сакаді за технічну та організаційну допомогу під час проведення досліджень.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Стратосферний озон, кліматичні зміни та динаміка УФ-В

Стратосферний озоновий шар є ключовим регулятором рівня ультрафіолетового випромінювання, що досягає поверхні Землі, і таким чином визначає умови функціонування наземних екосистем. У другій половині двадцятого століття було зафіксовано значне виснаження озонового шару, що спричинило зростання інтенсивності УФ-В-випромінювання у середніх і високих широтах (McKenzie et al., 2011). Хоча впровадження Монреальського протоколу зупинило подальше руйнування стратосферного озону, сучасні супутникові спостереження свідчать, що його відновлення є просторово неоднорідним і триває нерівномірними темпами (Bernhard et al., 2023).

Попри глобальні тенденції, локальні рівні ультрафіолетового випромінювання часто відхиляються від прогнозів через регіональні відмінності у хмарному покриві, атмосферних аерозолях та забрудненні повітря (Bernhard et al., 2023). Саме тому в окремих регіонах інтенсивність УФ-В може бути підвищеною навіть за умов загального тренду на відновлення озонового шару. Додатковим чинником є зміни клімату, які впливають на циркуляцію повітряних мас, температуру стратосфери та динаміку озону, що ускладнює прогнозування рівнів УФ-В у майбутньому (Fang et al., 2019; Solomon, 2020).

УФ-В-випромінювання (280–320 нм) є найбільш біологічно активною частиною ультрафіолетового спектра, і його інтенсивність тісно пов'язана зі станом озонового шару. Підвищення рівня УФ-В, спричинене як глобальними, так і локальними факторами, має суттєві наслідки як для рослинних організмів, так екосистем загалом. УФ-випромінювання легко поглинається нуклеїновими кислотами, білками та ліпідами, що призводить до фотоіндукованих змін у клітинних структурах і порушення генетичних, біохімічних та фізіологічних процесів (Reisz et al., 2014). Крім того, підвищені рівні УФ-В стимулюють утворення активних форм кисню (АФК), які

запускають каскади стресових реакцій, включаючи активацію антиоксидантних систем, зміну експресії генів, порушення клітинного циклу та ушкодження мембран (Rai & Agrawal, 2017; Bornman et al., 2019).

Таким чином, сучасні зміни у стані стратосферного озону та кліматичні процеси формують складну і динамічну картину ультрафіолетового навантаження на рослинні організми. Це зумовлює необхідність дослідження фізіологічних і біохімічних реакцій рослин на УФ-В-випромінювання в умовах, що постійно змінюються, та підкреслює актуальність вивчення адаптаційних механізмів у різних видів, включно з представниками родини Salicaceae.

1.2. УФ-В як екологічний фактор: поглинання, пошкодження, АФК

Ультрафіолетове випромінювання, зокрема його діапазон УФ-В (280–320 нм), є одним із найпотужніших абіотичних факторів, що впливають на рослинні організми. Біологічна активність УФ-В зумовлена його здатністю поглинатися ключовими макромолекулами: нуклеїновими кислотами, білками та ліпідами, що призводить до фотоіндукованих змін у клітинних структурах (Reisz et al., 2014). Поглинання УФ-В викликає утворення циклобутанових піримідинових димерів та ряду інших пошкоджень ДНК, модифікації білків, окиснення мембранних ліпідів і порушення функціонування клітинних компонентів (Bornman et al., 2019; Rai & Agrawal, 2017).

Одним із ключових наслідків дії УФ-В є інтенсивне утворення активних форм кисню, включно з супероксид-аніоном, гідроксильним радикалом та пероксидом водню. Підвищення рівня АФК порушує клітинний редокс-баланс, спричиняє окиснювальний стрес, ушкодження мембран, білків та нуклеїнових кислот, а також активує сигнальні каскади, пов'язані з експресією генів стресової відповіді, індукцією антиоксидантних ферментів і запуском програмованої клітинної смерті (Rai & Agrawal, 2017; Bornman et al., 2019). У відповідь на це рослини активують ферментативні та неферментативні антиоксидантні системи, а також механізми ДНК-репарації,

зокрема фотоліази, які відновлюють УФ-індуковані пошкодження (Hui et al., 2012; Czégény et al., 2016).

У багатьох видів рослин УФ-В індукує активацію антиоксидантних ферментів, таких як супероксиддисмутаза, каталаза та пероксидази, а також стимулює синтез фенольних сполук, що виконують роль неферментативних антиоксидантів (Rai & Agrawal, 2017; Bornman et al., 2019; Csepregi & Hideg, 2018; Kataria et al., 2014). Ці процеси формують основу стійкості до УФ-стресу та визначають здатність рослин підтримувати функціонування клітинних структур у несприятливих умовах (Xie et al., 2019; Nassour & Ayash, 2021).

УФ-В негативно впливає на фотосинтетичний апарат рослин. Підвищені дози цього випромінювання можуть пригнічувати синтез хлорофілу (León-Chan et al., 2017), змінювати вміст інших пігментів (Yao et al., 2013), порушувати фотохімічні реакції в тилакоїдах і знижувати активність ферментів циклу Кальвіна (Hui et al., 2012; Hu et al., 2013). УФ-В також впливає на структуру та функціонування фотосистеми II, змінює поведінку протонів і знижує ефективність фотосинтезу (Lidon & Ramalho, 2011; Singh et al., 2012; Wang et al., 2010). У деяких випадках УФ-В спричиняє деградацію білків D1 у складі ФСII, що є однією з причин зниження квантової ефективності фотосинтезу (Fernández-Marín et al., 2020).

Сукупність цих ефектів призводить до зменшення площі листків, біомаси та продуктивності рослин (Salama et al., 2011; Zlatev et al., 2012). Дослідження показують, що навіть помірні дози УФ-В можуть змінювати морфогенез, зокрема зменшувати довжину міжвузлів, товщину листкової пластинки та швидкість росту (Ranjbarfordoei et al., 2011). У деяких видів деревних рослин УФ-В індукує зміни у структурі кутикули та клітинних стінок, що розглядається як адаптивний механізм, спрямований на зменшення проникності ультрафіолету (Fernández-Marín et al., 2020).

Вплив УФ-В поширюється і на азотний метаболізм. Під дією цього випромінювання змінюється вміст фотосинтетичних пігментів, активність ферментів азотного обміну та розподіл азоту між окремими органами рослин

(Kataria et al., 2014; Klem et al., 2022). У деяких випадках УФ-В знижує активність нітритредуктази, порушує азотний баланс і зменшує врожайність, важливо що оптимальне мінеральне живлення може частково компенсувати ці негативні ефекти (Sharma et al., 2017). Відомо що виключення УФ-компонентів із сонячного спектра сприяє посиленню росту коренів, формуванню бульбочок і підвищенню активності нітрогенази у бобових культур (Baroniya et al., 2014; Sharma & Guruprasad, 2012).

Реакції рослин на УФ-В залежать від довжини хвилі, інтенсивності опромінення, генотипу та умов середовища. Надмірні дози УФ-В зазвичай пригнічують ріст, зменшують площу листків, біомасу та врожайність, тоді як УФ-А може проявляти як стимулюючі, так і інгібуючі ефекти залежно від виду рослин і режиму опромінення (Kataria et al., 2014; Verdaguer et al., 2017). У деяких випадках підвищена температура здатна частково компенсувати інгібуючий вплив УФ-В, сприяючи перерозподілу азоту та підтриманню росту (Li et al., 2026). Крім того, адаптація до УФ-В може супроводжуватися змінами у структурі фотосинтетичних мембран, що підвищує їхню стійкість до окисдативного стресу (Fernández-Marín et al., 2020).

Таким чином, УФ-В є багатоконпонентним екологічним фактором, що поєднує прямі фотохімічні ушкодження з опосередкованими ефектами через АФК, порушення фотосинтезу та змінами метаболічних процесів. Розуміння цих механізмів є ключовим для оцінки стійкості рослин до УФ-індукованого стресу та прогнозування їхньої продуктивності в умовах сучасних кліматичних змін.

1.3. Світлосигнальні шляхи та гормональна регуляція УФ-В відповіді

Ультрафіолетове випромінювання, зокрема УФ-В (280–320 нм), є не лише потенційним стресовим чинником, але й важливим регулятором росту та розвитку рослин. Його дія інтегрується у складну систему світлосигнальних шляхів, які забезпечують адаптацію рослин до змін довкілля. Центральну роль у сприйнятті УФ-В відіграє спеціалізований фоторецептор UVR8, який є

ключовим сенсором короткохвильового ультрафіолету (Yadav et al., 2020; Podolec et al., 2021).

У неактивному стані UVR8 існує у вигляді димера, проте під дією УФ-В він дисоціює на мономер, які взаємодіють із білком COP1 у ядрі клітини. Комплекс UVR8–COP1 активує транскрипційні фактори HY5 та HYH, що регулюють експресію широкого спектра генів, пов'язаних із процесами фотоморфогенезу, синтезом захисних метаболітів та адаптацією до стресу (Podolec et al., 2021). Подальша регуляція активності UVR8 здійснюється білками RUP1 та RUP2, які сприяють повторній димеризації UVR8 і завершенню сигналу.

Світлосигнальні шляхи УФ-В тісно інтегруються з іншими регуляторними мережами, зокрема з гормональними. УФ-В впливає на метаболізм та сигнальні каскади ауксину, гіберелінів, брассиностероїдів та саліцилової кислоти, що забезпечує узгодження світлових стимулів із загальною регуляцією росту та стійкості рослин (Xie et al., 2019). Наприклад, УФ-В може пригнічувати транспорт ауксину, що впливає на ріст проростків і формування продихів, тоді як взаємодія з брассиностероїдами та гіберелінами визначає баланс між ростовими та захисними реакціями.

УФ-В-сигналізація також перетинається з регуляцією транскрипційних факторів родин MYB, BES1, BIM1, PIF4 та PIF5, які координують фотоморфогенез, розвиток листків, контроль цвітіння та адаптацію до абіотичних стресів (Podolec et al., 2021). Зокрема, PIF-фактори є важливими інтеграторами світлових та температурних сигналів, що визначає реакції рослин у змінних кліматичних умовах.

УФ-В-сигналізація не обмежується лише регуляцією росту, вона також активує синтез захисних вторинних метаболітів, зокрема флавоноїдів, фенольних кислот, антоціанів та каротиноїдів, які поглинають ультрафіолетове випромінювання та зменшують окислювальний стрес (Jadidi et al., 2023; Ali et al., 2024).

Таким чином, світлосигнальні та гормональні шляхи формують інтегровану систему регуляції, яка дозволяє рослинам не лише мінімізувати ушкодження від УФ-В, але й використовувати дане випромінення як інформаційний сигнал для оптимізації росту, розвитку й стійкості. Розуміння цих механізмів є ключовим для оцінки адаптаційного потенціалу різних видів, зокрема представників родини Salicaceae, у контексті сучасних кліматичних змін.

1.4. Фенольні сполуки та флавоноїди як ключові УФ-В-захисні метаболіти

Одним із найважливіших механізмів адаптації рослин до ультрафіолетового випромінювання є зміни у синтезі та накопиченні фенольних сполук. Феноли та поліфеноли становлять великі групи вторинних метаболітів, що формуються переважно через фенілпропаноїдний та полікетидний шляхи й охоплюють широкий спектр структур: від простих фенольних кислот до складних полімерів, таких як лігнін, суберин і спорополенін (Naikoo et al., 2019). До фенольних сполук належать і флавоноїди - одна з найбільш різноманітних і функціонально важливих груп поліфенолів, що включає флавони, флавоноли, флаванони, антоціани, халкони та інші похідні (Patil et al., 2024).

Фенольні сполуки виконують широкий спектр функцій у рослин: регулюють ріст і розвиток, контролюють транспорт ауксину, забезпечують пігментацію квітів і плодів, беруть участь у проростанні пилку, формуванні симбіотичних взаємодій із мікроорганізмами, зокрема з азотфіксувальними бактеріями, де вони виступають сигнальними молекулами, що ініціюють утворення бульбочок (Csepregi et al., 2017). Важливою є їхня роль у стійкості до біотичних і абіотичних стресів, де вони діють як антиоксиданти, фітоалексини та алелохімікати (Csepregi & Hideg, 2018).

У контексті УФ-В випромінювання фенольні сполуки виконують функцію природних фільтрів, що поглинають короткохвильову частину

спектра та зменшують проникнення УФ-В у внутрішні тканини рослин. Найефективнішими серед них є флавоноїди, особливо флавоноли та антоціани, які мають високу здатність поглинати ультрафіолет у діапазонах 250–270 нм та 335–360 нм (Cеровіс et al., 2008). Ці сполуки накопичуються переважно в епідермісі, гіподермі та молодих меристемах, де формують захисний бар'єр, що зменшує пошкодження ДНК, білків і мембран, а також нейтралізує активні форми кисню, утворені під дією УФ-В (Csepregi & Hideg, 2018; Naikoo et al., 2019).

Підвищений синтез флавонолів, антоціанів та інших поліфенолів під впливом УФ-випромінювання є добре задокументованим явищем. Виключення УФ-компонентів із сонячного спектра знижувало вміст фенольних сполук у пшениці (Kataria et al., 2012), а також рівні антоціанів і флавоноїдів у сої (Zhang et al., 2014). Навпаки, додаткове УФ-опромінення стимулювало накопичення флавоноїдів у листках салату, що супроводжувалося підвищенням антиоксидантної активності (Zhang et al., 2023). Подібні реакції спостерігалися у винограду, де УФ-В збільшував вміст флавонолів і антоціанів у шкірці ягід (Martínez-Lüscher et al., 2014), а також у *Silene littorea* Brot., де УФ-випромінювання сприяло накопиченню антоціанів і фенольних сполук у всіх вегетативних органах (Del Valle et al., 2020).

У плодах персика УФ-В спричиняв перебудову фенольного профілю та активацію генів фенілпропаноїдного шляху (Santin et al., 2018), тоді як у черешні короткочасне УФ-опромінення підвищувало вміст антоціанів у шкірці плодів (Şahin et al., 2021). У тканинних культурах та проростках бобових УФ-В посилював синтез ізофлавонів у сої (Wang et al., 2023), тоді як УФ-А стимулював накопичення флавонолів у калусі люцерни (Lim et al., 2021). У *Vigna mungo* L., та *Abrus precatorius* L., УФ-випромінювання збільшувало вміст вільних фенолів і танінів (Doss et al., 2022). Подібні результати отримано і для сої, де УФ-В активував ферменти фенілпропаноїдного шляху, включно з фенілаланін-амоніаліазою та халконсинтазою (Li et al., 2024).

Окремі дослідження демонструють, що накопичення флавоноїдів під дією УФ-В може мати не лише захисний, але й сигнальний характер, впливаючи на регуляцію росту, фотоморфогенез та взаємодію з іншими стресовими факторами (Patil et al., 2024). У високогірних видів, таких як *Sinopodophyllum hexandrum*, УФ-В індукує синтез специфічних флавоноїдів, що забезпечують адаптацію до екстремальних умов середовища (Zhao et al., 2023). Це свідчить про те, що фенольний профіль є не лише маркером стресу, але й важливим елементом екологічної пластичності.

Таким чином, фенольні сполуки та флавоноїди є ключовими компонентами адаптації рослин до УФ-В випромінювання. Вони забезпечують поглинання ультрафіолету, зменшують окислювальний стрес, стабілізують клітинні структури та беруть участь у регуляції широкого спектра фізіологічних процесів. Їхня роль є особливо важливою для видів, що зазнають інтенсивного ультрафіолетового навантаження, включно з представниками родини Salicaceae, які характеризуються високою здатністю до накопичення поліфенолів і значним адаптаційним потенціалом.

1.5. Саліцилова кислота у відповіді на УФ-В

Саліцилова кислота є низькомолекулярним фенольним фітогормоном, що виконує важливі регуляторні функції у рості, розвитку та формуванні стійкості рослин до стресових чинників (Loake & Grant, 2007). Її роль у захисті від біотичних агентів, зокрема у формуванні системної набутої резистентності, добре встановлена (Loake & Grant, 2007), однак дедалі більше даних свідчить про ключову участь саліцилової кислоти у відповідях на абіотичні стреси, включно з ультрафіолетовим випромінюванням (Hara et al., 2012; Wani et al., 2017; Ullah et al., 2023).

Підвищені рівні УФ-В спричиняють інтенсивне утворення активних форм кисню, які порушують клітинний редокс-баланс і можуть ушкоджувати мембрани, білки та нуклеїнові кислоти (Bornman et al., 2019; Rai & Agrawal, 2017). У відповідь на це в рослин індукується накопичення ендогенної саліцилової кислоти, яка є важливим компонентом адаптивної сигнальної

відповіді на оксидативний стрес (Hara et al., 2012; Wani et al., 2017; Ullah et al., 2023). Біосинтез саліцилової кислоти пов'язаний із шляхами через ізохоризмат та фенілаланін, регуляція яких здійснюється ферментами фенілаланін-амоніаліазою та бензойною кислотою гідроксилазою (Chen et al., 2009; Salinas et al., 2024). Метаболічні дослідження показують, що обидва шляхи можуть робити внесок у формування пулу саліцилової кислоти залежно від виду, органа та умов середовища (Chen et al., 2009; Ullah et al., 2023).

Підвищення рівня саліцилової кислоти супроводжується активацією антиоксидантних систем, включно зі збільшенням активності супероксиддисмутази, каталази, пероксидаз та глутатіонпероксидази, а також накопиченням низькомолекулярних антиоксидантів (Wani et al., 2017; Ullah et al., 2023). Показано, що саліцилова кислота модулює експресію генів, пов'язаних із антиоксидантним захистом, і тим самим зменшує інтенсивність окислювального стресу, спричиненого УФ-В (Hara et al., 2012; Wani et al., 2017). Таким чином, саліцилова кислота інтегрує АФК-сигналізацію з гормональною регуляцією та метаболічними перебудовами, спрямованими на підтримання клітинного гомеостазу (Ullah et al., 2023).

Дія саліцилової кислоти є дозозалежною: оптимальні концентрації підвищують стійкість до ультрафіолетового випромінювання, тоді як надмірне накопичення може посилювати оксидативні процеси та індукувати програмовану клітинну смерть (Wani et al., 2017; Ullah et al., 2023). Експериментальні дані підтверджують цю дуальність. У ячменю УФ-В підвищував вміст саліцилової кислоти у листках і коренях, а попереднє УФ-опромінення забезпечувало перехресну стійкість до водного дефіциту, що вказує на роль саліцилової кислоти у формуванні стрес-праймінгу (Bandurska & Cieślak, 2013). У рослин гороху екзогенна саліцилова кислота частково компенсувала негативний вплив УФ-В на ріст і фотосинтез, зменшуючи ушкодження фотосинтетичного апарату та посилюючи антиоксидантний захист (Martel & Qaderi, 2016). У томатів УФ-випромінювання посилювало сигнальний шлях саліцилової кислоти і підвищувало стійкість до *Pseudomonas*

syringae у мутантів із порушеним синтезом жасмонової кислоти, природнього антагоніста синтезу саліцилової кислоти (Escobar-Bravo et al., 2019). У культурі розмарину поєднання УФ-опромінення з екзогенною саліциловою кислотою стимулювало вегетативний ріст, накопичення пігментів та посилення антиоксидантної активності (Nasseralla & Almukhtar, 2023).

Саліцилова кислота також взаємодіє з іншими гормональними сигналами, зокрема з вищезгаданою жасмоновою кислотою та етиленом, що визначає баланс між захисними реакціями та програмованою клітинною смертю (Hara et al., 2012; Wani et al., 2017). Така гормональна координація дозволяє рослинам тонко налаштовувати свої реакції залежно від рівня стресу та фізіологічного стану тканин. Крім того, саліцилова кислота впливає на фотосинтетичну активність, регуляцію продихів і стабільність фотосинтетичного апарату, сприяючи підтриманню продуктивності рослин за умов надмірного УФ-випромінювання (Hara et al., 2012; Wani et al., 2017; Ullah et al., 2023).

У деревних видів, включно з представниками родини Salicaceae, саліцилова кислота відіграє особливо важливу роль. У тополь встановлено тісний зв'язок між рівнем саліцилової кислоти та синтезом саліциноїдів: характерних фенольних глікозидів, що беруть участь у стресових реакціях і захисті від ушкоджень (Gordon et al., 2022). Сезонна динаміка саліцилової кислоти у *Populus* свідчить про її участь у регуляції ростових процесів, фотосинтетичної активності та стійкості до абіотичних факторів (Zhang et al., 2024). Методичні підходи до кількісного визначення саліцилової кислоти, зокрема високоефективна рідинна хроматографія та флуориметричні методи, дозволяють детально аналізувати її динаміку за різних умов стресу (Warrier et al., 2013), що є важливим для інтерпретації експериментальних даних.

Таким чином, саліцилова кислота є центральним компонентом адаптаційної відповіді рослин на УФ-В, інтегруючи антиоксидантний захист, гормональну регуляцію, фотосинтетичну стабільність та формування стрес-праймінгу. Її роль є особливо важливою для видів, що зазнають

інтенсивного ультрафіолетового навантаження, включно з представниками родини Salicaceae, які характеризуються високою чутливістю до змін у фенольному та гормональному метаболізмі (Gordon et al., 2022; Zhang et al., 2024).

1.6. Біологічні, екологічні та біоенергетичні особливості *Populus* і *Salix* та їх реакції на УФ-В

Родина Salicaceae, до якої належать тополі (*Populus*) та верби (*Salix*), вирізняється високою екологічною пластичністю, швидкими темпами росту, значною продуктивністю та широким спектром біологічних властивостей, що робить її однією з найперспективніших груп деревних рослин для біоенергетики, фіторемедіації, фармакології та біотехнологій. Представники цієї родини поєднують високу продуктивність накопичення біомаси, здатність до швидкого відновлення, глибоку кореневу систему, інтенсивну транспірацію та багатий набір вторинних метаболітів, що забезпечує їм значну екологічну стійкість і функціональну різноманітність (Roviello, 2025; Tawfeek et al., 2021).

Завдяки широкому ареалу, високій генетичній мінливості та здатності до гібридизації *Populus* і *Salix* демонструють значні відмінності у фізіолого-біохімічних характеристиках, що дозволяє відбирати генотипи з підвищеною продуктивністю або стійкістю до стресів (Ren et al., 2010; Khoma et al., 2021). У природних умовах ці види часто зростають у середовищах із високою інсоляцією, періодичними посухами, коливаннями температури та антропогенним навантаженням, що сприяло формуванню ефективних механізмів адаптації, включно з реакціями на ультрафіолетове випромінювання.

1.6.1 Біоенергетичний потенціал та продуктивність

Тополі та верби є одними з найважливіших деревних культур для виробництва біомаси. Їхня висока швидкість росту, здатність до багаторазового відростання після зрізання та ефективне використання ресурсів роблять їх ключовими видами для короткоротаційних плантацій,

спрямованих на отримання деревної біомаси для енергетичних потреб (Amichev et al., 2014; Dimitriou & Mola-Yudego, 2017).

Верби характеризуються високою врожайністю та значним виходом деревини, придатної для виробництва твердого палива, біоетанолу та метанолу (Stolarski et al., 2013; Dou et al., 2016; Volk et al., 2016). У польових умовах окремі клони демонструють стабільно високі показники росту та біомасопроодуктивності, що підтверджено для низки гібридів *Salix purpurea* × *S. daphnoides* (Warmiński et al., 2021).

В Україні перспективними є високопродуктивні клони, зокрема верба ‘Житомирська-1’, яка поєднує швидкий ріст, стійкість до стресів та значний потенціал для біоенергетичного використання (Kutsokon et al., 2022). Подібні властивості демонструють і тополі, зокрема *Populus pyramidalis* × *P. laurifolia* (‘Новоберлінська-3’), які характеризуються високою адаптивністю та швидким приростом біомаси.

Додатковим фактором, що підсилює біоенергетичний потенціал *Salicaceae*, є їхня особливість до утворення значної частки кори, багатой на фенольні сполуки та лігнін, що підвищує теплотворну здатність біомаси (Warmiński et al., 2021).

1.6.2 Фіторемедіаційний потенціал

Представники *Salicaceae* широко застосовуються у фіторемедіації завдяки здатності поглинати та акумулювати важкі метали, органічні забруднювачі та інші токсиканти. Глибока коренева система, висока транспірація та активна взаємодія з мікробіотою ґрунту забезпечують ефективне вилучення забруднювачів із деградованих територій (Guarino et al., 2018; Van Slycken et al., 2013).

У роботі авторів (Guarino et al. 2018) показано, що інокуляція ризосферними мікроорганізмами значно підвищує здатність *Salix purpurea* до акумуляції кадмію, свинцю, цинку та арсену, що супроводжується активацією антиоксидантних ферментів. Це робить верби одними з найефективніших деревних видів для очищення забруднених ґрунтів.

Тополі також демонструють високий потенціал у фіторе mediaції, зокрема завдяки швидкому росту, великій листовій поверхні та здатності до транспіраційного потоку, що сприяє переміщенню забруднювачів у надземні органи (Ramos et al., 2019). У деяких видів *Populus* встановлено здатність до поглинання органічних токсикантів, включно з поліциклічними ароматичними вуглеводнями та хлорорганічними сполуками (He et al., 2023).

Генотипова мінливість відіграє ключову роль у фіторе mediaційній ефективності. Різні клони *Populus* та *Salix* демонструють суттєві відмінності у здатності до акумуляції металів, що пов'язано з особливостями кореневої архітектури, активністю транспортерів та рівнем антиоксидантного захисту (Ren et al., 2010; Khoma et al., 2021).

Додатково, сучасні дослідження показують, що УФ-В може модулювати фіторе mediaційні властивості Salicaceae, зокрема підвищувати здатність тополь до акумуляції кадмію (He et al., 2023), що свідчить про потенційний синергізм між ультрафіолетовим стресом та детоксикаційними механізмами.

1.6.3 Фармакологічні та біохімічні властивості

Верби та тополі містять широкий спектр біологічно активних сполук, включно з фенольними кислотами, флавоноїдами, танінами, саліцином, рутином, хлорогеновою кислотою, епікатехіном та іншими поліфенольними метаболітами. Ці сполуки проявляють антиоксидантні, протизапальні, антибактеріальні, антигіпертензивні та нейропротекторні властивості (Tawfeek et al., 2021; Ramos et al., 2019).

Порівняльні фітохімічні дослідження корейських видів *Salix* виявили значну міжвидову варіабельність у вмісті маркерних сполук, зокрема дигідроміріцетину - флавоноїду, що проявляє виражену антибактеріальну активність проти *Staphylococcus aureus* (Jang et al., 2023). Це свідчить про високий потенціал представників роду *Salix* як джерела природних антибактеріальних агентів.

Екстракти кори *Salix atrocinerea*, *S. fragilis* та *S. viminalis* демонструють високу антиоксидантну та антигіпертензивну активність, що робить їх

перспективними для використання у фармацевтичній та косметичній промисловості (Ramos et al., 2019). Дослідження показують, що поліфенольні екстракти цих видів здатні інгібувати ангіотензинперетворювальний фермент, знижувати рівень окисного стресу та модулювати запальні реакції.

Крім того, низка видів роду *Salix* містить сполуки, здатні інгібувати ацетилхолінестеразу, що відкриває можливості їх застосування як природних нейропротекторів (Gligorić et al., 2019). Такі властивості є особливо цінними у контексті пошуку природних засобів для профілактики нейродегенеративних захворювань.

Загалом, хімічний склад представників *Populus* і *Salix* характеризується високою концентрацією фенольних глікозидів, флавонолів та катехінів, що визначає їхню фармакологічну активність і робить ці роди важливими джерелами біологічно активних речовин для медицини, ветеринарії та харчової промисловості.

1.6.4 Стійкість до абіотичних стресів

Тополі та верби демонструють високу стійкість до різних абіотичних стресів, включно з посухою, засоленням, температурними коливаннями, забрудненням ґрунтів та надмірною інсоляцією. У дослідженні Khoma et al. (2021) показано, що представники родини Salicaceae здатні підтримувати фізіологічну активність за умов водного дефіциту, що супроводжується підвищенням вмісту проліну, активацією антиоксидантних ферментів та стабілізацією мембранних структур.

Деякі види та клони демонструють значні відмінності у стійкості залежно від походження та генотипу. Це підтверджено для популяцій *Populus* з різних висотних поясів, де рослини з високогірних регіонів характеризуються підвищеною толерантністю до низьких температур і високої інсоляції (Ren et al., 2010).

Генотипова мінливість відіграє ключову роль у формуванні стійкості до стресів. Дослідження показують, що різні клони *Populus* і *Salix* відрізняються

за активністю антиоксидантних ферментів, вмістом фенольних сполук, ефективністю транспірації та здатністю підтримувати фотосинтетичну активність за несприятливих умов (Khoma et al., 2021; Kutsokon et al., 2022).

Завдяки поєднанню структурних, фізіологічних та біохімічних механізмів представники Salicaceae здатні ефективно адаптуватися до широкого спектра абіотичних факторів, що робить їх перспективними для використання в умовах кліматичних змін та деградованих екосистем.

1.6.5 Реакції *Populus* і *Salix* на УФ-В

Попри значну кількість досліджень впливу УФ-В на трав'янисті рослини, реакції деревних видів, зокрема представників родини Salicaceae, залишаються недостатньо вивченими. Наявні дані свідчать, що УФ-В може спричиняти зміни у пігментному складі, фотосинтетичній активності, структурі клітинних компонентів та метаболізмі вторинних сполук у тополь і верб.

У деяких випадках УФ-В стимулює накопичення фенольних метаболітів, що підвищує антиоксидантний потенціал і стійкість до окислювального стресу (Wong et al., 2022; Gourlay et al., 2022). У гібридів тополь, дефектних за біосинтезом лігніну, УФ-В індукує компенсаторні метаболічні зміни, спрямовані на підвищення антиоксидантного захисту, включно з посиленням синтезу флавоноїдів та фенольних кислот (Wong et al., 2022).

У попередніх дослідженнях також показано, що УФ-В може модулювати поглинання та накопичення важких металів у тополь, зокрема підвищувати здатність до акумуляції кадмію (He et al., 2023). Це свідчить про потенційний синергізм між ультрафіолетовим стресом та фіторемедіаційними властивостями представників Salicaceae, що може мати практичне значення для очищення забруднених територій.

Загалом, реакції *Populus* і *Salix* на УФ-В включають комплекс структурних, фізіологічних та метаболічних змін, спрямованих на зменшення

фотоокиснювальних ушкоджень і підтримання функціональної стабільності клітин.

1.7. Фізіологічні та біохімічні реакції рослин на абіотичні стресові фактори

1.7.1. Універсальні механізми стресової відповіді: АФК, редокс-баланс, сигнальні каскади

Адаптація рослин до абіотичних стресів ґрунтується на універсальних механізмах, що забезпечують підтримання клітинного гомеостазу та мінімізацію ушкоджень. Незалежно від природи стресора: дефіциту води, надлишку солей, температурних екстремумів, токсичних металів, іонізуючого чи ультрафіолетового випромінювання первинною реакцією є зміна редокс-стану клітини та інтенсифікація утворення активних форм кисню (Хіе et al., 2019; Nassour & Ayash, 2021). АФК включають супероксид-аніон, гідроксильний радикал, пероксид водню та синглетний кисень, які формуються у хлоропластах, мітохондріях, пероксисомах і плазматичній мембрані.

АФК виконують подвійну роль: з одного боку, вони є ушкоджувальними агентами, що окиснюють білки, ліпіди та нуклеїнові кислоти; з іншого виступають сигнальними молекулами, які координують перебудову метаболізму, активацію антиоксидантних систем і гормональних каскадів (Naikoo et al., 2019; Zlatev et al., 2012). АФК-сигналізація тісно пов'язана з Ca^{2+} -сигналами, NO-сигналізацією та активацією MAP-кіназ, що забезпечує швидку передачу інформації про стресовий вплив у різні клітинні компартменти.

Підвищення рівня АФК активує ферментативні антиоксидантні системи: супероксиддисмутази, каталази, пероксидази, глутатіонредуктази, а також неферментативні антиоксиданти, такі як аскорбат, глутатіон, токоферолі та фенольні сполуки. Ці компоненти формують редокс-мережу, яка підтримує баланс між утворенням і детоксикацією АФК та запобігає переходу

сигнального оксидативного імпульсу у неконтрольований окиснювальний стрес.

Універсальність цих механізмів пояснює, чому різні абіотичні стреси викликають подібні фізіолого-біохімічні реакції. АФК-залежні сигнальні каскади інтегруються з гормональною регуляцією: абсцизовою кислотою, саліциловою кислотою, жасмоновою кислотою та етиленом, що забезпечує узгоджену перебудову метаболізму, регуляцію експресії генів і формування адаптивних відповідей. Саме ця інтеграція лежить в основі явища крос-толерантності, коли вплив одного стресора підвищує стійкість до інших.

1.7.2. Водний дефіцит

Водний дефіцит є одним із найпоширеніших абіотичних стресів, що порушує водний баланс рослин і призводить до глибоких фізіолого-біохімічних змін. Першою реакцією на нестачу води є зниження тургору та порушення транспіраційного потоку, що супроводжується зменшенням інтенсивності фотосинтезу, закриттям продихів і зниженням активності ферментів циклу Кальвіна (Fernández Marín et al., 2020; Khoma et al., 2021). Обмеження транспірації спрямоване на збереження води, однак водночас зменшує надходження CO₂, що поглиблює дисбаланс між світловими та темновими реакціями фотосинтезу та сприяє утворенню активних форм кисню.

Одним із ключових механізмів адаптації до водного дефіциту є осморегуляція, яка включає накопичення низькомолекулярних осмопротекторів - проліну, гліцину бетаїну, цукрів та поліолів. Пролін виконує кілька функцій: стабілізує білки та мембрани, зменшує токсичність АФК і підтримує осмотичний потенціал клітини (Khoma et al., 2021). Паралельно відбувається перебудова ліпідного складу мембран, що забезпечує їхню стабільність за умов дегідратації.

За умов водного дефіциту в клітинах рослин відбуваються характерні структурні зміни, пов'язані з дегідратацією. Зокрема, спостерігаються модифікації у вторинній структурі білків, що проявляється у зміні

співвідношення амідних компонентів, а також перебудова ліпідних і вуглеводних фракцій, які відповідають за стабільність мембран і клітинних стінок (Ogbaga et al., 2017; Willick et al., 2018). Такі зміни відображають адаптивну перебудову клітинних структур у напрямку підвищення їхньої стійкості до дегідратації та зменшення проникності мембран.

У сукупності ці процеси формують комплексну адаптивну відповідь, що дозволяє рослинам підтримувати життєздатність за умов обмеженої доступності води та мінімізувати ушкодження, спричинені оксидативним і осмотичним стресом.

1.7.3. Солевий стрес: іонна токсичність, Na^+/K^+ баланс, клітинні стінки

Солестрес є одним із найпоширеніших абіотичних факторів, що поєднує осмотичний стрес та іонну токсичність, спричинену надмірним накопиченням Na^+ і Cl^- у тканинах рослин. Першою реакцією на підвищену солоність є зниження водного потенціалу ґрунту, що порушує водний баланс рослин і призводить до швидкого зменшення тургору та інтенсивності фотосинтезу (Nikalje et al., 2019). Одночасно надлишок Na^+ витісняє K^+ із цитозолу, порушуючи функціонування ферментів, стабільність білків і роботу фотосинтетичного апарату.

Підтримання іонного гомеостазу Na^+/K^+ є ключовим механізмом адаптації до солестресу. Рослини активують плазматичні та тонопластні транспортери, зокрема SOS1, NHX1 та НКТ-транспортери, які забезпечують виведення Na^+ з цитозолу, його секвестрацію у вакуолях або обмеження надходження в корінь. Ці процеси підтримують оптимальний рівень K^+ , необхідний для роботи ферментів, регуляції осмотичного потенціалу та стабільності білково-ліпідних комплексів мембран.

Солестрес також спричиняє глибокі зміни у структурі клітинних стінок і мембран. За умов високої концентрації солей відбувається модифікація вуглеводних компонентів клітинної стінки, зокрема пектинів і целюлози, що підвищує її жорсткість і бар'єрні властивості (Nikalje et al., 2019). Паралельно

змінюється склад мембранних ліпідів, що впливає на їхню плинність і проникність та сприяє зменшенню надходження Na^+ у клітину (Yun et al., 2024). Такі структурні перебудови підвищують стабільність клітинних оболонок і допомагають рослинам зберігати функціональність за умов надмірної іонної концентрації.

У відповідь на іонну токсичність рослини також активують антиоксидантні системи, оскільки надлишок Na^+ індукуює утворення активних форм кисню, що ушкоджують білки, ліпіди та нуклеїнові кислоти. У сукупності ці процеси формують комплексну адаптивну відповідь, яка дозволяє рослинам підтримувати іонний баланс, стабільність мембран і функціонування клітинних структур за умов солестресу.

1.7.4. Важкі метали

Важкі метали є одними з найтоксичніших абіотичних стресорів, оскільки вони здатні накопичуватися в рослинних тканинах, порушувати функціонування клітинних структур і спричиняти інтенсивне утворення активних форм кисню (АФК) (Xie et al., 2019). Метали, такі як Mn, Hg, Cu, Cd та Fe, взаємодіють із білками, нуклеїновими кислотами та мембранними ліпідами, індукуючи окиснювальний стрес, порушення іонного гомеостазу та дегградацію клітинних компонентів (Sharma & Uttam, 2016; Zhao et al., 2013; Sharma & Uttam, 2017a; Yu et al., 2020). Порушення функціонування хлоропластів і мітохондрій під дією важких металів додатково посилює утворення АФК і запускає каскади окиснювального ушкодження, що поглиблює токсичний вплив на клітини (Xie et al., 2019). Особливо небезпечними є Cd і Hg, які не мають фізіологічних функцій і навіть у низьких концентраціях викликають значні ушкодження.

Важкі метали спричиняють глибокі структурні зміни в клітинах рослин, насамперед через інтенсивне утворення активних форм кисню, що ушкоджують білки, ліпіди та нуклеїнові кислоти. Одним із характерних механізмів їхньої токсичності є здатність заміщувати есенціальні катіони у ферментах та структурних білках, що призводить до втрати їхньої активності

та порушення просторової конфігурації білкових доменів, що узгоджується з даними про деградацію білкових структур, пов'язану з окисненням амінокислотних залишків та зниженням активності ферментів (Sharma & Uttam, 2016; Zhao et al., 2013). Паралельно відбуваються зміни у фосфатних групах нуклеїнових кислот, що свідчить про ушкодження ДНК та РНК і порушення процесів реплікації та транскрипції (Sharma & Uttam, 2017a; Yu et al., 2020). Значні зміни спостерігаються і в ліпідних компонентах мембран: надлишок металів індукує пероксидацію ненасичених жирних кислот, що призводить до втрати мембранної цілісності, зниження плинності та порушення функціонування мембранних білків (Sharma & Uttam, 2017b; Sharma & Uttam, 2018).

У сукупності реакції на важкі метали включають активацію антиоксидантних систем, перебудову мембран та зміни у білковому профілі, що дозволяє рослинам частково компенсувати токсичний вплив і підтримувати життєздатність у забруднених середовищах.

1.7.5. Високі температури

Високі температури є одним із найпоширеніших абіотичних стресорів, що порушують функціонування клітинних структур і метаболічних процесів рослин. Підвищення температури призводить до денатурації білків, дестабілізації мембранних ліпідів, порушення роботи фотосинтетичного апарату та інтенсифікації утворення активних форм кисню (Reisz et al., 2014; Fernández Marín et al., 2020). Одним із перших проявів теплового стресу є зміна плинності мембран, оскільки висока температура спричиняє перехід ліпідів у більш рідкий стан, що порушує роботу мембранних білків і транспортних систем.

Порушення білкових структур під дією тепла супроводжується втратою ферментативної активності, агрегацією білків та зниженням ефективності фотосинтетичних реакцій. Особливо чутливими є білки фотосистеми II, зокрема білок D1, деградація якого призводить до зниження квантової ефективності фотосинтезу та порушення електронного транспорту (Fernández

Marín et al., 2020). Високі температури також впливають на роботу мітохондрій, посилюючи утворення АФК і поглиблюючи оксидативний стрес.

У відповідь на тепловий стрес рослини активують білки теплового шоку - HSP70, HSP90, HSP101 та інші, які виконують роль молекулярних шаперонів, стабілізують білки, запобігають їхній агрегації та сприяють відновленню нативної конформації (Lahlali et al., 2014; Liu et al., 2018). Паралельно відбувається перебудова ліпідного складу мембран, зокрема збільшення частки насичених жирних кислот, що підвищує їхню термостабільність (Osman et al., 2022). Комплекс цих реакцій: стабілізація білків, перебудова мембран, активація антиоксидантних систем і теплошоківих білків забезпечує рослинам здатність підтримувати життєздатність за умов високих температур та мінімізувати ушкодження, спричинені тепловим і оксидативним стресом.

1.7.6. Іонізуюче випромінювання

Іонізуюче випромінювання є одним із найпотужніших абіотичних стресорів, оскільки воно здатне безпосередньо ушкоджувати макромолекули, насамперед ДНК, білки та мембранні ліпіди. На відміну від більшості інших стресових факторів, дія іонізуючого випромінювання супроводжується утворенням первинних і вторинних радіаційно-індукованих ушкоджень, включно з одно- та дволанцюговими розривами ДНК, модифікаціями азотистих основ і формуванням окиснених нуклеотидів, таких як 8-оксогуанін (Reisz et al., 2014). Ці ушкодження порушують стабільність геному, інгібують реплікацію та транскрипцію й активують механізми контролю клітинного циклу.

Одним із ключових наслідків дії іонізуючого випромінювання є інтенсивне утворення активних форм кисню, що поглиблює оксидативний стрес і спричиняє ушкодження білків та ліпідів. У відповідь рослини активують антиоксидантні системи, посилюють синтез фенольних сполук і перебудовують білковий профіль, що сприяє зменшенню токсичності АФК та стабілізації клітинних структур (Kryvokhyzha et al., 2024; Sokolova et al., 2023).

Паралельно запускаються механізми репарації ДНК, включно з шляхами базової та нуклеотидної ексцизійної репарації, а також гомологічною рекомбінацією, які забезпечують відновлення радіаційно-індукованих ушкоджень.

Хронічний вплив іонізуючого випромінювання може призводити до геномної нестабільності, що проявляється у підвищеній частоті мутацій, змінах у структурі хроматину та активації довготривалих захисних реакцій, включно з посиленням антиоксидантного захисту та модифікаціями клітинних стінок (Kryvokhyzha et al., 2024; Sokolova et al., 2024). Такі реакції демонструють універсальність механізмів стресової відповіді рослин, у яких поєднуються репараційні, антиоксидантні та метаболічні процеси, спрямовані на підтримання життєздатності за умов радіаційного навантаження.

1.7.7. Крос-толерантність

Крос-толерантність є однією з ключових властивостей рослин, що забезпечує їхню здатність адаптуватися до комплексних і змінних умов довкілля. Це явище полягає в тому, що вплив одного абіотичного стресора підвищує стійкість рослин до інших, навіть якщо вони мають іншу природу. Основою крос-толерантності є активація спільних сигнальних шляхів, передусім АФК-залежних каскадів, фенольного метаболізму та гормональної регуляції (Naikoo et al., 2019; Zlatev et al., 2012). Помірне підвищення рівня активних форм кисню виступає не лише ушкоджувальним чинником, але й важливим сигнальним імпульсом, що запускає антиоксидантні системи, перебудову метаболізму та активацію генів стресової відповіді.

Важливу роль у формуванні крос-толерантності відіграють гормони стресу, зокрема абсцизова кислота, саліцилова кислота, жасмонова кислота та етилен. Їхня взаємодія визначає характер адаптивних реакцій, включно з регуляцією прорихів, синтезом фенольних сполук, змінами у структурі клітинних стінок та активацією білків теплового шоку. Значний внесок мають також епігенетичні механізми, такі як метилювання ДНК та модифікації

гістонів, які забезпечують формування «стресової пам'яті» та підвищують ефективність відповіді на повторні стресові впливи.

Ультрафіолетове випромінювання, особливо УФ-В, є одним із найефективніших природних «праймерів» крос-толерантності. Помірні дози УФ-В індукують оксидативний сигнал, який не спричиняє критичних ушкоджень, але активує антиоксидантні ферменти, фенольний шлях і саліцилову кислоту, що підвищує стійкість рослин до посухи, високих температур, солестресу та токсичних металів (Jansen et al., 1998; Kataria et al., 2014; Csepregi & Hideg, 2018; Ali et al., 2023). Дослідження комбінованої дії УФ-В з іншими стресами показують, що попередній вплив УФ-В може як посилювати, так і пом'якшувати ефекти інших факторів залежно від інтенсивності та тривалості опромінення. Зокрема, підсилення стресових ефектів описано у ряді робіт (Singh et al. 2012, Singh et al. 2015, Martel & Qaderi 2016), тоді як пом'якшення негативного впливу інших факторів продемонстровано у багатьох інших дослідженнях (Bandurska & Cieślak 2013, Del Valle et al. 2020, He et al. 2023, Klem et al. 2022).

Таким чином, крос-толерантність є результатом інтеграції редокс-сигналів, гормональної регуляції, фенольного метаболізму та епігенетичних змін.

1.8 Сучасні підходи FTIR-спектроскопії у вивченні адаптаційних реакцій рослин

1.8.1 Вступ до FTIR-спектроскопії у дослідженні листя тополі та верби

Інфрачервона спектроскопія з перетворенням Фур'є (FTIR) є одним із найбільш інформативних методів для комплексного аналізу хімічного складу рослинних тканин, оскільки дозволяє одночасно оцінювати широкий спектр органічних сполук: ліпідів, білків, нуклеїнових кислот, полісахаридів та фенольних компонентів клітинної стінки. На відміну від хроматографічних або мас-спектрометричних методів, FTIR забезпечує швидке отримання інтегрального спектрального профілю без складної підготовки зразків, що

робить його ефективним інструментом у фізіології рослин та екологічній біохімії (Heredia Guerrero et al., 2014; Schwanninger et al., 2004).

Особливе значення має модифікація ATR-FTIR (attenuated total reflectance), яка дозволяє реєструвати спектри без руйнування зразка та з мінімальною підготовкою. За даними літератури, ATR-FTIR є чутливим до поверхневих шарів листка - кутикули, епідермальних клітин та зовнішніх зон мезофілу, які першими реагують на дію ультрафіолетового випромінювання та інших абіотичних стресорів (Heredia Guerrero et al., 2014). Це робить метод особливо корисним для виявлення ранніх біохімічних зрушень, що передують видимим морфологічним змінам.

FTIR-спектри містять характерні смуги поглинання, пов'язані з коливаннями хімічних зв'язків у різних класах біомолекул. Валентні коливання метиленових груп ліпідів ($2910\text{--}2930$ та $2845\text{--}2865\text{ см}^{-1}$) відображають стан кутикулярних восків і мембранних компонентів (Heredia Guerrero et al., 2014). Білкові смуги Амід I та Амід II є чутливими до змін вторинної структури білків (Barnés Calle et al., 2026; Kaur et al., 2024). Діапазон $1240\text{--}1260\text{ см}^{-1}$ відповідає фосфатним групам нуклеїнових кислот, що дозволяє оцінювати їхній структурний стан та гідратацію (Zucchiatti et al., 2016; Sofińska et al., 2020). Низькочастотні області спектра містять інформацію про полісахариди клітинної стінки: целюлозу, геміцелюлози, крохмаль, а також про лігнін і фенілпропаноїдні сполуки (Schwanninger et al., 2004; Pandey & Pitman, 2003; Warren et al., 2013; Barnes et al., 2023).

Для деревних порід родини Salicaceae FTIR-спектроскопія є особливо цінною, оскільки їхні листки характеризуються високим вмістом фенольних метаболітів, активною динамікою лігніфікації та чутливістю до екологічних стресорів. FTIR дозволяє реєструвати зміни у структурі клітинної стінки, білковому та ліпідному метаболізмі, що є ключовими елементами адаптації тополі та верби до ультрафіолетового випромінювання.

1.8.2 Переваги та обмеження ATR-FTIR

ATR-FTIR має низку переваг, які роблять його одним із найефективніших методів для аналізу структурних і метаболічних змін у листках рослин. До ключових переваг належать можливість реєстрації спектрів без руйнування зразка, висока відтворюваність та здатність одночасно оцінювати кілька класів біомолекул (Barnés Calle et al., 2026; Kaur et al., 2024). За даними літератури, ATR-FTIR є особливо чутливим до ліпідних компонентів кутикули, білкових доменів епідермальних клітин та поверхневих полісахаридів, що дозволяє виявляти ранні ознаки стресових реакцій, включно з тими, що індукуються УФ-В (Heredia Guerrero et al., 2014).

Метод широко застосовується для аналізу структури білків, нуклеїнових кислот та полісахаридів клітинної стінки (Zucchiatti et al., 2016; Sofińska et al., 2020; Schwanninger et al., 2004), що робить ATR-FTIR ефективним інструментом для оцінювання змін, пов'язаних із порушенням мембранної цілісності, модифікаціями білкових структур, змінами у вуглеводному метаболізмі та перебудовами фенілпропаноїдного шляху.

Разом із тим ATR-FTIR має певні обмеження. Найважливішим є перекривання спектральних смуг, характерне для складних біологічних матриць: зокрема, смуга Амід I частково накладається на $\delta\text{O}-\text{H}$ зв'язаної води, а діапазон $1240\text{--}1260\text{ cm}^{-1}$ - на Амід III та естерні коливання ліпідів (Sofińska et al., 2020). Метод також є поверхнево чутливим, тому зміни у глибших шарах мезофілу можуть не відображатися у спектрі. У літературі підкреслюється важливість стандартизації умов вимірювання, оскільки інтенсивність окремих смуг може залежати від фізичного контакту зразка з ATR-кристалом (Barnes et al., 2023).

Попри ці обмеження ATR-FTIR залишається одним із найбільш інформативних методів для аналізу структурних і метаболічних змін у рослинних тканинах за дії абіотичних стресорів, включно з ультрафіолетовим випромінюванням. Метод забезпечує комплексний підхід до оцінювання адаптаційних реакцій рослин і є важливим інструментом у сучасних дослідженнях фізіології стресу.

Висновки до розділу 1

Аналіз сучасної літератури свідчить про зростаючу актуальність використання швидкорослих деревних видів, зокрема представників родини Salicaceae, як перспективної сировини для виробництва відновлюваної біоенергії. Висока швидкість росту, здатність до багаторазового відростання та значний вихід біомаси роблять тополі й верби важливими компонентами короткоротаційних плантацій, орієнтованих на отримання деревної біомаси для енергетичних потреб.

Комплексний огляд фізіолого-біохімічних механізмів дії абіотичних стресів показав, що рослини формують багаторівневі адаптивні реакції, спрямовані на підтримання клітинного гомеостазу за умов оксидативного, осмотичного, іонного, температурного та радіаційного навантаження. Ключову роль у цих процесах відіграють антиоксидантні системи, гормональна регуляція, фенольний метаболізм, перебудова мембран і клітинних стінок, а також епігенетичні механізми, що забезпечують формування стресової пам'яті.

Особливе значення має явище крос-толерантності, яке демонструє здатність рослин інтегрувати сигнали різної природи та формувати універсальні захисні реакції. УФ-В випромінювання розглядається як один із природних факторів, здатних праймувати стійкість до широкого спектра стресів, що є важливим для розуміння адаптивного потенціалу швидкорослих деревних видів.

Попри значний прогрес у вивченні дії ультрафіолетового випромінювання на трав'янисті рослини, реакції деревних видів, зокрема представників родини Salicaceae, залишаються недостатньо дослідженими. Особливо обмеженими є дані щодо змін пігментного комплексу, фенольного метаболізму та структурних компонентів листкової тканини за дії гострого УФ-В. З огляду на високу екологічну та біоенергетичну цінність тополі та верби, а також зростання ультрафіолетового навантаження в умовах сучасних кліматичних змін, виникає потреба у детальному вивченні їхніх

фізіолого-біохімічних та структурно-метаболических реакцій на УФ-В стрес. Це обґрунтовує вибір клонів тополі 'Новоберлінська-3' та верби 'Житомирська-1' як перспективних модельних об'єктів для подальших експериментальних досліджень.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

2.1 Матеріали дослідження

2.1.1. Рослинний матеріал

У дослідженні використовували два високопродуктивні клони представників родини Salicaceae, які за результатами попередніх польових та біотехнологічних досліджень визнані перспективними для біоенергетики та фізіолого-біохімічних експериментів. Обидва клони характеризуються швидким ростом, доброю адаптивністю та стабільністю морфологічних і фізіологічних показників, що забезпечує однорідність експериментального матеріалу та відтворюваність результатів.

2.1.1.1 Тополя ‘Новоберлінська-3’ (*Populus pyramidalis* × *P. laurifolia*)

Гібридний клон ‘Новоберлінська-3’ був відібраний як один із найбільш продуктивних за результатами дворічного скринінгу 19 клонів тополь, проведеного у розсаднику швидкорослих дерев Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України (Kutsokon et al., 2022). У цих дослідженнях клон продемонстрував високі темпи росту в ювенільній фазі: висота рослин у перший рік досягала близько 2 м, а на другий рік перевищувала 3.5–4 м. Діаметр стовбура у другий рік становив понад 2 см, що свідчить про інтенсивний приріст біомаси. Клон також характеризувався стабільною життєздатністю та доброю адаптивністю до умов Київського регіону.

Особливе значення для даної роботи має висока морфогенетична здатність клону ‘Новоберлінська-3’ у культурі *in vitro*. За даними Khoma et al. (2022), цей клон характеризується високою здатністю до введення в асептичну культуру (73.3% виживаності на середовищі Мурасіге та Скуга (MS)) та ефективним мікроклональним розмноженням. У дослідах з непрямої регенерації він показав найвищі показники серед досліджених генотипів: 92.3% регенерації з листових експлантів і 90% - з черешкових, із середнім утворенням 3.1 пагонів на експлант. Така висока регенераційна здатність

робить клон надзвичайно зручним для біотехнологічних, фізіолого-біохімічних та стрес-фізіологічних досліджень.

Усі ці характеристики обґрунтовують вибір клону 'Новоберлінська-3' як основного модельного об'єкта для експериментів з УФ-В опроміненням, FTIR-аналізом та дослідженням вторинного метаболізму.

2.1.1.2 Верб 'Житомирська-1' (*Salix* sp.)

Клон 'Житомирська-1' був відібраний як один із найпродуктивніших за результатами скринінгу 10 клонів верб, проведеного у тих самих умовах розсадника швидкорослих дерев (Kutsokon et al., 2022). У цьому дослідженні він посів перше місце за загальною продуктивністю, демонструючи найвищі показники росту серед усіх досліджених клонів *Salix*. Висота рослин у перший рік становила 2.38 м, а на другий рік досягала 4.12 м. Діаметр стовбура також був найбільшим серед верб (до 2.13 см). Клон характеризувався високою сухою масою, доброю калорійністю та повною відсутністю симптомів відьминих мітел, що свідчить про його високу стійкість до патогенів.

Верб 'Житомирська-1' характеризувалася високою здатністю до введення в культуру *in vitro* та ефективним мікроклональним розмноженням на середовищі MS з додаванням ІМК (5 мг/л), після чого демонструвала високу життєздатність під час акліматизації та формування кореневої системи. Рослини легко переносили пересадку в ґрунт і забезпечували однорідний експериментальний матеріал.

У фізіолого-біохімічних експериментах клон проявив стабільну реакцію на УФ-В опромінення, зокрема помірне підвищення вмісту флавонолів та збереження ростових характеристик після дії стресового фактора, що робить його цінним модельним об'єктом для дослідження механізмів адаптації до УФ-В.

2.1.2. Складові поживного середовища та обладнання

Для культивування експлантів *in vitro* використовували модифіковане середовище Мурасіге та Скуга (MS) (Murashige & Skoog, 1962), яке містить повний комплекс макроелементів та мікроелементів, необхідних для

підтримання інтенсивного клітинного поділу та морфогенезу (Табл. 1). Склад середовища базувався на протоколі Root Induction Medium, описаному в роботі (Meilan & Ma, 2006).

Таблиця 1

Склад поживного середовища на основі Мурасіге та Скуга, що використовувалося для культивування клонів тополі та верби.

Компонент	Концентрація (г/л)
Базальні солі MS	2.18
Сахароза	20
L-глутамін	0.2
Міо-інозитол	0.1
MES	0.26
500 FV вітаміни	0.1
Агар	7.5
ІМК	$0.1 \cdot 10^{-3}$

До складу середовища входили сахароза як основне джерело вуглецю, L-глутамін як доступне джерело органічного азоту, міо-інозитол як фактор росту та структурний компонент клітинних стінок, а також буфер MES, який стабілізує pH середовища під час культивування.

Вітамінний комплекс FV 500, який відповідає стандартному набору вітамінів середовища Мурасіге та Скуга (тіамін-хлорид, піридоксин-хлорид, нікотинова кислота та гліцин), забезпечував надходження необхідних кофакторів, що підтримувало функціонування основних метаболічних шляхів у рослинних тканинах. Для отримання напівтвердого живильного середовища

додавали агар, який створював стабільну гелеву матрицю для фіксації експлантів. Як регулятор росту застосовували індоліл-3-масляну кислоту (ІМК), що забезпечувала ефективне укорінення та підтримувала морфогенетичну активність рослин.

Для акліматизації рослин після *in vitro* культивування використовували торф'яні таблетки Jiffy-7 (Jiffy Group, 2018), які після гідратації утворюють пористий субстрат із високою вологоємністю та достатньою аерацією. Завдяки стабільній структурі таблетки дозволяють переносити рослини у ґрунт разом із субстратом, не порушуючи кореневу систему, що значно підвищує успішність адаптації.

Для моделювання дії ультрафіолетового випромінювання використовували лампу Philips TL 20W/12 RS (Philips, Heerlen, Netherlands, 2016), яка є джерелом широкосмугового УФ-В випромінювання низького тиску. Принцип роботи лампи ґрунтується на генерації ультрафіолетового спектра ртутним газорозрядним елементом, що забезпечує стабільну інтенсивність та рівномірність опромінення. Такий тип ламп широко застосовується у фотобіологічних дослідженнях завдяки відтворюваності спектральних характеристик та можливості точного дозування УФ-В.

Фізіологічні параметри листків визначали за допомогою приладу MPM-100 (Opti-Sciences, Hudson, USA, 2021). Принцип його роботи базується на поєднанні трансмісійних та флуоресцентних вимірювань, що дозволяє неруйнівно оцінювати вміст хлорофілу, флавонолів, антоціанів та індекс азотного балансу. Прилад використовує вузькосмугові світлодіодні джерела та фотодіодні сенсори, що забезпечує високу точність і відтворюваність вимірювань у польових та лабораторних умовах (Opti-Sciences, 2021).

Для гомогенізації рослинного матеріалу застосовували цифровий гомогенізатор Digital Disruptor Genie (Scientific Industries, USA), який працює за принципом механічного лізису з використанням мікрокульок. Комбінований вортексний та вертикально-осьовий рух забезпечує ефективне руйнування клітинних стінок навіть у щільних рослинних тканинах (Scientific

Industries, 2014), що робить прилад придатним для підготовки зразків до біохімічного аналізу.

Вміст фенольних сполук, флавоноїдів та саліцилової кислоти визначали спектрофотометрично на спектрофотометрі Shimadzu UV-1280 (Shimadzu, Japan). Спектрофотометр працює у діапазоні ультрафіолетового та видимого світла, використовуючи комбінацію дейтерієвого та галогенового джерел випромінювання (Shimadzu Corporation, 2015). Принцип роботи ґрунтується на вимірюванні оптичної густини зразка, що дозволяє кількісно оцінювати концентрацію біохімічних компонентів.

Структурний аналіз біополімерів листкових тканин проводили методом Фур'є-інфрачервоної спектроскопії на спектрометрі Nicolet iS50 (Thermo Fisher Scientific, USA) у режимі ATR. Метод ATR дозволяє реєструвати спектри без попередньої підготовки зразка, забезпечуючи високу чутливість до змін у білках, ліпідах, полісахаридах та інших компонентів клітинних стінок. Оптична система приладу забезпечує стабільність хвильового числа та високе співвідношення сигнал/шум, що є критично важливим для аналізу рослинних тканин.

2.2. Методи дослідження

2.2.1 Мікроклональне розмноження в культурі *in vitro* та акліматизація.

2.2.1.1 Мікроклональне розмноження

Мікроклональне розмноження клонів тополі 'Новоберлінська-3' та верби 'Житомирська-1' проводили за модифікованими протоколами, описаними у (Khoma et al. 2022) та у відповідних експериментальних роботах автора. Для введення рослин у культуру *in vitro* використовували стерильні стеблові експланти, які культивували на середовищі Мурасіге та Скуга (MS), доповненому індоліл-3-масляною кислотою (ІМК, 5 мг/л), сахарозою (20 г/л), L-глутаміном (0.2 г/л), міо-інозитолом (0.1 г/л), MES-буфером (0.26 г/л), вітамінним комплексом FV 500 та агаром (7.5 г/л).

Експланти культивували у скляних пробірках при температурі 24 °С та 16-годинному фотоперіоді. Пресадку рослин проводили кожні 4 тижні. Отримані рослини формували однорідні пагони, придатні для подальшої акліматизації та експериментальних обробок (Рис 1).

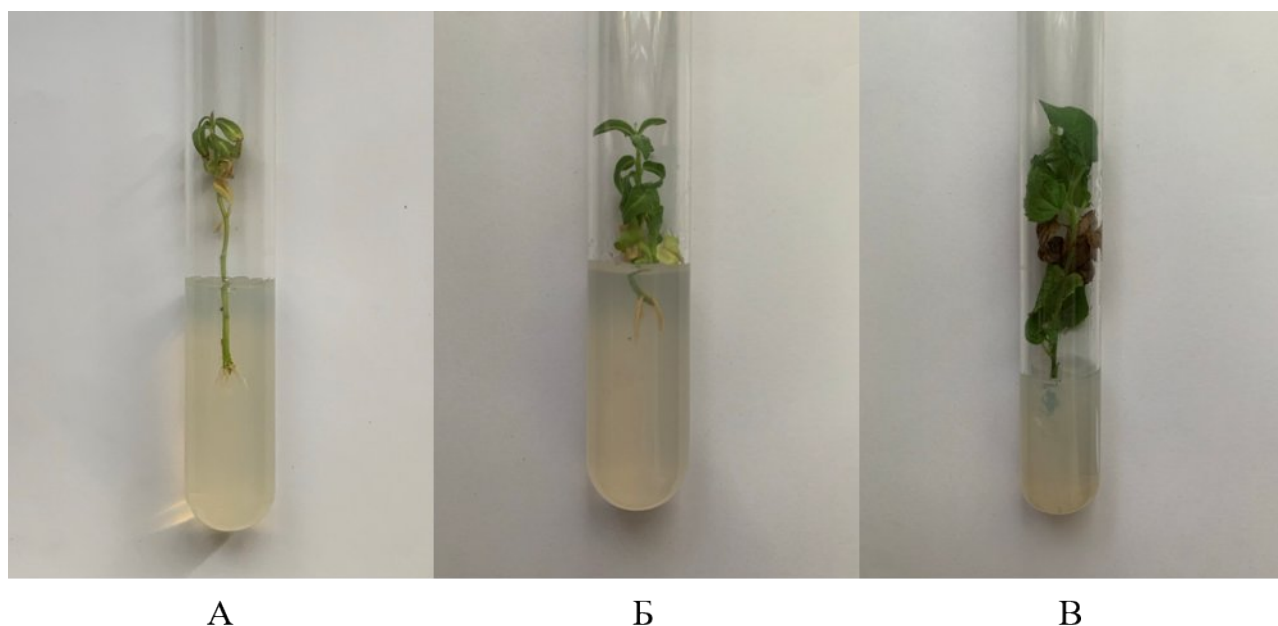


Рисунок 1. Клони верби ‘Житомирська-1’ (*Salix sp.*) (А, Б) та тополі ‘Новоберлінська-3’ (*Populus pyramidalis* × *P. laurifolia*) (В), отримані шляхом мікроклонального розмноження *in vitro*.

2.2.1.2 Акліматизація та вирощування в ґрунті

Для акліматизації рослин, отриманих у культурі *in vitro*, використовували торф’яні таблетки Jiffy-7, які забезпечують оптимальні умови для формування кореневої системи завдяки поєднанню високої вологості та достатньої аерації субстрату. Перед висаджуванням таблетки гідратували до повного набухання, після чого пагони переносили у центральне заглиблення торф’яного циліндра.

Рослини утримували у закритих поліетиленових контейнерах або міні-тепличках для поступового зниження вологості та адаптації до нестерильних умов. Тривалість укорінення становила близько двох місяців. Після формування розвиненої кореневої системи рослини разом із торф’яними таблетками пересаджували у горщики об’ємом 1 л, заповнені ґрунтовою

сумішшю чорнозему, торфу та вермикуліту у співвідношенні 10:10:1.5 (за об'ємом) (Khoma & Kutsokon, 2019).

Подальше вирощування проводили у тепличних умовах протягом одного місяця за сталої температури та вологості. Полив здійснювали кожні 2–3 дні, уникаючи як пересушування, так і надмірного зволоження субстрату. Акліматизовані рослини використовували для подальших фізіолого-біохімічних експериментів (Рис. 2).

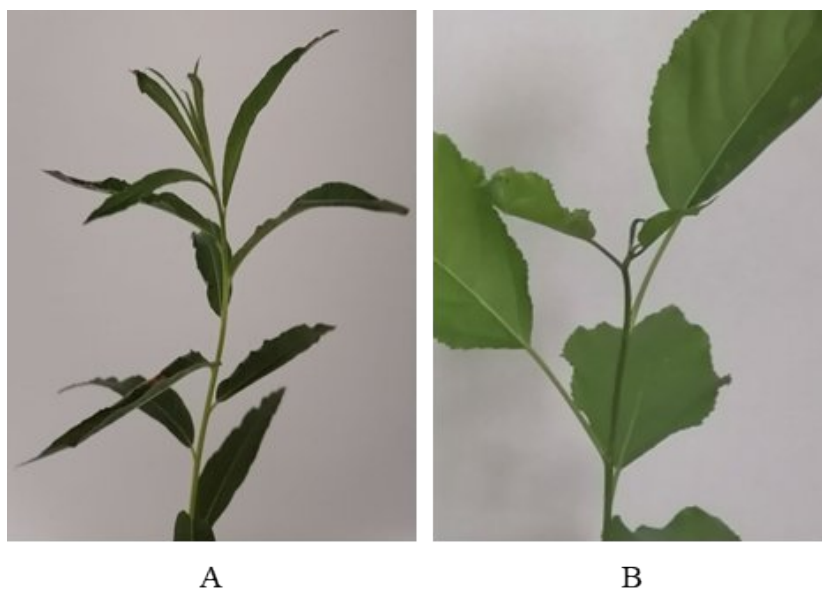


Рисунок 2. Вкорінені рослини клону верби ‘Житомирська-1’ (*Salix sp.*) (А) та клону тополі ‘Новоберлінська-3’ (*Populus pyramidalis* × *P. laurifolia*) (Б), отримані шляхом мікроклонального розмноження *in vitro*.

2.2.3. Умови УФ-В опромінення

Для моделювання гострої дії ультрафіолетового випромінювання діапазону В рослини тополі ‘Новоберлінська-3’ та верби ‘Житомирська-1’ піддавали контрольованому одноразовому опроміненню за допомогою лампи Philips TL 20W/12 RS, яка забезпечує стабільний спектр у межах УФ-В та рівномірний розподіл інтенсивності на площі експозиції. Лампу розміщували на фіксованій висоті над рослинами, що гарантувало однакову дозу опромінення для всіх варіантів.

На першому етапі дослідження застосовували три дози УФ-В - 5, 10 та 15 кДж/м², які дозволяли оцінити дозозалежні фізіологічні реакції рослин. Після опромінення проводили серію вимірювань, спрямованих на визначення

змін у пігментному комплексі листків та загальному фізіологічному стані рослин. Динаміка цих показників відстежувалася у кількох часових точках, що давало змогу охарактеризувати як ранні, так і віддалені ефекти дії УФ-В.

На другому етапі використовували вищу гостру дозу - 17 кДж/м², яка застосовувалася для поглибленого аналізу метаболічних та структурних змін у листкових тканинах. У цьому випадку оцінювали не лише фізіологічні параметри, але й вміст низки вторинних метаболітів, а також структурні характеристики біополімерів листка за допомогою ATR-FTIR спектроскопії. Такий підхід дозволяв простежити, як УФ-В впливає на компоненти клітинних стінок, білкові та ліпідні структури, а також на вміст фенольних сполук, що беруть участь у захисних реакціях рослин.

Після опромінення всі рослини - як контрольні, так і експериментальні - утримували в однакових лабораторних умовах при температурі 24 °C та 16-годинному фотоперіоді. Полив здійснювали регулярно, уникаючи як пересушування, так і надмірного зволоження субстрату. Це забезпечувало стабільність умов вирощування та мінімізувало вплив сторонніх факторів на фізіолого-біохімічні показники, що аналізувалися у подальших експериментах.

2.2.4. Спектроскопічні дослідження біохімічних та фізіологічних показників тополі та верби

2.2.4.1 Вимірювання фізіологічних параметрів за допомогою мультипігментметра MPM-100

Фізіологічні параметри листків визначали за допомогою портативного мультипігментметра MPM-100 (Opti-Sciences, Hudson, USA, 2021), який забезпечує неруйнівне вимірювання пігментного складу рослинних тканин на основі поєднання трансмісійної та флуоресцентної оптики. Принцип роботи приладу ґрунтується на використанні вузькосмугових світлодіодних джерел випромінювання, що дозволяють реєструвати спектральні зміни, пов'язані з поглинанням та флуоресценцією пігментів листка.

Визначення відносного вмісту хлорофілу здійснювали шляхом вимірювання коефіцієнта пропускання світла у ближньому інфрачервоному та червоному діапазонах. Для цього прилад використовує два світлодіоди з довжинами хвиль 720 та 850 нм, а відносний вміст хлорофілу розраховується як співвідношення трансмісії T850 до T720. Такий підхід дозволяє оцінити зміни у пігментному комплексі листка, пов'язані зі стресовими реакціями та сезонною динамікою (Opti-Sciences, 2021; Holoborodko et al., 2022).

Вміст флавонолів та антоціанів визначали за флуоресцентним сигналом, індукованим світлодіодами з довжинами хвиль 375, 525 та 660 нм. Поглинання світла епідермальними флавонолами у діапазоні 375 нм зумовлює зниження інтенсивності хлорофільної флуоресценції, що дозволяє оцінити їхній вміст за логарифмічним співвідношенням інтенсивностей флуоресценції, індукованої 375 та 660 нм. Аналогічний підхід застосовували для визначення антоціанів, використовуючи збудження на 525 нм. Методика базується на принципах, описаних Cerovic et al. (2008) та Kameoka et al. (2017), і дозволяє оцінювати фотопротекторні властивості листової епідерми.

Щоб мінімізувати вплив віку листків на результати, вимірювання проводили на двох добре розвинених листках, розташованих між третім і шостим вузлом від верхівкової бруньки. Такий підхід забезпечував порівнянність даних між рослинами та експериментальними варіантами.

Динаміку фізіологічних параметрів реєстрували протягом усього експериментального періоду. У дослідженні верби 'Житомирська-1' вимірювання проводили до шостого дня після опромінення, що дозволяло оцінити ранні та середньострокові реакції рослин на дію УФ-В. У дослідженні тополі 'Новоберлінська-3' реєстрацію параметрів здійснювали у розширеній часовій серії, включно з двома вимірюваннями у день опромінення та подальшими вимірюваннями протягом 33 днів, а також додатковим вимірюванням через два з половиною місяці, що давало змогу простежити довготривалі та сезонні зміни пігментного комплексу.

На завершальному етапі експериментів для обох видів визначали висоту стебла як інтегральний показник ростової реакції рослин на дію УФ-В.

2.2.4.2 Визначення вмісту вторинних метаболітів тополі та верби методами світлової спектроскопії

2.2.4.2.1 Відбір проб та підготовка рослинного матеріалу

Для визначення вмісту фенольних сполук, флавоноїдів та саліцилової кислоти відбирали листкові пластинки на 1-й та 33-й день після опромінення. Від кожної рослини відбирали по три листки, після чого формували інтегровані зразки, що репрезентували всі рослини варіанту. Зразки висушували за кімнатної температури протягом семи діб до сталої маси.

Сухий матеріал (50 мг) подрібнювали у мікропробірках Eppendorf протягом 5 хв за допомогою цифрового гомогенізатора Digital Disruptor Genie (Scientific Industries, USA). До подрібненого матеріалу додавали 2,0 мл 96% етанолу, гомогенізували 15 хв та центрифугували при $15\,000 \times g$ протягом 15 хв. Супернатант відбирали як робочий екстракт для всіх подальших спектрофотометричних аналізів.

2.2.4.2.2 Визначення загального вмісту фенольних сполук методом Folin–Ciocalteu

Метод Folin–Ciocalteu ґрунтується на відновленні фосфомолібденово-вольфрамових комплексів фенольними сполуками у лужному середовищі. У результаті електронного переносу утворюється інтенсивно забарвлений синій комплекс, максимум поглинання якого припадає на ділянку 760–765 нм. Хоча реакція не є строго специфічною до фенолів і може частково реагувати з іншими відновниками, у рослинних екстрактах саме фенольні сполуки становлять основний внесок у загальну відновлювальну здатність.

Для визначення загального вмісту фенольних сполук до 0,05 мл етанольного екстракту додавали 0,25 мл 10-разово розведеного реактиву Folin–Ciocalteu, 0,50 мл дистильованої води та 0,75 мл 20% розчину Na_2CO_3 . Суміш ретельно перемішували та інкубували протягом 2 годин у темряві при

24 °С. Після інкубації оптичну густина вимірювали при 760 нм на спектрофотометрі Shimadzu UV-1280 у кюветі з оптичним шляхом 10 мм. Кожне визначення виконували щонайменше у трьох технічних повторях.

Кількісне визначення проводили за калібрувальною кривою галової кислоти (рис. 3). Для розрахунків використовували рівняння регресії, наведене у роботі (Kamtekar et al. 2014):

$$y = 0.0106x + 0.0542, R^2 = 0.9995,$$

де y - оптична густина при 750–760 нм,

x - концентрація галової кислоти (мкг/мл).

Результати виражали у міліграмах галової кислоти на грам сухої маси (мг GAE/г сухої маси).

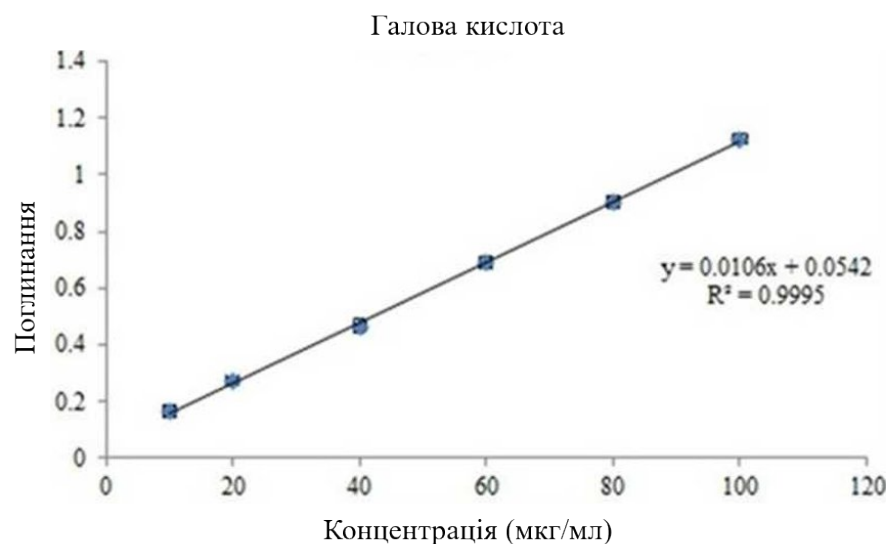


Рисунок 3 Калібрувальна крива галової кислоти (Kamtekar et al. 2014), використана для визначення загального вмісту фенолів.

2.2.4.2.3 Визначення загального вмісту флавоноїдів методом комплексоутворення з хлоридом алюмінію

Визначення загального вмісту флавоноїдів здійснювали за реакцією комплексоутворення з іонами алюмінію(III), яка є одним із найпоширеніших методів кількісного аналізу флавоноїдних сполук у рослинних екстрактах. Алюміній(III) утворює стабільні хелатні комплекси з флавонолами та флавонами, взаємодіючи з 3-ОН та 4-кето групами, 5-ОН та 4-кето групами, а

також з орто-дигідрокси-фрагментами. Утворений комплекс має характерне жовте забарвлення з максимумом поглинання 410 нм, що дає змогу проводити точне спектрофотометричне визначення флавоноїдів.

Для проведення аналізу до 0,05 мл етанольного екстракту додавали 0,25 мл 2% розчину хлориду алюмінію у 50% етанолі та 1,25 мл 70% етанолу. Паралельно готували контрольний розчин, який містив 0,25 мл екстракту, одну краплю розведеної оцтової кислоти та 1,25 мл етанолу. Після 20-хвилинної інкубації при кімнатній температурі оптичну густину вимірювали при 410 нм на спектрофотометрі Shimadzu UV-1280 у кюветі з оптичним шляхом 10 мм. Кожне визначення виконували у трьох технічних повторях.

Кількісне визначення проводили за калібрувальною кривою кверцетину (рис. 4). Для розрахунків використовували рівняння регресії, наведене у роботі (Bouyahya et al. 2016):

$$\text{Abs} = 0.022 \times [\text{Quercetin}] + 0.006, R^2 = 0.999,$$

де y - оптична густина при 420 нм,

x - концентрація кверцетину (мг/мл).

Результати виражали у міліграмах кверцетинового еквіваленту на грам сухої маси (мг QE/г сухої маси).

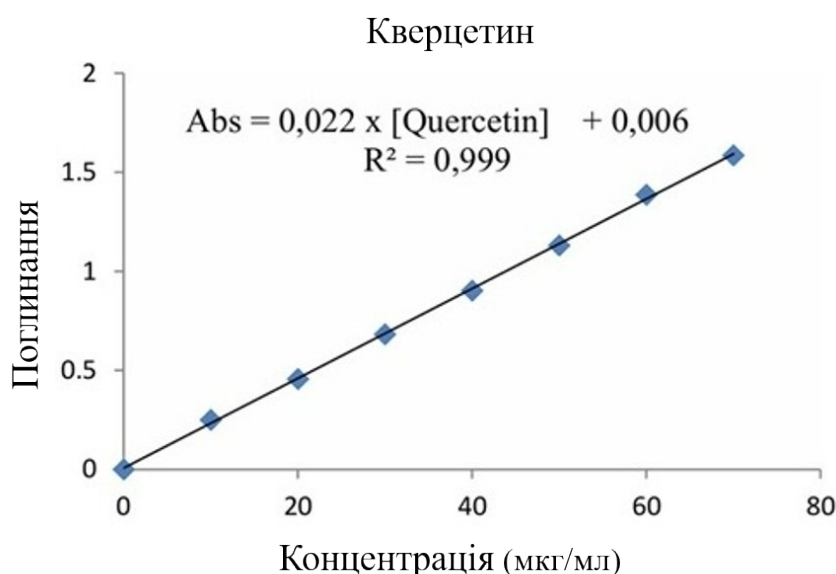


Рисунок 4. Калібрувальна крива кверцетину (Bouyahya et al. 2016), використана для визначення загального вмісту флавоноїдів.

2.2.4.2.4 Визначення вмісту саліцилової кислоти за реакцією з іонами тривалентного заліза

Вміст саліцилової кислоти визначали за реакцією утворення фіолетового комплексу з іонами тривалентного заліза. Саліцилова кислота утворює хелатний комплекс через орто-дигідрокси-фрагмент, що забезпечує характерне інтенсивне забарвлення з максимумом поглинання 540 нм. Цей підхід є модифікованою версією методу, описаного Warriar et al. (2013), адаптованою для рослин родини Salicaceae та оптимізованою для роботи з етанольними екстрактами.

Для аналізу 0,10 мл етанольного екстракту змішували з 1,50 мл 0,1% розчину хлориду заліза(III) у 96% етанолі. Реакційну суміш інкубували 20 хвилин при кімнатній температурі, що забезпечувало повне утворення забарвленого комплексу. Після інкубації оптичну густину вимірювали при 540 нм на спектрофотометрі Shimadzu UV-1280 у кюветі з оптичним шляхом 10 мм. Кожне визначення виконували щонайменше у трьох технічних повторях.

Кількісне визначення проводили за калібрувальною кривою саліцилової кислоти (див. рис. 5). Для розрахунків використовували рівняння регресії, наведене у роботі (Warriar et al., 2013):

$$y = 0.003x, R^2 = 0.989,$$

де y - оптична густина при 540 нм,

x - концентрація саліцилової кислоти (мкг/мл).

Результати виражали у міліграмах саліцилової кислоти на грам сухої маси (мг/г сухої маси).

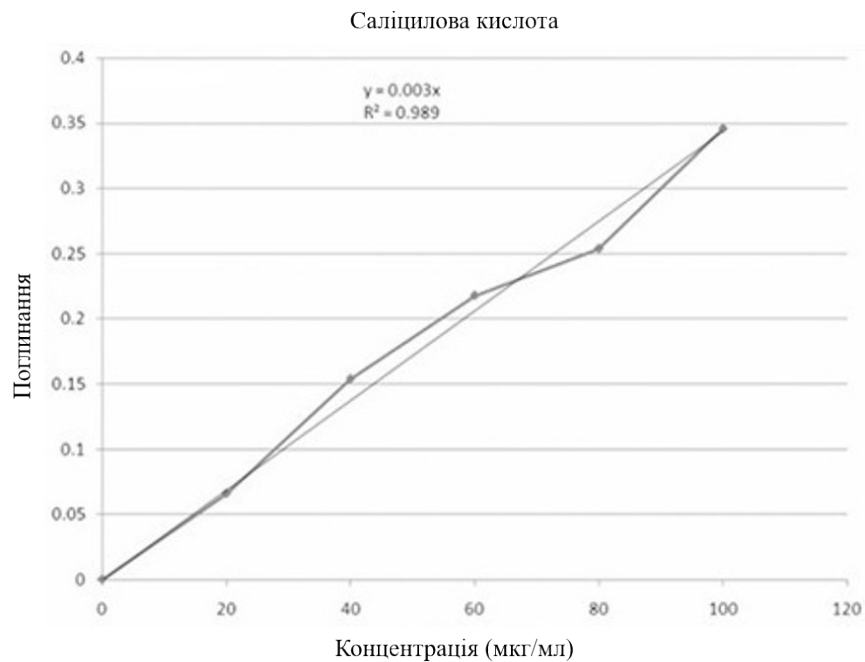


Рисунок 5. Калібрувальна крива саліцилової кислоти (Warrier et al., 2013).

2.2.4.3 Інфрачервона спектроскопія з перетворенням Фур'є

2.2.4.3.1 Методика інфрачервоної спектроскопії з перетворенням Фур'є (ATR-FTIR)

Інфрачервона спектроскопія з перетворенням Фур'є (ATR-FTIR) застосовувалася для аналізу хімічного складу висушених листків тополі (*Populus*) та верби (*Salix*). Метод дозволяє реєструвати спектри без попереднього подрібнення або хімічної екстракції, оскільки інфрачервоне випромінювання проникає у зразок на глибину лише кількох мікрометрів. Це забезпечує високу чутливість до поверхневих шарів листка, включно з кутикулою, епідермальними клітинами та зовнішніми ділянками мезофілу, які першими реагують на зміни метаболізму, водного режиму та дію стресових чинників (Heredia-Guerrero et al., 2014).

Спектри реєстрували у середньому інфрачервоному діапазоні 400–4000 cm^{-1} за допомогою спектрометра Nicolet IS50 (Thermo Fisher Scientific, США), оснащеного ATR-кристалом з алмазним покриттям. Для кожного зразка проводили двадцять незалежних вимірювань, що забезпечувало високу статистичну надійність отриманих даних. Кожен спектр формувався шляхом

усереднення 32 сканів одного поля з автоматичним відніманням фону. Такий підхід дозволяє мінімізувати шум та підвищити співвідношення сигнал/шум, що є критично важливим для аналізу слабких або перекривних смуг поглинання (Barnés-Calle et al., 2026).

Попередня обробка спектрів включала корекцію базової лінії, нормалізацію та згладжування за допомогою фільтра Савицького–Голея. Застосування цього алгоритму дозволяє ефективно усунути високочастотний шум, не спотворюючи форму піків, що особливо важливо для аналізу білкових смуг Амід I та Амід II, а також для низькочастотних коливань полісахаридів і фенілпропаноїдів (Kaur et al., 2024; Barnes et al., 2023). Корекція базової лінії проводилася автоматично з подальшою ручною перевіркою, що гарантувало відсутність штучних зсувів інтенсивності.

Кількісний аналіз здійснювали шляхом інтегрування площі піків у межах $\pm 12 \text{ cm}^{-1}$ від центру смуги. Такий підхід дозволяє мінімізувати вплив перекривання сусідніх коливань, що є типовим для рослинних матриць, де ліпіди, білки, нуклеїнові кислоти та полісахариди формують складні суперпозиції спектральних сигналів (Zucchiatti et al., 2016; Sofińska et al., 2020). Для кожного піка використовували фіксовані діапазони, що відповідають літературним даним: 2910–2930 та 2845–2865 cm^{-1} для аліфатичних ліпідів (Heredia-Guerrero et al., 2014), 1620–1640 cm^{-1} для Амід I (Barnés-Calle et al., 2026), 1530–1550 cm^{-1} для Амід II (Kaur et al., 2024), 1240–1260 cm^{-1} для фосфатних груп нуклеїнових кислот (Zucchiatti et al., 2016), 1370–1390 cm^{-1} для целюлози (Schwanninger et al., 2004), 1100–1120 cm^{-1} для геміцелюлоз (Pandey & Pitman, 2003), 1020–1040 cm^{-1} для крохмалю (Warren et al., 2013), 825–845 cm^{-1} для лігніну (Schwanninger et al., 2004) та 520–540 cm^{-1} для фенілпропаноїдних сполук (Barnes et al., 2023).

Усі спектри реєстрували з роздільною здатністю 4 cm^{-1} , що є оптимальним компромісом між точністю локалізації піків та швидкістю збору даних. Така роздільна здатність дозволяє чітко розрізняти білкові смуги Амід I та Амід II, а також відокремлювати піки целюлози, геміцелюлоз і крохмалю,

які частково перекриваються у низькочастотній області. Отримані спектри використовували для подальшої інтерпретації біохімічного складу листя та оцінки змін у ліпідному, білковому, нуклеїновому та вуглеводному метаболізмі рослин.

2.2.4.3.2 Інтерпретація піків на FTIR-спектограмі

Асиметричні валентні коливання метиленових груп у діапазоні $2910\text{--}2930\text{ см}^{-1}$ є характерною ознакою довголанцюгових аліфатичних ліпідів, зокрема жирних кислот, тригліцеридів та кутикулярних восків листя тополі та верби (див. рис. 6; пік 1). Ця смуга формується за рахунок асиметричних коливань зв'язків C–H у метиленових групах (ν_{asCH_2}), які є основою гідрофобних структур кутикули, включно з кутином і суберином (Heredia-Guerrero et al., 2014; Schwanninger et al., 2004; Pandey & Pitman, 2003).

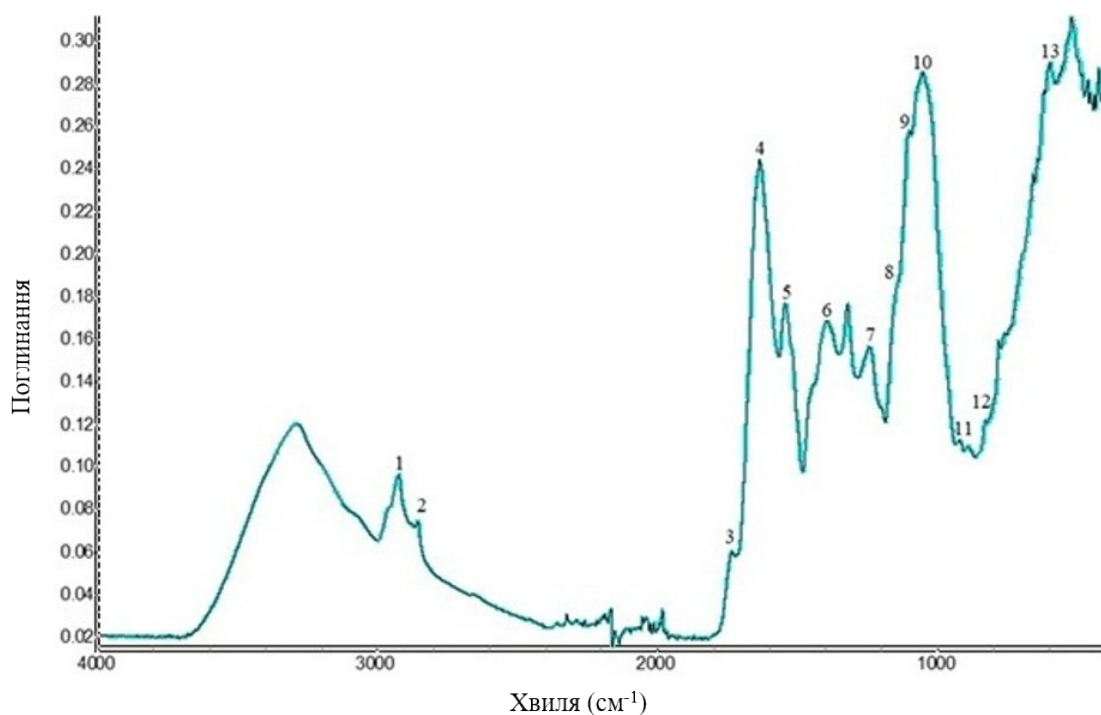


Рис. 6. Ідентифікація піків на типовому FTIR-спектограмі висушених листків досліджуваних рослин тополі та верби: 1 – асиметричні валентні коливання CH_2 аліфатичних естерів жирних кислот; 2 – симетричні валентні коливання CH_2 аліфатичних естерів жирних кислот; 3 – тригліцериди та жирні кислоти; 4 – Амід I; 5 – Амід II; 6 – целюлоза; 7 – нуклеїнові кислоти; 8 – геміцелюлози; 9 – валентні коливання C–O та C–C загальних полісахаридів;

10 – крохмаль; 11 – скелетні коливання α -глікозидних зв'язків загальних полісахаридів; 12 – лігнін; 13 – фенілпропаноїди.

Симетричні валентні коливання метиленових груп у діапазоні 2845–2865 cm^{-1} відображають симетричні коливання зв'язків C–H (ν_{sCH_2}) у тих самих структурних компонентах, що й асиметричний пік (див. рис. 6; пік 2). Співвідношення інтенсивностей симетричного та асиметричного піків дозволяє оцінювати ступінь упорядкованості аліфатичних ланцюгів, їхню довжину та рівень кристалічності воскових компонентів кутикули. У рослинних тканинах ці смуги мають комплексне походження, оскільки одночасно відображають внесок мембранних ліпідів, запасних тригліцеридів та поверхневих восків, що забезпечують бар'єрні властивості листка (Heredia-Guerrero et al., 2014; Schwanninger et al., 2004; Pandey & Pitman, 2003).

Смуга поглинання в області 1730–1750 cm^{-1} відповідає валентним коливанням карбонільних груп естерів ($\nu\text{C=O}$) і є одним із найбільш інформативних піків для оцінки вмісту тригліцеридів, восків та метильованих пектинових структур у листовій тканині (див. рис. 6; пік 3). Основний внесок у цей пік роблять складні естери гліцерину та жирних кислот, а також естерні зв'язки кутину, що формують захисний шар кутикули. Наявність плеча або зсуву піка до нижчих частот може свідчити про присутність вільних (неестерифікованих) жирних кислот, у яких карбонільна група бере участь у водневих зв'язках димерів карбонових кислот. Цей пік є ключовим маркером загального ліпідного пулу та ступеня естерифікації клітинних стінок, що дозволяє оцінювати як фізіологічний стан листка, так і його реакцію на стресові чинники (Heredia-Guerrero et al., 2014; Mazurek et al., 2013; Pandey & Pitman, 2003; Schwanninger et al., 2004).

Поглинання в області 1620–1640 cm^{-1} відповідає коливанням домену Амід I, який є основним спектральним маркером білкових структур у листовій тканині (див. рис. 6; пік 4). Цей пік формується переважно за рахунок валентних коливань карбонільних груп пептидного зв'язку ($\nu\text{C=O}$), що становлять близько 80% його інтенсивності, тоді як решта припадає на

коливання C–N та деформаційні рухи C–C–N. Амід I є чутливим до вторинної структури білків, зокрема до співвідношення α -спіралей, β -структур та неупорядкованих конформацій, тому зміни його інтенсивності або положення можуть свідчити про перебудову білкового пулу під впливом стресових факторів. У рослинних зразках важливо враховувати можливе перекривання цієї смуги з деформаційними коливаннями зв'язаної води ($\sim 1640\text{ см}^{-1}$) та ароматичними коливаннями лігніну ($\sim 1600\text{--}1610\text{ см}^{-1}$), однак навіть за таких умов Амід I залишається надійним індикатором загального білкового вмісту (Barnés-Calle et al., 2026; Kaur et al., 2024; Schwanninger et al., 2004; Pandey & Pitman, 2003).

В діапазоні $1530\text{--}1550\text{ см}^{-1}$ смуга поглинання відповідає домену Амід II, який формується за рахунок деформаційних коливань зв'язків N–H (приблизно 60% внеску) та валентних коливань C–N (близько 40%) (див. рис. 6; пік 5). На відміну від Амід I, ця смуга значно менш чутлива до впливу води, що робить її цінною для аналізу висушених рослинних тканин, де залишкова волога може спричиняти перекривання спектральних сигналів. Амід II відображає загальний вміст білків та азотовмісних сполук і може слугувати індикатором білкових змін, що супроводжують адаптивні реакції рослин на стресові чинники (Kaur et al., 2024; Barnés-Calle et al., 2026; Schwanninger et al., 2004; Heredia-Guerrero et al., 2014).

Смуга в області $1370\text{--}1390\text{ см}^{-1}$ є характерною для деформаційних коливань зв'язків C–H у піранозному кільці глюкози та відображає структурні особливості целюлози - основного каркасного полісахариду клітинної стінки (див. рис. 6; пік 6). Цей пік чутливий до співвідношення між аморфною та кристалічною фракціями целюлози, що дозволяє оцінювати ступінь упорядкованості мікрофібрил та загальний стан клітинної стінки (Schwanninger et al., 2004; Pandey & Pitman, 2003; Černá et al., 2003).

Смуга поглинання в діапазоні $1240\text{--}1260\text{ см}^{-1}$ відповідає асиметричним валентним коливанням фосфатних груп нуклеїнових кислот ($\nu_{\text{asPO}_2^-}$) і є

ключовим маркером вмісту та структурного стану ДНК і РНК у листовій тканині (див. рис. 6; пік 7). Цей пік формується за рахунок коливань фосфодіефірних зв'язків цукрофосфатного кістяка полінуклеотидів, тому його інтенсивність і точне положення чутливо реагують на ступінь гідратації, конформаційні переходи та щільність упаковки нуклеїнових кислот. Для рослинних клітин характерним є часткове перекривання цієї смуги з доменом Амід III білків та з валентними коливаннями естерних груп ліпідів, однак навіть за таких умов зміни площі піка добре відображають інтенсивність клітинного поділу, активність транскрипції та загальний рівень нуклеїнових кислот у тканині (Zucchiatti et al., 2016; Sofińska et al., 2020; Mazurek et al., 2013).

Поглинання в області $1100\text{--}1120\text{ см}^{-1}$ відображає валентні коливання зв'язків C–O та C–C у структурі геміцелюлоз, які є важливими компонентами клітинної стінки листяних порід (див. рис. 6; пік 8). Основний внесок у цей пік роблять ксилани та глюкуроноксилани, що формують матрикс між целюлозними мікрофібрилами та забезпечують еластичність і механічну стабільність клітинної стінки. Інтенсивність цієї смуги чутливо реагує на процеси лігніфікації, старіння тканин, а також на адаптивні зміни, пов'язані зі стресовими факторами, такими як посуха або надлишок світла (Pandey & Pitman, 2003; Schwanninger et al., 2004; Černá et al., 2003; Mazurek et al., 2013).

В діапазоні $1070\text{--}1090\text{ см}^{-1}$ смуга поглинання має інтегральний характер і відображає сумарний вміст полісахаридних компонентів клітинної стінки, включно з аморфною целюлозою, пектиновими речовинами та структурними глікопротеїнами (Mazurek et al., 2013; Wang et al., 2021) (див. Рис. 6; пік 9). Цей пік формується за рахунок суперпозиції валентних коливань зв'язків C–O та C–C у різних типах вуглеводів (Wang et al., 2021), тому його інтенсивність часто використовують як внутрішній стандарт для нормалізації спектрів при порівнянні різних фізіологічних станів рослин.

Поглинання в діапазоні $1020\text{--}1040\text{ см}^{-1}$ відповідає валентним коливанням зв'язків C–O у складі гідроксильних груп амілози та амілопектину

і є характерною для крохмалю - основного запасного полісахариду листкової тканини (див. рис. 6; пік 10). Цей пік формується переважно за рахунок коливань C—O—H у глюкозних залишках, що входять до структури крохмальних гранул, локалізованих у хлоропластах. Інтенсивність цієї смуги чутливо реагує на фотосинтетичну активність, добові ритми накопичення вуглеводів та сезонні зміни метаболізму (Warren et al., 2013; Bernardino-Nicanor et al., 2016; Černá et al., 2003).

Смуга поглинання в області 920–940 cm^{-1} відображає скелетні коливання α -глікозидних зв'язків, що з'єднують залишки глюкози у структурі α -глюканів, таких як крохмаль та розчинні олігосахариди (Bernardino-Nicanor et al., 2016) (див. рис. 6; пік 11). Цей пік є надзвичайно специфічним, оскільки дозволяє чітко диференціювати α -глюкани від β -глюканів, для яких характерна смуга близько 895 cm^{-1} (Černá et al., 2003; Wang et al., 2021).

Поглинання в області 825–845 cm^{-1} відповідає позаплощинним деформаційним коливанням зв'язків C—H в ароматичних кільцях лігніну і є одним із найважливіших спектральних маркерів лігніфікації клітинної стінки (див. рис. 6; пік 12). На відміну від високочастотних смуг лігніну (1505 і 1595 cm^{-1}), які відображають коливання ароматичного скелета, ця низькочастотна смуга чутливо реагує на співвідношення сиригільних та гваяцильних структурних блоків. Для листяних порід, таких як тополя та верба, інтенсивність піка поблизу 835 cm^{-1} є індикатором накопичення сиригільних фрагментів, що визначають ступінь жорсткості клітинної стінки (Schwanninger et al., 2004; Pandey & Pitman, 2003; Mazurek et al., 2013).

Смуга поглинання в області 520–540 cm^{-1} відображає складні скелетні деформаційні коливання фенілпропаноїдних сполук, включно з флавоноїдами, танінами, низькомолекулярними поліфенолами та оксикоричними кислотами (див. рис. 6; пік 13). Цей пік формується за рахунок деформаційних коливань кутів між вуглецевими зв'язками ($\delta\text{C—C—C}$) бензольного кільця та коливань C—O—C у поліфенольних структурах, що робить його чутливим до загального рівня вторинних метаболітів. Фенілпропаноїди відіграють ключову роль у

захисті рослин від ультрафіолетового випромінювання, окисного стресу та патогенів, тому зміни інтенсивності цього піка можуть свідчити про активацію антиоксидантних механізмів або про накопичення захисних сполук у відповідь на стресові фактори (Sofińska et al., 2020; Pandey & Pitman, 2003; Schwanninger et al., 2004; Barnes et al., 2023).

2.2.5 Статистичний аналіз даних

Статистичну обробку експериментальних даних здійснювали з використанням методів варіаційної статистики, що забезпечували коректну оцінку достовірності відмінностей між контрольними та експериментальними варіантами. Перед застосуванням параметричних критеріїв перевіряли відповідність вибірок нормальному розподілу за критерієм Шапіро–Вілکا та однорідність дисперсій за тестом Левена. У випадках, коли дані відповідали вимогам нормальності та гомогенності дисперсій, для порівняння середніх значень застосовували однофакторний або двофакторний дисперсійний аналіз (ANOVA), що дозволяло оцінити як вплив окремих факторів (دوزи УФ-В або часу після опромінення), так і їхню взаємодію. Для порівняння двох незалежних вибірок використовували t-тест Стюдента, який застосовували, зокрема, для аналізу змін у вмісті хлорофілу та ростових параметрах рослин після опромінення.

У випадках, коли розподіл вибірок відхилявся від нормального або спостерігалася неоднорідність дисперсій, застосовували непараметричні методи. Для оцінки відмінностей між двома групами використовували критерій Манна–Вітні, а для аналізу частотних показників, таких як ефективність регенерації експлантів, - χ^2 -критерій. Такий комбінований підхід забезпечував коректність статистичних висновків незалежно від характеру розподілу даних.

Результати подано у вигляді середнього значення та стандартної похибки середнього ($\text{mean} \pm \text{SE}$). Рівень статистичної достовірності в усіх аналізах приймали на рівні $p < 0.05$. Обробку даних здійснювали з

використанням програмних пакетів IBM SPSS, OriginPro та Microsoft Excel, що забезпечувало відтворюваність і точність розрахунків.

Висновки до розділу 2

У розділі представлено комплекс методичних підходів, що забезпечують повну відтворюваність фізіолого-біохімічних, спектроскопічних та структурних досліджень клонів тополі ‘Новоберлінська-3’ та верби ‘Житомирська-1’. Описано методики мікроклонального розмноження та акліматизації рослин, які забезпечують отримання однорідного експериментального матеріалу з високою життєздатністю. Наведено умови вирощування рослин у тепличних та лабораторних умовах, що гарантують стабільність фізіологічних параметрів перед експериментальними обробками.

Представлено методики визначення пігментного складу листків за допомогою мультипігментного метра MPM-100, які забезпечують неруйнівну реєстрацію вмісту хлорофілу, флавонолів, антоціанів та індексу азотного балансу. Метод визначення саліцилової кислоти було адаптовано та модифіковано відповідно до умов експерименту, що підвищило точність кількісного аналізу цього метаболіту.

Застосовані у роботі фізіолого-біохімічні та спектроскопічні методи відповідають сучасним підходам до дослідження стресових реакцій рослин і використовуються для аналізу складних абіотичних впливів, включно з радіонуклідним, хімічним забрудненням довкілля (Berezhna et al., 2025). Висока аналітична чутливість аналізу мультипігментметром MPM-100 та ATR-FTIR спектроскопії забезпечує їхню перспективність для комплексного вивчення фізіологічних, біохімічних і структурних змін у рослинних тканинах.

Описано методики спектрофотометричного визначення загального вмісту фенольних сполук і флавоноїдів, а також процедури підготовки рослинного матеріалу та екстракції вторинних та первинних метаболітів. Наведено методику структурного аналізу біополімерів листових тканин методом інфрачервоної спектроскопії з перетворенням Фур’є у режимі ATR,

включно з параметрами реєстрації спектрів, попередньою обробкою даних та інтерпретацією основних смуг поглинання.

Основні методологічні положення даного розділу представлені у публікаціях автора (Yatsiv et al., 2025; Yatsiv et al., 2026a; Yatsiv et al., 2026b)

РОЗДІЛ 3

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

3.1 Фізіолого-біохімічні реакції верби 'Житомирська-1' на гостре УФ-В опромінення (5–15 кДж/м²)

Зміни у відносному вмісті хлорофілу виявили більш виражену залежність від часу, ніж від дози УФ-В. Зокрема, порівняння з контрольним днем (доба 0) у різні часові точки всередині кожної дози показало статистично достовірне підвищення рівня хлорофілу на пізніх етапах - на 66-ту та 70-ту добу (рис. 7).

Під час порівняння значень хлорофілу з відповідними дозовими контролями в межах однієї й тієї самої доби ефекти спостерігали лише у двох випадках: у рослин, опромінених УФ-В у дозі 15 кДж/м² одразу після впливу, та у рослин, оброблених дозою 10 кДж/м² на 70-ту добу. В обох випадках рівень хлорофілу був підвищеним порівняно з неіррадіюваними контролями. В усіх інших експериментальних групах протягом усього періоду спостережень статистично достовірних відмінностей від контролю не виявлено.

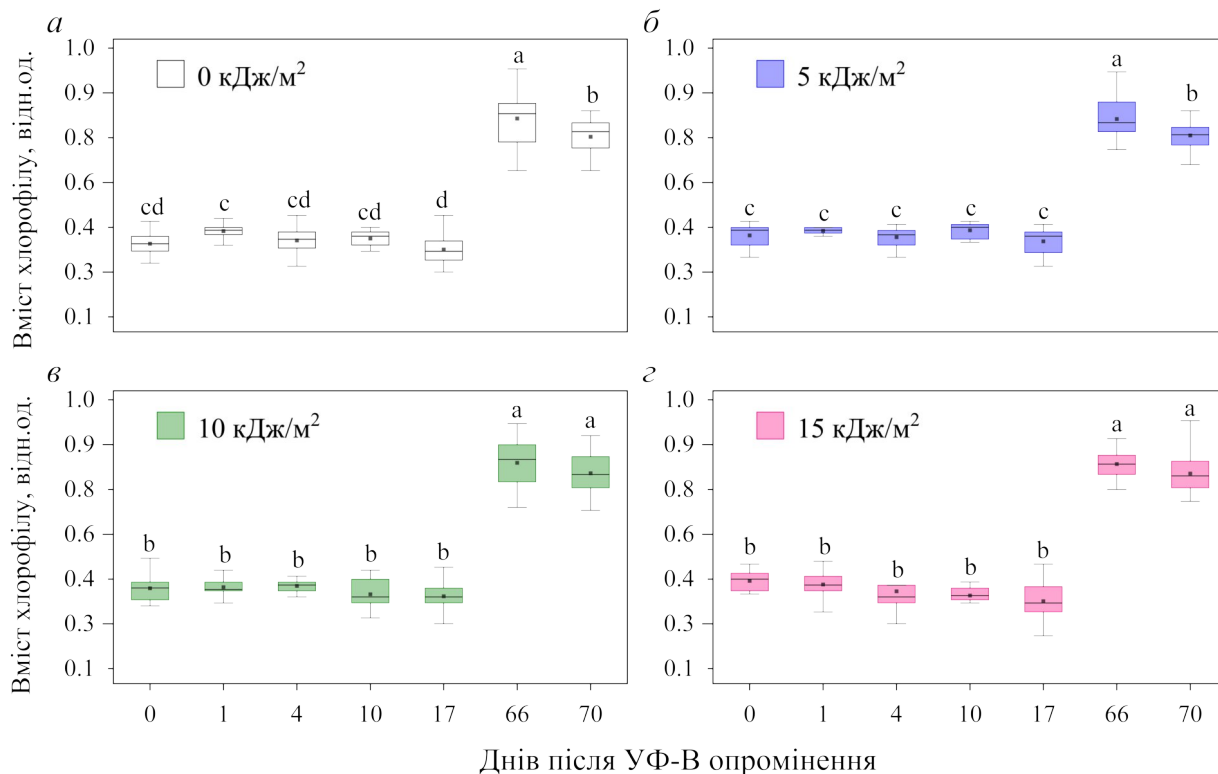


Рисунок 7. Відносний вміст хлорофілу в листках верби клону ‘Житомирська-1’ у неіррадіюваній контрольній групі (а) та у рослин, опромінених УФ-В у дозах 5 кДж/м² (b), 10 кДж/м² (c) і 15 кДж/м² (d): на діаграмах типу «ящик із вусами» лінії позначають медіану; точка - середнє значення; прямокутник охоплює інтервал між 25-м і 75-м перцентилями; «вуса» відображають мінімальні та максимальні значення; різні літери позначають статистично достовірні відмінності всередині кожної групи згідно з однофакторним ANOVA з використанням тесту Тьюкі та поправки Бонферроні ($p < 0,05$); $n = 10\text{--}42$ вимірювань.

Аналогічно, відносний вміст флавонолів також підвищувався на пізніх часових точках - на 66-ту та 70-ту добу - у всіх досліджених дозах (рис. 8). Водночас статистично достовірних відмінностей між опроміненими рослинами та контролем щодо вмісту флавонолів не виявлено.

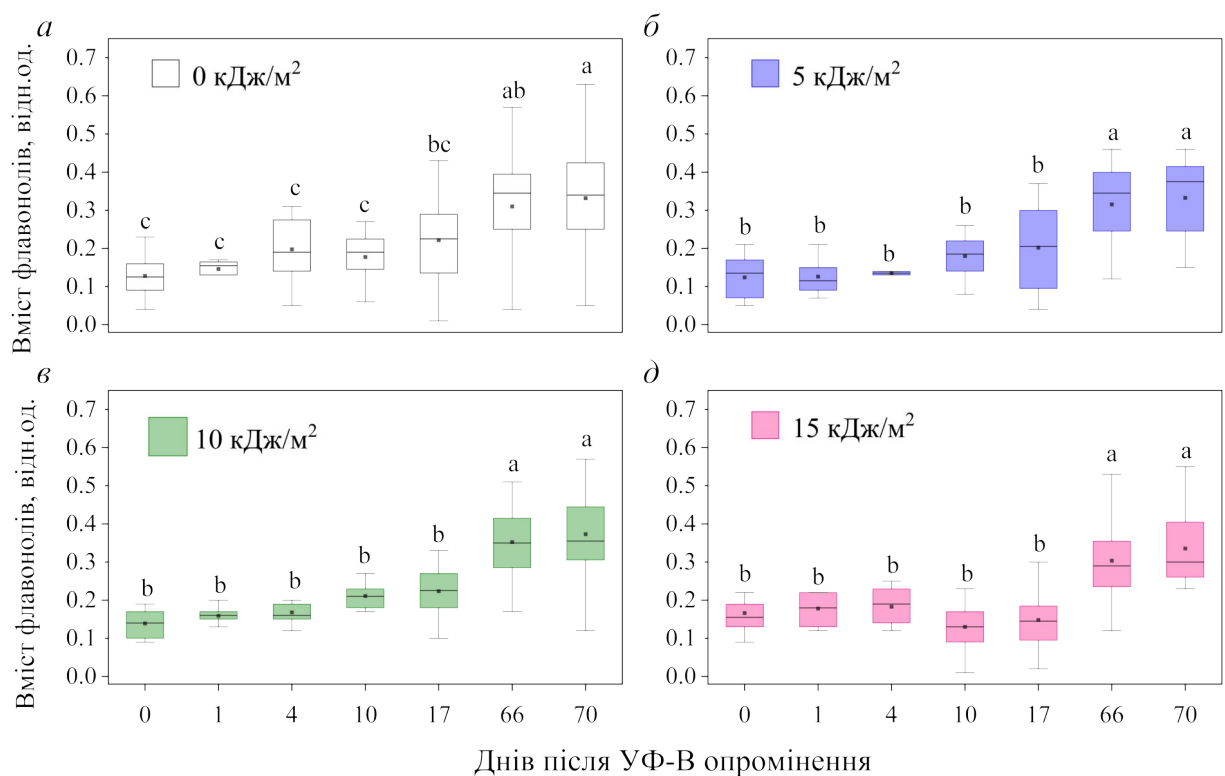


Рисунок 8. Відносний вміст флавонолів у листках верби клону ‘Житомирська-1’ у контрольній групі (а) та у рослин, опромінених УФ-В у дозах 5 кДж/м² (b), 10 кДж/м² (c) і 15 кДж/м² (d). Позначення та пояснення символів наведено на рис. 2.

Щодо індексу азотного балансу, значні відхилення від значень дня 0 спостерігали як у неіррадіюваному контролі, так і в групах, опромінених дозами 5 і 10 кДж/м², у середньостроковий період, зокрема на 10-ту та 17-ту добу. Водночас у групі, опромінений дозою 15 кДж/м², часових змін не виявлено (рис. 9). Отримані результати свідчать, що найвища доза УФ-В може впливати на азотний метаболізм у досліджуваного клону верби. Під час порівняння опромінених і неіррадіюваних рослин підвищення індексу азотного балансу зафіксовано лише у групі 5 кДж/м² у день 0. В усі інші часові точки статистично достовірних відмінностей між УФ-опроміненими та контрольними рослинами не виявлено.

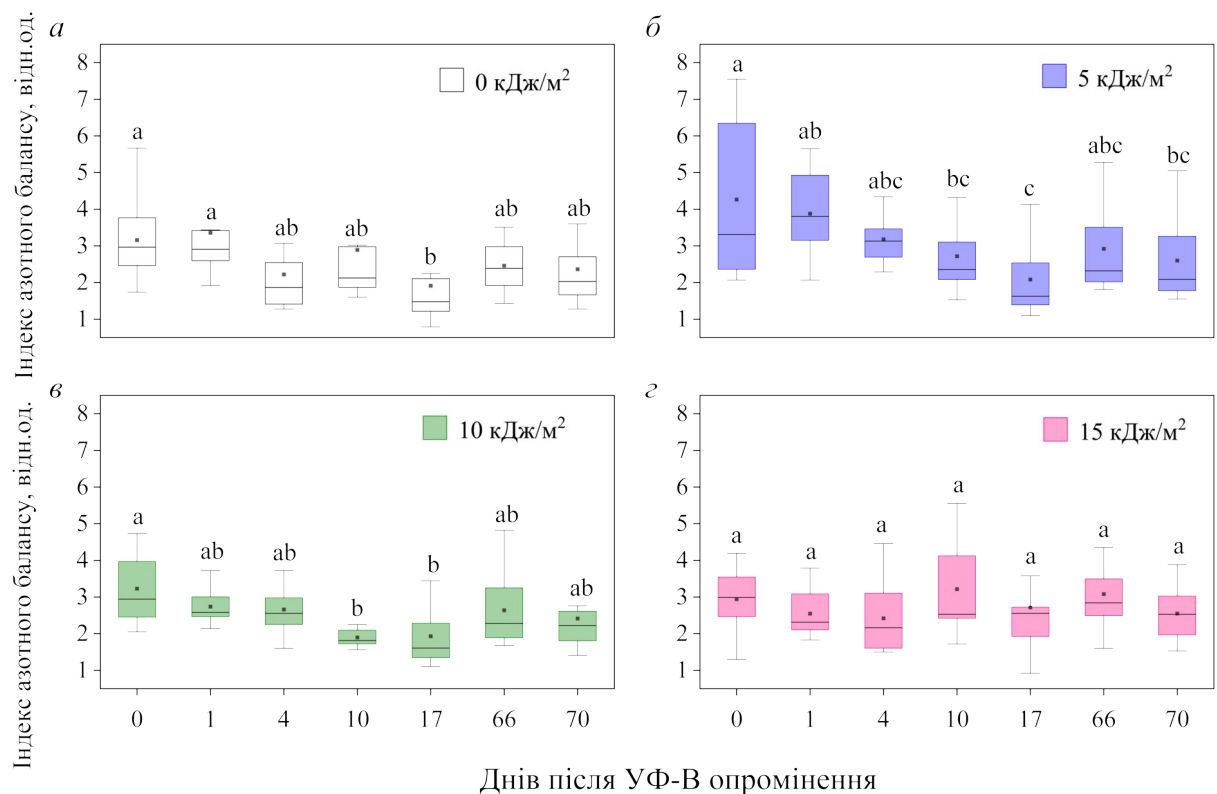


Рисунок 9 Індекс азотного балансу в листках верби клону ‘Житомирська-1’ у контрольній групі (а) та у рослин, опромінених УФ-В у дозах 5 кДж/м² (b), 10 кДж/м² (c) і 15 кДж/м² (d). Позначення та пояснення символів наведено на рис. 2; n = 9–38.

Статистично достовірне зниження відносного вмісту антоціанів на 10-ту добу було зафіксовано лише після УФ-В опромінення в дозі 5 кДж/м² (рис. 10). Наприкінці експерименту у всіх групах рівень антоціанів опинився нижче

межі чутливості приладу, що, ймовірно, пов'язано із сезонними метаболічними змінами у вмісті пігментів. У зв'язку з цим дані для 66-ї та 70-ї діб не наведено. Ці результати також не підлягали аналізу за допомогою двофакторного ANOVA.

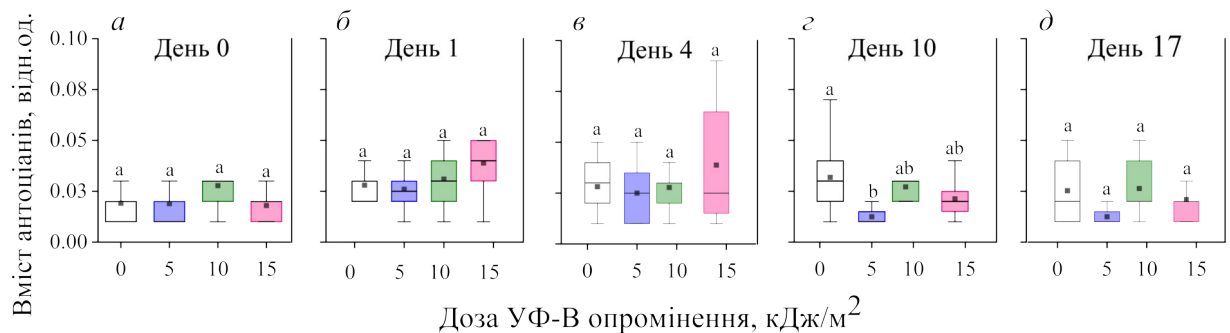


Рисунок 10 Відносний вміст антоціанів у листках верби клону 'Житомирська-1', виміряний на 0-ту (а), першу (б), 4-ту (в), 10-ту (г) та 17-ту (е) добу після УФ-В опромінення. Позначення та пояснення символів наведено на рис. 2; n = 8–35.

Статистично достовірних відмінностей у висоті стебла між опроміненими та контрольними рослинами на 70-ту добу не виявлено (рис. 11), що свідчить про відсутність суттєвого впливу УФ-В на висоту рослин за умов проведеного експерименту.

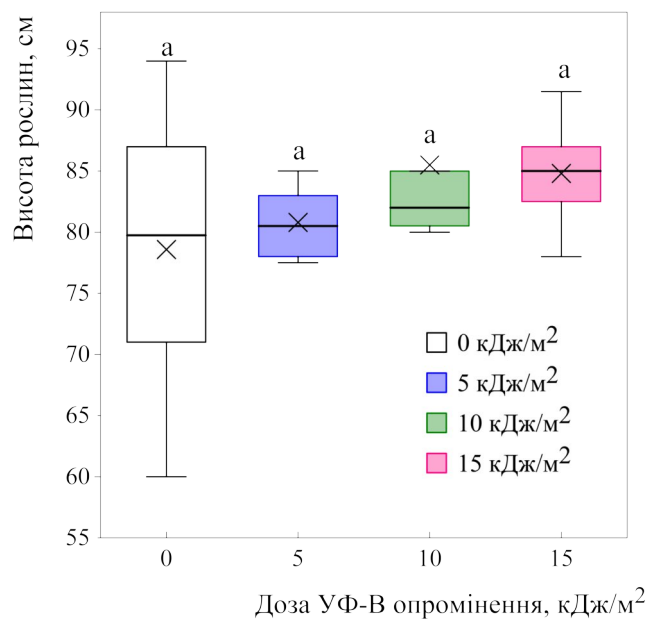


Рисунок 11 Середня висота стебла (см) рослин верби клону ‘Житомирська-1’ на 70-ту добу після УФ-В опромінення: літера *a* позначає відсутність відмінностей між варіантами згідно з результатами порівняння за тестом Тьюкі з поправкою Бонферроні; $n = 5$ для опромінених рослин, $n = 6$ для неіррадійованих (0 кДж/м^2).

Поряд із фізіолого-біохімічними показниками у частини рослин реєстрували й морфологічні зміни. У двох рослин, опромінених дозою 10 кДж/м^2 УФ-В, спостерігали деформації листкових пластинок, зокрема скручування та локальні викривлення (рис. 12). Враховуючи їхню обмежену поширеність, ці зміни можна розглядати як індивідуальну реакцію окремих рослин, а не як типовий ефект дії опромінення.

У решті варіантів подібних змін не відзначали, зокрема у рослини, опромінені дозами 5 кДж/м^2 та 15 кДж/м^2 , не мали видимих деформацій листя. Також у подальших дослідях із гострим опроміненням 17 кДж/м^2 морфологічних порушень не спостерігали.



Рисунок 12. Морфологічні зміни листків верби клону ‘Житомирська-1’ після опромінення дозою 10 кДж/м^2 УФ-В.

Двофакторний ANOVA показав, що час (тобто дата вимірювання) мав статистично достовірний вплив на відносний вміст хлорофілу, флавонолів та

індекс азотного балансу (табл. 3.1), особливо на пізніх часових точках. Натомість доза УФ-В істотно впливала лише на індекс азотного балансу, причому сила цього ефекту була меншою, ніж вплив часу. Взаємодія «доза × час» також була значущою для індексу азотного балансу. Таким чином, вплив УФ-В на фізіологію листків верби був не завжди однозначним, без чіткої дозозалежної відповіді щодо вмісту хлорофілу та флавонолів. Водночас сезонні зміни всіх досліджуваних параметрів були статистично достовірними.

Таблиця 3.1

Результати двофакторного ANOVA для відносного вмісту хлорофілу, флавонолів та індексу азотного балансу в листках верби клону ‘Житомирська-1’ за умов УФ-В опромінення.

Параметр	Фактор	df	<i>p</i>
Хлорофіл	Доза	3	0.129
	Час	6	$1.63 \cdot 10^{-229}$
	Доза × Час	18	0.151
Флавоноли	Доза	3	0.121
	Час	6	$6.69 \cdot 10^{-51}$
	Доза × Час	18	0.500
Індекс азотного балансу	Доза	3	0.002
	Час	6	$1.13 \cdot 10^{-8}$
	Доза × Час	18	0.039

Примітки: *df* – ступені свободи; *p* – рівень значущості.

Двофакторний ANOVA показав, що час достовірно впливав на відносний вміст хлорофілу, флавонолів та індекс азотного балансу, особливо на пізніх часових етапах. Раніше ми також спостерігали сезонні зміни пігментів у 17 генотипів *Brassica carinata*. У гірчиці підвищення вмісту хлорофілу та зниження рівня флавонолів відбувалося в період від бутонізації

до цвітіння, після чого під час плодоношення спостерігалось зменшення вмісту хлорофілу (Rakhmetov et al., 2024).

Неоднозначні ефекти УФ-В випромінювання на різні фізіологічні параметри, виявлені у нашому експерименті, частково узгоджуються з попередніми даними, отриманими для подібних діапазонів доз. Наприклад, Ren та співавт. (2010) встановили, що підвищений рівень УФ-В достовірно збільшував вміст хлорофілу *a*, хлорофілу *b*, загального хлорофілу (*a* + *b*) та каротиноїдів, а також підсилював активність гваяколпероксидази у двох видів *Populus* (*P. kangdingensis* та *P. cathayana*), тоді як вміст проліну залишався незмінним.

Оцінюючи вплив високих доз УФ-В випромінювання (43,2 та 86,4 кДж/м²) за тим самим методом вимірювання листків, Ali та співавт. (2023) встановили, що лише вища доза - 86,4 кДж/м² - спричиняла достовірне зниження індексу хлорофілу у м'яті кучерявій (*Mentha spicata* L.). Для дози 43,2 кДж/м² змін індексу хлорофілу не виявлено, так само як і змін індексу флавонолів за обох доз. Ріст рослин пригнічувався лише під впливом вищої дози 86,4 кДж/м². Подібні результати отримані тими ж авторами для дикої руколі *Diplotaxis tenuifolia* (Ali et al., 2024), де зниження загального вмісту хлорофілу спостерігалось в діапазоні доз УФ-В 21,6–172,8 кДж/м². Індeksi флавонолів та антоціанів підвищувалися під дією УФ-опромінення, але, подібно до наших результатів, чіткої дозозалежної відповіді не виявлено. Таким чином, ці два дослідження демонструють, що втрата хлорофілу після дії високих доз УФ-В може пояснюватися руйнуванням хлоропластів унаслідок УФ-В-індукованих пошкоджень, що супроводжується деградацією фотосистеми II (Ali et al., 2023). Водночас дози, застосовані в зазначених роботах, були суттєво вищими за ті, що використовувалися у нашому дослідженні.

Kaling та співавт. (2014) показали, що УФ-В випромінювання інтенсивністю 2,8 Вт/м² протягом 13 днів спричиняло масштабне перепрограмування метаболічних шляхів у трансгенного сірого тополя

(*Populus* × *canescens*, syn. *P. alba* × *P. tremula*), включаючи підвищення рівнів флавоноїдів, антоціанів і поліфенолів та одночасне зниження рівнів їхніх попередників: фенілпірувату, 4-гідроксифенілпірувату, похідних кумаринової кислоти, фенілаланіну, тирозину, *p*-кумароїл-КоА, коніферину, синінгіну, катехіну та галокатехіну. Ці зміни відбувалися протягом перших 36 годин, що свідчить про короткострокові метаболічні реакції. Аналогічно, Randriamanana та співавт. (2015) повідомили, що УФ-В опромінення спричиняло накопичення флавоноїдів, конденсованих танінів та саліцилатів у *Salix myrsinifolia*. Цікаво, що в цьому дослідженні концентрація метаболітів залежала від статі рослин, що вказує на можливу роль статевих відмінностей у фізіологічних реакціях на УФ-В та потенційне модулювання толерантності до нього.

В іншому дослідженні Wong та співавт. (2022) показали, що дози УФ-В у діапазоні 10–35 кДж/м² стимулювали синтез антоціанів, флавоноїдів та попередників лігніну в листках *Populus trichocarpa* та *P. deltoides*. Порівняно з їхнім дослідженням, дози, застосовані у нашому експерименті, були помірними і, ймовірно, недостатніми для індукції подібно виражених біохімічних відповідей (Zhao et al., 2023).

Молекулярні дослідження сприйняття УФ-В через сигнальний шлях фоторецептора UV resistance locus 8 (UVR8) пояснюють, як короткі гострі впливи можуть спричиняти швидкі транскрипційні та метаболічні зрушення, що згодом проявляються повільнішими змінами у вмісті пігментів та азотному статусі. Останні огляди демонструють, що активація фоторецептора UVR8 та його взаємодія з доменом COP1 і подальшими регуляторами швидко індукує біосинтез фенілпропаноїдів і флавоноїдів (Liu & Jenkins, 2024), що забезпечує пояснювальну основу для змін індексу азотного балансу, які ми спостерігали у наших експериментальних даних.

Керовані експерименти на травах та декоративних рослинах додатково ілюструють подвійний ефект зниження росту та накопичення вторинних метаболітів під впливом УФ-режимів. У *Pelargonium graveolens* комбіноване УФ-А/УФ-В опромінення підвищувало вміст фенольних сполук і флавоноїдів

та зменшувало біомасу, тоді як поєднання підвищеної фотосинтетично активної радіації з УФ-А/УФ-В спричиняло збільшення вмісту фенольних і флавоноїдних сполук без істотної втрати біомаси (Jadidi et al., 2023). У нашому випадку значного впливу УФ-В на ріст рослин та вміст флавонолів не виявлено.

Отримані нами результати узгоджуються з уявленням про те, що УФ-В випромінювання індукує як захисні, так і стресові фізіологічні зміни у деревних рослин, причому характер цих ефектів залежить від часу, виду та умов експерименту. Під час дослідження впливу УФ-В на продукцію вторинних метаболітів необхідно враховувати інтенсивність УФ-В, тривалість опромінення, а також відстань до джерела випромінювання (Ali et al., 2024).

3.2 Фізіолого-біохімічні реакції тополі ‘Новоберлінська-3’ та верби ‘Житомирська-1’ на гостре УФ-В опромінення (17 кДж/м²)

На день 0, перед УФ-обробкою, відносний вміст хлорофілу був однаковим у контрольній та дослідній групах ($0,32 \pm 0,04$; рис. 13). Натомість одразу після опромінення УФ-В (день 0) у рослин дослідної групи спостерігалось значне підвищення відносного вмісту хлорофілу, яке зберігалось протягом кількох наступних днів. У період 23–30 днів після опромінення різниця між дослідною та контрольною групами була статистично недостовірною. Однак у період 33–77 днів після опромінення рослини дослідної групи демонстрували підвищений відносний вміст хлорофілу порівняно з контролем, що свідчить про довготривалі фізіологічні зміни, індуковані гострим УФ-В впливом.

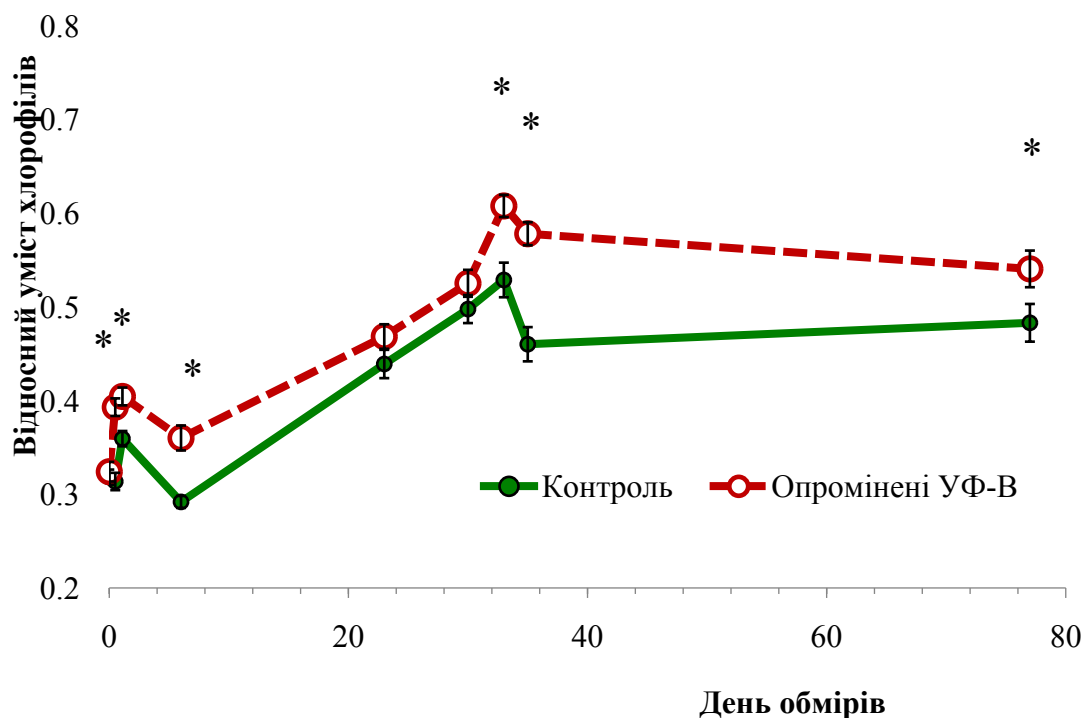


Рисунок 13 Зміни відносного вмісту хлорофілу в листках тополі 'Новоберлінська-3' після гострого УФ-В-опромінення. * – різниця між УФ-В-опроміненими та контрольними рослинами є статистично достовірною за t-тестом Стюдента для незалежних вибірок ($p < 0,05$); $n = 28$ вимірювань.

Загальний вміст фенольних сполук у листках тополі значно зменшився до 33-го дня експерименту. На перший день після опромінення рослини дослідної групи мали нижчий рівні загальних фенолів порівняно з контролем; однак до 33-го дня УФ-опромінені дерева характеризувалися вищим вмістом фенолів відносно контрольних рослин (рис. 14). Водночас у контрольній групі загальний вміст фенолів зменшився майже вдвічі на 33-й день експерименту.

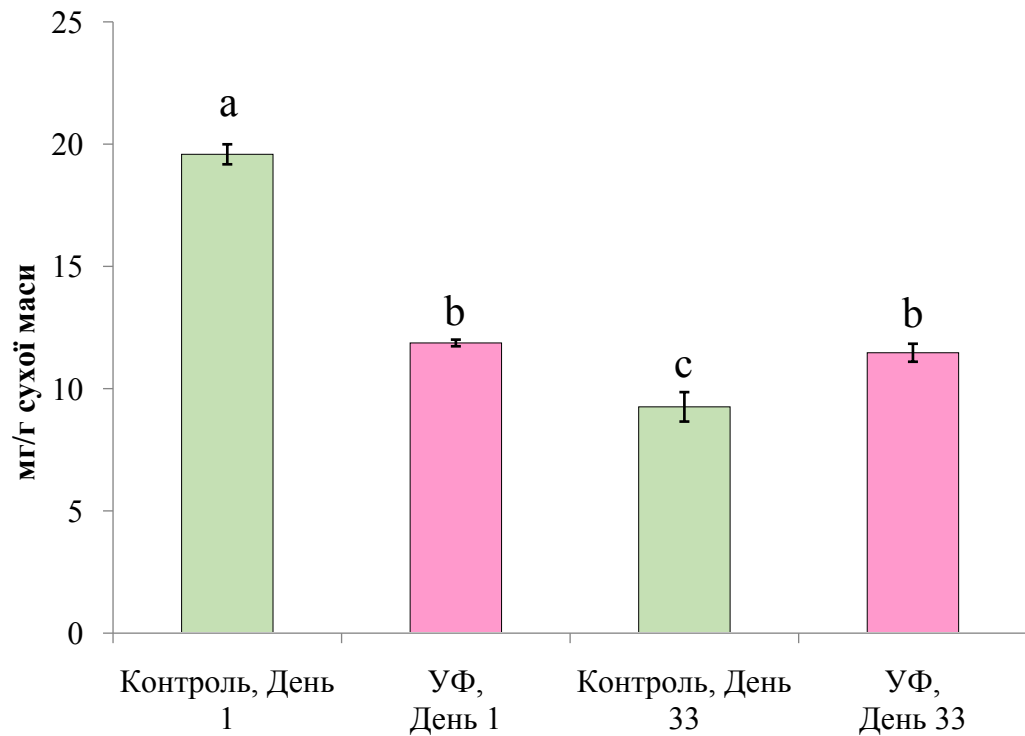


Рисунок 14. Загальний вміст фенолів (мг/г сухої маси) у листках тополі ‘Новоберлінська-3’ на 1-й та 33-й дні після УФ-В-опромінення. Різні літери позначають статистично достовірні відмінності між групами за t-тестом Стьюдента для незалежних вибірок ($p < 0,05$); $n = 3$ у кожній групі.

На 1-й день після опромінення в дослідній групі тополі спостерігалось майже трикратне збільшення загального вмісту флавоноїдів порівняно з контролем (рис. 15). На 33-й день після опромінення загальний вміст флавоноїдів істотно зріс в обох групах; при цьому статистично достовірних відмінностей між дослідною та контрольною групами на 33-й день не виявлено.

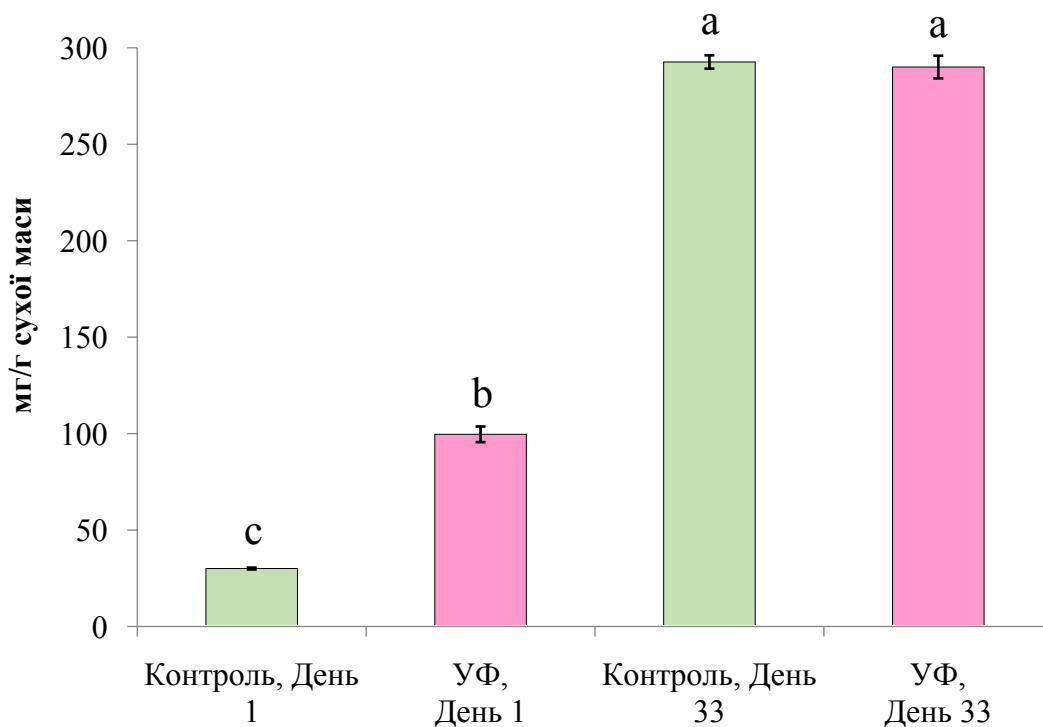


Рисунок 15. Загальний вміст флавоноїдів (мг/г сухої маси) у листках тополі ‘Новоберлінська-3’ на 1-й та 33-й дні після УФ-В-опромінення; пояснення символів наведено на рис. 14; $n = 3$ у кожній групі.

Під час аналізу встановлено, що вміст саліцилової кислоти в контрольних рослинах тополі залишався незмінним протягом усього експерименту. Натомість на 1-й день після опромінення рослини дослідної групи демонстрували короткочасне підвищення вмісту саліцилової кислоти порівняно з контролем (рис. 16).

Протягом усього експерименту статистично достовірних відмінностей у висоті стебла між дослідною та контрольною групами не виявлено (рис. 17).

На перший день експерименту до опромінення відносний вміст хлорофілу у контрольних та дослідних рослин верби ‘Житомирська-1’ не відрізнявся. Одразу після дії УФ-В було зафіксовано статистично достовірне підвищення відносного вмісту хлорофілу в опромінених рослин порівняно з контролем (Рис. 18). У подальші дні (1–6 доба після опромінення) статистично достовірних відмінностей між групами не спостерігалось.

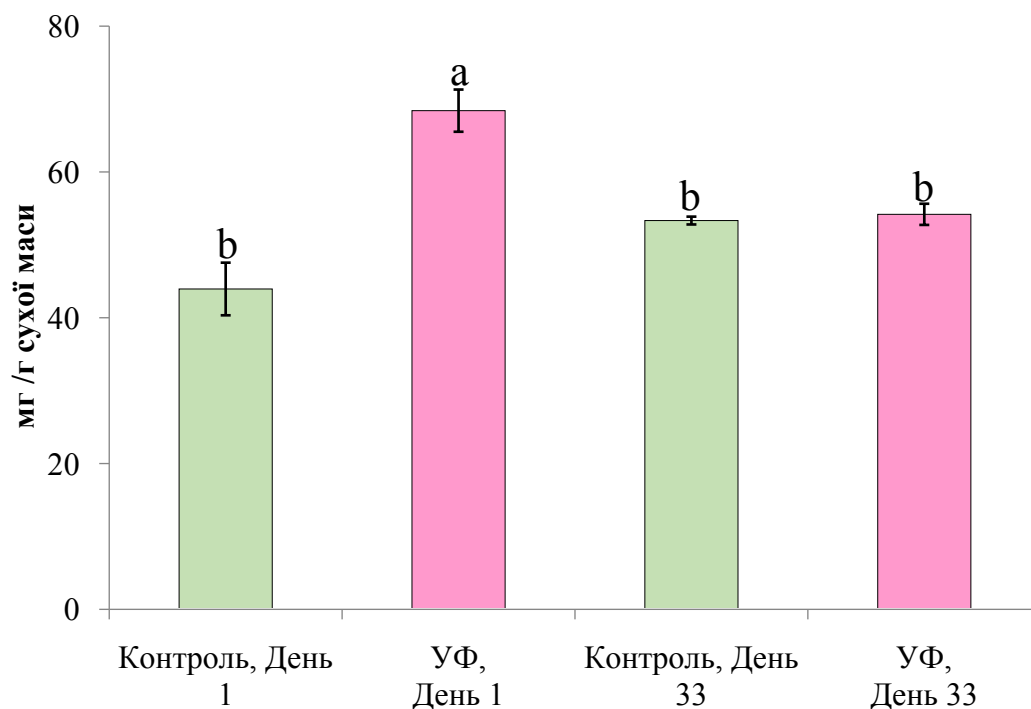


Рисунок 16. Вміст саліцилової кислоти (мг/г сухої маси) у листках тополі 'Новоберлінська-3' на 1-й та 33-й дні після УФ-В-опромінення; пояснення символів наведено на рис. 14; $n = 3$ у кожній групі.

На першу добу після опромінення загальний вміст фенолів у листках опромінених рослин верби був на 20% вищим порівняно з контролем (Рис. 19). Наведені дані є попередніми спостереженнями через обмежену кількість дослідного матеріалу, з цієї причини інші часові точки не аналізувалися.

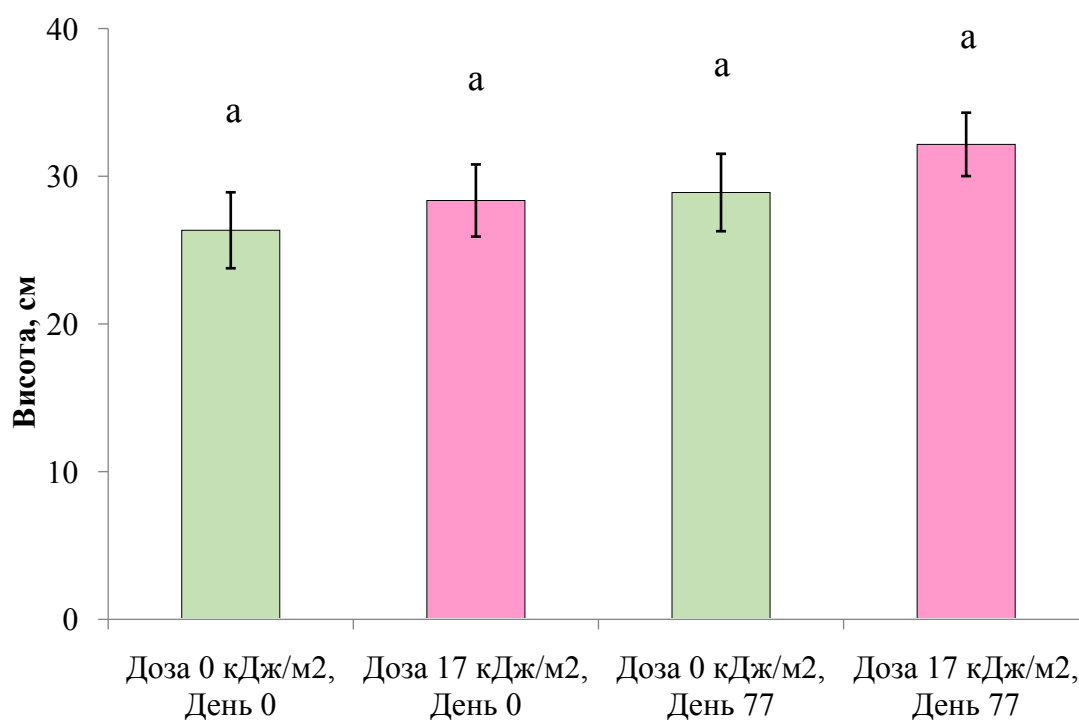


Рисунок 17. Висота стебла тополі ‘Новоберлінська-3’ на 1-й та 77-й дні після УФ-В-опромінення. Статистично достовірних відмінностей між групами не виявлено; $n = 7$ у кожній групі.

На першу добу після опромінення загальний вміст флавоноїдів у листках опромінених рослин був нижчим на 17,4% порівняно з контролем (Рис. 19). Наведені дані є попередніми спостереженнями через обмежену кількість дослідного матеріалу, з цієї причини інші часові точки не аналізувалися.

На першу добу після опромінення вміст саліцилової кислоти у листках опромінених рослин зріс на 90,1% порівняно з контролем (Рис. 19). Наведені дані є попередніми спостереженнями через обмежену кількість дослідного матеріалу, з цієї причини інші часові точки не аналізувалися.

Протягом експерименту суттєвих відмінностей у висоті пагонів між контрольними та опроміненими рослинами верби ‘Житомирська-1’ не виявлено.

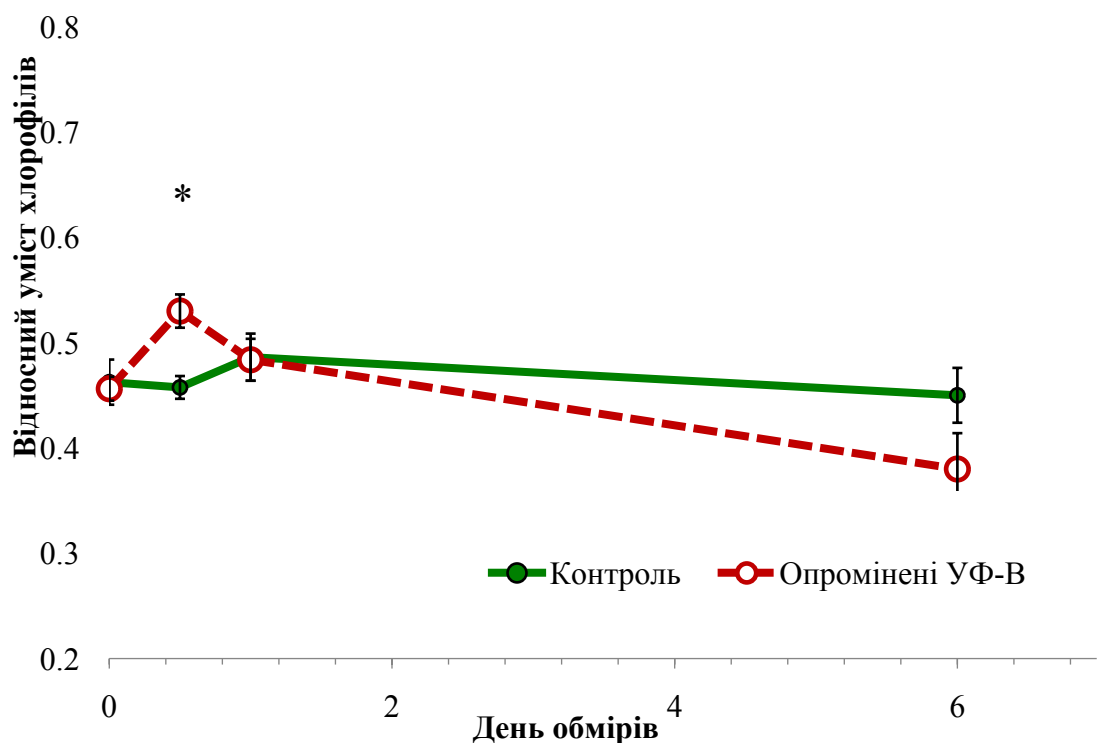


Рисунок 18. Зміни відносного вмісту хлорофілу в листках верби ‘Житомирська-1’ після гострого УФ-В-опромінення. * - різниця між УФ-В-опроміненими та контрольними рослинами є статистично достовірною за t-тестом Стюдента для незалежних вибірок ($p < 0,05$); $n = 8$ вимірювань.

3.2.1 Біохімічні та фізіологічні реакції тополі ‘Новоберлінська-3’ на гостре УФ-В-опромінення

Отримані результати свідчать, що реакції тополі ‘Новоберлінська-3’ на гостре УФ-В-опромінення мають чітко виражений часовий характер, поєднуючи короточасні метаболічні зміни з довготривалими адаптивними перебудовами. Реакції рослин на ультрафіолетове опромінення демонструють виразну часову динаміку: зміни у відносному вмісті хлорофілу та вторинних метаболітів розвивалися поступово протягом усього періоду спостережень. Вміст хлорофілу, загальних фенольних сполук та загальних флавоноїдів був залежним від часу, тоді як вплив ультрафіолетового випромінювання проявлявся переважно у вигляді короточасних зрушень у першу добу та довготривалих змін на пізніших етапах.

Важливо, що на відміну від нашого попереднього дослідження з вербою клону ‘Житомирська-1’, де ефекти УФ-В загалом були слабкими й часто нівелювалися сезонною динамікою, у цьому експерименті було виявлено чіткий і стійкий стимулювальний вплив дози 17 кДж/м² на вміст хлорофілу: опромінені рослини стабільно перевищували неопромінений контроль у більшості точок вимірювання. Крім того, УФ-В опромінення запобігало сезонному зниженню загальних фенольних сполук, яке спостерігалось у контрольних рослин, що свідчить про більш виражене та стабільне фізіологічне налаштування порівняно з попередніми результатами для верби. Ці відмінності підкреслюють видові особливості чутливості до УФ-В у межах родини Salicaceae та демонструють, що тополя може проявляти сильнішу довготривалу метаболічну стабілізацію за умов гострого УФ-В-стресу, ніж верба.

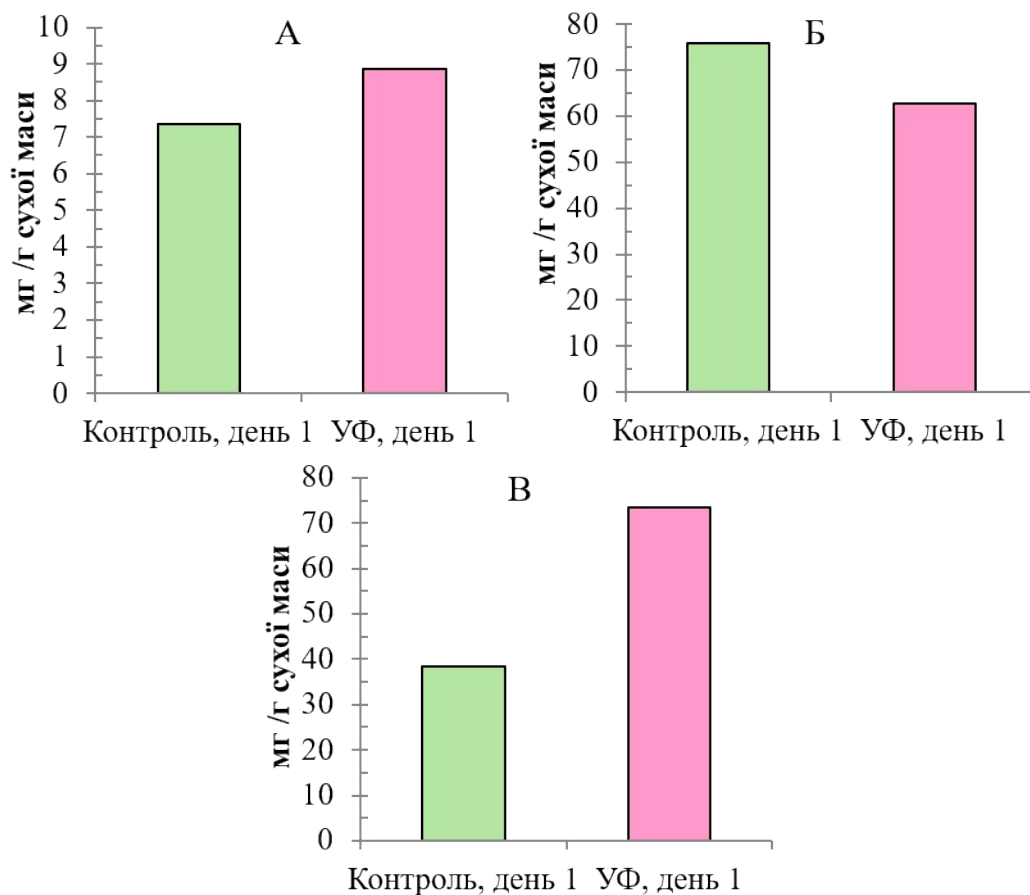


Рисунок 19. Загальний вміст фенолів (А), загальний вміст флавоноїдів (Б) та вміст саліцилової кислоти (В) мг/г сухої маси у листках верби ‘Житомирська-1’ на першу добу після УФ-В-опромінення.

Дослідження інших видів роду *Populus* додатково підтверджують, що УФ-В ініціює скоординовані зміни у фенольному метаболізмі та шляхах стресової відповіді. Автори (Wong et al. 2022) показали, що помірне та інтенсивне УФ-В-опромінення індукує накопичення флавоноїдів, антоціанів і попередників лігніну як у природних, так і у трансгенних лініях *Populus*, включно з тими, що мають порушення біосинтезу лігніну. Це підкреслює метаболічну гнучкість фенілпропаноїдного шляху під час аклімації до УФ-В. Аналогічно, автори дослідження (He et al. 2023) продемонстрували, що попереднє УФ-В-опромінення активує механізми перехресної адаптації у гібридній тополі, підсилюючи експресію генів, залучених до поглинання та детоксикації металів, і тим самим модифікуючи фізіологічні реакції на подальший кадмієвий стрес. Крім того, автори дослідження (Gourlay et al. 2022) надали докази того, що конденсовані таніни діють як потужні

антиоксиданти *in planta*, захищаючи листки тополі від оксидативних ушкоджень за умов посухи та УФ-В-опромінення, підтримуючи функціонування ФСII та зменшуючи накопичення активних форм кисню. У сукупності ці дослідження підкреслюють, що види *Populus* покладаються на різноманітні фенольні механізми для пом'якшення УФ-В-індукованого оксидативного стресу, що узгоджується зі стабілізацією фенольних сполук і збереженням фотосинтетичної активності, виявленими у нашому експерименті.

Підвищення вмісту хлорофілу одразу після опромінення та його подальше зростання на 33–77-й день узгоджується з даними, які свідчать, що помірні дози ультрафіолетового випромінювання можуть чинити стимулювальний або нейтральний вплив на пігментну систему деревних рослин. Наприклад, автори роботи (Ren et al. 2010) показали, що підвищені рівні УФ сприяли збільшенню вмісту хлорофілу та каротиноїдів у *Populus cathayana* та *Populus kangdingensis*. У нашому експерименті доза 17 кДж/м² не знижувала вміст хлорофілу, на відміну від результатів дослідження (Ali et al. 2023) для *Mentha spicata*, де значно вищі дози УФ (86.4 кДж/м²) спричиняли його зменшення. Це підкреслює відносну стійкість тополі до гострого ультрафіолетового впливу. Автори роботи (Zhang et al. 2014) встановили, що виключення УФ-випромінювання призводило до надмірного видовження міжвузлів у сої, тоді як у нашому експерименті висота стебла залишалася стабільною, що свідчить про відсутність морфологічних аномалій.

Короткочасне підвищення загальних флавоноїдів, зафіксоване в першу добу після опромінення, узгоджується з численними дослідженнями, які демонструють швидку активацію фенілпропаноїдного шляху під впливом ультрафіолетового випромінювання. Зокрема, автори дослідження (Del Valle et al. 2020) спостерігали накопичення флавоноїдів під дією УФ-світла у *Silene littorea*. Автори роботи (Wang et al. 2023) показали, що УФ-В активує ферменти фенілпропаноїдного шляху (PAL, C4H, 4CL, CHS, CHI та IFS) у калусі сої, що супроводжувалося збільшенням вмісту ізофлавонів. Подібні

результати отримали автори (Santin et al. 2020), які продемонстрували швидку активацію генів CHS, F3H і DFR та транскрипційних факторів MYB у плодах персика вже через 6–24 години після опромінення. У нашому випадку підвищення загальних флавоноїдів у першу добу може бути пов'язане з ранньою активацією UVR8-залежного сигнального шляху та реакціями, пов'язаними з утворенням активних форм кисню, які, згідно з літературними даними, стимулюють синтез фенольних сполук. Водночас на 33-й день загальні флавоноїди зростали в рослин обох груп, що, ймовірно, відображає сезонні зміни метаболізму, подібні до описаних у роботі дослідників (Neugart & Bumke-Vogt. 2021) для різних видів *Brassica*.

Цікаво, що у нашому дослідженні загальні фенольні сполуки не збільшувалися під дією УФ-опромінення, а залишалися стабільними, тоді як у контрольних рослин їхній вміст зменшився майже вдвічі. Це можна пояснити метаболічною конкуренцією між флавоноїдами та іншими фенольними сполуками шікіматного шляху за субстрати синтезу, що походять із фотоасимілятів, яка, ймовірно, запобігла сезонному зниженню фенольного пулу та може свідчити про адаптивну стабілізацію антиоксидантної системи. Частково подібні реакції описані для *salix myrsinifolia*, де УФ-В-опромінення сприяло накопиченню флавоноїдів, конденсованих танінів і саліцилатів у рослин обох статей, хоча у самок відповідь була значно сильнішою, що вказує на статеву диференціацію у толерантності до УФ-впливу (Randriamanana et al. 2015).

Короткочасне підвищення вмісту саліцилової кислоти, зафіксоване в першу добу після опромінення, узгоджується з даними щодо ролі цього фітогормону як раннього сигнального компонента стресової відповіді. У ячменю УФ-В-випромінення підвищувало вміст саліцилової кислоти як у листках, так і в коренях (Bandurska & Cieslak 2013), а попереднє опромінення забезпечувало перехресну толерантність до водного дефіциту. У томатів УФ-випромінення посилювало сигнінг саліцилової кислоти та підвищувало стійкість до *Pseudomonas syringae* (Escobar-Bravo et al. 2019). У нашому

випадку підвищення саліцилової кислоти було нетривалим і накладалося на ймовірно високий конститутивний фон, типовий для тополь (Ullah et al. 2023; Zhang et al. 2024). Це свідчить про швидку, але контрольовану активацію захисного сигнінгу, а не про перехід до хронічного стресу. Відсутність тривалих змін у вмісті саліцилової кислоти разом із відсутністю пригнічення росту чи морфологічних аномалій узгоджується з уявленням, що у рослин родини Salicaceae саліцилова кислота сприяє гнучкій, лінійно-специфічній аклімації до стресу, а не довготривалим компромісам між ростом і захистом.

Нові дослідження свідчать, що метаболізм саліцилової кислоти у тополь та інших представників родини Salicaceae має низку унікальних особливостей, які відрізняють їх від трав'янистих модельних рослин. Тополі переважно використовують шлях через фенілаланін-амоніаліазу для синтезу саліцилової кислоти, тоді як ізохоризматний шлях відіграє лише незначну роль. Це зумовлює природно вищі базальні рівні саліцилової кислоти та відмінну регуляторну систему порівняно з *Arabidopsis* (Ullah et al. 2023). Сезонні дослідження також показують, що в стійких до стресу генотипів тополі саліцилова та жасмонова кислоти часто зростають одночасно, що свідчить про скоординований, а не антагоністичний сигнінг (Zhang et al. 2024). Генетичні експерименти додатково підтверджують цей зв'язок: порушення роботи глікозилтрансферази UGT71L1, яка бере участь у біосинтезі саліциноїдів, призводить до значного підвищення вмісту як саліцилової, так і жасмонової кислот, демонструючи тісний метаболічний зв'язок між цими сполуками (Gordon et al. 2022). Такі результати підкреслюють, що регуляція саліцилової кислоти у представників родини Salicaceae є лінійно-специфічною та може сприяти стабільному росту й стійкості до стресу, які ми спостерігали у нашому дослідженні.

Порівняння наших результатів із дослідженнями, у яких ультрафіолетове випромінювання спричиняло пригнічення росту (Martel & Qaderi 2016; Ranjbarfordoei et al. 2011), свідчить, що тополя демонструє значно вищу толерантність до УФ-впливу, ніж трав'янисті культури. У нашому

дослідженні не було виявлено зменшення висоти стебла чи інших морфометричних показників, що узгоджується з даними про стійкість деревних видів до ультрафіолетового випромінення (Ren et al. 2010; Martínez-Lüscher et al. 2014; Roviello 2025). Це також підтверджує, що доза 17 кДж/м² не перевищує порогу, за якого починаються структурні ушкодження фотосинтетичного апарату.

Таким чином, отримані результати свідчать, що реакції тополі ‘Новоберлінська-3’ на УФ-В-випромінення поєднують короточасні метаболічні зміни (підвищення вмісту загальних флавоноїдів та саліцилової кислоти) з довготривалими адаптивними перебудовами (збільшення вмісту хлорофілу та стабілізація фенольного пулу). Відсутність негативного впливу на ріст і збереження функціональної активності фотосинтетичного апарату свідчать про високу толерантність цього клону до гострого УФ-впливу.

3.2.2 Біохімічні та фізіологічні реакції верби ‘Житомирська-1’ на гостре УФ-В-опромінення

Порівняння динаміки фотосинтетичних пігментів у верби ‘Житомирська-1’ між двома експериментами демонструє принципово різний характер реакції на УФ-В опромінення. У першому досліді зміни вмісту хлорофілу були майже повністю зумовлені сезонною динамікою: підвищення рівня пігментів у пізні терміни (66–70 доба) спостерігалось незалежно від дози, а ефекти УФ-В були слабкими, короточасними та не мали дозозалежного характеру. Натомість у другому експерименті гостра дія 17 кДж/м² спричинила миттєве підвищення відносного вмісту хлорофілу вже в перші години після опромінення, що узгоджується з даними про швидкі компенсаторні реакції фотосинтетичного апарату під дією УФ-В (Ren et al., 2010; Martínez-Lüscher et al., 2014). Однак, на відміну від тополі, де підвищений рівень хлорофілу зберігався тривалий час, у верби цей ефект був строго короточасним і зникав уже на 1–6 добу. Подібний контраст спостерігається і для флавоноїдного комплексу: у першому досліді флавоноли зростали лише внаслідок сезонного розвитку, антоціани також демонстрували

сезонну інерцію та швидке зникнення сигналу тоді як у другій роботі загальний вміст флавоноїдів знижувався на 17,4% у першу добу після опромінення, що може свідчити про перерозподіл метаболічних потоків у межах фенілпропаноїдного шляху (Del Valle et al., 2020; Neugart & Bumke-Vogt, 2021). Таким чином, фотосинтетичні пігменти у двох дослідженнях відображають два різні фізіологічні режими: сезонно-інерційний у першій роботі та гостро-реактивний у другій.

Фенольний комплекс верби також демонструє суттєві відмінності між двома експериментами. У першій статті загальний фенольний профіль був визначений переважно сезонною динамікою: флавоноли зростали у пізні терміни, антоціани швидко знижувалися до межі детекції, а УФ-В не викликав стабільних або дозозалежних змін. Це свідчить про те, що за помірних доз (5–15 кДж/м²) верба не переходить у режим активної фенольної відповіді, а зберігає метаболічну інерцію. Натомість у другій роботі гостра дія 17 кДж/м² спричинила різку та багатовекторну перебудову фенольного метаболізму: загальні феноли зростали на 20%, флавоноїди знижувалися на 17,4%, а вміст саліцилової кислоти збільшувався майже вдвічі (+90,1%). Такий патерн відповідає швидкій мобілізації антиоксидантних і сигнальних механізмів, характерних для роду *Salix* (Randriamanana et al., 2015). Особливо показовим є різке зростання саліцилової кислоти - ключового раннього гормонального сигналу, що активує каскади захисних реакцій (Bandurska & Cieślak, 2013; Escobar Bravo et al., 2019). У представників Salicaceae цей шлях регулюється переважно через фенілаланін-амоніаліазну систему (Ullah et al., 2023), що пояснює швидкість і масштаб реакції. Таким чином, якщо у першій статті фенольний комплекс відображав сезонну інерцію, то у другій - він демонструє класичний режим «швидкої мобілізації», коли рослина оперативно активує антиоксидантні та сигнальні механізми у відповідь на гострий стрес.

Узагальнюючи дані двох досліджень, можна виділити два принципово різні фізіологічні режими відповіді верби 'Житомирська-1' на УФ-В опромінення. У першій роботі, де застосовувалися помірні дози (5–15 кДж/м²),

реакція рослин була слабкою, фрагментарною та повністю накладалася на сезонну динаміку розвитку. Хлорофіл, флавоноли та антоціани змінювалися переважно відповідно до вікових фаз, а УФ-В не викликав стійких або дозозалежних ефектів. Такий режим можна охарактеризувати як сезонно-інерційний, коли інтенсивність стресу недостатня для виходу метаболізму за межі природних коливань. Натомість у другому експерименті гостра дія 17 кДж/м^2 спричинила гостро-реактивний режим, що поєднував миттєве підвищення хлорофілу, швидке накопичення фенолів, зниження флавоноїдів та різке зростання саліцилової кислоти. При цьому морфологічні параметри залишалися стабільними, що узгоджується з даними про здатність деревних видів підтримувати ріст навіть за умов короткочасного УФ-В стресу (Ren et al., 2010; Roviello, 2025). Таким чином, один і той самий генотип демонструє різні фізіологічні режими залежно від інтенсивності впливу, а не від типу стресу: помірні дози не порушують сезонної інерції, тоді як гостра доза 17 кДж/м^2 запускає швидку, але короткочасну метаболічну перебудову.

Отримані дані свідчать, що гостре УФ-В опромінення (17 кДж/м^2) запускає у верби 'Житомирська-1' комплекс швидких, багаторівневих і метаболічно інтенсивних реакцій, які формують характерну модель короткочасної адаптації. Хоча підвищення вмісту хлорофілу було нетривалим і зникало вже протягом перших діб після опромінення, сама поява цього ефекту вказує на активацію ранніх компенсаторних механізмів фотосинтетичного апарату. У деревних видів така реакція може бути пов'язана з тимчасовим підсиленням пігментного екранування або перерозподілом енергії між світловими фазами фотосинтезу, що дозволяє зменшити навантаження на фотосистеми в умовах різкого підвищення УФ-В. Подібні короткочасні зміни пігментного профілю описані для інших представників листяних порід, де вони розглядаються як частина швидкої фотопротекторної відповіді, спрямованої на стабілізацію функціонування фотосистеми II у перші години після стресу.

Підвищення загального вмісту фенолів на першу добу після опромінення є одним із ключових маркерів активації антиоксидантного захисту. Фенольні сполуки відіграють центральну роль у нейтралізації УФ-індукованих реактивних форм кисню (АФК), які утворюються внаслідок порушення електронного транспорту в хлоропластах. У представників роду *Salix* фенольний профіль характеризується високою пластичністю, що дозволяє рослинам швидко реагувати на раптові зміни інтенсивності опромінення. Зростання фенолів у верби може бути наслідком активації ферментативних ланок фенілпропаноїдного шляху, зокрема фенілаланін-амоніаліази, яка є ключовим ферментом у синтезі більшості фенольних метаболітів. Така реакція є типовою для Salicaceae, де фенольні сполуки виконують не лише антиоксидантну, а й структурну та сигнальну функції, забезпечуючи швидку стабілізацію клітинних стінок і мембран.

Зниження загального вмісту флавоноїдів на 17,4% може свідчити про перерозподіл метаболічних потоків у межах фенілпропаноїдного шляху. Флавоноїди є енергетично затратними для синтезу, і їх тимчасове зменшення може бути наслідком перенаправлення ресурсів на синтез інших фенольних сполук, які мають вищу антиоксидантну активність або беруть участь у стабілізації клітинних структур під час гострого стресу. Подібні короточасні коливання флавоноїдів описані для різних видів і розглядаються як частина швидкої метаболічної перебудови, спрямованої на оптимізацію захисних механізмів у перші години після дії стресора. У випадку верби така реакція може бути пов'язана з тим, що флавоноїди виконують переважно функцію довготривалого УФ-екранування, тоді як у перші години після гострого опромінення рослина віддає пріоритет синтезу більш реактивних антиоксидантів.

Найбільш вираженою реакцією верби стало різке підвищення вмісту саліцилової кислоти - майже вдвічі порівняно з контролем. Саліцилова кислота є одним із ключових ранніх сигнальних компонентів стресової відповіді, що активує каскади захисних реакцій, включно з антиоксидантними системами,

регуляцією експресії генів та стабілізацією клітинних структур. У представників родини Salicaceae базальний рівень саліцилової кислоти є природно підвищеним, що робить їх особливо чутливими до змін у гормональному балансі. Різке зростання цього гормону у верби може свідчити про швидку активацію сигнальних шляхів, спрямованих на формування короткочасної толерантності до УФ-індукованого стресу. Важливо, що така реакція не супроводжувалася порушенням ростових процесів, що вказує на ефективність гормональної регуляції та здатність рослини підтримувати баланс між захисними та ростовими процесами.

Стабільність морфологічних показників, зокрема відсутність змін у висоті пагонів, свідчить про те, що верба реалізує ефективну короткочасну метаболічну відповідь, яка дозволяє компенсувати стрес без переходу до довготривалих морфологічних змін. Така стратегія є типовою для швидкорослих деревних видів, які здатні підтримувати ріст навіть за умов короткочасних абіотичних стресів. У цьому контексті верба демонструє високу метаболічну пластичність, що дозволяє їй оперативно реагувати на різкі зміни інтенсивності УФ-випромінення.

Узагальнюючи, верба ‘Житомирська-1’ демонструє модель швидкої, але короткочасної адаптації до гострого УФ-В опромінення, що поєднує миттєву активацію фотосинтетичних механізмів, швидке накопичення фенольних сполук, перерозподіл метаболічних потоків та різке зростання рівня саліцилової кислоти. Такий комплекс реакцій відображає високу метаболічну пластичність цього виду та його здатність оперативно реагувати на різкі зміни інтенсивності УФ-випромінення.

3.2.3 Порівняння біохімічних та фізіологічних реакцій тополі ‘Новоберлінська-3’ та верби ‘Житомирська-1’ на гостре УФ-В-опромінення

Порівняльний аналіз реакцій двох представників родини Salicaceae - тополі *Populus pyramidalis* × *P. laurifolia* ‘Новоберлінська-3’ та верби *salix* sp. ‘Житомирська-1’ - на гостре УФ-В-опромінення (17 кДж/м²) виявив суттєві

відмінності у структурі та динаміці їхніх адаптивних відповідей. Незважаючи на близьку філогенетичну спорідненість і загальну високу пластичність метаболічних процесів, обидва види реалізують принципово різні стратегії адаптації, що узгоджується з літературними даними про видові особливості стресових реакцій у деревних рослин (Ren et al., 2010; Lahlali et al., 2014; Sharma & Uttam, 2017a; Nikalje et al., 2019).

Тополя ‘Новоберлінська-3’ демонструє більш тривалу та структуровану модель адаптації, у якій ранні метаболічні зміни поступово переходять у фазу довготривалої стабілізації. Підвищення вмісту хлорофілу одразу після опромінення зберігалось протягом тривалого періоду (33–77 доба), що свідчить про стійке посилення фотосинтетичної активності. Крім того, УФ-В-опромінення запобігало сезонному зниженню загального вмісту фенолів у контролі, що вказує на стабілізацію фенольного пулу та підтримання антиоксидантної рівноваги. Така реакція добре узгоджується з даними про здатність *Populus* до тривалого фенольного ремоделювання та підтримання антиоксидантного захисту під дією УФ-В (Wong et al., 2022; Gourlay et al., 2022). Навіть короткочасне підвищення вмісту саліцилової кислоти у тополі відбувалося на тлі високого конститутивного рівня цього фітогормону, характерного для *Salicaceae* (Ullah et al., 2023; Zhang et al., 2024), що свідчить про контрольовану, а не стрес-індуковану гормональну відповідь. Відсутність змін у рості та морфології підтверджує високу толерантність тополі до гострого УФ-В-впливу (Martínez-Lüscher et al., 2014; Roviello, 2025).

На противагу цьому, верба ‘Житомирська-1’ реалізує швидку, але короткочасну модель адаптації, що характеризується миттєвими змінами у первинному та вторинному метаболізмі. Підвищення вмісту хлорофілу спостерігалось лише одразу після опромінення, після чого показники швидко поверталися до контрольних значень. На першу добу після опромінення у верби відзначалося різке зростання загального вмісту фенолів та майже двократне підвищення рівня саліцилової кислоти, що свідчить про інтенсивну активацію антиоксидантних та сигнальних механізмів. Така реакція

узгоджується з даними про високу фенольну пластичність верб і їх здатність швидко накопичувати захисні метаболіти у відповідь на стрес (Randriamanana et al., 2015). Тимчасове зниження вмісту флавоноїдів може відображати перерозподіл метаболічних потоків у межах фенілпропаноїдного шляху, коли ресурси спрямовуються на синтез інших фенольних сполук або на підтримання первинного метаболізму. Водночас відсутність змін у рості пагонів свідчить про те, що навіть інтенсивні короточасні метаболічні реакції не призводять до морфологічних порушень, що узгоджується з даними про стійкість деревних видів до короточасного УФ-В-стресу (Ren et al., 2010).

Отже, реакції тополі та верби на гостре УФ-В-опромінення відрізняються за характером і динамікою: тополя демонструє повільнішу, але тривалішу стабілізацію метаболічних показників, тоді як верба характеризується швидкою активацією захисних механізмів, що має короточасний характер. Тополя формує тривалу адаптивну відповідь, яка включає стабілізацію фенольного метаболізму, підтримання підвищеного рівня хлорофілу та контрольовану гормональну реакцію. Верба ж реагує швидко та інтенсивно, мобілізуючи фенольні та гормональні механізми протягом перших годин після опромінення, але не переходить до довготривалих адаптивних змін. Обидві стратегії є ефективними, проте відображають видові особливості регуляції метаболізму та стресових сигналів у межах родини Salicaceae.

Узагальнюючи, можна стверджувати, що навіть за однакових умов гострого УФ-В-впливу тополя 'Новоберлінська-3' та верба 'Житомирська-1' реалізують фундаментально різні траєкторії адаптації, що підкреслює важливість міжвидових порівнянь для розуміння механізмів стійкості деревних рослин до ультрафіолетового стресу. Тополя демонструє більш тривалу та структуровану відповідь, тоді як верба - швидко та метаболічно інтенсивну, що узгоджується з літературними даними про відмінності у регуляції фенольного та гормонального метаболізму між видами *Populus* і *salix* (Gourlay et al., 2022; Wong et al., 2022; Randriamanana et al., 2015).

3.3 Біохімічні та структурні зміни листків тополі

‘Новоберлінська-3’ та верби ‘Житомирська-1’ за даними ATR-FTIR спектроскопії після гострого УФ-В опромінення (17 кДж/м²)

У листках тополі *Populus pyramidalis* × *P. laurifolia* клону ‘Новоберлінська-3’ вміст нуклеїнових кислот на перший день після опромінення був на 30,7% вищим, ніж на 33-й день після опромінення, що свідчить про суттєве зниження цього показника впродовж вегетативної фази розвитку (рис. 20).

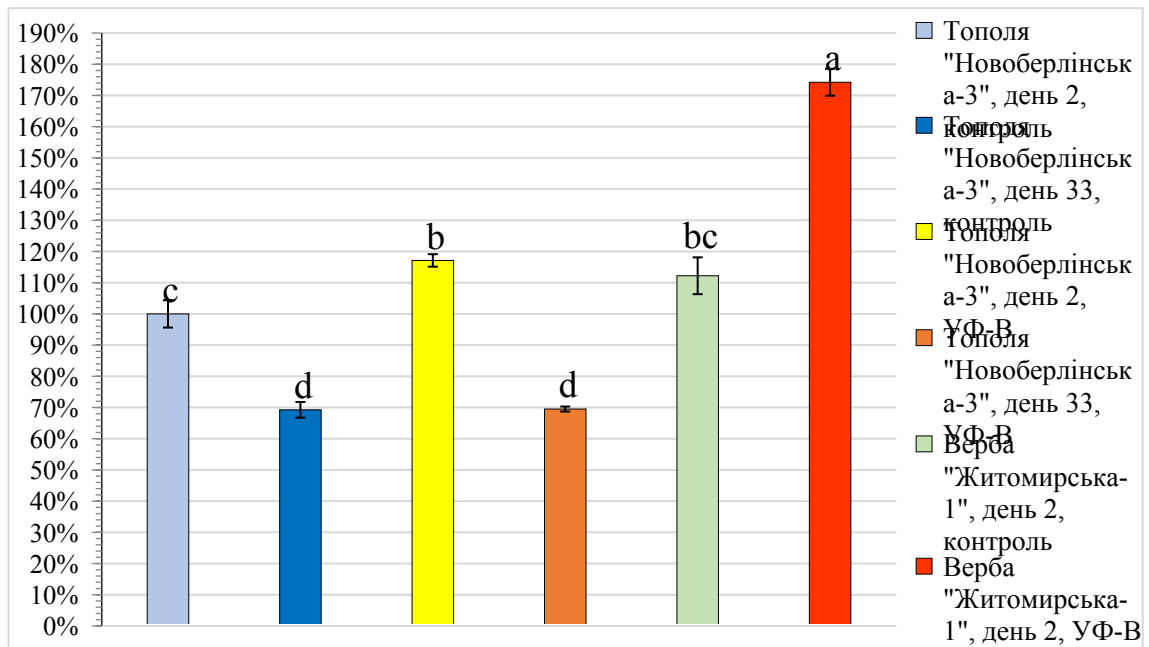


Рисунок 20. Нуклеїнові кислоти в листках клону тополі ‘Новоберлінська-3’ на другий та 33-й дні та клону верби ‘Житомирська-1’ на другий день після впливу УФ-В випромінювання інтенсивністю 17 кДж/м²; різні літери позначають значення, які суттєво відрізняються, що визначено непараметричним U-критерієм Манна-Вітні ($p < 0,05$). $n = 12$ вимірювань. Усі порівняння між групами проводилися в межах одного біохімічного параметра.

Після УФ-В опромінення в дозі 17 кДж/м² рівень нуклеїнових кислот у листках тополі на перший день після опромінення підвищувався, перевищуючи контрольні значення на 17,3%. Це вказує на активацію синтезу нуклеїнових кислот у ранній період після дії УФ-В випромінювання. У верби

Salix sp. клону ‘Житомирська-1’ вміст нуклеїнових кислот на перший день після опромінення перевищував контроль на 62,0% (рис. 20).

У тополі ‘Новоберлінська-3’ загальний вміст протеїнів на перший день після опромінення був на 19,3% вищим, ніж на 33-й день після опромінення, що свідчить про пригнічення білкового метаболізму в зрілих листках (рис. 21).

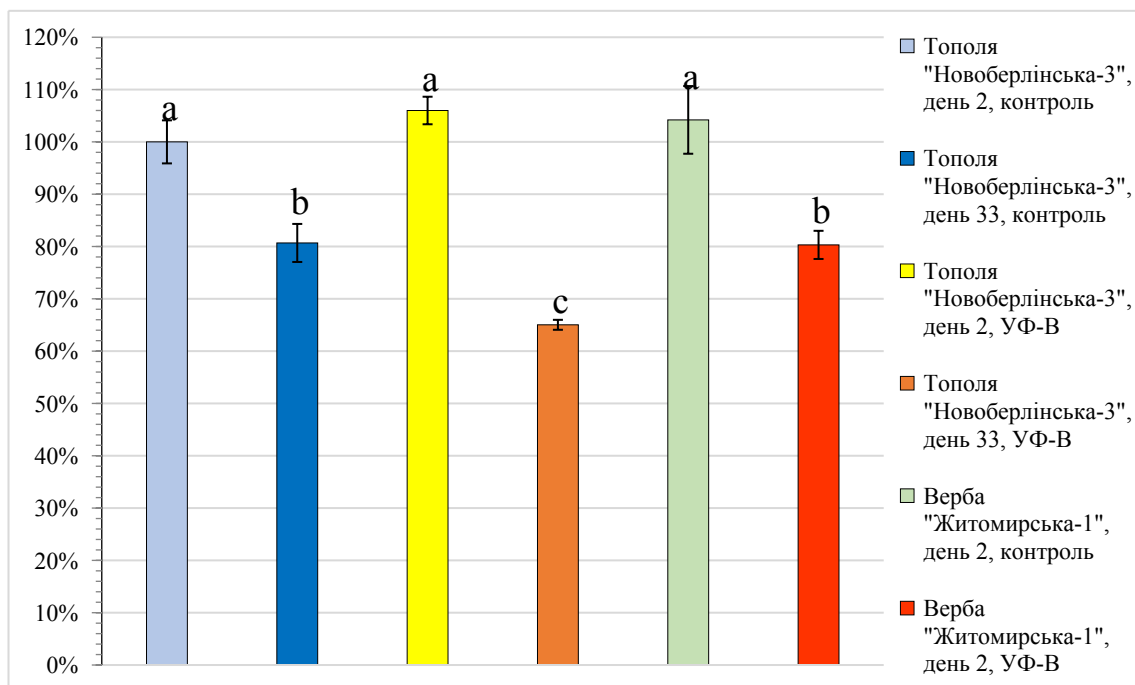


Рисунок 21. Загальні протеїни в листках клону тополі ‘Новоберлінська-3’ на другий та 33-й дні та клону верби ‘Житомирська-1’ на другий день після впливу УФ-В випромінювання інтенсивністю 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

УФ-В опромінення в дозі 17 кДж/м² не впливало на білковий вміст листків тополі на перший день після опромінення порівняно з контролем. Водночас на 33-й день після опромінення вміст білка в опромінених рослинах був на 15,7% нижчим, ніж у неопромінених. У листках опроміненої верби білковий вміст зменшувався на 23,9% відносно контролю вже на перший день після опромінення (рис. 21).

3 Загальний вміст вуглеводів у листках тополі ‘Новоберлінська-3’ у контрольних рослин на перший день після опромінення був удвічі вищим, ніж на 33-й день після опромінення, що свідчить про виражене зниження цього показника в процесі росту листків і розвитку рослин (рис. 22).

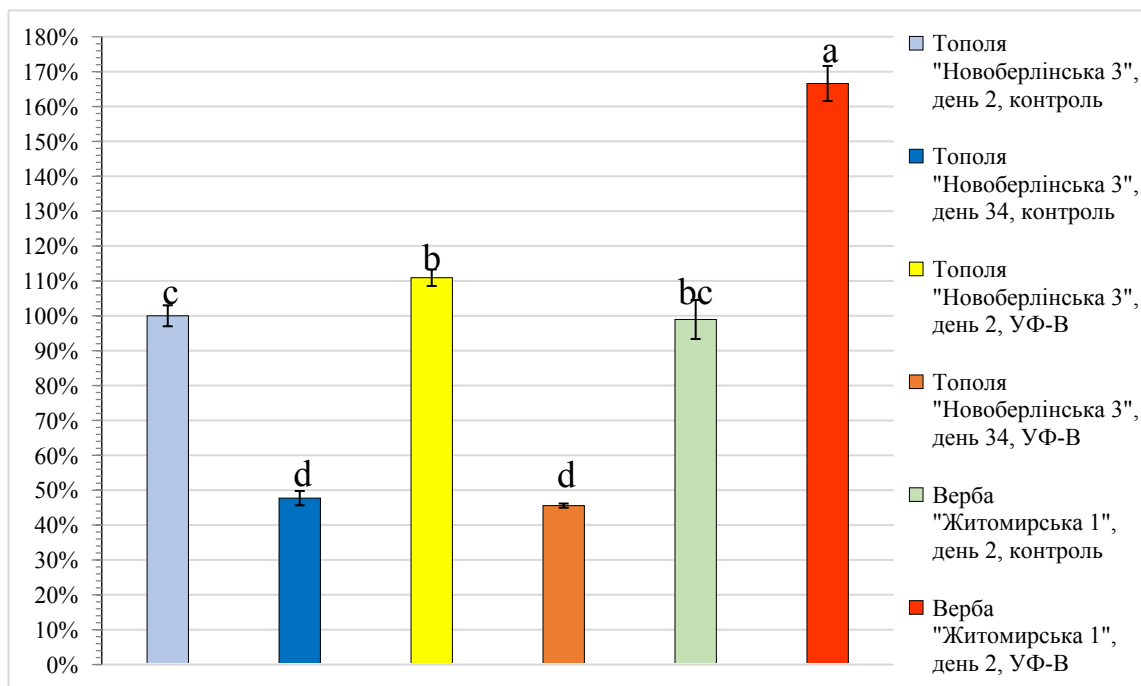


Рисунок 22. Загальні вуглеводні в листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після впливу УФ-В випромінювання інтенсивністю 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

Хоча в опромінених рослин тополі на перший день після опромінення спостерігалось підвищення загального вмісту вуглеводів на 11% порівняно з контролем, ці відмінності зникали до 33-го дня після опромінення (рис. 22). Це вказує на те, що онтогенетичні зміни мають значно сильніший вплив на вміст вуглеводів, ніж УФ-В опромінення. На відміну від тополі, у листках верби загальний вміст вуглеводів різко зростає - на 67,7% - уже на перший день після опромінення.

Рівень ліпідів у листках тополі на перший день після опромінення збільшувався більш ніж на 50% порівняно з контролем, що, ймовірно, відображає накопичення ліпідів - ключового компонента захисної кутикули - у відповідь на дію УФ-В (рис. 23).

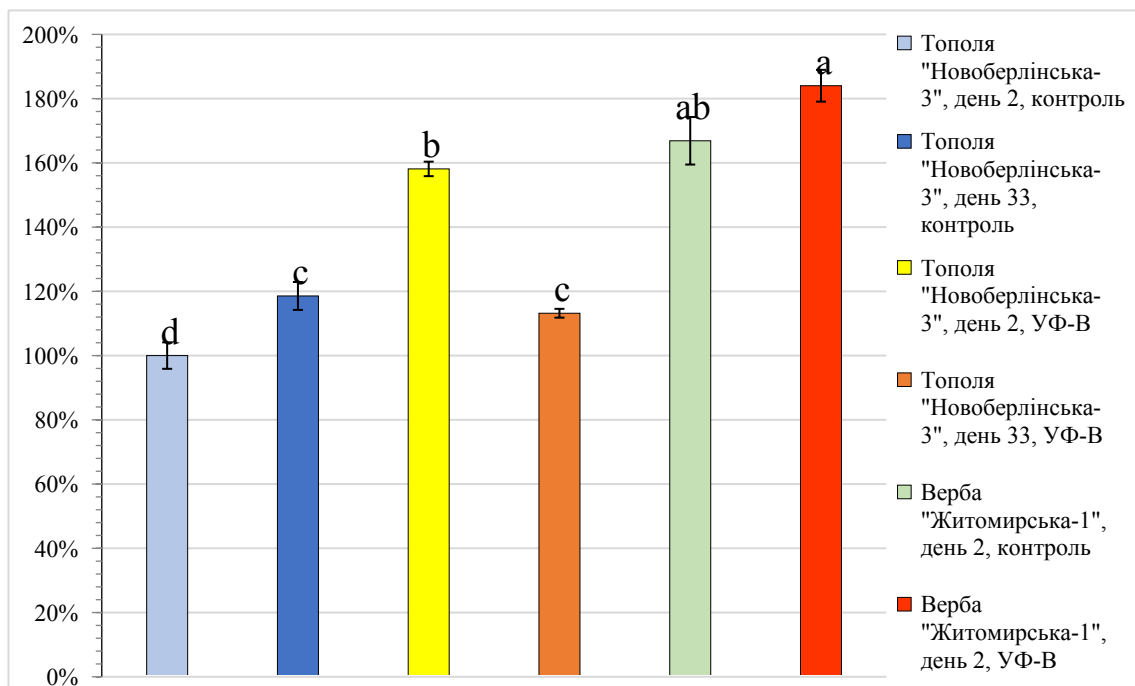


Рисунок 23. Загальні ліпіди в листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після впливу УФ-В випромінювання інтенсивністю 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

На 33-й день після опромінення, незалежно від опромінення, вміст ліпідів у тополі був нижчим, ніж на перший день після опромінення, але вищим за контрольні значення, що свідчить про накопичення ліпідів у кутикулярному шарі листків у процесі їх розвитку та росту (рис. 23.). Порівняно з вербою на перший день після опромінення, обидва варіанти тополі мали нижчі значення ліпідного вмісту, тоді як опромінена верба характеризувалася найвищим рівнем ліпідів серед усіх варіантів. Водночас різниця між контрольними та опроміненими рослинами верби не була статистично достовірною (рис. 23.).

Підвищення загального вмісту ліпідів у тополі на перший день після опромінення (рис. 23.) супроводжувалося збільшенням інтенсивності асиметричних валентних коливань CH_2 -груп аліфатичних ефірів жирних кислот на 87,4% порівняно з контролем (рис. 24). На 33-й день після опромінення значення цього показника в опромінених рослинах не відрізнялися статистично від контролю першого дня, що свідчить про

повернення до вихідного рівня. У верби ‘Житомирська-1’ статистично достовірних змін цього показника під дією УФ-В не виявлено.

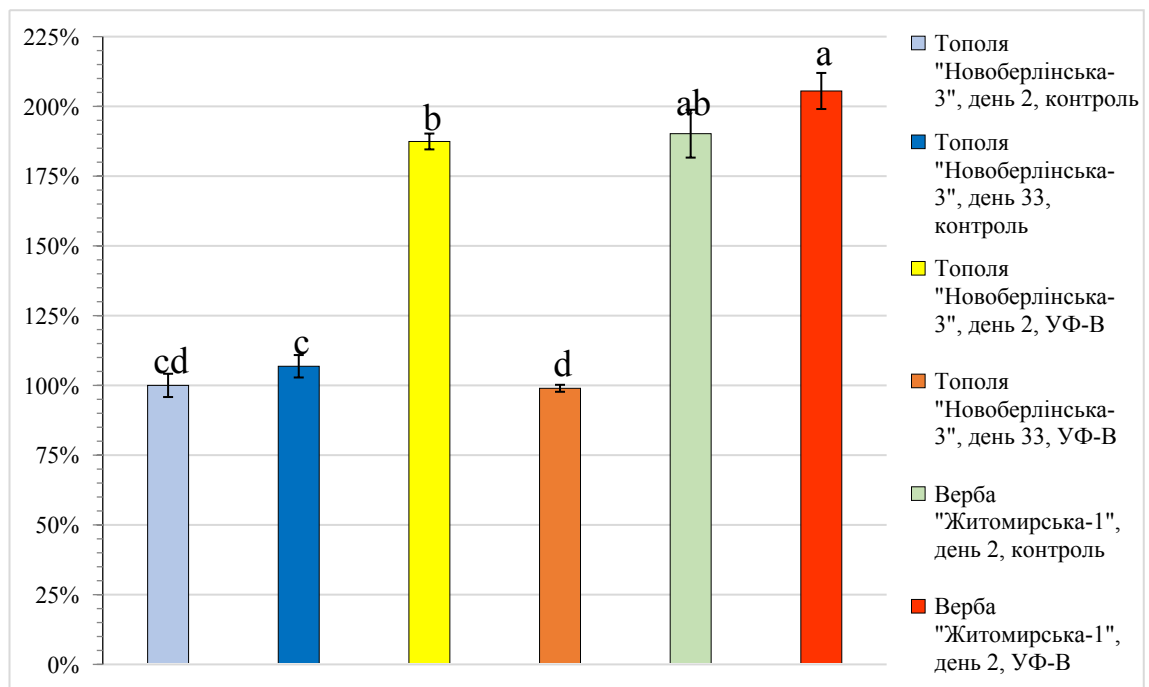


Рисунок 24. Асиметричні валентні коливання CH_2 аліфатичних складних ефірів жирних кислот у листках клону тополі ‘Новоберлінська-3’ на другий та 33-й дні та клону верби ‘Житомирська-1’ на другий день після опромінення УФ-В у дозі 17 кДж/м^2 ; пояснення символів наведено на рис. 20; $n = 12$ вимірювань.

Підвищення загального ліпідного вмісту у тополі (рис. 23.) також відображалося у збільшенні інтенсивності симетричних валентних коливань CH_2 -груп на перший день після опромінення порівняно з контролем (рис. 25). У верби ‘Житомирська-1’ на перший день після опромінення статистично достовірних відмінностей між контрольними та опроміненими рослинами за цим показником не виявлено.

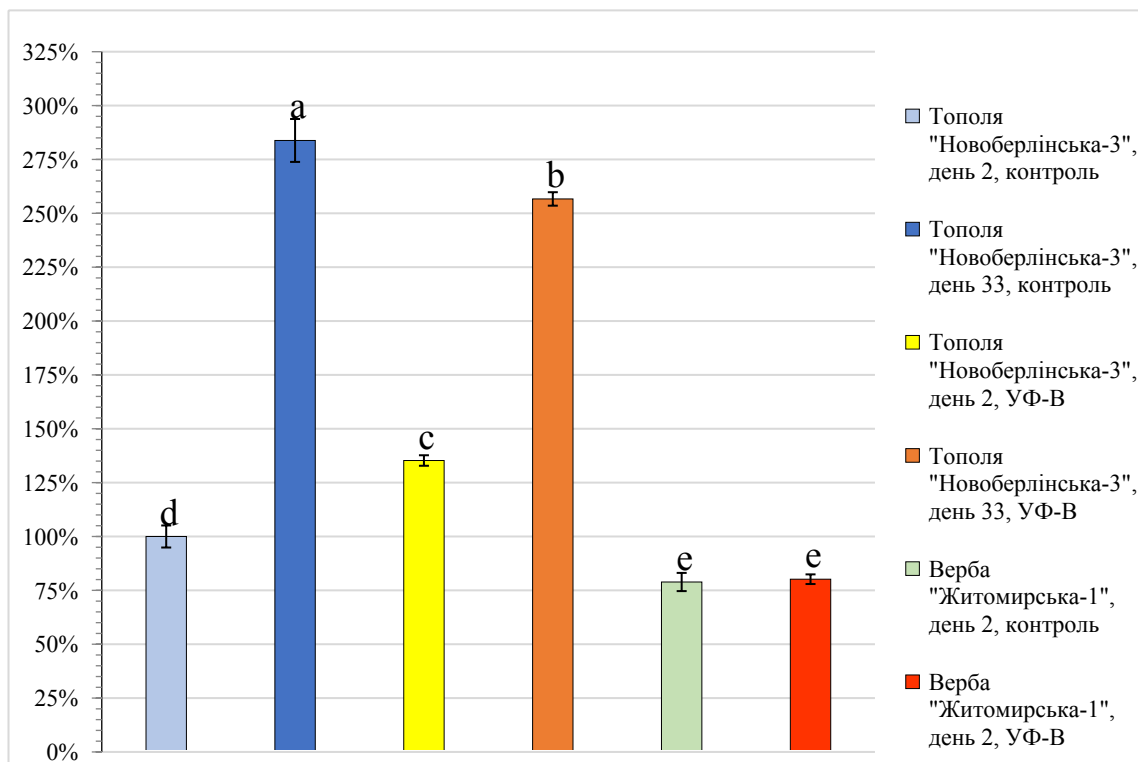


Рисунок 25 Симетричні валентні коливання CH_2 аліфатичних складних ефірів жирних кислот у листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В у дозі 17 кДж/м^2 ; пояснення символів наведено на рис. 20; $n = 12$ вимірювань.

У верби 'Житомирська-1' підвищення загального вмісту ліпідів на перший день після опромінення (рис. 23.) супроводжувалося збільшенням вмісту тригліцеридів і жирних кислот на 27,8% порівняно з контролем (рис. 26). Статистично достовірні відмінності між контрольними та опроміненими рослинами були зафіксовані лише у верби; у тополі за цим показником достовірних змін не виявлено.

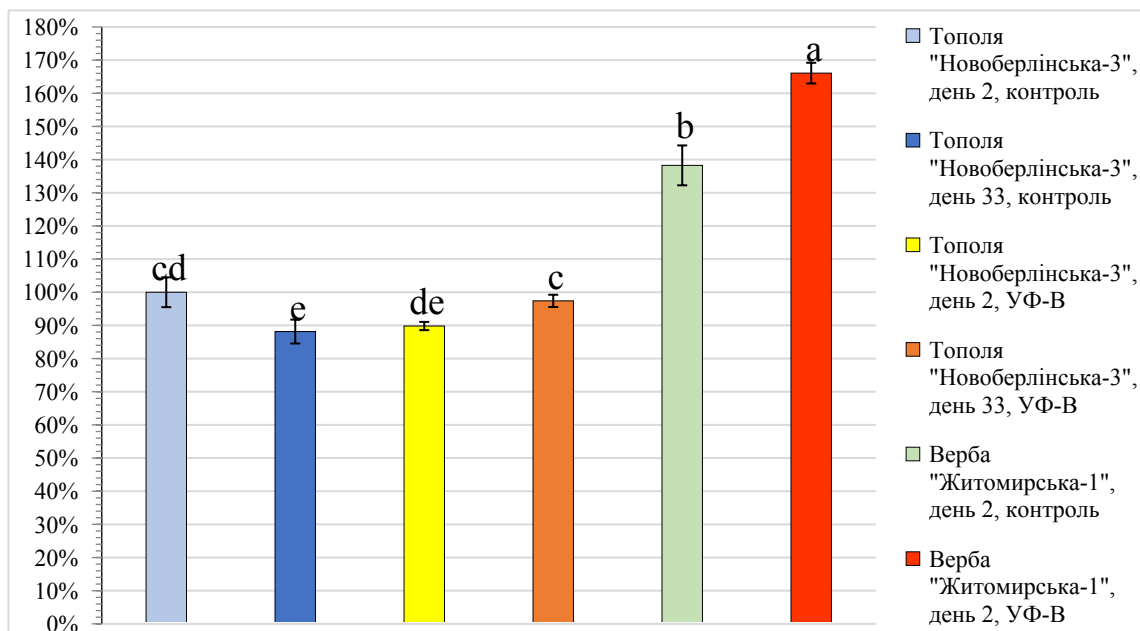


Рисунок 26. Вміст тригліцеридів та жирних кислот у листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В у дозі 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

На перший день після опромінення в листках опромінених рослин тополі 'Новоберлінська-3' вміст білкових доменів Амідю I зростав на 13,6% порівняно з контрольними значеннями. Натомість у листках верби 'Житомирська-1' вміст амідю I знижувався на 52,9% відносно контролю (рис. 27). На 33-й день після опромінення рівень амідю I в листках опроміненої тополі був на 25,2% нижчим за контрольний.

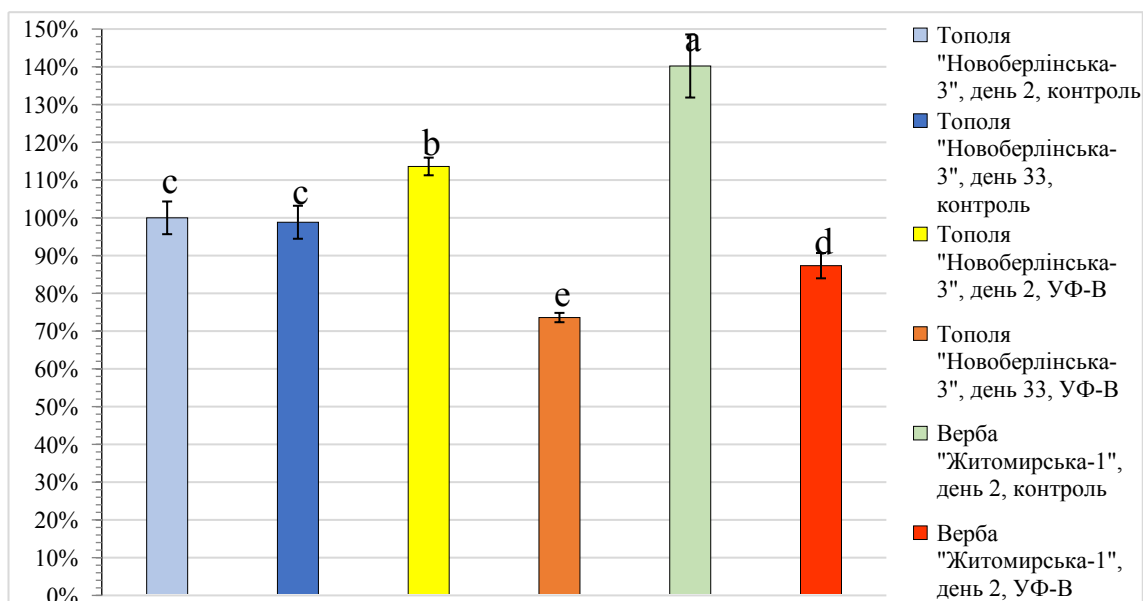


Рисунок 27. Вміст білкових доменів амід I у листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В у дозі 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

Водночас вміст Амиду II у протеомі не зазнавав істотних змін ані в тополі, ані у вербі на перший день після опромінення. У рослин тополі 'Новоберлінська-3', як контрольних, так і опромінених, вміст домену амиду II зменшувався майже удвічі на 33-й день після опромінення порівняно з першим днем, що, ймовірно, пов'язано з віковим ремоделюванням протеому (рис. 28).

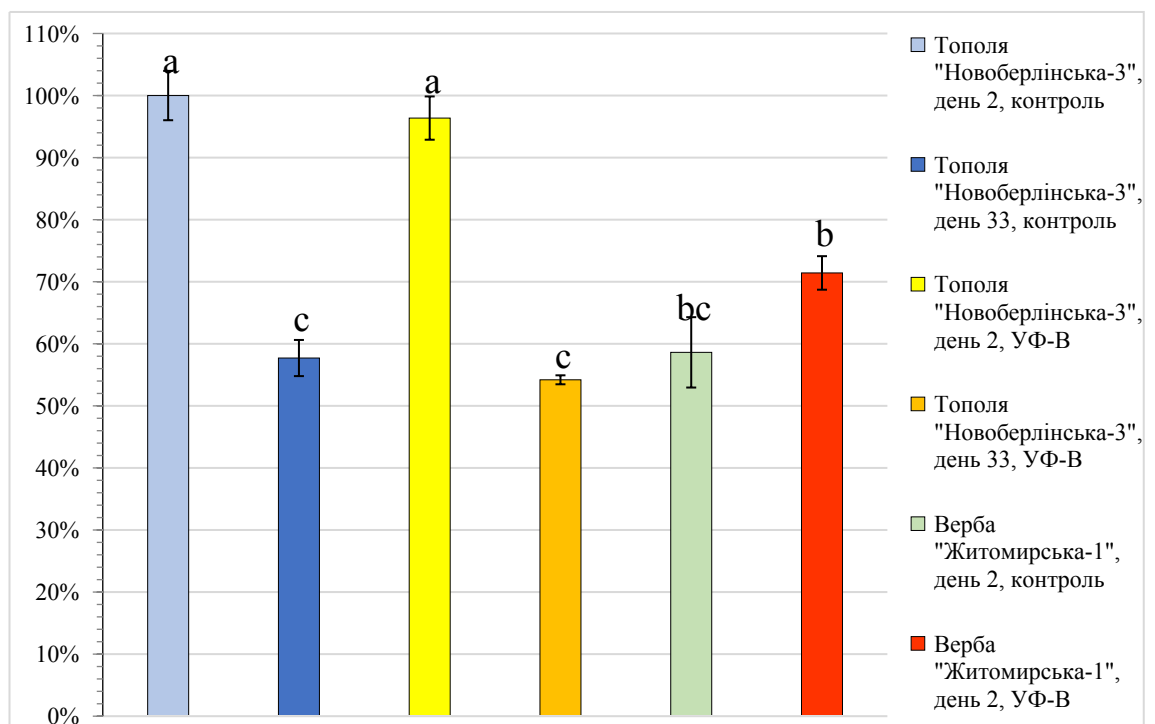


Рисунок 28 Вміст білкових доменів амід II у листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В у дозі 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

Відповідно змінювалося й співвідношення Амід I/Амід II, яке розглядають як маркер накопичення амілоїдних та пріоноподібних білків у рослин (рис. 29).

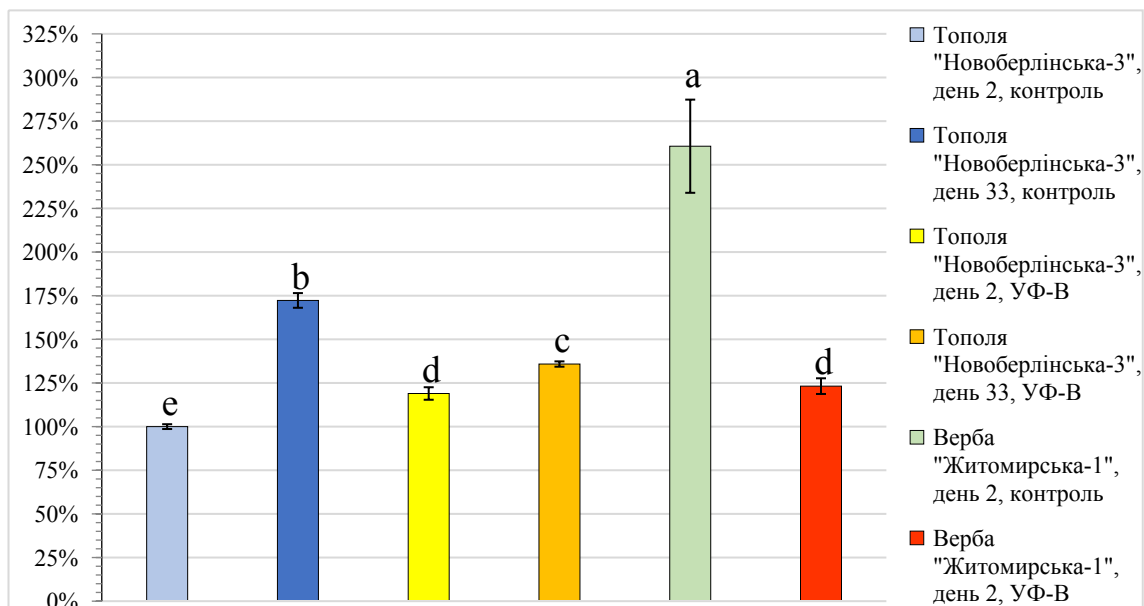


Рисунок 29. Конформація загальних протеомних білків у листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В у дозі 17 кДж/м² ; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

Вміст крохмалю в листках як тополі, так і верби на перший день після опромінення УФ-В зростав на 27,3% і 81% відповідно, що є типовою стресовою реакцією рослин (рис. 30.). На 33-й день після опромінення вміст крохмалю в листках тополі істотно знижувався як у контрольних, так і в опромінених рослин. Подібні тенденції спостерігалися і для загального вмісту вуглеводів (рис. 22), визначених методом ATR-FTIR у листках тополі та верби (крохмаль, полісахариди, целюлоза та геміцелюлози).

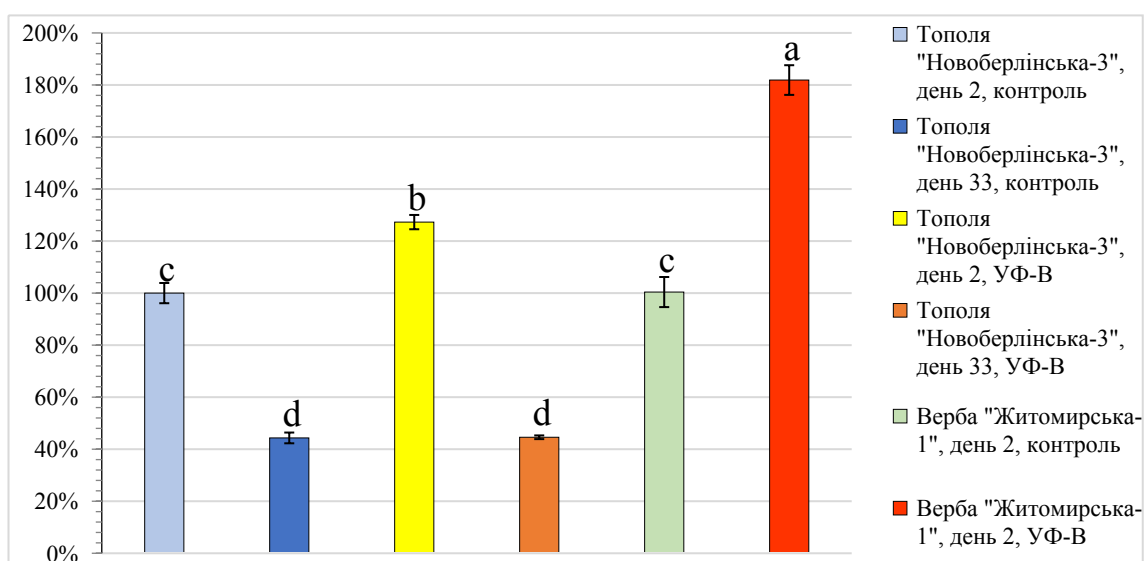


Рисунок 30. Вміст крохмалю в листках клону тополі ‘Новоберлінська-3’ на другий та 33-й дні та клону верби ‘Житомирська-1’ на другий день після опромінення УФ-В у дозі 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

Вміст целюлози - основного структурного компонента клітинних стінок рослин - у листках тополі після УФ-В-опромінення знижувався на 21,0%, а з віком рослин - на 56,5% (Рис. 31).

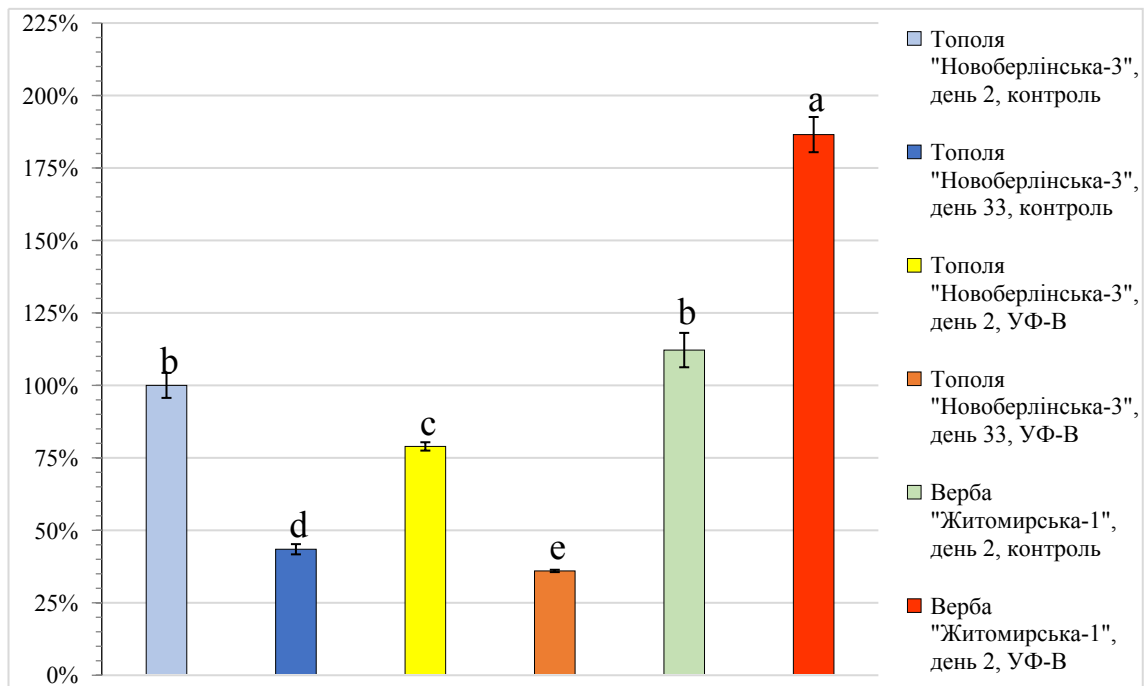


Рисунок 31. Вміст целюлози в листках клону тополі ‘Новоберлінська-3’ на другий та 33-й дні та клону верби ‘Житомирська-1’ на другий день після опромінення УФ-В у дозі 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

Вміст іншого важливого компонента, геміцелюлоз, у тополі також зменшувався з віком: на 13,9% у контрольних рослин і на 43,4% - в опромінених (рис. 32.). На відміну від тополі, у листках верби вміст целюлози на перший день після опромінення зростав на 44,6%, тоді як рівень геміцелюлоз залишався переважно незмінним (рис. 32.).

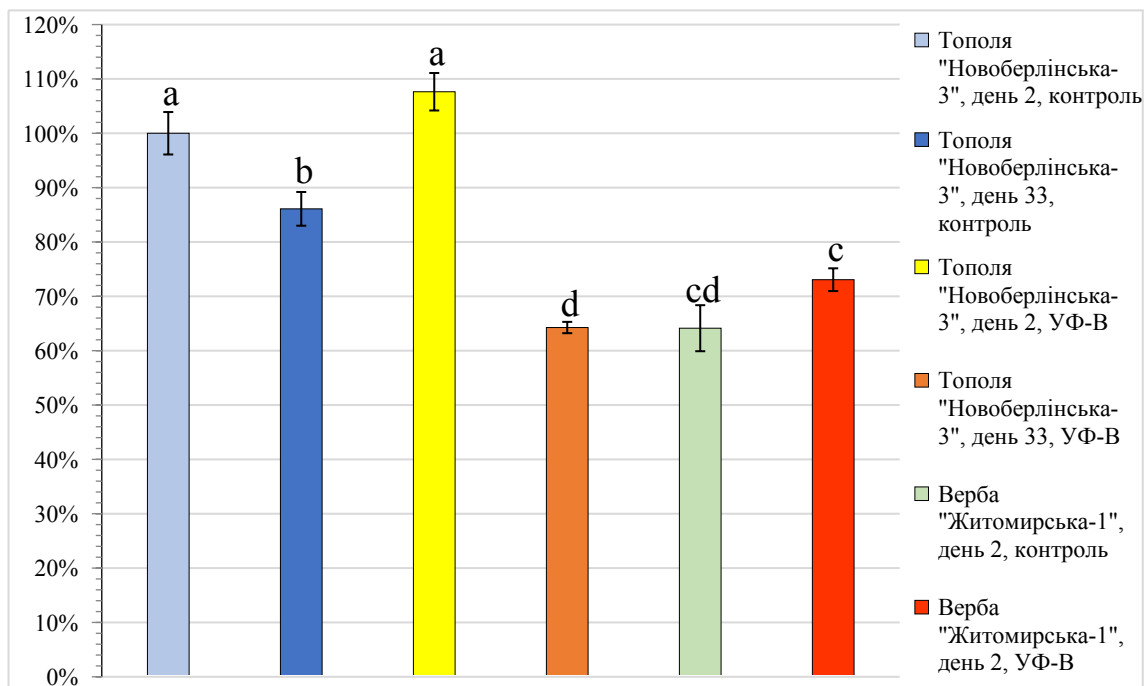


Рисунок 32. Вміст геміцелюлози в листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В у дозі 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

Вміст лігніну в листках опромінених рослин тополі та верби залишався на рівні контрольних значень і не мав статистично достовірних відмінностей. Водночас у листках тополі, як опромінених, так і неопромінених, під час розвитку спостерігалось підвищення вмісту лігніну на 32,3% і 95,2% відповідно - на 33-й день після опромінення порівняно з першим днем (рис. 33.).

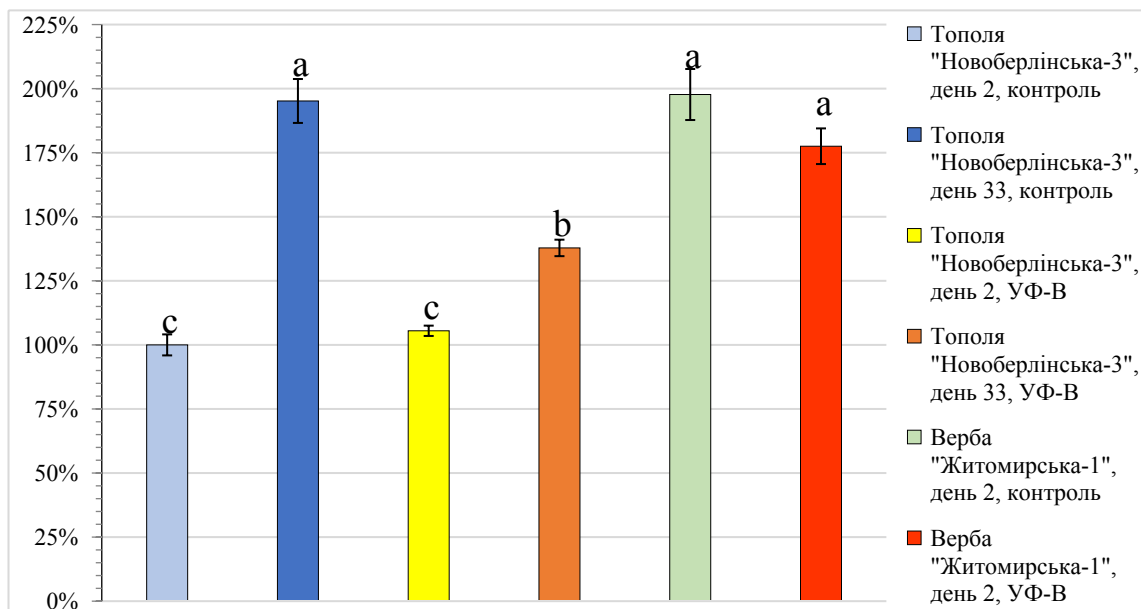


Рисунок 33. Вміст лігніну в листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В у дозі 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

Крім того, на перший день після опромінення в опроміненіх рослин тополі рівень фенілпропаноїдів - сполук, що захищають рослини від УФ-випромінення та є мономерами лігніну - зростав на 26,8%. На 33-й день після опромінення вміст фенілпропаноїдів у листках тополі знижувався нижче контрольних значень, що підтверджує гіпотезу про їхню взаємодію зі стрес-індукованими активними радикалами, унаслідок чого ці сполуки руйнуються, але запобігають ушкодженню біологічно важливих макромолекул (рис. 34.).

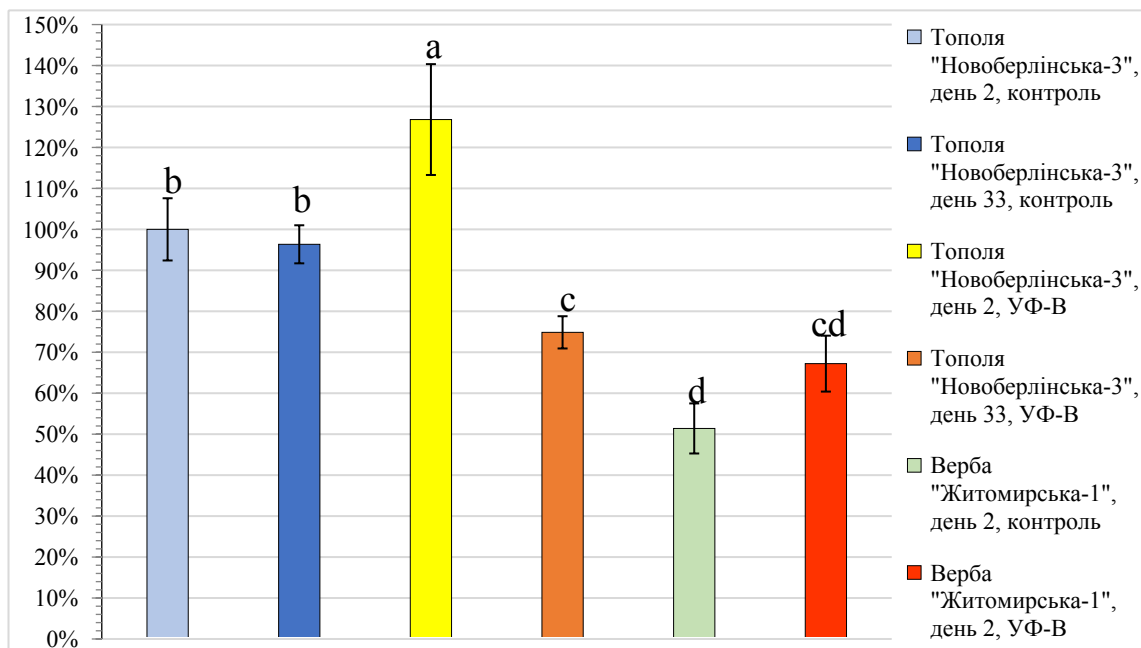


Рисунок 34. Вміст фенілпропаноїдів в листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В у дозі 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

Після опромінення індекс естерифікації жирних кислот у листках тополі зростав удвічі, тоді як у листках верби він знижувався на 13,9%. Крім того, УФ-В випромінювання пригнічувало вікове підвищення індексу естерифікації жирних кислот у тополі на 19,6% (див. рис. 35.). Отже, кутикулярний ліпідний шар у листках тополі 'Новоберлінська-3' є більш чутливим до дози УФ-В 17 кДж/м², ніж у верби 'Житомирська-1'.

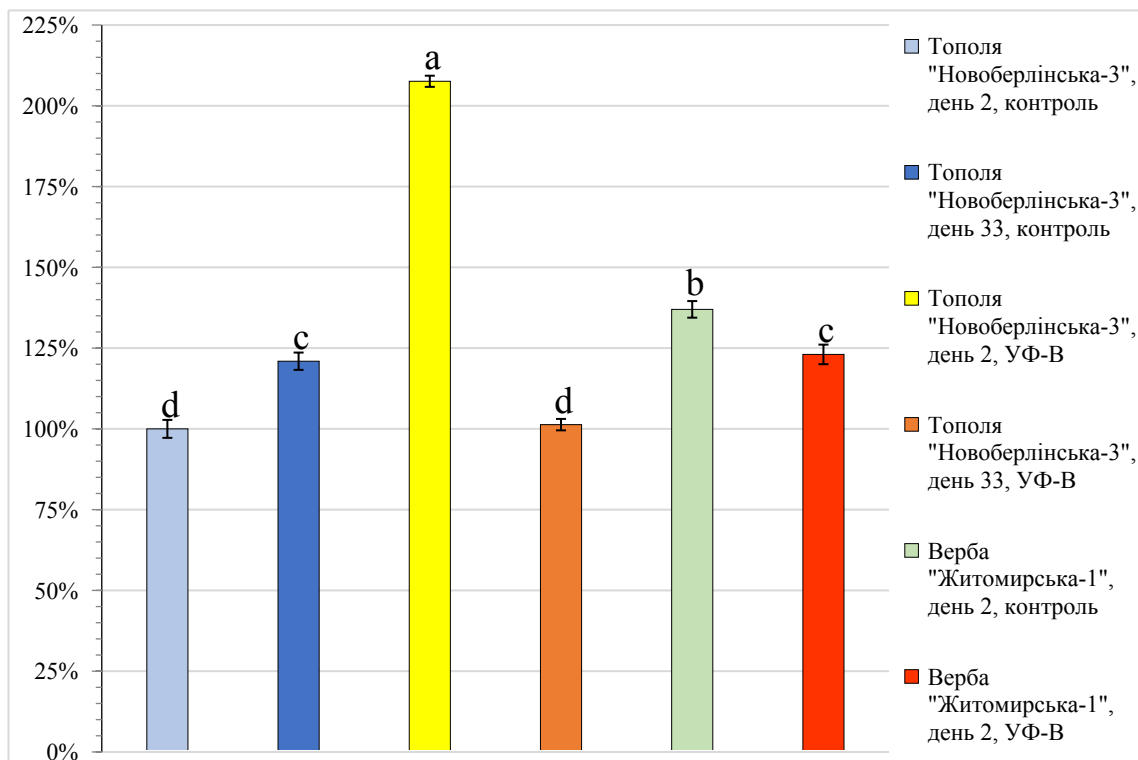


Рисунок 35. Індекс естерифікації жирних кислот у листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В з інтенсивністю 17 кДж/м²; символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

Подібні тенденції спостерігалися на перший день після опромінення у листках опромінених рослин тополі та верби, де співвідношення фенілпропаноїдів до лігніну зросло на 18,7% і 11,8% відповідно. Це відображає відому реакцію рослин, спрямовану на перебудову метаболізму фенольних сполук - перетворення макромолекулярного лігніну на мономерні антиоксиданти, що захищають фотосинтетичний апарат від УФ-В випромінювання (рис. 36.).

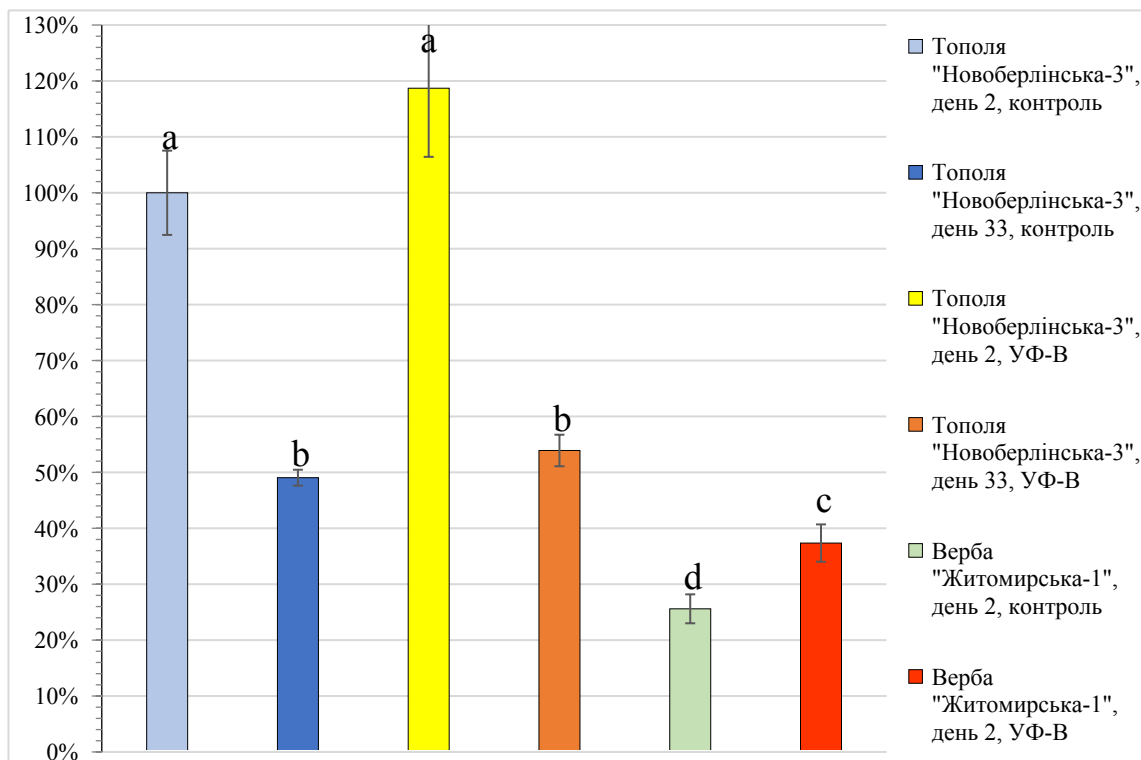


Рисунок 36. Співвідношення фенілпропаноїди до лігніну у листках клону тополі ‘Новоберлінська-3’ на другий та 33-й дні та клону верби ‘Житомирська-1’ на другий день після опромінення УФ-В з інтенсивністю 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

У тополі на наступний день після опромінення співвідношення поживних до структурних вуглеводів зростало на 40,0% порівняно з контролем (див. рис. 37.), що свідчить про стресову відповідь цього виду. Цей показник оцінювали також на 33-й день після опромінення, і його значення залишалися вищими за контрольні. У верби ‘Житомирська-1’ на перший день після опромінення співвідношення поживних до структурних вуглеводів зростало на 10,5% порівняно з контролем (див. рис. 37.), що також вказує на стресову реакцію рослин.

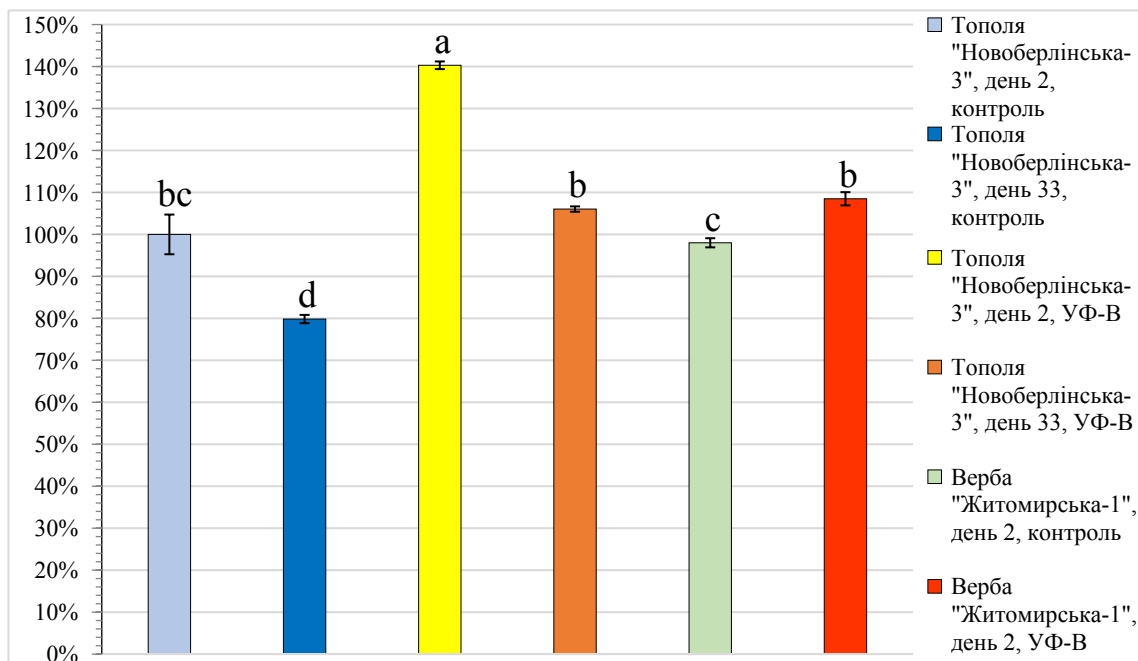


Рисунок 37. Співвідношення поживних вуглеводнів до структурних вуглеводнів у листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В з інтенсивністю 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

Зниження співвідношення двох чутливих до абіотичного стресу параметрів - загальних білків до нуклеїнових кислот (рис. 38.) - на 10,1% у тополі та на 46,1% у вербі також свідчить про стресову відповідь в опроміненіх рослин обох видів.

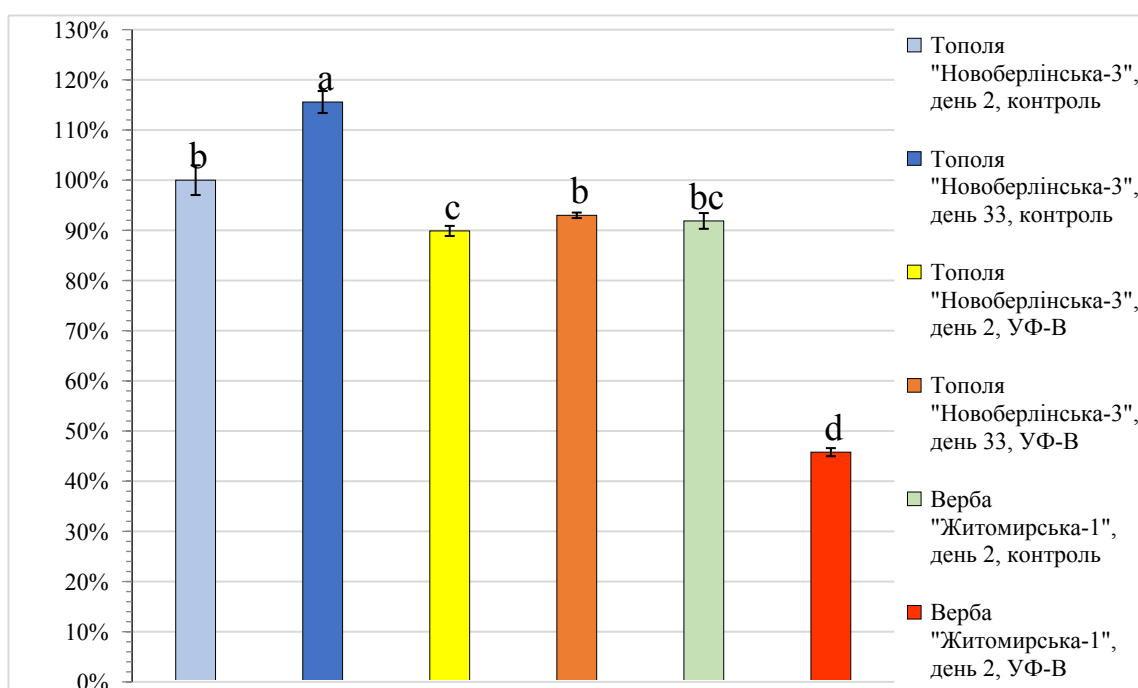


Рисунок 38. Співвідношення загальних протіїнів до нуклеїнових кислот у листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В з інтенсивністю 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

На перший день після опромінення у листках тополі *Populus pyramidalis* × *P. laurifolia* клону 'Новоберлінська-3' співвідношення загальних протіїнів до структурних вуглеводнів зростало на 21,98% порівняно з контрольними рослинами. На 33-й день після опромінення статистично достовірних відмінностей між контрольними та опроміненими рослинами тополі за цим показником не виявлено. Водночас значення співвідношення загальних протіїнів до структурних вуглеводнів у обох варіантів (контроль та УФ-В) на 33-й день були вищими, ніж на перший день після опромінення (рис. 39.).

У листках верби *Salix* sp. клону 'Житомирська-1' після дії УФ-В у дозі 17 кДж/м² співвідношення загальних протіїнів до структурних вуглеводнів знижувалося на 53% порівняно з контролем (Рис. 39.).

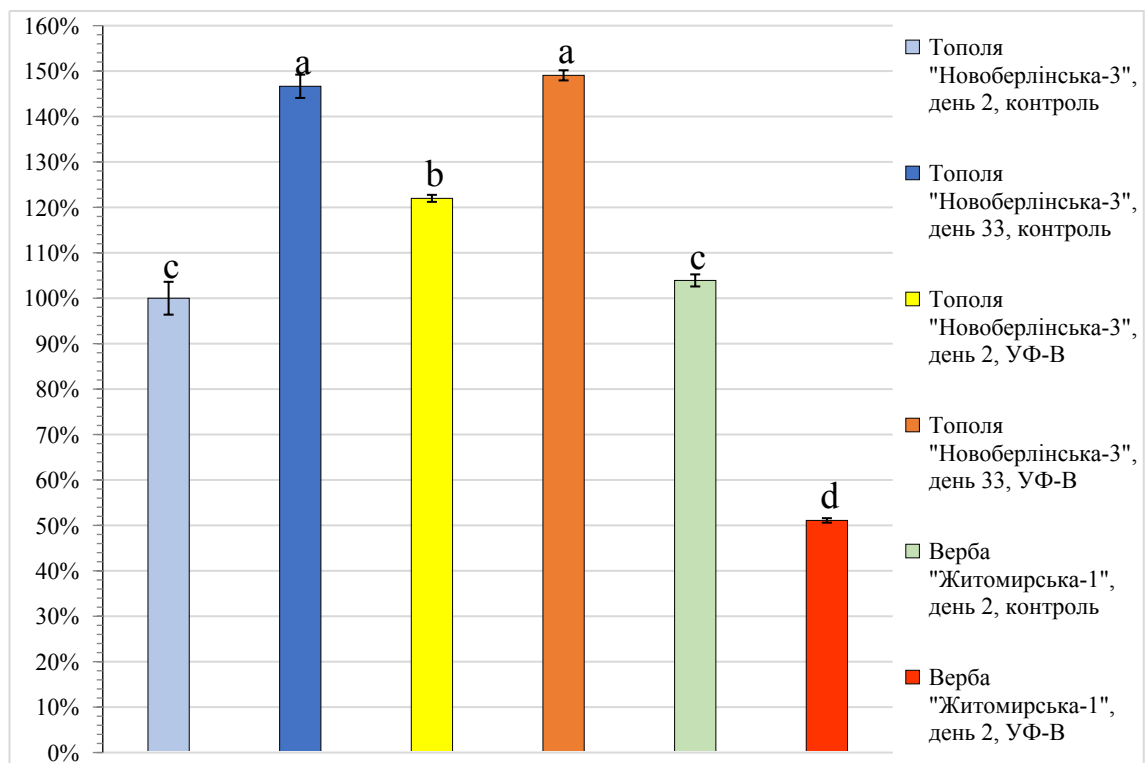


Рис. 39.. Співвідношення загальних протіїнів до структурних вуглеводнів у листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні

та клону верби ‘Житомирська-1’ на другий день після опромінення УФ-В з інтенсивністю 17 кДж/м²; пояснення символів наведено на рис. 20; n = 12 вимірювань.

На перший день після опромінення у листках опроміненої тополі ‘Новоберлінська-3’ співвідношення нуклеїнових кислот до структурних вуглеводнів зросло на 35,22% порівняно з контрольними рослинами. На 33-й день після опромінення цей показник залишався підвищеним: у опромінених рослин він був на 33,19% вищим, ніж у неопромінених (рис. 40).

У листках верби ‘Житомирська-1’ на перший день після опромінення статистично достовірних відмінностей між контрольними та опроміненими рослинами за співвідношенням нуклеїнових кислот до структурних вуглеводнів не виявлено (рис. 40).

3.3.1 Структурно-метаболичні зміни у листках тополі за даними ATR-FTIR після гострого УФ-В опромінення

Отримані результати показують, що гібрид *Populus pyramidalis* × *P. laurifolia* ‘Новоберлінська-3’ демонструє чітку фазову картину у відповідь на гостре опромінення УФ-В випромінюванням (17 кДж/м²), поєднуючи ранні метаболичні зрушення з довгостроковими адаптивними змінами. Така організація реакції з часом узгоджується з даними інфрачервоної спектроскопії з перетворенням Фур’є інших видів, у яких короточасні зміни ліпідних та білкових спектрів передують процесам стабілізації клітинної стінки та вторинному метаболізму (Sharma & Uttam, 2017; Nikalje et al., 2019; Zhao et al., 2013).

На ранній стадії (перший день після опромінення) у тополі спостерігалось збільшення загального вмісту ліпідів, аліфатичних ефірів жирних кислот та індексу естерифікації жирних кислот. Оскільки цей індекс є маркером окислення ліпідів і безпосередньо пов’язаний з процесами, індукованими активними формами кисню, його збільшення вказує на активацію антиоксидантної реакції та реорганізацію мембранних структур. Подібні закономірності спостерігалися у рослин, що зазнали впливу

засоленості, важких металів або посухи, де інфрачервоні спектри з перетворенням Фур'є показали збільшення інтенсивності смуг $2850\text{--}2860\text{ см}^{-1}$ та $2920\text{--}2930\text{ см}^{-1}$, які пов'язані з CH_2 -групами ліпідів (Nikalje et al., 2019; Ogbaga et al., 2017; Willick et al., 2017). Крім того, дослідження (Liu et al. 2018) та робота (Willick et al. 2017) демонструють, що порівнянні зміни аліфатичних ланцюгових смуг свідчать про реструктуризацію кутикулярного воску, що узгоджується з нашими спостереженнями підвищеного вмісту аліфатичних ефірів

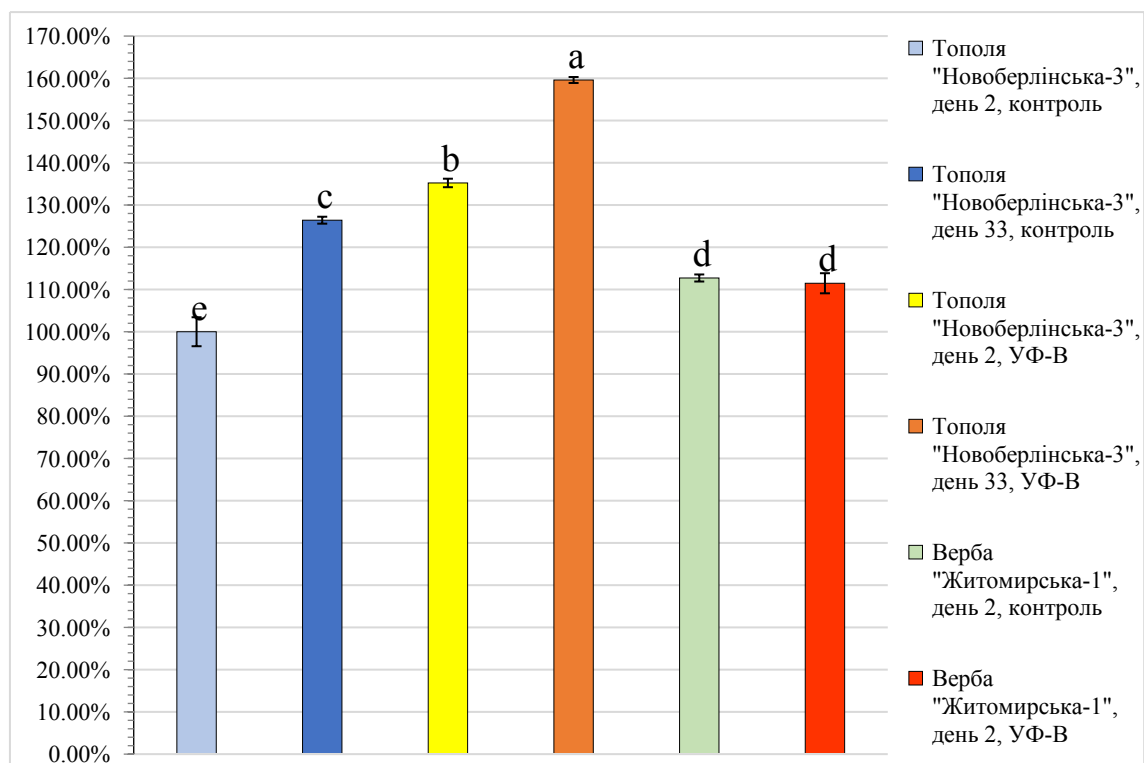


Рисунок 40. Співвідношення нуклеїнових кислот до структурних вуглеводнів у листках клону тополі 'Новоберлінська-3' на другий та 33-й дні та клону верби 'Житомирська-1' на другий день після опромінення УФ-В з інтенсивністю 17 кДж/м^2 ; пояснення символів наведено на рис. 20; $n = 12$ вимірювань.

Одночасно у тополі спостерігалось збільшення вмісту крохмалю та поживних вуглеводів, що відповідає типовій метаболічній реакції на стрес, що включає мобілізацію енергетичних ресурсів для підтримки процесів відновлення. Дослідження інших видів також продемонстрували збільшення

інтенсивності смуг $1020\text{--}1080\text{ cm}^{-1}$, пов'язаних з вуглеводами, у відповідь на стресові фактори (Sharma et al., 2017; Yu et al., 2019; Yun et al., 2024).

Додаткові інтегральні показники також підтверджують активацію первинного метаболізму тополі на ранньому етапі відповіді на УФ-В. На перший день після опромінення співвідношення загальних протеїнів до структурних вуглеводів зростало на 21,98%, а співвідношення нуклеїнових кислот до структурних вуглеводів - на 35,22% порівняно з контролем. Оскільки підвищення цих індексів розглядають як маркер посилення білкового та нуклеїнового обміну, такі зміни свідчать про збереження активності первинного метаболізму на ранній стадії стресової відповіді.

Використання співвідношень лабільних макромолекул (зокрема протеїнів і нуклеїнових кислот) до структурного полісахаридного матриксу клітинної стінки добре узгоджується з сучасними підходами рослинної хемометрики, де ATR-FTIR спектроскопію застосовують для оцінки метаболічної пластичності та структурної стабільності рослинних тканин під дією абіотичних чинників (Taylor et al., 2024). Зміни балансу між активним протеїновим пулом і відносно стабільним вуглеводним каркасом відображають індукцію стрес-індукованого анаболізму, спрямованого на мобілізацію енергетичних і пластичних ресурсів. Подібні зсуви інтенсивності FTIR-смуг білкових доменів і структурних вуглеводів описані й у роботах авторів (Rana et al. 2018), де вони розглядаються як характерний спектральний маркер швидкої адаптивної перебудови фізіологічного стану рослин у відповідь на зовнішнє навантаження.

На 33-й день після опромінення співвідношення нуклеїнових кислот до структурних вуглеводів у опромінених рослин залишалося вищим за контрольні значення (на 33,19%), що вказує на триваліше підтримання транскрипційної активності. Така пролонгована стабілізація нуклеїнового пулу узгоджується з даними дослідження (Zimmermann et al. 2017), які показали, що динамічні варіації вмісту білків, ліпідів і вуглеводів формують гнучкі адаптивні відповіді, специфічні для окремих генотипів і умов

середовища. У випадку тополі це свідчить про здатність підтримувати активність систем репарації та акліматизації у віддалені терміни після дії стресового чинника.

Порівняно з вербою, співвідношення білок/нуклеїнова кислота у тополі зменшилося на меншу величину, що свідчить про менше пригнічення синтезу білка. Співвідношення фенілпропаноїдів/лігніну у тополі збільшилося на перший день після УФ-опромінення, що вказує на зміну фенольного метаболізму та активацію синтезу антиоксидантів - сполук, що захищають фотосинтетичний апарат від УФ-пошкодження. Подібні зміни спостерігалися в дослідженнях стресованих рослин, де зменшення інтенсивності смуг $1510\text{--}1525\text{ см}^{-1}$ (лігнін) супроводжувалося збільшенням смуг, пов'язаних з фенольними групами (Shoaib et al., 2022; Osman et al., 2022). Ця реакція типова для видів роду *Populus*: УФ-В стимулює синтез флавоноїдів, конденсованих танінів та інших антиоксидантів (Wong et al., 2022; Gourlay et al., 2022). Фенольні сполуки відіграють ключову роль у захисті від активних форм кисню (АФК).

На 33-й день після опромінення в тополі спостерігалось зниження вмісту целюлози та геміцелюлози, що відповідає моделі «структурної економії» під час стресу. Інфрачервона спектроскопія з перетворенням Фур'є часто виявляє зниження інтенсивності смуг $1030\text{--}1160\text{ см}^{-1}$, які пов'язані з полімерними полісахаридами в клітинних стінках рослин, коли рослини піддаються впливу стресових факторів (Sharma & Uttam, 2017; Shoaib et al., 2022).

Водночас, на 33-й день у контрольних рослин спостерігалось вікове збільшення вмісту лігніну, тоді як у опромінених рослин цей процес був менш вираженим, що свідчить про тривалу реорганізацію фенілпропаноїдного шляху.

Одним із найважливіших висновків було збільшення співвідношення Амід I/Амід II у тополі на перший день після УФ-опромінення. Збільшення цього співвідношення є маркером утворення амілоїдоподібного білка. Це узгоджується з висновками Кривохижої та ін. (2024) про те, що іонізуюче

випромінювання стимулює накопичення амілоїдних агрегатів у тканинах рослин. Отже, тополя демонструє ранню активацію накопичення білкових структур, стійких до протеолізу, що може бути частиною універсальної стресової реакції.

Таким чином, реакція тополі клону 'Новоберлінська-3' на гостре УФ-В випромінювання обраної інтенсивності характеризувалася поєднанням ранніх метаболічних зрушень та подальших процесів стабілізації, що формували адаптивну відповідь. Спочатку рослини активували ліпідний та вуглеводний обмін, а також фенілпропаноїдний метаболічний шлях, демонструючи ознаки накопичення амілоїдоподібного білка, що узгоджується з існуючими даними про ранні стресові реакції у деревних видів. На пізнішому етапі спостерігалася поступова зміна біохімічних показників, що характеризують склад та структуру клітинної стінки, поряд зі зменшенням інтенсивності метаболічних коливань порівняно з неопроміненим контролем. Однак статистично достовірна модифікація як первинного метаболізму (збільшення вмісту простих полісахаридів та зменшення вмісту целюлози та білка), так і вторинного метаболізму (зменшення вмісту фенілпропаноїдів та лігніну) зберігалася, що свідчить про перехід до фази довготривалої адаптації. Ці зміни демонструють високу метаболічну пластичність тополі та її здатність підтримувати функціональну стабільність в умовах гострого ультрафіолетового опромінення.

3.3.2 Структурно-метаболічні зміни у листках верби за даними ATR-FTIR після гострого УФ-В опромінення.

Реакція верби (*Salix sp.*) 'Житомирська-1' на гостре опромінення УФ-В (17 кДж/м²) суттєво відрізнялася від реакції тополі, характеризуючись швидкою, метаболічно інтенсивною реакцією на перший день після гострого опромінення. На відміну від більш збалансованої, структурованої адаптації тополі, верба демонструє модель «швидкої мобілізації ресурсів», що включає різке збільшення первинної та вторинної метаболічної активності, спрямованої на негайну компенсацію наслідків стресу. Подібні швидкі реакції

спостерігалися в дослідженнях стресованих рослин, де початкові зміни ліпідного та вуглеводного профілів вказують на активацію енергетичного метаболізму та процесів, залежних від активних форм кисню (Sharma & Uttam, 2017; Nikalje et al., 2019; Ogbaga et al., 2017).

Зокрема, на перший день після опромінення у верби спостерігалось значне збільшення загального вмісту ліпідів, вмісту аліфатичних ефірів жирних кислот та індексу естерифікації жирних кислот. Оскільки цей індекс є маркером окислення ліпідів і безпосередньо пов'язаний з утворенням продуктів перекисного окислення ліпідів (ПОЛ), це збільшення вказує на інтенсивну реакцію, індуковану активними формами кисню (АФК). Подібні тенденції були зареєстровані в дослідженнях, де інфрачервоні спектри FTIR стресованих рослин показали збільшення інтенсивності смуг $2850\text{--}2930\text{ cm}^{-1}$, які пов'язані з ліпідними CH_2 -групами. Це відображає реструктуризацію структур мембрани та кутикули листка (Zhao et al., 2013; Yu et al., 2019; Willick et al., 2017; Liu et al., 2018; Willick et al., 2017).

Водночас різко збільшився загальний вміст вуглеводів та крохмалю у вербі. Збільшення співвідношення поживних до структурних вуглеводів свідчить про активне накопичення енергетичних запасів, що зумовлене зниженням синтезу структурних полісахаридів клітинної стінки. Така реакція є поширеною у рослин, що зазнають гострого стресу, і була широко вивчена у видів, стійких до солі та металів (Nikalje et al., 2019; Sharma & Uttam, 2017; Yun et al., 2024).

У листі верби спостерігалось більш значне зниження співвідношення білка до нуклеїнової кислоти, ніж у листі тополі, що свідчить про пригнічення синтезу білка разом із накопиченням РНК. Цей механізм характерний для рослин, які переходять у режим «ресурсозбереження», в якому витрати енергії на трансляцію зменшуються, тоді як транскрипційна активність зростає для підтримки сигнальних шляхів стресу. Подібні закономірності спостерігалися в дослідженнях рослин, що зазнали впливу важких металів або посухи (Ogbaga et al., 2017; Osman et al., 2022).

Отримані інтегральні показники узгоджуються з моделлю «ресурсозбереження», характерною для ранньої відповіді верби на гострий УФ-В стрес. На перший день після опромінення співвідношення загальних протеїнів до структурних вуглеводнів знижувалося на 53% порівняно з контролем, що свідчить про пригнічення первинного білкового метаболізму на тлі збереження або посилення структурного компонента клітинної стінки.

Застосування спектральних коефіцієнтів між лабільними азотвмісними макромолекулами та структурними полісахаридами клітинної стінки є важливим аналітичним підходом ATR-FTIR спектроскопії рослин. Оскільки целюлозно-геміцелюлозний матрикс є відносно стабільним референтним компонентом у порівнянні з динамічними змінами білків і нуклеїнових кислот, зниження відповідних індексів розглядають як індикатор пригнічення первинного метаболізму, тоді як їх зростання свідчить про його активацію (Taylor et al., 2024). Зафіксоване у верби падіння співвідношення загальних протеїнів до структурних вуглеводнів відображає гальмування синтезу білків *de novo* або посилення деградації функціональних білків під дією активних форм кисню. У фізіологічному контексті такий зсув є типовим маркером перерозподілу ресурсів, коли рослина зменшує енерговитратний анаболізм первинних сполук, зберігаючи стабільність полісахаридного каркаса клітинних стінок (Fernández Marín et al., 2020). Коливання інтенсивності FTIR-смуг білкових доменів відносно консервативних вуглеводних компонентів дозволяють оцінити загальний стан макромолекулярної структури деревних рослин у відповідь на екологічне навантаження, використовуючи вуглеводний матрикс як внутрішній стандарт (Gierlinger, 2018; Rana et al., 2018).

Водночас співвідношення нуклеїнових кислот до структурних вуглеводнів у верби статистично достовірно не змінювалося, що свідчить про відсутність суттєвої активації транскрипційних процесів на ранньому етапі відповіді на УФ-В. На відміну від тополі ‘Новоберлінська-3’, яка демонструє пролонговану активацію первинного метаболізму, верба реагує за типом

короткочасного метаболічного гальмування. За такого сценарію клітина фокусується на збереженні енергетичних ресурсів і мінімізації витрат на первинний анаболізм, що дозволяє уникнути критичного виснаження пулів АТФ у перші години після дії стресового чинника.

На перший день після опромінення співвідношення фенілпропаноїдів/лігніну у верби значно збільшилося. Це є проявом делігніфікації та переорієнтації вторинних метаболічних шляхів, включаючи шикіматний та полікетидний шляхи, у бік синтезу захисних фенілпропаноїдів. Це типова реакція деревних рослин на УФ-В випромінювання, при якій фенілпропаноїди діють як антиоксиданти та стабілізатори мембран хлоропластів, тим самим захищаючи фотосистеми I та II. Дослідження стресованих рослин часто показують, що збільшення інтенсивності смуг, пов'язаних з фенольними групами ($1510\text{--}1600\text{ см}^{-1}$), супроводжується зменшенням сигналів лігніну (Shoaib et al., 2022; Yun et al., 2024). Ця реакція особливо характерна для верб, оскільки представники роду *Salix* мають високу здатність до швидкого синтезу фенольних сполук, включаючи саліцилати, флавоноїди та конденсовані таніни. Це узгоджується з даними про високу фенольну пластичність верб у відповідь на стресові фактори.

На відміну від тополі, у верби на перший день після опромінення спостерігалось збільшення вмісту структурних полісахаридів (целюлози та геміцелюлози). Це супроводжувалося одночасним збільшенням вмісту поживних вуглеводів. Це свідчить про активацію вуглеводного обміну. Подібні зміни спостерігалися в дослідженнях на рослинах, що зазнали впливу засоленості або важких металів, де зменшення інтенсивності смуг $1030\text{--}1160\text{ см}^{-1}$ вказує на ослаблення структурного компонента клітинної стінки (Sharma & Uttam, 2017; Shoaib et al., 2022).

У контексті білкового метаболізму було виявлено, що реакція верби 'Житомирська-1' на УФ-В випромінювання принципово відрізняється від реакції тополі, що відображає видоспецифічну регуляцію структури білка у видів *Salix*. Зниження співвідношення Амід I/Амід II, що спостерігається на

перший день після опромінення, свідчить про зменшення утворення β -структурних/амілоїдних білків та посилення процесів, пов'язаних із пригніченням синтезу білка. Подібні зміни в інфрачервоних FTIR спектрах спостерігалися у рослин, що зазнали інтенсивного оксидативного стресу, зокрема пов'язаного з впливом важких металів. У цих випадках зниження рівня амідів I супроводжується зниженням стабільності білкового домену та переходом клітин у режим енергозбереження (Zhao et al., 2013; Yu et al., 2019). У цьому випадку така динаміка може відображати тимчасове обмеження трансляційної активності та перерозподіл ресурсів на користь швидкої сигналізації та метаболічних реакцій, спрямованих на нейтралізацію впливу стресу. Відсутність ознак амілоїдогенної реакції, характерної для тополі, підкреслює, що верба використовує окрему стратегію адаптації білків, надаючи пріоритет швидкій реорганізації метаболічних потоків та підтримці клітинної метаболічної гнучкості, а не стабілізації білкових структур.

Таким чином, верба клону 'Житомирська-1' демонструє швидку та енергоємну модель адаптації до УФ-В випромінювання. Це включає різке збільшення ліпідного та вуглеводного обміну, активацію фенілпропаноїдного шляху та пригнічення синтезу білка. На відміну від тополі, верба не розвиває амілоїдогенної реакції. Ця стратегія вказує на високу швидкість метаболічної реакції, але менш виражену структурну стабілізацію, ніж у тополі.

3.3.3 Порівняння структурно-метаболічних реакцій тополі та верби за даними ATR-FTIR

Порівняльний аналіз реакцій тополі клону 'Новоберлінська-3' та верби 'Житомирська-1' на гостре УФ-В випромінювання (17 кДж/м²) виявив значні відмінності в структурі та динаміці метаболічних реакцій між цими двома видами. Незважаючи на приналежність до однієї родини (Salicaceae) та високу пластичність адаптивних процесів, ці два види демонстрували різні біохімічні стратегії адаптації. Ці відмінності охоплюють первинний та вторинний метаболізм, а також структурні компоненти клітинних стінок і конформаційні зміни білків. Це узгоджується з даними досліджень інших видів дерев, у яких

стресові реакції демонструють різну видову специфічність (Sharma & Uttam, 2017; Nikalje et al., 2019; Lahlali et al., 2014; Ren et al., 2010).

Інтегральні індекси первинного метаболізму додатково підкреслюють відмінність адаптивних стратегій цих видів. У тополі на перший день після опромінення зростання співвідношень загальних протеїнів та нуклеїнових кислот до структурних вуглеводнів свідчить про активацію білкового та нуклеїнового обміну на тлі часткового послаблення структурного компонента клітинної стінки. Оцінка таких спектральних індексів методом ATR-FTIR дозволяє фіксувати перерозподіл внутрішньоклітинних ресурсів, коли посилення азотвмісного пулу відносно стабільного вуглеводного каркаса (целюлози та геміцелюлози) відображає індукцію захисного анаболізму (Rana et al., 2018).

Натомість у верби різке зниження співвідношення загальних протеїнів до структурних вуглеводнів за відсутності змін за показником нуклеїнові кислоти/структурні вуглеводні вказує на швидкий перехід до режиму пригнічення первинного білкового метаболізму при збереженні структурної основи клітинної стінки. Таке падіння спектрального коефіцієнта є маркером тимчасового гальмування синтезу ферментативних білків *de novo*, спрямованого на підтримання вуглецевого балансу асиміляційних тканин під дією гострого стресового чинника (Fernández Marín et al., 2020).

Таким чином, тополя реалізує стратегію підтримання та пролонгованої активації первинного метаболізму, тоді як верба - стратегію швидкого обмеження витрат на білковий синтез із пріоритетом короточасної мобілізації ресурсів. Виявлена протилежна спрямованість метаболічних зсувів у представників родів *Populus* та *Salix* демонструє високу міжвидову та геноспецифічну фенотипову пластичність макромолекулярного складу деревних рослин родини Salicaceae, яку ефективно фіксує метод високопродуктивного FTIR-профілювання (Taylor et al., 2024; Zimmermann et al., 2017).

Тополя продемонструвала збалансовану модель адаптації, поєднуючи раннє збільшення вмісту ліпідів, крохмалю та аліфатичних ефірів жирних кислот зі збереженням синтезу білка, незважаючи на зниження вмісту целюлози та геміцелюлози. Це свідчить про збереження метаболічної стабільності навіть в умовах гострого стресу. На противагу цьому, верба продемонструвала модель швидкої мобілізації ресурсів, що характеризується різким збільшенням доступних вуглеводів, ліпідів, індексу естерифікації жирних кислот та вмісту целюлози й геміцелюлози, що супроводжується пригніченням синтезу білка. Ця стратегія типова для рослин, які спрямовують ресурси на негайну компенсацію наслідків стресу (Ogbaga et al., 2017; Zhao et al., 2013; Sharma & Uttam, 2018).

У обох видів спостерігалось збільшення співвідношення фенілпропаноїдів/лігніну, що свідчить про активацію синтезу фенольних сполук. Однак цей процес був значно інтенсивнішим у верби, що узгоджується з її здатністю швидко накопичувати фенольні метаболіти, включаючи саліцилати та конденсовані таніни. У тополі цей процес був менш вираженим, поступово стабілізуючись на пізній стадії адаптації на рівні, близькому до контролю. Це узгоджується з попередніми дослідженнями, які показали, що *Populus* проявляє тривалішу, але менш виражену фенольну реакцію на УФ-В, тоді як *Salix* реагує швидко та інтенсивно (Wong et al., 2022; Gourlay et al., 2022).

У *Populus* на пізній стадії стресової реакції (33-й день після опромінення) спостерігалася поступова стабілізація вмісту целюлози, геміцелюлози та лігніну, що вказує на перехід до фази структурної стабілізації. Натомість *Salix* продемонстрував накопичення структурних полісахаридів вже на наступний день після опромінення.

Одна з найбільш суттєвих відмінностей, що спостерігаються між досліджуваними видами, стосується динаміки співвідношення Амід I/Амід II. У тополі це співвідношення збільшилося, що вказує на утворення β -структурних білків та можливе накопичення амілоїдоподібних білків. Це

узгоджується з протеомною стресовою реакцією, описаною Кривохижею та ін. (2024). І навпаки, у верби індекс Амід I/Амід II знизився, що вказує на пригнічення синтезу білка та відсутність амілоїдогенної реакції. Ці результати демонструють різні стратегії, що використовуються двома видами для адаптації своїх білків: тополя стабілізує білкові структури, тоді як верба підтримує метаболічну гнучкість, зменшуючи трансляційну активність.

Таким чином, тополя ‘Новоберлінська-3’ та верба ‘Житомирська-1’ реалізують дві різні, але ефективні біохімічні стратегії адаптації у відповідь на гостре опромінення УФ-В. Тополя демонструє більш тривалу реакцію, що включає помірну активацію первинного метаболізму поряд із формуванням амілоїдоподібних білкових структур та поступовою стабілізацією компонентів клітинної стінки. На противагу цьому, верба характеризується швидкою реакцією, що включає ймовірне оновлення/потовщення клітинної стінки, а також різке збільшення ліпідного та вуглеводного обміну, інтенсивну активацію фенілпропаноїдного шляху та пригнічення синтезу білка. Ці результати підкреслюють високу видову специфічність метаболічних стратегій у родині *Salicaceae*, демонструючи, що навіть близькоспоріднені види можуть слідувати принципово різним біохімічним траєкторіям адаптації у відповідь на підвищений рівень УФ-В випромінювання.

Висновки розділу 3

У рослин верби *Salix sp.* ‘Житомирська-1’ сезонна динаміка фотосинтетичних пігментів та флавонолів була визначальним чинником змін упродовж експерименту. Підвищення вмісту хлорофілу та флавонолів на пізніх етапах вегетації відображало вікові процеси, тоді як вплив УФ-В у діапазоні 5–15 кДж/м² проявлявся лише у вигляді окремих короткочасних зрушень. Індекс азотного балансу демонстрував сезонне зниження, яке частково нівелювалося за дії вищої дози УФ-В, тоді як антоціани не виявляли чітких закономірностей. УФ-В у цьому діапазоні не спричиняв пригнічення росту, що свідчить про толерантність досліджуваного клону до помірних доз опромінення.

У тополі *Populus pyramidalis* × *P. laurifolia* ‘Новоберлінська-3’ гостре УФ-В-опромінення (17 кДж/м²) спричиняло виразну двофазну динаміку вмісту хлорофілу: раннє підвищення змінювалося вирівнюванням показників, після чого на пізніх етапах знову спостерігалось зростання. Фенольний комплекс тополі характеризувався стабілізацією вмісту фенольних сполук упродовж експерименту, тоді як у контролі їхній рівень знижувався майже вдвічі. Флавоноїди різко зростали на ранньому етапі після опромінення, а на пізньому етапі їхній вміст визначався переважно сезонними змінами. Саліцилова кислота демонструвала короточасне підвищення, яке не зберігалось надалі. Висота стебла залишалася стабільною, що підтверджує відсутність негативного впливу гострого УФ-В на ріст.

У верби ‘Житомирська-1’ за гострого УФ-В-впливу (17 кДж/м²) реакції були короточасними та проявлялися лише у першу добу після опромінення. Підвищення хлорофілу, фенолів та саліцилової кислоти супроводжувалося зниженням флавоноїдів, після чого показники поверталися до контрольних значень. Морфометричні параметри залишалися незмінними, що свідчить про відсутність пригнічення росту.

FTIR-аналіз показав, що у тополі ранні зміни охоплювали підвищення вмісту нуклеїнових кислот, ліпідів, крохмалю та аліфатичних ефірів жирних кислот, тоді як на пізньому етапі спостерігалось зниження активності первинного та вторинного метаболізму. У верби FTIR-показники свідчили про швидку та інтенсивну реакцію, що включала зростання вмісту нуклеїнових кислот, ліпідів, вуглеводів, крохмалю, целюлози та геміцелюлоз на ранньому етапі після опромінення.

Інтегральні співвідношення, отримані за допомогою FTIR-аналізу, також відображали різні стратегії реакції. У тополі на ранньому етапі підвищувалися співвідношення фенілпропаноїдів до лігніну, поживних до структурних вуглеводів, а також загальних протеїнів і нуклеїнових кислот до структурних компонентів клітинної стінки, тоді як на пізньому етапі більшість цих показників вирівнювалися. У верби зміни були різкішими:

співвідношення загальних протеїнів до нуклеїнових кислот та протеїнів до структурних вуглеводів значно знижувалися, що вказує на швидку перебудову метаболізму.

Узагальнюючи результати трьох експериментальних підходів, можна зазначити, що тополя ‘Новоберлінська-3’ демонструє помірну, фазову модель відповіді на гострий УФ-В-вплив, яка включає ранні метаболічні зрушення та подальшу стабілізацію. Верб ‘Житомирська-1’ реагує швидко й інтенсивно, але нетривало, що відображає іншу стратегію адаптації. Обидва види проявляють ознаки толерантності до УФ-В-впливу, але відрізняються характером і тривалістю метаболічних змін.

Основні положення даного розділу представлені у публікаціях автора (Yatsiv et al., 2025; Yatsiv et al., 2026a; Yatsiv et al., 2026b).

УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

Отримані результати комплексного дослідження реакцій представників родини Salicaceae на дію УФ-В випромінення свідчать, що характер фізіологічних і біохімічних змін визначається як дозою та тривалістю впливу, так і видовими особливостями метаболічної організації. У верби *Salix sp.* ‘Житомирська-1’ за помірних доз УФ-В (5–15 кДж/м²) провідним чинником змін була сезонна динаміка пігментів і флавонолів, тоді як вплив опромінення проявлявся лише у вигляді окремих короточасних зрушень. Це свідчить про те, що за умов, близьких до природних рівнів УФ-В, фотосинтетичний апарат і фенольний комплекс верби залишаються стабільними, а реакції на опромінення не виходять за межі природної варіабельності.

За гострого УФ-В-впливу (17 кДж/м²) у тополі *Populus pyramidalis* × *P. laurifolia* ‘Новоберлінська-3’ та верби ‘Житомирська-1’ спостерігалися суттєві відмінності у часовій структурі відповіді. Тополя демонструвала фазову модель реакції, у якій ранні короточасні зміни (підвищення хлорофілу, флавоноїдів, саліцилової кислоти та окремих показників первинного метаболізму) змінювалися довготривалими зрушеннями, що зберігалися протягом усього періоду спостережень. Стабілізація фенольного пулу, підвищення вмісту хлорофілу на пізніх етапах та зниження активності первинного метаболізму свідчать про формування стійкого адаптивного стану. У верби ж реакції були швидкими та нетривалими: підвищення хлорофілу, фенолів, нуклеїнових кислот, ліпідів і вуглеводів спостерігалось лише у першу добу після опромінення, після чого більшість показників поверталися до контрольних значень.

FTIR-спектроскопія дозволила виявити глибші закономірності перебудови метаболізму, які не фіксуються за допомогою окремих біохімічних показників. У тополі ранні зміни охоплювали активацію ліпідного комплексу, збільшення вмісту аліфатичних ефірів жирних кислот, підвищення крохмалю та нуклеїнових кислот, а також зростання співвідношень фенілпропаноїдів до лігніну та поживних до структурних вуглеводів. На пізньому етапі ці

показники вирівнювалися, що відображає перехід від гострої реакції до стабілізації. У верби FTIR-профіль свідчив про інтенсивну мобілізацію енергетичних і структурних ресурсів у перші дні після опромінення, що супроводжувалося зниженням співвідношень протеїнів до нуклеїнових кислот та протеїнів до структурних вуглеводів, що вказує на швидку перебудову білкового та вуглеводного метаболізму.

Узагальнюючи отримані дані, можна зазначити, що обидва досліджені види проявляють толерантність до УФ-В-впливу, однак реалізують різні стратегії адаптації. Тополя ‘Новоберлінська-3’ характеризується помірною, фазовою моделлю відповіді з формуванням довготривалих змін, тоді як верба ‘Житомирська-1’ демонструє швидку, але нетривалу реакцію, обмежену раннім періодом після опромінення. Поєднання фотосинтетичних, фенольних, гормональних та FTIR-показників дозволило сформуванню цілісного уявлення про метаболічні механізми стійкості представників родини Salicaceae до УФ-В-випромінення та окреслити ключові відмінності між видами у структурі їхньої адаптивної відповіді.

ВИСНОВКИ

У дисертації обґрунтовано та розв'язано актуальне наукове завдання, пов'язане з оцінкою фізіологічних, біохімічних та метаболічних реакцій мікроклонально розмнужених рослин тополі *Populus pyramidalis* × *P. laurifolia* cv. 'Новоберлінська-3' та верби *Salix sp.* cv. 'Житомирська-1' на дію ультрафіолетового випромінювання УФ-В-діапазону. Комплексний аналіз пігментного комплексу, вторинних метаболітів, компонентів клітинної стінки, ліпідного та вуглеводного пулів, білкових доменів та FTIR-молекулярних маркерів дозволив охопити широкий спектр первинних і вторинних процесів, що визначають стійкість рослин до гострого ультрафіолетового стресу. Такий багаторівневий підхід забезпечив можливість виявити не лише окремі реакції на УФ-В, але й інтегральні закономірності перебудови метаболізму, що формують видоспецифічні стратегії адаптації представників родини Salicaceae.

1. Встановлено суттєві видові відмінності у характері активації вторинного метаболізму під дією гострого УФ-В опромінення. Верба 'Житомирська-1' демонструвала значно інтенсивніше накопичення фенольних сполук, флавоноїдів та фенілпропаноїдів порівняно з тополею 'Новоберлінська-3', що свідчить про швидку та енергетично потужну антиоксидантну відповідь. У тополі підвищення вмісту флавоноїдів було короткочасним, тоді як у верби реакція охоплювала ширший спектр вторинних метаболітів, включно зі структурними вуглеводами та ліпідними компонентами.

2. Показано, що обидва досліджені клони зберігають ріст, фотосинтетичну активність і метаболічну стабільність за дії гострого УФ-В у дозах 5, 10 та 17 кДж/м², що перевищують середньорічну дозу природного опромінення рослин зони Полісся України. У тополі гостра доза спричиняла раннє підвищення вмісту хлорофілу та флавонолідів, а у верби помірні дози не порушували стабільності пігментного комплексу та індексу азотного балансу.

3. Відсутність змін у ростових показниках підтверджує високу фізіологічну стійкість обох видів до ультрафіолетового стресу, що підкреслює їхній потенціал як толерантних деревних культур, здатних підтримувати стабільність метаболічних процесів навіть за умов підвищеного ультрафіолетового навантаження.

4. Вперше з використанням ATR-FTIR встановлено можливий механізм адаптації тополі ‘Новоберлінська-3’, який полягає у зміні конформаційного стану білків протеому. Достовірно збільшення співвідношення Амід I/Амід II на 18,97% наступного дня після опромінення свідчить про зростання частки β -структур та формування стабілізаційних білкових доменів, що можуть виконувати захисну функцію за умов УФ-В стресу. Ці зміни супроводжувалися перебудовою білкового метаболізму, включно зі зростанням вмісту загальних протеїнів на ранньому етапі та подальшим їх зниженням у зрілих листках, що відображає перехід до енергозберігаючої фази адаптації.

5. Встановлено, що тополя ‘Новоберлінська-3’ реалізує двофазну адаптивну реакцію, яка поєднує ранню активацію анаболічних процесів із подальшим пригніченням синтезу окремих біохімічних компонентів. На початковому етапі спостерігалось підвищення вмісту фенольних сполук, ліпідів, крохмалю, аліфатичних ефірів жирних кислот та фенілпропаноїдів, а також зміни у структурних доменах клітинної стінки. На пізньому етапі їхній вміст знижувався нижче контрольних значень, що свідчить про перехід до довготривалої метаболічної стабілізації після гострого стресу та зменшення активності вторинного метаболізму.

6. З’ясовано, що верба ‘Житомирська-1’ демонструє швидку та інтенсивну реакцію на УФ-В, яка включає підвищення вмісту ліпідів, вуглеводів, компонентів клітинної стінки та активацію фенілпропаноїдного шляху у перші дві доби після опромінення. Зростання вмісту нуклеїнових кислот та структурних вуглеводів свідчить про швидку мобілізацію ресурсів, посилення механічної стабільності клітинних стінок та формування

короткочасної, але потужної метаболічної відповіді на ультрафіолетовий стрес.

Результатом проведеного дослідження є виявлення принципових відмінностей у стратегіях фізіологічної та біохімічної адаптації тополі ‘Новоберлінська-3’ та верби ‘Житомирська-1’, що відображає видоспецифічні особливості метаболічної організації представників родини Salicaceae у відповідь на гостре УФ-В опромінення.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Ali, A., Franzoni, G., Petrini, A., Santoro, P., Mori, J., Ferrante, A., & Cocetta, G. (2023). Investigating physiological responses of wild rocket subjected to artificial ultraviolet-B irradiation. *Scientia Horticulturae*, 322, Article 112415. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112415>
2. Ali, A., Santoro, P., Mori, J., Ferrante, A., & Cocetta, G. (2024). Effect of UV-B elicitation on spearmint's (*Mentha spicata* L.) morpho-physiological traits and secondary metabolites production. *Plant Growth Regulation*, 104, 63–76. <https://doi.org/10.1007/s10725-023-01028-7>
3. Amichev, B. Y., Hangs, R. D., Konecsni, S. M., Stadnyk, C. N., Volk, T. A., Bélanger, N., Vujanovic, V., Schoenau, J. J., Moukoui, J., & Van Rees, K. C. J. (2014). Willow short-rotation production systems in Canada and northern United States: A review. *Soil Science Society of America Journal*, 78(1), 168–182. <https://doi.org/10.2136/sssaj2013.05.0192>
4. Bandurska, H., & Cieślak, M. (2013). The interactive effect of water deficit and UV-B radiation on salicylic acid accumulation in barley roots and leaves. *Environmental and Experimental Botany*, 94, 9–18. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.03.001>
5. Barnes, M., Sulé-Suso, J., Millett, J., & Roach, P. (2023). Fourier transform infrared spectroscopy as a non-destructive method for analysing herbarium specimens. *Biology Letters*, 19(3), Article 20220546. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0546>
6. Barnés-Calle, M., Gou, P., & Muñoz, I. (2026). Exploring the use of FTIR Amide I band deconvolution to investigate protein structural changes. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, 351, Article 127509. <https://doi.org/10.1016/j.saa.2026.127509>
7. Baroniya, S. S., Kataria, S., Pandey, G. P., & Guruprasad, K. N. (2014). Growth, photosynthesis and nitrogen metabolism in soybean varieties after exclusion of the UV-B and UV-A/B components of solar radiation. *The Crop Journal*, 2(6), 388–397. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cj.2014.08.002>

8. Berezna, V. V., Sakada, V. I., Kutsokon, N. K., Litvinov, S. V., Yatsiv, V., & Rashydov, N. M. (2025). Assessment of the environmental effects of military activities on soil-plant systems during the war in Ukraine. *Journal of Radiation Researches*, 12(2), 5–12.
9. Bernardino-Nicanor, A., Acosta-García, G., Güemes-Vera, N., Montañez-Soto, J. L., Vivar-Vera, M. de los Á., & González-Cruz, L. (2016). Fourier transform infrared and Raman spectroscopic study of the effect of the thermal treatment and extraction methods on the characteristics of ayocote bean starches. *Journal of Food Science and Technology*, 53(4), 933–943. <https://doi.org/10.1007/s13197-016-2370-1>
10. Bernhard, G. H., Bais, A. F., Aucamp, P. J., Klekociuk, A. R., Liley, J. B., & McKenzie, R. L. (2023). Stratospheric ozone, UV radiation, and climate interactions. In P. J. Aucamp & A. F. Bais (Eds.), *Environmental effects of stratospheric ozone depletion, UV radiation, and interactions with climate change: UNEP Environmental Effects Assessment Panel, Quadrennial Assessment 2022* (Vol. 22, pp. 937–989). Cham: Springer Nature. <https://doi.org/10.1007/s43630-023-00371-y>
11. Bornman, J. F., Barnes, P. W., Robson, T. M., Robinson, S. A., Jansen, M. A. K., Ballaré, C. L., & Flint, S. D. (2019). Linkages between stratospheric ozone, UV radiation and climate change and their implications for terrestrial ecosystems. In P. J. Aucamp & A. F. Bais (Eds.), *Environmental effects of ozone depletion and its interactions with climate change: 2018 Assessment* (Vol. 18, No. 3, pp. 681–716). Cambridge: Royal Society of Chemistry. <https://doi.org/10.1039/C8PP90061B>
12. Bouyahya, A., Abrini, J., El-Baabou, A., Bakri, Y., & Dakka, N. (2016). Determination of phenol content and antibacterial activity of five medicinal plants ethanolic extracts from North-West of Morocco. *Journal of Plant Pathology & Microbiology*, 7(4), Article 1000342. <http://dx.doi.org/10.4172/2157-7471.1000342>

13. Černá, M., Barros, A. S., Nunes, A., Rocha, S. M., Delgadillo, I., Čopíková, J., & Coimbra, M. A. (2003). Use of FT-IR spectroscopy as a tool for the analysis of polysaccharide food additives. *Carbohydrate Polymers*, 51(4), 383–389. [https://doi.org/10.1016/S0144-8617\(02\)00259-X](https://doi.org/10.1016/S0144-8617(02)00259-X)
14. Cerovic, Z. G., Moise, N., Agati, G., Latouche, G., Ben Ghazlen, N., & Meyer, S. (2008). New portable optical sensors for the assessment of winegrape phenolic maturity based on berry fluorescence. *Journal of Food Composition and Analysis*, 21(8), 650–654. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2008.03.012>
15. Chen, Z., Zheng, Z., Huang, J., Lai, Z., & Fan, B. (2009). Biosynthesis of salicylic acid in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 4(6), 493–469. <https://doi.org/10.4161/psb.4.6.8392>
16. Csepregi, K., & Hideg, É. (2018). Phenolic compound diversity explored in the context of photo-oxidative stress protection. *Phytochemical Analysis*, 29(2), 129–136. <https://doi.org/10.1002/pca.2720>
17. Czégény, G., Máta, A., & Hideg, É. (2016). UV-B effects on leaves—Oxidative stress and acclimation in controlled environments. *Plant Science*, 248, 57–63. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.04.013>
18. Del Valle, J. C., Buide, M. L., Whittall, J. B., Valladares, F., & Narbona, E. (2020). UV radiation increases phenolic compound protection but decreases reproduction in *Silene littorea*. *PLOS ONE*, 15(6), Article e0231611. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231611>
19. Dimitriou, I., & Mola-Yudego, B. (2017). Poplar and willow plantations on agricultural land in Sweden: Area, yield, groundwater quality and soil organic carbon. *Forest Ecology and Management*, 383, 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.022>
20. Doss, A., Esther, A., & Rajalakshmi, R. (2022). Influence of UV-B treatment on the accumulation of free phenols and tannins in the legumes of *Abrus precatorius* L. and *Vigna mungo* (L.) Hepper. *Phytomedicine Plus*, 2(1), Article 100189. <https://doi.org/10.1016/j.phyplu.2021.100189>

21. Dou, J., Galvis, L., Holopainen-Mantila, U., Reza, M., Tamminen, T., & Vuorinen, T. (2016). Morphology and overall chemical characterization of willow (*Salix* sp.) inner bark and wood: Toward controlled deconstruction of willow biomass. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*, 4(7), 3871–3876. <https://doi.org/10.1021/acssuschemeng.6b00641>
22. Escobar-Bravo, R., Chen, G., Grosser, K., Van Dam, N. M., Leiss, K. A., & Klinkhamer, P. G. L. (2019). Ultraviolet radiation enhances salicylic acid-mediated defense signaling and resistance to *Pseudomonas syringae* DC3000 in a jasmonic acid-deficient tomato mutant. *Plant Signaling & Behavior*, 14(4), Article e1581560. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1581560>
23. Fang, X., Pyle, J. A., Chipperfield, M. P., Daniel, J. S., Park, S., & Prinn, R. G. (2019). Challenges for the recovery of the ozone layer. *Nature Geoscience*, 12, 592–596. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0422-7>
24. Fernández-Marín, B., Gulías, J., Figueroa, C. M., Iñiguez, C., Clemente-Moreno, M. J., Nunes-Nesi, A., Fernie, A. R., Cavieres, L. A., Bravo, L. A., García-Plazaola, J. I., & Gago, J. (2020). How do vascular plants perform photosynthesis in extreme environments? An integrative ecophysiological and biochemical story. *The Plant Journal*, 101(4), 979–1000. <https://doi.org/10.1111/tpj.14694>
25. Gierlinger, N. (2018). New insights into plant cell walls by vibrational microspectroscopy. *Applied Spectroscopy Reviews*, 53(7), 517–551. <https://doi.org/10.1080/05704928.2017.1363052>
26. Gligorić, E., Igić, R., Suvajdžić, L., & Grujić-Letić, N. (2019). Species of the genus *Salix* L.: Biochemical screening and molecular docking approach to potential acetylcholinesterase inhibitors. *Applied Sciences*, 9(9), Article 1842. Basel: MDPI. <http://dx.doi.org/10.3390/app9091842>
27. Gordon, H., Fellenberg, C., Lackus, N. D., Archinuk, F., Sproule, A., Nakamura, Y., Källner, T. G., Gershenzon, J., Overy, D. P., & Constabel, C. P. (2022). CRISPR/Cas9 disruption of UGT71L1 in poplar connects salicinoid and salicylic acid metabolism and alters growth and morphology. *The Plant Cell*, 34(8), 2925–2947. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac135>

28. Gourlay, G., Hawkins, B. J., Albert, A., Schnitzler, J. P., & Constabel, C. P. (2022). Condensed tannins as antioxidants that protect poplar against oxidative stress from drought and UV-B. *Plant, Cell & Environment*, 45(2), 362–377. <https://doi.org/10.1111/pce.14242>
29. Guarino, C., Paura, B., & Sciarrillo, R. (2018). Enhancing phytoextraction of heavy metals at real scale by combining Salicaceae trees with microbial consortia. *Frontiers in Environmental Science*, 6, 137. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00137>
30. Hangs, R. D., Schoenau, J. J., Van Rees, K. C. J., & Steppuhn, H. (2011). Examining the salt tolerance of willow (*Salix* spp.) bioenergy species for use on salt-affected agricultural lands. *Canadian Journal of Plant Science*, 91(3), 509–517. <https://doi.org/10.4141/cjps10135>
31. Hara, M., Furukawa, J., Sato, A., Mizoguchi, T., & Miura, K. (2012). Abiotic stress and role of salicylic acid in plants. In P. Ahmad & M. N. V. Prasad (Eds.), *Abiotic stress responses in plants* (pp. 235–251). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0634-1_13
32. He, F., Zhao, Q., Shi, Y.-J., Li, J.-Lin., Wang, T., Lin, T.-T., Zhao, K.-J., Chen, L.-H., Mi, J.-X., Yang, H.-B., Zhang, F., & Wan, X.-Q. (2023). UVB-pretreatment-enhanced cadmium absorption and enrichment in poplar plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(1), Article 52. <https://doi.org/10.3390/ijms24010052>
33. Heredia-Guerrero, J. A., Benítez, J. J., Domínguez, E., Bayer, I. S., Cingolani, R., Athanassiou, A., & Heredia, A. (2014). Infrared and Raman spectroscopic features of plant cuticles: a review. *Frontiers in Plant Science*, 5, Article 305. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00305>
34. Holoborodko, K. K., Sytnyk, S. A., Lovynska, V. M., Ivanko, I. A., Loza, I. M., & Brygadyrenko, V. V. (2022). Impact of invasive species *Paractopa robiniella* (Gracillariidae) on fluorescence parameters of *Robinia pseudoacacia* in the conditions of the steppe zone of Ukraine. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 13(3), 324–330. <http://doi.org/10.15421/022242>

35. Hu, Z., Li, H., Chen, S., & Yang, Y. (2013). Chlorophyll content and photosystem II efficiency in soybean exposed to supplemental ultraviolet-B radiation. *Photosynthetica*, 51(1), 151–157. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0007-4>
36. Hui, R., Li, X., Chen, C., Zhao, X., Jia, R., Liu, L., & Wei, Y. (2012). Responses of photosynthetic properties and chloroplast ultrastructure of *Bryum argenteum* from a desert biological soil crust to elevated ultraviolet-B radiation. *Physiologia Plantarum*, 147(4), 489–501. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01679.x>
37. Jadidi, M., Mumivand, H., Ehtesham Nia, A., Shayganfar, A., & Maggi, F. (2023). UV-A and UV-B combined with photosynthetically active radiation change plant growth, antioxidant capacity and essential oil composition of *Pelargonium graveolens*. *BMC Plant Biology*, 23, Article 555. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04556-6>
38. Jang, Y. S., Lee, D. E., Hong, J.-H., Kim, K. A., Kim, B., Cho, Y. R., Ra, M.-J., Jung, S.-M., Yu, J.-N., An, S., & Kim, K. H. (2023). Phytochemical investigation of marker compounds from indigenous Korean *Salix* species and their antimicrobial effects. *Plants*, 12(1), Article 104. <https://doi.org/10.3390/plants12010104>
39. Jansen, M. A. K., Gaba, V., & Greenberg, B. M. (1998). Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends in Plant Science*, 3(4), 131–135. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(98\)01215-1](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01215-1)
40. Jiffy Group. (2018). *Jiffy7, Jiffy7C & Carefree Pellet Expansion Procedure* [User Manual]. <https://jiffysa.co.za/files/Jiffy-7-Pellet-Expansion-Procedure.pdf>
41. Kaling, M., Kanawati, B., Ghirardo, A., Albert, A., Winkler, J. B., Heller, W., Barta, C., Loreto, F., Schmitt-Kopplin, P., & Schnitzler, J.-P. (2014). UV-B mediated metabolic rearrangements in poplar revealed by non-targeted metabolomics. *Plant, Cell & Environment*, 38(5), 892–904. <https://doi.org/10.1111/pce.12348>

42. Kameoka, S., Isoda, S., Hashimoto, A., Ito, R., Miyamoto, S., Wada, G., Watanabe, N., Yamakami, T., Suzuki, K., & Kameoka, T. (2017). A wireless sensor network for growth environment measurement and multi-band optical sensing to diagnose tree vigor. *Sensors*, 17(5), 966. <https://doi.org/10.3390/s17050966>
43. Kamtekar, S., Keer, V., & Patil, V. (2014). Estimation of phenolic content, flavonoid content, antioxidant and alpha amylase inhibitory activity of marketed polyherbal formulation. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*, 4(9), 61–65. <http://dx.doi.org/10.7324/JAPS.2014.40911>
44. Kataria, S., & Guruprasad, K. N. (2012). Solar UV-B and UV-A/B exclusion effects on intraspecific variations in crop growth and yield of wheat varieties. *Field Crops Research*, 125, 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.08.011>
45. Kataria, S., Jajoo, A., & Guruprasad, K. N. (2014). Impact of increasing Ultraviolet-B (UV-B) radiation on photosynthetic processes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 137, 55–66. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.02.004>
46. Kaur, M., Singh, D., & Kaur, A. (2024). Structural changes in amide I and amide II regions of PCOS women analyzed by ATR-FTIR spectroscopy. *Heliyon*, 10(12), Article e33494. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e33494>
47. Khoma, Y., & Kutsokon, N. (2019). Bud burst phenology in different poplar and willow clones. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series Biology*, 79(3), 79–84. https://doi.org/10.17721/1728_2748.2019.79.79-84
48. Khoma, Y., Khudolieieva, L., Rashydov, N., & Kutsokon, N. (2022). *In vitro* culture initiation and regeneration of two highly productive clones of poplar. *Nova Biotechnologica et Chimica*, 21(1), Article e1089. <https://doi.org/10.36547/nbc.1089>
49. Khoma, Y.A., Nesterenko, O.G., Kutsokon, N.K., Khudolieieva, L.V., Shevchenko, V.V., Rashydov, N.M. (2021) Proline content in the leaves of poplar and willow under water deficit. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 12(3). 519–522. <https://doi.org/10.15421/022171>

50. Khudolieieva, L., Kutsokon, N., Rashydov, & N., Dugan, O. (2016) Quantitative and qualitative evaluations of environmentally dangerous wastes emission from burning wood comparing to natural gas and coal. *Studia Biologica*, 10(3), 61-70. (in Ukrainian). <https://doi.org/10.30970/sbi.1003.491>
51. Klem, K., Oravec, M., Holub, P., Šimor, J., Findurová, H., Surá, K., Veselá, B., Hodaňová, P., Jansen, M. A. K., & Urban, O. (2022). Interactive effects of nitrogen, UV and PAR on barley morphology and biochemistry are associated with the leaf C:N balance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 172, 111–124. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.01.006>
52. Kryvokhyzha, M., Litvinov, S., Danchenko, M., Khudolieieva, L., Kutsokon, N., Baráth, P., & Rashydov, N. (2024). How does ionizing radiation affect amyloidogenesis in plants? *International Journal of Radiation Biology*, 100(6), 922–933. <https://doi.org/10.1080/09553002.2024.2331126>
53. Kutsokon, N., & Khoma Y. (2025) Effects of drought stress on spring bud development in poplar and willow clones. *Dendrobiology*, 93, 86–97. <https://doi.org/10.12657/denbio.093.006>
54. Kutsokon, N., Rakhmetov, D., Rakhmetova, S., Khudolieieva, L., & Rashydov, N. (2022). Nursery screening of poplar and willow clones for biofuel application in Ukraine. *iForest: Biogeosciences and Forestry*, 15(5), 401–410. <https://doi.org/10.3832/ifor3732-015>.
55. Lahlali, R., Jiang, Y., Kumar, S., Karunakaran, C., Liu, X., Borondics, F., Hallin, E., & Bueckert, R. (2014). ATR–FTIR spectroscopy reveals involvement of lipids and proteins of intact pea pollen grains in heat stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 5, 747. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00747>
56. León-Chan, R. G., López-Meyer, M., Osuna-Enciso, T., Sañudo-Barajas, J. A., Heredia, J. B., & León-Félix, J. (2017). Low temperature and ultraviolet-B radiation affect chlorophyll content and induce the accumulation of UV-B-absorbing and antioxidant compounds in bell pepper (*Capsicum annuum*) plants. *Environmental and Experimental Botany*, 139, 143–151. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.05.006>

57. Li, H., Meng, W., Xiao, H., Li, M., Yan, K., Li, Y., & He, Y. (2026). Elevated temperature and enhanced UV-B radiation alter soil nitrogen supply and allocation within rice plants in high-altitude paddy fields. *BMC Plant Biology*, 26, Article 91. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-07816-9>
58. Li, S., Xia, J., Liu, S., Li, Z., Shen, Q., Yang, F., Liu, X., & Bai, Y. (2024). Effects of UV-A/B/C on flavonoids and related synthetic enzymes in *Tetrastigma hemsleyanum*. *Frontiers in Plant Science*, 15, Article 1477280. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1477280>
59. Lidon, F. C., & Ramalho, J. C. (2011). Impact of UV-B irradiation on photosynthetic performance and chloroplast membrane components in *Oryza sativa* L. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 104(3), 457–466. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2011.05.004>
60. Lim, Y. J., Lyu, J. I., Kwon, S.-J., & Eom, S. H. (2021). Effects of UV-A radiation on organ-specific accumulation and gene expression of isoflavones and flavonols in soybean sprout. *Food Chemistry*, 339, Article 128080. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.128080>
61. Liu, N., Karunakaran, C., Lahlali, R., Warkentin, T., & Bueckert, R. A. (2018). Genotypic and heat stress effects on leaf cuticles of field pea using ATR–FTIR spectroscopy. *Planta*, 248, 539–552. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-3025-4>
62. Liu, W., & Jenkins, G. I. (2024). Recent advances in UV-B signalling: interaction of proteins with the UVR8 photoreceptor. *Journal of Experimental Botany*, 76(3), 873–881. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae132>
63. Loake, G., & Grant, M. (2007). Salicylic acid in plant defence: The players and protagonists. *Current Opinion in Plant Biology*, 10(5), 466–472. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2007.08.008>
64. Martel, A. B., & Qaderi, M. M. (2016). Does salicylic acid mitigate the adverse effects of temperature and ultraviolet-B radiation on pea (*Pisum sativum*) plants? *Environmental and Experimental Botany*, 122, 39–48. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.09.002>

65. Martínez-Lüscher, J., Torres, N., Hilbert, G., Richard, T., Sánchez-Díaz, M., Delrot, S., Aguirreolea, J., Pascual, I., & Gomès, E. (2014). Ultraviolet-B radiation modifies the quantitative and qualitative profile of flavonoids and amino acids in grape berries. *Phytochemistry*, 102, 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.03.014>
66. Mazurek, S., Mucciolo, A., Humbel, B.M. and Nawrath, C. (2013), Transmission Fourier transform infrared microspectroscopy allows simultaneous assessment of cutin and cell-wall polysaccharides of Arabidopsis petals. *Plant J*, 74: 880-891. <https://doi.org/10.1111/tpj.12164>
67. McKenzie, R. L., Aucamp, P. J., Bais, A. F., Björn, L. O., Ilyas, M., & Madronich, S. (2011). Ozone depletion and climate change: impacts on UV radiation. In P. J. Aucamp & L. O. Björn (Eds.), *Environmental effects of ozone depletion and its interactions with climate change: 2010 Assessment* (Vol. 10, No. 2, pp. 182–198). Cambridge: Royal Society of Chemistry. <https://doi.org/10.1039/c0pp90034f>
68. Meilan, R., & Ma, C. (2006). Poplar (*Populus* spp.). In: Wang, K. (eds) *Agrobacterium* Protocols Volume 2. Methods in Molecular Biology, vol 344. Humana Press. <https://doi.org/10.1385/1-59745-131-2:143>
69. Murashige, T., & Skoog, F. (1962). A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*, 15(3), 473–497. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x>
70. Naikoo, M. I., Dar, M. I., Raghieb, F., Jaleel, H., Ahmad, B., Raina, A., Khan, F. A., & Naushin, F. (2019). Role and regulation of plants phenolics in abiotic stress tolerance: An overview. In *Plant signaling molecules: Role and regulation under stressful environments* (pp. 157–168). Woodhead Publishing. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816451-8.00009-5>
71. Nasseralla, A.-H. A., & Almukhtar, S. A. (2023). Effect of salicylic acid and ultraviolet rays on vegetative growth characteristics of *Rosmarinus officinalis* L. *in vitro*. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 1158, Article 042024. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/1158/4/042024>

72. Nassour, R., & Ayash, A. (2021). Effects of ultraviolet-B radiation in plant physiology. *Agriculture (Pol'nohospodárstvo)*, 67(1), 1–15. <https://doi.org/10.2478/agri-2021-0001>
73. Neugart, S., & Bumke-Vogt, C. (2021). Flavonoid glycosides in *Brassica* species respond to UV-B depending on exposure time and adaptation time. *Molecules*, 26(2), Article 494. <https://doi.org/10.3390/molecules26020494>
74. Nikalje, G. C., Kumar, J., Nikam, T. D., & Suprasanna, P. (2019). FT–IR profiling reveals differential response of roots and leaves to salt stress in a halophyte *Sesuvium portulacastrum* (L.) L. *Biotechnology Reports*, 23, e00352. <https://doi.org/10.1016/j.btre.2019.e00352>
75. Ogbaga, C. C., Miller, M. A. E., Athar, H., & Johnson, G. N. (2017). Fourier transform infrared spectroscopic analysis of maize (*Zea mays*) subjected to progressive drought reveals involvement of lipids, amides and carbohydrates. *African Journal of Biotechnology*, 16(18), 1034–1042. <https://doi.org/10.5897/ajb2017.15918>
76. Opti-Sciences. (2024). *MPM-100 Multi-Pigment Meter brochure*. Opti-Sciences, Inc. <https://www.adc.co.uk/wp-content/uploads/MPM-100-Brochure-ADC-2024.pdf>
77. Osman, S. O. M., Saad, A. S. I., Tadano, S., Takeda, Y., Konaka, T., Yamasaki, Y., Tahir, I. S. A., Tsujimoto, H., & Akashi, K. (2022). Chemical fingerprinting of heat stress responses in the leaves of common wheat by Fourier transform infrared spectroscopy. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(5), 2842. <https://doi.org/10.3390/ijms23052842>
78. Pandey, K. K., & Pitman, A. J. (2003). FTIR studies of the changes in wood chemistry following decay by brown-rot and white-rot fungi. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 52(3), 151–160. [https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(03\)00052-0](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(03)00052-0)
79. Patil, J. R., Mhatre, K. J., Yadav, K., Yadav, L. S., Srivastava, S., & Nikalje, G. C. (2024). Flavonoids in plant-environment interactions and stress

responses. *Discover Plants*, 1, Article 68. <https://doi.org/10.1007/s44372-024-00063-6>

80. Podolec, R., Demarsy, E., & Ulm, R. (2021). Perception and signaling of ultraviolet-B radiation in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 72, 793–822. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-095946>

81. Rai, K., & Agrawal, S. B. (2017). Effects of UV-B radiation on morphological, physiological and biochemical aspects of plants: An overview. *Journal of Scientific Research*, 61, 87–113.

82. Rakhmetov, D., Bondarchuk, O., Rakhmetova, S., Blume, Y., Blume, R., Kutsokon, N., Rashydov, N. (2024). Physiological state of *Brassica carinata* plants depending on genotype characteristics and phase of plant development in the conditions of Kyiv. In: Andronic, L., & Brindza, J. (Eds.). Proceedings of the International Scientific Conference “Genetics, Physiology and Plant Breeding”. Moldova State University, Chisinau. Pp. 180–184. <https://doi.org/10.53040/gppb8.2024.30>

83. Ramos, P. A. B., Moreirinha, C., Silva, S., Costa, E. M., Veiga, M., Coscueta, E., Santos, S. A. O., Almeida, A., Pintado, M. M., Freire, C. S. R., Silva, A. M. S., & Silvestre, A. J. D. (2019). The health-promoting potential of *Salix* spp. bark polar extracts: Key insights on phenolic composition and in vitro bioactivity and biocompatibility. *Antioxidants*, 8(12), 609. <http://dx.doi.org/10.3390/antiox8120609>

84. Rana, R., Herz, K., Lang, C., Pena, R., Lohaus, G., & Polle, A. (2018). Leaf Attenuated Total Reflection Fourier Transform Infrared (ATR-FTIR) biochemical profile of grassland plant species related to land-use intensity. *Ecological Indicators*, 84, 803–810. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.09.047>

85. Randriamanana, T. R., Nissinen, K., Moilanen, J., Nybakken, L., & Julkunen-Tiitto, R. (2015). Long-term UV-B and temperature enhancements suggest that females of *Salix myrsinifolia* plants are more tolerant to UV-B than males. *Environmental and Experimental Botany*, 109, 296–305. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.007>

86. Ranjbarfordoei, A., Samson, R., & Van Damme, P. (2011). Photosynthesis performance in sweet almond [*Prunus dulcis* (Mill) D. Webb] exposed to supplemental UV-B radiation. *Photosynthetica*, 49(1), 107–111. <https://doi.org/10.1007/s11099-011-0017-z>
87. Reisz, J. A., Bansal, N., Qian, J., Zhao, W., & Furdui, C. M. (2014). Effects of ionizing radiation on biological molecules—mechanisms of damage and emerging methods of detection. *Antioxidants & Redox Signaling*, 21(2), 260–292. <https://doi.org/10.1089/ars.2013.5489>
88. Ren, J., Duan, B., Zhang, X., Korpelainen, H., & Li, C. (2010). Differences in growth and physiological traits of two poplars originating from different altitudes as affected by UV-B radiation and nutrient availability. *Physiologia Plantarum*, 138(3), 278–288. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01328.x>
89. Roviello, G. N. (2025). The multifunctional role of *Salix* spp.: Linking phytoremediation, forest therapy and phytomedicine for environmental and human benefits. *Forests*, 16(12), 1808. <https://doi.org/10.3390/f16121808>
90. Şahin, T., Kasım, R., & Kasım, M. U. (2021). Twenty minutes of ultraviolet-B light improved quality of cherry fruits (*Prunus avium* L. cv 0900 Ziraat) during storage. *Turkish Journal of Agriculture - Food Science and Technology*, 9(2), 375–385. <https://doi.org/10.24925/turjaf.v9i2.375-385.4030>
91. Salama, H. M. H., Al Watban, A. A., & Al-Fughom, A. T. (2011). Effect of ultraviolet radiation on chlorophyll, carotenoid, protein and proline contents of some annual desert plants. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 18(1), 79–86. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2010.10.002>
92. Salinas, P., Velozo, S., & Herrera-Vásquez, A. (2024). Salicylic acid accumulation: Emerging molecular players and perspectives on plant development and nutrition. *Journal of Experimental Botany*, 75(7), 2324–2336. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae309>
93. Sánchez-Correa, M. D. S., Reyero Saavedra, M. el R., Parra, E. A. E., Nolasco Ontiveros, E., del Carmen Benítez Flores, J., Ortiz Montiel, G., Campos

Contreras, J. E., López Urrutia, E., Ávila Acevedo, G., Jiménez Nopala, E., & Espinosa González, M. (2023). Ultraviolet radiation and its effects on plants. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.109474>

94. Santin, M., Castagna, A., Miras-Moreno, B., Rocchetti, G., Lucini, L., Hauser, M.-T., & Ranieri, A. (2020). Beyond the visible and below the peel: How UV-B radiation influences the phenolic profile in the pulp of peach fruit. A biochemical and molecular study. *Frontiers in Plant Science*, 11, Article 579063. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.579063>

95. Santin, M., Lucini, L., Castagna, A., Rocchetti, G., Hauser, M. T., & Ranieri, A. (2019). Comparative “phenol-omics” and gene expression analyses in peach (*Prunus persica*) skin in response to different postharvest UV-B treatments. *Plant Physiology and Biochemistry*, 135, 511–519. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.11.009>

96. Schwanninger, M., Rodrigues, J. C., Pereira, H., & Hinterstoisser, B. (2004). Effects of short-time vibratory ball milling on the shape of FT-IR spectra of wood and cellulose. *Vibrational Spectroscopy*, 36(1), 23–40. <https://doi.org/10.1016/j.vibspec.2004.02.003>

97. Schwanninger, M., Rodrigues, J. C., Pereira, H., & Hinterstoisser, B. (2004). Effects of short-time vibratory ball milling on the shape of FT-IR spectra of wood and cellulose. *Vibrational Spectroscopy*, 36(1), 23–40. <https://doi.org/10.1016/j.vibspec.2004.02.003>

98. Scientific Industries, Inc. (2014). *Digital Disruptor Genie® operating instructions*. https://cdn.labwrench.com/eMan/manualNo/2034/scientific_industries_disruptor_genie_manual.pdf

99. Sharma, S., & Guruprasad, K. N. (2012). Enhancement of root growth and nitrogen fixation in *Trigonella* by UV-exclusion from solar radiation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 61, 97–102. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.10.003>

100. Sharma, S., & Uttam, K. N. (2016). Investigation of the manganese stress on wheat plant by attenuated total reflectance Fourier transform infrared spectroscopy. *Spectroscopy Letters*, 49(8), 566–574. <https://doi.org/10.1080/00387010.2016.1212897>
101. Sharma, S., & Uttam, K. N. (2017a). Early diagnosis of mercury stress of wheat seedlings using attenuated total reflection Fourier transform infrared spectroscopy. *Analytical Letters*, 50(18), 2924–2937. <https://doi.org/10.1080/00032719.2017.1383411>
102. Sharma, S., & Uttam, K. N. (2017b). Rapid analyses of stress of copper oxide nanoparticles on wheat plants at an early stage by laser-induced fluorescence and attenuated total reflectance Fourier transform infrared spectroscopy. *Vibrational Spectroscopy*, 92, 135–150. <https://doi.org/10.1016/j.vibspec.2017.06.004>
103. Sharma, S., & Uttam, K. N. (2018). Early stage detection of stress due to copper on maize (*Zea mays* L.) by laser-induced fluorescence and infrared spectroscopy. *Journal of Applied Spectroscopy*, 85(4), 771–780. <https://doi.org/10.1007/s10812-018-0717-2>
104. Sharma, S., Chatterjee, S., Kataria, S., Joshi, J., Datta, S., Vairale, M. G., & Veer, V. (2017). A review on responses of plants to UV-B radiation related stress. In V. P. Singh, S. Singh, S. M. Prasad, & P. Parihar (Eds.), *UV-B radiation: From environmental stressor to regulator of plant growth* (pp. 75–97). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781119143611.ch5>
105. Shimadzu Corporation. (2015). *Shimadzu spectrophotometer UV-1280 instruction manual*. <https://www.scribd.com/document/588289134/UV-206-98410C-UV-1280>
106. Shoaib, A., Nafisa, Riaz, G., Fatima, Q., Fatima, U., & Iqbal, N. (2022). Fourier-transform infrared spectroscopy identified changes in the cell wall components associated with the simultaneous trafficking of white mold fungus and copper. *Pakistan Journal of Phytopathology*, 34(2), 241–254. <https://doi.org/10.33866/phytopathol.034.02.0795>

107. Singh, S., Agrawal, S. B., & Agrawal, M. (2015). Responses of pea plants to elevated UV-B radiation at varying nutrient levels: N metabolism, carbohydrate pool, total phenolics and yield. *Functional Plant Biology*, 42(11), 1045–1056. <http://dx.doi.org/10.1071/FP15003>
108. Singh, S., Kumari, R., Agrawal, M., & Agrawal, S. B. (2012). Differential response of radish plants to supplemental ultraviolet-B radiation under varying NPK levels: Chlorophyll fluorescence, gas exchange and antioxidants. *Physiologia Plantarum*, 145(3), 474–484. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01589.x>
109. Sofińska, K., Wilkosz, N., Szymoński, M., & Lipiec, E. (2020). Molecular spectroscopic markers of DNA damage. *Molecules*, 25(3), Article 561. <https://doi.org/10.3390/molecules25030561>
110. Sokolova, D. A., Halych, T. V., Zhuk, V. V., & Kravets, A. P. (2023). Relationship of radiation-induced genomic instability and antioxidant production in the chamomile plant. *International Journal of Radiation Biology*, 99(10), 1631–1638. <https://doi.org/10.1080/09553002.2023.2188934>
111. Sokolova, D. A., Halych, T. V., Zhuk, V. V., & Kravets, A. P. (2024). Involvement of UV-C-induced genomic instability in stimulation plant long-term protective reactions. *Journal of Plant Physiology*, 293, Article 154171. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2024.154171>
112. Solomon, S. (2021). Risks to the stratospheric ozone shield in the Anthropocene. *Ambio*, 50(1), 44–48. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01431-8>
113. Stolarski, M. J., Szczukowski, S., Tworkowski, J., Klasa, A., & Wróblewska, H. (2013). Yield, energy parameters and chemical composition of short-rotation willow biomass. *Industrial Crops and Products*, 46, 60–65. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.01.012>
114. Tawfeek, N., Mahmoud, M. F., Hamdan, D. I., Sobeh, M., Farrag, N., Wink, M., & El-Shazly, A. M. (2021). Phytochemistry, pharmacology and medicinal uses of plants of the genus *Salix*: An updated review. *Frontiers in Pharmacology*, 12, Article 593856. <https://doi.org/10.3389/fphar.2021.593856>

115. Taylor, J. E., et al. (2024). Attenuated total reflection Fourier-transform infrared spectroscopy reveals environment specific phenotypes in clonal Japanese knotweed. *BMC Plant Biology*, 24(1), Article 645. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05200-7>
116. Thermo Fisher Scientific. (2021). *Nicolet iS50 spectrometer user guide*. <https://www.quimica.uns.edu.ar/images/stories/descargas/Manuales%20LIUC/FTIR/FTIR%20-%20Guia%20de%20Usuario%20IR.pdf>
117. Ullah, C., Chen, Y.-H., Ortega, M. A., & Tsai, C.-J. (2023). The diversity of salicylic acid biosynthesis and defense signaling in plants: Knowledge gaps and future opportunities. *Current Opinion in Plant Biology*, 72, Article 102349. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2023.102349>
118. Van Slycken, S., Witters, N., Meiresonne, L., Meers, E., Ruttens, A., Van Peteghem, P., Weyens, N., Tack, F. M. G., & Vangronsveld, J. (2013). Field evaluation of willow under short rotation coppice for phytomanagement of metal-polluted agricultural soils. *International Journal of Phytoremediation*, 15(7), 677–689. <https://doi.org/10.1080/15226514.2012.723070>
119. Verdaguer, D., Jansen, M. A. K., Llorens, L., Morales, L. O., & Neugart, S. (2017). UV-A radiation effects on higher plants: Exploring the known unknown. *Plant Science*, 255, 72–81. <http://dx.doi.org/doi:10.1016/j.plantsci.2016.11.014>
120. Volk, T. A., Heavey, J. P., & Eisenbies, M. H. (2016). Advances in shrub-willow crops for bioenergy, renewable products, and environmental benefits. *Food and Energy Security*, 5(2), 97–106. <https://doi.org/10.1002/fes3.82>
121. Wang, G., Hao, Z., Anken, R. H., Lu, J., & Liu, Y. (2010). Effects of UV-B radiation on photosynthesis activity of *Wolffia arrhiza* as probed by chlorophyll fluorescence transients. *Advances in Space Research*, 45(7), 839–845. <https://doi.org/10.1016/j.asr.2009.12.004>
122. Wang, M., Liu, G., Guo, T., Xie, C., Wang, P., & Yang, R. (2023). UV-B radiation enhances isoflavone accumulation and antioxidant capacity of soybean calluses. *Frontiers in Nutrition*, 10, Article 1139698. <https://doi.org/10.3389/fnut.2023.1139698>

123. Wani, A. B., Chadar, H., Wani, A. H., Singh, S., & Upadhyay, N. (2017). Salicylic acid to decrease plant stress. *Environmental Chemistry Letters*, 15(1), 101–123. <https://doi.org/10.1007/s10311-016-0584-0>
124. Warmiński, K., Stolarski, J. M., Gil, Ł., & Krzyżaniak, M. (2021). Willow bark and wood as a source of bioactive compounds and bioenergy feedstock. *Industrial Crops and Products*, 171, Article 113976. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2021.113976>
125. Warren, F. J., Perston, B. B., Royall, P. G., Butterworth, P. J., & Ellis, P. R. (2013). Infrared spectroscopy with heated attenuated total internal reflectance enabling precise measurement of thermally induced transitions in complex biological polymers. *Analytical Chemistry*, 85(8), 3999–4006. <https://doi.org/10.1021/ac303552s>
126. Warriar, R. R., Paul, M., & Vineetha, M. V. (2013). Estimation of salicylic acid in Eucalyptus leaves using spectrophotometric methods. *Genetics and Plant Physiology*, 3(1–2), 90–97. http://www.bio21.bas.bg/ippg/bg/wp-content/uploads/2014/03/GPP_3_1-2_90-97.pdf
127. Willick, I. R., Lahlali, R., Vijayan, P., Muir, D., Karunakaran, C., & Tanino, K. K. (2018). Wheat flag leaf epicuticular wax morphology and composition in response to moderate drought stress are revealed by SEM, FTIR-ATR and synchrotron X-ray spectroscopy. *Physiologia Plantarum*, 162(3), 316–332. <https://doi.org/10.1111/ppl.12637>
128. Wong, T. M., Sullivan, J. H., & Eisenstein, E. (2022). Acclimation and compensating metabolite responses to UV-B radiation in natural and transgenic *Populus* spp. defective in lignin biosynthesis. *Metabolites*, 12(8), Article 767. <https://doi.org/10.3390/metabo12080767>
129. Xie, X., He, Z., Chen, N., Tang, Z., Wang, Q., & Cai, Y. (2019). The roles of environmental factors in regulation of oxidative stress in plants. *BioMed Research International*, 2019, Article 9732325. <https://doi.org/10.1155/2019/9732325>

130. Yadav, A., Singh, D., Lingwan, M., Yadukrishnan, P., Masakapalli, S. K., & Datta, S. (2020). Light signaling and UV-B-mediated plant growth regulation. *Journal of Integrative Plant Biology*, 62(9), 1270–1292. <https://doi.org/10.1111/jipb.12932>
131. Yao, X., Jianzhou, C., Xueli, H., Binbin, L., Jingmin, L., & Zhaowei, Y. (2013). Effects of selenium on agronomical characters of winter wheat exposed to enhanced ultraviolet-B. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 92, 320–326. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.03.024>
132. Yatsiv, V., Kutsokon, N., & Rashydov, N. (2025). Physiological responses of microclonally propagated willow to excessive levels of UV-B radiation. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 16(4), e25185. <https://doi.org/10.15421/0225185>
133. Yatsiv, V., Kutsokon, N., Zhuk, V., Zhuk, I., & Rashydov, N. (2026a). Biochemical responses of microclonally propagated poplar to excessive levels of UV-B radiation. *Біологічні студії / Studia Biologica*. 20(3),
134. Yatsiv, V., Litvinov, S., Kutsokon, N., Sakada, V., Isokov, T., & Rashydov, N. (2026b). Impact of acute UV-B radiation on species specific metabolic responses in poplar and willow. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 17(3), e26058. <https://doi.org/10.15421/0226058>
135. Yu, S., Sheng, L., Mao, H., Huang, X., Luo, L., & Li, Y. (2020). Physiological response of *Conyza canadensis* to cadmium stress monitored by Fourier transform infrared spectroscopy and cadmium accumulation. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, 229, 118007. <https://doi.org/10.1016/j.saa.2019.118007>
136. Yun, S. M., Kim, C. S., Lee, J. J., & Chung, J. S. (2024). Application of ATR-FTIR spectroscopy for analysis of salt stress in Brussels sprouts. *Metabolites*, 14(9), 470. <https://doi.org/10.3390/metabo14090470>
137. Zhang, H., He, H., Song, W., & Zheng, L. (2023). Pre-harvest UV-B irradiation enhances phenolic and flavonoid content, and antioxidant activity of

green and red leaf lettuce cultivars. *Horticulturae*, 9(6), Article 695. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9060695>

138. Zhang, L., Allen, L. H., Jr., Vaughan, M. M., Hauser, B. A., & Boote, K. J. (2014). Solar ultraviolet radiation exclusion increases soybean internode lengths and plant height. *Agricultural and Forest Meteorology*, 184, 170–178. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.09.011>

139. Zhang, L., Wu, X., Tian, C., & Schneider, R. (2024). Seasonal changes in salicylic and jasmonic acid levels in poplar with differing stress responses. *Forests*, 15(11), Article 1896. <https://doi.org/10.3390/f15111896>

140. Zhao, Q. Z., Dong, M. Y., Li, M. F., Jin, L., & Pare, P. W. (2023). Light-induced flavonoid biosynthesis in *Sinopodophyllum hexandrum* with high-altitude adaptation. *Plants*, 12(3), 575. <https://doi.org/10.3390/plants12030575>

141. Zhao, X., Yang, X., Shi, Y., Chen, G., & Li, X. (2013). Protein and lipid characterization of wheat roots plasma membrane damaged by Fe and H₂O₂ using ATR-FTIR method. *Journal of Biophysical Chemistry*, 4(1), 28–35. <https://doi.org/10.4236/jbpc.2013.41004>

142. Zimmermann, B., Bağcıoğlu, M., Tafinstseva, V., Kohler, A., Ohlson, M., & Fjellheim, S. (2017). A high-throughput FTIR spectroscopy approach to assess adaptive variation in the chemical composition of pollen. *Ecology and Evolution*, 7(24), 10839–10849. <https://doi.org/10.1002/ece3.3619>

143. Zlatev, Z. S., Lidon, F. C., & Kaimakanova, M. (2012). Plant physiological responses to UV-B radiation. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 24(6), 529–540. <https://doi.org/10.9755/ejfa.v24i6.14669>

144. Zucchiatti, P., Mitri, E., Kenig, S., Billè, F., Kourousias, G., Bedolla, D. E., & Vaccari, L. (2016). Contribution of ribonucleic acid (RNA) to the Fourier transform infrared (FTIR) spectrum of eukaryotic cells. *Analytical Chemistry*, 88(24), 12090–12098. <https://doi.org/10.1021/acs.analchem.6b02744>

ДОДАТКИ

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

в яких опубліковані основні наукові результати дисертації:

Yatsiv, V., Kutsokon, N., & Rashydov, N. (2025). Physiological responses of microclonally propagated willow to excessive levels of UV-B radiation. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 16(4), e25185. <https://doi.org/10.15421/0225185>

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, проведенні експериментальних досліджень, аналізі та обробці отриманих результатів, написанні та підготовці статті до друку.

Berezhna, V. V., Sakada, V. I., Kutsokon, N. K., Litvinov, S. V., Yatsiv, V., & Rashydov, N. M. (2025). Assessment of the environmental effects of military activities on soil-plant systems during the war in Ukraine. *Journal of Radiation Researches*, 12(2), 5–12.

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, підготовці матеріалів статті до друку.

Yatsiv, V., Kutsokon, N., Zhuk, V., Zhuk, I., & Rashydov, N. (2026a). Biochemical responses of microclonally propagated poplar to excessive levels of UV-B radiation. *Біологічні студії / Studia Biologica*. 20(3),

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, проведенні експериментальних досліджень, аналізі та обробці отриманих результатів, написанні та підготовці статті до друку.

Yatsiv, V., Litvinov, S., Kutsokon, N., Sakada, V., Isokov, T., & Rashydov, N. (2026b). Impact of acute UV-B radiation on species specific metabolic responses in poplar and willow. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 17(3), e26058. <https://doi.org/10.15421/0226058>

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, проведенні експериментальних досліджень, аналізі та обробці отриманих результатів, написанні та підготовці статті до друку.

які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:

Kutsokon, N., Khoma, Y., Khudolieieva, L., & Yatsiv, V. (2025, September 17–19). Salinity tolerance of fast-growing *Salicaceae* species. In *International Workshop "Crop Adaptation to Climate Change – Strengthening Crops for a Changing World": Abstract Book* (pp. 3–4). Ondokuz Mayıs Üniversitesi. https://crop2025.omu.edu.tr/wp-content/uploads/sites/151/2025/09/Abstract-Book_FINAL-6.pdf

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, підготовці матеріалів конференції до друку.

Yatsiv, V., & Kaniuka, O. (2024, June 25–26). Physiological responses of willow "Zhytomyrska-1" to excessive levels of UV-B radiation. In *10th International Meeting on Recent Advances in Plant Biotechnology: Book of Abstracts* (p. 49). Institute of Cell Biology and Genetic Engineering NASU. https://icbge.org.ua/re/images/1/14/RAPB_2024_Book_of_Abstracts1.pdf

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, проведенні експериментальних досліджень, аналізі та обробці отриманих результатів, написанні та підготовці матеріалів конференції до друку.

Yatsiv, V., Litvinov, S., Kutsokon, N., & Rashydov, N. (2026, June 2–3). Analysis of microclonally propagated poplar and willow plants exposed to an excessive level of UV-B radiation using ATR-FTIR markers. In *11th International Meeting "Recent Advances in Plant Biotechnology": Abstract Book* (p. 45). Institute

of Cell Biology and Genetic Engineering NAS of Ukraine; Ukrainian Radiobiological Society.

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, проведенні експериментальних досліджень, аналізі та обробці отриманих результатів, написанні та підготовці матеріалів конференції до друку.

Яців, В. (2023, 21–25 серпня). Сучасний стан дослідження фізіологічних і генетичних характеристик рослин родини Salicaceae за дії ультрафіолету. В Н. К. Куцоконь & Н. М. Рашидов (Ред.), *Актуальні питання радіобіології: 8-ий з'їзд Радіобіологічного товариства України* (с. 185–186). Житомир.

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, написанні та підготовці матеріалів конференції до друку.

Berezhna V.V., Sakada V.I., Kutsokon N.K., Litvinov S.V., Yatsiv V., Rashydov N.M. Environmental pollution resulting from military activities during the war in Ukraine / Ефекти хронічного опромінення біоти у зоні відчуження. Радіобіологічне товариство України. – 20-21 травня, 2026. Київ. С. 10.

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, підготовці матеріалів конференції до друку.

Berezhna, V. V., Sakada, V. I., Kutsokon, N. K., Litvinov, S. V., Yatsiv, V., & Rashydov, N. M. (2025). Assessment of the environmental effects of military activities on soil-plant systems during the war in Ukraine. *Journal of Radiation Researches*, 12(2), 5–12.

Особистий внесок: здобувач приймав участь у пошуку наукової літератури за темою публікації, підготовці матеріалів статті до друку.