

## БІОЛОГО-МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ТА ВИКОРИСТАННЯ РОСЛИН МОЛОЧАЮ ТИРУКАЛЛІ (*EUPHORBIA TIRUCALLI* L.) У ЗВ'ЯЗКУ ІЗ ПОЄДНАННЯМ C<sub>3</sub>- ТА САМ-ТИПІВ ФОТОСИНТЕЗУ

Левчик Н.Я.<sup>1</sup>, Заїменко Н.В.<sup>1</sup>, Горбенко Н.Є.<sup>2</sup>, Скрипка Г.І.<sup>1</sup>, Левон В.Ф.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка Національної академії наук України  
вул. Садово-Ботанічна, 1, 01014, м. Київ

<sup>2</sup>Національний лісотехнічний університет України  
вул. Генерала Чупринки, 103, 79057 м. Львів

levchik.n@ukr.net, zaimenkonv@ukr.net, nata.horbenko@gmail.com,  
anna.skrypka777@gmail.com, vflevon@gmail.com

У статті подано літературний огляд наукових досліджень багаторічних деревоподібних стеблових сукулентів *E. tirucalli* (*Euphorbiaceae*), які викликають науковий інтерес своїми стійкістю, пристосувальницькими стратегіями, біологічною та господарською продуктивністю, мають переваги в порівнянні із важливими сільськогосподарськими C<sub>3</sub>-культурами, поєднують C<sub>3</sub>- та САМ-тип фотосинтезу, що сприяє розширенню ареалу, колонізації нових територій та робить рослини цінним модельним науковим об'єктом для дослідження умов, механізму та фізіології зміни типу фотосинтезу. Розглядається систематика, особливості морфології, анатомії, фотосинтезу рослин виду. Доведено, що рослини *E. tirucalli* не мають кранц-анатомії в стеблі, а слідує за C<sub>3</sub>- фотосинтезом у несуккулентних листках і шляхом САМ-фотосинтезу у сукулентних стеблах. Рослини *E. tirucalli* характеризуються наявністю вторинних метаболітів, а саме флавоноїдів, терпенів, стероїдів, алкалоїдів та дубильних речовин, які надають рослинам отруйності, стійкості, пластичності обмінних процесів та цінних лікувальних властивостей, що має широкі перспективи застосування як в народній, так і в офіційній медицині. Набувають розвитку біотехнологічні методи мікроклонального розмноження *E. tirucalli*, оздоровлення посадкового матеріалу від патогенних мікроорганізмів, створюються трансгенні рослини для виробництва біологічно-активних сполук, фітостеролів, сквалену, ди- та тритерпеноїдів, стероїдів, формуються банки сортів та видів. Рослини *E. tirucalli* внаслідок своєї багатofункціональності, пластичності обмінних процесів та посухостійкості внаслідок поєднання C<sub>3</sub>- та САМ- фотосинтезу мають великі перспективи на майбутнє як модельна культура, як рослинна сировина в медицині та побуті, сільському господарстві, виробництві біопалива та полімерів, декоруванні приміщень та ландшафтному дизайні. *Ключові слова:* *E. tirucalli*, молочай, посухостійкість, C<sub>3</sub>- та САМ-типи фотосинтезу, фітохімічний вміст, протираковий засіб, мікроклональне розмноження, трансформація, застосування, розмноження, латекс, біодизель.

**Biological and morphological peculiarities and use of indian tree spurge plants (*Euphorbia tirucalli* L.) related to the combination of C<sub>3</sub> and CAM types of photosynthesis. Levchik N., Zaimenko N., Horbenko N., Skrypka H., Levon V.**

The article presents a literature review of the research studies of perennial tree-like stem succulents *E. tirucalli* (*Euphorbiaceae*), which are of scientific interest due to their resistance, adaptive strategies, biological and economic productivity, advantages compared to important agricultural C<sub>3</sub>-crops, and combination of C<sub>3</sub> and CAM types of photosynthesis, which contributes to range expansion and colonization of new territories and makes these plants a valuable model object for studying the conditions, mechanism, and physiology of the photosynthesis type change. The article considers the systematics and peculiarities of the species morphology, anatomy, and photosynthesis. It proves that *E. tirucalli* plants do not have kranz anatomy in the stem but use C<sub>3</sub> photosynthesis in its non-succulent leaves and CAM photosynthesis in its succulent stems. The characteristic feature of *E. tirucalli* plants is the presence of secondary metabolites, namely flavonoids, terpenes, steroids, alkaloids, and tannins, which give them toxicity, stability, metabolic processes plasticity, and valuable medicinal properties having wide prospects for use in both folk and official medicine. The biotechnological methods of *E. Tirucalli* micropropagation and planting material treatment of pathogenic microorganisms are developed, transgenic plants are created for the production of biologically active compounds, phytosterols, squalene, di- and triterpenoids, and steroids, and varieties and species banks are formed. *E. tirucalli* plants, due to their multifunctionality, metabolic processes plasticity, and drought tolerance resulting from the combination of C<sub>3</sub> and CAM photosynthesis, are highly promising as a model crop and plant raw material in medicine and everyday life, agriculture, biofuels and polymers production, interior decoration, and landscaping design. *Key words:* *E. tirucalli*, spurge, drought tolerance, C<sub>3</sub> and CAM types of photosynthesis, phytochemical content, anticancer agent, micropropagation, transformation, application, propagation, latex, biodiesel.

**Постановка проблеми.** Сьогодні в ситуації зміни клімату та глобального потепління на планеті Земля отримують шанс на виживання лише найбільш пластичні види рослин, ефективність утилізації CO<sub>2</sub> яких буде продуктивнішою, швидкість нетто-фотосинтезу буде вищою в змінених умовах довкілля за відсут-

ності необхідної кількості вологи, наявності засолення, високих температур. Рослини для успішного зростання, виживання та конкурентоспроможності у фітоценозах в певних екологічних умовах мають цілий ряд пристосовань, серед яких на першому місці посідає тип фотосинтезу. Такими є рослини

з  $C_4$ - та САМ-типом фотосинтезу. Вони, в порівнянні із  $C_3$ -типом, мають більший шанс на виживання та спроможні у майбутньому зайняти панівне місце серед рослинного різноманіття Землі.

Серед рослин, які викликають науковий інтерес своїми пристосувальними стратегіями, стійкістю, пластичністю, космополітністю слід виділити види родини *Euphorbiaceae* Juss., в якій є представники як  $C_3$ - (*Euphorbia corollata* L.),  $C_4$ - (*Euphorbia maculata* L.)  $C_2$ -типу фотосинтезу (*E. johnstonii* Mayfield, *E. acuta* Engelm.) та САМ-шляху асиміляції карбону (*E. tirucalli* L.) [1–2]. Особливо цікавою для дослідників є можливість певних видів одночасно поєднувати різні типи фотосинтезу, що робить їх витривалішими, як у локальних динамічних погодно-кліматичних змінах, так і в глобальних. Одним із видів, який поєднує  $C_3$ - та САМ-типи вуглецевого метаболізму, є *E. tirucalli*.

**Актуальність дослідження.** Глибоке теоретичне вивчення та розуміння механізмів реалізації процесів, пов'язаних із перетворенням неорганічного карбону в органічні сполуки нададуть можливості керувати цими процесами з внесенням елементів  $C_4$ -фотосинтезу в традиційні важливі сільськогосподарські культури, внаслідок чого підвищиться їх стійкість, біологічна та господарська продуктивності. Тому, дослідження природного механізму зміни типу фотосинтезу у рослин природної флори вважаємо актуальними та перспективними.

**Зв'язок авторського доробку з важливими науковими та практичними завданнями.** Статтю написано в рамках виконання докторської дисертації Левчик Н.Я. на тему «Індукція імунітету рослин в умовах ізольованої культури», яка виконується у відділі аделопатії Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України під керівництвом директора, д.б.н., професора, чл.-кор. НАНУ Заїменко Н.В.

**Виділення невирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття.** Незважаючи на ряд досліджень рослин родини *Euphorbiaceae*, певну кількість наукових здобутків, наявність численних представників родини у колекціях ботанічних установ України, недостатньо вивченими залишаються особливості біохімії, фізіології, фотосинтезу та механізму використання рослинами різних типів фотосинтезу. Це стосується і яскравого представника родини *E. tirucalli*, який є перспективним видом у виробничій та побутовій сферах суспільства, є модельним видом для дослідження особливостей фотосинтезу. Тому виникла потреба теоретичного підґрунтя, збору та узагальнення результатів проведених досліджень, актуалізації знань про систематику та морфолого-біологічні особливості, наявність рослин *E. tirucalli* у колекціях ботанічних садів України, що стане матеріальною базою для досліджень.

**Мета роботи** – здійснити літературний скринінг наукових досліджень в області систематики, морфо-

логії, анатомії, біохімії, фотосинтезу та біотехнології рослин *E. tirucalli*, оцінити їх ксероморфні пристосування та стратегії виживання, серед яких поєднання  $C_3$ - та САМ-типу фотосинтезу. Дати оцінку сфер використання вировини *E. tirucalli* сьогодні та з перспективою на майбутнє. Теоретично з'ясувати модель механізму та аспектів трансформації карбонового метаболізму досліджуваних рослин із застосуванням її на  $C_3$ - цінних сільськогосподарських культурах.

**Наукова новизна.** Вперше зібрано та проаналізовано інформацію із закордонних та вітчизняних наукових літературних джерел про систематику, морфолого-біологічні, біохімічні особливості рослин *E. tirucalli* родини *Euphorbiaceae*, особливості розмноження та культивування, можливості та перспективи застосування рослин *E. tirucalli* в різних сферах життя людини.

**Виклад основного матеріалу.** Родина *Euphorbiaceae* Juss. включає майже 322 роди та 8910 видів, багато з яких мають економічну цінність і є частиною флористичного багатства тропіків та субтропіків країн світу. Родина включає ендеміки і таксони, які зникають [3–4].

Космополітний рід *Euphorbia* L. (Молочай) належить до родини *Euphorbiaceae* і нараховує близько 1836 видів та є одним із найбільших серед квіткових рослин, які є складовою світової природної флори або культивованими рослинами оселі та присадибних територій. Близько половини видів є **сукулентами**, найпоширенішими в Південній, Південно-Східній Африці та на о. Мадагаскар [5–6]. Трапляються вони також майже по всій території Африки, на Канарських островах, о. Сокотра, Аравійському півострові, в Індії, Середземномор'ї та в Центральній Америці. Загалом представники роду розповсюджені на всіх континентах, крім Антарктиди, від тропіків до північного та південного полярного кола [7–8].

Представники роду *Euphorbia* L. надзвичайно відрізняються за морфологічними ознаками та життєвими формами. В межах роду зустрічаються багаторічні та однорічні трав'янисті рослини, кущі, дерева, сукуленти. Велика кількість видів є суттєвою сировинною базою для людини, важливими у практичному використанні та потребують охорони на міжнародному рівні [3, 5, 9].

Оскільки більшість рослин роду *Euphorbia* є стебловими сукулентами, представниками аридних та напіваридних територій, вони в умовах високих температур, сонячної інсоляції та дефіциту вологи у повітрі та в ґрунті мають ряд індивідуальних адаптивних стратегій, численні ксероморфні пристосування, одним з яких є зелене фотосинтезуюче стебло. Це дозволяє економно використовувати ресурси середовища, акумулюючи отруйні сполуки, розвиваючи вегетативні та генеративні структури залежно від рівня екологічного стресу та від ступеню аридності територій зростання [10–11]. Найбільш перспек-

тивними представниками роду *Euphorbia* названі види *E. milii* Des Moul., *E. tirucalli* L. [11–12]. Аналіз таксономічного складу виявив, що серед лідерів за видовим різноманіттям у всіх типах інтер'єрів є родина *Euphorbiaceae* Juss. [13].

Рослини *E. tirucalli*, яскраві представники роду *Euphorbia*, зростають в Африці та Америці, є аборигенним видом Анголи, Еритреї, Ефіопії, Кенії, Малаві, Маврикію, Руанди, Сенегалу, Судану, Танзанії, Уганди, Ефіопії, Занзібару. Але, крім того, успішно акліматизувались і широко розповсюджені в усіх частинах Індії, особливо в більш сухих частинах Бенгалії та Південної Індії, Бразилії, в Індонезії, Малайзії, В'єтнамі, на Філіппінах, на Мадагаскарі (рис. 1) [14–16].

Зазвичай вид зустрічається в сухих чагарникових заростах і легко натуралізується в чагарниках, відкритих лісах і луках на висоті до 2000 м н. р. м. Росте на ґрунті практично будь-якого типу. Оскільки вид толерантний до різноманітних умов довкілля, як культуру його можна вирощувати в різних областях континентів. Проте, внаслідок того, що рослини *E. tirucalli* є інвазивними, необхідно дотримуватись правил біобезпеки під час їх висаджування та поширення [15–16].

Рослини *E. tirucalli* можна зустріти в екологічно абсолютно різних місцях зростання, починаючи від трав'янистих пагорбів, хребтів і виходів кам'янистих порід, вздовж річкових течій, Бушвельду (великі, зарослі травною рівнини із острівцями дерев і чагарників.) та відкритої савани. Рослини зростають густими заростями, а на вельдах (полях та луках Південної Африки) утворюють бар'єри, схожі на живопліт [17]. У тропічних районах рослини *E. tirucalli* дико ростуть на покинутих місцях садіб та краалей – поселень у формі кола, де іноді можуть утворювати хащі, схожі на ліс [3, 16].

Ареал розповсюдження рослин – це умови, в яких більшість сільськогосподарських та плодових культур існувати не можуть, це тропічні посушливі райони з низьким рівнем опадів, бідні еродовані та засолені ґрунти та великі висоти до 2000 м н. р. м. Але морозів рослини не витримують, що є обмежуючим фактором для їх розповсюдження в природних умовах країн помірною та холодного клімату, в тому числі і України [3, 14, 16].

Але рослини *E. tirucalli* є прикрасою та невід'ємною складовою колекцій ботанічних садів, які є осередками інтродукції тропічних та субтропічних рослин у захищений ґрунт та об'єктами природно-заповідного фонду України [18]. Серед ботанічних установ це Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України, Ботанічний сад імені академіка Олександра Фоміна КНУ імені Тараса Шевченка, до колекції сукулентних рослин якого *E. tirucalli* було інтродуковано у 1965 р. На жаль, як повідомляється, в оранжерейних умовах це вид не плодоносить (рис. 2-А) [5, 11, 19]. Дендрозооекзотом названий віковий *E. tirucalli* БС ХНУ ім. В.Н. Каразіна, який за оцінками фахівців, і сьогодні має добрий життєвий стан та достатньо високу декоративність [18].

Крім того, рослини *E. tirucalli* можна побачити в колекціях ботанічних установ Європи. Наприклад, в колекції Ботанічного саду Латвійського університету (м. Рига) [20], Королівського ботанічного саду Мейзе (Jardin botanique de Meise) м. Брюссель, Бельгія (рис. 2-В).

*E. tirucalli* (молочай тірукаллі) – багаторічна деревоподібна рослина, відома також під назвою «каучуконосний молочай» (рис. 2) [17]. Питання систематики *E. tirucalli*, як в межах родини, так і роду, носить і на сучасний момент неоднозначний характер, оскільки залежить від підходу до основних критеріїв

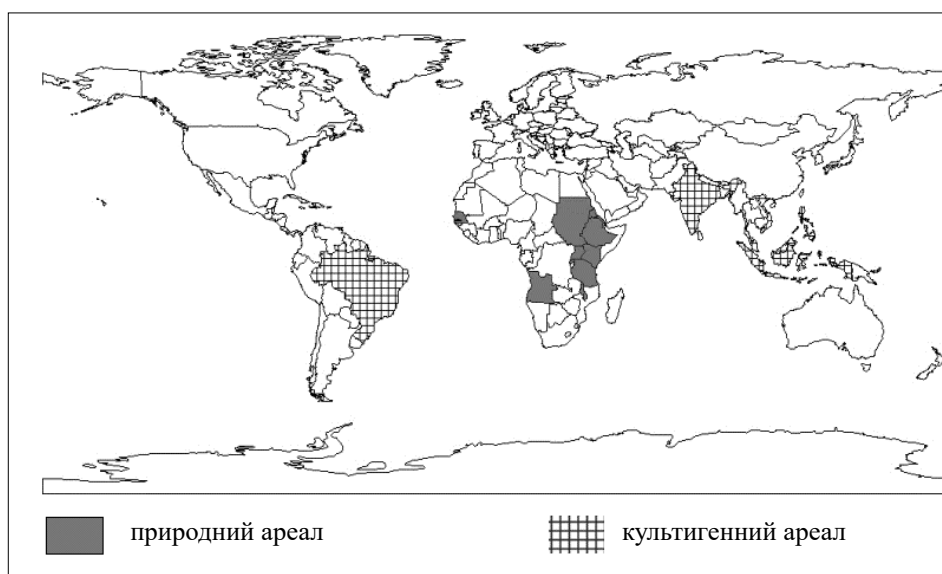


Рис. 1. Карта розповсюдження рослин *E. tirucalli* [15]

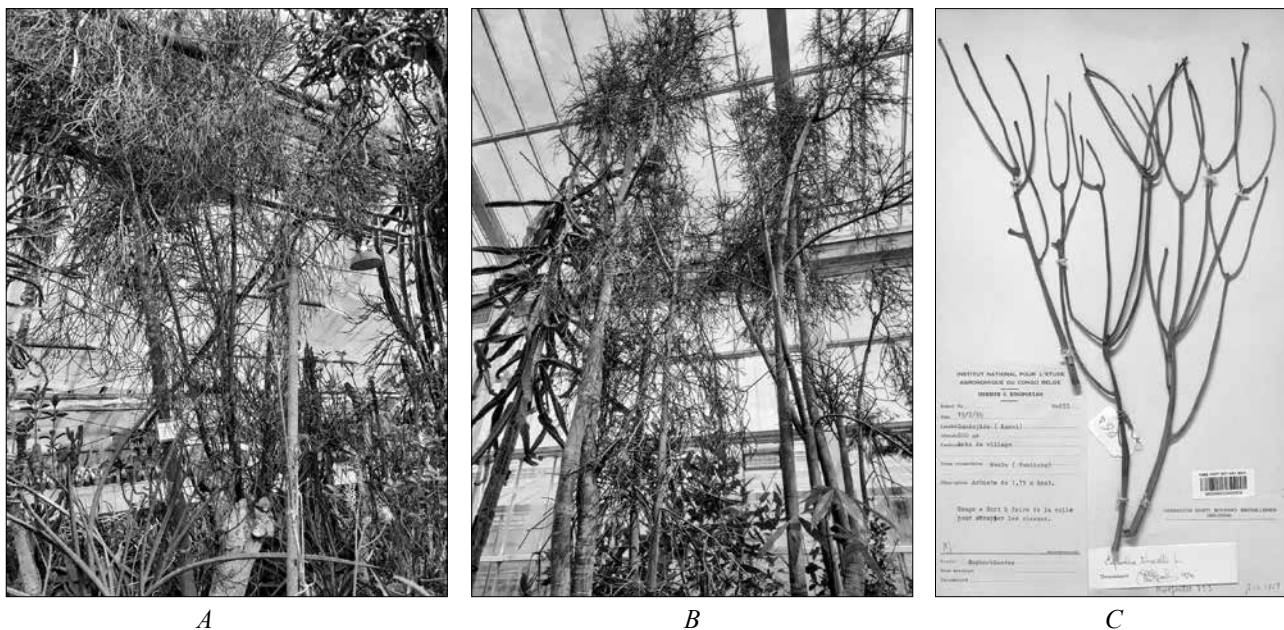


Рис. 2. *Euphorbia tirucalli* L. А – колекції Ботанічного саду імені академіка Олександра Фоміна КНУ імені Тараса Шевченка (фото Левчик Н.); В – колекції Королівського ботанічного саду Меїзе (*Jardin botanique de Meise*) м. Брюссель, Бельгія (фото Левчик Н.); С – гербарної колекції Королівського ботанічного саду Меїзе (*Jardin botanique de Meise*) м. Брюссель, Бельгія [22]

систематики класичних та сучасних авторів. За рядом ознак примітивні представники Молочаєцвітих виявляють зв'язок між Мальвоцвітими (*Malvales*), особливо з родиною Стеркулієвих (*Sterculiaceae*), а також з Фіалковими (*Violaceae*). Існує думка, що Молочаєцвіті походять від якоїсь давньої групи, проміжної між Фіалкоцвітими і Мальвоцвітими [9, 23].

У сучасних систематиках [24], згідно з біноміальною системою (дані про рослини USDA на сайті <https://plants.usda.gov/home>) та в сучасних класифікаціях (Angiosperm phylogeny group) APG II (2003) [25–26], які врахували філогенію рослин, родина *Euphorbiaceae* віднесена до об'ємного порядку *Malpighiales*. Згідно із останньою системою APG IV (2016) молекулярної філогенії покритонасінних родина *Euphorbiaceae* належить до *Malpighiales*, але повідомляється про певні зміни в межах родини після APG III (2009) [27]. Молекулярно-генетичні дослідження свідчать про те, що систематика роду має бути переглянута та узгоджена з урахуванням як класичних, так і молекулярно-генетичних підходів [3, 7].

Назву родині *Euphorbiaceae* та роду *Euphorbia* було надано Карлом Ліннеєм (1707–1778 рр.) на честь лікаря в 1 ст. короля Мавританії Джуби на ім'я *Euphorbus*. Вважається, що той використовував рослини цього роду як ліки. Видову ж назву «*tirucalli*» К. Лінней надав у 1753 р. внаслідок того, що цю назву використовували вихідці із Малабару – південного регіону Індії (*tiry*-означає «добро» та *kalli* – стосується лікувальних властивостей рослин роду) [17, 28–29]. Наявність гербарних зразків у світових гербарних колекціях свідчать про велику зацікавленість рослинами *E. tirucalli* в минулому (рис. 2-С).

Під час перевезення в давнину торговцями та моряками рослин *E. tirucalli* із Південної Африки в Індію та на Далекий Схід всі рослини витримували та приживались, що свідчить про їх витривалість. Зразки ж *E. tirucalli*, зібрані у флорі країн різних континентів, показали, що залежно від місця зростання існують певні відмінності у морфологічній структурі рослин з точки зору відносних розмірів стебла, листків, загального габітусу та швидкості росту рослин, забарвлення гілок від яскраво-жовто-червоного до зеленого [30].

*E. tirucalli* – надзвичайно розгалужений деревopodobний сукулентний незахищений куц або невелике дерево від 4 до 12 м, інколи до 15 м висотою, 15–20 см у діаметрі стовбура із ламкими соковитими циліндричними гладенькими яскраво-зеленими сукулентними гілочками 5–7 мм завтовшки, з білим або жовтуватим латексом. Гілочки зазвичай закінчуються мутівками із відгалуженнями 2–6 менших гілочок, подібних на олівець, від тьмяного до червоно-зеленого кольору, що робить його подібним на мітлу, із скупченням солодких запашних циатіїв на апікальних кінцях гілки. Рослини дводомні (рис. 3-А-С) [16, 31].

Важливою особливістю є те, що рослини *E. tirucalli* мають фотосинтезуючі частково редуковані нечисленні листки та тривалий час вкрите епідермою фотосинтезуюче стебло [11, 16]. Листки м'ясисті лінійні або лінійно ланцетні завдовжки від 3 до 7 см, завширшки від 0,8 до 1,5 см із вираженою центральною жилкою. Листки розташовані лише на кінчиках молодих гілок і дуже швидко опадають, наявні також дрібні, темно-коричневі залозисті

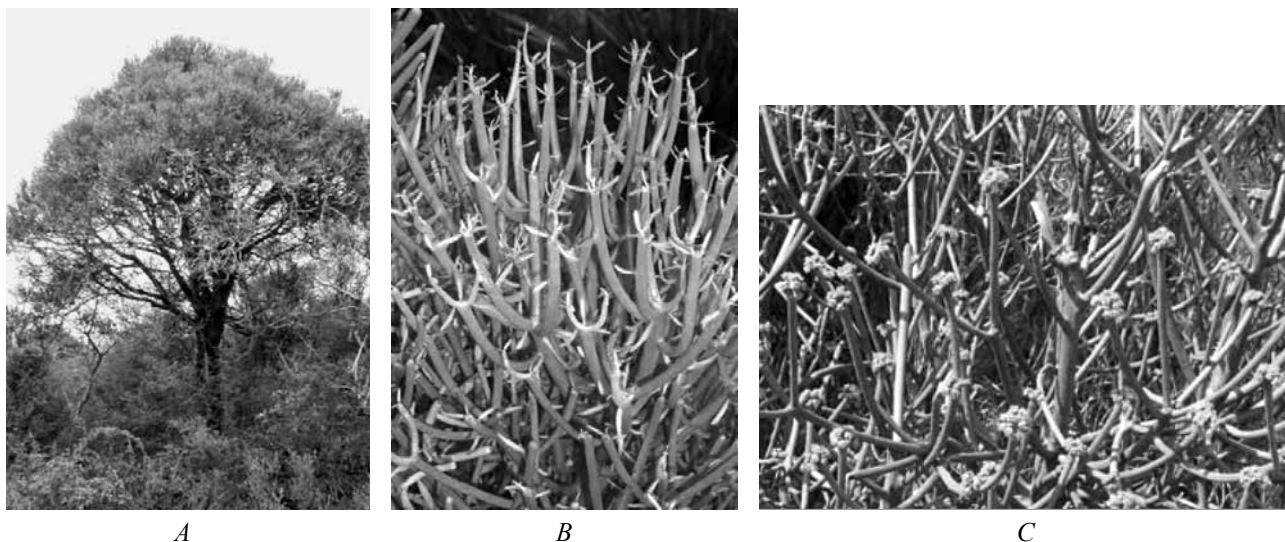


Рис. 3. *E. tirucalli* А – в долині р. Стілпорт (ПАР) (фото Kotie Retief); В – з вогняно-помаранчевими стеблами у Преторії (ПАР); С – поблизу Бургерсфорта (ПАР) [31]

прилистки [15]. *E. tirucalli* в межах роду зараховано до групи рослин із дрібними листками, оскільки площа листової пластинки становить до 1 см<sup>2</sup> (рис. 3-В, С) [11].

Тривалість наявності листків на рослині коротка і становить від одного до кількох місяців. Крім того, площа зелених стебел більш ніж удвічі перевищує площу листків *E. tirucalli* (загальна площа листків 15,8 см<sup>2</sup>, загальна площа стебел 151,8 см<sup>2</sup>, відношення площі листків та площі стебел становить 0,1), що є свідченням часткової редукції листків, характерної здебільшого для рослин аридних місцевостей [11]. Протягом періоду недостатнього вологозабезпечення характерною є часткова втрата рослиною біомаси листків та однорічних стебел. Фотосинтезуючу функцію при цьому повністю приймає на себе САМ-стебло.

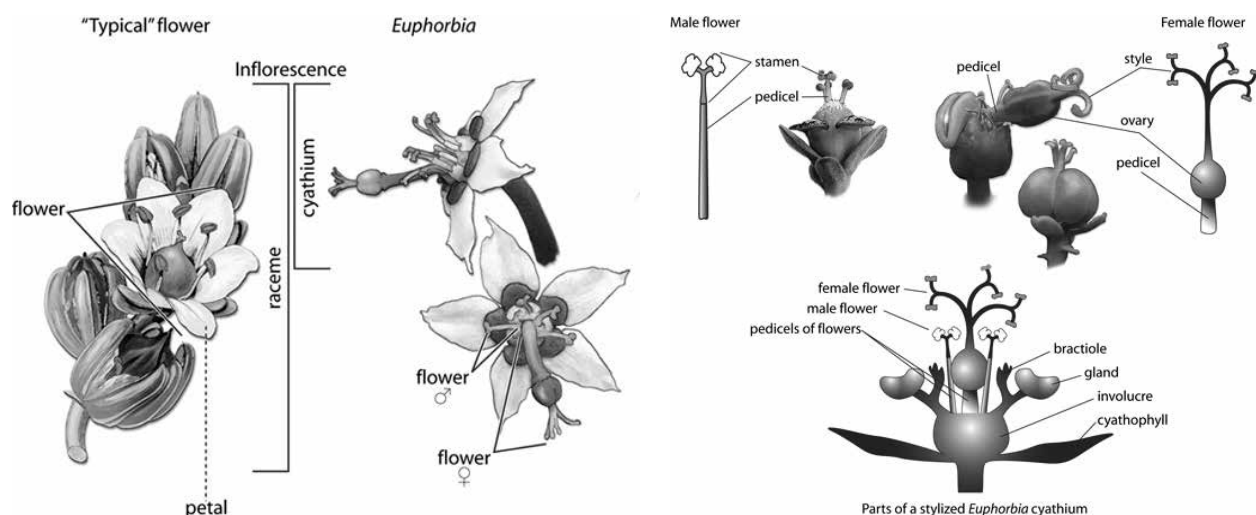
Однорічні пагони *E. tirucalli* мають циліндричну форму стебла [8]. В епідермі стебла спостерігається заглиблення продихів у результаті вгинання епідерми в товщу корової паренхіми на глибину до 40,0±4,9 мкм, внаслідок чого замикаючі клітини розташовуються нижче рівня епідерми у досить великій камері із своїм мікрокліматом, що робить їх захищеними від надмірної втрати вологи та впливу зовнішніх факторів. Таке пристосування загалом відзначається у рослин посушливих місць зростання та відіграє важливу роль у підвищенні посухостійкості рослин [32].

Листкова пластинка *E. tirucalli* неоднорідна та амфістоматична, особливо представлена добре розвиненою судинною системою в зоні середньої жилки [33]. Анатомічна будова стебла надає рослинам можливість підвищувати свої водозапасаючі функції: мезодерма рослин утворена великими тонкостінними водоносними клітинами, а серцевина стебел вивопнена водоносною паренхімою [8].

Для анатомічної будови молочайних характерні молочні судини або молочники – це утворені апікальною меристемою живі клітини або ряд клітин, що злилися і накопичують у вакуолях молочний сік (латекс), який містить смоли, каучук, ефірні олії, білкові сполуки, алкалоїди. Молочники мають нелігніфіковані клітинні оболонки різної товщини, утворюють розгалужені системи трубок, проникають в тканини рослини під час її росту. При утворенні латексу деякі живі клітинні компоненти протопласту молочних судин підлягають автолізу [34–35].

Для *E. tirucalli*, як і для всього роду *Euphorbia*, характерний особливий унікальний вид циміодного суцвіття, що отримав назву циатій (рис. 3-С, 4, 5-А). Квітки суцвіття дуже дрібні, одностатеві, без оцвіттини. Циатій складається з верхівкової маточкової квітки з тригніздою зав'язю, що поникає на довгій ніжці, оточеної 4 або 5 сильно редукованими чоловічими суцвіттями, які розташовані у верхній частині пагону і складаються з 1–10 або більше квіток і 5 тичинок, що виникли в результаті крайньої редукції 5 тичинкових парціальних суцвіть. Циатій оточений спільним покривальцем у вигляді келиха [36–38]. Чоловічі та жіночі циатії розвиваються на різних рослинах [31].

Плід – особливого типу трисегментна роздільна, субкуляста (майже куляста) коробочка діаметром 8–12 мм, так звана «реґма» або «тріскучка», яка при досяганні стає рожевою та розпадається на три однонасінні горішки (рис. 5-В) [9, 31]. Насіння яйцеподібне (овальне), розміром 3–4×2,8–3 мм, голе, гладеньке, з жовтувато-коричневими цятками із темно-коричневою черевною лінією, навколо виросту карункулу 1 мм у поперечному перерізі [7]. Насіння з великим ендоспермом та прямим або зігнутим зародком [34, 40].

Рис. 4. Будова циатію *E. tirucalli* [39]Рис. 5. *E. tirucalli* А – циатій (фото Carol Cloud Bailey) [41];  
В – опушений кулястий плід біля Бюргерсформа (ПАР) [31]

Відомо, що види родини *Euphorbiaceae* залежно від екологічних умов мають фотосинтетичні системи  $C_3$ -,  $C_4$ -, проміжного  $C_3$ - $C_4$  та/або САМ-типів [42]. Встановлено, що сукулентні рослини *E. tirucalli* в якості додаткової адаптації поєднують та використовують  $C_3$ - та САМ-шляхи фотосинтезу [43]. Несукулентні  $C_3$ -листки *E. tirucalli* після посухи швидко в'януть і опадають, внаслідок чого рослина стає безлистою. Сукулентні стебла із великими вакуолями для зберігання малату та САМ-типом фотосинтезу [25] ефективно із закритими продихами продовжують фотосинтез [44].

Рослина *E. tirucalli* цікава цим поєднанням  $C_3$ - та САМ-типів фотосинтезу, як модель для досліджень. Сукулентність і САМ-шлях фотосинтезу оцінюється як засіб виживання та колонізації територій. Було помічено у рослин *E. tirucalli* вплив стресових факторів, таких як температура, солоність, посуха в тандемі з генетичними факторами, такими як експресія

генів і мутація, що призводять до синтезу широкого спектру вторинних метаболітів, підвищуючи стійкість рослин та надаючи їм лікувальних властивостей [3].

Таке пристосування забезпечує екологічну перевагу рослин САМ-типу, оскільки воно дозволяє постачати  $CO_2$  шляхом декарбоксілювання малату та може запобігти пошкодженню фотодихання під час стресу. Індукція САМ під час стресу позитивно впливає на активність ферментів, що беруть участь у метаболізмі малату. Такими ферментами є нікотинамід-аденін-динуклеотид-залежний яблучний фермент (NAD-ME), нікотинамідаденін-динуклеотид-фосфат-залежний яблучний фермент (NADP-ME) і PEP-карбоксилаза [43].

Наявність двох шляхів фотосинтезу є еволюційно виправданим, оскільки підтримується різною анатомією. Вважаємо доцільним анатомічне дослідження листків *E. tirucalli* на наявність великих вакуолей для

підтримки зберігання малату. Поєднання обох шляхів фотосинтезу рослин збільшує їх ефективність використання вологи. Внаслідок чого в екологічно нестійких умовах оточуючого середовища рослина *E. tirucalli* визначена перспективною як джерело біопалива [43].

Зміну  $C_3$ - на САМ-тип було задокументовано в інших сукулентних видах, таких як *Mesembryanthemum crystallinum*, рід *Sedum*, а також у деяких видів *Pereskia* і *Clusia*. Передбачається, що багато видів молочайних використовує подібний механізм, який покращує продуктивність рослин і їх здатність колонізувати широкі ареали для існування [44].

Науковцями було досліджено та зараховано молочайні до видів, що мають кранц-анатомію, на додаток до видів із товстятковим САМ-метаболизмом. Огляд літератури свідчить, що у представників роду *Euphorbiaceae* кранц-анатомія була виявлена лише в межах одного роду *Euphorbia* [45] лише в одній групі молочайних, підроді *Chamaesyce* [46]. На сьогодні практично доведено, що всі інші роди в родині не мають кранц-анатомії. Зокрема некранцова анатомія рослин *E. tirucalli* була описана у дисертації Hieronymus Trumpe ще у 1914 р. [47].

Отже, на основі спостережень газообміну було чітко доведено, що рослини *E. tirucalli* не мають кранц-анатомії в стеблі, а слідує за  $C_3$ - фотосинтезом у несуккулентних листках і шляхом САМ-фотосинтезу у сукулентних стеблах.

Поєднання  $C_3$ - та САМ-шляхів фотосинтезу у *E. tirucalli* ймовірно може бути причиною стійкості та виживання рослин в складних умовах. Шлях САМ-фотосинтезу передбачає більше, ніж у рослин  $C_3$  накопичення вночі карбонової кислоти, зокрема яблучної, підвищення осмотичного потенціалу рослини, що збільшує її солестійкість. У *E. tirucalli*, як у сукулента, розвиваються спеціальні водозапасаючі клітини з вакуолями, які формують водоутримуючі тканини в паренхімі стебел (стебловий сукулент), накопичують додаткову воду, яку можна буде використовувати для розведення іонів солі, що надходять у рослину та як резерв для виживання в сухих умовах [3]. Крім того, у клітинах цих тканин містяться великі вакуолі, що здатні накопичити достатню кількість яблучної кислоти [48].

Вночі у САМ-рослин відбувається як фіксація  $CO_2$  при відкритих продихах за  $C_4$ -шляхом із накопиченням у вакуолях яблучної кислоти та ін. органічних кислот, так і  $O_2$ . Під час денної спеки при закритих продихах яблучна кислота з вакуолей знову надходить у хлоропласти і стає джерелом  $CO_2$  для  $C_3$ -шляху фотосинтезу (цикл Кальвіна). У сукулентів працює дві фіксуючі  $CO_2$ -системи: цикл Кальвіна на світлі і система ФЕП (фософенолпіруват)-карбоксілази (малатдегідрогеназа, що працює на світлі і в темряві) [2, 48].

Отже, екологічні умови змушують рослини фотосинтезувати тривалий час (цілий день) при закритих

продихах, для чого їм потрібен запас яблучної кислоти, на відміну від рослин з циклом Хетча-Слека [48], газообмін у них відбувається із поглинанням  $CO_2$  і вдень, і вночі [2]. При певних умовах САМ-тип у *E. tirucalli* може перемикає свій обмін речовин і фотосинтезувати майже як  $C_3$ -рослина.

Отже, соковитість та шлях САМ є адаптацією сукулентних рослин *E. tirucalli* до збалансування вуглецю та води, а також механізм виживання в несприятливих умовах. Міра соковитості позитивно корелює з колонізацією посушливих територій та підвищує активність САМ-загальним приростом карбону, дає рослинам суттєво вищі шанси на виживання та розповсюдження, що називається синдромом САМ-сукулентності. САМ знаходиться під циркадним контролем і підлягає регулюванню: вуглекислим газом, водою, абсолютними температурами, денно-нічний температурний режимом, освітленістю і солоністю [16].

На сучасний момент хімічний склад рослин *E. tirucalli* достатньо вивчений. Як повідомляється в літературних джерелах, ключовими фітокомпонентами у тканинах надземної частини рослин є вторинні метаболіти: флавоноїди, терпени, стероїди, алкалоїди та дубильні речовини. Рослини містять 7,4 % лимонної, бурштинової та малонової кислот. Основним джерелом стероїдних сполук, вітамінів, протипухлинних препаратів та інсектицидів є стерини та терпеноїди. Крім того, до складу входять терпени, альфа-еуфорбол і спирт еуфол, тирукалол, таракастерин, n-гексакозанол і циклоеуфорнол.

Білий молочний латекс розташований у будь-якій частині пагону та містить близько 28 % твердих речовин: водорозчинних 53,8–79,9 %, речовин, розчинних у смолі 59–63 %, каучуку 2,8–3,8 % та каучукоподібних речовин 12–14 % [3, 14, 16]. Крім того, молочний сік містить розчинені або в стані суспензії сполуки: протеїни, цукри, амінокислоти, поліфеноли, алкалоїди, глікозиди, стеарини, ефірні олії, сапоніни, терпенові смоли, велику кількість вітаміну  $B_1$  [34].

Вміст біохімічних компонентів у різних органах рослин *E. tirucalli* узагальнено в табл. 1 [14, 49].

Біологічно-активні сполуки із рослинної сировини *E. tirucalli* для різноманітного подальшого використання можуть бути екстраговані метанолом, хлороформом, петролейним ефіром, ацетоном [7].

У рослин *E. tirucalli* вперше із свіжого невисушеного латексу було виділено та встановлено за допомогою хімічних та спектроскопічних досліджень структуру нового тритерпену циклотіруканенол та нового макроциклічного дитерпену тірукалін [50–51].

Із рослин *E. tirucalli*, які походять із В'єтнаму, було виділено та визначено сполуки, серед яких арджунолова кислота, яку вперше було виявлено у представників роду *Euphorbia*, ериодиктіол, кверцитрин, афзелін, скополетин, 3,3',4-триметилелагінова кислота, галова кислота та було підтверджено,

Хімічні складові, присутні в різних частинах *E. tirucalli* L. [14, 49]

Частина рослини	Фітокомпоненти
Латекс	<ul style="list-style-type: none"> <li>– тритерпени</li> <li>– дитерпенові ефіри форболу</li> <li>– 12-дезоксифорболові ефіри та інгенол</li> <li>– <math>\beta</math>-ситостерин</li> <li>– еуфорбол гексакозонат -12-дезоксид-4<math>\beta</math>-гідроксифорбол-13-фенілацетат-20-ацетат</li> <li>– 12,20-дидезоксифорбол-13-ізобутират</li> <li>– глют-5-ен-3-<math>\beta</math>-ол та дієфір 4-дезоксифорболу</li> <li>– циклоеуфорденол (тритерпен)</li> <li>– циклотіруканенол (тритерпен)</li> <li>– дитерпеновий ефір</li> <li>– серинові протеази</li> <li>– стероїди</li> <li>– триметилелагова кислота</li> <li>– сильно подразнюючі фактори еуфорбії (не специфічні)</li> <li>– евфол та тірукаліцин (дитерпен)</li> </ul>
Свіжий латекс	<ul style="list-style-type: none"> <li>– терпеновий спирт</li> <li>– ізоеуфорол</li> <li>– тараксастерин та тірукаллол</li> </ul>
Невисушений латекс	– 3,7,12-три-О-ацетил-8-ізовалерил-інгол
Висушений латекс	– кетон еуфорон та смола
Стебло	<ul style="list-style-type: none"> <li>– гентріаконтен</li> <li>– 4-дезоксифорболовий ефір</li> <li>– гентріаконтанол, <math>\beta</math>-ситостерол</li> <li>– циклотіруканол</li> <li>– циклоеуфорбенол</li> <li>– корілагін</li> <li>– казуарин</li> <li>– еуфорбіни</li> <li>– еуфорон</li> <li>– еуфорцин, еуфол і глюкова кислота</li> <li>– галова кислота</li> <li>– елагова кислота</li> <li>– тараксерол</li> <li>– 3,3'-ді-О-метилелагова кислота, <math>\beta</math>-ситостерин</li> <li>– еуфорбін А (поліфенол)</li> <li>– еуфорбін F (14) (димери)</li> <li>– тірукалін А (7) (танін) та тірукалін В (11)</li> </ul>
Кора	<ul style="list-style-type: none"> <li>– еуфорбол</li> <li>– <math>\beta</math>-ситостерин</li> <li>– циклоартенол</li> <li>– 24-метиленициклоартенол</li> <li>– інгенол триацетат</li> <li>– еуфорбол гексакозонат – 12-дезоксид-4<math>\beta</math>-гідроксифорбол-13-фенілацетат-20-ацетат</li> <li>– тараксерон</li> </ul>
Стебло-кора	<ul style="list-style-type: none"> <li>– циклоарт-23-ен-3<math>\beta</math>,25-діол</li> <li>– еуфорцин</li> <li>– тараксеран тритерпен</li> <li>– еуфоргінол та тараксерол</li> </ul>
Свіжа кора стебла	<ul style="list-style-type: none"> <li>– еуфоригінол</li> <li>– тараксер-14-ен-6<math>\alpha</math>-ол</li> </ul>
Калюс стовбура	<ul style="list-style-type: none"> <li>– кампестерин</li> <li>– стигмастерин</li> <li>– бета-ситостерин</li> <li>– ізофукостерин</li> <li>– циклоартенол (стерини)</li> <li>– еуфол і бета-амірин (тритерпеноїди)</li> </ul>
Калюс регенерації	<ul style="list-style-type: none"> <li>– ситостерин</li> <li>– стигмастерин</li> <li>– кампестерин</li> <li>– пальмітинова та лінолева кислоти</li> </ul>
Листя	– $\beta$ -амірин



що ериодиктіол, кверцитрин та скополетин було вперше виділено з цього виду. А сполуки арджунолова кислота та 3,3',4-триметилелагінова кислота є основними компонентами цього виду [52].

Отже, різноманітність перелічених біологічно-активних хімічних сполук *E. tirucalli* пояснює багатофункціональність впливу рослин на оточуюче середовище та на живі істоти, що проявляється у низькому тиску траводіних, у отруйній та пестицидній дії, різноманітних лікувальних характеристиках [16].

Синтез різноманітних біологічно-активних та лікарських сполук у рослин *Euphorbiaceae* в цілому та у *E. tirucalli* зокрема виникає та стимулюється внаслідок невідповідності умов середовища (стресові фактори), що виникають внаслідок дуже широкого ареалу існування. Внаслідок цього відбувається різна експресія генів та збільшення мутаційного навантаження. Тому, при зростанні в різних умовах рослини *E. tirucalli* можуть синтезувати різні або варіативно споріднені вторинні метаболіти, проте потенціал та висока продуктивність в цих умовах не порушуються [16].

Сьогодні широко використовують культуру тканин і клітин для отримання нових форм рослин та клітинної біомаси, яка є джерелом лікарських та біологічно активних речовин [53–54]. Кріоконсервація зародкової плазми також допомагає зберегти генетичне різноманіття зникаючих популяцій [55].

*E. tirucalli* виробляє велику кількість фітостеролів та тритерпенів [56], є потенційним джерелом комерційно важливих хімічних речовин, таких, як стерини [57]. Виявлено ген, який кодує  $\beta$ -аміринсинтазу, що бере участь у шляху синтезу тритерпенового пентациклічного сапоніну  $\beta$ -амірину та є важливою стероїдною сполукою [58], якій властиві протисклеротична, кортикотропна, адаптогенна, седативна та противиразкова фізіологічні активності на організм людини [59]. Слід зазначити, що психотропна дія традиційних препаратів кореню женьшеню також асоціюється із тритерпеновими сапонінами, що містить *E. tirucalli* [60].

Для промислового отримання стеринів проводиться мікроклональне розмноження рослин *E. tirucalli* із застосуванням пазушних бічних бруньок у міжвузлях, із яких відбувається регенерація пагонів [55].

Відпрацьована ефективна технологія стерилізації та культивування міжвузлових експлантів на поживному середовищі LS (Лінсмаєра-Скуга) із додаванням бензиладеніну та 2,4 дихлорфеноксіоцтової кислоти [57, 61]. із рясним утворенням калюсу без формування бруньок та коренів. Ефективна регенерація рослин індукується додаванням в різних пропорціях тїазаурону та нафталіноцтової кислоти [57].

Цей метод регенерації рослин *E. tirucalli* є незамінною технікою виробництва трансгенних рослин, які накопичують важливі хімічні речовини

фітостероли. Культура клітин *E. tirucalli* призводить також до утворення внутрішньоклітинних формувань, що є масляними тілами. Хімічний аналіз показав, що основними масляними компонентами культивованих клітин є стероїди, ди- та тритерпеноїди [62].

Виявлено, що *E. tirucalli* виробляє велику кількість корисних еуфолу (тритерпену) та *b*-ситостеролу (стеролу). Внаслідок цього рослини є цінним джерелом генів, що кодують ферменти та шляхи біосинтезу біологічно активних сполук та є перспективними для їх продукування за допомогою трансгенних технологій [62–63].

Методом трансформації калюсу за допомогою агробактерії *Agrobacterium* ген стеролсинтезу (EtSS) було інтегровано в геном калюса *E. tirucalli* з метою сприяння вироблення стеролу [64]. Крім того, цей передбачуваний ген скваленсинтази (EtSS) сприяє біосинтезу сквалену. В результаті трансгенні лінії калюсу *E. tirucalli*, в яких EtSS яскраво виражений, накопичують підвищену кількість фітостеролів, у порівнянні з калюсом дикого типу [56]. EtSS помітно функціонує в камбії поруч із провідними трубками та відіграє важливу роль у накопиченні фітостеролів у *E. tirucalli*.

Сьогодні тривають дослідження з ідентифікації генів, які беруть участь у біосинтезі тритерпеноїдів та стеролів у *E. tirucalli*. Виділення та функціональна характеристика повнорозмірних клонів в майбутньому призведе до розвитку біологічної системи виробництва тритерпеноїдів та стеролів [57].

Рослини *Euphorbiaceae* та *E. tirucalli* зокрема є надзвичайно хорошою відправною точкою для пошуку фітопрепаратів для людини, у ветеринарії та у якості природних пестицидів. Як вже зазначалося вище, лікарсько-фармацевтичні властивості рослин безпосередньо пов'язані із соковитістю та САМ-шляхом фотосинтезу, адаптаціями до виживання, що потребує широкого спектру захисних вторинних метаболітів [16].

Рослина *E. tirucalli* згадується у старовинних медичних трактатах, добре відома із давніх часів своєю терапевтичною активністю, токсичністю латексу та використовується в традиційній медицині Африки, де екстракти широко застосовуються під час лікування різних видів злоякісних пухлин, в тому числі раку молочної залози [49]. Крім того, завдяки протипухлинному потенціалу *E. tirucalli* собливо широкого застосування набули у США та Латинській Америці, зокрема у бразильській народній медицині, оскільки селективно діють проти ракових клітин, та запобігають прогресуванню пухлин внаслідок імуномодулюючої дії [65].

Показано, що основним джерелом протипухлинної активності рослин є наявність ефірів жирних кислот: міристинової, пальмітинової, стеаринової, олеїнової та лінолевої і, головним чином, тритерпенів, таких як еуфол і тирукаллол [65].

Молочай тірукаллі широко використовується також в нетрадиційній медицині Індії, Індонезії, Малайзії. Там ним обробляють ракові та інші пухлини та споживають латекс, розчинений у питній воді. Протипухлинний потенціал латексу *E. tirucalli* підтверджують дослідження *in vitro*, але досліджень та висновків *in vivo* поки що недостатньо. Латекс *E. tirucalli*, введений перорально протягом 15 днів, ефективно знижує ріст пухлини та кахекецію у щурів з пухлинами Walker 256. Механізмом дії латексу є зниження проліферативної здатності пухлинних клітин [66].

Молочний сік або латекс рослин надзвичайно отруйний, що є результатом еволюційної стратегії захисту рослин від травоядних тварин, викликає при контакті із ним суттєві опіки шкіри, сприяє утворенню набряків та пухлин [67]. Латекс рослин ефективно індукує рівномірну проліферацію та апоптоз у мононуклеарних клітинах периферичної крові. Повідомляється, що субфракція *E. tirucalli* має здатність індукувати проліферацію лімфоцитів без допоміжних клітин.

Фармацевтичний вплив на організм людини та дослідних тварин є різнобічним та комплексним. Серед лікувальних властивостей варто зазначити анальгетичні, протигельмінтні, протиартритні, антибактеріальні, антимікробні, антифунгальні, протизапальні, антиоксидантні, противірусні, антидепресантні, цитотоксичні (протиракові), мутагенні, репелентні від комах, гепатопротекторні, імуномодуляторні, а також активність промотора пухлин, що вже висвітлюються у різних дослідженнях [14].

Встановлено інгібуючу антимікробну дію флавоноїдів з надземної маси рослин *E. tirucalli* на штами палички синьогнійної *Pseudomonas aeruginosa* та кишкової палички *Escherichia coli*. Біохімічними похідними, що виявляють значну антимікробну активність, були етилацетат та екстракти бутанолу [68].

Крім того, в *in vitro* виявлена протигрибкова активність водного екстракту та латексного препарату *E. tirucalli*, які не провокують пошкодження ДНК в клітинах лейкоцитів людини у досліджених концентраціях, по відношенню до кількох штамів умовно-патогенних дріжджів *Cryptococcus neoformans*. Існують гарні перспективи для терапевтичного застосування рослин *E. tirucalli* у майбутньому [69].

Метанольні екстракти рослин *E. tirucalli* здійснюють антибактеріальну та протигрибкову дію на *Pseudomonas aeruginosa*, *Staphylococcus aureus*, *Bacillus subtilis*, *Escherichia coli*, *Cryptococcus luteolus*, *Candida albicans*, *Candida tropicalis*, *Candida neoformans*, зона пригнічення росту при цьому є суттєвою і коливається від 9,0 мм до 14,0 мм [67]. Висока активність метанольних екстрактів *E. tirucalli* проти широкого спектру бактерій і грибків, пов'язаних із інфекціями шкіри людини, підтверджує доцільність

їх використання у традиційній індійській медицині, як легкодоступне джерело природних протимікробних засобів [70].

На високу рентабельність та низьку собівартість використання сировини *E. tirucalli* впливає здатність рослин рости на землях, не придатних для більшості зернових культур без додаткового догляду та поливу. За оптимальних умов *E. tirucalli* виробляє від 200 до 500 т свіжої біомаси на гектар на рік, що становить 22–55 т сухої речовини [15, 44, 71]. Велика перевага в тому, що не потрібно чекати цвітіння та утворення плодів, після зрізання рослина швидко відростає, плантація легко створюється шляхом вегетативного розмноження рослин. Валова енергоємність сухого *E. tirucalli* становить 17 600 кДж/кг [15, 41].

Цей молочай використовувався в минулому як промислова рослина – із молочного соку добували каучук. Каучук *E. tirucalli* – це суміш довголанцюгових кетонів та цис-1,4 поліізопрену, малорозчинних у гарячому спирті. Крім каучуку латекс рослини також складається із смоли, яка перешкоджає довготривалій стабільності латексу [43, 72].

У роки Другої світової війни в Південній Африці проводили дослідження *E. tirucalli* як джерела натурального каучуку, але внаслідок високого рівня смоли в латексі, що знижувало його стабільність, було визнано непридатним для виробництва гуми. Не дивлячись на це *E. tirucalli* має потенціал як сировина для виробництва спеціальних полімерних похідних [43, 72].

Сьогодні зростає інтерес до виробництва біодизелю з метою зменшення залежності від викопної нафти. На сьогодні, як повідомляється, латекс *E. tirucalli* утворює паливopodobні вуглеводні, в основному тритерпеноїди C-30, які дають високооктановий бензин. Тому *E. tirucalli* також стає перспективним ресурсом метану та біогазу. Проведені дослідження мезофільного анаеробного розщеплення висушених зразків шести різних генотипів *E. tirucalli* привели до висновку про велику перспективність використання висушеної біомаси цього виду, як сировини для виробництва біогазу [41, 43].

Вуглеводні *E. tirucalli* можуть як транспортне паливо повністю замінити бензин. Біогаз можна стискати і використовувати як стиснений природний газ в пристосованих автомобілях [41]. Пряме спалювання біогазу, брикетів або зеленого деревного вугілля, отриманого з *E. tirucalli*, можна використовувати в побуті для приготування їжі та опалювання приміщень.

На основі різних наукових досліджень безпечна оцінка для виробництва біогазу становить 225 л/кг сухої речовини. Використання 50000 кг сухої речовини/га/рік призведе до виробництва 11251 м<sup>3</sup> біогазу на рік. При спалюванні якого у біогазових двигунах потужністю 1,44 кВт/год/ м<sup>3</sup> можна отримати 16200 кВт/год електроенергії, при використанні потужніших промислових біогазових двигунів і вра-

ховуючи високий вміст метану в біогазі молочаю (60 %) загальний вихід енергії збільшиться на 2 кВт/год [41].

Відомо, що рослини, які містять латекс, потенційно можуть служити для фітореMediaції ґрунтів як гіперакумулятори важких металів. Накопичений великий практичний досвід у фітоекстракції – методи вилучення металевих елементів з ґрунту, при якому посіви рослин-гіперакумуляторів вирощуються на неекономічних для промислового видобутку, багатих на нікель ґрунтах, із збиранням та подальшою переробкою біомаси або так званої «біоруди» для отримання чистих хімічних елементів або каталізаторів. Фітоекстракція може бути застосована для низки інших елементів, включаючи селен, талій, марганець, миш'як, кадмій або селен ґрунтів [73].

У Берарі рослини *E. tirucalli* використовуються для укриття молодих рослин манго від прямих сонячних променів. В Індії зростають в посушливих областях і часто використовуються на корм великій рогатій худобі та для огорож [43]. Крім того, використовується як інсектицид для отримання отрути для риб. Виявлена стримуєча активність латексу *E. tirucalli* як інсектицидного репеленту проти шкідників жуків ряду *Coleoptera* [14].

Свіжі стебла рослин використовуються для приготування традиційних ферментованих алкогольних напоїв у країнах Африки. Традиційна ферментована руандська закваска «Умусембуро» готується на основі солодового сорго, листя *Vernonia amygdalina*, *Nicotiana tabacum* та додаванні свіжих стебел *E. tirucalli* і є базою для виробництва пива «Ikigage» («Ikigage») [74].

Вид *E. tirucalli* вирощується як улюблена кімнатна рослина, але в домашніх умовах майже не цвіте. В інтер'єрі рослини поєднують із різдвяною пуансетією (*E. pulcherrima* Willd. ex Klotzsch), на присадибній ділянці культивуються із молочаєм облямованим *E. marginata* Pursh (англ. Snow-on-the-Mountain) і молочаєм злаковим *E. graminea* Jacq. сорту 'Diamost Frost' [6].

Рослини *E. tirucalli* мають величезний потенціал як посухостійка рослина внаслідок унікального поєднання шляхів фотосинтезу та як джерело біопалива, каучуку і, можливо, навіть фітопрепаратів [43]. *E. tirucalli* є крім того джерелом пероксидази, найбільш широко використовуваного ферменту у промисловому та біомедичному застосуванні, які відповідають передумовам для розширення біомедичного, промислового та харчового застосування внаслідок термічної стабільності та високої спорідненості до деяких фенольних субстратів [75].

Як культуру рослини *E. tirucalli* можна вирощувати у відкритому ґрунті в різних регіонах, оскільки вони толерантні до погодних умов, ростуть достатньо швидко, найкраще – в помірному та теплому кліматі. Проте не витримують холоду та морозів. Тому

в погодно-кліматичних умовах України це рослини виключно закритого ґрунту (рис. 6).

Найпростішим та швидким розмноженням для рослин *E. tirucalli* є розмноження за допомогою живців. Робота у рукавичках є обов'язковою вимогою при роботі з рослинами. Розмноження за допомогою насіння ускладнене внаслідок проблем з його отриманням та низьким відсотком проростання [29].

Живцювання проводиться навесні-влітку під час активного росту рослин. Живці довжиною не менше 10–15 см мають бути зрізані зі здорової маточної рослини та залишені підсихати щонайменше на 24 год. З декоративною метою використовують живці довжиною 35–40 см, а для живоплотів – живці довжиною до 1 м [41, 76].

Висаджуються живці у горщики форми усічених конусів об'ємом 436 см<sup>3</sup> у добре дреновану ґрунтосуміш у пропорції суглинок:пісок (2:1). Живці культивують у теплиці протягом шести місяців при 14 год/24°C (день) і 10 год/22 °C (ніч) з інтенсивністю світла 350 мкмоль/с/м<sup>2</sup> та поливом раз на два дні. Живці легко вкорінюються протягом місяця і швидко утворюють кущ. У контрольних умовах один раз на два дні вносять добриво Wuxal Top N (Aglukon, Дюссельдорф, Німеччина), що складається з 0,6 % NPK і 99,4 % води (близько 8,6 мл на горщик). Для умов водного стресу таку ж концентрацію добрив додавали в меншому об'ємі води [43].

Експериментально встановлено, що оптимальна густина посадки рослин *E. tirucalli* при культивуванні може бути 10000–20000 рослин на гектар при відстані 1 м×1 м та розміром посадкового матеріалу не менше 20–30 см [77].

Рослини *E. tirucalli* невибагливі, не вимагають особливого догляду, витримують будь-яку кислотність ґрунту, але надають перевагу добре дренованим ґрунтам. Вирощувати їх необхідно на відкритому сонці з легким зволоженням та захистом від морозів і для імітації природного середовища зростання важливо не поливати рослини взимку [29].

Молочай несприйнятливий, на відміну від інших сукулентів, до шкідників і захворювань. Проте може вражатися борошнистим червецом, павутинним кліщем та білокрилкою, а також грибним захворюванням мільдю, яке проявляється у вигляді білої або сірої плівки на поверхні, що може бути викликано підвищеною вологістю, поганою вентиляцією, недостатнім освітленням та обмеженням поживних речовин [78].

Галова нематода південна *Meloidogyne incognita* паразитує на коренях рослин *E. tirucalli*, утворюючи гали; небезпечні карантинні бур'яни повитиця *Cuscuta* spp. – стеблові облігатні паразити, що споживають поживні речовини рослини, призводять до порушення обміну речовин, спричиняючи затримку росту і розвитку, переносять збудників ряду вірусних захворювань рослин що призводить до їх загибелі. Зараження сірою цвілью *Botrytis* spp. викликає



A



B



C

Рис. 6. *E. tirucalli*, A – жива огорожа, висаджена місцевими жителями в Провінції Лімпопо [31]; B – живі огорожі в Екваторі (фото Esoenergy B. G.) [41]; C – оранжерей Стрийського парку м. Львів (Україна) (фото Горбенко Н.)

гниття стебла та коренів, особливо в теплих та вологих умовах [16].

У ландшафтних композиціях відкритого ґрунту природного та культивеного ареалу ці прекрасні дерева найкраще розташовувати на відкритих освітлених місцях на скелястих ділянках, в альпінаріях, набережних або гравійних схилах. Вони декоративні при вирощуванні у контейнерній культурі за умови м'якої зими. Найкращими компаньйонами у гармонійних посадках для *E. tirucalli* є такі види молочайних: *E. ingens* E. Mey. ex Boiss., *E. cooperi* N.E.Br. ex A.Berger, *E. triangularis* Desf. ex A.Berger, *E. grandicornis* Blanc, *E. tetragona* Haw. та *E. grandidens* Haw. Для найкращих садових експозицій перспективно вирощувати рослини в поєднанні великих, середніх та малих соковитих рослин, таких як алое *Aloe* L., красула *Crassula* L., тилекодон *Tylecodon* Toelken та цифостемма *Cyphostemma* (Planch.) Alston, використовуючи різнокольорові однорічні та багаторічні рослини (рис. 7) [17].

Садоводи та ландшафтні дизайнери високо цінують рослини *E. tirucalli* за унікальний зовнішній вигляд та здатність бути яскравим акцентом або екранною рослиною [29].

Отже, *E. tirucalli* є дивовижною та надзвичайно перспективною рослиною як модель для наукових досліджень, для медицини, аграрного сектора, промислового виробництва, паливної промисловості, для декорування інтер'єрів та присадибних ділянок. Для ефективного впровадження *E. tirucalli*, розширення сфер використання рослин у виробництві та побуті необхідне: проведення інтродукційних заходів, поглиблене вивчення біохімічного вмісту тканин, особливостей фотосинтезу, механізму поєднання  $C_3$ - та САМ-типів фіксації карбону, характеру отруйної дії на організм людини та тварин та шляхи її попередження та подолання, розширення зони вирощування та виробництва, дослідження аделопатичного впливу рослин на ґрунтове середовище в умовах закритого ґрунту, контейнерного вирощування та відкритого ґрунту при сезонному вирощуванні в Україні.



А

В

Рис. 7. Рослини *E. tirucalli*: А – у ландшафтному дизайні; В – в інтер'єрі житлових приміщень [79]

### Висновки

1. Відомо, що рослини *E. tirucalli* L. – багаторічні деревоподібні сукуленти із зеленим САМ-фотосинтезуючим стеблом аридних та напіваридних територій, дикорослі або культивовані космополіти, володіють індивідуальними адаптивними стратегіями, ксероморфними пристосуваннями.

2. Доведено, що *E. tirucalli* є пластичним видом, який не маючи кранц-анатомії, поєднує  $C_3$ - фотосинтез у несуккулентних листках і шлях САМ-фотосинтезу у сукулентних стеблах, що сприяє розширенню культивативного ареалу, колонізації нових територій та робить рослини цінним модельним науковим об'єктом для дослідження умов, механізму та фізіології зміни типу фотосинтезу.

3. Рослини *E. tirucalli* характеризуються наявністю вторинних метаболітів, а саме флавоноїдів, терпеноїдів, стероїдів, алкалоїдів та дубильних речовин, які надають рослинам отруйності, стійкості, пластичності обмінних процесів та цінних лікувальних властивостей, що має широкі перспективи застосування як в народній, так і в офіційній медицині.

4. Набувають розвитку біотехнологічні методи мікроклонального розмноження *E. tirucalli*, оздоровлення посадкового матеріалу від патогенних мікроорганізмів, створюються трансгенні рослини для

виробництва біологічно-активних сполук, фітостеролів, сквалену, ди- та тритерпеноїдів та стероїдів, формуються банки формового, сортового різноманіття рослин та їх збереження.

5. Рослини *E. tirucalli* внаслідок своєї багатофункціональності, пластичності обмінних процесів та посухостійкості внаслідок поєднання  $C_3$ - та САМ-фотосинтезу мають великі перспективи на майбутнє, як модельна культура, як рослинна сировина в медицині та побуті, сільському господарстві, виробництві біопалива та полімерів, декоруванні приміщень та ландшафтному дизайні України.

**Перспективи використання результатів дослідження.** Матеріали статті є теоретичною базою для продовження та поглиблення практичних досліджень особливостей фізіології, біохімії, фотосинтезу (механізму поєднання та перемикання  $C_3$  та САМ-типів фотосинтезу), біотехнології рослин *E. tirucalli*, які є прикрасою колекцій закритого ґрунту ботанічних садів України. Результати стануть складовою докторської дисертації, результати якої нададуть можливість розширення використання рослин *E. tirucalli*, як модельного об'єкту для наукових досліджень, розширення сфери вирощування та використання рослинної сировини у виробничій та побутовій сферах життєдіяльності людини.

### Література

1. Tammy L. Sage, Rowan F. Sage, Patrick J. Vogan, Beshar Rahman, Daniel C. Johnson, Jason C. Oakley, Marta A. Heckel The occurrence of  $C_2$ -photosynthesis in *Euphorbia* subgenus *Chamaesyce* (Euphorbiaceae). *Journal of Experimental Botany*. 2011. Vol. 62. Issue 9. P. 3183–3195. <https://doi.org/10.1093/jxb/err059>.
2. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин: Підручник. Київ: Фітосоціоцентр, 2001. 392 с.
3. Mwine Tedson Julius Evaluation of Pesticidal Properties of *Euphorbia tirucalli* L. (*Euphorbiaceae*) against Selected Pests: PhD thesis. Faculty of Bioscience Engineering, Ghent University, Belgium. 2011. 145 pp.
4. Webster G.L. Classification of the *Euphorbiaceae*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1994. Vol. 81. № 1. P. 3–32.
5. Гайдаржи М., Нікітіна В., Калашник С. Колекція сукулентних рослин родини *Euphorbiaceae* А. L. de Jussieu в Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна / *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка*. 2007. № 11. С. 11–13.
6. Ya Yang, Ricarda Riina, Jeffery J. Morawetz, Thomas Haevermans, Xavier Aubriot & Paul E. Berry Molecular phylogenetics and classification of *Euphorbia* subgenus *Chamaesyce* (*Euphorbiaceae*). *Taxon August*. 2012. Vol. 61. Issue 4. P. 764–789. <https://doi.org/10.1002/tax.614005>.

7. Ankita Wal, Pranay Wal, Nishi Gupta, Garima Vishnoi and Dr.R.S Srivastava Medicinal Value of *Euphorbia tirucalli*. *International Journal of Pharmaceutical & Biological Archives*. 2013. Vol. 4. Issue 1. P. 31–40.
8. Калашник С.О., Гайдаржи М.М. Анатомічна характеристика стебел однорічних пагонів сукулентних рослин роду *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*). *Укр. ботан. журн.* 2013. Т. 70. № 1. С. 45–53.
9. Нечитайло В.А., Кучерява Л.Ф. Ботаніка. Вищі рослини. К.: Фітосоціоцентр, 2005. 432 с.
10. Carter S. *Euphorbia*. *Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons* / S. Carter Editors: Urs Eggl. Berlin: Springer Verlag, 2004. P. 102–203.
11. Калашник С. Співвідношення площі листків та зелених стебел і ступінь редукції листків у сукулентних рослин роду *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae* JUSS.). *Modern Phytomorphology*. 2014. 6. С. 277–281.
12. Гайдаржи М.М., Нікітіна В.В., Баглай К.М. Сукулентні рослини (Анатомо-морфологічні особливості, поширення й використання). ВПЦ. Київ: Київський університет, 2011.
13. Мазур А. Ю., Федоровський В. Д., Бойко Л. І. та ін. Фіторізноманіття зелених насаджень та інтер'єрів приміщень різного типу м. Кривий Ріг. *Роль ботанічних садів і дендропарків у збереженні та збагаченні біологічного різноманіття урбанізованих територій*: матеріали міжнародної наукової конференції (Київ, 28–31 травня 2013 р.) / Гол. ред. В. Г. Радченко. Київ: НЦЕБМ НАН України, ПАТ «Віпол», 2013. С. 108–110.
14. Prashant Y. Mali, Shital S. Panchal *Euphorbia tirucalli* L.: Review on morphology, medicinal uses, phytochemistry and pharmacological activities. *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*. 2017. Volume 7. Issue 7. P. 603–613. <https://doi.org/10.1016/j.apjtb.2017.06.002>.
15. Orwa C. et al. *Euphorbia tirucalli* L. *Euphorbiaceae*. *Agroforestry Database* 4.0, 2009. P. 1–5. URL: [http://projects.nri.org/adappt/docs/Euphorbia\\_tirucalli.pdf](http://projects.nri.org/adappt/docs/Euphorbia_tirucalli.pdf) (дата звернення 24.06.2024).
16. Julius Mwine and Patrick Van Damme *Euphorbia tirucalli* L. (*Euphorbiaceae*) – The miracle tree: Current status of available knowledge. *Scientific Research and Essays*. 2011. Vol. 6(23). P. 4905–4914. DOI: 10.5897/SRE10.1143.
17. SANBI. Biodiversity for Life. South African National Biodiversity Institute. URL: <http://pza.sanbi.org/euphorbia-tirucalli>.
18. Дяченко Я.М. Структура, репрезентативність та декоративність заповідної дендросоцїофлори *in vivo* України: авт. дис. ... к. б. н.: спец. 06.03.01 «Лісові культури та фітомеліорація». Київ, 2015. 21 с.
19. Калашник С. Співвідношення площі листків та зелених стебел і ступінь редукції листків у сукулентних рослин роду *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae* JUSS.). *Modern Phytomorphology*. 2014. 6. С. 277–281.
20. Калашник С. Ярусність і мозаїчність у штучних рослинних угрупованнях на прикладі експозиції «Сукулентні рослини Африканського континенту» в оранжереї ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна. *Інтродукція, збереження та моніторинг рослинного різноманіття*: матеріали міжнародної наукової конференції до 175-річчя Ботанічного саду імені акад. О.В. Фоміна КНУ імені Тараса Шевченка (Київ, 20 – 24 травня 2014 р.). Київ, Паливода А. В., 2014. С. 135–136.
21. Botanical Garden University of Latvia URL: <https://core.ac.uk/download/80603578.pdf> (дата звернення 23.06.2024).
22. Королівський ботанічний сад Мейзе (Jardin botanique de Meise) м. Брюссель, Бельгія. URL: <https://www.botanicalcollections.be/specimen/BR0000020409906> (дата звернення 24.06.2024).
23. Визначник рослин України / А.І. Барбарич, С.М. Брадїс, О.Д. Вісюліна.; відп ред. Д.К. Зеров. Київ: Урожай, 1965. 876 с.
24. Radcliffe-Smith A. *Genera Euphorbiacearum*. Royal Botanic Gardens, Kew, 2001. 455 p.
25. APG III (Compiled by Bremer B., Bremer K., Chase M. W., Fay M. F., Reveal J. L., Soltis D. E., Soltis P. S., Stevens P. F. with contribution from Anderberg A. A., Moore M. J., Olmstead R. G., Rudall P. J., Systeina K. J., Tank D. C., Wurdack K., Xiang J. Q.-Y., Zmarzty S.). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // *Bot. J. Linn. Soc.* 2009. Vol. 161. № 2. P. 105–121.
26. Stevens P. F. Angiosperm phylogeny website. Version 14. 2017 [and more or less continuously updated since]. URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (дата звернення 24.06.2024).
27. James W. Byng, Mark Chase, Maarten Christenhusz, Michael F Fay Angiosperm phylogeny classification of flowering plants (APG IV) with the families organized alphabetically within orders. 2016. URL: [https://www.researchgate.net/publication/299543574\\_Angiosperm\\_phylogeny\\_classification\\_of\\_flowering\\_plants\\_APG\\_IV\\_with\\_the\\_families\\_organized\\_alphabetically\\_within\\_orders](https://www.researchgate.net/publication/299543574_Angiosperm_phylogeny_classification_of_flowering_plants_APG_IV_with_the_families_organized_alphabetically_within_orders) (дата звернення 24.06.2024).
28. Missouri Botanical Garden. URL: <https://www.missouribotanicalgarden.org/PlantFinder/PlantFinderDetails.aspx?taxonid=280091&isprofile=0&> (дата звернення 25.06.2024).
29. The University of Arizona. URL: <https://apps.cals.arizona.edu/arboetum/taxon.aspx?id=1190> (дата звернення 25.06.2024).
30. Van Damme Patrick L. J. *Euphorbia tirucalli* for high biomass production. *Combating desertification with plants* / Editors Pasternak Dov, Schlissel Arnold. Kluwer Academic Plenum Publishers. New York, 2001. P. 169–187.
31. Gildenhuis Sean The three most abundant tree *Euphorbia* species of the Transvaal (South Africa). *Euphorbia World*. 2006. Vol. 2. № 1. P. 9–14.
32. Калашник С. Мікрорельєф поверхні епідерми пагонів сукулентних рослин роду *Euphorbia* L. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка*. 2012. С. 56–57.
33. Dan Răzvan Popoviciu, Rodica Bercu Structural anatomical aspects of two *Euphorbia* (*Euphorbiaceae* Juss.) species leaves. *Annals of the University of Craiova*. 2019. Vol. 49(2). P. 156–161.
34. Калашник С.О., Гайдаржи М.М. Систематика, морфологія та біохімічні особливості рослин роду *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) *Інтродукція рослин*. 2008. № 4. С. 66–71.
35. Морфологія рослин з основами анатомії та цитоембріології / Ю.О. Войтюк, Л.Ф. Кучерява, В.А. Баданіна, О.В. Браїон; за ред. проф. О.В. Браїона. Київ: Фітосоціоцентр, 1998. 216 с.
36. Бесеганич І.В. Фармацевтична ботаніка Лабораторний практикум. Частина 1. Анатомія і морфологія рослин. Ужгород, 2015. 88 с.

37. Gerhard Prenner and Paula J. Rudall Comparative ontogeny of the cyathium in *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) and its allies: exploring the organ–flower–inflorescence boundary. *American Journal of Botany*. 2007. 94(10). P. 1612–1629. doi: 10.3732/ajb.94.10.1612.
38. Gerhard Prenner, N. Ivalú Cacho, David Baum and Paula J. Rudall Is LEAFY a useful marker gene for the flower–inflorescence boundary in the *Euphorbia* cyathium? *Journal of Experimental Botany*. 2011. Vol. 62. No. 1. P. 345–350. doi: 10.1093/jxb/erq275.
39. About the genus *Euphorbia*. *Euphorbia* Planetary Biodiversity Inventory project. URL: [https://euphorbiaceae.org/pages/about\\_euphorbia.html](https://euphorbiaceae.org/pages/about_euphorbia.html) (дата звернення 24.06.2024).
40. Van Damme P. Destructive and non-destructive methods for determining stem and leaf areas on *Euphorbia tirucalli* L. *Mededelingen van de Faculteit van de Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent*, 1985. 37. P. 1369–1382.
41. John Loke, Luz Adriana Mesa, Ywe Jan Franken *Euphorbia tirucalli* Bioenergy Manual. Feedstock production, bioenergy conversion, applications, economics. Version 2. 2011. 63 p. URL: <https://www.bioenergyforumfact.org/sites/default/files/2018-05/34.%20Euphorbia%20tirucalli%20Bioenergy%20Manual.pdf> (дата звернення 24.06.2024).
42. Batanouny KH, Stichler W, Ziegler H Photosynthetic pathways and ecological distribution of *Euphorbia* species in Egypt. *Oecologia*. 1991. 87(4). P. 565–569. DOI: 10.1007/BF00320421
43. Bernadetta Rina Hastilestari, Marina Mudersbach, Filip Tomala, Hartmut Vogt, Bettina Biskupek-Korell, Patrick Van Damme, Sebastian Guretzki, and Jutta Papenbrock *Euphorbia tirucalli* L. Comprehensive Characterization of a Drought Tolerant Plant with a Potential as Biofuel Source. *PLoS One*. 2013. Volume 8, Issue (5): e63501. P. 1–12. doi: 10.1371/journal.pone.0063501.
44. Van Damme PLJ Gebruik van *Euphorbia tirucalli* als rubberleverancier en energiewas ((The use of *Euphorbia tirucalli* as rubber and energy crop). *African Focus*. 1990. Vol. 6. № 1. P. 19–44. doi: <https://doi.org/10.21825/af.v6i1.6134>.
45. Welkie G. W. and Caldwell M. Leaf anatomy of species in some dicotyledon families as related to the C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> pathways of carbon fixation. *Canadian Journal of Botany*. 1970. Vol. 48. № 12. P. 2135–2146. <https://doi.org/10.1139/b70-309>.
46. Moss D. N., E. G.Krenzer Jr and W. A. Brun Carbon dioxide compensation points in related plant species. *Science*. 1969. 164 (3876). P. 187–188. DOI: 10.1126/science.164.3876.187.
47. Trumpeke, H. 1914 – Beitrige zur Anatomie der sukkulenten Euphorbien. Breslau: Schlesische Volkszeitung, 1914.
48. Прилуцька С.В., Бабицький А.І., Нестерова Н.Г., Ткаченко Т.А., Дрозд П.Ю. Фізіологія рослин: навчальний посібник. Київ: НУБІП України, 2023. 224 с.
49. Choene M, Motadi L. Validation of the antiproliferative effects of *Euphorbia tirucalli* extracts in breast cancer cell lines. *Molecular Cell Biology*. 2016. Vol. 50. № 1. P. 98–110. Doi: 10.1134/s0026893316010040.
50. Abdul Qasim Khan, Zaheer Ahmed, Najam-ul-Hussain Kazmi, and Abdul Malik The Structure and Absolute Configuration of Cyclotirucanenol, a New Triterpene from *Euphorbia tirucalli* Linn. *Zeitschrift für Naturforschung B*. 1988. 43(8). P. 1059–1062. DOI:10.1515/znb-1988-0826
51. Abdul Qasim Khan and Abdul Malik A New Macrocyclic Diterpene Ester from the Latex of *Euphorbia tirucalli*. *Journal of Natural Products*. 1990. 53(3). P. 728–731. <https://doi.org/10.1021/np50069a035>.
52. Le Thi Kim Dung, Bui Xuan Hao, Nguyen Thi Anh Tuyet, et al. Chemical constituents of *Euphorbia tirucalli* L. *Science & Technology development journal: Natural sciences*. 2018. Vol. 2. Issue 5. P. 76–82. DOI: 10.32508/stdjns.v2i5.781.
53. Кунах В. А. Біотехнологія рослин для поліпшення умов життя людини. *Біотехнологія*. Т. 1. № 1. 2008. С. 28–39.
54. Мацкевич В.В. Мікроклональне розмноження видів рослин *in vitro* та їх постсептична адаптація: дис. ... докт. с/г наук: 06.01.05 «Селекція насінництва». Суми, 2020. 190 с.
55. Rajesh Kondamudi, K. Sri Rama Murthy and T. Pullaiah Review Euphorbiaceae – a critical review on plant tissue culture. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 2009. № 10 P. 313 – 335.
56. Hidenobu Uchida, Hirofumi Yamashita, Masataka Kajikawa, Kiyoshi Ohyama, Osamu Nakayachi, Ryuji Sugiyama, Katsuyuki T Yamato, Toshiya Muranaka, Hideya Fukuzawa, Miho Takemura, Kanji Ohyama Cloning and characterization of a squalene synthase gene from a petroleum plant, *Euphorbia tirucalli* L. *Planta*. 2009. 229(6). P. 1243–52. doi: 10.1007/s00425-009-0906-6.
57. Hidenobu Uchida, Osamu Nakayachi, Motoyasu Otani et al. Plant regeneration from internode explants of *Euphorbia tirucalli*. *Plant Biotechnology*. 2004. 21(5). P. 397–399. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.21.397>.
58. Masataka Kajikawa, Katsuyuki T. Yamato, Yoshito Kohzu, Ryoko Sakata, Hideya Fukuzawa, Hidenobu Uchida, Kanji Ohyama Expressed sequence tags from callus of *Euphorbia tirucalli*: A resource for genes involved in triterpenoid and sterol biosynthesis. *Plant Biotechnology*. 2005. 21(5). P. 349–353. DOI: 10.5511/plantbiotechnology.21.349.
59. Врубель О.Р. Фармакогностичне дослідження бруслини європейської (*Euonymus europaea* L.): дис. ... канд. фарм. наук: 15.00.02 «Фармацевтична хімія та фармакогнозія». Львів, 2021. 177 с.
60. Данилов С.А., Товчига О.В., Степанова С.І., Штриголь С.Ю. Лікарські рослини, що мають седативну, анксиолітичну та спряжені види фармакологічної активності, їх біологічно активні речовини та механізми їхньої дії: матеріали III Міжнародного форуму фармацевтичної індустрії «PHARMCompLEX» (25–27 вересня 2012 р., Київ). Київ, 2012. С. 68–86.
61. Linsmaier Eifriede M., Skoog Folke Organic growth factor requirements of tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*. 1965. Vol. 18. P. 100–127. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1965.tb06874.x>.
62. Kanji Ohyama, Yuko Uchida, Norihiko Misawa, Tohru Komano, Minoru Fujita & Tamio Ueno Oil body formation in *Euphorbia tirucalli* L. cell suspension cultures. *Plant Cell Reports*. 1984. Volume 3. P. 21–22. DOI: 10.1007/BF00270222.
63. Masataka Kajikawa, Katsuyuki T. Yamato, Hideya Fukuzawa, Yasuyoshi Sakai, Hidenobu Uchida, Kanji Ohyama, Cloning and characterization of a cDNA encoding b-amylin synthase from petroleum plant *Euphorbia tirucalli* L. *Phytochemistry*. 2005. 66 (15) P. 1759–1766. doi:10.1016/j.phytochem.2005.05.021.
64. Hidenobu Uchida, Hirofumi Yamashita, Toyoaki Anai, Toshiya Muranaka and Kanji Ohyama Agrobacterium-Mediated Transformation of *Euphorbia tirucalli* Callus. *Bioscience, biotechnology and Biochemistry*. 2010. 74(4). P. 851–853. doi: 10.1271/bbb.90783.

65. Larissa Silva de Souza, Letícia C Puziol, Cristina Luz Tosta, Milena L F Bittencourt et al. Analytical methods to access the chemical composition of an *Euphorbia tirucalli* anticancer latex from traditional Brazilian medicine. *Journal of ethnopharmacology*. 2019. Vol. 237. P. 255–265. doi: 10.1016/j.jep.2019.03.041.
66. Carolina G Martins, Marcia H Appel, Débora S S Coutinho, Igor P Soares, et al. Consumption of latex from *Euphorbia tirucalli* L. promotes a reduction of tumor growth and cachexia, and immunomodulation in Walker 256 tumor-bearing rats. *Journal Ethnopharmacology*. 2020. 12;255:112722. doi: 10.1016/j.jep.2020.112722.
67. Bahare Salehi, Marcello Iriti, Sara Vitalini, Hubert Antolak et al. Euphorbia-Derived Natural Products with Potential for Use in Health Maintenance. *Biomolecules*. 2019. 9. 337. P. 1–22. doi:10.3390/biom9080337.
68. Aleixo T.B., Calmon J.R., Falconi A.P., Duarte R.S., et al. Phytochemical screening and investigation of Antimicrobial activity from derivatives of Aveloz (*Euphorbia tirucalli* L.). *SOJ Microbiol Infect Dis*. 2018. 6(2). P. 1–7. Doi: 10.15226/sojmid/6/2/00196.
69. Luís Flávio Souza de Oliveira, Alexandre Meneghello Fuentefria, Fernanda da Silva Klein, Michel Mansur Machado Antifungal activity against *Cryptococcus neoformans* strains and genotoxicity assessment in human leukocyte cells of *Euphorbia tirucalli* L. *Brazilian Journal of microbiology*. 2015. 45(4). P. 1349–55. doi: 10.1590/s1517-83822014000400027.
70. Chanda S.; Baravalia Y. Screening of some plant extracts against some skin diseases caused by oxidative stress and microorganisms. *African Journal Biotechnology*. 2010. Vol. 9 (21). P. 3210–3217.
71. Ashwani Kumar Climate Change: Challenges to Reduce Global Warming and Role of Biofuels. *Climate change, Photosynthesis and Advanced Biofuel (The Role of Biotechnology in the Production of Value-added Plant Bio-products)*. Editors Ashwani Kumar, Yuan-Yeu Yau, Shinjiro Ogita. Springer, 2020. P. 13–54. <https://doi.org/10.1007/978-981-15-5228-1>.
72. Delia Spanò, Francesca Pintus, Claudia Mascia, Mariano Andrea Scorciapino, Mariano Casu, Giovanni Floris, Rosaria Medda Extraction and characterization of a natural rubber from *Euphorbia characias* latex. *Biopolymers*. 2012. Vol. 97. Issue 8. P. 589–594. <https://doi.org/10.1002/bip.22044>
73. Tanguy Jaffré, Roger D. Reeves, Alan J. M. Baker, Henk Schat, Antony van der Ent. The discovery of nickel hyperaccumulation in the New Caledonian tree *Pycnanandra acuminata* 40 years on: an introduction to a Virtual Issue. *New Phytologist*. 2018. 218(2). P. 397–400. <https://doi.org/10.1111/nph.15105>.
74. Lyumugabe L., Kamaliza G., Bajyana E., Thonart P.H.. Microbiological and physico-chemical characteristic of Rwandese traditional beer “Ikigage”. *African Journal of Biotechnology* 2010. Vol. 9 (27). P. 4241–4246.
75. Afaf S. Fahmy, Ahmed M. H. Salem, Mahmoud M. Said Abd El-Hamid, et al. Role of calcium in enhancing the activity and thermal stability of a new cationic peroxidase purified from *Euphorbia tirucalli* latex. *The Egyptian Journal of Biochemistry & Molecular Biology*. 2012. VOL. 30 (№ 2). P. 245–268.
76. Plants For a Future. URL: <https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Euphorbia+tirucalli>.
77. Duke A. James. *Euphorbia tirucalli* L. Euphorbiaceae. Petroleum plant, Aveloz, Milk bush. Handbook of energy crops. Unpublished. 1983. URL: [https://www.hort.purdue.edu/newcrop/duke\\_energy/Euphorbia\\_tirucalli.html](https://www.hort.purdue.edu/newcrop/duke_energy/Euphorbia_tirucalli.html) (дата звернення 24.06.2024).
78. World of Succulents. URL: <https://worldofsucculents.com/grow-care-euphorbia/>
79. UnusualSeeds. URL: <https://unusualseeds.net/euphorbia-tirucalli-the-wonderful-sticks-of-fire-plant/>