

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ БОТАНІЧНИЙ САД ІМЕНІ М. М. ГРИШКА

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

Паращук Олександр Анатолійович

УДК: 582.746.21:581.522.4+581.95(477:292.485)

ДИСЕРТАЦІЯ

**БІОЛОГО-ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН
РОДИНИ RUTACEAE JUSS. ЗА ІНТРОДУКЦІЇ У ПРАВОБЕРЕЖНОМУ
ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ**

091 Біологія

09 Біологія

Подається на здобуття наукового ступеня доктор філософії

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

_____ Паращук О. А.

Науковий керівник: Клименко Юрій Олександрович, доктор
сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник

АНОТАЦІЯ

Паращук О. А. Біолого-екологічні особливості деревних рослин родини Rutaceae Juss. за інтродукції у Правобережному Лісостепу України — кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 «Біологія». Національний ботанічний сад імені М. М. Гришка НАН України, Київ, 2026.

У дисертаційній роботі наведено результати комплексного вивчення біолого-екологічних особливостей та адаптивного потенціалу *Tetradium daniellii* (Benn.) T.G. Hartley в умовах інтродукції у Правобережному Лісостепу України. Дослідження проведено у порівнянні з іншими представниками родини Rutaceae Juss. — *Phellodendron amurense* Rupr., *Ptelea trifoliata* L. та *Zanthoxylum americanum* Mill., що дозволило виявити специфіку їхнього пристосування до сучасних кліматичних трансформацій. Актуальність теми зумовлена необхідністю перегляду існуючого асортименту дендрофлори в умовах глобального потепління та аридизації клімату, які вимагають залучення нових інтродуцентів із високою стійкістю до температурних стресів.

Аналіз таксономічної приналежності об'єктів дослідження підтвердив роди *Tetradium*, *Phellodendron* та *Zanthoxylum* належать до однієї монофілетичної класи. Натомість рід *Ptelea* є представником іншої еволюційної гілки всередині підродини *Zanthoxyloideae*. Вид *T. daniellii* визначено як окрему ранньодиверговану лінію роду. Історичний аналіз залучення таксонів у культуру в Україні показав, що роди *Phellodendron* та *Ptelea* вперше вводились в культуру на початку та всередині XIX ст., *Zanthoxylum* — наприкінці XIX ст., а *Tetradium* — лише ближче до середини XX століття.

На основі багаторічних спостережень з'ясовано, що поточно-кліматичні умови Правобережного Лісостепу за показниками теплозабезпечення повністю відповідають біологічному оптимуму *Zanthoxylum americanum* та *Phellodendron amurense*. Для *T. daniellii* та *Ptelea trifoliata* значення суми активних температур лише в останні десятиліття досягли нижньої межі їхнього екологічного

оптимуму, що безпосередньо корелює із загальною тенденцією до потепління. Водночас за рівнем забезпеченості опадами умови зволоження регіону є стабільно задовільними лише для *Ptelea trifoliata*. Встановлено суттєву диференціацію за тривалістю вегетаційного періоду: найбільш пролонгований цикл вегетації характерний для *T. daniellii* (232 доби з діапазоном 227–239), тоді як найкоротший — для *Phellodendron amurense* (209 діб із діапазоном 202–215).

Уніфікація фенологічних спостережень за допомогою шкали ВВСН дозволила деталізувати сезонну динаміку розвитку рослин, а проведений статистичний аналіз виявив характер кореляційних зв'язків між фенофазами й гідротермічними параметрами регіону. Адаптивна пластичність таксонів виявляється не лише у фенологічних ритмах, а й у специфіці пагоноутворення, де встановлено принципову відмінність у природі поліциклічного росту. Для *Ptelea trifoliata* формування літньої (другої) генерації силептичних пагонів є стабільною біологічною ознакою, що реалізується щорічно. Натомість у *T. daniellii* вторинний ріст має факультативний характер і виявляється переважно у рослин прегенеративного періоду як реакція на надлишкове теплозабезпечення.

Досліджено особливості онтоморфогенезу *T. daniellii* та охарактеризовано етапи його вікового розвитку від проростків до генеративного стану. В умовах Правобережного Лісостепу цей процес відбувається повноцінно, із збереженням характерної гетеробластії та послідовною зміною вікових станів. Проте специфіка регіону інтродукції провокує прискорення темпів розвитку: зафіксовано випадки досягнення рослинами іматурного (*im*) стану вже впродовж першого року життя. Важливим показником реалізації репродуктивного потенціалу визначено морфометричні параметри квіток, плодів та насіння. Для *T. daniellii* виявлено унікальну особливість: життєздатною насіниною у плоді може бути як базальна, так і апікальна. У межах підродини *Zanthoxyleae* простежено поступовий еволюційний перехід від гермафродитизму до дводомності через стадію однодомності, що супроводжується перерозподілом енергетичних ресурсів та зміною репродуктивних стратегій.

Комплексна оцінка адаптивного потенціалу засвідчила достатню та високу стійкість видів до впливу основних абіотичних і біотичних чинників регіону. На основі аналізу водного режиму, анатомії продихового апарату та синтезу вторинних метаболітів встановлено, що рівень резистентності до гідротермічного стресу зростає в ряду: *Zanthoxylum americanum* < *Phellodendron amurense* < *Tetradium daniellii* < *Ptelea trifoliata*. З'ясовано, що динаміка вмісту антоціанів та флавонолів у вегетативних органах є інформативним індикатором фізіологічної відповіді рослин на температурні стреси, а не прямим маркером стійкості. Виявлено статеву диференціацію стійкості: у *Phellodendron amurense* вищу стабільність демонструють маточкові особини, тоді як у *Ptelea trifoliata* — тичинкові.

Попри високу загальну морозостійкість (порогові значення $-25...-30\text{ }^{\circ}\text{C}$), лімітуючим чинником зимівлі рослин *T. daniellii* у прегенеративному стані є здатність тканин протистояти фізіологічній посузі та утримувати вологу під час різких температурних коливань. Мікроморфологічний аналіз вегетативних органів вказує на наявність тонкостінних клітин епідерми листка та незанурених продихів, що є ознаками мезоморфності виду. Дослідження біотичної стійкості показало високу конститутивну резистентність об'єктів до місцевих ентомофагів та патогенів, що зумовлено потужним фітохімічним бар'єром. Специфічні випадки ураження іржею мають локальний характер і вимагають просторової ізоляції насаджень від проміжних господарів інфекції (сосни та злаків).

Проаналізовано хімічні профілі вторинних метаболітів, які формують багаторівневі захисно-сигнальні комплекси. *Ptelea* вирізняється найбільш комплексним профілем із вираженим статевим диморфізмом у летких сполуках, *Phellodendron* — алкалоїдно-лімоноїдною спрямованістю, *Tetradium* — збалансованим поєднанням фурокумаринів, лімоноїдів та флавоноїдів, а *Zanthoxylum* — органоспецифічним розподілом БАР. Встановлено високий алелопатичний потенціал таксонів, зокрема, алелохімікати *Ptelea* та *Phellodendron* діють переважно через водорозчинні інгібітори, виділення рослин *Tetradium* демонструють помірну активність. Виявлено вплив цих видів на

агрофізичні властивості ґрунту та формування специфічного мікробіому ризосфери, що підкреслює їхню роль як трансформаторів ґрунтового середовища.

Підсумкова оцінка декоративності дозволила віднести *T. daniellii* до категорії декоративних рослин із найвищою цінністю, тоді як *Ptelea trifoliata* та *Phellodendron amurense* мають задовільні характеристики. За ступенем натуралізації види розподілено на акліматизовані ергазіофіти (*Tetradium daniellii*, *Zanthoxylum americanum*), ергазіофігофіти (*Phellodendron amurense*) та агріофіти (*Ptelea trifoliata*), які повністю натуралізувалися та можуть становити загрозу для біорізноманіття.

Практичне значення результатів полягає в обґрунтуванні використання *T. daniellii* як високоефективного пізньолітнього медоноса, здатного забезпечити стабільну кормову базу бджільництва у безвзятковий період (липень–серпень). Розроблено рекомендації щодо впровадження досліджених таксонів у практику зеленого будівництва в умовах Правобережного Лісостепу.

Ключові слова: інтродукція рослин, Rutaceae, адаптивний потенціал, сезонний ритм розвитку, шкала ВВСН, вторинні метаболіти, температурний стрес, алелопатична активність, Правобережний Лісостеп.

ABSTRACT

Parashchuk O. A. Biological and ecological characteristics of woody plants of the family Rutaceae Juss. under introduction in the Right-Bank Forest-Steppe of Ukraine. — *Qualification scientific work on the rights of manuscript for the degree of Doctor of Philosophy in specialty 091 "Biology"*. — M. M. Gryshko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2026.

The dissertation presents the results of a comprehensive study on the bio-ecological characteristics and adaptive potential of *Tetradium daniellii* (Benn.) T.G. Hartley under introduction in the Right-Bank Forest-Steppe of Ukraine. The research was conducted in comparison with other representatives of the family Rutaceae Juss.

— *Phellodendron amurense* Rupr., *Ptelea trifoliata* L., and *Zanthoxylum americanum* Mill., which allowed identifying the specifics of their adaptation to modern climatic transformations. The relevance of the topic is determined by the urgent need to revise the existing assortment of dendroflora under conditions of global warming and climate aridization, which require the involvement of new introducents with high resistance to temperature stresses.

Analysis of the taxonomic affiliation of the studied objects confirmed that the genera *Tetradium*, *Phellodendron*, and *Zanthoxylum* belong to a single monophyletic clade. In contrast, the genus *Ptelea* represents another evolutionary branch within the subfamily Zanthoxyloideae. The species *Tetradium daniellii* is identified as a distinct, early-diverged lineage of the genus. Historical analysis of the introduction of these taxons into culture in Ukraine showed that the genera *Phellodendron* and *Ptelea* were first introduced in the early and mid-19th century, *Zanthoxylum* — at the end of the 19th century, and *Tetradium* — only closer to the middle of the 20th century.

Based on long-term observations, it was established that the current climatic conditions of the Right-Bank Forest-Steppe fully correspond to the biological optimum of *Zanthoxylum americanum* and *Phellodendron amurense* in terms of heat availability. For *T. daniellii* and *Ptelea trifoliata*, the accumulated sum of active temperatures has reached the lower limit of their ecological optimum only in recent decades, which directly correlates with the general trend toward warming. At the same time, regarding precipitation levels, the moisture conditions of the region are stably satisfactory only for *Ptelea trifoliata*. Significant differentiation in the duration of the growing season was established: the most prolonged vegetation cycle is characteristic of *T. daniellii* (232 days within a range of 227–239), while the shortest is typical for *Phellodendron amurense* (209 days within a range of 202–215).

The unification of phenological observations using the BBCH scale allowed detailing the seasonal dynamics of plant development, while the performed statistical analysis revealed the nature of correlation links between phenophases and hydrothermic parameters of the region. The adaptive plasticity of the taxons is

manifested not only in phenological rhythms but also in the specifics of shoot formation, where a fundamental difference in the nature of polycyclic growth was established. For *Ptelea trifoliata*, the formation of a summer (second) generation of sylleptic shoots is a stable biological trait realized annually. In contrast, in *Tetradium daniellii*, secondary growth is facultative and occurs predominantly in plants of the pre-generative period as a reaction to excessive heat availability.

The characteristics of the ontomorphogenesis of *Tetradium daniellii* were investigated, and the stages of its age development from seedlings to the generative state were characterized. In the conditions of the Right-Bank Forest-Steppe, this process occurs fully, preserving the characteristic heteroblasty and sequential change of age states. However, the specific features of the introduction region trigger an acceleration of development rates: cases of plants reaching the immature (*im*) state within the first year of life were recorded. Morphometric parameters of flowers, fruits, and seeds were determined as an important indicator of reproductive potential realization. A unique feature was revealed for *Tetradium daniellii*: both basal and apical seeds in the fruit can be viable. Within the subfamily Zanthoxyleae, a gradual evolutionary transition from hermaphroditism to dioecy through the stage of monoecy was traced, accompanied by the redistribution of energy resources and changes in reproductive strategies.

A comprehensive assessment of the adaptive potential demonstrated sufficient and high resistance of the species to the impact of the main abiotic and biotic factors of the region. Based on the analysis of water regime, stomatal apparatus anatomy, and the synthesis of secondary metabolites, it was established that the level of resistance to hydrothermic stress increases in the following order: *Zanthoxylum americanum* < *Phellodendron amurense* < *Tetradium daniellii* < *Ptelea trifoliata*. It was found that the dynamics of anthocyanin and flavonol content in vegetative organs serves as an informative indicator of the physiological response of plants to temperature stresses rather than a direct marker of resistance. Sexual differentiation of resistance was revealed: in *Phellodendron amurense*, pistillate individuals demonstrate higher stability, whereas in *Ptelea trifoliata*, staminate ones do.

Despite high overall frost resistance (threshold values of $-25...-30\text{ }^{\circ}\text{C}$), the limiting factor for wintering of *Tetradium daniellii* plants in the pre-generative state is the capacity of tissues to withstand physiological drought and retain moisture during sharp temperature fluctuations. Micromorphological analysis of vegetative organs indicates the presence of thin-walled leaf epidermis cells and non-sunken stomata, which are markers of the species' mesomorphic nature. The study of biotic resistance showed high constitutive resistance of the objects to local entomophages and pathogens, due to a powerful phytochemical barrier. Specific cases of rust infection are local in nature and require spatial isolation of plantations from intermediate hosts of infection (pine and grasses).

The chemical profiles of secondary metabolites that form multilevel protective-signaling complexes were analyzed. *Ptelea* is distinguished by the most comprehensive profile with a pronounced sexual dimorphism in volatile compounds, *Phellodendron* — by an alkaloid-limonoid orientation, *Tetradium* — by a balanced combination of furocoumarins, limonoids, and flavonoids, and *Zanthoxylum* — by an organ-specific distribution of biologically active substances. A high allelopathic potential of the taxons was established; in particular, the allelochemicals of *Ptelea* and *Phellodendron* act primarily through water-soluble inhibitors, while the excretions of *Tetradium* plants demonstrate moderate activity. The influence of these species on the agrophysical properties of soil and the formation of a specific rhizosphere microbiome was revealed, highlighting their role as transformers of the soil environment.

The final evaluation of decorativeness allowed classifying *Tetradium daniellii* into the category of decorative plants with the highest value, whereas *Ptelea trifoliata* and *Phellodendron amurense* possess satisfactory characteristics. According to the degree of naturalization, the species are classified into acclimated ergasiophytes (*Tetradium daniellii*, *Zanthoxylum americanum*), ergasiophygophytes (*Phellodendron amurense*), and agriophytes (*Ptelea trifoliata*), which have fully naturalized and may pose a threat to biodiversity.

The practical significance of the results lies in justifying the use of *Tetradium daniellii* as a highly efficient late-summer-blooming honey plant capable of providing a stable foraging resource for beekeeping during the dearth period (July–August). Recommendations were developed for the introduction of the studied taxons into green management practices in the conditions of the Right-Bank Forest-Steppe.

Keywords: *plant introduction, Rutaceae, adaptive potential, seasonal development, BBCH scale, secondary metabolites, temperature stress, allelopathic activity, Right-Bank Forest-Steppe.*

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті в наукових фахових виданнях:

1. Phenological observations in dendrological collections: motivation for the use of the universal coding “BBCH scale” / O. Pokhylchenko et al. *Journal of Native and Alien Plant Studies*. 2024. №. 20. P. 176–197. DOI: <https://doi.org/10.37555/2707-3114.20.2024.318688>
2. Паращук О. *Tetradium* Lour. (Rutaceae Juss.) в дендрологічних колекціях та потенціал роду для культивування. *Біорізноманіття, екологія та експериментальна біологія*. 2025. Т. 27. № 1. С. 6–21. DOI: <https://doi.org/10.34142/2708-5848.2025.27.1.01>
3. Паращук О. А., Кругляк Ю. М. Комплексна оцінка посухостійкості видів деревних рослин родини Rutaceae Juss. у дендрарії Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України. *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи)*. 2025. Т. 17. № 3. С. 397–410. DOI: <https://doi.org/10.31861/biosystems2025.03.397>
4. Паращук О., Левон В. Вміст антоціанів та флавонолів у листі представників родини Rutaceae Juss як маркери стресостійкості. *Journal of Native and Alien Plant Studies*. 2025. № 21. С. 187–200. DOI: <https://doi.org/10.37555/2707-3114.21.2025.346435>

Матеріали наукових конференцій:

1. Особливості морфології плодів та насіння *Tetradium daniellii* (Benn.) T.G. Hartley (Rutaceae Juss.) / О. Паращук та ін. *Об'єкти природно-заповідного фонду України: сучасний стан та шляхи забезпечення ефективної їх діяльності* : матеріали Всеукр. наук.-практ. конф., м. Канів., 27–28 черв.–1 жовт., 2024 р. Канів, 2024. С. 119–123. URL: <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:273737626> (дата звернення: 04.03.2026).
2. Паращук О. А. Особливості онтоморфогенезу *Tetradium daniellii* (Benn). *PLANTA+*. *Наука, практика та освіта* : матеріали VI наук.-практ. конф. з міжнар. участю., м. Київ, 23 січ., 2026 р. Київ, 2026. Т. 1. С. 16–19.
3. Паращук О. А. Морфолого-анатомічна характеристика листків *Tetradium daniellii* (Benn.). *Традиційні та інноваційні підходи до наукових досліджень* : зб. наук. пр. з матеріалами X Міжнар. наук. конф., м. Луцьк, 26 груд., 2025 р. Вінниця, 2025. С. 253–255. [DOI 10.62731/mcnd-26.12.2025](https://doi.org/10.62731/mcnd-26.12.2025)
4. Вікові особливості потенційної морозостійкості *Tetradium daniellii* в умовах лабораторного проморожування / О. А. Паращук та ін. *Біологічні дослідження: матеріали XVII Всеукр. наук.-практ. конф., м. Житомир, 5–6 трав. 2026 р.* Житомир, 2026. С. 34–38.

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ	15
ВСТУП	16
РОЗДІЛ 1. ТЕОРЕТИЧНІ ПЕРЕДУМОВИ ДОСЛІДЖЕННЯ TETRADIMUM LOUR. ТА СПОРІДНЕНИХ РОДІВ У ПРАВОБЕРЕЖНОМУ ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ	23
1.1. Систематичне положення та порівняльний аналіз еколого-кліматичних умов природних ареалів досліджуваних родів родини Rutaceae і району інтродукції.....	23
1.2. Біологія розвитку, морфогенез, ботанічна характеристика <i>Tetradium daniellii</i> , <i>Phellodendron amurense</i> , <i>Ptelea trifoliata</i> , <i>Zanthoxylum americanum</i>	38
1.3. Фізіолого-біохімічна характеристика дослідних видів рослин	49
1.4. Історична ретроспектива інтродукційного процесу та господарське значення представників рослин Rutaceae Jass.	58
ВИСНОВКИ	66
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	69
2.1. Об'єкти та база досліджень	69
2.2. Природно-кліматичні умови району досліджень	70
2.3. Методика морфологічних та фізіологічних досліджень	74
2.4. Методика біохімічних та алелопатичних досліджень	76
ВИСНОВКИ	79
РОЗДІЛ 3. ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ RUTACEAE У ПРАВОБЕРЕЖНОМУ ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ	80
3.1. Аналіз впливу температурного режиму на сезонний розвиток досліджуваних видів рослин	80
3.2. Сезонна та річна динаміка приросту пагонів <i>Tetradium daniellii</i> , <i>Phellodendron amurense</i> , <i>Ptelea trifoliata</i> , <i>Zanthoxylum americanum</i>	97
3.3. Репродуктивна здатність <i>Tetradium daniellii</i> , <i>Phellodendron amurense</i> , <i>Ptelea trifoliata</i> , <i>Zanthoxylum americanum</i>	101
3.3.1. Особливості будови квітки досліджених видів рослин.	103
3.3.2. Етапи формування насіння, вплив зовнішніх умов на їх проходження. Діагностика життєздатності насіння.	114
3.4. Особливості онтоморфогенезу <i>Tetradium daniellii</i>	126

3.4.1. Морфолого-анатомічна характеристика листків <i>Tetradium daniellii</i> .	131
ВИСНОВКИ.....	133
РОЗДІЛ 4. ЕКОЛОГІЧНА ТА ДЕКОРАТИВНА ХАРАКТЕРИСТИКА <i>TETRADIUM, PHELLODENDRON, PTELEA, ZANTHOXYLUM</i> У ПРАВОБЕРЕЖНОМУ ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ.....	137
4.1.1. Визначення фактичної посухостійкості	138
4.1.2. Визначення водного режиму листя.....	141
4.1.3. Анатомічні особливості продихового апарату у зв'язку з псухостійкістю.....	146
4.2. Зимо- та морозостійкість	148
4.3. Вміст антоціанів та флавонолів у вегетативних органах як індикатор стресу.	155
4.4. Стійкість до шкідників і хвороб	158
4.5. Комплексна оцінка декоративності та перспективи використання в озелененні.....	162
4.6. Ступені натуралізації та оцінка потенційної інвазійної спроможності деревних інтродуцентів родини Rutaceae	163
ВИСНОВКИ.....	171
РОЗДІЛ 5. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ RUTACEAE JUSS.....	176
5.1. Біохімічна стратегія стійкості досліджених видів рослин	176
5.2. Прояв алелопатичної активності у досліджених видів рослин	182
ВИСНОВКИ.....	189
ВИСНОВОК.....	192
ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ	195
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	197
Додаток А.	223
Додаток Б.	226
Додаток В.....	228
Додаток Г.	230
Додаток Д.	231
Додаток Е.....	232

Додаток Ж.....	233
Додаток И.	234
Додаток К.....	236
Додаток Л.	238
Додаток М.....	240
Додаток Н.	242
Додаток П.	244
Додаток Р.	245
Додаток С.....	246
Перелік опублікованих праць за темою дисертації.....	246

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

ВВСН 00–99 — міжнародна уніфікована система кодування фенологічних фаз розвитку рослин та числові коди фенологічних стадій розвитку;

ГТК — гідротермічний коефіцієнт (за Г. Т. Селяніновим);

в. р. м. — вище рівня моря;

Вікові стани (за А. О. Урановим):

p — проростки;

j — ювенільний стан;

im — іматурний стан;

v — віргінільний стан;

g — генеративний стан;

t — критерій достовірності Стюдента;

p — рівень статистичної значущості;

♂ — тичинкові рослини;

♀ — маточкові рослини;

ГТК — гідротермічний коефіцієнт (за Г. Т. Селяніновим);

Me — медіана;

M — вибіркове середнє;

SD — стандартне відхилення вибірки;

SEM — стандартна похибка середнього;

$\sum T_{\text{акт}} \text{ } ^\circ\text{C}$ — сума активних температур;

$\sum T_{\text{еф}} \text{ } ^\circ\text{C}$ — сума ефективних температур;

ВСТУП

Сучасний етап розвитку інтродукційної науки характеризується активним пошуком та впровадженням нових видів рослин, здатних ефективно функціонувати в умовах глобальних кліматичних змін. Серед перспективних об'єктів для збагачення дендрофлори України особливе місце посідають представники родини Rutaceae Juss., які поєднують у собі високу декоративність, медоносні властивості та значний вміст біологічно активних сполук. Комплексне вивчення біолого-екологічних особливостей та адаптивного потенціалу *Tetradium daniellii* та інших видів родини у Правобережному Лісостепу України є необхідною умовою для їхнього успішного використання в озелененні та суміжних галузях господарства.

Актуальність теми. Глобальне потепління та аридизація клімату, що особливо виражені у зоні Правобережного Лісостепу України, зумовлюють необхідність перегляду існуючого асортименту дендрофлори. Погіршення стану традиційних лісоутворюючих та декоративних видів вимагає залучення нових інтродуцентів, що відзначаються високою адаптивністю до температурних стресів та посухи.

Представники родини Rutaceae Juss., зокрема *Tetradium daniellii* та *Zanthoxylum americanum*, є перспективними для збагачення культурної флори регіону. Вони характеризуються комплексом господарсько-цінних ознак: високою декоративністю, стійкістю та специфічними біохімічними особливостями. При цьому актуальності набуває вивчення *Tetradium daniellii* як високоефективного пізньолітнього нектароноса, здатного забезпечити стабільну кормову базу бджільництва у безвзятковий період.

Попри тривалу історію культивування окремих видів Rutaceae (*Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata*), комплексні дослідження адаптивного потенціалу менш поширених видів, таких як *Tetradium daniellii* та *Zanthoxylum americanum*, у Правобережному Лісостепу залишалися фрагментарними.

Відсутність детальних даних щодо їхнього онтоморфогенезу, сезонних ритмів розвитку та механізмів статевого диморфізму у процесах адаптації стримує широке впровадження цих видів у практику зеленого будівництва та лісомеліорації.

Отже, необхідність теоретичного обґрунтування та розробки практичних рекомендацій щодо культивування та використання представників родини Rutaceae в умовах Правобережного Лісостепу України визначає актуальність обраного напрямку досліджень.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконувалась в рамках наступних наукових тем відділу дендрології Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України: 402-ДЕН „Стійкість деревних рослин та їх угруповань до дії абіотичних і біотичних чинників в екосистемах м. Києва” (номер держреєстрації 0120U000087, термін виконання 2019 – 2024 рр.) та 417-ДЕН „Стійкість та адаптаційний потенціал інтродукованих та аборигенних деревних рослин в умовах урбогенезу” (номер держреєстрації 0125U000453, термін виконання 2025– 2029 рр.)

Мета дослідження — з'ясувати адаптивний потенціал *Tetradium daniellii* (Benn.) T.G. Hartley за умов інтродукції у Правобережному Лісостепу України на основі комплексного вивчення біолого-екологічних особливостей, репродуктивної здатності та фізіолого-біохімічних показників у порівнянні з іншими представниками родини Rutaceae Juss.

Для досягнення поставленої мети необхідно було виконати наступні завдання:

1. Дослідити за літературними відомостями історію інтродукції представників родів *Tetradium* Lour., *Phellodendron* Rupr., *Ptelea* L. та *Zanthoxylum* L. в Україні.
2. Дослідити особливості сезонного ритму розвитку дослідних видів з кодифікацією фаз за міжнародною шкалою ВВСН та виявити кореляційні

зв'язки між фенофазами й гідротермічними чинниками середовища.

3. Дослідити морфолого-анатомічні характеристики квіток, плодів та насіння, оцінити репродуктивну здатність рослин в умовах інтродукції.
4. Вивчити особливості онтоморфогенезу *Tetradium daniellii* та охарактеризувати основні етапи вікового розвитку рослин від проростків до генеративного стану.
5. Визначити рівень екологічної стійкості (зимостійкість, посухостійкість, стійкість до збудників хвороб та шкідників) дослідних видів та виявити лімітуючі чинники їх адаптації.
6. Встановити фізіолого-біохімічні особливості адаптації досліджуваних видів рослин родини Rutaceae до дії стресових чинників за показниками вмісту антоціанів та флавонолів.
7. Визначити алелопатичну активність представників родини Rutaceae як складову їхнього екологічного потенціалу в нових умовах.
8. Оцінити ступені натуралізації та потенційну інвазійну спроможність представників досліджуваних родів у Правобережному Лісостепу України.
9. Обґрунтувати практичні рекомендації щодо використання *Tetradium daniellii* та інших видів родини Rutaceae в озелененні, лісомеліорації та як цінних медоносних культур.

Об'єкт дослідження: процеси інтродукції та адаптації *Tetradium daniellii* (Benn.) T.G. Hartley та інших видів родини Rutaceae Juss. (*Phellodendron amurense* Rupr., *Ptelea trifoliata* L., *Zanthoxylum americanum* Mill.) в екологічних умовах Правобережного Лісостепу України.

Предмет дослідження: біологічні та екологічні особливості, сезонний ритм розвитку, репродуктивна здатність, онтоморфогенез, фізіолого-біохімічні показники стресостійкості та інвазійний потенціал *Tetradium daniellii* у порівнянні з іншими представниками родини Rutaceae.

Методи дослідження: Для реалізації поставленої мети було використано комплекс методів: порівняльний, фенологічний, морфолого-анатомічний, екологічний, кліматологічний, фізіолого-біохімічний, статистичний.

Наукова новизна отриманих результатів. Уперше одержано оригінальні комплексні дані щодо біолого-екологічних особливостей та адаптивного потенціалу представників деревних рослин родини Rutaceae Juss. — *Tetradium daniellii* (Benn.) T.G.Hartley, *Phellodendron amurense* Rupr., *Ptelea trifoliata* L. та *Zanthoxylum americanum* Mill., за умов інтродукції у Правобережному Лісостепу України.

Встановлено особливості сезонного ритму росту й розвитку досліджених видів рослин шляхом адаптації уніфікованої шкали ВВСН та ідентифікації ключових фенологічних фаз. Виявлено залежність проходження цих етапів від гідротермічних умов регіону. Початок вегетації більшості видів настає у III декаді березня — I декаді квітня за накопичення суми ефективних температур вище $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$, яка варіює в межах $67\text{--}103\text{ }^{\circ}\text{C}$, залежно від виду, і лише для *Tetradium daniellii* індукується стійким переходом середньодобової температури $+8,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ протягом щонайменше 5 діб.

Дослідження анатомічної будови квіток видів рослин засвідчили, що попри міжвидові відмінності вони є морфологічно двостатевими, але функціонально — одностатевими. Проте у тичинкових рослин *Phellodendron amurense* внаслідок дії знижених температур (заморозків) під час формування генеративних органів виявлено ознаки тимчасової однодомності, результатом чого стало формування поодиноких плодів.

Визначено стадії онтоморфогенезу рослин *Tetradium daniellii* та виявлено експлерентний характер його життєвої стратегії. Встановлено, що в умовах інтродукції до 37% особин виявляють лабільність розвитку, яка проявляється у прискоренні темпів онтоморфогенезу.

У ролі індикаторів комплексної стійкості видів до посухи доцільно розглядати параметри водного режиму, морфометричні характеристики

продихового апарату листків, а також механізми регуляції репродуктивного зусилля.

З'ясовано, що динаміка вмісту вторинних метаболітів (антоціанів та флавонолів) у вегетативних органах досліджених видів є індикатором інтенсивності температурного стресу, а не прямим маркером стійкості. При цьому в літній період вищий рівень чутливості до впливу високих температур виявили у тичинкових рослин *Ptelea trifoliata* та маточкових рослин *Phellodendron amurense*. Натомість у зимовий період рівень чутливості до дії низьких температур виявився стабільно вищим у маточкових рослин цих видів.

Доведено роль корневих ексудатів досліджених видів рослин як вагомого чинника успішної адаптації в антропогенно змінених екосистемах. Вперше змодельовано інвазійні ризики досліджуваних видів рослин, оцінено їхні ступені натуралізації та визначено роль видоспецифічної алелопатичної активності екстрактів з різних частин рослин у процесах експансії в місцевих екосистемах. Встановлено, що маточкові рослини функціонують як активні покращувачі ґрунтових умов, тоді як тичинкові забезпечують алелопатичну експансію завдяки продукуванню фітотоксинів. Обґрунтовано необхідність обмеження використання рослин *Ptelea trifoliata* у відкритих ландшафтах через її доведену інвазійну небезпеку для аборигенної флори.

Практичне значення одержаних результатів. Одержані результати становлять наукову основу для раціонального використання та контролю поширення видів родини Rutaceae Juss. в умовах Правобережного Лісостепу України. На основі комплексного аналізу фізіолого-біохімічних показників доведено доцільність диференційованого підходу до вибору асортименту для об'єктів зеленого будівництва. Зокрема, встановлено, що вищою стійкістю до гідротермічного стресу відзначаються маточкові особини *Phellodendron amurense* та тичинкові особини *Ptelea trifoliata*, що слід враховувати при формуванні стійких насаджень у регіоні. Водночас виявлений високий інвазійний статус *Ptelea trifoliata* (агіофіт) дозволив обґрунтувати необхідність суворого

обмеження її використання у відкритих ландшафтах задля збереження місцевого біорізноманіття. Одержані дані щодо біолого-екологічних особливостей *Tetradium daniellii* підтверджують його високу перспективність як нектароносною культури, здатної заповнити безвзятковий період у липні–серпні, що має стратегічне значення для підтримки кормової бази бджільництва. Результати оцінки адаптивного потенціалу та алелопатичної активності видів стали підґрунтям для наукового обґрунтування необхідності запровадження постійного екологічного моніторингу за насадженнями інтродуцентів, що перебувають на різних стадіях натуралізації, з метою прогнозування та запобігання їхній можливій експансії в умовах кліматичної трансформації регіону.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним завершеним науковим дослідженням, в якому проаналізовано та узагальнено оригінальні матеріали. Автор є основним виконавцем на всіх етапах: під час опрацювання літературних джерел, проведення польових та лабораторних досліджень. Дисертаційна робота виконана впродовж 2022-2026 рр. Результати досліджень відображено автором у дисертаційній роботі та наукових працях, де права співавторів не порушено.

Апробація результатів дисертації. Зроблено доповідь на Всеукраїнській науково-практичній конференції «Об’єкти природно-заповідного фонду України: сучасний стан та шляхи забезпечення ефективної їх діяльності» (м. Київ, 27–28 червня (1 жовтня) 2024 р.).

Взято участь в наукових конференціях, заочно: VI науково-практична конференція з міжнародною участю «PLANTA+. НАУКА, ПРАКТИКА ТА ОСВІТА» (Київ, 23 січня 2026 р.); X міжнародна наукова конференція «Традиційні та інноваційні підходи до наукових досліджень» (м. Луцьк, 26 грудня 2025р.); XVII Всеукраїнська науково-практична конференція «Біологічні дослідження – 2026» (м. Житомир, 05-06 травня 2026 р.).

Публікації. За матеріалами досліджень опубліковано 5 наукових праць включених до переліку фахових наукових видань України, з-поміж них 1 самостійна.

Структура та обсяг дисертації. Дисертація складається зі вступу, п'яти розділів, висновку, практичних рекомендацій, списку використаних джерел та 14 додатків. Загальний обсяг дисертаційної роботи становить 246 сторінок комп'ютерного тексту, з яких основний текст займає 181 сторінку. Робота ілюстрована 76 рисунками та містить 15 таблиць. Список використаних джерел включає 241 найменувань, із них 73 — латиницею.

РОЗДІЛ 1. ТЕОРЕТИЧНІ ПЕРЕДУМОВИ ДОСЛІДЖЕННЯ *TETRADIUM* LOUR. ТА СПОРІДНЕНИХ РОДІВ У ПРАВОБЕРЕЖНОМУ ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Зміна кліматичних умов та зростаюче антропогенне навантаження вимагають перегляду традиційного асортименту деревних рослин у Правобережному Лісостепу України. Представники родини Rutaceae демонструють значний адаптивний потенціал, проте їхнє ефективне та безпечне використання неможливе без розуміння глибинних механізмів їхньої життєдіяльності. Цей розділ є теоретичним фундаментом дослідження: він синтезує сучасні дані щодо еволюційної історії, особливостей репродуктивної біології та фізіологічної пластичності досліджуваних родів, дозволяючи виявити критичні прогалини в існуючих знаннях та обґрунтувати напрями власних експериментів.

1.1. Систематичне положення та порівняльний аналіз еколого-кліматичних умов природних ареалів досліджуваних родів родини Rutaceae і району інтродукції

Сучасне уявлення про систематичне положення родів, до яких відносяться досліджені види, ґрунтується на праці Appelhans et al. (2021), зокрема: **Клас:** Equisetopsida → **Підклас:** Magnoliidae → **Порядок:** Sapindales Juss. ex Bercht. & J. Presl (1820) → **Родина:** Rutaceae Juss. (1789) → **Підродина:** Zanthoxyloideae A. Juss. ex Arn. (1831) → **Роди:** *Tetradium* Lour. (1790), *Phellodendron* Rupr. (1857), *Ptelea* L. (1753), *Zanthoxylum* L. (1753)

Історично лише *Tetradium trichotomum* Lour. був описаний одразу під цією родовою назвою в 1790 р. Більшість інших видів тривалий час розглядалися у складі роду *Euodia* J.R. Forst. & G. Forst. (або *Ampacus* чи *Zanthoxylum*). В ботанічній літературі сформувалася стійка традиція паралельного вживання двох варіантів написання родової назви: оригінального *Euodia* (від грец. *eu* – «добрий» та *odia* – «запах», що вказує на аромат листків) та пізнішого орфографічного варіанту *Evodia*, який набув значного поширення у європейській дендрології та

садівництві. Лише у фундаментальній ревізії Т. Г. Хартлі (Hartley, 1981) було виокремлено *Tetradium* в окремий рід.

Згідно POWO (2025), рід *Tetradium* включає 9 визнаних видів:

1. *Tetradium austrosinense* (Hand.-Mazz.) T.G.Hartley (1981),
2. *Tetradium calcicola* (Chun ex C.C.Huang) T.G.Hartley (1981),
3. *Tetradium daniellii* (Benn.) T.G.Hartley (1981),
4. *Tetradium fraxinifolium* (Hook.) T.G.Hartley (1981),
5. *Tetradium glabrifolium* (Champ. ex Benth.) T.G.Hartley (1981),
6. *Tetradium ruticarpum* (A.Juss.) T.G.Hartley (1981),
7. *Tetradium sambucinum* (Blume) T.G.Hartley (1981),
8. *Tetradium sumatranum* T.G.Hartley (1981),
9. *Tetradium trichotomum* Lour. (1790).

За даними Ang et al. (2024), очікується приєднання ще одного виду — *Tetradium celebicum* (Koord.) T.G.Hartley ex Brambach & Appelhans.

В інтродукційній флорі України рід представлений лише одним видом — *Tetradium daniellii* (Benn.) T.G. Hartley. У науковій літературі та ботанічних колекціях цей таксон часто фігурує під синонімічними назвами: *Evodia daniellii* (Benn.) Hemsl., *Euodia hupehensis* Dode або *Euodia henryi* Dode.

Рід *Phellodendron* був описаний Ф. Рупрехтом у 1857 р. (Ruprecht, 1857). Історично рід налічував до 16 видів та 15 внутрішньовидових таксонів, виділених на основі географічної ізоляції та незначних морфологічних варіацій (опушення листків, товщина коркового шару). Проте критична таксономічна ревізія Ma et al. (2006), що базувалася на аналізі популяцій у Китаї, Японії та Росії, довела відсутність репродуктивних бар'єрів та стабільних морфологічних відмінностей між більшістю описаних таксонів. На сьогодні валідними визнаються лише два види: *Phellodendron amurense* Rupr. (1857) та *Phellodendron chinense* C.K.Schneid. (1907). В Україні поширеним є *Phellodendron amurense*.

Рід *Ptelea* є ендемічним для Північної Америки та характеризується значною історичною таксономічною фрагментацією. У другій половині XIX —

на початку XX століття морфологічно відокремлені популяції нерідко описували як окремі види, зокрема *P. aptera* Parry (1884) та *P. crenulata* Greene (1888).

За ресурсом POWO (2025) рід *Ptelea* L. включає три визнані види: *Ptelea aptera* Parry (1884), *Ptelea crenulata* Greene (1888) та *Ptelea trifoliata* L. (1753). В Україні поширена лише *Ptelea trifoliata*.

Ptelea trifoliata L., описана Ліннеєм у 1753 р., є найпоширенішим видом роду. Ареал охоплює східну, центральну та південно-західну частини Північної Америки. Вид характеризується високою морфологічною мінливістю, що ускладнює його таксономічну інтерпретацію. Bailey зафіксувала 14 синонімів лише для підвиду *subsp. trifoliata* (Bailey, 1962). Skornia та співавтори показали, що підвиди та варієтети утворюють безперервний морфологічний градієнт. Автори пропонують скоротити кількість інфраспецифічних таксонів (Skornia et al., 2015).

Рід *Zanthoxylum* L. налічує 235 видів, переважно пантропічних (POWO, 2025). У помірному поясі природно трапляються лише окремі види, зокрема *Zanthoxylum americanum* Mill. (1768), абориген Північної Америки. Рід був уперше описаний Ліннеєм (1753). В Україні найчастіше культивується *Zanthoxylum americanum*, переважно в ботанічних садах і дендропарках. Інші види трапляються поодинокі.

Філогенез. Найдавніші викопні представники роду *Tetradium* датуються верхнім олігоценом (Huang et al., 2021). Сучасні молекулярно-філогенетичні дослідження остаточно спростували близьку спорідненість *Tetradium* з родом *Euodia* sensu stricto, довівши їхню належність до різних еволюційних ліній. Натомість підтверджено, що *Tetradium* і *Phellodendron* утворюють сестринські роди (рис. 1.1) (Ang et al., 2024).

У межах самого роду *Tetradium* виділяють п'ять основних еволюційних ліній: чотири клади та окрему, найбільш ранньодиверговану гілку виду *T. daniellii*.

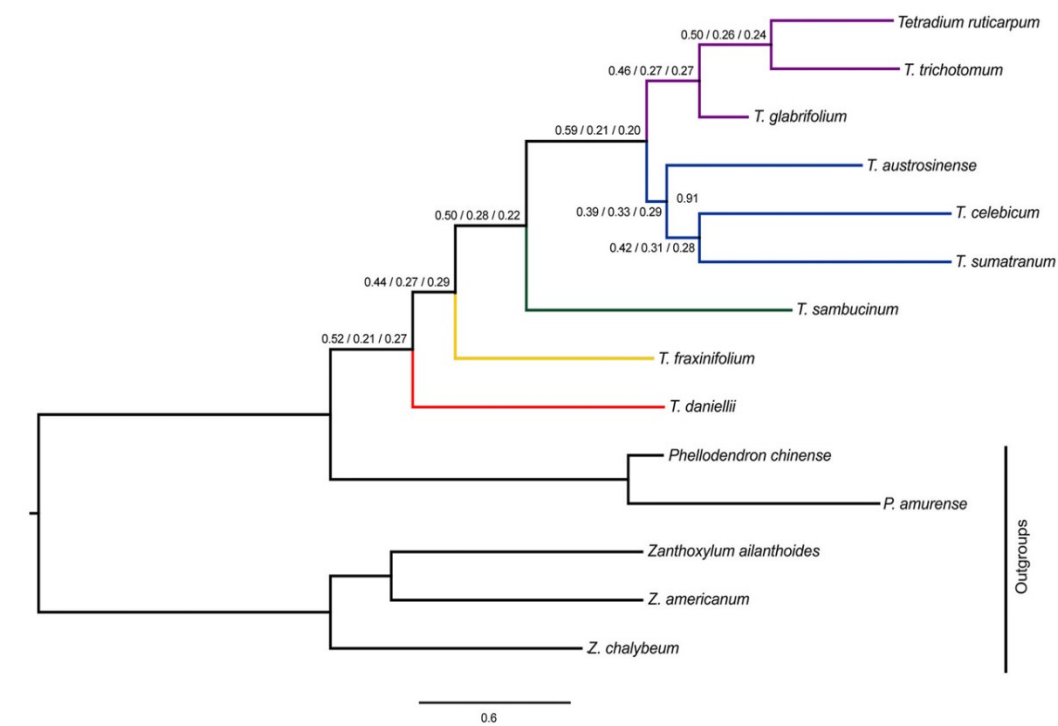


Рис. 1.1. Філогенетичне дерево роду *Tetradium* та споріднених родів *Phellodendron* і *Zanthoxylum* (Ang et al., 2024)

Ключовим вектором еволюційних змін у роді *Tetradium* стало зменшення насінних зачатків у зав'язі, що корелює з поширенням видів від помірних широт до тропіків і розглядається як адаптація до змін умов середовища. Аналіз морфологічних ознак у контексті сучасної молекулярної філогенії дозволяє виділити послідовний ряд трансформації насінних зачатків. Плезіоморфний стан характеризується наявністю двох стабільних насінних зачатків у кожному локулі зав'язі, які розвиваються у повноцінне насіння, що властиво базальним групам *T. fraxinifolium* та *T. sambucinum*. На проміжному етапі відбувається часткова функціональна редукція, коли у локулі (гнізді зав'язі) зберігається пара зачатків нормального розміру, проте один із них втрачає життєздатність і не формує зародка, як у групі *T. daniellii*. Етап морфологічної рудиментації полягає у подальшій редукції, де один зачаток стає життєздатним, а другий абортуюється і зберігається у плоді як рудимент, що характерно для груп *T. glabrifolium*, *T. ruticarpum* та *T. trichotomum*. Найбільш еволюційно просунутий апоморфний стан полягає у повній втраті другого зачатка на етапі закладання, внаслідок чого

у гнізді зав'язі груп *T. austrosinense*, *T. sumatranum* та *T. celebicum* формується виключно один насінний зачаток.

Окрім кількості насіння, важливим таксономічним маркером є структура насінної оболонки. У більшості видів *Tetradium* насіння має губчастий зовнішній шар і тверду внутрішню оболонку (склеротесту). Винятком є *T. daniellii* та *T. calcicolum*, у яких губчастий зовнішній шар вторинно втрачений (Hartley, 1981).

Еволюційна історія родів *Tetradium*, *Phellodendron* та *Zanthoxylum* пов'язана з формуванням так званої умовної групи «прото-Рутових», яка виникла наприкінці крейдяного періоду або на початку палеоцену (приблизно 66 млн років тому) (Ng et al., 1987). Тепер ці роди, а також рід *Ptelea*, об'єднуються у велику монофілетичну групу (підродина *Zanthoxyloideae*), яка охоплює переважно азійські, австралійські та тихоокеанські таксони (Appelhans et al., 2021). Хоча розходження цих родів відбулося відносно швидко, подальші темпи їхньої еволюції та адаптивні стратегії суттєво різнилися.

Рід *Zanthoxylum* має одне з найдавніших походжень у межах *proto-Rutaceae*: початок його дивергенції датується раннім еоценом, приблизно 50 млн років тому. Подальша внутрішня диверсифікація роду – тобто формування основних еволюційних ліній і сучасних груп видів – відбувалася у межах приблизно 50–23 млн років тому. Еволюція фолікулярних плодів пов'язана з адаптацією до поширення в тропічних екосистемах. Біогеографічні реконструкції свідчать про складну історію міграцій *Zanthoxylum* між Євразією та Північною Америкою через Північно-Атлантичний та Берингійський міграційні коридори (Appelhans et al., 2018; Kubitzki, 2011).

Рід *Tetradium* почав активно диверсифікуватися пізніше – у пізньому олігоцені та середньому міоцені (~20 млн років тому), розвиваючи механізми редукції насіння як прогресивну ознаку (Appelhans et al. 2018).

За даними Chen et al. (2025), сучасна еволюційна лінія роду *Phellodendron* сформувалася приблизно 21 млн років тому, коли відбулося розходження зі спорідненим родом *Zanthoxylum*. Ця подія позначає початок диверсифікації роду

Phellodendron. Їого ключовими еволюційними рисами стали формування товстої коркової кори та адаптація до прохолодного клімату Східної Азії; філогенетичні дані підтверджують давню ізоляцію північних і південних ліній роду (Zhang et al., 2008; Yang et al., 2017). Поява роду *Ptelea* у викопному літописі припадає на міоцен (Call & Dilcher, 1995). Рід *Ptelea* розвивався відокремленим еволюційним шляхом, що супроводжувався специфічними адаптаціями до помірного клімату, зокрема редукцією ендосперму в насінні (Appelhans et al., 2021).

Роди *Tetradium*, *Phellodendron*, *Ptelea* та *Zanthoxylum* охоплюють широкий спектр географічних зон – від тропічних лісів Південно-Східної Азії до помірних регіонів Північної Америки. Їхні представники демонструють адаптацію до різних біомів, включаючи тропічні дощові ліси, помірні листяні ліси, чапараль, та прерії.

Більшість видів роду *Tetradium* Lour зростають у тропічному або субтропічному кліматичних поясах, переважно в добре дренованих лісах на висотах від 0 до 3200 м над рівнем моря (рис. 1.2).

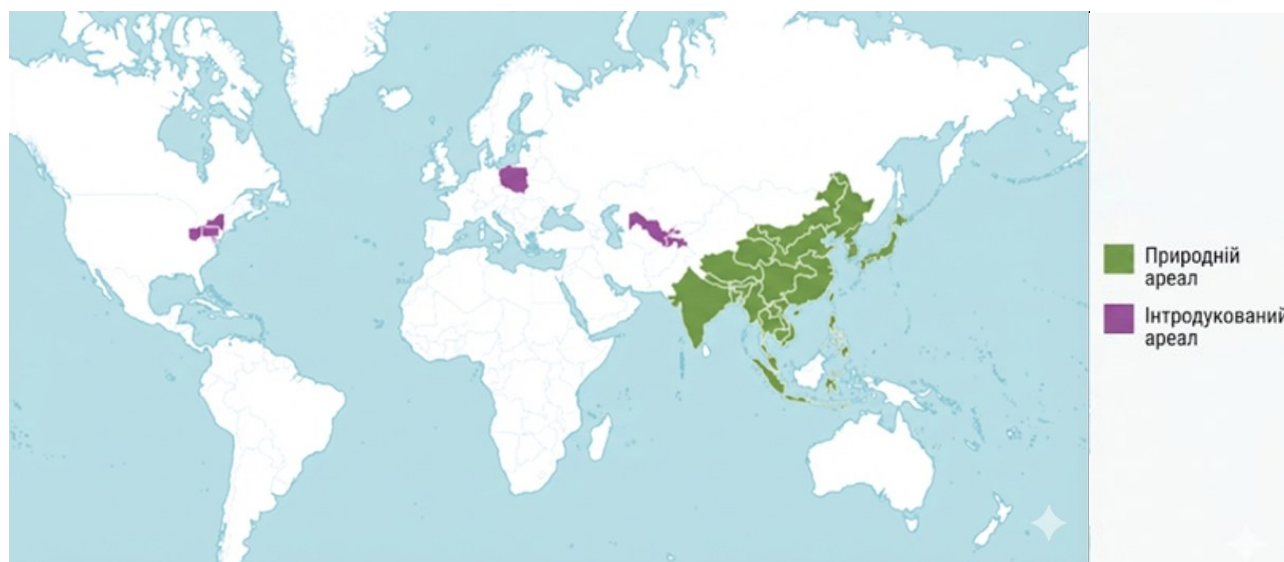


Рис. 1.2. Природний та інтродукований ареали роду *Tetradium* Lour Згідно ресурсу POWO, 2026

Аналіз умов зростання представників роду *Tetradium* та використання платформи Climate Assessment Tool (CAT) дозволив виділити кілька видів для перспективи інтродукції в умовах Києва (*T. ruticarpum*, *T. trichotomum*, *T.*

glabrifolium, *T. fraxinifolium* та *T. austrosinense*), проте лише за умови додаткового захисту взимку та забезпечення відповідної норми вологи влітку (Паращук, 2025b). Найбільш перспективним є вид *T. daniellii*, який демонструє адаптацію до умов помірного клімату (додаток А), що робить його найбільш цінним об'єктом для інтродукції та вивчення в умовах Правобережного Лісостепу.

Природні ареали всіх досліджуваних видів належать до Голарктичного царства та Бореального підцарства. *Tetradium daniellii* та *Phellodendron amurense* є представниками Східноазіатської області. *Zanthoxylum americanum* та *Ptelea trifoliata* походить з Атлантично-Північноамериканської флористичної області (Тахтаджян, 1978).

Природний ареал *T. daniellii* охоплює значну частину Китаю (Аньхой, південний Ганьсу, Гуйчжоу, Хебей, Хенань, Хубей, Цзянсу, Ляонін, південний Нінся, східний Цінхай, Шаньсі, Шаньдун, Сичуань, південно-східний Тибет, Юньнань), а також Корею (центральні регіони, острів Канхва, провінція Кьонгі, околиці Вонджу, північні райони та острів Уллін) (Michael, 2004; Zhang et al., 2008; Flanagan 1988; Zhou et. al. 2006).

Місця зростання *T. daniellii* охоплюють ліси, узлісся та відкриті схили. Вид трапляється як у вологих широколистяних лісах, так і на добре освітлених гірських схилах, демонструючи високу екологічну пластичність. У нижньогірських районах він зростає в умовах помірного зволоження, тоді як на висотах понад 2000 м – у прохолодніших, часто туманних екотопах із підвищеною вологістю (Hartley, 1981).

Інтерполюючи ареал виду з даними про домінуючі ґрунтові типи регіонів, можна припустити, що *T. daniellii* зростає на широкому спектрі ґрунтів. У провінціях Аньхой, Хенань, Хубей та Цзянсу переважають червоноземи, алювіальні та карстові ґрунти, а також суглинки (Ji et al., 2023). У Ляоніні поширені ґрунти які в Україні класифікуються як буроземи (Cambisols) та їхні кислі або гірські підтипи (Zheng et al., 2023). У Шаньдуні трапляються бурі, коричневі, алювіальні, чорноземи з вапняковими конкреціями, скелетні та солоні алювіальні ґрунти (Zhao et al., 2023). Для регіону Сичуань–Чунцін характерні

жовті та жовто-бурі ґрунти з кислою реакцією, сформовані під широколистяними лісами (Gao et al., 2021).

Екологічні умови місць зростання *T. daniellii* у Південній Кореї відповідають вологому помірному клімату. Середньорічна кількість опадів становить близько 1300 мм, з максимумом у літній період (липень–вересень). Літні температури сягають 20–25 °С, що сприяє активному росту рослинності. Більшість ґрунтів мають кислу реакцію, за винятком ділянок, сформованих на карбонатних породах. Весна й осінь характеризуються помірними температурами (10–15 °С), а зими – холодні, особливо в центральних і північних регіонах (–5...+2 °С) згідно з даними інформаційної системи ASIS (Rural Development Administration, 2026).

Для уточнення ґрунтових умов ареалу *T. daniellii* використано дані про найпоширеніші типи ґрунтів у межах земель лісового фонду та регіонів зростання виду, представлені у відкритих національних базах Science Data Bank (Zheng et al., 2023; Gao et al., 2021). Хоча ці дані не є точними точковими характеристиками місцезростань, вони дозволяють окреслити загальні екологічні межі виду *T. daniellii*. У межах ареалу трапляються ґрунти з широким діапазоном кислотності – від сильнокислих ($\text{pH} < 5.0$) до нейтральних і слаболужних ($\text{pH} \approx 7.5$). Щодо засоленості, прямих польових підтверджень стійкості *T. daniellii* до солонцюватих умов у межах природного ареалу не виявлено. Водночас результати експериментального дослідження, проведеного в Узбекистані, свідчать про наявність генетичних маркерів, асоційованих зі стійкістю до засолення та абіотичних стресів у акліматизованих рослин *T. daniellii* (Mamadjanova et al., 2024).

Рід *Phellodendron* Rupr. представлений двома видами – *Phellodendron amurense* Rupr. та *Phellodendron chinense* C.K.Schneid., які поширені в мішаних лісах Східної Азії та належать до світлолюбних деревних рослин (рис. 1.3). Найрозповсюдженішим є *Phellodendron amurense*, ареал якого охоплює Китай (Пекін, Хебей, Хейлунцзян, Цзілінь, Ляонін, Східна Внутрішня Монголія, Шаньдун), Тайвань, Японію, Корею та Далекий Схід Росії. У Китаї він зростає

на висотах 300–1850 м, на Тайвані – 2000–2700 м, у Японії – 60–1800 м, у Кореї – 0–1500 м. У Росії вид трапляється по берегах Амура, на Сахаліні, у Маньчжурії, Приморському та Хабаровському краях (Ma et al., 2006; POWO, 2026; Ma & Brach, 2007). *Phellodendron amurense* є типовим компонентом природних в'язово-ясеневих та кедрово-широколистяних лісів Далекого Сходу. Клімат у цих регіонах мусонний, із холодною малосніжною зимою та теплим вологим літом. Кліматичні умови ареалу *Phellodendron amurense* наведені в додатку А.

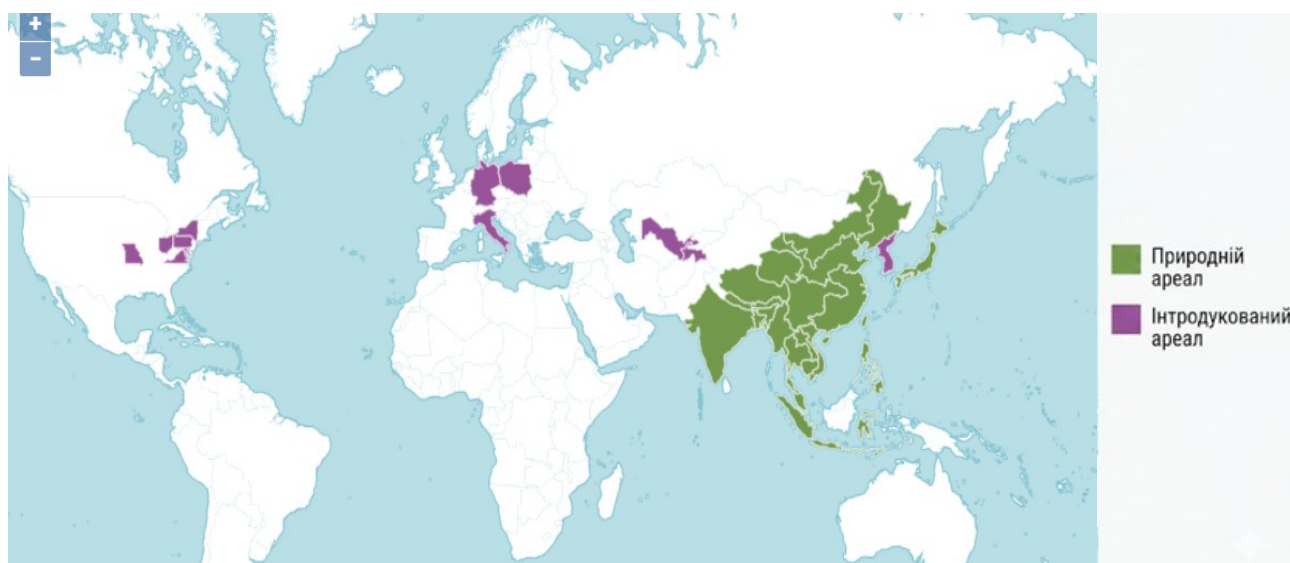


Рис. 1.3. Ареал представників роду *Phellodendron* Rupr. Згідно ресурсу POWO, 2026

У межах природного ареалу *Phellodendron amurense* переважно зростає в річкових долинах на добре дренованих суглинкових та супіщаних ґрунтах, багатих на органічні речовини. Вид культивується на Кавказі, у деяких регіонах Європи та Північної Америки (Юрків, 2004).

Phellodendron chinense зростає переважно в мішаних лісах на висотах 400–2300 м. Його ареал охоплює провінції Китаю: ?Аньхой, ?Фуцзянь, ?Гуандун, ?Гуансі, Гуйчжоу, Хубей, Хунань, ?Цзянсу, ?Цзянсі, Шеньсі, Сичуань, Юньнань, ?Чжецзян. Знак питання перед окремими провінціями вказує на можливу натуралізацію або давнє культивування, що ускладнює визначення природного ареалу (Ma et al., 2006). Культивоване поширення охоплює Канаду (Онтаріо), США (Колорадо, Массачусетс, Нью-Йорк, Пенсильванія), а також країни Європи

— Бельгію, Англію, Німеччину, Угорщину, Ірландію, Італію та Шотландію (POWO, 2026; Ma & Brach, 2007).

За екологічними характеристиками *Phellodendron chinense* є більш теплолюбним видом порівняно з *Phellodendron amurense*. Перший поширений переважно в субтропічному мусонному кліматі, тоді як другий – у помірному мусонному (Yang et al., 2019). Наразі *Phellodendron chinense* вважається рідкісним у Центральному Китаї через інтенсивне використання як лікарської сировини та скорочення природних популяцій. Кліматичні умови ареалу *P. chinense* наведені в додатку А.

У межах природного ареалу *Phellodendron chinense* зростає на різних типах ґрунтів, класифікованих за World Reference Base for Soil Resources (WRB). Найпоширеніші: кислі пурпурові ґрунти (acidic purple soil) – найсприятливіші для росту, забезпечують високу біомасу та максимальне накопичення С, N, Р і Са; лужні пурпурові ґрунти (alkaline purple soil) – підтримують базову життєздатність, але менш ефективні для росту; жовті ґрунти (yellow soil) – сприяють розвитку кореневої системи, характеризуються високим вмістом К; червоні ґрунти (red soil) – забезпечують високий рівень Mg, але менш ефективні для загального росту (Ren et al., 2023).

Рід *Ptelea* охоплює три види, природно поширені в Північній Америці: *Ptelea trifoliata* L., *P. crenulata* Greene та *P. aptera* Parry (рис. 1.4). *Ptelea trifoliata* – континентальний мезофіт із високою морозостійкістю (до $-32\text{ }^{\circ}\text{C}$). Ареал охоплює північні помірні регіони Канади та США і простягається до субтропічних зон Мексики та Флориди. Рослини віддають перевагу вологим місцям – узліссям, берегам річок і струмків; річна кількість опадів становить 500–1500 мм. *Ptelea trifoliata* демонструє найвищу екологічну пластичність серед видів роду.

Ptelea crenulata є теплолюбним ксеромезофітом середземноморського клімату Каліфорнії. Зростає в умовах літньої аридності, але з вищою кількістю опадів (450–1200 мм) та прохолоднішими зимами ($+2\dots+9\text{ }^{\circ}\text{C}$). Приурочений до світлих лісів і чапаралу. *Ptelea aptera* зростає в середземноморському

(термомедитеранський) поясі Сьєрра-де-Сан-Педро-Мартір на висотах 140–780 м. Вид приурочений до сухих схилів і чапаральних угруповань зі склерофільними чагарниками (Reinado et al., 1994). Клімат характеризується сезонною аридністю, річною кількістю опадів 160–500 мм та м'якими зимами. Вид витримує літні температури до +45 °C і мінімальні зимові до –5 °C (Stewart, 2021; Bailey, 1962; POWO, 2025).

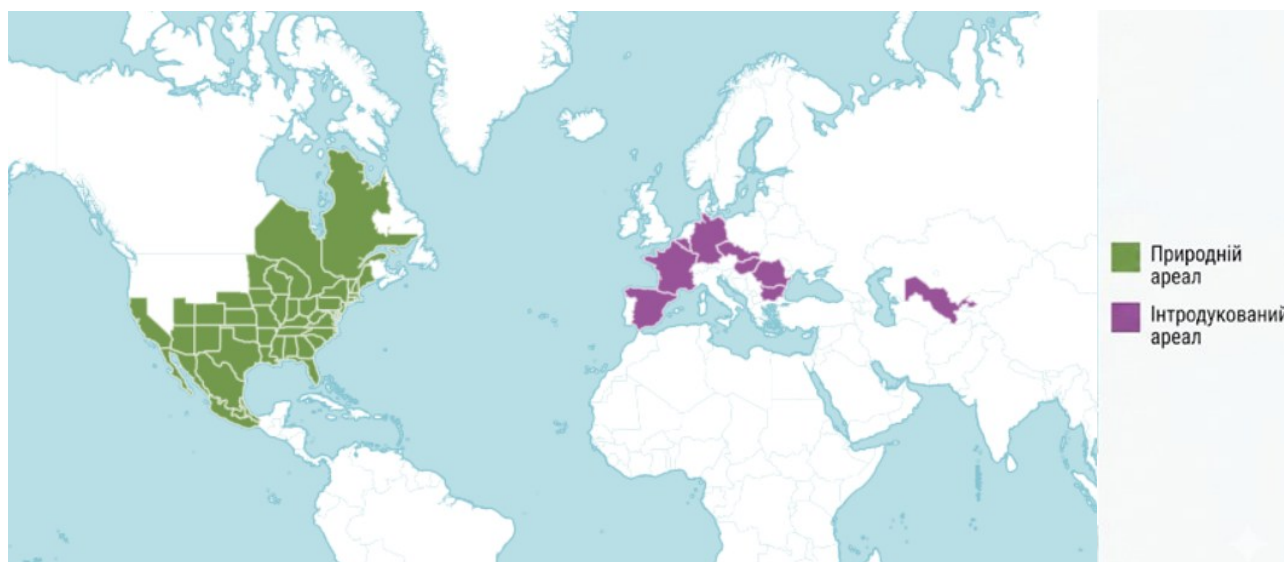
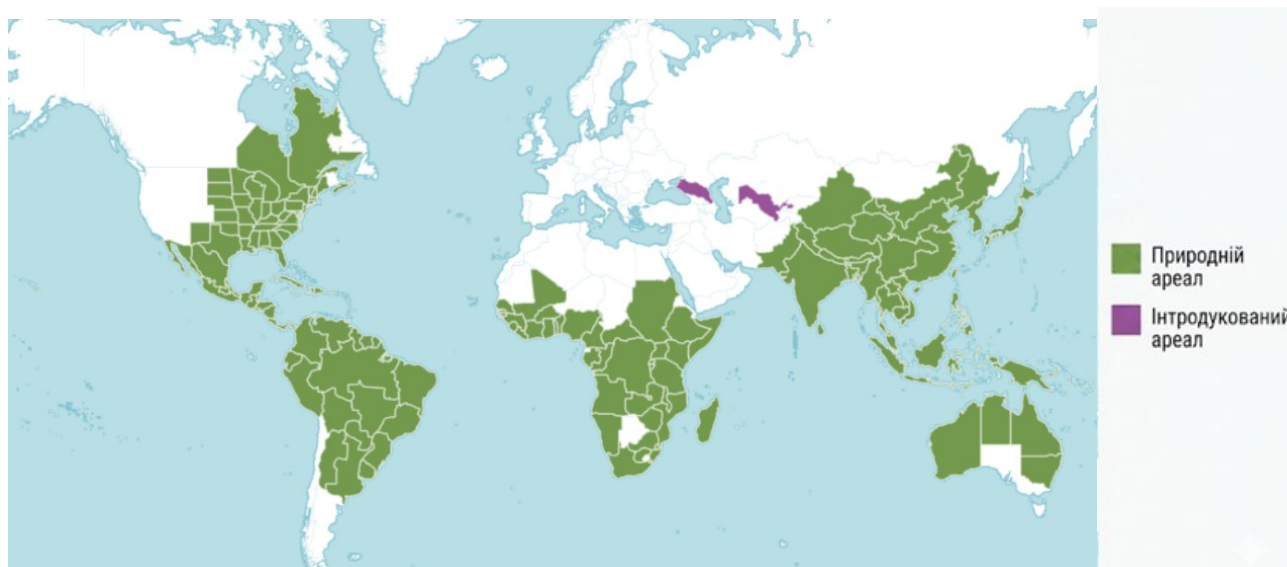


Рис. 1.4. Природне та культурне поширення роду *Ptelea* L. у світі.

Згідно ресурсу POWO, 2026

Рід *Zanthoxylum* L. є найбільшим серед розглянутих і налічує 235 видів, переважно тропічного та субтропічного поширення. Представники роду трапляються в Америці, Африці, на Мадагаскарі, в Азії, Австралії та на численних тихоокеанських архіпелагах (рис. 1.5). Менша кількість видів адаптована до помірного клімату східної частини Північної Америки та Азії.

У Північній Америці *Zanthoxylum* досягає північної межі ареалу на півдні Онтаріо та південному заході Квебеку (Канада). В Азії північна межа поширення сягає острова Хоккайдо (Японія), Кореї та північних і північно-західних регіонів Китаю (Ганьсу, Хебей, Ляонін). У Європі сучасних природних представників роду немає (Appelhans et al., 2018).



*Рис. 1.5. Карта сучасного поширення роду **Zanthoxylum** L. Згідно ресурсу POWO, 2026*

Zanthoxylum americanum, відомий як північний ясен колючий, природно поширений у північній частині США та окремих регіонах Канади, причому північна межа його ареалу сягає 3-ї зони морозостійкості USDA (Munter et al., 2018). Вид зростає у вологих ярах, низинних берегах річок, а також на сухіших, добре дренованих ділянках – скелястих схилах, обривах і відкритих місцях (Bafi-Yebo, 2003). Його середовище існування — підлісок густих кленово-дубових лісів, часто на кам'янистих ділянках, добре дренованих неглибоких ґрунтах, туфоподібних або інших магматичних субстратах, на висоті 1350–1750 метрів (Ecosostenibile, 2023). Типовими супутниками є *Fagus*, *Quercus*, *Tsuga*, *Salix*. Рослини добре переносять бідні ґрунти, півтінь і повне сонце, але чутливі до сильного затінення зрілих лісів (Immel, 2001). Максимальна морозостійкість відповідає $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Missouri Botanical Garden, 2025), що свідчить про потенційну адаптивність виду до кліматичних умов Правобережного Лісостепу України.

Характеристика природних умов Правобережного Лісостепу України

Правобережний Лісостеп України займає центральну та східну частину Вінницької області, південно-східну частину Житомирської області, центральні та південні райони правобережжя Київської області, а також правобережну частину Черкаської області. Це територія складного рельєфу: платоподібні

височини Подільської та Придніпровської височин чергуються з горбогір'ям, глибокими річковими долинами, балками та ярами, які займають до 15% площі. Абсолютні висоти змінюються від 380 м на Подільській височині до 50 м у долині Дніпра. Поверхня складена лесами та лесоподібними суглинками, схильними до ерозії.

Ґрунтовий покрив представлений чорноземами — типовими, опідзоленими, вилугуваними та деградованими, а також сірими лісовими ґрунтами. Найпоширеніші малогумусні та середньогумусні глибокі чорноземи на легких і середніх суглинках. У долинах річок збереглися лісові масиви, де домінують широколисті види: дуб черешчатий, граб звичайний, а з хвойних — сосна звичайна.

Кліматичні умови відповідають типу Dfb за класифікацією Коппена–Гейгера (вологий клімат зі сніжною зимою та теплим літом) (Kottek et. al., 2006). Клімат помірно теплий, атлантико-континентальний, із достатнім зволоженням на заході та більш нестійким на сході. Середня температура січня становить $-4...-6\text{ }^{\circ}\text{C}$, липня $+19...+21\text{ }^{\circ}\text{C}$, середньорічна — близько $+9\text{ }^{\circ}\text{C}$ (норма 1991–2020). Річна кількість опадів коливається від 650 мм на заході до 500 мм на сході, найбільше їх випадає у квітні–вересні, часто у вигляді злив. Літо тепле, у південних районах можливі посухи. Зими помірно холодні, зі сніговим покривом з листопада по березень, хоча останніми десятиліттями він нестійкий. Тривалість безморозного періоду зменшується від 180–190 днів на заході до 150–160 днів на сході (Півошенко, 1997).

Ключовим етапом інтродукційного прогнозу є зіставлення лімітуючих факторів природного ареалу з екстремумами району інтродукції. Для Правобережного Лісостепу України такими факторами є не лише абсолютні мінімуми температур, а й тривалість безморозного періоду та сума активних температур. Порівняльний аналіз, представлений у додатку А, дозволяє диференціювати досліджувані таксони за ступенем їхньої потенційної адаптивності до умов північної частини Придніпровської височини.

Tetradium daniellii – теплолюбний мезофіт мішаних лісів Східної Азії. У природному ареалі витримує зимові мінімуми до -28°C , проте вимогливий до теплозабезпечення вегетаційного періоду. Розрахункова сума активних температур у межах природного ареалу становить $3900\text{--}5900^{\circ}\text{C}$. Цей показник перевищує середні багаторічні дані Правобережного Лісостепу України, що пояснює залежність генеративного розвитку та визрівання пагонів від температурних аномалій (як-от спекотне літо 2024 р.). Зростання в горах до 3200 м свідчить про адаптацію до високої інсоляції, але не до дефіциту тепла.

Phellodendron amurense – холодостійкий мезофіт мусонного клімату. Унікальною особливістю виду є здатність вегетувати в регіонах із низькою сумою активних температур (від 2200°C у Приамур'ї), що робить його гарантовано стійким до короткого літа Північної України. Водночас на півдні ареалу вид адаптований до суми активних температур понад 5000°C , демонструючи широку кліматичну пластичність.

Phellodendron chinense – теплолюбний мезофіт субтропічного клімату. Ареал характеризується високим теплозабезпеченням ($\Sigma T_{\text{акт}} 5500\text{--}6000^{\circ}\text{C}$), м'якими зимами та значним зволоженням (індекс АЕ/РЕ $\approx 0,99$). Такі параметри вказують на те, що клімат Києва є лімітуючим для цього виду як за зимовими мінімумами, так і за сумою літнього тепла.

Ptelea trifoliata – континентальний ксеромезофіт із винятковою екологічною валентністю ($\Sigma T_{\text{акт}} = 2000\text{--}6500^{\circ}\text{C}$). Хоча в північній частині ареалу (Канада) вид тяжіє до вологих біотопів, його південні популяції (США, Мексика) адаптовані до напівпосушливих умов та екстремальних температур. Такий широкий діапазон робить птелею найбільш перспективним видом для умов прогнозованої аридизації клімату України.

Zanthoxylum americanum – найбільш холодостійкий представник роду, типовий мезофіт північних широколистяних лісів. Природний ареал виду охоплює регіони з коротким вегетаційним періодом та помірним теплозабезпеченням, що відображається у сумі активних температур $1800\text{--}3900^{\circ}\text{C}$. Нижня межа (1800°C) вказує на унікальну здатність виду вегетувати в

умовах дефіциту тепла, що гарантує його успішну адаптацію в усіх кліматичних зонах України.

Ростова стратегія виду характеризується помірним приростом скелетних гілок та високою активністю кореневих нащадків (рамет), які забезпечують вегетативну експансію. Зимостійкість абсолютна (до -42°C).

Лімітуючим фактором є атмосферна посуха у поєднанні з аномально високими температурами.

Ptelea crenulata – теплолюбний мезофіт середземноморського клімату Каліфорнії; адаптований до помірно сухих умов із літньою аридністю, але з більшою кількістю опадів (450–1200 мм) та прохолоднішими зимами ($+2\dots+9^{\circ}\text{C}$).

Ptelea aptera – теплолюбний ксерофіт середземноморського поясу; витримує літні екстремуми до $+45^{\circ}\text{C}$, зимує при мінімальних температурах до -5°C ; приурочений до семіаридних умов із річною кількістю опадів ~ 260 мм та літньою аридністю.

Важливим є аналіз здатності видів до росту на ґрунтах із різною кислотністю. Дані щодо толерантності *Tetradium daniellii* до широкого діапазону реакції ґрунтового розчину (рН 5,0–7,5) підтверджують відповідність едафічних умов Правобережного Лісостепу екологічним вимогам.

Узагальнення кліматичних параметрів вказує на виражену конвергенцію екологічних ніш *Zanthoxylum americanum*, *Ptelea trifoliata* та *Phellodendron amurense* з умовами інтродукції.

Таким чином, згідно з флористичним районуванням А. Л. Тахтаджяна, високий та достатній ступінь акліматизації досліджуваних видів у Правобережному Лісостепу України зумовлений їхнім походженням із помірних та субтропічних областей Голарктики. Це забезпечує еволюційну готовність видів до ритміки сезонних змін району інтродукції, хоча фактична реалізація їхнього потенціалу лімітується специфічними гідротермічними показниками конкретних років.

1.2. Біологія розвитку, морфогенез, ботанічна характеристика *Tetradium daniellii*, *Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata*, *Zanthoxylum americanum*

Більшість досліджуваних видів є дводомними. Винятком є *T. daniellii*, для якого характерна наявність як функціонально тичинкових особин, так і однодомних рослин, суцвіття яких містять тичинкові та маточкові квітки.

Закладання генеративних структур має істотні видоспецифічні відмінності. У *Ptelea trifoliata*, *Phellodendron amurense* та *Zanthoxylum americanum* перехід апікальної меристеми з вегетативного стану в генеративний відбувається влітку або восени року, що передуює цвітінню (Літвіненко, 2016). Натомість у *T. daniellii* генеративна меристема формується апікально на пагонах поточного року (Zhou et al., 2006).

За фенологічними ритмами види утворюють чіткий ряд. *Zanthoxylum americanum* є найбільш ранньоквітучим видом, цвітіння відбувається до початку або одночасно з розпусканням листків. Івченко та ін. (2006) відносять *Zanthoxylum americanum* до групи з коротким терміном цвітіння. *Phellodendron amurense* та *Ptelea trifoliata* характеризуються як середньоквітучі види. *T. daniellii* є пізньоквітучим видом із досить варіативною тривалістю цвітіння, яка становить від 16 до 48 днів (Ryu et al., 2007).

У життєвому циклі швидкість переходу до генеративної фази залежить від біологічних особливостей виду. Вік вступу в генеративну фазу *Phellodendron amurense* становить від 7 до 13 років як у межах природного ареалу, так і в умовах інтродукції (Bonner et al., 2008). Проте за умов достатнього освітлення крони цей процес прискорюється і може розпочатися з 5–7-річного віку (Юрків, 2008). *T. daniellii* вступає у фазу цвітіння та плодоношення значно раніше — зазвичай на 5–6 рік життя (Farkas & Zajacz, 2007). Для чагарникових та низькорослих деревних видів, якими є *Ptelea trifoliata* та *Zanthoxylum americanum*, також характерний прискорений темп розвитку та раннє входження до генеративної фази, що забезпечує їм швидке освоєння екологічних ніш.

З'ясування загальних закономірностей онтогенезу та морфогенезу створює необхідне підґрунтя для детального аналізу структурної організації досліджуваних видів. З огляду на це, нижче наведено їхню розгорнуту ботанічну та морфолого-анатомічну характеристику.

Серед видів роду *Tetradium* Lour. лише *Tetradium daniellii* має інтродукційну перспективність для умов України. *Tetradium daniellii* – кущ або дерево заввишки до 20 м із шатроподібною чи розлогою кроною (рис. 1.6). Деревина розсіяно-судинна; судини з простими перфораціями, міжсудинна пористість чергова. Волокна дуже тонкостінні, з залишковим окаймленням пор. Деревинна паренхіма вазіцентрична, крилоподібна та метатрахеальна. Промені гомогенні й гетерогенні, 1–4-рядні (Isikov, 1986). Кора на дорослому стовбурі тонка, гладенька, сіра або темно-сіра, за зовнішнім виглядом подібна до кори бука.

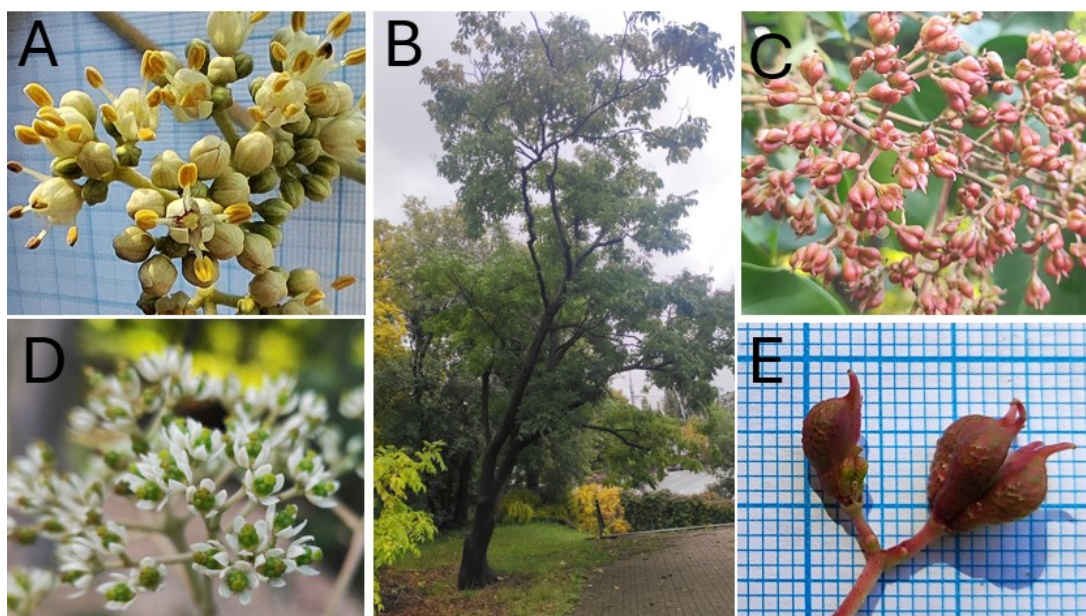


Рис. 1.6. *Tetradium daniellii* в експозиції НБС імені М. М. Гришка

А — суцвіття з тичинковими квітками; В — загальний вигляд (габітус) дорослого дерева; С — гілка з дозріваючими супліддями; D — суцвіття з маточковими квітками; Е — деталізація плоду (збірна листянка)

Молоді пагони від сірих до червонувато-коричневих, вкриті округлими чи овальними сочевичками; на початку вегетації опушені, згодом оголюються. Галуження пагонів несправжньодихотомічне, акротонне. Зимові бруньки

відкриті, завдовжки 1,8–15 мм і до 8 мм у діаметрі, густо опушені напівпрозорими білуватими волосками. Апікальні бруньки добре розвинені, тоді як базальні редуковані. Розташування бруньок супротивне. За нашими спостереженнями, на багаторічному стовбурі формуються однорічні пагони, що свідчить про наявність адвентивних бруньок (рис. 1.7). Листки супротивні, іноді субсупротивні, непарно-перистоскладні, завдовжки 22–40 см, з 5–11 листочками. Листя опадає зеленим або частково жовтіє восени. Листочки варіюють за формою від широко яйцеподібних до ланцетоподібних, рідше еліптичних, розміром 5–18,5 × 2,5–10,5 см. Абаксіальна поверхня іноді злегка сизувата; пластинка часто асиметрична. Жилкування перистосітчасте; вторинних жилок 7–14 з кожного боку головної жилки, яка виступає з мезофілу. Сітчасті жилки на абаксіальній стороні малопомітні. Основа бічних листочків вузько клиноподібна, майже

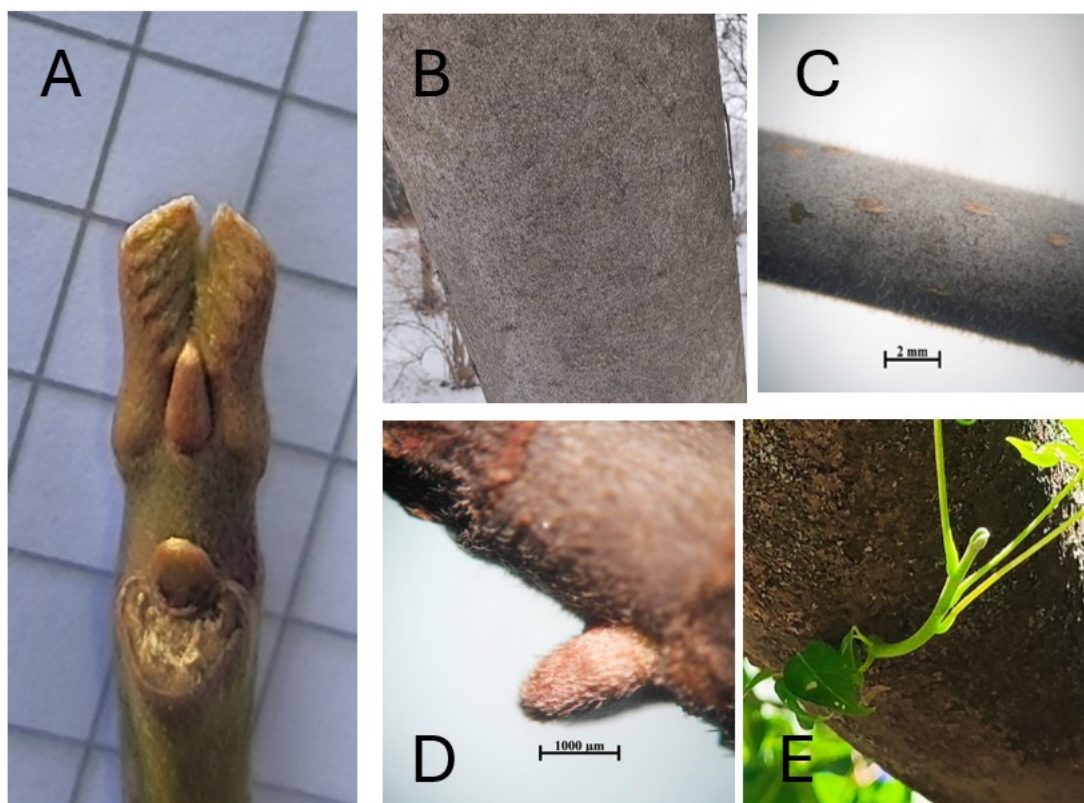


Рис. 1.7. Морфологічні особливості вегетативних органів *T. daniellii*:

А — гола термінальна брунька; В — текстура кори стовбура дорослого дерева;
С — однорічний пагін з сочевичками; D — опушення бруньки та пагона; Е —
адвентивний пагін

усічена або округла; у кінцевого листочка — вузько клиноподібна або клиноподібна. Край майже цілий або тупогородчастий. Верхівка видовжено гострокінечна або загострена (рис. 1.8).



Рис. 1.8. Складний листок *Tetradium daniellii*

Рахіс жолобоподібний, зелений, іноді з червонуватим відтінком, абаксіально світліший (Попова, 2024). Черешки вкорочені, до 0,8 см



Рис. 1.9. Варіабельність ступеня опушення рахісу у різних інтродукційних зразків *T. daniellii*: А — зразок з ботанічного саду ім. О. В. Фоміна; В — зразок з НБС імені М.М. Гришка.

Рахіс, черешки та листкова пластинка опушені; інтенсивність опушення варіює залежно від внутрішньовидової пластичності (рис. 1.9). Суцвіття термінальні, завдовжки 3,5–19 см, формуються на приростах поточного року. Суцвіття складні, представлені множинним плейотирсом (*multiplex pleiothyrus*) – складним тирсоїдом із щиткоподібними паракладіями. У тичинкових особин формуються тичинкові квітки; у однодомних рослин трапляються як тичинкові (термінальні та латеральні), так і маточкові (переважно латеральні). У суцвіттах інколи наявні приквітники (*bract*), розташовані в основі або міжвузлях квітконоса, представлені простим ланцетоподібним або трійчасто-складним листком. Залишки педункула та паракладій у тичинкових рослин можуть зберігатися до зими (рис. 1.10).

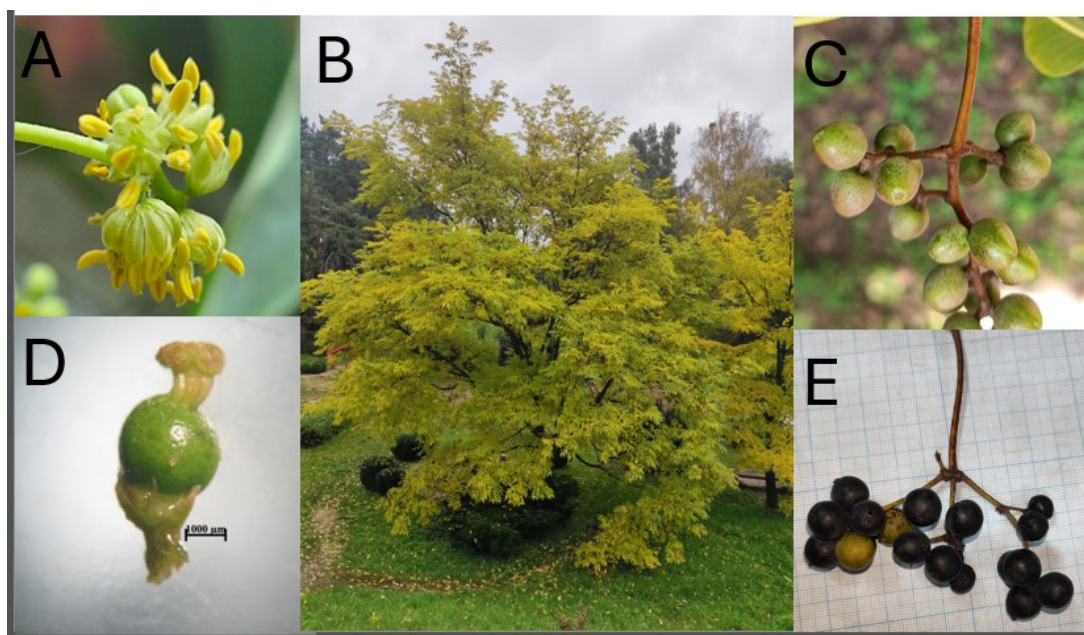


Рис. 1.10. Структура суцвіть та морфологія генеративних органів *T. daniellii*: А — архітектура суцвіття; В — дозрілі плоди (збірні листянки), що розкрилися, з чорним блискучим насінням; С — залишки педункула та паракладій; D — приквітники (бракти)

Цвітіння триває з червня по серпень (у Києві – переважно в липні–серпні). Плодоношення: серпень–вересень.

Плід — збірна листянка, утворена з 1–5 вільних плодолистиків. Кожен плодолистик містить 1–2 насінини. Листянки сидячі, при дозріванні розкриваються, вивільняючи насіння (рис. 1.6; рис. 1.10) (Michael, 2004; Zhang et al., 2008; Flanagan, 1988; Hartley, 1981; Upson, 2014).

Бархат амурський (*Phellodendron amurense*) – листопадне дерево, яке у природних умовах сягає 15–35 м заввишки (інколи до 40 м) при діаметрі стовбура 40–60 см (рис. 1.11). Стовбур вкритий дуже розвиненою пробковою корою: зовнішній шар (перидерма) має сірувато-буре забарвлення та глибокі поздовжні тріщини, тоді як внутрішній шар (флоєма) вирізняється жовтуватим відтінком і високим вмістом алкалоїдів, зокрема берберину. Молоді гілки несуть численні білі сочевички. Рослина здатна утворювати адвентивні пагони, що забезпечує її відновлення після пошкоджень (рис. 1.12). У корі та пагонах розташовані секреторні залозки, що накопичують ефірні олії й надають рослині характерного запаху при пошкодженні (Ma et al., 2006; Kubitzki, 2011).



**Рис. 1.11. *Phellodendron amurense* в ботанічному саду НБС
імені М. М. Гришка:**

А — тичинкові квіти; В — загальний вигляд (габітус); С — незрілі супліддя;
D — маточкова квітка (без пелюсток); Е — стиглі плоди

Бруньки дрібні, супротивні, часто частково приховані під основами черешків (рис. 1.12). Після опадання листя вони залишаються голими або злегка опушеними. Листкові рубці округлі, діаметром 7–8 мм, із трьома виразними слідами судинних пучків (Hartley, 1981; Zhang et al., 2008). Пагони зеленувато-сірі, інколи опушені на ранніх стадіях, з віком стають гладенькими та товстішими. Тип галуження пагонів – несправжньодихотомічний. Листки супротивні, непарноперисті, зазвичай із (7) 9 (11) листочками. Листочки великі ($21\text{--}32 \times 13\text{--}16$ см), еліптичні або яйцеподібно-довгасті, зі злегка звуженою чи скошеною основою та загостреною верхівкою (рис. 1.12). Край переважно цільний, іноді з поодинокими дрібними зубцями. Молоді листочки можуть бути опушеними, дорослі – здебільшого голі. При розтиранні листкової пластинки відчувається сильний аромат ефірних олій, що зумовлено наявністю численних секреторних залозок по краю та на абаксіальній поверхні (Zhang et al., 2008).

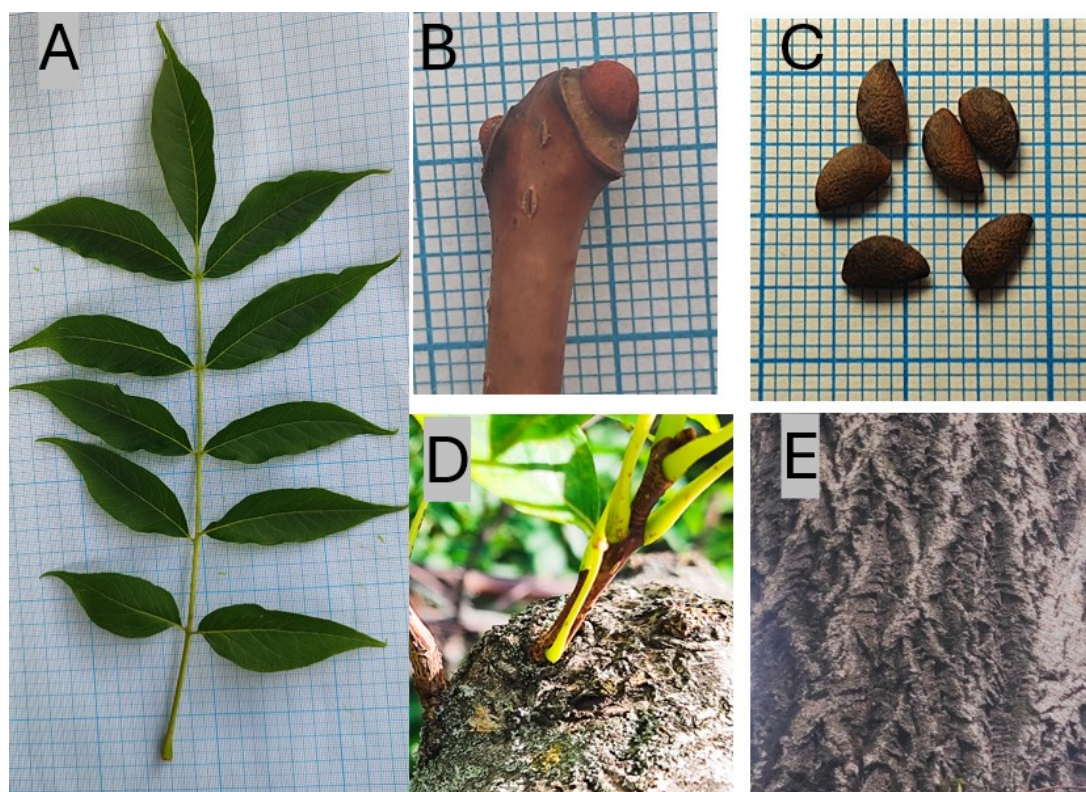


Рис. 1.12. Морфологічні ознаки *Phellodendron amurense*:

А — складне непарноперисте листя; В — однорічний пагін з чечивичками та термінальною брунькою; С — човникоподібне насіння; D — адвентивний пагін; Е — фрагмент кори з глибокими тріщинами, характерними для зрілих особин

Суцвіття термінальні, волотисті або майже щиткоподібні, $6,5\text{--}13,5 \times 4,5\text{--}9$ см, складаються з багатьох дрібних квіток. Квітки морфологічно двостатеві, але функціонально одностатеві: у кожній квітці закладаються тичинкові та маточкові органи, проте один із них в подальшому редукується. Чашолистків і пелюсток по п'ять; тичинок також п'ять, із жовтими кулястими пиляками діаметром близько 1 мм (рис. 1.11). Гінецей синкарпний, утворений п'ятьма зрощеними плодолистками, кожне гніздо містить по одному насіннєвому зачатку (Zhou et al., 2002). Плід — чорна, куляста ценокарпна кістянка діаметром $0,7\text{--}1,0$ см (рис. 1.11). Екзокарпій щільний, залозистий, із специфічним смолистим ароматом; мезокарпій тонкий, слизовий. Усередині міститься 5 (рідше 4–6) твердих човникоподібних насінин (рис. 1.12) (Ma & Brach., 2007).

Ptelea trifoliata (птелея трилиста, «hop tree») – листопадний кущ або невисоке дерево заввишки 2–6 м (рідше до 8–10 м) (рис. 1.13). Вид природно поширений у східній та центральній частинах Північної Америки та широко культивується як декоративна рослина (Bailey, 1962; Coder, 2020). Коренева система добре розгалужена, адаптована до різноманітних ґрунтових умов помірного клімату (Bailey, 1949). Стовбур один або кілька, стовбури тонкі, часто розгалужені біля основи, що надає рослині кущоподібного вигляду. Кора сірувато-коричнева або світло-бура, з дрібними тріщинами та борознами. Молоді пагони світліші, з поодинокими сочевичками (Krüssmann, 1975). Тип галуження пагонів – симподіальний. Бруньки розміщені почергово (спірально), дрібні, напівкулясті або подушечкоподібні, приховані. Взимку вони не мають захисних лусок (голі), натомість густо вкриті сріблясто-білим або іржавим повстятим опушенням, що захищає їх від несприятливих умов. Бруньки занурені в підковоподібний листовий рубець. Молоді пагони зеленувато-коричневі або червонуваті, з віком темнішають, стають грубішими, з виразними U-подібними рубцями (рис. 1.14.) (Bailey, 1962). Листки чергові, складні, трійчасті. Листочки еліптичні або яйцеподібно-еліптичні, $5\text{--}10 \times 2\text{--}4$ см, з клиноподібною або

заокругленою основою та загостреною верхівкою.

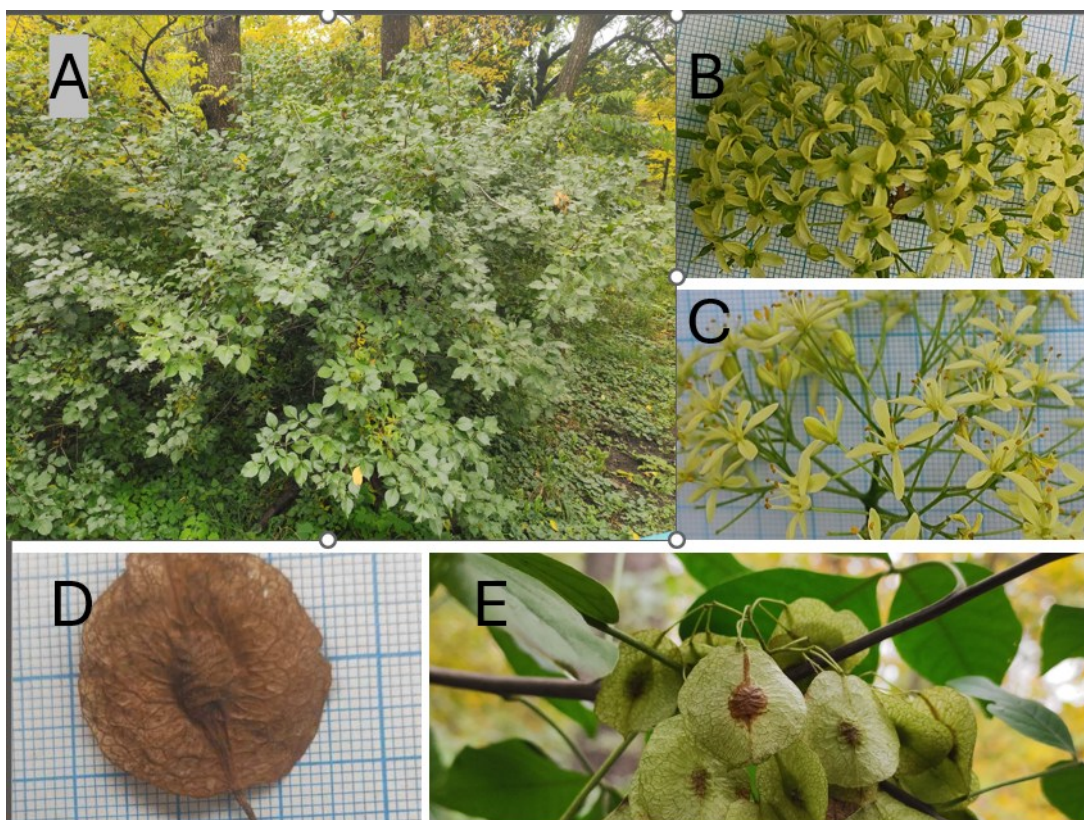
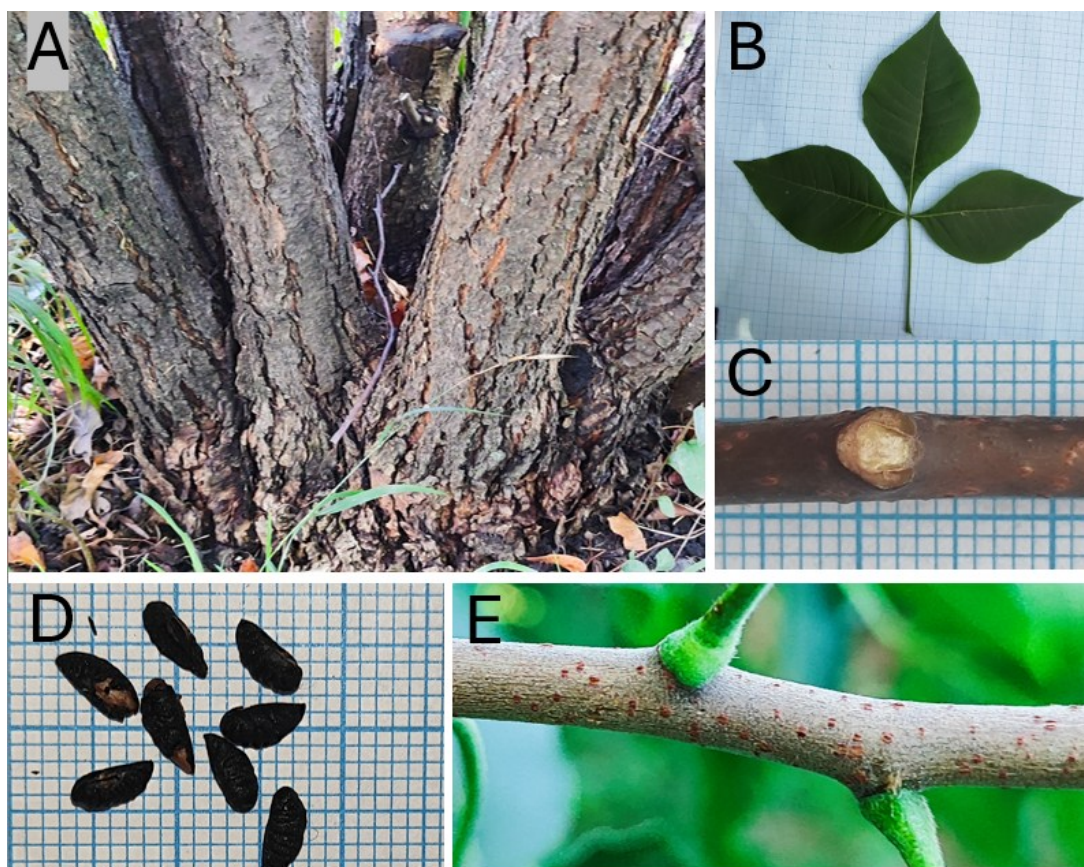


Рис. 1.13. *Ptelea trifoliata* у ботанічному саду НБС імені М. М. Гришка:

А — загальний вигляд (габітус); В — суцвіття з маточковими квітками;
С — суцвіття з тичинковими квітками; D — стиглий плід; Е — незрілі суплідя

Край цільний або слабо зубчастий. Верхня поверхня темно-зелена, блискуча; нижня світліша, іноді з легким опушенням по жилках. Листки мають слабкий аромат, типовий для Rutaceae. Загальний черешок 2–5 см, листочки з короткими черешочками 1–5 мм. Суцвіття волотисті або щиткоподібні, термінальні або пазушні, діаметром 4–8 см, багатоквіткові (рис. 1.13) (Stewart et al., 2022).

Плід *Ptelea trifoliata* — нерозкривна синкарпна крилатка, утворена переважно двома (рідше трьома) зрослими плодолистками. За літературними даними, поряд із типовими двогніздими та тригніздими плодами іноді трапляються й чотиригнізді (чотирикрилі) плоди, що було відзначено Brückner (1991).



*Рис. 1.14. Морфологічні ознаки *Ptelea trifoliata*:*

А — кора старої генеративної рослини; В — складний трійчастий листок; С — зимовий пагін з закритою брунькою; D — стигле насіння; Е — літній пагін із сочевичками

Крило має характерну сітчасту систему провідних пучків, що добре зберігається після руйнування м'яких тканин. Морфометричні ознаки крила та насіннєвої частини (локули плоду) є діагностичними для роду (Bailey, 1962; Brückner, 1991; Skornia et al., 2015).

Zanthoxylum americanum (common prickly-ash) – ароматичний, дводомний чагарник або невелике дерево, природно поширене у Північній Америці. У природних умовах сягає 1–8 м заввишки (рис.1.15). Гілки темно-коричневі, з парними вузловими колючками завдовжки 8–13 мм, що мають широку основу. Тип галуження пагонів – моноподіальний.

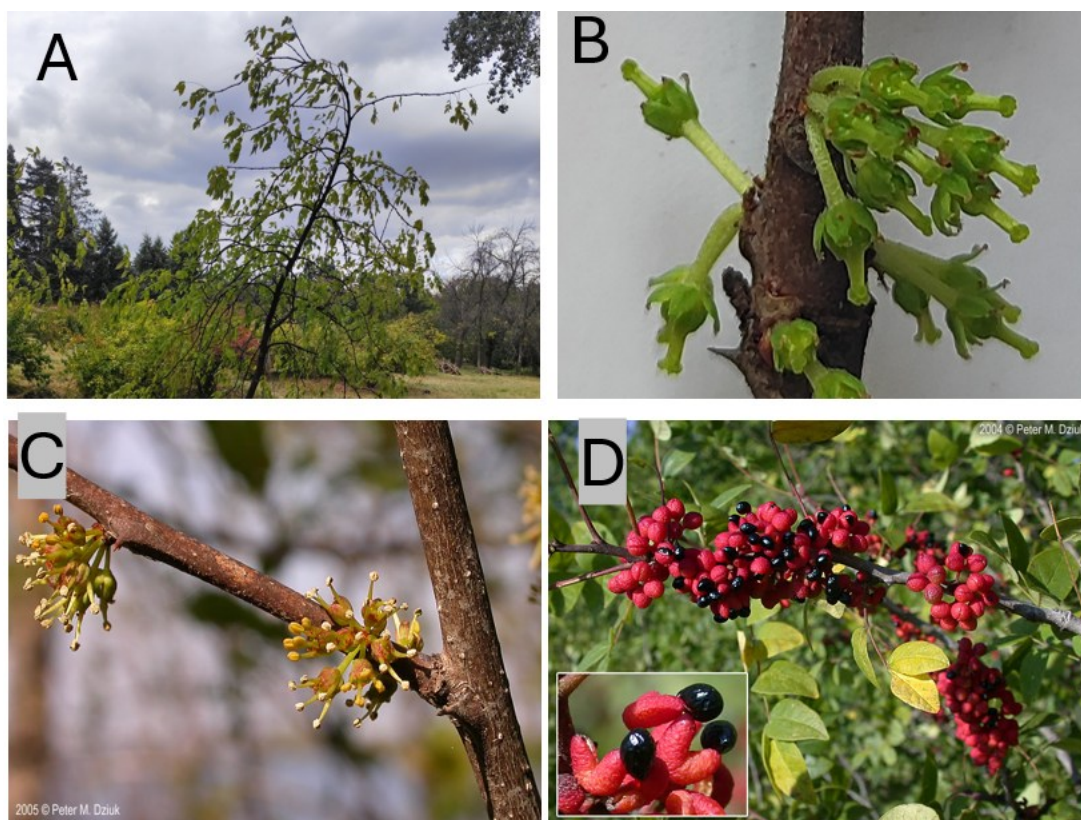


Рис. 1.15. Zanthoxylum americanum:

А — загальний вигляд (габітус); В — маточкове суцвіття; С — тичинкове суцвіття (фото: Peter M. Dziuk, джерело — Minnesota Wildflowers); D — супліддя (фото: Peter M. Dziuk, джерело — Minnesota Wildflowers).

Примітка: Зображення С і D використано з освітньою метою.

Колючки розміщені по всій надземній частині рослини, включно з міцним черешком перистоскладного листка (рис. 1.16). При надломі гілочки виділяють різкий аромат, подібний до запаху лимонної цедри.

Бруньки дрібні (близько 1 мм завдовжки), червоні, шерстисті. Листки непарноперисті, 10–30 см завдовжки, складаються з 5–11 яйцеподібних листочків завдовжки 4–8 см. Листки темно-зелені, блискучі, густо вкриті напівпрозорими ефіроолійними залозками. Абаксіальна поверхня світліша, з опушенням уздовж жилок (рис. 1.16). Квітки ізомерні, дрібні, зеленувато-жовті (3–3,5 мм у діаметрі), розпускаються рано навесні — до появи листя. Маточкові та тичинкові квітки формуються на різних особинах. Суцвіття — дрібні цимозні щитки (або зонтики), що розміщуються на приростах минулого року (рис. 1.15). Плодолистки у

Zanthoxylum americanum мають довгі ніжки, що є характерною ознакою лише для кількох видів роду (*Z. fagara*, *Z. fijiensis*, *Z. americanum*).

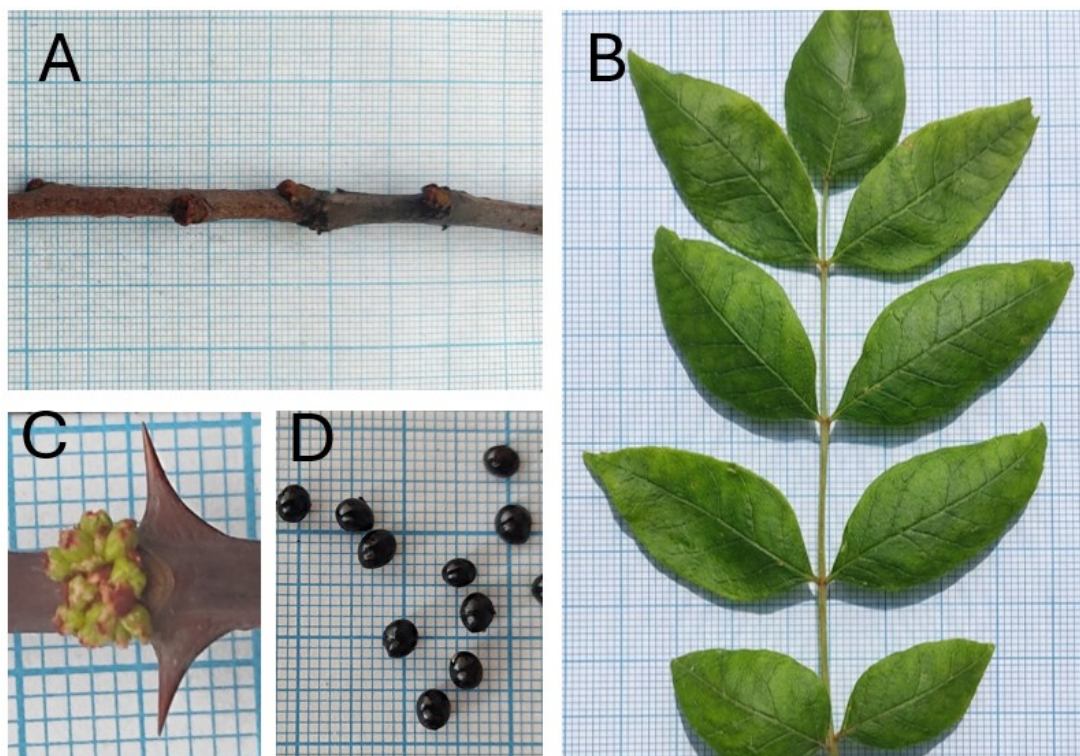


Рис. 1.16. Морфологічні ознаки *Zanthoxylum americanum*:

А — зимовий пагін; В — типовий складний листок; С — бруньки та колючки; D — насіння

У колекції НБС імені М. М. Гришка представлені лише маточкові особини. Плід — дрібна м'ясиста листянка діаметром 0,5–0,6 см, що містить одну насінину. Плоди дозрівають наприкінці літа, змінюючи забарвлення із зеленого на червонувато-коричневий. Після розтріскування листянки насіння частково звисає назовні (рис. 1.15). Насіння округле, ледь видовжене в апікально-базальному напрямку, іноді трохи сплюснене з одного боку, чорне, голе, блискуче, гладеньке, завдовжки 3,3–4,7 мм, завширшки 2,8–4,0 мм (рис. 1.16). *Zanthoxylum americanum* легко розмножується кореневими паростками, утворюючи моноклональні куртини (Beurton 1994; Bafi-Yebo et al., 2005; Immel, 2001).

1.3. Фізіолого-біохімічна характеристика дослідних видів рослин

Успішна інтродукція деревних рослин у Правобережному Лісостепу України визначається їхньою фізіологічною пластичністю та здатністю

підтримувати внутрішній гомеостаз за дії лімітуючих факторів довкілля. Ці функціональні реакції (регуляція водного обміну, морозостійкість, фотосинтетична активність) нерозривно пов'язані зі специфічними метаболічними перебудовами. Зокрема, базою такої адаптації є хімічні профілі біологічно активних речовин та їх роль у системній стійкості рослин, що є об'єктами даного дослідження, до абіотичних і біотичних стрес-чинників. Серед усього спектра цих захисних метаболітів провідне фізіологічне значення у формуванні стрес-толерантності належить фенольному комплексу. Зокрема, поліфеноли — їхня ключова та найбільш структурно складна група, що формується по фенілпропаноїдному шляху та забезпечує базові механізми адаптації до абіотичних стресів. Їхня дія пов'язана з антиоксидантним захистом, стабілізацією клітинних мембран і підтриманням окисно-відновної рівноваги. Хоча кожен тип абіотичного стресу може індукувати накопичення кількох класів поліфенолів, у літературі описані домінуючі патерни: флавоноли переважно асоціюються з УФ-захистом, антоціани — з холодостійкістю, фенольні кислоти — з реакцією на посуху, а флавони — із засоленням.

За даними Rao & Zheng (2025), поліфеноли є центральними метаболітами стресостійкості, а їх накопичення контролюється МґВ-транскрипційними факторами, які регулюють активність ключових ферментів фенілпропаноїдного шляху. Саме ці сполуки визначають здатність рослин протистояти посузі, холоду, УФ-випромінюванню та іонному стресу, формуючи універсальний біохімічний механізм адаптації.

Токсичність металів, головним чином, індукує накопичення флавоноїдів, таких як антоціани та флавони (Kısa et al., 2016; Kováčik et al., 2009). Під час стресу, спричиненого металами, підвищення регуляції деяких ключових ферментів, таких як халкон синтаза, шикімат дегідрогеназа, цинамінова спирт дегідрогеназа та поліфенолоксидаза, індукує біосинтез фенілпропаноїдів у рослинах (Kováčik et al., 2009). У представників родини Rutaceae поліфенольні патерни інтегруються з терпеновими та алкалоїдними системами, створюючи багатокomпонентні хімічні профілі, які визначають екологічну стійкість таких

видів, як *Ptelea trifoliata*, *Phellodendron amurense*, *T. daniellii* та *Z. americanum*.

Ptelea trifoliata характеризується багатоконпонентною системою вторинних метаболітів, у якій одночасно розвинені терпенові, фенілпропаноїдні, кумаринові та алкалоїдні блоки. Для виду властиве поєднання кількох хімічних напрямків, що, зазвичай, представлені окремо в інших представників родини Rutaceae (Takaku & Setzer, 2007; Szendrei et al., 1973).

У рослини виявлено розвинений фенілпропаноїдний комплекс, що включає поліфенольні та флавоноїдні метаболіти, а також кумарини й фуранокумарини (Szendrei et al., 1973; Kuhn et al., 2026). Ці сполуки забезпечують антиоксидантну активність, інгібування гіалуронідази та тирозинази, а також стимулюють регенерацію тканин.

У листках одночасно присутні кумаринові похідні та азотовмісні алкалоїди, що формують комбінований захисний хімічний блок (Szendrei et al., 1973). Серед кумаринів ідентифіковано (+)-мармезинін, а також фуранокумарини (+)-мармезин і (+)-біянгеліцин (Szendrei, 1973). Алкалоїдний блок представлений гідроксилуніном і бальфуродином, які підсилюють антимікробні та антигельмінтні властивості рослини (Szendrei et al., 1973).

Терпенові системи представлені моно- та сесквітерпенами в листках, корі та квітках, із кількісними відмінностями між статевими формами (Takaku & Setzer, 2007; Setzer & Satyal, 2019). У листках визначено високі концентрації мірцену (9-19%), β -феландрену (13-20%), α -гумулену (14.0%) та гермакрену D (17-20%); тичинкові рослини збагачені монотерпенами, а маточкові — сесквітерпенами (Takaku & Setzer, 2007). У корі *Ptelea trifoliata* основними компонентами є лімонен (15,2%, енантіомерний надлишок 99% (–)-лімонен), сабінен (6,9%, енантіомерний надлишок 79% (–)-сабінен) та β -феландрен (6,2%, енантіомерний надлишок 87% (–)- β -феландрен) (Steinberg et al., 2017). Квітки характеризуються високим вмістом поліфенолів і флавоноїдів, серед яких домінують хлорогенова кислота, рутин, гіперозид та астрагалін (Kuhn, 2026). Водночас, вони продукують складні суміші моно- та сесквітерпенів (ліналол, мірен, β -оцимен, кариофілен) та ароматичних естерів. Маточкові квітки мають

вищі концентрації більшості летких компонентів, тоді як тичинкові — більше сесквітерпенів і алканів (Setzer & Satyal, 2019; Stewart et al., 2022).

У листках і квітках зафіксовано статевий диморфізм у складі ефірних олій, що проявляється у різному співвідношенні моно- та сесквітерпенових фракцій (Takaku & Setzer, 2007; Setzer & Satyal, 2019).

Таким чином, біохімічний профіль *Ptelea trifoliata* декількох груп вторинних метаболітів — терпенів, поліфенолів, кумаринів і алкалоїдів — із проявом статевих відмінностей у летких метаболітах та наявністю алелопатично активних компонентів у ґрунті (Takaku & Setzer, 2007; Szendrei et al., 1973; Steinberg et al., 2017; Setzer & Satyal, 2019; Stewart et al., 2022; Kuhn et al., 2026).

Біохімічна спеціалізація представників роду *Phellodendron* полягає у синтезі стабільних алкалоїдів ізохінолінового ряду та лімоноїдів (Sun et al., 2019). Така спрямованість обміну речовин забезпечує рослинам постійний захист від шкідників та створює передумови для поступової, але стійкої зміни ґрунтових умов у місцях зростання (Xie et al., 2025).

У *Phellodendron amurense* хімічні речовини розподілені між органами рослини залежно від їхньої ролі. Листки накопичують фенольні сполуки та флавоноїди, з-поміж яких переважають глікозиди кверцетину (зокрема гіперозид) та кемпферолу (Leu et al., 2006). Висока концентрація цих речовин забезпечує потужну антиоксидантну активність, захищаючи тканини від стресу через посуху або надмірне сонячне випромінювання (Leu et al., 2006). Важливим компонентом хімічного складу листків слугують фенольні кислоти, які при вимиванні з опалого листя діють як «м'який» стримуючий фактор для насіння інших рослин, проте не чинять сильного токсичного впливу на ґрунтові організми, що підтверджується дослідженнями (Alam et al., 2021).

На відміну від листків, кора стовбура та коріння виступають основним місцем накопичення активних захисних речовин, зокрема алкалоїдів, з-поміж них лідирує берберин, а також пальматин, ятроризин, магнофлорин та фелодендрин (Sun et al., 2019; Erhan et al., 2023). Цей комплекс речовин має яскраво виражену протимікробну дію (Kim et al., 2024). Додатковий рівень

захисту від поїдання тваринами забезпечують лімоноїди (лімонін, обакунон), які надають тканинам сильної гіркоти та роблять рослину неїстівною (Jeong, 2023). Плоди містять складний комплекс речовин, що захищає насіння під час дозрівання. Окрім алкалоїдів (берберину, пальматину), до складу плодів входять специфічні лімоноїди (наприклад, лімонін, обакунон) та леткі сполуки (ефірні олії), які надають їм специфічного аромату та гіркоти, відлякуючи шкідників (Jeong, 2023).

Взаємодія з ґрунтовим мікробіомом у *Phellodendron amurense* реалізується через складний механізм хімічної зміни середовища. Встановлено, що коренева система виділяє в ґрунт специфічні речовини (берберин, пальматин, магнофлорин), створюючи навколо рослини зону підвищеної концентрації алкалоїдів (Zhang et al., 2024). Цей процес не просто стимулює, а діє як фактор відбору: високі концентрації алкалоїдів інгібують розвиток чутливої мікрофлори, завдяки чому стійкі таксони (наприклад, родина *Nectriaceae* серед грибів або *Sphingobacteriaceae* серед бактерій) отримують конкурентну перевагу і домінують в угрупованні (Zhang et al., 2024). Крім того, рослини активно задіяні в азотному циклі, впливаючи на активність ґрунтових ферментів та залучаючи азотфіксуючі мікроорганізми, що дає їм перевагу в засвоєнні поживних речовин (Gu et al., 2023). З віком насаджень відбувається природне підкислення ґрунту, яке супроводжується зміною структури бактеріального угруповання: від домінування *Proteobacteria* у молодих насадженнях до переважання *Acidobacteriota* у зрілих лісах (Xie et al., 2025).

Отже, стратегія *Phellodendron amurense* базується на стійкості надземної частини (завдяки антиоксидантам) та активному хімічному впливі на ґрунт. Накопичення алкалоїдів у ґрунті спричиняє стійку зміну складу мікробіому та кислотності ґрунту, що підтримує конкурентну перевагу рослини у місцях природного зростання.

Хімічна різноманітність для представників роду *Tetradium* є ключовим чинником їхньої екологічної пластичності, стійкості до біотичних факторів та спроможності формувати складні взаємодії з мікробіотою ґрунту й

надґрунтовими організмами. Незважаючи на монофілію роду, підтверджену молекулярними маркерами (ITS, trnL-F, повні пластоми), внутрішньородова хімічна гетерогенність є значною: різні види демонструють різні домінантні класи вторинних метаболітів, що відображає еволюційне розходження метаболічних мереж у межах Rutaceae. Особливо показовим у цьому контексті є *Tetradium daniellii*, який поєднує кілька незалежних метаболічних блоків — фурукумарини, лімоноїди, флавоноїди та леткі монотерпени — формуючи збалансований і багатофункціональний біохімічний профіль.

У рослин *T. fraxinifolium* переважають леткі моно- і сесквітерпени (понад 30–40 компонентів ефірної олії), що підтверджено сучасними GC—MS дослідженнями (Zhao et al., 2019; Lee et al., 2011). Участь лімоноїдів та флавоноїдів мінімальна, що різко контрастує з *T. daniellii*.

У *T. glabrifolium* спостерігається зміщення в бік рідкісних бензофенантридинових алкалоїдів (хелеритрин, декарин) та специфічних лімоноїдів, що було вперше описано у класичній роботі (Quader et al., 1990), яка залишається основним джерелом фітохімічних даних для цього виду.

Для рослин *T. trichotomum* відомо близько 25–35 індивідуальних сполук, переважно алкалоїдів і лімоноїдів, згідно з ранніми даними (Quader et al., 1990) та новими описами (Xiao et al., 2023).

У *T. ruticarpum* описано найбільшу кількість сполук у межах роду — понад 165 індивідуальних компонентів, включно з 58 індолоквіназоліновими алкалоїдами, 85 хінолоновими алкалоїдами, 21 лімоноїдами та іншими класами (Li & Wang, 2020; Xu et al., 2025). Загальна кількість ідентифікованих метаболітів у сучасних оглядах перевищує 300, що робить *T. ruticarpum* найбільш хімічно насиченим видом роду.

На цьому фоні *T. daniellii* демонструє унікально збалансований хімічний профіль, що включає фурукумарини (бергаптен, ксантотоксин, ізопімпінелін), лімоноїди (лімонін, ізолімонексова кислота), флавоноїди (флаваприн, еводіозид В, вітексин, гесперидин) та леткі монотерпени (β -мірцен у листі, D-лімонен у плодах) (Yoo et al., 2002; Yang et al., 2022). Така комбінація є нетиповою для інших

видів роду *Tetradium*, де, зазвичай, домінує один або два класи сполук.

Функціональна активність цих сполук також підтверджена, зокрема, фурукумарини забезпечують фотозалежну токсичність і протизапальну дію (бергаптен як інгібітор COX-2), лімоноїди виконують антифунгальну та регуляторну функцію, флавоноїди проявляють антиоксидантні властивості, а гесперидин модулює Wnt/ β -катехіновий шлях і прискорює загоєння ран (Yoo et al., 2002; Yoon et al., 2022). Ефірна олія плодів *T. daniellii*, у складі якої домінує D-лімонен, демонструє виражену антифунгальну активність проти *Phytophthora* та *Pythium*, що пов'язує леткі терпенові компоненти з контролем ґрунтових патогенів і їхнім впливом на структуру ризосфери (Yang et al., 2022).

Таким чином, *T. daniellii* є видом із найбільш збалансованим і різноплановим хімічним профілем у межах роду. Представники цього виду одночасно мобілізують лімоноїди, фурукумарини, флавоноїди та леткі монотерпени, формуючи багатошаровий захисно-сигнальний комплекс, який працює як на рівні власної тканинної стійкості, так і на рівні взаємодії з мікробіотою ґрунту та надґрунтовими біоагентами. У поєднанні з тим, що молекулярні дані (ITS, trnL-F, повні пластоми) однозначно підтверджують монофілію *Tetradium* і його близьку спорідненість із *Phellodendron*, така внутрішня хімічна гетерогенність *T. daniellii* може розглядатися як одна із найважливіших характеристик для пояснення пластичності, стійкості рослин до біотичних чинників.

Особливістю хімічного профілю *Zanthoxylum americanum* є чіткий розподіл біологічно активних речовин між різними органами рослини. Метаболічний профіль рослин виду сформований чотирма основними класами сполук: кумаринами, алкалоїдами, лігнанами та алкіламідами, локалізація яких тісно пов'язана з функціональною роллю певних органів (Bafi-Yebo, 2003; Wen et al., 2024).

Листки та плоди накопичують фотоактивні фуранокумарини (псорален, ксантотоксин, імператорин). Під дією сонячного світла ці речовини зв'язуються з ДНК патогенів, що блокує їх розмноження та розвиток. Така локалізація

забезпечує формування світлозалежного захисного бар'єра на поверхні фотосинтезуючих органів (Bafi-Yeboa, 2003).

У підземних органах та деревині накопичуються сполуки, токсична дія яких є постійною і не залежить від освітлення. До цієї групи належать алкалоїди (нітидин), піранокумарини (ксантилетин) та лігнани (азаринін). Ці речовини зупиняють поділ клітин у ґрунтових шкідників та збудників хвороб (Okagu et al., 2021). Додатковий захист забезпечують алкіламіди (саншули). Вони діють як репеленти: блокуючи нервові імпульси, ці речовини викликають сильне оніміння слизових оболонок у тварин, що намагаються з'їсти рослину (Lu et al., 2024).

Важливою характеристикою виду є метаболічна пластичність в умовах абіотичного стресу. Дані щодо стійкості опромінення (UV–B) та холодостійкості отримані для *Z. bungeanum* і екстрапольовані на рід *Zanthoxylum*, використовуються як модельні патерни адаптації. Встановлено, що підвищення рівня UV–B випромінювання індукує синтез флавоноїдів та фенольних сполук у листках, що посилює загальну біологічну активність екстрактивних речовин (Li et al., 2009). Адаптація до низькотемпературного стресу супроводжується змінами у ліпідному спектрі мембран та акумуляцією осмопротекторів (Liu et al., 2023).

Таким чином, біохімічні профілі досліджених представників родини Rutaceae демонструють різні стратегії хімічної спеціалізації та екологічної адаптації:

Ptelea trifoliata має найбільш комплексний профіль, що поєднує терпенові, поліфенольні, кумаринові та алкалоїдні блоки з вираженим статевим диморфізмом у летких сполуках.

Phellodendron amurense характеризується алкалоїдно-лімоноїдною спрямованістю, яка забезпечує стабільний захист і виражений вплив на ризосферу.

Tetradium daniellii вирізняється збалансованим профілем, де одночасно мобілізуються фурукумарини, лімоноїди, флавоноїди та монотерпени, які формують багатофункціональний захисно-сигнальний комплекс.

Zanthoxylum americanum демонструє органоспецифічний розподіл метаболітів (кумарини, алкалоїди, лігнани, алкіламіди), який чітко пов'язаний із функціональним призначенням окремих органів.

Критичний аналіз світової та вітчизняної наукової літератури дозволяє виявити низку суттєвих прогалин, що зумовлюють актуальність вибору об'єктів та загальну мотивацію дослідження. Передусім, виникає гостра необхідність критичного перегляду історичного досвіду інтродукції *Phellodendron amurense* та *Ptelea trifoliata* в умовах сучасних кліматичних трансформацій Правобережного Лісостепу України. На цьому тлі *Tetradium daniellii* виступає найбільш перспективним, проте найменш вивченим об'єктом у регіоні, що потребує ґрунтового первинного вивчення. Окремим масштабним викликом є подолання вузькоспеціалізованого підходу до біохімічних характеристик досліджуваних видів. Хоча їхні хімічні профілі надзвичайно детально описані у світовій літературі в інтересах фармакогнозії, екофізіологічна роль вторинних метаболітів залишається фактично нерозкритою як у забезпеченні системної стійкості до абіотичних чинників, так і в регуляції біотичних взаємодій у системі «ґрунт — рослина — ґрунт». Нарешті, міжнародний досвід чітко вказує на високу потенційну інвазійну небезпеку деяких представників родини, що робить вкрай актуальною експериментальну верифікацію їхньої алелопатичної активності та здатності хімічно трансформувати ґрунтове середовище безпосередньо в умовах району інтродукції. Таким чином, мотивація дослідження продиктована необхідністю переходу від описової констатації фактів виживання рослин до системного розуміння внутрішніх фізіолого-біохімічних та ростових механізмів їхньої стійкості. Це дозволить об'єктивно оцінити загальний адаптивний потенціал інтродукованих представників Rutaceae та розробити науково обґрунтовані рекомендації щодо їхнього ефективного і екологічно безпечного використання у зеленому будівництві та лісовому господарстві.

1.4. Історична ретроспектива інтродукційного процесу та господарське значення представників родини Rutaceae Jass.

Детальний аналіз літературних даних та огляд за допомогою платформи iNaturalist (2026) дозволили встановити місця культивування представників родини Rutaceae в межах України (рис. 1.17). Здобуті результати свідчать про неоднаковий ступінь поширення досліджуваних таксонів. Найбільш рівномірне розповсюдження отримав *Phellodendron amurense*. *Ptelea trifoliata* демонструє виражену кластеризацію навколо великих урбанізованих центрів. Натомість *Tetradium daniellii* та *Zanthoxylum americanum* на сучасному етапі характеризуються локальним розподілом, переважно в межах ботанічних колекцій та науково-дослідних пунктів інтродукції.

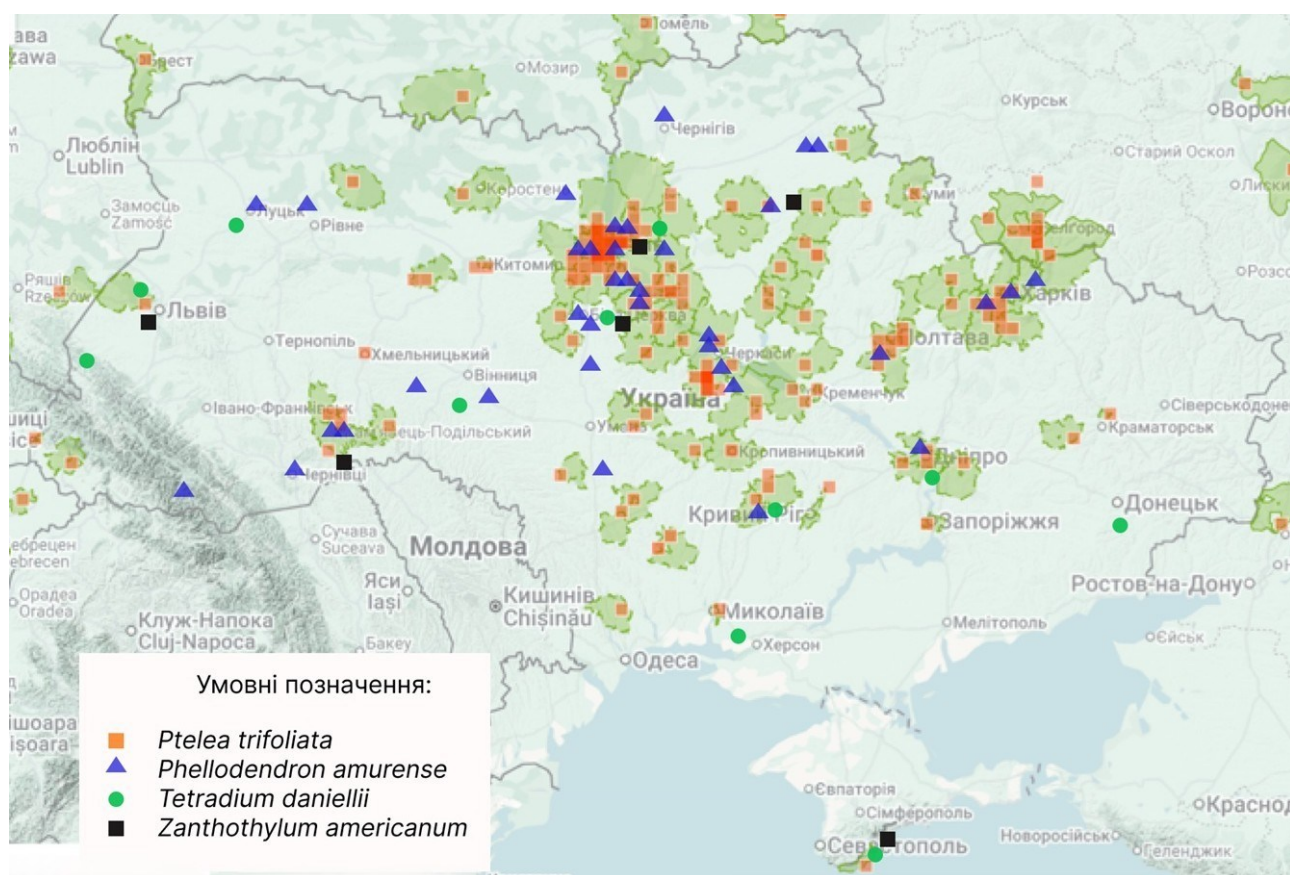


Рис.1.17. Географічне поширення досліджуваних видів родини Rutaceae в межах територій України (iNaturalist, 2026)

В Україні перші спроби акліматизації *Tetradium daniellii* були здійснені в Нікітському ботанічному саду у 1935 р. За даними Isikov (1986), у серпні 1985 р. впродовж одного тижня загинула 32-річна рослина; під час детального огляду було виявлено міцелій гриба *Armillariella mellea*, який проник майже у всю товщу кори в прикореневій частині стовбура. Це стало безпосередньою причиною загибелі рослини. Передумовами поширення гриба було часте підтоплення ділянки внаслідок інтенсивного поливу (Isikov, 1986).

У ботанічному саду імені М. М. Гришка рослини цього виду тричі висаджували на колекційній ділянці “Рутові” у 1948, 1960 та 1961 роках (Кохно, 1997). Рослини, висаджені в 1948 р., були сильно пошкоджені внаслідок несприятливої зими 1955/56 рр., коли заморозки розпочалися в жовтні, а сніговий покрив сформувався лише в грудні, що спричинило промерзання ґрунту до 150 см. Додатковим стресовим чинником був нестабільний тепловий режим із чергуванням відлиг (+6,9 °C) та різких похолодань (–28,7 °C). У результаті з трьох 9-річних екземплярів *T. daniellii* один найслабший майже загинув, другий, зовні сильний і здоровий, підмерз до рівня ґрунту, а третій майже не був пошкоджений, але не цвів (Касаєва, 1960).

Наразі у НБС зростає одна доросла рослина *T. daniellii*. Встановити точний рік посадки не вдалося, однак за підрахунком річних кілець на зрізі другорядного стовбура її вік перевищує 45 років. У ботанічному саду імені акад. О. В. Фоміна з 2009 р. зростає одна рослина, отримана 3-річним саджанцем із Сімферополя під назвою *Euodia hupehensis* (синонім *T. daniellii*), а також чотири рослини, отримані у 2005 р. з м. Майнц (Німеччина) під назвою *Euodia velutina* Rehd. & Wils. синонім *T. daniellii*). У парковій частині висаджено кілька молодих рослин, частина з яких почала цвісти у віці 7 років (Бонюк та ін., 2023). Ботанічний сад Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара має в колекції 2 рослини *T. daniellii*, отриманих у 2008 р. з ботанічного саду м. Тбілісі, Грузія (Опанасенко и др., 2015). У Криворізькому ботанічному саду зростає 2 екземпляри *T. daniellii*, вирощені з насіння, переданого з Нікітського ботанічного саду у 1988 р. (Бойко та ін., 2000).

Попри тривалу історію інтродукції, *Tetradium daniellii* залишається малодослідженим видом в Україні. У науковій літературі він переважно згадується фрагментарно, у контексті загальних оглядів інтродуцентів або декоративних дерев. Лише в останні роки з'явилися перші цілеспрямовані дослідження, зокрема робота Nuzhyna et al. (2023), в якій оцінено фотосинтетичну активність та стресостійкість виду в умовах міського середовища.

В Україні рід *Phellodendron* переважно представлений одним видом — *Phellodendron amurense* Rupr. та його фенормами. У Національному ботанічному саду імені М. М. Гришка НАН України вид представлений 19 екземплярами в колекції «Далекий Схід», що зростають з 1946 р. У дендрарії ботсаду також наявний один екземпляр *Phellodendron amurense* var. *lavalleyi*, висаджений у 1952 р. однорічними сіянцями з насіння, отриманого з Батумського ботанічного саду; 20 рослин *Phellodendron amurense* var. *sachalinense*, переданих із ГБС Москви у 1953 р.; а також два екземпляри *Phellodendron amurense* var. *japonicum*, отримані у 1948 р. з дендропарку ЛОСС (Росія) (Кохно, 1997; Рубцов, 1974). У ботанічному саду ім. акад. О. В. Фоміна вид культивується з 1879 р.; також зростають сіянці репродукції 1949 р. Загалом колекція налічує дев'ять екземплярів *Phellodendron amurense* (Бонюк та ін., 2023). У Дніпровському ботанічному саду вид зростає з 1952 р. (Опанасенко и др. 2015). Перші відомості про інтродукцію бархата амурського в Україну датуються 1861 р., коли вид був висаджений у Тростянецькому парку на Чернігівщині (Кохно, Курдюк. 1994). Пізніше його почали активно використовувати в озелененні парків Сумської, Полтавської, Київської та інших областей (Юрків, 2008). У лісові культури його вперше введено під Києвом, у Голосіївському лісництві, у 1927–1928 рр. М. М. Ягниченко (1953), отримавши насіння з Далекого Сходу у 1927 р., виростив сіянці в розсаднику Голосіївського лісництва, і вже у 1929 р. вони були висаджені у Київській, Вінницькій та Сумській областях (Рудюк, 2018). Наукове вивчення *Phellodendron amurense* в Україні має тривалу історію. В. В. Гурський (1950) узагальнив досвід створення культур бархата в різних регіонах України,

визначивши оптимальні типи лісорослинних умов і технологічні вимоги до успішного вирощування. Ґрунтовні роботи належать Н. М. Ягниченку (1953), який дослідив біологічні особливості бархата амурського, його реакцію на умови України, чутливість до приморозків та окреслив райони, придатні для промислового вирощування. У 1960–1970-х роках Б. І. Логінов і М. І. Гордієнко (1976) продовжили вивчення продуктивності та стійкості бархата, систематизували практику створення культур і вказали на типові помилки лісокультурної технології. Важливим етапом стало розроблення М. Н. Зеленським (1999) нормативів таксації деревини бархата амурського, що забезпечило можливість точного обліку запасів і порівняння продуктивності насаджень у різних регіонах. З початку 2000-х років дослідження виду в Україні набули системного характеру завдяки працям З. М. Юрківа. У низці робіт (2003–2013) ним вивчено ріст і продуктивність бархата в умовах Західного Лісостепу, особливості його взаємодії з дубом, ясенем, модриною та іншими видами, визначено оптимальні схеми змішування, густоту садіння та агротехнічні прийоми вирощування. Юрків також узагальнив історію інтродукції та поширення бархата в Україні (2004) і дослідив фенологічні ритми та особливості плодоношення виду (2008). У 2020-х роках з'явилися нові екологічні дослідження, зокрема робота К. М. Божко та співавт. (2025), присвячена стану популяцій бархата амурського у природних екосистемах Степової зони. У ній оцінено адаптаційні властивості, життєздатність насіння, конкурентоспроможність та потенційну інвазійність виду в заплавах лісах півдня України. Окремо слід зазначити, що бархат амурський має не лише лісівниче та інтродукційне значення, а й природоохоронний статус у ряді регіонів України. Зокрема, ботанічна пам'ятка природи «Бархат амурський» входить до складу ландшафтного заказника загальнодержавного значення «Совий яр» у Хмельницькій області. Крім того, у ботанічній пам'ятці природи «Ділянка лісу», що розташована в межах землекористування Новозборишівського лісництва (квартали 195–196) у Волинській області, охороняються насадження бархата амурського. Це підкреслює цінність виду як елемента природної та культурної

флори України та підтверджує його значущість у контексті збереження біорізноманіття (Мельник, 2025).

Ptelea trifoliata в Україні вперше висаджена в Основ'янському акліматизаційному саду у 1809 р. (тепер м. Краснокутськ Харківської обл.) (Кохно, Курдюк, 1994; Кібкало, 1993). В Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка зростає 2 екземпляри *Ptelea trifoliata* subsp. *trifoliata* вирощені з насіння з ФРН у 1951 р. (отримані під назвою *Ptelea serrata* Small, що є синонімом); 10 екземплярів *Ptelea trifoliata* L. з 1944 р., вирощених з насіння отриманого з Нікітського ботанічного саду (Рубцов, 1974; Кохно, 1997). У ботсаду імені акад. О.В. Фоміна 2 зразки висаджено в 1937 р., та сіянці 3 екземплярів – в 1967 р. насіння яких передані з ботанічного саду м. Куйбишеве, Росія (Бонюк, 2023). *Ptelea trifoliata* в Нікітському ботанічному саду з 1907 (1910) р., а у Дніпровському ботанічному саду зростає з 1957 р., (Опанасенко., та ін. 2015; Кохно, 1997). За даними Літвіненка (2000), *Ptelea trifoliata* у Північній Буковині характеризується високою повнозернистістю насіння та доброю адаптацією сіянців, які з віком підвищують зимостійкість. Вид проявляє ксероморфні риси у відповідь на забруднення повітря і рекомендований для використання в озелененні забруднених територій. В Україні рослини *Ptelea trifoliata* досліджували за такими напрямками: морозостійкість (Кучма, 2012), органогенез і репродуктивна біологія (Літвіненко, 2016), метаболічна адаптація в міському середовищі (Мазепа та ін., 2006); вид розглядався у загальних оцінках акліматизації інтродуцентів (Гнатів, 2005); праці багатьох авторів (Шоль, Г. Н. 2018; Burda & Koniakin, 2019) дозволяють розглядати вид у контексті інвазійних тенденцій.

В Україні найчастіше трапляється *Zanthoxylum americanum*, проте він наявний лише в незначній кількості у ботанічних садах, дендропарках. *Zanthoxylum americanum* (Northern prickly ash), зазвичай, називають північним колючим ясенем, жовтодеревником. Інколи в літературі рід описано під ортографічним варіантом *Xanthoxylum*. В Україні з 1879 р. у Нікітському ботанічному саду. В Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка

зростає 5 екземплярів з 1933 р. (Рубцов, 1974; Кохно, 1997). Перелік видів та культиварів інтродукованих рослин державного дендрологічного парку "Олександрія" НАН України, містять записи про наявність 10 рослин *Zanthoxylum americanum* 30-40 річного віку на 2013 р. (Рубіс та ін., 2014). За підсумками інтродукції деревних декоративних рослин у дендропарку «Тростянець» (Чернігівська обл.) на 2007 р. налічувалось 3 рослини *Zanthoxylum americanum* (Медведєв та Ільєнко, 2012). За даними Літвіненка (2000), *Zanthoxylum americanum* у Північній Буковині розглядається як перспективний вид для лісомеліоративних насаджень, що свідчить про його достатню екологічну стійкість та адаптивність у регіоні. У дослідженні Мазепи та ін. (2006) *Zanthoxylum americanum* визначено як один із найбільш метаболічно стійких інтродуцентів у техногенному середовищі Львова. Вид демонструє найвищий коефіцієнт співвідношення розчинних цукрів і крохмалю (8–9), що свідчить про інтенсивний фотосинтез, високу енергетичну забезпеченість та ефективні механізми адаптації до міських умов. На відміну від *Ptelea trifoliata*, *Zanthoxylum americanum* не проявляє ознак зниження життєздатності впродовж вегетації.

Рід *Tetradium* має значну економічну цінність завдяки широкому спектру застосувань у харчовій, медичній, промисловій та декоративній галузях. Рослини цього роду є джерелом їстівних плодів, ефірних олій, деревини, технічної сировини та кулінарних інгредієнтів. На сьогодні з представників *Tetradium* виділено понад 130 хімічних компонентів, серед яких алкалоїди, терпеноїди та фенольні сполуки, що демонструють виражену біологічну активність, включно з протимікробною, протизапальною та інсектицидною дією. Зокрема, ефірна олія незрілих плодів *Tetradium ruticarpum* (A.Juss.) T.G.Hartley проявляє фумігантну токсичність щодо *Sitophilus zeamais* та *Tribolium castaneum* (Cao et al., 2018; Zhao et al., 2019; Alsaadi et al., 2016). *T. daniellii* високо цінується як нектаронос. Під час цвітіння дерево активно відвідується медоносними бджолами, що зумовлено значними об'ємами секреції нектару та високим вмістом цукрів. За даними досліджень, середня добова кількість нектару однієї тичинкової квітки становить $0,18 \pm 0,08$ мкл, тоді як маточкові квітки значно продуктивніші — $0,46 \pm 0,26$ мкл

(Kim et al., 2014). Вміст цукрів у нектарі коливається в межах 37–48 мкг на квітку, а його загальна концентрація становить близько 37,9%, що разом із багатим амінокислотним складом (зокрема високим вмістом проліну) робить вид надзвичайно привабливим для комах (Hayes, 1977; Kim et al., 2014). В угорських умовах нектаропроодуктивність одного дорослого дерева віком 15–20 років сягає 22–33 кг меду (Farkas & Zajász, 2007). Особливу цінність вид має завдяки пізньому та тривалому цвітінню (липень–серпень). У Кореї період цвітіння триває від 17 до 39 днів (Ryu et al., 2007), заповнюючи безнектарний період, коли більшість основних медоносів помірної зони вже відквітували (Halmágyi, 1975). Деревина *T. daniellii* використовується для виготовлення дрібних музичних інструментів, ювелірних виробів, шкатулок для спецій та дрібних будівельних елементів. Вона стійка до шкідників і хвороб. Плоди деяких видів застосовують як спеції. Насіння використовували як джерело технічної олії (для лампового гасу та догляду за волоссям), а з 1970-х років досліджується як потенційне джерело альтернативної енергії. Жирне насіння також є кормом для птахів. У декоративному садівництві *T. daniellii* набуває популярності завдяки швидкому росту, привабливому листю та рясному цвітінню. Вид толерантний до різних ґрунтових умов і не витримує екстремальної посухи та надмірного перезволоження. Недоліком є відносна ламкість деревини, що знижує стійкість до вітролому та обледеніння (Vincent, 2004).

Види роду *Phellodendron* здавна використовуються у традиційній китайській, корейській та японській медицині. *Phellodendron amurense* містить комплекс біологічно активних алкалоїдів (берберин, палматин, ятроризин тощо), які проявляють протизапальну, антибактеріальну, протипухлинну та гепатопротекторну дію (Wang et al., 2020). У традиційній медицині кора відома під назвами «Хуан Бай» або «Хуан По» та застосовується при захворюваннях шлунково-кишкового тракту, шкіри, інфекційних процесах. Товста коркова кора *Phellodendron amurense* розглядається як потенційне джерело коркової сировини для ізоляційних та декоративних матеріалів. Хоча промислове використання менш поширене, ніж у *Quercus suber*, дослідження щодо альтернативних джерел

корку тривають. Плоди ароматичні, використовуються для отримання кулінарної олії, як корм для тварин та як відхаркувальний засіб (Sun et al. 2019). У декоративному садівництві *Phellodendron amurense* цінується за орнаментальну кору, темно-зелене листя та яскраве жовте осіннє забарвлення. Вид стійкий до міського забруднення та невибагливий до ґрунтів, що робить його популярним у парках і ботанічних садах (Dirr, 1998).

Ptelea trifoliata має давню історію використання в озелененні завдяки декоративним трійчастим листкам і характерним крилатим плодам. Плоди (самари) нагадують шишки хмелю, що зумовило народну назву «hop tree». У минулому їх застосовували як замітник хмелю в пивоварінні. Листя та кора містять гіркі речовини, типові для Rutaceae. У декоративному садівництві використовують кілька садових форм *Ptelea trifoliata*: 'Aurea' — із золотистим листям; 'Glausa' — із сіруватим молодим листям; пістряві форми ('Variegata'). Вид придатний для міських насаджень, стійкий до посухи та невибагливий до ґрунтів, проте занесений в списки інвазивних видів України.

Zanthoxylum americanum є важливим лікарським видом у традиційній медицині корінних народів Північної Америки. У фітотерапії використовують усі частини рослини — коріння, кору, деревину та плоди. Препарати застосовують при ревматичних болях, зубному болю, ангіні, опіках, а також як загальнозміцнювальний засіб. Подібність хімічного складу між видами роду *Zanthoxylum* зумовлює схожість їхнього етномедичного використання (Bafi-Yebo et al., 2005). Екстракти *Zanthoxylum* демонструють інсектицидну, ларвіцидну, пупіцидну та репелентну активність щодо переносників хвороб людини й тварин. Метаболіти роду розглядають як перспективне джерело природних інсектицидів і гербіцидів, екологічно безпечних альтернатив синтетичним пестицидам (Hikal et al., 2017; Okagu et al., 2023). *Zanthoxylum americanum* також розглядають як потенційний генетичний ресурс для селекції цитрусових, зокрема як джерело стійкості до хвороб або як підщепу (Munter et al., 2018).

ВИСНОВКИ

Узагальнення теоретичних засад дослідження свідчить, що представники під родини *Zanthoxyloideae* (*Tetradium*, *Phellodendron*, *Ptelea*, *Zanthoxylum*) володіють значним адаптивним потенціалом для умов Правобережного Лісостепу України, попри відмінності в їхніх еволюційних стратегіях. Чітке визначення таксономічного статусу та філогенетичних зв'язків цих родів дозволяє уніфікувати підходи до їхньої ідентифікації, враховуючи специфічні морфологічні особливості, як-от процеси селективного абортівання насіннєвих зачатків. Аналіз еколого-кліматичної відповідності природних ареалів умовам району інтродукції вказує на високу перспективність цих видів у контексті сучасних змін клімату. Зокрема, *Zanthoxylum americanum* демонструє виняткову морозостійкість, тоді як *Ptelea trifoliata* виявляє найвищу екологічну пластичність та здатність до виживання в умовах аридизації. Водночас успішна акліматизація мезофітного *Tetradium daniellii* та стійкого до низьких температур *Phellodendron amurense* підтверджується багаторічним досвідом їхнього культивування в ботанічних садах.

Важливим аспектом життєздатності цих рослин є особливості їхнього морфогенезу та біології розвитку. Раннє входження в генеративну фазу *T. daniellii* у поєднанні зі швидкими темпами росту *Ptelea trifoliata* та *Zanthoxylum americanum*, забезпечує їм переваги в освоєнні нових екологічних ніш. Фундаментом такої системної стійкості до абіотичних і біотичних стрес-чинників є унікальна фізіолого-біохімічна організація видів. Формування специфічних хімічних профілів, де провідна роль у стабілізації гомеостазу належить поліфенольному комплексу та специфічним групам вторинних метаболітів (алкалоїдам, кумаринам, терпенам), дозволяє рослинам ефективно протидіяти температурним аномаліям та УФ-випромінюванню. Таким чином, комплексне поєднання морфологічної гнучкості, прискореного онтогенезу та потужного біохімічного захисту робить досліджувані представники родини Rutaceae цінними об'єктами для ширшого впровадження в культурфітоценози регіону.

Концептуальна ідея роботи полягає у комплексному системному переосмисленні адаптивного потенціалу інтродукованих видів родини Rutaceae в умовах кліматичної трансформації Правобережного Лісостепу України. В основу дослідження покладено гіпотезу про те, що для об'єктивної оцінки успішності натуралізації екзотів недостатньо простої констатації їхнього виживання. Необхідно розробити цілісну наукову модель механізмів їхньої стійкості, де малодосліджений *Tetradium daniellii* виступатиме центральним об'єктом порівняльного аналізу на тлі історично відомих видів (*Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata*) та частково дослідженого *Zanthoxylum americanum*.

Передбачається, що робота базуватиметься на системному підході до вивчення взаємодії рослинного організму з довкіллям, яка розглядатиметься через ієрархію чотирьох взаємопов'язаних систем:

Система «клімат — фенологічний ритм — успішність вегетації»: виявлення адаптивних змін у проходженні вегетаційного сезону під впливом сучасних кліматичних трансформацій (де для малодосліджених *T. daniellii* та *Zanthoxylum americanum* вперше надається комплексна оцінка їхніх сезонних ритмів, а для історично відомих *Ptelea trifoliata* та *Phellodendron amurense* — здійснюється критичний перегляд застарілих даних на тлі глобального потепління). Це дозволить прогнозувати загальну життєздатність рослин, своєчасність підготовки до зимівлі та кінцеву репродуктивну здатність (зокрема, вплив клімату на процеси абортації насіння).

Система «структура — функція — адаптація»: дослідження морфолого-анатомічної організації, зокрема флорального морфогенезу, як фундаменту для реалізації специфічних життєвих стратегій (доведення того, як особливості будови та швидкі темпи розвитку дають перевагу у захопленні вільного простору — прояв *r*-стратегії).

Система «стресор — метаболічна відповідь — толерантність»: розкриття механізмів системної стійкості через динаміку поліфенольного комплексу та інших вторинних метаболітів (дослідження функції клітинної біохімії як своєрідного внутрішнього «щита», що вмикається у відповідь на

екстремальні морози чи посуху), що забезпечує гомеостаз клітин за температурних аномалій.

Система «**ґрунт — рослина — ґрунт**»: аналіз алелопатичної активності та ролі корневих ексудатів у модифікації ризосфери (*тобто перевірка здатності інтродукованих видів виділяти специфічні хімічні речовини, які «перебудовують» ґрунт під себе та пригнічують місцеву флору*), що визначає їхній потенціал до натуралізації та конкуренції у нових фітоценозах.

Очікується, що така системна характеристика дозволить не лише оцінити поточний стан акліматизації видів, але й вперше змодельовати їхню поведінку та інвазійні ризики в екосистемах регіону в довгостроковій перспективі.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Об'єкти та база досліджень

Об'єктом досліджень виступили інтродуковані у Правобережному Лісостепу України представники родини Rutaceae Juss., що належать до чотирьох родів: *Tetradium* Lour., *Phellodendron* Rupr., *Ptelea* L. та *Zanthoxylum* Mill. Дослідження проводились у відділі дендрології НБС імені М. М. Гришка.

До складу дослідної групи увійшли однодомні та тичинкові рослини *Tetradium daniellii* (Benn.) Hartley, T. G. (1981), дводомні види *Phellodendron amurense* Rupr. (1857) і *Ptelea trifoliata* L. (1753), а також рослини жіночої статі дводомного виду *Zanthoxylum americanum* Mill. (1768).

Дослідження були виконані у відділі дендрології Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України у 2022–2026 рр. Модельною базою досліджень слугували колекційні насадження Національного ботанічного саду ім. М. М. Гришка НАН України, де було проаналізовано 19 особин *Phellodendron amurense*, висаджених у 1975 р. на ботаніко-географічній ділянці «Далекий Схід» (середня висота 17,5 м, діаметр на висоті грудей 45 см), а також 2 рослини, що зростають поблизу ділянки «Індонезійський сад» із висотою 10,5 та 7,5 м та діаметрами 31 та 22 см відповідно. До вибірки включено одну особину *T. daniellii* висотою 10,7 м, шириною крони 10 м і діаметром стовбура на висоті грудей 46 см; її мінімальний вік за підрахунком річних кілець станом на 2026 р. складає 46 років. Сіянець *T. daniellii* генеративного вікового стану, висотою 2,1 м і діаметром 4 см. Тридцять двухрічних саджанців *T. daniellii* у контейнерній культурі. Популяція *Ptelea trifoliata* в колекції Рутових представлена 3 деревами (середня висота 5,18 м, діаметр 8,4 см) та 22 багатостовбурними кущами (середня висота 3,5 м), висадженими протягом 1950–1960-х років. Колекція *Zanthoxylum americanum* включає 5 кущів 1933 р. посадки (середня висота 2,9 м, діаметр 3,4 см) та 2 клональні рамети висотою 1,7 м і діаметром 2,4 см.

Також до дослідження залучено насадження Ботанічного саду ім. акад. О.

В. Фоміна КНУ імені Тараса Шевченка, де об'єктами стали: одна тичинкова рослина *T. daniellii* (гетеротипний синонім *Euodia hupensis* Dode) висотою 8 м та діаметром 26 см (висаджена у 2009 р. трирічним саджанцем); 3 рослини (посадка 2005 р.) що морфологічно відповідають таксону *Evodia velutina* Rehder & E.H. Wilson, який нині зведений до синонімії *T. daniellii* (Benn.) T.G. Hartley (надалі в тексті дисертації розглядається як *T. daniellii* var. *velutinum* (Wilson) nom. prov.); 5 рослин *T. daniellii*, висаджених у парковій зоні у 2014 році.

2.2 Природно-кліматичні умови району досліджень

У зв'язку з тим, що досліджувані нами види зростають в Національному ботанічному саду імені М. М. Гришка та Ботанічному саду імені акад. О. В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка, то виникає потреба детальної характеристики ґрунтових та кліматичних умов м. Київ.

Місто розташоване на межі Полісся та Лісостепу. Клімат помірно континентальний, із фоновим мікрокліматичним впливом індустріальної забудови; характеризується м'якістю та достатнім рівнем зволоження. Погода формується під впливом західного перенесення повітряних мас та активної циклонічної діяльності (130–145 днів на рік), що зумовлює часту зміну повітряних мас (морських, арктичних, рідше тропічних). Переважають вітри західного та північно-західного напрямків із середньорічною швидкістю 2,4 м/с.

Спостерігається стійка тенденція до потепління. Якщо кліматична норма 1961–1990 рр. складала +7,2 °С, а 1981–2010 рр. — +8,4 °С, то сучасна середньорічна температура (1991–2020 рр.) становить +9,0 °С (табл. 1.1). У теплі роки (2015, 2019, 2020) цей показник перевищував +10,0 °С (Вишневецький та ін., 2023). Зима: м'яка, з частими відлигами. Середня температура січня (найхолоднішого місяця) за новими даними становить –3,2 °С (раніше коливалася від –13,8 до –2,1 °С). Абсолютний мінімум зафіксовано у 1935 р. (–

36 °C). Літо: помірно тепле. Середня температура липня: +21,3 °C (коливання у 1961–2020 рр. від +16,9 до +24,6 °C).

Таблиця 1.1

Середньомісячна та річна температура повітря у м. Києві за останній кліматичний період (1991–2020 рр.)

Місяці	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Рік
t, °C	— 3,2	— 2,3	— 2,5	— 10,0	— 15,8	— 19,5	— 21,3	— 20,4	— 14,9	— 8,6	— 2,6	— 1,8	— 9,0

Абсолютний максимум: +39,4 °C. Фіксується збільшення частоти екстремальної спеки. Тривалість періоду активної вегетації у м. Київ (з середньодобовою температурою повітря вище +10 °C) становить 170–180 днів, сума середніх добових температур повітря вище +5 °C дорівнює 3020 °C (Бонюк, 2023). Середня багаторічна тривалість безморозного періоду складає 197 днів. Окрім кліматичних чинників, успішність інтродукції визначається едафічною пластичністю. Враховуючи, що в районі дослідження переважають чорноземи та сірі лісові ґрунти на лесах,

Екстремальні температури (1961–2020 рр.): найвища: +36 °C (зафіксована у серпні 1987 р.); найнижча: –36 °C (січень 1987 р.). В окремі роки листопадові морози сягали –21,9 °C. Річна сума опадів становить 610–620 мм. Розподіл нерівномірний: близько 70% випадає у теплий період (квітень–жовтень), часто у вигляді злив. Максимум: 925 мм (1933 р.). Мінімум: 348 мм (1958 р.). Відносна вологість повітря в середньому 74%, влітку знижується до 60–65%. Надмірне зволоження ґрунту навесні (після танення снігу) або посухи влітку можуть негативно впливати на декоративність рослин. Початок весни (перехід через 0 °C) припадає на середину березня, а літній режим (понад +15 °C) встановлюється з середини травня (Вишневецький та ін., 2023).

Основним типом ґрунтів на території Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України є темно-сірі опідзолені, а також ряд їхніх різновидів. Крім того, трапляються флювіогляціальні піски, які відзначаються високою водопроникністю та низькою вологоємністю. Унаслідок складності рельєфу та інтенсивних ерозійних процесів більшість ґрунтів характеризується низьким вмістом гумусу. Значний антропогенний вплив у XIX–XX століттях призвів до сильної деградації ґрунтового покриву, а подекуди — до повного знищення його верхніх горизонтів. Ґрунтові води на території установи залягають глибоко і не здійснюють впливу на ґрунтотвірні процеси (Собко, Гапоненко, 1996).

Ґрунтовий покрив Ботанічного саду імені О. В. Фоміна представлений переважно темно-сірими та сірими опідзоленими, дерново-підзолистими й дерновими ґрунтами. За механічним складом вони переважно важкосуглинисті, але зустрічаються також пилувато-легкосуглинисті й глинисто-піщані, мають кислу реакцію середовища та вміст фосфору в межах 12–20 мг/100 г ґрунту. Вміст гумусу та зольних елементів у них є низьким через процеси змиву, зумовлені перепадами рельєфу (Бонюк та ін. 2023).

Потенціал морозостійкості *Zanthoxylum americanum* (–42 °C) суттєво перекидає абсолютний мінімум, зафіксований у Києві (–36 °C), що створює значний «запас міцності» таксону. Показники *Phellodendron amurense* (–33,7 °C) знаходяться на межі історичного екстремуму, проте є цілком достатніми для успішної зимівлі в умовах сучасного пом'якшення клімату. Показник активних температур вище +5 °C для м. Києва є оптимальним для *Phellodendron amurense* та *Zanthoxylum americanum*, проте є лімітуючим для *Tetradium daniellii*, природний оптимум якого становить 3900–5900 °C. Термічні ресурси Києва повністю задовольняють біологічний мінімум *Ptelea trifoliata*, вони все ще знаходяться нижче екологічного оптимуму цього таксону.

Річна кількість опадів у м. Києві (610–620 мм) не є достатньою для більшості мезофітних видів. Літні посухи, характерні для останніх десятиліть, можуть пригнічувати ріст вологолюбного *Phellodendron amurense*. Натомість

найвищу толерантність до дефіциту вологи та атмосферної посухи демонструє *Ptelea trifoliata*, що підтверджується здатністю рослин зростати в різних кліматичних умовах. *Zanthoxylum americanum* знаходиться в межах 600–1200 мм річних опадів, що відповідає нижній межі комфортного існування виду для м. Київ. У природному ареалі *Tetradium daniellii* зростає в умовах мусонного клімату, що також є нижнім порогом кількості опадів для м. Київ, важливим є факт – даний вид не витримує застійного зволоження ґрунту.

Описи рослин зроблені за літературними даними та результатами вимірів об'єктів дослідження з використанням рулетки, лінійки та міліметрового паперу, проілюстровані власними фото.

Таксономічну структуру видів уточнювали за: Hartley (1981), Ma (2006) та сучасними молекулярно-генетичними ревізіями Appelhans (2021) родів *Tetradium*, *Phellodendron*, *Ptelea* та *Zanthoxylum*. Номенклатуру уточнювали за базами даних WFO (World Flora Online), POWO (Plants of the World Online), міжнародним ресурсом IPNI (International Plant Names Index) та глобальною базою даних інвазійних видів EPPO Global Database.

Аналіз природних ареалів та встановлення ботаніко-географічного походження об'єктів дослідження здійснювали за системою флористичного районування А. Л. Тахтаджяна (1978), а також за допомогою платформи ClimateCharts.net (2026) та інструменту Climate Assessment Tool (CAT).

Для оцінки відповідності умов району досліджень біологічним потребам видів застосовано метод комплексного гідротермічного зіставлення у два етапи:

1. **Розрахунок фактичного зволоження:** Для відповідного періоду досліджень розраховували гідротермічний коефіцієнт (ГТК) за Г. Селяниновим (1928).

2. **Розробка порівняльної шкали:** Проведено уніфікацію класифікації агрокліматичних зон за Г. Селяниновим та значень індексу зволоження за С. W. Thornthwaite (1948). В основу поєднання цих показників покладено екологічний підхід J. Fang та K. Yoda (1990). Замість

прямого математичного порівняння коефіцієнтів, їх було зіставлено за типом екотопу (від сухих до надмірно зволжених), що дозволило створити єдину шкалу рівнів зволоження.

Кліматичні показники для регіону спостережень отримано з відкритих онлайн-ресурсів METEOPOST (n.d.) та Центральної геофізичної обсерваторії ім. Б. Срезневського (2025).

2.3. Методика морфологічних та фізіологічних досліджень

Описи подано за загальноприйнятою схемою та термінологією Зиман та ін. (2004); Гродзинський, Симоненко, (2012); Попова (2024), Harris J., Harris M (2001).

Фенологічні спостереження. Проводили за універсальною шкалою BBCH-scale (Meier, 2001; Pokhylchenko et al., 2024).

Динаміка лінійного росту пагонів. Сезонний приріст модельних екземплярів визначали методом регулярних морфометричних вимірювань (за Молчановим та Смирновим, 1967) за допомогою лінійки та міліметрового паперу. Інтенсивність спостережень: на початку активного росту — раз на 3–5 днів, у період цвітіння — раз на 1–2 дні. Онтогенетичні стани визначали за І. І. Мукілаіко (2017).

Анатомо-морфологічні дослідження. Проводили згідно з практичними рекомендаціями Паушевої (1988), Новікова & Барабаш-Красни (2015).

Загальні питання: навч. посіб. Львів: Ліга-Прес.. Усі вимірювання здійснювали за допомогою світлового мікроскопа Carl Zeiss Axio Imager A2 з використанням програмного забезпечення ZEN 3.11 Lite. Оскільки в колекції наявні тільки маточкові екземпляри *Zanthoxylum americanum*, власне плодоношення відсутнє. Описи плодів насіння зроблені за зразками, отриманими за дилектусом з National Botanical Garden Vacratot, Hungary.

Дослідження продихового апарату. Для характеристики анатомічної будови епідерми та оцінки ксероморфності листків використовували метод

епідермальних відбитків (Слюсар і Кузнецов, 2006). Дослідження мікроструктури проводили за допомогою світлового мікроскопа Carl Zeiss Axio Imager A2. Інтерпретацію даних здійснювали на основі концепції ксероморфізму (Pirasteh-Anosheh et al., 2016).

Оцінка адаптаційного потенціалу до водного дефіциту. Фактичну посухостійкість рослин визначали в літній період (червень–серпень) візуально за 9-бальною уніфікованою шкалою В. М. Меженського (2007). Показники водного режиму листків визначали ваговим методом (Слюсар, Кузнецов, 2008) у першій–другій декаді кожного місяця (червень–серпень 2024 р.).

Оцінка зимо- та морозостійкості. Польову візуальну оцінку перезимівлі рослин проводили щорічно навесні (у період розпускання бруньок) за результатами зим 2022–2025 рр. за шкалою В. М. Меженського (2007). Визначення потенційної морозостійкості *T. daniellii* проводили методом прямого лабораторного проморожування пагонів у стані глибокого спокою (Бублик та ін., 2013) у низькотемпературній камері CRO/400/40 (Італія).

Оцінка фітосанітарного стану. Здійснювали у два етапи. Польовий моніторинг (2022–2025 рр., з періодичністю 10–14 днів) включав фіксацію симптомів захворювань та наявності шкідників. Ідентифікацію комах-фітофагів проводили за допомогою систем розпізнавання Google Lens, EPPO Global Database та UkrBIN. Лабораторну фітопатологічну експертизу (ДСТУ 4180-2003) для ідентифікації збудників (на зразках *Phellodendron amurense* та *T. daniellii*) проводили з використанням макроскопічного, мікроскопічного, біологічного (метод вологої камери) та культурального методів.

Комплексна оцінка декоративності. Проводили за методикою А. С. Власенко (2016).

Оцінка інвазійності. Ступінь натуралізації визначали за концепцією подолання бар'єрів (Richardson et al., 2000; Protopopova & Shevera, 2019; Шиндер та ін., 2024). Інвазійний потенціал оцінювали за системою 11 діагностичних ознак (Абдулоєва та Карпенко, 2012).

2.4. Методика біохімічних та алелопатичних досліджень

Вміст вторинних метаболітів. Кількісне визначення вмісту вторинних метаболітів у вегетативних органах дослідних рослин проводили спектрофотометричним методом. Вимірювання оптичної густини розчинів здійснювали за допомогою спектрофотометра ULAB 102UV (Китай). Вміст суми антоціанів визначали спектрофотометрично за методикою Fuleki & Francis (1968).

Вміст флавонолів для визначали за модифікованим спектрофотометричним методом з використанням алюміній хлориду (Nurlinda et al., 2021).

Наважку рослинного матеріалу (0,2–0,3 г) поміщали у колбу, додавали 3 мл 80 % етилового спирту та проводили екстракцію шляхом нагрівання на водяній бані зі зворотним холодильником протягом 45 хв. Охолоджену суспензію фільтрували через паперовий фільтр у мірну колбу місткістю 100 мл, доводячи об'єм до мітки 80 % спиртом (розчин А).

Для проведення кольорової реакції у мірну колбу на 25 мл вносили 2 мл розчину А та 1 мл 2 % розчину алюміній хлориду ($AlCl_3$) у 95 % етиловому спирті. Об'єм доводили до мітки 95 % спиртом. Після інкубації протягом 20 хв вимірювали оптичну густину розчину при довжині хвилі $\lambda = 390$ нм у кюветі з товщиною шару 10 мм. Як розчин порівняння (контроль) використовували суміш розчинів алюміній хлориду та оцтової кислоти без рослинного екстракту.

Розрахунок вмісту флавонолів у перерахунку на рутин проводили за формулою:

$$C_{\text{flav}} = \frac{R \cdot D \cdot K \cdot A}{m}$$

де: R – тангенс кута нахилу прямої на калібрувальному графіку залежності оптичної густини досліджуваного розчину від концентрації флавонолів; D – оптична густина; K – коефіцієнт перерахунку на повітряно-суху вагу; m – наважка, г; A – аліквота.

Дослідження ґрунту та алелопатії. Для біохімічних дослідів з алелопатії було включено зразок *Ptelea trifoliata* з нетиповими морфологічними ознаками (позначається як «проміжна»). Колір ґрунту визначали за шкалою Манселла, температуру — термометром Checktemp HI98501, вологість — ваговим методом (висушування при 105 °C). Вимірювання рН та окисно-відновного потенціалу (ОВП) ґрунтових зразків проводили потенціометричним методом за допомогою настільного приладу pH/ORP Meter HI 2211 (Hanna Instruments). Питому електропровідність (ЕС) визначали кондуктометричним методом з використанням портативного кондуктометра Cond 315i (WTW, Німеччина). Агрохімічний аналіз ризосферного ґрунту здійснювали за комплексом загальноприйнятих методів. Вміст біогенних елементів (металів та фосфору) аналізували на оптико-емісійному спектрометрі iCAP6300 Duo. Вміст обмінного амонію (NH_4^+) визначали колориметричним методом з реактивом Несслера у сольовій витяжці. Кількість лабільних форм гумусу встановлювали шляхом екстракції слабкими лужними розчинами (0,1 н NaOH) з подальшим фотометричним або титриметричним закінченням. Вміст гідрокарбонат-іонів (HCO_3^-) визначали у водній витяжці методом кислотного титрування. Вміст фенольних речовин (методом іонного обміну на КУ-2-8) та загального органічного вуглецю визначали згідно методики Заїменко та ін. (2021). Тритерпеноїди та сапоніни екстрагували з листя етанолом з подальшою екстракцією дихлорметаном і визначали спектрофотометрично (ванілінова реакція). Алелопатичну активність оцінювали методом прямого біотестування на ріст коренів крес-салату (*Lepidium sativum* L.) (Заїменко та ін., 2021). Кількісне визначення вмісту брасиностероїдів проводили методом високоефективної рідинної хроматографії (ВЕРХ) на рідинному хроматографі Agilent Technologies 1200 (США), оснащеному мас-спектрометричним детектором Agilent Technologies G1956B (США). Для розділення використовували хроматографічну колонку Zorbax SB-C18 (2,1 мм х 150 мм, 3 мкм) (Agilent Technologies, США). Швидкість потоку рухомої фази через колонку становила 0,35 мл/хв, температура термостата колонки — 30 °C, об'єм інжекції — 3 мкл. Детекцію здійснювали за

допомогою мас-спектрометричного детектора та діодно-матричного детектора з реєстрацією сигналів при 198 та 210 нм (фіксація спектрів поглинання в діапазоні 190–400 нм). Як рухому фазу використовували суміш ацетонітрил/вода у співвідношенні 75:25. Як стандарти порівняння застосовували розчини відповідних брасиностероїдів фірми Sigma (США).

2.5. Статистична обробка даних

Статистичний аналіз отриманих результатів здійснювали за допомогою програмного забезпечення Microsoft Excel 365 (із застосуванням надбудови Real Statistics) та пакету IBM SPSS Statistics (v. 27.0.1). Для вибору методів аналізу попередньо перевіряли дані на нормальність розподілу.

Результати досліджень подано у таких форматах:

- дані фенологічних спостережень та показники алелопатичної активності (ріст коренів *L. sativum*) — у вигляді медіани з мінімальним та максимальним значеннями: Me (min–max);
- показники лінійного приросту пагонів, анатомо-морфологічні параметри насіння — у вигляді середнього арифметичного та стандартної похибки середнього: $M \pm SEM$;
- анатомо-морфологічні параметри прорихів, вміст антоціанів та флавонолів, показники водного режиму та вміст хімічних сполук у ґрунті — як середнє арифметичне та стандартне відхилення: $M \pm SD$.

Достовірність різниці між середніми значеннями визначали з використанням параметричних критеріїв при рівні значущості $p < 0,05$. Для порівняння показників водного режиму (вибірки з нерівними дисперсіями) застосовували двовибірковий t-тест для незалежних вибірок (тест Вельча). Кількість біологічних повторностей зазначалася для кожної групи окремо (зокрема $n=2$ для водного режиму). Графічну візуалізацію даних виконували засобами MS Excel та SPSS.

ВИСНОВКИ

Обрані об'єкти дослідження, представлені видами *Tetradium daniellii*, *Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata* та *Zanthoxylum americanum*, а також бази спостережень у Національному ботанічному саду ім. М. М. Гришка НАН України та Ботанічному саду ім. акад. О. В. Фоміна забезпечують необхідну репрезентативність для вивчення адаптивного потенціалу родини Rutaceae у Правобережному Лісостепу України. Наявність різновікових рослин та різних статевих фенотипів дозволяє об'єктивно оцінити їхній онтоморфогенез та функціональні реакції на сучасні кліматичні трансформації. Сформований комплексний методологічний апарат, що поєднує використання уніфікованої міжнародної шкали ВВСН для фенологічного моніторингу з детальними лабораторними дослідженнями параметрів водного обміну та мікроморфології продихового апарату, створює умови для глибокого аналізу еколого-біологічних характеристик видів. Застосування методів спектрофотометрії для кількісного визначення вторинних метаболітів, зокрема антоціанів та флавонолів, дає змогу розкрити механізми системної стрес-толерантності на фізіолого-біохімічному рівні. Запропонована сукупність методів та обсяг фактичного матеріалу є цілком адекватними поставленим завданням та достатніми для отримання достовірних наукових результатів і повного розкриття концептуальної ідеї роботи

РОЗДІЛ 3. ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ RUTACEAE У ПРАВОБЕРЕЖНОМУ ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

3.1. Аналіз впливу температурного режиму на сезонний розвиток досліджуваних видів рослин

Особливості та динаміка сезонного розвитку *Tetradium daniellii*

Ритми сезонного розвитку інтродукованих видів є об'єктивним показником їхньої адаптивної здатності до нових екологічних умов. Успішність інтродукції *Tetradium daniellii* у Правобережному Лісостепу України визначається відповідністю його фенологічного ритму сучасній динаміці гідротермічного режиму регіону. Період досліджень (2023–2025 рр.) характеризувався значною погодною контрастністю (рис. 3.1), що дозволило оцінити екологічну пластичність виду — від умов відносної помірності до екстремальних температурних аномалій.

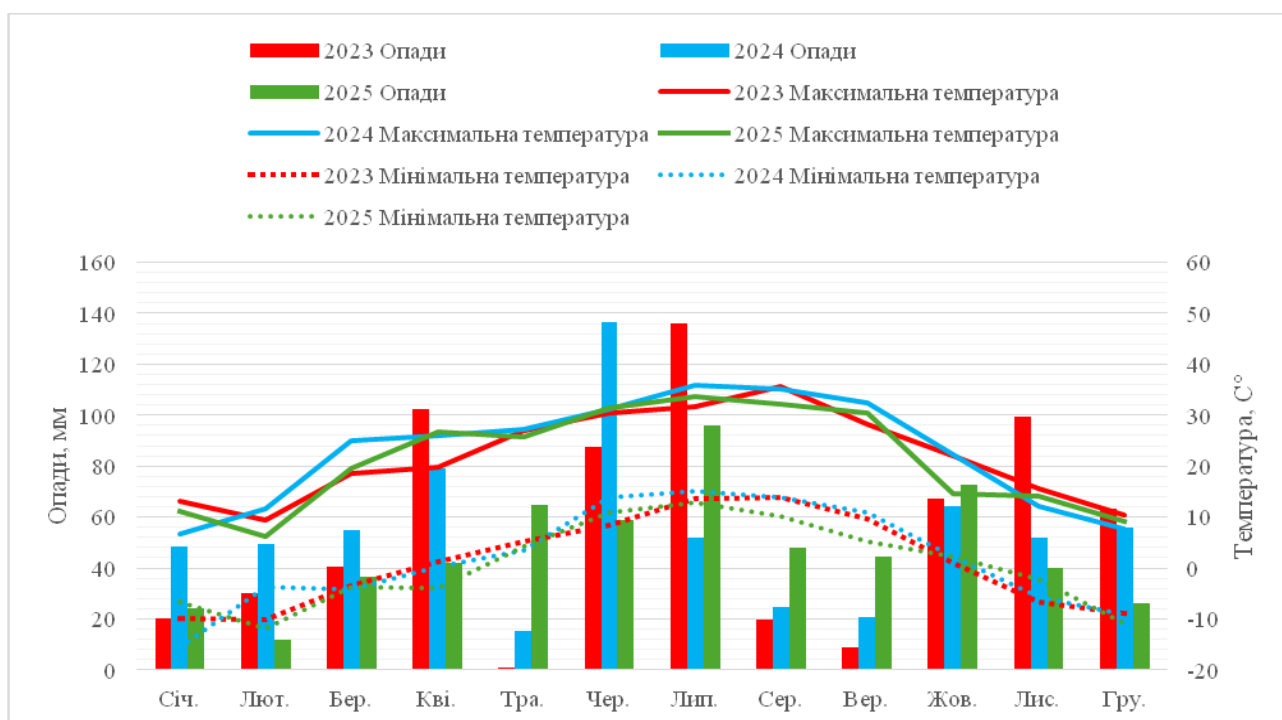


Рис. 3.1. Динаміка екстремальних температур повітря та розподіл опадів у районі досліджень протягом 2023–2025 рр.

Таблиця 3.1.

Дати настання основних фенофаз та акумулятивна тривалість вегетації

Tetradium daniellii (2023–2025 pp.) М (min–max)

Фенофаза (ВВСН)	Середня дата настання фази	$\sum T_{\text{акт}} > 5^{\circ}\text{C}$, (від 1.01)	$\sum T_{\text{еф}} > 5^{\circ}\text{C}$, (від 1.01)	К-сть днів від початку вегетації
07 — Розпускання бруньок	01.04 (28.03– 06.04)	178,8 (119,3–256,9)	68,8 (29,3–106,9)	0
51 — Поява суцвіть	20.05 (13.05– 25.05)	777,8 (716,4–826,8)	437,8 (401,4–456,8)	49 (46-52)
60 — Початок цвітіння (тич.)	20.07 (10.07– 28.07)	2024,2 (1905,1–2194,4)	1379,2 (1300,1– 1489,4)	110,0 (104-119)
60 — Початок цвітіння (мат.)	30.07 (21.07– 07.08)	2264,7 (2178,7–2413,4)	1558,1 (1503,7– 1628,4)	120 (115-129)
69 — Кінець цвітіння (мат.)	12.08 (05.08– 19.08)	2538,3 (2425,4–2659,0)	1778,3 (1695,4– 1844,0)	133 (128-141)
89 — Повне дозрівання плодів	08.09 (05.09– 12.09)	3136,8 (3027,6–3260,7)	2241,8 (2117,6– 2370,7)	160 (159-161)
97 — Кінець листопаду	19.11 (16.11– 22.11)	3963,5 (3782,6–4153,6)	2743,5 (2522,6– 2953,6)	232 (227-239)

*Примітка: Встановлено, що період від моменту сталого переходу температури через +5 °C до біологічного старту вегетації (фаза 07) у *T. daniellii* становить у середньому 12 (7–17) діб*

Узагальнені результати фенологічних спостережень та розрахунки теплозабезпеченості основних етапів сезонного розвитку наведено в таблиці 3.1.

Встановлено, що загальна тривалість періоду вегетації *T. daniellii* (від розпускання бруньок до повного листопаду) є відносно стабільною і становить у середньому 232 (227–239) доби, що перевищує багаторічні показники вегетаційного періоду для Києва (205–210 днів). Це зумовлено біологічними особливостями виду та сучасним подовженням теплого періоду року. Інтродуцент максимально використовує термічні ресурси регіону. Найвищий ступінь стабільності зафіксовано для періоду від початку вегетації до повного дозрівання плодів (фаза 89), який становить 160 (159–161) діб, тоді як початковий етап вегетативного росту (фаза 07–51) триває в середньому 49 (46–52) діб.

Особливий інтерес викликає динаміка тривалості фаз розвитку репродуктивних пагонів. Початок квітування маточкових квіток настає в середньому на 120-ту (115–129) добу від початку вегетації. При цьому у 2025 р. спостерігалось значне розширення періоду від диференціації генеративної бруньки до початку квітування (до 129 діб), що зумовлено низькими температурами у квітні-травні. Водночас період від початку квітування до повного дозрівання насіння (фаза 60–89) тривав від 31 доби (2025 р.) до 46 діб (2024 р.). Подовження цього етапу у 2024 р. на фоні аномально високих літніх температур може свідчити про певне гальмування обмінних процесів у рослинних тканинах під час екстремальної посухи.

Динаміка розвитку *T. daniellii* чітко простежується за фенологічною шкалою ВВСН, що дозволяє відобразити послідовність ключових фаз від зимового спокою до початку квітування (рис. 3.2). Результати моніторингу доводять, що старт вегетації *T. daniellii* припадає на кінець березня – початок квітня 01.04 (28.03–06.04).

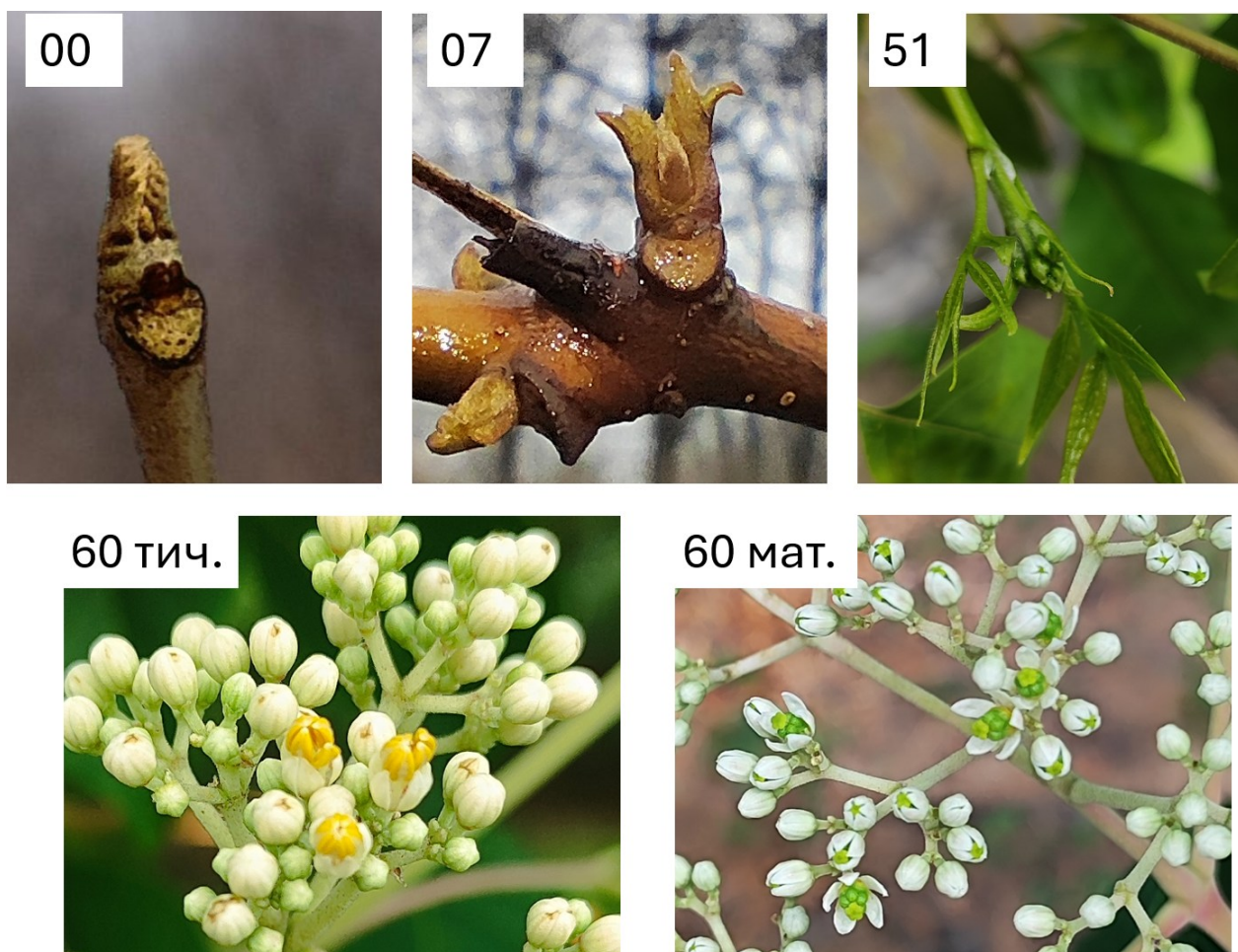


Рис. 3.2. Динаміка фаз розвитку за шкалою ВВСН для *T. daniellii*: 00 — стан зимового спокою; 07 — початок розкриття бруньки; 51 — суцвіття квіткових бруньок видиме; 60 тич. — початок квітування тичинкових квіток; 60 мат. — початок квітування маточкових квіток

Аналіз вегетації *T. daniellii* свідчить, що сума ефективних температур не є стабільним показником для початку фази 07. Значна міжрічна розбіжність показників (від 29,3 °С у 2024 р. до 106,9 °С у 2025 р.) пояснюється різним характером весняного прогріву. Нами встановлено, що ключовим тригером для розпускання бруньок є не лише накопичений тепловий ресурс, а й інтенсивність та стабільність поточного прогріву. Зокрема, у 2024 р. спостерігалось різке зростання температури безпосередньо перед фазою, що спровокувало вегетацію за мінімальної суми температур. Натомість у 2025 р. тривалий період помірного тепла на початку березня призвів до накопичення $\sum T_{\text{еф}}$, проте вегетація розпочалася лише після стабілізації середньодобових температур на рівні вище

+8,5 °C. Зазначена інерційність розвитку свідчить про здатність тетрадіума ігнорувати короточасні відлиги та уникати пошкоджень від ранньовесняних приморозків

Розвиток генеративних органів (ВВСН 51–69). Характерною рисою репродуктивної біології виду є неповна протандрія. Між початком квітування тичинкових та маточкових квіток стабільно зберігається інтервал у 10–11 діб.

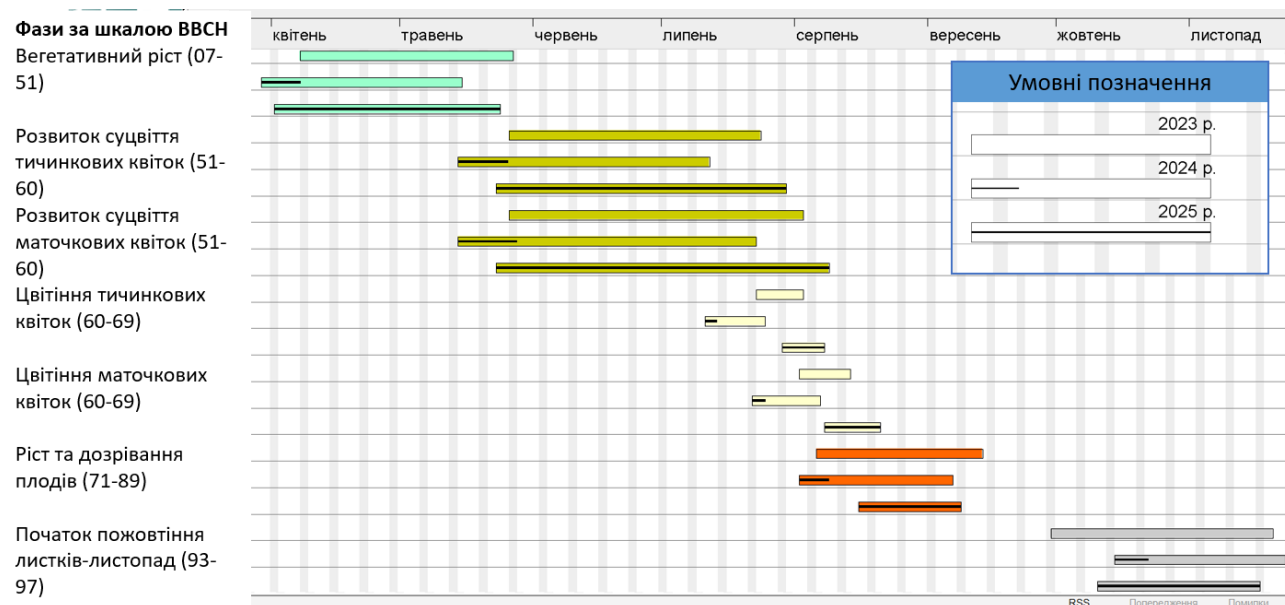


Рис. 3.3. Лінійний спектр сезонного розвитку *Tetradium daniellii* у період 2023–2025 рр.

Найбільш стабільним термічним показником для початку квітування тичинкових квіток (фаза 60 тич.) є сума ефективних температур вище +10°C, яка становить 802,1 (771,3-857,4) С. При застосуванні порогу +5°C — 1379,2 (1300,1-1489,4)°C амплітуда міжрічних коливань показника зростає, що підтверджує: для генеративної сфери тичинкового типу саме поріг +10°C є більш точним біокліматичним індикатором, ніж загальноприйнятий біологічний мінімум +5°C.

Важливою біологічною особливістю *T. daniellii* у регіоні досліджень є значна гетерохронність розвитку елементів суцвіття, що забезпечує виду перевагу в умовах кліматичної мінливості. Встановлено, що в межах одного складного щитка одночасно можуть бути присутні маточкові квітки у фазі антезису, зав'язь на різних етапах морфогенезу та плоди, що вже набули

характерного антоціанового забарвлення (рис. 3.4). Така стратегія «розтягнутого» плодоношення притаманна видам з експлерентним типом життєвої стратегії (r-стратеги), оскільки дозволяє мінімізувати ризики повної втрати врожаю насіння від короточасних несприятливих факторів та забезпечує тривалий період привабливості для ентомофауни та орнітохорії (MacArthur & Wilson, 1967; Grime, 1977).



Рис. 3.4. Гетерохронність розвитку генеративних органів *T. daniellii*

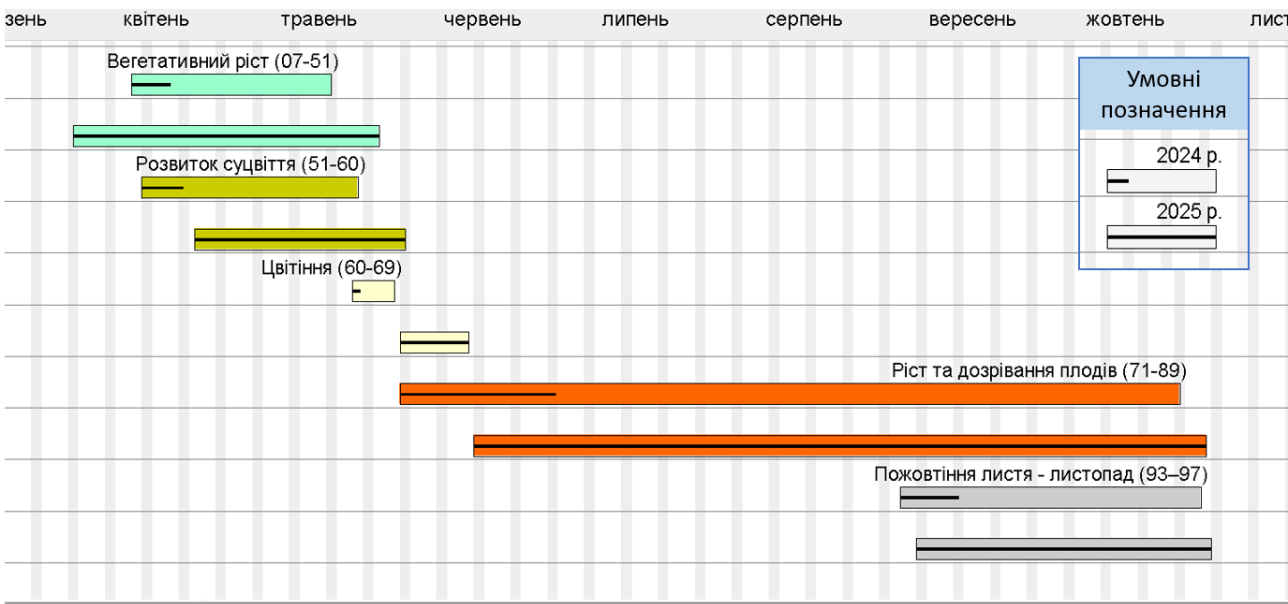
Порівняння з показниками вегетаційного періоду природного ареалу ($\sum T_{\text{акт}} = 3900\text{--}5900\text{ }^{\circ}\text{C}$) свідчить про наближення погодних умов регіону інтродукції до біологічного оптимуму виду. Зокрема, у 2024 р. сума активних температур перевищила поріг $4000\text{ }^{\circ}\text{C}$, що відповідає нормі для північних та північно-східних частин природного ареалу *Tetradium daniellii* (додаток А). Проте встановлено, що таке теплозабезпечення супроводжувалося дефіцитом опадів. Морфо-фізіологічні особливості листкових пластинок інтродуцента,

притаманні мезофітам (Прилуцька та ін. 2023) зумовлюють високу інтенсивність транспірації, що за умов посухи призводило до зниження тургору та появи ознак термічного стресу. Це дає підстави стверджувати, що лімітуючим фактором для виду є не дефіцит тепла, а незбалансованість гідротермічних показників (рис. 3.1).

Завершення вегетації (ВВСН 89–97). Дозрівання плодів завершується у першій декаді вересня 08.09 (05.09–12.09) при $\sum T_{\text{акт}} > 5\text{ }^{\circ}\text{C}$, що складає 3136,8 (3027,6–3260,7) $^{\circ}\text{C}$. Загальна $\sum T_{\text{акт}} > 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ на момент закінчення листопаду становить 3963,5 (3782,6–4153,6) $^{\circ}\text{C}$.

Особливості та динаміка сезонного розвитку *Phellodendron amurense* протягом 2024-2025рр.

Сезонний розвиток *Phellodendron amurense* у Правобережному Лісостепу України характеризується узгодженістю з термічною динамікою регіону та чіткою синхронізацією з фотоперіодичними ритмами. Ритміка життєдіяльності виду демонструє стабільність основних фаз річного циклу розвитку, що свідчить про високий ступінь його акліматизації.



*Рис. 3.5. Лінійний спектр сезонного розвитку *Phellodendron amurense* у період 2024–2025 рр.*

Узагальнені показники фенологічного циклу виду наведено в таблиці 3.2, а візуалізація динаміки та тривалості окремих етапів річного циклу розвитку на рис. 3.5.

Таблиця 3.2

**Дати настання основних фенофаз та акумулятивна тривалість вегетації
Phellodendron amurense (2024–2025 pp.) М (min–max)**

Фенофаза (ВВСН)	Середня дата настання фази	$\sum T_{\text{акт}} > 5^{\circ}\text{C}$	$\sum T_{\text{еф}} > 5^{\circ}\text{C}$	К-сть днів від поч. вегетації
07 — Розпускання бруньок	29.03 (23.03–03.04)	191,0 (190,1–191,8)	67,4 (54,6–80,1)	0
51 — Поява суцвіть	10.04 (05.04–15.04)	276,0 (212,6–339,3)	107,4 (65,5–149,3)	12,5 (2–23)
60 — Початок цвітіння	19.05 (15.05–24.05)	808,0 (733,7–882,2)	441,9 (386,5–497,2)	52 (42–62)
69 — Кінець цвітіння	29.05 (22.05–05.06)	967,1 (848,5–1085,6)	556,0 (466,3–645,6)	61,5 (49–74)
89 — Повне дозрівання плодів	20.10 (18.10–23.10)	3795,5 (3600,2– 3990,7)	2659,4 (2455,2– 2863,5)	206 (198–214)
97 — Кінець листопаду	23.10 (22.10–24.10)	3813,4 (3610,3– 4016,4)	2664,8 (2460,3– 2869,2)	209 (202–215)

Примітка: Встановлено, що період від моменту сталого переходу температури через +5 °C до біологічного старту вегетації (фаза 07) у бархата становить у середньому 16 діб.

Аналіз початку вегетації (ВВСН 07)

Бархат амурський демонструє здатність до раннього виходу зі стану спокою. Середня дата розпускання бруньок припадає на 29.03 (23.03–03.04), що зазвичай випереджає аналогічні фази у *Tetradium daniellii*. Встановлено, що для старту вегетації вид потребує накопичення $\sum T_{\text{акт}} > 5^{\circ}\text{C}$ на рівні 191,0 (190,1–191,8) $^{\circ}\text{C}$. Значна варіабельність термінів початку наступних фаз (зокрема появи суцвіть — від 2 до 23 діб від початку вегетації) зумовлена чутливістю виду до ранньовесняних температурних коливань. Зокрема, у 2025 р. спостерігалось розпускання бруньок, яке супроводжувалося подальшим уповільненням ростових процесів через тривалі квітневі похолодання та періодичні заморозки.

Початок квітування (фаза 60) фіксується за середньої дати 19.05 (15.05–24.05). Порівняно з іншими досліджуваними представниками родини Rutaceae, бархат амурський характеризується відносно низькими потребами у теплі для переходу до фази квітування. Середні значення накопичених температур становлять:

$$\sum T_{\text{акт}} = 808,0 (733,7-882,2) ^{\circ}\text{C}; \sum T_{\text{еф}} = 441,9 (386,5-497,2) ^{\circ}\text{C}.$$

Це забезпечує виду можливість завершити антезис до настання пікових літніх температур, що є важливою адаптивною перевагою в умовах сучасних кліматичних змін.

Дозрівання плодів та завершення вегетації (ВВСН 89–97)

Процеси дозрівання плодів *Phellodendron amurense* завершуються у другій-третьій декадах жовтня 20.10 (18.10–23.10) при накопиченні $\sum T_{\text{еф}} = 2659,4 (2455,2-2863,5) ^{\circ}\text{C}$. На відміну від термінів дозрівання плодів, завершення листопаду (ВВСН 97) відзначається винятковою календарною стабільністю — 23.10 (22.10–24.10) з підсумковою сумою $\sum T_{\text{еф}} = 2664,8 (2460,3-2869,2) ^{\circ}\text{C}$. Хоча генетично закладене старіння листків має відбуватися у жовтні, низька посухостійкість виду часто провокує передчасне скидання листя вже у серпні-вересні. Важливо підкреслити, що таке раннє скидання листя не є природним старінням, а виступає захисною стресовою реакцією. Таким чином, попри успішну календарну

синхронізацію завершення вегетації в жовтні, вид демонструє слабку фізіологічну адаптованість до літніх посух регіону, що призводить до дегенерації листкового апарату задовго до початку природної сенесценції. Загальна тривалість періоду вегетації *Phellodendron amurense* становить у середньому 209 (202–215) діб. Цей показник вказує на ідеальну інтеграцію виду в наявний метеорологічний період вегетації. Порівняльний аналіз із *T. daniellii* дозволяє стверджувати, що бархат амурський демонструє більш консервативну стратегію розвитку, тривалість періоду до повного дозрівання плодів становить 206 (198–214) діб від початку вегетації.

Особливості та динаміка сезонного розвитку *Ptelea trifoliata*

Аналіз сезонного розвитку *Ptelea trifoliata* свідчить про високу адаптивну здатність виду до умов Правобережного Лісостепу України. Птелея трилиста демонструє фенологічну стратегію, для якої притаманний ранній початок вегетації та значна тривалість активного періоду росту, що дозволяє виду повністю реалізувати біологічний цикл. Узагальнені результати фенологічних спостережень та розрахунки теплозабезпеченості основних етапів річного циклу *Ptelea trifoliata* наведено в таблиці 3.3.

Аналіз початку вегетації та бутонізації (ВВСН 07–51) Розпускання бруньок у *Ptelea trifoliata* зафіксовано на початку першої декади квітня (03.04 (31.03–07.04)) при накопиченні $\sum T_{\text{акт}} > 5^{\circ}\text{C}$ на рівні 245,9 (234,9–256,9) $^{\circ}\text{C}$. Початок візуальної фіксації фази формування суцвіть (ВВСН 51) простежується в середньому через 12,5 діб після старту вегетації. Проте цей період, як і у бархата, відзначається високою лабільністю (від 3 до 22 діб), генеративні бруньки *Ptelea trifoliata* тривалий час залишаються прихованими у розетці молодих листків. Швидкість їх візуалізації залежала від темпів елонгації міжвузль. Так, у 2024 р. на фоні стрімкого прогріву цей етап тривав лише 3 доби, тоді як у 2025 р. через затяжне квітнєве похолодання, дата візуальної фіксації появи генеративних бруньок настала на 22 добу від початку вегетації. Візуалізація динаміки проходження фенофаз (рис. 3.6) дозволяє наочно порівняти темпи розвитку виду

в різні роки досліджень.

Розвиток генеративних органів (ВВСН 60–69)

Квітування виду розпочинається у другій половині травня 18.05 (15.05–22.05). Показники теплозабезпеченості на початку квітування є досить

Таблиця 3.3.

Дати настання основних фенофаз та акумулятивна тривалість вегетації

Ptelea trifoliata (2024–2025 pp.) М (min–max)

Фенофаза (ВВСН)	Середня дата настання фази	$\sum T_{\text{акт}} > 5^{\circ}\text{C}$	$\sum T_{\text{еф}} > 5^{\circ}\text{C}$	К-сть днів від поч. вегетації
07 — Розпускання бруньок	03.04 (31.03– 07.04)	245,9 (234,9– 256,9)	103,4 (99,9– 106,9)	0
51 — Поява суцвіть	16.04 (10.04– 22.04)	361,7 (283,0– 440,3)	176,7 (133,0– 220,3)	12,5 (3–22)
60 — Початок цвітіння	18.05 (15.05– 22.05)	780,2 (733,7– 826,6)	432,7 (408,7– 456,6)	45,0 (38–52)
69 — Кінець цвітіння	10.06 (04.06– 16.06)	1206,2 (1109,3– 1303,0)	746,2 (684,3– 808,0)	67,5 (58–77)
89 — Повне дозрівання плодів	12.10 (03.10– 21.10)	3703,1 (3587,7– 3818,4)	2618,1 (2452,7– 2783,4)	191,5 (179– 204)
97 — Кінець листопаду	19.11 (16.11– 22.11)	3958,3 (3783,0– 4133,5)	2735,8 (2523,0– 2948,5)	230 (229– 230)

Примітка: встановлено, що період від моменту сталого переходу температури через +5 °C до біологічного старту вегетації (фаза 07) у птелеї становить у середньому 22 дні.

стабільними, $\sum T_{\text{акт}} > 5\text{ °C}$ складає 780,2 (733,7–826,6) °C. Період квітування завершується у другій декаді червня. За термічними вимогами для початку антезису *Ptelea trifoliata* тяжіє до групи мезофільних представників родини Rutaceae помірного поясу (на кшталт *Phellodendron amurense*), суттєво відрізняючись від субтропічного за походженням *T. daniellii*, який потребує більш ніж удвічі вищих сум активних температур для переходу до фази квітування.

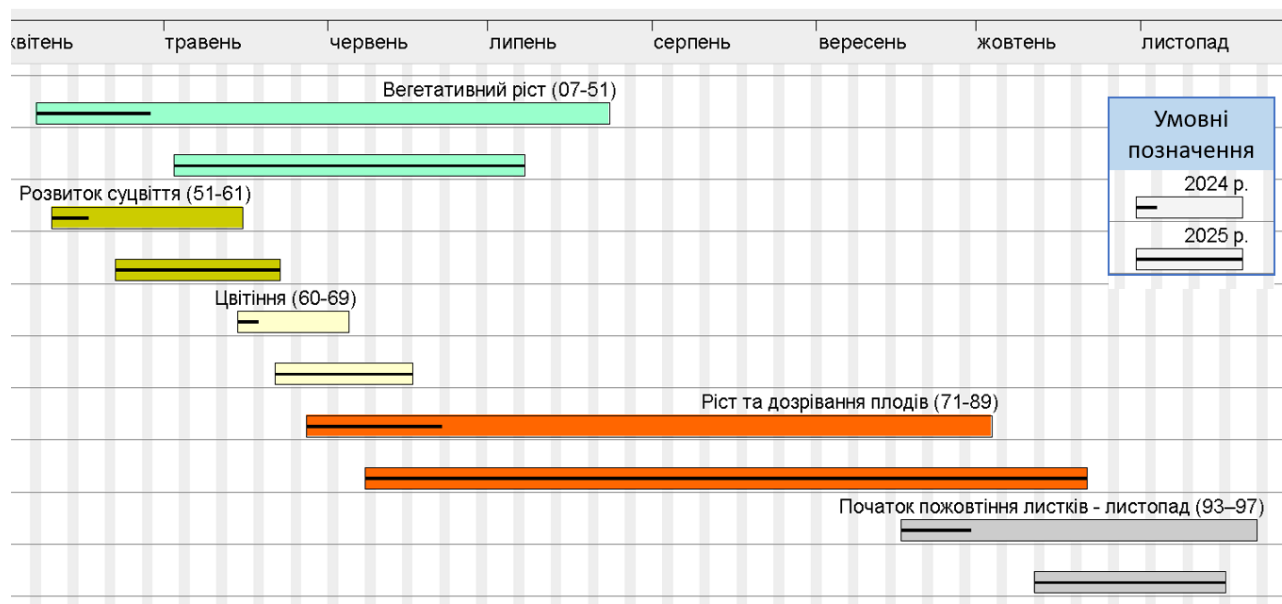


Рис. 3.6. Лінійний спектр сезонного розвитку *Ptelea trifoliata* у період 2024–2025 рр.

Дозрівання плодів та підготовка до стану спокою (ВВСН 89–97)

Повне дозрівання плодів завершується у другій декаді жовтня 12.10 (03.10–21.10). Сума активних температур на цей момент становить 3703,1 (3587,7–3818,4) °C, що свідчить про високу потребу виду в літньому теплі.

Особливий інтерес викликає стабільність завершення вегетації (фаза 97), яке припадає на другу декаду листопада 19.11 (16.11–22.11). Попри суттєву міжрічну різницю в сумі температур наприкінці сезону (понад 350 °C), загальна

тривалість сезону вегетації залишається стабільною (становить 229–230 діб).

Особливості та динаміка сезонного розвитку *Zanthoxylum americanum*

Zanthoxylum americanum у Правобережному Лісостепу України демонструє специфічний ритм сезонного розвитку, що характеризується раннім стартом та поєднанням початкових етапів фаз розвитку вегетативних та генеративних органів. Порівняно з іншими представниками родини Rutaceae, цей вид виявляє високу стійкість до весняних температурних коливань. Узагальнені результати фенологічних спостережень та розрахунки теплозабезпеченості основних етапів річного циклу *Zanthoxylum americanum* представлено в таблиці 3.4.

Таблиця 3.4.

Дати настання основних фенофаз та акумулятивна тривалість вегетації *Zanthoxylum americanum* (2024–2025 pp.) М (min–max)

Фенофаза (ВВСН)	Середня дата настання фази	$\sum T_{\text{акт}} > 5^{\circ}\text{C}$	$\sum T_{\text{еф}} > 5^{\circ}\text{C}$	К-сть днів від поч. вегетації
07 — Розпускання бруньок	01.04 (31.03–02.04)	216,2 (175,4–256,9)	86,2 (65,4–106,9)	0
51 — Поява суцвіть	01.04 (31.03–02.04)	216,2 (175,4–256,9)	86,2 (65,4–106,9)	0
60 — Початок цвітіння	20.04 (19.04–21.04)	395,9 (386,7–405,0)	193,4 (181,7–205,0)	19 (19–19)
69 — Кінець цвітіння	29.05 (26.05–02.06)	966,5 (910,1–1022,8)	566,5 (535,1–597,8)	58,5 (54–63)
97 — Кінець листопаду	03.11 (02.11–05.11)	3902,9 (3688,6–4117,1)	2715,4 (2493,6–2937,1)	217 (216–217)

Примітка: встановлено, що період від моменту сталого переходу температури через +5 °C до біологічного старту вегетації (фаза 07) у зантоксилума становить у середньому 19–20 днів.

Аналіз початку вегетації (ВВСН 07–51)

Важливою біологічною особливістю зантоксилума американського є одночасне настання фаз розпускання бруньок (ВВСН 07) та появи суцвіть (ВВСН 51). Середня дата цих процесів припадає на початок квітня 01.04 (31.03–02.04). На відміну від *T. daniellii*, у якого закладання генеративних структур відбувається на пагонах поточного року, у *Zanthoxylum americanum* (як і у представників родів *Phellodendron* та *Ptelea*) квіткова меристема закладається у бруньках попереднього року, що визначає ранньовесняний характер квітування. Сума активних температур на момент старту складає 216,2 (175,4–256,9) °C, що займає проміжне положення між відповідними показниками для *Phellodendron amurense* та *Ptelea trifoliata*. Динаміка проходження фенофаз представлена на рис. 3.7.

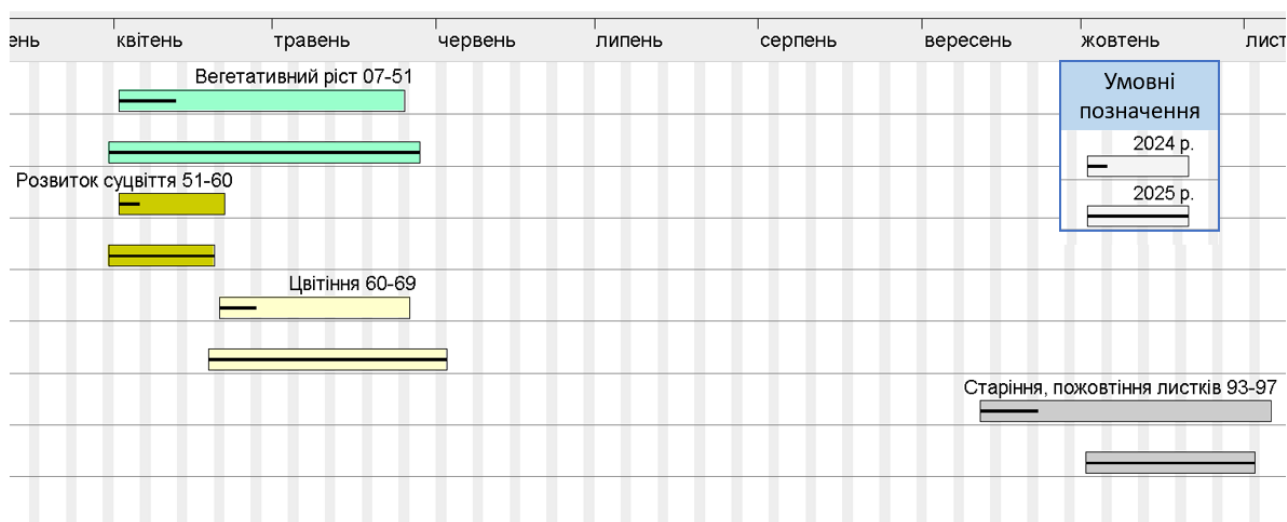


Рис. 3.7. Лінійний спектр сезонного розвитку *Zanthoxylum americanum* у період 2024–2025 рр.

Фаза квітування (ВВСН 60–69)

Квітування зантоксилума розпочинається у другій декаді квітня 20.04 (19.04–21.04), що робить його найбільш ранньоквітучим видом у колекції

досліджуваних інтродуцентів. Початок квітання фіксується при низьких термічних показниках: $\sum T_{\text{акт}} > 5\text{ }^{\circ}\text{C}$, складає 395,9 (386,7–405,0) $^{\circ}\text{C}$; $\sum T_{\text{эф}} = 193,4$ (181,7–205,0) $^{\circ}\text{C}$. Це майже вдвічі менше за потреби бархата і птелеї та у сім разів менше за потреби тетрадіума, що підтверджує належність виду до групи найбільш холодостійких представників родини у регіоні інтродукції. Повне завершення квітання настає наприкінці травня – початку червня.

Завершення вегетації (ВВСН 97)

Процеси старіння та завершення листопаду завершуються у першій п'ятиденці листопада 03.11 (02.11–05.11). Накопичена сума активних температур на момент завершення вегетації становить 3902,9 (3688,6–4117,1) $^{\circ}\text{C}$, а загальна тривалість активного періоду вегетації — 216–217 діб. Стабільність календарних дат завершення вегетації лежить в діапазоні 3 днів. Встановлено, що *Zanthoxylum americanum* максимально повно реалізує свій біологічний потенціал у межах вегетаційного періоду для регіону Лісостеп. Стратегія «уникнення» літньої посухи через дуже ранні терміни квітання дозволяє виду завершити критичні етапи репродуктивного циклу до настання пікового гідротермічного стресу.

Аналіз гідротермічного режиму як лімітуючого фактора розвитку рослин

Оцінка умов зволоження за гідротермічним коефіцієнтом (ГТК) Селянінова (Селянінов, 1928) дозволяє виявити нові лімітуючі фактори для досліджуваних видів Rutaceae, роль яких суттєво трансформувалася з моменту їхньої первинної інтродукції. Якщо на етапі початкової акліматизації головним бар'єром для успішного виживання видів був дефіцит тепла та низькі зимові температури, то за сучасних кліматичних умов (2023–2025 рр.) визначальним стає дисонанс між зростаючою сумою активних температур та нерівномірним розподілом опадів упродовж вегетаційного сезону (табл. 3.5). Для порівняння екологічних характеристик природних ареалів із фактичними умовами району досліджень нами розроблено порівняльну шкалу рівнів зволоження. В її основу покладено класифікацію агрокліматичних зон за Г. Т. Селяніновим (Селянінов, 1928) та

еколого-географічну диференціацію за індексом зволоження (AE/PE) Торнтвейта (див. табл. 1.3) (Thorntwaite, 1948; Fang & Yoda, 1990).

Таблиця 3.5.

Гідротермічні умови періодів активної вегетації у Києві (2023–2025 рр.)

Місяць	ГТК			
	Норма (1991– 2020)	2023 рік	2024 рік	2025 рік
Квітень	1,4	3,56	2,05	1,28
Травень	1,33	0,02*	0,30*	1,53
Червень	1,26	1,49	2,1	1,02
Липень	1,03	2,04	0,69	1,37
Серпень	0,88	0,27*	0,34*	0,76
Вересень	1,3	0,15*	0,33*	0,89
Жовтень	1,72	1,9	1,9	2,73 (фаза листопаду)
Середній за сезон	1,23	1,12	0,93	1,21

* — Екстремальна посуха (ГТК < 0,5)

Уніфікація цих показників дозволяє провести кореляцію між біологічними потребами видів та фактичним гідротермічним ресурсом району досліджень (табл. 3.6). Аналіз сезонної динаміки вологозабезпеченості виявив специфіку реагування досліджуваних видів залежно від особливостей їхнього фенологічного ритму розвитку. Найвищу адаптивність у межах групи продемонстрував *Zanthoxylum americanum*, чиї основні фенофази завершуються до настання піку літньої посухи. Квітування та активний ріст пагонів цього виду припадають на квітень-травень, коли ресурс вологи, зазвичай, залишається в межах норми (ГТК 1,28–3,56). Натомість для *Phellodendron amurense* та *Ptelea trifoliata*, еколого-фізіологічний оптимум яких лежить в умовах достатнього

зволоження зони листопадних лісів (середній АЕ/РЕ $\sim 0,80\text{--}0,90$, попри загальний діапазон $0,30\text{--}1,00$ у птелеї), критичними виявилися умови травня 2023 та 2024 рр., коли ГТК впав до екстремальних значень ($0,02\text{--}0,30$). Посуха в цей період співпадала з фазами бутонізації та антезису, що призводило до візуально зафіксованого зниження тургору молодих листків та скорочення термінів квітування.

Таблиця 3.6.

Порівняльна характеристика рівнів вологозабезпеченості природних ареалів об'єктів досліджень та району інтродукції за різними кліматичними індексами

Рівень вологості	Природний ареал (АЕ/РЕ)	Природний ареал (ГТК)	Екологічна відповідність та умови району інтродукції
Оптимальний	$>0,85$	$>1,6$	Норма для мусонних зон (<i>T. daniellii</i> , <i>Ph. amurensis</i>)
Достатній	$0,60\text{--}0,80$	$1,0\text{--}1,3$	Норма для Лісостепу України (<i>Ptelea trifoliata</i> , <i>Zanthoxylum americanum</i>)
Критичний	$<0,40$	$<0,5$	нижня межа (АЕ/РЕ = $0,3$) екологічної амплітуди для <i>Ptelea trifoliata</i>

Найгостріший екологічний дисонанс характерний для *Tetradium daniellii*. У природному ареалі цей вид у липні отримує в середньому 424 мм опадів (АЕ/РЕ $0,9$), тоді як у районі досліджень цей показник у посушливі роки виявлявся у $6,2$ рази нижчим. Проходження критичних фаз — масового цвітіння та формування

плодів у серпні — за ГТК 0,27–0,34 та температур понад +35 °C переводить рослини у стан високого водного дефіциту. Через невідповідність умов зволоження екологічній нормі виду рослини скидають частину плодів.

На основі прогнозування за допомогою ресурсу CAT (*Climate Assistance Tools*) визначено відповідність досліджуваних інтродуцентів кліматичним умовам регіону. Доведено, що історичний екологічний оптимум для *Phellodendron amurense* та *Zanthoxylum americanum* у перспективі погіршуватиметься, тоді як для *Ptelea trifoliata* та *Tetradium daniellii* прогнозується покращення умов. Це дозволяє оптимізувати структуру майбутніх фітоценозів, завчасно обмеживши масове використання бархата й зантоксилума лише локально сприятливими мікрокліматичними ділянками.

3.2. Сезонна та річна динаміка приросту пагонів *Tetradium daniellii*, *Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata*, *Zanthoxylum americanum*

Сезонна динаміка росту пагонів досліджуваних видів є видоспецифічною ознакою, що детермінується генетично та модифікується кліматичними чинниками. Прирости генеративно зрілих рослин наведені у табл. 3.7.

Таблиця 3.7

Приріст однорічних пагонів середньовікових та старих генеративних вікових станів рослин представників родини Rutaceae за вегетаційний сезон 2023–2025 рр.

Рік	Середній приріст пагонів у видів, см (M±SEM)			
	<i>Tetradium daniellii</i> g_3	<i>Phellodendron amurense</i> g_2	<i>Zanthoxylum americanum</i> g_2	<i>Ptelea trifoliata</i> g_2
2023	8,6 ± 1,1	2,3 ± 0,2	6,5 ± 0,8	23,7 ± 2,7
2024	16,4 ± 4,5	2,5 ± 0,2	7,9 ± 0,7	25,3 ± 2,6
2025	10,2 ± 1,2	1 ± 0,2	5,7 ± 0,5	20,9 ± 1,8

Аналіз річної динаміки (2023–2025 рр.) виявив тісну кореляційну залежність інтенсивності ростових процесів із термічним режимом вегетаційного періоду (табл. 3.8).

Таблиця 3.8

Тривалість вегетаційного періоду, сума активних температур ($> 5^{\circ}\text{C}$) та кількість опадів у Правобережному Лісостепу України (2023–2025 рр.)

Рік	Тривалість, днів	$\sum T_{\text{акт}} > 5^{\circ}\text{C}$	Опади за вегет. період, мм
2023	241	3 962,5	422,7
2024	232	4084,1	392
2025*	258	3739,3	508

Примітка: У 2025 р. пізніми весняними заморозками пошкоджено різною мірою молоді пагони та листки всіх видів, крім *Zanthoxylum americanum*. Для особин *Phellodendron amurense* (g_2) це посилює формування брахібластів і лімітувало ріст; для рослин стану g_1 втрата біомаси стимулювала компенсаторну регенерацію пагонів (особливо у тичинкових екземплярів).

Максимальні показники лінійного приросту пагонів теплолюбних видів зафіксовано у 2024 році, який відзначався рекордно високою сумою активних температур ($\sum T_{\text{акт}} > +5^{\circ}\text{C}$ складала 4084,1 $^{\circ}\text{C}$).

Найбільш виражену позитивну реакцію на потепління продемонстрував *Tetradium daniellii* g_3: у якого середній приріст генеративних пагонів зріс майже вдвічі порівняно з 2023 роком (з 8,6 см до 16,4 см). Це підтверджує, що в першій половині вегетації вид максимально реалізує свій ростовий потенціал за умови достатнього теплозабезпечення.

Видова специфіка ростових процесів:

Phellodendron amurense g_2. Демонструє найменші абсолютні прирости серед дорослих генеративних рослин (1,0–2,5 см). Це є біологічною нормою для зрілих дерев цього виду, у яких вегетативна активність зміщується на формування вкорочених генеративних пагонів (брахібластів). Зменшення приростів у 2025 році також пов'язане з витратами пластичних речовин на регенерацію після квітневих заморозків.

Zanthoxylum americanum g_2. Екземпляри характеризуються стабільним помірним приростом скелетних гілок (5,7–7,9 см). Специфічною рисою виду є

стратегія активної вегетативної експансії через утворення корневих нащадків (рамет). Останні, завдяки живленню від потужної спільної кореневої системи материнської рослини, демонструють значно вищу енергію росту (до 18–20 см), що забезпечує захоплення території.

***Tetradium daniellii*.** Вид виявляє високу репаративну та регенераційну здатність.

Зафіксовано, що після глибокого механічного пошкодження основного стовбура (поздовжня тріщина 200×0,5 см внаслідок сильних поривів вітру навесні 2024 р.), відбулося повне закриття рани (утворення раневої перидерми та калюсу) протягом одного вегетаційного сезону.

При цьому втрата значної частини крони дорослих дерев стимулює пробудження сплячих бруньок на багаторічній деревині. Сформовані пагони поновлення характеризуються високою енергією росту, а частина адвентивних пагонів здатна швидко переходить до репродуктивної фази вже в наступний вегетаційний сезон.

Разом з тим, факультативна поліциклічність росту, яка була зафіксована у регенеративних особин *T. daniellii* у спекотному 2024 році (див. розділи 3.4; 4.2), несе певні ризики. Пагони другої хвилі росту, ймовірно спровоковані високими літніми температурами і достатньою кількістю вологи, часто не встигають пройти повну лігніфікацію до настання морозів, що знижує загальну зимостійкість рослини.

***Ptelea trifoliata*.** Ріст річних пагонів *Ptelea trifoliata* g_2 характеризується вираженою поліциклічністю, яка реалізується шляхом формування силептичних пагонів у другій половині вегетаційного періоду

Перший весняний етап активного росту забезпечує формування основної частини річного приросту (в середньому 10,3 см).

Друга хвиля росту спостерігається не на всіх пагонах, а переважно у середній та верхній освітленій частині крони. Середня довжина приросту

силептичних пагонів становила 18,4 см. Встановлено, що приріст формується за рахунок проростання бічних (пазушних) бруньок поточного року як під час, так і після квітування.

На тичинкових особинах явище повторного росту має більш масовий характер порівняно з маточковими, що ймовірно є результатом перерозподілу ресурсів у маточкових рослин на формування плодів.

Архітектоніка пагонів *Ptelea trifoliata* визначається симподіальним типом наростання. Оскільки генеративні пагони завершуються термінальним суцвіттям, подальший ріст осі забезпечується за рахунок проростання найближчої бічної (субтермінальної) бруньки. Характерно, що цей пагін заміщення часто займає вертикальне положення, імітуючи продовження головної осі. У місці зчленування материнської осі та пагона заміщення формується типовий симподіальний вигин.

При порівняльній ростовій активності (2023–2025 рр.) встановлено прирости однорічних пагонів у різних вікових категорій:

Tetradium daniellii g_1 — $22,0 \pm 3,8$ см та g_2 — $11,7 \pm 1,6$ см.

Phellodendron amurense: g_1 — $12,9 \pm 2,0$ см та g_2 — $1,9 \pm 0,1$ см. Ступінь пошкодження весняними заморозками у особин *Phellodendron amurense* молодого генеративного періоду (g_1) був суттєво вищим порівняно з рослинами зрілої вікової групи (g_2). Однією з імовірних причин інтенсивної деструкції вегетативних органів стала локація зростання об'єктів дослідження: розташування у низовині сприяло акумуляції мас холодного повітря, що посилювало негативний температурний вплив. Частина генеративних бруньок у маточкових рослин зазнали незворотних пошкоджень, що вплинуло на квітування та плодоношення. Вегетативні бруньки, що перебували у фазі розпускання, зазнали майже повного некрозу. Регенерація вегетативної маси відбувалася переважно за рахунок активації адвентивних бруньок на багаторічній деревині та пазушних бруньок на стику одно- та дворічної деревини. Останні перебували у стані спокою на момент зниження температури, що мінімізувало

їхнє пошкодження. Примітно, що значна втрата первинної асиміляційної маси стимулювала компенсаторні механізми росту у 2025 р. Це призвело до суттєвого збільшення лінійних приростів пагонів, що було особливо виражено у тичинкових рослин, які продемонстрували вищий регенераційний потенціал порівняно з маточковими.

Zanthoxylum americanum: (рамети) — $18,6 \pm 1,6$ см та g_2 — $6,7 \pm 0,4$ см.

Ptelea trifoliata: g_1 — $28,7 \pm 1,4$ см та g_2 — $23,3 \pm 1,6$ см.

3.3. Репродуктивна здатність *Tetradium daniellii*, *Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata*, *Zanthoxylum americanum*.

Репродуктивна система представників родини Rutaceae характеризується значною різноманітністю статевих фенотипів та механізмів забезпечення запліднення. У *T. daniellii* вона сформувалася внаслідок еволюції від гермафродитних предків і поєднує два фенотипи: дводомні тичинкові особини та протандрові однодомні рослини, у яких в одному суцвітті розташовані тичинкові й маточкові квітки. Така система поєднує статевий диморфізм і дихогамію, що є рідкісним явищем для представників родини Rutaceae. У дводомних рослин тичинкові квітки цвітуть одночасно з маточковими, що забезпечує запліднення. У однодомних особин спостерігається міжквіткова дихогамія: тичинкові квітки розкриваються раніше, ніж маточкові, тобто наявна протандрія. Наші спостереження показали, що протандрія не є регулярною: у різні роки можливе часткове перекриття фаз квітування, що впливає на ефективність запилення. Подібні результати отримали Zhou et al. (2006) для рослин *T. daniellii* у природному ареалі.

Тичинкові квітки однодомних рослин не беруть прямої участі у формуванні плодів, проте можуть виконувати сигнальну функцію для запилювачів, привертаючи їх до суцвіть і тим самим підвищуючи ймовірність запилення маточкових квіток (Mitchell et al., 2004).

Онтогенез квіток *T. daniellii* свідчить про збереження ознак гермафродитних предків: на ранніх стадіях розвитку всі квітки закладають

однакові органи (чашолистки, пелюстки, тичинки, плодолистки). На пізніших етапах у тичинкових квітках розвиток плодолистиків припиняється, а у маточкових — редукуються тичинки, залишаючись у рудиментарному стані. Це підтверджує функціональну диференціацію органів і еволюційне походження одностатевих квіток від гермафродитних форм (Zhou et al., 2006).

Таким чином, репродуктивна здатність *Tetradium daniellii* визначається поєднанням статевого диморфізму та дихогамії, що забезпечує гнучкість у процесах запилення й формування насіння. Ця особливість має важливе значення для інтродукції виду в умовах Правобережного Лісостепу України, де ефективність генеративного відновлення є ключовим фактором успішності акліматизації.

Для інших досліджуваних видів (*Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata*, *Zanthoxylum americanum*) також характерні різні варіанти статевих систем. Для *Ptelea trifoliata* характерна наявність маточкових та андромоноєційних особин. На протязі 2022–2025 рр. на тичинкових рослинах *Ptelea trifoliata* утворювалися поодинокі плоди. Зафіксовані прояви цієї ознаки свідчать про онтогенетичну та екологічно індуковану пластичність статевої експресії (Bailey, 1962; Ambrose et al., 1985; Stewart et al., 2022)

Phellodendron amurense традиційно вважають стабільно дводомним видом, однак виявлені випадки формування плодів на тичинкових особинах вказують на потенційну збереженість епігенетичних механізмів регуляції статі. Це дозволяє розглядати дводомність виду як умовно стабільну систему, здатну до функціональних зрушень під дією стрес факторів. (He et al., 2023; Fan et al., 2021).

Zanthoxylum americanum є дводомним видом, але з вираженою внутрішньопопуляційною варіабельністю: у частини тичинкових особин спостерігається формування поодиноких плодів. Поєднання дводомності, субдіоцезу та рідкісних гермафродитних квіток відображає проміжний етап еволюційної стабілізації статевої системи (Munter, 2015; Munter, 2018).

3.3.1. Особливості будови квітки досліджених видів рослин.

Квітки представників підродини *Zanthoxyleae* (*Rutaceae* Juss.) характеризуються значною морфологічною різноманітністю, що поєднує спільні риси та видові відмінності. Для них типовими є дрібні, актиноморфні, одностатеві квітки з простою або подвійною оцвітиною, часто ізомерною. У різних видів спостерігається варіювання кількості членів оцвітини, ступеня редукції тичинок і плодолистиків, а також особливості опушення та будови залозистих структур. Ці ознаки відображають як еволюційне походження від гермафродитних предків, так і функціональну диференціацію органів, що забезпечує різні репродуктивні стратегії.

Будова тичинкової квітки дводомної рослини *Tetradium daniellii* Benn.

(гетеротипний синонім *Tetradium hupensis* Dode)

Квітки п'ятичленні, по 5 (рідше 4) елементів у кожному колі. Чашолистки зрілі біля основи, далі зубчасті, завдовжки до 0,6 мм, опушені короткими прозорими покривними волосками. Пелюстки білі або білуваті, 3–4 мм завдовжки, до 1,8 мм завширшки, видовжено-еліптичні, човникоподібні, у верхівці звужені та загнуті всередину (рис. 3.8.А). Абаксіальна поверхня опушена дрібними сосочкоподібними залозистими трихомами, іноді з поодинокими покривними волосками; адаксіальна поверхня густо опушена прозорими волосками завдовжки 500–1 000 мкм (рис. 3.8.В).

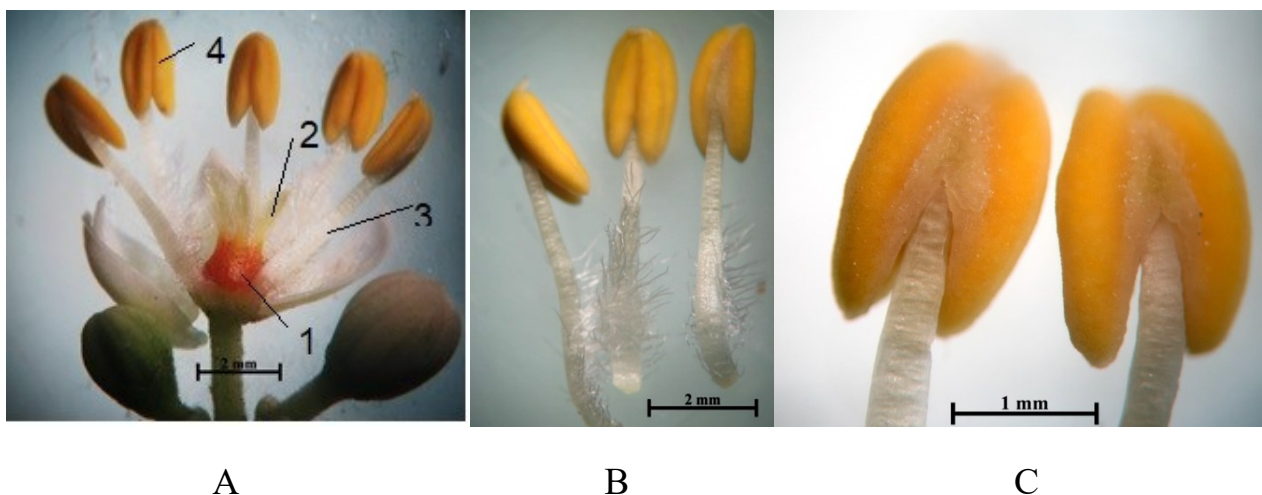


Рис. 3.8. Тичинкові квіти *Tetradium daniellii*: А — загальний вигляд

(1 — гінофор; 2 — рудименти плодолистиків; 3 — тичинкова нитка; 4 — пиляк); В — опушення тичинок; С — в'язальце

Тичинки супротивні чашолистикам, підматочкові, вільні, не зрослі. Спочатку загнуті всередину, пізніше прямі, довші за оцвітину. Тичинкові нитки до 6 мм завдовжки, розширені при основі, звужені до в'язальця (рис. 3.8.В). Всупереч літературним даним, зразки мають опушення на 2/3 довжини нитки прозорими волосками різної довжини (300–500 мкм, окремі до 1 000 мкм). В'язальце трикутно видовжене, із загостреною верхівкою. Пиляки термінальні, прикріплені рухомо, еліптичні, дещо дугоподібні, чотиригнізді, 2,0–2,5 мм завдовжки, коротші за нитку (рис. 3.8.С). Плодолистки у сформованій квітці розташовані на колоноподібному голому гінофорі оранжевого кольору, вкритому ефіромасляними залозками. У тичинкових квітках вони рудиментарні, виглядають як п'ять жовтуватих напівпрозорих плоских клиновидних виростів, густо опушених прозорими волосками 200–400 мкм (рис. 3.8.А).

Однодомна типова рослина *T. daniellii* (Benn.) Hartley з тичинковими і маточковими квітками в суцвітті

Тичинкові квітки однодомної рослини морфологічно ідентичні тичинковим квіткам дводомної рослини *Tetradium daniellii*.

Маточкові квітки. Пелюстки 2,5–3,5 (4) мм завдовжки, до 1,5 мм завширшки, вузько яйцеподібні, з цільними краями, густо вкриті сосочкоподібними залозистими трихомами (рис. 3.9.А). Адаксіальна поверхня опушена прозорими волосками 130–200–400 мкм. Чашолистки зубчасті, зрослі при основі, 0,4–0,7 мм завдовжки, опушені короткими шилоподібними волосками 50–100 мкм.

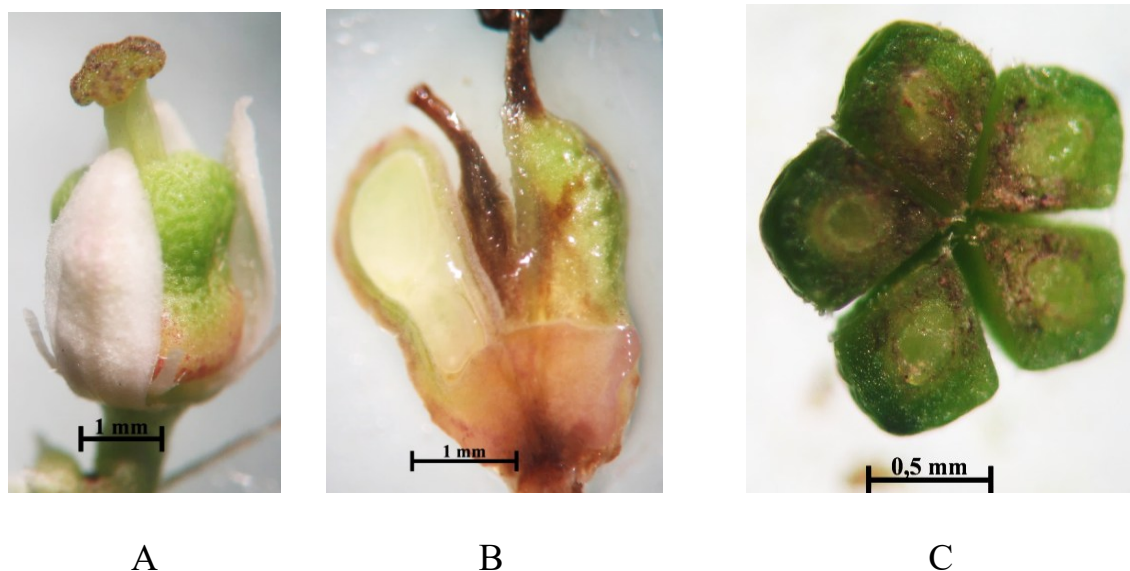


Рис. 3.9. Типова маточкова квітка *Tetradium daniellii* (Benn.) Hartley:

А — пелюстки; В — зав'язь на гінофорі; С — зав'язь у поперечному розрізі

Зав'язь 2,5–3,0 мм завдовжки, діаметром 1,8–2,0 мм, майже гола або слабко опушена поодинокими волосками 70–120 мкм, розташованими вздовж бічних сторін та шва (рис. 3.9.В). У поперечному зрізі зав'язь п'ятикутна, плодолистки тісно стиснуті, але не зрослі (рис. 3.9.С). Плодолистки трикутні, з двома насіннєвими зачатками, дорзально опуклі, бічні сторони сходяться під гострим кутом. На стадії бутона стилодії не видно; приймочки сидячі, притиснуті одна до одної, утворюють п'ятилопатевий диск діаметром 1,0–1,3 мм. У розкритій квітці зав'язь вища за оцвітину; стилодії видовжуються у стовпчик до 0,8 мм; тичинки редуковані, представлені прозорими лінійними смужками 0,8–1,0 мм (рис. 3.9.А). Гінофор колончастий, п'ятиматковий, до 1 мм заввишки, жовто-рожевий.

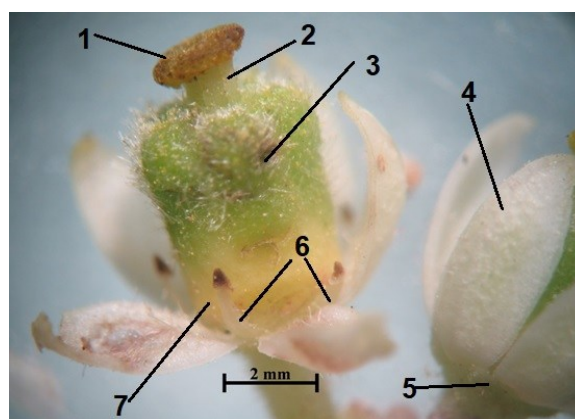
Маточкова квітка *T. daniellii* var. *velutinum* (Wilson) nom. provis

У дослідженні знайдено лише маточкові квітки в суцвіттях; статеву форму не визначено. Оцвітина подвійна. Чашолистків 5, зубчасті, загострені, коротко опушені, 0,5–0,7 мм заввишки, при основі зрослі. Пелюсток 5, білі або жовтуватобілі, видовжено-еліптичні, човникоподібні, 3,0–3,8 мм завдовжки, 1,2–1,8 мм завширшки. Абаксіальна поверхня опукла, рідко опушена волосками 100–250 мкм; адаксіальна поверхня ввігнута, густо опушена довшими волосками 250–500 (700) мкм (рис. 3.10.А–В). Між пелюстками — 5 редукованих тичинок із

частковою диференціацією. Зав'язь центральна, на гінофорі жовтуватого кольору, циліндрично-п'ятигранна, 3,5–4,0 мм заввишки, 2,0–2,2 мм у діаметрі, зелена, густо опушена м'якими прозорими волосками. Плодолистки щільно притиснуті, трикутні в перерізі, дорзально опуклі, бічні сторони прямі. Стилодії утворюють стовпчик до 0,6 мм, приймочки з'єднані у диск діаметром до 1,5 мм. Під час формування плодів плодолистки та стилодії розходяться; приймочки певний час залишаються об'єднаними, згодом розпадаються. У базальній частині плодолистки можуть залишатися з'єднаними навіть у зрілих плодах, що деякими авторами трактується як субапокарпний гінецей. Гінофор п'ятиматочковий, добре виражений, колоноподібний, видовжений (рис. 3.10.В).



А



В

Рис. 3.10. Маточкова квітка *Tetradium daniellii* var. *velutinum* (Wilson) nom. provis: А — загальний вигляд; В: 1 — диск із приймочок; 2 — стилодії, зібрані у стовпчик; 3 — плодолистки; 4 — пелюстки; 5 — чашолистки; 6 — редуковані тичинки; 7 — гінофор

Phellodendron amurense

Квітки дрібні, завдовжки 4–5 мм, жовтувато-зелені, зібрані у великі суцвіття кінцевих волотей. Всі квітки одностатеві, актиноморфні, циклічні, зазвичай ізомерні, підматочкові. Квітки роздільнопелюсткові, складаються з п'яти (іноді 6) чашолистків, п'яти (6) пелюсток, п'яти (6) тичинок в окремих чергових колах.

Чашолистки трикутно-загострені, завдовжки до 1,3–1,5 мм, завширшки 0,5–0,8 мм, опушені прозорими покривними волосками до 50–100 мкм завдовжки, переважно акроскопно спрямованими (рис. 3.11.А–В).

Пелюстки човникоподібні, загострені в апікальній частині, дещо звужені та усічені при основі, завдовжки 2,8–3,5 мм, завширшки 1,5–1,8 мм; зовні майже голі, внутрішня сторона опушена при основі та вздовж центральної жилки шилоподібними прозорими покривними волосками до 100–300 мкм завдовжки (рис. 3.11.А). За даними Zhou та ін. (2002), на початку онтогенезу всі квіткові елементи (чашолистки, пелюстки, плодолистки та тичинки) закладаються в усіх квітках. Згодом у процесі розвитку, за участі апікальної меристеми, відбувається диференціація на тичинкові та маточкові квітки. У маточкових квітках плодолистки активно розростаються вбік, поступово зростаючись краями, і формують п'ятигнізду округлу зав'язь, припідняту на невисокому (до 300–500 мкм) колоновидному округлому гінофорі. Приймочка лопатева, бугриста, спочатку сидяча. Під час розвитку стовпчики подовжуються до 500–700 мкм, тісно прилягають, але не зростаються. Тичинки у маточкових квітках не диференційовані на пиляки та нитки — редуковані (рис. 3.11.В).

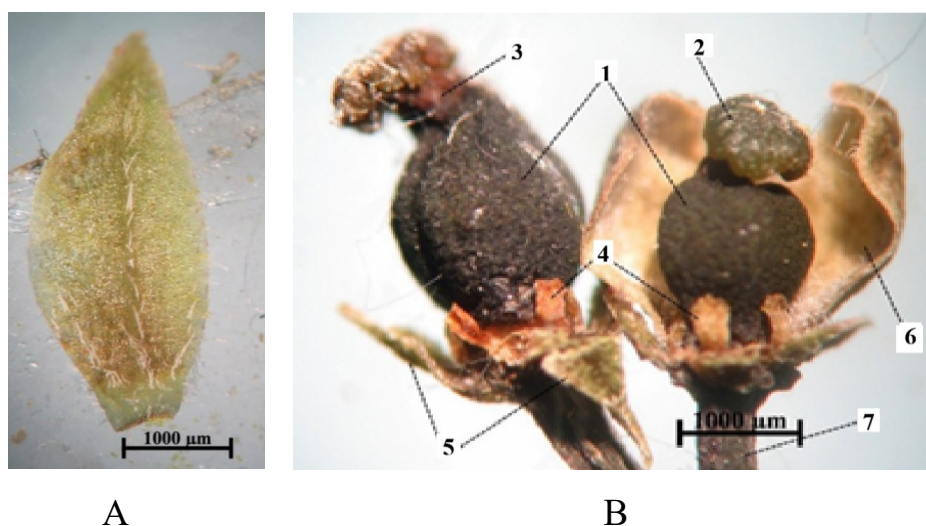


Рис. 3.11. Маточкова квітка *Phellodendron amurense*: А — пелюстка; В — будова маточкової квітки: 1 — зав'язь; 2 — приймочка; 3 — стовпчики; 4 — рудиментальні тичинки; 5 — чашолистки; 6 — пелюстки; 7 — квітконіжка

У тичинкових квітках тичинки добре розвинені, довші за пелюстки (6–7 мм завдовжки), виступають за межі віночка, майже вдвічі довші за нього. Тичинкові нитки ледь розширені донизу, опушені при основі, вище — голі (рис. 3.12).

Плодолистки не формують повноцінну маточку; вони щільно прилеглі при основі, вище вільні, видовжено-округлі, до 1–1,5 мм заввишки, підняті на гінофорі. Адаксіальні кінці вигнуті, з редукованими приймочками; поверхня плодолистиків густо опушена прозорими покривними волосками до 500 мкм завдовжки (рис. 3.13).

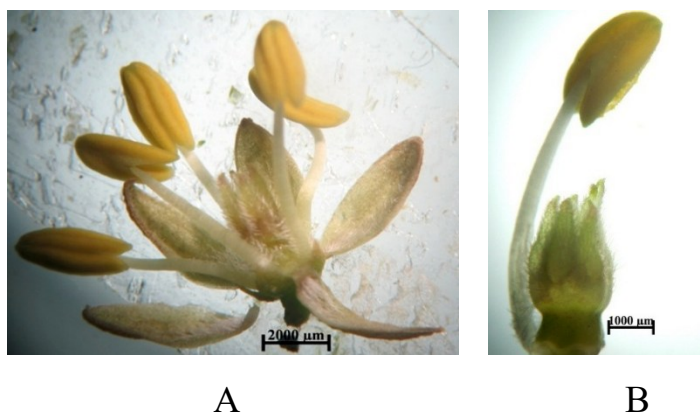


Рис 3.12. Тичинкова квітка *Phellodendron amurense*: А — загальний вигляд; В — тичинкова нитка біля редукованої маточки



Рис. 3.13. Плодолистки у тичинкової квітці *Phellodendron amurense*:
А — загальний вигляд; В — редуковані приймочки

Ptelea trifoliata

Усі квітки одностатеві, актиноморфні, циклічні, ізомерні, підматочкові,

квітконіжка опушена. Квітки роздільнопелюсткові, зазвичай складаються з чотирьох–п'яти чашолистків, чотирьох–п'яти пелюсток, чотирьох–п'яти тичинок в окремих чергових колах. Чашолистки конічно видовжені, завдовжки 1,5–2 мм, завширшки 0,5–0,8 мм, термінально загострені, опушені прозорими криючими волосками завдовжки 100–200 мкм. Пелюстки оберненояйцеподібні, видовжені, термінально закруглені, базально звужені, завдовжки 5–7 мм, завширшки 2–3 мм (рис. 3.14).



Рис. 3.14. Пелюстки та їх опушення у квітки *Ptelea trifoliata*

Бічні поверхні адаксіальної сторони пелюсток густо опушені криючими волосками завдовжки до 300 мкм; середина пелюсток менш опушена. На абаксіальній стороні пелюсток опушення сконцентроване переважно вздовж центральної жилки, а також по краю. Маточкові квітки зеленувато-білі, згодом жовтувато-білі. При редукції може бути по чотири члени в кожному крузі (рис. 3.15.A).

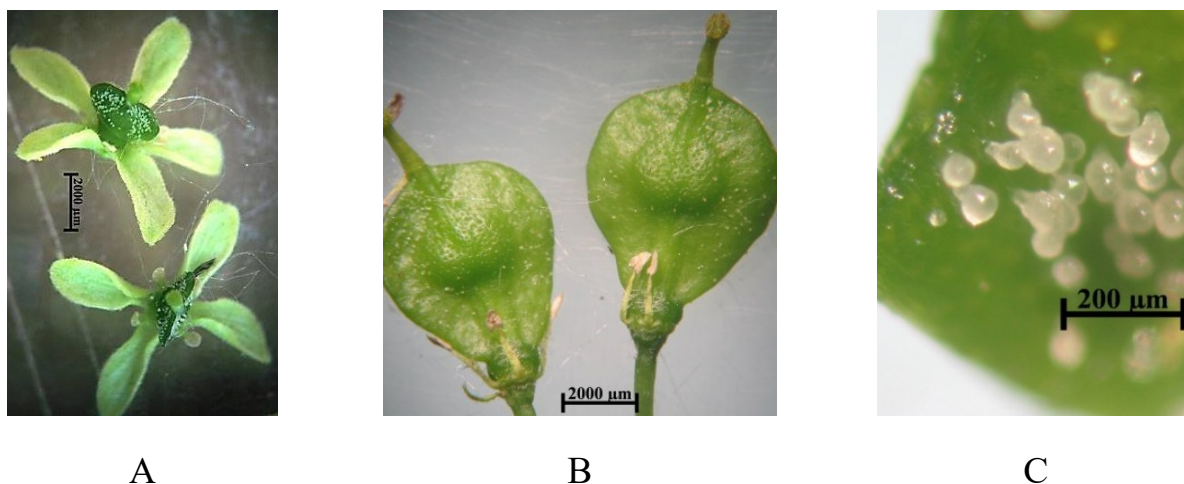


Рис.3.15. Маточкові квітки *Ptelea trifoliata*: А — загальний вигляд, В—

маточки та редуковані тичинки; С — залозисте опушення маточки

У маточкових квітках гінецей синкарпний, добре розвинений. Маточка піднята на дископодібному гінофорі, розміщеному між тичинками та зав'яззю; здавлена, сплющена, на поперечному розрізі з двома насіннєвими зародками (рис. 3.16). За даними літератури може бути три (Bailey, 1962).



Рис. 3.16. Насіннєві зародки на поперечному перерізі маточки *Ptelea trifoliata*

Зав'язь розширена в апікальній частині та звужена при основі, заввишки до 4 мм, завширшки 3–3,5 мм, зі зрослим стовпчиком завдовжки до 2 мм. По краях більш плоска, посередині опукла. Приймочка дво- або трилопатева. Гінофор злегка лопатевий, заввишки до 500 мкм. Поверхня гола, без криючих трихом, але вкрита округлими залозками (рис. 3.15.С). При основі зав'язь із залишками редукованих тичинок (рис. 3.15.В). У тичинкових квітках гінецей рудиментарний, маточка редукована, більш лопатева (рис. 3.17.А). Тичинки за довжиною зазвичай не перевищують пелюстки, 3–5 мм. Тичинкові нитки апікально звужені, сплющені, густо опушені в нижній частині, на верхівці опушення менш виражене. Пиляки рухомі, в'язальце стрілоподібно загострене (рис. 3.18).

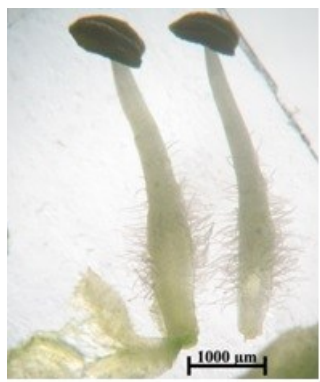


A



B

Рис. 3.17. Тичинкова квітка *Ptelea trifoliata*: А — опушення тичинкових ниток; В — рудиментарна маточка



A



B



C

Рис. 3.18. Тичинки *Ptelea trifoliata*: А — тичинкова нитка; В — пиляк; С — в'язальце

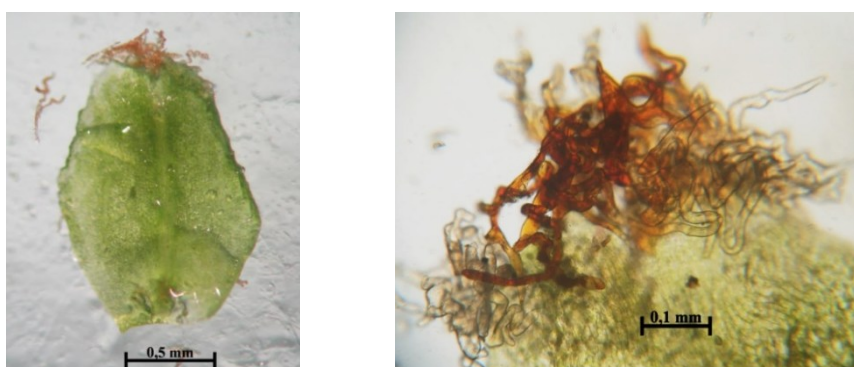
Zanthoxylum americanum

Маточкові квітки зеленувато-білуваті, завдовжки 3–5 мм, з простою оцвітиною; у досліджених зразках чашолистки відсутні (рис. 3.19). Квітконіжки завдовжки 2–4 мм, густо опушені прозорими криючими волосками завдовжки 90–270 мкм. Віночок складається з 4–5 пелюсток, рідше — з 6. Гінецей утворений 4–5 маточками, деякі автори зазначають, що гінецей може утворюватись з 3 маточками (Munter et al., 2018). Зав'язі розташовані на видовженому циліндричному гінофорі жовтуватого кольору, заввишки та в діаметрі до 1 мм (рис. 3.19.А–В).



Рис. 3.19. Маточкова квітка *Zanthoxylum americanum*: А — плодолистки;
В — гінофор

Пелюстки овально-видовжені, човникоподібні, при основі дещо звужені; краї хвилясті. Верхівка тупо закруглена або урізана, іноді виїмчаста, опушена (рис. 3.20.А).



А

В

Рис. 3.20. Маточкова квітка *Zanthoxylum americanum*: А — пелюстка; В —
опушення пелюстки

Опушення утворене різними прозорими трихомами — криючими та залозистими. Криючі трихоми багатоклітинні, товстостінні, часто розгалужені, звивисто закручені та щільно переплетені між собою. Залозисті трихоми багатоклітинні, булавоподібні або головчасті, з округлою багатоклітинною головкою та багатоклітинною ніжкою. Трихоми часто заповнені рудуватим вмістом і добре помітні неозброєним оком (рис. 3.20.В). Зав'язі звужені при основі, роздільні (не зрослі), завдовжки до 1,5 мм. Дистальна сторона у верхній частині значно випукла, проксимальна — більш пряма або ледь дугоподібна. Стовпчики циліндричні, при основі ледь розширені (0,2–0,3 мм), завдовжки до

1,3–1,5 мм, часто спірально закручені між собою. Приймочки головчасті,

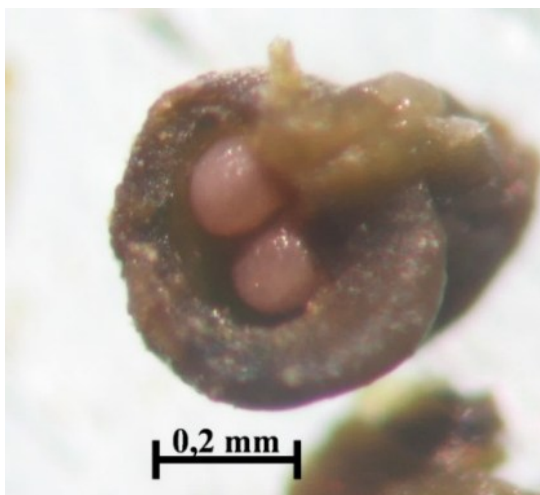


Рис. 3.21. Насіннєві зачатки на поперечному перерізі маточкової квітки *Zanthoxylum americanum*

залозисті, діаметром до 0,2–0,3 мм. Зав'язі рідко опушені короткими прозорими шипуватими волосками завдовжки до 70 мкм, всередині містять 1–2 насіннєві зачатки (рис. 3.21). У деяких маточкових квітках спостерігаються поодинокі недорозвинені тичинки (рис. 3.22.А).



А



В

Рис. 3.22. Маточкова квітка *Zanthoxylum americanum*: А — редуковані тичинки; В — тератогенез

Зафіксовано випадки тератогенезу, що проявляються у фасціації (зрощенні) двох квітконіжок. При цьому віночок та маточки залишаються незрослими (рис. 3.22.В).

3.3.2. Етапи формування насіння, вплив зовнішніх умов на їх проходження. Діагностика життєздатності насіння.

У межах родини Rutaceae відомі випадки апоміксису та поліембріонії (*Citrus*, *Murraya*, *Zanthoxylum*) (Groppo et al., 2022), проте для *Tetradium daniellii* такі явища не підтверджені. У нашому дослідженні ми зосередилися на зиготичному розвитку насіння та його життєздатності.

Tetradium daniellii

Після запліднення по мірі формування та дозрівання плодів-листянок стилодії продовжують видовжуватися до 1-1,5мм, далі розділяються між собою та вигинаються назовні. При цьому приймочка зазвичай відпадає від стилодіїв (рис. 3.23).

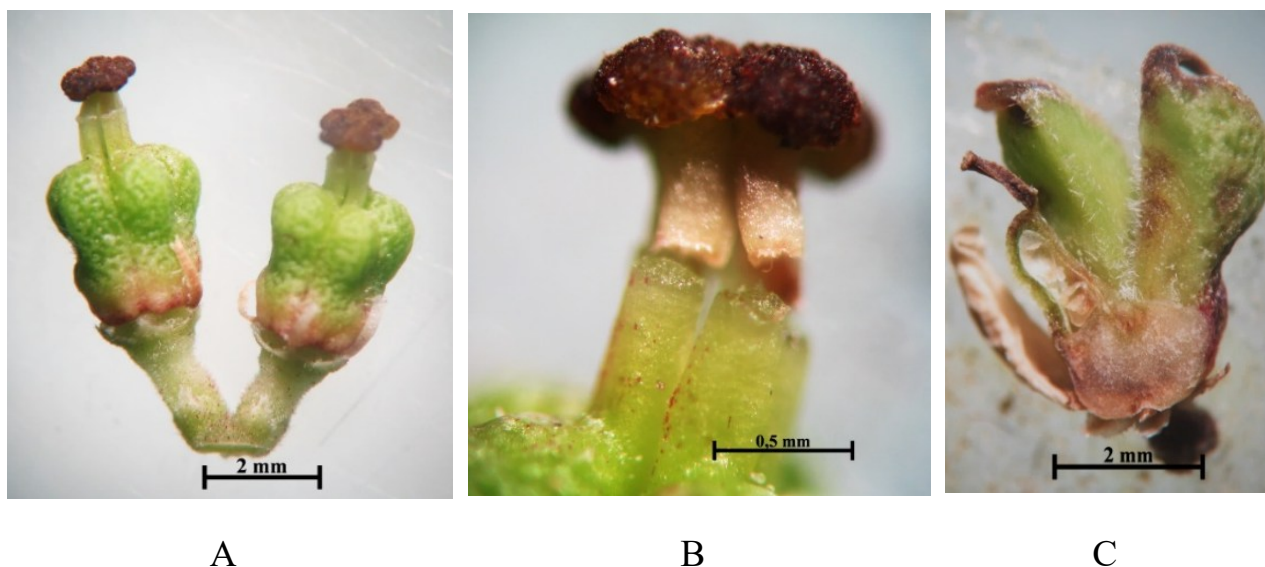


Рис. 3.23. Розвиток плоду *Tetradium daniellii*: А — стилодії після запліднення;
В — відмирання приймочки; С — розділені плодолистки

Плодолистки з часом також розділяються між собою, їх дорзальна сторона випинається та округлюється, набуваючи типової для плоду. При цьому на кожному квітконосі можуть формуватися або всі п'ять листянок, або лише 1, 2, 3, або 4 листянки, а інші абортуються (рис. 3.24).



Рис. 3.24. Варіативність абортації листянок у *Tetradium daniellii*

У кожному плодолистику закладається по два насіннєвих зачатки, з яких згодом формуються дві насінини. При цьому менш розвиненим, а в подальшому редукованим та таким що не містить зародка, може стати як апікальний, так і базальний насіннєвий зачаток (що не узгоджується з літературними даними, згідно яким базальний зародок, а згодом і базальна насінина завжди без зародка (рис. 3.25) (Zhou et al., 2006; Wu et al., 2008).



Рис. 3.25. Базальний і апікальний насінні зачатки на повздовжньому перерізі листянки *Tetradium daniellii*

Важливим фактором для інтродукції рослин є здатність до генеративного відновлення в умовах інтродукції. Для плодів родини *Rutaceae* характерне часткове базальне зрощення плодолистиків, які по мірі дозрівання плоду розпадаються. Сам плід у *T. daniellii* трактується неоднозначно різними авторами. Деякі вважають його 4-5 стулковою коробочкою (Флора Таджикской ССР, 1981). Проте ми поділяємо думку Wu et al., 2008, котрі описують плоди тетрадіумів як збірні листянки, утворені 5 (4) плодолистиками (Wu et al., 2008).

Листянки сидячі, спочатку шкірясті, рожево-зелені, по мірі дозрівання сухі, дерев'янисті, грушоподібної форми, завдовжки 6–8 мм, завширшки 2–3 мм, дещо нерівнобокі, ледь відхилені від вертикальної осі (Паращук та ін., 2024) . На верхівці кожної листянки утворений відігнутий назовні дзьобикоподібний носик завдовжки 1–1,5 мм, що являє собою видозмінений стовпчик з приймочкою (рис. 3.26).

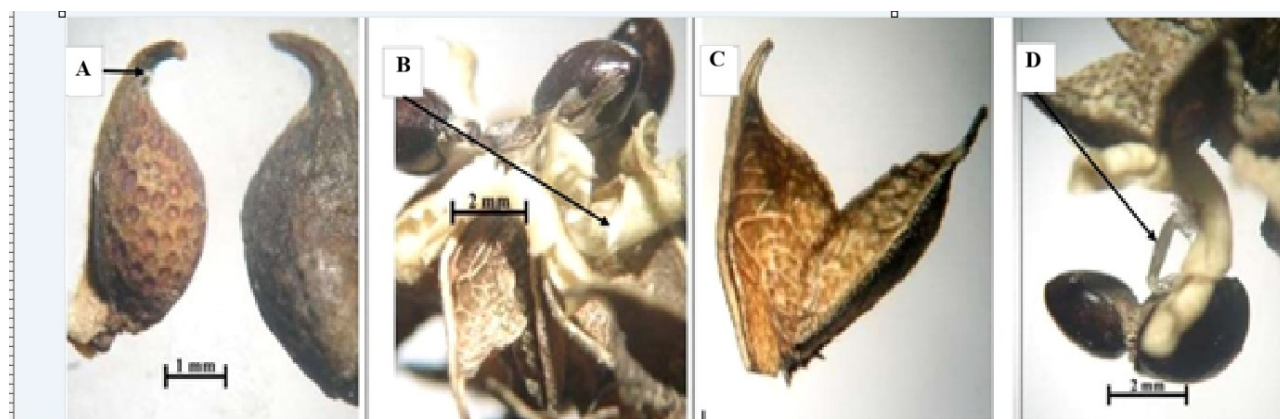


Рис. 3.26. Будова плоду *Tetradium daniellii*: А — дзьобикооподібний носик; В — ендокарп; С — жилкування оплодня; D — фунікулус

Поверхня листянок опушена вздовж дорзального шва прозорими шилоподібними акроскопними криючими волосками завдовжки 120-250 мкм. Екзокарп густо усіяний округлими залозками діаметром до 110-125 мкм.

Внутрішній шар оплодня – ендокарпій – білуватий, хрящуватий, при дозріванні відокремлюється від зовнішніх шарів оплодня та трубчасто скручується, що сприяє розриву листянки та вивільненню насіння (рис. 3.26.В).

Після відділення ендокарпію на внутрішній поверхні оплодня значно помітне жилкування у вигляді радіально відгалужених від центральної жилки бічних гілок (рис. 3.26.C).

У кожному плодолистику міститься 2 насінних зачатки, з яких формуються насінини. Насінини в плодолистику орієнтовані по вертикалі, налягають одна на одну, поєднані між собою базальними кінцями, через що основа часто буває скошена.

У листянці насіння підвішене (прикріплене) до лінії жилки на довгому пергаментному напівпрозорому фунікулюсі (рис. 3.26.D; рис. 3.27.C) (Баданіна та ін., 2018). Залишки арилуса частково огортають насінину та прикривають собою насінневий рубчик по всій його довжині (рис. 3.27.A) у вигляді білуватої напівпрозорої смужки, що складається з небагатьох шарів прозенхімних тонкостінних клітин до 30-50 мкм завдовжки, з прямими або косими торцевими стінками (рис. 3.27.B).

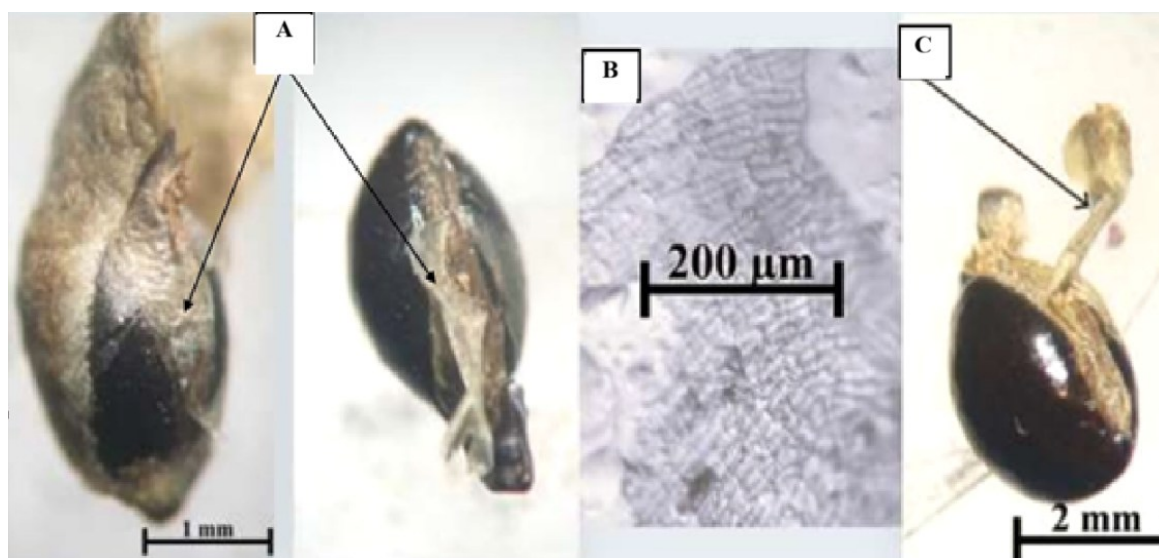


Рис 3.27. Життєздатна насінина *Tetradium daniellii*: А — фунікулярний аріллус; В — клітини аріллуса; С — залишок фунікулуса

Насіння яйцеподібне, голе, глянцеve. Забарвлення від темно-коричневого до чорного. Верхівка дещо звужена, з невеличким загостреним дзьобиком на

внутрішньому боці, під яким знаходиться мікропіле, оточене підвищеним комірцем з округлих клітин, (рис. 3.28.А).

Насінневий рубчик (гілум) довгий, простягається по вентральній стороні від дзьобика на верхівці майже до основи, дещо заглиблений (вдавлений), широкий, лінійний, прямий або ледь вигнутий (рис. 3.28.В).

На поперечному зрізі насіння округле, з добре диференційованим прямим зародком з довгими лінійними сім'ядолями (рис. 3.28.Д). Атрофія зародка до настання зрілості насіння спостерігається у багатьох рослин, її причини точно не встановлені, вважається, що вони можуть бути пов'язані з фізіологічними, біохімічними, ембріологічними та іншими процесами (Баданіна та ін, 2018). Насіннева оболонка сформована двома інтегументами, шкарлупоподібна, у життєздатних насінин доволі тверда, у насінин без зародку - більш крихка. У зрілих насінин екзотеста зберігає клітинну структуру (рис. 3.28.Е). Первинна ультраструктура поверхні характеризується дрібними (25-27 x 25-35 мкм) клітинами епідерми з чіткими межами.

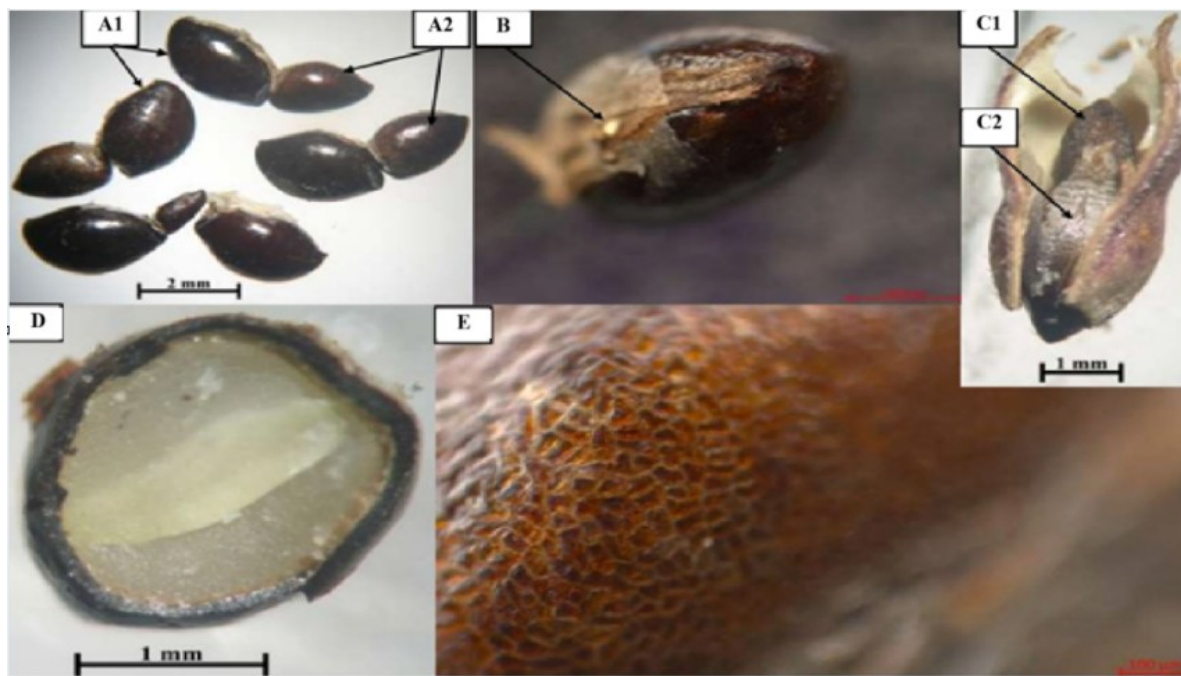


Рис. 3.28. Будова насінини *Tetradium daniellii*: A1 — базальна (життєздатна) насінина, A2 — апікальна (без зародку) насінина; В — насінневий рубчик; С — листянка з апікальною (C2) та базальною (C1) насінинами; D — базальна (життєздатна) насінина в розрізі; E — клітинна структура екзотести насіння

Форма клітин полігональна або чотирикутна, майже ізодіаметрична чи видовжена. Антиклінальні стінки потовщені, ледь вигнуті, слабо звивисті, рідше прямі. Зовнішня периклінальна стінка ледь вдавлена, опукла або на одному рівні з антиклінальними стінками (рис. 3.28.Е). Вторинна ультраструктура поверхні насінини представлена чітко вираженими нерівномірними кутикулярними потовщеннями зовнішніх периклінальних стінок клітин епідерми, що утворює дрібно-сітчастий мікрорельєф.

Діагностика життєздатності насіння.

Біологічна особливість формування в листянці однієї життєздатної та іншої насінини без зародка зумовлює у загальній масі врожаю морфологічно сформованого, але фізіологічно неповноцінного насіння. Наявність насінин без зародка, які візуально важко відрізнити при побіжному огляді, суттєво знижує посівні якості невідсортованого насіння.

Таким чином, коефіцієнт насіннефікації життєздатного насіння не може становити більше 0,5 від потенційної насінневої продуктивності, що є генетично закріпленою нормою для цього виду.

Для розмежування насіннєвого матеріалу за показником життєздатності нами було визначено ключові фізичні параметри (дані наведено у форматі $M \pm SEM$, де M — середнє арифметичне, SEM — стандартна помилка середнього):

1. Лінійні розміри: Життєздатне насіння суттєво крупніше (довжина $3,36 \pm 0,03$ мм, діаметр $2,0 \pm 0,002$ мм) порівняно з беззародковим (довжина $2,4 \pm 0,05$ мм, діаметр $1,81 \pm 0,03$ мм).
2. Середня маса 1000 насінин із зародком становить $7,3 \pm 0,09$ г, тоді як беззародкових — лише $3,15 \pm 0,21$ г. Зазначені відмінності дозволяють ефективно підвищувати якість посівного матеріалу шляхом механічного калібрування (за розміром) або гравітаційної сепарації.

Phellodendron amurense

Плід — синкарпна, кістянкоподібна ягода (кістянка) (зовні нагадує невелику чорну кістянку), діаметром близько 8–9,4 мм. Поверхня гола, часто з п'ятьма ледве помітними борозенками, що відповідають кількості зрощених плодолистків. У кожному з п'яти гнізд зазвичай розвивається одне насіння. Воно блискуче, коричневе або майже чорне, завдовжки ($M \pm SEM$) $5,94 \pm 0,04$ мм, завширшки — $3,44 \pm 0,03$, з маслянистим ендоспермом. Насіння від коричневого до майже чорного, з чорними штрихами, завдовжки 5,5–6,8 мм, завширшки 3,3–3,8 мм, яйцеподібне; спинка опукла, вентральна сторона більш пряма. Гілум

слабко помітний. Насіннєва оболонка шкаралупоподібна, крихка, легко відокремлюється від ендосперму (рис. 3.29).

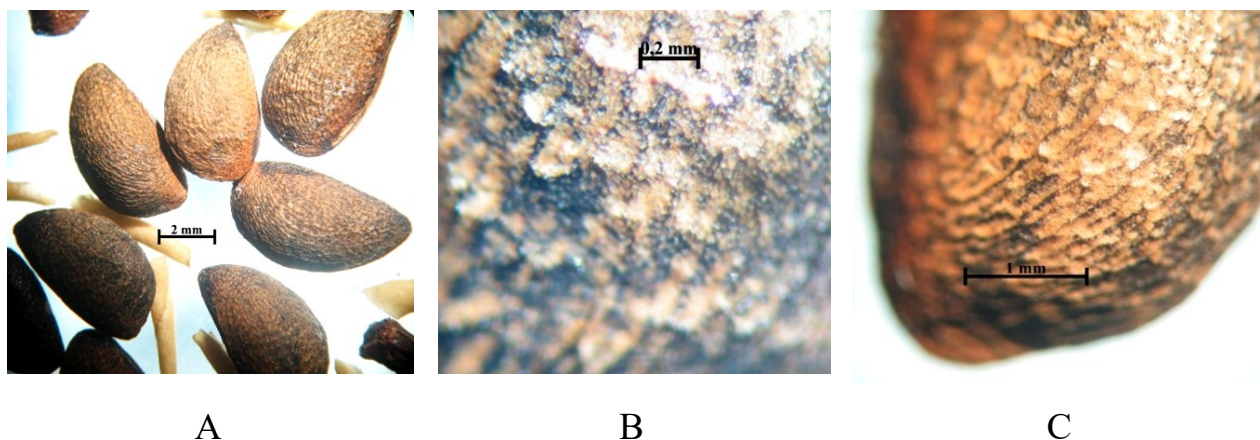
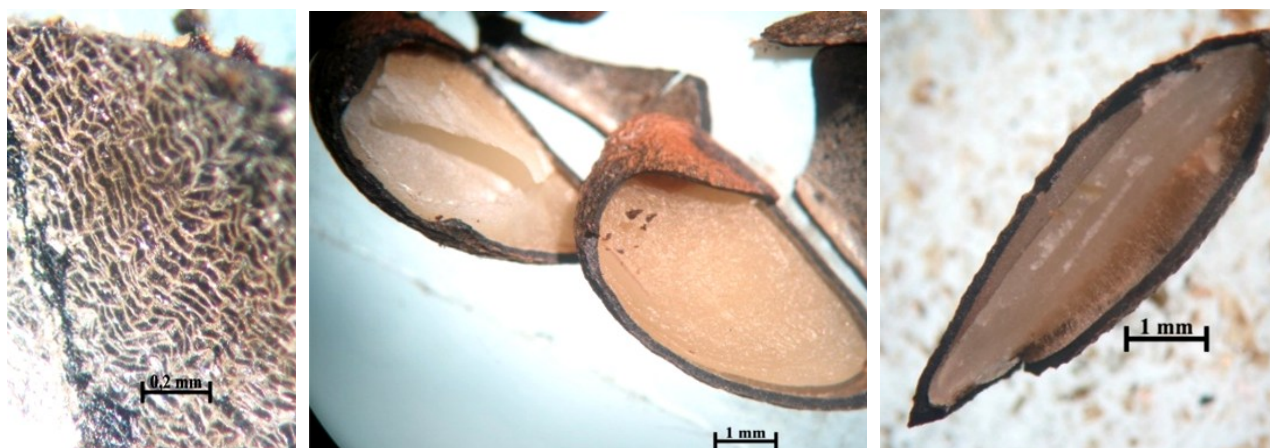


Рис. 3.29. Насіння *Phellodendron amurense*: А — загальний вигляд; В, С — сітчаста поверхня

Поверхня матова, гола, сітчаста, з більш-менш паралельно розміщеними поздовжньо видовженими комірками з прямими чи ледь хвилястими антиклінальними стінками клітин епідерми та дещо ввігнутою зовнішньою периклінальною стінкою (рис. 3.29.В–С).

Внутрішній шар, прилеглий до ендосперму, у міру дозрівання втрачає клітинний вміст і в дозрілого насіння складається з видовжених білуватого кольору клітинних оболонок (рис. 3.30.А). Ендосперм щільний, сім'ядолі добре розвинені, лінійні, заповнюють більшу частину насінини (рис. 3.30.В–С).



А

В

С

Рис. 3.30. Насіння *Phellodendron amurense*: А — внутрішній шар насінневої оболонки (тегмен) у дозрілого насіння; В — щільний ендосперм у поперечному розрізі; С – сім'ядолі у поздовжньому розрізі

Ptelea trifoliata

Плід у птелеї — двоплодолистикова (іноді триплодолистикова) синкарпна дископодібна сплюснена крилатка, оточена суцільним крилом, утвореним із двох частин, що зростаються вздовж сутурального шва; у випадку трьох плодолистиків утворюється третє крило, проте у наших дослідженнях ми фіксували і чотири плодолистки та крила у плоду.

У досліджених зразків *Ptelea trifoliata* крилатка неопушена, округла або округло-овальна, завдовжки ($M \pm SEM$) $25,5 \pm 0,15$ мм, завширшки $22,99 \pm 0,16$ мм. Крило сітчасте, жилкування першого порядку розходить радіально від локули плоду; ширина крила становить 5–8 мм (рис. 3.31). У базальній частині по обидва боки від сутурального шва зазвичай наявні дві рівномірні неглибокі виїмки, рідше вони відсутні. Апікальна частина навколо шва загострена та злегка видовжена (рис. 3.31). Жилки екзокарпію жорсткі; між жилками оплодень часто напівпрозорий і крихкий, тоді як безпосередньо над насіниною він міцний, із доволі твердим ендокарпієм. Насінина розміщується посередині крилатки, опукла з обох боків, завтовшки 3–5 мм, діаметром 5–7 мм, тобто не перевищує ширину крила крилатки. Поверхня екзокарпію жорстка, з добре

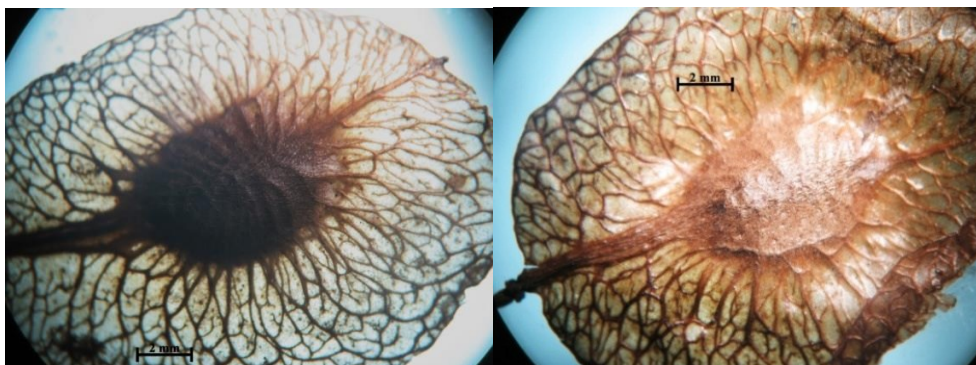


Рис. 3.31. Плід (крилатка) *Ptelea trifoliata*

вираженими поперечними зморшками, між ними простежується доволі густа поздовжня штрихуватість, утворена дрібними тонкими поздовжніми складочками. Місцями (зазвичай з боків) насінина оточене невисоким валиком.

У локулах розташовуються два (рідше три) насінні зачатки, з яких у процесі розвитку зазвичай дозріває лише одна насінина (рис. 3.32).



Рис. 3.32. Переріз насіннєвої камери у плодах *Ptelea trifoliata*: А — поперечний; В — поздовжній

Насіння видовжене, широко веретеноподібне, у поперечному розрізі овально-округле або здавлено-овальне, завдовжки ($M \pm SEM$) $5,59 \pm 0,05$ мм та в діаметрі — $2,29 \pm 0,03$ мм (рис. 3.33). Базальна частина розширена та закруглена, апікальна — видовжена й загострена. Дорзальна сторона дещо опукла, вентральна більш пряма, з добре помітним заглибленим гілумом (насіннєвим рубчиком), розташованим вентрально майже посередині рафе (насіннєвого шва) (рис. 3.33.В). Поверхня гола, поперечно хвиляста, дрібнозерниста, матова або з

легким відблиском; забарвлення чорне, гілум коричневий.

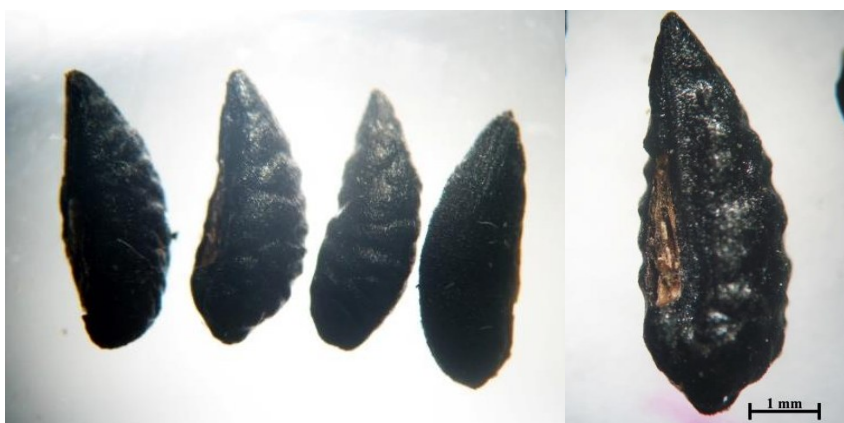


Рис. 3.33. Насіння *Ptelea trifoliata*: А — загальний вигляд; В — насіннєвий рубчик

Zanthoxylum americanum

Плоди *Zanthoxylum americanum* — синкарпні двостулкові листянки. Оплідень шкірястий, вкритий ефіроолійними екзогенними залозами; спочатку зелений, у процесі дозрівання червоніє або набуває червоно-коричневого забарвлення. Діаметр плоду 5–6 мм. Під час дозрівання коробочка розкривається на дві стулки, при цьому білуватий щільний внутрішній шар оплодня відділяється від мезокарпу й трубчасто скручується. Насіння звисає всередині коробочки на довгому фунікулюсі (рис. 3.34.).

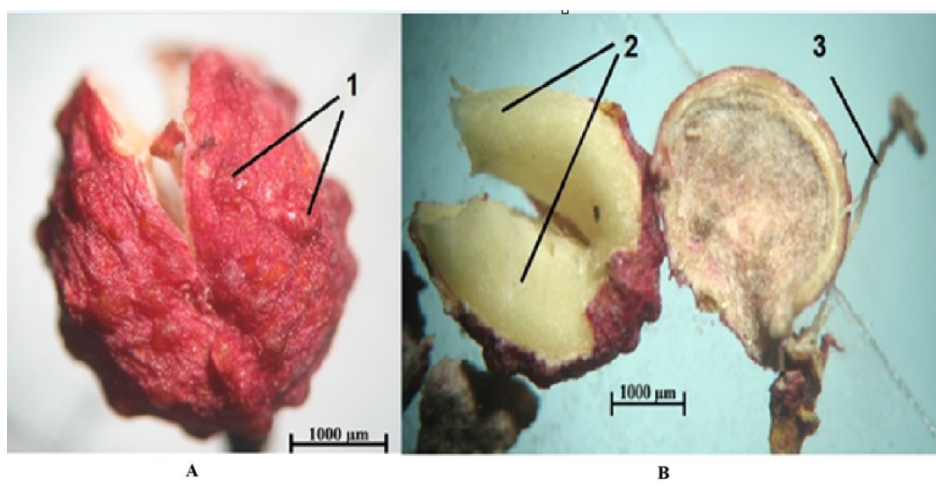
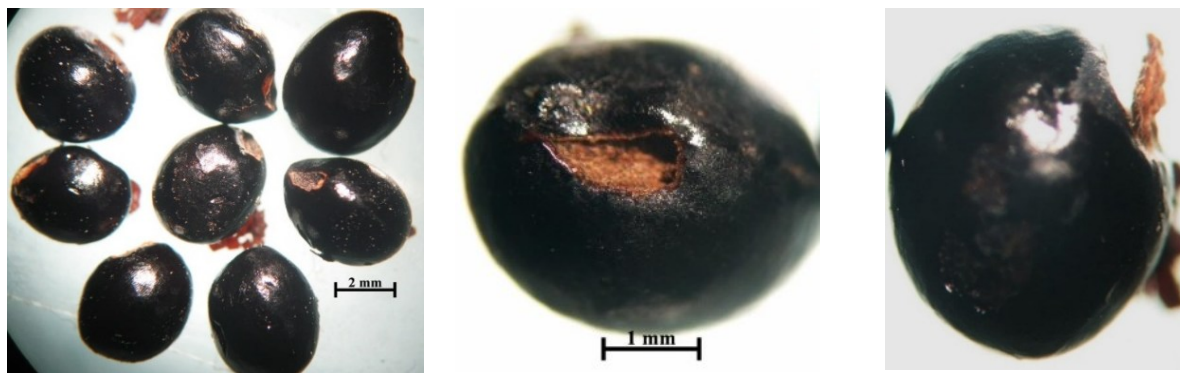


Рис. 3.34. Загальний вигляд (А) та стулки (В) плоду *Zanthoxylum americanum*: 1 — ефіроолійні залозки; 2 — скручений внутрішній шар оплодня; 3 — фунікулюс.

Насіння округле, ледь видовжене в апікально-базальному напрямку, іноді трохи сплюснене з одного боку, чорне, голе, блискуче, гладеньке, завдовжки 3,3–4,7 мм, завширшки 2,8–4,0 мм. (рис. 3.35).



А

В

С

Рис. 3.35. Насіння *Zanthoxylum americanum*: А — загальний вигляд; В — гілум; С — насінина з фунікулярною ніжкою

Насіннєвий рубчик (гілум) базальний завдовжки до 1700 мкм, глибоко занурений, трикутно-видовжений (рис. 3.35.В). Часто прикритий залишками фунікулуса у вигляді пергаментної темно-коричневої плівочки, яка легко руйнується; у деяких насінин іноді зберігаються залишки фунікулярного арилуса у вигляді коричневого листкоподібного виросту навколо гілума. Іноді на насініні зберігається фунікулярна ніжка (рис. 3.35.С). Насіння бітегмальне; насіннєва оболонка утворена двома інтегументами, шкарлупоподібна, блискуча, гладенька, чорна. Її зовнішній шар — екзотеста — тонкий, легко відокремлюється та руйнується; складається з шару полігональних (переважно пента- та гексагональних) тонкостінних клітин із прямими антиклінальними стінками та злегка опуклою периклінальною стінкою, $50\text{--}54 \times 30\text{--}40$ мкм (рис. 3.36). Механічну функцію насіннєвої оболонки забезпечує розміщена під екзотестою склеренхіма, що складається з шару клітин із потовщеними стінками та темним вмістом. Мікропілярна зона виражена невеликим кілюватим горбочком (підвищенням), що ніби нависає над гілумом (рис. 3.36). На думку Bonner (1974), товстий шар склеренхіми разом з іншими факторами спричиняє стан спокою, властивий насінню зантоксилумів, для подолання якого необхідна скарифікація.

Товщина насіннєвої оболонки *Zanthoxylum americanum* становить 340–380 мкм. Зародок з добре розвиненими прямими сім'ядолями заповнює більшу частину насінини. Ендосперм мізерний, переважно пристінний, щільний. З літератури відомо про наявність поліембріонії (утворення двох і більше зародків в одній насінині) у видів *Zanthoxylum* (Vines, 1960).

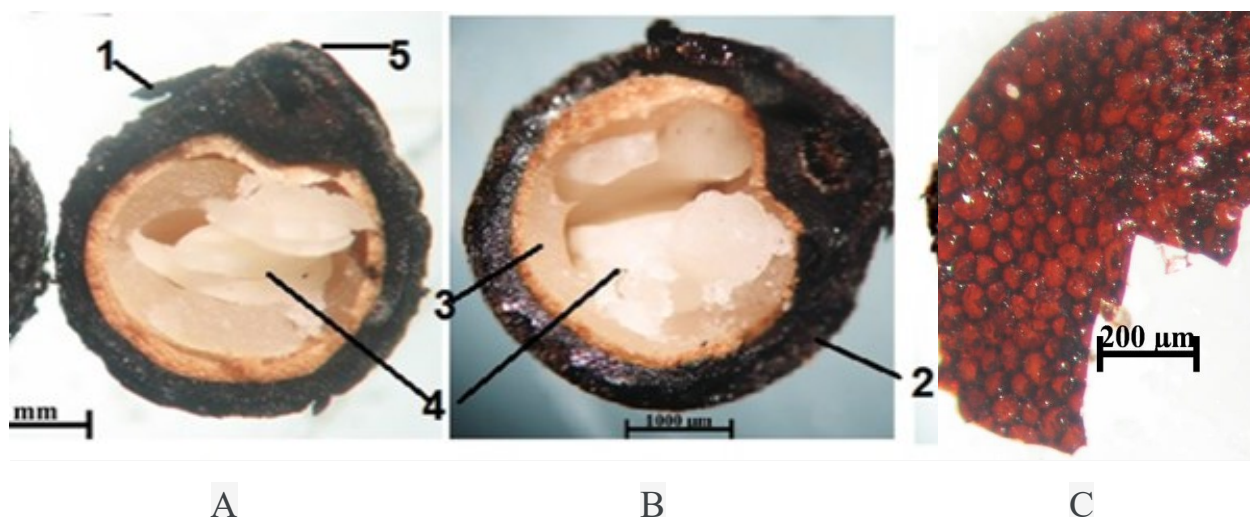


Рис. 3.36. Насінини *Zanthoxylum americanum* у поперечному розрізі (А, В):

1 — екзотеста; 2 — склеренхіма; 3 — ендосперм; 4 — зародок; 5 — мікропілярна зона; С — фрагмент екзотести

3.4. Особливості онтоморфогенезу *Tetradium daniellii*

Вивчення особливостей онтогенезу інтродукованих видів у культурі дозволяє оцінити їхню життєздатність, темпи росту та адаптаційний потенціал у нових екологічних умовах. Упродовж індивідуального розвитку рослинний організм зазнає послідовних морфологічних, анатомічних і біохімічних змін, що формують чітку систему вікових станів. Серед досліджуваних представників рослин родини Rutaceae найменш вивченими в умовах інтродукції залишаються *T. daniellii* та *Zanthoxylum americanum*. Проте дослідження повного циклу індивідуального розвитку *Zanthoxylum americanum* в умовах нашої колекції є методично неможливим. Оскільки цей вид є дводомним, а в насадженнях представлені виключно маточкові особини, генеративне розмноження та формування насіннєвої бази не відбуваються. Відтак, об'єктом для детального

вивчення специфіки проходження всіх станів онтогенезу було обрано *T. daniellii*, який успішно плодоносить і дає змогу простежити розвиток рослин насіннєвого походження.

Загальний цикл розвитку *T. daniellii* поділяється на чотири періоди: **латентний, прегенеративний, генеративний та сенільний** (Mykolaiko, 2017; Парашук, 2026).

Латентний період (*sm*) розпочинається з моменту формування насіння та характеризується станом екзогенного спокою до моменту проростання.

Прегенеративний період охоплює етапи активного росту та формування вегетативної сфери без здатності до статевого розмноження. Він включає чотири вікові стани: *проросток (p)*, *ювенільний (j)*, *іматурний (im)* та *віргінільний (v)* (рис. 3.37). Віковий стан *проростка (p)*. Це молода рослина, що проходить критичний етап переходу від гетеротрофного (залежного від материнських ресурсів насіння) до автотрофного живлення (Barton, 2023).



Рис. 3.37. Вікові стани *Tetradium daniellii*: (*p*) – проросток; (*j*) – ювенільна рослина; (*im*) – іматурна рослина; *v* – віргінальна рослина

Підземна частина має світле забарвлення, яке поступово темніє донизу. Сім'ядольні листки виносяться на поверхню ґрунту (надземний тип проростання), зеленіють, мають овальну, симетричну форму з чітко вираженою

центральною жилкою та розташовані на коротких черешках. Після посіву стратифікованого насіння процес набрякання триває 3–4 доби. Активний ріст зародкового корінця та розрив насінневої оболонки фіксується на 7–9 добу. Ріст гіпокотилія у ґрунті триває близько тижня, а масова поява сходів (винесення гіпокотильної петлі) відбувається на 12–15 добу. Протягом наступних 2–4 діб проросток звільняється від залишків насінневої оболонки. Поява зачатків першої пари справжніх листків спостерігається на 18–25 добу. Вони з’являються парами, розміщуючись супротивно, і мають специфічну ювенільну форму (трійчасті), відмінну від листків дорослих рослин.

Це явище називається гетеробластією (Barton, 2023; Groover, 2017). Воно являє собою різку зміну морфології та анатомії органів (зокрема листків) під час онтогенезу, що є еволюційним пристосуванням рослин до різних умов існування в молодому та дорослому віці (наприклад, адаптація ювенільних листків до затінення). Сім’ядолі зберігають життєздатність і функціонують на рослині тривалий час — близько 1,5 місяця. (рис. 3.38).

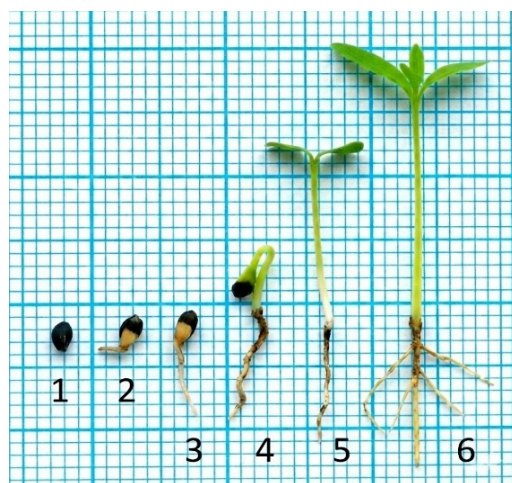


Рис. 3.38. Початкові етапи росту і розвитку приростів *T. daniellii*, латентний період: 1 — насіння у стані спокою; прегенеративний період: 2 — поява зародкового корінця; 3 — ріст зародкового корінця. 4 — формування гіпокотильної петлі (підсім’ядольного коліна). 5 — сім’ядольна стадія проростка. 6 — поява перших справжніх листків. (Епикотиль — частина стебла над сім’ядолями — почав розвиватися, сформувавши першу пару ювенільних листків, відмінних за формою від сім’ядолей)

Ювенільний віковий стан (*j*) характеризується формуванням трав'янистих рослин висотою 8,0–18,0 см, представлених одним нерозгалуженим ортотропним пагоном. Сім'ядольні листки на цьому етапі зазвичай відсутні. Характерною ознакою є наявність трійчастих листків, що є перехідною формою до дефінітивного непарноперистого листка. Загальна кількість пар справжніх листків на пагоні зазвичай становить 3–5. Стебло залишається зеленим, без виражених ознак здерев'яніння перидерми. Цей стан триває до кінця першого року вегетації. Проте зафіксовано випадки, коли рослини з серпня по вересень переходили до іматурного стану, досягали висоти до 83 см і формували типове для виду листя, хоча пагони при цьому не завжди встигали визріти до зими.

Іматурний віковий стан (*im*) — це перехідний етап, що зазвичай настає на другий рік вегетації. Рослини характеризуються значною варіабельністю лінійних розмірів 17,0–90,0 см заввишки. Габітус сформований переважно одним ортотропним пагоном I порядку, хоча при активному весняному прирості спостерігалось формування 1–2 пагонів II порядку. Листки складні, непарноперисті (кількість листочків 5–11, домінують 7–9). Коренева система змішаного типу, направлена радіально; спостерігається інтенсивне галуження з утворенням густої мережі бічних коренів II–III порядків, зосереджених переважно у верхній третині головного кореня (глибина 10–15 см).

Віргінільний віковий стан (*v*) відповідає поняттю "vegetative adult" і зазвичай починається на 3-й рік вегетації. Це сформоване молоде деревце висотою 50,0–200,0 см з характерними значними річними приростами (15,0–80,0 см). Відбувається перехід до інтенсивного галуження (пагони II–IV порядків), крона рихла, кількість листків зростає до 12–30 штук. Якщо верхівкова брунька зберігається після зимівлі, ріст моноподіальний. Якщо ж брунька була пошкоджена, то з нижньої неушкодженої пари латеральних бруньок розвивається 2 пагони, один з яких завжди росте активніше. Перидерма коренів набуває характерного жовтувато-оранжевого забарвлення, корені I–II порядків стають потужнішими. На деяких екземплярах зафіксовано дві хвилі приросту пагона (весняна та пізньолітня).

Важливою біологічною особливістю *Tetradium daniellii* є вираженість експлерентної г-стратегії, яка зумовлює прискорені темпи онтоморфогенезу, внаслідок чого частина особин (до 37%) досягає наступного вікового стану раніше, ніж зазвичай.

Генеративний період характеризується появою репродуктивних органів і поділяється на три стани.

Молодий генеративний віковий стан (g_1) відзначається першим цвітінням та плодоношенням (в умовах відкритого ґрунту — на 7-й рік, у контейнерній культурі — на 4–5-й рік). На верхівці пагона поточного року розвивається термінальне суцвіття — складний тирсоїд. Характерні річні прирости близько 35 см. Цвітіння поодинокі, нерегулярні.

Середньовіковий генеративний віковий стан (g_2) — це етап максимуму репродуктивного розвитку. Прирости стають незначними (15–30 см), основний ресурс витрачається на генеративну сферу. Спостерігається зміна типу росту на несправжньодихотомічний з акротоним галуженням пагона, що пов'язано з відмиранням верхівкової бруньки після формування суцвіття. Квітування регулярне, рясне. Крона має виражений центральний провідник, але при загущених посадках часто стає асиметричною, заповнюючи вільні простори між сусідніми деревами. В кроні може спостерігатися всихання окремих гілок 2–5 річного віку.

Старий генеративний віковий стан (g_3) характеризується зниженням інтенсивності ростових процесів та поступовим ослабленням крони при збереженні регулярності плодоношення. Активізуються сплячі бруньки на стовбурі та скелетних гілках, утворюючи відновлювальні пагони.

Сенільний період (s) включає субсенільні та сенільні рослини, у яких припиняється плодоношення, відмирає 80–100% крони та збільшується площа відшарування кори. У досліджуваних насадженнях цей стан не фіксувався.

У літературі *T. daniellii* інколи описують як недовговічний вид (близько 50 років) (Dirr, 1998). Однак існують документально підтверджені екземпляри віком понад 100 років, наприклад, дерево в Glendoick Garden Centre (Великобританія), висаджене в 1923 році (International Dendrology Society; Monumental trees). В умовах Правобережного Лісостепу України точний вік найстаріших модельних рослин встановити за архівними даними не вдалося, проте за результатами підрахунку річних кілець на зрізі дерева встановлено, що мінімальний вік досліджуваного об'єкта перевищує 45 років.

3.4.1. Морфолого-анатомічна характеристика листків *Tetradium daniellii*

Морфолого-анатомічні дослідження листків *Tetradium daniellii* є важливими для оцінки адаптаційного потенціалу виду в умовах інтродукції (Паращук, 2025а). Представники родини *Rutaceae* Juss. демонструють значну морфологічну варіабельність та високу екологічну пластичність (Budiarto et al., 2024; Groppo et al., 2022). Вивчення епідермальних структур, типу продихів та характеру опушення дозволяє уточнити діагностичні ознаки *T. daniellii* (Марчишин та ін., 2011).

Листки гіпостоматичні, тобто продихи розміщені лише на нижній стороні листка. Продиховий апарат належить до аномоцитного типу: продихи незанурені, оточені клітинами, які не відрізняються від інших клітин епідерми (рис. 3.39).

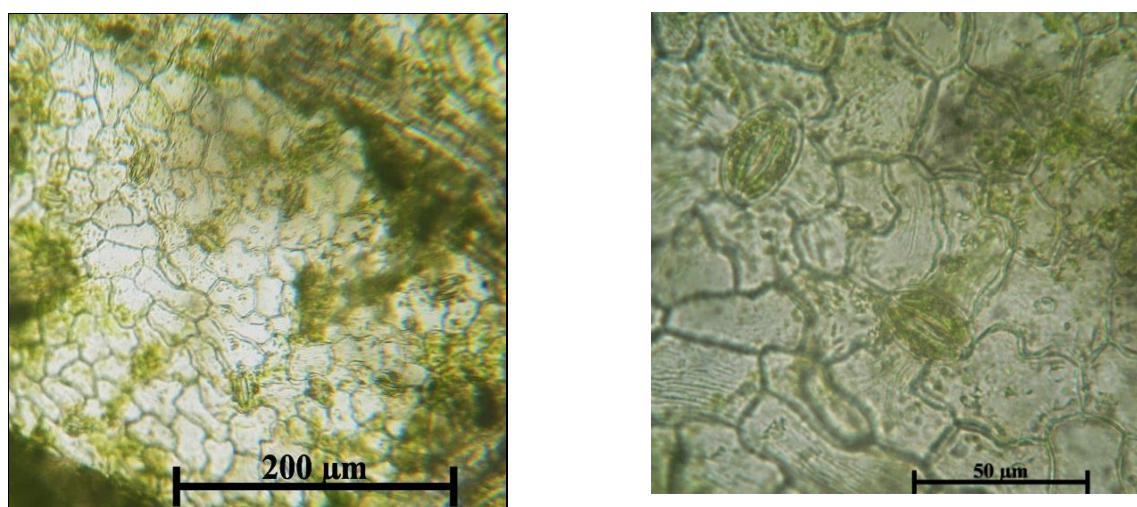
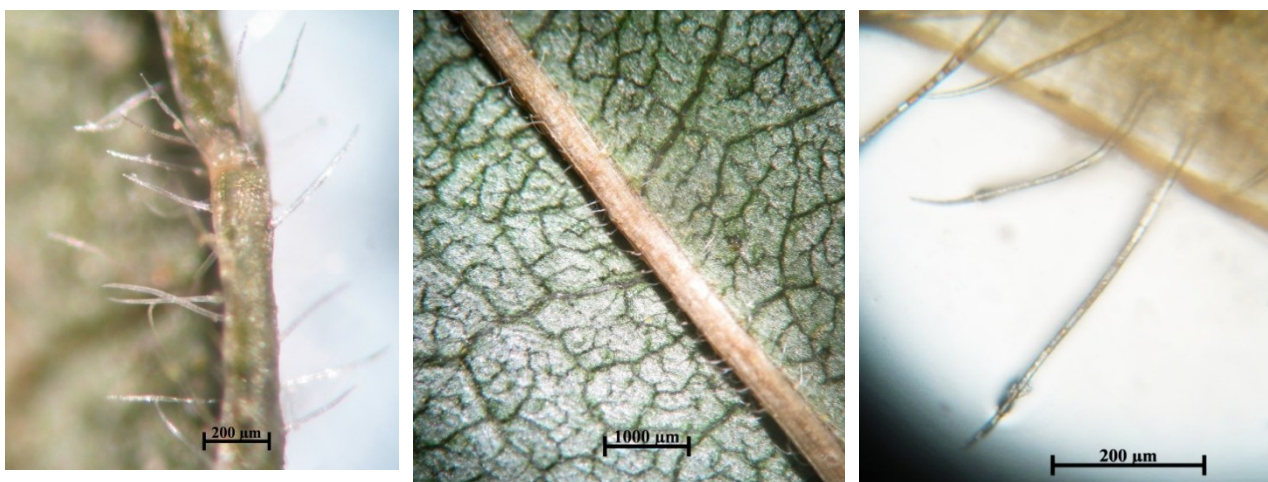


Рис. 3.39. Аномоцитний тип продихів у листків *Tetradium daniellii*

Адаксіальна поверхня рідко опушена прозорими простими багатоклітинними криючими волосками завдовжки до 300 мкм та головчастими напівпрозорими залозками на короткій ніжці. По краю листової пластинки опушення більш щільне, криючі волоски довші — до 400 мкм і більше.

Абаксіальна поверхня також слабо й рідко опушена, переважно вздовж центральної та бічних жилок (рис. 3.40).



**Рис. 3.40. Опушення вздовж жилок абаксіальної поверхні листка
*Tetradium daniellii***

Клітини епідерми адаксіальної поверхні тонкостінні, багатокутні, без міжклітинників, ізодіаметричні або злегка витягнуті, розміром 30–45 × 20–45 мкм. Вони належать до прямолінійного типу (антиклінальні стінки прямі) або гнутостіночного типу (антиклінальні стінки злегка вигнуті). Суміжні кути переважно прямі чи тупі, рідше гострі. Зовнішня периклінальна стінка вкрита досить товстим паралельно-зморшковатим шаром кутикули (рис. 3.41).

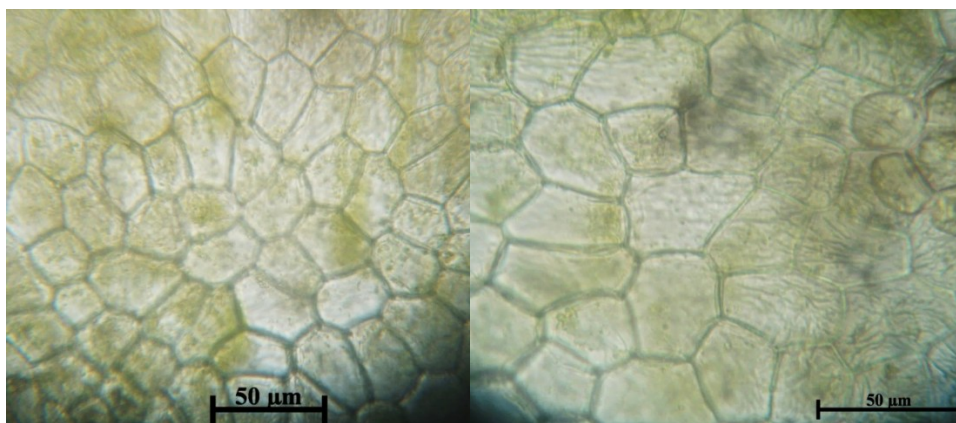


Рис. 3.41. Клітини епідерми адаксіальної поверхні листка *Tetradium daniellii*

Клітини епідерми абаксіальної поверхні неправильної форми, дещо дрібніші — $30\text{--}40 \times 15\text{--}20$ мкм. Вони належать до криволінійного типу I та II порядку, рідше III порядку (коли антиклінальні стінки криві, хвилясті, відповідно з 1, 2 або 3 вершинами). Суміжні кути переважно тупі або гострі. Кутикулярний шар тонший, зморшкуватість кутикули менш виражена (рис. 3.42).

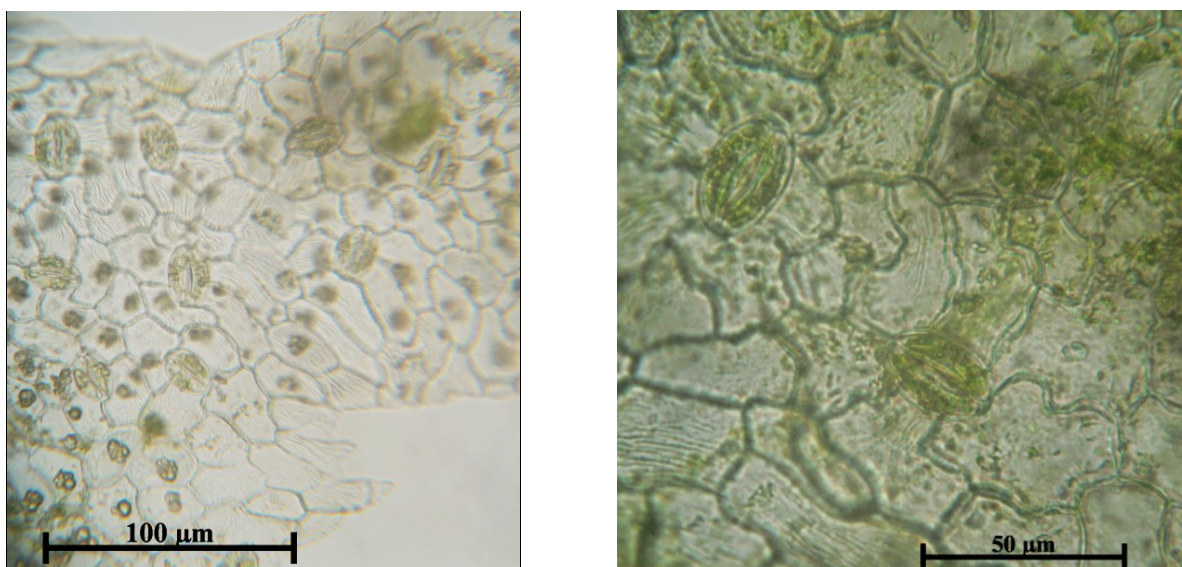


Рис. 3.42. Клітини епідерми абаксіальної поверхні листка *Tetradium daniellii*

ВИСНОВКИ

Результати дослідження фенології та гідротермічного режиму свідчать, що успішність інтродукції представників родини Rutaceae у сучасному кліматі залежить від здатності рослин проходити найбільш енерговитратні фази в умовах посилення дефіциту вологи. Хоча сума активних температур за весь вегетаційний

період (понад 4000 °C) повністю забезпечує потреби видів у теплі, такий високий термічний ресурс значно прискорює випаровування вологи з ґрунту та посилює транспірацію. Важливим лімітуючим чинником стає вже весняний дефіцит вологи (травневі посухи з ГТК 0,02–0,30), що відповідає фазам активного росту пагонів, формування суцвіть та антезису в *Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata* та *Zanthoxylum americanum*. Подальша нестача опадів, яка триває з липня по вересень, стає вирішальним лімітуючим чинником для пізньоквітучого *T. daniellii*, що знижує його загальний репродуктивний потенціал. Брак води знижує накопичення енергетичних речовин, роблячи рослини вразливими до морозів навіть при генетичній схильності витримувати низькі температури. Стійкість видів, що зростають у колекції НБС імені М. М. Гришка, до умов із ГТК < 0,5 свідчить про значну ширину їхньої екологічної амплітуди, проте лімітуючий вплив водного дефіциту вказує на необхідність додаткового зрошення в періоди посухи.

Встановлено принципову відмінність у природі поліциклічного росту. Для *Ptelea trifoliata* формування літньої (другої) генерації пагонів є стабільною біологічною ознакою, яка реалізується щорічно. Натомість у *T. daniellii* вторинний ріст носить факультативний характер і проявляється у прегенеративних рослин як реакція на надлишкове тепло та волого забезпечення. Найбільш консервативну стратегію демонструє *Phellodendron amurense*, річний цикл якого є жорстко детермінованим, проте молоді пагони цього виду виявляють найвищу вразливість до весняних заморозків. Виявлені особливості свідчать про специфічні для кожного виду стратегії росту в умовах зміни клімату.

У межах підродини *Zanthoxyleae* (Rutaceae) встановлено поступовий перехід від гермафродитизму до дводомності через проміжну однодомність. Ця схема відображає мономорфний шлях еволюції статевих систем, при якому редукція органів протилежної статі супроводжується зміною балансу репродуктивних стратегій. Таким чином, статевий диморфізм у сучасних представників родини Rutaceae слід розглядати не як кінцеву форму, а як еволюційно пластичну ознаку, що зберігає потенціал для подальших

формотворчих процесів. Будова квіток досліджених видів демонструє поєднання спільних морфологічних рис із видовими особливостями. Незважаючи на відмінності у кількості та формі органів оцвітини, ступені редукції та характері опушення, для всіх видів характерна функціональна диференціація квіткових органів. Це свідчить про збереження еволюційної спадщини гермафродитних предків і водночас про адаптивну пластичність, яка забезпечує ефективність репродуктивних процесів у різних екологічних умовах.

Проходження етапів формування насіння критично залежить від гідротермічних умов вегетаційного періоду, причому реакція на стрес має виражений статевий диморфізм і супроводжується проявами статевої лабільності (зокрема, зафіксовано утворення плодів на тичинкових рослинах *Phellodendron amurense* під дією стрес-чинників). У *T. daniellii* дефіцит вологи посилює механізм корелятивного відсівання плодів, а життєздатні насінини здатні розвиватися як у базальній, так і в апікальній позиціях (Паращук та ін., 2024). З огляду на значну частку беззародкового насіння, зумовлену генетичними особливостями розвитку (облігатна редукція одного з двох зародків у листянці *T. daniellii*), діагностика життєздатності насіння має спиратися на чітку диференціацію морфометричних та вагових параметрів, що дозволяє надійно відбраковувати беззародкове насіння.

Онторморфогенез *Tetradium daniellii* у Правобережному Лісостепу України відбувається повноцінно, зі збереженням характерної для виду гетеробластії та частковим прискоренням темпів зміни вікових станів (Паращук, 2026). Стабільний розвиток пагонів, кореневої системи та регулярне формування генеративних структур свідчать про ефективне функціонування механізмів адаптації виду в умовах інтродукції. Це підтверджує його високий ступінь акліматизації та придатність для подальшого використання у зеленому будівництві чи лісокультурній справі.

Для морфолого-анатомічної характеристики листків *T. daniellii* притаманна гіпостоматичність, аномоцитний тип продихів, специфічний характер опушення та диференціація епідермальних клітин, які є стабільними діагностичними

ознаками виду. Тонкостінні клітини епідерми листка та незанурені продихи — ознаки мезоморфності рослини, що відображають її структурні реакції на умови помірного клімату (Паращук, 2025а).

РОЗДІЛ 4. ЕКОЛОГІЧНА ТА ДЕКОРАТИВНА ХАРАКТЕРИСТИКА *TETRADIMUM, PHELLODENDRON, PTELEA, ZANTHOXYLUM* У ПРАВОБЕРЕЖНОМУ ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Стійкість рослин виступає ключовим аспектом їх адаптації до змінюваного середовища, забезпечуючи не лише виживання окремих видів, але й підтримуючи екологічну рівновагу та біорізноманіття. Оцінка стійкості рослин є важливим заключним етапом інтродукційних досліджень. Рослини демонструють різноманітні фізіологічні механізми, які сприяють збереженню гомеостазу в умовах стресу.

Для визначення стійкості роду *Tetradium* до умов навколишнього середовища, нами було досліджено посухо- та зимостійкість рослин, стійкість до шкідників і хвороб, декоративність.

4.1. Польова та лабораторна посухостійкість

В умовах Лісостепу України дефіцит вологи в посушливі літні періоди часто негативно впливає на вегетацію рослин. Основним показником стійкості рослин у цей час є їх посухостійкість.

Посухостійкість визначається як спроможністю рослин адаптуватися до дії комплексу факторів, викликаних посухою. У більш пристосованих організмів порушення життєвих процесів відбуваються меншою мірою, що дозволяє їм зберігати відносно високу продуктивність (Петренко, 2015).

Посухостійкість інтродуцентів розглядається через призму реакції рослин на комплексний вплив ґрунтової та атмосферної вологи. Найбільш перспективними є ті види, які демонструють стійкість тканин до зневоднення під впливом посухи. Ця стійкість проявляється у здатності підтримувати звичайний рівень метаболічних процесів в умовах водного дефіциту (Слюсар, Кузнецов, 2008). Процеси життєдіяльності таких рослин менш схильні до порушень у посушливих умовах, що свідчить про їхню високу адаптивність.

Висока посухостійкість обумовлена здатністю тканин і клітин витримувати зневоднення, регулювати витрату води, запобігаючи виникненню водного дефіциту, а також здатністю споживати воду з глибоких горизонтів ґрунту.

Регуляція витрати вологи може здійснюватися шляхом зменшення інтенсивності транспірації або часткової, а іноді й повної дефоліації. У природних умовах посуха часто супроводжується тепловим стресом, тому фізіологічні механізми адаптації до цих факторів є взаємопов'язаними. Дослідження підтверджують існування позитивної кореляції між показниками посухо- та жаростійкості у деревних видів, що свідчить про інтегровану стратегію захисту рослин (Mitchell et al., 2025).

Дослідження показали, що зміни у водному обміні, які відбуваються під час в'янення в лабораторних умовах, аналогічні тим, що спостерігаються в умовах відкритого ґрунту під час посухи, а також у вегетаційних експериментах. Проте метод в'янення не є прямим способом оцінки посухостійкості, а більше порівняльним, оскільки в ньому не враховується роль кореневої системи, яка має значення в природних умовах.

При використанні лабораторно-польового методу в'янення максимальні розбіжності в ступені посухостійкості між видами спостерігаються в умовах недостатньої вологості (серпень) та майже відсутні в травні, коли ще зберігається достатня кількість ґрунтової вологи. Оскільки спостерігаються регулярні спекотні періоди, доцільно одночасно застосовувати як лабораторні, так і польові методи дослідження. Потреба у проведенні експериментів для визначення посухостійкості та водного режиму листків представників родини Rutaceae зумовлена відсутністю таких даних у науковій літературі.

4.1.1. Визначення фактичної посухостійкості

Фактичну посухостійкість визначали за 9-бальною уніфікованою шкалою оцінок В. М. Меженського, 2007.

Максимальні показники посухостійкості продемонстрували рослини *Ptelea trifoliata*. Перші візуальні ознаки стресу фіксувалися не раніше фази BBCH 81 (початок пігментації плодів) (Pokhylchenko et al., 2024; Meier, 2001). У 2023–2024 рр. при середньомісячних температурах серпня та вересня у межах +18,8...23,7 °С реакція виду обмежувалася зниженням тургору вдень з

подальшим відновленням вночі. Системних фізіологічних порушень не виявлено, а статева диференціація у реакції на стрес була майже відсутня (додаток Н). Поодинокі випадки пожовтіння листків або підсихання верхівок спостерігалися лише на окремих тичинкових особинах у вересні 2024 р. Протягом вегетаційних сезонів посухостійкість виду варіювала від 8 балів (2023–2024 рр.) до 9 балів (2025 р.) (Паращук, Кругляк, 2025).

Рослини *Tetradium daniellii* виявили помірну чутливість до дефіциту вологи. Вже у третій декаді липня (ВВСН 63) спостерігалось падіння тургору у верхній частині крони. Аномальна спека 2024 р. (+24,2 °С у липні) призвела до скорочення тривалості квітування тичинкових особин з 12 до 8 годин. У періоди серпневої та вересневої посух зафіксовано часткову абортацию (опадання) плодів (рис. 4.1), що зумовило зниження оцінки на 1 бал. Згідно з Dietz et al. (2021), такий стрес у репродуктивну фазу безпосередньо лімітує якість насіння, хоча це також може бути механізмом «корелятивного відсівання» для збереження ресурсів рослини (Bangerth, 2000).



Рис.4.1. Опадання плодів у T. daniellii

Найнижчий рівень адаптивності до посухи властивий *Phellodendron amurense*, причому тичинкові особини виявилися більш вразливими. До кінця серпня 2023 р. у рослин обох статей виду деформація та некроз охоплювали до 50% листової маси, переважно з південно-західного боку крони. У 2024 р. деструктивні процеси посилювалися (рис. 4.2–4.3). Передчасне опадання листя та

деградація хлорофілу є типовими морфо-фізіологічними адаптаціями до водного стресу (Yang et al., 2021; Nour et al., 2024). Вища вразливість тичинкових рослин узгоджується з даними Juvany & Munné-Bosch (2015) та Chen et al. (2010), хоча одна маточкова рослина на ділянці «Далекий Схід» (НБС ім. М. М. Грищка) стабільно зберігала віталітет до жовтня. Виражена мезофільність виду підтверджується також дослідженнями Діденко та ін. (2022).



Рис. 4.2. Пошкодження листків у рослин *Phellodendron amurense* жіночої статі під дією водного стресу 2023 рік



Рис.4.3. Пошкодження листків у рослин *Phellodendron amurense* чоловічої статі під дією водного стресу 2024 рік

Посушливий період 2023 р. спричинив передчасне пожовтіння листків у

Zanthoxylum americanum. У третій декаді серпня 2024 р. на 3 із 5 досліджених екземплярів було зафіксовано повне засихання листків безпосередньо на рослині. Навесні 2025 р. у однієї з трьох рослин, що зазнали підсихання влітку 2024 р., спостерігалось локальне відмирання окремих гілок, ймовірно як наслідок попереднього посухового стресу, загальний віталітет цих рослин при цьому не знизився і візуально залишався задовільним. Слід зазначити, що метеорологічні умови липня та серпня 2024 року в районі дослідження (м. Київ) характеризувалися значними кліматичними аномаліями. Зокрема, фактична середньомісячна температура у липні становила $+24,1^{\circ}\text{C}$, що на $2,8^{\circ}\text{C}$ вище за кліматичну норму ($+21,3^{\circ}\text{C}$), а в серпні — $+23,1^{\circ}\text{C}$ (на $2,7^{\circ}\text{C}$ вище норми $+20,4^{\circ}\text{C}$). Екстремальні термічні навантаження підтверджуються максимальними показниками температури, які сягали $+35,9^{\circ}\text{C}$ у липні та $+35,1^{\circ}\text{C}$ у серпні. За бальною оцінкою посухостійкості (шкала Меженського) *Zanthoxylum americanum* отримав на 0,1 бала вищу оцінку порівняно з *Tetradium daniellii*; проте у *T. daniellii* у той же період завершувалась фаза розвитку плодів, що потребувало значних затрат на їхнє формування.

4.1.2. Визначення водного режиму листя

Дослідження фізіологічної стійкості водного балансу таксонів проводилося у літній період 2024 р. із використанням вагового методу. Аналіз динаміки водного балансу асиміляційного апарату дозволив встановити, що вміст загальної води у тканинах досліджених таксонів суттєво варіював залежно від етапу вегетації. Найбільш стабільні показники протягом сезону спостерігалися у *T. daniellii*, де рівень оводненості підтримувався в межах 54,8–60,9%. Водночас, у представників роду *Phellodendron* зафіксовано значні амплітуди коливань: від 49,6% до 66,4% у тичинкових та від 50% до 61,6% у маточкових особин. Найвищі рівні накопичення вологи у листках виявлено у рослин *Ptelea trifoliata*, де показники сягали 59,3–73,5%. Зокрема, червневий пік оводненості був характерний для маточкових рослин птелеї ($73,5 \pm 0,7\%$), тоді як липневий критичний мінімум припав на тичинкові екземпляри бархату ($49,61 \pm 3,0\%$) (додаток Б).

Порівняння показників втрати вологи листками свідчить про наявність чіткої сезонної закономірності, зокрема, у всіх досліджених таксонів пік дефіциту вологи припав на липень. У серпні інтенсивність втрати вологи дещо знижувалася, досягаючи мінімальних значень на початку літа (червень). Така нерівномірність фізіологічних реакцій, очевидно, обумовлена мінливістю гідротермічних умов у районі дослідження впродовж вегетаційного періоду (рис. 4.4–4.6).

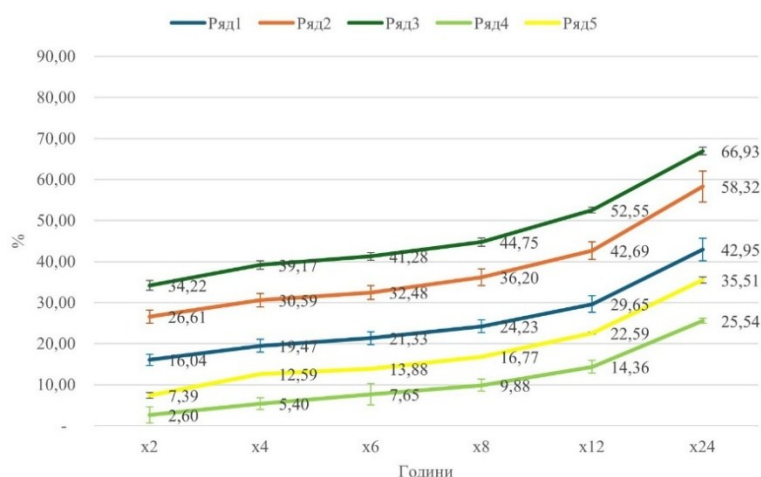


Рис. 4.4. Динаміка втрати маси листками рослин родини Rutaceae під час висушування впродовж доби у червні 2024р (*T. daniellii* (1), *Ph. amurense* ♂ (2), *Ph. amurense* ♀ (3), *Pt. trifoliata* ♂ (4), *Pt. trifoliata* ♀ (5))

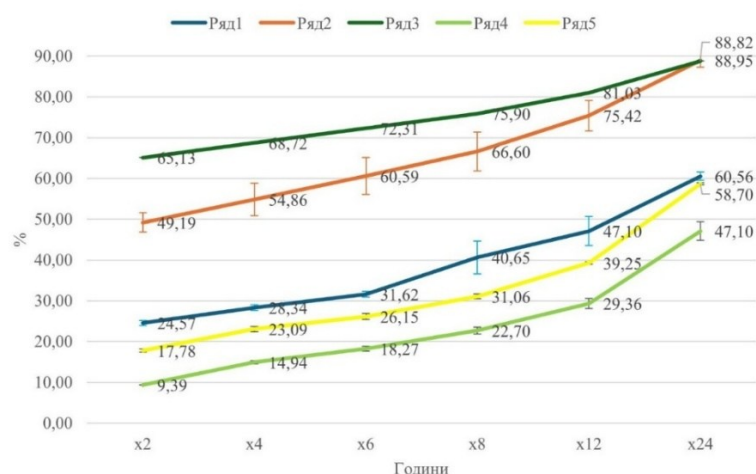


Рис. 4.5. Динаміка втрати маси листками рослин родини Rutaceae під час висушування впродовж доби у липні 2024р. (*T. daniellii* (1), *Ph. amurense* ♂ (2), *Ph. amurense* ♀ (3), *Pt. trifoliata* ♂ (4), *Pt. trifoliata* ♀ (5))

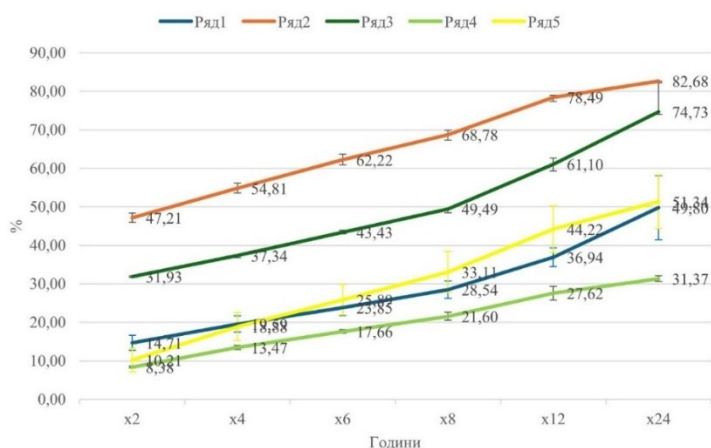


Рис. 4.6. Динаміка втрати маси листками рослин родини Rutaceae під час висушування впродовж доби у серпні 2024 р. (*T. daniellii* (1), *Ph. amurense* ♂ (2), *Ph. amurense* ♀ (3), *Pt. trifoliata* ♂ (4), *Pt. trifoliata* ♀ (5))

Найвищу стійкість до зневоднення у червні та липні продемонстрували тичинкові особини *Ptelea trifoliata*, хоча до кінця літа (серпень) статевий диморфізм за цим параметром ставав менш вираженим. Помірну стійкість до літнього дефіциту вологи виявили рослини *T. daniellii*, у якого зафіксовано лише короткочасне зниження показників у липні. Найнижчі параметри водоутримуючої здатності були характерні для тичинкових особин *Phellodendron*, при цьому маточкові рослини цього виду демонстрували дещо вищу стабільність.

Загалом, найбільш стабільним водним режимом та високою здатністю підтримувати тургор протягом усього циклу спостережень вирізнялися рослини *Ptelea trifoliata*. При цьому, виявлено специфічні стратегії адаптації, а саме: маточкові рослини здатні до відновлення водного статусу після екстремальних липневих температур, тоді як у тичинкових особин спостерігається пролонговане, хоча й незначне, поглиблення водного дефіциту до завершення літа за відсутності ознак відновлення оводненості тканин. Натомість найвищу лабільність водного режиму зафіксовано у маточкових рослин *Phellodendron*, для яких більшості випадків спостерігався максимальний рівень водного дефіциту (до 60,5 %) та найнижча тургоресцентність (до 39,5 %) порівняно з тичинковими

рослинами. Це підтверджує чутливість виду до атмосферної посухи, зафіксовану в інших дослідженнях.

Узагальнені результати моніторингу основних параметрів водного режиму наведено у додатку Б. Показники тургоресцентності протягом експерименту коливалися від 39,5 % до 100,0 %, що свідчить про глибоку міжвидову диференціацію таксонів за їхньою спроможністю підтримувати внутрішній гомеостаз вологи.

Окрему увагу привертають результати червневих спостережень за тичинковими особинами *Ptelea trifoliata*. У першій повторності маса зразків після первинного насичення залишалася незмінною, а в другій зафіксовано лише незначне зниження на 0,05 г. Такі дані дозволяють констатувати фактичну відсутність дефіциту вологи в тканинах цього виду на початку літа. Водночас, жоден із досліджених об'єктів не продемонстрував здатності до відновлення водного балансу після повторного насичення. Це призвело до неможливості коректного встановлення водопоглинаючої спроможності рослин у межах цього досліджу.

Динаміка деструктивних змін асиміляційного апарату під час в'янення виявилася найбільш критичною для *Phellodendron* (♂). Вже на 6-й годині контрольного зважування у липні та серпні на значній частині вибірки реєструвалися бурі та темно-коричневі некротичні ураження мезофілу, площа яких стабільно зростала до завершення експерименту. Аналогічна симптоматика спостерігалася і у маточкових рослин бархату, проте деградація тканин у них розпочиналася дещо пізніше — орієнтовно через 8 годин після початку досліджу. У червневий період подібні морфологічні зміни листкових пластинок фіксувалися лише на фінальній стадії дослідження (рис. 4.7).



*Рис.4.7. Ушкодження листкової пластинки *Phellodendron amurense* ♂ під час втрати води на проміжку часу 6 годин*

Статистичний аналіз. З метою забезпечення об'єктивності отриманих експериментальних даних та підтвердження встановлених фізіологічних закономірностей було проведено статистичний аналіз показників водного статусу (загальної оводненості, дефіциту вологи та тургоресцентності). Аналіз здійснювався за двома основними напрямками:

Міжвидовий аспект: попарне зіставлення об'єктів (*T. daniellii*, *Ph. amurense*, *Ptelea trifoliata*) та їхніх статевих форм у межах літніх місяців спостереження.

Сезонний аспект: оцінка достовірності динамічних змін фізіологічного стану рослин упродовж вегетації (червень–серпень).

Для оцінки статистичної значущості відхилень між варіантами досліджу використано t-критерій для незалежних вибірок із нерівними дисперсіями (тест Вельча Statology, 2020). Цей метод було обрано як найбільш коректний для порівняння біологічних систем із різною варіабельністю ознак. Розрахункові дані наведено у додатках В–Е.

Попри обмежений обсяг вибірки ($n=2$), застосований аналіз дозволив виявити низку статистично значущих відмінностей (при рівні ймовірності $p < 0,05$), які у таблицях марковано жирним шрифтом. Наявність достовірних розбіжностей навіть за мінімальної кількості повторностей вказує на потужний

вплив видового чинника, що домінує над внутрішньовидовою мінливістю. У випадках, де формальна значущість не була досягнута ($p > 0,05$), простежуються чіткі біологічні тенденції, що узгоджуються з екологічними характеристиками видів та результатами натурних спостережень.

Зокрема, встановлено, що сезонний фактор (трансформація умов зволоження від червня до серпня) справляє більш виражений вплив на стан рослин, ніж статевий диморфізм. Це підтверджує тезу про те, що реакція на водний дефіцит є насамперед видоспецифічною ознакою.

Аналіз показав, що серед десяти міжвидових пар впродовж сезону стабільну статистично значущу різницю зафіксовано переважно за показником вмісту загальної води в *T. daniellii* — *Ptelea trifoliata* ♂ та *Phellodendron amurense* ♂ — *Ptelea trifoliata* ♀.

Кількісна оцінка частоти достовірних відмінностей свідчить, що червень є найбільш динамічним періодом у контексті водного обміну. Під впливом посилення гідротермічного стресу у липні та серпні розбіжності за показниками тургоресцентності та дефіциту вологи мали тенденцію до нівелювання, водночас за параметром загальної оводненості кількість значущих порівнянь у серпні зросла.

4.1.3. Анатомічні особливості продихового апарату у зв'язку з посухостійкістю.

Аналіз анатомічної будови листкової пластинки свідчить про наявність чітких видоспецифічних стратегій регуляції водного режиму. Відомо, що морфологічні ознаки продихів, такі як розмір та щільність, є ключовими індикаторами адаптації рослин до умов зволоження. Згідно з літературними даними, зменшення розміру продихів є типовою реакцією на водний дефіцит, що підвищує адаптаційний потенціал рослини (Слюсар, Кузнєцов, 2008).

Phellodendron amurense демонструє стратегію помірного газообміну, маючи відносно низьку щільність та середні розміри продихів. Це забезпечує базовий

рівень економії водозабезпечення, але не свідчить про високу спеціалізацію до посухи (табл. 4.1). *Tetradium daniellii* характеризується найбільшими продихами при низькій щільності. Хоча великий розмір продихів полегшує дифузію CO₂ і сприяє інтенсивному фотосинтезу за сприятливих умов, така структура є ризикованою при дефіциті вологи. Велика продихова щілина створює менший опір для транспірації, що може призводити до надмірних втрат води.

Таблиця 4.1.

**Морфометричні показники продихового апарату листків
досліджуваних видів**

Вид	Кіл-сть продихів, шт на 1 мм ²	Площа продихів (мкм) на 1 мм ²
<i>Phellodendron amurense</i> ♀	84,00 ± 8,57	104,34 ± 7,96
<i>Phellodendron amurense</i> ♂	93,0 ± 11,23	96,71 ± 12,2
<i>Tetradium daniellii</i>	97,0 ± 6,65	124,94 ± 19,35
<i>Tetradium daniellii</i> var. <i>velutinum</i> (Wilson) nom. provis	141,5 ± 16,97	100,17 ± 17,01
<i>Ptelea trifoliata</i> ♂	159,0 ± 11,96	70,69 ± 7,17
<i>Ptelea trifoliata</i> ♀	267,00 ± 20,37	57,44 ± 10,52

Натомість, рослини *T. daniellii* var. *velutinum* (Wilson) nom. provis демонструють ознаки ксерофітизації. Порівняно з типовим видом, у них спостерігається зменшення площі продихів на тлі зростання їхньої кількості. Вища щільність продихів позитивно корелює з миттєвою ефективністю використання води (WUE). Дрібніші продихи забезпечують так звану «механічну перевагу», дозволяючи рослині ефективніше регулювати продихову провідність у відповідь на зміни тургору, що є важливою стратегією виживання в посушливих умовах (Pirasteh-Anosheh et al., 2016).

4.2. Зимо- та морозостійкість

Зимостійкість є комплексним показником, що визначає межі культивування деревних рослин. Для аналізу стійкості досліджуваних видів нами застосовано диференційований підхід, що враховує історію їх інтродукції та результати власних фенологічних спостережень (2022–2025 рр.).

Ptelea trifoliata та *Phellodendron amurense* є видами, що успішно натуралізувалися в умовах Правобережного Лісостепу України. Численні дослідження (Гатальська, Горохольський, 2013; Долгова, Зайцева, 2008) підтверджують їхню високу зимо- та морозостійкість. Аналіз літературних джерел та кліматичних умов природних ареалів дозволяє стверджувати, що ці види характеризуються сформованими механізмами адаптації до низьких температур, які базуються на накопиченні кріопротекторів (цукрів, проліну) та своєчасному завершенні ростових процесів восени.

За період наших спостережень у зимові періоди пошкоджень річних приrostів чи генеративних бруньок у цих видів не зафіксовано. Однак важливим фактором виявилися не зимові мінімуми, а пізні весняні заморозки. Зокрема, 11.04.2024 р. згідно даних ресурсу Meteorpost (2026) фіксувались короткочасні заморозки до - 4,1 °C для м. Київ у період початку активної вегетації, що призвело до наступних наслідків.

У рослин *Phellodendron amurense*: зафіксовано підмерзання молодих листків з частковою їхньою загибеллю. Пошкодження спостерігалися навіть у генеративно дорослих екземплярів. Проте рослини продемонстрували високу регенераційну здатність і швидко відновили вегетативну масу без суттєвого впливу на загальний віталітет та цвітіння.

Некротичні пошкодження листків *T. daniellii* внаслідок заморозків були помірними (меншими, ніж у бархата, але більшими, ніж у птелеї) і супроводжувалися швидким відновленням втраченої листкової поверхні.

У *Ptelea trifoliata*: відмічено незначні некрози кінчиків молодих листків, що перебували на стадії розпускання. Ці пошкодження мали локальний характер і не вплинули на подальший ріст та цвітіння рослин.

Zanthoxylum americanum, природний ареал якого охоплює північні регіони Північної Америки, в умовах інтродукції проявив себе як абсолютно стійкий вид. Упродовж 2022–2025 рр., незважаючи на перепади температур та безсніжні періоди, нами не виявлено жодних ознак підмерзання пагонів чи бруньок. Це свідчить про повну відповідність ритму його сезонного розвитку кліматичним умовам району досліджень.

За результатами порівняльного аналізу температурних режимів у межах природного ареалу *Tetradium daniellii* та в умовах Правобережного Лісостепу України було встановлено, що біологічний поріг мінімальних температур для виду є нижчим за абсолютні мінімуми досліджуваного регіону. Водночас, аналіз літературних джерел не виявив спеціалізованих досліджень зимостійкості *T. daniellii* в умовах інтродукції. Зазначені обставини спонукали нас визначити потенційну морозостійкість виду лабораторним методом та порівняти отримані показники з результатами власних польових спостережень.

Також важливим аспектом зимівлі інтродуцентів є стійкість до механічних навантажень, спричинених намерзанням мокрого снігу (сніголамом), ожеледдю та сильним вітром. Аналіз фізико-механічних властивостей деревини досліджуваних видів виявив суттєві відмінності в їхній потенційній стійкості. Щільність деревини використовується як індикатор механічної стійкості гілок взимку, адже вища щільність підвищує міцність на згин і знижує ризик відламування під вагою налиплого снігу чи ожеледі.

Для рослин *Ptelea trifoliata* характерна висока щільність деревини. За даними класичних дендрологічних зведень (Keeler, 1902), питома вага деревини цього виду становить близько 0,83 г/см³, що класифікує її як тверду та важку. Такі показники свідчать про високу міцність скелетних гілок і їхню здатність витримувати значні вагові навантаження під час снігопадів, попри те, що однорічні пагони мають широку пористу серцевину.

Натомість рослини *Phellodendron amurense* характеризуються значно легшою та менш щільною деревиною. Згідно з базою даних щільності деревини «Global Wood Density Database» (Zanne et al., 2009), щільність цього виду

становить лише $0,39 \text{ г/см}^3$. Це вказує на відносно слабкі механічні властивості деревини порівняно з твердолистяними видами, що підвищує ризик пошкодження крони під час стихійних метеорологічних явищ.

Щодо *Zanthoxylum americanum*, то його деревина відрізняється відносно невисокою щільністю (близько $0,56 \text{ г/см}^3$) (Fern, 2006), що узгоджується з описами виду як куща або невеликого дерева з гнучкими гілками. У фахових каталогах для ландшафтного будівництва (зокрема Van den Berk Nurseries, б.р.) вітростійкість рослин оцінюється як «добра», що пояснюється поєднанням еластичності пагонів та відносно щільної крони, яка ефективно розсіює вітрові навантаження (Virginia Tech Dendrology Factsheet, б.р.).

Згідно з Global Wood Density Database (Zanne et al., 2009), для близькоспорідненого виду *Tetradium fraxinifolium* щільність деревини становить $0,23 \text{ г/см}^3$. За аналогією з цим видом роду *Tetradium*, а також враховуючи швидкорослість *T. daniellii* та його анатомічні особливості (широкі судини, низька щільність волокон), можна припустити подібно низьку щільність деревини й для *T. daniellii*. Тому цей вид можна вважати найбільш потенційно вразливим до механічних пошкоджень серед досліджуваних. Рослини є вразливими до механічних пошкоджень через слабку деревину (Vincent, 2004), що підтверджується інтенсивним ростом та здатністю формувати широку розлогу крону, яка збільшує вітрове навантаження та площу для налипання снігу. Під час обстеження старого генеративного екземпляра нами було виявлено численні ознаки відламування масивних скелетних гілок, що, найімовірніше, стало наслідком зимових навантажень (вітрових поривів чи сніголому) та відносної крихкості деревини, характерної для швидкорослих видів з низькою щільністю. Схожа ситуація проявилась перед початком вегетації в квітні 2024 р. коли за даними Центральної геофізичної обсерваторії імені Бориса Срезневського (2026) у Києві було зафіксовано рекордну швидкість вітру — 18 м/с (65 км/год), що є абсолютним максимумом для цієї дати з 1944 року, що призвело до поздовжньої тріщини на головному стовбурі тетрадіума.

Морозостійкість

Вибір *Tetradium daniellii* як єдиного об'єкта для проведення лабораторного проморожування зумовлений принципом наукової доцільності. *T. daniellii* залишається найменш вивченим видом у цьому аспекті. Наявні літературні дані подають цю інформацію досить варіативно, залежно від географії досліджень та підходів до оцінювання. Так, A. Roloff et al. (2018) відмічають, що середньомісячні температури нижче -15°C можуть спричиняти часткове підмерзання молодих пагонів, проте з віком зимо- та морозостійкість *T. daniellii* підвищується. Європейські дендрологічні джерела дають дещо консервативні оцінки: Королівське садівниче товариство Великої Британії (RHS) класифікує вид за індексом морозостійкості Н6 (від -15 до -20°C), а деякі європейські розсадники відносять його до кліматичної зони USDA 7a (до $-17,7^{\circ}\text{C}$) (Van den Berk). Водночас дані американських дослідників (NC State University; Oregon State University) свідчать про вищу потенційну стійкість: вид відносять до кліматичних зон USDA від 4 до 7, що вказує на здатність дорослих рослин витримувати екстремальні зниження температури до $-29\ldots-34^{\circ}\text{C}$ у стані глибокого спокою.

Tetradium daniellii (лабораторне проморожування).

Потенційну морозостійкість визначали методом лабораторного проморожування (додаток Ж) (Парашук та ін., 2026). Оцінку проводили на основі мікроскопного аналізу за шестибальною шкалою Інституту садівництва НААН (Бублик та ін., 2013) (від 0 до 5 балів) для окремих анатомічних зрізів. При цьому максимальний сумарний бал пошкодження тканин і органів однорічного приросту становить, при цьому оцінюванні, 65 балів, де 0 – відсутність пошкоджень; 5 – тотальне ушкодження тканин (додаток Д).

Після контрольованого проморожування пагонів *Tetradium daniellii* до -20 , -25 і -30°C встановлено наступну закономірність.

Температура -20°C не викликає критичних пошкоджень у жодного вікового стану. При -25°C зразки тканин рослин вікового стану «віргінальний» і «генеративний» виявилися більш вразливими, тоді як «імаатурний» і

«генеративний старий» — стійкішими. Максимальних ушкоджень зазнали бруньки (бал пошкодження коливається від 2,4 до 3,4), а також зовнішні покривні та твірні тканини — кора і камбій (від 1,2 до 3,0 бала залежно від вікового стану та зони зрізу). Найвищу стійкість демонструвала серцевина. Бал її пошкодження на всіх ділянках пагона залишається мінімальним (0,3–1,1 бала). Деревина також зберігала відносну стабільність (переважно 1,1–2,8 бала). Ця температура виявилася діагностичною ознакою потенційної морозостійкості. Температура –30 °С є критичною: усі зразки зазнали незворотних пошкоджень тканин: летальних ушкоджень зазнали бруньки (4,7–5,0 балів — фактично повне відмирання). Кора та камбій отримали незворотні ураження, їхні бали сягають 3,7–4,5 (особливо у «віргінальних» і «генеративних старих» особин). Значних руйнувань зазнала і провідна система — пошкодження деревини різко зросло до 2,4–4,3 бала. Навіть за таких умов серцевина залишається найменш ушкодженою частиною пагона (1,1–2,3 бала), проте рівень її руйнування стає помітним і значно перевищує показники при –25 °С (рис. 4.8).



Рис. 4.8. Вікові відмінності у ступені пошкоджень тканин *T. daniellii* при проморожуванні –25 °С та –30 °С.

Особливу увагу привертає аномально висока стійкість рослин іматурного стану (*Im*), які при $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ показали найкращий результат (16,6 бала), а при $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ виявилися найменш пошкодженими (29,7 бала). Отримані результати доцільно оцінювати критично і не пов'язувати їх виключно з високою генетичною стійкістю рослин на ювенільному етапі онтогенезу. Більш ймовірно, що високі показники цієї групи є наслідком забезпечення оптимальних умов вирощування у розсаднику (контрольований субстрат, вологість, живлення), які суттєво переважали умови зростання рослин старших вікових станів у насадженнях дендрарію.

Цей факт має важливе практичне значення, оскільки свідчить про високу фенотипову пластичність ознаки морозостійкості у *Tetradium daniellii*, та дозволяє припустити, що реалізація генетичного потенціалу стійкості виду значною мірою лімітується умовами вирощування і може бути суттєво скоригована шляхом оптимізації мінерального живлення та агротехніки.

Особливості зимостійкості молодих рослин *Tetradium daniellii* у контейнерній культурі

Для виявлення потенційної стійкості *Tetradium daniellii* до низьких температур на ранніх етапах онтогенезу нами проведено оцінку стану 30 саджанців (4-річного віку), що вирощувалися у контейнерах в умовах напівтіні. Дослідження охоплювало два зимові періоди: 2023–2024 рр. та 2024–2025 рр., які відрізнялися температурним режимом.

Аналіз метеорологічних даних показав, що зима 2023–2024 рр. була більш суворою для молодих рослин: мінімальна середньодобова температура у січні опускалася до $-13,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Наступний зимовий період (2024–2025 рр.) характеризувався м'якшими умовами з температурним мінімумом $-7,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ (лютий 2025 р). Результати візуальної оцінки пошкоджень за шкалою В. М. Меженського представлені в таблиці 4.2. Аналіз отриманих даних дозволив встановити чітку диференціацію стійкості в межах однієї вибірки за наступною градацією:

Група високої стійкості (47 % вибірки): 14 рослин не зазнали жодних візуальних пошкоджень (9 балів) протягом обох зим, витримавши зниження температури до $-13,5^{\circ}\text{C}$ без втрати річного приросту.

Таблиця 4.2.

**Ступінь пошкодження саджанців *T. daniellii* у контейнерній культурі
(станом на весну 2025 р.)**

Ряд	Ступінь пошкодження рослин, бали					
	1	2	3	4	5	6
1	9	9	9	9	3	9
2	9	5	5	9	9	9
3	6	5	5	5	6	9
4	5	5	6	5	5	9
5	6	9	9	5	9	6

Примітка: 9 балів — пошкодження відсутні; 6 балів — слабкі пошкодження верхівок (до 50%), зафіксовані переважно після зими 2024–2025 рр.; 5 балів — повне вимерзання однорічного приросту, зафіксовані після зими 2023–2024 рр.; 3 бали — сильне обмерзання до місця мульчування.

Група, пошкоджена низькими температурами (37 % вибірки): 11 рослин (оцінки 5 та 3 бали) зазнали значних пошкоджень саме у суворішу зиму 2023–2024 рр. При цьому одна рослина обмерзла до місця мульчування (3 бали).

Група з проявом реакції на помірні морози (16 % вибірки): 5 рослин (оцінка 6 балів) отримали слабкі пошкодження верхівок (некроз до 5 см) у більш м'яку зиму 2024–2025 рр. (при $-7,7^{\circ}\text{C}$). Це вказує на те, що навіть помірні морози можуть пошкоджувати невизрілі верхівки пагонів у окремих екземплярів.

Розрахунковий індекс зимостійкості досліджуваної групи склав 7,0 балів. Це дозволяє віднести молоді рослини *T. daniellii* до групи зимостійких, проте із застереженням про вразливість однорічних приростів.

Порівняння з дорослими рослинами. Варто зазначити, що генеративні

молоді та генеративні старі особини *T. daniellii*, які зростали у відкритому ґрунті в тих самих погодних умовах, не зазнали жодних ушкоджень. Це підтверджує тезу про зростання зимостійкості з віком та розвитком кореневої системи. Також зафіксовано цікаві морфологічні особливості зимового стану дорослих рослин, пов'язані зі статтю. На старій генеративній однодомній особині впродовж зими зберігалися залишки ніжок суплідь, які не опали і візуально нагадували нездерев'янілі пагони. У тичинкових особин рахіс (Попова, 2024) суцвіття зазвичай засихає повністю, проте також може залишатися на дереві до весни. Ці ознаки не слід плутати з підмерзанням вегетативних пагонів.

4.3. Вміст антоціанів та флавонолів у вегетативних органах як індикатор стресу.

Флавоноїдні сполуки, передусім флавоноли та антоціани, належать до категорії есенціальних вторинних метаболітів, що відіграють поліфункціональну роль у забезпеченні резистентності рослин до абіотичних викликів. Їхня протекторна функція реалізується через запобігання оксидативній деструкції клітин, модуляцію фотозахисних систем та підтримання стабільності організму за умов гіпертермії, дефіциту вологи чи надмірної інсоляції (Borghi et al., 2019). Зокрема, антоціани, окрім пігментації, виконують роль потужних антиоксидантів, тоді як флавоноли задіяні в регуляції фотосинтетичної активності та збереженні цілісності клітинних мембран. Згідно з сучасними уявленнями, інтенсифікація фенілпропаноїдного метаболізму, що зумовлює синтез зазначених сполук, виступає одним із фундаментальних механізмів аклімації рослин до нестабільності середовища (Zandalinas et al., 2017; Fraser & Chapple, 2011). Рівень накопичення цих метаболітів можна розглядати як діагностичний індикатор толерантності фотосистем до стрес-факторів, оскільки їхня концентрація безпосередньо корелює з інтенсивністю реакції на посуху та температурні коливання. Таким чином, кількісне визначення антоціанів і флавонолів у листових пластинках досліджуваних об'єктів є необхідним етапом оцінки їхньої екологічної пластичності. Такий підхід дозволяє не лише

диференціювати таксони та їхні статеві форми за біохімічним профілем, а й розкрити індивідуальні адаптивні стратегії, що забезпечують життєздатність інтродуцентів у контексті кліматичних трансформацій.

У літній період (липень 2024 р.) відмічено найбільший вміст антоціанів у листках *Ptelea trifoliata* ♂ (137,1 мг/100 г СР), а найменший у *Ptelea trifoliata* ♀ (88,4 мг/100 г СР) (Паращук, Левон, 2025). У маточкових рослин *Phellodendron amurense* виявлено підвищений рівень антоціанів (124,4 мг/100 г СР), що свідчить про статеву диференціацію в реакції виду (рис. 4.8).

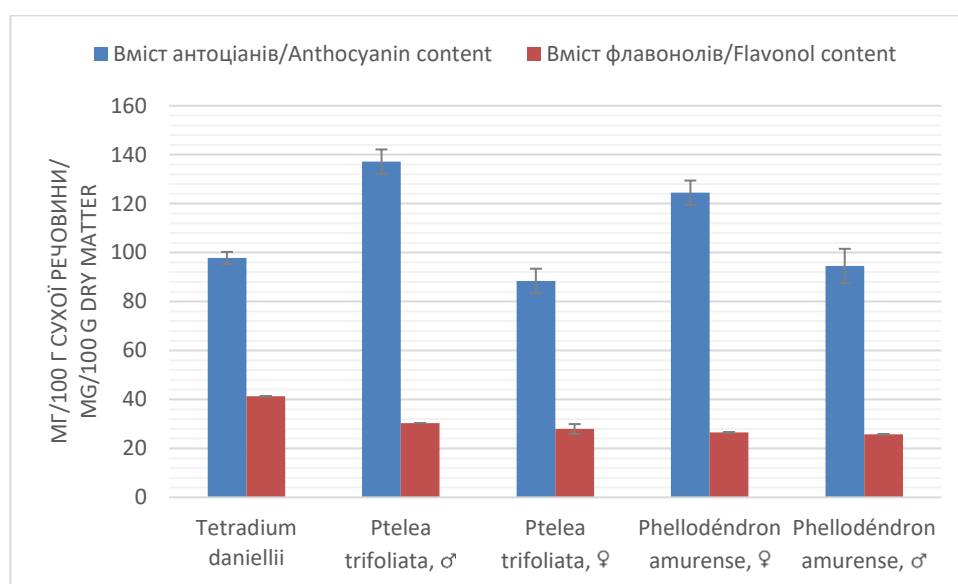


Рис. 4.9. Вміст антоціанів та флавонолів у листках представників родини Rutaceae у період літньої посухи (07.2024)

У літній період найвищий вміст флавонолів зафіксовано у *T. daniellii* (41,3 мг/100 г СР), що, ймовірно, пов'язано не лише з реакцією на тепловий стрес, а й із підвищеною метаболічною активністю під час фази цвітіння та потенційною фотозахисною функцією флавонолів. Найнижчі значення встановлено у тичинкових особин *Phellodendron amurense* — (25,7 мг/100 г СР) (рис. 4.8).

У зимовий період (лютий 2025 р.) найвищий рівень антоціанів мали маточкові екземпляри *Ptelea trifoliata* (97,0 мг/100 г СР), тоді як у *Phellodendron amurense* ♂ їхній вміст був значно меншим (24,9 мг/100 г СР), навіть в порівнянні

з результатами у рослин жіночої статі (рис. 4.10).

Вміст флавонолів у зимовий період був найвищим у ♀ рослин *Phellodendron amurense* (30,5 мг/100 г СР), тоді як найнижчі значення зафіксовано у ♂ рослин *Ptelea trifoliata* — 18,0 мг/100 г СР.

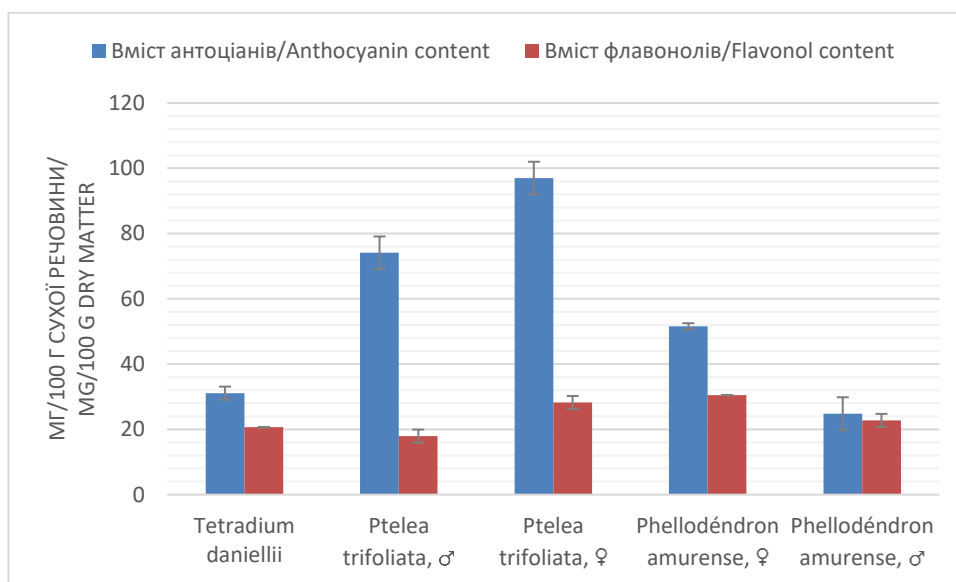


Рис. 4.10. Вміст антоціанів та флавонолів у пагонах представників родини Rutaceae у зимовий період (02.2025)

Порівняльний аналіз вмісту антоціанів і флавонолів у літньому та зимовому періодах показав, що у *Ptelea trifoliata* різниця була більш вираженою у ♂ рослин влітку, тоді як узимку вищі концентрації цих сполук спостерігалися у ♀ рослин. Загалом маточкові екземпляри демонстрували стабільніші показники антоціанів і флавонолів впродовж дослідження. *Phellodendron amurense* проявляє чіткий статевий диморфізм: рівень антоціанів у ♀ рослин істотно перевищує показники ♂ особин як у літній, так і в зимовий періоди. Вміст флавонолів також був вищим у ♀ рослин, хоча влітку ця різниця була незначною. Це узгоджується з літературними даними щодо статевих відмінностей у стресостійкості (He et al., 2022). *T. daniellii* у літній період характеризувався найвищим рівнем флавонолів, які виконують захисну функцію проти ультрафіолетового випромінювання. Водночас узимку спостерігалось суттєве зниження вмісту антоціанів.

Згідно з науковими дослідженнями Levon et al. (2020), для рослин із

відносно нижчим рівнем зимостійкості характерним є інтенсивніше накопичення антоціанових сполук, що розглядається як адаптивно-компенсаторна відповідь на гіпотермічний вплив. Підвищена концентрація цих пігментів у вразливих видів може виконувати роль системи фотопротекції та антиоксидантного бар'єра за умов холодового стресу, нівелюючи інтенсивність оксидативних процесів та запобігаючи деструкції клітинних мембран. Таким чином, встановлені у м. Києві літні та зимові термічні екстремуми демонструють високу конвергенцію з граничними екологічними показниками природних місць зростання досліджуваних таксонів. Тому підвищений вміст антоціанів у *Ptelea trifoliata* ♂ влітку (137,1 мг/100 г СР) і у *Ptelea trifoliata* ♀ узимку (97,0 мг/100 г СР), а також статеві контрасти їхньої концентрації у *Phellodendron amurense* (♀: 124,4 мг/100 г СР влітку; ♂: 24,9 мг/100 г СР узимку) слід розглядати не як ознаку підвищеної стійкості, а як прояв інтенсивності температурного стресу при наближенні до термічних меж ареалу.

4.4. Стійкість до шкідників і хвороб

Стійкість деревних і чагарникових видів до шкідників та хвороб є одним із ключових чинників їхнього екологічного успіху та практичного використання. В умовах поширення інвазивних комах і патогенів, а також зростання антропогенних навантажень, питання природних механізмів стійкості рослин набуває особливої актуальності. Представники родини Rutaceae характеризуються багатим комплексом вторинних метаболітів, що можуть відігравати важливу роль у формуванні стійкості. Проте для таких видів, як *Tetradium daniellii*, *Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata* та *Zanthoxylum americanum*, інформація про їхню вразливість до шкідників та хвороб є обмеженою. Тому аналіз літературних відомостей у поєднанні з власними результатами досліджень дозволяє уточнити їхню екологічну позицію та оцінити потенціал використання. Види демонструють високий рівень конститутивної стійкості. Їхня стратегія захисту базується на хімічному бар'єрі. Це підтверджується тим, що більшість хвороб є або опортуністичними (уражають

ослаблені рослини), або вузькоспеціалізованими.

Згідно з Глобальною базою даних ЄОКЗР (EPPO, 2026), *Tetradium daniellii* вражається такими шкідниками та патогенами: *Aphis citricidus*, *Halyomorpha halys*, *Lopholeucaspis japonica*, *Lycorma delicatula*. *Phellodendron amurense*: *Anisandrus maiche*, *Coleosporium phellodendri*, *Euwallacea fornicatus* sensu stricto, *Lycorma delicatula*. *Ptelea trifoliata*: *Comstockaspis perniciosus*, *Nepovirus avii*, *Phymatotrichopsis omnivora*.

У ризосфері *Phellodendron amurense* були виділені штами *Trichoderma asperellum*, які демонструють високий антагонізм проти широкого спектра фітопатогенів та здатні індукувати системну стійкість у рослин-господарів через активацію сигнальних шляхів (саліцилова кислота, жасмонова кислота, ауксин). Це свідчить про спроможність рослин *Phellodendron* формувати асоціації з корисними мікроорганізмами, що підвищують його стійкість до хвороб (Yu et al., 2022). Рослини *Phellodendron amurense* уражаються небезпечним патогеном (*Nectria haematococca*), однак тканини містять ендofітні бактерії (*Bacillus methylotrophicus*), які здатні значно підвищувати стійкість дерева до хвороби. Що доводить важливу роль мікробіоти у формуванні природної резистентності виду (Li et al., 2019).

В екологічному аспекті *Ptelea trifoliata* є ексклюзивною рослиною-господарем для *Agonopterix pteleae* та *Agonopterix costimacula*, які є вузькоспеціалізованими монофагами і розвиваються виключно на листках. Водночас, для личинок гігантського махаона (*Papilio cressphontes*) рослини виступають одним із видів-господарів у межах родини Rutaceae, оскільки цей вид є олігофагом. Аналогічно, *Zanthoxylum americanum* також слугує кормовою базою для личинок *P. cressphontes*, і разом із *Ptelea* вони функціонують як альтернативні види-господарі, забезпечуючи існування спеціалізованих Lepidoptera на Північноамериканському континенті, зокрема в північних регіонах ареалів, де ці види виступають єдиними доступними представниками родини Rutaceae (Harrison & Berenbaum, 2005; Scriber & Dowell, 1991; Stewart et

al., 2022).

Варто окремо виділити специфічну вразливість *Zanthoxylum americanum* до грибкових захворювань у його природному ареалі. Іржа *Zanthoxylum americanum* спричиняється грибом *Puccinia andropogonis* var. *xanthoxyli* (Pk.) Arth. Це гетероеційний облігатний паразит із порядку Uredinales, що потребує двох господарів для завершення циклу розвитку: еції формуються на *Zanthoxylum* spp., тоді як уредінії та телії — на травах роду *Andropogon*. Хвороба проявляється у вигляді іржастих пустул на нижньому боці листків, що знижує фотосинтетичну активність і життєздатність рослин. Поширена у преріях та лісових біотопах східної частини Північної Америки (Iowa State University Herbarium, 2018). Аналогічна ситуація спостерігається у рослин *Phellodendron amurense*, які є проміжними господарями для іржі хвої сосни, що викликається грибом *Coleosporium phellodendri* Kom. Цей облігатний паразит також має складний життєвий цикл: еції формуються на хвої двохвойних сосен, тоді як уредії та телії — на листках *Phellodendron amurense*, викликаючи їх пожовтіння та опадання. Ураження бархата проявляється у вигляді численних помаранчево-жовтих пустул на нижній стороні листка, що при масовому розвитку може спричинити передчасну дефоліацію. Цей факт є важливим для ландшафтного проектування, оскільки спільна посадка *Phellodendron* та *Pinus* створює умови для циркуляції патогену. При спостереженні за рослинами *Tetradium* та *Zanthoxylum* знайдено сліди лише незначних пошкоджень листків листогризучими шкідниками. На *Phellodendron* та *Ptelea* були зафіксовані значні пошкодження листків локально: у середині куща чи на нижніх, притінених положом інших рослин та максимально близьких до землі листках, але виявити шкідника не вдалося. Під час візуального обстеження насаджень на дорослих екземплярах *Phellodendron amurense* було зафіксовано наявність німф напівтвердокрилих комах, ідентифікованих як *Nalyomorpha halys*. На суцвіттях *Ptelea* відловлювали імаго *Curculionidae* sp. У рослин *Tetradium* та *Ptelea* на початку червня 2024 р. зафіксована наявність колоній попелиць (*Aphididae* sp.) на молодих приростах. Під час цвітіння *Tetradium* на суцвіттях було виявлено імаго оленки волохатої (*Tropinota hirta*).

Також на гілках було зафіксовано поодинокі випадки ураження напівпаразитом — омелою білою (*Viscum album* L.)

Особливу загрозу становили іспанські слимаки *Arion vulgaris*, які значно пошкоджували сіянці та молоді саджанці *Tetradium* аж до повного знищення. Критична вразливість сіянців *Tetradium daniellii* до *Arion vulgaris* може свідчити про те, що на ранніх етапах онтогенезу хімічний захист рослини є недостатнім проти молюсків-поліфагів. Це вимагає обов'язкового застосування захисних заходів у розсадниках в зонах поширення цього інвазивного шкідника.

Наприкінці літа 2024 року на одній рослині *Tetradium* виявили плямистість листків, що дещо вплинуло на декоративність. За весь період спостережень це був єдиний випадок, зафіксований лише наприкінці вегетації, що може вказувати на зв'язок ураження з природним старінням листкових пластинок (сенесценцією) та сезонним зниженням імунного статусу, а не на сприйнятливість виду. За проведеною фітопатологічною експертизою було виявлено збудників хвороб на різних органах рослин: на листках – *Alternaria* sp., *Cladosporium* sp., *Epicoccum* sp., *Gliocladium* sp., *Phomopsis* sp.; на кореневій системі – *Rhizoctonia* sp., *Penicillium* sp.; на гілках – *Alternaria* sp., *Cladosporium* sp., *Fusarium* sp., *Rhizopus* sp., *Sordaria* sp. Також є відомості про враження рослин опеньком осіннім *Armillaria mellea* (раніше відома як *Armillariella mellea*) у 1985 р. в Нікітському ботанічному саду, де частина рослин в колекції загинула. Зазначається, що передумовами значного поширення опенька стало періодичне підтоплення ділянки (Isikov, 1986).

На листках *Phellodendron amurense* протягом декількох років моніторингу регулярно фіксували ознаки плямистостей, а влітку 2025 р. були виявлені сліди ушкодження кліщем *Tetranychus* sp. Проведена фітопатологічна експертиза різних органів *Phellodendron* встановила таких збудників: на листках – *Alternaria* sp., *Rhizopus* sp., *Botrytis* sp., *Phomopsis* sp., *Cladosporium* sp.; на кореневій системі – *Fusarium* sp., *Verticillium* sp., *Phomopsis* sp. Регулярність прояву симптомів у рослин *Phellodendron amurense*, на відміну від *T. daniellii*, гіпотетично свідчить

про його толерантність до збудників плямистостей: хоча рослина є сприйнятливою до ураження листкового апарату збудниками плямистостей, їхній розвиток не викликає критичного зниження життєздатності дерева.

Видовий склад виявлених мікроміцетів (*Alternaria*, *Cladosporium*, *Epicoccum*, *Rhizopus*) свідчить про переважно вторинний характер інфікування. Більшість із цих грибів є умовно-патогенними організмами, які заселяють тканини, попередньо ослаблені абіотичними факторами (посуха, заморозки) або механічними пошкодженнями. Це підтверджує тезу про високу конститутивну стійкість досліджуваних видів до первинних інфекцій завдяки наявності потужного фітохімічного бар'єра.

4.5. Комплексна оцінка декоративності та перспективи використання в озелененні

Декоративність деревних рослин є інтегральним показником, що визначає доцільність їх широкого впровадження в садово-паркове будівництво. Представники родини Rutaceae завдяки своїй екзотичній зовнішності, ефектному листю та специфічним плодам можуть суттєво збагатити асортимент декоративних культур Правобережного Лісостепу України. Нами проведено оцінку декоративних якостей *Tetradium daniellii*, *Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata* та *Zanthoxylum americanum* за методикою Власенко (2016) (додаток П). Аналіз отриманих результатів дозволяє стверджувати, що досліджувані види суттєво різняться за своїм декоративним потенціалом.

Найвищий бал (64) отримали рослини *Tetradium daniellii*, і віднесені до II групи (декоративні рослини). Ключовою перевагою виду є висока декоративність генеративних органів. Пізнє цвітіння (липень-серпень), коли більшість деревних видів вже відцвіли, робить його цінним акцентом у літніх паркових композиціях. Великі білі щиткоподібні суцвіття не лише приваблюють запилювачів, але й контрастно виглядають на фоні темного листя. Розлога крона та здорове листя, що довго не втрачає декоративності, дозволяють використовувати тетрадіум як

солітер на газонах. Широка пластичність виду має перспективи для озеленення урбанізованого середовища.

Рослини *Phellodendron amurense* отримав 55 балів, що відповідає верхній межі III групи (задовільна декоративність) з тенденцією до переходу в II групу. Вид вирізняється унікальною фактурою кори, яка має пробкову структуру і є привабливою в зимовий період. Складне непарноперисте листя отримало високу оцінку завдяки своїй ажурності та яскравому осінньому забарвленню. Однак, менш виразні квітки (зеленуваті, дрібні) та швидке опадіння плодів знизили загальну оцінку генеративних органів. Бархат амурський рекомендований для алейних посадок та створення груп, де важлива текстура стовбура.

Рослини *Ptelea trifoliata* (48 балів, III група) характеризуються задовільною декоративністю. Її головною оздобою є плоди-крилатки, які отримали максимальну оцінку в категорії генеративних органів. Плоди зберігаються на гілках упродовж усієї зими, створюючи цікавий візуальний ефект у безлистому стані. Невеликі розміри та специфічна форма крони роблять птелею придатною для створення підліску, узлісь та фонових посадок. Проте важливим фактом є інвазійний статус виду, що різко обмежує використання в господарстві.

Zanthoxylum americanum отримав найменшу кількість балів (30) і віднесений до IV групи (малодекоративні). Це пов'язано з формою росту (колючий чагарник, що утворює хащі) та дрібними квітками. Втім, його специфічна "захисна" декоративність (наявність шипів) та ажурне листя дозволяють використовувати вид для створення непрохідних живоплотів у еко-стилі.

4.6. Ступені натуралізації та оцінка потенційної інвазійної спроможності деревних інтродуцентів родини Rutaceae

1. Теоретичні передумови та етапи натуралізації Оцінка інвазійної спроможності деревних інтродуцентів є складним багатоетапним процесом, оскільки інвазійна активність проявляється переважно на пізніх етапах натуралізації чужорідних рослин. Відповідно до концепції подолання бар'єрів

(Richardson et al., 2000), шлях від первинної інтродукції до інвазії складається з низки послідовних стадій: акліматизації, дичавіння (втечі з культури), натуралізації та безпосередньо інвазії.

Для об'єктивної оцінки статусу видів родини Rutaceae в умовах Правобережного Лісостепу України критично важливим є розмежування понять «інтродукційний успіх» та «інвазійний успіх». Наявність насінневого чи вегетативного відновлення виключно в межах місць первинного культивування (ботанічних садів, дендропарків) не є достатньою підставою для зарахування виду до адвентивної фракції флори. Такі рослини доцільно класифікувати як «акліматизовані ергазіофіти» — види, що спонтанно розмножуються, але ще не вийшли за межі культури (Шиндер та ін., 2024; Shynder et al., 2025). Справжня натуралізація і входження до складу адвентивних та інвазійних рослин починаються з етапу подолання репродуктивного та дисперсійного бар'єрів, коли вид переходить у нестабільну (ефемерофіт, колонофіт) або стабільну (епокофіт, агріофіт) стадію (Protopopova & Shevera, 2019).

2. Оцінка ступеня акліматизації як базового етапу натуралізації.

Оцінка успішності інтродукції базується на детальному аналізі екологічної стійкості. Використання описових критеріїв за методикою В. М. Меженського (2007) щодо зимостійкості, посухостійкості та резистентності до патогенів (див. розділ. 4.1–4.3) дозволяє характеризувати подолання рослинами кліматичного бар'єра. Збереження ритміки росту (див. розділ 3.1-3.2), рівень декоративності від низького до високого (див. розділ 4.4) та здатність до повноцінного генеративного розмноження (див. розділ 3.3) (або активного вегетативного розростання) в умовах Правобережного лісостепу свідчать про те, що досліджувані види є цілком акліматизованими.

Для деревних інтродуцентів терміном для базового індикатора успішної натуралізації часто вважають період до 25 років або тривалість одного життєвого циклу генерації (Tutin et al., 1964). Враховуючи, що досліджувані насадження видів родини Rutaceae успішно культивуються понад 65 років у ботсаду і стабільно формують різновіковий самосів або клональні популяції, це

беззаперечно підтверджує їхній перехід у статус натуралізованих видів, що подолали екологічний та репродуктивний бар'єри

3. Ступені натуралізації досліджуваних видів родини Rutaceae.

Ступінь натуралізації та інвазійний статус видів родини Rutaceae визначали за концепцією подолання екологічних бар'єрів (Richardson et al., 2000), використовуючи загальноприйняту в Україні термінологію щодо адвентивної флори (Protopopova & Shevera, 2019; Шиндер та ін., 2024; Конякін та ін., 2024).

Відповідно до визначення V. V. Protopopova та M. V. Shevera (2019), інвазійний вид розглядається як такий, що походить з інших флористичних областей, занесений на територію України спонтанно або з метою культивування, повністю натуралізувався, самовідновлюється, активно та масово поширюється не лише в антропогенних, а й у напівприродних і природних біотопах, вступаючи у взаємодію з місцевими видами та становлячи загрозу біорізноманіттю. Слід зазначити, що лише повністю натуралізований рослинний вид, може визнаватися інвазійним, тобто чужорідний інвазійний вид має бути агріофітом (заселяти природні екосистеми, як то ліси, луки, степи тощо) або епекофітом (Конякін та ін., 2024).

Акліматизовані ергазіофіти (інтродуценти): чужорідні рослини, що успішно культивуються, подолали кліматичний та репродуктивний бар'єри і здатні до спонтанного розмноження (насіннєвого чи вегетативного) виключно в межах первинних місць культивування (колекційно-експозиційних ділянок ботанічних садів, парків, розсадників) і не поширюються за їхні межі (Шиндер та ін., 2024).

Ергазіофітофіти: види, що подолали бар'єр поширення (дисперсійний). Це так звані «втікачі з культури», які розпочали спонтанне неконтрольоване поширення та самовідновлення за межами інтродукційних центрів, переважно в антропогенно змінених або напівприродних екосистемах (Protopopova & Shevera, 2019).

За ступенями натуралізації ергазіофітофіти і взагалі адвентивні рослини поділяються на кілька ступеней.

Ефемерофіти і колонофіти: види, що знаходяться на початкових стадіях

натуралізації і зафіксовані у спонтанних місцезростаннях за межами культури, але здатності до активного або масового розповсюдження не проявляють.

Епекофіти та агріофіти: види, що подолали всі екологічні бар'єри, повністю натуралізувалися та успішно впроваджуються в непорушені або слабопорушені природні екосистеми (ліси, заплави тощо), де утворюють стійкі популяції та витісняють аборигенну флору (Richardson et al., 2000; Конякін та ін., 2024).

Найбільш фітоценотично активні види останніх двох груп стають інвазійними або високоінвазійними рослинами (Protopopova & Shevera, 2019).

Види родини Rutaceae демонструють різний ступінь поширення в культурі та неоднакову здатність до натуралізації, що дозволяє виділити серед них кілька груп.

Акліматизовані ергазіофіти.

Zanthoxylum americanum, який досяг повної акліматизації утворює клональні угруповання переважно за рахунок вегетативного розростання (рамет). До цієї ж групи наразі належить *Tetradium daniellii*, який формує життєздатний самосів, що вже досяг генеративної стадії в межах місць культивування. Проте, оцінюючи інвазійний потенціал виду, варто зважати на міжнародний досвід. Зокрема, у США *Tetradium daniellii* демонструє ознаки інвазійності. За даними Maryland Department of Agriculture (2017), вид вийшов за межі культивації та натуралізувався у низці штатів (Pennsylvania, Maryland, Ohio, Virginia, New York, Missouri). Він утворює щільний підлісок із самосівів, швидко росте, досягає генеративної стадії вже через 3–6 років і продукує тисячі життєздатних насінин, які активно поширюються птахами.

Оцінка ризику (Weed Risk Assessment) визначила його статус як «High Risk—високий ризик», із прогнозованою ймовірністю 69,6 % стати «minor invader—незначним інвазійним видом» та 18,9 % — «major invader—значним інвазійним видом». Основні загрози полягають у зміні структури лісових угруповань, зниженні видового різноманіття та потенційному витісненні аборигенних видів.

Ергазіофіофіти інвазійно-активні

Незважаючи на відсутність локального виходу за межі колекції в межах об'єкту дослідження, наявність стабільного самосіву та літературні дані про дичавіння *Phellodendron amurense* в різних регіонах України дозволяють віднести його до категорії ергазіофіофітів. Оскільки вид інтенсивно використовувався для лісовідтворення (див. розділ 1.4), наразі він формує розсіяний підріст у свіжих судібровах, зокрема на Київщині (Вакаренко, Прядко, 2011; Шиндер, Дойко, 2020; Куземко, 2021) і на Черкащині, як біля материнських особин (Шевчик, Продченко, 2001; Спрягайло, 2012, 2013; Спрягайло, Спрягайло, 2015), так і за кілька кілометрів від насінників (Шевчик, Продченко, 2001). Насіннєве відновлення в регіоні північно степових свіжих та вологих заплавних дібровах не відбувається можливо через густий трав'яний покрив (Божко та ін., 2025). За усними повідомленнями фахівців, вид успішно утворює насіннєве поновлення також в умовах Закарпаття (Карпатський біосферний заповідник). Проте деякі автори зазначають про інвазивний статус бархата, зокрема (Вишенська та Лисенко, 2025) для урбанізованого середовища, в межах великих паркових масивів м. Київ.

У США *Phellodendron amurense* офіційно розглядається як інвазійний деревний вид, особливо в східних штатах (Нью-Йорк, Пенсильванія, Огайо) де агресивно вторгається в приміські та міські ліси (Swearingen, 2016; Weikert, 2024; Weed Alert, 2009). Документується інвазійна поведінка виду в гігромезофітних (свіжувато-вологих) заплавних лісах, вологих заплавних лісах, вологих преріях, вологих піщаних преріях, на мергелевих узбережжях, у кислих верхових болотах, болотах із нейтральною реакцією середовища, низинних болотах, заліснених низинних болотах, на мулистопіщаних обмілинах, у трав'яних болотах, на осокових луках, у заболочених міждюнных зниженнях, на кислих, вапнякових та нейтральних джереловинах (мочарах), у лісових та чагарникових болотах, озерах, ставках, а також у всіх типах прибережно-водних (рипаріальних) угруповань — від водотоків із низьким градієнтом до великих річок (Marcum, 2023).

Агріофіти

Це види, що повністю натуралізувалися та становлять загрозу для біорізноманіття. До цієї категорії із дослідженої групи рослин належить *Ptelea trifoliata*, яка демонструє інвазійну активність. Зокрема, вид активно поширюється в умовах інтродукційних центрів лівобережної лісостепової зони (Кабар та ін., 2024), віднесений до потенційно інвазійних видів, що загрожують біорізноманіттю Середнього Подніпров'я (Спрягайло та Спрягайло, 2015), включений до Переліку інвазійних видів Черкаської області (Про затвердження..., 2021). Вид успішно інтегрується в екосистеми, поширюючись як вегетативно, так і масовим насіннєвим самосівом у парках та вздовж полезахисних лісосмуг.

Варто зазначити екологічну пластичність птелеї. У країнах Європи (наприклад, у лісах Вишковського надлісництва, Польща) вид активно мігрує вздовж лісових просік завдяки анемохорії (Ciosek et al., 2015). Водночас у межах природного ареалу (Онтаріо, Канада) вид має статус «під особливим наглядом» через пошкодження аборигенними фітофагами та активну забудову прибережних територій (Government of Ontario, 2024).

4. Визначення поточного ступеня натуралізації видів родини Rutaceae дозволяє констатувати факт їхнього закріплення в екосистемах, проте не дає повної картини щодо динаміки їхнього подальшого розповсюдження. Для об'єктивного прогнозування ризиків експансії та виявлення «слабких місць» у стратегіях досліджуваних інтродуцентів нами було проведено диференційовану оцінку їхнього інвазійного потенціалу. Методологічною основою цього етапу стала система 11 діагностичних ознак (Абдулоєва, Карпенко, 2012), яка дозволяє комплексно проаналізувати біологічні особливості та екологічну пластичність видів як ключові передумови їхньої майбутньої інвазійності:

4.1 Первинний ареал (географічне походження). Найвищий ризик інвазії в Україні несе вид північноамериканського походження — *Ptelea trifoliata*. До групи потенційного ризику належать ергазіофіти (інтродуценти) східноазійського походження — *Phellodendron amurense* й *Tetradium daniellii* та ергазіофіт північноамериканського походження — *Zanthoxylum americanum*.

4.2. Життєва форма та її пластичність. Усі досліджені види є фанерофітами з високою пластичністю габітусу та здатністю формувати адвентивні пагони при стресовому впливі. *Zanthoxylum* та *Ptelea* активно утворюють поросль після регулярного скошування. У *Tetradium* та *Phellodendron* вегетативне відновлення має здебільшого індукований характер. Зокрема, у *Tetradium* зафіксовано утворення молодого адвентивного пагона з основи стовбура (кореневої шийки) старої генеративної рослини (2025 р.) як компенсаторну реакцію на весняне зменшення крони (обрізки) у попередньому році.

4.3. Феноритмотипи (відповідність ритміки клімату). *Ptelea*, *Phellodendron* та *Zanthoxylum* повністю завершують вегетацію, а їхні однорічні пагони встигають здерев'яніти до початку зими. Натомість у *Tetradium* в окремі роки спостерігається друга хвиля росту, пагони якої не завжди встигають визріти до настання осінніх морозів, що дещо знижує його зимостійкість порівняно з іншими об'єктами, проте цей ефект нівелюється у рослин середньовікового генеративного та старших вікових станів рослин.

4.4. Ростові процеси та швидкість розвитку. Ростова активність видів суттєво варіює. Рамети *Zanthoxylum* демонструють помірний ріст (див. розділ 3.2). Високу інвазійну небезпеку становить *Tetradium*, сіянці якого демонструють гетерохронність та поведінку типових r-стратегів (див. розділ 3.4): їхній річний приріст коливається в широких межах (від 10 до 83 см), а вступ у генеративну фазу відбувається швидко — в умовах відкритого ґрунту — на 7-й рік, у контейнерній культурі — на 4–5-й рік.

4.5. Екологічна адаптивність (толерантність до стресів). Усі види мають високу морозостійкість в умовах Правобережного Лісостепу. Лімітуючим фактором виступає вологозабезпечення. За рівнем посухостійкості досліджені види утворюють такий ряд (від найвищої до найнижчої): *Ptelea trifoliata* > *Tetradium daniellii* > *Phellodendron amurense* > *Zanthoxylum americanum*.

4.6. Здатність до вегетативного розмноження Найвищу здатність до клонального розростання демонструє *Zanthoxylum*: на дослідній ділянці

зафіксовано 7 дорослих кущів та численні різновікові рамети (найвища сягає 1,5 м). Їхня життєздатність підтримується навіть за умов регулярного скошування (1–2 рази на рік). *Ptelea* також успішно утримує територію вегетативно в комплексі з насіннєвим відновленням.

4.7. Насіннєва продуктивність. *Phellodendron* відзначається щорічним стабільним плодоношенням. Насіннєве розмноження *Zanthoxylum* у межах досліджуваного насадження унеможливлене, оскільки мікропопуляція представлена виключно маточковими екземплярами; вид реалізує свій потенціал локально лише через вегетативну експансію.

4.8. Спосіб поширення діаспор (дисемінація). За способом поширення плодів та насіння види чітко розділяються. *Phellodendron*, *Tetradium* та *Zanthoxylum* є облігатними орнітохорами — їхні плоди активно поїдаються та розносяться птахами, що забезпечує занесення насіння у віддалені ценози. *Ptelea* використовує анемохорію.

4.9. Здатність утворювати ґрунтовий банк насіння. Наявність у насіння *Phellodendron* твердої оболонки та потреба у тривалій (3-місячній) холодній стратифікації свідчать про глибокий фізіологічний спокій, що є біологічною передумовою для формування ґрунтового банку насіння. Аналогічні механізми гальмування проростання притаманні й *Ptelea*. Для *Tetradium* достовірні дані про тривалість зберігання насіння в ґрунті наразі відсутні.

4.10. Факти самосіву та дичавіння. Доказом подолання репродуктивного бар'єра є зафіксовані факти появи життєздатного самосіву. У *Phellodendron* на ділянці материнської популяції виявлено 3 різновікові сіянці жіночої статі. У *Tetradium* зафіксовано 4 сіянці на відстані 5 м від материнської особини, один з яких вже перейшов у генеративну фазу. *Ptelea* демонструє найвищий рівень дичавіння з масовим насіннєвим відновленням.

4.11. Здатність перетворювати середовище (ценотична агресивність). Як детально доведено за результатами алелопатичного скринінгу (див. розд. 5), більшість досліджуваних видів є потужними хімічними трансформаторами середовища, що забезпечує їм значну перевагу в конкуренції з аборигенною

флорою. *Ptelea trifoliata* та *Phellodendron amurense* здійснюють агресивну експансію шляхом ґрунтової алелопатії (вимивання фітотоксинів з опаду пригнічує ріст конкурентів на 81–94%). *Zanthoxylum americanum* ефективно утримує захоплені вегетативним шляхом території завдяки подвійному (ґрунтовому та атмосферному) токсичному впливу. Водночас *Tetradium daniellii*, незважаючи на виразну алелопатичну активність у зоні ризосфери, не виявляє здатності до агресивної експансії: його хімічний вплив має чітко локалізований просторовий характер і зводиться виключно до стримування розвитку конкурентної рослинності безпосередньо під власною короною

ВИСНОВКИ

На основі проведених досліджень отримані нами результати свідчать про суттєві міжвидові та сезонні відмінності у водному режимі деревних рослин родини Rutaceae, що відображається у коливаннях загального вмісту води, водного дефіциту та тургоресцентності (Паращук, Кругляк, 2025). Це підтверджує значний вплив екологічних умов і біологічних особливостей на фізіологічні реакції видів. Рослини *T. daniellii* проявили середній рівень стійкості до дефіциту вологи, демонструючи стабільні показники у червні та серпні, з короткочасним погіршенням у липні. Результати оцінки за польовим і лабораторним методами корелюють. Рослини цього виду можна охарактеризувати як помірно посухостійкі і рекомендувати для використання на території Правобережного Лісостепу. Найвищу лабораторну посухостійкість продемонстрували рослини *Ptelea trifoliata*, особливо тичинкові, які зберігали стабільний водний баланс впродовж усього літнього періоду. За використання польових методик ми не фіксували відмінностей між статтями, а незначні локальні зміни у тичинкових рослин у вересні не є показовими. Рослини *Phellodendron amurense* виявили найвищу варіабельність водного режиму серед досліджуваних таксонів. Найбільші втрати вологи зафіксовано у тичинкових рослин у липні та серпні, що свідчить про знижену стресостійкість (stress tolerance) до посушливих умов. Для забезпечення нормального росту рослин цього виду доцільним є наявність достатньої вологості ґрунту. Рослини *Zanthoxylum americanum* були

оцінені лише за результатами польових спостережень, які вказують на більш виражені симптоми водного стресу (засихання листків, локальне відмирання гілок) у порівнянні з тетрадіумом. Вперше в межах родини Rutaceae виявлено статевий диморфізм у фізіологічних реакціях на водний стрес, за яким тичинкові рослини *Ptelea trifoliata* були більш стійкими до посухи, а у *Phellodendron* — рослини жіночої статі. Статистичний аналіз підтвердив наявність статистично значущих міжвидових відмінностей у показниках водного режиму, а також суттєвих сезонних змін між червнем і серпнем. Встановлено, що видові та сезонні фактори мають сильніший вплив на водний режим, ніж статеві відмінності. Лабораторні дослідження водного режиму виявили статеві відмінності у реакції на абіотичний стрес, зокрема посуху, тоді як польові спостереження не підтвердили суттєвих розбіжностей між статями, тому комбінований підхід є ефективним для оцінювання посухостійкості рослин. За морфолого-анатомічними ознаками продихового апарату найвищий рівень адаптації виявлено у рослин *Ptelea trifoliata*, особливо у маточкових особин, які характеризуються найвищою щільністю та найдрібнішими розмірами продихів. Аналогічна закономірність спостерігається і в тичинкових рослин *Phellodendron amurense*, хоча тут статева різниця не настільки контрастна, як у птелеї. Теоретично таке поєднання морфометричних параметрів дозволяє ефективно підтримувати необхідний рівень асиміляції CO₂, мінімізуючи при цьому ризик зневоднення. Це мало б підтверджувати прямий зв'язок між високою щільністю дрібних продихів та стійкістю до водного стресу. Проте виявлено цікаву розбіжність: за результатами фізіологічних досліджень водного режиму, більш стійкими до посухи виявилися тичинкові особини у птелеї та маточкові — у бархата. Виявлений статевий диморфізм реакцій на водний дефіцит свідчить про те, що екологічна стійкість рослин формується завдяки глибшим компенсаторним механізмам на фізіологічному рівні, дія яких переважає над морфологічними адаптаціями продихового апарату.

Узагальнюючи результати польових спостережень, можна стверджувати, що рослини *Tetradium daniellii* характеризується значною гетерогенністю за

ознакою зимостійкості. Позитивним фактом є те, що значна частина рослин (47 %) продемонструвала повну адаптацію до умов зимівлі (бал 9), успішно витримавши зниження температури до $-13,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ та $-7,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ без пошкоджень вегетативної сфери. Водночас, зафіксований у польових умовах індекс зимостійкості (7,0 балів) виявився дещо нижчим за потенційну морозостійкість тканин, встановлену нами в лабораторних умовах (де критичною межею визначено $-25\ldots-30\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Паращук та ін., 2026). Ми пов'язуємо це зниження стійкості з комплексною дією абіотичних факторів, характерних для відкритого ґрунту, а саме: фактор неповного визрівання (частина рослин (37 %) входила в зиму з незавершеними процесами лігніфікації верхівкових пагонів, що зробило їх вразливими навіть до помірних морозів) та фактор зимової десикації (характер пошкоджень (усихання верхівок та тонких гілок) дає підстави вважати, що *T. daniellii* виявляє чутливість до зимового висушування). В умовах контейнерної культури, коли коренева система перебуває у замерзлому стані і не здатна компенсувати втрату вологи, періодичні відлиги, що супроводжуються вітровим навантаженням, призводять до критичного зневоднення тканин пагонів. Таким чином, лімітуючим фактором зимівлі *T. daniellii* у молодому віці є не стільки дія низьких температур (як показало лабораторне проморожування), скільки здатність рослин протистояти фізіологічній посузі та утримувати вологу в тканинах під час температурних коливань. Аналіз вмісту вторинних метаболітів у представників родини Rutaceae дозволив встановити специфічні видові та статеві закономірності їх накопичення залежно від сезонних факторів (Паращук, Левон, 2025). Зокрема, у *T. daniellii* літній рівень флавонолів досягав свого максимуму (41,3 мг/100 г СР), що підтверджує їхню перманентну фотопротекторну функцію проти ультрафіолетового випромінювання, тоді як концентрація антоціанів у зимовий період суттєво мінімізувалася. Водночас у *Ptelea trifoliata* виявлено виражену статеву асиметрію, зокрема у тичинкових особин пік акумуляції антоціанів припадав на літній період (137,1 мг/100 г СР), натомість у маточкових рослин — на зимовий (97,0 мг/100 г СР), що вказує на диференційовану регуляцію антиоксидантного метаболізму в межах виду.

Статевий диморфізм простежується й у *Phellodendron amurense*, де маточкові зразки стабільно переважають тичинкові за вмістом антоціанів як улітку (124,4 мг/100 г СР), так і взимку (51,6 мг/100 г СР). Враховуючи, що температурні екстремуми м. Києва є близькими до термічних меж природних ареалів досліджуваних таксонів, підвищення рівня антоціанів слід розглядати не як прямий маркер резистентності, а як прояв фізіологічного стресу. Таким чином, у контексті цього дослідження антоціани виступають, насамперед, як стрес-індикатори, чия надмірна концентрація в тканинах відображає глибину впливу несприятливих чинників середовища, а не фактичний рівень адаптаційної толерантності рослинного організму. Узагальнюючи наведені дані, можна стверджувати, що інтродуковані види родини Rutaceae (*Tetradium daniellii*, *Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata*, *Zanthoxylum americanum*) характеризуються високим рівнем конститутивної стійкості до місцевих шкідників та хвороб. Їхня резистентність забезпечується потужним фітохімічним бар'єром, який ефективно стримує розвиток фітофагів-генералістів та первинних інфекцій. Виявлені випадки ураження (плямистості, пошкодження моллюсками) мають переважно локальний, віковий або вторинний характер і не несуть критичної загрози для дорослих насаджень. Водночас наявність специфічних ризиків (іржа, інвазивні шкідники) вимагає моніторингу та дотримання просторової ізоляції від проміжних господарів (сосна, злаки) при проектуванні насаджень. На основі тривалого досвіду культивування (понад 65 років) встановлено, що всі досліджені види родини Rutaceae успішно подолали кліматичний бар'єр Правобережного Лісостепу України, повністю акліматизувалися та здатні до самостійного вегетативного або генеративного відновлення. За комплексом біологічних ознак та здатністю до натуралізації види диференційовано на три групи: акліматизовані ергазіофіти (*Zanthoxylum americanum*, *Tetradium daniellii*), які утримують території переважно в межах місць культивування; інвазійно активні інтродуценти-ергазіофітофіти (*Phellodendron amurense*), що демонструють початкові стадії дичавіння в лісових культурах; та види-агріофіти (*Ptelea trifoliata*), які успішно інтегруються в

місцеві екосистеми та витісняють аборигенну флору. Ключовими чинниками ценотичної агресивності досліджуваних видів є високий адаптивний потенціал ростових процесів, що забезпечує лабільність життєвої стратегії в мінливих умовах середовища, наявність спеціалізованих типів поширення (зокрема орнітохорії та анемохорії), а також виражена алелопатична активність, яка виступає інструментом прямого хімічного пригнічення аборигенних конкурентів. Враховуючи виявлені ознаки інвазійності та міжнародний досвід (зокрема статус цих видів як агресивних трансформерів у США та Європі), *Ptelea trifoliata* потребує занесення до списків видів, заборонених для відтворення лісів, а насадження *Phellodendron amurense* та *T. daniellii* — впровадження постійного екологічного моніторингу задля оцінки темпів їхньої подальшої натуралізації та запобігання спонтанному поширенню. Визначальним чинником реалізації інвазійного потенціалу досліджуваних видів є безперервність самовідновлення їхніх популяційних локусів. Гідротермічний режим на початкових етапах онтогенетичного розвитку відіграє роль жорсткого екологічного фільтра, що регулює чисельність кожної наступної генерації. Для мезофітних представників родини (*Tetradium daniellii*, *Phellodendron amurense*) це створює передумови для спалахоподібної динаміки чисельності, коли поєднання сприятливих температурних та вологих умов ініціює масове поповнення вікового спектра популяції. За результатами комплексної оцінки, *Tetradium daniellii* виявився найбільш декоративним видом, перспективним для солітерних посадок, стійким у міських умовах (Паращук, 2025). *Phellodendron amurense* займає проміжну позицію і рекомендований для групових посадок, тоді як *Zanthoxylum americanum* має вузькоспеціалізоване використання для створення прибережних захисних насаджень, а *Ptelea trifoliata* є інвазійним видом з обмеженим використанням.

РОЗДІЛ 5. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ RUTACEAE JUSS.

Відомо, що в біогеоценозі, як термодинамічно відкритій системі, біологічно активні речовини слугують не лише агентами алелопатичної взаємодії, але й задіяні у хімічній саморегуляції рослинних угруповувань та відіграють важливу роль у фізіологічних процесах. На початковому етапі синтез вільних органічних речовин, пов'язаний з виділенням рослинами продуктів фотосинтезу та дихання, зокрема цукрів, амінокислот, органічних кислот, які є джерелом живлення для мікроорганізмів. Друге джерело – це виділення і вилуговування або випаровування рослинами більш складних речовин – терпеноїдів, фенольних сполук, алкалоїдів та інших продуктів, які синтезуються в процесі метаболізму рослин і виділяються в зовнішнє середовище. Третім дуже важливим джерелом вільних органічних речовин слугують рослинні рештки. Саме на другому етапі розпочинається споживання вільних речовин іншими рослинами, оскільки фотосинтезуючі організми не втратили спроможності засвоювати із середовища органічні сполуки. Тому, особливої актуальності набувають комплексні дослідження, пов'язаних із визначенням ролі алелопатично активних речовин у забезпеченні рослин елементами мінерального живлення.

5.1. Біохімічна стратегія стійкості досліджених видів рослин

Спільною рисою для всіх рослин є використання поліфенолів як універсального блоку стресостійкості, інтегрованого з терпеновими та алкалоїдними системами. Важливим аспектом є алелопатична активність, яка проявляється у виділенні фенольних сполук, алкалоїдів та тритерпеноїдів у ґрунт. Ці процеси спричиняють стійку зміну складу мікробіому та кислотності ґрунту, що не лише підтримує конкурентну перевагу рослин у місцях зростання, але й може виступати чинником їхньої інвазивності. Таким чином, біохімічні стратегії представників родини Rutaceae поєднують стабільні й лабільні механізми стійкості до абіотичних і біотичних стрес-чинників, формуючи

багаторівневий механізм екологічної домінації. Проведений аналіз літературних джерел засвідчив, що попри ґрунтове вивчення окремих класів вторинних метаболітів у представників родини Rutaceae, низка важливих біохімічних та екологічних аспектів залишається недослідженою. Зокрема, потребують з'ясування закономірності розподілу тритерпеноїдів, сапонінів та брасиностероїдів у листках досліджених видів (*Tetradium daniellii*, *Ptelea trifoliata*, *Phellodendron amurense* і *Zanthoxylum americanum*), а також особливості накопичення хімічних елементів у системі «рослина–ґрунт». Відкритою залишається проблема комплексного впливу цих рослин на едафотоп: зміни агрофізичних характеристик, окисно-відновного потенціалу, вмісту фенольних сполук та загальної алелопатичної активності ґрунту під насадженнями. Крім того, недостатньо вивченою є специфічна алелопатична активність рослин залежно від виду, органу та полярності екстрагенту. Вирішення цих питань і визначило напрямки та завдання наших подальших досліджень.

Порівняльний аналіз розподілу тритерпеноїдів і сапонінів у досліджених видів рослин засвідчив суттєві відмінності в їх концентрації (табл. 5.1).

Таблиця 5.1.

Вміст тритерпеноїдів і сапонінів в листках представників родини Rutaceae, мг/г сухої маси листків та у ґрунті під дослідними рослинами, мг/кг

Вид	Листки, мг/г		Ґрунт, мг/кг	
	Тритерпеноїди	Сапоніни	Тритерпеноїди	Сапоніни
<i>T. daniellii</i>	2,8±0,1	7,8±0,3	129,4±1,4	96,7±1,2
<i>Ph. amurense</i> ♀	3,5±0,2	5,6±0,2	101,5±1,5	77,5±1,6
<i>Ph. amurense</i> ♂	3,28±0,2	3,6±0,2	99,8±1,8	76,8±1,3
<i>Pt. trifoliata</i> нром. ♀	2,38±0,2	1,8±0,1	100,4±1,7	62,8±1,1
<i>Pt. trifoliata</i> ♀	3,66±0,3	1,2±0,1	78,2±1,2	58,6±1,2
<i>Pt. trifoliata</i> ♂	2,42±0,2	8,2±0,2	148,5±1,4	96,6±1,4
<i>Z. americanum</i> ♀	1,88±0,1	0,6±0,1	110,9±2,0	85,7±1,4

Так, найвищий вміст як тритерпеноїдів, так і сапонінів виявлено в листках маточкових особин *Ptelea trifoliata*, дещо менший – у листках *Phellodendron amurense*. Найнижчу концентрацією вище зазначених алелопатично активних речовин мали листки *Zanthoxylum americanum*. Встановлено залежність в кількісних параметрах алелопатично активних сполук, у особин різної статі, зокрема ґрунт під рослинами бархата практично не відрізнявся по концентрації тритерпеноїдів, але вміст сапонінів був у 2 рази вищий в зразках ґрунту з під маточкових особин. Аналогічна закономірність простежується у рослин птелеї, причому вміст сапонінів у ґрунті під маточковими особинами був майже в 30 разів вищий порівняно з зразками ґрунту з під тичинкових особин.

У ґрунті ризосфери виявлено відносно високі для сірих лісових ґрунтів концентрації тритерпеноїдів та сапонінів. Найвищий вміст тритерпеноїдів та сапонінів виявлено у ґрунті ризосфери тичинкових особин *Ptelea trifoliata*, дещо менший – у *Tetradium daniellii*. Встановлено суттєві відмінності у накопиченні тритерпеноїдів і сапонінів в ризосфері між маточковими, тичинковими та проміжною рослинами *Ptelea trifoliata*.

Тритерпеноїди є найчисленнішими і різноманітними за структурою вторинними метаболітами, які поширені в бактеріях, грибах, рослинах і тваринах. Вони виконують широкий спектр біологічних функцій, пов'язаних із побудовою клітинних мембран, трансдукцією сигналу, захистом від патогенів тощо (Hu et al., 2020). Останнім часом тритерпеноїди привертають увагу дослідників у зв'язку з їхньою здатністю пригнічувати реплікацію вірусів. Зокрема, встановлено перспективність пентациклічних тритерпенів, виділених з кори *Juniperus formosana* та *Tripterygium regelii* (Celastraceae) для створення антиковідних ліків на основі тритерпеноїдів.

Потрапляючи у навколишнє середовище тритерпеноїди можуть проявляти також алелопатичну активність. Токсичність низки тритерпеноїдів обумовлена їх здатністю зв'язуватися зі стеринами мембран, в результаті чого формуються пори в мембранах і відбувається лізис (Шиліна та ін., 2019).

Отримані дані узгоджуються з результатами по визначенню концентрації

хімічних елементів у листках досліджених видів рослин. Зокрема, вміст біогенних елементів, а саме: Ca, B, Fe, K, Mg, Mn, P, S, Zn, загалом був у 2,4-17,9 рази вищий у маточкових рослин бархата та в 1,3-3,7 рази у рослин птелеї (додаток II). Заслуговує на увагу факт зростання вмісту кремнію в рослинних тканинах цих видів відповідно в 16,0-10,4 рази, що свідчить про високий адаптивний потенціал рослин жіночої статі.

Підтвердженням цьому слугують дані з розподілу брасиностероїдів у листках досліджених видів рослин, вміст яких був вищий у маточкових рослин (табл. 5.2). Особлива роль у підтримці імунної системи рослин притаманна групі фітогормонів – брасинолідів, особливо за умов стрес-факторів, зокрема високих і низьких температур, посух, гіпоксії, засоленні та забрудненні ґрунтів, хворобах, впливу пестицидів (Chen et al., 2021). Доведено плейостопний характер дії брасинолідів у регуляції ростових процесів, фотосинтезі, диханні, транспірації, оводненості тканин, гормональному та іонному балансі рослин в екстремальних умовах зростання, а також у захисті проти хвороб (Salah et al., 2022).

Таблиця 5.2.

Вміст брасиностероїдів у листках досліджених видів рослин мг/г сухої речовини

Вид	Концентрація брасиностероїдів
<i>T. daniellii</i>	1,21±0,06
<i>Ph. amurense</i> ♀	1,14±0,05
<i>Ph. amurense</i> ♂	1,03±0,05
<i>Pt. trifoliata</i> пром. ♀	0,97±0,047
<i>Pt. trifoliata</i> ♀	0,95±0,04
<i>Pt. trifoliata</i> ♂	0,86±0,04
<i>Z. americanum</i> ♀	1,07±0,05

Брасиноліди відіграють важливу роль в регуляції розвитку рослин, активізують поділ клітин, стимулюють розгортання листків, диференціацію ксилеми, за їхньої нестачі не формується стовбчастий мезофіл і утворюється менша кількість провідних пучків у листовій пластинці. Брасиноліди також

здіянні у формуванні продуктивності рослин за рахунок підвищення концентрації РуБісКо та покращення засвоєння макро- і мікроелементів, що сприяє суттєвому підвищенню врожайності сільськогосподарських культур (Sun et al., 2015).

На жаль, на даний час дуже обмежена інформація щодо індукції синтезу брасинолідів, а про шляхи їхнього транспорту, взагалі відсутні відомості. На сьогодні відомо більше 60 речовин з брасиностероїдною активністю, найбільшим вмістом цих сполук характеризуються пилок, але брасиноліди, було виявлено також у листках і квітах. Ферменти біосинтезу брасинолідів ідентифіковано в усіх тканинах рослин, їхня концентрація найбільша в молодих тканинах (Soares et al., 2020). Це доводить що розподіл брасинолідів пов'язаний з процесами дальнього і ближнього транспорту. З'ясовано, що ауксини і брасиноліди виступають як синергісти і завдяки функціональній взаємодії забезпечують стимуляцію формування бічних коренів, однак механізм цієї взаємодії поки що невідомий. При цьому, брасиноліди характеризуються більш потужним стимулюючим ефектом на ріст рослин у порівнянні з індолілоцтовою і гіббереловою кислотами (Li et al., 2022). Натепер активно обговорюється питання участі брасинолідів у трансляції світлових сигналів і шляхи фіторецепції, особливо з огляду на стимуляцію синтезу абсцизової кислоти.

Аналогічні результати отримано при аналізі ґрунтових зразків, але флуктації концентрацій елементів були менш вираженими (додаток К). Причому найбільш суттєві відмінності простежувались в показниках фосфору в ґрунті, вміст якого підвищувався під маточковими особинами фелодендрона в 53,6 рази, а птелеї – в 5,5 рази.

Певні закономірності встановлено також і в агрофізичній характеристиці ґрунту (табл. 5.3). Зокрема, під рослинами жіночої статі спостерігається зростання лабільних форм гумусу, аміачних форм азоту та показників рН, що вказує на інтенсивний синтез моно- і полікремнієвих кислот за рахунок формування аморфного кремнезему. Зафіксовано підвищення електропровідності та концентрації HCO_3^- , що узгоджується з більш високим рівнем хімічних елементів у ґрунті.

Таблиця 5.3.

**Агрофізична характеристика ґрунту під рослинами родини Rutaceae,
мг/кг**

Вид	Показники				
	pH сол.	NH ₄ ⁺ , мг/л	Лабільні форми гумусу, %	HCO ₃ , мг- екв./л H ₂ O	Електропровідність, μS/cm
<i>T. daniellii</i>	6,33	29,7	5,2	0,40	165
<i>Ph. amurense</i> ♀	6,72	38,3	8,3	0,56	300
<i>Ph. amurense</i> ♂	6,38	27,5	4,2	0,32	142
<i>Pt. trifoliata</i> пром. ♀	6,18	21,6	3,5	0,32	179
<i>Pt. trifoliata</i> ♀	6,64	27,8	5,4	0,48	298
<i>Pt. trifoliata</i> ♂	6,34	15,1	4,3	0,27	175
<i>Z. americanum</i> ♀	6,85	30,9	4,5	0,16	156

Отже, отримані результати свідчать про те, що головний зміст адаптації – це внутрішні процеси, які відбуваються в біосистемі і забезпечують збереження її зовнішніх функцій відносно тих чи інших параметрів навколишнього середовища. Існує два типи адаптації: адаптація, яка підтримується всіма структурними елементами певного системного рівня, і адаптація за типом компенсації. В основу генетичної адаптації до геохімічних, як і до інших екологічних факторів, покладено явище генетичного поліморфізму. Стабільні адаптаційні механізми забезпечують пристосування організму до середнього (типового) стану середовища, яке впродовж тривалого часу залишається постійним. Лабільні адаптаційні механізми уможлиблюють пристосування до нерегулярних, відносно короткочасних змін умов існування. Сумісна функція

двох груп адаптивних механізмів забезпечує максимальну ефективність пристосування рослин до конкретних умов за мінімальних витрат енергії на адаптацію.

При цьому, особливо важливого значення набуває здатність рослин регулювати синтез вторинних метаболітів і можливість використання їх для управління процесами обміну речовин і синтезу біологічно активних сполук.

У живій клітині одночасно відбувається величезна кількість процесів, прямо або опосередковано, пов'язаних між собою і зовнішнім середовищем. Швидкість і спрямованість цих процесів в рослинних організмах повинні бути чітко скоординовані в часі і просторі для забезпечення характерного для обміну речовин поєднання стійкості та пластичності. Координація реакцій в такій складній системі неможлива без досконалих механізмів управління і регуляції, які забезпечують гомеостаз у достатньо обмежених межах. Вирішальними у регуляції обміну є механізми, що задіяні на рівні вторинного метаболізму. Для різних метаболітів взаємопов'язана і лише розчленування складних реакцій шляхом виділення окремих хімічних сполук, які задіяні в різноманітних ланцюгах перетворення, дозволяє виявити реальний характер біохімічних процесів.

5.2. Прояв алелопатичної активності у досліджених видів рослин

Родина Rutaceae Juss. об'єднує близько 154 родів і близько 2100 видів, які характеризуються високою хімічною спеціалізацією та здатністю синтезувати широкий спектр вторинних метаболітів. За даними Zhao et al. (2019), представники родини продукують алкалоїди, кумарини, лімоноїди, флавоноїди, ефірні олії та інші біологічно активні сполуки, що визначають їхню фармакологічну активність, екологічну пластичність і стійкість до біотичних і абіотичних стрес-чинників. Характерною рисою родини є компартменталізація метаболітів, яка проявляється в спроможності рослин накопичувати різні класи сполук в органах, що забезпечує багаторівневий захист і складні взаємодії з довкіллям. У межах родини Rutaceae спостерігається значна хімічна гетерогенність навіть між близькими родами, що відображає еволюційне

розходження метаболічних процесів. Це особливо помітно у родах *Phellodendron*, *Zanthoxylum*, *Ptelea* та *Tetradium*, які поєднують спільні риси в синтезі біологічно активних речовин, але із виразними видовими відмінностями.

Аналіз алелопатичної активності ґрунту ризосфери методом прямого біотестування показав наявність інгібіторів росту корінців крес-салату (рис. 5.1). Фітотоксичність ґрунту коливалась в межах 46,7-64,5%.

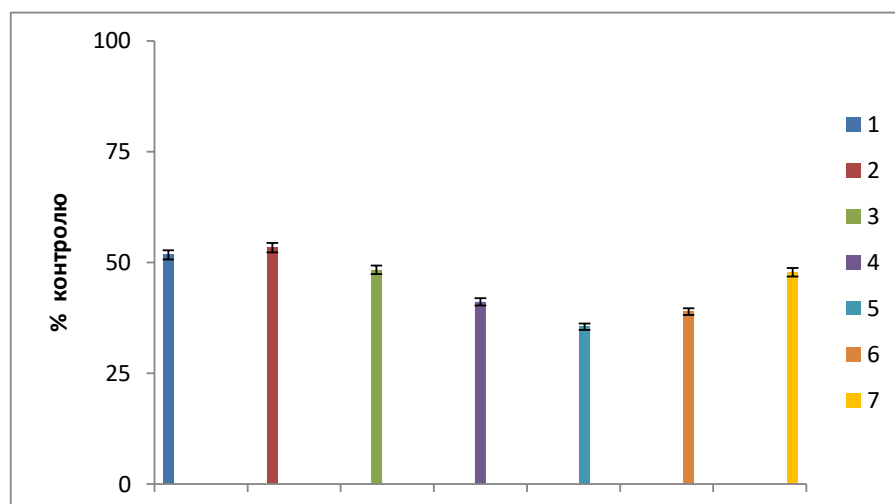


Рис. 5.1. Алелопатична активність ґрунту методом прямого біотестування (біотест – приріст коренів *Lepidium sativum* L.), % контролю: 1 – *T. daniellii*, 2 – *Ph. amurense* ♂, 3 – *Ph. amurense* ♀, 4 – *Pt. trifoliata* проміжна, 5 – *Pt. trifoliata* ♂, 6 – *Pt. trifoliata* ♀, 7 – *Z. americanum* ♀.

Максимальне пригнічення росту тест-рослин спостерігали у ґрунті ризосфери тичинкових особин *Ptelea trifoliata*., дещо менше – у маточкових та проміжної форми цього виду. Характер окисно-відновних процесів ґрунту був інтенсивно відновним для усіх рослин, окрім зантоксилуму, де значення ОВП були порівняно підвищеними, що притаманно для перебігу помірно відновного.

Така тенденція може бути наслідком акумуляції лабільних органічних сполук серед яких можуть бути і алелопатично активні речовини (рис. 5.2).

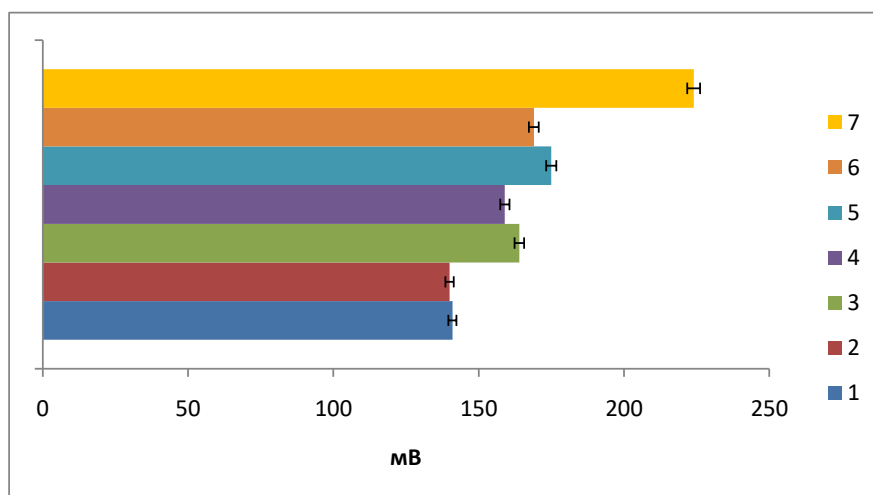


Рис. 5.2. Окисно-відновний потенціал (ОВП) ґрунту, мВ: 1 – *T. daniellii*, 2 – *Ph. amurensis* ♂, 3 – *Ph. amurensis* ♀, 4 – *Pt. trifoliata* проміжна ♀, 5 – *Pt. trifoliata* ♂, 6 – *Pt. trifoliata* ♀, 7 – *Z. americanum* ♀.

Аналіз вмісту низькомолекулярних фенольних речовин, відомих високим алелопатичним потенціалом, у ґрунті ризосфери досліджених рослин показав значне варіювання цього показника в залежності від виду та статі. Високою концентрацією фенольних сполук відрізнялась ризосфера тичинкових особин *Phellodendron amurensis* ♂ – майже 180 мг на кг ґрунту, що є досить високим показником навіть для деревних рослин. Близько 100 мг на кг ґрунту низькомолекулярних фенольних сполук містилося у ґрунті ризосфери *Tetradium daniellii* та тичинкових особин *Ptelea trifoliata*.

У прилеглому ґрунті усіх рослин спостерігалася акумуляція фенольних сполук, особливо під впливом екзометаболітів *Tetradium daniellii* та *Phellodendron amurensis* ♂ (рис. 5.3). Таким чином, всі досліджені види відзначались високим алелопатичним потенціалом та накопичували значну кількість фітотоксичних вторинних метаболітів в листках та ґрунті ризосфери.

Відомо, що водні (дистильована вода) екстракти дозволяють оцінити природну алелопатичну дію полярних сполук, які реально виділяються у ґрунт з опалого листя чи вимивання дощем. Це забезпечує екологічну релевантність дослідів, оскільки саме водорозчинні фенольні кислоти, флавоноїди та кумарини найчастіше задіяні у природних ґрунтових взаємодіях.

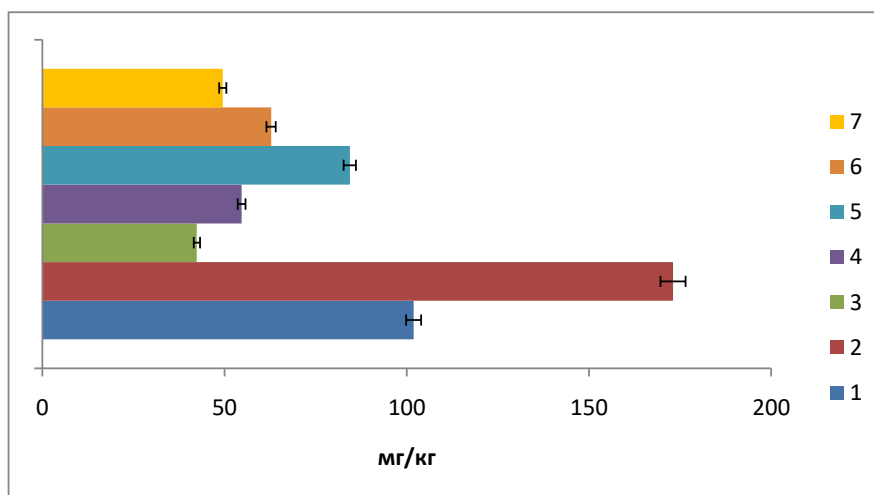


Рис. 5.3. Вміст фенольних сполук у ґрунті, мг/кг: 1 – *T. daniellii*, 2 – *Ph. amurense* ♂, 3 – *Ph. amurense* ♀, 4 – *Pt. trifoliata* проміжна ♀, 5 – *Pt. trifoliata* ♂, 6 – *Pt. trifoliata* ♀, 7 – *Z. americanum* ♀.

Етанольні (70% етиловий спирт) екстракти відомі як універсальні розчинники для фенольних сполук, флавоноїдів та глікозидів, а ізопропанольні (ізопропіловий спирт) екстракти ефективні для вилучення менш полярних компонентів, зокрема терпенових та алкалоїдних фракцій.

Аналіз летких виділень рослинного матеріалу використовують для оцінки природної алелопатичної дії органічних сполук (терпенів, фенілпропаноїдів, ароматичних естерів), що дозволяє виявити їхній екологічний ефект у чистому вигляді, без участі розчинників, та порівняти з дією водних і спиртових екстрактів. Леткі речовини чинять швидкий і виражений вплив на проростання та ріст коренів тест-рослин, що підтверджує їхню роль у конкурентних взаємодіях і потенційній інвазивності досліджуваних видів.

Таким чином, комбінація трьох розчинників забезпечує комплексне вилучення як полярних, так і неполярних метаболітів, а оцінка летких виділень додає екологічну валідність, найбільш повно моделюючи природні умови ґрунтового середовища.

У результаті проведених експериментів встановлено, що алелопатична активність представників родини Rutaceae суттєво варіює залежно від виду, органу рослини та типу розчинника.

Для рослин *Tetradium daniellii* загальний рівень алелопатичної активності був помірним (додаток Л). Найвищу інгібіцію росту коренів крес-салату зафіксовано у варіантах з екстрактами плодів: етанольна витяжка спричинила гальмування росту на 78,2%, а водна — на 72,7%. Водночас, леткі виділення плодів та тичинкових квіток виявили порівняно слабкий ефект (26–36%), тоді як леткі сполуки маточкових квіток та листків проявили суттєву активність (69,9% та 53,6% відповідно). Отримані дані свідчать про те, що основні інгібітори росту зосереджені переважно у генеративних органах рослин *T. daniellii* і є водо- або спирторозчинними сполуками (рис. 5.4). Найвищий прояв алелопатичної активності серед досліджуваних видів продемонстрували рослини *Ptelea trifoliata*. Водні екстракти листків (як тичинкових, так і маточкових особин) спричинили майже повну зупинку росту тест-об'єкта з показниками інгібіції 92,3–92,6% (додаток М). Аналогічну високу активність (90–93%) виявлено у водних витяжках з квіток. Етанольні та ізопропанольні екстракти також продемонстрували значний гальмівний ефект (67–90%), тоді як леткі виділення листків мали мінімальний вплив (11–15%).

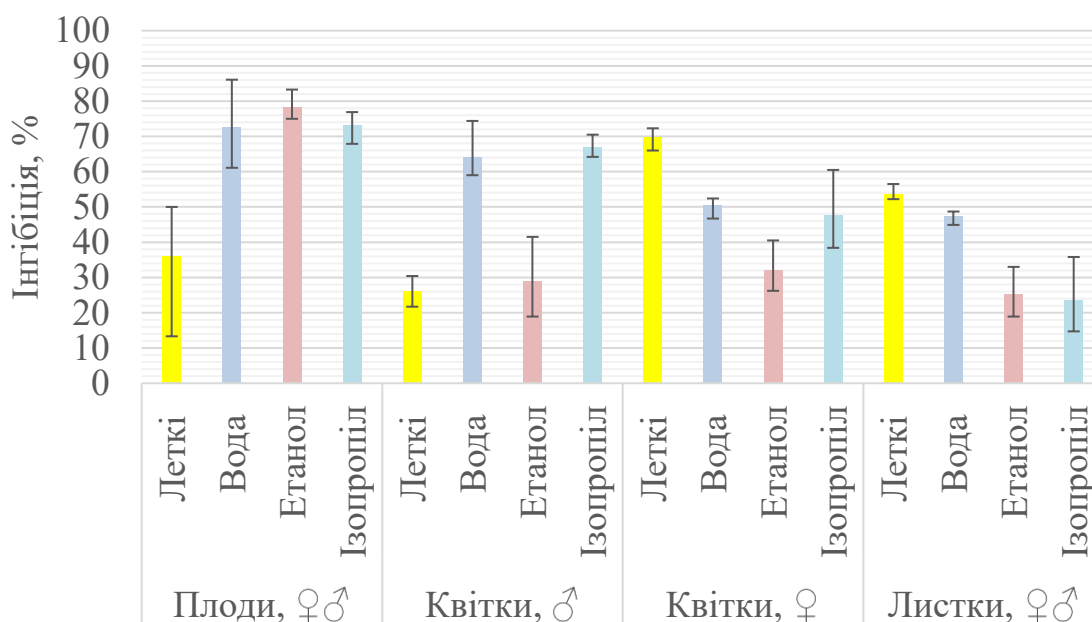


Рис. 5.4. Порівняльна характеристика алелопатичної активності екстрактів з різних органів рослин *Tetradium daniellii*.

Це доводить, що основні алелопатичні речовини *Ptelea trifoliata* є нелеткими

полярними сполуками, які легко вимиваються водою (рис. 5.5).

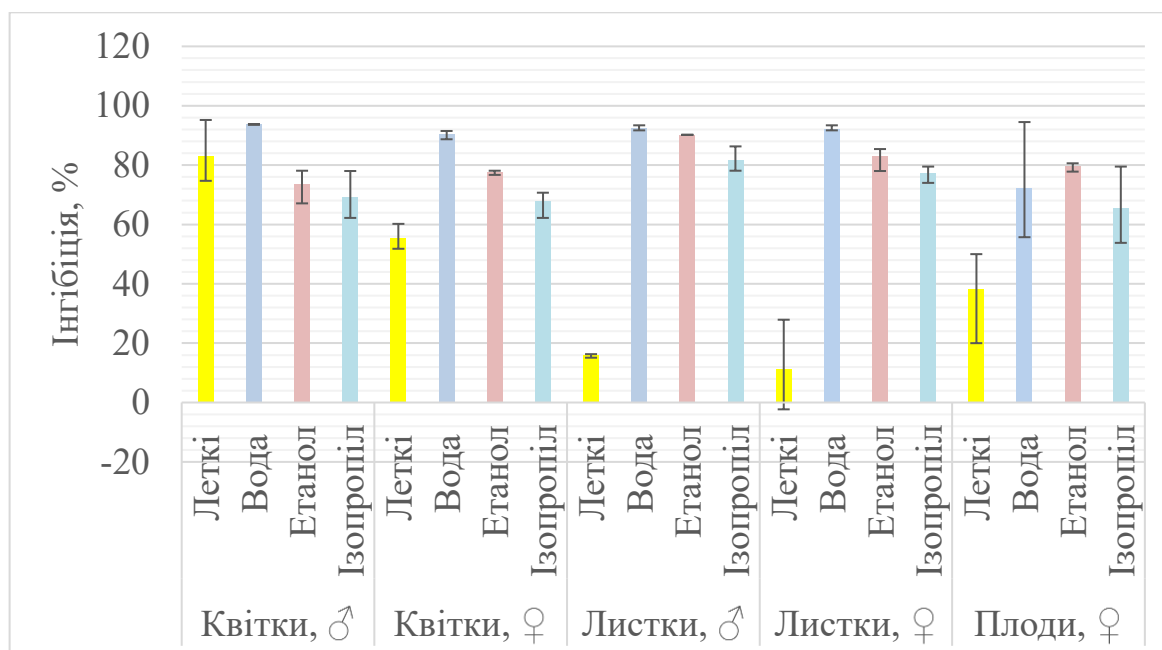


Рис. 5.5. Порівняльна характеристика алелопатичної активності екстрактів з різних органів рослин *Ptelea trifoliata*.

Органи рослин *Phellodendron amurense* характеризуються стабільно високою активністю водних та спиртових екстрактів. Максимальну інгібіцію (91,2%) зафіксовано для водної витяжки плодів (додаток Н). Екстракти листків маточкових особин також виявили значний фітотоксичний ефект (водний — 81,5%, етанольний — 71,5%). Леткі виділення вегетативних органів та плодів мали слабкий або помірний вплив (18–50%), що свідчить про домінування в їхньому алелопатичному профілі нелетких сполук (алкалоїдів). Водночас квітки продемонстрували високу активність летких фракцій (77%), вказуючи на специфічний терпен-залежний механізм їхньої дії (рис. 5.6).

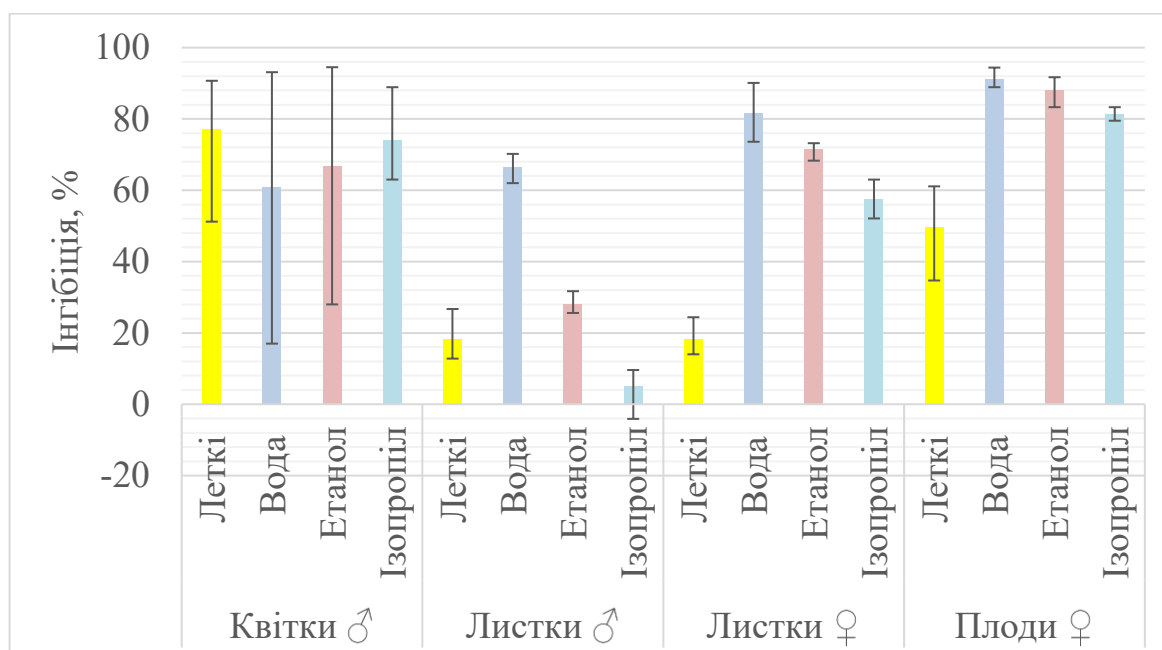


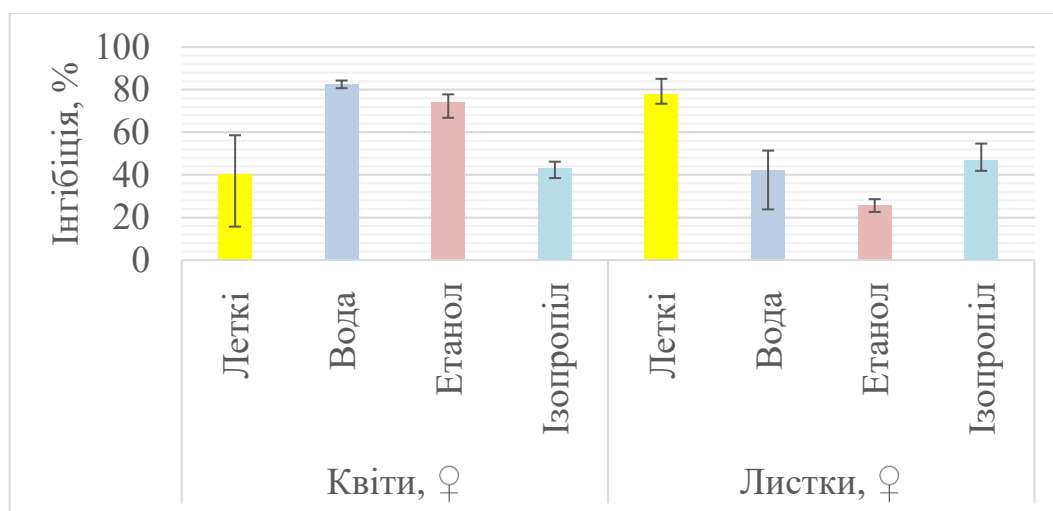
Рис. 5.6. Порівняльна характеристика алелопатичної активності екстрактів з різних органів рослин *Phellodendron amurense*.

У рослин *Zanthoxylum americanum* спостерігалася виражена органоспецифічність прояву алелопатичної дії. Характерною особливістю цього виду стала висока активність летких виділень з листків, які забезпечили 77,7% інгібіції, що суттєво перевищує ефект водних та етанольних екстрактів цього ж органу (42,2% та 25,8% відповідно). Натомість у квітках найактивнішими виявилися водорозчинні сполуки, які спричинили інгібіцію на рівні 82,6% (табл. 5.4). Така різниця вказує на різні механізми хімічної взаємодії: листки діють дистанційно через емісію летких терпенів, тоді як квітки накопичують полярні інгібітори контактної дії (рис. 5.7).

Таблиця 5.4.

**Інгібіція росту кореня крес-салату під впливом різних витяжок з органів
рослин *Zanthoxylum americanum* ♀.**

Орган	Тип витяжки	Контроль, Ме (min-max)	Варіант, Ме (min-max)	Інгібіція (%)
Квіти, ♀	Леткі	35,0 (11-55)	18,0 (1-36)	40
	Водна	35,0 (11-55)	6,5 (2,5-12)	82,6
	Етанольна	95,0 (2-46)	24,6 (1-15)	74,1
	Ізопропанольна	26,0 (2-49)	15,0 (4-31)	42,9
Листки, ♀	Леткі	47,0 (8-76)	11,0 (3-16)	77,7
	Водна	52,5 (8-81)	32,0 (9-48)	42,2
	Етанольна	42,0 (12-57)	32,0 (13-43)	25,8
	Ізопропанольна	43,0 (4-66)	22,5 (10-34)	46,9



**Рис. 5.7. Порівняльна характеристика алелопатичної активності
екстрактів з різних органів рослин *Zanthoxylum americanum* ♀.**

ВИСНОВКИ

Отримані дані дозволяють виділити дві основні стратегії алелопатичної взаємодії досліджуваних видів. Перша стратегія, характерна для *Zanthoxylum*,

базується на комбінованій дії летких терпенів (у листках) та водорозчинних сполук (у квітках). Висока активність летких фракцій з листків (77,7%) узгоджується з літературними даними про розвинену систему ефіроолійних залозок у представників роду *Zanthoxylum* і свідчить про здатність рослин цього виду формувати навколо себе фітотоксичне середовище, що може бути фактором успішної конкуренції та інвазивності.

Друга стратегія, притаманна *Ptelea* та *Phellodendron*, полягає у переважному накопиченні високоактивних водорозчинних метаболітів. Екстремально висока інгібіція водними екстрактами (понад 90%) вказує на те, що в природних умовах опале листя та плоди рослин цих видів слугують потужним джерелом алелопатичних агентів, що взаємодіють через ґрунт. Винятком є генеративні органи *Ph. amurense*, які здатні до емісії летких фітотоксинів, що, ймовірно, пов'язано з привабленням запилювачів або захистом квіток від шкідників, однак загальний екологічний вплив рослин реалізується через алкалоїдний комплекс змивних вод.

Tetradium демонструє проміжну стратегію з помірною активністю, що корелює з більш збалансованим біохімічним профілем рослин, орієнтованим, ймовірно, не стільки на агресивну алелопатичну взаємодію, скільки на комплексний захист від фітофагів.

Узагальнення біохімічних профілів та експериментальних даних свідчить, що алелопатична активність досліджених видів родини Rutaceae є видоспецифічною та чітко корелює з їхньою хімічною спеціалізацією. Зокрема, рослини *Tetradium* вирізняється найнижчою загальною алелопатичною активністю (23–78%) та збалансованим профілем (фурокумарини, лімоноїди, флавоноїди), що свідчить про меншу роль прямої дії алелопатії в екологічній стратегії цього виду порівняно з іншими представниками родини.

Для рослин *Ptelea* притаманний найвищий алелопатичний прояв (інгібіція росту кореня до 94%), що забезпечується фенольно-кумариновим комплексом. Переважна активність водних екстрактів вказує на ґрунтовий шлях реалізації алелопатії через вимивання водорозчинних інгібіторів.

Рослини *Phellodendron* характеризуються стабільно високою фітотоксичністю (81–91%), особливо у плодах та листках, де діють водорозчинні алкалоїди (берберин). Водночас, квітки цього виду виявили специфічну активність летких виділень (77%), що свідчить про наявність додаткового механізму хімічної взаємодії в період квітування.

Представники *Zanthoxylum* виявляють особливу для дослідженої групи стратегію, поєднуючи дію кумаринів у квітках з високою активністю летких терпенів у вегетативних органах (листках), що забезпечує подвійний механізм алелопатичного впливу (через ґрунт та атмосферу) впродовж усього вегетаційного періоду рослин, а не лише під час їхнього квітування.

Інгібіція проростання насіння виявилася менш універсальним індикатором, ніж інгібіція росту кореня, і проявлялася лише у варіантах із найвищою концентрацією агресивних метаболітів (зокрема у рослин *Zanthoxylum* та *Ptelea*), що вказує на бар'єрну роль насінневої оболонки тест-об'єкта.

Встановлено суттєвий вплив статевого диморфізму на формування адаптивного потенціалу досліджених видів: маточкові особини *Phellodendron* та *Ptelea* характеризуються значно вищим рівнем накопичення біогенних елементів (Ca, K, Mg, P) та кремнію (у 10,4–16,0 раза вище порівняно з тичинковими), що свідчить про їхню вищу стійкість до несприятливих чинників довкілля. Виявлено, що системна стійкість представників родини Rutaceae підтримується групою фітогормонів-брасинолідів, концентрація яких є вищою у маточкових особин. Це забезпечує координацію обміну речовин, активізацію фотосинтезу та краще засвоєння елементів живлення в стресових умовах чи за умов зростання на деградованих ґрунтах. Отримані результати підтверджують роль досліджуваних видів як трансформаторів ґрунтового середовища. Під рослинами жіночої статі зафіксовано зростання вмісту лабільних форм гумусу, аміачного азоту та показників рН, що вказує на інтенсивну хімічну взаємодію у системі «рослина–ґрунт» і сприяє створенню оптимальних умов для функціонування біосистеми.

ВИСНОВОК

У дисертаційній роботі представлено результати комплексних досліджень біолого-екологічних та фізіолого-біохімічних особливостей видів родини Rutaceae та перспективи їх використання в Правобережному Лісостепу України. Літературний огляд дозволив встановити *Роди Tetradium, Phellodendron та Zanthoxylum* належать до однієї монофілетичної клади. Натомість рід *Ptelea* є представником іншої еволюційної гілки всередині підродини *Zanthoxyloideae*. Кількість та ступінь розвитку насінних зачатків є діагностичною ознакою для визначення видів роду *Tetradium*.

1. Залучення в культуру досліджених видів відбувалося нерівномірно: рід *Ptelea* впроваджений в культуру на початку XIX ст., роди *Zanthoxylum та Phellodendron* в другій половині XIX ст., а *Tetradium* в середині XX ст.
2. Встановлено, що суми ефективних температур у Києві за останні десятиліття вперше досягли мінімальних показників оптимуму природного ареалу *Tetradium daniellii*. Проте у суворі зими абсолютні мінімуми можуть бути нижчі, ніж у природному ареалі. Початок вегетації у *Tetradium daniellii* корелює не з сумою ефективних температур, а з «термічним імпульсом» — стабілізацією середньодобової температури на рівні вище +8,5 °C протягом 5 діб, тоді як для початку фази квітання прослідковується тенденція до більш точного значення за біологічному мінімуму +10 °C. *Tetradium daniellii* та *Ptelea trifoliata* мають найдовший вегетаційний період (232 та 230 діб, відповідно), що на 10–23 діб довше, ніж у *Zanthoxylum americanum* та *Phellodendron amurense*.
3. *Tetradium daniellii* представлений в Україні тичинковими особинами та протандровими однодомними рослинами. *Ptelea trifoliata* дводомний вид тичинкові рослини якого є андромоноеційними. *Zanthoxylum americanum* є дводомним видом із проявами субдіоцезу у тичинкових рослин. За літературними даними *Phellodendron amurense* дводомний вид, має маточкові та тичинкові рослини, проте в останніх у стресові роки редукція маточкових органів у квітці відбувається не повністю, внаслідок чого

тичинкові рослини набувають ознак однодомності та формують плоди. Насіння в умовах інтродукції формують *Ptelea trifoliata*, *Phellodendron amurense* та *Tetradium daniellii*, у останнього у кожному плодолистіку закладається по два насіннєвих зачатки, з яких згодом формуються дві насінини, одна з яких не містить зародка (беззародковим може стати як апікальний, так і базальний насіннєвий зачаток).

4. Досліджено, що для *Tetradium daniellii* характерний надземний тип проростання та виражена гетеробластія. За типових умов іматурний віковий стан (ім) настає на другий рік вегетації, віргінільний (v) — на третій, а генеративний — на 7-й рік у відкритому ґрунті (у контейнерній культурі швидше — на 4–5-й рік). Водночас важливою біологічною особливістю виду є прояв експлерентної г-стратегії, що зумовлює прискорені темпи онтогенезу: частина особин здатна досягати іматурного стану вже впродовж першого року життя, а віргінільного — на другий рік вегетації.
5. Визначено рівень комплексної стійкості видів (зимостійкість, посухостійкість, стійкість до збудників хвороб та шкідників) зростає в ряду: *Zanthoxylum americanum* < *Phellodendron amurense* < *Tetradium daniellii* < *Ptelea trifoliata*. Встановлено, що у *Phellodendron amurense* стійкішими до посухи є маточкові особини, а у *Ptelea trifoliata* — тичинкові. Раніше основним літмітуючим фактором були низькі зимові температури, то в сучасних кліматичних умовах першочергового значення набувають екстремальні літні посухи.
6. Встановлено, що рівень накопичення антоціанів у та флаванолів у листках у період посухи та рівень їх накопичення у пагонах у зимовий період виявився індикатором фізіологічного стану рослин (стресу), а не маркером стійкості. Для *Phellodendron amurense* та *Ptelea trifoliata* характерний статевий диморфізм у накопиченні антоціанів та флаванолів.
7. З'ясовано, що активна трансформація ризосфери характерна для *Phellodendron amurense* та *Ptelea trifoliata*, особливо під маточковими

особинами. Вплив *Zanthoxylum americanum* відзначається вираженою органоспецифічністю, поєднуючи дистанційну дію летких речовин та контактну дію водорозчинних інгібіторів. Водночас *Tetradium daniellii*, незважаючи на виразну алелопатичну активність у зоні ризосфери, не виявляє здатності до агресивної експансії: його хімічний вплив має чітко локалізований просторовий характер і зводиться виключно до стримування розвитку конкурентної рослинності безпосередньо під власною кроною.

8. Встановлено, що ступінь інтеграції в місцеві екосистеми посилюється в ряду: *T. daniellii* та *Zanthoxylum americanum* (акліматизовані ергазіофіти) < *Phellodendron amurense* (ергазіофітофіт інвазійно-активний) < *Ptelea trifoliata* (агіофіт). *T. daniellii* наразі не поширюється за межі місць культивування, проте його потенційна інвазивність вимагає постійного моніторингу. Подальше глобальне потепління здатне зняти термічні бар'єри для його експансії, але цей процес буде лімітуватися паралельною аридизацією клімату, оскільки *Tetradium daniellii* є мезофітом.

ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ

Упровадження результатів дослідження адаптивного потенціалу *Tetradium daniellii* та супутніх видів родини Rutaceae доцільно здійснювати за такими основними напрямками:

1. Для галузі бджільництва рекомендовано широке використання *Tetradium daniellii* для стабілізації кормової бази пасік. Оскільки масове цвітіння виду припадає на другу половину липня — серпень, створення спеціалізованих насаджень дозволяє заповнити безвзятковий період у Правобережному Лісостепу. При формуванні насаджень варто враховувати інерційність початкових фаз вегетації *T. daniellii* (розпускання бруньок настає лише після стабілізації середньодобової температури на рівні $+8,5^{\circ}\text{C}$) та залежність антезису від накопиченої суми ефективних температур для біологічного мінімуму $+10^{\circ}\text{C}$, яка становить $802,1^{\circ}\text{C}$ ($771,3-857,4$).

2. Для зеленого будівництва та ландшафтного дизайну, завдяки найвищій комплексній оцінці декоративності, *T. daniellii* є перспективним для створення ефектних солітерних та алейних посадок у міських парках і скверах. Виразна алелопатична дія фенолів *T. daniellii* в зоні ризосфери стримує розвиток небажаної рослинності під кроною. Його мичкувата коренева система дає змогу розглядати вид для протиерозійного закріплення ґрунтів. *T. daniellii* найкраще зростає та розкриває свій декоративний потенціал на ділянках із достатнім рівнем зволоження та освітлення. При цьому рослини здатні переносити помірні літні посухи, проте їхня коренева система вкрай чутлива до застою води та не витримує підтоплення, що необхідно обов'язково враховувати при виборі місця посадки.

Впровадження *Phellodendron amurense* у практику озеленення вимагає обережності. Цей вид (як інвазійно активний ергазіофітофіт) доцільно використовувати у великих садах і парках для створення солітерних чи групових насаджень. Проте його культивування має обмежуватися контрольованими ділянками з регулярним доглядом, оскільки рослина схильна до інтенсивного самосіву та здатна суттєво трансформувати мікробіом ризосфери.

Використання *Ptelea trifoliata* (агріофіт) варто обмежити через її інвазійність.

3. При вирощуванні садивного матеріалу *T. daniellii* для лісового господарства та розсадництва необхідно враховувати мезофітність виду при виборі режиму зрошення. У ювенільному періоді розвитку (особливо протягом першого року життя) сіянці потребують обов'язкового додаткового поливу під час літніх температурних піків та захисту від фізіологічної посухи під час зимових температурних коливань. Дорослі рослини збільшують термін цвітіння при достатньому забезпеченні вологою.

4. Попри високу конститутивну стійкість досліджених видів до ентомофагів-генералістів (завдяки потужному бар'єру вторинних метаболітів), існує ризик специфічних грибкових уражень. При створенні нових насаджень обов'язковою вимогою є дотримання просторової ізоляції представників Rutaceae від проміжних господарів інфекції іржі, зокрема між *Phellodendron amurense* та сосною (*Pinus*) та *Zanthoxylum americanum* і злаковими культурами (*Poaceae*).

5. У сільськогосподарській практиці екстракти з листків *Zanthoxylum americanum* можуть розглядатися як перспективна сировина для створення екологічно безпечних біорепелентів, враховуючи їхню жорстку органоспецифічність накопичення фотоактивних фуранокумаринів та алкіламідів. *Zanthoxylum americanum* доцільно залучати до протиерозійних заходів із закріплення прибережних територій, що забезпечується його високою здатністю до коренепаросткового відновлення та мезофітною природою. Специфічна морфологія пагонів та листків (наявність колючок) робить цей вид перспективним матеріалом для створення бар'єрних насаджень і живих огорож.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Абдулоєва О. С., Карпенко Н. І. Обґрунтування критеріїв інвазійного потенціалу чужинних видів рослин в Україні. *Чорноморський ботанічний журнал*. 2012. Т. 8. № 3. С. 252–256.
2. Біорізноманіття Ржищівської міської об'єднаної територіальної громади / за ред. А. Куземко. Чернівці, 2021. Вип. 1. 364 с.
3. Вакаренко Л. П., Прядко О. І. Адвентивні види дерев і чагарників в Національному природному парку "Голосіївський". *Флорологія та фітосозологія: Збірник праць конференції "Теоретичні та практичні аспекти флорології та фітосозології"*. Київ, 2011. Вип. 2. С. 156–160.
4. Вишенська І. Г., Лисенко Д. О. Моніторинг інвазійних деревних видів рослин в урбоекосистемах міста Києва. *Наукові записки НаУКМА. Біологія і екологія*. 2025. Т. 8. С. 62–69. DOI: <https://doi.org/10.18523/2617-4529.2025.8.62-69>.
5. Вишневський В. І., Доніч О. А., Куций А. В. Клімат Києва та його околиць. Київ, 2023. 120 с.
6. Вікові особливості потенційної морозостійкості *Tetradium daniellii* в умовах лабораторного проморожування / О. А. Паращук та ін. *Біологічні дослідження: матеріали XVII Всеукр. наук.-практ. конф., м. Житомир, 5–6 трав. 2026 р.* Житомир, 2026. С. 34–38.
7. Власенко А. Оцінка декоративності дендросозоекзотів ex situ Степу України. *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Серія: Біологічні науки*. 2016. №7. С. 27–35. DOI: <https://doi.org/10.29038/2617-4723-2016-332-7-27-35>.
8. Гатальська Н. В., Горохольський В. В. Морозостійкість інтродуцентів парків-пам'яток садово-паркового мистецтва в умовах Центральнопридніпровської височинної області. *Науковий вісник НУБіП України. Серія: Лісівництво та декоративне садівництво*. 2013. Вип. 187(3). С. 9–16.

9. Гнатів П. С. Функціональні критерії реалізації адаптивного потенціалу деревних інтродуцентів. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*. 2005. Вип. 4. С. 85–92.
10. Гурський В. В. Амурский бархат и его выращивание в лесах Украинской ССР. Москва, 1950. 88 с.
11. Долгова Л. Г., Зайцева І. О. Оцінка посухо- та зимостійкості деревних екзотів, інтродукованих у степову зону. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. 2008. Вип. 24. С. 104–109.
12. ДСТУ 4180-2003. Карантин рослин. Методи фітопатологічної експертизи. Держспоживстандарт України. Київ, 2004. 18 с.
13. Еволюційна морфологія Magnoliophyta : навч. посіб. / В. А. Баданіна та ін. Київ, 2018. 102 с.
14. Збереження різноманітності рослин окремих регіонів Євразії / С. Я. Діденко та ін. *Фундаментальні та прикладні аспекти інтродукції і збереження рослин у Національному ботанічному саду ім. М. М. Гришка НАН України : монографія* / за ред. Н. В. Заіменко. Київ, 2022. С. 73.
15. Зеленський М. Н. Нормативи для таксації деревини амурського коркового дерева на Поділлі. *Науковий вісник УкрДЛТУ*. 1999. Вип. 9.9. С. 67–72.
16. Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин. І. М. Зиман та ін. Ужгород, 2004. 156 с.
17. Інвазійні та потенційно інвазійні види дендрофлори в Ботанічному саду Дніпровського національного університету / А. Кабар та ін. *Матеріали XV З'їзду Українського ботанічного товариства* (м. Івано-Франківськ, 30 верес. — 4 жовт. 2024 р.). Одеса, 2024. С. 232.
18. Касаева М. А. О зимостойкости экзотов в Киеве. *Бюллетень Главного ботанического сада* / под ред. Н. В. Цицина. Москва, 1960. Вып. 37. С. 19–25.

19. *Каталог растений Ботанического сада Днепропетровского национального университета имени Олеся Гончара* / В. Ф. Опанасенко и др. Днепропетровск, 2015. 228 с.
20. *Каталог рослин Криворізького ботанічного саду: довідковий посібник* / за ред. Л. І. Бойко та ін. Київ, 2000. 164 с.
21. *Каталог рослин Центрального ботанічного саду ім. М. М. Гришка* / заг. ред. М. А. Кохно. Київ, 1997. 437 с.
22. Кібкало В. О. Інтродукція рослин у Краснокутському дендропарку. *Інтродукція деревних та чагарникових рослин в Україні: засідання ради ботанічних садів України, присвяченого 200-річчю Краснокутського дендропарку (колишнього Основ'янського акліматизаційного саду Каразіних)*, Краснокутськ, Україна. С. 81–103.
23. *Колекція деревних рослин Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна: путівник-довідник* / З. Г. Бонюк та ін. ; за ред. З. Г. Бонюк, О. В. Палагечі. Київ, 2023. 384с.
24. Конякін С., Бурда Р., Буджак В. Чи потрібен український протокол експертизи впливу на довкілля чужорідних інвазійних видів судинних рослин? *Синантропізація рослинного покриву України : зб. наук. ст. IV Всеукр. наук. конф. (м. Київ — м. Біла Церква, 11–12 верес. 2024 р.)*. Київ, 2024. С. 76-80.
25. Кохно Н.А., Курдюк А.М. Теоретические основы и опыт интродукции древесных растений в Украине. Київ, 1994. 187 с.
26. Кучма В. М. Визрівання деревини — один із показників морозостійкості інтродукованих рослин. *Питання біоіндикації та екології*. 2012. Вип. 17(2). С. 53–59.
27. *Лабораторні і польові методи визначення морозостійкості плодових порід і культур : метод. рек.* / М. О. Бублик та ін. Інститут садівництва НААН, 2013. 26 с.
28. Левон В. Ф., Скрипченко Н. В., Горбенко Н. Є. Сезонна динаміка вмісту антоціанів у деревних плодових ліанах. *Scientific Bulletin of UNFU*. 2020. Т.

- 30, № 5. С. 15–19. DOI: <https://doi.org/10.36930/40300502>.
- 29.Літвіненко С. Г. Еколого-біологічні основи інтродукції покритонасінних деревних рослин атлантично-північноамериканської флористичної області у Північній Буковині: дис. ... канд. біол. наук: 03.00.05 / Чернівецький держ. ун-т ім. Ю.Федьковича. Чернівці, 2000. 286с.
 - 30.Літвіненко С. Г. Особливості органогенезу генеративних пагонів у бруньках відновлення північноамериканських деревних інтродуцентів в умовах Буковини. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2016. Вип. 26(3). С. 118–121.
 - 31.Логинов Б. И., Гордиенко М. И. *Опыт выращивания культур бархата амурского*. Москва, 1976.
 - 32.Мазепа М. Г., Артемовська Д. В., Ган Т. В. Залежність показника життєздатності інтродукованих рослин в міському середовищі від співвідношення суми розчинних цукрів та крохмалю. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2006. Вип. 16(4). С. 256–259.
 - 33.Марчишин С. М., Сіра Л. М., Челін Н. В. Мофолого-анатомічне дослідження листя та плодів любистку лікарського (*Levisticum officinale* Koch.). *Фармацевтичний журнал*. 2011. № 1. С. 93–97.
 - 34.Медведєв В. А., Ільєнко О. О. Підсумки інтродукції деревних декоративних рослин у рівнинно-пейзажний район дендропарку «Тростянець». *Plant Introduction*. 2012. № 1. С. 78–93.
 - 35.Меженський В. М. Уніфікування шкал оцінок, що застосовуються при інтродукції деревних рослин. *Інтродукція рослин*. 2007. № 4. С. 26–37.
 - 36.Мельник Р. П. Бархат амурський. *Велика українська енциклопедія*. 2025. URL: https://vue.gov.ua/Бархат_амурський (дата звернення: 20.12.2025).
 - 37.Новіков, А., & Барабаш-Красни, Б. Сучасна систематика рослин. Загальні питання: навч. посіб. Львів. 2015. 686 с.
 - 38.Особливості морфології плодів та насіння *Tetradium daniellii* (Benn.) T.G. Hartley (Rutaceae Juss.) / О. Паращук та ін. *Об'єкти природно-заповідного фонду України: сучасний стан та шляхи забезпечення ефективної їх*

- діяльності : матеріали Всеукр. наук.-практ. конф., м. Канів., 27–28 черв.–1 жовт., 2024 р. Канів, 2024. С. 119–123. URL: <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:273737626> (дата звернення: 04.03.2026).
- 39.Паращук О. А. *Tetradium* Lour. (Rutaceae Juss.) в дендрологічних колекціях та потенціал роду для культивування. *Біорізноманіття, екологія та експериментальна біологія*. 2025b. Т. 27. № 1. С. 6–21. DOI: <https://doi.org/10.34142/2708-5848.2025.27.1.01>.
- 40.Паращук О. А. Морфолого-анатомічна характеристика листків *Tetradium daniellii* (Benn.). *Традиційні та інноваційні підходи до наукових досліджень* : зб. наук. пр. з матеріалами X Міжнар. наук. конф., м. Луцьк, 26 груд., 2025 р. Вінниця, 2025а. С. 253–255. DOI [10.62731/mcnd-26.12.2025](https://doi.org/10.62731/mcnd-26.12.2025)
- 41.Паращук О. А. Особливості онтоморфогенезу *Tetradium daniellii* (Benn.). *PLANTA+*. *Наука, практика та освіта* : матеріали VI наук.-практ. конф. з міжнар. участю., м. Київ, 23 січ., 2026 р. Київ, 2026. Т. 1. С. 16–19.
- 42.Паращук О. А., Кругляк Ю. М. Комплексна оцінка посухостійкості видів деревних рослин родини Rutaceae Juss. у дендрарії Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України. *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи)*. 2025. Т. 17, № 3. С. 397–410. DOI: <https://doi.org/10.31861/biosystems2025.03.397>
- 43.Паращук О., Левон В. Вміст антоціанів та флавонолів у листі представників родини Rutaceae Juss як маркери стресостійкості. *Journal of Native and Alien Plant Studies*. 2025. № 21. С. 187–200. DOI: <https://doi.org/10.37555/2707-3114.21.2025.346435>
- 44.Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. 4-е изд., перераб. и доп. Москва, 1988. 271 с.
- 45.Петренко З. А. Посухостійкість видів роду *Allium* L. в умовах дендрологічного парку «Асканія-Нова». *Вісті біосферного заповідника «Асканія-Нова»*. 2015. Т. 17. С. 86–92.

- 46.Півошенко І. М. Клімат Вінницької області. Вінниця: Віноблдрукарня, 1997. 240 с.
- 47.Попова О. М. Фармацевтична ботаніка : термінологічний словник для здобувачів другого (магістерського) рівня вищої освіти спеціальності 226 «Фармація, промислова фармація». Одеса, 2024. 124 с.
- 48.Про затвердження Переліку інвазійних видів рослин на території Черкаської області та Положення про нього : рішення Черкаської обласної ради від 10 верес. 2021 р. № 8-34/VIII / Черкаська обласна рада. URL: <https://cherkasyrada.gov.ua/> (дата звернення: 07.03.2026).
- 49.*Радіація і вторинний метаболізм рослин* : монографія / Ю. В. Шиліна та ін. Київ, 2019. 130 с.
- 50.Рубіс В. Л., Галкін С. І., Бойко Н. С. Становлення та розвиток дендрологічної колекції державного дендрологічного парку "Олександрія" НАН України. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2014. Вип. 24(4). С. 139–148.
- 51.Рубцов Л. И. Деревья и кустарники. Покрытосеменные. Справочник. Киев, 1974. 624 с.
- 52.Рудюк М. П. Використання бархата амурського (*Phellodendron amurense* Rupr.) в озелененні м. Вінниця: Кваліфікаційна робота бакалавра:206 / ВНАУ. Вінниця, 2018
- 53.Селянинов Г. Т. О сельскохозяйственной оценке климата. *Труды по сельскохозяйственной метеорологии*. 1928. Вып. 20. С. 165–177.
- 54.Словник української ботанічної термінології / Д. М. Гродзинський, Л. О. Симоненко. Київ, 2012. С. 225.
- 55.Слюсар С. І., Кузнецов С. І. Інтродукція таксодієвих (*Taxodiaceae* F. W. Neger) в Лісостепу України. Київ, 2008. С. 83–87.
- 56.Собко В. Г., Гапоненко М. Б.Інтродукція рідкісних і зникаючих рослин флори України. Київ, 1996. С. 283.
- 57.Спрягайло О. В. Культивована дендрофлора Середнього Подніпров'я та перспективи її оптимізації : дис. ... канд. біол. наук : 03.00.05. Київ, 2013. С.

295.

- 58.Спрягайло О. В. Репродуктивна здатність видів культивованої дендрофлори Середнього Подніпров'я. *Біологічний вісник Мелітопольського ДПУ ім. Б. Хмельницького*. 2012. № 3. С. 90–95.
- 59.Спрягайло О. В., Спрягайло О. А. Потенційно інвазійні види культивованої дендрофлори Середнього Подніпров'я як загроза біорізноманіттю. *Збереження біорізноманіття в контексті сталого розвитку : матеріали конф.* (Черкаси, 8–9 жовт. 2015 р.). Черкаси, 2015. С. 143–145.
- 60.Сучасний стан бархату амурського (*Phellodendron amurense*) у природних екосистемах заповідника «Дніпровсько-Орільський» / К. М. Божко та ін. *Збірник наукових праць ДДТУ*. 2025. Vol. 1. № 46. С. 196–205. DOI: <https://doi.org/10.31319/2519-2884.46.2025.23>.
- 61.Сучасні методи в алелопатичних дослідженнях : метод. посіб. / за заг. ред. Н. В. Заїменко. Київ : Ліра-К, 2021. 200 с.
- 62.Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Ленинград, 1978. 248 с
- 63.Темпи натуралізації трав'яних інтродуцентів у ботанічному розсаднику Уманського національного університету садівництва (Черкаська область) / О. І. Шиндер та ін. *Синантропізація рослинного покриву України : зб. наук. ст. IV Всеукр. наук. конф. (м. Київ — м. Біла Церква, 11–12 верес. 2024 р.)*. 2024. С. 164–168. URL: <https://lib.udau.edu.ua/handle/123456789/10473> (дата звернення: 02.03.2026).
- 64.Фізіологія рослин : навч. посіб. / С. В. Прилуцька та ін. Київ : НУБіП України, 2023. 224 с.
- 65.Флора Таджикской ССР : в 6 т. Ленинград : Наука, 1981. 727 с.
- 66.Центральна геофізична обсерваторія імені Бориса Срезневського. 2026. URL: <https://www.cgo-sreznevskiy.kyiv.ua/uk/> (дата звернення: 21.03.2026).
- 67.Шевчик В. Л., Продченко А. Л. Самосівне відновлення деяких дерев-екзотів у ценозах Канівського заповідника. *Заповідна справа в Україні*. 2001. Т. 7. вип. 1. С. 20.

- 68.Шиндер О. І., Дойко Н. М. Спонтанна флора Державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України (м. Біла Церква, Київська область). *Actual problems of natural sciences: modern scientific discussions: Collective monograph* / ed. by Z. Litwińczuk. Riga : Baltija Publishing, 2020. P. 420–460. DOI: <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-025-4-20>.
- 69.Шоль Г. Н. Потенційно інвазійні адвентивні види в урбанофлорі Кривого Рогу. *Рослини та урбанізація*: мат. VII Міжн. наук.-практ. конф., м. Дніпро, 3 березня., 2018р. Дніпро, 2018. С. 29–31.
- 70.Юрків З. М. Поширення бархата амурського у лісових насадженнях України. *Науковий вісник УкрДЛТУ*. 2004. Вип. 14(6). С. 180–184. URL: https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2004/14_6/36.pdf
- 71.Юрків З. М. Фенологічні ритми та особливості плодоношення бархата амурського. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2008. Вип. 18(7). С. 118–123. URL: https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2008/18_7/118_Jurkiw_18_7.pdf
- 72.Юрків З. М., Дебринюк Ю. М. Особливості росту оксамитника амурського у чистих і мішаних насадженнях Західного Лісостепу України. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2013. Вип. 23(6). С. 77–83. URL: https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2013/23_6/16.pdf
- 73.Ягниченко Н. М. Разведение бархата амурского в Украинской ССР. *Научные труды Киевского лесохозяйственного института*. 1953. Т. 2. С. 68–102.
- 74.A dataset of Liaoning soil species based on the Second National Soil Survey / Zheng L. et al. *China Scientific Data*. 2023. DOI: <https://doi.org/10.11922/11-6035.csd.2023.0107.zh>
- 75.A new subfamily classification of the Citrus family (Rutaceae) based on six nuclear and plastid markers / M. S. Appelhans et al. *Taxon*. 2021. Vol. 70. № 5. P. 1035–1061. DOI: <https://doi.org/10.1002/tax.12543>
- 76.A revision of *Phellodendron* (Rutaceae) / J. Ma et al. *Edinburgh Journal of Botany*. 2006. Vol. 63, № 2–3. P. 131–151. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960428606000515>
- 77.Activation of secondary metabolism in citrus plants is associated to sensitivity to

- combined drought and high temperatures / S. I. Zandalinas et al. *Front. Plant Sci.* 2017. Vol. 7. Art. 1954. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01954>.
78. Alkaloids and limonoids of *Tetradium trichotomum*: chemotaxonomic significance / A. Quader et al. *Biochemical Systematics and Ecology*. 1990. Vol. 18. № 4. P. 251–252. DOI: [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(90\)90069-R](https://doi.org/10.1016/0305-1978(90)90069-R)
79. Alkamides in *Zanthoxylum* species: Phytochemical profiles and local anesthetic activities / I.-C. Lu et al. *International Journal of Molecular Sciences*. 2024. Vol. 25(22). P. 12228. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms252212228>
80. Alsaadi J. H. H. Isolation, purification and identification of active chemical compound Lup-20(29)-ene-3, 28-diol (Betulin) from *Tetradium daniellii* leaves and study the hypoglycemic effect on rabbits. *University of Thi-Qar Journal of Science*. 2016. Vol. 6, № 1. P. 54–61. DOI: <https://doi.org/10.32792/utq/utjsci/v6i1.45>
81. Ambrose J. D., Kevan P. G., Gadawski R. M. Hop tree (*Ptelea trifoliata*) in Canada: population and reproductive biology of a rare species. *Canadian Journal of Botany*. 1985. Vol. 63. № 11. P. 1928–1935. DOI: <https://doi.org/10.1139/b85-272>
82. Analysis of a near telomere-to-telomere genome of *Phellodendron amurense* reveals insights into berberine biosynthesis / S. Chen et al. *Nature Communications*. 2025. Vol. 16. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-025-66357-9>
83. Analysis of secreted nectar volume, sugar and amino acid content in male and female flower of *Evodia daniellii* Hemsl / M. S. Kim et al. *Journal of Korean Forest Society*. 2014. Vol. 103, № 1. P. 43–50. DOI: <https://doi.org/10.14578/jkfs.2014.103.1.43>
84. Antifungal constituents of northern prickly ash, *Zanthoxylum americanum* Mill / N. F. A. Bafi-Yeboah et al. *Phytomedicine*. 2005. Vol. 12. № 5. P. 370–377. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2003.12.005>
85. Assessment of variability among molecular and morphological characters of several wild Rutaceae species / K. Budiarto et al. 2024. DOI: <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4624814/v1>

86. Atlas of relations between climatic parameters and distributions of important trees and shrubs in North America—Revisions for all taxa from the United States and Canada and new taxa from the western United States / Thompson R. S. et al. *U.S. Geological Survey Professional Paper 1650–G*. 2015. URL: https://pubs.usgs.gov/pp/p1650-g/individual_taxa/ (access date: 16.03.2026).
87. Bafi-Yebo N. F. A. Phytochemical & pharmacological properties of northern prickly ash, *Zanthoxylum americanum* Mill. (Rutaceae) : M.Sc. thesis in Biology. – Ottawa : University of Ottawa, 2003. – 134 p. – URL: <https://ruor.uottawa.ca/items/972646f2-c18b-4a55-9625-eb34e35570f1>.
88. Bailey L.H. Manual of cultivated plants most commonly grown in the continental United States and Canada. *New York : Macmillan. 1949. P.1128*.
89. Bailey V. L. Revision of the genus *Ptelea* (Rutaceae). *Brittonia*. 1962. Vol. 14. P. 1–45.
90. Bangerth F. Abscission and thinning of young fruit and thier regulation by plant hormones and bioregulators. *Plant Growth Regulation*. 2000. Vol. 31. P. 43–59. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1006398513703>.
91. Barton K. E. The ontogenetic dimension of plant functional ecology. *Functional Ecology*. 2023. Vol. 38. № 1. P. 17–32. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14464>
92. Beurton C. Gynoecium and perianth in *Zanthoxylum* s.l. (Rutaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 1994. Vol. 189. P. 165–191. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00939724>
93. Bioactive potential of *Ptelea trifoliata* flower extracts: Antioxidant, enzyme-modulating, and wound healing activities with possible biomedical and dermal applications / P. Kuhn et al. *Applied Sciences*. 2026. Vol. 16. № 1. P. 88. DOI: <https://doi.org/10.3390/app16010088>.
94. Bobbitt Z. *Welch's t-test: When to Use it + Examples*. *Statology*, 2020. URL: <https://www.statology.org/welchs-t-test/> (date of access: 28.01.2026).
95. Bonner F. T. *Zanthoxylum* L., prickly-ash. *Seeds of woody plants in the United*

- States* / C. S. Schopmeyer. Washington, DC : USDA Forest Service, 1974. P. 859–861. (Agric. Handbk. ; 450).
96. Brassinosteroids alleviate cadmium phytotoxicity by minimizing oxidative stress in grape seedlings: Toward regulating the ascorbate-glutathione cycle / B.-B. Li et al. *Scientia Horticulturae*. 2022. Vol. 299. Art. 111002. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111002>.
 97. Brassinosteroids mediate the effect of high temperature during anthesis on the pistil activity of photo-thermosensitive genetic male-sterile rice lines / J. Chen et al. *The Crop Journal*. 2021. Vol. 9, Issue 1. P. 109–119. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.07.001>
 98. Breen P. *Tetradium daniellii*. *Landscape Plants*. Oregon State University. URL: <https://landscapeplants.oregonstate.edu/plants/tetradium-daniellii>
 99. Brückner C. Fruchtanatomische Studien an *Dictamnus albus* L., *Zanthoxylum simulans* Hance, *Ptelea trifoliata* L. und *Ruta graveolens* L. (Rutaceae). *Feddes Repertorium*. 1991. Vol. 102. P. 541–570.
 100. Burda R. I., Koniakin S. N. The non-native woody species of the flora of Ukraine: Introduction, naturalization and invasion. *Biosystems Diversity*. 2019. Vol. 27(3). P. 276–290.
 101. Call V. B., Dilcher D. L. Fossil *Ptelea* samaras (Rutaceae) in North America. *American Journal of Botany*. 1995. Vol. 82(8). P. 1069–1073. DOI: <http://doi.org/10.2307/2446237>
 102. Carbon dioxide enrichment and brassinosteroid pretreatment alleviate chlorpyrifos phytotoxicity under suboptimal light and temperature conditions in tomato / L. Sun et al. *Scientia Horticulturae*. 2015. Vol. 192. P. 256–263. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.06.022>
 103. Change patterns of understory vegetation diversity and rhizosphere soil microbial community structure in a chronosequence of *Phellodendron chinense* plantations / C. Xie et al. *Forests*. 2025. Vol. 16. № 8. Art. 1298. DOI: <https://doi.org/10.3390/f16081298>.

104. Chemical composition and antifungal activity of *Zanthoxylum armatum* fruit essential oil against *Phytophthora capsici* / J. Yang et al. *Molecules*. 2022. Vol. 27. Art. 8636. DOI: <https://doi.org/10.3390/molecules27238636>
105. Chemical composition and anti-inflammatory effect of *Phellodendron amurense* Rupr. stem bark extract / S.-E. Erhan et al. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. 2023. Vol. 51. № 3. Art. 13306. URL: <https://doi.org/10.15835/nbha51313306>
106. ClimateCharts.net – an interactive climate analysis web platform / Zepner L. et al. *International Journal of Digital Earth*. 2020. DOI: <https://doi.org/10.1080/17538947.2020.1829112>
107. Coder K. D. Hoptree/Wafer-Ash *Ptelea trifoliata* : The Flat Citrus. Athens : University of Georgia, 2020. (Publication WSFNR-20-06C). p.16. URL: <https://bugwoodcloud.org/resource/files/18719.pdf> (дата звернення: 16.03.2026).
108. Comparative patterns of physiological responses to cold resistance of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim / S. Liu et al. *Horticultural Science and Technology*. 2023. Vol. 41. P. 508–521. DOI: <https://doi.org/10.7235/HORT.20230044>
109. Comparison of cadmium and copper effect on phenolic metabolism, mineral nutrients and stress-related parameters in *Matricaria chamomilla* plants / J. Kováčik et al. *Plant Soil*. 2009. Vol. 320. P. 231–242. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9889-0>.
110. Constituents from the leaves of *Phellodendron amurense* and their antioxidant activity / C.-H. Leu et al. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin*. 2006. Vol. 54, № 9. P. 1308–1311. DOI: <https://doi.org/10.1248/cpb.54.1308>.
111. Constituents of the fruits and leaves of *Euodia daniellii* / S. W. Yoo et al. *Archives of Pharmacal Research*. 2002. Vol. 25. № 6. P. 824–830. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02976999>
112. Coumarins and alkaloids from *Ptelea trifoliata* ssp. *pallida* var. *confinis* / K. Szendrei et al. *Lloydia*. 1973. Vol. 36(3). P. 333–337.

113. Dan Hu, Hao Gao, Xin-sheng Yao. 1.18 - Biosynthesis of triterpenoid natural products. *Comprehensive Natural Products III*. Elsevier. 2020. P. 577–612. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409547-2.14678-5>
114. *Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum [Dataset]* / A. E. Zanne et al. *Dryad*. 2009. DOI: <https://doi.org/10.5061/dryad.234>.
115. Dietz K. J., Zörb C., Geilfus C. M. Drought and crop yield. *Plant Biology*. 2021. Vol. 23. № 5. P. 881–893. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.13304>.
116. Dirr M. A. *Manual of woody landscape plants: Their identification, ornamental characteristics, culture, propagation and uses*. 5th ed. Stipes Publishing, 1998. 1225 p.
117. Drought responses and adaptation in plants differing in life-form / M. M. Nour et al. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2024. Vol. 12. № 14. DOI: <https://doi.org/10.3389/fevo.2024.1452427>.
118. Drought stress drives sex-specific differences in plant resistance / F. He et al. *Science of the Total Environment*. 2022. Vol. 845. Art. 157171. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157171>.
119. Dziuk P. M. *Zanthoxylum americanum* (Prickly Ash). Minnesota Wildflowers: a field guide to the flora of Minnesota. URL: <https://www.minnesotawildflowers.info/shrub/prickly-ash> (дата звернення: 02.02.2026).
120. Earliest fossil record of the genus *Tetradium* (Rutaceae) in Asia: implications for its evolution and palaeoecology. / L.-L. Huang et al. *Papers in Palaeontology*. 2021. P. 1–10. DOI: <https://doi.org/10.1002/spp2.1394>
121. Ecosostenibile. *Zanthoxylum americanum*. Antropocene.it. 2023. URL: <https://antropocene.it/en/2023/03/16/zanthoxylum-americanum-2/> (дата звернення: 16.03.2026).
122. Effect of enhanced ultraviolet-B on allelopathic potential of *Zanthoxylum bungeanum* / H. Li et al. *Scientia Horticulturae*. 2009. Vol. 119, № 3. P. 310–314. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.08.010>.

123. Effects of four soil types on growth responses and nutrient stoichiometry in *Phellodendron chinense* seedlings / Ren H., et al. *Forestry Studies*. 2023. Vol. 79, № 1. P. 105–119. DOI: <https://doi.org/10.2478/fsmu-2023-0015>
124. EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization). *EPPO Global Database*. 2026. URL: <https://gd.eppo.int> (дата звернення: 08.03.2026).
125. Ethnopharmacology, Phytochemistry and Pharmacological Properties of *Cortex Phellodendri Chinensis*: A Comprehensive Review / X. Wang et al. *American Journal of Medicinal Chemistry*. 2020. P. 1–24. DOI: <https://doi.org/10.31487/j.AJMC.2020.01.02>.
126. *Euodia daniellii* Hemsl. Extract and Its Active Component Hesperidin Accelerate Cutaneous Wound Healing via Activation of Wnt/ β -Catenin Signaling Pathway. /M. Yoon et al. *Molecules*. 2022. Vol. 27. Article 7134. <https://doi.org/10.3390/molecules27207134>
127. Exogenous brassinosteroids increase lead stress tolerance in seed germination and seedling growth of *Brassica juncea* L. / T. F. S. N. Soares et al. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2020. Vol. 193. Art. 110296. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110296>.
128. Factors of Soil Formation / Rural Development Administration. *Korean Soil Information System (ASIS)*. URL: <https://soil.rda.go.kr/eng/soils/factors.do> (access date: 15.03.2026).
129. Fang J. Y., Yoda K. Climate and vegetation in China. III. Water balance and distribution of vegetation. *Ecological Research*. 1990. Vol. 5, № 1. P. 9–23.
130. Fang J., Wang Z., Tang Z. Atlas of Woody Plants in China: Distribution and Climate. Springer, 2011. 1972 p.
131. Farkas Á., Zajác E. Nectar production for the hungarian honey industry. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*. 2007. Vol. 1. № 2. P. 125–151.
132. Fern K. *Temperate Plants Database: Zanthoxylum americanum*. 2026. URL: <https://temperate.theferns.info/plant/zanthoxylum+americanum> (дата звернення:

- 21.03.2026).
133. Flanagan M. Notes on the genus *Tetradium*. *The Plantsman*. 1988. Vol. 10, № 3. P. 167–173.
 134. *Flora Europaea. Volume 1: Lycopodiaceae to Platanaceae* / T. G. Tutin et al. Cambridge University Press, 1964. 464 p. DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.302862>.
 135. Floral aromatics of *Ptelea*: chemical identification and human response. / A. J. Stewart et al. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2021. Vol. 147. № 1. P. 25–34. DOI: <https://doi.org/10.21273/JASHS05119-21>.
 136. Flowering characteristics of *Evodia daniellii* Hemsley and foraging activity of honeybees / J. B. Ryu et al. *Korean Journal of Apiculture*. 2007. Vol. 22. № 2. P. 117–123.
 137. Flowers and climate change: a metabolic perspective / M. Borghi et al. *The New phytologist*. 2019. Vol. 224. № 4. P. 1425–1441. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16031>.
 138. Fraser C. M., Chapple C. The phenylpropanoid pathway in Arabidopsis. *Arabidopsis Book*. 2011. Vol. 9. e0152. DOI: <https://doi.org/10.1199/tab.0152>.
 139. Fuleki T., Francis F. J. Quantitative methods for anthocyanins. 1. Extraction and determination of total anthocyanin in cranberries. *Journal of Food Science*. 1968. Vol. 33, № 1. P. 72–77. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.1968.tb00887.x>
 140. Gao M., Shi J., Kuang F. Soil type dataset of Sichuan based on the Second National Soil Survey. V4. *Science Data Bank*. 2021. URL: <https://cstr.cn/31253.11.sciencedb.j00001.00114> (access date: 16.03.2026).
 141. Genus *Tetradium* L.: A comprehensive review on traditional uses, phytochemistry, and pharmacological activities. *Journal of Ethnopharmacology* / Z. Zhao et al. 2019. Vol. 231. P. 337–354. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jep.2018.11.035>

142. Geochemical characteristics of typical karst soil profiles in Anhui province, Southeastern China / W. Ji et al. *Agronomy*. 2023. Vol. 13. Art. 1067. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy13041067>
143. Globally ecological suitability analysis of *Phellodendron chinense* and *Phellodendron amurense* / Yang L. et al. *Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae*. 2019. Vol. 25, № 24. P. 167–174. DOI: <https://doi.org/10.13422/j.cnki.syfjx.20182491>. URL: <https://link.oversea.cnki.net/doi/10.13422/j.cnki.syfjx.20182491> (access date: 16.03.2026).
144. Google Lens. Google LLC. URL: <https://lens.google> (дата звернення: 08.03.2026).
145. Government of Ontario. *Common hoptree*. 2024. URL: <https://www.ontario.ca/page/common-hoptree> (дата звернення: 02.03.2026)
146. Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*. 1977. Vol. 111, № 982. P. 1169–1194.
147. Groover A. Age-related changes in tree growth and physiology. *eLS. John Wiley & Sons, Ltd.* 2017. P. 1–7. DOI: <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0023924>.
148. Groppo M., Afonso L. F., Pirani J. R. A review of systematics studies in the Citrus family (Rutaceae, Sapindales), with emphasis on American groups. *Brazilian Journal of Botany*. 2022. Vol. 45. P. 181–200. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40415-021-00784-y>
149. Halmágyi L. Nectar secretion of the Korean bee tree (*Evodia daniellii* Hemsl.). *Acta Agronomica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 1975. Vol. 24. P. 389–397.
150. Harris J., Harris M. *Plant Identification Terminology: An Illustrated Glossary*. 2nd ed. Spring Lake, 2001. 216 p.
151. Harrison T. L., Berenbaum M. R. Rutaceae-feeding *Agonopterix* Hübner (Lepidoptera: Elachistidae) in Illinois. *Proceedings of the Entomological Society*

- of Washington*. 2005. Vol. 107. № 1. P. 162–175.
152. Hartley T. G. A revision of the genus *Tetradium* (Rutaceae). *Gardens' Bulletin Singapore*. 1981. Vol. 34. P. 91–131.
 153. Hayes B.. Two oriental exotics—extraordinary nectar producers. *American Bee Journal*. 1977. Vol. 117, № 6. P. 363, 405.
 154. Hybrid capture resolves the phylogeny of *Tetradium* (Rutaceae) and supports the inclusion of a species from Sulawesi. /L.-P Ang et al. *Journal of Systematics and Evolution*. 2024. Vol. 63. P. 416–430. <https://doi.org/10.1111/jse.13127>
 155. Identification and characterization of genetic markers associated with salinity and abiotic stress tolerance in the *Tetradium daniellii* acclimatized in Uzbekistan / M. Mamadjanova et al. *E3S Web of Conferences*. 2024. Vol. 537. Art. 05017. DOI: <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202453705017>
 156. Identifying Genes Associated with Female Flower Development of *Phellodendron amurense* Rupr. Using a Transcriptomics Approach / L. He et al. *Genes*. 2023. Vol. 14. № 3. Art. 661. DOI: <https://doi.org/10.3390/genes14030661>
 157. Immel D. L. Common Prickly Ash *Zanthoxylum americanum* P. Mill. *United States Department of Agriculture Plant Guide. National Plant Data Center*. Washington, DC, 2001. URL: https://plants.usda.gov/DocumentLibrary/plantguide/pdf/pg_zzaam.pdf (access date: 16.03.2026).
 158. iNaturalist. iNaturalist Network. URL: <https://www.inaturalist.org> (дата звернення: 09.06.2026).
 159. Integrated microbiome and metabolomics analysis reveal the relationship between plant-specialized metabolites and microbial community in *Phellodendron amurense* / W. Zhang et al. *Frontiers in Plant Science*. 2024. Vol. 15. Art. 1363063. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1363063>
 160. Interesting and new street tree species for European cities / A. Roloff et al. *Journal of Forest and Landscape Research*. 2018. 3(1). P. 1–7. URL: <https://doi.org/10.13141/jflr.v3i1.1995>
 161. Iowa State University Herbarium. *Puccinia andropogonis* var. *xanthoxyli* (Pk.)

- Arth. 2018. URL:
[https://www.herbarium.iastate.edu/files/fungi/Puccinia%20andropogonis%20var.%20xanthoxyli%20\(Pk.\)%20Arth..pdf](https://www.herbarium.iastate.edu/files/fungi/Puccinia%20andropogonis%20var.%20xanthoxyli%20(Pk.)%20Arth..pdf) (дата звернення: 28.01.2026).
162. Isikov V. P. On susceptibility of *Evodia daniellii* by fall Honey-agaric. *Bulletin Nikitskogo botanicheskogo sada*. 1986. № 61. P. 69–72.
 163. Jeong B. Chemical constituents of *Phellodendron amurense* fruits : dis. ... doctor of pharmacy : Kangwon National University. Chuncheon, 2023. 165 p.
 164. Juvany M., Munné-Bosch S. Sex-related differences in stress tolerance in dioecious plants: A critical appraisal in a physiological context. *Journal of Experimental Botany*. 2015. Vol. 66. № 20. P. 6083–6092. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erv343>.
 165. Keeler H. L. *Our Native Trees and How to Identify Them; a Popular Study of Their Habits and Their Peculiarities*. Scribner, 1902. 32 p. URL: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/23985356>.
 166. Kim Y.-R., Kim G.-C., Nam S.-H. Evaluating the effectiveness of *Phellodendron amurense* ruprecht extract as a natural anti-caries material. *Pharmaceuticals*. 2024. Vol. 17. Art. 603. DOI: <https://doi.org/10.3390/ph17050603>.
 167. Krüssmann G. Manual of cultivated broad-leaved trees and shrubs. Vol. 2: E–Pro. Portland, 1985. 445 p.
 168. Leaf drought and heat tolerance are integrated across three temperate biome types / D. Mitchell et al. *Scientific Reports*. 2025. Vol. 15. Art. 12201. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-025-95623-5>.
 169. Lee D. G., Choi K., Lee S. GC/MS analysis of volatile constituents from woody plants. *CNU Journal of Agricultural Science*. 2011. Vol. 38. № 4. P. 723–730. DOI: <https://doi.org/10.7744/cnujas.2011.38.4.723>
 170. Li M., Wang C. Traditional uses, phytochemistry, pharmacology, pharmacokinetics and toxicology of the fruit of *Tetradium ruticarpum*: A review. *Journal of Ethnopharmacology*. 2020. Vol. 263. Article 113231. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jep.2020.113231>

171. Ma J., Brach A. R. The identity of cultivated *Phellodendron* (Rutaceae) in North America. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*. 2007. Vol. 1, № 1. P. 357–365. URL: <https://www.jstor.org/stable/41971416> (access date: 16.03.2026).
172. MacArthur R. H., Wilson E. O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton : Princeton University Press, 1967. 203 p. URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt19cc1t2> (Accessed 19 Mar. 2026).
173. Marcum P. B. *Phellodendron amurense* (Amur Corktree). Illinois Invasive Species Council — Terrestrial Plant Subcommittee Assessment. *Illinois Natural History Survey*. 2023. URL: <https://dnr.illinois.gov/programs/invasivespeciescouncil/terrestrialplants/terrestrial-plants-committee-assessments.html> (дата звернення: 02.03.2026).
174. Maryland Department of Agriculture. *Weed risk assessment for Tetradium daniellii Benn. (Rutaceae) — Bee bee tree*. 2017. URL: <https://mda.maryland.gov/> (дата звернення: 02.03.2026).
175. Meier U. Growth Stages of Mono- and Dicotyledonous Plants. *BBCH Monograph*. Quedlinburg, 2001. 158 p.
176. *Meteopost: Архів погоди*. URL: <https://meteopost.com/weather/archive/> (дата звернення: 21.03.2026).
177. Monoecious *Phellodendron amurense* Rupr.: Sexual reproduction characteristics / Y. Fan et al. *Chinese Agricultural Science Bulletin*. 2021. Vol. 37, № 15. P. 26–32. DOI: <https://doi.org/10.11924/j.issn.1000-6850.casb2021-0026>
178. Munter D. A. Floral reproduction in northern prickly ash (*Zanthoxylum americanum* Mill., Rutaceae) : Master's thesis : University of Minnesota. University of Minnesota Digital Conservancy, 2015. URL: <https://hdl.handle.net/11299/174811> (дата звернення: 28.02.2026).
179. Munter D. A., Luby J. J., Anderson N. O. Reproductive Biology in Northern Prickly Ash. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2018. Vol. 143. № 1. P. 72–83. DOI: <https://doi.org/10.21273/JASHS04280-17>

180. Mykolaiko I. I. Ontomorfohenesis *Hippophae rhamnoides* L. in Conditions of Right-Bank Forest-Steppe of Ukraine. *Scientific Bulletin of UNFU*. 2017. Vol. 27, № 3. P. 53–56. URL: <https://doi.org/10.15421/40270311>
181. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions / D. M. Richardson et al. *Diversity and Distributions*. 2000. Vol. 6, Iss. 2. P. 93–107. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>.
182. Nurlinda N., Handayani V., Rasyid F. A. Spectrophotometric Determination of Total Flavonoid Content in *Biancaea Sappan* (*Caesalpinia sappan* L.) Leaves. *Jurnal Fitofarmaka Indonesia*. 2021. Vol. 8. № 3. P. 1-4. <https://doi.org/10.33096/jffi.v8i3.712>
183. Nuzhyna N. V., Ivanova I. Y., Gaidarzhy M. M. Introduced plant species in the urban environment under conditions of global warming. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2023. Vol. 14(4). P. 539–545. DOI: <https://doi.org/10.15421/022378>
184. Ornamental perennials in floriculture of Central Ukraine: taxonomic diversity, structural analysis, and naturalization success of alien species / O. Shynder et al. *Plant Introduction*. 2025. № 105/106. P. 60–102. DOI: <https://doi.org/10.46341/PI2025002>.
185. Overhauling the ecotoxicological impact of synthetic pesticides using plants' natural products: a focus on *Zanthoxylum* metabolites / I. U. Okagu et al. *Environ Sci Pollut Res*. 2023. Vol. 30. P. 67997–68021. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-27258-w>
186. Pharmacological activities of *Zanthoxylum* L. plants and its exploitation and utilization / J. Wen et al. *Heliyon*. 2024. Vol. 10. Art. e33207. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e33207>
187. Phylogeny and biogeography of the pantropical genus *Zanthoxylum* and its closest relatives in the proto-Rutaceae group (Rutaceae). / M. S. Appelhans et al. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2018. Vol. 126. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.04.013>

188. Pisos de vegetación de la Sierra de San Pedro Mártir, Baja California, México / M. Peinado et al. *Acta Botánica Mexicana*. 1994. № 29. P. 1–30. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm29.1994.721>
189. PlantFinder. Missouri Botanical Garden. URL: <https://www.missouribotanicalgarden.org/PlantFinder/PlantFinderDetails.aspx?kempercode=m900> (дата звернення: 16.03.2026).
190. Plants of the World Online (POWO). Royal Botanic Gardens, Kew. URL: <https://powo.science.kew.org/> (дата звернення: 19.12.2025).
191. Pokhylchenko O., Gorelov O., Dovhalyuk N. et al. Phenological observations in dendrological collections: motivation for the use of the universal coding “BBCH scale”. *Journal of Native and Alien Plant Studies*. 2024. № 20. P. 176–197. DOI: <https://doi.org/10.37555/2707-3114.20.2024.318688>
192. Protopopova V. V., Shevera M. V. Invasive species in the flora of Ukraine. I. The group of highly active species. *Geo&Bio*. 2019. Vol. 17. P. 116–135. DOI: <https://doi.org/10.15407/gb.2019.17.116>.
193. Rao M. J., Zheng B. The role of polyphenols in abiotic stress tolerance and their antioxidant properties to scavenge reactive oxygen species and free radicals. *Antioxidants*. 2025. Vol. 14(1). Art. 74. DOI: <https://doi.org/10.3390/antiox14010074>
194. Response Mechanism of Plants to Drought Stress / X. Yang et al. *Horticulturae*. 2021. Vol. 7. № 3. Art. 50. DOI: <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>.
195. *Responses of the phenolic compounds of Zea mays under heavy metal stress* / D. Kisa et al. *Appl. Biol. Chem.* 2016. Vol. 59. P. 813–820. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13765-016-0229-9>.
196. Review on chemical constituents and pharmacological activities of genus *Euodia* / X. Xu et al. *Medicinal Plant Biology*. 2025. Vol. 4. Art. e019. DOI: <https://doi.org/10.48130/mpb-0025-0014>
197. Ruprecht F. J. Observations sur la flore de la Sibérie Orientale. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. 1857. Vol. 30. P. 410–425.

198. *Rutaceae. Flora of China* / D. Zhang et al. ; ed. Z. Y. Wu et al. Beijing, 2008. Vol. 11. P. 51–98. URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=10781 (access date: 17.03.2026).
199. Safety studies of Nexrutine, bark extract of *Phellodendron amurense* through repeated oral exposure to rats for 28 days / S. Alam et al. *Heliyon*. 2021. Vol. 7. Art. e07654. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e07654>
200. Screening of endophytic antagonistic bacterium from *Phellodendron amurense* and their biocontrol effects against canker rot / S. Li et al. *The Plant Pathology Journal*. 2019. Vol. 35, № 3. P. 234–242. DOI: <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.09.2018.0187>.
201. Scriber J. M., Dowell R. V. Host plant suitability and a test of the feeding specialization hypothesis using *Papilio cresphontes* (Lepidoptera: Papilionidae). *The Great Lakes Entomologist*. 1991. Vol. 24. № 1. Art. 5. DOI: <https://doi.org/10.22543/0090-0222.1726>.
202. Servicio Meteorológico Nacional de México. Normales climatológicas (1971–2000): Estación 2064 Santo Domingo (Ensenada, Baja California). *CONAGUA*. México, 2026. URL: https://smn.conagua.gob.mx/tools/RECURSOS/Normales_Climatologicas/Mensuales/bc/mes02064.txt (access date: 16.03.2026).
203. Setzer W. N., Satyal P. Essential oil compositions of male and female flowers of *Ptelea trifoliata*. *American Journal of Essential Oils and Natural Products*. 2019. Vol. 7(4). P. 18–22.
204. Sex-related adaptive responses to interaction of drought and salinity in *Populus yunnanensis* / L. Chen et al. *Plant, Cell & Environment*. 2010. Vol. 33. № 10. P. 1767–1778. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02182.x>.
205. Skornia E., Yang M. M., Applequist W. Phenetic analyses and revised classification of the *Ptelea trifoliata* complex (Rutaceae). *Western North American Naturalist*. 2015. Vol. 75(4). P. 406–428. DOI: <http://dx.doi.org/10.3398/064.075.0401>

206. Spermidine and brassinosteroid regulate root anatomical structure, photosynthetic traits and antioxidant defense systems to alleviate waterlogging stress in maize seedlings / A. Salah et al. *South African Journal of Botany*. 2022. Vol. 144. P. 389–402. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2021.08.012>
207. Steinberg K. M., Satyal P., Setzer W. N. Bark essential oils of *Zanthoxylum clava-herculis* and *Ptelea trifoliata*: Enantiomeric distribution of monoterpenoids. *Natural Product Communications*. 2017. Vol. 12(6). P. 961–963. DOI: <https://doi.org/10.1177/1934578X1701200632>
208. Stewart A. J. Horticultural and ecophysiological studies of *Ptelea trifoliata* and *Ptelea crenulata*. Diss. ... PhD: Horticulture / Iowa State University. Ames, Iowa, 2021. 128 p.
209. Stewart T. A. J., O’Neal M. E., Graves W. R. Insect floral visitors of *Ptelea trifoliata* (Rutaceae) in Iowa, United States. *Annals of the Entomological Society of America*. 2022. Vol. 115. № 5. P. 378–386. URL: <https://doi.org/10.1093/aesa/saac012>
210. Stomatal responses to drought stress / H. Pirasteh-Anosheh et al. *Water Stress and Crop Plants* / ed. P. Ahmad. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781119054450.ch3>.
211. Sun Y., Lenon G. B., Yang A. W. H. *Phellodendri Cortex*: A phytochemical, pharmacological, and pharmacokinetic review. *evidence-based complementary and alternative medicine*. 2019. Vol. 2019. Art. 7621929. DOI: <https://doi.org/10.1155/2019/7621929>.
212. Swearingen J., Barger C. *Invasive Plant Atlas of the United States*. University of Georgia Center for Invasive Species and Ecosystem Health, 2016. URL: <http://www.invasiveplantatlas.org/> (дата звернення: 02.03.2026).
213. Takaku S., Setzer W. N. Chemical composition of the leaf essential oil of *Ptelea trifoliata*. *Journal of Essential Oil-Bearing Plants*. 2007. Vol. 10(2). P. 104–108. DOI: <https://doi.org/10.1080/0972060X.2007.10643527>

214. *Tetradium daniellii* in Glendoick Garden Centre in Perth, Scotland, United Kingdom. *Monumental trees*. URL: <https://www.monumentaltrees.com> (дата звернення: 07.02.2025).
215. *Tetradium daniellii*. *Climate Assessment Tool*. Botanic Gardens Conservation International. 2026. URL: <https://cat.bgci.org/>. (дата звернення: 15.05.2026).
216. *Tetradium daniellii*. *Plant Toolbox*. NC State University. URL: <https://plants.ces.ncsu.edu/plants/tetradium-daniellii/>
217. *Tetradium daniellii*. *RHS Gardening*. Royal Horticultural Society. URL: <https://www.rhs.org.uk/plants/19630/tetradium-daniellii/details>
218. The biochemical of *Tetradium*, *Euodia* and *Melicope* and their significance in the Rutaceae / K. M. Ng et al. *Biochemical Systematics and Ecology*. 1987. Vol. 15. № 5. P. 587–593. DOI: [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(87\)90110-4](https://doi.org/10.1016/0305-1978(87)90110-4)
219. The disease resistance potential of *Trichoderma asperellum* T-Pa2 isolated from *Phellodendron amurense* rhizosphere soil / Z. Yu et al. *Journal of Forestry Research*. 2022. Vol. 33. P. 321–331. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01332-w>.
220. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. X : Flowering Plants. Eudicots / ed. K. Kubitzki. Berlin, 2011. 509 p. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-14397-7>
221. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns / R. J. Mitchell et al. *Functional Ecology*. 2004. Vol. 18. P. 116–124. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2004.00812.x>
222. The quantified and major influencing factors on spatial distribution of soil organic matter in provincial-scale farmland / X. Zhao et al. *Applied Sciences*. 2023. Vol. 13. № 6. Art. 3738. DOI: <https://doi.org/10.3390/app13063738>
223. The response of nutrient cycle, microbial community abundance and metabolic function to nitrogen fertilizer in rhizosphere soil of *Phellodendron chinense* Schneid seedlings / Y. Gu et al. *Frontiers in Microbiology*. 2023. Vol. 14. Art. 1302775. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1302775>
224. The station of the hoptree (*Ptelea trifoliata* L. ssp. *trifoliata*) in the forests of the

- Wyszków Forest District / M. Ciosek et al. *Forest Research Papers*. 2015. Vol. 76, № 1. P. 37–41. DOI: <https://doi.org/10.1515/frp-2015-0003>.
225. The Woody Plant Seed Manual / F. T. Bonner et al. *U.S. Department of Agriculture, Forest Service*. 2008. 1223 p.
226. Thornthwaite C. W. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*. 1948. Vol. 38, № 1. P. 55–94.
227. Toxicity and repellency of essential oil from *Evodia lenticellata* Huang fruits and its major monoterpenes against three stored-product insects / J. Q. Cao et al. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2018. Vol. 160. P. 342–348. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.05.054>
228. Traditional Chinese medicine *Euodiae* fructus: botany, traditional use, phytochemistry, pharmacology, toxicity and quality control / S.-J. Xiao et al. *Natural Products and Bioprospecting*. 2023. Vol. 13. № 6. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13659-023-00369-0>
229. Trees and shrubs online. *International Dendrology Society*. URL: <https://www.treesandshrubsonline.org/> (дата звернення: 03.02.2025).
230. UkrBIN: National Network on Biodiversity Information. URL: <http://www.ukrbin.com> (дата звернення: 08.03.2026).
231. Upson T. 780. *Tetradium daniellii*. *Curtis's Botanical Magazine*. 2014. Vol. 31. P. 48–57. DOI: <https://doi.org/10.1111/curt.12060>
232. Van den Berk Nurseries. *Zanthoxylum americanum*. URL: <https://www.vdberk.com/trees/zanthoxylum-americanum/> (дата звернення: 27.01.2026).
233. Vincent M. A. *Tetradium daniellii* (Korean *Evodia*; *Rutaceae*) as an escape in North America. *The Michigan Botanist*. 2004. Vol. 43, № 1. P. 21–43. DOI: <http://hdl.handle.net/2027/spo.0497763.0043.105>
234. Vines R. A. Trees, shrubs, and woody vines of the Southwest. Austin : University of Texas Press, 1960. 1104 p.
235. Virginia Tech Dendrology. *Zanthoxylum americanum* Mill. Б. p. URL:

- <https://dendro.cnre.vt.edu/dendrology/syllabus/factsheet.cfm?ID=1107> (дата звернення: 28.01.2026).
236. Weed Alert. *Phellodendron amurense*. *Invasive.org* : Center for Invasive Species and Ecosystem Health, 2009. URL: <https://www.invasive.org/gist/alert/alrtphel.html> (дата звернення: 02.03.2026).
237. Weikert S. *The Invasive Amur Corktree*. Penn State Extension, 2024. URL: <https://extension.psu.edu/the-invasive-amur-corktree> (дата звернення: 02.03.2026).
238. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated / M. Kottek et al. *Meteorol. Z.* 2006. Vol. 15. P. 259–263. DOI: <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
239. *Zanthoxylum* species: A review of traditional uses, phytochemistry and pharmacology in relation to cancer, infectious diseases and sickle cell anemia / I. U. Okagu et al. *Frontiers in Pharmacology*. 2021. Vol. 12. Art. 713090. DOI: <https://doi.org/10.3389/fphar.2021.713090>
240. Zhou Q., Bertin R. I., Fu D. Gender dimorphism in *Tetradium daniellii* (Rutaceae): floral biology, gametogenesis, and sexual system evolution. *International Journal of Plant Sciences*. 2006. Vol. 167. № 2. P. 201–212. DOI: <https://doi.org/10.1086/498352>
241. Zhou Q., Wang Y., Jin X. Ontogeny of floral organs and morphology of floral apex in *Phellodendron amurense* (Rutaceae). *Australian Journal of Botany*. 2002. Vol. 50, № 6. P. 633–644. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT02015>

Додаток А.

Узагальнена таблиця кліматичних параметрів природніх ареалів видів

№	Кліматичний параметр	<i>Tetradium daniellii</i> [3]	<i>Phello-dendron amurense</i> [3]	<i>Phello-dendron chinense</i> [3; 4; 5]	<i>Ptelea trifoliata</i> [2]	<i>Ptelea crenulata</i> [2]	<i>Ptelea aptera</i> [1]	<i>Zanthoxylum americanum</i> [2]
1	Максимальна температура, °C	+35,1	+35,1	+30,3	+41	+44	+45 (екстремум серпень)	+40
2	Температура найтеплішого місяця, °C	+24,4 (9,8...29,1)	+23,3 (17,7...28,9)	+25,2 (13,3...29,8)	+20...+30	+21...+28	+23...+24 (липень–серпень)	+20...28
3	Температура найхолоднішого місяця, °C	–1,3 (–12,3...10,5)	– 9,6 (–26,4...13,2)	+4.5 (–4,2...12,3)	– 15 ...+5	+2...+9	+14 (січень–грудень, середня)	– 20...+2 °C
4	Мінімальна температура, °C	–28,1	–33,7	–23...–28	–32	–17	–5 (січень 1964, екстр.)	–42

Продовження додатку А

5	Середньорічна температура, °C	12,2 (0,9...17,6)	7,9 (-2,9... 21,1)	15,3 (6,2...21,3)	+5...+15	+11...+18	~ +18,4	+4...+12
6	Сума активних температур (> +5 °C), °C·днів	3929– 5926**	2232– 5495**	5562– 6047**	2000– 6500	2800– 4500	~ 4950*	1800–3900
7	Річна кількість опадів, мм	806 (341~1793)	731 (392~1770)	1251 (512~1997)	500–1500	450–1200	~261	600–1200
8	Кількість опадів у липні, мм	424 (190~816)	431 (260~691)	532 (258~860)	20–250	<5	~2–3	30–160
9	Індекс зволоження (AE/PE)	0,90 (0,85– 1,00)*	0,89 (0,83– 0,95)*	1,00*	0,80 (0,3-1,00)	0,21–0,44	~0,55	0,70–0,95
10	Висота над рівнем моря, м	До 3200	300–2700	400–2300	0–1000	0–1500	140–780 (станція 250 м*)	0–1000

[1] – Для *Ptelea aptera* використано кліматичні нормалі Національної метеорологічної служби Мексики (Servicio Meteorológico Nacional, 2025) за період 1962–2003 рр. (метеостанція № 2064 Santo Domingo, муніципалітет Ensenada, Baja California, 250 м н. р. м.). [2] – Thompson et al. (1999); [3] – Fang et al. (2011); [4] – Кліматичні норми ресурсу ClimateCharts.net (2025) для локацій Damatou (Jiangsu, China) та Qiwan (Hunan, China); [5] – Krüssmann (1985);

Позначення «*» – дані, розраховані самостійно за стандартними кліматичними формулами.

** — розрахункова сума активних температур понад $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($\Sigma T > +5\text{ }^{\circ}\text{C}$). Значення отримано методом підсумовування середньомісячних температур повітря за період вегетації (для місяців з $t_{\text{сер}} > +5\text{ }^{\circ}\text{C}$) на основі бази кліматичних даних *ClimateCharts.net*. узагальнено за період 1993–2022рр.

Для *Tetradium daniellii* діапазон визначено за кліматичними нормами північної (м. Шеньян, пров. Ляонін, Китай) та південної (м. Куньмін, пров. Юньнань, Китай) меж природного ареалу.

Для *Phellodendron amurense*: північна межа — Комсомольськ на Амурі, Хабаровськ, Росія; південна межа — гірський масив Хуаншань (Huangshan Mts.), провінція Аньхой, Східний Китай.

Для *Phellodendron chinense*: північна межа — провінція Хубей (околиці м. Ічан); південна межа — провінція Юньнань, околиці м. Куньмін

Сума активних температур ($> +5\text{ }^{\circ}\text{C}$) для *Ptelea aptera* розрахована орієнтовно на основі середніх місячних температур (річна середня $\sim 18,4\text{ }^{\circ}\text{C}$) для [1].

Індекс зволоження (AE/PE) визначався як відношення фактичної евапотранспірації (АЕТ) до потенційної евапотранспірації (РЕТ): $AE/PE = AET / PET$, за даними Atlas of Woody Plants in China (2011).

Додаток Б.

Середні значення дефіциту води, тургорисцентності та загального вмісту води

Вид	Дефіцит води, %	Тургорисцентність, %	Загальна вода, %
10.06.2024 р.			
<i>Tetradium daniellii</i>	$12,48 \pm 0,86$	$87,52 \pm 0,86$	$60,86 \pm 0,35$
<i>Phellodendron amurense</i> ♂	$22,9 \pm 1,55$	$77,1 \pm 1,55$	$66,44 \pm 0,23$
<i>Phellodendron amurense</i> ♀	$29,69 \pm 1,82$	$70,31 \pm 1,82$	$61,56 \pm 1,6$
<i>Ptelea trifoliata</i> ♂	0 ± 0	100 ± 0	$73,13 \pm 0,42$
<i>Ptelea trifoliata</i> ♀	$2,53 \pm 1,19$	$97,47 \pm 1,19$	$73,51 \pm 0,74$
11.07.2024			
<i>Tetradium daniellii</i>	$20,42 \pm 0,19$	$79,58 \pm 0,19$	$54,83 \pm 1,04$
<i>Phellodendron amurense</i> ♂	$45,26 \pm 4,22$	$54,74 \pm 4,22$	$49,61 \pm 2,97$
<i>Phellodendron amurense</i> ♀	$60,51 \pm 0$	$39,49 \pm 0$	50 ± 0
<i>Ptelea trifoliata</i> ♂	$2,15 \pm 0,97$	$86,52 \pm 0,97$	$61,68 \pm 0,59$
<i>Ptelea trifoliata</i> ♀	$13,48 \pm 0,35$	$92,82 \pm 0,35$	$67,99 \pm 0,44$

Продовження додатку Б

16.08.2024			
<i>Tetradium daniellii</i>	11,18 ± 1,94	88,82 ± 1,94	57,06 ± 0,64
<i>Phellodendron amurense</i> ♂	38,71 ± 0,4	61,29 ± 0,4	51,4 ± 0,47
<i>Phellodendron amurense</i> ♀	26,19 ± 0,29	73,81 ± 0,29	56,89 ± 0,62
<i>Ptelea trifoliata</i> ♂	16,23 ± 1,87	83,77 ± 1,87	64,75 ± 0,34
<i>Ptelea trifoliata</i> ♀	8,69 ± 2,07	91,31 ± 2,07	59,33 ± 2,47

Додаток В.

Статистичне порівняння тургорисцентності між видами та статями у трьох літніх місяцях за тестом Вельча, %

Порівнювані види		Червень				Липень				Серпень			
1 (Вид)	2 (Вид)	df	t _{stat}	t _{krit}	М (± SE) для 1	df	t _{stat}	t _{krit}	М (± SE) для 1	df	t _{stat}	t _{krit}	М (± SE) для 1
<i>T. daniellii</i>	<i>Ph. amurense</i> ♂	1,5 6	5,9	5,7	87,5 ± 0,9	1,0 0	5,9	12,5 9	79,6 ± 0,2	1,0 9	13,9	10, 6	88,8 ± 1,9
<i>T. daniellii</i>	<i>Ph. amurense</i> ♀	1,4 3	8,6	6,4		1,0 0	212,1	12,7 1		1,0 4	7,6	11,5	
<i>T. daniellii</i>	<i>Pt. trifoliata</i> ♂	1,0 0	14,4	12, 7		1,0 8	18,4	10,7 9		2,0 0	1,9	4,3	
<i>T. daniellii</i>	<i>Pt. trifoliata</i> ♀	1,8 2	6,8	4,7		1,5 4	17,5	5,80		1,9 9	0,9	4,3	
<i>Ph. amurense</i> ♂	<i>Ph. amurense</i> ♀	1,9 5	2,8	4,4	77,1 ± 1,6	1,0 0	3,6	12,7 1	54,7 ± 4,2	1,8 2	25,3	4,8	61,3 ± 0,4
<i>Ph. amurense</i> ♂	<i>Pt. trifoliata</i> ♂	1,0 0	14,7	12, 7		1,11	10,0	10,1 5		1,0 9	11,7	10, 4	
<i>Ph. amurense</i> ♂	<i>Pt. trifoliata</i> ♀	1,8 7	10,4	4,6		1,0 1	7,5	12,3 1		1,0 8	14,2	10, 8	

Продовження додатку В

<i>Ph.</i> <i>amurensis</i> ♀	<i>Pt. trifoliata</i> ♂	1,0 0	16, 3	12, 7	70,3 ± 1,8	1,0 0	59,9	12,7 1	39,5 ± 0,0	1,0 5	5,3	11,4	73,8 ± 0,3
<i>Pt. trifoliata</i> ♀	<i>Ph.</i> <i>amurensis</i> ♀	1,7 3	12, 5	5,0	97,5 ± 1,2	1,0 0	134, 7	12,7 1	92,8 ± 0,4	1,0 4	8,4	11,6	91,3 ± 2,1
<i>Pt. trifoliata</i> ♂	<i>Pt. trifoliata</i> ♀	1,0 0	2,1	12, 7	100,0 ± 0,0	1,2 5	11,0	8,00	86,5 ± 1,0	1,9 8	2,7	4,3	83,8 ± 1,9

Примітка: Жирним шрифтом позначено показник t_{stat} , що відповідає (H_1) для $p < 0,05$

Статистичне порівняння дефіциту води між видами та статями у трьох літніх місяцях за тестом Вельча, %

Порівнювані види		Червень				Липень				Серпень			
1 (Вид)	2 (Вид)	df	t _{stat}	t _{krit}	М (± SE) для 1	df	t _{stat}	t _{krit}	М (± SE) для 1	df	t _{stat}	t _{krit}	М (± SE) для 1
<i>T. daniellii</i>	<i>Ph. amurense</i> ♂	1,56	5,9	5,7	12,5 ± 0,9	1,00	5,9	12,6	20,4 ± 0,2	1,09	13,9	10,6	11,2 ± 2,0
<i>T. daniellii</i>	<i>Ph. amurense</i> ♀	1,43	8,6	6,4		1,00	212,1	12,7		1,04	7,6	11,5	
<i>T. daniellii</i>	<i>Pt. trifoliata</i> ♂	1,00	14,4	12,7		1,08	18,4	10,8		2,00	1,9	4,3	
<i>T. daniellii</i>	<i>Pt. trifoliata</i> ♀	1,82	6,8	4,7		1,54	17,5	5,8		1,99	0,9	4,3	
<i>Ph. amurense</i> ♂	<i>Ph. amurense</i> ♀	1,95	2,8	4,4	22,9 ± 1,6	1,00	3,6	12,7	45,3 ± 4,2	1,82	25,3	4,8	38,7 ± 0,4
<i>Ph. amurense</i> ♂	<i>Pt. trifoliata</i> ♂	1,00	3,2	12,7		1,11	10,0	10,2		1,09	11,7	10,4	
<i>Ph. amurense</i> ♂	<i>Pt. trifoliata</i> ♀	1,87	10,4	4,6		1,01	7,5	12,3		1,08	14,2	10,8	
<i>Ph. amurense</i> ♀	<i>Pt. trifoliata</i> ♂	1,00	16,3	12,7	29,7 ± 1,8	1,00	59,9	12,7	60,5 ± 0,0	1,05	5,3	11,4	26,2 ± 0,3
<i>Pt. trifoliata</i> ♀	<i>Ph. amurense</i> ♀	1,73	12,5	5,0	2,5 ± 1,2	1,00	134,7	12,7	13,5 ± 0,4	1,04	8,4	11,6	8,7 ± 2,1
<i>Pt. trifoliata</i> ♂	<i>Pt. trifoliata</i> ♀	1,00	2,1	12,7	-0,6 ± 0,6	1,25	11,0	8,0	2,2 ± 1,0	1,98	2,7	4,3	16,2 ± 1,9

Примітка: Жирним шрифтом позначено показник t_{stat}, що відповідає (H₁) для p < 0,05

Додаток Д.

Статистичне порівняння вмісту загальної води між видами та статями у трьох літніх місяцях за тестом Вельча, %

Порівнювані види		Червень				Липень				Серпень			
1 (Вид)	2 (Вид)	df	t _{stat}	t _{krit}	М (± SE) для 1	df	t _{stat}	t _{krit}	М (± SE) для 1	df	t _{stat}	t _{krit}	М (± SE) для 1
<i>T. daniellii</i>	<i>Ph. amurense</i> ♂	1,71	13,2	5,1	60,9 ± 0,4	1,24	1,7	8,2	54,8 ± 1,0	1,83	7,1	4,7	57,1 ± 0,6
<i>T. daniellii</i>	<i>Ph. amurense</i> ♀	1,10	0,4	10,3		1,00	4,7	12,7		2,00	0,2	4,3	
<i>T. daniellii</i>	<i>Pt. trifoliata</i> ♂	1,94	22,3	4,4		1,59	12,7	5,6		1,52	10,6	5,9	
<i>T. daniellii</i>	<i>Pt. trifoliata</i> ♀	1,44	15,5	6,4		1,35	6,1	7,0		1,13	0,9	9,7	
<i>Ph. amurense</i> ♂	<i>Ph. amurense</i> ♀	1,04	3,0	11,8	66,4 ± 0,2	1,00	0,1	12,7	49,6 ± 3,0	1,86	7,1	4,6	51,4 ± 0,5
<i>Ph. amurense</i> ♂	<i>Pt. trifoliata</i> ♂	1,54	14,0	5,8		1,08	6,7	10,7		1,82	23,1	4,7	
<i>Ph. amurense</i> ♂	<i>Pt. trifoliata</i> ♀	1,19	9,2	8,8		1,04	29,1	11,5		1,07	27,8	10,9	
<i>Ph. amurense</i> ♀	<i>Pt. trifoliata</i> ♂	1,14	7,0	9,6	61,6 ± 1,6	1,00	68,1	12,7	50,0 ± 0,0	1,55	34,8	5,8	56,9 ± 0,6
<i>Pt. trifoliata</i> ♀	<i>Ph. amurense</i> ♀	1,41	6,8	6,6	73,5 ± 0,7	1,00	1,0	12,7	61,7 ± 0,4	1,13	1,0	9,8	59,3 ± 2,5
<i>Pt. trifoliata</i> ♂	<i>Pt. trifoliata</i> ♀	1,59	0,4	5,6	73,1 ± 0,4	1,85	11,2	4,7	70,0 ± 0,6	1,04	2,2	11,7	64,8 ± 0,3

Примітка: Жирним шрифтом позначено показник t_{stat}, що відповідає (H₁) для p < 0,05

**Результати тесту Вельча для порівняння фізіологічних параметрів (загальна вода, дефіцит води, тургоресцентність)
між місяцями, %**

Вид	1 (місяць)	2 (місяць)	М ($\pm$ SE) для 1	М ($\pm$ SE) для 2	df	n	t _{stat}	t _{krit}
Загальна вода								
<i>Ph. amurensе</i> ♂	Червень	Серпень	66,4 $\pm$ 0,2	51,4 $\pm$ 0,5	1,45	2	28,9	6,3
<i>Pt. trifoliata</i> ♂	Червень	Серпень	73,1 $\pm$ 0,4	64,8 $\pm$ 0,3	1,91	2	15,5	4,5
<i>Pt. trifoliata</i> ♂	Липень	Серпень	61,7 $\pm$ 0,6	64,8 $\pm$ 0,3	1,59	2	7,7	5,6
<i>Pt. trifoliata</i> ♀	Червень	Липень	73,5 $\pm$ 0,7	68,0 $\pm$ 0,4	1,64	2	13,8	5,4
Дефіцит води								
<i>Ph. amurensе</i> ♂	Червень	Серпень	22,9 $\pm$ 1,6	38,7 $\pm$ 0,4	1,13	2	9,8	9,7
<i>Ph. amurensе</i> ♀	Червень	Липень	29,7 $\pm$ 1,8	60,5 $\pm$ 0,0	1,00	2	17,0	12,7
	Липень	Серпень	60,5 $\pm$ 0,0	26,2 $\pm$ 0,3	1,00	2	118,5	12,7
<i>Pt. trifoliata</i> ♂	Липень	Серпень	2,2 $\pm$ 1,0	16,2 $\pm$ 1,9	1,50	2	6,7	6,0
Тургоресцентність								
<i>Ph. amurensе</i> ♂	Червень	Серпень	77,1 $\pm$ 1,6	61,3 $\pm$ 0,4	1,13	2	9,8	9,7
<i>Ph. amurensе</i> ♀	Червень	Липень	70,3 $\pm$ 1,8	39,5 $\pm$ 0,0	1,00	2	17,0	12,7
<i>Ph. amurensе</i> ♀	Липень	Серпень	39,5 $\pm$ 0,0	73,8 $\pm$ 0,3	1,00	2	118,5	12,7
<i>Pt. trifoliata</i> ♂	Липень	Серпень	86,5 $\pm$ 1,0	83,8 $\pm$ 1,9	1,50	2	6,7	6,0

Примітка: Жирним шрифтом позначено показник t_{stat}, що відповідає (H₁) для p < 0,05

**Сумарна оцінка пошкодження тканин однорічних пагонів *Tetradium daniellii* за різних температурних режимів
(лабораторний дослід)**

Життєвий стан	Варіант	Об'єкт проморожування												брунька	Сумарний бал			
		верхівка, бал				середина, бал				через бруньку, бал					верхівка	середина	через бруньку	всього
		кора	камбій	деревина	серцевина	кора	камбій	деревина	серцевина	кора	камбій	деревина	серцевина					
Іматурний, <i>Im</i>	К	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	-20	0,9	1,0	1,2	0,4	0,5	0,5	0,2	0,0	0,5	0,5	0,4	0,0	0,6	3,4	1,1	1,3	5,8
	-25	1,4	1,3	1,7	1,1	1,2	1,2	1,7	0,6	1,7	1,5	2,7	0,8	3,3	5,4	4,6	6,6	16,6
	-30	1,7	1,7	1,9	1,1	1,9	2,0	2,7	1,4	4,5	4,5	4,3	2,3	4,7	6,3	7,9	15,5	29,7
Віргінільний, <i>v</i>	К	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,2
	-20	1,1	0,9	0,8	0,0	0,9	1,0	1,4	0,3	1,5	1,7	1,5	0,2	1,9	2,8	3,6	4,9	11,2
	-25	2,9	3,0	2,5	1,1	1,3	1,5	1,7	0,3	2,5	2,6	2,5	0,9	2,8	9,5	4,8	8,5	22,6
	-30	3,9	4,0	3,8	1,5	2,4	3,0	2,5	1,9	4,0	4,0	3,3	1,5	5,0	13,1	9,8	12,7	35,6
Генеративний молодий <i>g_1</i>	К	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,7	0,5	0,2	0,1	0,6	0,0	0,3	1,4	1,7
	-20	0,35	0,35	0,2	0,2	0,4	0,5	0,2	0,0	1,4	1,5	0,6	0,0	1,7	1,1	1,0	3,5	5,6
	-25	2,8	2,9	2,8	1,0	2,0	2,3	2,1	0,6	2,7	2,8	2,4	0,8	3,4	9,4	7,0	8,5	24,9
	-30	3,7	3,7	2,8	1,1	2,9	3,0	2,4	1,1	4,3	4,4	3,5	1,7	5,0	11,2	9,3	13,8	34,3
Старий генеративний <i>g_3</i>	К	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	0,0	0,0	0,1	0,3	0,5	0,0	0,3	0,3	0,6
	-20	1,0	1,0	1,3	0,0	1,4	1,5	1,2	0,1	1,9	2,0	1,5	0,4	1,5	3,2	4,1	5,7	13,0
	-25	2,2	2,9	2,4	0,6	1,4	1,4	1,1	0,5	1,6	1,8	1,4	0,8	2,4	8,0	4,3	5,4	17,7
	-30	4,5	4,5	3,7	1,1	3,7	3,8	2,5	1,1	4,5	4,5	3,7	1,5	4,8	13,7	11,0	14,1	38,8

Вміст хімічних елементів у листках представників родини Rutaceae, мг/кг

Хім. елемент	Вид						
	<i>T. daniellii</i>	<i>Ph. amurense</i> ♀	<i>Ph. amurense</i> ♂	<i>Pt. trifoliata</i> ном. ♀	<i>Pt. trifoliata</i> ♀	<i>Pt. trifoliata</i> ♂	<i>Z. americanum</i>
Al	354,1	6191	303	6566	3934	223	378,4
B	30,26	792	42,3	1765	1529	53,0	30,1
Ba	28,5	8112,3	42,9	499,3	228,8	309,0	40,2
Ca	22760	56990	23610	39660	26020	16800	20410
Cd	0,15	1,67	0,09	7,31	3,29	0,02	0,08
Co	0,11	1,43	0,14	1,79	0,47	0,16	0,11
Cu	11,0	160,6	9,3	317,2	341,4	16,6	15,3
Fe	188,4	3399	264,5	6329	4253	180,4	332,3
K	19130	87460	9105	47560	73170	23930	25300
Mg	1677	57700	3974	59410	40900	3273	2027
Mn	44,6	1000	92,9	2001	812,2	47,3	95,2
Na	427,0	4347	389,7	11920	16620	2242	560,3

<i>Продовження додатку II</i>							
Ni	2,11	29,9	2,0	43,3	52,0	2,2	1,4
P	7,7	149,1	8,4	244,8	282,3	20,9	18,0
S	3152	84550	4217	60900	70990	1873	2164
Pb	5,6	39,2	2,7	27,4	34,2	1,5	3,2
Si	4254	84690	52,89	54240	19930	1920	4253
Sr	69,3	2257	86,9	1110	556,8	39,4	61,3
Ti	7,8	192,1	8,9	145,3	112,8	7,1	9,3
V	0,32	16,5	6,2	7,7	10,6	6,2	1,2
Zn	12,3	105,8	8,1	534,3	393,7	32,7	29,4

Вміст хімічних елементів у ризосферному ґрунті досліджених видів рослин

Елемент	Вид						
	<i>T. daniellii</i>	<i>Ph. amurensе</i> ♀	<i>Ph. amurensе</i> ♂	<i>Pt. trifoliata</i> пром. ♀	<i>Pt. trifoliata</i> ♀	<i>Pt. trifoliata</i> ♂	<i>Z. americanum</i>
Al	2285	3324	5177	3317	3280	3995	4361
B	1,58	1,73	2,89	3,24	1,70	3,25	1,71
Ba	20,78	32,3	32,11	30,07	26,7	40,35	31,22
Ca	1934	1801	4142	1919	3114	3969	1935
Cd	1,0	1,30	1,5	0,90	1,1	1,3	1,14
Co	2,69	4,1	4,8	3,43	4,1	5,1	5,48
Cu	9,59	8,4	10,3	7,67	8,1	9,6	9,63
Fe	2056	2784	3451	2000	2720	3157	3089
K	252,5	1028	1632	1151	1360	1558	1787
Mg	308,9	556,7	612,4	435,5	607	858,0	638,1
Mn	75,1	105,1	109,1	90,86	86,39	103,6	114,76
Na	245,8	223,1	228,5	218,7	221,9	215,5	444,3
Ni	2,89	4,12	5,09	2,21	3,16	3,18	2,50

<i>Продовження додатку К</i>							
P	3,71	0,16	8,57	0,43	0,75	4,15	1,15
S	682,8	381,4	1018	382,4	193,2	528,7	545,3
Pb	36,85	9,31	12,75	11,11	15,97	144,6	19,43
Si	112,5	211,1	283,5	196,6	339,1	398,6	132,8
Sr	9,71	10,69	15,99	11,16	12,29	16,17	13,02
Ti	9,76	19,35	21,0	16,27	24,61	25,9	26,34
Zn	30,17	15,73	21,10	17,25	16,78	26,33	21,93

Інгібіція росту кореня крес-салату під впливом різних витяжок з органів рослин у *Tetradium daniellii*

Орган	Тип витяжки	Контроль (мм), Me (min-max)	Варіант (мм), Me (min-max)	Інгібіція (%)
Плоди, ♀ ♂	Леткі	36,0 (3-66)	22,0 (4-52)	36,1
	Водна	36,0 (3-66)	7,5 (3-22)	72,7
	Етанольна	36,0 (8-57)	8,0 (2-27)	78,2
	Ізопропанольна	39,0 (3-71)	11,0 (2-22)	73,1
Квіти, ♂	Леткі	23,0 (6-42)	17,5 (7-22)	26,1
	Водна	39,0 (6-57)	14,5 (2-26)	64,1
	Етанольна	53,0 (4-78)	39,0 (7-68)	28,9
	Ізопропанольна	47,5 (2-70)	16,0 (6-42)	67
Квіти, ♀	Леткі	47,0 (8-76)	16,0 (3-23)	69,9
	Водна	52,5 (8-81)	25,5 (7-81)	50,5
	Етанольна	42,0 (12-57)	30,0 (7-46)	32,1
	Ізопропанольна	43,0 (4-66)	24,0 (11-46)	47,7

<i>Продовження додатку Л</i>				
Листки, ♀♂	Леткі	23,0 (8-76)	11,0 (4-19)	53,6
	Водна	39,0 (6-57)	21,0 (1,5-36)	47,4
	Етанольна	53,0 (4-78)	39,5 (4-58)	25,2
	Ізопропанольна	47,5 (2-70)	35,5 (2-59)	23,5

Інгібіція росту кореня крес-салату під впливом різних витяжок з органів рослин у *Ptelea trifoliata*

Орган	Тип витяжки	Контроль, Ме (min-max)	Варіант, Ме (min-max)	Інгібіція (%)
Квіти, ♂	Леткі	41,5 (14-63)	6,5 (1-21)	83,1
	Водна	31,5 (2-71)	2,0 (2-39)	93,7
	Етанольна	36,5 (17-48)	10,0 (4-16)	73,5
	Ізопропанольна	41,0 (18-54)	12,0 (6-38)	69,1
Квіти, ♀	Леткі	41,5 (14-63)	19,0 (6-38)	55,4
	Водна	35,5 (12-61)	3,0 (1-13)	90,6
	Етанольна	36,7 (17-48)	8,0 (4-20)	77,6
	Ізопропанольна	41,0 (18-54)	13,0 (5-32)	67,9
Листки, ♂	Леткі	43,0 (7-62)	36,0 (3-60)	15,9
	Водна	60,5 (6-77)	5,0 (1-28)	92,6
	Етанольна	41,0 (5-57)	4,0 (2-9)	90,2
	Ізопропанольна	36,5 (9-56)	7,0 (1-18)	81,7

<i>Продовження додатку М</i>				
Листки, ♀	Леткі	43,0 (7-62)	36,0 (12-57)	11,2
	Водна	60,5 (6-77)	5,0 (1-19)	92,3
	Етанольна	41,0 (5-57)	6,0 (2-19)	82,9
	Ізопропанольна	36,5 (9-56)	8,0 (2-21)	77,2
Плоди, ♀	Леткі	30,0 (7-55)	18,0 (3-46)	38,3
	Водна	95,0 (3-66)	26,3 (0-9)	72,3
	Етанольна	36,0 (8-57)	7,5 (2-21)	79,6
	Ізопропанольна	39,0 (3-71)	12,5 (3-34)	65,4

Інгібіція росту кореня крес-салату під впливом різних витяжок з органів рослин *Phellodendron amurense*.

Орган	Тип витяжки	Контроль, Ме (min-max)	Варіант, Ме (min-max)	Інгібіція (%)
Квіти, ♂	Леткі	43,0 (3-71)	9,0 (1-30)	77
	Водна	85,0 (3-71)	33,3 (0-42)	60,8
	Етанольна	95,0 (2-60)	31,6 (0-13)	66,8
	Ізопропанольна	40,5 (3-63)	10,0 (2-35)	74,1
Листки, ♂	Леткі	43,0 (7-62)	36,0 (12-49)	18,2
	Водна	60,5 (6-77)	21,0 (2-35)	66,4
	Етанольна	41,0 (5-57)	30,0 (5-51)	28
	Ізопропанольна	36,5 (9-56)	36,0 (3-51)	5
Листки, ♀	Леткі	43,0 (7-62)	34,5 (12-61)	18,2
	Водна	60,5 (6-77)	12,0 (3-30)	81,5
	Етанольна	41,0 (5-57)	12,0 (3-22)	71,5
	Ізопропанольна	36,5 (9-56)	14,5 (3-28)	57,5

<i>Продовження додатку Н</i>				
Плоди, ♀	Леткі	36,0 (3-66)	17,5 (3-63)	49,5
	Водна	36,0 (3-66)	3,0 (2-11)	91,2
	Етанольна	36,0 (8-57)	4,0 (2-18)	88
	Ізопропанольна	39,0 (3-71)	8,0 (2-23)	81,2

Додаток П.

Посухокість видів родини Rutaceae (у балах) за уніфікованою шкалою Меженського (2007)

Вид	Рік																		Середній показник за 3 роки
	2023						2024						2025						
	травень	червень	липень	серпень	вересень	Середній	травень	червень	липень	серпень	вересень	Середній	травень	червень	липень	серпень	вересень	Середній	
<i>T. daniellii</i>	9,0	9,0	8,0	7,0	7,0	8,0	9,0	9,0	9,0	6,0	6,0	7,8	9,0	9,0	9,0	9,0	8,0	8,8	8,2
<i>Ph. amurense</i> ♂	9,0	9,0	8,0	6,0	5,0	7,4	9,0	9,0	8,0	5,0	4,0	7,0	9,0	9,0	9,0	8,0	8,0	8,6	7,7
<i>Ph. amurense</i> ♀	9,0	9,0	8,0	6,0	5,0	7,4	9,0	9,0	8,0	5,0	4,0	7,0	9,0	9,0	9,0	9,0	9,0	9,0	7,8
<i>Pt. trifoliata</i> ♂	9,0	9,0	9,0	8,0	8,0	8,6	9,0	9,0	9,0	8,0	8,0	8,6	9,0	9,0	9,0	9,0	9,0	9,0	8,7
<i>Pt. trifoliata</i> ♀	9,0	9,0	9,0	8,0	8,0	8,6	9,0	9,0	9,0	8,0	8,0	8,6	9,0	9,0	9,0	9,0	9,0	9,0	8,7
<i>Z. americanum</i> ♀	9,0	9,0	9,0	8,0	8,0	8,6	9,0	9,0	9,0	6,0	4,0	7,4	9,0	9,0	9,0	9,0	9,0	9,0	8,3

Сумарна кількісна оцінка декоративності видів родини в Правобережному Лісостепу України

Вид	Загальна декоративність рослини						Оцінка декора- тивності кори		Оцінка декоративності листіків				Оцінка декоративності генеративних органів								Загальний бал	Група декоративності
	час декоративності	крона			трива- лість		фактура	забарвлення	розміри	форма	забарвлення	зміна забарвлення	квітки / суцвіття			плоди						
		форма	щільність	фактура	квітування	облистнення							розміри	забарвлення	рясність	форма	розміри	забарвлення	рясність			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
<i>T. daniellii.</i>	3	3	3	3	5	4	3	3	5	5	3	2	4	5	3	4	1	3	3	64	II	
<i>Ph. amurense.</i>	3	5	3	5	2	4	5	3	5	5	3	3	1	1	1	1	1	1	3	55	II	
<i>Pt. trifoliata.</i>	1	1	3	1	2	4	1	1	3	5	1	3	1	1	5	4	3	3	5	48	III	
<i>Z. americanum.</i>	1	1	1	1	2	4	1	1	3	5	1	3	0	1	5	-	-	-	-	30	IV	

Перелік опублікованих праць за темою дисертації**Статті в наукових фахових виданнях:**

1. Phenological observations in dendrological collections: motivation for the use of the universal coding “BBCH scale” / O. Pokhylchenko et al. *Journal of Native and Alien Plant Studies*. 2024. №. 20. P. 176–197. DOI: <https://doi.org/10.37555/2707-3114.20.2024.318688>
2. Паращук О. *Tetradium* Lour. (Rutaceae Juss.) в дендрологічних колекціях та потенціал роду для культивування. *Біорізноманіття, екологія та експериментальна біологія*. 2025. Т. 27. № 1. С. 6–21. DOI: <https://doi.org/10.34142/2708-5848.2025.27.1.01>
3. Паращук О. А., Кругляк Ю. М. Комплексна оцінка посухостійкості видів деревних рослин родини Rutaceae Juss. у дендрарії Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України. *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи)*. 2025. Т. 17. № 3. С. 397–410. DOI: <https://doi.org/10.31861/biosystems2025.03.397>
4. Паращук О., Левон В. Вміст антоціанів та флавонолів у листі представників родини Rutaceae Juss як маркери стресостійкості. *Journal of Native and Alien Plant Studies*. 2025. № 21. С. 187–200. DOI: <https://doi.org/10.37555/2707-3114.21.2025.346435>

Матеріали наукових конференцій:

5. Особливості морфології плодів та насіння *Tetradium daniellii* (Benn.) T.G. Hartley (Rutaceae Juss.) / О. Паращук та ін. *Об'єкти природно-заповідного фонду України: сучасний стан та шляхи забезпечення ефективної їх діяльності* : матеріали Всеукр. наук.-практ. конф., м. Канів, 27–28 черв.–1 жовт., 2024 р. Канів, 2024. С. 119–123. URL: <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:273737626> (дата звернення: 04.03.2026).
6. Паращук О. А. Особливості онтоморфогенезу *Tetradium daniellii* (Benn). *PLANTA+. Наука, практика та освіта* : матеріали VI наук.-практ. конф. з міжнар. участю., м. Київ, 23 січ., 2026 р. Київ, 2026. Т. 1. С. 16–19.
7. Паращук О. А. Морфолого-анатомічна характеристика листків *Tetradium daniellii* (Benn.). *Традиційні та інноваційні підходи до наукових досліджень* : зб. наук. пр. з матеріалами X Міжнар. наук. конф., м. Луцьк, 26 груд., 2025 р. Вінниця, 2025. С. 253–255. [DOI 10.62731/mcnd-26.12.2025](https://doi.org/10.62731/mcnd-26.12.2025)
8. Вікові особливості потенційної морозостійкості *Tetradium daniellii* в умовах лабораторного проморожування / О. А. Паращук та ін. *Біологічні дослідження: матеріали XVII Всеукр. наук.-практ. конф., м. Житомир, 5–6 трав. 2026 р.* Житомир, 2026. С. 34-38.