



БРАСИНОСТЕРОЇДИ ТА ЇХ РОЛЬ У ФОРМУВАННІ СТІЙКОСТІ РОСЛИН РОДИНИ *EUPHORBIACEAE* JUSS.

Наталія ЛЕВЧИК¹, Наталія ЗАІМЕНКО¹, Наталія ГОРБЕНКО², Володимир ЛЕВОН¹

Стаття присвячена огляду та аналізу літературних джерел, в яких висвітлюються результати наукових досліджень гормонів брасиностероїдів рослин родини *Euphorbiaceae*, які беруть участь у регулюванні ряду метаболічних процесів, здійснюють взаємозв'язок рослини з оточуючим середовищем за нормальних та стресових умов, надають рослинам стійкості до абіотичних та біотичних стресів. Рослини *Euphorbiaceae* відомі із стародавніх часів та мають широкий спектр практичного застосування людиною, невибагливі до умов існування, каучуконоси, використовуються як сировина для енергетики, різних галузей промисловості, харчування, є засобом лікування та профілактики здоров'я людини, елементом побуту та ландшафтного дизайну. Рослини *Euphorbiaceae* є хорошим об'єктом дослідження ролі брасиностероїдів в механізмі стійкості рослин. Брасиностероїди задіяні у ряді важливих фізіологічних функцій рослин, збільшуючи їх фотосинтез, урожайність та стійкість до біотичних та абіотичних стресів. Брасиностероїди родини *Euphorbiaceae* відіграють ключову роль у фізіологічних параметрах латексу, покращуючи його якість та сприяючи відтоку. Біосинтез брасиностероїдів починається з фітостеролу кампестерол, проходить через чотири біохімічні реакції, із застосуванням життєвоважливих ферментів, які кодуєть ключові гени. Брасиностероїди сконцентровані у репродуктивних та вегетативних органах рослини, рухаються з внутрішньої частини клітини, де вони синтезуються, назовні, де вони сприймаються тією ж клітиною або сусідніми. Брасиностероїди не транспортуються на великі відстані, міжклітинний транспорт відбувається через плазмодесми і запускається у відповідь на їх ендogenous рівень. Відіграють вирішальну роль у регуляції метаболізму рослин за умов дії абіотичних стресів (посухового, температурного, сольового та реакції на важкі метали), адаптуючи енергогенеруючі органели клітини, підтримуючи їх гомеостаз та знижуючи активність процесів формування токсичних рівней активних форм кисню (АФК). Використання їх в рослинництві має ряд переваг – вони є нетоксичними, екологічно чистими та зменшують використання пестицидів. Знання функцій брасиностероїдів, особливостей їх біосинтезу, сигналізгу, контролю регуляції їх вмісту в клітині, інгібування, взаємодії з іншими гормонами сприятимуть вдосконаленню цінних харчових та технічних сільськогосподарських культур, вирощуванню на теренах України високоурожайних, стійких до біотичних та абіотичних факторів видів і сортів.

Ключові слова: *Euphorbiaceae*, брасиностероїди, абіотичний стрес, експресія генів, кіназа BR11, корецептор ВАК1, фосфорилування.

¹Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України, вул. Садово-Ботанічна, 1, Київ, 101014, Україна; e-mail: levchuk.n@ukr.net; zaimenkonn@ukr.net; vflevon@gmail.com

²Національний лісотехнічний університет України, вул. Генерала Чупринки, 103, Львів, 79057, Україна; e-mail: nata.horbenko@gmail.com

Левчик Н.: <https://orcid.org/0000-0001-8668-8763>

Заїменко Н.: <https://orcid.org/0000-0003-2379-1223>

Горбенко Н.: <https://orcid.org/0000-0002-6053-6582>

Левон В.: <https://orcid.org/0000-0003-2652-9984>

Brassinosteroids and their role in forming the resistance of plants of the Euphorbiaceae family Juss.

Levchuk N.¹, Zaimenko N.¹ Horbenko N.², Levon V.¹

The article is devoted to the review and analysis of literary sources that highlight the results of scientific research on steroid hormones of brassinosteroids in plants of the Euphorbiaceae family. These hormones are involved in the regulation of a number of metabolic processes, interact with the environment under normal and stressful conditions, and provide plants with resistance to abiotic and biotic stresses. Euphorbiaceae plants have been known since ancient times, they are undemanding for living conditions and have a wide range of practical applications: produce rubber; are used as raw materials for energy, various industries, and food; are used as a means of health

treatment and prevention, as well as in everyday life and landscape design. Euphorbiaceae plants are a good subject for studying the role of brassinosteroids in plant resistance mechanisms. Brassinosteroids are involved in a number of important physiological functions of plants – increasing their photosynthesis, yield, and resistance to biotic and abiotic stresses. Brassinosteroids of the Euphorbiaceae family play a key role in improving the physiological parameters of latex, improving its quality, and promoting its outflow. The biosynthesis of brassinosteroids begins with the phytosterol campesterol, undergoes four biochemical reactions, with the use of vital enzymes that encode key genes. Brassinosteroids concentrated in the reproductive and vegetative organs of the plant, they move from the interior of the cell, where they are synthesized, to the exterior, where they are taken up by the same cell or neighboring cells. Brassinosteroids are not moved over the long distances; intercellular movement occurs through plasmodesmata and triggered in response to their endogenous level. They play a decisive role in regulating plant metabolism under the conditions of abiotic stress (drought, temperature, salt, and heavy metal reactions), adapting the energy-generating organelles of the cell, maintaining their homeostasis, and reducing the activity of processes that form toxic levels of Reactive Oxygen Species (ROS). Their use in crop production has several advantages – they are non-toxic, environmentally friendly and reduce the use of pesticides. Knowledge of the brassinosteroids' functions, the peculiarities of their biosynthesis, signaling, control of their content in the cell, inhibition, and interaction with other hormones will contribute to the improvement of valuable food and technical agricultural crops, the cultivation in Ukraine high-yielding species and varieties, resistant to biotic and abiotic factors.

Key words: Euphorbiaceae, brassinosteroids, abiotic stress, gene expression, BRI1 kinase, BAK1 co-receptor, phosphorylation.

¹M.M. Gryshko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine, Sadovo-Botanichna Street, 1, Kyiv 01014, Ukraine; e-mail: levchyk.n@ukr.net; zaimenkonv@ukr.net; vflevon@gmail.com

² The National Forestry University of Ukraine, Gen. Chuprynky St., 103, Lviv 79057, Ukraine; e-mail: nata.horbenko@gmail.com

Levchyk N.: <https://orcid.org/0000-0001-8668-8763>

Zaimenko N.: <https://orcid.org/0000-0003-2379-1223>

Horbenko N.: <https://orcid.org/0000-0002-6053-6582>

Levon V.: <https://orcid.org/0000-0003-2652-9984>

Вступ

У сучасному світі в умовах глобальних кліматичних змін, активної господарської діяльності людини, локальних воєнних конфліктів, що призводять до зміни ландшафту, виснаження природних джерел води та інших ресурсів, забруднення ґрунтів, відбувається втрата біорізноманіття рослинного та тваринного світу. Науковцям, генетикам, селекціонерам, аграріям з кожним роком важче отримувати високі врожаї цінних харчових культур, вразливих до критичних абіотичних та біотичних чинників.

Вижити та продовжити своє існування в таких умовах зможуть лише ті представники флори та фауни, які наділені рядом фізіологічних, біохімічних, морфологічних, обмінних особливостей та пристосувань. Такими рослинами є представники родини Euphorbiaceae Juss.

Родина Молочайні (Euphorbiaceae Juss.) є однією з найбільших родин квіткових рослин, містить понад 300 родів та 8000 видів. Молочайні широко поширені від тропічних лісів до сухих пустель у різноманітних ареалах світу, мають різні життєві форми від великих дерев, витких ліан, кущів та кущиків до трав'янистих бур'янів, ґрунтопокривних видів.

Рослини Euphorbiaceae належать до унікальних рослин, оскільки невибагливі до умов оточуючого середовища, можуть існувати та розмножуватись на маргінальних ґрунтах, витримувати тривалу посуху або обмежене водопостачання, продукують молочний сік, мають космополітичне розповсюдження. Ці рослини були в зоні уваги людини з давніх часів, як засоби для лікування, джерело харчування, отрута для полювання та риболовлі, в побуті та на присадибних ділянках, а головне – як біопаливо, джерело каучуку та сировини для промисловості.

Важливими для людини рослинами є *Acalypha indica* L., *Euphorbia hirta* L., *Euphorbia thymifolia* L., *Croton bonplandianus* Baill., *Jatropha gossypifolia* L., *Ricinus communis* L., оскільки використовуються в декоруванні приміщень та озелененні міст, мають корисні властивості та містять біологічно-активні сполуки, такі як алкалоїди, флавоноїди, стероїди, сапоніни, фенольні сполуки, жирні кислоти, складні ефіри, мінерали тощо (Islam et al. 2019).

До складу родини належать також види, що мають велике економічне значення, такі як *Ricinus communis* (рицинова олія), *Manihot esculenta* Crantz та *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.Juss.) Müll. Arg. (рис. 1).

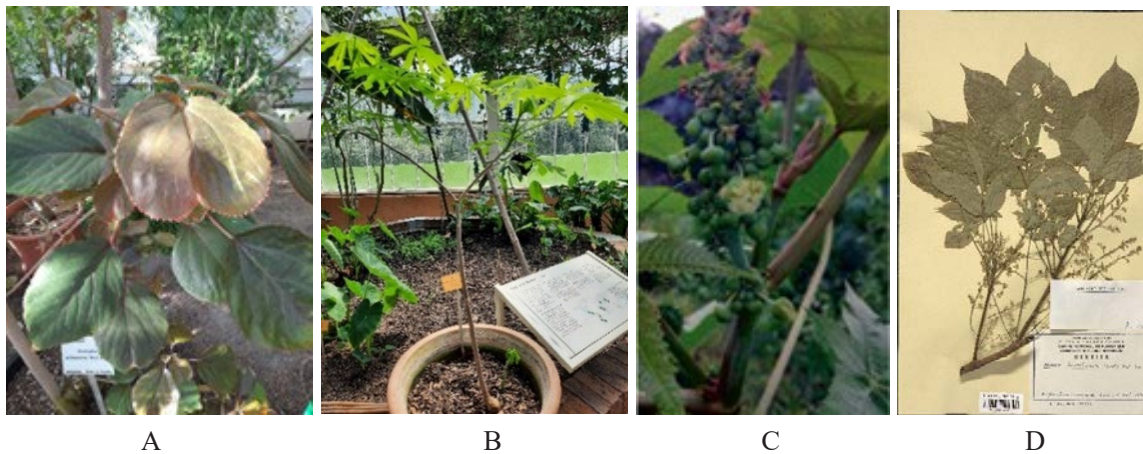


Рис. 1. А – *Acalypha indica*; В – *Manihot esculenta*; С – *Ricinus communis* (фото Н. Левчик);
D – *Hevea brasiliensis*, гербарій Ботанічного саду Мейзе (Бельгія) (MBG)

Fig. 1. A – *Acalypha indica*; В – *Manihot esculenta*; С – *Ricinus communis* (picture by N. Levchyk);
D – *Hevea brasiliensis*, herbarium of the Botanical Garden of Meize (Belgium) (MBG)

Місцевим населенням багатьох країн світу з давніх давен використовуються молочаї, як засоби від важких захворювань, включаючи рак, діабет, хвороби серця. В медичній практиці Індії офіційно вважаються лікарськими *Acalypha* L., *Chrozophora* Neck. ex A.Juss., *Jatropha* L., *Mallotus* Lour., *Baliospermum* Blume, *Euphorbia neriifolia* L., *Euphorbia thymifolia*, *Jatropha gossypifolia*, *Ricinus communis*.

Молочайні – це складна родина з великим дослідницьким потенціалом. Наукову спільноту сьогодні цікавить, в чому полягає суть стійкості цих рослин, які фізіологічні та біохімічні процеси цьому сприяють і насамкінець можливість перенесення моделі механізму стійкості молочаїв на рослини культурної та природної флори.

Дослідження механізмів формування стійкості рослин до несприятливих умов оточуючого середовища є на сьогодні найважливішим із завдань та викликів біологічної науки. Велику роль у життєдіяльності та стійкості рослинного організму на всіх етапах онтогенезу відіграють фітогормони: абсцизова кислота, гіббереліни, саліцилова кислота, цитокініни, індоліл-3-оцтова кислота (Kosakivska et al. 2024).

Унікальними серед фітогормонів, за допомогою яких рослини так би мовити «думають», названі брасиностероїди (БР). Брасиностероїди є ендегенними рослинними гормонами, необхідними для регуляції багатьох фізіологічних процесів: росту, розвитку, стресостійкості, протистояння до посухи, спеки, холоду, а також захворювань (Clouse 2011; Kahya, Sezgin 2024).

На сьогодні внаслідок наукових досліджень перелік фізіологічних процесів, пов'язаних із

дією брасиностероїдів, поповнився і тепер включає проростання насіння, визначення форми листків та регулювання часу цвітіння (Clouse 2011; Husarova 2020). Встановлено, що група брасиностероїдів контролює роботу решти фітогормонів та взаємодіє практично з усіма гормонами росту рослин (Husarova 2020)

Проте наукові інтереси і відповідно дослідження брасиностероїдів були зосереджені переважно на видах культурної флори, інформація про них у рослин родини *Euphorbiaceae* відсутня у вітчизняних виданнях та надзвичайно обмежена у закордонних. Тому встановлення особливостей синтезу та будови, ролі та функцій брасиностероїдів у життєдіяльності та формуванні стійкості у рослин родини *Euphorbiaceae* потребує ґрунтовних досліджень.

Мета роботи: здійснити огляд та аналіз літературних джерел щодо синтезу, будови, кількісного вмісту, ролі та функцій брасиностероїдів у рослин родини *Euphorbiaceae*, а також оцінити механізми їх дії та характер впливу на клітинному й молекулярному рівнях. Особлива увага приділяється ролі брасиностероїдів у забезпеченні стійкості, витривалості та адаптаційних можливостей рослин до критичних умов середовища. Отримані узагальнення мають практичне значення для подальшого контролю та управління процесами біосинтезу й функціонування брасиностероїд-специфічних шляхів з метою вирощування стійких культур в Україні.

Брасиностероїди (БР) – це полігідроксильовані стероїдні рослинні гормони, що належать до класу циклічних тритерпеноїдів. Вони є похідними холестерану та представлені його структурними варіаціями. Складають родину з понад 60

стероїдних тритерпеноїдів плюс кілька кон'югатів, належать до важливих рослинних гормонів, відносяться до класу стеринних сполук (Kreis, Müller-Uri 2010; Bajguz 2011; Clouse 2011; Bouaziz 2014; Bessonova, Yakovlieva-Nosar 2014; Marfoua 2020; Bingbing et al. 2023).

Структурною одиницею брасиностероїдів є брасинолід, який синтезується переважно із кампестеролу і через кілька проміжних продуктів утворюються активні форми – кастастерон, брасиностерон та 24-епібрасинолід. Вперше сполука брасинолід із молекулярною формулою $C_{28}H_{48}O_6$ (рис. 2) була виявлена та отримана у 1979 р. Grove M.D. зі співавторами з 200 кг ліпідної фракції екстракту пилку ріпаку (*Brassica napus* L.) (Grove et al. 1979; Kreis, Müller-Uri 2010; Bouaziz 2014; Bessonova, Yakovlieva-Nosar 2014; Marfoua 2020; Bingbing et al. 2023).

Сьогодні брасиностероїди визнані шостим новим класом рослинних гормонів. Їх молекулярну структуру встановлено за допомогою спектроскопічного аналізу рентгенівської дифракції за допомогою газової хроматографії з мас-спектрометрією (ГХ-МС) та рідинної хроматографії (PX) (Evans 2009; Clouse 2011; Bouaziz 2014; Marfoua 2020; Bingbing et al. 2023) та може бути систематично позначена як (22R,23R,24S)-2 α ,3 α ,22,23-тетрагідрокси-24-метил-В-гомо-7-окса-5 α -холестан-6-он (Zullo, Günter 2002).

Брасиностероїди були виявлені та виділені з більш ніж 100 видів рослин, від водоростей до покритонасінних, щонайменше 53 покритонасінних (41 дводольних та 12 однодольних), 6 голонасінних, 3 водоростей, 1 мохоподібних та 1 вид судинно спорових рослин *Pteridophyta* Schimp., що свідчить про їх широке поширення в рослинному світі (Bajguz, Trytyn 2003; Clouse 2011; Peres et al. 2019).

Брасиностероїди можуть бути отримані з вуглецевого скелета 5 α -холестану (Zullo, Günter 2002; Bajguz 2011) та були класифіковані згідно з числом вуглецю кожної молекули стероїду (тобто C_{27} , C_{28} і C_{29}) на три основні типи. Скелет 5 α -холестану є основною структурою C_{27} -BR, 5 α -ергостан – для C_{28} -BR, тоді як 5 α -стигмастан є основною структурою C_{29} -BR (Manghwar et al. 2022; Kahya, Sezgin 2024). Різниця між ними залежить від типу та положення функціональних груп в кільцях А/В та бічному ланцюзі. Брасиностероїди можна класифікувати як сполуки C_{27} , C_{28} або C_{29} на основі алкільних заміщень у бічному ланцюзі (Aryal, Alferez 2025).

Не всі брасиностероїди завжди є біологічно активними. Брасинолід (BL), 24-епібрасинолід (24-epiBL) та 28-гомобрасинолід (28-homoBL) є активними брасиностероїдами та зазвичай використовуються в дослідженнях (рис. 2) (Kahya, Sezgin 2024).

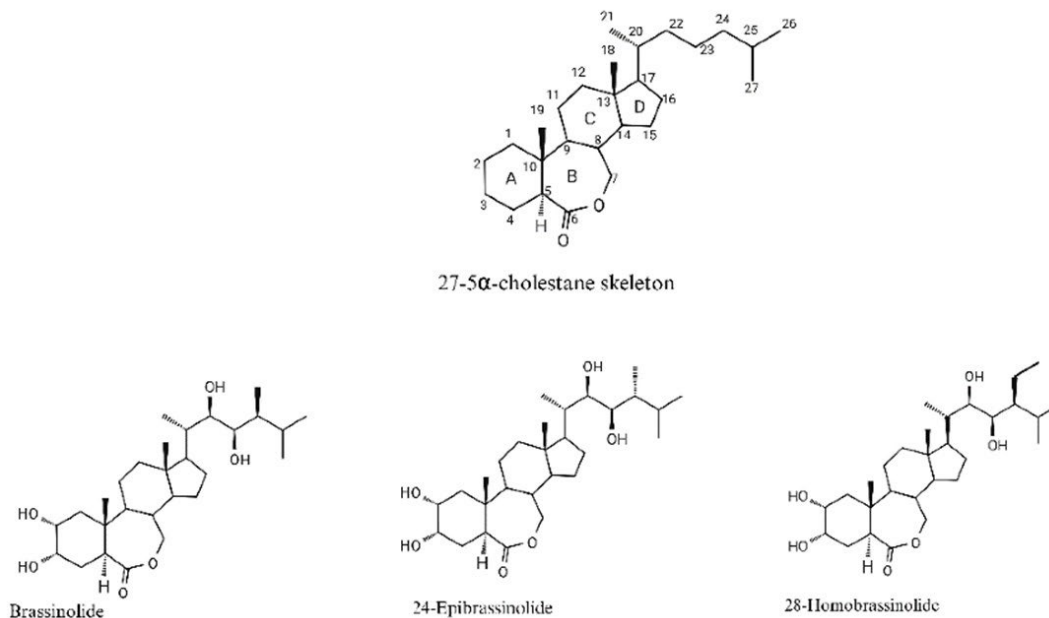


Рис. 2. Хімічна структура загального скелета C_{27} -5 α -холестану та деяких біологічно активних брасиностероїдів (Aryal, Alferez 2025)

Fig. 2. Chemical structure of the general skeleton of C_{27} -5 α -cholestane and some biologically active brassinosteroids (Aryal, Alferez 2025)

Для активного функціонування брасиностероїдам необхідний кисень у положенні C_6 та гідроксильна група в бічному ланцюзі в положеннях C_{22} та C_{23} . Деякі малопоширені брасиностероїди містять кисень у положенні C_3 та додаткові один або більше в атомах карбону C_2 , C_6 , C_{22} та C_{23} (Argyal, Alferez 2025). Окрім вільних брасиностероїдів у рослинах також було виявлено 5 кон'югатів цукру та жирних кислот (Vajguz 2011).

Методи отримання та дослідження брасиностероїдів

З моменту виявлення брасиноліду ряд брасиностероїдів були виділені із рослинної сировини та повністю охарактеризовані звичайними спектроскопічними методами. Переважну ж більшість із понад 50 відомих досі природних брасиностероїдів було виявлено в різних органах рослин кількох родин за допомогою газової або рідинної хроматографії в поєднанні з мас-спектрометрією та порівнянням з автентичними зразками (Zullo, Günter 2002).

Наявність брасиностероїдів у рослинах зазвичай вивчають за допомогою газової хроматографії з мас-спектрометрією (ГХ-МС) (Konstantinova et al. 2001). Проте, крім цього використовують інші аналітичні методи, такі як газова хроматографія (ГХ), високоефективна рідинна хроматографія (ВЕРХ), рідинна хроматографія з тандемною мас-спектрометрією (РХ-МС/МС), надвисокоефективна рідинна хроматографія з тандемною мас-спектрометрією (НВЕРХ-МС/МС), а також для виявлення, виділення та характеристики брасиностероїдів з композитних рослинних матеріалів застосовуються методи на основі біоаналізу (Mukesh et al. 2017).

В результаті на сьогодні вченими не тільки виділено брасиностероїди, але й синтезовано їх ізомери. Вибір методик залежить від мети дослідження. Кількісне визначення фітогормонів зазвичай проводиться за допомогою рідинної хроматографії (Bingbing et al. 2023). Високоефективна рідинна хроматографія є методом вибору для остаточного очищення при виділенні природних брасиностероїдів, але це не традиційно для їх виявлення в рослинній сировині (Konstantinova et al. 2001).

Газова хроматографія застосовується для виявлення та кількісного визначення брасиностероїдів і є чутливішою, ніж обернено-фазова високоефективна рідинна хроматографія (Zullo, Günter 2002).

Брасиностероїди трапляються у рослинах в дуже низьких концентраціях, тому завжди була важливою їх багатоетапна тривала очистка. Проте,

застосування нових сучасних методів надало можливість мінімізувати потребу в надмірному та довготривалому видобутку та очищенні, що скорочує час визначення сполук від кількох діб до декількох годин (Mukesh et al. 2017).

Біологічний огляд. Брасиностероїди – це специфічні унікальні рослинні стероїдні гормони, які необхідні для росту та розвитку здорової рослини. Вони діють та регулюють на різних рівнях протягом онтогенезу рослин фізіологічні процеси, включаючи поділ, видовження, диференціацію клітин, підтримку стовбурових клітин, диференціювання судин, репродуктивний розвиток (перехід до цвітіння), ріст пилкових трубок, проростання насіння, викликають зміни в експресії понад семи тисяч генів, активацію ферментів фотосинтезу, впливають на активність численних метаболічних шляхів і допомагають контролювати загальні процеси морфогенезу, на молекулярному рівні впливають на метаболізм нуклеїнових кислот. Брасиностероїди також широко залучені у процеси адаптації рослин до ряду несприятливих чинників зовнішнього середовища та надають рослинам стійкість до різних абіотичних та біотичних стресів (Evans 2009; Kreis, Müller-Urli 2010; Fariduddin et al. 2014; Derevianchuk 2015; Wei et al. 2016; Diachkov et al. 2021; Manghwar et al. 2022).

Брасиностероїди регулюють ріст, розвиток, фізіологічні процеси та формування урожаю у всіх наземних рослин. В умовах посухи та кліматичних змін, які негативно впливають на життєві процеси, брасиностероїди підтримують тургор та ріст рослин, підвищуючи стійкість до водного стресу (Braga de Oliveira et al. 2021).

Дія брасиностероїдів відбувається на різних рівнях, включаючи генетичний, фізіологічний, біохімічний та молекулярний. Виявлено, що вони задіяні до регулювання активності тисяч (39,829) генів для посилення стійкості та систем захисту 64 рослин (Kosakivska et al. 2022.) Вони беруть участь у проростанні насіння, збільшуючи кількість та якість посівів, фотоморфогенезі, фотосинтезі, поділі та видовженні клітин, прояві статі квітки, рості та розвитку плодів, а також розмноженні та старінні рослин (Manghwar et al. 2022; Garrido-Auñón et al. 2024).

Крім того, брасиностероїди відіграють роль у рості пилкових трубок, проростанні та розвитку пилку, диференціації трахеальних елементів (ТЕ), які представляють собою високоспеціалізовані клітини ксилеми для транспортування рослиною вгору води та розчинених речовин, а також віді-

грають важливу роль у формуванні та диференціації ксилеми (Manghwar et al. 2022).

Крім того, брасиностероїди здатні захищати рослини від абіотичних (засоленість, спека, повінь, посуха та важкі метали) та біотичних (віруси, бактерії та гриби) стресів. (Padhiary et al. 2020; Garrido-Auñón et al. 2024). Однак на сьогоднішній день основні механізми стійкості рослин до абіотичних стресів, таких як спека, холод, посуха, засолення, пестициди та важкі метали, спричинені брасиностероїдами, значною мірою ще не зрозумілі (Ahammed et al. 2020).

На клітинному рівні брасиностероїди впливають на посередника, який взаємодіє з молекулою ДНК, завдяки чому починається експресія, тобто синтез певних речовин всередині клітини – ферментів, ензимів, тощо. І таким чином відбувається вплив брасиностероїдів загалом на життєдіяльність та функціонування рослини, а саме, на спектр таких процесів: стресостійкість (до спеки, холоду, посухи); ріст рослин; подовження коренів до ділянок, де є поживні речовини; фотосинтез; синтез білку/нуклеїнової кислоти; стійкість до хвороб; активність клітинної мембрани; проростання насіння; кущіння; утворення продохів (Nusarova 2020).

Брасиностероїди активують клітинний цикл під час проростання насіння, регулюють прогресування клітинного циклу, контролюють проліферацію клітин листків та індукують надмірний ріст рослин, вирощених на гідропоніці. Регулюють абіотичні та біотичні реакції рослин на стрес та розвиток продохів. Крім того, брасиностероїди у сільськогосподарських культур відіграють життєво важливу роль у регулюванні чоловічої та жіночої фертильності (Manghwar et al. 2022). При недостатньому синтезі брасиностероїдів простежується часткова або повна чоловіча стерильність (Bessonova, Yakovlieav-Nosar 2014; Fariduddin et al. 2014).

Брасиностероїди відіграють певну роль в термостійкості, транспорті протонів, кількості пагонів, куту нахилу листків та навіть їх розмірі. А екзогенне застосування брасиностероїдів або зміна процесу їх біосинтезу та передачі сигналів може покращити врожайність (Manghwar et al. 2022).

Крім ростових процесів брасиностероїди впливають на кілька важливих біологічних механізмів, таких як білковий метаболізм, клітинний транспорт і передача сигналів, біосинтез клітинної стінки, утворення компонентів хроматину та цитоскелету, закриття продохів і реакції на

навколишнє середовище. На сьогодні залишається проблемою питання взаємозв'язків між брасиностероїдами та іншими фітогормонами, а також різноманітні фізіологічні ефекти в гомеостазі рослин (Peres et al. 2019).

Досліджено, що брасиностероїди викликають гіперполяризацію мембран, стимулюють активність АТФази та змінюють орієнтацію кортикальних мікротрубочок, прискорюють процеси старіння (Clouse 2011).

Клітинний гомеостаз, детоксикація та відновлення росту – це три основні види реакцій, які здійснюють рослини для подолання стресу. Брасиностероїди регулюють транскрипцію генів, що кодуєть захисні білки, життєво важливі для стійкості до стресу. Підвищена стійкість до стресу, індукована брасиностероїдами, тісно пов'язана з покращенням асиміляції CO₂, фотозахисту, антиоксидантного потенціалу (ферментативного та неферментативного), окисно-відновного гомеостазу, захисної реакції поглинання активних форм кисню (АФК), вторинного метаболізму, потенціалу детоксикації та аутофагії (Ahammed et al. 2020).

Брасиностероїди здатні за оптимальних умов підвищувати рівень глутатіону, який є одним із найбільш важливих неензиматичних антиоксидантів клітини, а також підвищувати рівень клітинного осмопротектора проліну в умовах осмотичного стресу (Derevianchuk 2015).

Брасиностероїди сприяють активації альтернативного шляху дихання мітохондрій, швидкості росту в умовах сольового стресу та активності антиоксидантних систем у клітинах рослин за контрольних умов та умов абіотичних стресів. Зниження рівня ендогенних брасиностероїдів за допомогою інгібітора брасиназолу призводить до суттєвого зменшення альтернативного дихання у рослин та підвищення їх чутливості до сольового середовища (Derevianchuk et al. 2014).

І досі на сьогодні залишається ключовим питанням про вплив брасиностероїдів на фотосинтез. Можливо, що основним місцем впливу, ймовірно, є фотосинтетичний цикл відновлення карбону, і що брасиностероїди можуть якимось чином впливати на стан активації ключового ферменту темної фази фотосинтезу циклу Кальвіна рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксилази/оксигенази (RuBisCo), який каталізує перший етап фіксації неорганічного вуглецю в органічні сполуки, та на активність карбоангідрази (Fariduddin et al. 2014).

Брасиностероїди експресують ген RuBisCo активази, яка відіграє ключову роль у фотосинтезі

за умов посухи і теплового стресу, чим сприяють збільшенню кількості активного ферменту. За абіотичних стресів брасиностероїди можуть зменшувати окислювальний стрес, що зберігає структуру RuBisCo, та внаслідок антиоксидантної дії вони зменшують пошкодження ферментів, зберігаючи активність карбоангідрази.

Брасиностероїди, регулюючи активність хлорофілази, сприяють стабілізації тилакоїдних мембран. У проростках, оброблених брасиностероїдами, зростає асиміляція CO₂ та квантовий вихід фотосистеми II (ФС II), карбоксилазна та оксигеназна активність RuBisCo, еспресуються гени біосинтезу великих і малих субодиниць RuBisCo, що позитивно впливає на фотосинтез (Kosakivska et al. 2022).

Брасиностероїди підтримують іонний гомеостаз у листках, коренях та епикотиліях, сприяють надходженню незамінних неорганічних іонів та зменшують надходження токсичних. 24-епібрадсинолід посилює нітрогенний обмін, активність нітратредуктази, глутамін синтетази, глутамат синтети і глутамат дегідрогенази (Kosakivska et al. 2022).

При застосуванні брасиностероїдів зростає площа та біомаса листків, вміст хлорофілу та як наслідок інтенсивність фотосинтезу (Kosakivska et al. 2022).

Для з'ясування зв'язку між брасиностероїдами та фотосинтезом необхідно: провести дослідження їхньої ролі у розвитку функціональних хлоропластів і фотосинтетичному переносі електронів; визначити вплив на основні ферменти фіксації CO₂ у рослин із C₃-, C₄- і САМ-типами фотосинтезу, щоб встановити, чи є ця ланка головною мішенню дії брасиностероїдів; здійснити структурний аналіз брасиностероїдів для пояснення специфічності їх дії; з'ясувати причини більш вираженого впливу брасиностероїдів на фотосинтез за стресових умов; активніше застосовувати сучасні молекулярні та клітинні методи, включно з омичними технологіями, а також дослідити взаємозв'язок між брасиностероїдами, фотосинтезом і радіацією для розуміння регуляторних мереж (Fariduddin et al. 2014).

На сьогодні внаслідок проведених досліджень відкривається все більше свідчень про роль брасиностероїдів та багатогранність механізму адаптації рослин під їх дією.

Роль брасиностероїдів при подоланні абіотичних стресів. Брасиностероїди виконують життєво важливу роль у формуванні захисних реакцій рослинних клітин до впливу ряду фак-

торів як біотичного, так і абіотичного характеру. Однак механізми дії брасиностероїдів у підвищенні стійкості рослин до абіотичних стресів досі залишаються значною мірою невідомими (Ahammed et al. 2020).

Стрес від посухи характеризується зменшенням вмісту води та водного потенціалу листків, закриттям продихів та зниженням росту рослин. Сильна та довготривала нестача води може призвести до інгібування фотосинтезу, порушення метаболізму і, нарешті, до загибелі рослини (Fariduddin et al. 2014). Проте осмотичний стрес приводить до синтезу або катаболізму ауксину, цитокинінів, етилену, гіберелінів, жасмонової кислоти та брасиностероїдів (Kirizii, Stasyk 2022; Grzelak et al. 2023).

Брасиностероїди мають здатність збільшувати поглинання води та забезпечувати стабільність мембран, що сприяє зменшенню витоку іонів, які зазнали дії посухи (Priadkina et al. 2022). Брасиностероїди в умовах посухи регулюють експресію деяких посухостійких генів та вміст споріднених білків для підвищення посухостійкості. Крім того, ендогенним гормонам належить в цих умовах основна роль, оскільки відбувається загальне зниження рівня гормонів, які сприяють росту рослин, і підвищення рівнів гормонів, які пригнічують їх ріст (Miao et al. 2024).

Брасиностероїди індукують зміну активності антиоксидантних ферментів та вмісту антиоксидантів, чим покращують ріст рослин під час посухи (Fariduddin et al. 2014). Крім того, стійкість до посухи тісно пов'язана із накопиченням абсцизової кислоти (АБК). А екзогенне застосування брасиностероїдів може підвищити рівень АБК, чим пом'якшити шкідливий вплив посухи на рослини (Ahammed et al. 2020).

Температурний стрес в останні роки став одним із основних абіотичних стресів унаслідок зміни клімату, негативно впливає та є великою загрозою для рослинництва майже на всіх континентах світу, оскільки суттєво пошкоджує клітини мезофілу та підвищує проникність плазматичної мембрани, зменшуючи доступність води, впливаючи на водний потенціал листків та фотосинтез, який є найважливішим фізіологічним процесом (Fariduddin et al. 2014). Пошкодження включають опіки, опадання та старіння листків, уповільнення росту коренів і пагонів рослин, пошкодження плодів та зниження продуктивності рослин (Ahammed et al. 2020; Grzelak et al. 2023).

Фотосинтез є найбільш чутливим до теплового стресу, оскільки не тільки знижується його

швидкість, але й пригнічується фотосинтетична ефективність ФСІ та ФСІ. Брасиностероїди мають певну стимулюючу дію на фотосинтез рослин, регулюють продукування АФК і антиоксидантний захист, які значною мірою сприяють пом'якшенню шкідливих наслідків теплового стресу (Ahammed et al. 2020; Kosakivska et al. 2022; Grzelak et al. 2023).

Основними наслідками дії високих температур є денатурація білків, нестабільність нуклеїнових кислот і структури цитоскелета, підвищення плинності мембран, інактивація синтезу та деградація білків і втрата цілісності мембран (Kirizii, Stasyk 2022).

Брасиностероїди можуть покращити термостійкість рослин, підвищуючи їхню стійкість до теплового стресу та беручи також участь у регуляції холодостійкості (Miao et al. 2024).

Низькотемпературний холодострес має безпосередній вплив на фотосинтетичний апарат рослин, порушуючи транспорт електронів тилакоїдів, цикл відновлення вуглецю та контроль надходження через продихи CO_2 разом із збільшенням накопичення цукрів, перекисним окисленням ліпідів і порушенням водного балансу (Fariduddin et al. 2014).

Порушення внаслідок холодостресу у рослин включають зміну структури мембрани, зміни в активності макромолекул, зниження осмотичного потенціалу в клітинах, а також механічні обмеження. Холодострес також впливає на процеси фотосинтезу, що проявляється у зменшенні швидкості асиміляції CO_2 , фотоінгібуванні ФСІ та ФСІІ, а також зниженні активності ферментів циклу Кальвіна (Ahammed et al. 2020).

Брасиностероїди регулюють синтез мембранних білків і метаболізм фосфоліпідів для забезпечення фізичних властивостей мембрани при дії холодостресу (Derevianchuk 2015). Дефіцит брасиностероїдів знижує та послаблює стійкість рослин до охолодження шляхом індукції окислення білка та перекисного окислення ліпідів. Екзогенне їх застосування підвищує стійкість до охолодження шляхом пом'якшення окисного пошкодження рослин (Ahammed et al. 2020).

Сольовий стрес і брасиностероїди. Засолення є основним абіотичним стресом, який впливає на ріст, розвиток та продуктивність рослин, викликає осмотичний стрес, іонну токсичність, а також порушує поглинання та переміщення мінеральних поживних речовин, індукує процеси формування АФК і розвитку оксидативного стресу в клітинах рослин. Сигналом стресу є накопичення в рослинах проліну, який виконує роль осмоліту

(Fariduddin et al. 2014; Derevianchuk 2015; Grzelak et al. 2023).

Із збільшенням концентрації солі, змінюється також фотосинтез рослин, включаючи руйнування структури хлоропластів і зниження вмісту фотосинтетичних пігментів та активності окисно-відновних ферментів і насамкінець пригнічується ріст рослин. Під впливом сольового стресу рослини регулюють свій фізіологічний та біохімічний статус, а також експресію пов'язаних генів, щоб підтримувати свій нормальний ріст, а присутність брасиностероїдів може регулювати щільність продихів, провідність та втрату води тканинами в умовах високого вмісту солі (Miao et al. 2024).

Встановлено, що при довгостроковому впливі брасиностероїдів під час сольового стресу рівень експресії генів хлоропластних дегідрогеназ знижувався. На противагу, індукувалися мітохондріальні зовнішні альтернативні дегідрогенази НАД(Ф)Н (NDB2, NDB4) (Derevianchuk 2015).

Внаслідок застосування брасиностероїдів збільшується накопичення проліну та посилюється активність антиоксидантних ферментів, застосування протидіє спричиненому сольовим стресом погіршенню росту і пригніченню врожайності (Fariduddin et al. 2014). Отже, брасиностероїди пом'якшують негативний вплив засолення (Ahammed et al. 2020).

Забруднення важкими металами є тривалим, незворотним і прихованим після потрапляння в навколишнє середовище, оскільки серйозно загрожує сталому використанню ґрунтових ресурсів і продовольчій безпеці. Важкі метали проникають із ґрунту у рослини через кореневу систему, проходять через ксилему та розподіляються по різних тканинах її надземної частини. При цьому блокується поділ ядер клітин кінчика кореня, знижується життєздатність коренів та зупиняється транспортування води, що перешкоджає нормальним фізіологічним метаболічним процесам. Також зменшується вміст фотосинтетичних ферментів у хлоропластах, закриваються продихи листка, знижується інтенсивність фотосинтезу (Grzelak et al. 2023; Miao et al. 2024).

Важкі метали негативно впливають на фотосинтетичний апарат та здатність рослин асимілювати CO_2 . Важкі метали, як Cd, знижують процес фотосинтезу, обмежуючи використання АТФ та НАДФ у циклі Кальвіна. Рослини дуже страждають від стресу, спричиненого важкими металами, проте брасиностероїди можуть зменшити пошкодження рослин, що перебувають під впливом важких металів (Ahammed et al. 2020; Kahya, Sezgin 2024).

Отже, абіотичні стреси, як правило, супроводжуються надмірним утворенням АФК, які є надзвичайно реактивними та токсичними сполуками, що спричинюють пошкодження білків, ліпідів, вуглеводів та ДНК та в результаті призводять до окиснювального стресу (Kirizii, Stasyk 2022).

Місця локалізації брасиностероїдів.

Брасиностероїди поширені у вільній формі (активні) або кон'юговані (неактивні) з цукрами та жирними кислотами у всіх органах, включаючи як вегетативні – листок, стебло та корінь, так і репродуктивні органи – квітка, насіння, пилок та плід. Найбільшим їх джерелом є пилок та незріле насіння (у діапазоні 1-100 нг/г свіжої ваги) та молоді зростаючі тканини, такі як апікальні пагони, менше – пагони та листки (0,01-0,1 нг/г свіжої маси), що зменшуються в міру дозрівання (Bajguz, Tretyn 2003; Bajguz 2011; Garrido-Auñón et al. 2024; Kahya, Sezgin 2024).

Внаслідок високої біологічної активності брасиностероїди в дуже низьких концентраціях 10^{-6} - 10^{-12} М здійснюють стимулюючий ефект на різні органи рослин, впливаючи на поділ клітин та їх ріст у фазу розтягування (Musiienko 2001; Bessonova, Yakovlieva-Nosar 2014). Загалом, брасиностероїди виявляються в дуже низьких концентраціях, від 0,01 до 100 мкг/кг (свіжа вага),

залежно від органу та віку рослини. Проте їхні фізіологічні функції в рослинах досі не з'ясовані до кінця (Bajguz, Tretyn 2003; Garrido-Auñón et al. 2024; Kahya, Sezgin 2024).

Крім того, увага наукових досліджень зосереджується на виявленні основних важливих для рослин процесів від біосинтезу брасиностероїдів, регуляції генів до катаболізму та передачі сигналів (Wei et al. 2016).

Брасиностероїди, їх біосинтетичний шлях. З'ясування біосинтезу брасиностероїдів та метаболізму є важливим для визначення їх біологічно активних форм і для розуміння того, як регулюються їх ендогенні рівні для сприяння росту та розвитку рослин. Циклізовані терпени після активації їх різними оксидоскваленциклазами рослинного походження є попередниками фітогормонів, включаючи і брасиностероїди. Циклічна структура фітостероїдів робить їх молекули особливо придатними для міжклітинної сигналізації.

Брасиностероїди синтезуються в рослинних клітинах поетапно безпосередньо із мембранного фітостеролу кампестеролу (CR) через ряд біохімічних реакцій (відновлення, гідроксилювання, епімеризації та окислення) під дією багатьох життєвоважливих ферментів, включаючи цито-

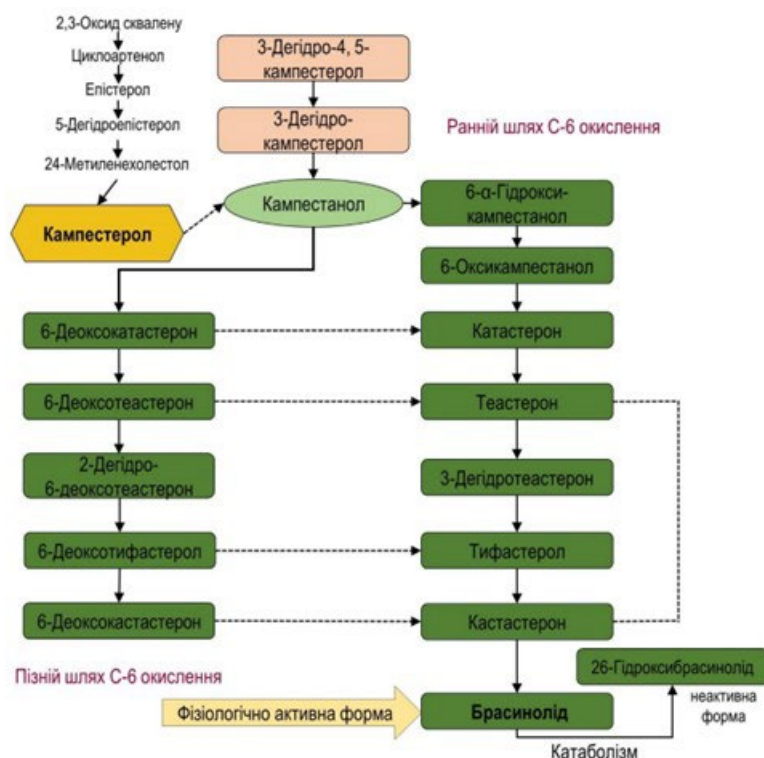


Рис. 3. Схема біосинтезу брасиностероїдів (за Kosakivska et al. 2022)

Fig. 3. Scheme of brassinosteroid biosynthesis (according to Kosakivska et al. 2022)

хром- P_{450} -залежні гідроксилази, редуктази та інші. (рис. 3) (Kobyletska, Terek 2017).

Сам кампестерол синтезується з ситостеролу та холестеролу. У клітинній мембрані рослин присутня велика кількість кампестеролу і ситостеролу, на відміну кількість холестеролу менша (Kahya, Sezgin 2024).

Генетичний та біохімічний аналіз двох споріднених цитохромів P_{450} , CYP90C1 (ROTUNDIFOLIA3) і CYP90D1, показав, що ці ферменти також відіграють вирішальну роль у біосинтезі брасиностероїдів (Clouse 2011). Однак деякі з етапів цього процесу були з'ясовані лише нещодавно (Oklestkova et al. 2013).

Відповідно до того, чи утворюється у процесі синтезу брасиностероїдів із кампестеролу (CR) кампестанол (CN), синтез можна розділити на CN-залежний шлях і CN-незалежний шлях. (Clouse 2011; Wei et al. 2016; Miao et al. 2024). Перетворення кампестеролу в кампестанол включає чотири реакції (Kreis, Müller-Uri 2010). Зрештою, наприкінці процесу безпосередньо кастастерон перетворюється на брасинолід (Oklestkova et al. 2013).

Ферменти для біосинтезу брасиностероїдів розташовані в клітині, пов'язані з ендоплазматичним ретикулумом і вказують на те, що в рослинах може існувати більше одного шляху синтезу брасиностероїдів (Kreis, Müller-Uri 2010).

Регуляція біосинтезу. Інгібування. Важливою спільною рисою різних класів фітогормонів є те, що як дефіцитна, так і надмірна їх кількість шкодять нормальній життєдіяльності рослин. Рівень біоактивних фітогормонів в основному регулюється кількома критичними факторами, включаючи регуляцію генів, які беруть участь в їхньому біосинтезі, контролі їх транспортування та модуляції загального метаболізму (Wei et al. 2016).

Оскільки ендогенні брасиностероїди, мабуть, нерухомі від тканини до тканини, гомеостаз біологічно активної кількості брасиностероїдів в конкретній тканині або навіть одній клітині має вирішальне значення для оптимального росту та розвитку. Тому гомеостаз брасиностероїдів в основному регулюється балансом біосинтезу та метаболізму (Wei et al. 2016).

Інгібітори біосинтезу брасиностероїдів є потенційно цінними інструментами для вивчення цього процесу. Відомі інгібітори брасиностероїдів триазоли є не дуже специфічними і пригнічують синтез гібберелінової кислоти або карденолідів.

Специфічним інгібітором біосинтезу брасиностероїдів виявився брасиназол, який досить

специфічно блокує етап гідроксилювання C-22, був синтезований шляхом модифікації уніконазолу (Kreis, Müller-Uri 2010). Ще одним потужним інгібітором метаболізму брасиностероїдів є пропіконазол (Kosakivska 2022). Показано, що рослини можуть використовувати різноманітні стратегії для інактивації брасиностероїдів (Wei et al. 2016).

Ключові гени. Брасиностероїди рослин в природних умовах, синтезуються поступово в рослинних клітинах внаслідок серії біохімічних реакцій із застосуванням численних життєво важливих ферментів, які кодують ключові гени. Такі, як ген DWF4, що кодує монооксигеназу цитохрому P_{450} або цитохромоксидазу CYP90B1, підвищує продуктивність, стійкість рослин до посухи та солі, рівень та активність їх фізіологічних показників (Kreis, Müller-Uri 2010; Miao et al. 2024).

CYP90B1 каталізує етап, що лімітує швидкість усього шляху біосинтезу та перетворює кампестанол CN на 6-деоксокастастерон. Втрата функції CYP90B1 призводить до дефіциту брасиностероїдів, що проявляється у карликовості, зменшеному рості коренів і листків, а також порушеннях розвитку рослини (Kreis, Müller-Uri 2010; Miao et al. 2024).

Ген CPD є важливим і незамінним геном для росту і розвитку коренів, стебел і листків рослин (Miao et al. 2024). Цей ген CPD кодує цитохром P_{450} (CYP90A1), який був першим P_{450} , виявленим у біосинтетичних шляхах брасиностероїдів (Szekeres et al. 1996; Kreis, Müller-Uri 2010).

Ген CYP90D1 є ключовим геном шляху синтезу брасиностероїдів, впливає на поділ клітин і синтез клітинної стінки, регулюючи синтез брасиностероїдів у міжвузлях, чим додатково впливає на їхній розвиток і висоту рослин (Miao et al. 2024).

Ген CYP85A1 кодує олеуроїдлактон-6-оксидазу 1, є цільовим геном BZR1 (брасиназол-резистентний1), каталізує перетворення катастерону в брасинолід, відіграє важливу роль у рослинах, які зазнають абіотичного стресу, а також регулює їх ріст і розвиток (Kreis, Müller-Uri 2010; Miao et al. 2024). Надмірна експресія гена CYP85A1 сприяє розвитку коренів, збільшує накопичення проліну, знижує рівень H_2O_2 та підвищує стійкість рослин до посухи (Miao et al. 2024). Мутації цього гену CYP85A1 можуть призводити до карликовості, зниження фертильності та порушень морфогенезу.

Ген DET2 кодує стероїдну 5 α -редуктазу. Вважається, що DET2 каталізує основний крок, що обмежує швидкість біосинтезу брасиностерої-

дів. Зміна рівня експресії гена DET2 може регулювати у рослинах вміст ендogenous брасиностероїда (Kreis, Müller-Utri 2010; Miao et al. 2024).

Ген ROT3 – це ген, що кодує 3-епі-6-деоксикастастерон 23-монооксигеназу, впливає на ріст стебла рослин і бере участь у регулюванні напрямку росту листків рослин, є цільовим геном BZR1 (Miao et al. 2024). Ген ROT3 бере участь у перетворенні катастерону на кастастерон – один із активних брасиностероїдів.

Результати дії певних генів рослин родини *Euphorbiaceae* мають велике значення, як для самих рослин, так і для людини із перспективою практичного застосування в медицині та охороні здоров'я. Дводомне тропічне дерево з Північної Австралії *Fontainea picrosperma* С.Т. White (Grant et al. 2017) та рідкісний тропічний кущ або дерево південного сходу Квінсленду (Австралія) *Fontainea venosa* Jessup & Guyer (рис. 4-А,В) містять у насінні протиракову сполуку групи епокситигліанових дитерпенів – тигіланол тиглат (Tigilanol tiglolate EBC-46), який є ефективним для пацієнтів, хворих на різні типи раку (рис. 4-С,Д).

F. picrosperma та *F. venosa* є близькоспорідними видами, експресують у тканинах листків та кореня повнорозмірні гени CYP450, а також мають деякі спільні клани генів CYP450, таких як CYP71, який класифікується, як ключовий фермент в біосинтезі дитерпенових ефірів епокси-тигліанового класу для медичних цілей та загалом бере участь у синтезі широкого спектру вторинних метаболітів, які мають захисну, сигнальну або екологічну функцію.

Встановлено, що синтез стеролів і тритерпенів у цих рослин регулює ген CYP51, модифікацію

циклічних терпенів і стерини в шляхах брасиностероїдів, абсцизової кислоти і гібереліну регулює ген CYP85, а біосинтез кастастерону у шляху біосинтезу брасиностероїдів регулює ген CYP85A (Mitu 2021).

Взаємодія брасиностероїдів з фітогормонами. Брасиностероїди взаємодіють з іншими рослинними гормонами, що є надзвичайно важливим для регуляції процесів росту, розвитку рослин та формування їх стресостійкості. Брасиностероїди підвищують стійкість рослин до біотичних та абіотичних стресів шляхом активації BZR1/BES1 (супресор BRI1-EMS1) – факторів транскрипції (Derevianchuk 2015; Kosakivska et al. 2022).

Крім того, брасиностероїди разом із цитокінінами, етиленом, жасмоновою та саліциловою кислотою, стриголактонами приймають участь у регуляції процесів проростання насіння за допомогою інтегрованої мережі взаємодії з абсцизовою кислотою та гіберелінами (Kosakivska et al. 2022).

Виявлена здатність брасиностероїдів разом з іншими рослинними гормонами (ауксини, цитокініни, етилен, гібереліни та абсцизова кислота) до формування, збільшення, та регуляції росту коренів (Padhiary et al. 2020). Головним режисером цього процесу виступає індоліл-3-оцтова кислота, а брасиностероїди та ауксини серед всіх гормонів є головними регуляторами розвитку коренів, проте взаємодіють вони антагоністично, внаслідок чого гальмуюча дія брасиностероїдів є протилежною до стимулюючої дії ауксину, який підтримує активність кореневої меристеми та сприяє поділу клітин.

Тому для оптимального росту кореня необхідний баланс вмісту цих гормонів, а активність аук-

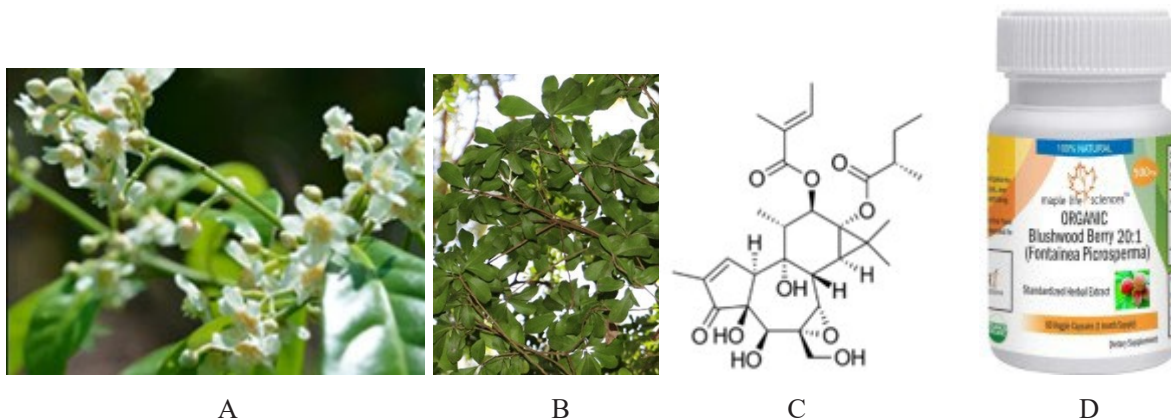


Рис. 4. А – *Fontainea picrosperma* (Grant et al. 2017); В – *Fontainea venosa*, фото Peter Woodard; С – хімічна структура Тигіланол тиглате EBC-46; D – екстракт ягід *Fontainea picrosperma* фармацевтичного виробництва.

Fig. 4. A – *Fontainea picrosperma* (Grant et al. 2017); B – *Fontainea venosa*, photo by Peter Woodard; C – chemical structure of Tigilanol tiglolate EBC-46; D – *Fontainea picrosperma* berry extract of pharmaceutical production.

синів визначається сигналінгом брасиностероїдів (рис. 5) (Musiienko 2001; Bessonova, Yakovlieva-Nosar 2014; Kosakivska et al. 2022).

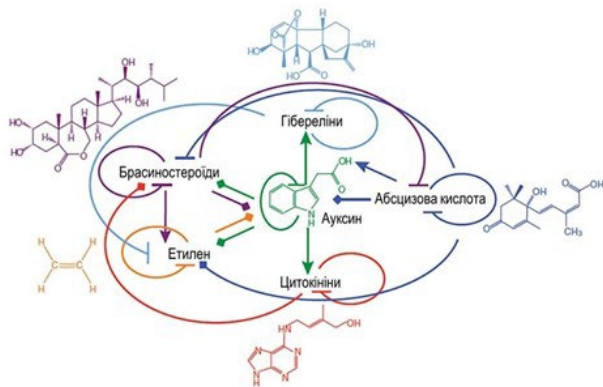


Рис.5. Взаємодія брасиностероїдів з іншими гормонами (за Kosakivska et al. 2022)

Fig. 5. Interaction of brassinosteroids with other hormones (according to Kosakivska et al. 2022)

Примітка: Лінії зі стрілками вказують на посилення експресії генів біосинтезу та послаблення експресії генів інактивації фітогормонів; лінії з тупими закінченнями вказують на зниження експресії генів, що беруть участь у біосинтезі фітогормонів, або на посилення експресії генів, що відповідають за інактивацію фітогормонів; лінії з ромбічними закінченнями та стрілки вказують на зміни в експресії генів неоднозначного характеру.

Note: Lines with arrows indicate increased expression of biosynthesis genes and decreased expression of phytohormone inactivation genes; lines with blunt ends indicate decreased expression of genes involved in phytohormone biosynthesis or increased expression of genes responsible for phytohormone inactivation; lines with rhombic ends and arrows indicate changes in gene expression of ambiguous nature.

Цитокініни, жасмонова кислота, гібереліни, стриголактони та абсцизова кислота виступають негативними регуляторами в цьому процесі (Kosakivska et al. 2022).

Брасиностероїди разом із ауксинами регулюють поділ, видовження та диференціацію судинних клітин із синергічною та антагоністичною дією та визначають радіальний малюнок судинних пучків у пагонах.

Брасиностероїди задіяні в процесах регуляції росту стебла шляхом індукування біосинтезу гіберелінів і наступної деградації DELLA-протеїнів-регуляторних білків, які пригнічують сигнальні шляхи гіберелінів та контролюють ріст і розвиток рослин (Kosakivska et al. 2022).

У фазу цвітіння брасиностероїди діють синергічно разом із гіберелінами. DELLA-протеїни в цей час є регуляторним центром між різноманітними генетичними та фітогормональними шляхами, які реагують на оточуюче середовище. Було доведено, що брасиностероїди можуть впливати

на закриття продихів завдяки синергічній взаємодії між саліциловою та абсцизовою кислотами (Kosakivska et al. 2022; Grzelak et al. 2023).

Під час взаємодії брасиностероїдів з АБК експресуються гени, відповідальні за формування стресостійкості рослин. Екзогенні брасиностероїди індукують зростання вмісту ендогенних саліцилової та жасмонової кислот і етилену, а також позитивно впливають на накопичення ендогенних брасиностероїдів (Kosakivska et al. 2022).

Комплекс фітогормон-рецептор в клітині-мішені завжди включає або виключає певний етап в метаболізмі, чим обумовлює відповідну фізіологічну реакцію рослинного організму. Рецептор – це не активний алостеричний білок, але у випадку приєднання фітогормону набуває фізіологічно активну конформацію. Саме такий комплекс і передає сигнал, потрібний для запуску відповідної фізіологічної реакції клітини (Musiienko 2001).

Брасиностероїди разом із жасмоновою, саліциловою, абсцизовою кислотами індукують старіння квіток, на відміну цитокініни, гібереліни, ауксин гальмують цей процес (Kosakivska et al. 2022).

Як вже згадувалось вище, брасиностероїди частково через взаємодію з іншими гормонами регулюють експресію специфічних генів рослин і складні фізіологічні реакції, пов'язані з ростом, встановлюючи основу для відповідей на брасиностероїди (Esposito et al. 2011; Manghwar et al. 2022). Наприклад, при надмірній експресії гену, відповідального за деградацію цитокінінів, зменшується рівень цитокінінів у коренях рослин, що тягне за собою гальмування росту стебла та листків.

Сигналізація брасиностероїдів. Шлях передачі сигналу брасиностероїдів був ретельно вивчений та описаний як складний шлях, що відіграє вирішальну роль у рості та розвитку рослин (Manghwar et al. 2022; Miao et al. 2024). Вони сконцентровані у репродуктивних органах та вегетативних тканинах рослини та мають рухатися з внутрішньої частини клітини, де вони синтезуються, назовні, де вони сприймаються рецепторними кіназами, локалізованими на плазматичній мембрані тієї ж клітини або сусідніх (Kreis, Müller-Uri 2010; Kosakivska et al. 2022).

Брасиностероїди навряд чи транспортуються на великій відстані, що означає необхідність для кожної окремої тканини синтезувати власні гормони для повноцінного росту та розвитку. Тому їх в невеликих кількостях можна виявити у всіх досліджуваних тканинах. Крім того вони можуть здійснювати свій вплив шляхом зміни транспорту ауксину (Wei et al. 2016; Kreis, Müller-Uri 2010).

Міжклітинний транспорт брасиностероїдів на короткі відстані відбувається через пори в клітинних стінках плазмодесми, запускається у відповідь на ендогенні рівні брасиностероїдів та опосередковується мембранно-інтегральними рецепторними кінзазами (Benitez-Alfonso, Caño-Delgado 2023).

Сприйняття сигналів на поверхні клітини та передача цих сигналів всередину клітини є надзвичайно важливим процесом для всіх форм життя (Oklestkova et al. 2013). Рослини сприймають брасиностероїди на клітинній мембрані та механізм дії брасиностероїдів клітини є особливо цікавим, оскільки опосередковується нечутливою до брасиностероїдів рецепторною серин/треонін кінзазою BRI1, що експресується на поверхні клітин та працює у парі разом із ко-рецептором – пов'язаною з брасиностероїдом ВАК-1 кінзазою, утворюючи активний рецепторний комплекс (Bouaziz 2014).

BRI1 є ліганд-незалежним гомодимером, відповідає за зв'язування, стабілізацію, ініціацію та передачу сигналів брасиностероїдів (Kosakivska et al. 2022). За допомогою генетичних та біохімічних досліджень BRI1 було визначено як автентичний брасиностероїдний рецептор (Diachkov et al. 2021). Встановлено, що цей рецептор брасиностероїдів являє собою однострансмембранну протеїнкіназу, складається з 1196 залишків амінокислот і локалізований у плазматичній мембрані, має типову структуру LRR-RL-кінази (Kobyletska, Terek 2017), позаклітинний домен якої збагачений повторюваними послідовностями лейцину (LRR-RK) (Miao et al. 2024). BRI1 – це необхідний для сприйняття брасиностероїдів позаклітинний LRR-домен (Clouse 2011; Diachkov et al. 2021).

Взаємодія брасиностероїдів з їх рецептором BRI1 індукуює трансфосфорилування внутрішньоклітинних доменів. Залучається кінзаза ВАК1, фосфорилується BRI1 (олігомеризація) і, в свою чергу, фосфорилує BRI1 для максимальної активації цього сигнального шляху (рис. 7) (Bouaziz 2014).

Основними відповідальними за реакцію та відповідь, опосередковані брасиностероїдами, є BZR1 (стійкий до брасиназолу 1) і BES1 (BRI1-EMS-супресор), також BZR2 (стійкий до брасиназолу 2), два основних транскрипційних фактора сигнального шляху брасиностероїдів, які регулюють низку генів, залучених до різних фізіологічних процесів, таких як реакції розвитку, білковий метаболізм, клітинний транспорт і сигналізація, біосинтез клітинної стінки, хроматин і компо-

ненти цитоскелету, реакції навколишнього середовища та гормональні реакції (Peres et al. 2019).

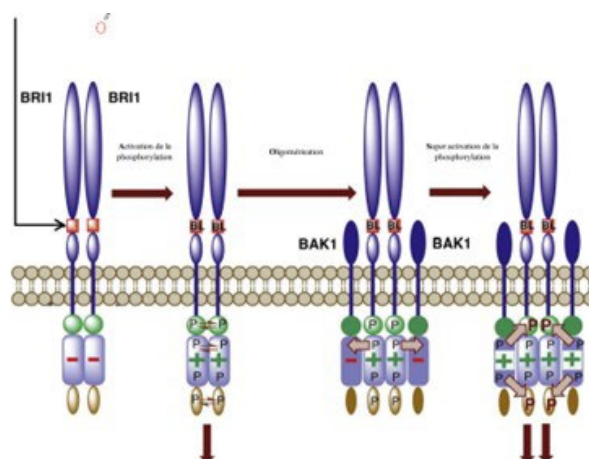


Рис. 6. Сигналізація брасиностероїдів (за Bouaziz 2014)
Fig. 6. Brassinosteroid signaling (according to Bouaziz 2014)

Брасиностероїдна сигналізація і результуюча геномна відповідь ініціюється зв'язуванням молекули брасиностероїда з локалізованою в плазматичній мембрані рецепторною брасиностероїд-нечутливою кінзазою BRI1 (рис. 7) (Oklestkova et al. 2013).

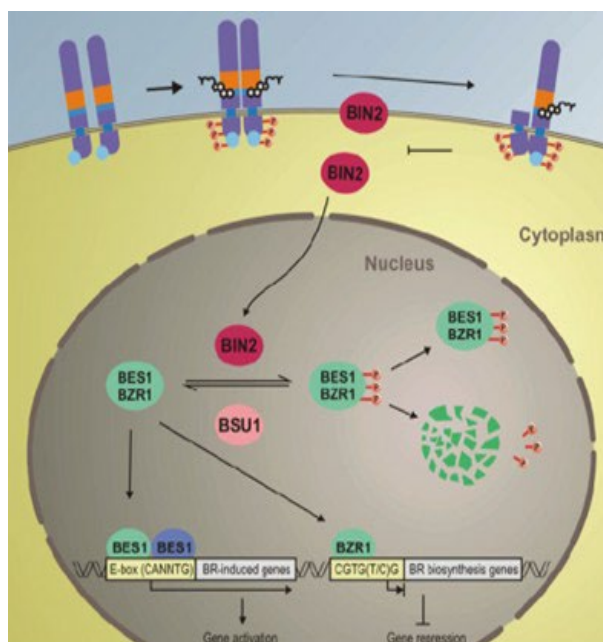


Рис. 7. Брасиностероїдна сигналізація в рослинній клітині (за Oklestkova et al. 2013)
Fig. 7. Brassinosteroid signaling in a plant cell (according to Oklestkova et al. 2013)

Збагачені лейцином повторювані рецептороподібні протеїнкінази LRR-RLK є життєво важливими для росту та розвитку рослин, передачі сиг-

налу, імунітету та відіграють різноманітну роль у захисних реакціях рослин, зокрема пов'язаних зі стійкістю рослин до фузаріозного в'янення (Cao et al. 2022).

Наприклад було ідентифіковано 1025 LRR-RLK у п'яти геномах видів *Euphorbiaceae*: *Hevea brasiliensis*, *Manihot esculenta*, *Jatropha curcas* L., *Ricinus communis* і *Vernicia fordii* (Hemsl.) Airy Shaw в кількості 223, 311, 186, 138 та 167 LRR-RLK відповідно, а також оцінено їх експресію у відповідь на інфекцію фузаріозного в'янення, викликаного збудником *Fusarium oxysporum* Schlecht. (Cao et al. 2021).

Виявлено, що у китайського олійного дерева *Vernicia montana* Lour. родини *Euphorbiaceae*, існують і активізовані характерні домени стійкості до фузаріозного в'янення, спричиненого *Fusarium* sp. (Cao et al. 2022). У *Jatropha curcas* брасиностероїди разом із жасмоновою кислотою активні при розвитку квітки разом із розвитком тичинок, дозріванням пилку та чоловічою фертильністю (Gangwar, Shankar 2020).

Сприйняття брасиностероїдів рецепторами на поверхні клітини тягне за собою каскад реакцій фосфорилування для активації центрального фактора транскрипції BZR1, який контролює транскрипцію чутливих до брасиностероїдів генів у ядрі (Ahamed et al. 2020).

Каскад реакцій фосфорилування призводить до утворення активної пари рецепторних кіназ із формуванням комплексу BRI1-BL-BAK1, який потім активує каскад сигналізації BR вниз за течією, інактивуючи розчинну брасиностероїд-нечутливу 2 (BIN2) кіназу, яка є негативним регулятором сигналізації брасиностероїдів. BES1 та BZR1 фосфорильовані BIN2 та є тісно пов'язаними транскрипційними активаторами BR-індукованих генів. BSU1 (bri1-супресор 1) протидіє впливу BIN2 (рис. 7) (Oklestkova et al. 2013; Wei et al. 2016).

Цей каскад сигнальних реакцій фосфорилування, ініційований брасиностероїдами, розділяють на три етапи: розпізнавання брасиностероїдів та рання активація BRI1 рецепторних кіназ; інактивація інгібіторів BIN2, фосфатаз і кіназ; регуляція транскрипційних факторів BES1 та BZR1. У сигнальному каскаді брасиностероїдів BES1 діє як індуктор, тоді як BZR1 – як репресор (Kosakivska et al. 2022).

Видалення або ж мутації в генах, що кодують основні компоненти синтезу брасиностероїдів та їх сигнальних шляхів, призводить до зменшення видовження рослинних клітин, спричиняють обмежену врожайність та фертильність рослин,

порушення росту та розвитку органу, а також виражену карликовість, що підкреслює важливу роль цих гормонів у онтогенезі рослин (Derevianchuk 2015; Manghwar et al. 2022). Наприклад інгібування CYCD3, гена рослинного цикліну D-типу, який сприяє поділу рослинної клітини, та мутації в гені BRI1 призводять до зниження чутливості до брасиностероїдів і, як наслідок, до розвитку карликового фенотипу (Cai et al. 2024).

Встановлено, що знижена експресія 6 генів BRI1, 3 BAK1 і 1 CYCD3 вказує на зниження чутливості до брасиностероїдів і призводить до карликовості у карликової маніоки *Manihot esculenta* Crantz фенотипу NZ199, яка поряд із картоплею та бататом належить до трійки цінних харчових бульбових культур світу (Cai et al. 2024).

Сучасний погляд на механізм дії брасиностероїдів. На сьогодні важливим залишається з'ясування механізму рецепції (отримання сигналу) та трансдукції (модифікація клітиною позаклітинного сигналу та наступні внутрішньоклітинні реакції на даний сигнал) сигналу брасиностероїду 24-епібрасинолід та наступні метаболічні зміни в клітині, які призведуть в результаті до формування у рослини ростової чи адаптаційної відповіді. Однією із ключових ланок трансдукції сигналів із зовнішнього середовища у клітину є фосфоліпідна сигналізація рослин за допомогою участі діацилгліцеролкіназ (Karpets 2019).

Вже з'ясовано основні етапи впливу брасиностероїдів на метаболізм рослин з метою адаптації до несприятливих умов середовища (рис. 8).

Перший етап – це етап ранньої реакції сприйняття сигналу брасиностероїдів, що опосередковується мережею внутрішньоклітинної фосфоліпідної сигналізації (фосфатидною кислотою і диацилгліцеролом); другий етап – вплив брасиностероїдів на регуляцію процесів дихання рослин, зокрема, альтернативного шляху дихання, що сприяє зниженню активності процесів формування АФК у мітохондріях. Зниження ендогенного рівня брасиностероїдів специфічними інгібіторами біосинтезу гормону пригнічує процеси дихання та ріст рослин за умов жорстокого сольового стресу; третій етап – брасиностероїди разом із активацією альтернативної оксидази індукують гени ряду білків теплового шоку, зокрема, мітохондріальних шаперонів CPN60-2 та малого шаперону БТШ22, які залучаються у стабілізацію білкових компонентів транспортного ланцюга електронів у мітохондріях рослин (рис.8) (Derevianchuk et al. 2014, Derevianchuk 2015).

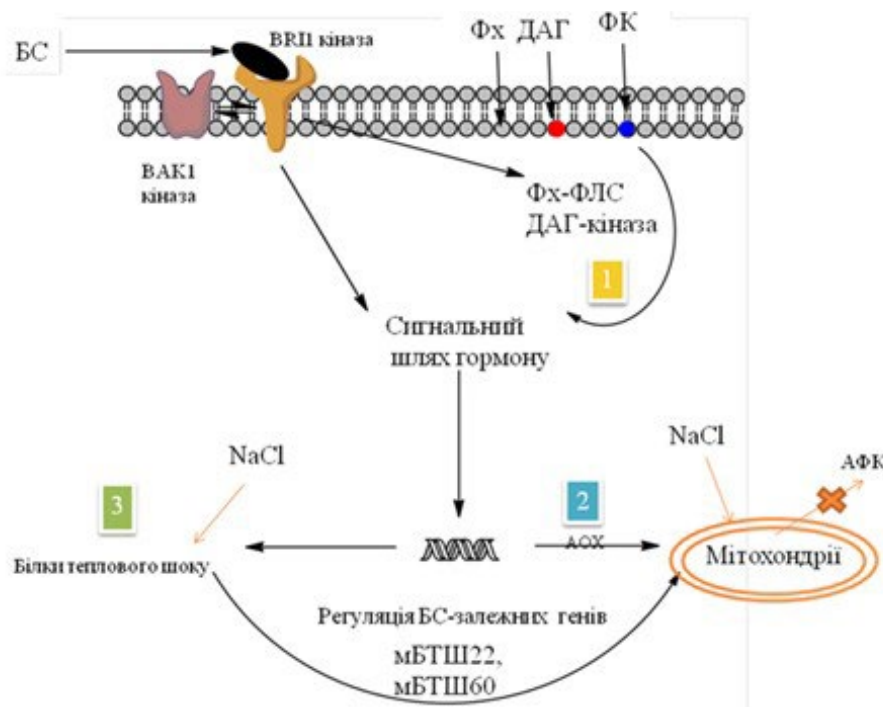


Рис. 8. Механізм БС-індукованого розвитку адаптації метаболізму рослин за дії абіотичного фактора середовища (за Derevianchuk 2015)

Fig. 8. Mechanism of BS-induced development of adaptation of plant metabolism under the action of an abiotic environmental factor (according to Derevianchuk 2015)

Отже, брасиностероїди індують стійкість рослин, змінюючи профіль синтезу білків і, вірогідно, шаперонів. Індукція генів мітохондріальних шаперонів та альтернативної оксидази разом із активацією процесів альтернативного дихання свідчать про нову роль брасиностероїдів у регуляції метаболізму рослин за умов дії абіотичних стресів. Тому механізм впливу брасиностероїдів на рослини полягає у зниженні активності процесів формування токсичних рівней АФК та адаптації енергогенеруючих органел клітини з метою підтримання їх гомеостазу (Derevianchuk 2015).

Отже, брасиностероїди можуть пом'якшувати негативний вплив на рослини абіотичних стресів різної природи, спільно взаємодіяти з іншими ендогенними гормонами та регулювати їх дію. Проте механізми їх взаємодії глибоко не досліджені, що має великі перспективи наукових відкриттів в майбутньому.

Брасиностероїди у Euphorbiaceae покращують життєздатність та формують стресостійкість молочайних в умовах посухи, збільшуючи швидкість фотосинтезу, зменшуючи просочування осмотичних регуляторних речовин, збільшуючи синтез енергетичних речовин і покращуючи антиоксидантну систему.

У рослин *Jatropha curcas* в умовах водного дефіциту відбувається збільшення виробництва реактивних речовин, які пошкоджують мембрани та білки. Брасиностероїди відіграють важливу роль у пом'якшенні шкідливого впливу посухи на рослини *Jatropha curcas* шляхом дії як еліситор (речовина, яка індуює захисні реакції у рослин) для активації фотозахисних механізмів, які посилюють вегетативний ріст та зберігають цілісність мембрани. Максимальну антиоксидантну активність та активацію росту було досягнуто при концентрації брасиностероїду 8 мг/л із можливим застосуванням у вищих концентраціях (Braga de Oliveira et al. 2021).

Крім того виявлено та підтверджено, що брасиностероїди у молочайних регулюють дефіцит води та вихід латексу. У рослин *Hevea brasiliensis* вони збільшують вихід та якість латексу шляхом зниження індексу закупорювання та підвищення індексу розриву лютюїду (мембранозв'язаної вакуолі, яка містить ферменти, білки та знаходиться в латексі каучуконосного дерева) без зменшення вмісту меркаптанів – органічних похідних сірководню, сахарози та неорганічного фосфору. Це супроводжується підвищеною експресією генів НЬНGN, НЬСНІ та НЬНЕV, пов'язаних з біосинтезом каучуку, подовженням вуглеводневого ланцюга

каучуку та пригніченням експресії тих трьох генів, що призводять до латексної закупорки та запобіганню відтоку латексу (Bingbing et al. 2023).

В підсумку дія брасиностероїдів сприяє утворенню більш якісного латексу та збільшенню його виходу за рахунок подовження часу екстракції. Вміст фітогормонів в цьому процесі продемонстрував значні відмінності, оскільки транс-зеатин, етилен, саліцилова кислота, кінетин і цитокінін були індуковані брасиностероїдами, тоді як ауксин, абсцизова кислота та гіберелін – ні (Bingbing et al. 2023).

Отже, брасиностероїди збільшують врожайність та якість латексу у рослин *Euphorbiaceae*, уповільнюючи фізіологічні пошкодження та збільшуючи транскрипцію генів. Розуміння молекулярного механізму та генного регулювання процесу утворення латексу у каучуконосів є надзвичайно важливим практичним моментом для промислового виробництва латексу. А сучасні дослідження закладають основу для молекулярної діагностики та генної інженерії з метою підвищення високої врожайності каучуконосних видів (Bingbing et al. 2023).

Використання брасиностероїдів в аграрному виробництві. Рослинам культурної флори для повноцінного росту та розвитку потрібні певні умови навколишнього середовища. Однак забруднення, дефіцит вологи та поживних речовин, екстремальні погодні явища, тиск ряду біологічних чинників оточуючої флори та фауни, а також руйнівні наслідки військових дій в комплексі негативно впливають на врожайність сільськогосподарських культур. Тому в таких умовах, поєднаних із глобальними змінами клімату, біорезистентні комплекси мають важливий вплив на виробництво сільськогосподарських культур (Ahammed et al. 2020).

Унікальна комбінація фізіологічної дії та сильний вплив брасиностероїдів на ріст, покращення життєдіяльності та підвищення стійкості рослин до зовнішніх чинників має цінність та значний потенціал для їх практичного застосування, як агентів підвищення урожайності сільськогосподарських культур (Oklestkova et al. 2013).

Брасиностероїди є однією з найбільш перспективних для рослинництва груп ендегенних фітогормонів, оскільки використовуються у мізерних кількостях, здійснюють комплексну дію на ріст, розвиток та захист рослин. А екзогенна обробка брасиностероїдами в низьких концентраціях дозволяє підвищити стійкість рослин до коливань температури, посухи, засолення, аноксії (відсутність кисню) та впливу патогенів (Nayat et al. 2003).

Практичне використання брасиностероїдів має ряд переваг. По-перше, це природні еколо-

гічно чисті сполуки широко поширені в рослинному світі. По-друге, ефективні при дуже низьких концентраціях 5-50 мг/га, які зустрічаються і в природних умовах та майже завжди мають синергетичний ефект при взаємодії з іншими фітогормонами (Oklestkova et al. 2013; Ahammed et al. 2020; Rajendra et al. 2024).

По-третє, завдяки широкому спектру стимулюючої та захисної дій, які підвищують стійкість рослин до фітопатогенів, брасиностероїди позитивно впливають на кількість та якість врожаю, можуть використовуватися як повна або часткова заміна традиційним пестицидам (Grzelak et al. 2023). Важливо, що застосування брасиностероїдів на рослинах та насінні можливе із використанням вже існуючого обладнання та технологій (Oklestkova et al. 2013).

Використання брасиностероїдів має великі перспективи вирощування сільськогосподарських культур в екстремальних умовах високої засоленості, посухи або обмеженого постачання поживних речовин, екстремальних температур, токсичності важких металів (Cd, Cu, Al та Ni), які суттєво перешкоджають метаболізму рослин. Тому брасиностероїди є дуже перспективними для використання в аграрному виробництві (Fariduddin et al. 2014; Grzelak et al. 2023).

Брасинолід, 24-епібрасинолід, 28-гомобрасинолід вважаються найбільш біологічно активними формами та широко використовуються на різних культурах, що обумовлено наявністю лактонного кільця в C6–C7 положенні (ключова для взаємодії з рецептором BRI1). Структурні відмінності у положенні гідроксильних груп впливають на рецепторну афінність (здатність зв'язуватись і утворювати комплекс з певним рецептором) і стабільність у тканинах (Rajendra et al. 2024).

Для масштабного польового застосування брасиностероїдів існують два дієві методи: замочування насіння та позакореневе обприскування. Найкращі результати досягаються при обробці молодих рослин (Oklestkova et al. 2013). Ефективними для багатьох видів рослин є передпосівне занурення живців, післясходова обробка коренів, позакореневе підживлення тощо (Ahammed et al. 2020).

Крім того, брасиностероїди покращують процеси цвітіння, зав'язування та плодоношення плодово-ягідних культур, збільшуючи кількість та розмір плодів, підтримують твердість плодів, суттєво зберігаючи їх структурну цілісність, збільшують накопичення антоціанів, загальний вміст розчинних речовин та крохмалю. Це, в свою чергу,

покращує якість плодів та їх довговічність після збору врожаю, що робить процес використання цих сполук економічно вигідним (Rajendra et al. 2024; Aryal, Alferez 2025).

Під час використання брасиностероїди можна змішувати з твердими, пастоподібними та рідкими допоміжними речовинами для використання у вигляді порошків, гранул, таблеток, паст, суспензій, розчинів, з можливим використанням емульгаторів. Застосування можливе шляхом обприскування, розкидання, покриття або занурення рослин, їх органів або ґрунту. Кількість брасиностероїду коливається від 0,01 до 100 мг/л залежно від його структури, рецептури, виду рослини, що обробляється, та бажаного ефекту, його можна застосовувати з іншими агрохімікатами, іншими рослинними гормонами або регуляторами росту, добривами, гербіцидами, інсектицидами та іншими допоміжними речовинами (Zullo, Günter 2002).

Оскільки використання брасиностероїдів є нетоксичним та екологічно чистим, тому має великі перспективи в ролі пестицидів та для захисту рослин від екологічних стресів (Fariduddin et al. 2014; Padhiary et al. 2020). Препарат «Епін» (розчин 2,4-епібрасиноліду у спирті) є дієвим та ефективним для вирощування здорових рослин (Bessonova, Yakovlieva-Nosar 2014). Крім того, на практиці аграрії використовують потужні біостимулятори на основі брасиностероїдів Вітазім (Vitazyme) («Plant Designs», США), «V-AGRO» (ТОВ НВП "5-ий елемент", Україна) (Kosakivska et al. 2022).

Однією з головних перешкод широкого використання брасиностероїдів у рослинництві є їх висока вартість. Проте останнім часом прогрес в області хімічного синтезу брасиностероїдів та їх аналогів призводить до економічно доцільних

підходів, які наблизили їх практичне застосування в сільському господарстві (Hayat et al. 2003; Fariduddin et al. 2014).

Ефективним для аграрного виробництва є їх використання в комбінації з ГК, АБК, етиленом, цитокінінами із яскраво вираженим між цими біорегуляторами синергетичним ефектом (Mostafa, Kotb 2018; Garrido-Auñón et al. 2024; Aryal, Alferez 2025). Очікуваними результатами використання брасиностероїдів у рослинництві є регуляція світло- та гормонрегульованих процесів, експресія світлорегульованих генів, старіння листків, індукція цвітіння. Проте глибоко фізіологічна природа дії брасиностероїдів все ще невідома (Musiienko 2001; Bessonova, Yakovlieva-Nosar 2014).

Ефект використання брасиноліду значною мірою залежить від низки факторів, серед яких вид рослини, етап онтогенезу, умови росту (зі стресом чи без нього), вид та тривалість стресу, взаємодія брасиностероїду з іншими гормонами, регуляторами росту та сигнальними молекулами (Derevianchuk 2015; Ahammed et al. 2020).

Більше того, нещодавні дослідження показали, що природні брасиностероїди та їх синтетичні аналоги мають потенційне застосування не лише в рослинництві та сільському господарстві, але й у медицині завдяки їхній протівірусній, імуномодулюючій та нейропротекторній активності, а також антипроліферативній дії на клітини тварин *in vitro* (Diachkov et al. 2021).

Приклади застосування та дії брасиностероїдів *Euphorbiaceae*. Брасиностероїди *Euphorbia officinarum* L. (рис. 9-А) належать до напівситнетичних похідних тритерпенів 3 β -ацетокси-норлуп-20-он (F4) і 3-хлор-4 α , 14 α -диметил-5 α -холест-8-ен (F6) (рис. 9-В) позитивно впливають на стан розсади томатів як за нор-

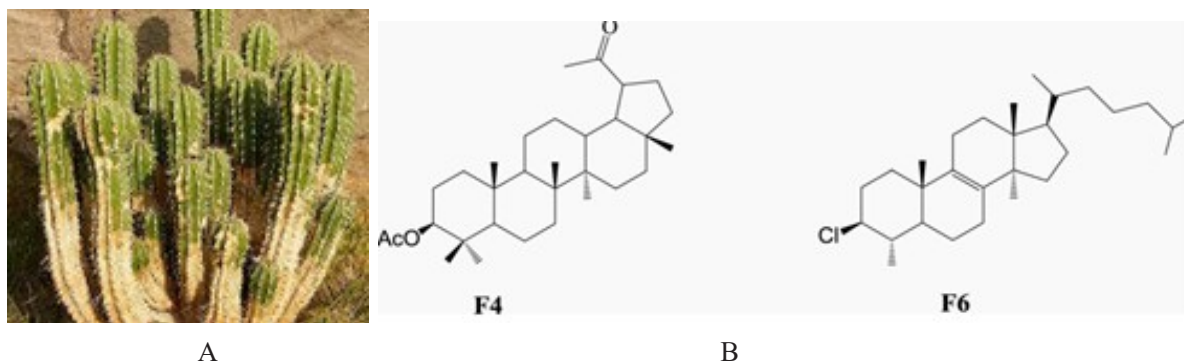


Рис. 9. А – *Euphorbia officinarum*, фото Frank Vincentz; В – структура 3 β -ацетокси-норлуп-20-он (F4) і 3-хлор-4 α , 14 α -диметил-5 α -холест-8-ен (F6) (Smaili et al. 2019)

Fig. 9. A – *Euphorbia officinarum*, picture by Frank Vincentz; B – structure 3 β -acetoxy-norlup-20-one (F4) and 3-chloro-4 α , 14 α -dimethyl-5 α -cholest-8-ene (F6) (Smaili et al. 2019)

мальних умов, так і при зараженні грибковими патогенами *Verticillium dahliae* Kleb., що викликають вертицильоз, та паличковидними ґрунтовими бактеріями *Agrobacterium tumefaciens* (Smith et Townsend) Conn., що викликають хворобу корончастих галлів (Smaili et al. 2017; Smaili et al. 2019).

Після позакореневого обприскування брасиностероїдами *E. officinarum* суттєво покращується швидкість росту, збільшується площа, кількість зеленої та сухої маси листків, підвищуються також фізіологічні параметри (фотосинтетичні пігменти, вміст проліну та активність нітратредуктази), відзначається індукування накопичення H_2O_2 , підвищується активність кількох антиоксидантних ферментів (каталаза, аскорбатпероксидаза, гвакколпероксидаза), посилюється антиоксидантний захист, що підтверджує можливість та великі перспективи практичного використання брасиностероїдів для захисту рослин від бактеріальних та грибкових хвороб (Smaili et al. 2017; Smaili et al. 2019).

Існують перспективи використання брасиностероїдів і у біотехнології *Euphorbiaceae*. Зокрема, процеси мікророзмноження важливих харчових тропічних рослин родини, таких як маніок *Manihot esculenta*, можна покращити за допомогою брасиностероїда 28-гомокастастерон (10) або 3 β -ацетил-28-гомотеастерон (Zullo, Günter 2002).

Розвиток біотехнології та вивчення регуляторної мережі та потенційних механізмів брасиностероїдів для підвищення стійкості та врожайності важливих сільськогосподарських та декоративних культур є важливим напрямком наукових досліджень (Kahya, Sezgin 2024).

Важливим моментом є відбір та введення в культуру найбільш перспективних видів із родини *Euphorbiaceae*, які можуть бути цінним рослинним джерелом брасиностероїдів. На сьогодні тривають дослідження щодо пошуку та виділення брасиностероїдів з рослин *Euphorbiaceae*, удосконалення біологічних або фізико-хімічних методів їх виявлення, з'ясування їх біосинтезу та метаболізму, а також дослідження їх біологічної активності та сільськогосподарського використання (Zullo, Günter 2002).

Для ідентифікації та характеристики основних компонентів і генів, що беруть участь у сигнальному шляху брасиностероїдів, широко використовується генетичний скринінг (Oklestkova et al. 2013). Проте, молекулярний механізм дії брасиностероїдів залишається значною мірою не визначеним. Зокрема, до кінця не з'ясовані механізми

передачі сигналу брасиностероїдів від поверхні клітини до цитоплазми та спосіб регулювання активації багатьох генів (Oklestkova et al. 2013). Тому існує велика потреба в продовженні досліджень механізму впливу брасиностероїдів на рослині клітини на молекулярному рівні.

На жаль, відсутність вітчизняних даних ролі брасиностероїдів у *Euphorbiaceae* та обмежена їх кількість в закордонних виданнях схиляє до висновку, що ця тема мало досліджена, обмежено висвітлена, потребує поглиблених експериментів та вагомих наукових висновків.

Сучасні дослідження брасиностероїдів сприяють підвищенню урожайності рослин, стійкості, життєздатності та конкурентоспроможності (Zullo, Günter 2002; Kosakivska et al. 2022).

Глибокі знання про біосинтез брасиностероїдів та передачу їх сигналів, фізіологічний та молекулярний механізм їх активності, інгібування та контроль вмісту брасиностероїдів в клітинах, можливості синтезу та використання як природних, так і штучних брасиностероїдів сприятимуть вдосконаленню та вирощуванню цінних сільсько-господарських культур на теренах України.

Висновки

Родина *Euphorbiaceae* є однією з найбільш чисельних родин квіткових рослин, із космополітичним поширенням. Ці рослини мають різні життєві форми, стійкі та невибагливі до умов існування, каучуконоси, мають широкий спектр практичного використання від стародавніх часів до сьогодення, як сировина для промисловості, енергетики, харчування, засоби для лікування та профілактики здоров'я людини, елемент побуту та ландшафтного дизайну, об'єкт для дослідження ролі брасиностероїдів у формуванні стресостійкості рослин.

Брасиностероїди є ключовими фітогормонами, що координують на генетичному, фізіологічному, біохімічному та молекулярному рівнях процеси росту, морфогенезу, регулюють клітинний поділ та диференціацію, контролюють фотосинтетичну активність, білковий метаболізм, клітинний транспорт і передачу сигналів та активують механізми стресової адаптації рослин, забезпечуючи інтеграцію метаболічних і сигнальних шляхів у мінливих умовах довкілля.

Синтез брасиностероїдів в рослинних клітинах відбувається поступово із мембранного фітостеролу кампестерол через ряд біохімічних реакцій відновлення, гідроксилування, епімеризації та окислення під дією багатьох життєвоважливих ферментів.

Брасиностероїди взаємодіють із іншими рослинними гормонами, що є надзвичайно важливим для регуляції процесів росту, розвитку рослин та формування їх стресостійкості.

Брасиностероїди промислових каучуконосів *Euphorbiaceae* сприяють утворенню більш якісного латексу та збільшенню його виходу за рахунок подовження часу екстракції, що становить великі промислово-економічні перспективи.

Брасиностероїди не транспортуються на великі відстані, їх міжклітинний транспорт відбувається через плазмодесми, запускається у відповідь на ендогенні рівні стероїдних фітогормонів та опосередковується мембранно-інтегральними рецепторними кіназами: мембранно-інтегральною рецепторною брасиностероїд-нечутливою І кіназою (BRI1) та її рецептором ВАК1.

Брасиностероїди відіграють вирішальну роль у стійкості рослин до ряду абіотичних стресів: посухового, температурного, соляного та забруднення важкими металами, сприяючи формуванню у рослин захисних реакцій шляхом регуляції експресії генів антиоксидантних ферментів, активації синтезу осмопротекторів, стабілізації мембранних структур та підтримання фотосинтетичної актив-

ності. Активують захисні механізми, підтримують життєздатність клітин та забезпечують інтегровану відповідь клітин на стресові фактори.

Практичне використання брасиностероїдів для рослинництва та сільського господарства має великі перспективи та ряд переваг, оскільки вони використовуються у мінімальних кількостях, здійснюють комплексну дію на регулювання росту, розвитку, підвищення стійкості рослин до біотичних та абіотичних чинників, є нетоксичними та екологічно чистими, можуть бути альтернативою пестицидам.

Результатом дії певних ключових генів рослин родини *Euphorbiaceae* є не тільки синтез стеролів, але й тритерпенів, серед яких ефективна протирактова сполука тигіланол тиглат (Tigilanol tiglate EBC-46)

Детальні та глибокі знання функцій брасиностероїдів, процесів їх біосинтезу, сигналіngu, контролю та регуляції їх вмісту в клітині, інгібування та управління брасиностероїд-специфічними шляхами сприятимуть вирощуванню на теренах України високоурожайних, стійких до біотичних та абіотичних факторів важливих сільськогосподарських культур.

- АНАММЕД, G. J., LI, X., LIU, A., CHEN, S. (2020) Brassinosteroids in Plant Tolerance to Abiotic Stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(3), 1451–1464. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10098-0>
- ARYAL, D., ALFEREZ, F. (2025) Brassinosteroids: Biosynthesis, Signaling, and Hormonal Crosstalk as Related to Fruit Yield and Quality. *Plants*, 14(12), 1865. <https://doi.org/10.3390/plants14121865>
- BAJGUZ, A. (2011) Brassinosteroids – occurrence and chemical structures in plants. In: S. Hayat & A. Ahmad (Eds.), *Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone*, Springer, Dordrecht. 1–27. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0189-2_1
- BAJGUZ, A., TRETYN, A. (2003) The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants. *Phytochemistry*, 62(7), 1027–1046. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(02\)00776-9](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(02)00776-9)
- BENITEZ-ALFONSO, Y., CAÑO-DELGADO, A. I. (2023) Brassinosteroids en route. *Nature Chemical Biology*, 19(11), 1294–1295. <https://doi.org/10.1038/s41589-023-01367-6>
- BESSONOVA, V. P., YAKOVLIEVA-NOSAR, S. O. (2014) *Fiziolohiia roshlyn* [Plant Physiology]. Svidler A.L., Dnipropetrovsk. (in Ukrainian)
- BINGBING, G., MINGYANG, L., HONG, Y., LONGJUN, D., LIFENG, W. (2023) Brassinosteroids Regulate the Water Deficit and Latex Yield of Rubber Trees. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(16), 12857. <https://doi.org/10.3390/ijms241612857>
- BOUAZIZ, A. L. (2014) *Identification de métabolites secondaires des plantes, protecteurs des photorécepteurs à cônes pour le traitement de la rétinopathie pigmentaire* [Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie - Paris VI]. HAL Theses, https://theses.hal.science/tel-03815605v1/file/BOUAZIZ_Alexandra_Lyor_2014.pdf
- BRAGA de OLIVEIRA, D., AMARO, C. L., AMARO, L. V., BORGES, L. P., AMORIM, V. A., MATOS, F. S. (2021) Importance of brassinosteroids in activating the antioxidant system and growth in *Jatropha curcas* L. plants under water deficit. *Australian Journal of Crop Science*, 15(3), 369–376. <https://doi.org/10.21475/ajcs.21.15.03.p2730>
- CAI, Z., RUAN, L., WEI, W. (2024) Morphological, anatomical, and transcriptomics analysis reveals the regulatory mechanisms of cassava plant height development. *BMC Genomics*, 25, 699, 1–33. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4144739/v1>
- CAO, Y., MO, W., LI, Y. (2021) Deciphering the roles of leucine-rich repeat receptor-like protein kinases (LRR-RLKs) in response to *Fusarium* wilt in the *Vernicia fordii* (Tung tree). *Phytochemistry*, 185, 112686. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2021.112686>
- CAO, Y., FAN, T., LI, Y. (2022) Dissection of leucine-rich repeat receptor-like protein kinases: insight into resistance to *Fusarium* wilt in tung tree. *Peer Journal*, 10, e14416. <https://doi.org/10.7717/peerj.14416>

- CLOUSE, S. D. (2011) Brassinosteroids. *The Arabidopsis Book*, 9, e0151. <https://doi.org/10.1199/tab.0151>
- DEREVYANCHUK, M. V., GRABELNYH, O. I., LITVINOVS'KAYA, R. P. (2014) Influence of brassinosteroids on plant cell alternative respiration pathway and antioxidant systems activity under abiotic stress conditions. *Biopolymers and Cell*, 30(6), 436–442. <https://doi.org/10.7124/bc.0008BD>
- DEREVIANCHUK M.V. (2015) *Brasynosteroidy v rehuliatcii metabolizmu roslyn za umov dii abiotychnykh stresiv* [Brassinosteroids in the regulation of plant metabolism under abiotic stresses]. Dysertatsiia kandydata biologichnykh nauk za spetsialnistiu 02.00.10-Bioorhanichna khimiia. Kyiv. (in Ukrainian)
- DIACHKOV, M. V., FERRER, K., OKLESTKOVA, J., RAROVA, L., STRNAD, M. (2021) Synthesis and Biological Activity of Brassinosteroid Analogues with a Nitrogen-Containing Side Chain. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(1), 155. <https://doi.org/10.3390/ijms22010155>
- ESPOSITO, D., KOMARNYTSKY, S., SHAPSES, S., RASKIN, I. (2011) Anabolic effect of plant brassinosteroid. *The FASEB Journal*, 25(10), 3708–3719. <https://doi.org/10.1096/fj.11-181271>
- EVANS, W. C. (2009) *Trease and Evans Pharmacognosy*. Saunders, Elsevier.
- FARIDUDDIN, Q., YUSUF, M., AHMAD, I., AHMAD, A. (2014) Brassinosteroids and their role in response of plants to abiotic stresses. *Biologia Plantarum*, 58(1), 9–17. <https://doi.org/10.1007/s10535-013-0374-5>
- GANGWAR, M., SHANKAR, J. (2020) Molecular Mechanisms of the Floral Biology of *Jatropha curcas*: Opportunities and Challenges as an Energy Crop. *Frontiers in Plant Science*, 11, Article 609. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00609>
- GARRIDO-AUÑÓN, F., PUENTE-MORENO, J., GARCÍA-PASTOR, M. E., SERRANO, M., VALERO, D. (2024) Brassinosteroids: An Innovative Compound Family That Could Affect the Growth, Ripening, Quality, and Postharvest Storage of Fleshy Fruits. *Plants*, 13(21), 3082. <https://doi.org/10.3390/plants13210082>
- GRANT, E. L., WALLACE, H. M., TRUEMAN, S. J., REDDELL, P. W., OGBOURNE, S. M. (2017) Floral and reproductive biology of the medicinally significant rainforest tree, *Fontainea picrosperma* (Euphorbiaceae). *Industrial Crops and Products*, 108, 416–422. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2017.07.013>
- GROVE, M. D., SPENCER, G. F., ROHWEDDER, W. K., MANDAVA, N., WORLEY, J. F., WARTHEN, J. D., STEFFENS, G. L., FLIPPEN-ANDERSON, J. L., COOK, J. C. (1979) Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen. *Nature*, 281, 216–217.
- GRZELAK, M., PACHOLCZAK, A., NOWAKOWSKA, K. (2023) Practical aspects of brassinosteroids in drought stress protection and its usage in agriculture. *Herba Polonica*, 69(3), 29–33. <https://doi.org/10.5604/0>
- HAYAT, S., AHMAD, A., FARIDUDDIN, Q. (2003) Brassinosteroids: A regulator of 21st century. In: S. Hayat, A. Ahmad (Eds.), *Brassinosteroids, Bioactivity and Crop Productivity*. PP. 231–246. Springer Science+Business Media, B.V. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0948-4_10
- HUSAROVA, A. (2020) Brasynosteroidy-unikalni fitohormony, za dopomohoiu yakykh roslyny «dumaiut» [Brassinosteroids are unique phytohormones that help plants "think"]. SuperAgronom.com. Holovnyi sait dlia ahronomiv. Available from: <https://superagronom.com/articles/346-brasinosteroyidi--unikalni-fitogormoni-za-dopomogyu-yakih-roslini-dumayut> (accessed 15.12.2025). (in Ukrainian)
- ISLAM, M. S., ARA, H., AHMAD, K. I., UDDIN, M. M. (2019) A review on medicinal uses of different plants of Euphorbiaceae family. *Universal Journal of Pharmaceutical Research*, 4(1), 47–51. <https://doi.org/10.22270/ujpr.v4i1.236>
- KAHYA, M., SEZGIN, M. (2024) Brassinosteroids as plant growth regulators. In: *Current advances in natural sciences II*. pp. 179–200). Iksad Publications. <https://doi.org/10.5281/zenodo.14258316>
- KARPETS, L.-A. M. (2019) Rol diatsylhlitserol kinaz v protsesi formuvannia fosfatydnoi kysloty indukovanoho brasynosteroidamy u *A. thaliana* (L.) [The role of diacylglycerol kinase in the process of brassinosteroid-induced phosphate formation in *A. thaliana* (L.)] *Proceedings of Ukrainian student scientific-practical conference "Suchasni dosiahnennia pryrodnychkykh nauk"*. 18–19, April, 2019, Poltava, Ukraine. Poltavskyi natsionalnyi pedahohichniyi universytet imeni V. H. Korolenka, Poltava, pp. 68–69. (in Ukrainian)
- KIRIZII, D. A., STASYK, O. O. (2022) Vplyv posukhy i vysokoi temperatury na fiziolohe-biokhimichni protsesy ta produktyvnist roslyn [The impact of drought and high temperature on physiological and biochemical processes and plant productivity]. *Fizioloheia roslyn i henetyka*, 54(2), 95–122. (in Ukrainian) <https://doi.org/10.15407/frg2022.02.095>
- KOBYLET'SKA, M. S., TEREK, O. I. (2017) *Biokhimiia roslyn* [Plant Biochemistry]. LNU imeni Ivana Franka, Lviv. (in Ukrainian)
- KONSTANTINOVA, O. V., ANTONCHICK, A. P., OLDHAM, N. J., SCHUNK, C., SCHIEMANN, O., ZHELEZNAYA, L. A., KHRIPACH, V. A., SCHNEIDER, B. (2001) Analysis of underivatized brassinosteroids by HPLC/APCI-MS. Occurrence of 3-epibrassinolide in *Arabidopsis thaliana*. *Collection of Czechoslovak Chemical Communications*, 66(11), 1729–1740. <https://doi.org/10.1135/cccc20011729>
- KOSAKIVSKA, I. V., VASIUK, V. A., VOITENKO, L. V., SHCHERBATIUK, M. M. (2022) *Hormonalna systema roslyn za dii vazhkykh metaliv* [Hormonal system of plants under the influence of heavy metals]. Instytut botaniky im. M.H. Kholodnoho, Kyiv. (in Ukrainian)
- KOSAKIVSKA, I. V., SHCHERBATIUK, M. M., VASIUK, V. A., VOITENKO, L. V. (2024) Znachennia fitohormoniv u rehuliatcii rostu ta formuvanni

- stresostiikosti kulturnykh zlakiv [The importance of phytohormones in growth regulation and stress resistance formation of cultivated cereals]. *Fiziolohiia roslyn i henetyka*, 56(2), 130–150. (in Ukrainian) <https://doi.org/10.15407/frg2024.02.130>
- KREIS, W., MÜLLER-URI, F. (2010) Biochemistry of sterols, cardiac glycosides, brassinosteroids, phytoecdysteroids and steroid saponins. *In: Biochemistry of Plant Secondary Metabolism*. M. Wink (Ed.). PP. 304–363). Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1002/9781444320503.ch6>
- MANGHWAR, H., HUSSAIN, A., ALI, Q., LIU, F. (2022) Brassinosteroids (BRs) Role in Plant Development and Coping with Different Stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(3), 1012, 1-16. <https://doi.org/10.3390/ijms23031012>
- MARFOUA, M. (2020) *Bio-écologie et quelques caractères physiologiques des graines des plantes spontanées du Sahara septentrional: cas de la région de Ouargla*. Thèse de Doctorat, Université Kasdi Merbah – Ouargla.
- MIAO, R., LI, C., LIU, Z. (2024) The Role of Endogenous Brassinosteroids in the Mechanisms Regulating Plant Reactions to Various Abiotic Stresses. *Agronomy*, 14(2), 356. <https://doi.org/10.3390/agronomy14020356>
- MITU, S. A. (2021) *Molecular analysis of the medicinally significant plant Fontainea picosperma (Euphorbiaceae) with insights into the diterpenoid biosynthesis pathway* Doctoral thesis, University of the Sunshine Coast Queensland, Australia.
- MOSTAFA, L. Y., KOTB, H. R. M. (2018) Effect of Brassinosteroids and Gibberellic acid on parthenocarpic fruit formation and fruit quality of Sugar Apple *Annona squamosa* L. *Middle East Journal of Agriculture*, 7(4), 1341–1351.
- MUSIIENKO, M. M. (2001) *Fiziolohiia roslyn* [Plant Physiology]. Fitosotsiotsentr, Kyiv. (in Ukrainian)
- MUKESH, K. K., BAJGUZ, A., ZHOU, J., BHARDWAJ, R. (2017) Analysis of Brassinosteroids in Plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 36(4), 868–876. <https://doi.org/10.1007/s00344-017-9732-4>
- OKLEŠTKOVA, J., RÁROVÁ, L., STRNAD, M. (2013) Brassinosteroids and their Biological Activities. *In: Comprehensive Natural Products II*, Vol. 5. Ramawat, K., Mérillon, J.M. (Eds), PP. 3851–3871. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-22144-6_174
- PADHIARY, A. K., MISHRA, S. P., NANDI, A., PATTANAIK, A., NAYAK, B. R., MOHANTY, L. K., DASH, S. (2020) Role of brassinosteroids in horticultural crops (Reviews). *International Journal of Chemical Studies*, 8(3), 18–22. <https://doi.org/10.22271/chemi.2020.v8.i3a.9458>
- PERES, A. L. G. L., SOARES, J. S., TAVARES, R. G., BARACAT-PEREIRA, M. C., DE ALMEIDA, J. M. (2019) Brassinosteroids, the Sixth Class of Phytohormones: A Molecular View from the Discovery to Hormonal Interactions in Plant Development and Stress Adaptation. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(2), 331. <https://doi.org/10.3390/ijms20020331>
- PRIADKINA, H. O., MAKHARYNSKA, N. M., SOKOLOVSKA-SERHIENKO, O. H. (2022) Vplyv posukhy na fotosyntetychni pokaznyky roslyn pshenytsi [The effect of drought on the photosynthetic performance of wheat plants]. *Fiziolohiia roslyn i henetyka*, 54(6), 463–483. (in Ukrainian) <https://doi.org/10.15407/frg2022.06.463>
- RAJENDRA, B. N., BHASKAR, J., SETHUNATH, K., NAIDU, S. A., MANOHAR, A., PATRA, S. (2024) Scientific Study of Brassinosteroids on Production of Fruit Crops: A Review. *International Journal of Plant & Soil Science*, 36(6), 288-303. <https://doi.org/10.9734/IJPSS/2024/v36i64632>
- SMAILI, A., MAZOIR, A., RIFAI, L. A. (2017) Antimicrobial Activity of two Semisynthetic Triterpene Derivatives from *Euphorbia officinarum* Latex against Fungal and Bacterial Phytopathogens. *Natural Product Communication*, 12(3), 331–336. <https://doi.org/10.1177/1934578X1701200305>
- SMAILI, A., RIFAI, L. A., MAZOIR, N., SMAILI, B., BOUAZIZ, A., BEN-TEKFA, Z. (2018) Semisynthetic Triterpenes Derived from *Euphorbia officinarum* as Plant Growth Promoters and Inducers of Disease Resistance. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38(1), 262–272. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9838-3>
- SZEKERES, M., NÉMETH, K., KONCZ-KÁLMÁN, Z., MATHUR, J., KAUSCHMANN, A., ALTMANN, T., RÉDEI, G.P., NAGY, F., SCHELL, J., KONCZ, C. (1996) Brassinosteroids rescue the deficiency of CYP90, a cytochrome P450, controlling cell elongation and de-etiolation in Arabidopsis. *Cell*, 85, 171–182.
- WEI, Z., GOU, X., LI, J. (2016) Brassinosteroids. *In: eLS*. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, pp. 1-11. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0020092.pub2>
- ZULLO M. A. T., GÜNTNER, A. (2002) Brassinosteroid phytohormones – structure, bioactivity and applications. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 14(3), 143–181. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202002000300001>

Дата першого надходження статті до видання: 31.12.2025

Дата прийняття статті до друку після рецензування: 07.03.2026

Дата публікації (оприлюднення) статті: 29.05.2026