

ВПЛИВ 28-ГОМОБРАСИНОЛІДУ НА МЕТАБОЛІЗМ ЖИРНИХ КИСЛОТ ПРИ ПРОРОСТАННІ НАСІННЯ КАТРАНУ ТАТАРСЬКОГО (*CRAMBE TATARICA*) ЗА УМОВ СОЛЬОВОГО СТРЕСУ

С.В. КРЕТИНІН¹, Я.С. КОЛЕСНИКОВ^{1*}, В.С. КРАВЕЦЬ¹, Я.Б. БЛЮМ²

¹ Інститут біоорганічної хімії та нафтохімії ім. В.П. Кухаря Національної академії наук України, Київ, 02660, вул. Академіка Кухаря 1, Україна

² Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України, Київ, 04123, Байди-Вишневецького, 2а, Україна

* E-mail: sergey.bpci@gmail.com, kolesnikovyaroslav2017@gmail.com*, kravets.vs@gmail.com, blume.yaroslav@nas.gov.ua

З метою дослідження впливу брасиностероїдів та сольового стресу на метаболізм жирних кислот в насінні олійних рослин проаналізовано обмін жирних кислот в насінні катрану татарського (*Crambe tatarica*) за дії вказаних умов. За результатами газорідинної хроматографії та мас-спектрометрії встановлене зниження рівнів пальмітинової та лінолевої кислот, а також підвищення рівнів олеїнової, ейкозенової та докозенової кислот у насінні *C. tatarica* за дії 28-гомобрасиноліду в умовах сольового стресу на окремих етапах проростання насіння. Виявлені закономірності дозволяють припустити, що 28-гомобрасинолід сприяє стабілізації жирнокислотного складу насіння *C. tatarica*, порушеного за умов дії сольового стресору. Це може вказувати на можливість модуляції активності або експресії генів десатураз та ферментів окиснення жирних кислот за дії брасиностероїдів.

Ключові слова: катран татарський, *Crambe tatarica*, насіння, жирні кислоти, сольовий стрес, брасиностероїди, 28-гомобрасинолід.

Вступ. Представники роду Катран (*Crambe*) є цінними олійними рослинами, які широко використовуються у світі для отримання олій на потреби косметики, медицини та для виробництва біодизелю (Pushkarova and Yemets, 2022; Righini et al, 2016; Rudloff and Wang, 2011; Samarappuli et al, 2020). Накопичення жирних кислот у насінні рослин *Crambe* залежить від цілої низки екзогенних та ендогенних факторів: сорту, біотичних та абіотичних чинників, а також дії фітогормонів (Kononenko et al, 2023; Verzuini et al, 2021; Jankowski et al, 2022; de Vasconcelos et al, 2015; Silva et al, 2019). Зокрема, у насінні *Crambe abyssinica* більшість метилових ефірів жирних кислот отримуються

з мононенасичених жирних кислот (ЖК) та ерукової кислоти. Порівняно низька кількість поліненасичених ЖК (<15 %) у цих рослин лежить в основі підвищеної стабільності до окиснення та підвищеної якості відповідного біодизелю (Costa et al, 2019).

Різні стресові фактори впливають на склад жирних кислот у рослин, що негативно відображається на якості продукції, отриманої з них. Зокрема, встановлена визначальна роль десатураз у модуляції якісного складу жирних кислот за дії стресів та у формуванні стійкості до них (Xiao et al, 2022). Водночас, вплив біологічно активних сполук може спричиняти покращення якості жирнокислотного складу олій. Зокрема, вміст олій та продуктивність насіння у рослин *Borago officinalis* за дії сольового стресу також модулюються специфічними умовами мінерального живлення рослини (Ugrestarazu et al, 2019). Відомо, що брасиностероїди є фітогормонами, які регулюють цілу низку ключових процесів у рослин, зокрема, формування стійкості до дії стресів (Yao et al, 2023) та акумулювання жирних кислот в насінні рослин (Pavel et al, 2017). Регуляція експресії генів ферментів біосинтезу жирних кислот розглядається як механізм модуляції їх складу в насінні рослин (Yang et al, 2022). Водночас, природа механізмів регуляції брасиностероїдами жирнокислотного складу насіння катрану за стресових умов та динаміка активності відповідних метаболічних шляхів наразі детально не з'ясовані. З огляду на зазначене, метою роботи було з'ясування особливостей впливу стероїдних фітогормонів на обмін жирних кислот в насінні катрану татарського за умов сольового стресу в процесі проростання насіння.

Матеріали та методи. Жирнокислотний склад насіння рослин катрану татарського (*Crambe tatarica*) сорту «Пікадром» визначали за різних умов проростання: у сухому насінні та після 12, 15 та 18 діб замочування, за наявності надлишку солей (NaCl, 100 мМ) та/або дії 28-гомобрасиноліду (28-ГБР, 2×10^{-7} М).

Насіння рослин роду катран вимагає тривалої стратифікації. З огляду на це усі дослідження були проведені на сорті катрану «Пікадром», оскільки його насіння було досить крупним, що дозволило руйнувати тверду оболонку без пошкодження зародка. Для цього насіння катрану поміщали в скляну ємність (200 мл), поверхню якої з середини була вкрита наждачним папером, та струшували (Martins et al, 2012). Надалі насіння переносили на вологий фільтрувальний папір при температурі 25 °С. Через кожні 3 доби насінини пінцетом переносили у чисту чашку Петрі зі свіжим розчином відповідно до варіанту досліду. Через 12, 15, 18 діб аналізували жирнокислотний склад насінин, що проростають.

Точно зважену наважку 0,3 г сухого (або 0,58 г вологого, що приблизно відповідає 0,3 г сухого за вмістом сухої речовини) насіння *C. tatarica* подрібнювали та переносили до скляної пробірки об'ємом 20 мл з гвинтовою герметичною кришкою. Додавали 3 мл 2,5 % H_2SO_4 (v/v) в метанолі (свіже приготувана суміш), 80 мкг бутилгідрокситолуолу, 1 мл толуолу як ко-розчиннику та перемішували суміш впродовж 30 с. Суміш нагрівали до 85–90 °С впродовж 1,5 год, після чого охолоджували до кімнатної температури. Додавали 3 мл 0,9 % NaCl (w/v) та 1,5 мл гексану для екстракції метилових ефірів жирних кислот. Суміш центрифугували до повного розділення фаз. Переносили верхню органічну фазу (гексан, 1 мл), що містить метилові ефіри ЖК, до чистої віали 2 мл. Випарювали екстракти під струменем азоту. Перерозчиняли отриманий сухий залишок у 1000 мкл гексану і перемішували. Визначення жирних кислот тригліцеридів катрану в залежності від умов вирощування здійснювали на приладі «Agilent 6890N/5973 inert» за методикою (Li et al, 2006).

Результати та обговорення. Було проведено аналіз впливу сольового стресу та 28-гомобрасиноліду на профіль жирних кислот насін-

ня *C. tatarica*. Приклади спектрів різних жирних кислот *Crambe*, отримані за допомогою мас-спектрометрії, наведені на рис. 1, 2. Встановлено, що для всіх умов вирощування *C. tatarica* характерним є високий вміст ненасичених (лінолевої (C18:2), октадецевої (C18:1), ерукової (C22:1) та ейкозенової (C20:1)) жирних кислот, однак низький вміст насичених (пальмітинової (C16:0), октадеканової/стеаринової (C18:0), ейкозаної (C20:0) та докозаної (C22:0)) жирних кислот (рис. 3, а–з). Вміст C16:0 коливався від 4 до 5 %, C18:0 – 1,5–2 %, C18:1 – 35–45 %, C18:2 – 15–20 %, C20:0 – 0,65–0,8 %, C20:1 – 14–17 %, C22:0 – 0,6–0,75 %, C22:1 – 16,5–20 % (рис. 3, а–з).

Загальна картина змін жирнокислотного складу істотно відрізняється за різних умов вирощування рослин. Вміст пальмітинової кислоти, знижений у сухому насінні, зазнає різкого підвищення з часом його замочування (рис. 3, а). Це може вказувати на її формування шляхом окиснення інших жирних кислот в результаті їх використання в якості енергетичних субстратів для проростання насіння рослин. Дія сольового стресу зумовлює достовірне зниження рівня пальмітинової кислоти на 12-ту та 15-ту добу вирощування, однак одночасна дія брасиноліду разом зі стресором додатково знижує вміст вказаної жирної кислоти. Зниження рівня пальмітинової кислоти також зареєстроване на 18-ту добу замочування насіння та дії стресового чинника з брасинолідом (рис. 3, а). Це може вказувати на активацію окиснення жирної кислоти, індуковану дією стресу та брасиноліду.

Вміст октадеканової кислоти також підвищується з часом замочування насіння, порівняно з сухим, на 15-ту та 18-ту доби. Це може свідчити на користь гальмування її десатурації в процесі формування олеїнової та лінолевої кислоти за даних умов вирощування. Окрема дія брасиноліду та сольового стресу зумовлює достовірне підвищення вмісту цієї кислоти на 15-ту добу, однак знижує її рівні на 18-ту добу вирощування. Дія брасиноліду на фоні стресу зумовлює різке зниження рівня октадеканової кислоти на 15-ту добу вирощування (рис. 3, б), що може вказувати на можливість стимуляції її окиснення за вказаних умов. Вміст октадецеєнових жирних кис-

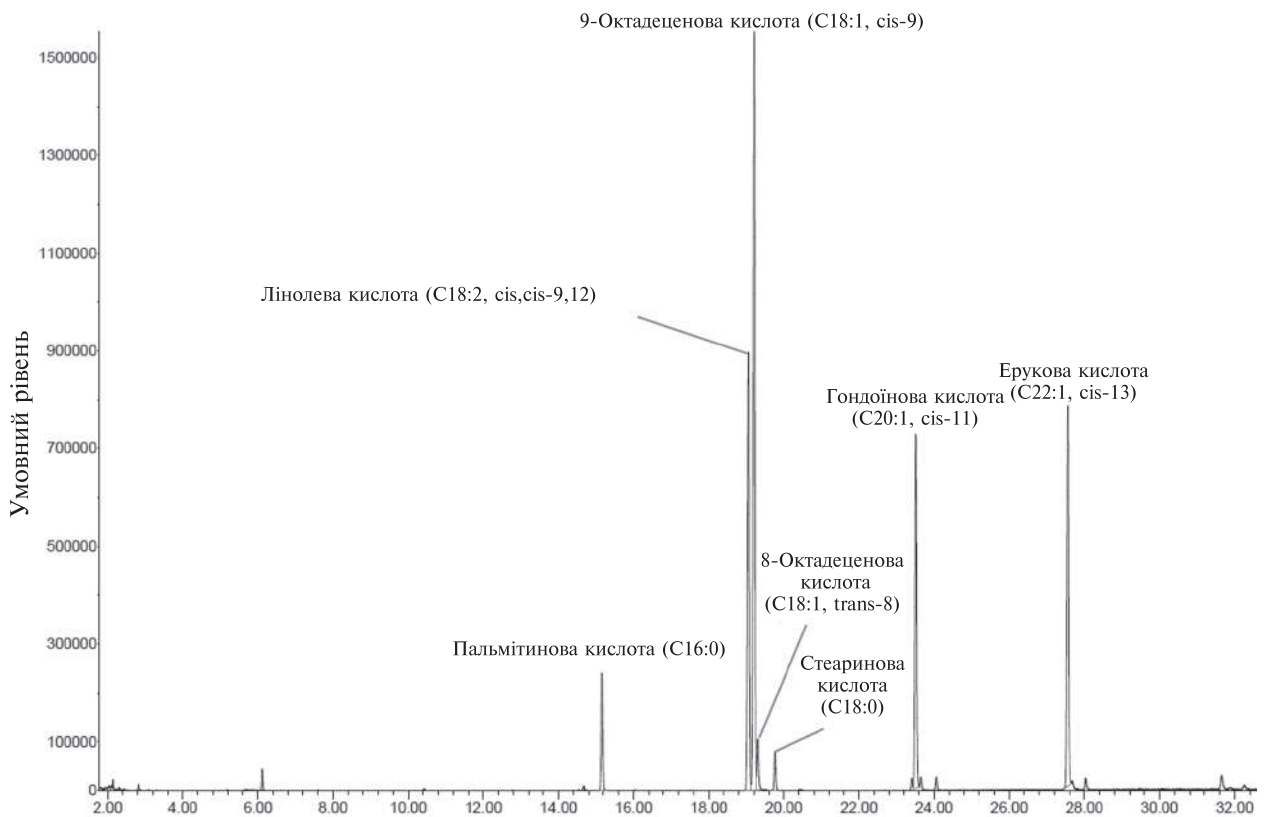


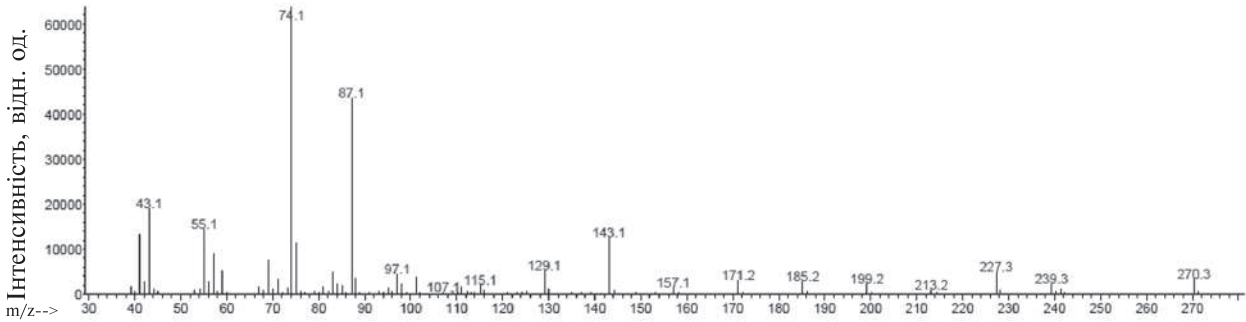
Рис. 1. Найбільш типова хроматограма, отримана шляхом здійснення газово-рідинного та мас-спектрометричного аналізу метилових ефірів жирних кислот з насіння *C. tatarica* сорту «Пікадром»

лот (C18:1), серед яких є олеїнова кислота, навпаки, знижується з часом пророщування насіння, порівняно із сухим насінням. Сольовий стрес різко знижує вміст цих жирних кислот на 15-ту добу вирощування, однак одночасна дія брасиноліду разом зі стресом сприяє відновленню їх вмісту (рис. 3, в). Це може вказувати на можливість стабілізації рівнів олеїнової кислоти на даному етапі вирощування, що може в подальшому відігравати роль у формування стійкості процесів проростання до дії сольового стресу. Вміст лінолевої кислоти достовірно не відрізняється між сухим насінням та на початкових етапах його вирощування, однак слабо підвищується за дії надлишку солей та одночасної дії надлишку солей та брасиноліду на 12-ту та 15-ту добу вирощування. Зниження її вмісту встановлене лише на 18-ту добу замочування. Водночас, окрема дія надлишку солей та брасиноліду достовірно підвищує рівні лінолевої

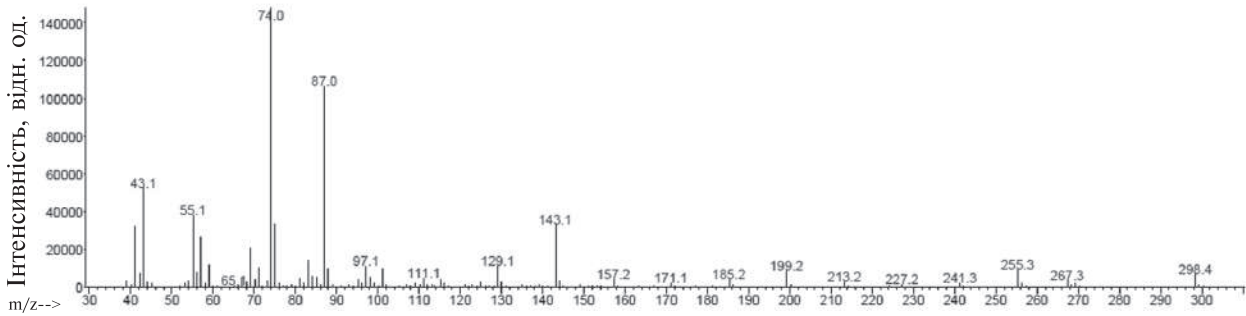
кислоти, тоді як одночасна дія брасиноліду на фоні стресу сприяє зниженню її вмісту на 18-ту добу вирощування (рис. 3, г). Це свідчить на користь можливості активації брасиностероїдами окиснення цієї жирної кислоти з метою підтримки енергозабезпечення проростання насіння за стресових умов.

Зміни рівнів ейкозаної та докозаної жирних кислот характеризуються аналогічністю. Виражене підвищення рівнів цих кислот зареєстроване лише на 18-ту добу вирощування порівняно з сухим насінням. Окрема дія брасиноліду та сольового стресу зумовлює збільшення вмісту цих кислот на 15-ту добу, однак потім відбувається зниження на 18-ту добу вирощування. Дія брасиноліду також веде до різкого підвищення рівня цих жирних кислот на 12-ту добу вирощування. З іншого боку, дія брасиноліду на фоні стресу, порівняно з дією сольового стресу окремо, по-різному впливає на вміст ейкозаної та докозаної кислот:

Пальмітинова кислота



Стеаринова кислота



Лінолева кислота

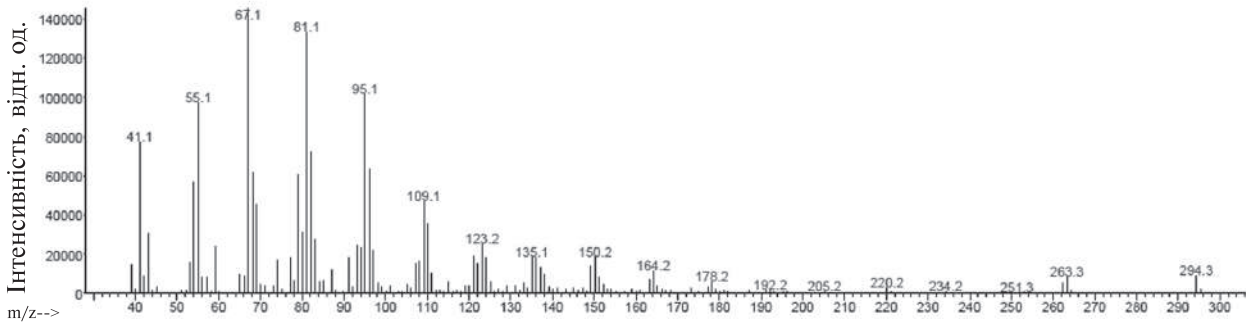


Рис. 2. Мас-спектр фрагмента хроматограми, який відповідає метиловим ефірам пальмітинової, лінолевої та стеаринової жирних кислот насіння *Crambe tatarica* сорту «Пікадром»

вміст ейкозанової кислоти знижується на 12-ту добу, тоді як докозанової – на 15-ту добу вирощування (рис. 3, д, ж). Це вказує на активацію окиснення довголанцюгових жирних кислот на віддалених етапах проростання насіння за дії брасиноїду в умовах стресу. Динаміка вмісту ейкозанової та докозанової (ерукової) жирних кислот також характеризується аналогією. Рівні цих кислот підвищуються з часом вирощування насіння. Індивідуальна дія брасиноїду підвищує рівні цих жирних кислот порівняно з контрольним значенням на 15-ту добу вирощування, однак одночасна дія

надлишку солей та цих фітогормонів сприяє зниженню кількості ейкозанової та ерукової жирних кислот. Більш того, дія брасиноїду на фоні стресу достовірно не змінює вміст вказаних жирних кислот на 12-ту добу вирощування. Водночас, дія сольового стресору знижує вміст цих жирних кислот лише на 18-ту добу вирощування, що відновлюється за одночасної обробки з брасиноїдом (рис. 3, е, з). Це може свідчити на користь активації десатурації ейкозанової та докозанової жирних кислот за дії брасиноїду з метою стабілізації складу жирних кислот на віддалених етапах проростання насіння.

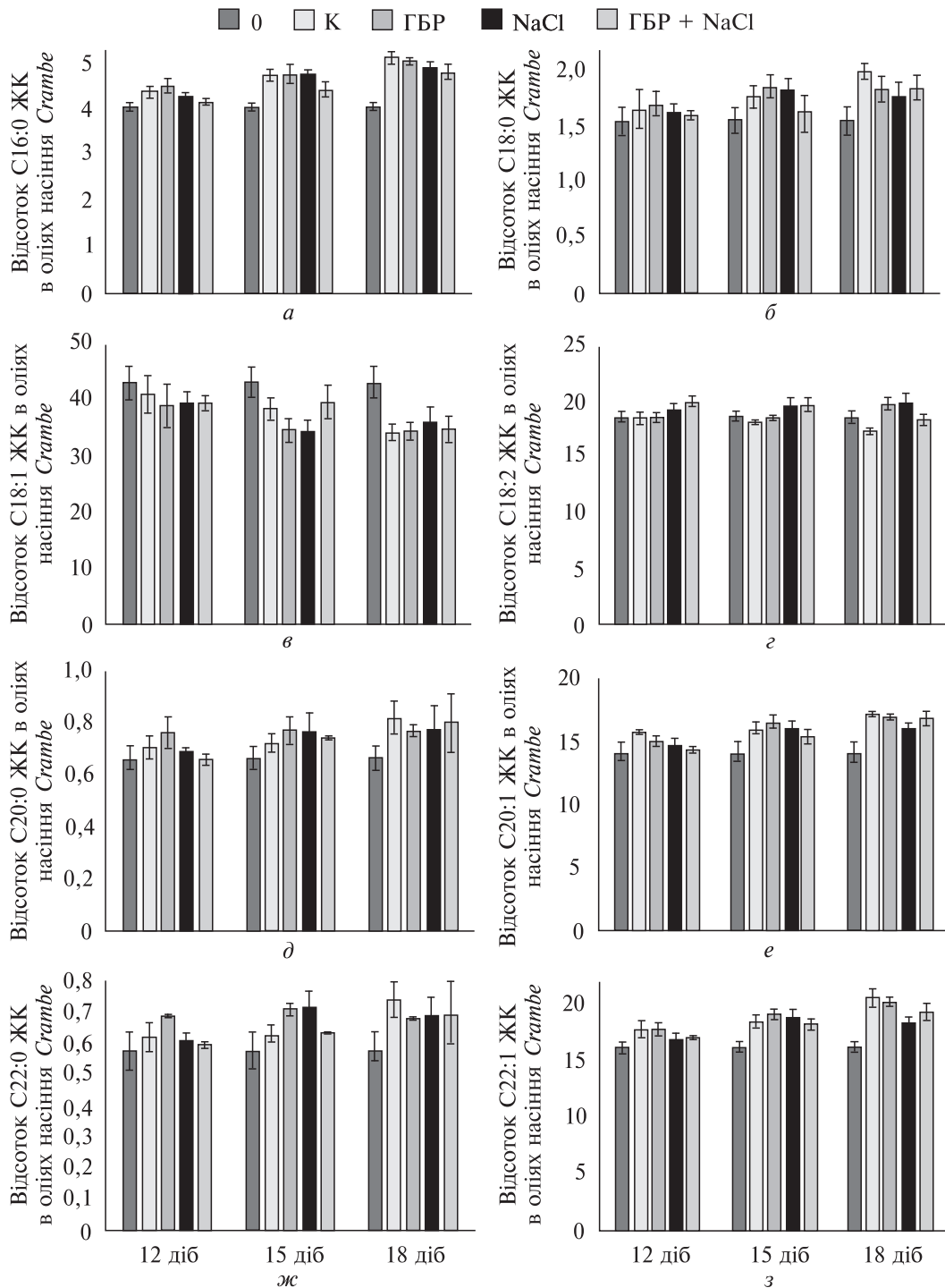


Рис. 3. Вміст жирних кислот у насінні *C. tatarica* за різних умов вирощування: а – пальмітинова кислота, б – октадеканова кислота, в – октадеценева кислота, г – лінолева кислота, д – ейкозанова (арахінова) кислота, е – ейкозанова кислота, ж – докозанова (бегенова) кислота, з – докозенова (ерукова) кислота. Скорочення: 0 – сухе насіння, К – жирна кислота, ГБР – 28-гомобрасинолід, NaCl – хлорид натрію (сольовий стресор)

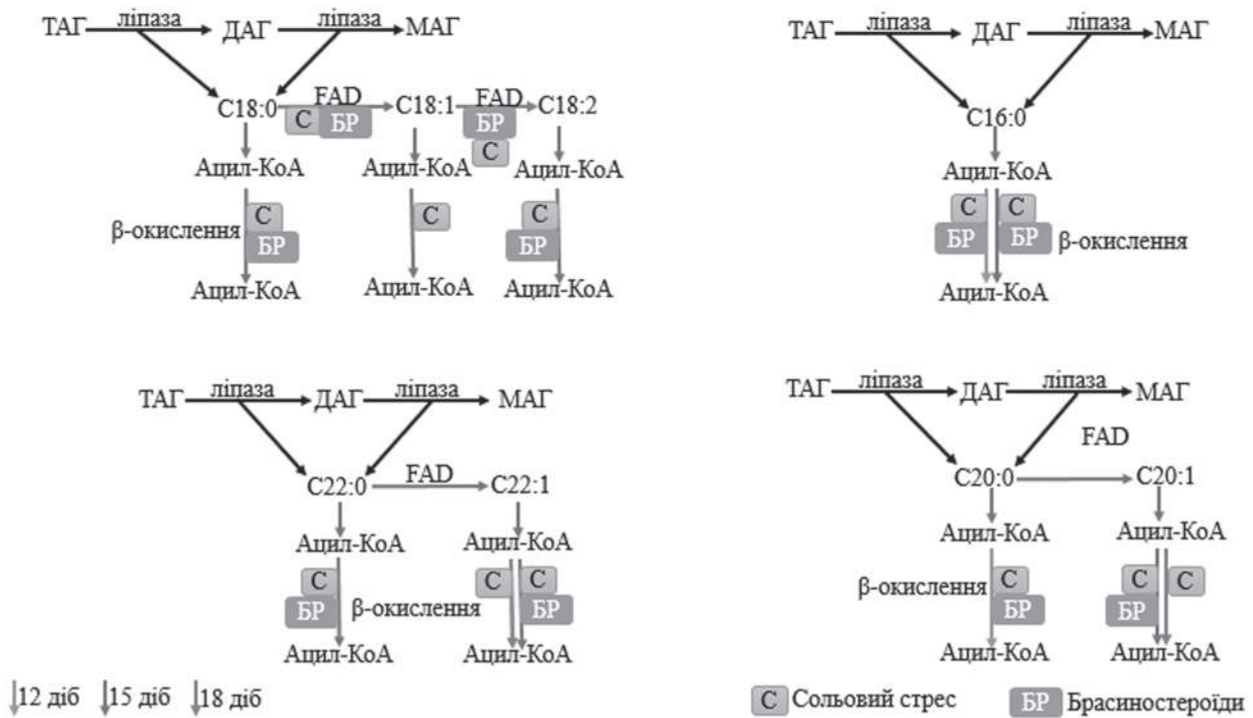


Рис. 4. Схематичне зображення потенційних реакцій обміну жирних кислот під час проростання насіння *C. tatarica* за умов дії сольового стресу та брасиноліду: С – сольовий стрес, БР – брасиностероїди, DAG – діацилгліцерол, MAG – моноацилгліцерол, TAG – триацилгліцерол, FAD – fatty acid desaturase (десатураза жирних кислот)

Порівняльний аналіз змін рівнів жирних кислот за умов окремої та комбінованої дії брасиноліду та сольового стресу свідчить про взаємопов'язаність змін вмісту специфічних жирних кислот і може вказувати на можливість їх хімічних перетворень на спільних ланцюгах метаболізму. Зокрема, дія брасиноліду на фоні стресу зумовлює зниження вмісту октадеканової кислоти, однак підвищення рівня октадецененової кислоти на 15-ту добу вирощування насіння (рис. 3, б, в). Це може пояснюватись тим, що за умов сольового стресу брасиностероїди стимулюють перетворення октадеканової в октадеценену жирну кислоту шляхом, можливо, активації специфічних десатураз жирних кислот. Зниження рівня лінолевої жирної кислоти за дії брасиноліду на фоні стресу на 18-ту добу вирощування (рис. 3, г), порівняно з відсутністю будь-яких змін вмісту октадеканової та октадецененової кислот (рис. 3, б, в), може свідчити на користь того, що за дії стресу та на даному етапі вирощування фітогормони стероїдної природи зумовлюють розщеплення

більш ненасичених жирних кислот або пригнічують їх десатурацію. Аналогія у змінах рівнів ейкозанової та докозанової, а також ейкозенової та докозенової жирних кислот (рис. 3, д–з) може вказувати на окрему роль цих пар жирних кислот у подібних метаболічних перетвореннях. За умов окремої дії стероїдних фітогормонів та сольового стресору, аналогія у змінах рівнів цих пар кислот може вказувати на модуляцію їх окиснення, на відміну від десатурації, оскільки кількість атомів вуглецю є різною в межах кожної пари зазначених вище жирних кислот.

Розщеплення октадеканової кислоти шляхом її окиснення з наступним формуванням пальмітинової жирної кислоти також можливе через спільну динаміку цих кислот, зокрема, за дії брасиноліду на фоні стресу на 15-ту добу вирощування. В даному випадку октадеканова кислота може надалі використовуватися в реакціях десатурації жирних кислот з формуванням октадецененової кислоти (рис. 3, а, б). Підвищення вмісту ейкозенової та докозенової

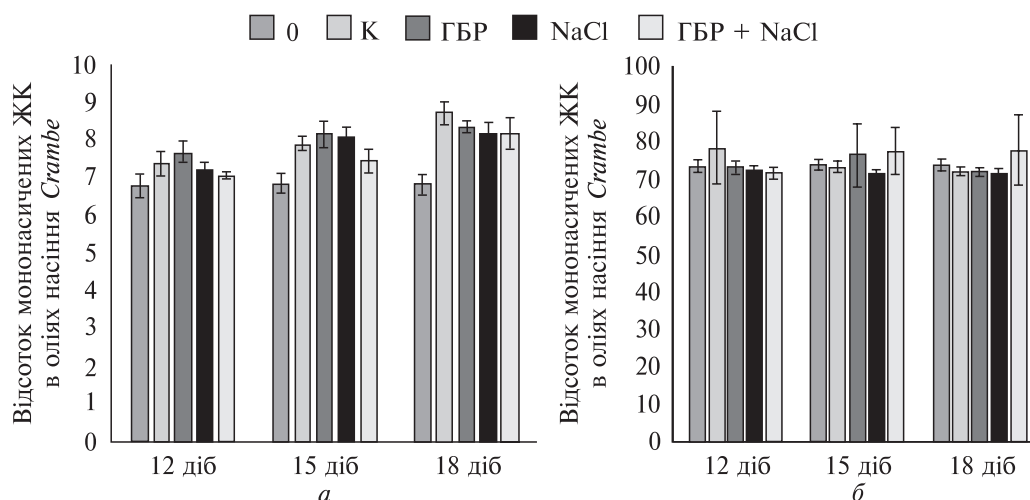


Рис. 5. Вміст насичених та ненасичених жирних кислот у насінні *Crambe tatarica* за різних умов вирощування: *а* – насичені жирні кислоти, *б* – ненасичені жирні кислоти, 0 – сухе насіння, К – контроль, ЖК – жирна кислота, ГБР – 28-гомобрасинолід, NaCl – хлорид натрію (сольовий стресор)

жирних кислот паралельно з відсутністю змін насичених ейкозанової та докозанової на 18-ту добу дії брасиноліду на фоні стресу може вказувати на те, що брасинолід сприяє стабілізації рівнів ейкозенової та докозенової жирних кислот на даному етапі вирощування шляхом, можливо, негативного впливу на їх окиснення або індукцією їх десатурації з метою формування стабільного складу жирних кислот, стійкого до дії стресових чинників навколишнього середовища. Водночас, зниження рівня докозанової та докозенової жирних кислот за дії брасиноліду на фоні стресу на 15-ту добу вирощування може свідчити про паралельне послаблення десатурації докозанової кислоти разом з посиленням їх розщеплення шляхом окиснення за дії вказаних стероїдних фітогормонів (рис. 3, ж, з). Більш того, зниження рівнів ейкозенової та докозенової жирних кислот за дії брасиноліду на фоні стресу на вказаному вище етапі вирощування (рис. 3, е, з) може свідчити про активацію їх окиснення за дії брасиноліду. Ці та інші приклади взаємозв'язку динаміки рівнів специфічних жирних кислот є свідченням наявності подібних метаболічних перетворень, модульованих за дії брасиноліду, які впливають на оптимізацію жирнокислотного складу, зміненого за умов дії стресорів, за рахунок впливу на активність ферментних систем, які забезпечують окиснення

вуглецевого ланцюга та зміни рівня його насиченості (рис. 4).

Аналіз вмісту насичених та ненасичених жирних кислот свідчать про те, що дія брасиностероїдів в умовах стресу зумовлює зниження вмісту насичених жирних кислот (рис. 5).

Склад жирних кислот олійних культур може варіювати залежно від специфічних умов вирощування рослин (Pushkarova et al, 2016). Відомо, що підвищений вміст солей в середовищі росту рослин несприятливо впливає як на кількісний, так і на якісний склад жирних кислот у насінні. Зокрема, підвищення вмісту C18:1 та C18:2 жирних кислот з відповідним зниженням рівня C18:3 зареєстровано у олеосомах водорості *Parachlorella kessleri* за дії сольового стресу (You et al, 2019). Штучне підвищення вмісту C18:1 та C18:3 в насінні за рахунок генетичних маніпуляцій з генами ферментів їх метаболізму супроводжується підвищенням стійкості *B. napus* до дії надлишку солей (Liu et al, 2019). З іншого боку, штучне зниження вмісту олеїнової кислоти та підвищення рівнів поліненасичених жирних кислот в насінні в результаті генетичних маніпуляцій також супроводжується з підвищенням стійкості *Arabidopsis thaliana* до дії сольового стресу (Geilen et al, 2017). Це вказує на те, що сольовий стрес може впливати на рівні жирних кислот за рахунок впливу на активність

ферментів десатураз та окислення жирних кислот.

Дія цілої низки стресових факторів доквіля модулюється специфічними фітогормонами, що може відобразитися в модуляції та оптимізації рівнів жирних кислот у рослин. Зокрема, сольовий стрес та 24-епібрасинолід модулюють експресію гену десатурази, а також рівні її субстратів та продуктів у проростках *Arabidopsis* (Yuan et al, 2012). Більш того, встановлено, що 24-епібрасинолід знижує рівні С16:0, С18:1 та С18:2 жирних кислот та підвищує рівні С18:3 жирної кислоти у ріпаку в залежності від стресових умов (Janeczko et al, 2009). Обробка перикарпу плодів стираксу (*Styrax tonkinensis*) 24-епібрасинолідом сприяє підвищенню рівня жирних кислот за рахунок модуляції рівня їх насичення в дозрілому насінні (Zhang et al, 2018). Встановлено також, що 24-епібрасинолід посилює акумулювання жирних кислот в насінні цих рослин за рахунок активації експресії генів, пов'язаних з біосинтезом жирних кислот (Chen et al, 2022; Chen et al, 2023). Слід також зазначити, що штучна експресія гену біосинтезу брасиноліду *AtDWF4* у рослин сої сприяє посиленню стійкості до дії стресів та накопиченню жирних кислот у насінні цих рослин (Sahni et al, 2016). Це може узгоджуватися з отриманими даними, які свідчать про тісний взаємозв'язок між дією гормонів сте-роїдної природи та модулюванням складу жирних кислот у рослин за умов дії стресів.

Таким чином, 28-гомобрасинолід шляхом модуляції активності або експресії генів десатураз та ферментів окиснення жирних кислот запобігає порушенню та сприяє стабілізації складу жирних кислот у насінні *C. tatarica*, порушеного за умов дії сольового стресору.

Автори висловлюють подяку центру колективного користування приладами «Хромато-мас-спектрометрична система «Agilent 6890N/5973 inert» Інституту мікробіології та вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України за можливість проведення досліджень на приладі «Agilent 6890N/5973 inert».

Дотримання етичних стандартів. Автори підтверджують відсутність порушень угоди про нерозголошення. Дана стаття не містить жодних досліджень за участю тварин або людей.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

Фінансування. Робота була підтримана грантами Національної академії наук України 2.1.10.32-20-24.

EFFECT OF 28-HOMOBRASSINOLIDE ON FATTY ACID METABOLISM DURING GERMINATION OF *CRAMBE TATARICA* UNDER SALINITY STRESS

S.V. Kretynin, Ya.S. Kolesnikov,
V.S. Kravets, Ya.B. Blum²

V.P. Kukhar Institute of Bioorganic Chemistry and Petrochemistry of the National Academy of Sciences of Ukraine 1, Acad. Kukhara Str., Kyiv, 02660, Ukraine
Institute of Food Biotechnology and Genomics of the National Academy of Sciences of Ukraine, 2a, Osypovskoho Str., Kyiv, 04123, Ukraine

E-mail: sergey.bpci@gmail.com,
kolesnikovyaroslav2017@gmail.com*,
kravets.vs@gmail.com, blume.yaroslav@nas.gov.ua

To study the effect of brassinosteroids and salinity stress on the fatty acid metabolism in the seeds of oil plants, we analyzed the turnover of fatty acids in the seeds of *Crambe tatarica* under the mentioned conditions. The results of gas-liquid chromatography and mass-spectrometry demonstrated the decrease in the level of palmitic and linoleic fatty acids along with the increase in the level of oleic, eicosenoic, and docosenoic fatty acids in *C. tatarica* seeds in response to 28-homobrassinolide under salinity stress on some stages of seed germination. The found regularities allowed for the assumption that 28-homobrassinolide promotes the stabilization of fatty acid composition of *C. tatarica* seeds, disrupted under salinity stress. It may indicate the possibility of modulating the activity or expression of desaturase genes and the enzymes of fatty acid oxidation under the effect of brassinosteroids.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Berzuini S, Zanetti F, Christou M, Alexopoulou E, Krzyżaniak, M, Stolarsk, MJ, Ferioli F, Monti A (2021) Optimization of agricultural practices for crambe in Europe. *Ind Crops Products* 171:113880, <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2021.113880>
- Costa E, Almeida MF, Alvim-Ferraz C et al (2019) The cycle of biodiesel production from *Crambe abyssinica* in Portugal *Industr Crops Prod* 129:51–58. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.11.032>
- Chen C, Chen H, Han C et al (2022) 24-Epibrassinolide promotes fatty acid accumulation and the expression of related genes in *Styrax tonkinensis* seeds. *Int J Mol Sci* 23(16):8897. <https://doi.org/10.3390/ijms23168897>
- Chen C, Chen H, Han C et al (2023) 24-Epibrassinolide and methyl jasmonate promoted seed development of *Styrax tonkinensis* and affected seed chemical

- compositions, especially seed lipid metabolism. *J Plant Growth Regul* 42(4):2162–2175. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10689-z>
- de Vasconcelos A, Chaves GL, Souza F, Gheyi H, Fernandes J (2015) Salinity effects on development and productivity of crambe (*Crambe abyssinica*) under greenhouse conditions. *Amer J Plant Sci* 6:839–847. <https://doi.org/10.4236/ajps.2015.67091>
- Geilen K, Heilmann M, Hillmer S et al (2017) WRKY43 regulates polyunsaturated fatty acid content and seed germination under unfavourable growth conditions. *Sci Rep* 7(1):14235. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14695-0>
- Jankowski KJ, Sokylski M, Szatkowski A, Kozak M (2022) Crambe – Energy efficiency of biomass production and mineral fertilization. A case study in Poland. *Ind Crops Products* 182:114918. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2022.114918>
- Janeczko A, Hura K, Skoczowski A et al (2009) Temperature-dependent impact of 24-epibrassinolide on the fatty acid composition and sugar content in winter oilseed rape callus. *Acta Physiol Plant* 31: 71–79. <https://doi.org/10.1007/s11738-008-0202-2>
- Kononenko LM, Manzii OP, Poltoretska NM, Kochovska IV (2023) Yield structure of crambe (*Crambe abyssinica* Hochst.) under the effect of seeding rate and varietal characteristics. *Adv Agritechnol* 11(1). <https://doi.org/10.47414/na.11.1.2023.277054>
- Li Y, Beisson F, Pollard M et al (2006) Oil content of Arabidopsis seeds: The influence of seed anatomy, light and plant-to-plant variation. *Phytochem* 67(9):904–915. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.02.015>
- Liu N, Chen J, Wang T et al (2019) Overexpression of WAX INDUCER1/SHINE1 gene enhances wax accumulation under osmotic stress and oil synthesis in *Brassica napus*. *Int J Mol Sci* 20(18):4435. <https://doi.org/10.3390/ijms20184435>
- Martins L, Costa F, Lopes J et al (2012) Influence of pre-germination treatments and temperature on the germination of crambe seeds (*Crambe abyssinica* Hochst). *Idesia (Arica)* 30(3):23–28. <https://doi.org/10.4067/S0718-34292012000300003>
- Pavel P, Přemysl Š, Pazderů K et al (2017) Effects of biologically active substances used in soybean seed treatment on oil, protein and fibre content of harvested seeds. *Plant Soil Envir* 63(12):564–568. <https://doi.org/10.17221/702/2017-PSE>
- Pushkarova NO, Kalista MS, Kharkhota MA et al (2016) Crambe tatarica sebyk seeds and plants grown in vitro and in vivo fatty acid composition comparison. *Potrav Slovak J Food Sci* 10(1):494–498. <https://doi.org/10.5219/646:10.5219/646>
- Pushkarova N, Yemets A (2022) Biotechnological approach for improvement of Crambe species as valuable oilseed plants for industrial purposes. *RSC Adv* 12(12):7168–7178. <https://doi.org/10.1039/d2ra00422d>
- Righini D, Zanetti F, Monti A (2016) The bio-based economy can serve as the springboard for camelina and crambe to quit the limbo. *OCL* 23(5):D504. <https://doi.org/10.1051/ocl/2016021>
- Rudloff E, Wang Y (2011) Crambe. In: Kole, C. (eds) *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Springer, Berlin, Heidelberg https://doi.org/10.1007/978-3-642-14871-2_5
- Sahni S, Prasad BD, Liu Q et al (2016) Overexpression of the brassinosteroid biosynthetic gene *DWF4* in *Brassica napus* simultaneously increases seed yield and stress tolerance. *Sci Rep* 6:28298. <https://doi.org/10.1038/srep28298>
- Samarappuli D, Zanetti F, Berzuini S, Berti MT (2020) Crambe (*Crambe abyssinica* Hochst). A non-food oilseed crop with great potential: A review. *Agronomy* 10(9):1380. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091380>
- Silva MF, Araújo EF, Silva LJ et al (2019) Tolerance of crambe (*Crambe abyssinica* Hochst) to salinity and water stress during seed germination and initial seedling growth. *Ciência e Agrotecnologia* 43(1):1–13. <https://doi.org/10.1590/1413-7054201943025418>
- Urrestarazu M, Gallegos-Cedillo VM, Ferryn-Carrillo F, Guil-Guerrero JL, Lao MT, Álvaro JE (2019) Effects of the electrical conductivity of a soilless culture system on gamma linolenic acid levels in borage seed oil. *PLoS ONE* 14(2):e0207106. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207106>
- Xiao R, Zou Y, Guo X et al (2022) Fatty acid desaturases (FADs) modulate multiple lipid metabolism pathways to improve plant resistance. *Mol Biol Rep* 49(10):9997–10011. <https://doi.org/10.1007/s11033-022-07568-x>
- Yang Y, Kong Q, Lim ARQ et al (2022) Transcriptional regulation of oil biosynthesis in seed plants: Current understanding, applications, and perspectives. *Plant Commun* 3(5):100328. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2022.100328>
- Yao T, Xie R, Zhou C et al (2023) Roles of brassinosteroids signaling in biotic and abiotic stresses. *J. Agricult. Food Chem* 71(21):7947–7960. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.2c07493>
- You Z, Zhang Q, Peng Z et al (2019) Lipid droplets mediate salt stress tolerance in *Parachlorella kessleri*. *Plant Physiol* 181(2):510–526. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00666>
- Yuan S-W, Wu, X-L, Liu Z-H et al (2012) Abiotic stresses and phytohormones regulate expression of FAD2 gene in *Arabidopsis thaliana*. *J Integr Agric* 11(1):62–72. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(12\)60783-4](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(12)60783-4)
- Zhang Z, Luo Y, Wang X et al (2018) Fruit spray of 24-epibrassinolide and fruit shade alter pericarp photosynthesis activity and seed lipid accumulation in *Styrax tonkinensis*. *J Plant Growth Regul* 37(4): 1066–1084. <https://doi.org/10.1007/s00344-017-9769-4>

Надійшла в редакцію 22.09.23
Після доопрацювання 10.10.23
Прийнята до друку 18.01.24