

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ АМИНОКИСЛОТ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

© 2025 г. Л. П. Воронина^{1,*}, А. О. Моисеев¹, Е. В. Морачевская¹, А. С. Ансабаева²,
М. М. Акишина^{1,3}

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, факультет почвоведения
119991 Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Россия

²Костанайский региональный университет им. Ахмета Байтурсынова
110000 Костанай, ул. Байтурсынова, 47, Республика Казахстан

³Автономная коммерческая организация “НЭСТ М”
127422 Москва, ул. Костякова, 10а, Россия

*E-mail: Luydmila.voronina@gmail.com

Обобщили и проанализировали научные публикации за период 1990–2023 гг., посвященные изучению действия экзогенных аминокислот на физиолого-биохимические, морфометрические и молекулярно-генетические параметры сельскохозяйственных культур, в том числе и в условиях различных стрессов. Препараты аминокислот являются экологически безопасными и безвредными для агроэкосистем. Показали, что рассмотренные методы обработки способствуют оптимизации питания растений, улучшают физиолого-биохимические и морфометрические показатели, смягчают воздействие разных стрессов. Протеиногенные и непротеиногенные аминокислоты, примененные в разных дозах и в разных фазах вегетации на различных растениях (бахчевых, зерновых, овощных, плодовых, эфиромасличных и т.п.), уменьшают поражаемость микозами и бактериозами, оказывают иммуномодулирующее воздействие на растения, способствуют стабилизации клеточных мембран, понижают содержание активных форм кислорода и улучшают питание калием в условиях засоления. Наиболее простыми и подходящими для практического применения в сельском хозяйстве являются способы фоллиарной обработки и праймирования семян. Активному распространению рассмотренных методов препятствует недостаточный уровень знаний о биохимических и физиологических процессах, происходящих в семенах и вегетирующих растениях, при обработке аминокислотами. Для решения этой проблемы необходим комплексный и междисциплинарный подход, который позволит выработать практические рекомендации для сельскохозяйственного производства.

Ключевые слова: аминокислоты, сельскохозяйственные культуры, питание, качество продукции, рост и развитие, стресс.

DOI: 10.31857/S0002188125030121, EDN: UQALGT

ВВЕДЕНИЕ

Вопросы питания растений составляют один из важнейших блоков современной агрохимической науки. Нельзя получить высокий стабильный урожай хорошего качества, не применяя удобрений, особенно это актуально в условиях Нечерноземья [1, 2].

Сегодня в реестре агрохимических средств присутствует множество агрохимикатов, в состав которых входят вещества с регуляторной активностью. Важнейшими из этих веществ являются фитогормоны, которые контролируют масштабные генетические программы развития растений. Спектр веществ, обладающих физиологической активностью, расширяется. Биостимулирующее действие показано для многих веществ, к которым можно отнести

аскорбиновую кислоту, токоферол, полиамины, глутатион и др. [3–7]. Также изучают экзогенное влияние различных аминокислот на растительные организмы (таких известно несколько сотен) в различных дозах и соотношениях, в т.ч. непротеиногенных на физиологические, биохимические и морфометрические показатели, с целью определения влияния аминокислот на величину урожая и его качество, устойчивость растений к стрессовым условиям. На практике используют препараты на их основе, которые включают как просто комплекс аминокислот, так и с различными биологически активными веществами.

Цель работы – обобщение и анализ научных публикаций, посвященных изучению действия экзогенных аминокислот на физиолого-биохимические, морфометрические, молекулярно-генетические

параметры сельскохозяйственных культур, в том числе в условиях стресса.

Систематический обзор научных статей по теме исследования осуществляли по ключевым словам в библиографических информационных базах Google Scholar, ScienceDirect, Научной электронной библиотеке eLIBRARY.RU. Был произведен обзор содержания научных журналов по исследуемой теме. Изучены и проанализированы пристатейные списки литературы отобранных публикаций с целью поиска дополнительных релевантных источников научной информации. В качестве временных рамок для обзора научных публикаций был принят период 1990–2023 гг.

РОЛЬ АМИНОКИСЛОТ В ПИТАНИИ РАСТЕНИЙ

Имеются фундаментальные работы по изучению развития растений, где источником азота выступают внесенные аминокислоты. В исследованиях ряда авторов отмечено, что растения (на примере арабидопсиса) могут использовать различные аминокислоты в качестве источника азота, и выявлено положительное влияние обработки аминокислотами кукурузы на усвоение культурой элементов питания [8].

Современный рынок таких препаратов представлен и хелатными формами удобрений, где аминокислоты связаны с микроэлементами. Достаточно полный обзор на эту тему дан учеными Вятского государственного университета и Института химии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, при этом доминируют работы зарубежных авторов [9]. Применение хелатных форм является актуальным направлением в решении задач по обеспечению растений микроэлементами. Показано, что хелаты цинка с аминокислотами могут проявить больший положительный эффект для уменьшения солевого стресса по сравнению с традиционным сульфатом цинка [10].

Большая часть работ по изучению влияния аминокислот на овощные культуры проведена за рубежом, тогда как на территории нашей страны таких работ сравнительно меньше. В этих работах изучали влияние аминокислот на накопление растением зольных компонентов, протеина, аскорбиновой кислоты [11], присутствуют работы по исследованию влияния аминокислот на накопление гликозидов в крестоцветных культурах [12–14].

В работе, проведенной исследователями из Египта, изучали влияние триптофана и кинетина на растения люпина (р. *Lupinus*), предварительно инокулированного азотфиксаторами. Серьезным ограничивающим фактором при использовании этих растений для нужд человека является накопление этим видом алкалоидов. Обработку проводили опрыскиванием кинетином (20, 40, 60 мг/л) и триптофаном (25, 50,

100 мг/л). Урожай и высота растений, обработанных триптофаном и кинетином, существенно увеличивались, как и некоторые другие параметры. Значимо возрастало содержание NPK, сырого протеина, растворимых сахаров, аминокислот, масел относительно контроля. Наибольший синергизм выявлен при обработке смесью триптофан 100 мг/л + кинетин 60 мг/л [15].

ВЛИЯНИЕ АМИНОКИСЛОТ НА КАЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЙ

Улучшение качества сельскохозяйственной продукции является важным направлением развития агрохимической науки, особенно в области улучшения показателей содержания белка в урожае и полноценности аминокислотного состава товарной продукции. В работе [16] проведено исследование по опрыскиванию риса лейцином и лизином, в составе которых находился N¹⁵, такие работы являются особенно ценными, т.к. позволяют проследить динамику включения экзогенных аминокислот в метаболизм растения. Обработка растений в начальных фазах развития (кущение) не оказывала достоверного влияния, обработка в фазе колошения и созревания достоверно увеличивали показатели высоты растений и длины колоса, количество зерна и скорость его созревания. Содержание азота в растениях положительно коррелировало с частотой обработок, что также оказало положительный эффект на содержание незаменимых аминокислот, при этом меченый азот распределялся следующим образом: 50% приходилось на зерно, 30% – на листья и 20% – на стебли.

Привлекает внимание к использованию на практике аминокислот их влияние на качественные показатели урожая. Изучая действие глицинбетаина на плоды персика путем вымачивания собранных плодов с последующими анализами, отметили, что данная обработка понижала индекс потемнения (BI browning index), увеличивала содержание сухих веществ, что, вероятно, отражалось на вкусовых качествах, т.к. установлены вкусовые различия при использовании метода Electronic tongue [17].

Лук (*Allium cepa* L.) является ценным растением, выращиваемым во многих странах мира, как пряно-вкусовая и овощная культура. Он содержит 10–20% сухих веществ с преобладанием простых сахаров (сахарозы, фруктозы, глюкозы и др.), аскорбиновой кислоты, каротиноидов, в настоящее время определяют содержание катехинов, танинов и пектиновых веществ. При этом содержание химических веществ характеризуется высокой межвидовой и индивидуальной изменчивостью [18]. Ответ растений лука в зависимости от примененных аминокислот и их концентрации мог быть различным. Исследование, проведенное на песчаных почвах, показало,

что аргинин и глутамин (в концентрациях 50, 100, 150, 200, 300 ppm) оказали неоднозначное влияние на морфометрические параметры. Причем глутамин преимущественно влиял на высоту растения и сухую массу его органов, аргинин больше стимулировал сырую массу листьев. Авторы объясняли полученные данные тем, что регуляторы роста растений могут оказывать эффект там, где они были синтезированы. Определенные посредники (мессенджеры) оказывают гормональное/физиологическое действие на растение, и на этом основании они контролируют использование питательных элементов для сбалансированного развития растений [19]. Химический состав лука существенно изменялся по показателям содержания белка и сухого вещества, но не достиг уровня 5%-ной значимости для углеводов и твердых растворимых веществ, причем глутамин оказывал больший эффект на содержание белка [20].

РОСТОВЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И НАКОПЛЕНИЯ БИОМАССЫ

Масштабные работы по изучению влияния экзогенных аминокислот представлены кубанскими учеными, в которых рассмотрено их влияние на ростовые процессы, морозостойкость, засухоустойчивость и другие показатели зерновых колосовых культур [21, 22], есть данные о влиянии экзогенных аминокислот на фотосинтетическую активность сои [23]. Актуальность изучения процессов фотосинтеза связана с их действием на ресурсы повышения урожайности [24]. Изучение ростовых показателей и накопления биомассы позволяет судить о величине будущего урожая.

Выявлено, что триптофан усиливал рост и содержание фотосинтетических пигментов рапса (*Brassica napus* L.) [25]. В исследованиях по изучению роли триптофана на растениях сои (*Glycine max* L.) семена проращивали в течение 8 сут с использованием раствора в концентрациях 0–200 мкМ [26]. Самый высокий индекс скорости прорастания (GSI – general speed index) семян отмечен в варианте с концентрацией 200 мкМ. Тогда как самые высокие морфометрические показатели формирования подземной и надземной массы растений отмечали при обработке семян дозой 50 мкМ триптофана. Наблюдали также увеличение активности альфа-амилазы, аскорбатпероксидазы и каталазы с возрастом дозы аминокислоты. Отмечено положительное действие экзогенного внесения триптофана в почву ($6 \cdot 10^{-4}$ мг/кг) при выращивании бахчевых культур. При применении аминокислоты масса арбуза увеличивалась на 41, дыни – на 36% относительно контроля. Очевидно, триптофан оказывал регуляторное влияние как предшественник ауксинов на микробную биомассу почвы и растения. При этом он также мог запасаться

в виде конъюгатов и в определенных условиях вновь переходить в метаболически активную форму [27].

В работе [28] приведены результаты исследования по непосредственному изучению экзогенных аминокислот в различных концентрациях не только в лабораторных, но и полевых условиях, изучено и совместное применение нескольких аминокислот. Показано, что использование изолейцина (10^{-6} М) с пролином (10^{-6} М) и глутаминовой кислоты с пролином (10^{-7} М) усиливало нитратредуктазную активность флаговых листьев в фазе цветения озимой пшеницы сорта Таня на 75–78% по сравнению с контролем, тогда как просто применение глутаминовой кислоты (10^{-7} М) понижало нитратредуктазную активность на 19%. При обработке изолейцином (10^{-6} М) семян также отмечено наибольшее накопление пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) в проростках озимой пшеницы сорта Адель в лабораторном опыте. В дальнейшем это было подтверждено в полевых опытах во время анализа содержания пигментов пшеницы в фазе кущения. В фазе молочной спелости эта тенденция сохранилась, и стимулирующее действие на накопление хлорофиллов оказал пролин (10^{-6} М), но эффект со временем ослабевал. Аминокислоты оказали влияние на итоговый урожай: изолейцин и пролин увеличивали его на 9–11% при низких концентрациях, триптофан (10^{-4} М), валин (10^{-4} М) и изолейцин (10^{-2} М) – понижали. Отмечено положительное воздействие пролина (10^{-6} М) на содержание белка и клейковины в зерне озимой пшеницы сорта Адель, его комбинация с изолейцином (10^{-6} М) повышала выход зерна на 24% у сорта Таня [28].

Бахчевые – ценный источник доступных сахаров и витаминов, их могут использовать на корм скоту. Обработка пролином и триптофаном повышала урожайность и качество продукции, при этом уменьшалось растрескивание плодов [29]. В данной работе изучали действие экзогенного применения триптофана путем внесения его в почву. При применении аминокислоты в дозе 6 мг/кг почвы масса арбуза увеличивалась на 41%, дыни – на 36%. В работе высказаны предположения, что триптофан оказывал влияние как предшественник ауксинов, возможно, превращаясь в регулятор роста в почве под действием микроорганизмов или в самом растении.

Изучение повышения устойчивости декоративных растений после среза, а также такие показатели качества, как длина стебля, диаметр цветков и др. будут, в конечном счете, влиять на стоимость товарной продукции, поэтому возможность повлиять на эти параметры является актуальным направлением исследований, в том числе в агрохимической науке. В работе [30] изучили влияние коммерческого препарата торговой марки Follamina, включавшего 19 аминокислот в различном долевым содержании с преобладанием пролина, глутамата и глицина,

на растения герберы (*Gerbera jamesonii* L.). Показано, что количество цветков, их диаметр и длина стебля растений существенно варьировали от концентрации препарата (использовали дозы 0.25, 0.50 и 0.75 мг/л). По сравнению с аммиачной селитрой (200 мг/л) применение препарата аминокислот в дозах 0.50 и 0.75 мг/л приводило к большему накоплению азота и белка в растении, тогда как содержание пролина было наибольшим в варианте применения препарата в дозе 0.50 мг/л. Концентрация хлорофилла была больше во всех вариантах с аминокислотами по сравнению с контролем и аммиачной селитрой. Наиболее оптимальные послеуборочные параметры (сохранность в вазе, срок увядания, свежесть, масса) отмечены в варианте с препаратом в дозе 0.75 мг/л.

СИГНАЛЬНАЯ РОЛЬ АМИНОКИСЛОТ

Роль аминокислот в растении не сводится лишь к улучшению качества продукции, они могут принимать участие в передаче сигналов (мессенджеры) и синтезироваться в ответ на стрессовые условия [31, 32]. Так с аминокислотным составом белков, а именно обогащенностью мембранных транспортеров лейцином, связана рецепция brassinosterоидов, т.е. их регуляторная функция [33]. Метионин и лизин являются предшественниками синтеза фитогормонов – АБК и этилена, которые контролируют процессы приспособления метаболизма растений к условиям окружающей среды [34, 35].

ПЕСТИЦИДНАЯ АКТИВНОСТЬ АМИНОКИСЛОТ

В Российской Федерации, по мнению некоторых исследователей, до 80% зерновых культур может быть заражено фитопатогенными организмами, поэтому актуальность поиска новых средств защиты растений является необходимой мерой для обеспечения продовольственной безопасности [36].

Исследована роль аминокислот на возможность проявления ими гербицидной активности. Например, в отношении паразита (*Orobanche ramosa*) пролин, аргинин и гистидин полностью подавляли рост семян в дозе 2 мМ. Глицин, метионин, аланин и лизин оказывали ингибирующую активность в диапазоне 70–90%. Аргинин, лизин и метионин в дозе 0.5 мМ не оказывали влияние на прорастание семян сорняков, однако влияли на морфологию зародыша [37].

Экзогенный глутамат усиливал устойчивость риса к грибным заболеваниям (к рисовому грибку *M. oryzae*) путем индукции механизмов саллицилат-зависимого ответа и некоторых других, пока неизвестных механизмов [38]. В листьях при такой обработке были индуцированы гены, чувствительные

к салициловой кислоте (*SA*), а не к жасмоновой кислоте (*JA*) или этилену (*ET*).

Проведено изучение фунгицидного действия аминокислоты лизина на грибы *Alternaria* в послеуборочный период плодов груши. Сильнее ингибирование патогена отмечено при обработке лизином 0.1 мМ, с возрастанием концентрации этот эффект ослабевал. Также происходило снижение содержания активных форм кислорода (**АФК**) по сравнению с контролем. Наряду с увеличением активности антиоксидантных ферментов выявлено возрастание транскриптов генов, кодирующих информацию об этих ферментах [39]. При катаболизме лизина проявлялась сигнальная роль пипеколиновой кислоты, которая усиливала защитные реакции растений, способствуя повышению их устойчивости к бактериальным патогенам [40]. Тем не менее механизм формирования устойчивости при катаболизме лизина является малоизученным. В свою очередь метионин, аспарат и его амид индуцировали резистентность растений [41].

ВЛИЯНИЕ АМИНОКИСЛОТ НА ТЕМПЕРАТУРНЫЙ СТРЕСС

Температура оказывает сильное влияние на формирование растений кукурузы, особенно на ранних стадиях развития. Применение экзогенных аминокислот может способствовать ослаблению температурного стресса. Тепловой стресс привлекает внимание исследователей в области сельского хозяйства, в том числе из-за проблем с климатом (парникового эффекта) [42]. Обработка аргинином кукурузы (*Zea mays* L.) приводила к увеличению сырой массы побегов и корней, при температурном стрессе – массы корней и не влияла на высоту растений. При этом обработка глицином (дозы 0.006–9.0 мМ) только в оптимальном способствовала повышению длины побега и снижала массу растений в стрессовых условиях по сравнению с контролем [43]. Обработка аргинином, который является предшественником полиаминов [44, 45], и путресцином побегов пшеницы способствовала повышению показателей сырой массы растений [46]. Однако есть предположение, что восприимчивость растений к синтезу полиаминов в стрессовых условиях сильно зависит от вида и даже сорта, а также от складывающихся условий [47].

Учитывая, что в растениях помимо протеиногенных аминокислот обнаруживаются и другие, их изучение также является важным аспектом. В работе [48] изучали действие гамма-аминомасляной кислоты (**ГАМК**) на растения пшеницы сортов Ляочунь 17 и Цзинду 40. ГАМК применяли дважды на растениях, достигших длины 10 см, в дозе 50 мг/л, и такую же обработку проводили спустя 24 ч. Спустя сутки растения подвергали тепловому стрессу – 40°C днем и 30°C ночью, спустя 48 ч изучали изменение

физиологических параметров. Отмечено отсутствие разницы между сортами, обработанными ГАМК, и контролем в нормальных температурных условиях. В случае стресса растения, обработанные ГАМК, оказались более устойчивыми. Обработка ГАМК уменьшала содержание малонового альдегида и увеличивала стабильность клеточной мембраны. Содержание пероксида водорода увеличивалось при тепловом стрессе (для сорта Ляочунь 17 на 21%, для сорта Цзинду 40 более чем в 2 раза по сравнению с контролем), тогда как применение ГАМК снижало его как в стрессовых условиях, так и в контрольном варианте. При этом тепловой стресс и экзогенная обработка по отдельности повышали содержание O_2 (определяли по поглощению DPPH – 2,2-дифенил-1-пикрилгидразилом активных форм O_2), тогда как при совместном действии ГАМК снижал этот показатель. Воздействие теплового стресса, вероятно, влияло и на пул аминокислот. Авторы отмечают увеличение ГАМК при тепловом стрессе и некоторое ее увеличение при применении экзогенной аминокислоты в этих условиях. Для глутамата также показано увеличение его концентрации в таких условиях, но экзогенная ГАМК, наоборот, понижала содержание глутамата. Показано, что глутамат в растениях может превращаться в ГАМК под действием глутаматдегидрогеназы. В условиях стресса увеличивалось содержание разветвленных и ароматических аминокислот, пролина. Увеличение содержания разветвленных аминокислот может быть связано с тем, что в условиях засухи они выступают альтернативными донорами электронов в митохондриальной цепи переноса электронов [49]. Тогда как экзогенная ГАМК приводила метаболизм аминокислот к нормальному уровню ввиду того, что она может превращаться в янтарную кислоту через ГАМК-шунт и включаться в реакции цикла трикарбоновых кислот [50].

Для озимых культур важным показателем является их устойчивость к пониженным температурам. Пролин, являясь осмотически активной молекулой, препятствует образованию кристаллов льда в клетке и последующему их повреждающему действию.

В работе [21] изучили морозоустойчивость озимого ячменя сорта Кубагро-1 с высокой морозоустойчивостью и сорта Агродеум с более низкой устойчивостью при применении экзогенного пролина и совместной обработки с глицином и метионином в контролируемых условиях. При температуре $-11^\circ C$ у устойчивого сорта Кубагро-1 обработка пролином совместно с глицином оказывала защитное действие, и повреждение листьев составило 20% при 50%-ном повреждении листьев в контрольном варианте, максимальное защитное действие отмечено при совместной обработке пролином, глицином и метионином. У сорта Агродеум повреждение листьев было выражено сильнее, но в этом варианте также отмечено защитное действие (повреждение было на 15–20% меньше

по сравнению с контролем в зависимости от варианта). После промораживания при температуре $-13^\circ C$ растения сорта Агродеум погибли, на растения сорта Кубагро-1 пролин не оказал протекторного действия, но на 20–25% снизилось повреждение листьев при совместной обработке пролином, глицином и метионином по сравнению с контролем.

СОЛЕВОЙ СТРЕСС

АФК являются существенным фактором, понижающим урожайность сельскохозяйственных культур при экологических стрессах [51]. К АФК относят синглетный кислород, супероксид, пероксид водорода и гидроксильный радикал, которые могут повреждать биомолекулы и нарушать функционирование растительных клеток. Белки, в составе которых имеются аминокислоты с повышенным количеством $-SH$ - и $-CON$ -группировок, способны понижать уровень протеолитической атаки АФК [52].

Особенности химического состава базилика (*Ocimum*) определяют его высокие вкусовые качества и значимость как функционального продукта питания. В работе [53] изучали влияние обработки бета-каротином в концентрации 0.1 и 0.2 мМ, салициловой кислотой (0.025 и 0.05 мМ), а также триптофаном в дозе 0.25 и 1.0 мМ на биохимические параметры растений базилика. Обработку проводили праймированием семян, в дальнейшем изучали функциональное действие аминокислот в нормальных и стрессовых условиях (засоление хлоридом натрия). Среди вариантов опыта наиболее высокие морфометрические параметры растений отмечены при обработке триптофаном в концентрации 0.25 мМ. При этом триптофан сильно влиял на обмен фенольных соединений: в дозе 1 мМ понижал содержание флавоноидов и повышал содержание кофейной кислоты на 44%. Сильнее этот эффект был выражен в условиях засоления, что могло быть связано с тем, что розмариновая кислота облегчала окислительный стресс при засолении [54]. Засоление приводило к снижению концентрации хлорофилла, что могло быть связано с активацией синтеза пролина из глутаминовой кислоты, которая служила исходным субстратом для синтеза пиррольных колец молекулы хлорофиллов.

Позитивное влияние аминокислот при засолении наблюдали в опытах по использованию ряда различных аминокислот при выращивании латука. В этом исследовании [55] применение аминокислот снижало электропроводность, содержание катионов натрия, понижалось содержание аниона хлора на 25% по сравнению с контролем. Авторы отмечали, что экзогенная обработка аминокислотами способствовала усвоению катионов калия и увеличению содержанию аргинина. Отдельные аминокислоты

изменяли физиолого-биохимические показатели: метионин повышал концентрацию хлорофилла *a*, содержание каротина увеличивалось при применении глицина, метионина и пролина. Метионин и пролин усиливали биосинтез протеиногенных аминокислот в условиях моделируемого солевого стресса.

Изучали препарат Amino gold на растениях гуаро (*Cyatopsis tetragonoloba* L.), включавший 29% свободных L-аминокислот, а также 70% органического вещества, рН 2.5–4.5 ед. [56]. Исследование проводили как в стандартных условиях, так и при солевом стрессе, используя 150 мМ NaCl. Засоление в данном случае снижало, с одной стороны, показатели роста, содержания пигментов, фенольных соединений, концентрацию калия и кальция, а с другой – повышало содержание малонового альдегида, концентрацию хлорида и натрия. Поэтому применение препарата Amino gold в условиях засоления позитивно сказалось на морфометрических, физиологических и биохимических параметрах. При этом среди изученных концентраций (300, 600, 1200, 1800 мг аминокислот/л) лучше всего себя проявил вариант 600 мг аминокислот/л.

В исследовании [57] изучали влияния экзогенного применения ряда аминокислот на отток калия из ризодермы ячменя в условиях засоления хлористым натрием, т.к. предполагали, что за счет деполяризации в условиях стресса активируются калиевые каналы, приводящие к оттоку калия из корня. Лизин способствовал поглощению калия и позитивно влиял на поляризацию мембраны корня, тогда как валин в условиях солевого стресса усугублял как отток ионов калия, так и усиливал деполяризацию мембраны в отличие от других испытанных аминокислот. Экзогенное применение аминокислот в данном случае могло позитивно влиять на оптимальное соотношение $K^+ : Na^+$ в цитоплазме. Как объяснили авторы работы [58], распад белков в условиях засоления мог быть не просто симптомом повреждения, а иметь физиологическую функцию. При этом не сами экзогенные аминокислоты могли оказывать влияние на состояние растения, а их продукты превращения или влияние на физиолого-биохимические процессы.

ГАМК может усиливать синтез этилена путем увеличения транскриптов синтазы 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты, которая является ключевым ферментом в синтезе этилена [59]. Это также было подтверждено на растениях сои, когда в условиях солевого стресса экзогенная обработка ГАМК привела к усилению экспрессии гена оксидазы 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты [60].

ТЯЖЕЛЫЕ МЕТАЛЛЫ

На фоне стресса, вызванного кадмием, цинк в хелатной форме с лизином увеличивал у растений

пшеницы длину побегов и их массу, а также массу корней и зерна, при этом эффект усиливался с возрастом концентрацией хелата (10, 20, 30 мг Zn-lys/л). Аналогичная реакция выявлена в данной работе и для хлорофиллов *a* и *b*. Применение хелата приводило, с одной стороны, к статистически достоверному уменьшению концентрации кадмия в разных органах растений, с другой – увеличивало содержание цинка, что могло быть связано с антагонизмом этих элементов [61, 62], такая тенденция усиливалась при возрастании концентрации хелата. Обработка также оказала положительный эффект на устойчивость мембран растения, достоверно снизилась концентрация малонового альдегида и возросла активность ферментов антиоксидантной системы пшеницы [63].

Никель часто выступает как один из представителей тяжелых металлов (ТМ), и в почве ему присвоен второй (II) класс опасности. Проведенное исследование поглощения корневой системой и последующего транспорта никеля под влиянием экзогенных аминокислот (гистидина, глицина, глутамина) было проведено в Иране. Изучали твердую (*Triticum durum*) и мягкую (*Triticum aestivum*) пшеницы. Никель вносили в виде сульфата никеля, в качестве контроля использовали только обработку никелем. Мягкая пшеница поглощала больше никеля с максимальным уровнем аккумуляции в корнях при обработке глицином в дозе 100 мкм, несколько меньшие показатели были для глутамина, тогда как гистидин не оказал существенного влияния. У твердой пшеницы максимум накопления ТМ в корнях отмечен при обработке глутамином. Накопление никеля в растениях пшеницы было больше в апопласте [64]. Увеличение поглощения никеля при применении аминокислот авторы объясняли образованием комплексов этих соединений между собой, при этом обсуждали 2 возможные гипотезы: одна из них – образование хелатов никеля с аминокислотами и поглощение корнем через апопластный путь, другая предполагала образование комплексов этих соединений непосредственно в корне после поглощения. Разная интенсивность поглощения металла в зависимости от примененных аминокислот могла быть связана с дифференциальной интенсивностью работы переносчиков аминокислот в клетках корня, однако это предположение требует дальнейших исследований. Хотя гистидин приводил к меньшей аккумуляции Ni^{2+} в корнях по сравнению с другими изученными аминокислотами, тенденция к транслокации металла из корня в побег была выражена сильнее именно у гистидина [64].

Можно предположить, что если аминокислоты способствуют накоплению разных металлов, то разумно было бы рассмотреть возможность их использования с целью усиления аккумуляции ТМ в растении в загрязненных почвах для их ремедиации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, обобщение и анализ научных публикаций, посвященных изучению действия экзогенных аминокислот, показали, что такие аминокислоты, как триптофан, лизин, гамма-аминомасляная кислота, метионин, валин и др. оказывали положительное воздействие на физиолого-биохимические, морфометрические и молекулярно-генетические показатели сельскохозяйственных культур, в том числе в условиях различных стрессов. При экзогенной обработке использовали методы праймирования семян и фолитарной обработки вегетирующих растений, а также путем внесения их растворов в субстрат. Рассмотренные методы обработки способствовали оптимизации питания растений, улучшали физиолого-биохимические (повышение ферментативной активности, содержания белка, сахаров, витаминов и др.) и морфометрические показатели (длина корня и побега, биомасса), смягчали воздействие разных стрессов. Также обработки уменьшали поражаемость растений микозами и бактериозами, оказывали иммуномодулирующее воздействие, способствовали стабилизации клеточных мембран, понижали содержание активных форм кислорода и улучшали питание калием в условиях засоления.

Рассмотренные протеиногенные и непротеиногенные аминокислоты в разных дозах и примененные в разные фенологические фазы развития растений могли воздействовать на метаболизм различных сельскохозяйственных культур (бахчевых, зерновых, овощных, плодовых, эфиромасличных и т.п.).

Активному применению рассмотренных методов препятствует недостаточный уровень знаний о биохимических и физиологических процессах, происходящих в семенах и вегетирующих растениях при обработке аминокислотами. Для решения этой проблемы необходим комплексный и междисциплинарный подход, который позволит выработать практические рекомендации для сельскохозяйственного производства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Битюцкий Н.П.* Минеральное питание растений: учеб.-к. 2-е изд. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2020. 540 с.
2. *Агрохимия: Учебник / Под ред. Минеева В.Г. М.: ВНИИА им. Д.Н. Прянишникова, 2017. 854 с.*
3. *Bafeel S.O., Ibrahim M.M.* Antioxidants and accumulation of α -tocopherol induce chilling tolerance in *Medicago sativa* // *Inert. J. Agric. Biol.* 2008. V. 10. P. 593–598.
4. *Winter G., Todd C.D., Trovato M., Forlani G., Funck D.* Physiological implications of arginine metabolism in plants // *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6. P. 534. DOI: 10.3389/fpls.2015.00534
5. *Waqas M.A., Khan I., Akhter M.J., Noor M.A., Ashraf U.* Exogenous application of plant growth regulators (PGRs) induces chilling tolerance in short-duration hybrid maize // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2017. V. 24. P. 11459–11471. DOI: 10.1007/s11356-017-8768-0
6. *Ковалев Н.И.* Применение гидроксикоричных кислот на лекарственных культурах (Обзор) // *Агрохимия.* 2022. № 8. С. 87–96. DOI: 10.31857/S0002188122080099
7. *Дядюченко Л.В., Тараненко В.В., Муравьев В.С.* Влияние нового регулятора роста растений на продуктивность озимой пшеницы // *Агрохимия.* 2021. № 12. С. 64–68. DOI: 10.31857/S0002188121100070
8. *Chen M., Cheng B., Zhang Q., Ding Y., Yang Z.* Effects of applying *L*-methionine, *L*-phenylalanine and *L*-tryptophan on *Zea mays* growth and its nutrient uptake // *J. Appl. Ecol.* 2005. V. 16. P. 1033–1037.
9. *Петухов Д.В., Измestьев Е.С., Сазанов А.В.* Применение аминокислот и их хелатных комплексов с микроэлементами в питании растений // *Теор. и прикл. экол.* 2022. № 1. С. 167–174.
10. *Mohammadi P., Khoshgoftarmanesh A.H.* The effectiveness of synthetic zinc (Zn)-amino chelates in supplying Zn and alleviating salt-induced damages on hydroponically grown lettuce // *Sci. Hort.* 2014. V. 172. P. 117–123.
11. *Amira M.S., Qados A.* Effect of arginine on growth, yield and chemical constituents of wheat grown under salinity condition // *Acad. J. Plant Sci.* 2009. V. 2. P. 67–278.
12. *Mohammadipour N., Souri M.K.* Beneficial effects of glycine on growth and leaf nutrient concentrations of coriander (*Coriandrum sativum*) plants // *J. Plant Nutr.* 2019. V. 42. P. 1–8.
13. *Shooshtari F., Souri M.K., Hasandokht M.R.* Glycine mitigates fertilizer requirements of agricultural crops: case study with cucumber as a high fertilizer demanding crop // *Chem. Biol. Technol. Agric.* 2020. V. 7. P. 19.
14. *Haghighi M., Barzegar Sadeghabad A., Abolghasemi R.* Effect of exogenous amino acids application on the biochemical, antioxidant, and nutritional value of some leafy cabbage cultivars // *Sci. Rep.* 2022. V. 21. № 12(1) P. 17720. DOI: 10.1038/s41598-022-21273-6
15. *Amin A.A., Awad M.E., Dawood M.G., Gharib F.A.E., Hassan E.A.* Kinetin and tryptophan enhance yield and production efficiency of lupine (*Lupinus termis* L.) plants // *World Rural Observ.* 2014. V. 6(4). P. 50–56.
16. *Zou Z., Deng G., Peng X., Xie H., Li X., Peng L., Zhang Z.* Effects of exogenous amino acids application on nitrogen accumulation, yield and grain quality in rice // *Inter. J. Agric. Biol.* 2018. V. 20. P. 2053–2058.

17. Jia Z., Wang Y., Wang L., Zheng Y., Jin P. Amino acid metabolomic analysis involved in flavor quality and cold tolerance in peach fruit treated with exogenous glycine betaine // *Food Res. Inter.* 2022. V. 7. № 157. P. 111204.
DOI: 10.1016/j.foodres.2022.111204
18. Фомина Т.И., Кукушкина Т.А. Содержание биологически активных веществ в надземной части некоторых видов лука (*Allium L.*) // *Хим. раст. сырья.* 2019. № 3. С. 177–184.
19. Steeve B. Modifying plant growth with growth regulators // *Carolina Biol. Life Sci.* 2003. P. 1–3.
20. Amin A.A., Gharib F., El-Awadi M., El-Sherbeny M.R. Physiological response of onion plants to foliar application of putrescine and glutamine // *Sci. Horticult.* 2011. V. 129. Iss. 3. P. 353–360.
DOI: 10.1016/j.scienta.2011.03.052
21. Котляров Д.В., Котляров В.В., Федулов Ю.П. Влияние экзогенных аминокислот на морозостойкость и засухоустойчивость зерновых колосовых культур // *Международ. научн.-исслед. журн.* 2017. № 4(58). С. 174–176.
22. Яблонская Е.К., Котляров Д.В., Котляров В.В., Федулов Ю.П. Возделывание озимой пшеницы с использованием обработки растений экзогенными регуляторами // *Тр. КубГАУ. Краснодар: КубГАУ,* 2012. Вып. 3. С. 81–87.
23. Котляров Д.В., Багрянцев Е.С. Влияние экзогенных аминокислот на фотосинтетическую активность сои // *Политемат. сетев. электр. научн. журн. КубГАУ. Краснодар: КубГАУ,* 2013. № 89. С. 944–959.
24. Чиков В.И. Физиология растений. 2008. Т. 55. № 1. С. 140–154.
25. Dawood M.G., Sadak M.S. Physiological response of canola plants (*Brassica napus L.*) to tryptophan or benzyladenine // *Lucrari Stiintifice.* 2007. V. 50. P. 198–207.
26. Queiroz R., Bessa L., Avila R., Augusto D., Oliveira M., Vitorino L. Effect of exogenous tryptophan on primary metabolism and oxidative stress and their relationship with seedling germination and vigor of glycine max L. // *Agronomy.* 2023. V. 13. № 6. P. 1609.
27. Frankenberger W.T., Arshad Jr.M. Yield response of watermelon and muskmelon to *L*-tryptophan applied to soil // *Hort. Sci.* 1991. V. 26(1). P. 35–37.
DOI: 10.21273/HORTSCI.26.1.35
28. Лищенковский М.Ю. Влияние экзогенных аминокислот на растения озимой пшеницы и кукурузы в условиях Западного Предкавказья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 2018. 28 с.
29. Sayed O.M., Gammal O.H.M., Salama A.S.M. Effect of proline and tryptophan amino acids on yield and fruit quality of manfalouty pomegranate variety // *Sci. Horticult.* 2014. V. 169. P. 1–5.
DOI: 10.1016/j.scienta.2014.01.023
30. Geshnizjani N., Khosh-Khui M. Promoted growth and improved quality of *Gerbera jamesonii L.* flowers using exogenous application of amino acids // *Inter. J. Hort. Sci. Technol.* 2016. V. 3(2). P. 155–166.
31. Zeier J. New insights into the regulation of plant immunity by amino acid metabolic pathways // *Plant Cell Environ.* 2013. V. 36. № 12. P. 2085–2103.
32. Häusler R.E., Ludewig F., Krueger S. Amino acids – a life between metabolism and signaling // *Plant Sci.* 2014. V. 229. P. 225–237.
33. Li W. Two conserved amino acids characterized in the island domain are essential for the biological functions of brassinolide receptors // *Inter. J. Mol. Sci.* 2022. V. 23. № 19. P. 11454.
34. Сырова Д.С., Шапошников А.И., Юзихин О.С., Белимов А.А. Деструкция и трансформация фитогормонов микроорганизмами // *Прикл. биохим. и микробиол.* 2022. Т. 58. № 1. С. 26–30.
35. Lubbers R.J.M., Dilokpimol A., Visser J., Mäkelä M.R., Hildén K.S., de Vries R.P. A comparison between the homocyclic aromatic metabolic pathways from plant-derived compounds by bacteria and fungi // *Biotechnol. Adv.* 2019. V. 37. № 7. Art. 107396.
DOI: 10.1016/j.biotechadv.2019.05.002
36. Торопова Е.Ю., Селюк М.П., Казакова О.А., Соколов М.С., Глинушкин А.П. Факторы индукции супрессивности почвы агроценозов // *Агрохимия.* 2017. № 4. С. 51–64.
37. Vurro M. Exogenous amino acids inhibit seed germination and tubercle formation by *Orobanche ramosa* (broomrape): potential application for management of parasitic weeds // *Biolo. Control.* 2006. V. 36. № 2. P. 258–265.
38. Kadotani N. Exogenous proteinogenic amino acids induce systemic resistance in rice // *BMC Plant Biol.* 2016. V. 16. P. 1–10.
39. Liu Y. Induction of defense response against *Alternaria* rot in *Zaosu* pear fruit by exogenous *L*-lysine through regulating ROS metabolism and activating defense-related proteins // *Postharv. Biol. Technol.* 2021. V. 179. P. 111567.
40. Zeier J. New insights into the regulation of plant immunity by amino acid metabolic pathways // *Plant Cell Environ.* 2013. V. 36. № 12. P. 2085–2103.
41. Kadotani N., Akagi A., Takatsuji H. Exogenous proteinogenic amino acids induce systemic resistance in rice // *BMC Plant Biol.* 2016. V. 16. P. 60.
DOI: 10.1186/s12870-016-0748-x
42. Schauburger B., Archontoulis S., Arneith A. Consistent negative response of US crops to high temperatures in observations and crop models // *Nat. Commun.* 2017. V. 8. P. 13931.
DOI: 10.1038/ncomms13931
43. Matysiak K., Kierzek R., Siatkowski I., Kowalska J., Krawczyk R., Miziniak W. Effect of exogenous application of

- amino acids L-arginine and glycine on maize under temperature stress // *Agronomy*. 2020. V. 10. P. 769. DOI: 10.3390/agronomy10060769
44. Nasibi F., Heidari T., Asrar Z., Mansoori H. Effect of arginine pre-treatment on nickel accumulation and alleviation of the oxidative stress in *Hyoscyamus niger* // *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 2013. V. 13. P. 680–689. DOI: 10.4067/S0718-95162013005000054
 45. Nejadalmoradi H., Nasibi F., Kalantari K.M., Zanganeh R. Effect of seed priming with L-arginine and sodium nitroprusside on some physiological parameters and antioxidant enzymes of sunflower plants exposed to salt stress // *Agric. Commun.* 2014. V. 2. P. 23–30.
 46. Hassanein R.A., El-Khawas S.A., Ibrahim S.K., El-Bassiouny H.M., Abdel-Monem A.A. Improving the thermo tolerance of wheat plant by foliar application of arginine or putrescine // *Pak. J. Bot.* 2013. V. 45. P. 111–118.
 47. Liu J.H., Kitashiba H., Wang J., Ban Y., Moriguchi T. Polyamines and their ability to provide environmental stress tolerance to plants // *Plant Biotechnol.* 2007. V. 24. P. 117–126. DOI: 10.5511/plantbiotechnology.24.117
 48. Shelp B.J., Mullen R.T., Waller J.C. Compartmentation of GABA metabolism raises intriguing questions // *Trends Plant Sci.* 2012. V. 17. P. 57–59. DOI: 10.1016/j.tplants.2011.12.006
 49. Joshi V., Joung J.G., Fei Z., Jander G. Interdependence of threonine, methionine and isoleucine metabolism in plants: accumulation and transcriptional regulation under abiotic stress // *Amino Acids*. 2010. V. 39. P. 933–947. DOI: 10.1007/s00726-010-0505-7
 50. Hijaz F., Killiny N. Exogenous GABA is quickly metabolized to succinic acid and fed into the plant TCA cycle // *Plant Signal Behav.* 2019. V. 14. e1573096. DOI: 10.1080/15592324.2019.1573096
 51. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiol. Biochem.* 2010. V. 48. P. 909–930. DOI: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
 52. Ghezzi P., Bonetto V. Redox proteomics: Identification of oxidatively modified proteins // *Proteomics*. 2003. V. 3. P. 1145–1153.
 53. Kahveci H.B., Nilgun Y., Emel K., Muhittin Y., Emre K., Ferit K.S. Priming with salicylic acid, β -carotene and tryptophan modulates growth, phenolics and essential oil components of *Ocimum basilicum* L. grown under salinity // *Sci. Horticult.* 2021. V. 281. P. 1–11. DOI: 10.1016/j.scienta.2021.109964
 54. Tarchoune I., Incerti A., Lachaal M., Ouerghi Z., Izzo R., Navari-Izzo F. Relations between antioxidant activity and salinity in basil (*Ocimum basilicum* Mill.) // *Agrochimica*. 2009. V. 53(1). P. 56–64.
 55. Abdelkader M., Voronina L., Puchkov M., Shcherbakova N., Pakina E., Zargar M., Lyashko M. Seed priming with exogenous amino acids improves germination rates and enhances photosynthetic pigments of onion seedlings (*Allium cepa* L.) // *Horticulturae*. 2023. V. 9. P. 80. DOI: 10.3390/horticulturae9010080
 56. Kusvuran A., Kaytez I.A., Yilmaz Ü., Kusvuran S. The effects of exogenous amino acid on growth, ionic homeostasis, biochemical composition and antioxidative activity of guar (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) seedlings // *Appl. Ecol. Environ. Res.* 2019. V. 17. P. 15519–15530. DOI: 10.15666/aeer/1706_1551915530
 57. Cuin T.A., Shabala S. Amino acids regulate salinity-induced potassium efflux in barley root epidermis // *Planta*. 2007. T. 225. P. 753–761.
 58. Dubey R.S., Rani M. Influence of NaCl salinity on the behavior of protease, aminopeptidase and carboxypeptidase in rice seedlings in relation to salt tolerance // *Aust. J. Plant Physiol.* 1990. V. 17. P. 215–221.
 59. Kathiresan A., Tung P., Chinnappa C.C., Reid D.M. γ -Aminobutyric acid stimulates ethylene biosynthesis in sunflower // *Plant Physiol.* 1997. V. 115. P. 129–135.
 60. Shi S.Q., Shi Z., Jiang Z.P. Effects of exogenous GABA on gene expression of *Caragana intermedia* roots under NaCl stress: regulatory roles for H₂O₂ and ethylene production // *Plant Cell Environ.* 2010. V. 33. P. 149–162. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2009.02065.x
 61. Sarwar N., Ishaq W., Farid G., Shaheen M.R., Imran M., Geng M., Hussain S. Zinc–cadmium interactions: Impact on wheat physiology and mineral acquisition // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2015. V. 122. P. 528–536.
 62. Murtaza G., Javed W., Hussain A., Qadir M., Aslam M. Soil-applied zinc and copper suppress cadmium uptake and improve the performance of cereals and legumes // *Inter. J. 412 Phytorem.* 2017. V. 19. P. 199–206.
 63. Muhammad R., Shafaqat A., Afzal H., Qasim A., Muhammad B.S., Muhammad Z.R., Mujahid F., Maliha A. Effect of zinc-lysine on growth, yield and cadmium uptake in wheat (*Triticum aestivum* L.) and health risk assessment // *Chemosphere*. 2017. V. 187. P. 35–42. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2017.08.071
 64. Dalir N., Khoshgoftarmanesh A.H. Symplastic and apoplastic uptake and root to shoot translocation of nickel in wheat as affected by exogenous amino acids // *J. Plant Physiol.* 2014. V. 171. № 7. P. 531–536.

Effect of Exogenous Amino Acid Use on Plant Growth and Development

L. P. Voronina^{a,#}, A. O. Moiseev^a, E. V. Morachevskaya^a, A. S. Ansabaeva^b, M. M. Akishina^{a,c}

^a*Lomonosov Moscow State University, Faculty of Soil Science,
Leninskie Gory 1, p. 12, Moscow 119991, Russia*

^b*Kostanay Regional University named after Akhmet Baitursynov,
Baitursynova str. 47, Kostanay 110000, Republic of Kazakhstan*

^c*Autonomous Non-Profit Organization "NEST M",
ul. Kostyakova 10a, Moscow 127422, Russia*

[#]*E-mail: Luydmila.voronina@gmail.com*

Scientific publications for the period 1990–2023 devoted to the study of the effect of exogenous amino acids on the physiological, biochemical, morphometric and molecular genetic parameters of crops, including under conditions of various stresses, were summarized and analyzed. Amino acid preparations are environmentally safe and harmless to agroecosystems. It has been shown that the considered processing methods contribute to the optimization of plant nutrition, improve physiological, biochemical and morphometric parameters, and mitigate the effects of various stresses. Proteinogenic and non-proteinogenic amino acids, used in different doses and in different phases of vegetation on various plants (melons, cereals, vegetables, fruits, essential oils, etc.), reduce the incidence of mycoses and bacterioses, have an immunomodulatory effect on plants, contribute to the stabilization of cell membranes, lower the content of reactive oxygen species and improve nutrition with potassium in salinity conditions. The simplest and most suitable methods for practical application in agriculture are foliar processing and priming of seeds. The active dissemination of the considered methods is hindered by an insufficient level of knowledge about the biochemical and physiological processes occurring in seeds and vegetative plants when treated with amino acids. To solve this problem, an integrated and interdisciplinary approach is needed, which will provide for development of practical recommendations for agricultural production.

Keywords: amino acids, crops, nutrition, product quality, growth and development, stress.