

<https://doi.org/10.15407/frg2022.03.251>

УДК 581.143.6

РОЛЬ АМІНОКИСЛОТ У РЕГУЛЯЦІЇ СТРЕСОСТІЙКОСТІ КУЛЬТУРНИХ ЗЛАКОВИХ РОСЛИН

К.О. РОМАНЕНКО, Л.М. БАБЕНКО, І.В. КОСАКІВСЬКА

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
01601 Київ, вул. Терещенківська, 2
e-mail: katernaromanenko4@gmail.com*

Вільні амінокислоти — попередники і складові протеїнів є активними учасниками метаболічних і фізіологічних процесів на різних етапах онтогенезу злаків. За дії абіотичних і біотичних стресорів їхній вміст істотно зростає, тому амінокислоти можна розглядати як біомаркери стресового стану. Накопичений значний масив даних вказує на кореляцію між здатністю до акумуляції ендогенних амінокислот і стресостійкістю рослин. Гіперсинтез амінокислот підтримує клітинний тургор, осмотичний баланс, сприяє стабілізації мембран. Такі протекторні ефекти заважають витоку електролітів із клітин, знижують вміст активних форм кисню (АФК), запобігають «оксидному вибуху». В огляді розглянуто та обговорено мультиплексну роль амінокислот у рослинах, що зазнають впливу абіотичних стресорів, окрему увагу зосереджено на активації антиоксидантних систем захисту. Метаболічну регуляцію за участі амінокислот розглядають як основну стратегію захисту і виживання рослин за несприятливих умов існування. В статті наведено приклади успішного використання екзогенних амінокислот та їхніх похідних для поліпшення стресостійкості й урожайності культурних злаків, використання препаратів амінокислот у рослинництві.

Ключові слова: амінокислоти, пролін, гліцин бетаїн, абіотичний стресор, стійкість, злаки.

В умовах збільшення чисельності населення стрімко зростає попит на продовольчу продукцію. Виробництво ж злаків, домінантними серед яких є пшениця, жито, рис, кукурудза та ячмінь, виявилось достатньо вразливим до дії абіотичних і біотичних стресорів [1]. Посуха, засолення, екстремальні температури, забруднення важкими металами, дефіцит поживних речовин, інтенсивне УФ-В-опромінення, висока концентрація озону, патогенні збудники і захворювання негативно впливають на їхній ріст і розвиток [2, 3]. Саме перелічені чинники разом зі зростаючим антропогенним навантаженням належать до основних викликів при виробництві сільськогосподарських культур [1, 4, 5].

Абіотичні стресори впливають на метаболізм рослин, активують складні біохімічні реакції, спрямовані на захист від травмування та

Цитування: Романенко К.О., Бабенко Л.М., Косаківська І.В. Роль амінокислот у регуляції стресостійкості культурних злакових рослин. *Фізіологія рослин і генетика*. 2022. 54, № 3. С. 251—269. <https://doi.org/10.15407/frg2022.03.251>

збереження життєздатності [6]. У подоланні негативного впливу навколишнього середовища задіяні амінокислоти (АК), які допомагають протистояти абіотичним стресорам і є невід'ємною частиною імунної системи рослин [7]. АК — попередники і складові протеїнів — належать до ключових компонентів життєдіяльності рослинних організмів. Як учасники багатьох біохімічних реакцій вони впливають на метаболічні і фізіологічні процеси, ріст і розвиток рослин. Накопичення АК, які виконують функції осморегуляторів, належить до універсальних реакцій-відповідей на абіотичні стресори [8—11]. АК беруть участь у регуляції внутрішньоклітинного рН [12], детоксикації АФК [13], синтезі ензимів і попередників вторинних метаболітів [13], виступають енергетичними донорами у циклі трикарбонових кислот [15, 16]. АК виконують регуляторні й сигнальні функції [8, 17], є попередниками в синтезі фітогормонів і низькомолекулярних азотистих речовин [10, 12]. За умов патогенної інфекції АК стають джерелом азоту для багатьох біотрофних збудників і постачальниками захисних сполук для рослин [18, 19]. Патогенна інфекція змінює експресію задіяних в обміні та транспорті АК генів [7]. Стресостійкі рослини накопичують більше АК, ніж чутливі [10]. Зростання вмісту окремих АК приводить до позитивних ефектів під час акліматизації рослин [20], що уможливорює використання цих речовин для біостимуляції у сільському господарстві [21].

Зернові культури є основним джерелом харчування людини. Пшениця, жито та ячмінь стійкіші до дії багатьох абіотичних стресорів, ніж кукурудза і рис. Механізми виживаності цих рослин у мінливих умовах навколишнього середовища активно досліджують [1, 22—24]. Стресостійкість формується на рівні цілої рослини, її тканин і клітин [25]. Неприятливі абіотичні чинники провокують осмотичний та оксидантний стреси з наступними денатурацією протеїнів і накопиченням амінокислот [17]. Пролін, гліцин бетаїн, аспарагін і глутамін належать до ключових АК, задіяних в індукції стресостійкості рослин [10]. Значне зростання вмісту проліну та інших АК за умов засолення, посухи, дії екстремальних температур, УФ-В-опромінення, забруднення важкими металами тощо належить до універсальних неспецифічних реакцій рослин на стрес [26]. Здатність до акумуляції проліну розглядають як показник стресостійкості рослин [20]. За дії різних абіотичних стресорів вміст проліну в рослинних клітинах досягає 5 % пулу вільних АК [8].

Дослідження участі проліну в захисті тилакоїдних мембран хлоропластів під час пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ), спричиненого сольовим стресом і світлом високої інтенсивності, розпочались більш як 20 років тому. Зокрема встановлено, що за наявності 1 М проліну інтенсивність ПОЛ мембран та утворення синглетного кисню зменшувались, хоча це не впливало на генерування супероксидних радикалів [27]. Накопичені експериментальні дані демонстрували осмопротекторні властивості проліну, його здатність стабілізувати структуру протеїнів, регулювати рН цитоплазми, зменшувати вміст АФК [28]. Встановлено, що при формуванні реакцій-відповіді на стрес накопичуються сумісні осмоліти, серед яких пролін, гліцин бе-

таїн та деякі інші вільні АК, які захищають клітини від пошкодження [29]. До осмолітів належать невеликі незаряджені біомолекули, добре розчинні у воді за фізіологічного значення рН. Вони можуть у значних концентраціях накопичуватись у цитозолі без завдання шкоди органелам, підтримують осмотичний баланс і захищають клітини від дії стресора [30].

Останнім часом увага до антиоксидантних властивостей проліну та інших АК значно зросла, що стимулювало появу розробок, спрямованих на екзогенне використання цих сполук для обробки сільськогосподарських культур. Повідомлялось, що екзогенні пролін, гліцин і глутамін підвищували стійкість сільськогосподарських культур [20, 21].

Метою цього огляду були аналіз та узагальнення новітніх літературних відомостей і результатів власних досліджень авторів щодо участі АК у регуляції росту й розвитку культурних злаків в умовах абіотичних стресів, висвітлення їхньої ролі у формуванні захисних механізмів, стресостійкості та врожайності.

Тепловий і холодний температурні стреси. Екстремальні температури належать до головних абіотичних стресорів, які негативно впливають на метаболізм, онтогенез і врожайність злаків. Прогнозують, що за підвищення температури повітря в середньому на 1 °C виробництво пшениці у світі зменшиться на 6 % [31]. Температура коливається швидше, ніж змінюються інші абіотичні чинники і підсилює їхні негативні ефекти. Встановлено, що у різних видів рослин у відповідь на дію екстремальних температур накопичуються пролін і гліцин бетаїн (ГБ). Хоча їхня роль у набутті термотолерантності залишається суперечливою, вважають, що обидві сполуки позитивно впливають на збереження нативної структури мембран та активність рослинних ензимів [29]. За дії низької плюсової температури (+4 °C) у проростках пшениці зростали рівні ендогенних глутаміну, проліну, аланіну, аспарагіну, гліцину, ГБ, валіну, треоніну та ізолейцину [32]. Між накопиченням ГБ, проліну та стійкістю до температурних стресів існує певний зв'язок, проте не всі види рослин здатні до гіперсинтезу і накопичення цих сполук за дії стресорів.

Інтенсифікація біосинтезу ГБ і проліну в умовах температурного стресу стимулювало пошук шляхів його регулювання. З'ясувалось, що обробка рослин екзогенними ГБ і проліном значно підвищувала стійкість і врожайність за несприятливого температурного режиму [29]. Так, екзогенний пролін у концентрації 1 мМ знімав ефект зростання вмісту H_2O_2 в коренях і пагонах проростків пшениці, спричинений гіпертермією, тоді як аланін такої самої концентрації подібного ефекту не викликав [33]. Обробка проростків пшениці 1 мМ розчином проліну нівелювала зумовлене загартувальним прогріванням підвищення активності антиоксидантних ензимів — супероксиддисмутази, аскорбатпероксидази і гваяколпероксидази, тоді як після обробки 1 мМ розчином аланіну подібних ефектів не спостерігали [34]. У морозостійких сортів м'якої озимої пшениці за умови загартування (+2 °C) пролін накопичувався в значній кількості і зберігався після проморожування (–6 °C) [35]. Захисна дія проліну виявилась на стадії стресового (пошкоджувального) охолодження, тоді як

за холодового загартування окисно-відновний баланс у клітинах пшениці підтримувався переважно антиоксидантною системою [35]. За короткотривалої гіпотермії ми спостерігали зростання вмісту вільних АК й проліну у пагонах 14-добових рослин морозостійкого сорту озимої пшениці на 12 і 47 %, а в коренях — на 30 і 23 %. Реакція на короткотривалу гіпертермію виявилась менш виразною [36]. Дослідження чутливих і толерантних до дії низької температури генотипів рису показало, що за низькотемпературного стресу збільшувалось накопичення розчинних протеїнів і проліну лише у стійкого сорту [37]. Значне накопичення проліну та зростання антиоксидантної активності відзначене у теплостійкого генотипу *Sorghum bicolor* за теплового стресу, тоді як у чутливого генотипу зростання вмісту проліну й активності ензимів не спостерігали, що дало підставу віднести ендогенний пролін до молекулярних біомаркерів терmostійкості при проведенні селекційних робіт [38]. Внесення проліну і ГБ в інкубаційне середовище в умовах *in vitro* сприяло уповільненню інактивації Рубіско у проростків *Oryza sativa* за гіпертермії (+35—45 °C) [39]. Використання екзогенного препарату Macro-Sorb® Foliar («Bioiberica Corp.», Іспанія), який містить суміш *L*- α -амінокислот, за теплового стресу оптимізувало метаболічні реакції, підвищило терmostабільність плазмолем, зменшило вміст поліфенолів у рослин *Lolium perenne* [40]. Подальші дослідження препаратів цієї лінійки, зокрема Terra-Sorb® Foliar, показали, що фоліарна обробка сприяє збільшенню фотохімічної ефективності (F_v/F_m), вмісту хлорофілу і каротиноїдів та швидкому відновленню рослин після температурного стресу (+36 °C) [41].

Посуха. Посуху разом із високою температурою розглядають як один із головних абіотичних чинників, що знижує продуктивність сільськогосподарських культур і загрожує продовольчій безпеці. Основною ґрунтової посухи як фізичного явища є осмотичний стрес, який виражається в зниженні водного потенціалу середовища відносно водного потенціалу рослини. Через це фізіологічні вияви посухи часто порівнюють з такими формами абіотичного стресу, як сольовий і температурний [42]. Сучасні моделі зміни клімату передбачають, що в наступні десятиліття частота, інтенсивність і тривалість посух збільшаться [43]. Особливо небезпечні виклики посухи для регіонів вирощування зернових культур [3]. Посуха негативно впливає на всі етапи онтогенезу пшениці, однак найчутливішими є фази цвітіння та наливання зерна, а втрати врожаю залежать від тривалості та інтенсивності стресового навантаження [23]. Посуха скорочує тривалість фази наливання зерна, зменшує кількість і масу зерна в колосі, індекс урожайності, масу і висоту рослин, вміст хлорофілу, інтенсивність фотосинтезу і транспірації, підвищує температуру листків [44—47].

Про кореляцію між накопиченням проліну та посухостійкістю сортів ячменю вперше повідомлено у праці Singh et al. [48]. Зокрема показано, що за посухи стійкі сорти накопичують набагато більше проліну, ніж чутливі [48]. У стійких і чутливих до зневоднення сортів рису здатність до акумуляції проліну також корелювала з посухо-

стійкістю, проте конститутивний вміст проліну в чутливих сортів виявився вищим [49]. Дослідження вмісту ендogenous проліну в листках чутливих і стійких до посухи сортів ячменю також показало, що за звичайних умов чутливий сорт містив більше проліну ніж посухостійкий. Посуха викликала збільшення вмісту проліну в усіх сортів ячменю приблизно в однаковій пропорції [50]. Водночас у рослинах ячменю було виявлено зниження вмісту гліцину й серину під час посухи та за одночасної дії посухи і високої температури [51]. Rajagopal, Sinha [52] вперше показали, що після введення екзогенного проліну в поживне середовище в'янення рослин пшениці за умов осмотичного стресу затримується. Thakur, Rai [53], дослідивши вміст вільних АК за умов осмотичного стресу в рослинах кукурудзи, виявили збільшення вмісту проліну в 4 рази, аспарагіну — в 4,5, серину й гліцину — в 2,2 та аспарагінової кислоти — в 1,5 раза. Встановлено, що разом з екзогенним проліном аланін, серин та аспарагін здатні затримувати в'янення проростків кукурудзи за умов посухи [53]. У листках рису за посухи зростали вмісти проліну, орнітину, аргініну та глутамінової кислоти [54]. Пролін виявився ефективним протектором у культурі *in vitro* клітин кукурудзи, підтримував їхню життєздатність упродовж 14 діб за летального засолення та осмотичного стресу [55]. За сумісної дії сольового й осмотичного стресорів кількість проліну, що накопичувався в клітинах листків пшениці, прямо пропорційно залежала від концентрації NaCl у субстраті і за відновлення поливу зменшувалась [56]. Виявлено захисний вплив проліну на активність нітратредуктази у рослин рису, що зазнали осмотичного стресу й забруднення алюмінієм [57]. В етіюльованих проростках пшениці після теплового й осмотичного загартовування вміст проліну істотно не змінювався, проте збільшувався в загартованих зразках після ушкоджувальних впливів [58]. За помірної ґрунтової посухи значно зростав вміст проліну в листках пшениці різних сортів. Після відновлення поливу кількість проліну швидко зменшувалась, що свідчить про інтенсивне використання АК для реабілітації після стресу. Отримані дані дали підставу припустити, що в умовах посухи координована система осмотичного контролю функціонує досить ефективно, в результаті чого ознаки оксидативного стресу не спостерігаються [59]. Значне накопичення вільного проліну виявлено у генотипів пшениць різної посухостійкості [60, 61]. За модельованої помірної ґрунтової посухи вміст вільних АК й проліну зростав у пагонах 14-добових рослин озимої пшениці відповідно на 17 і 71 %, тоді як у коренях — на 50 і 61 % [36].

Обробка рослин кукурудзи екзогенним проліном за умов посухи індукувала збільшення біомаси, довжини пагонів і коренів, зростання вмісту хлорофілу, розчинних протеїнів, вільних АК [62]. Встановлено позитивний ефект фоліарної обробки проліном на ріст і фотосинтетичну активність стійкого і чутливого генотипів кукурудзи [10]. Зростання вмісту розчинних протеїнів за обробки проліном спостерігали у пшениці [63]. Екзогенний пролін підвищував посухостійкість кукурудзи як за передпосівного праймування, так і після кореневої й позакореневої обробок. В усіх варіантах зростали водний

потенціал, вміст хлорофілу, чиста продуктивність фотосинтезу, продихова провідність і транспірація, концентрація CO_2 , максимальна квантова ефективність ФС II, квантовий вихід ФС II, фотохімічне гасіння і швидкість перенесення електронів, а також зменшувалось нефотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу. Найефективнішою виявилась коренева обробка рослин кукурудзи проліном [64]. Фоліарна обробка проліном за умов посухи стимулювала накопичення цукрів, олій, протеїнів, клітковини в насінні кукурудзи. В кукурудзяній олій зростали вміст олеїнової і лінолевої кислот, концентрація антиоксидантів, таких як каротиноїди, флавоноїди, токоферолі [10]. Пролін як поліфункціональний осморегулятор і протектор виявляє антиоксидантні властивості, бере участь у нейтралізації АФК [65]. Здатність проліну нейтралізувати АФК є однією з найважливіших його функцій [66]. Грунтуючись на даних літератури, можна припустити, що в умовах посухи пролін і ГБ знижують концентрацію АФК у клітині і тим самим, підвищують ефективність антиоксидантного захисту [29, 67]. Цілком імовірно, що разом із проліном захисний антиоксидантний ефект виявляють інші АК, здатні зменшувати вміст АФК [26, 54]. Зазначені вище функції АК важливі для виживаності рослин за дії посухи, а також післястрессового відновлення, під час якого АК є донорами азоту, необхідного для забезпечення ростових процесів.

Засолення. Сольовий стрес — один із найсерйозніших обмежувальних чинників росту й урожайності сільськогосподарських культур. У засоленому ґрунті врожай зерна пшениці зменшується на 20—43 % [68]. До найпоширеніших чинників засолення належить іригація [69]. Близько 20 % зрошуваних земель потерпає від засолення, і за оцінками фахівців до 2050 р. їх площа зросте приблизно на 50 % [70].

Засолення впливає на фізіологічні й біохімічні процеси рослин, істотно знижує швидкість росту, зменшує врожайність. Надмірна концентрація іонів Na^+ спричинює осмотичний стрес із наступним зниженням водного потенціалу, а порушення балансу поживних речовин через збільшення вмісту іонів Na^+ і Cl^- у ґрунтовому розчині генерує іонний дисбаланс, змінює іонний гомеостаз [69]. Токсичний ефект засолення призводить до порушення цілісності мембран, інгібування фотосинтезу, надмірного утворення АФК, що спричинює ушкодження ліпідів, протеїнів і нуклеїнових кислот [69, 71, 72]. Осмотична регуляція в рослинах, які культивуються в засоленому ґрунті, відбувається за участю проліну та ГБ [24, 69]. Вміст цих АК за умов засолення зростає в ячмені, кукурудзі, рисі, пшениці [24, 73—79].

За дії сольового стресу найбільше накопичується пролін у коренях пшениці [78], ячменю [76] та кукурудзи [73]. У коренях пшениці виявлено істотне накопичення ГБ, глутамату, глутаміну, аланіну, аспартату, аспарагіну [78]. У листках пшениці при засоленні зростає вміст аспарагіну і глутаміну [80, 81]. Ці АК беруть участь у регуляції осмотичного тиску, є попередниками антиоксидантів, вітамінів, кофакторів, задіяні у клітинному гомеостазі і механізмах антиоксидантного захисту [10]. У листках ячменю за умов засолення виявлено значне накопичення ГБ, аспарагіну, ізолейцину та серину [76]. Водночас у відповідь на сольовий стрес у надземній частині рослин ку-

курудзи зафіксовано зниження вмісту аргініну, лейцину, серину і глутамінової кислоти, тоді як вміст ГБ не змінювався, а проліну — збільшувався [82]. Накопичення проліну при сольовому стресі корелює зі стійкістю, і зазвичай активніше відбувається у солестійких рослин [20]. Так, значне збільшення вмісту проліну за дії сольового стресу зафіксовано у солестійких генотипах рису, тоді як у солечутливих його вміст був нижчим [74].

Екзогенні пролін і ГБ за умов засолення посилювали стійкість культурних злаків унаслідок активації ростових процесів, зменшення поглинання іонів Na^+ , Cl^- , стабілізації плазматичної мембрани, підвищення активності антиоксидантних ензимів [29]. Фоліарна обробка проліном зменшувала продихову провідність, швидкість транспірації і зав'ядання рослин озимої пшениці, при цьому концентрація 100 мМ виявилась ефективнішою, ніж 50 мМ [63]. Екзогенний пролін (30 мМ) пом'якшував вплив засолення на проростки рису; однак за збільшення його концентрації до 40—50 мМ ріст уповільнювався [83]. Після фоліарної обробки кукурудзи проліном і фенілаланіном за умов засолення зменшувалось накопичення іонів Na^+ і посилювалась абсорбція K^+ , що змінювало співвідношення Na^+/K^+ ; значно зростали вміст фотосинтетичних пігментів, площа листків, кількість розчинних протеїнів, цукрів, загальних амінокислот, у коренях і пагонах знижувався рівень ендogenousного проліну [73]. У проростках рису за дії засолення екзогенний пролін відновлював співвідношення Na^+/K^+ , експресував гени біосинтезу проліну *P5CS* (піролін-5-карбоксилатсинтетази) та *P5CR* (піролін-5-карбоксилатредуктази), знижував активність антиоксидантних ензимів СОД, пероксидази, аскорбатпероксидази, каталази. У період відновлення ріст оброблених проліном рослин активізувався, знижувався вміст ендogenousного проліну, зростали активності каталази та аскорбатпероксидази, зменшувався вміст H_2O_2 [75]. Фоліарна обробка проліном пшениці за дії сольового стресу сприяла збільшенню довжини й біомаси коренів і пагонів, вмісту фотосинтетичних пігментів, фенолів та активності антиоксидантних ензимів [84]. Повідомлялось, що в рослинах кукурудзи пролін захищав функціональні ланки ланцюга перенесення електронів у мітохондріальному комплексі II і підвищував продуктивність фотосинтезу [85]. Слід зазначити, що пролін у високих концентраціях сповільнював або пригнічував ріст рослини [20, 71]. Обробка рослин рису екзогенним ГБ зменшувала токсичний вплив NaCl , посилювала поглинання іонів K^+ [86], запобігала виникненню пошкоджень у тилакоїдах хлоропластів і мітохондріях [87]. Екзогенний ГБ за сольового стресу поліпшував ріст, продихову провідність та ефективність ФС II проростків кукурудзи [88]. Передпосівна обробка зернівок пшениці ГБ значно посилила солестійкість проростків унаслідок зменшення проникності плазматичної мембрани і підвищення осмотичного потенціалу (Ψ_s) в клітинах, який знижувався через засолення [89]. Виявлено позитивний вплив ГБ на активність антиоксидантних ензимів СОД, каталази й пероксидази у рослин пшениці [90].

Важкі метали. Забруднення ґрунтів і водою важкими металами (ВМ) відбувається природним шляхом (виверження вулканів, вивітрювання гірських порід, лісові пожежі, випаровування з поверхні

океанів), а також у результаті антропогенної діяльності [91], коли промислові та сільськогосподарські відходи потрапляють у біосферу [92, 93]. ВМ небезпечні для харчових продуктів і кормів, забруднюють ґрунти, питну воду, водоносні горизонти й атмосферу [94]. Як стійкі неорганічні хімічні елементи на відміну від органічних речовин ВМ не розкладаються і не знешкоджуються біологічним шляхом [93]. Біоаккумуляція і біомагніфікація ВМ у навколишньому середовищі негативно впливає на всі живі організми. ВМ у токсичних концентраціях заважають нормальному функціонуванню рослин, порушують метаболічні процеси в клітині, призводять до інактивації ензимів, утворення АФК та окиснювального стресу [91]. АФК у рослинних клітинах знешкоджуються за участю АК [67]. Показано, що за дії ВМ у пагонах і коренях *Oryza sativa* накопичувались пролін, цистеїн, гліцин, гістидин і глютамін [95, 96]. Пролін і гістидин посилювали детоксикацію металів через активацію внутрішньоклітинних антиоксидантних ензимів [91] та були задіяні в хелатуванні іонів металів у клітинах і ксилемі [67].

На характер накопичення АК в органах рослини впливають характеристика металу, його концентрація та тривалість дії [91]. Показано, що мідь (Cu) і кадмій (Cd) індукують біосинтез проліну в рослинах пшениці [97–100], рису [101], кукурудзи [102–104] та прибережниць *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl. [105]. Встановлено, що за підвищення концентрації Cd пролін активніше накопичувався в коренях пшениці, ніж у пагонах [106]. Інтенсивне накопичення проліну зафіксовано в пагонах кукурудзи за високих концентрацій ртуті (Hg) [107]. Глутамінова кислота переважала в коренях пшениці за дії Cd-стресу, тоді як у пагонах найвищою була концентрація аланіну [97]. За дії арсену (As) у пагонах рису найактивніше накопичувалися гістидин, аспарагінова кислота і серин [108].

Екзогенні АК виявились ефективними для захисту пшениці від токсичної дії міді [109]. В умовах Cd-стресу фоліарна обробка рослин пшениці екзогенним проліном різної концентрації сприяла накопиченню біомаси, збільшенню вмісту фотосинтетичних пігментів [110], посилювала детоксикацію АФК та ефективність ФС II [109]. Обробка екзогенним проліном рослин рису зменшувала фітотоксичність іонів ртуті Hg^{2+} унаслідок зниження вмісту АФК [111]. ГБ бере активну участь у детоксикації АФК, сприяє осмотичному регулюванню, стабілізації протеїнів і фотосистем, захищає цілісність мембрани від дії ВМ [61]. Екзогенний ГБ значно поліпшував ріст коренів і пагонів, збільшував приріст біомаси, вміст фотосинтетичних пігментів [112] і фенолів [113] у рослинах пшениці.

Екзогенні гістидин, гліцин і глютамін змінювали транслокацію і співвідношення між поглинанням нікелю (Ni) симпластом і апопластом у коренях озимої й твердої пшениць (*T. aestivum*, *T. durum*). Ефективнішими регуляторами співвідношення виявились глютамін і гліцин, тоді як гістидин активніше впливав на переміщення ВМ до пагонів пшениці. Зафіксовані ефекти, на думку авторів дослідження, зумовлені здатністю АК зв'язувати Ni та утворювати специфічні комплекси, які знижують проникнення ВМ крізь клітинні стінки й утримують його в апопласті [114]. Гліцин, аспарагінова кислота, лізин не

впливали на поглинання і транслокацію Cu у проростках кукурудзи, що можна пояснити низькою здатністю цих АК до утворення комплексів з BM [115]. Цистеїн, навпаки, збільшував поглинання Cu , що зумовлено здатністю цієї АК відновлювати Cu(II) до Cu(I) [116]. У результаті утворюються вільні іони Cu^+ і Cu^+ -зв'язані комплекси, які активно поглинаються коренями кукурудзи [115].

Фоліарна обробка глутаміном, гліцином і цистеїном проростків рису *Oryza sativa* за Cd -стресу викликала зменшення ПОЛ, активацію задіяних у нейтралізації АФК каталази і СОД та збільшення вмісту причетного до детоксикації BM глутатіону. Найефективнішим виявився цистеїн [117], що бере участь у синтезі ключових антиоксидантів — глутатіону, метіоніну і фітохелатину [118]. Екзогенний гліцин знижував накопичення арсену в коренях і пагонах рису, посилював активність каталази, СОД і глутатіону, детоксикацію АФК [119].

Екзогенні АК пролін, гліцин і цистеїн виявились ефективними у захисті стратегічно важливих злакових культур пшениці, рису, кукурудзи від дії BM . Фоліарна обробка рослин і праймування насіння значно підвищували стресостійкість і зменшували токсичність дії BM .

УФ-В-опромінення. Сонячне світло як потужне джерело енергії регулює ріст і розвиток рослин. Проте інтенсивне і тривале ультрафіолетове УФ-В (280—320 нм) освітлення може гальмувати ріст, зменшувати біомасу і площу листків, деформувати епідерміс, провокувати зміни у складі кутикулярного воску, пошкоджувати ДНК, продукувати АФК, змінювати клітинний метаболізм, експресувати гени, причетні до синтезу антиоксидантних ензимів, знижувати фотосинтетичну активність і стійкість до патогенів [120]. Помірна доза УФ-В-опромінення здатна ініціювати ранню адаптацію рослин до стресу внаслідок активації біосинтезу таких антиоксидантів, як глутатіон, фенілпропаноїди, цинамати, флавоноїди, піридоксин, тоді як високі дози опромінення стрімко посилюють продукування АФК, з якими не може впоратись антиоксидантна система, що призводить до серйозних порушень у рослинних клітинах та їхньої загибелі [121]. Повідомлялось, що УФ-В-опромінення стимулює накопичення у злаків специфічних антиоксидантних сполук і вторинних метаболітів, зокрема вільних АК, серед яких переважає пролін [20]. Однак відомості про накопичення проліну злаками за дії УФ-В-опромінення носять суперечливий характер. Так, короткотривале опромінення (40 хв) проростаючого насіння кукурудзи посилювало акумуляцію проліну, тоді як опромінення до 60 хв, навпаки, зменшувало загальну кількість АК, у тому числі й проліну [122]. Рослини пшениці за дії УФ-В-опромінення накопичували пролін, який уповільнював процес ПОЛ [123]. На накопичення вільного проліну в листках пшениці [124, 125] та ячменю [126] УФ-В-опромінення істотно не впливало, проте вміст АК значно зменшувався у коренях ячменю [126]. Ефект комбінованої дії УФ-В-опромінення і водного дефіциту на накопичення проліну проростками ячменю та пшениці виявився виразнішим за вплив кожного окремого стресора [125, 126]. Зміни у вмісті й складі вільних АК в зернівках пшениці, які дозрівали за дії УФ-В-опромінення, позначалися на якості зерна і залежали від чутливості сорту до дії стресора [127]. Екзогенні ароматичні АК фенілаланін і тирозин, задіяні

в антиоксидантному захисті від шкідливої дії УФ-В-опромінення [120], посилювали синтез флавоноїдів у рослинах озимої пшениці. Використання цих АК сприяло накопиченню корисних для людини фенольних сполук, а також ефективно захищало рослини від абіотичних стресорів [128]. Окремі АК виявились ефективними хелаторами іонів металів, тому значно підвищувалось засвоєння макро- і мікроелементів, посилювався захист рослин від впливу ВМ [129].

Використання амінокислотних препаратів (АКП) у рослинництві. У формуванні механізмів стійкості рослин до абіотичних стресорів особливу роль відіграють АК. Вони регулюють транспорт іонів і прорихову активність, сприяють стабілізації субклітинних структур, експресують гени, впливають на редокс-гомеостаз, сорбують вільні радикали [10]. Вміст вільних АК за дії стресорів зростає в результаті гідролізу функціональних або пригнічення синтезу нових протеїнів [20, 41]. Обробка екзогенними АК дає змогу запобігти розпаду ендогенних протеїнів і заощадити енергетичні ресурси. Останнім часом на світовому ринку біостимуляторів значним попитом користуються препарати, які містять *L*-амінокислоти [130]. Для їхнього виробництва використовують хімічний (кислотний, лужний), термічний і ферментативний гідролізи відходів тваринного і рослинного походження [129, 131]. АКП легко засвоюються рослинами, транспортуються й використовуються як джерела азоту і вуглецю. Це заощаджує енергію, яку витрачає рослина на перетворення органічних речовин, синтетичних нітратів та аміаку на амінокислоти. Комерційні АКП випускають у формі рідких концентратів, розчинного порошку або гранул і використовують для передпосівного праймування насіння, фоліарної і кореневої обробки [131]. АКП екологічні, активують фізіологічні й молекулярні механізми, які стимулюють ріст і продуктивність, пом'якшують вплив абіотичних стресорів на сільськогосподарські культури. Основними компонентами АКП є суміш вільних АК, оліго- та поліпептидів, що діють як сигнальні молекули. Більшість комерційних АКП виробляють компанії Італії, Іспанії, США, КНР та Індії [129]. Відомості про основні АКП наведено в таблиці.

Препарати, створені на основі АК, є мультиплексними антистресантами. Вони сприяють активації процесів репарації, мінімізують негативний вплив абіотичних стресорів, стимулюють відновлення після дії низької і високої температур, посухи, засолення ґрунту, механічних ушкоджень. Вони уповільнюють в'янення за осмотичного стресу, оптимізують водний гомеостаз за спекотної погоди, запобігають засиханню. Як універсальні осмоліти вони підтримують плинність мембран на рівні, достатньому для функціонування фотосинтетичного та енергетичного апаратів клітини, що дає рослинам змогу виживати в умовах екстремальних температур. Препарати АК застосовують для фоліарної обробки й передпосівного праймування, під час фертигації рослин, які вирощують за краплинного зрошування. Поліфункціональні біостимулятори, створені на основі АК, застосовують для різних сільськогосподарських культур: зернових, бобових, технічних, листкових, плодових, овочевих, ягідних, кісточкових, цитрусових, оливкових, лози. Вони безпечні для навколишнього середовища і без руйнівних впливів на довкілля ефективно захищають сільськогосподарські культури від абіотичних стресорів.

РОЛЬ АМІНОКИСЛОТ У РЕГУЛЯЦІЇ СТРЕСОСТІЙКОСТІ

Найпоширеніші на світовому ринку препарати на основі амінокислот

Препарат		Склад	Вміст вільних амінокислот, %	Метод застосування	Виробник
Амінокислоти, отримані гідролізом тваринного білка					
Лінійка Terra-Sorb	Terra-Sorb листок	Вільні амінокислоти, макро- та мікроелементи	9,3	Листкова обробка	Bioiberica (Іспанія)
	Terra-Sorb корінь	Вільні амінокислоти, азот	6		
	Terra-Sorb комплекс	Вільні амінокислоти, макро- та мікроелементи	20	Листкова обробка, полив під корінь	
Terramin Pro		Вільні амінокислоти, азот	18	Листкова обробка, полив під корінь	
Equilibrium		Вільні амінокислоти, полісахариди, екстракт <i>Ascophyllum nodosum</i>	15	Листкова обробка	
Ruter AA		Вільні амінокислоти, макро- та мікроелементи	7	Полив під корінь, предпосівна обробка насіння	Fertitec (Іспанія)
Pepton 85/16		Вільні амінокислоти, пептиди	16,5	Листкова обробка, полив під корінь	APC Agro (США, Іспанія)
Siapton		Вільні амінокислоти, пептиди	10	Листкова обробка	IsAgro (США)
Амінокислоти MAX		Вільні амінокислоти, фітогормони	25	Листкова обробка	ПП «НАНОФЕРТ» (Україна)
Авангард гроу аміно		Амінокислоти, солі гумінових і фульвових кислот, бурштинова кислота, ПЕГ	28	Листкова обробка	UKRAVIT (Україна)
Амінокислоти, отримані гідролізом рослинного білка					
Megafol		Вільні амінокислоти, макро- та мікроелементи, бетаїн, вітаміни, фітогормони, полісахариди бетаїну	28	Листкова обробка, полив під корінь, предпосівна обробка насіння	Valagro (Італія)
MC Екстра		Вільні амінокислоти, бетаїн	25	Листкова обробка, полив під корінь	Valagro (Італія)
Лінійка Plant Amino	MAX Plant Amino 50	Вільні амінокислоти, азот	40—50	Листкова обробка, полив під корінь	Citymax Agrochemical (Китай)
	MAX Plant Amino TE	Вільні амінокислоти, макро- та мікроелементи	30—40		
Kaishi		Вільні амінокислоти, азот	13,2	Листкова обробка	SumiAgro Europe (Велика Британія)
Probiofer (A, B, L)		Вільні амінокислоти, азот	20—80	Листкова обробка, полив під корінь	Chaitanya Group of Industries (Індія)

Підсумки. Аналіз і систематизація наукових досліджень, присвячених вивченню вільних АК, показали, що ці сполуки є активними учасниками метаболічних і фізіологічних процесів на різних етапах онтогенезу рослин. Саме це зумовлює особливе значення АК у формуванні стресостійкості і відкриває широкі можливості використання їх для підвищення врожайності. Регуляторні механізми, опосередковані застосуванням екзогенних АК, спрямовані на стимулювання антиоксидантного захисту та підвищення ендогенного вмісту інших захисних сполук. Подальші дослідження доцільно спрямувати на вивчення генів, причетних до біосинтезу АК, з'ясування ролі окремої АК у формуванні стійкості до абіотичного стресора, вивчення особливостей сигналітінгу і взаємодії з іншими сигнальними сполуками.

Робота виконана за фінансової підтримки Національної академії наук України № III-82-17.463 «Гормональна регуляція росту та розвитку зернових культур під впливом негативних кліматичних факторів» (2019–2023).

REFERENCES

1. Begcy, K. & Dresselhaus, T. (2018). Epigenetic responses to abiotic stresses during reproductive development in cereals. *Plant Reprod.*, 31, pp. 343-355. <https://doi.org/10.1007/s00497-018-0343-4>
2. Dresselhaus, T. & Huckelhoven, R. (2018). Biotic and abiotic stress responses in crop plants. *Agronomy*, 8, 267. <https://doi.org/10.3390/agronomy8110267>
3. Lamaoui, M., Jemo, M., Datla, R. & Bekkaoui, F. (2018). Heat and drought stresses in crops and approaches for their mitigation. *Front. Chem.*, 6, 26. <https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00026>
4. Shahzad, B., Tanveer, M., Hassan, W., Shah, A.N., Anjum, S.A., Cheema, S.A. & Ali, I. (2016). Lithium toxicity in plants: Reasons, mechanisms and remediation possibilities — A review. *Plant Physiol. Biochem.*, 107, pp. 104-115. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.05.034>
5. Shahzad, B., Tanveer, M., Rehman, A., Cheema, S.A., Fahad, S., Rehman, S. & Sharma, A. (2018). Nickel; whether toxic or essential for plants and environment — A review. *Plant Physiol. Biochem.*, 132, pp. 641-651. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.10.014>
6. Sharma, A., Shahzad, B., Rehman, A., Bhardwaj, R., Landi, M. & Zheng, B. (2019). Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. *Molecules*, 24, No. 13, p. 2452. <https://doi.org/10.3390/molecules24132452>
7. Zeier, J. (2013). New insights into the regulation of plant immunity by amino acid metabolic pathways. *Plant Cell Environ.*, 36, No 12, pp. 2085-2103. <https://doi.org/10.1111/pce.12122>
8. Szabados, L. & Savoure, A. (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci.*, 15, No. 2, pp. 89-97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>
9. Moe, L.A. (2013). Amino acids in the rhizosphere: from plants to microbes. *Amer. J. Bot.*, 100, No 9, pp. 1692-1705. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300033>
10. Ali, Q., Athar, H.-ur-R., Haider, M.Z., Shahid, S., Aslam, N., Shehzad, F., Naseem, J., Ashraf, R., Ali, A. & Hussain, S.M. (2019). Role of amino acids in improving abiotic stress tolerance to plants. In: Hasanuzzaman, M., Fujita, M., Oku, H. & Islam, M.T. (Eds.). *Plant Tolerance to Environmental Stress. Role of Phytoprotectants* (pp. 175-203), Boca Raton: CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780203705315-12>
11. Ganie, S.A. (2021). Amino acids other than proline and their participation in abiotic stress tolerance. In: Wani, S.H., Gangola, M.P. & Ramadoss, B.R. (Eds.) *Compatible Solutes Engineering for Crop Plants Facing Climate Change* (pp. 47-96), Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-80674-3_3
12. Hildebrandt, T.M., Nunes, N.A., Araujo, W.L. & Braun, H.P. (2015). Amino acid catabolism in plants. *Mol. Plant.*, 8, pp. 1563-1579. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.09.005>

13. Sytar, O., Kumar, A., Latowski, D., Kuczynska, P., Strzalka, K. & Prasad, M.N.V. (2013). Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms in plants. *Acta Physiol. Plant.*, 35, pp. 985-999. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1169-6>
14. Less, H. & Galili, G. (2008). Principal transcriptional programs regulating plant amino acid metabolism in response to abiotic stresses. *Plant Physiol.* 147, pp. 316-330. <https://doi.org/10.1104/pp.108.115733>
15. Araujo, W.L., Tohge, T., Ishizaki, K., Leaver, C.J. & Fernie, A.R. (2011). Protein degradation — an alternative respiratory substrate for stressed plants. *Trends Plant Sci.*, 16, pp. 489-498. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.05.008>
16. Kirma, M., Araujo, W.L., Fernie, A.R. & Galili, G. (2012). The multifaceted role of aspartate-family amino acids in plant metabolism. *J. Exp. Bot.*, 63, pp. 4995-5001. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers119>
17. Hausler, R.E., Ludewig, F. & Krueger, S. (2014). Amino acids — a life between metabolism and signaling. *Plant Sci.*, 229, pp. 225-237. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.09.011>
18. Solomon, P.S., Tan, K.-C. & Oliver, R.P. (2003). The nutrient supply of pathogenic fungi; a fertile field for study. *Mol. Plant Pathol.*, 4, pp. 203-210. <https://doi.org/10.1046/j.1364-3703.2003.00161.x>
19. Rico, A. & Preston, G.M. (2008). *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000 uses constitutive and apoplast-induced nutrient assimilation pathways to catabolize nutrients that are abundant in the tomato apoplast. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 21, pp. 269-282. <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-2-0269>
20. Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M.N., Wani, A.S., Pichtel, J. & Ahmad, A. (2012). Role of proline under changing environments. *Plant Signal Behav.*, 7, No 11, pp. 1456-1466. <https://doi.org/10.4161/psb.21949>
21. Noroozlo, Y.A., Souri, M.K. & Delshad, M. (2019). Stimulation effects of foliar applied glycine and glutamine amino acids on lettuce growth. *Open Agric.*, 4, pp. 164-172. <https://doi.org/10.1515/opag-2019-0016>
22. Langridge, P., Paltridge, N. & Fincher, G. (2006). Functional genomics of abiotic stress tolerance in cereals. *Brief. Funct. Genomics.*, 4, No. 4, pp. 343-354. <https://doi.org/10.1093/bfpg/eli005>
23. Farooq, M., Hussain, M. & Siddique, K.H.M. (2014). Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 33, pp. 331-349. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.875291>
24. Farooq, M., Hussain, M., Wakeel, A. & Siddique, K.H.M. (2015). Salt stress in maize: effects, resistance mechanisms, and management. A review. *Agron. Sustain. Dev.*, 35, pp. 461-481. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0287-0>
25. Ashraf, M. & Harris, P.J. (2004). Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Sci.*, 166, pp. 3-16. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.10.024>
26. Rai, V. (2002). Role of amino acids in plant responses to stresses. *Biol. Plant.*, 45, pp. 481-487. <https://doi.org/10.1023/A:1022308229759>
27. Alia, S.P.P. & Mohanty, P. (1997). Involvement of proline in protecting thylakoid membranes against free radical-induced photodamage. *J. Photochem. Photobiol.*, 38, pp. 253-257. [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(96\)07470-2](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(96)07470-2)
28. Trovato, M., Mattioli, R. & Costantino, P. (2008). Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development. *Rend. Fis. Acc. Lincei*, 19, pp. 325-346. <https://doi.org/10.1007/s12210-008-0022-8>
29. Ashraf, M. & Foolad, M.R. (2007). Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environ. Exp. Bot.*, 59, No. 2, pp. 206-216. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.12.006>
30. Nahar, K., Hasanuzzaman, M. & Fujita, M. (2016). Roles of osmolytes in plant adaptation to drought and salinity. In: Iqbal, N., Nazar, R. & A. Khan, N. (Eds.). *Osmolytes and Plants Acclimation to Changing Environment: Emerging Omics Technologies* (pp. 37-68), Springer, New Delhi. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2616-1_4
31. Asseng, S., Ewert, F., Martre, P., Rotter, R.P., Lobell, D.B., Cammarano, D., Kimball, B.A., Ottman, M.J., Wall, G.W., White, J.W. & Reynolds, M.P. (2015). Rising temperatures reduce global wheat production. *Nat. Clim. Chang.*, 5, pp. 143-147. <https://doi.org/10.1038/nclimate2470>

32. Naidu, B.P., Paleg, L.G., Aspinall, D., Jennings, A.C. & Jones, G.P. (1991). Amino acid and glycine betaine accumulation in cold-stressed wheat seedlings. *Phytochemistry*, 30, No. 2, pp. 407-409. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(91\)83693-f](https://doi.org/10.1016/0031-9422(91)83693-f)
33. Vainer, A.A., Kolupaev, Yu.E. & Obozny, A.I. (2014). Influence of exogenous proline on hydrogen peroxide content in wheat seedlings and formation of induced heat resistance. *Fiziol. rast. genet.*, 46, No. 3, pp. 252-258 [in Russian].
34. Vainer, A.A., Kolupaev, Yu.E., Yastreb, T.O. & Obozny, A.I. (2014). Exogenous proline inhibits the increase in the activity of antioxidant enzymes in wheat seedlings caused by hardening heating. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, 1, No. 31, pp. 66-71 [in Russian].
35. Ryabchun, N.I., Kolupaev, Yu.E., Vainer, A.A., Yastreb, T.O., Obozny, A.I. & Chetverik, A.N. (2015). Components of the antioxidant system of genotypes of winter wheat seedlings differing in frost resistance. *Agrochemistry*, 1, pp. 73-81 [in Russian].
36. Babenko, L.M., Romanenko, K.O. & Kosakivska, I.V. (2020). Stress temperature and soil drought effects on amino acid composition of winter wheat. *Dopov. Nac. Akad. nauk Ukr.*, 2, pp. 87-92. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2020.02.087>
37. Aghae, A., Moradi, F., Zare-Maivan, H., Zarinkamar, F., Irandoost, H. & Sharifi, P. (2011). Physiological responses of two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage. *Afr. J. Biotechnol.*, 10, No. 39, pp. 7617-7621.
38. Gosavi, G., Jadhav, A.S., Kale, A., Gadakh, S.R., Pawar, B. & Chimote, V.P. (2014). Effect of heat stress on proline, chlorophyll content, heat shock proteins and antioxidant enzyme activity in sorghum (*Sorghum bicolor*) at seedlings stage. *Indian J. Biotechnol.*, 13, pp. 356-363.
39. Dionisio-Sese, M., Shono, M. & Tobita, S. (2000). Effects of proline and betaine on heat inactivation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in crude extracts of rice seedlings. *Photosynthetica*, 36, pp. 557-563. <https://doi.org/10.1023/A:1007044121420>
40. Kauffman, G.L., Kneivel, D.P. & Watschke, T.L. (2007). Effects of a biostimulant on the heat tolerance associated with photosynthetic capacity, membrane thermostability, and polyphenol production of perennial ryegrass. *Crop Science*, 47, No. 1, p. 261. <https://doi.org/10.2135/cropsci2006.03.0171>
41. Botta, A. (2013). Enhancing plant tolerance to temperature stress with amino acids: an approach to their mode of action. *Acta Hort.*, 1009, pp. 29-35. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.1009.1>
42. Shumilina, J.S., Kuznetsova, A.V., Frolov, A.A. & Grishina, T.V. (2018). Drought as a form of abiotic stress and physiological markers of drought stress. *J. Stress Physiol. Biochem.*, 14, No. 4, pp. 5-15.
43. Chaves, M.M., Flexas, J. & Pinheiro, C. (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Ann. Bot.*, 103, pp. 551-560. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn125>
44. Koocheki, A.R., Yazdansepa, A., Mahmadyorov, U. & Mehrvar, M.R. (2014). Physiological-based selection criteria for terminal drought in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Agr. Sci. Tech.*, 16, pp. 1043-1053.
45. Aghanejad, M., Mahfoozi, S. & Sharghi, Y. (2015). Effects of late-season drought stress on some physiological traits, yield and yield components of wheat genotypes. *Biol. Forum Int. J.*, 7, No. 1, pp. 1426-1431.
46. Saeidi, M. & Abdoli, M. (2015). Effect of drought stress during grain filling on yield and its components, gas exchange variables and some physiological traits of wheat cultivars. *J. Agr. Sci. Tech.*, 17, No. 4, pp. 885-898.
47. Liu, Y., Bowman, B.C., Hu, Y.G., Liang, X., Zhao, W., Wheeler, J., Klassen, N., Bockelman, H., Bonman, J.M. & Chen, J. (2017). Evaluation of agronomic traits and drought tolerance of winter wheat accessions from the USDA-ARS national small grains collection. *Agronomy*, 7, p. 51. <https://doi.org/10.3390/agronomy7030051>
48. Singh, T.N., Aspinall, D. & Paleg, L.G. (1972). Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley: A potential metabolic measure of drought resistance. *Nature New Biol.*, 236, pp. 188-190. <https://doi.org/10.1038/newbio236188a0>
49. Mali, P.C. & Mehta, S.L. (1977). Effect of drought on enzyme and free proline in rice varieties. *Phytochemistry*, 16, pp. 1355-1358.
50. Karpets, Yu.V., Kolupaev, Yu.E., Grigorenko, D.A., Firsova, E.N. Karpets, Yu.V., Kolupaev, Yu.E., Grigorenko, D.A. & Firsova, E.N. (2016). Response of barley plants

- of various genotypes to soil drought and the action of a nitric oxide donor. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, 2, No. 38, pp. 194-105 [in Russian].
51. Templer, S.E., Ammon, A., Pscheidt, D., Ciobotea, O., Schuy, C. & McCollum, C. (2017). Metabolite profiling of barley flag leaves under drought and combined heat and drought stress reveals metabolic QTLs for metabolites associated with antioxidant defense. *J. Exp. Bot.*, 68, pp. 1697-1713. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx038>
52. Rajagopal, V. & Sinha, S.K. (1980). Influence of exogenously supplied proline on relative water content in wheat and barley. *Indian J. Exp. Biol.*, 18, pp. 1523-1524.
53. Thakur, P.S. & Rai, V.K. (1985). Exogenously supplied amino acids and water deficits in *Zea mays* cultivars. *Biol. Plant.*, 27, pp. 458-461.
54. Yang, C.W., Lin, C.C. & Kao, C.H. (2000). Proline, ornithine, arginine and glutamic acid contents in detached rice leaves. *Biol. Plant.* 43, pp. 305-307. <https://doi.org/10.1023/A:1002733117506>
55. Sergeeva, L.E., Bronnikova, L.I. & Dykun, M.O. (2016). Proline in maize plants and cell cultures under the action of osmotic stresses in vitro. *Fakt. eksp. evol. org.*, 18, pp. 145-148 [in Russian].
56. Ivanov, A.A. (2013). Combined effect of water and salt stress on the photosynthetic activity of wheat leaves of different ages. *Fiziol. rast. genet.*, 45, No. 2, pp. 155-163 [in Russian].
57. Sharma, P. & Dubey, R.S. (2005). Modulation of nitrate reductase activity in rice seedlings under aluminium toxicity and water stress: role of osmolytes as enzyme protectant. *J. Plant Physiol.*, 162, pp. 854-889. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.09.011>
58. Obozny, A.I., Kolupaev, Yu.E. & Yastreba, T.O. (2013). The activity of superoxide dismutase and the content of low molecular weight protective compounds in the formation of cross-resistance of wheat seedlings to thermal and osmotic stress. *Agrochemistry*, 8, pp. 59-67 [in Russian].
59. Maevskaya, S.N. & Nikolaeva, M.K. (2013). Response of antioxidant and osmoprotective systems of wheat seedlings to drought and rehydration. *Russ. J. Plant Physiol.*, 60, pp. 343-350. <https://doi.org/10.1134/S1021443713030084>
60. Mattioni, C., Lacerenza, N.G., Troccoli, A., De Leonardo, A.M. & di Fonzo, N. (1999). Water and salt-induced alteration in proline metabolism of *Triticum durum* seedlings. *Physiol. Plant.*, 101, pp. 787-792. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb01064.x>
61. Kumar, V., Shriram, V., Hoque, T.S., Hasan, M.M., Burritt, D.J. & Hossain, M.A. (2017). Glycine betaine mediated abiotic oxidative-stress tolerance in plants: physiological and biochemical mechanisms. In: Sarwat, M., Ahmed, A., Abidin, M.Z. & Ibrahim, M.M. (Eds.). *Stress Signaling in Plants: Genomics and Proteomics Perspective*, Vol. 2 (pp. 111-133), Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-42183-4_5
62. Qamar, R., Noreen, S., Safdar, M. & Babar, M.E. (2019). Influence of exogenous application of proline on some physio-biochemical parameters of maize (*Zea mays* L.) under drought stress. *Int. J. Sci. Res.*, 9, No. 8, pp. 858-869. <https://doi.org/10.29322/IJSRP.9.08.2019.p92117>
63. Talat, A., Nawaz, K., Hussian, K., Bhatti, K.H., Siddiqi, E.H., Khalid, A., Anwer, S. & Sharif, M.U. (2013). Foliar application of proline for salt tolerance of two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *World Appl. Sci. J.*, 22, pp. 547-554. <https://doi.org/10.5829/idosi.wasj.2013.22.04.19570>
64. Demiralay, M., Altuntas, C., Sezgin, A., Terzi, R. & Kadioglu, A. (2017). Application of proline to root medium is more effective for amelioration of photosynthetic damages as compared to foliar spraying or seed soaking in maize seedlings under short-term drought. *Turk. J. Biol.*, 41, pp. 649-660. <https://doi.org/10.3906/biy-1702-19>
65. Kuznetsov, V.V. & Shevyakova, N.I. (1999). Proline under stress: biological role, metabolism, and regulation. *Russ. J. Plant Physiol.*, 46, pp. 321-336.
66. Chen, C. & Dickman, M.B. (2005). Proline suppresses apoptosis in the fungal pathogen *Colletotrichum trifolii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102, No. 9, pp. 3459-3464. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407960102>
67. Sharma, S.S. & Dietz, K.J. (2006). The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *J. Exp. Bot.*, 57, pp. 711-726. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj073>
68. Singh, R.P., Jha, P. & Jha, P.N. (2017). Bio-inoculation of plant growth-promoting rhizobacterium *Enterobacter cloacae* ZNP-3 increased resistance against salt and tempera-

- ture stresses in wheat plant (*Triticum aestivum* L.). *J. Plant Growth Regul.*, 36, pp. 783-798. <https://doi.org/10.1007/s00344-017-9683-9>
69. Parihar, P., Singh, S., Singh, R., Singh, V.P. & Prasad, S.M. (2015). Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 22, No. 6, pp. 4056-4075. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3739-1>
 70. Yadav, R.K., Datta, A. & Dagar, J.C. (2019). Future research needs: way forward for combating salinity in climate change scenario. In: Dagar, J., Yadav, R. & Sharma, P. (Eds.). *Research Developments in Saline Agriculture* (pp. 883-899), Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-5832-6_31
 71. Verbruggen, N. & Hermans, C. (2008). Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*, 35, No. 4, pp. 753-759. <https://doi.org/10.1007/s00726-008-0061-6>
 72. Ahanger, M.A., Tomar, N.S., Tittal, M., Argal, S. & Agarwal, R.M. (2017). Plant growth under water/salt stress: ROS production; antioxidants and significance of added potassium under such conditions. *Physiol. Mol. Biol. Plants*, 23, No. 4, pp. 731-744. <https://doi.org/10.1007/s12298-017-0462-7>
 73. Abd El-Samad H., Shaddad, M.A.K. & Barakat, N. (2011). Improvement of plants salt tolerance by exogenous application of amino acids. *J. Medicinal Plants Res.*, 5, No. 24, pp. 5692-5699.
 74. Chutipajit, S., Cha-um, S. & Sompornpailin, K. (2011). High contents of proline and anthocyanin increase protective response to salinity in *Oryza sativa* L. spp. indica. *Aust. J. Crop Sci.*, 5, No. 10, pp. 1191-1198.
 75. Nounjan, N., Nghia, P.T. & Theerakulpisut, P. (2012). Exogenous proline and trehalose promote recovery of rice seedlings from salt-stress and differentially modulate antioxidant enzymes and expression of related genes. *J. Plant Physiol.*, 169, No. 6, pp. 596-604. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.01.004>
 76. Wu, D., Cai, S., Chen, M., Ye, L., Chen, Z., Zhang, H., Dai, F., Wu, F. & Zhang, G. (2013). Tissue metabolic responses to salt stress in wild and cultivated barley. *PLoS One*, 8, No. 1, pp. e55431. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055431>
 77. Abedini, M. (2016). Physiological responses of wheat plant to salinity under different concentrations of Zn. *Acta Biol. Szeged.*, 60, No. 1, pp. 9-16.
 78. Annunziata, M.G., Ciarmiello, L.F., Woodrow, P., Maximova, E., Fuggi, A. & Carillo, P. (2017). Durum wheat roots adapt to salinity remodeling the cellular content of nitrogen metabolites and sucrose. *Front. Plant Sci.*, 7, p. 2035. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.02035>
 79. Ferchichi, S., Hessini, K., Dell'Aversana E., D'Amelia L., Woodrow, P., Ciarmiello, L.F., Fuggi, A. & Carillo, P. (2018). *Hordeum vulgare* and *Hordeum maritimum* respond to extended salinity stress displaying different temporal accumulation pattern of metabolites. *Funct. Plant Biol.*, 45, pp. 1096-1109. <https://doi.org/10.1071/FP18046>
 80. Carillo, P., Mastrolonardo, G., Nacca, F. & Fuggi, A. (2005). Nitrate reductase in durum wheat seedlings as affected by nitrate nutrition and salinity. *Funct. Plant Biol.*, 32, pp. 209-219. <https://doi.org/10.1071/FP04184>
 81. Wang, H., Liu, D., Sun, J. & Zhang, A. (2005). Asparagine synthetase gene TaASN1 from wheat is up-regulated by salt stress, osmotic stress and ABA. *J. Plant Physiol.*, 162, pp. 81-89. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.07.006>
 82. Hussein, M.M., Balbaa, L.K. & Gaballah, M.S. (2007). Salicylic acid and salinity effects on growth of maize plants. *Res. J. Agric. Biol. Sci.*, 3, No. 4, pp. 321-328.
 83. Roy, D., Basu, N., Bhunia, A. & Banerjee, S.K. (1993). Counteraction of exogenous l-proline with NaCl in salt-sensitive cultivar of rice. *Biol. Plant.*, 35, pp. 69-72. <https://doi.org/10.1007/BF02921122>
 84. Mahboob, W., Khan, M.A. & Shirazi, M.U. (2016). Induction of salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings through exogenous application of proline. *Pak. J. Bot.*, 48, No. 3, pp. 861-867.
 85. Hamilton, E.W. & Heckathorn, S.A. (2001). Mitochondrial adaptations to NaCl. Complex I is protected by anti-oxidants and small heat shock proteins, whereas complex II is protected by proline and betaine. *Plant Physiol.*, 126, No. 3, pp. 1266-1274. <https://doi.org/10.1104/pp.126.3.1266>
 86. Lutts, S., Majerus, V. & Kinet, J.-M. (1999). NaCl effects on proline metabolism in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Physiol. Plant.*, 105, pp. 450-458. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.105309.x>

87. Rahman, M.S., Miyake, H. & Takeoka, Y. (2002). Effects of exogenous glycine betaine on growth and ultrastructure of salt-stressed rice seedlings (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.*, 5, pp. 33–44. <https://doi.org/10.1626/pp.5.33>
88. Yang, X. & Lu, C. (2005). Photosynthesis is improved by exogenous glycinebetaine in salt-stressed maize plants. *Physiol. Plant.*, 124, pp. 343–352. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2005.00518.x>
89. Salama, K.H., Mansour, M.M. & Al-Malawi, H.A. (2015). Glycinebetaine priming improves salt tolerance of wheat. *Biologia*, 70, pp. 1334–1339.
90. Raza, S.H., Athar, H.R., Ashraf, M. & Hameed, A. (2007). Glycinebetaine-induced modulation of antioxidant enzymes activities and ion accumulation in two wheat cultivars differing in salt tolerance. *Environ. Exp. Bot.*, 60, pp. 368–376. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1934-4>
91. Emamverdian, A., Ding, Y., Mokhberdoran, F. & Xie, Y. (2015). Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response. *Sci World J.*, 756120. <https://doi.org/10.1155/2015/756120>
92. Fu, J., Zhao, C., Luo, Y., Liu, C., Kyzas, G. Z., Luo, Y., Zhao, D., An, S. & Zhu, H. (2014). Heavy metals in surface sediments of the Jialu River, China: Their relations to environmental factors. *J. Hazard. Mater.*, 270, pp. 102–109. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2014.01.044>
93. Neilson, S. & Rajakaruna, N. (2015). Phytoremediation of agricultural soils: Using plants to clean metal-contaminated arable land. In: Ansari, A., Gill, S., Gill, R., Lanza, G. & Newman, L. (Eds.). *Phytoremediation* (pp. 159–168). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-10395-2_11
94. Rascio, N. & Navari-Izzo, F. (2011). Heavy metal hyperaccumulating plants: how and why do they do it? And what makes them so interesting? *Plant Sci.*, 180, No. 2, pp. 169–181. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.08.016>
95. Tripathi, P., Tripathi, R.D., Singh, R.P., Dwivedi, S., Chakrabarty, D., Trivedi, P.K. & Adhikari, B. (2012). Arsenite tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) involves coordinated role of metabolic pathways of thiols and amino acids. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 20, No. 2, pp. 884–896. <https://doi.org/10.1007/s11356-012-1205-5>
96. Dave, R., Singh, P.K., Tripathi, P., Shri, M., Dixit, G., Dwivedi, S., Chakrabarty, D., Trivedi, P.K., Sharma, Y.K., Dhankher, O.P., Corpas, F.J., Barroso, J.B. & Tripathi, R.D. (2013). Arsenite tolerance is related to proportional thiolic metabolite synthesis in rice (*Oryza sativa* L.). *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 64, No. 2, pp. 235–242. <https://doi.org/10.1007/s00244-012-9818-8>
97. Lesko, K., Stefanovits-Banyai, E., Pais, I. & Simon-Sarkadi, L. (2002). Effect of cadmium and titanium-ascorbate stress on biological active compounds in wheat seedlings. *J. Plant Nutr.*, 25, No. 11, pp. 2571–2581. <https://doi.org/10.1081/pln-120014714>
98. Azooz, M.R., Abou-Elhamd, M.F. & Al-Fredan, M.A. (2012). Biphasic effect of copper on growth, proline, lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities of wheat (*Triticum aestivum* cv. Hasaawi) at early growing stage. *Aust. J. Crop Sci.*, 6, No. 4, pp. 688–694.
99. Kumar, V., Awasthi, G. & Chauhan, P.K. (2012). Cu and Zn tolerance and responses of the biochemical and physiochemical system of wheat. *J. Stress Physiol. Biochem.*, 8, No. 3, pp. 203–213.
100. Asopa, P.P., Bhatt, R., Sihag, S., Kothari, S.L. & Kachhwaha, S. (2016). Effect of cadmium on physiological parameters of cereal and millet plants — A comparative study. *Int. J. Phytoremediation*, 19, No. 3, pp. 225–230. <https://doi.org/10.1080/15226514.2016.1207608>
101. Chen, C.T., Chen, L.M., Lin, C.C. & Kao, C.H. (2001). Regulation of proline accumulation in detached rice leaves exposed to excess copper. *Plant Sci.*, 160, No. 2, pp. 283–290. [https://doi.org/10.1016/s0168-9452\(00\)00393-9](https://doi.org/10.1016/s0168-9452(00)00393-9)
102. Hussain, I., Akhtar, S., Ashraf, M.A., Rasheed, R., Siddiqi, E.H. & Ibrahim, M. (2013). Response of maize seedlings to cadmium application after different time intervals. *Int. Sch. Res. Noticer*, 169610. <https://doi.org/10.1155/2013/169610>
103. Nagoor, S. (1999). Physiological and biochemical responses of cereal seedlings to graded levels of heavy metals. II. Effects on protein metabolism in maize seedlings. *Adv. Plant Sci.*, 12, pp. 425–433.
104. Pal, M., Horvath, E., Janda, T., Paldi, E. & Szalai, G. (2006). Physiological changes and defense mechanisms induced by cadmium stress in maize. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 169, No. 2, pp. 239–246. <https://doi.org/10.1002/jpln.200520573>

105. Rastgoo, L., Alemzadeh, A. & Afsharifar, A. (2011). Isolation of two novel isoforms encoding zinc- and copper-transporting P_{1B}-ATPase from Gouan (*Aeluropus littoralis*). *Plant Omics*, 4, No. 7, pp. 377-383
106. Lesko, K. & Simon-Sarkadi, L. (2002). Effect of cadmium stress on amino acid and polyamine content of wheat seedlings. *Period. Polytech. Chem. Eng.*, 46, No. 1-2, pp. 65-71.
107. Ferreira, C., Vieira, C. L., Azevedo, H. & Caldeira, G. (1998). The effects of high levels of Hg on senescence, proline accumulation and stress enzymes activities of maize plants. *Agrochim.*, 42, pp. 208-218.
108. Kumar, A., Dwivedi, S., Singh, R.P., Chakrabarty, D., Mallick, S., Trivedi, P.K. & Tripathi, R.D. (2014). Evaluation of amino acid profile in contrasting arsenic accumulating rice genotypes under arsenic stress. *Biol. Plant.*, 58, No. 4, pp. 733-742. <https://doi.org/10.1007/s10535-014-0435-4>
109. Noreen, S., Akhter, M.S., Yaamin, T. & Arfan, M. (2018). The ameliorative effects of exogenously applied proline on physiological and biochemical parameters of wheat (*Triticum aestivum* L.) crop under copper stress condition. *J. Plant Interact.*, 13, pp. 221-230. <https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1437480>
110. Song, M., Xu, W., Peng, X. & Kong, F. (2013). Effects of exogenous proline on the growth of wheat seedlings under cadmium stress. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*, 24, No. 1, pp. 113-129.
111. Wang, F., Zeng, B., Sun, Z. & Zhu, C. (2009). Relationship between proline and Hg²⁺-induced oxidative stress in a tolerant rice mutant. *Arch. Environ. Con. Tox.*, 56, No. 4, pp. 723-731. <https://doi.org/10.1007/s00244-008-9226-2>
112. Bhatti, K.H., Anwar, S., Nawaz, K., Hussain, K., Siddiqi, E.H., Sharif, R.U., Talat, A. & Khalid, A. (2013). Effect of exogenous application of glycinebetaine on wheat (*Triticum aestivum* L.) under heavy metal stress. *Middle East J. Sci. Res.*, 14, pp. 130-137. <https://doi.org/10.5829/idosi.mejsr.2013.14.1.19550>
113. Rasheed, R., Ashraf, M.A., Hussain, I., Haider, M.Z., Kanwal, U. & Iqbal, M. (2014). Exogenous proline and glycinebetaine mitigate cadmium stress in two genetically different spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Braz. J. Bot.*, 37, pp. 399-406. <https://doi.org/10.1007/s40415-014-0089-7>
114. Dalir, N. & Khoshgoftarmanesh, A.H. (2014). Symplastic and apoplastic uptake and root to shoot translocation of nickel in wheat as affected by exogenous amino acids. *J. Plant Physiol.*, 171, No. 7, pp. 531-536. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.12.011>
115. Zhou, Z., Zhou, J., Li, R., Wang, H.-Y. & Wang, J. (2007). Effect of exogenous amino acids on Cu uptake and translocation in maize seedlings. *Plant Soil.*, 292, pp. 105-117. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9206-8>
116. Rigo, A., Corazza, A., di Paolo, M.L., Rossetto, M., Ugolini, R. & Scarpa, M. (2004). Interaction of copper with cysteine: stability of cuprous complexes and catalytic role of cupric ions in anaerobic thiol oxidation. *J. Inorg. Biochem.*, 98, No. 9, pp. 1495-1501. <https://doi.org/10.1016/j.jinorgbio.2004.06.008>
117. Wang, W., Cang, L., Zhou, D.M. & Yu, Y.C. (2017). Exogenous amino acids increase antioxidant enzyme activities and tolerance of rice seedlings to cadmium stress. *Environ. Prog. Sustain. Energy*, 36, No. 1, pp. 155-161. <https://doi.org/10.1002/ep.12474>
118. Handa, N., Kohli, S.K., Kaur, R., Sharma, A., Kumar, V., Thukral, A.K. & Bhardwaj, R. (2018). Role of compatible solutes in enhancing antioxidative defense in plants exposed to metal toxicity. In: Hasanuzzaman, M., Nahar, K. & Fujita, M. (Eds.). *Plants Under Metal and Metalloid Stress* (pp. 207-228). Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-2242-6_7
119. Kumar, D.A., Kumar, N., Ranjan, R., Gauta, A., Pande, V. Sanyal, I. & Mallick, S. (2018). Application of glycine reduces arsenic accumulation and toxicity in *Oryza sativa* L. by reducing the expression of silicon transporter genes. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 148, pp. 410-417. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.10.047>
120. Rai, K. & Agrawal, S.B. (2017). Effects of UV-B radiation on morphological, physiological and biochemical aspects of plants: an overview. *J. Sci. Res. Banaras Hindu University*, 61, pp. 87-113.
121. Hideg, E., Jansen, M.A. & Strid, A. (2013). UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? *Trends Plant Sci.*, 18, pp. 107-115. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.003>
122. Erram, N., Gaddameedi, A., Siddamalla, S., Reddy, T.V. & Bhanoori, M. (2017). Effect of enhanced UV-B radiation on germination and biochemical components of

- maize (*Zea Mays* L.). *Biosci. Biotechnol. Res. Asia*, 14, No. 3, <https://doi.org/10.13005/bbra/2522>
123. Yang, J., Chen, T. & Wang, X. (2000). Effect of enhanced UV-B radiation on endogenous ABA and free proline contents in wheat leaves. *Acta Ecol. Sin.* 20, No 1, pp. 39-42.
 124. Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S. & Karanov, E. (2001). The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant Cell Environ.*, 24, pp. 1334-1344. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00778.x>
 125. Tian, X.R. & Lei, Y.B. (2007). Physiological responses of wheat seedlings to drought and UV-B radiation. Effect of exogenous sodium nitroprusside application. *Rus. J. Plant Physiol.*, 54, No. 5, pp. 676-682. <https://doi.org/10.1134/s1021443707050160>
 126. Bandurska, H., Pietrowska-Borek, M. & Cieslak, M. (2012). Response of barley seedlings to water deficit and enhanced UV-B irradiation acting alone and in combination. *Acta Physiol. Plant.*, 34, pp. 161-171. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0814-9>
 127. Zu, Y., Li, Y., Chen, J. & Chen, H. (2004). Intraspecific responses in grain quality of 10 wheat cultivars to enhanced UV-B radiation under field conditions. *J. Photochem. Photobiol. B.*, 74, No. 2-3, pp. 95-100. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2004.01.006>
 128. Feduraev, P., Skrypnik, L., Riabova, A., Pungin, A., Tokupova, E., Maslennikov, P. & Chupakhina, G. (2020). Phenylalanine and tyrosine as exogenous precursors of wheat (*Triticum aestivum* L.) secondary metabolism through PAL-associated pathways. *Plants*, 9, No. 4, p. 476. <https://doi.org/10.3390/plants9040476>
 129. Colla, G., Hoagland, L., Ruzzi, M., Cardarelli, M., Bonini, P., Canaguier, R. & Rouphael, Y. (2017). Biostimulant action of protein hydrolysates: unraveling their effects on plant physiology and microbiome. *Front. Plant Sci.*, 8, p. 2202. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02202>
 130. Rouphael, Y. & Colla, G. (2020). Editorial: biostimulants in agriculture. *Front. Plant Sci.*, 11, 40. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00040>
 131. Colla, G., Nardi, S., Cardarelli, M., Ertani, A., Lucini, L., Canaguier, R. & Rouphael, Y. (2015). Protein hydrolysates as biostimulants in horticulture. *Sci. Hortic.*, 196, pp. 28-38. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.08.037>

Received 18.05.2022

THE ROLE OF AMINO ACIDS IN THE REGULATION OF STRESS RESISTANCE OF THE CEREAL CROPS

K.O. Romanenko, L.M. Babenko, I.V. Kosakivska

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
e-mail: katerynaromanenko4@gmail.com

Free amino acids are the precursors and components of proteins that are active participants in metabolic and physiological processes at different stages of cereal ontogenesis. Under the action of abiotic and biotic stressors, their content increases significantly, which allows us to consider amino acids as biomarkers of the stress state. The research results indicate a correlation between the ability to accumulate endogenous amino acids and stress resistance of plants. Hypersynthesis of amino acids contributes to the maintenance of cell turgor, osmotic balance, and stabilization of membranes. Such protective effects prevent the leakage of electrolytes from the cells; reduce the content of reactive oxygen species, prevent oxidative explosion. The review discusses the multiplex role of amino acids in plants exposed to abiotic stresses, with particular attention to the activation of antioxidant defense systems. Metabolic regulation involving amino acids is considered as the main strategy for the protection and survival of plants under unfavorable living conditions. The review provides examples of the successful use of exogenous amino acids and their derivatives to improve the stress resistance and productivity of cultivated cereals and the use of amino acid preparations in crop production.

Key words: amino acids, proline, glycine betaine, abiotic stresses, resistance, cereals.