



УДК 632.15.068;631.811.98
DOI <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.9.2024.29>

АКТИВНІСТЬ КЛЮЧОВИХ ЕНЗИМІВ АЗОТНОГО МЕТАБОЛІЗМУ ТА ВМІСТ ПОЛІФЕНОЛІВ *TRITICOSECALE L.* ЗА ДІЇ РІДКИХ КОМПЛЕКСНИХ ПРЕПАРАТІВ

О. Ф. Чечуй¹, В. Ю. Крикунова²

Одним із важливих метаболічних шляхів функціонування рослинного організму є азотний метаболізм, у зв'язку з чим завданням даної роботи є з'ясування біологічної дії його проміжних сполук, а саме – органічних кислот та амінів (як у монодії, так й у складі рідких комплексних добрив) на активність ключових ензимів азотного метаболізму, вміст фенольних сполук,

ТБК-реактивних сполук, хлорофілу та аміачного азоту в листках *Triticosecale L.* на стадії початку куціння. В експериментах використано методи центрифугування, титрування, спектрофотометрії та фотоколориметрії. Виявлено, що дія препарату Аватар_м-2-с підвищує активність AsAT та AlAT відповідно у 3,88 та 4,12 разів, а GDH лише на 19 %. Дія досліджених в роботі органічної кислоти та аміну на активність вищенаведених ключових ензимів азотного метаболізму свідчить про специфіку відповідних хімічних реакцій. Так, за дії сукцинату натрію збільшувалась активність AsAT (у 4,2 рази) та AlAT (у 2,8 разів), а показник активності GDH не змінювався відносно контрольних значень. Дія препарату Аміномікс у поєднанні з метиламіном призвела до збільшення активності трансаміназ відповідно у 3,9 та 4,2 рази, однак активність дегідрогенази за дії цього препарату знижувалась у 1,7 рази відносно контролю. Водночас, метиламін викликав збільшення активності AsAT та AlAT на 48,3% та 37,5% відповідно. З'ясовано, що дія препарату Аміномікс у поєднанні з метиламіном обумовлює зниження активності GDH у середньому на 34,6%. Щодо оцінки рівня ТБК-активних продуктів за дії препаратів Аватар_м-2-с та «авакам_м-1-с-експ», то з'ясовано більш істотне підвищення показників за дії другого препарату (в середньому у 3,8 рази), порівняно із першим, дія якого викликала збільшення вмісту ТБК-активних продуктів у 1,9 рази.

Проте, вміст фенольних сполук не корелював із збільшенням вмісту ТБК-активних продуктів за дії препарату «авакам_м-1-с-експ», що свідчить про стабілізуючу дію компонентів препарату.

Препарат Аміномікс у поєднанні з метиламіном збільшує вміст фотосинтетичного пігменту у середньому в 3,2 рази, причому монодія метиламіну виявляється у більш істотному підвищенні цього показника. Досліджені рідкі комплексні препарати як у формі хелатованих карбоксилатів біогенних мікроелементів, так й мінеральних елементів у йонній формі на показники, можуть

¹ кандидат біологічних наук, доцент,
доцент кафедри агрохімії
(Державний біотехнологічний університет, м. Харків)
e-mail :chechuichehui@gmail.com
ORCID: 0000-0002-8514-397X

² кандидат хімічних наук, доцент,
професор кафедри біотехнології та хімії
(Полтавський державний аграрний університет, м. Полтава)
ORCID: 0000-0002-844-2490

застосовуватись як адаптогени за негативних умов агровиробництва. Результати проведеної роботи можуть бути використані у розробці нових сучасних добрив певної біологічної дії на рослини за станів розбалансування хімічних сполук в системі ґрунт-рослина.

Ключові слова: тритикале, кадмію хлорид, експериментальні добрива, сукцинат, метиламін, амінотрансферази, глутаматдегідрогеназа, фенольні сполуки, ТБК-реактивні продукти.

THE ACTIVITY OF KEY ENZYMES OF NITROGEN METABOLISM AND CONTENT OF POLYPHENOLS OF TRITICOSECALE L. UNDER LIQUID COMPLEX PREPARATIONS

H. F. Chechui, V. Ye. Krykunova

Nitrogen metabolism is one of the important metabolic pathways of the functioning of the plant organism, the task of this work is to clarify the biological action of intermediate compounds of nitrogen metabolism, namely, organic acids and amines moreover, both in monodia and in the composition of liquid complex fertilizers, on the activity of key enzymes of nitrogen metabolism, the content of phenolic compounds, TBC-reactive compounds, chlorophyll and ammonia nitrogen in the leaves of *Triticosecale L.* at the stage of the beginning of tillering. Centrifugation, titration, spectrophotometry and colorimetry methods were used in the experiments. It was found that the effect of the drug Avatarm-2-c increases the activity of AsAT and ALAT by 3.88 and 4.12 times, and GDH by only 19%, respectively. The effect of the organic acid and amine studied in the work on the activity of the above-mentioned key enzymes of nitrogen metabolism indicates the specificity of the corresponding chemical reactions, for example, sodium succinate increased the activity of AsAT by 4.2 times, and ALAT by 2.8 times, while the indicator of GDH activity did not change relative to control values. The drug Aminomix in combination with methylamine increased the activity of transaminases by 3.9% and 4.2%, respectively, and the effect of this drug on the activity of dehydrogenase differs downward by 1.7 times, while methylamine had an unequal effect on the activity of AsAT and ALAT, in particular, the activity of the first enzyme increased by 48.3%, and ALAT by 37.5%. The effect of the drug Aminomix in combination with methylamine on GDH activity is manifested in its decrease, on average, by 34.6%. As for the assessment of the level of TBC-active products under the action of the drug Avatar_m-2-s and «avakam_m-1-s-exp», a more significant increase of this indicator is found for the second drug, in particular, on average, by 3.8 times, and for the first – 1.9 times. However, the content of phenolic compounds did not correlate with the increase in the content of TBC-active products under the influence of the drug «avakam_m-1-s-exp», which indicates the stabilizing effect of the components of the drug. The drug Aminomix + methylamine increases the content of photosynthetic pigment, on average, by 3.2 times, and methylamine monodiamine manifests itself in a more significant increase of this indicator. The investigated liquid complex preparations both in the form of chelated carboxylates of biogenic microelements and mineral elements in ionic form can be used as adaptogens under negative conditions of agricultural production. The results of the conducted work can be used in the development of new modern fertilizers with a certain biological effect on plants in conditions of imbalance of chemical compounds in the soil-plant system.

Key words: triticale, cadmium chloride, experimental fertilizers, succinate, methylamine, aminotransferases, glutamate dehydrogenase, phenolic compounds, TBC-reactive products.

Вступ

Виробництво якісної рослинної сировини в оптимальній для споживача кількості є завданнями сучасної біології рослин (Камінський та ін., 2017; Примаєк, 2020). Фізіологічний стан та продуктивність рослин залежить від їхнього метаболічного стану на кожному етапі життєдіяльності. Одним із важливих метаболічних шляхів функціонування рослинного організму є азотний метаболізм, який пов'язаний із чисельними біохімічними реакціями, в основі яких лежать хімічні реакції взаємоперетворення нітро-

геновмісних непротеїногенних та протеїногенних сполук (Fengetal, 2020).

Серед зернових культур провідне місце займає тритикале яре (*Triticosecale L.*) – важлива в харчовому відношенні культура, яка є альтернативою виробництва ярих пшениці та жита та виробляється на зелений корм сільськогосподарських тварин й птиці. Критичними етапами органогенезу тритикале ярого при формуванні продуктивних органів є етап утворення перших сформованих листків та фаза кушціння, причому перша забезпечує ступінь оптимальної

густоти продуктивних стебел, а на другій відбувається закладка квіток у колосках (Панфілова, 2023).

Одними з ключових ензимів азотного метаболізму зернових колосових культур є аспартатамінотрансфераза (ЕС 2.6.1.1, AsAT), аланінамінотрансфераза (ЕС 2.6.1.2, AlAT) та глутаматдегідрогеназа (ЕС1.4.1.2-4, NAD-GDH). Перший ензим каталізує реакцію перенесення NH_2 -групи між аспарагіновою кислотою та α -кетоглутаратом, другий – бере участь у перенесенні аміногрупи між аланіном та α -кетоглутаратом із синтезом пірувату та глутамату. Кофактором цих двох ензимів є піридоксальфосфат (Kendzioreketal, 2012; Maciaga et al., 2013). Третій ензим, кофактором якого є фосфорильований нікотинаденіндинуклеотид, каталізує реакцію асиміляції α -кетоглутарату з NH_3 з утворенням глутамату (Garbowskaetal, 2012). Метаболічними формами азоту у листках тритикале ярого є амонійний, аміачний, амінний, нітритний, нітратний, причому перша, амонійна (NH_4^+), є єдиною формою цього мікроелементу, яка перетворюється в органічні сполуки, такі як амінокислоти та їх похідні (Ye et al., 2022; Chengbinetal, 2023).

Глутамат у листках зернових культур є проміжною сполукою для синтезу фотосинтетичного пігменту хлорофілу, попередником якого є δ -амінолевулінат, як результат конденсації гліцину та сукциніл-СоА, що свідчить про взаємозв'язок між хлорофілом та інтермедіатами азотного метаболізму. Сполуки, що використовуються у вищезазначених ензиматичних реакціях, у листках зернових культур беруть участь в чисельних біохімічних процесах. Так, з амінокислот в процесі дезамінування синтезуються органічні кислоти, зокрема, із треоніну та лізину – сукцинат, а в реакціях декарбоксілювання – аміни, наприклад, з гліцину утворюється метиламін (Takeo, 1973; López-Bucioetal, 2001; Daoetal, 2022; Liuetal, 2022). Також у хлоропластах зернових культур на етапі формування перших листків ароматичні амінокислоти є джерелом утворення сполук вторинного генезу, зокрема, поліфенолів, або фенольних сполук, що здійснюється у фенілпропаноїдному циклі в системі поліфенол – поліфенолоксидаза (Vogt, 2010; Babenkoetal, 2019). Хлорогенова кислота є фенольною сполукою, що може поєднувати метаболічні шляхи поліфенолів, оскільки за шикиматного шляху перетворюється за дії, щонайменше, трьох ключових

ензимів фенілпропаноїдної системи – феніланінамоніакліази, галлосинатогідроксилтрансферази та шикиматгідроксилсина-тооксидоредуктази (Yang, 2016). Фенольні сполуки завдяки поєднанню із бензольним кільцем гідроксильним групам здатні проявляти адаптивний ефект за метаболічних станів, пов'язаних із підвищенням вмісту вільних радикалів у фотосинтезуючих клітинах. Крім того, регуляторним механізмом контролю рівня вільних радикалів у клітинах листків зернових культур є рівень сполук, що реагують з тіобарбітуровою кислотою, з'ясування вмісту яких та фенольних сполук на ранніх стадіях життєдіяльності має додатковий внесок для розуміння механізмів регуляції азотного метаболізму в процесі агровиробництва рослин.

Актуальним є виявлення потенційних продуктивних можливостей рослин на ключових етапах органогенезу зернових колосових культур при застосуванні рідких комплексних добрив на усіх стадіях агро-виробництва з метою порівняння ефектів даних агробіологічних засобів. Авторами даного дослідження розроблено експериментальний рідкий комплексний препарат, складові якого знаходяться в йонному стані та порівняно його дію із стандартизованим рідким комплексним препаратом, який є карбоксилатною формою біогенних елементів. Крім того, у роботі використано стандартизований препарат, який містить протеїногенні амінокислоти, який поєднано з аміном – метиламіном – продуктом декарбоксілювання гліцину. Відомо, що хімічною основою рідких комплексних добрив є NPK у різному співвідношенні, які застосовуються як окремо, так й у поєднанні із макро-, мікро- та ультрамікроелементами, а також органічними сполуками. При цьому, якщо біологічний ефект макроелементів у складі рідких комплексних добрив на біохімічні показники агро-посівів є достатньо вивченим, то вплив мікро- та ультрамікроелементів, а також органічних сполук знаходиться на стадії з'ясування. Так, макроелементи у вільній формі беруть участь у важливому фізіологічному процесі – мінеральному живленні рослин, а у зв'язаній є складовими органічних сполук, зокрема, N – протеїнів, амінокислот, нуклеїнових кислот, амідів, алкалоїдів, нуклеозидів, фосфоліпідів, глікозидів ціаногенних, фітогормону індолілоцтової кислоти, тіаміну, P – нуклеїнових кислот, фосфоровмісних пептидів, фос-

фогліцеринової кислоти, рибулозобіфосфату, K і Na – ензимів K-Na-АТФаз, Mg – магнієвмісних ензимів, Са – кальмодуліну та біомембран, S – амінокислот цистеїну, метіоніну, селенометіоніну, трипептиду глутатіону, ацетилкоензиму. Щодо мікроелементів, то вони регулюють активність мінералоензимів. Вищенаведені органічні кислоти та аміни беруть участь у важливих фізіологічних процесах життєдіяльності рослин, таких, як фотосинтез, фотодихання, цикл Кребса, гліоксилатний цикл (Igamberdiev et al., 2018). Отже, завданням даної роботи є з'ясування біологічної дії проміжних сполук азотного метаболізму, а саме, органічних кислот та амінів, причому, як у монодії, так й у складі рідких комплексних добрив, на активність ключових ензимів азотного метаболізму, вміст фенольних сполук, ТБК-реактивних сполук, хлорофілу та аміачного азоту в листі *Triticosecale L.* на стадії початку куціння при формування продуктивних органів цієї культури. З огляду на вищенаведене, мета даної роботи наведена вище.

Матеріал і методи

В роботі використовували насіння тритикале ярого (*Triticosecale L.*) сорту Микола. Вирощування рослини здійснювали у вегетаційних ємкостях, заповнених ґрунтом, подрібненим через сито до розміру агрегатів останнього 0,25 мм, попередньо взятим за допомогою буру з орного шару виробничих земельних ділянок Роганського стаціонару ДП «Науково-дослідне господарство «Докучаєвське»» Державного біотехнологічного університету, який, більшою мірою, містив чорноземи типові на карбонатному лесі. Агрохімічний фон створювали шляхом поливу рослин розчинами макросолей NPK у формі NH_4Cl , K_2O та P_2O_5 у концентрації 33, 66, 24 мМ, відповідно, приготовлених на дейонізованій воді (контрольні розчини). Насіння пророщували за цих умов до фази появи над поверхнею субстрату другого листка. Кожний варіант експерименту здійснювали у чотирикратній повторюваності, по 40 рослин у кожному варіанті та його повторенні. На етапі формування двох сформованих листків здійснювали їх екзогенну та позакореневу обробку шляхом використання наступних розчинів: 1) стандартизований робочий рідкий комплексний препарат Аватар_м-2-с, що містив макроелементи $\text{N}_{3,18}:\text{P}_{18}:\text{K}_{18}:\text{Ca}_{1,9}:\text{Mg}_{0,32}:\text{S}_{0,8}$, а також хелатовані сукцинатом натрію карбоксилати мікроелементів: Zn, Fe, Mn, Cu, Mo, ультрамікроеле-

ментів, Se, Si, Ag, V, Ni, Ti, La, Ge, Cr, Cs, який розроблено Українським НДІ нанотехнологій та ресурсозбереження КНУ, в ході виготовлення якого органохелати біогенних елементів отримували з їх колоїдних розчинів шляхом хелатування наночастинок металів сукцинатом (Косінов і Каплушенко, 2019); 2) експериментальний рідкий комплексний препарат під робочою назвою «авакам_м-1-с-експ», який розроблений автором даної роботи разом із групою науковців з урахуванням сумісності катіонної та аніонної частини його складових, тобто синергетично-антагоністичних взаємодій окремих елементів, а також певної послідовності додавання у суміш в ході виробництва препарату. Препарат містить компоненти у іонній формі, зокрема, мінеральні компоненти: макросолі у формі (NH_4OH , K_2CO_3 , CaCl_2 , Na_2SO_4 , $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$, NaH_2PO_4), мікро-, ультрамікроелементи, зокрема, Zn, Fe, Mn, Cu, Mo, Se, Si, Ag, Ni, Ti, La, Ge, Cr, Au, Ba, Sr, а також органічні компоненти: Na_2EDTA та натрію сукцинат. Катіонна частина препаратів «авакам_м-1-с-експ» відрізняється від препарату Аватар_м-2-с відсутністю Vi Cs, але з внесенням у рецептуру Ba, Au та Sr; 3) стандартизований комплексний препарат «Аміномікс» + метиламін у концентрації 0,75 мМ. Препарат «Аміномікс» містить протеїногенні амінокислоти, зокрема, незамінні – триптофан, треонін, частково незамінну АК – аргінін, а також замінні амінокислоти – аланін, пролін, гліцин, аспарагін, глутамат; 4) натрію сукцинат у концентрації 1,5 мМ; 5) металаміну концентрації 0,75 мМ. В якості контролю використовували варіанти із поживною сумішшю. Аналізували дослідні показники у листках рослин у фазу початку куціння з відбиранням листових пластинок разом із міжвузлом піхв, тобто на восьму добу експерименту із дослідними препаратами.

Активність AsAT та AlAT визначали після центрифугування за реакцією із 2,4-динітрофенілгідрозиною у лужному середовищі за внесення субстратно-буферного розчину, що містив фосфатний буфер, аспарагінову кислоту та 2-оксоглутарат, реакції проводили у лужному середовищі згідно (Reitman, 1966), модифікованим для рослинного матеріалу. Активність досліджуваних ферментів визначали за допомогою фотоелектроколориметру КФК-2 при γ 540 нм. Активність AsAT вимірювали у мітохондріальній фракції гомогенату та виражали в мкМ пірувату / (год · г сирової тканини), AlAT –

у цитозольній фракції та виражали в мкМ оксалоацетату / (год · г сирової тканини).

Активність NAD-GDH визначали із реакцією з феназинметосульфатом за наявності у трис-гліциновому буфері (рН 7,8) меркаптоетанолу, амонію хлориду із запуском реакції NADH із початком реакції при внесенні NADH. Вимірювання концентрації ензиму здійснювали за допомогою спектрофотометру СФ-26 при γ 340 нм згідно (Barash et al, 1973). Активність ензиму виражали в мкМ коензиму NAD⁺ / (хв · г сирової тканини).

Вміст ТБК-активних продуктів визначали із реакцією з 2-тіобарбітуровою кислотою після осадження протеїнів трихлороцтовою кислотою із додаванням бутанолу до безбілкових розчинів. Екстинцію визначали за допомогою спектрофотометру СФ-26 при γ 532 нм згідно (Hognes et al, 1977), використовуючи коефіцієнт молярної екстинкції. Отримані результати виражали у нМ малонового діальдегіду / г сирової тканини.

Вміст фенольних сполук визначали із реактивом Фоліна-Чокалтеу після знебарвлення хлорофілу згідно (Slinkard, 1977; Naczka et al., 2006; Louisetal, 2017), використовуючи в якості стандарту хлорогенову кислоту. Результати дослідження виражали у мкг хлорогенової кислоти / г сирової тканини.

Вміст NH₄⁺ визначали напівмікрометодом за реакцією з гіпохлоридом, натрію нітروпрусидом та саліцилатом при титруванні сірчаною кислотою, після мокрого озолення рослинного матеріалу, за допомогою спектрофотометру СФ-26 при γ 578 нм згідно (Shapiro, 1970; Husted, 2000). У якості стандарту використовували амонію хлорид, а результати дослідження виражали у мг N-NH₃ / 100 г сухої тканини.

Вмісту хлорофілу визначали в етанольних фільтратах колориметричним методом за допомогою фотоколориметру КФК-2 при γ

650 нм згідно (Присядський, 2016). В якості стандарту використовували розчин Гетері. Результати дослідження виражали у мг/г сирової тканини.

Отримані експериментальні дані оброблені ізвикористанням пакету програми методів біостатистики Biostat 10 із визначенням М-середнього та sem-похибки середнього. Вірогідність розбіжностей між групами варіантів визначали із використанням непараметричного критерію Wilcoxon-Manni-Witney (Антаментова, 2014).

Результати

За дії препарату Аватар_м-2-с виявлено підвищення активності AsAT та AlAT у середньому в 3,88 та 4,12 рази відповідно, а активності GDH лише на 19%.

Водночас, дія експериментального препарату на активність досліджених ензимів мала інший біологічний ефект, що визначається у меншому рівні їх активації по відношенню до контрольних критеріїв, зокрема, на 48,7%, 38,5% та на 66,2% відповідно (табл. 1).

В реакціях AlAT утворюється піруват – ключовий субстрат глюконеогенезу, підвищення якого може сприяти активації синтезу вуглеводів, необхідних для ростових процесів. Ензимами AsAT та AlAT відіграють ключову роль у метаболізмі аспартату, аланіну та глутамату. Окрім того, ці два ензими використовуються в метаболізмі аспарагіну і глутаміну, у зв'язку з чим підвищення їх активності є умовою накопичення цих амінів в якості резерву NH₄⁺.

Дія досліджених у роботі органічної кислоти та аміну на активність вищенаведених ключових ензимів азотного метаболізму відрізнялась, що свідчить про специфіку відповідних хімічних реакцій. Так, сукцинат натрію збільшував активність AsAT в середньому у 4,2 рази, а AlAT – у 2,8 разів, при

Таблиця 1

Активність ключових ензимів азотного метаболізму в листках *Triticosecale* L. на етапі початку кущіння за умов експерименту, M \pm sem, n=5

Фактори впливу	AsAT, мкМ пірувату / (год · г сирової тканини)	AlAT, мкМ оксалоацетату / (год · г сирової тканини)	GDH, мкМ коензиму NAD ⁺ / (хв · г сирової тканини)
Контроль	11,08 \pm 0,67	8,22 \pm 0,40	0,93 \pm 0,08
Аватар _м -2-с	42,91 \pm 1,73*	34,42 \pm 1,25*	0,78 \pm 0,12
Авакам _м -1-с-експ	20,80 \pm 1,04*	19,33 \pm 1,12*	1,35 \pm 0,06*
Натрію сукцинат	46,72 \pm 2,11*	30,05 \pm 1,79*	0,82 \pm 1,14
Аміномікс + метиламін	36,17 \pm 0,38 *	33,53 \pm 0,84*	0,57 \pm 0,06*
Метиламін	17,87 \pm 0,61*	11,33 \pm 0,41*	0,68 \pm 1,03*

* $p < 0,05$ відносно контрольних значень

цьому показник активності GDH не змінювався відносно контрольних значень.

Препарат Аміномікс у поєднанні з метиламіном збільшував активність трансаміназ у 3,9 та 4,2 рази відповідно, а на активність дегідрогенази дія цього препарату виявилась інгібуючою, що мало прояв у зниженні показників у 1,7 рази.

Водночас, метиламін викликав збільшення активності AsAT та AlAT на 48,3 та 37,5% відповідно. Дія препарату Аміномікс у поєднанні з метиламіном призвела до зниження активності GDH у середньому на 34,6%.

Підвищення активності амінотрансфераз пояснюється сумісною дією амінокислот у складі препарату Аміномікс, зокрема, гліцину, глутаміну, треоніну, аспарагінової кислоти, проліну, аргініну, лізину, аланіну та триптофану, а також амінів. Цей ефект відображає регуляцію синтезу інтермедіатів азотного метаболізму, пов'язаного із чисельними біохімічними процесами у листках тритикале ярого. Так, аланін, триптофан, гліцин та треонін метаболізуються до пірувату, в той час, як триптофан та лізин – до ацетил-КоА, а глутамін, аргінін, гістидин та пролін – надходять до циклу трикарбонових кислот у вигляді α -кетоглутарату, в результаті чого має місце метаболічний стан, що характеризується збільшенням амінотрансферазної активності у поєднанні із нормалізацією активності NAD^+ -залежної GDH відносно контрольних значень. Синтез амінокислот за рахунок α -кетокислот здійснюється в реакціях, які активуються системою глутамінсинтаза/оксалоацетатамінотрансфераза. В листках *Triticosecale* L. на стадії кушення активно відбуваються фотодихальні процеси, в яких безпосередню роль відіграють органічні кислоти. Органічна кислота сукцинат, що входить до складу досліджених нами рідких комплексних препаратів, у клітинах листків *Triticosecale* L. перетворюється на γ -аміномасляну кислоту та поліфеноли. Інгібування електронтранспортного ланцюга у хлоропластах листків пшениці озимої призводить до підвищення вмісту сукцинату, який у цитозолі клітини рослини включається до синтазної реакції разом із гліоксилатом, а рівень вмісту сукцинату може свідчити про неповне окиснення фурамату, що є наслідком пригнічення мітохондріального дихального ланцюга за умов активного фотосинтезу на стадії формування листків та початку кушення зернової колосової культури.

Синтез амінокислот на світлі пов'язаний із функціонуванням фотодихального метаболізму Нітрогену за участі NH_3 , синтезованого шляхом конденсації серин-гліцин, а також системи глутамінсинтаза-глутаматсинтаза (Lancienetal, 2018). Синтез амінокислот, поєднаний із фотодиханням в листках тритикале, є одним із шляхів метаболізму Нітрогену, причому, фотодихальним інтермедіатом для синтезу гліцину є гліоксилат, а джерелом 2-оксикислот для утворення аланіну, глутамату та аспартату є синтазні реакції (López-Bucioetal, 2001). Нітрогеновмісні продукти цих ензиматичних реакцій використовуються у кількох біохімічних процесах у листках тритикале, таких як утворення амінокислот шляхом амінування кетокислот, накопичення глутаміну, окиснення в циклі Кребса із синтезом аденозинтрифосфатів та відновних еквівалентів. Синтез амінокислот за рахунок α -кетокислот здійснюється в реакціях, які активуються системою глутамінсинтаза/оксалоацетатамінотрансфераза.

У табл. 2 наведено вміст ТБК-активних продуктів та поліфенолів в листках *Triticosecale* L. на етапі початку кушення за умов експерименту.

Що стосується оцінки рівня ТБК-активних продуктів за дії препарату Аватар_м-2-с та «авакам_м-1-с-експ», то виявляється більш істотне підвищення цього показника за дії другого препарату (в середньому у 3,8 рази) порівняно із першим, дія якого викликала збільшення вмісту ТБК-активних продуктів у 1,9 рази. Така динаміка може свідчити про розвиток стресового стану, що може пояснюватись токсичним ефектом небіогенних елементів в іонній формі відносно нанокарбоксилатів останніх. Проте, вміст фенольних сполук не корелював із збільшенням вмісту ТБК-активних продуктів за дії препарату «авакам_м-1-с-експ», оскільки відбувається зниження поліфенолів у середньому на 36,2%, що пояснюється ефектом ультрамікроелементів, зокрема, відсутністю V та Cs, які в листках дослідженої колосової культури, ймовірно, мають певну токсичність, а введені у рецептуру експериментального препарату Ba, Au, Sr спричиняють адаптаційний ефект. У зв'язку цим, цікавим є з'ясувати монодію цих елементів подальших експериментах даного напрямку.

В той же час, вплив препарату Аватар_м-2-с на вміст ТБК-активних продуктів та фенольних сполук мав наступний ефект:

Таблиця 2

Вміст ТБК-активних продуктів та поліфенолів в листках *Triticosecale* L. на етапі початку кущіння за умов експерименту, $M \pm \text{sem}$, $n=7$

Фактори впливу	ТБК-активні продукти, нМ малонового діальдегіду / г сирієї тканини	Фенольні сполуки, мкг хлорогенової кислоти / г сирієї тканини
Контроль	31,17±4,86	84,02±9,18
Аватарм-2-с	57,78±4,20*	100,42±9,56*
Авакамм-1-с-експ	82,33±5,60*	61,68±7,13*
Натрію сукцинат	70,26±6,47*	74,06±9,32
Аміномікс + метиламін	25,54±1,73*	95,70±8,72
Метиламін	20,72±1,48*	78,38±7,85

* $p \leq 0,05$ відносно контрольних значень

вміст першого показника збільшувався у середньому в 1,8 рази, а другого – в 3,1 рази, що свідчить про неоднаковий ефект досліджених препаратів на антиоксидантно-прооксидантний статус у клітинах листків рослини, який можна пояснити ефектом різних хімічних форм та складу компонентів, що входять до рецептури рідких комплексних препаратів. Головним діючим початковим елементом, що забезпечує фенольним антиоксидантам здатність гальмувати вільнорадикальні процеси окиснення є гідроксильна група, яка приєднана до ароматичного кільця та містить рухливий атом водню. Разом з тим, антиоксидантний ефект поліфенолів реалізується за наявності і інших окисно-відновних пар. Антиоксидантні властивості фенолів можуть виявлятися у знешкодженні активних форм кисню, вміст яких підвищується за дії токсикантів. Початковим етапом у розвитку ПОЛ (перекисного окиснення ліпідів) є інтенсифікація утворення вільних радикалів у клітинах за умов стресу. Тому ми визначили вміст одного з показників ПОЛ, а саме, вміст ТБК-активних продуктів, оскільки він є найбільш адекватним тестом на процеси ліпопероксидації. Фенольні сполуки взаємодіють з іонами металів та мають антиоксидантні властивості. Фенольні антиоксиданти ефективно взаємодіють з гідропероксидними радикалами жирних кислот і ненасичених ліпідів. Причому, у першу чергу, підлягають окисненню ненасичені жирнокислотні залишки фосfolіпідів. Крім того, в системі поліфенол-поліфенолоксидаза відбувається неферментативне дезамінування амінокислот за участі хлорогенової кислоти.

Виявлено (Jengetal, 1999; Yan et al., 2015; Grzankaetal, 2020; Carbajal-Vázquez et al., 2022) антиоксидантний ефект таких уль-

трамікроелементів, як La, Se, Mn, Ge, V, Ag, Si, Ti, які разом із сукцинатом спричиняють регуляцію активності досліджених ензимів (див. табл. 1), оскільки активність останніх зменшується при одночасного підвищення вмісту ТБК-активних продуктів, що, ймовірно, пов'язано із синтезом достатнього пулу проміжних інтермедіатів метаболізму для забезпечення оптимального перебігу фізіологічних процесів у клітинах листків *Triticosecale* L. за умов експерименту. Джерелом NH_4^+ для синтезу аланіну та аспартату в листках пшениці озимої також є переамінування фенілаланінуза дії фенілаланінаміаціязи, а також тирозину за дії тирозинаміаціязи, за дії якої синтезується кумарова кислота – попередник поліфенолів: кавової, синапової та ферулової кислот. Кавова кислота використовується для синтезу хлорогенової кислоти – одного з компонентів системи поліфенол-поліфенолоксидаза, в якій відбувається активне дезамінування амінокислот. Акцептором H_2 в реакціях дезамінування амінокислот є хінони, які у цій системі генерують активні форми кисню, зокрема, H_2O_2 (Del Rio et al., 2018), тому збільшення вмісту ТБК-активних продуктів за впливу препаратів свідчить про оптимізацію процесів вільнорадикального окислення ліпідів, що впливає на оптимальний метаболізм амінокислот в листках зернової культури. Фіксація NH_3 у листках має лімітуюче значення у перетворенні амінокислот, інтенсивність включення якого в останні відбувається за дії ензимів метаболізму глутаміну, одним із яких є глутамінсинтаза (ГС, ЕС 6.3.1), яка каталізує процес асиміляції глутаміну та аміаку. Фіксація іншої форми Нітрогену – NH_4^+ здійснюється за дії другого ензиму метаболізму глутаміну – глутаматдегідрогенази. Фіксація глутаміну за дії ензиму

Таблиця 3

Вміст азоту амонійного та хлорофілу в листках *Triticosecale* L. на етапі початку куштиння за умов експерименту, $M \pm \text{sem}$, $n=6$

Фактори впливу	NH_4^+ , г / 100 г сухої тканини	Хлорофіл, мг / г сирової наважки
Контроль	22,93±0,78	8,71±1,64
Аватар _м -2-с	37,57±1,54*	12,84±1,18*
Авакам _м -1-с-експ	42,18±1,33*	14,26±1,37*
Натрію сукцинат	16,12±1,18	22,30±2,05*
Аміномікс + метиламін	63,40±2,73*	19,32±3,46*
Метиламін	50,27±2,05*	26,04±1,89*

* $p \leq 0,05$ відносно контрольних значень

ГС – важливий процес регуляції балансу N / C у рослинах (Sharipoetal, 1970). Нітроген є компонентом пірольних кілець, що формують порфіринові ядра основного фотосинтетичного пігменту – хлорофілу, тому актуальним є визначення останнього в зелених органах рослин.

У табл. 3 наведено вміст азоту амонійного та хлорофілу в листі *Triticosecale* L. на етапі початку куштиння за умов експерименту.

Вплив рідких комплексних препаратів Аватар_м-2-с та «авакам_м-1-с-експ» на вміст NH_4^+ та хлорофілу проявляється у однаковій тенденції, зокрема, у підвищенні цієї форми азоту в середньому у 1,7 та 1,9 рази відповідно, в той час як вміст хлорофілу також збільшується. Проте, натрію сукцинат викликає зменшення вмісту цієї азотної форми на 36,2% із одночасним підвищенням вмісту хлорофілу в середньому у 2,6 рази. Препарат Аміномікс + метиламін збільшує вміст фотосинтетичного пігменту в середньому у 3,2 рази, причому монодія метиламіну виявляється у більш істотному підвищенні цього показника, що може пояснюватись сумарним ефектом протеїногенних амінокислот, які є компонентами препарату Аміномікс, в той час, як амін має специфічну дію на активацію фотосинтезу, що має перспективу подальших досліджень амінів у різних хімічних поєднаннях та хімічних сполуках з метою розробки ефективних комплексних препаратів з певним фізіологічним впливом на перебіг метаболічних процесів в органах сільськогосподарських культур на ранніх етапах розвитку їх продуктивних органів.

Ключовим ензимом обміну хлорофілу та нітрогеновмісних сполук, що беруть участь

у стадіях фотодихання рослин типу C_3 , як й об'єкт наших досліджень, є 1,5-рибулозобісфосфатоксигеназа, або RuBisCO . З'ясовано відновний розподіл N між клітинними компонентами листків пшениці озимої, який складає, %: хлоропласти – 7,8, мітохондрії – 4,8, – пероксисоми – 2,7, цитозоль – 9,3, клітинні стінки – 11,6 (Evans et al., 2019). Синтез хлорофілу поєднаний із метаболізмом гліколату у листках тритикале, вихідна сполука для його утворення – δ -амінолевулінат – синтезується шляхом конденсації гліцину та сукциніл-CoA – продуктів гліколатного шляху та циклу Кребса – з глутамату, а останній синтезується за фотодихального метаболізму. Підвищення вмісту хлорофілу за впливу рідких комплексних добрив пояснюється оптимізацією перебігу фотосинтезу за хімічних складових досліджених рідких комплексних препаратів.

Висновки

Дія рідких комплексних препаратів, як у формі хелатованих карбоксилатів біогенних мікроелементів, так й мінеральних елементів у йонній формі, викликає зміну досліджуваних показників, у зв'язку з чим, ці препарати можуть застосовуватись як адаптогени за негативних умов агровиробництва. Доведена специфічність впливу сукцинату та метиламіну на досліджені в експерименті критерії може дозволити включати ці препарати до рецептури інноваційних комплексних препаратів з урахуванням концентрації та хімічної форми. Результати проведеної роботи можуть бути використані у розробці нових сучасних добрив певної біологічної дії на рослин за станів розбалансування хімічних сполук в системі ґрунт-рослина.

Список використаної літератури

Землеробство: підручник / І.Д. Примак та ін. Київ : Центр навчальної літератури, 2020. 578 с.

Камінський В.Ф., Сайко В.Ф., Сушко М.В. Наукові ефекти використання виробничих ресурсів у різних моделях технологій використання зернових культур: монограф. Київ : Вініченко, 2017. 580 с.

Косінов М.В., Каплуненко В.Г. Пат. 49050 Україна МПК 2009, С07С 51-41, В82В3/000. Спосіб Каплуненка – Косінова отримання карбоксилатів з використанням нанотехнологій. Опубл. 12.04.2019, Бюл. № 7.

Панфілова А.В. Наростання надземної маси та формування врожайності зерна пшениці озимої в умовах південного степу України. *Аграрні інновації*. 2023. № 17. С. 107–112. <https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2023.17>.

Присядський Ю.Г. Фотосинтез: начальнo-методичний посібник / уклад. Ю. Г. Присядський. Вінниця : ДоНУ, 2016. 68 с.

Статистика для біологів: навчальний посібник / уклад. Л.О. Антаментова, О.М. Утєвська. Харків : Видавництво «НТМТ», 2014. 331 с.

Babenko L.M., Smirnov O.E., Romanenko K.O., Trunova O.K., Kosakivska I.V. Phenolic compounds in plants: biogenesis and functions. *Biochemical Journal*. 2019. Vol. 91. № 3. P. 5–18. <https://doi.org/10.15407/ubj91.03.005>.

Barash I., Sadon T., Mor H. Induction a specific isoenzyme of glutamate dehydrogenase by ammonia in oat leaves. *Nature New Biology*. 1973. Vol. 244. P. 150–152. <https://doi.org/10.1038/newbio24415a0>.

Carbajal-Vázquez N.H., Gómez-Merino F.C., Alcántar-González E.G. Titanium increases the antioxidant activity and macronutrient concentration in tomato seedling exposed to salinity in hydroponics. *Plants*. 2022. Vol. 11. № 8. P. 1036–1042. <https://doi.org/10.3390/plants11081036>.

Dao O., Kuhnet, F., Weber A.P.M., Peltier G., Li-Beisson Y. Physiological functions of malate shuttles in plant and aldae. *Trend in Plant Science*. 2022. Vol. 27. I. 5. P. 488–501. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.11.007.1>

Del Rio L.A., Sandalino L.M., Corpas F.J. Reactive oxygen species and reactive nitrogen species in leaves. Production, scavenging, and role in cell signaling. *Plant Physiol*. 2018. Vol. 241. P. 330–335.

Evans J.R. The nitrogen cost of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*. 2019. Vol. 10. P. 7–15. <https://doi.org/10.1093/jeb/ery366>.

Feng H., Fan X., Miller A. J., Xu G. Plant nitrogen uptake and assimilation: regulation of cellular pH homeostasis. *Journal of Experimental Botany*. 2020. Vol. 71. P. 4386–4392.

Garbowska A., Kwinta J., Bielawski W. Glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in triticale seeds: molecular cloning and genes expression. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2012. Vol. 34. P. 2393–2406. <https://doi.org/10.007/s11738-012-1085-9>.

Grzanka M., Smoleń S., Kovačik P. Effect of vanadium on the uptake and distribution of organic and inorganic forms of iodine in sweetcorn plants during early-stage development. *Agronomy*. 2020. Vol. 10. № 11. P. 1666–1674.

Hognes D.M., DeLong Y.M., Forney C.F., Prance R.K. Improving the thiobarbituric acid reactive substrates assay for estimating lipid peroxidation in plant tissue containing anthocyanin and other interfering compound. *Planta*. 1977. Vol. 207. P. 604–611.

Husted S., Mattsson M., Hebborn C. A critical experimental evaluation of methods for determination of NH₄⁺ in plant tissue, xylem sap and apoplast acid. *Physiologia Plantarum*. 2000. Vol. 109. P. 167–179. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2000.100209.x>.

Igamberdiev A.U., Bykova N.V. Role of organic acids in the integration of cellular redox metabolism of redox signaling in photosynthetic tissues of higher plants. *Free Radical Biology and Medicine*. 2018. Vol. 122. P. 74–85. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.01.016>.

Jeng F., An Y., Zhang H., Zhang M. The effects of La(III) on the peroxidation of membrane lipids in wheat seedling leaves under osmotic stress. *Biological Trace Elementary Research*. 1999. Vol. 69. № 2. P. 141–150. <https://doi.org/10.0007/BF02783865>.

Kendziorek M., Paszkowski A., Zagdanska B. Differential regulation of alanine aminotransferase homologues by abiotic stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedling. *Plant Cell Rep*. 2012. Vol. 31. P. 1105–1117. <https://doi.org/10.1007/s00299-012-1231-2>.

Lancien M., Gadal P., Hodges M. Enzyme redundancy and the importance 2-oxoglutarate in higher plants ammonium assimilation. *Plant Physiological*. 2018. Vol. 123. P. 817–824.

López-Bucio J., Nieto-Jacobo M.F., Ramirez-Rodriguez V.V. Organic acids metabolism in plants: from adaptive physiology to transgenic varieties for cultivation in extreme soils. *Plant Science*. 2001. Vol. 6. № 1. P. 1–13. <https://doi.org/10.1016/S0168-9452/00/00347-2>.

Louis H., Maitera O.N., Boro G., Barminas J.T. Determination of total phenolic content and some selected metals in extracts of *Moringa oleifera*, *Cassia tora*, *Ocinum gratissimum*, *Vernolia baldwinii* and *Telfairia occidentalis* plant leaves. *World News of Natural Sciences*. 2017. Vol. 11. P. 11–18.

Liu Dandan, Wang Kang, Xue Xiaoran, Wen Qiang, Qin Shiwen, Suo Yukai, Liang Mingzhi. The effect of different processing methods on the levels of biogenic amines in Zijuan Tea. *Food*. 2022. Vol. 11. № 9. P. 1260–1274. <https://doi.org/10.3390/foods11091260>.

Maciaga M., Czkop M., Paszkowski A. Biochemical characterization of aspartate aminotransferase allozymes from common wheat. *Central European Biological*. 2013. Vol. 2. № 12. P. 1183–1193. <https://doi.org/10.2478/s11535-013-0240-7.24>.

Naczka M., Shahidi F. Phenolic in cereals, fruits and vegetables: occurrence, extraction and analysis. *Journal of Pharmacology Biomedical Analyses*. 2006. Vol. 41. № 5. P. 1523–1542.

Reitman S.A., Frenkel S. Colorimetric methods for the determination of serum glutamic oxalactic and glutamic pyruvic transaminases. *American Journal Clinical Pathology*. 1966. Vol. 28. № 1. P. 56–63.

Shapiro B.S., Stadtman E.R. The regulation of glutamine synthesis in microorganisms. *Annual Review Microbiology*. 1970. Vol. 24. P. 504–522.

Slinkard K., Singleton V.L. Total phenol analyses: automation and comparison with manual methods. *American Journal Enol. Viticult.* 1977. Vol. 28. P. 49–55.

Takeo S. Metabolism of methylamine in the Tea plants (*Thea sinensis* L.). *Biochemical Journal*. 1973. Vol. 132. P. 753–763.

Vogt T. Phenylpropanoid biosynthesis. *Journal of Molecule Plants*. 2018. Vol. 3. № 1. P. 2–20.

Yan L., Longyu H., Gungliang Z., Qingmei L., Zeping J. Mechanism and application of germanium in plant growth. 2015. Vol. 23. № 8. P. 931–937. <https://doi.org/10.13390/j.cnki.cjea.150314>.

Yang H., Dong Y., Li M., Jin W., Zhang Y., Fu C. Regulation mechanism of chlorogenic acid accumulation during the floral organ development of *Lonicera confusa*. *International Journal of Agricultural Biology*. 2016. Vol. 18. P. 509–514. <https://doi.org/10.17957/ijAB/15.0116>.

Ye J.Y., Tian W.H., Jin C.W. Nitrogen in plants: from nutrition to the modulation of abiotic stress adaptation. *Stress Biology*. 2022. Vol. 2. № 4. P. 518–527.

Xiao C., Fang Y., Wang S., He K. The alleviation of ammonium toxicity in plants. *J. Integrative Plant Biol.* 2023. Vol. 65. P. 1362–1368. <https://doi.org/10.1111/jipb.13467>.

References

Prymak, I.D. (2020). *Zemlerovstvo: pidrychnik [Agriculture: study guide]*. Kiev : Centre naukovoï literatury. 578 p. [in Ukrainian].

Kaminskiy, V.F., Sayko, V.F., & Syshko, M.V. (2017). *Naukovi efekty vikorystannia vurobnichich resyrsiv u riznych modeliach tehnologiy vikorystannia zernovich kultur: monographia [Effects of the use of production resources under different models of grain crops, technologies of use: monograph]*. Kiev : Vinichenko. 580 p. [in Ukrainian].

Kosinov, M.V., & Kaplunenko, V.H. (2009). Pat. 49050 Ukraina MPK 2009, S07S 51-41, V82V3/000. Sposib Kaplunenka – Kosinova otrymannia karboksylativ z vykorystanniam nanotekhnolohii [Stalemate. 49050 Ukraine IPC 2009, C07C 51-41, B82B3/000. Kaplunenko's method – Kosinov production of carboxylates using nanotechnology]. Opubl. 12.04.2019, Biul. № 7 [in Ukrainian].

Panfilova, A.V. (2023). *Narostannia nadzemnoi masy ta vrozhaynosti zerna pshenutsi ozimoi v umovach pivdennoho stepy Ukrainu [The growth of the above-ground mass and formation of the yield of winter wheat in the conditions of the southern steppe of Ukraine]*. *Ahrarni innovatsii [Agricultural innovations]*, 17, 107–112. <https://doi.org/10.32848/agra.innov.2023.17> [in Ukrainian].

Prisyadskiy, Yu.G. (2016). *Photosintes: metoduchniy posibnik [Photosynthesis: methodical giude]*. Vinnitsa : DoNY. 68 p. [in Ukrainian].

Atramentova, L.O., & Utevskaia O.M. (2014). *Statistika dlia biologiv: navchalnyy posibnik [Statistics for biologists: study guide]*. Kharkiv: Vydavnistvo «NTMT». 331 p. [in Ukrainian].

Babenko, L.M., Smirnov, O.E., Romanenko, K.O., Trunova, O.K., & Kosakivska, I.V. (2019). Phenolic compounds in plants: biogenesis and functions. *Biochemical Journal*, Vol. 91, № 3, 5–18. <https://doi.org/10.15407/ubj91.03.005> [in English].

Barash, I., Sadon, T., & Mor, H. (1973). Induction a specific isoenzyme of glutamate dehydrogenase by ammonia in oat leaves. *Nature New Biology*, 244, 150–152. <https://doi.org/10.1038/newbio24415a0> [in English].

- Carbajal-Vázquez, N.H., Gómez-Merino, F.C., Alcántar-González, E.G. (2022). Titanium increases the antioxidant activity and macronutrient concentration in tomato seedling exposed to salinity in hydroponics. *Plants*, Vol. 11, № 8, 1036–1042. <https://doi.org/10.3390/plants11081036> [in English].
- Dao, O., Kuhnet, F., Weber, A.P.M., Peltier, G., & Li-Beisson, Y. (2022). Physiological functions of malate shuttles in plant and aldae. *Trend in Plant Science*, Vol. 27, I, 5, 488–501. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.11.007.1> [in English].
- Del Rio, L.A., Sandalino, L.M., & Corpas, F.J. (2018). Reactive oxygen species and reactive nitrogen species in leaves. Production, scavenging, and role in cell signaling. *Plant Physiol*, 241, 330–335 [in English].
- Evans, J.R. (2019). The nitrogen cost of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 10, 7–15. <https://doi.org/10.1093/jeb/ery366> [in English].
- Feng, H., Fan, X., Miller, A.J., & Xu, G. (2020). Plant nitrogen uptake and assimilation: regulation of cellular pH homeostasis. *Journal of Experimental Botany*, 71, 4386–4392 [in English].
- Garbowska, A., & Kwinta, J., (2012). Bielawski, W. Glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in triticale seeds: molecular cloning and genes expression. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34, 2393–2406. <https://doi.org/10.007/s11738-012-1085-9> [in English].
- Grzanka, M., Smoleń, S., & Kovačik, P. (2020). Effect of vanadium on the uptake and distribution of organic and inorganic forms of iodine in sweetcorn plants during early-stage development. *Agronomy*, Vol. 10, № 11, 1666–1674 [in English].
- Hognes, D.M., DeLong Y.M., Forney, C.F., & Prance, R.K. (1977). Improving the thiobarbituric acid reactive substrates assay for estimating lipid peroxidation in plant tissue containing anthocyanin and other interfering compound. *Planta*, 207, 604–611 [in English].
- Husted, S., Mattsson, M., & Hebborn, C. (2000). A critical experimental evaluation of methods for determination of NH_4^+ in plant tissue, xylem sap and apoplast acid. *Physiologia Plantarum*, 109, 167–179. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2000.100209.x> [in English].
- Igamberdiev, A.U., & Bykova, N.V. (2018). Role of organic acids in the integration of cellular redox metabolism of redox signaling in photosynthetic tissues of higher plants. *Free Radical of Biology and Medicine*, 122, 74–85. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.01.016> [in English].
- Jeng, F., An, Y., Zhang, H., & Zhang, M. (1999). The effects of La(III) on the peroxidation of membrane lipids in wheat seedling leaves under osmotic stress. *Biological Trace Elementary Research*, Vol. 69, № 2, 141–150. <https://doi.org/10.0007/BF02783865> [in English].
- Kendziorek, M., Paszkowski, A., & Zagdanska, B. (2012). Differential regulation of alanine aminotransferase homologues by abiotic stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedling. *Plant Cell Rep*, 31, 1105–1117. <https://doi.org/10.1007/s00299-012-1231-2> [in English].
- Lancien, M., Gadal, P., & Hodges, M. (2018). Enzyme redundancy and the importance 2-oxoglutarate in higher plants ammonium assimilation. *Plant Physiological*, 123, 817–824 [in English].
- López-Bucio, J., Nieto-Jacobo, M.F., & Ramirez-Rodrigues, V.V. (2001). Organic acids metabolism in plants: from adaptive physiology to transgenic varieties for cultivation in extreme soils. *Plant Science*, Vol. 6, № 1, 1–13. <https://doi.org/10.1016/S0168-9452/00/00347-2> [in English].
- Louis, H., Maitera, O.N., Boro, G., & Barminas, J.T. (2017). Determination of total phenolic content and some selected metals in extracts of *Moringa oleifera*, *Cassia tora*, *Ocinum gratissimum*, *Vernolia baldwinii* and *Telfairia occidentalis* plant leaves. *World News of Natural Sciences*, 11, 11–18 [in English].
- Liu, Dandan, Wang, Kang, Xue, Xiaoran, Wen, Qiang, Qin, Shiwen, Suo, Yukai, & Liang, Mingzhi. (2022). The effect of different processing methods on the levels of biogenic amines in Zijuan Tea. *Food*, Vol. 11, № 9, 1260–1274. <https://doi.org/10.3390/foods11091260> [in English].
- Maciaga, M., Czkop, M., & Paszkowski, A. (2013). Biochemical characterization of aspartate aminotransferase allozymes from common wheat. *Central European Biological*, Vol. 2, № 12, 1183–1193. <https://doi.org/10.2478/s11535-013-0240-7.24> [in English].
- Naczka, M., & Shahidi, F. (2006). Phenolic in cereals, fruits and vegetables: occurrence, extraction and analysis. *Journal of Pharmacology Biomedical Analyses*, Vol. 41, № 5, 1523–1542 [in English].
- Reitman, S.A., & Frenkel, S. (1966). Colorimetric methods for the determination of serum glutamic oxalacetic and glutamic pyruvic transaminases. *American Journal Clinical Pathology*, Vol. 28, № 1, 56–63 [in English].
- Shapiro, B.S., & Stadtman, E.R. (1970). The regulation of glutamine synthesis in microorganisms. *Annual Review Microbiology*, 24, 504–522 [in English].

- Slinkard, K., & Singleton, V.L. (1977). Total phenol analyses: automation and comparison with manual methods. *American Journal Enol. Viticult*, 28, 49–55.
- Takeo, S. (1973). Metabolism of methylamine in the Tea plants (*Thea sinensis L.*). *Biochemical Journal*, 132, 753–763 [in English].
- Vogt, T. (2018). Phenylpropanoid biosynthesis. *Journal of Molecule Plant*, Vol. 3, № 1, 2–20 [in English].
- Yan, L., Longyu, H., Gungliang, Z., Qingmei, L., & Zeping, J. (2015). Mechanism and application of germanium in plant growth. Vol. 23, № 8, 931–937. Doi 10.13390/j.cnki.cjea.150314 [in English].
- Yang, H., Dong, Y., Li, M., Jin, W., Zhang, Y., & Fu, C. (2006). Regulation mechanism of chlorogenic acid accumulation during the floral organ development of *Lonicera confuse*. *International Journal of Agricultural Biology*, 18, 509–514. <https://doi.org/10.17957/IjAB/15.0116> [in English].
- Ye, J.Y., Tian, W.H., & Jin, C.W. (2022). Nitrogen in plants: from nutrition to the modulation of abiotic stress adaptation. *Stress Biology*, Vol. 2, № 4, 518–527 [in English].
- Xiao, C., Fang, Y., Wang, S., & He, K. (2023) The alleviation of ammonium toxicity in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, Vol. 65, 1362–1368. <https://doi.org/10.1111/jipb.13467> [in English].

Отримано: 24.07.2024
Прийнято: 10.09.2024