

## ОРГАНИЧЕСКИЕ КИСЛОТЫ В КАЧЕСТВЕ СТИМУЛЯТОРОВ РОСТА РАСТЕНИЙ

© Ганбарова Фатьмаханум Давуд гызы (а), Мамедбейли Эльдар Гусейнгулу оглу (б)

(а) Лаборатория «Синтез и технология биологически активных химических соединений» ИНХП МНО Азербайджана, докторант, научный сотрудник, [fatime-quliyeva-78@mail.ru](mailto:fatime-quliyeva-78@mail.ru), Баку

(б) Лаборатория «Изучение антимикробных свойств и биоповреждений» ИНХП МНО Азербайджана, заведующий, доктор химических наук, [eldar\\_mammadbeyli@mail.ru](mailto:eldar_mammadbeyli@mail.ru), Баку

**Аннотация.** Органические кислоты играют весьма важную роль в процессе жизнедеятельности растительных организмов. Они выполняют ряд важнейших функций в растительных организмах. В представленной работе нами рассмотрены результаты исследований в области изучения роли органических кислот в развитии растений, их функции и влияние на урожайность сельскохозяйственных культур. Показана роль высокомолекулярных и низкомолекулярных органических кислот в процессах метаболизма растений.

**Ключевые слова:** органические кислоты, метаболизм растений, регуляторы роста, стимулирующие вещества, урожайность, стрессы растений.

## ORGANIC ACIDS AS PLANT GROWTH STIMULATORS

© Qambarova Fatimaxanum Davud (a), Mammadbayli Eldar Huseynqulu (b)

(a) Doctoral student & scientific reearcher of laboratory "Synthesis and technology of biologically active chemical compounds" Institute of Petrochemical Processes, [fatime-quliyeva-78@mail.ru](mailto:fatime-quliyeva-78@mail.ru), Baku

(b) Doctor of chem. sciences, head. lab. "Study of antimicrobial properties and biodamages" Institute of Petrochemical Processe, [eldar\\_mammadbeyli@mail.ru](mailto:eldar_mammadbeyli@mail.ru), Baku

**Abstract.** Organic acids play a very important role in the life processes of plant organisms. They perform a number of important functions in plant organisms. In the presented work, we reviewed the results of research in the field of studying the role of organic acids in plant development, their functions and impact on crop yields. The role of high-molecular and low-molecular organic acids in plant metabolic processes is shown.

**Key words:** organic acids, plant metabolism, growth regulators, stimulants, productivity, plant stress.

Органические кислоты (ОА) играют центральную роль в клеточном метаболизме [1]. Многие реакции растений на стресс включают выделение ОА на границе раздела корней и почвы, что может улучшить поглощение почвенных минералов и устойчивость к токсичным металлам. Низкомолекулярные ОА из-за своей простой структуры широко изучены [2]. В этой работе авторы обсуждают традиционные роли ОА и некоторые новые роли в устойчивости растений к стрессу. ОА более универсальны в своей роли в устойчивости растений к стрессу и являются более эффективными хелатирующими агентами, чем другие кислоты, такие как аминокислоты. Экссудация корневого ОА играет важную роль в секвестрации углерода почвой. Эти функции являются ключевыми процессами в борьбе с изменением климата и содействии более устойчивому производству продуктов питания. Авторы работы кратко рассмотрели механизмы усиления биосинтеза, секреции и регуляции этих активностей при различных стрессах, а также описали трансгенные подходы, направленные на усиление продукции и секреции ОА. Постоянной темой ОА в биологии растений является их роль как «кислот», изменяющих pH, как «хелаторов», связывающих металлы, или как «источников углерода» для микробов. Авторами установлено, что эти многочисленные функции являются ключевыми факторами для понимания важной роли этих молекул в биологии стресса растений. Наконец, авторы обсуждают, как можно использовать функции ОА в ответах растений на стресс.

В работе [3] сообщается, что *Melastoma Malabathricum L.* (меластома) — древесное растение, накапливающее алюминий, произрастающее в тропиках Юго-Восточной Азии на кислых почвах с высоким содержанием алюминия (Al) и низким содержанием питательных веществ. Поскольку оксалат служит лигандом накопления Al в листьях меластомы, а цитрат — лигандом, связанным с транслокацией Al из корней в побеги, авторы работы исследовали роль органических кислот в адаптации меластомы к росту на этих почвах. Фосфорное голодание увеличивает концентрацию оксалатов в ризосфере, позволяя меластоме растворять нерастворимый фосфат алюминия в ризосфере. Повышенная доступность P и Al в ризосфере способствовала росту. В соке ксилемы концентрация цитрата увеличивалась с увеличением концентрации Al. Напротив, концентрации малата, сукцината и альфа-кетоглутарата в соке ксилемы уменьшались с увеличением концентрации Al, что позволяет предположить, что обработка Al повлияла на ферменты цикла трикарбоновых кислот.

Большие экономические затраты и воздействие на окружающую среду лечения хелатами железа привели к поиску альтернативных методов и соединений для борьбы с хлорозом, вызванным дефицитом железа (Fe). Растения клубники (*Fragaria x ananassa*) выращивали в питательном растворе Хогланда в теплице с двумя уровнями Fe: 0 и 10 мкМ Fe(III)-EDDHA [4]. Через 20 дней у растений, растущих без Fe, в молодых листьях проявлялись типичные симптомы железодефицитного хлороза. Затем адаксиальную и абаксиальную стороны одного зрелого или одного молодого листа каждого растения обрабатывали 10 мМ яблочной (МА), лимонной (СА) или янтарной (СА) кислотами. За две недели было подано восемь заявок. В конце эксперимента из вновь появившихся (поэтому необработанных), молодых и зрелых листьев были взяты образцы для анализа питания и метаболизма, чтобы оценить эффективность лечения. За резеленением листьев следили с помощью аппарата SPAD-502, а активность хелат-редуктазы железа (FCR) измеряли с помощью кончиков корней. Дефицит железа отрицательно влиял на биомассу и хлорофилл листьев, но не увеличивал активность FCR. Применение янтарной кислоты смягчило снижение хлорофилла,

наблюдаемое при других обработках, а также изменился общий баланс питания растения. Концентрации двух производных хинной кислоты повышались при дефиците железа и снижались у растений, обработанных янтарной кислотой, поэтому они предложены в качестве маркеров железистого стресса. Данные показывают, что обработка листьев карбоксилатами может в некоторых случаях быть экологически чистой альтернативой хелатам Fe(III). Также обсуждается важность путей мобилизации Fe при разработке новых удобрений.

Отмечается [5], что растения, подвергшиеся стрессу, накапливают пролин и другие аминокислоты. Роль накопленных аминокислот в растениях варьируется от действия в качестве осмолита, регуляции транспорта ионов, модуляции открытия устьиц и детоксикации тяжелых металлов. Аминокислоты также влияют на синтез и активность некоторых ферментов, экспрессию генов и окислительно-восстановительный гомеостаз. Эти роли, которые играют аминокислоты, были критически изучены и рассмотрены в данной работе.

В последние десятилетия важность аминокислот в развитии растений и защите от стресса становится все более очевидной, вызывая растущий интерес к фундаментальной и прикладной науке о растениях [6]. В этой работе авторы представляют новые результаты исследований аминокислот и предлагают как можно более современную картину современных знаний об этом увлекательном аспекте физиологии растений. Помимо того, что они являются строительными блоками для синтеза белка, многие аминокислоты, в том числе некоторые, не участвующие в синтезе белка, играют активную роль в развитии растений и участвуют в реакции растения на стрессы окружающей среды. Кроме того, аминокислоты служат предшественниками многих первичных и вторичных метаболитов и играют ключевую роль в питании человека либо в качестве источниканутрицевтических соединений, либо в качестве незаменимых пищевых компонентов. Действительно, девять из двадцати одной протеиногенной аминокислоты не могут синтезироваться у животных, включая человека, а три и более других не синтезируются в достаточных количествах для удовлетворения метаболических потребностей. Эти питательно незаменимые аминокислоты должны поступать из рациона, и наибольшая их доля поступает из растений. В отличие от человека и животных, растения сами синтезируют всю двадцать одну протеиногенную аминокислоту.

Целью работы [7] было выяснить, влияет ли взаимодействие растений и бактерий на секрецию органических кислот обоими организмами, а также оценить, увеличивает ли продукция ИУК бактерией секрецию органических кислот корневыми экссудатами, и если стресс, вызванный низкой доступностью фосфора (P) влияет на выработку органических кислот бактериями, корнями или корневыми экссудатами в присутствии бактериальных культур. С этой целью в качестве биологической модели авторы использовали растения тополя и один штамм *Burkholderia multivorans*, способный солюбилизовать P. Для измерения органических кислот использовали высокоэффективную жидкостную хроматографию. Для изучения интерактивных эффектов были проведены тесты, индуктивное воздействие экзогенной индол-3-уксусной кислоты (ИУК) на секрецию органических кислот, факторный эксперимент 2×4×2 и способность органических кислот солюбилизовать трикальцийфосфат. Результаты показали, что после взаимодействия *B. multivorans* WS-FJ9 с корневой системой тополя ключевой движущей силой растворения фосфатов была глюко-

новая кислота (ГК), которая вырабатывалась тремя способами: (1) секретировалась корневой системой в присутствии ИУК, продуцируемый *B. multivorans* WS-FJ9; (2) секретированный *B. multivorans* WS-FJ9; и (3) секретированная корневой системой тополя при наличии фосфорного стресса. Когда фосфорный стресс отсутствовал, ГА вырабатывался, как указано в (1) и (2) выше. Эти результаты продемонстрировали, что инокуляция *B. multivorans* WS-FJ9 в корневую систему тополя может увеличить количество секреции ГК, и подразумевают, что взаимодействие между *B. multivorans* WS-FJ9 и корневой системой тополя может способствовать увеличению доступной фракции фосфора для растения тополя.

Был проведен эксперимент для изучения выживаемости растений, способствующих росту исследуемых ризобактерий PGPR (*Rhizobium leguminosarum* и *Paenibacillus Polymyxa*) в условиях солевого стресса, чтобы обеспечить их эффективность в засоленной почве при использовании в качестве инокулянтов PGPR [8]. Данные полученных результатов выявили первоначальный скрининг путем выявления на средах с различными концентрациями соли. (0,3, 0,6, 0,9, 1,2 и 1,5 М NaCl), в которых указано, что *R. leguminosarum* и *P. Polymyxa* были способны расти при всех концентрациях NaCl с разными логарифмическими числами. Однако рост был снижается по мере увеличения концентрации NaCl. Кроме того, данные показали, что как *R. leguminosarum*, так и *P. Polymyxa* удается солибилизировать фосфор и производить ИУК при концентрации NaCl 0,3. и 1,5 М NaCl. Однако *P. Polymyxa* проявляет самую высокую способность к солибилизации фосфора при различных концентрациях соли. Данные также выявили возможность тестирования PGPR при производстве HCN и сидерофоры при разных концентрациях NaCl, в которых оба PGPR обладают способностью продуцировать HCN и сидерофоры в концентрации 0,3 и 1,5 М NaCl, однако *P. Polymyxa* превосходил по продукции HCN и сидерофор. Полевой эксперимент был проведен в Сахл Эль-Хусиния, провинция Эль-Шаркия. (Египет) во время зимнего вегетационного сезона 2018/2019 года для изучения влияния PGPR (*P. leguminosarum* и *P. polymyxa*) инокулянты и внекорневые подкормки органических кислот (гуминовые и аскорбиновые кислоты) на рост и продуктивность пшеницы в условиях солевого стресса. Эксперимент был заложен в рандомизированный дизайн полного блока (RCBD). Результаты показали, что лучшим лечением было обработка смесью (AsA+ГА+смесь ПГПР), при которой наблюдается высокий биологический выход, который увеличился на 43,00%, урожайность зерна на 43,11% и привела к увеличению массы 1000 зерен на 35,19%. Кроме того, химические компоненты, такие как (антиоксидантная активность, фенольные компоненты и поглощение NPK) пшеницы, дали наиболее значимое значение при обработке (AsA +HA+ смесь PGPR). Данные этого исследования показывают, что все обработки играют важную роль в снижении солевого стресса пшеницы и других растений за счет их положительного влияния на биохимический состав растения.

Показано [9], что в мясистых плодах органические кислоты являются основным источником фруктовой кислотности и играют важную роль в регулировании осмотического давления, гомеостаза pH, стрессоустойчивости и качества плодов. Транспорт органических кислот из цитозоля в вакуоль и их хранение — сложные процессы. Большое количество транспортеров переносят органические кислоты из цитозоля в вакуоль при помощи различных протонных насосов и ферментов. Однако еще многое предстоит изучить в отношении

механизма вакуольного транспорта органических кислот, а также участвующих в нем веществ и их ассоциации. В этом обзоре недавние достижения в механизме вакуолярного транспорта органических кислот в растениях обобщены с точки зрения транспортеров, каналов, протонных насосов и вышестоящих регуляторов, чтобы лучше понять сложные регуляторные сети, участвующие в образовании фруктовых кислот.

В работе [10] отмечается, что дефицит фосфора является основным препятствием для растениеводства из-за быстрого связывания внесенного фосфора в фиксированные формы, недоступные растениям. Микробная солюбилизация неорганических фосфатов объясняется главным образом выработкой органических кислот. Фосфаторастворимые микроорганизмы усиливают рост растений в условиях плохой доступности фосфора за счет растворения нерастворимых фосфатов в почве. В данной статье описано образование органических кислот при солюбилизации неорганических фосфатов и влияние на рост растений в зависимости от солюбилизации фосфатов флуоресцентными *Pseudomonas*. Девятнадцать фосфатсолюбилизующих флуоресцентных штаммов *Pseudomonas P. fluorescens*, *P. poae*, *P. tributionis* и *Pseudomonas spp.* продуцировали глюконовую кислоту, щавелевую кислоту, 2-кетоглюконовую кислоту, молочную кислоту, янтарную кислоту, муравьиную кислоту, лимонную кислоту и яблочную кислоту в фильтратах культуры во время солюбилизации трикальцийфосфата, каменного фосфата Муссури, каменного фосфата Удайпура и каменного фосфата Северной Каролины. Штаммы количественно и качественно различались по продукции органических кислот при солюбилизации фосфатных субстратов. Кластерный анализ, основанный на профилировании органических кислот, выявил межвидовые и внутривидовые различия в органических кислотах, продуцируемых штаммами *Pseudomonas*. Обработки фосфатолюбилизующими бактериями *P. tributionis* ВИНВ 745, *P. tributionis* ВИНВ 747, *Pseudomonas sp.* ВИНВ 756 и *P. poae* ВИНВ 808 приводили к значительно более высокому или статистически близкому к номинальному росту и общему содержанию N, P и K по сравнению с однократной обработкой кукурузы суперфосфатом. Эти обработки также существенно повлияли на pH, органическое вещество и содержание N, P и K в почве. Результаты показали, что продукция органических кислот штаммами *Pseudomonas* не зависит от их генетического родства, и каждый штамм обладает собственной способностью продуцировать органические кислоты во время солюбилизации неорганических фосфатов. Значительные различия в стимуляции роста растений эффективными фосфатолюбилизующими штаммами *Pseudomonas* указывают на необходимость отбора потенциальных штаммов в экспериментах по стимуляции роста растений в сочетании с различными фосфатными субстратами для их целевого применения в качестве биоинокулянтов.

Успешная колонизация ризобактерий, способствующих росту растений (PGPR), в ризосфере является начальным и обязательным шагом в защите растений от почвенных патогенов [11]. Следовательно, необходимо оценить роль корневых экссудатов в колонизации PGPR. Экссудаты корней банана были проанализированы с помощью жидкостной хроматографии высокого давления (ВЭЖХ), которая показала, что экссудаты содержат несколько органических кислот (ОА), включая щавелевую, яблочную и фумаровую кислоту. Хемотаксический ответ и образование биопленок *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6 исследовали в ответ на ОА, обнаруженные в экссудатах корней бананов. Кроме того, уровни транскрипции генов, участвующих в формировании биопленок, *uqxM* и *epsD*, были оценены в ответ на

ОА с помощью количественной полимеразной цепной реакции с обратной транскриптазой (qRT-PCR). Результаты показали, что корневые экссудаты, содержащие ОА, индуцируют как хемотаксис, так и образование биопленок в NJN-6. Фактически, самый сильный ответ хемотаксиса и биопленки был обнаружен при применении 50 мкМ ОА. Более конкретно, яблочная кислота показала наибольший хемотаксический ответ, тогда как фумаровая кислота значительно индуцировала образование биопленок на 20,7-27,3% и, следовательно, экспрессию генов, образующих биопленки. Результаты показали, что экссудаты корней банана, в частности высвобождаемые ОА, играют решающую роль в привлечении и инициации колонизации PGPR на корнях хозяина.

Ключевая роль фитогормонов в развитии и созревании плодов считается общепризнанной в биологии растений [12]. Возможно, менее известным является растущее количество данных, свидетельствующих о том, что органические кислоты играют ключевую функцию в развитии растений и, в частности, в развитии и созревании плодов. В этой работе авторы критически рассматривают связь между органическими кислотами и развитием как климактерических, так и неклимактерических плодов. Анализируя метаболический состав разных плодов на протяжении их онтогенетического пути, мы заметили, что содержание органических кислот на ранних стадиях развития плодов напрямую связано с обеспечением субстратами дыхательных процессов. Хотя в целом во время развития плодов можно обнаружить различные виды органических кислот, похоже, что цитрат и малат играют важную роль в этом процессе, поскольку они накапливаются в широком спектре климактерических и неклимактерических плодов. Авторы также подчеркивают функциональное значение изменений в профиле органических кислот во фруктах вследствие манипуляций с специфичными для фруктов генами или использования специфичных для фруктов промоторов. Несмотря на сложность колебаний содержания органических кислот во время развития и созревания плодов, авторы расширяют наше понимание важности органических кислот для метаболизма фруктов и необходимости дальнейшего стимулирования будущих исследований. Авторы предполагают, что разработка метаболизма органических кислот может улучшить как качественные, так и количественные характеристики плодов сельскохозяйственных культур.

Установлено, что секреция органических кислот ризосферными микроорганизмами является одним из механизмов растворения фосфора (P), присоединенного к нерастворимым минеральным соединениям в почве [13]. Это действие является важной биотехнологической альтернативой, особенно в тех почвах, где происходит высокая фиксация этого питательного вещества, что очень распространено в тропиках. В этом исследовании оценивалась способность пяти бактериальных и пяти грибковых изолятов из почвы *Turic Melanudands* продуцировать органические кислоты и генерировать доступный фосфор из нерастворимых источников фосфора. Учитывая эти опасения, выбранные микроорганизмы были реплицированы в течение 7 дней в жидкой среде Пиковской (ПВК), модифицированной источниками трикальцийфосфата (P-Ca), фосфата алюминия (P-Al) и фосфата железа (P-Fe). Результаты показали, что наличие фосфора в среде положительно коррелирует с продукцией органических кислот в каждом из используемых источников (P-Ca (0,63), P-Al (0,67) и P-Fe (0,63)). В свою очередь, химическое Na развитие исследованных микроорганизмов влияли процессы, связанные с солюбилизацией фосфатов (например, наличие каль-

ция). Как грибы, так и бактерии различались по способности к продукции и типу метаболизируемых органических кислот, наиболее часто встречающимися были лимонная и глюконовая кислоты.

На рост и развитие растений влияют многие факторы окружающей среды. Среди них более разрушительными являются абиотические факторы, такие как засуха и засоление; и несет ответственность за мировые потери урожая. Эти стрессы также ответственны за ряд биохимических и физиологических изменений в растениях [14]. В ходе метаболомного профилирования было подтверждено, что сахара, аминокислоты, амины и органические кислоты накапливаются у разных видов растений в условиях абиотического стресса. У большинства видов растений сахара считаются основным фактором, способствующим осмотической регуляции. Растворимые сахара очень важны в различных метаболических процессах, служат сигналом для регулирования экспрессии различных генов, которые участвуют в фотосинтезе, синтезе осмолитов и метаболизме сахарозы. Было высказано предположение, что накопление аминокислот способствует устойчивости растений к стрессу; путем содействия детоксикации активных форм кислорода, регулированию pH и осмотической корректировке. Среди всех органических кислот, особенно янтарной, яблочная и галактуроновая кислоты усиливают реакцию растений на длительный стресс засухи. Амфотерные четвертичные амины, такие как глицин-бетаин, регулируют водный баланс между растительной клеткой и окружающей средой, стабилизируя структуру и активность макромолекул. Метаболомный анализ сахаров, аминокислот и органических кислот является важным инструментом для корреляции метаболических изменений с реакциями растений. Целью этого обзора является изучение того, как сахара, аминокислоты и органические кислоты помогают растениям в суровых условиях окружающей среды и смягчают неблагоприятные последствия абиотического стресса.

Исследование [15] было сосредоточено на влиянии регуляторов роста растений (РГР) бензиладенина (БА) и нафталинуксусной кислоты (НАА) на выработку летучих органических соединений (ЛОС) из цветков двух современных сортов роз: *Чайно-гибридной* и *Флорибунды*. Испытанию подверглись 36 растений чайно-гибридных растений и флорибунды. Бензиладенин и нафталинуксусную кислоту применяли в дозах 0, 100 и 200 мг/л для обоих сортов роз. Газовая хроматография в сочетании с пламенно-ионизационным детектором и масс-спектрометрией использовалась для анализа и идентификации летучих органических соединений в цветах. Трехфазное волокно дивинилбензол/карбоксен/полидиметилсилоксан размером 50/30 мкм использовалось для улавливания ЛОС на 2, 4 и 8 неделе, а 4-я неделя была выбрана, поскольку она имела наибольшую площадь пика. Всего после обработки обоих сортов роз БА и НАА обнаружено 81 и 76 ЛОС соответственно. Кроме того, в обоих сортах роз было выявлено 20 соединений, которые имели значительные различия при различных обработках. Большая часть ЛОС была экстрагирована после применения 200 мг (БА и НАА)/л препарата, а также четырех важных соединений: цис-муурола-4(141)5-диена, у-кандинена, у-мууролена и пренилацетата. значительно увеличилась по сравнению с контролем. Эти соединения являются коммерчески важными ароматическими химикатами. В этом исследовании использовался быстрый метод ТФМЭ без растворителей, чтобы показать, что обработка БА и НАА может привести к значительному образованию

летучих органических соединений в цветах двух сортов роз, повышая ароматическую ценность цветов. Этот метод потенциально может быть применен к другим ценным видам ароматических цветочных растений.

Органические кислоты не только выступают в качестве промежуточных продуктов в метаболизме углерода, но также играют ключевую роль в адаптации растений к дефициту питательных веществ и металлическому стрессу, а также во взаимодействиях растение-микроб на границе раздела корней и почвы [16]. С точки зрения питания растений в статье рассмотрены достижения исследований по образованию и физиологии органических кислот в растениях, их роли в азотистом обмене, усвоении фосфора и железа, толерантности к алюминию и экологии почвы. Также были обсуждены новые открытия в области мембранного транспорта органических кислот и биотехнологических манипуляций с органическими кислотами на трансгенной модели. Эти новые перспективы метаболизма органических кислот и потенциального манипулирования ими могут дать возможность понять фундаментальные аспекты физиологии растений и привести к новым стратегиям получения сортов сельскохозяйственных культур, лучше адаптированных к стрессу окружающей среды и металлам.

В течение последних 20 лет все больше экспериментальных данных связывают метаболизм органических кислот с устойчивостью растений к стрессу окружающей среды [17]. Современные знания показывают, что органические кислоты действуют не только как промежуточные соединения в углеродном обмене, но и как ключевые компоненты в механизмах, которые некоторые растения используют для преодоления дефицита питательных веществ, устойчивости к металлам и взаимодействия растений и микробов, действующих на межфазном этапе корней и почвы. В этом обзоре авторы суммируют последние знания о физиологии и распространении органических кислот в растениях и их особой значимости в отношении восстановления нитратов, усвоения фосфора и железа, толерантности к алюминию и экологии почвы. Авторы также обсуждают новые результаты, касающиеся биотехнологических манипуляций с органическими кислотами в трансгенных моделях, начиная от клеточных культур и заканчивая целыми растениями. Этот новый взгляд на метаболизм органических кислот и его потенциальное манипулирование может стать способом понять фундаментальные аспекты физиологии растений и привести к новым стратегиям получения сортов сельскохозяйственных культур, лучше адаптированных к экологическому и минеральному стрессу.

Органические кислоты синтезируются в растениях в результате неполного окисления продуктов фотосинтеза и представляют собой запасенные пулы фиксированного углерода, накопленного за счет разных времен переходного периода превращения соединений углерода в метаболических путях. При повышении уровня окислительно-восстановительного потенциала в клетке, например, в условиях активного фотосинтеза, цикл трикарбоновых кислот (ТСА) в митохондриях трансформируется в неполный цикл, поставляющий цитрат для синтеза 2-оксоглутарата и глутамата (цитратный клапан), тогда как малат накапливается и участвует в окислительно-восстановительном балансе в разных клеточных компартментах (через малатный клапан). Это приводит к тому, что малат и цитрат часто являются наиболее накапливаемыми кислотами в растениях. Однако интенсивность реакций, связанных с превращением этих соединений, может вызывать преимущественное накопле-



ние других органических кислот, например, фумарата или изоцитрата, в более высоких концентрациях, чем малата и цитрата. Вторичные реакции, связанные с центральными путями метаболизма, в частности с циклом ТЦА, приводят к накоплению других органических кислот, образующихся из интермедиатов цикла. Они образуют дополнительные пулы фиксированного углерода и стабилизируют цикл ТСА. *Транс*-аконитат образуется из цитрата или *цис*-аконитата, накопление гидроксицитрата может быть связано с метаболизмом 2-оксоглутарата, а 4-гидрокси-2-оксоглутарат может образовываться из пирувата и глиоксилата. Глиоксилат, продукт гликолатоксидазы или изоцитратлиазы, может быть преобразован в оксалат. Малонат накапливается в высоких концентрациях в бобовых растениях. Органические кислоты играют роль в растениях в обеспечении окислительно-восстановительного равновесия, поддержании ионных градиентов на мембранах и подкислении внеклеточной среды [18,19].

В наших исследованиях было изучено влияние нефтяных нафтеновых кислот, а также их солей и других функциональнозамещенных производных в качестве регуляторов роста растений. Показано, что эти соединения оказывают позитивное влияние на развитие и урожайность некоторых декоративных и пищевых культур.

Таким образом, представленный анализ результатов научных исследований показывает, что органические кислоты и их производные являются потенциальными регуляторами роста растений, играют очень важную роль в развитии и жизнедеятельности растений, выполняя самые различные функции.

#### ЛИТЕРАТУРА

- 1.Panchal P., Miller A.J., Giri J. Organic acids: versatile stress-response roles in plants // J. Exp. Bot. 2021. Vol. 72. N 11. Pp. 4038-4052
- 2.Khan E.A., Yadav S., Hamdino A. Chapter 13 - Role of low molecular organic acids in regulating physiological and molecular aspects of plants under abiotic stress // in book The Role of Growth Regulators and Phytohormones in Overcoming Environmental Stress. 2023. Pp. 289-315
- 3.Watanabe T., Osaki M. Role of organic acids in aluminum accumulation and plant growth in *Melastoma malabathricum* // Tree Physiol. 2002. Vol. 22. N 11. Pp. 785-792
- 4.Saavedra T., Gama F., Rodrigues M.A. Effects of foliar application of organic acids on strawberry plants // Plant Physiology and Biochemistry. 2022. Vol. 188. N 10. Pp. 12-20
- 5.Rai V.K. Role of Amino Acids in Plant Responses to Stresses // Biologiya Plantarum. 2002. Vol. 45. Pp. 481-487
- 6.Trovato M., Funck D., Forlani G. Editorial: Amino Acids in Plants: Regulation and Functions in Development and Stress Defense // Sec Plant Metabolism and Chemodiversity. 2021. Vol. 12. Pp. 311-318
- 7.Guan X-L., Wu X-Q., Jian R-Y. Characteristics of Organic Acid Secretion Associated with the Interaction between *Burkholderia multivorans* WS-FJ9 and Poplar Root System // Biomed. Res. Int. 2018. Vol. 31. Pp. 961-972
- 8.El-Sayed Y.S., Hagab R. Effect of Organic Acids and Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) on Biochemical Content and Productivity of Wheat under Saline Soil Conditions Soad // Middle East Journal of Agricultural Research. 2020. Vol. 9. N 2. Pp. 227-242

9. Huang X-Y., Wang C-K., Zhao Y-W. Mechanisms and regulation of organic acid accumulation in plant vacuoles // *Horticulture Research*. 2021. Vol. 8. N 1. Pp. 227-236
10. Vyas P., Gulati A. Organic acid production in vitro and plant growth promotion in maize under controlled environment by phosphate-solubilizing fluorescent *Pseudomonas* // *BMC Microbiol.* 2009. Vol. 22. N 9. Pp. 174-179
11. Yuan J., Zhang N., Huang Q. Organic acids from root exudates of banana help root colonization of PGPR strain *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6 // *Sci. Rep.* 2015. Vol. 24. N 5. Pp. 13438-13442
12. Batista-Silva W., Nascimento V., Medeiros D. Modifications in Organic Acid Profiles During Fruit Development and Ripening: Correlation or Causation? // *Front. Plant Sci.* 2018. Vol. 20. N 9. Pp. 1689-1695
13. Posso E., Prager M., Cisneros C. Organic acids production by rhizosphere microorganisms isolated from a Typic Melanudands and its effects on the inorganic phosphates solubilization // *Acta Agronomica*. 2017. Vol. 66. N 2. Pp. 33-42
14. Naeem Kh., Shahid A., Zandi P. Role of sugars, amino acids and organic acids in improving plant abiotic stress tolerance // *Pakistan Journal of Botany*. 2020. Vol. 52. N 2. Pp. 172-179
15. Ibrahim M., Agarwal M., Yang J. Plant Growth Regulators Improve the Production of Volatile Organic Compounds in Two Rose Varieties // *Plants (Basel)*. 2019. Vol. 8. N 2. Pp. 35-42
16. Wang J., Shen Q. Roles of organic acid metabolism in plant adaptation to nutrient deficiency and aluminum toxicity stress // *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*. 2006. Vol. 17. N 11. Pp. 2210-2216
17. Lopez-Bucio J., Nieto-Jacobo M.F., Ramirez-Rodriguez V. Organic acid metabolism in plants: from adaptive physiology to transgenic varieties for cultivation in extreme soils // *Plant Science*. 2000. Vol. 160. N 1. Pp. 1-13
18. Igamberdiyev A.U., Eprintsev A.T. Organic Acids: The Pools of Fixed Carbon Involved in Redox Regulation and Energy Balance in Higher Plants // *Plant Physiol.* 2016. Vol. 7. Pp. 72-78
19. Burris R.H. Organic acids in plant metabolism. // *Annual Review of Plant Physiology*. 1953. Vol. 4. Pp. 91-114

#### REFERENCES

1. Panchal P., Miller A.J., Giri J. Organic acids: versatile stress-response roles in plants // *J. Exp. Bot.* 2021. Vol. 72. N 11. Pp. 4038-4052
2. Khan E.A., Yadav S., Hamdino A. Chapter 13 - Role of low molecular organic acids in regulating physiological and molecular aspects of plants under abiotic stress // in book *The Role of Growth Regulators and Phytohormones in Overcoming Environmental Stress*. 2023. Pp. 289-315
3. Watanabe T., Osaki M. Role of organic acids in aluminum accumulation and plant growth in *Melastoma malabathricum* // *Tree Physiol.* 2002. Vol. 22. N 11. Pp. 785-792
4. Saavedra T., Gama F., Rodrigues M.A. Effects of foliar application of organic acids on strawberry plants // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2022. Vol. 188. N 10. Pp. 12-20

5. Rai V.K. Role of Amino Acids in Plant Responses to Stresses // *Biologiya Plantarum*. 2002. Vol. 45. Pp. 481-487
6. Trovato M., Funck D., Forlani G. Editorial: Amino Acids in Plants: Regulation and Functions in Development and Stress Defense // *Sec Plant Metabolism and Chemodiversity*. 2021. Vol. 12. Pp. 311-318
7. Guan X-L., Wu X-Q., Jian R-Y. Characteristics of Organic Acid Secretion Associated with the Interaction between *Burkholderia multivorans* WS-FJ9 and Poplar Root System // *Bio-med. Res. Int*. 2018. Vol. 31. Pp. 961-972
8. El-Sayed Y.S., Hagab R. Effect of Organic Acids and Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) on Biochemical Content and Productivity of Wheat under Saline Soil Conditions Soad // *Middle East Journal of Agricultural Research*. 2020. Vol. 9. N 2. Pp. 227-242
9. Huang X-Y., Wang C-K., Zhao Y-W. Mechanisms and regulation of organic acid accumulation in plant vacuoles // *Horticulture Research*. 2021. Vol. 8. N 1. Pp. 227-236
10. Vyas P., Gulati A. Organic acid production in vitro and plant growth promotion in maize under controlled environment by phosphate-solubilizing fluorescent *Pseudomonas* // *BMC Microbiol*. 2009. Vol. 22. N 9. Pp. 174-179
11. Yuan J., Zhang N., Huang Q. Organic acids from root exudates of banana help root colonization of PGPR strain *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6 // *Sci. Rep*. 2015. Vol. 24. N 5. Pp. 13438-13442
12. Batista-Silva W., Nascimento V., Medeiros D. Modifications in Organic Acid Profiles During Fruit Development and Ripening: Correlation or Causation? // *Front. Plant Sci*. 2018. Vol. 20. N 9. Pp. 1689-1695
13. Posso E., Prager M., Cisneros C. Organic acids production by rhizosphere microorganisms isolated from a Typic Melanudands and its effects on the inorganic phosphates solubilization // *Acta Agronomica*. 2017. Vol. 66. N 2. Pp. 33-42
14. Naeem Kh., Shahid A., Zandi P. Role of sugars, amino acids and organic acids in improving plant abiotic stress tolerance // *Pakistan Journal of Botany*. 2020. Vol. 52. N 2. Pp. 172-179
15. Ibrahim M., Agarwal M., Yang J. Plant Growth Regulators Improve the Production of Volatile Organic Compounds in Two Rose Varieties // *Plants (Basel)*. 2019. Vol. 8. N 2. Pp. 35-42
16. Wang J., Shen Q. Roles of organic acid metabolism in plant adaptation to nutrient deficiency and aluminum toxicity stress // *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*. 2006. Vol. 17. N 11. Pp. 2210-2216
17. Lopez-Bucio J., Nieto-Jacobo M.F., Ramirez-Rodriguez V. Organic acid metabolism in plants: from adaptive physiology to transgenic varieties for cultivation in extreme soils // *Plant Science*. 2000. Vol. 160. N 1. Pp. 1-13
18. Igamberdiyev A.U., Eprintsev A.T. Organic Acids: The Pools of Fixed Carbon Involved in Redox Regulation and Energy Balance in Higher Plants // *Plant Physiol*. 2016. Vol. 7. Pp. 72-78
19. Burrell R.H. Organic acids in plant metabolism. // *Annual Review of Plant Physiology*. 1953. Vol. 4. Pp. 91-114