



EFECTOS DE LOS AMINOÁCIDOS EN LA PRODUCCIÓN DE CULTIVOS

EFFECTS OF AMINO ACIDS ON CROP PRODUCTION

* *Rolando I., Corella Caballero.* Departamento de Fitotecnia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de Panamá, Panamá. rolando.corella@up.ac.pa. <https://orcid.org/0000-0003-0122-0358>

Dayane, Littig Barker C. Departamento de Agronomia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil. dayanelittig@hotmail.com <https://orcid.org/0000-0002-0399-160X>

Fernando G., Gálvez Cerrud. Departamento de Fitotecnia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de Panamá, Panamá. fernando.galvez@up.ac.pa. <https://orcid.org/0009-0000-5138-1753>

*Autor de Correspondencia: rolando.corella@up.ac.pa.

Recibido: 27/02/2024

Aceptado: 20/05/2024

DOI <https://doi.org/10.48204/j.ia.v6n2.a5180>

RESUMEN. El manejo de cultivos es una actividad cambiante y dinámica, que involucra desde el uso de cultivares adaptados, hasta el uso de productos estimulantes que ayuden a la planta a tolerar condiciones estresantes. Factores bióticos en los agroecosistemas pueden generar desafíos y afectar significativamente la productividad de los cultivos; y el uso de aminoácidos puede ayudar a minimizar estos efectos negativos. Los aminoácidos potencializan procesos biológicos de interés agronómico, dando a los cultivos diferentes niveles de resiliencia ante condiciones estresantes, como las altas temperaturas, deficiencia hídrica, alta radiación solar, y salinidad. Sin embargo, aún existe escasez de información y falta de difusión objetiva con fundamento científico sobre los efectos, beneficios y eficiencia de estos productos. La aplicación de aminoácidos en cultivos puede ser foliar o en el riego por goteo, esta práctica economiza energía en la planta, que puede ser translocada hacia los sumideros, beneficiando la productividad. Además, favorece la síntesis de compuestos o enzimas de extrema importancia que confieren plasticidad ante altas temperaturas. Los efectos de los aminoácidos son amplios, por lo que, en esta revisión se sintetiza la información y se discute desde una perspectiva agronómica, con soporte fisiológico y del metabolismo de cultivos. Se espera que esta revisión pueda contribuir a desvendar el papel de los aminoácidos con sentido práctico, como referencia para profesionales en el manejo de sistemas agrícolas y para el área de la investigación agronómica.

PALABRAS CLAVE: bioestimulantes, glicina-betaína, aminoácidos en plantas, estrés abiótico, productividad de cultivos, manejo agronómico.

ABSTRACT. Crop management is a changing and dynamic activity, which involves from the use of adapted cultivars to the use of stimulants products which help the plant tolerate stressful conditions. Abiotic factors in agroecosystems can generate challenges and significantly affect crop productivity; and the use of amino acids can help minimize these negative effects. Amino acids enhance biological processes of agronomic interest, giving crops different levels of resilience against stressful conditions such as high temperatures, drought conditions, high solar radiation, and salinity. However, is a lack of information and an objective dissemination with a scientific basis about the effects, benefits and efficiency of that products. The application of amino acids in crops can be spray or by drip irrigation, this practice saves energy in the plant, which can be transferred to the sinks, benefiting productivity. Furthermore, it also benefits the synthesis of extremely important compounds or enzymes, which provide plasticity at high temperatures. The effects of these substances are extensive, which in this review, interesting information is synthesized, as well as discussed from an agronomic perspective, with physiological support and crop metabolism. It is hoped that this review can contribute to unraveling the role of amino acids in a practical sense, as a reference for professionals in the management of agricultural systems and for the area of agronomic research.

KEYWORDS: biostimulants, glycinebetaine, plant's amino acid, abiotic stress, crop yield, agronomic management.



INTRODUCCIÓN

Los cultivos agrícolas actualmente son afectados de forma común por eventos climáticos u otros factores ambientales a un nivel estresante, al punto de disminuir su productividad, calidad y rentabilidad. Ante este desafío se torna vital la implementación de nuevas prácticas de manejo como alternativas adicionales a las que tradicionalmente son usadas, basadas en tecnologías que busquen garantizar el óptimo crecimiento y desarrollo de los cultivos.

La utilización de compuestos sintéticos homólogos a los producidos naturalmente por las plantas, que pueden regular eventos fisiológicos son una alternativa estratégica para los agricultores. Entre estos compuestos, los aminoácidos han ganado un importante reconocimiento.

Los aminoácidos son las unidades básicas que forman proteínas (Guo et al., 2021) y también compuestos funcionales como antioxidantes, enzimas, y otros compuestos esenciales en procesos metabólicos (Taiz y Zeiger, 2006). De forma general, los aminoácidos poseen una estructura molecular en común, siendo un carbono central, unido a un grupo carboxilo (COOH), un grupo amino (NH₂) y un radical "R" (Castro et al., 2017).

En vista que los aminoácidos actúan en los procesos morfofisiológicos de las plantas, como precursores de hormonas y enzimas, han estado en desarrollo recientes estudios sobre los efectos de estos compuestos como agentes reductores de estrés y otros beneficios en cultivos (Cao et al., 2015; Castro y Carvalho, 2014; Kawade et al., 2023; Trovato et al., 2021).

Diversos efectos potencializadores de procesos biológicos de importancia fueron obtenidos al utilizar aminoácidos en cultivos: como fuente de nitrógeno (Lambers et al., 2009), como inductores de un efecto mitigador en condiciones de estrés hídrico (Castro et al., 2017), en la mejora de la calidad de uvas (Albuquerque y Dantas, 2010), así como beneficiando la absorción de nutrientes vía foliar (Albuquerque y Dantas, 2010; McCoy et al., 2020; Mertz et al., 2019). Estos pueden inducir resistencia a enfermedades y plagas, al estrés hídrico, estrés por temperatura, y también tener acción intermediaria en la síntesis de fitohormonas (Castro y Carvalho, 2014).

Atendiendo el desafío de proponer alternativas para la agricultura moderna, y considerando que existen factores en variación dinámica que determinan la producción de los cultivos, este estudio de revisión reúne información de la literatura sobre los efectos más comunes de la aplicación de algunos aminoácidos en las plantas cultivadas, con el propósito de contribuir a elucidar la funcionalidad de las vías de absorción, mecanismos de absorción, y el beneficio de estos en el crecimiento y desarrollo de las plantas.

Es importante comprender los mecanismos fisiológicos que subyacen los principales efectos y beneficios observados con la utilización de aminoácidos en el manejo agronómico de los cultivos agrícolas; pues esto ofrece una ventaja competitiva en el uso de las tecnologías de aplicación.

Además, este estudio propone incentivar la implementación de estrategias adecuadas de utilización de algunos aminoácidos, considerando aspectos de importancia, tales como el cultivo, la fase fenológica, el estado nutricional y su estado con relación al ambiente.



MATERIALES Y MÉTODOS

Fue realizada una revisión de literatura en revistas internacionales de diferentes plataformas y bases de datos acerca de los aminoácidos, conceptos, sus beneficios y relación con la agricultura moderna, haciendo hincapié en las posibles vías y mecanismos de acción, y en las oportunidades que esta información puede proporcionar para la agricultura y la investigación.

Este trabajo presenta naturaleza cualitativa. La información presentada fue obtenida por medio de la lectura exploratoria, selectiva, analítica e interpretativa; teniendo como principal criterio de selección los artículos y demás publicaciones cuyos objetivos y resultados pueden brindar soluciones objetivas y prácticas a la agricultura de hoy; además de la consulta de obras con rigor científico (libros y páginas web de organismos internacionales) sobre los fundamentos conceptuales y funcionales de la fisiología de cultivos.

Los autores interpretan y vinculan objetivamente los principales escenarios y resultados descritos por los investigadores citados, con la importancia del uso de los aminoácidos en la agricultura y la investigación agronómica.

En cuanto a los idiomas del material consultado, en mayoría fueron inglés, además de portugués y español.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1. Comprendiendo el beneficio de los aminoácidos en las plantas cultivadas

1.1- Aminoácidos frente a los desafíos agrícolas

El sector agrícola actual enfrenta grandes desafíos. Las plantas en desarrollo son afectadas por factores variables del ambiente, de naturaleza biótica o abiótica, que muchas veces llevan a los cultivos a condiciones desfavorables (Hayat et al., 2012), pudiendo comprometer la rentabilidad de la producción. Delante de esta realidad se han utilizado diferentes tecnologías para minimizar los efectos negativos y mejorar la productividad. Una alternativa es la aplicación de aminoácidos, que ha mostrado resultados interesantes, siendo cada día más difundida y utilizada; no obstante, es importante conocer las generalidades de su biosíntesis.

En el interior de la planta, la biosíntesis de aminoácidos se da con la producción de una secuencia de compuestos sintetizados a partir del metabolismo del nitrógeno absorbido por las raíces, junto con los carbohidratos procedentes de la fotosíntesis. La fuente de carbono es derivada de la glucosa, a través de su oxidación en la glucólisis, del 2-oxoglutarato o del oxalacetato formados en el ciclo de Krebs o del ácido cítrico; el nitrógeno es obtenido a partir de la glutamina o glutamato, a través de las reacciones de transaminación mediadas por las enzimas aminotransferasas (Taiz et al., 2017).

A nivel industrial la obtención de aminoácidos es realizada principalmente a través de procesos de hidrólisis química o enzimática, a partir de proteínas de origen vegetal o animal (Sun et al., 2024).



Los aminoácidos estructuralmente sirven como unidades básicas para el crecimiento de los cultivos, es decir, como bloques usados para la construcción de proteínas que conforman las células vivas de las plantas (Guo et al., 2021). Las paredes celulares primarias están formadas por proteínas estructurales (glicoproteínas) en casi un 10% del peso seco (Evert, 2013), en consecuencia, el uso de aminoácidos puede traer grandes beneficios debido a que actúan promoviendo un desarrollo adecuado, beneficiando la productividad y la calidad de los productos agrícolas (du Jardin, 2015; Popko et al., 2018).

Los aminoácidos también poseen un carácter funcional. La prolina, por ejemplo, es capaz de beneficiar la estabilización de proteínas y enzimas antioxidantes como resultado de la incidencia de factores adversos, que afectan el equilibrio redox intracelular en plantas (Kaur y Asthir, 2015; Liang et al., 2013), en consecuencia los aminoácidos también pueden ser caracterizados como agentes protectores de cultivos.

En cultivos agrícolas el uso de aminoácidos proporciona un beneficio durante situaciones de estrés, auxiliando procesos de importancia. Bajo este contexto el sector agrícola dispone de información interesante, entre estos:

- Bajo estrés térmico (Tonhati et al., 2020), (Yamamoto et al., 2008).
- Como osmoprotectores en el equilibrio osmótico celular durante el estrés hídrico (Delauney y Verma, 1993), (Gholami Zali y Ehsanzadeh, 2018).
- Apoyando los mecanismos de inactivación de las especies reactivas de oxígeno (ROS): (Barbosa et al., 2014), (Ronsein et al., 2006), (Ozden et al., 2009).
- En el balance energético NADP/ NADPH: (Liang et al., 2013), (Sharma et al., 2011), (Szepesi y Szollosi, 2018), beneficiando las fases fotoquímica y bioquímica de la fotosíntesis y la fijación de carbono, que será destinado para la producción de frutos, lo cual beneficia la productividad de la actividad agrícola.

En un sentido práctico es importante considerar que un factor causante de estrés casi siempre estará relacionado a otro, como es el caso del estrés hídrico y por calor (Wijewardene et al., 2021).

Hace décadas existían controversias con relación al uso de los aminoácidos aplicados de forma exógena en los cultivos. Los estudios realizados con estos compuestos eran pocos (Albuquerque y Dantas, 2010; Castro et al., 2017; Castro y Carvalho, 2014), hoy son recomendados de forma abierta por técnicos y empresas comercializadoras de productos agrícolas, ya sea por aplicación foliar o en el riego por goteo. También han ido en incremento los estudios sobre el uso de aminoácidos en cultivos; algunos de los cuales muestran que estos pueden ser eficientemente absorbidos por vía foliar (Albuquerque y Dantas, 2010; McCoy et al., 2020; Mertz et al., 2019).

La planta bajo estrés señala la biosíntesis natural de solutos osmoprotectores (Taiz et al., 2017), como los aminoácidos L-prolina (Hayat et al., 2012), glicina y alanina (Reis y Lanza, 2023), y esta respuesta requiere de un gasto energético. Tras la aplicación exógena de aminoácidos se aporta una fuente y economía de energía (Claussen, 2005; Funck et al., 2010); que en situaciones de estrés podrá utilizarla para otros procesos fisiológicos de importancia agronómica, como la fotosíntesis, el crecimiento, la floración y la fructificación.



Todos estos efectos en los cultivos traen de manera directa beneficios sobre su estado fisiológico, resultando en un mejor desempeño agronómico, que aunado al uso de cultivares altamente productivos, otras tecnologías y prácticas culturales, beneficia la productividad.

1.2- Vías y mecanismos de absorción de aminoácidos en plantas

Se ha confirmado que los aminoácidos pueden ser absorbidos por el sistema radicular o a través de las hojas, e incorporados al metabolismo de las plantas cultivadas. En experimentos utilizando marcación isotópica con ^{15}N Furuya y Umemiya (2002) observaron su translocación en el cultivo del melocotón, y más tarde Chris Stiegler et al. (2013) lo corroboraron en *Agrostis stolonifera*. Además, por medio de la misma técnica, resultados recientes obtenidos por McCoy et al. (2020) detectaron que en la misma especie el aminoácido glutamato aplicado vía foliar, sigue una ruta de absorción rápida, sirviendo de precursor directo para la síntesis de ácido gamma-aminobutírico (GABA) y prolina, el cual ejerce un importante papel en el uso sostenible del agua, mediante la síntesis de compuestos osmóticos (Mariani y Ferrante, 2017).

La absorción vía foliar de aminoácidos fue sugerida luego de que parámetros de interés agronómico se vieron favorecidos tras su aplicación en uva cultivar Benitaka y en maíz, como observaron Albuquerque y Dantas (2010) y Lima et al. (2009), respectivamente. Según Guo et al. (2021) los aminoácidos actúan como moléculas señalizadoras importantes, regulando el tiempo de florecimiento, la arquitectura radicular, la arquitectura aérea de la planta y la defensa contra el estrés.

Frente a los beneficios que los aminoácidos pueden proporcionar, posibilitando maximizar el potencial productivo agrícola, es fundamental que se conozca sobre las vías y los mecanismos de absorción de estos compuestos, para comprender como pueden ser mejor aprovechados en la actividad agrícola. La forma en que los aminoácidos son absorbidos, la utilización por la planta y las rutas metabólicas en que estos actúan son aspectos de los que aún existen dudas (Castro et al., 2017; Castro y Carvalho, 2014), no obstante, estudios recientes han contribuido a esclarecer estos aspectos.

1.2.1-Absorción vía raíz

La absorción de aminoácidos por la raíz puede ocurrir por dos mecanismos de transporte, el transporte pasivo, en el que la absorción ocurre por flujo y difusión en masa, involucrando transportadores o canales portadores; y el transporte activo, mediante la importación directa del nitrógeno orgánico para las células de la raíz, por medio de los transportadores de aminoácidos acoplados a protones (Fischer et al., 2002; Lee et al., 2007). De acuerdo con Tegeder y Rentsch (2010) cuando se trata de la absorción de los aminoácidos vía raíz, el proceso involucra transportadores específicos y consecuentemente gasto de energía en el transporte de compuestos hacia el interior de las células.

Los aminoácidos son una forma orgánica de nitrógeno, los cuales al ser aplicados vía suelo, pueden ser absorbidos en la rizosfera, y también pueden derivarse de la reducción del nitrato o amonio en las raíces (Näsholm et al., 2009; Reis y Lanza, 2022; Tegeder y Rentsch, 2010). El amonio presente en el suelo o derivado del nitrato, posteriormente será asimilado en aminoácidos por la actividad de la glutamina sintetasa/glutamina-2-oxoglutarato aminotransferasa (Xu et al., 2012).



Cuando los aminoácidos son proporcionados en la rizosfera, estos pasan por vías de transporte intra e intercelular, mediadas por proteínas de membranas denominadas transportadores de aminoácidos (Dinkeloo et al., 2018; Tegeder, 2014; Yang et al., 2020). Se confirmó que varios de estos transportadores son capaces de absorber aminoácidos a partir del medio externo, como puede ser verificado en los estudios de Guo et al. (2020); Hirner et al. (2006); Lee et al. (2007); Lehmann et al. (2011); Perchlik et al. (2014); y Svennerstam et al. (2008).

Gran parte de los transportadores de aminoácidos están localizados en la membrana plasmática, los cuales también pueden transportar otros sustratos, principalmente aquellos formados a base de aminoácidos (Yang et al., 2020). Según Perchlik et al. (2014) y Yang et al. (2020), lo que define cuales transportadores funcionan mejor en el proceso de absorción por la raíz depende totalmente del tipo y de la concentración de aminoácidos presentes en la rizosfera.

Para una consulta más detallada sobre absorción y translocación de aminoácidos véase Yao et al. (2020); quienes relatan que aún no es posible explicar todos los aspectos de la absorción de los aminoácidos, pues la actividad de los transportadores en la raíz tiende a variar de acuerdo a las diferentes especies de plantas y las condiciones edafológicas.

Los aminoácidos en las raíces pueden ser transportados a lo largo de las paredes celulares, vía simplasto o apoplasto (Lee et al., 2007). Por la vía simplasto, este proceso ocurre en la epidermis, en el córtex o en la endodermis; inicialmente se mueven desde los pelos radiculares o desde las células epidérmicas en dirección al cilindro vascular, mientras que, paralelamente por la vía del apoplasto, los aminoácidos después de haber sido transportados por la epidermis y el córtex, deben cargarse al simplasto antes de llegar a la endodermis, debido al bloqueo del flujo apoplástico por la presencia de la banda de Caspary. Una vez que llegan a la endodermis, la importación está mediada por un transportador a través del simplasto; y posterior a esto los aminoácidos son traslocados al xilema utilizando proteínas de exportación (Lee et al., 2007; Yao et al., 2020). Sin embargo, todo este viaje que implica la asignación de aminoácidos a diferentes compartimientos celulares requiere del transporte de proteínas especializadas.

Los estudios en raíces de *Arabidopsis* han demostrado que algunos transportadores de aminoácidos, incluyendo el AAP1, ubicados en los extremos y membranas del córtex de la raíz o en las células de la endodermis, están involucrados en el proceso de transporte a través del simplasto (Lee et al., 2007). También Yao et al. (2020) destacaron al menos cinco transportadores en *Arabidopsis* pertenecientes a las familias AAPs (AAP1, AAP3 y AAP5), LHTs (LHT1) y ProTs (PROT2), que juegan un papel importante en la absorción de aminoácidos en las raíces.

El nivel de especificidad de los transportadores de aminoácidos ha sido reportado por (Fischer et al., 2002; Grallath et al., 2005; Lee et al., 2007; Okumoto et al., 2002; Perchlik et al., 2014), relatando que el transportador AAP1 realiza el transporte de glutamato y aminoácidos neutros en concentraciones relativamente altas en el suelo, las ProTs son los principales transportadores de prolina, glicina y ácido aminobutírico; y los LHTs son transportadores de alta afinidad para aminoácidos neutros y ácidos, pudiendo estar involucrados en el transporte de alanina y aspartato en concentraciones bajas y altas. Conocer estas características tiene un potencial importante en la agricultura, pues pueden ser potencializadas en cultivos de interés, mediante la sobreexpresión para lograr una mayor eficiencia de absorción y efectos, por ejemplo Wijewardene et al. (2021)



informan de la sobreexpresión de la enzima Rubisco en arroz y pepino, siendo esta la enzima más importante en el proceso de fijación de carbono.

Dinkeloo et al. (2018) mencionaron importantes transportadores activos de aminoácidos en sus estudios de actualización, destacando también a los transportadores AAP1 y AAP5 en la absorción radicular, junto con el transportador 1 de lisina e histidina (LHT1), LHT6 y el transportador 2 de prolina (ProT2). Los autores afirman además que AAP2 y AAP6 están involucrados en la transferencia xilema-floema, mientras que AAP2, AAP3, AAP5, ProT1, Cationic Amino Acid Transporter 1 (CAT1), CAT6 y CAT9 contribuyen al transporte vía floema y se expresan en los tejidos vasculares. Por otro lado, Svennerstam et al. (2008) sugirieron que LHT1 y AAP5 son los transportadores más importantes del sistema de absorción radicular, ya que juntos respondieron por una mayor proporción de la capacidad de absorción de aminoácidos.

Las proteínas transportadoras participan en varios procesos de transporte de aminoácidos en las plantas, que van desde la absorción desde el ambiente externo, la translocación intracelular e intercelular, la transferencia xilema-floema, el transporte a larga distancia en el floema, hasta la entrega a los órganos sumideros. Además, son esenciales para las diversas funciones fisiológicas y han sido objeto constante de estudios interdisciplinarios (Svennerstam et al., 2008; Yang et al., 2020).

1.2.2-Absorción vía foliar

Dado que los aminoácidos son moléculas de carácter orgánico (Castro et al., 2017; Peixoto et al., 2020; TAIZ et al., 2017), están presentes en forma de solutos como componentes de productos comerciales (Bioestimulantes). Luego de su aplicación por aspersion foliar, para que estos solutos puedan ser absorbidos en la superficie de la hoja, primero deben pasar la membrana cuticular, accediendo así al apoplasto; y luego la membrana celular, para acceder al simplasto (Castro et al., 2017). Después de ingresar a través de la cutícula de la hoja, los aminoácidos pueden ser translocados siguiendo varios mecanismos de transporte mediados por diferentes grupos de transportadores, los cuales están determinados por el sumidero de la planta en sus funciones fisiológicas; ya sea a las células adyacentes o a la carga del floema para los demás órganos, como raíces, brotes, flores, frutos o semillas en desarrollo.

La cutícula o membrana cuticular está formada por compuestos hidrofóbicos, en mayor parte de ceras y cutina; y compuestos hidrofílicos, principalmente polisacáridos (Bahamonde et al., 2018). Esta primera barrera puede ser muy heterogénea en su arquitectura microscópica (Bahamonde et al., 2018; Crang et al., 2018), con áreas que pueden permitir la absorción de agua y solutos (Bahamonde et al., 2018) como los aminoácidos. Además, en la penetración cuticular juegan un papel importante la presencia y densidad de poros acuosos (Schönherr, 2006; Tredenick et al., 2017). Por otro lado, además de la absorción foliar, los aminoácidos pueden ser biosintetizados en los plastidios de las células del mesófilo o en otros compartimientos celulares (Rentsch et al., 2007).

Una vez liberados en el citosol, los aminoácidos se transportan al floema para ser utilizados en el metabolismo de la planta, dentro y entre las células de los órganos sumideros o almacenados en la vacuola (Tegeger, 2012; Tegeger y Hammes, 2018). Los aminoácidos transportados en las células del floema (elementos cribosos y células acompañantes) pueden viajar a través del apoplasto o del



simplasto, dependiendo de la especie de planta y de la presencia y cantidad de plasmodesmos funcionales (Tegeger, 2014). Para ello, las proteínas de transporte ubicadas en la membrana son fundamentales para cargar aminoácidos en los complejos celulares (Dinkeloo et al., 2018; Tegeger, 2012; Tegeger y Hammes, 2018).

Los aminoácidos pueden seguir la vía de transporte a larga distancia desde las hojas a las raíces a través del floema (Hirner et al., 2006; Tegeger y Masclaux-Daubresse, 2018), y también pueden ser asimilados al metabolismo de la célula, mediante su absorción mediada por transportadores como el LHT1 (Lysine Histidine Transporter1) que mostró un importante rol para este proceso (Hirner et al., 2006), identificado por L. Chen y Bush (1997). El LHT1 es un transportador importante presente en las células de las hojas, que suministra al mesófilo los aminoácidos derivados del xilema (Hirner et al., 2006).

A través del floema un transportador de aminoácidos de importancia es el AAP8 (Amino Acid Permease8) o permeasa de aminoácidos (Santiago y Tegeger, 2016), que pertenece al subgrupo de AAP (Yao et al., 2020; C. Zhang et al., 2020). Otros autores justifican que al transportar un amplio espectro de aminoácidos, los transportadores de la familia AAP desempeñan un papel importante en la carga del floema (Santiago y Tegeger, 2016; Tegeger y Ward, 2012).

Sin embargo, aún existen incógnitas sobre las formas de absorción de los aminoácidos para aumentar la eficiencia de su uso en el desarrollo y productividad de los cultivos. Castro et al. (2017) indicaron que para una absorción más eficiente de moléculas como los aminoácidos recomiendan utilizarlos como sustancias complejantes mediante aplicación foliar, junto a micronutrientes.

2. Efectos del uso de aminoácidos en cultivos agrícolas

Como se dilucida previamente, los aminoácidos son parte de la compleja red metabólica y de señalización de importantes mecanismos fisiológicos de las plantas, sus efectos son beneficiosos y contribuyen activamente al aumento de la producción agrícola. Según Tegeger (2012) los estudios que combinan el estado fisiológico de la planta y su interacción con el medio ambiente, permiten una mayor comprensión de los efectos del uso de estos compuestos en el desempeño de la planta, bajo limitaciones de nutrientes y en situaciones de estrés por factores bióticos o factores abióticos.

Los efectos encontrados en la literatura con el uso de aminoácidos son diversos. Entre los principales beneficios se destacan el favorecimiento de procesos biológicos de crecimiento, fotosíntesis, floración, polinización, formación y calidad de frutos, mejora en los procesos de absorción de nutrientes (nutrición con el mínimo gasto energético); además de aumentar la tolerancia de la planta ante situaciones de estrés.

2.1- Desarrollo radicular

Diferentes trabajos han sido realizados para conocer el efecto de la aplicación de aminoácidos. Xia et al. (2014) al estudiar el crecimiento de raíces en arroz (*Oryza sativa*), observaron que el fenotipo de raíz corta es causado por la falta de arginina, ya que la suplementación exógena de este aminoácido favoreció el crecimiento de raíces en individuos mutantes (modificados genéticamente



para carecer de biosíntesis de arginina), mientras que los individuos mutantes que no recibieron arginina mostraron una detención del crecimiento de las raíces.

En otro estudio realizado por Domínguez-May et al. (2013) se evaluaron los efectos de los aminoácidos sobre el crecimiento radicular del pimiento (*Capsicum chinense*) y constataron que la glicina promovió un importante crecimiento de los pelos radiculares, permitiéndole un mayor acceso a recursos del suelo, favoreciendo la captura de agua y nutrientes.

Dosis muy elevadas de aminoácidos también pueden tener un efecto negativo en el desarrollo de las raíces de las plantas. De acuerdo con Jung et al. (2006) las raíces de ginseng em medio con niveles altos de glutamina inhibieron su crecimiento, incluida la formación de raíces laterales; lo que sugiere que puede estar relacionado con los transportadores de nitrato NRT2 que están regulados por aminoácidos/glutamina, reduciendo la absorción de nitratos y afectando el crecimiento de las raíces.

2.2- Mejoras en el crecimiento, fotosíntesis, floración, polinización, formación y calidad de frutos

En un estudio realizado por Khan et al. (2019) se evaluó el efecto de la aplicación individual de L-triptófano, L-glicina y L-metionina en solución nutritiva sobre el crecimiento, rendimiento y fisiología de las plantas de lechuga; y fue observado un efecto beneficioso de la metionina en el rendimiento respecto al crecimiento de las plantas, mayor ancho, superficie, longitud de hojas y de la planta en general.

También Liu et al. (2023) usando metionina en tratamiento postcosecha, en dosis de 0.1 g L⁻¹ en frutos de jujuba (*Ziziphus jujuba* Mill.), retrasaron la pérdida de firmeza, de los sólidos solubles, del ácido ascórbico y del contenido de lignina; también constataron que la metionina redujo el contenido de alanina y fenilalanina, pero aumentó el contenido de glicina en los frutos; aun así no mostró un efecto significativo sobre el contenido total de aminoácidos.

Efectos promisorios en el uso de aminoácidos como la glutamina y la glicina se han reportado en cultivos hortícolas de hoja. Noroozlo et al. (2019) evaluaron la aplicación foliar de glutamina y glicina en diferentes concentraciones sobre hojas de albahaca, y notaron que en dosis de 250 y 500 mg L⁻¹ hubo una mejoría en el peso fresco y seco de los brotes, el área foliar, el valor SPAD del follaje y el contenido de clorofila, adicional hubo un aumento en los niveles de algunos elementos químicos esenciales como el nitrógeno, potasio, magnesio, hierro y zinc en las hojas.

Zhang et al. (2021) confirmaron en sus estudios que una mayor disponibilidad de glutamina puede activar positivamente la expresión de genes reguladores de la floración en el arroz como el NHD1, que define el tiempo de floración y la eficiencia en el uso del nitrógeno. Otros aminoácidos también se consideran esenciales en las etapas del desarrollo floral de las plantas. En estudios con *Arabidopsis*, Mattioli et al. (2018) demostraron que la síntesis de prolina durante las etapas finales del desarrollo de microsporas y granos de polen es necesaria para su desarrollo exitoso y fertilidad. La evaluación de los efectos de la aplicación foliar de diferentes aminoácidos en tomate (*Solanum lycopersicum* L.) reveló que la aplicación exógena de una mezcla de aspartato y glutamato influyó tanto en el aumento del crecimiento vegetativo de las plantas, como en el aumento de la tasa de asimilación de CO₂ o fotosíntesis líquida (A), demostrando que el efecto simultáneo de los

aminoácidos también fortalece las reacciones bioquímicas de la fotosíntesis (Alfosea-Simón et al., 2021).

Los aminoácidos aislados tienen efecto sobre el metabolismo del nitrógeno y la productividad de la soja (*Glycine max* L.), como fue evaluado en campo por Teixeira et al. (2018), encontrando un aumento en la actividad de la nitrato reductasa en tratamientos con aplicación foliar de glicina y glutamato (foliar y semillas), mientras que con aplicación de fenilalanina en semillas la productividad fue 46% mayor que el tratamiento control.

Los cultivos bajo condiciones limitantes sintetizan solutos osmoprotectores para mantener su estado hídrico y equilibrar el balance osmótico (Kahraman et al., 2019; Mariani y Ferrante, 2017; TAIZ et al., 2017), lo que conlleva un gasto de energía que puede ser evitado con la aplicación de aminoácidos como la prolina (Claussen, 2005; Forlani et al., 2019). Además, al utilizarlo como fuente de nitrógeno, auxilia el mantenimiento de la integridad de proteínas al reducir las especies reactivas de oxígeno y creando interacciones fosfo-lipídicas para proteger la membrana celular, teniendo también una acción fundamental en la vitalidad y fertilidad del polen (Biancucci et al., 2015; Claussen, 2005; Forlani et al., 2019; Ozden et al., 2009).

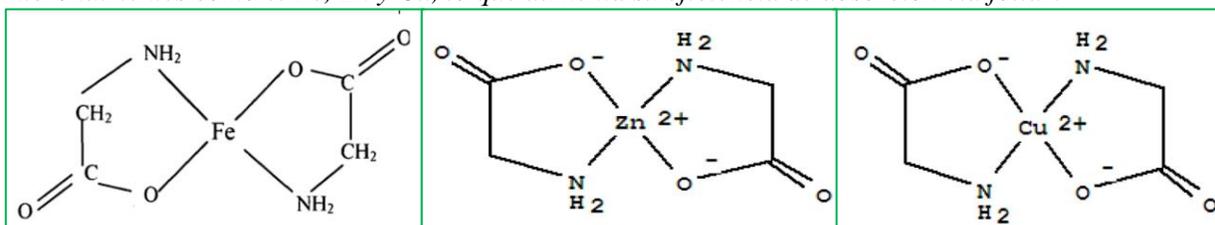
Con la aplicación de aminoácidos podemos beneficiar el desempeño agronómico de los cultivos al proporcionarles todos estos efectos de aporte energético, fuente de nitrógeno, protección ante condiciones de estrés por ROS y fortalecer el proceso reproductivo.

2.3- Mejorando los procesos de absorción de nutrientes y transporte de fotoasimilados

Los aminoácidos son moléculas orgánicas y de bajo peso molecular, y en conjunto con nutrientes minerales, mejoran la eficiencia de absorción y translocación, principalmente de iones inorgánicos micronutrientes como Fe, Mn, B, Cu o Zn, por ejemplo. Esto se fundamenta en el principio de quelación. La quelación ocurre cuando un agente quelante, como los aminoácidos y los iones metálicos forman un enlace (Areche et al., 2023). De esta manera los aminoácidos a nivel molecular forman un aminoquelato (complejo entrelazado con los micronutrientes), neutralizando sus cargas mediante un efecto de cápsula, y protegiéndola de interacciones adversas (Figura 1).

Figura 1

Ejemplos de estructuras moleculares de aminoquelatos. Los aminoácidos forman quelatos con micronutrientes como el Fe, Zn y Cu, lo que aumenta su eficiencia de absorción vía foliar.



Fuente: Adaptado de Jacob et al. (2022).

Por medio de la quelación los aminoácidos forman complejos con micronutrientes, actuando como vehículos para mejorar la eficiencia de absorción y translocación en la planta; ya que de lo contrario, estos minerales al ser de carácter inorgánico, se difundirían con mayor dificultad hacia la planta (Jacob et al., 2022).



En un estudio realizado por Ghasemi et al. (2012) en el cultivo del tomate, se suministró la solución nutritiva con diferentes formas de Fe, a saber: Fe-EDTA, Fe(Arg)₂, Fe(Gly)₂, y Fe(His)₂ los complejos Fe-Arginina, Fe-Histidina y Fe-Glicina, mostrando una mejora en la absorción y translocación de Fe, Zn y N, comparados con el complejo FE-EDTA; lo cual fue corroborado y relacionado con un mayor crecimiento de raíces y brotes, además de la elevada actividad de las enzimas del sistema protector antioxidante CAT y APX.

En el cultivo del frijol (*Phaseolus vulgaris*) diferentes formas de Zn en complejos con aminoácidos, revelaron que Zn-Alanina y Zn-Glicina aumentan la disponibilidad de Zn para las plantas, Zn-Alanina mejora la translocación del tallo a la raíz, el crecimiento de las plantas, y el índice fotosintético; el triptófano y la glicina mejoran el nivel de clorofila y carotenoides (Mirbolook et al., 2021).

La absorción de nutrientes es un proceso clave para mejorar la productividad, y puede ser beneficiado con el uso de aminoácidos. La actividad de enzimas involucradas en la asimilación de nutrientes minerales fue mejorada por el uso de prolina exógena en plantas expuestas a la salinidad, además de minimizar los efectos negativos del estrés, según indicaron El Moukhtari et al. (2020). Alfosea-Simón et al. (2021) estudiando los efectos de los aminoácidos en tomate, observaron que la aplicación de L-alanina cambió el estado nutricional de las plantas, aumentando la concentración de K, P y N; lo que lleva a deducir que este aminoácido influyó en la absorción y el transporte de nutrientes.

2.4- Mayor resistencia de las plantas ante situaciones de estrés y respuestas de defensa

Diversas condiciones del ambiente pueden generar estrés en las plantas, y diferentes son las respuestas que éstas expresan para tolerar tales condiciones y sobrevivir.

Está bien documentado que entre los tipos de estrés más comunes actualmente está el estrés hídrico (por carencia de agua causando deshidratación, o por exceso causando hipoxia), estrés por bajas o elevadas temperaturas pueden causar la muerte de órganos de extrema importancia como las hojas y la no fijación o el aborto de flores. También puede suscitarse el estrés por metales pesados o por salinidad.

El estrés por alta radiación solar incidente es muy común, principalmente en los trópicos, donde los rayos solares poseen un mayor ángulo de inclinación. Con el aumento del ángulo de inclinación la intensidad de esta radiación también aumenta (Idowu et al., 2013; Mohamed & Aldobhani, 2014), lo que en las plantas trae consecuencias que van desde el aumento de las especies reactivas de oxígeno, hasta la ocurrencia de escaldaduras por la desnaturalización de estructuras celulares, enzimas y otras moléculas de vital importancia, como la ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (Rubisco) que en el ciclo de Calvin-Benson inicia la fijación del carbono como componente principal de la productividad y rentabilidad agrícola, o los pigmentos fotosintéticos responsables por la captación de fotones para la fase lumínica de la fotosíntesis.

En particular, las altas temperaturas que se suscitan por el cambio climático a nivel mundial, que afectan el comportamiento fisiológico, y consecuentemente el desempeño agronómico de cultivos tradicionales de importancia, agravan el riesgo de la producción (FAO y ONU, 2021). Tales condiciones causan un aumento en el metabolismo de las plantas, y las afectan también induciendo



la generación de especies reactivas de oxígeno (ROS) (Hayat et al., 2012; Hu et al., 2020; Yamamoto et al., 2008), y como consecuencia la peroxidación lipídica (TAIZ et al., 2017).

La sobreproducción de ROS es responsable del daño al aparato fotosintético de los cultivos (Bhatla y A. Lal, 2018; Chaves y Oliveira, 2004; Mathur et al., 2014), y a biomoléculas esenciales de extrema importancia como la clorofila y diferentes componentes celulares como membranas, proteínas y ADN (Apel y Hirt, 2004; Liang et al., 2013), lo que en consecuencia puede mermar o reducir la productividad de un cultivo.

Bajo condiciones estresantes, uno de los cultivos mayormente estudiados ha sido el tomate. Uno de los tipos de estrés en los sistemas agrícolas es el estrés salino. Este puede ser causado debido a las condiciones naturales del suelo, sin embargo, el manejo inadecuado con excesivas fertilizaciones nitrogenadas, también puede promover la salinización y/o acidificación de los suelos, comprometiendo la calidad y la productividad (Dias et al., 2006; Han et al., 2015); por lo que es necesario monitorear la solución del suelo (Silva, 2014).

En los agroecosistemas, las condiciones de salinidad, de estrés hídrico por carencia de agua o temperaturas extremas, inciden en las plantas y pueden provocar un desequilibrio hídrico, es decir, una condición osmóticamente desfavorable para los cultivos.

Bajo condiciones de estrés osmótico, la planta reacciona sintetizando diversos compuestos para mantener la regulación osmótica y el equilibrio hídrico, llamados solutos compatibles u osmolitos compatibles (Hossain et al., 2019). Los solutos compatibles son moléculas de carácter orgánico osmóticamente activas en el medio intracelular, que en altas concentraciones no desestabilizan la membrana, ni interfieren con el funcionamiento enzimático (TAIZ et al., 2017).

Los solutos compatibles incluyen moléculas como los azúcares-alcoholes (manitol, sorbitol y trehalosa), aminoácidos como la prolina, los polioles, las poliaminas y compuestos como la glicina-betaína (Giri, 2011; Hossain et al., 2019; TAIZ et al., 2017). El aminoácido prolina regula varios procesos metabólicos afectados, por lo cual en diferentes especies de plantas ha sido considerado un indicador de estrés (Mansour, 2000).

En el cultivo del tomate hidropónico los niveles de prolina libre en las hojas mostraron una correlación negativa con el peso fresco del fruto, lo que indica que el monitoreo oportuno y práctico del estatus hídrico del cultivo en campo, bajo condiciones de estrés, puede ayudar a establecer límites de tolerancia, como medida benéfica para la productividad y la calidad de los frutos (Claussen, 2005).

En condiciones de campo las aplicaciones de prolina vía foliar en la concentración de 10 mg L⁻¹ aumentaron la tolerancia de cultivares de tomate a la salinidad; lo cual fue corroborado por el aumento del contenido de prolina libre, de proteína soluble, y de enzimas de importancia como la glutamina sintetasa y por la disminución de la actividad de la prolina oxidasa (PROX) (Kahlaoui et al., 2018).

En el cultivo de maíz bajo estrés por salinidad, Hamilton y Heckathorn (2001) observaron que los daños al proceso fotosintético, responsable de la fijación de carbono en cultivos, fueron



disminuidos, tras aplicar los antioxidantes ascorbato, glutatona y α -tocoferol, debido a la acción protectora en el complejo I de la cadena de transporte electrónico, y en el complejo II por la aplicación de sacarosa, betaína y prolina.

Entre los aminoácidos importantes que actúan en la respuesta de defensa frente al estrés, Trovato et al. (2021) destacan la prolina, que puede acumularse en la mayoría de especies vegetales en respuesta a diferentes tipos de estrés.

Tonhati et al. (2020) reportaron diversos beneficios de aplicar L-prolina en el tomate cultivado en ambiente protegido, como el alivio del estrés térmico corroborado con la eliminación de ROS, bajos contenidos de peróxido de hidrógeno (indicando baja peroxidación lipídica) y actividad normal de las enzimas del complejo protector antioxidante. Sin embargo, resalta el aumento en la productividad cuando utilizó las concentraciones de 50 a 100 mg L⁻¹ de agua, además de obtener un aumento de la eficiencia en el uso del agua con la dosis de 100 mg L⁻¹.

Entendiendo que los aminoácidos son compuestos fundamentales en la formación de proteínas; algunas involucradas en la respuesta a diferentes tipos de estrés abiótico, Saddique et al. (2022) evaluaron el efecto de los aminoácidos tirosina, prolina, metionina y fenilalanina, en dos cultivares de espinacas frente al estrés por salinidad. Los autores observaron tolerancia al estrés salino en ambos cultivares, atribuida a la inducción de la actividad de compuestos antioxidantes, a un crecimiento vigoroso, lo cual también se relaciona a mejores contenidos de clorofila, mayor acumulación de osmolitos compatibles, mantenimiento del equilibrio iónico y un sistema de defensa antioxidante mejorado.

La leucina es otro de los aminoácidos que ha estado en estudio, por estar involucrado en los mecanismos de defensa de las plantas. Se ha demostrado que la leucina mejora las interacciones proteína-proteína, necesarias para desempeñar la doble función de centinela y activador de la respuesta de defensa en plantas (Jiang et al., 2018; Padmanabhan et al., 2009); lo que sugiere un potencial promisorio de este aminoácido en la producción de cultivos.

Por otro lado, la serina también representa un importante aliado en las respuestas de los cultivos ante el estrés ambiental, ya que es un precursor de auxinas, estimula la síntesis de clorofila y regula el balance hídrico intrínseco (Popko et al., 2018). La serina, a través de la betaína aldehído, colina y etanolamina es convertida en glicina-betaína (GB) en los cloroplastos. La GB es un metabolito secundario de gran importancia, por sus efectos en la tolerancia de las plantas antes situaciones de estrés abiótico (T. H. H. Chen y Murata, 2011; Niu et al., 2023). En adición, Fariduddin et al. (2013) indicaron que en plantas superiores específicamente, la síntesis de GB se da principalmente por la actividad de la enzima colina monooxigenasa (CMO) mediante la oxidación de la colina.

La glicina-betaína al ser un soluto compatible auxilia el potencial osmótico de células vegetales (T. H. H. Chen y Murata, 2011). Se han descrito una amplia variedad de efectos benéficos de la GB de gran importancia; como su acumulación en los cloroplastos, donde resalta en importancia la protección al fotosistema II al estimular la actividad del sistema enzimático antioxidante (Ali et al., 2020).

Aunque en cultivos como el maíz, el tomate, la espinaca, la remolacha azucarera y la cebada se han observado los efectos de la GB; no todas las especies de plantas acumulan este compuesto, lo



que va a depender de si están sometidas a algún nivel de estrés abiótico (T. H. H. Chen y Murata, 2011).

Altas concentraciones de GB (4-40 $\mu\text{mol g}^{-1}$ de peso fresco) son acumuladas en especies como la espinaca y remolacha, pero en cultivos como el trigo, el maíz y la cebada; los niveles de GB bajo estrés no son significativos; y no existe acumulación natural en otros cultivos como el arroz, la papa, el tabaco y el tomate; por lo que perspectivas de mejoramiento genético transgénico, a partir de genes de la biosíntesis de GB, son interesantes; ya que se han logrado resultados apreciables en experimentos con *Arabidopsis*, caqui, tabaco, tomate, trigo, arroz y maíz en cuanto a su tolerancia al estrés abiótico (Fariduddin et al., 2013).

Tampoco se ha observado acumulación de GB en berenjena, haciendo necesaria su aplicación exógena (Niu et al., 2023). Para una consulta más amplia sobre especies acumuladoras naturales y especies mejoradas genéticamente para sintetizar GB, y concentraciones de referencia, véase T. H. H. Chen y Murata, (2011) o Fariduddin et al. (2013), respectivamente.

Las plantas con la característica adquirida por transgénesis para la producción de GB producen concentraciones más bajas que las productoras naturales (Fariduddin et al., 2013; Giri, 2011), por esto la aplicación de GB exógena y sus efectos ha sido objeto de estudios.

Se ha observado que condiciones estresantes de salinidad en el cultivo de lechuga, producen efectos nocivos como un aumento en la peroxidación lipídica con contenidos altos en malondialdehído (MDA), aumentos en la permeabilidad de la membrana, en el contenido de Na, en el contenido de H_2O_2 y un aumento general de ácido abscísico; lo que fue mitigado debido al tratamiento con aplicaciones de GB exógena de 0, 5, 10 a 25 mmol L^{-1} , mejorando en general variables del crecimiento y desarrollo de las plantas (diámetro del tallo, número de hojas, altura de las plantas, peso fresco y seco del brote y la raíz), corroborándose con observaciones de mejoría en la conductancia estomática, en los niveles de hormonas como el ácido giberélico, ácido salicílico y el ácido indolacético (específicamente a 10 y 25 mmol L^{-1}), reducción de la peroxidación lipídica (MDA), de los niveles de toxicidad por Na, de la permeabilidad de la membrana y del contenido de H_2O_2 (Yildirim et al., 2015).

Resultados interesantes han sido reportados por Niu et al. (2023) tras un estudio que involucra la aplicación de GB exógena en el cultivo de la berenjena (*Solanum melongena* L.), en el cual se descubrió que 40 mmol L^{-1} de glicina betaína mejoró el crecimiento y el desarrollo de las plantas, al inducir un incremento de los tricomas en el envés de las hojas, del peso fresco y seco de las plantas, de la fotosíntesis líquida, y de la actividad de enzimas de importancia; lo que estuvo acompañado de un aumento de los aminoácidos Glu, Ser, Asp y Fen; también del ácido indolacético endógeno, de una disminución en el contenido de ácido abscísico y un incremento en los parámetros de fluorescencia de la clorofila.

En plantas transgénicas por la inserción del gen codA codificante para la producción de colina oxidasa A que convierte la colina en GB y H_2O_2 , se observó que la translocación de gran parte de la GB se dio en órganos reproductivos como flores, acompañado de un incremento en la ganancia de biomasa y en el rendimiento (Giri, 2011).



La translocación de GB exógena fue estudiada por Park et al. (2006) en plantas de tomate de 7 semanas, con una solución de 20 mM, y observaron que es rápidamente absorbida a través de las hojas, ya que el máximo contenido fue en las hojas al día 1 después de la aplicación foliar, y disminuyó con los días de estudio. En los ápices de brotes y en los botones florales se encontraron los contenidos más altos, y los más bajos en los tallos y en las raíces. Estas observaciones sugieren que la glicina-betaína se absorbe rápidamente, y que su transporte debió haber sido mediado por transportadores a larga distancia a través del floema.

CONCLUSIONES

La naturaleza versátil de los aminoácidos deriva en que la respuesta de las plantas involucre una serie de procesos internos, trayendo beneficios que dependen del manejo y del ambiente del cultivo, o la actividad realizada; por lo que ciertamente podemos lograr resultados como la tolerancia al estrés abiótico por calor extremo, por falta de riego, hasta incrementos en la productividad.

La relación de quelación de los aminoácidos sobre los micronutrientes beneficia su absorción y translocación en la planta, lo que potencializa su acción bioactiva. Esto torna importante el uso de bioestimulantes a base de quelatos de aminoácidos y micronutrientes. Así, el productor puede lograr mejores resultados en sus cultivos.

El conocimiento del manejo de cultivos, integrado con el contexto ambiental (manejo agroecofisiológico) nos brinda las herramientas necesarias para escoger el momento y la vía más conveniente para la aplicación de aminoácidos.

Los aminoácidos son compuestos promisoros para complementar y mejorar los resultados de prácticas agronómicas comunes; beneficiando la productividad, la calidad, y contribuyendo en gran medida al éxito de la actividad agrícola.

El uso de aminoácidos, sus efectos e implicaciones para la agricultura, define una constante intención de responder a los principales problemas con los que se depara el sector agrícola, perspectivas y pronósticos; para garantizar la disponibilidad de alimentos, tecnologías y alternativas de manejo.

Ante la realidad de los eventos climáticos que se han venido suscitando en las últimas décadas, se hace necesario que más estudios sobre los efectos de aminoácidos en diferentes cultivos bajo condiciones de campo, continúen contribuyendo a esclarecer sus efectos y beneficios, además de las vías y los mecanismos fisiológicos involucrados, a fin de enriquecer continuamente el conocimiento sobre las prácticas agrícolas relacionadas que sustentan la producción de alimentos en el mundo.



REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albuquerque, T., & Dantas, B. (2010). Aplicação foliar de aminoácidos e a qualidade das uvas da cv Benitaka. *Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento. Embrapa*, 23, 20. <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/897007/1/BPD232010ID481.pdf>.
- Alfosea-Simón, M., Simón-Grao, S., Zavala-Gonzalez, E. A., Cámara-Zapata, J. M., Simón, I., Martínez-Nicolás, J. J., Lidón, V., & García-Sánchez, F. (2021). Physiological, Nutritional and Metabolomic Responses of Tomato Plants After the Foliar Application of Amino Acids Aspartic Acid, Glutamic Acid and Alanine. *Frontiers in Plant Science*, 11(January), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.581234>.
- Ali, S., Abbas, Z., Seleiman, M. F., & Rizwan, M. (2020). Interests for Heavy Metal Tolerance in Plants. *Plants*, 9(896), 1–23.
- Apel, K., & Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55, 373–399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>.
- Areche, F. O., Aguilar, S. V., More López, J. M., Castañeda Chirre, E. T., Sumarriva-Bustinza, L. A., Pacovilca-Alejo, O. V., Camposano Córdova, Y. F., Zea Montesinos, C. C., Quincho Astete, J. A., Quispe-Vidalon, D., Brito Mallqui, C. H., Camayo-Lapa, B. F., Malpartida Yapias, R. J., Corilla Flores, D. D., & Salas-Contreras, W. H. (2023). Recent and historical developments in chelated fertilizers as plant nutritional sources, their usage efficiency, and application methods. *Brazilian Journal of Biology*, 83, 1–13. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.271055>.
- Bahamonde, H. A., Gil, L., & Fernández, V. (2018). Surface properties and permeability to calcium chloride of *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* leaves of different canopy heights. *Frontiers in Plant Science*, 9(April), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00494>.
- Barbosa, M. R., Silva, M. M. de A., Willadino, L., Ulisses, C., & Camara, T. R. (2014). Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. *Ciencia Rural*, 44(3), 453–460. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782014000300011>.
- Bhatla, S. C., & A. Lal, M. (2018). Plant Physiology, Development and Metabolism. In Springer (Ed.), *Plant Physiology, Development and Metabolism*. Springer Nature Singapore Pte Ltd. https://doi.org/10.1007/978-981-13-2023-1_32.
- Biancucci, M., Mattioli, R., Forlani, G., Funck, D., Costantino, P., & Trovato, M. (2015). Role of proline and GABA in sexual reproduction of angiosperms. *Frontiers in Plant Science*, 6(september), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00680>.
- Cao, X. C., Wu, L. H., Ma, Q. X., & Jin, Q. Y. (2015). Advances in studies of absorption and utilization of amino acids by plants: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26(3), 919–929.



- Castro, P., & Carvalho, M. (2014). Aminoácidos e suas aplicações na agricultura. In *Série Produtor Rural*. (Vol. 57, p. 58). ESALQ - Divisão de Biblioteca. <http://www4.esalq.usp.br/biblioteca/sites/www4.esalq.usp.br/biblioteca/files/publicacoes-a-venda/pdf/SPR57.pdf>.
- Castro, P., Carvalho, M., Mendes, A. C., & Angelini, B. (2017). *Manual de estimulantes vegetais: nutrientes, biorreguladores, bioestimulantes, bioativadores, fosfitos e biofertilizantes na agricultura tropical* (A. Ceres (ed.)). Agronômica Ceres.
- Chaves, M. M., & Oliveira, M. M. (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: Prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 55(407), 2365–2384. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh269>.
- Chen, L., & Bush, D. R. (1997). LHT1, a lysine- and histidine-specific amino acid transporter in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 115(3), 1127–1134. <https://doi.org/10.1104/pp.115.3.1127>.
- Chen, T. H. H., & Murata, N. (2011). Glycinebetaine protects plants against abiotic stress: Mechanisms and biotechnological applications. *Plant, Cell and Environment*, 34(1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02232.x>.
- Chris Stiegler, J., Richardson, M. D., Karcher, D. E., Roberts, T. L., & Norman, R. J. (2013). Foliar absorption of various inorganic and organic nitrogen sources by creeping bentgrass. *Crop Science*, 53(3), 1148–1152. <https://doi.org/10.2135/cropsci2012.08.0511>.
- Claussen, W. (2005). Proline as a measure of stress in tomato plants. *Plant Science*, 168(1), 241–248. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.07.039>.
- Crang, R., Lyons-Sobaski, S., & Wise, R. (2018). Plant anatomy. In *Nature* (Vol. 278, Issue 5699). <https://doi.org/10.1038/278100b0>.
- Delauney, A. J., & Verma, D. P. S. (1993). Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant Journal*, 4(2), 215–223. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1993.04020215.x>.
- Dias, N. D. S., Duarte, S. N., Medeiros, J. F., & Teles Filho, F. (2006). Salinidade e manejo da fertirrigação em ambiente protegido. II: Efeitos sobre o rendimento do meloeiro. *Brazilian Journal of Irrigation and Drainage*, 11(1808–3765), 376–383. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.15809/irriga.2006v11n3p384-401>.
- Dinkeloo, K., Boyd, S., & Pilot, G. (2018). Update on amino acid transporter functions and on possible amino acid sensing mechanisms in plants. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 74, 105–113. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.07.010>.
- Domínguez-May, Á. V., Carrillo-Pech, M., Barredo-Pool, F. A., Martínez-Estévez, M., Us-Camas, R. Y., Moreno-Valenzuela, O. A., & Echevarría-Machado, I. (2013). A novel effect for glycine on root system growth of habanero pepper. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 138(6), 433–442. <https://doi.org/10.21273/jashs.138.6.433>.
- Du Jardin, P. (2015). Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation.



- Scientia Horticulturae*, 196, 3–14. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.021>.
- El Moukhtari, A., Cabassa-Hourton, C., Farissi, M., & Savouré, A. (2020). How Does Proline Treatment Promote Salt Stress Tolerance During Crop Plant Development? *Frontiers in Plant Science*, 11(July), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01127>.
- Evert, R. F. (2013). *Anatomia das plantas de Esau meristemas, células e tecidos do corpo da planta* (M. R. Pace, M. das G. Sajo, P. Soffiatti, S. R. Machado, T. M. Rodrigues, & V. Angyalossy (eds.)). São Paulo Blucher. <https://books.google.com.br/books?id=1f6uDwAAQBAJ&printsec=frontcover&hl=pt-BR#v=onepage&q&f=false>.
- FAO, & ONU. (2021). *El estado de los recursos de del mundo para tierras y aguas y la agricultura la alimentación - Informe de síntesis 2021*.
- Fariduddin, Q., Varshney, P., Yusuf, M., Ali, A., & Ahmad, A. (2013). *Dissecting the Role of Glycine Betaine in Plants under Abiotic Stress*.
- Fischer, W. N., Loo, D. D. F., Koch, W., Ludewig, U., Boorer, K. J., Tegeder, M., Rentsch, D., Wright, E. M., & Frommer, W. B. (2002). Low and high affinity amino acid H⁺-cotransporters for cellular import of neutral and charged amino acids. *Plant Journal*, 29(6), 717–731. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01248.x>.
- Forlani, G., Trovato, M., Funck, D., & Signorelli, S. (2019). *Regulation of Proline Accumulation and Its Molecular and Physiological Functions in Stress Defence BT - Osmoprotectant-Mediated Abiotic Stress Tolerance in Plants: Recent Advances and Future Perspectives* (M. A. Hossain, V. Kumar, D. J. Burritt, M. Fujita, & P. S. A. Mäkelä (eds.); pp. 73–97). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-27423-8_3.
- Funck, D., Eckard, S., & Müller, G. (2010). Non-redundant functions of two proline dehydrogenase isoforms in Arabidopsis. *BMC Plant Biology*, 10, 13. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-70>.
- Furuya, S., & Umemiya, Y. (2002). The influence of chemical. Forms on foliar-applied nitrogen absorption for peach trees. *Acta Horticulturae*, 594, 97–103. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2002.594.8>.
- Ghasemi, S., Khoshgoftarmanesh, A. H., Hadadzadeh, H., & Jafari, M. (2012). Synthesis of Iron-Amino Acid Chelates and Evaluation of Their Efficacy as Iron Source and Growth Stimulator for Tomato in Nutrient Solution Culture. *Journal of Plant Growth Regulation*, 31(4), 498–508. <https://doi.org/10.1007/s00344-012-9259-7>.
- Gholami Zali, A., & Ehsanzadeh, P. (2018). Exogenous proline improves osmoregulation, physiological functions, essential oil, and seed yield of fennel. *Industrial Crops and Products*, 111(June 2017), 133–140. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2017.10.020>.
- Giri, J. (2011). Glycinebetaine and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signaling and Behavior*, 6(11), 1746–1751. <https://doi.org/10.4161/psb.6.11.17801>.



- Grallath, S., Weimar, T., Meyer, A., Gummy, C., Suter-Grotemeyer, M., Neuhaus, J. M., & Rentsch, D. (2005). The AtProT family. Compatible solute transporters with similar substrate specificity but differential expression patterns. *Plant Physiology*, *137*(1), 117–126. <https://doi.org/10.1104/pp.104.055079>.
- Guo, N., Hu, J., Yan, M., Qu, H., Luo, L., Tegeder, M., & Xu, G. (2020). *Oryza sativa* Lysine-Histidine-type Transporter 1 functions in root uptake and root-to-shoot allocation of amino acids in rice. *Plant Journal*, *103*(1), 395–411. <https://doi.org/10.1111/tpj.14742>.
- Guo, N., Zhang, S., Gu, M., & Xu, G. (2021). Function, transport, and regulation of amino acids: What is missing in rice? *Crop Journal*, *9*(3), 530–542. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.04.002>.
- 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 Physiology*, *126*(3), 1266–1274. <https://doi.org/10.1104/pp.126.3.1266>.
- Han, J., Shi, J., Zeng, L., Xu, J., & Wu, L. (2015). Effects of nitrogen fertilization on the acidity and salinity of greenhouse soils. *Environmental Science and Pollution Research*, *22*(4), 2976–2986. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3542-z>.
- Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M. N., Wani, A. S., Pichtel, J., & Ahmad, A. (2012). Role of proline under changing environments: A review. *Plant Signaling and Behavior*, *7*(11). <https://doi.org/10.4161/psb.21949>.
- Hirner, A., Ladwig, F., Stransky, H., Okumoto, S., Keinath, M., Harms, A., Frommer, W. B., & Koch, W. (2006). Arabidopsis LHT1 is a high-affinity transporter for cellular amino acid uptake in both root epidermis and leaf mesophyll. *Plant Cell*, *18*(8), 1931–1946. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.041012>.
- Hossain, M. A., Kumar, V., Burritt, D. J., Fujita, M., & Makela, P. S. A. (2019). *Osmoprotectant-Mediated Abiotic Stress Tolerance in Plants: Recent Advances and Future Perspectives*. (M. A. Hossain, V. Kumar, D. J. Burritt, M. Fujita, & P. S. A. Makela (eds.)). Springer Nature Switzerland AG. https://doi.org/10.1007/978-3-030-27423-8_5.
- Hu, S., Ding, Y., & Zhu, C. (2020). Sensitivity and Responses of Chloroplasts to Heat Stress in Plants. *Frontiers in Plant Science*, *11*(April), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00375>.
- Idowu, O. S., Olarenwaju, O. M., & Ifedayo, O. I. (2013). Determination of optimum tilt angles for solar collectors in low-latitude tropical region. *International Journal of Energy and Environmental Engineering*, *4*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/2251-6832-4-29>.
- Jacob, R. H., Afify, A. S., Shanab, S. M., & Shalaby, E. A. (2022). Chelated amino acids: biomass sources, preparation, properties, and biological activities. *Biomass Conversion and Biorefinery*, *0123456789*. <https://doi.org/10.1007/s13399-022-02333-3>.



- Jiang, N., Cui, J., Meng, J., & Luan, Y. (2018). A tomato nucleotide binding sites-leucine-rich repeat gene is positively involved in plant resistance to phytophthora infestans. *Phytopathology*, 108(8), 980–987. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-12-17-0389-R>.
- Jung, S. M., Kim, S. W., Ban, S. H., In, D. S., Jung, J. D., Chung, H. J., Liu, J. R., Lim, Y. P., & Choi, D. W. (2006). Glutamine accumulation inhibits root growth and lateral root formation in ginseng hairy roots. *Plant Science*, 170(4), 801–807. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.11.013>.
- Kahlaoui, B., Hachicha, M., Misle, E., Fidalgo, F., & Teixeira, J. (2018). Physiological and biochemical responses to the exogenous application of proline of tomato plants irrigated with saline water. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 17(1), 17–23. <https://doi.org/10.1016/j.jssas.2015.12.002>.
- Kahraman, M., Sevim, G., & Bor, M. (2019). *The Role of Proline, Glycinebetaine, and Trehalose in Stress-Responsive Gene Expression BT - Osmoprotectant-Mediated Abiotic Stress Tolerance in Plants: Recent Advances and Future Perspectives* (M. A. Hossain, V. Kumar, D. J. Burritt, M. Fujita, & P. S. A. Mäkelä (eds.); pp. 241–256). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-27423-8_11.
- Kaur, G., & Asthir, B. (2015). Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance. *Biologia Plantarum*, 59(4), 609–619. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0549-3>.
- Kawade, K., Tabeta, H., Ferjani, A., & Hirai, M. Y. (2023). The Roles of Functional Amino Acids in Plant Growth and Development. *Plant And Cell Physiology*, 64(12), 1482–1493. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcad071>.
- Khan, S., Yu, H., Li, Q., Gao, Y., Sallam, B. N., Wang, H., Liu, P., & Jiang, W. (2019). Exogenous application of amino acids improves the growth and yield of lettuce by enhancing photosynthetic assimilation and nutrient availability. *Agronomy*, 9(5). <https://doi.org/10.3390/agronomy9050266>.
- Lambers, H., Chapin III, F. S., & Pons, T. L. (2009). Plant physiological ecology. In *Choice Reviews Online* (Vol. 46, Issue 08). SPRINGER. <https://doi.org/10.5860/choice.46-4432>.
- Lee, Y. H., Foster, J., Chen, J., Voll, L. M., Weber, A. P. M., & Tegeder, M. (2007). AAP1 transports uncharged amino acids into roots of Arabidopsis. *Plant Journal*, 50(2), 305–319. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03045.x>.
- Lehmann, S., Gummy, C., Blatter, E., Boeffel, S., Fricke, W., & Rentsch, D. (2011). In planta function of compatible solute transporters of the AtProT family. *Journal of Experimental Botany*, 62(2), 787–796. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq320>.
- Liang, X., Zhang, L., Natarajan, S. K., & Becker, D. F. (2013). Proline mechanisms of stress survival. *Antioxidants and Redox Signaling*, 19(9), 998–1011. <https://doi.org/10.1089/ars.2012.5074>.
- Lima, M. da G., Mendes, C. R., Nascimento, R. de, Lopes, N. F., & Carvalho, M. A. P. (2009).



- Avaliação bioquímica de plantas de milho pulverizadas com uréia isolada e em associação com aminoácidos. *Revista Ceres*, 56(3), 358–363. <http://www.ceres.ufv.br/ojs/index.php/ceres/article/view/3448/1339>.
- Liu, Y., Lei, X. meng, Guo, Y. xiao, Yao, S. xiang, & Zeng, K. fang. (2023). Effects of methionine treatment on storage quality and antioxidant activity of postharvest jujube fruit. *Journal of Integrative Agriculture*, 22(9), 2893–2904. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2023.06.004>.
- Mansour, M. M. F. (2000). Nitrogen containing compounds and adaptation of plants to salinity stress. *Biologia Plantarum*, 43(4), 491–500. <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/A:1002873531707>.
- Mariani, L., & Ferrante, A. (2017). Agronomic Management for Enhancing Plant Tolerance to Abiotic Stresses — Drought , Salinity , Hypoxia , and Lodging. *Horticulturae*, 3(4), 18. <https://doi.org/10.3390/horticulturae3040052>.
- Mathur, S., Agrawal, D., & Jajoo, A. (2014). Photosynthesis: Response to high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 137, 116–126. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.01.010>.
- Mattioli, R., Biancucci, M., Shall, A., Mosca, L., Costantino, P., Funck, D., & Trovato, M. (2018). Proline synthesis in developing microspores is required for pollen development and fertility. *BMC Plant Biology*, 18(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1571-3>.
- McCoy, R. M., Meyer, G. W., Rhodes, D., Murray, G. C., Sors, T. G., & Widhalm, J. R. (2020). Exploratory study on the foliar incorporation and stability of isotopically labeled amino acids applied to turfgrass. *Agronomy*, 10(3). <https://doi.org/10.3390/agronomy10030358>.
- Mertz, I. T., Christians, N. E., & Thoms, A. W. (2019). Branched-chain Amino Acids for Use as a Nitrogen Source on Creeping Bentgrass. *HortTechnology*, 0353(December), 833–837. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH04423-19>.
- Mirbolook, A., Rasouli-Sadaghiani, M. H., Sepehr, E., Lakzian, A., & Hakimi, M. (2021). Synthesized Zn(II)-Amino Acid and -Chitosan Chelates to Increase Zn Uptake by Bean (*Phaseolus vulgaris*) Plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40(2), 831–847. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10151-y>.
- Mohamed, A.-A., & Aldobhani, S. (2014). Effect of Altitude and Tilt Angle on Solar Radiation in Tropical Regions. *Journal of Science & Technology*, 19(1), 1–14.
- Näsholm, T., Kielland, K., & Ganeteg, U. (2009). Uptake of organic nitrogen by plants. *New Phytologist*, 182, 31–48. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02751.x>.
- Niu, T., Zhang, J., Li, J., Gao, X., Ma, H., Gao, Y., Chang, Y., & Xie, J. (2023). Effects of exogenous glycine betaine and cycloleucine on photosynthetic capacity, amino acid composition, and hormone metabolism in *Solanum melongena* L. *Scientific Reports*, 13(1), 1–16. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-34509-w>.



- Noroozlo, Y. A., Souri, M. K., & Delshad, M. (2019). Stimulation Effects of Foliar Applied Glycine and Glutamine Amino Acids on Lettuce Growth. *Open Agriculture*, 4(1), 164–172. <https://doi.org/10.1515/opag-2019-0016>.
- Okumoto, S., Schmidt, R., Tegeder, M., Fischer, W. N., Rentsch, D., Frommer, W. B., & Koch, W. (2002). High affinity amino acid transporters specifically expressed in xylem parenchyma and developing seeds of Arabidopsis. *Journal of Biological Chemistry*, 277(47), 45338–45346. <https://doi.org/10.1074/jbc.M207730200>.
- Ozden, M., Demirel, U., & Kahraman, A. (2009). Effects of proline on antioxidant system in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.) exposed to oxidative stress by H₂O₂. *Scientia Horticulturae*, 119(2), 163–168. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.07.031>.
- Padmanabhan, M., Cournoyer, P., & Dinesh-Kumar, S. P. (2009). The leucine-rich repeat domain in plant innate immunity: A wealth of possibilities. *Cellular Microbiology*, 11(2), 191–198. <https://doi.org/10.1111/j.1462-5822.2008.01260.x>.
- Park, E. J., Jeknic, Z., & Chen, T. H. H. (2006). Exogenous application of glycinebetaine increases chilling tolerance in tomato plants. *Plant and Cell Physiology*, 47(6), 706–714. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcj041>.
- Peixoto, C. P., Almeida, A., Oliveira, E., Dos Santos, J., Peixoto, M., & Poelking, V. (2020). *Princípios de Fisiologia Vegetal. Teoria e Prática*. (C. P. Peixoto, A. Almeida, E. Oliveira, J. Dos Santos, M. Peixoto, & V. Poelking (eds.)). Pod Editora. <https://podeditora.com.br/produto/principios-de-fisiologia-vegetal/>.
- Perchlik, M., Foster, J., & Tegeder, M. (2014). Different and overlapping functions of Arabidopsis LHT6 and AAP1 transporters in root amino acid uptake. *Journal of Experimental Botany*, 65(18), 5193–5204. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru278>.
- Popko, M., Michalak, I., Wilk, R., Gramza, M., Chojnacka, K., & Górecki, H. (2018). Effect of the new plant growth biostimulants based on amino acids on yield and grain quality of winter wheat. *Molecules*, 23(2). <https://doi.org/10.3390/molecules23020470>.
- Reis, A. R., & Lanza, M. G. (2023). Aminoácidos: Desmitificando el uso en la agricultura. In *Physiotek - UNESP* (Vol. 1, p. 34).
- Reis, A. R. dos, & Lanza, M. G. D. B. (2022). *Aminoácidos desmitificando o uso na agricultura*. Phisiotek.
- Rentsch, D., Schmidt, S., & Tegeder, M. (2007). Transporters for uptake and allocation of organic nitrogen compounds in plants. *FEBS Letters*, 581(12), 2281–2289. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.04.013>.
- Ronsein, G. E., Miyamoto, S., Bechara, E., Di Mascio, P., & Martinez, G. R. (2006). Oxidação de proteínas por oxigênio singlete: Mecanismos de dano, estratégias para detecção e implicações biológicas. *Química Nova*, 29(3), 563–568. <https://doi.org/10.1590/S0100-40422006000300027>.



- Saddique, M., Kausar, A., Iqra, I., Akhter, N., Mujahid, N., Parveen, A., Zaman, Q., & Hussain, S. (2022). Amino acids application alleviated salinity stress in spinach (*Spinacia oleracea* L.) by improving oxidative defense, osmolyte accumulation, and nutrient balance. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 46(6), 875–887. <https://doi.org/10.55730/1300-011X.3049>.
- Santiago, J. P., & Tegeder, M. (2016). Connecting source with sink: The role of arabidopsis AAP8 in phloem loading of amino acids. *Plant Physiology*, 171(1), 508–521. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00244>.
- Schönherr, J. (2006). Characterization of aqueous pores in plant cuticles and permeation of ionic solutes. *Journal of Experimental Botany*, 57(11), 2471–2491. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj217>.
- Sharma, S., Villamor, J. G., & Verslues, P. E. (2011). Essential role of tissue-specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potential. *Plant Physiology*, 157(1), 292–304. <https://doi.org/10.1104/pp.111.183210>.
- Silva, A. O. (2014). A Fertirrigação e o Processo de Salinização de Solos em Ambiente Protegido. *Nativa*, 2(3), 180–186. <https://doi.org/10.14583/2318-7670.v02n03a10>.
- Sun, W., Shahrajabian, M. H., Kuang, Y., & Wang, N. (2024). Amino Acids Biostimulants and Protein Hydrolysates in Agricultural Sciences. *Plants*, 13(2). <https://doi.org/10.3390/plants13020210>.
- Svennerstam, H., Ganeteg, U., & Näsholm, T. (2008). Root uptake of cationic amino acids by Arabidopsis depends on functional expression of amino acid permease 5. *New Phytologist*, 180(3), 620–630. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02589.x>.
- Szepesi, Á., & Szollosi, R. (2018). Mechanism of Proline Biosynthesis and Role of Proline Metabolism Enzymes Under Environmental Stress in Plants. *Plant Metabolites and Regulation under Environmental Stress, 2014*, 337–353. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-812689-9.00017-0>.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). *Plant physiology*. (E. Zeiger (ed.); 4th ed.). Sunderland, Mass. Sinauer Associates.
- TAIZ, L., ZEIGER, E., MOLLER, I. M., & MURPHY, A. (2017). *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. (L. Taiz, E. Zeiger, I. M. Moller, A. Murphy, A. A. Mastroberti, & P. L. de Oliveira (eds.)). Artmed Editora LTDA.
- Tegeder, M. (2012). Transporters for amino acids in plant cells: Some functions and many unknowns. *Current Opinion in Plant Biology*, 15(3), 315–321. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.02.001>.
- Tegeder, M. (2014). Transporters involved in source to sink partitioning of amino acids and ureides: Opportunities for crop improvement. *Journal of Experimental Botany*, 65(7), 1865–1878. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru012>.



- Tegeder, M., & Hammes, U. Z. (2018). The way out and in: phloem loading and unloading of amino acids. *Current Opinion in Plant Biology*, 43, 16–21. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.12.002>.
- Tegeder, M., & Masclaux-Daubresse, C. (2018). Source and sink mechanisms of nitrogen transport and use. *New Phytologist*, 217(1), 35–53. <https://doi.org/10.1111/nph.14876>.
- Tegeder, M., & Rentsch, D. (2010). Uptake and partitioning of amino acids and peptides. *Molecular Plant*, 3(6), 997–1011. <https://doi.org/10.1093/mp/ssq047>.
- Tegeder, M., & Ward, J. M. (2012). Molecular evolution of plant AAP and LHT amino acid transporters. *Frontiers in Plant Science*, 3, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00021>.
- Teixeira, W. F., Fagan, E. B., Soares, L. H., Soares, J. N., Reichardt, K., & Neto, D. D. (2018). Seed and Foliar Application of Amino Acids Improve Variables of Nitrogen Metabolism and Productivity in Soybean Crop. *Frontiers in Plant Science*, 9, 396. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00396>.
- Tonhati, R., Mello, S. C., Momesso, P., & Pedroso, R. M. (2020). L-proline alleviates heat stress of tomato plants grown under protected environment. *Scientia Horticulturae*, 268(July 2019), 12. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109370>.
- Tredenick, E. C., Farrell, T. W., Forster, W. A., & Psaltis, S. T. P. (2017). Nonlinear porous diffusion modeling of hydrophilic ionic agrochemicals in stomatous plant cuticle aqueous pores: A mechanistic approach. *Frontiers in Plant Science*, 8(May), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00746>.
- Trovato, M., Funck, D., Forlani, G., Okumoto, S., & Amir, R. (2021). Amino Acids in Plants: Regulation and Functions in Development and Stress Defense. *Frontiers in Plant Science*, 12(October), 1–5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.772810>.
- Wijewardene, I., Shen, G., & Zhang, H. (2021). Enhancing crop yield by using Rubisco activase to improve photosynthesis under elevated temperatures. *Stress Biology*, 1(1), 1–20. <https://doi.org/10.1007/s44154-021-00002-5>.
- Xia, J., Yamaji, N., Che, J., Shen, R. F., & Ma, J. F. (2014). Normal root elongation requires arginine produced by argininosuccinate lyase in rice. *Plant Journal*, 78(2), 215–226. <https://doi.org/10.1111/tpj.12476>.
- Xu, G., Fan, X., & Miller, A. J. (2012). Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 153–182. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105532>.
- Yamamoto, Y., Aminaka, R., Yoshioka, M., Khatoon, M., Komayama, K., Takenaka, D., Yamashita, A., Nijo, N., Inagawa, K., Morita, N., Sasaki, T., & Yamamoto, Y. (2008). Quality control of photosystem II: Impact of light and heat stresses. *Photosynthesis Research*, 98(1–3), 589–608. <https://doi.org/10.1007/s11120-008-9372-4>.



- Yang, G., Wei, Q., Huang, H., & Xia, J. (2020). Amino acid transporters in plant cells: A brief review. *Plants*, 9(8), 1–17. <https://doi.org/10.3390/plants9080967>.
- Yao, X., Nie, J., Bai, R., & Sui, X. (2020). Amino acid transporters in plants: Identification and function. *Plants*, 9(8), 1–17. <https://doi.org/10.3390/plants9080972>.
- Yildirim, E., Ekinci, M., Turan, M., Dursun, A., Kul, R., & Parlakova, F. (2015). Roles of glycine betaine in mitigating deleterious effect of salt stress on lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Archives of Agronomy and Soil Science*, 61(12), 1673–1689. <https://doi.org/10.1080/03650340.2015.1030611>.
- Zhang, C., Kong, N., Cao, M., Wang, D., Chen, Y., & Chen, Q. (2020). Evolutionary significance of amino acid permease transporters in 17 plants from Chlorophyta to Angiospermae. *BMC Genomics*, 21(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-6729-3>.
- Zhang, S., Zhang, Y., Li, K., Yan, M., Zhang, J., Yu, M., Tang, S., Wang, L., Qu, H., Luo, L., Xuan, W., & Xu, G. (2021). Nitrogen Mediates Flowering Time and Nitrogen Use Efficiency via Floral Regulators in Rice. *Current Biology*, 31(4), 671-683.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.10.095>.