

УДК 633.16:581.1.

С.Д. Атабаева*, А. Жардамалиева, А. Нурмаханова,
С.С. Кенжебаева, С.Ш. Асрандина

Казахский национальный университет им. аль-Фараби,
Республика Казахстан, г. Алматы

*E-mail: sauleat@yandex.ru

Совместное действие засоления (NaCl) и ионов меди на накопление биомассы и содержание аминокислот у сортов пшеницы

В статье представлены данные по изучению совместного и отдельного влияния засоления (NaCl) и ионов меди (CuSO_4) на накопление биомассы корнями и надземными органами, и содержание аминокислот в листьях проростков пшеницы. Установлено, что при отдельном и совместном действии засоления и ионов меди снижается накопление биомассы у сортов пшеницы. Выявлены устойчивые сорта пшеницы к действию засоления и ионов меди, так по накоплению биомассы надземными органами Казахстанская ранняя и Казахстанская-3 оказались более устойчивыми к совместному действию меди и засоления, а Шагала и Мельтурн – наиболее чувствительными. При совместном и отдельном действии данных стрессоров изменяется содержание таких аминокислот, как глутаминовая кислота, пролин, валин, аланин и другие, как ответная защитная реакция растений.

Ключевые слова: пшеница, засоление, медь, рост, аминокислоты.

S.D. Atabayeva, A. Zhardamaliyeva, A. Nurmahanova, S.S. Kenzhebayeva, S.S. Asarandina

The combined effect of salinity (NaCl) and copper ions on biomass and amino acid content in wheat varieties

The article presents results of analysis of the joint and separate effect of salinity (NaCl) and copper ions (CuSO_4) on biomass accumulation, and the amino acid content in the wheat varieties. At separate and joint effect of salinity and copper ions are reduced growth and biomass accumulation of wheat varieties. Identified resistant varieties of wheat to the effect of salinity and copper. On the accumulation of biomass by shoots Kazakhstanskaya-3 and Kazakhstanskaya rannaya were more resistant to the combined effect of copper and salinity, and Shagala and Meltur – the most sensitive. The joint and separate effect of these stressors changes a content of amino acids such as glutamic acid, proline, valine, alanine, and the other aminoacids as a response protective reaction of plants.

Key words: wheat, copper, salinity, growth, aminoacids.

С.Д. Атабаева, А. Жардамалиева, А. Нурмаханова, С.С. Кенжебаева, С.Ш. Асрандина

Тұздың (NaCl) және мыс иондарының бидай сорттарының биомассасына және аминқышқылдар мөлшеріне бірлескен әсері

Мақалада тұздың (NaCl) және мыс иондарының (CuSO_4) бидай сорттарының биомассасының жинақталуына, жапырақтардағы аминқышқылдар мөлшеріне жеке және бірлескен әсерінің зерттеулерінің нәтижелері көрсетілген. Тұздың және мыс иондарының әсерінде бидай сорттарының өсуі және биомасса жинақталуы төмендеген. Бидайдың тұзды стресске және мыс иондарына төзімді сорттары анықталды. Жерүсті мүшелерінің биомасса жинақталуы бойынша сорттар «Қазақстанская ранняя» және «Қазақстанская-3» тұзды стресске және мыс иондарына төзімді, ал «Шагала» мен «Мельтурн» сорттары сезімтал болып шыққан. Тұздың және мыс иондарының жеке және бірлескен әсерінде өсімдіктердің жауап қорғаныс реакция ретінде глутамин қышқылы, пролин, валин, аланин және басқа аминқышқылдардың мөлшері өзгерген.

Түйін сөздер: бидай, мыс, тұзды стресс, өсу, аминқышқылдар.

1 Введение

Почвы Восточно-Казахстанской области наиболее загрязнены тяжелыми металлами (ТМ) в результате деятельности металлургических комбинатов, а также территории вокруг предприятий по добыче и переработке меди, как АО «Балхашмедь» и АО «Жезказганцветмедь» [1]. Другая экологическая проблема в Казахстане – засоление. Основную угрозу для водных ресурсов на юге и юго-востоке страны составляет орошаемое земледелие. В Казахстанских степях грунтовые воды очень сильно минерализованы. И в результате происходит процесс осолонцевания [2]. Результатом является совместное воздействие засоления и ТМ на экосистему в целом. В настоящее время недостаточно изучены теоретические аспекты физиолого-биохимических механизмов устойчивости растений к совместному действию ТМ и засолению. Целью работы является определение устойчивых к совместному действию засоления (NaCl) и ионов меди различных сортов пшеницы и определить изменение содержания аминокислот (АК) в условиях действия данных стрессоров.

2 Материалы и методы исследований

В качестве объектов исследований были взяты 5 сортов пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Шагала, Казахстанская-3, Казахстанская ранняя, Кайыр, Мельтурн.

Растения выращивали в гидропонных условиях 7 дней на вариантах: контроль, 50 мМ NaCl, 100 мМ NaCl, 0,25 мМ CuSO₄, 0,5 мМ CuSO₄, 50 мМ NaCl+0,25 мМ CuSO₄ в факторостатных условиях при +22°С днем и +18°С ночью, с 14-часовым фотопериодом. Для определения сухой биомассы растения помещали в сушильный шкаф и сушили при +105°С до постоянного веса, охлаждали до комнатной температуры и взвешивали.

Выделение АК проводили по методу, описанному S. Minocha [3]. Метод основан на извлечении АК и связывания их с дансил-хлоридом. Определение проводили в лаборатории биотехнологии Университета Нью Хемпшир (США). Растительный материал погружали в 5% раствор хлорной кислоты (1:4), замораживали в течение 24 часов, размораживали (2-4 ч) и снова замораживали (24 ч). Затем согласно методике определяли содержание аминокислот на

жидкостном хроматографе высокого разрешения HPLC (Percin Elmer, США).

3 Результаты и их обсуждение

3.1 Влияние NaCl и ионов меди на накопление биомассы растений пшеницы

В условиях засоления у 7-дневных проростков пшеницы различных сортов снижалась биомасса надземных органов и корней (рисунки 1, 2). По накоплению биомассы надземных органов сорта располагаются в следующем порядке: Казахстанская ранняя (88%) > Казахстанская -3 (75%) = Кайыр (75%) > Шагала (56%) > Мельтурн (50%) (рисунок 1). Накопление биомассы корнями растений также снижалось (рисунок 2).

Изучение действия меди на накопление биомассы проростками пшеницы показало, что при действии высокой концентрации меди (0,5 мМ) сорта Казахстанская ранняя и Мельтурн оказались устойчивыми по сравнению с другими сортами (в% к контролю): Казахстанская ранняя (60%) = Мельтурн (60%) > Шагала (44%) > Кайыр (30%) = Казахстанская -3 (30%) (рисунок 3). По накоплению биомассы корнями растений сорта пшеницы располагаются следующим образом: Мельтурн (83%) > Кайыр (61%) > Казахстанская ранняя (44%) > Казахстанская -3 (30%) > Шагала (20%) (рисунок 4).

В отличие от вариантов с NaCl, где в большей степени наблюдалось подавление надземных органов по сравнению с корнями, при действии ионов меди накопление биомассы корнями подавлялось в большей степени, чем тот же показатель с надземными органами. Это может объясняться тем, что обычно, в растениях наибольшее количество ТМ накапливается в корнях [4,5], что является своеобразным механизмом защиты органов, где интенсивно идут синтетические процессы [6].

Для совместного действия были выбраны низкие концентрации обоих стрессоров, так как при других комбинациях вариантов растения плохо прорастали. При совместном действии засоления и меди по накоплению биомассы надземными органами сорта располагаются в следующем порядке: Казахстанская ранняя (53%) > Казахстанская-3 (50%) > Кайыр (41%) > Мельтурн (33%) > Шагала (32%) (рисунок 5). Биомасса корней в наименьшей степени подавлялась у сорта Казахстанская-3, в наибольшей степени – у сорта Шагала (рисунок 6).

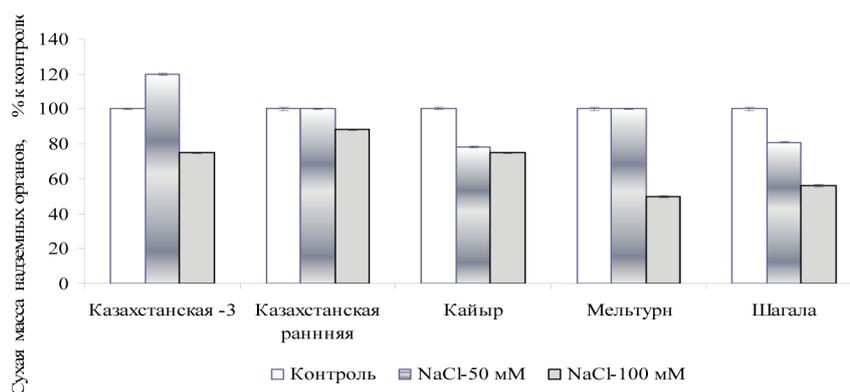


Рисунок 1 – Влияние NaCl на биомассу надземных органов 7-дневных проростков пшеницы

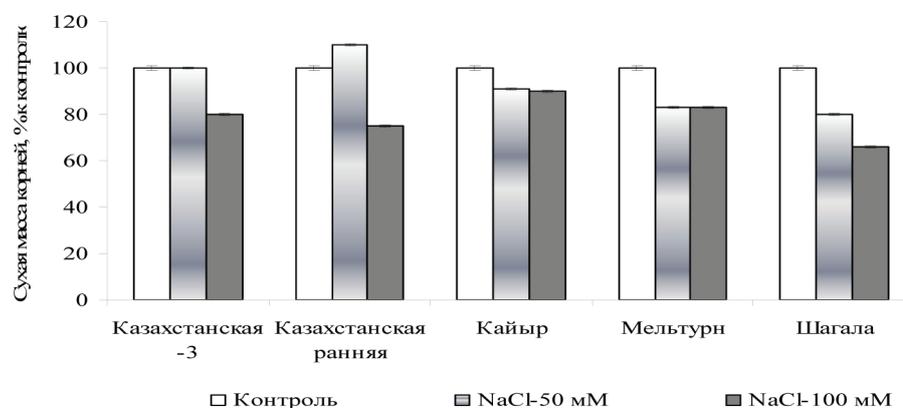


Рисунок 2 – Влияние NaCl на биомассу корней 7-дневных проростков пшеницы

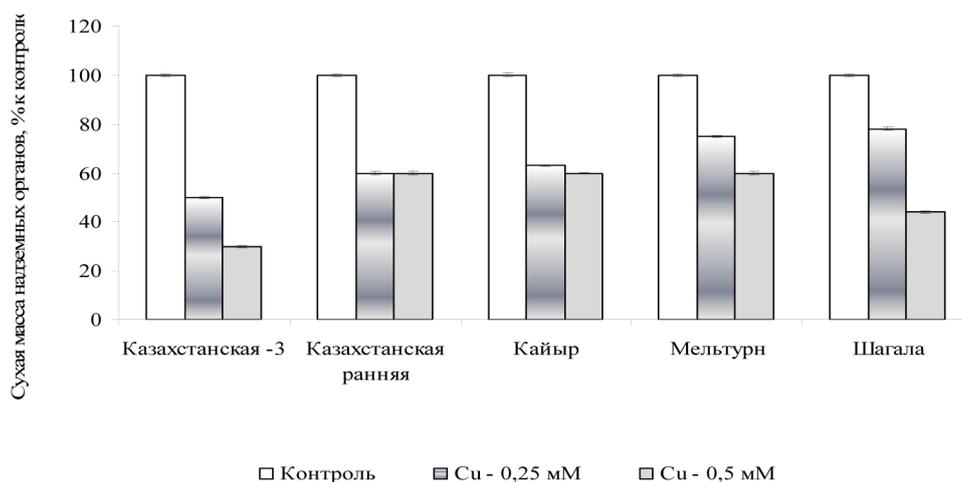


Рисунок 3 – Влияние меди на биомассу надземных органов 7-дневных проростков пшеницы

Таким образом, по накоплению биомассы надземными органами Казахстанская ранняя и Казахстанская-3 оказались более устойчивыми к совместному действию меди и засоления,

а Шагала и Мельтурн – наиболее чувствительными. Совместное действие засоления и ионов меди в основном усугублял негативный эффект ионов меди, но накопление биомассы при сов-

местном действии подавлялось в большей степени по сравнению с действием засоления в отдельности.

3.2 Влияние совместного действия засоления и ионов меди на содержание аминокислот в листьях пшеницы

Аминокислоты (АК) являются одним из важных классов метаболитов в клетке. АК, такие как пролин, аспарагин и гамма-аминомасляная кислота (GABA), играют важную роль в регуляции осмотического потенциала клетки в условиях стресса. Накопление аммиака в период стресса элиминируется накоплением азотсодержащих соединений как глутамин, аргинин и пролин [7]. При высоких скоростях метаболизма идет накопление дикарбоновых аминокислот, при низких – ароматических АК [8]. Содержание глутамино-

вой кислоты (ГК) снижалось у сорта Шагала при засолении, у сорта Казахстанская-3 при действии ионов меди и совместном действии меди и засоления. Возможно, это обусловлено интенсивным использованием ГК во время действия стрессоров на синтез пролина, являющейся важнейшей стрессовой АК [9]. Ранее было показано, что в стрессовых условиях пролин синтезируется по глутамат-синтазному пути [10]. По содержанию ГК при действии NaCl сорта располагаются в следующий ряд (% к контролю): Казахстанская-3 (122%) > Казахстанская ранняя (111%) > Шагала (22%); при действии CuSO₄: Шагала (159%) > Казахстанская ранняя (110%) > Казахстанская-3 (54%); при совместном действии меди и засоления: Шагала (142%) > Казахстанская ранняя (142%) > Казахстанская -3 (56%) (рисунок 7).

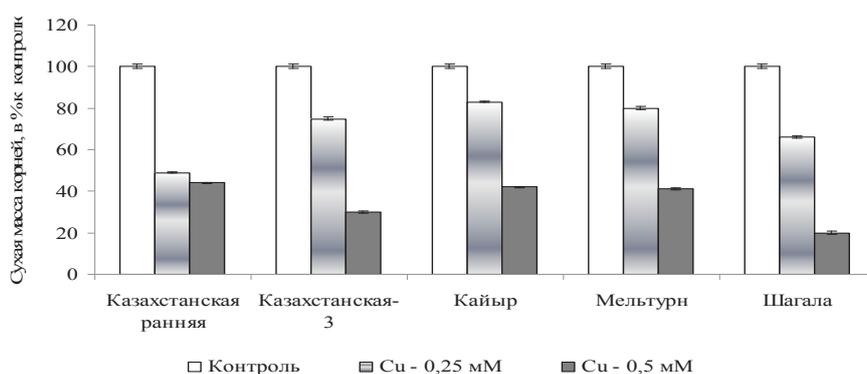


Рисунок 4 – Влияние ионов меди на биомассу корней 7-дневных проростков пшеницы

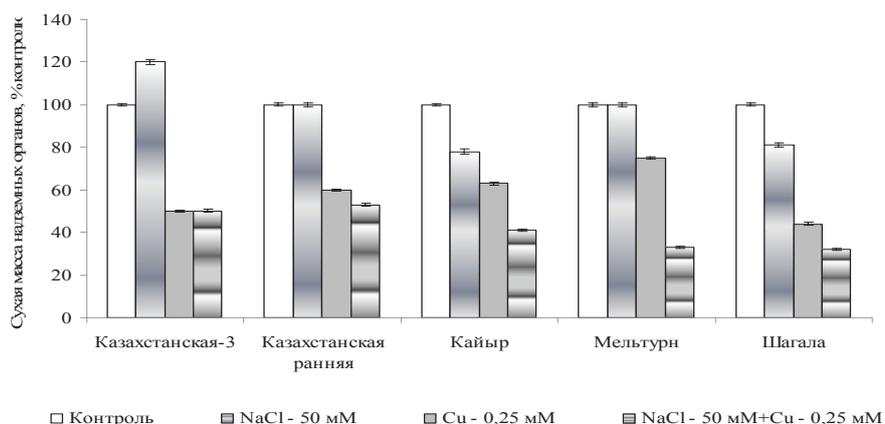


Рисунок 5 – Влияние совместного действия меди и засоления на биомассу надземных органов 7-дневных проростков пшеницы

Содержание глутамина повышалось у всех сортов при действии NaCl (% к контролю): Казахстанская -3 (191%) > Казахстанская ранняя (153%) > Шагала (124%); при действии CuSO₄: Казахстанская ранняя (243%) > Шагала (158%) > Казахстанская-3(97%); при совместном действии меди и засоления: Казахстанская ранняя (207%) > Шагала (120%) = Казахстанская -3 (120%).

В стрессовых условиях пролин синтезируется по глутаматному пути. Поэтому наблюдается резкое повышение содержания пролина и незначительное повышение содержания глутамина и ГК. Содержание ароматических АК, как триптофан и фенилаланин увеличивалось при засолении у сортов Казахстанская ранняя и Казахстанская-3 у сорта Шагала наблюдалось снижение. При действии меди, наоборот, содержание триптофана увеличивалось только у сорта Шагала. При совместном действии стрессоров содержание триптофана увеличивалось у всех при действии NaCl (% к контролю): Казахстанская -3 (124%) > Казахстанская ранняя (122%) > Шагала (90%); при действии CuSO₄: Шагала (172%) > Казахстанская -3 (99%) > Казахстанская ранняя (80%); при совместном действии меди и засоления: Шагала (191%) > Казахстанская -3 (126%) > Казахстанская ранняя (107%).

Содержание фенилаланина при действии меди значительно снижалось у сорта Шагала, у остальных сортов оставалось на уровне контроля, при действии засоления и совместном действии стрессоров содержание этой АК повышалось. По содержанию фенилаланина при действии NaCl сорта располагаются в следующий ряд (% к контролю): Казахстанская ранняя (152%) > Шагала (135%) > Казахстанская -3 (107%); при действии CuSO₄: Казахстанская-3(99%) > Казахстанская ранняя (98%) > Шагала (13%); при совместном действии меди и засоления: Шагала (268%) > Казахстанская -3 (149%) > Казахстанская ранняя (119%).

В условиях стресса происходит регуляция азотного метаболизма, дальнего транспорта и запасной формы азота в результате накопления аргинина и аспарагина [11]. Аланин и глицин могут быть использованы для синтеза LEA-белков, участвующих в защитной реакции растений при дегидратации [12], повышение содержания ГК, пролина, аланина и валина поддерживает потоки энергии из хлоропласта [13]. Известно, что одной из адаптивных реакций растений на действие стрессоров является усиление дыха-

тельного метаболизма, обуславливающее увеличение скорости функционирования Цикла Кребса [14]. Количество ацетил-СоА, поставляемого гликолитическим путем может быть недостаточно, так как часть пировиноградной кислоты (ПВК) используется на синтез аланина, являющегося одной из стрессовых АК. При стрессе содержание аланина у некоторых сортов уменьшалось. Это можно объяснить тем, что, вероятно у этих сортов происходит нехватка предшественника аланина – ПВК, которая возникает вследствие снижения его образования в результате подавления процесса гликолиза в условиях стресса [9]. По содержанию аланина при действии NaCl сорта располагаются в следующий ряд (% к контролю): Казахстанская -3 (149%) > Казахстанская ранняя (111%) > Шагала (90%); при действии CuSO₄: Шагала (176) > Казахстанская ранняя (129) > Казахстанская -3 (79%); при совместном действии меди и засоления: Шагала (211%) > Казахстанская ранняя (102%) > Казахстанская -3 (72%).

По содержанию валина при действии NaCl сорта можно расположить в следующий ряд (% к контролю): Шагала (226%) > Казахстанская ранняя (149%) > Казахстанская -3 (89%); при действии CuSO₄: Шагала (158%) > Казахстанская ранняя (119%) > Казахстанская-3 (87%); при совместном действии меди и засоления: Казахстанская -3 (266%) > Шагала (183%) > Казахстанская ранняя (92%). Учитывая, что для валина и лейцина ранее были показаны пути их деградации в ацетоацетат и ацетил-Со-А [14], можно предположить, что в экстремальных ситуациях недостающий ацетил-СоА мобилизуется для цикла Кребса из валина. Возможно, этим и объясняется снижение содержания валина у некоторых сортов. Анализируя полученные данные можно предположить, что засоление и ионы меди вызывают интенсификацию основных метаболических процессов, у устойчивых сортов активируются защитные механизмы.

По содержанию изолейцина при действии NaCl сорта располагаются в следующий ряд (% к контролю): Шагала (221%) > Казахстанская ранняя (187%) > Казахстанская-3 (110%); при действии CuSO₄: Шагала (189%) > Казахстанская ранняя(161%) > Казахстанская-3 (103%); при совместном действии меди и засоления: Казахстанская ранняя (197%) > Шагала (190%) > Казахстанская -3 (115%). По данным литературы [9] содержание лейцина и изолейцина и валина повышается при действии стресса. Они

могут служить альтернативным источником энергии при недостатке сахаров [15]. По содержанию лейцина при действии NaCl сорта можно расположить в следующий ряд (% к контролю): Казахстанская ранняя (251%) > Шагала (238%) > Казахстанская-3 (102%); при действии CuSO₄: Казахстанская ранняя (281%) > Шагала (196%) > Казахстанская -3 (99%); при совместном действии меди и засоления: Казахстанская ранняя (295%) > Шагала (184%) > Казахстанская-3 (135%).

GABA образуется при α-декарбоксилировании ГК, реакции потребляющей протоны, и та-

ким образом, стабилизирующей pH цитоплазмы при стрессе. GABA может увеличиваться при деградации полиаминов, она повышает активность антиоксидантных ферментов, как катаза, СОД при стрессе [15, 16]. По содержанию GABA при действии NaCl сорта располагаются в следующий ряд (% к контролю): Казахстанская-3 (122%) > Казахстанская ранняя (110%) > Шагала (106%); при действии CuSO₄: Шагала (149%) > Казахстанская -3 (110%) > Казахстанская ранняя (105%); при совместном действии меди и засоления: Казахстанская-3 (266%) > Шагала (176%) > Казахстанская ранняя (118%).

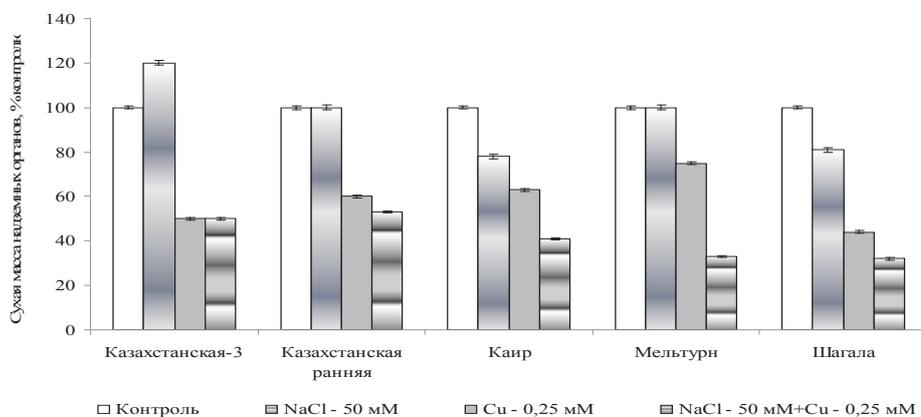


Рисунок 6 – Влияние совместного действия меди и засоления на биомассу корней 7-дневных проростков пшеницы

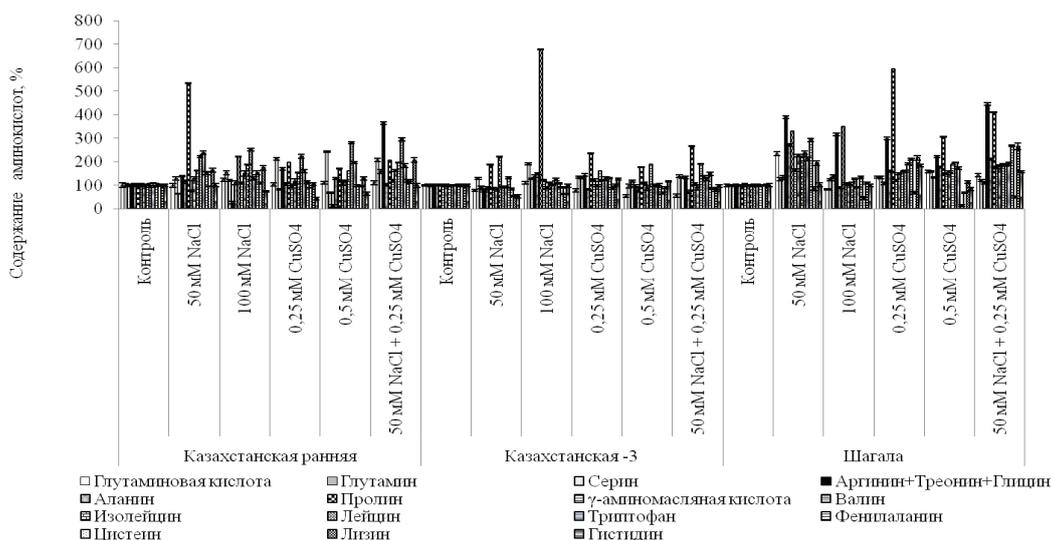


Рисунок 7 – Влияние засоления (NaCl) и ионов тяжелых металлов (Cu, Cd) на содержание аминокислот в листьях пшеницы

Цистеин необходим для синтеза глутатиона в условиях стресса и синтеза фитохелатинов в условиях загрязнения среды ТМ. Снижение его может объясняться снижением предшественника ацетил-СоА при подавлении процессов гликолиза, а также усиленным синтезом глутатиона как антиоксиданта и образованием металлотионеинов в условиях избытка металлов в среде. Содержание цистеина было выше у устойчивых сортов пшеницы. По содержанию цистеина при действии NaCl сорта располагаются в следующий ряд (% к контролю): Казахстанская ранняя (109%) > Казахстанская-3 (92%) > Шагала (46%); при действии CuSO₄: Казахстанская ранняя (96%) > Казахстанская -3 (68%) = Шагала (68%); при совместном действии меди и засоления: Казахстанская ранняя (117%) > Казахстанская -3 (87%) > Шагала (50%).

По содержанию лизина при действии NaCl сорта располагаются так (% к контролю): Казахстанская ранняя (174%) > Шагала (109%) > Казахстанская -3 (62%); при действии CuSO₄: Казахстанская ранняя (129%) > Казахстанская -3 (89%) = Шагала (114%); при совместном действии меди и засоления: Казахстанская ранняя

(207%) > Шагала (265%) > Казахстанская -3 (78%).

Известно, что гистидин входит в сигнальную систему при действии осмотического стресса, а также биосинтез его в конечных стадиях идет с участием ГК [17]. Содержание гистидина при засолении у некоторых у сорта Казахстанская-3 уменьшалось, а при действии ионов меди увеличивалось. При совместном действии стрессоров содержание гистидина увеличивалось только у сорта Шагала. По содержанию гистидина при действии NaCl сорта можно располагаются в следующий ряд (% к контролю): Шагала (99%) > Казахстанская -3 (98%) > Казахстанская ранняя (75%); при действии CuSO₄: Казахстанская -3 (116%) > Шагала (84%) > Казахстанская ранняя (64%); при совместном действии меди и засоления: Шагала (156%) > Казахстанская ранняя (99%) > Казахстанская -3 (96%).

Итак, при отдельном и совместном действии засоления и ионов меди снижается накопление биомассы и изменяется содержание стрессовых АК, как пролин, валин, аланин и другие как ответная защитная реакция растений в ответ на действие стрессоров.

Литература

- 1 Тасекеев М. Биоремедиация токсичных промышленных отходов // Промышленность Казахстана. – 2004. – № 5 (26). – С. 59-63.
- 2 <http://www.ca-oasis.info/oasis/?jrn=22&id=157>.
- 3 Minocha R., Shortle W.C., Long S., Minocha S. C. A rapid and reliable procedure for extraction of cellular polyamines and inorganic ions from plant tissues // J. Plant Growth Regul. – 1994. – № 13 – P. 187-193.
- 4 Kholodova V.P., Volkov K.S., Kuznetsov V.V. Adaptation of the common ice plant to high copper and zinc concentrations and their potential using for phytoremediation // Russ. J. Plant Physiol. – 2005. – Vol. 52. – P. 848–858.
- 5 Khoshgoftar A.H., Shariatmadari H., Karimian N., Kalbasi M., Van der Zee SEATM., Parker D.R. Salinity and zinc application effects on phytoavailability of cadmium and zinc // Soil Sci Soc. Am. J. – 2004. – Vol. 68. – P. 1885–1889.
- 6 Khoshgoftarmanesh A.H., Shariatmadari H., Karimian N., Kalbasi M., Van der Zee Seatm Cadmium and zinc in saline soil solutions and their concentrations in wheat // Soil Sci Soc Am J.- 2006. – Vol. 70. – P. 582–589.
- 7 El-Bassiouny H.M., Mostafa H.A., El-Khawas S.A., Hassanein R.A., Khalil S.I. and Abd El-Monem A.A. Physiological responses of wheat plant to foliar treatments with arginine or putrescine // Aus. J. Basic and Appl. Sci -2008 – V.2(4) – P.1390-1403.
- 8 Штеменко Н.Т., Сорочан О.О. Вілні амінокислоти на ранніх фазах проростаання зерна кукурудзи. // Физиология и биохимия культурных растений. -2001. – Т. 33.- №5. – С.441-445.
- 9 Епринцев А.Т., Солодилова О.С., Хожайнова Г.Н. Роль свободных аминокислот в адаптивной реакции кукурузы в условиях солевого стресса // Вестник ВГУ. – 2003. – № 2. – С. 132-135.
- 10 Willem R., Li Y., Verbruggen I., Biesemans M., Jacobs M. Proline metabolism in wild-type and in salt-tolerant mutant of *Nicotiana glauca* studied by C-nuclear magnetic resonance imaging // Plant physiology. – 1999. – V. 121. – P. 1281-1290.
- 11 Al.Asbahi A.A., Maqtari M.A. ABA biosynthesis defective mutants reduce some free amino acids accumulation under drought stress in tomato leaves in comparison with Arabidopsis plants tissues. // Journal of Stress Physiology & Biochemistry. – 2012. – V. 8. – № 2. – P. 179-192
- 12 Чиркова Т.В. «Физиологические основы устойчивости растений». Учебное пособие. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. Ун-та, 2002. – 244 с.
- 13 Zagdanska I. B. Influence of water stress upon photosynthetic carbon metabolism in wheat // Journal of Plant Physiology. – 1984. -V. 116. – P. 153-160.

- 14 Гордон Л.Х. Дыхание и водно-солевой обмен растительных тканей. – М.:Наука. – 1976. – 119 с.
- 15 Daschener K., Coues I., Binder S. The mitochondrial isovaleryl-coenzyme A dehydrogenase of Arabidopsis oxidizes intermediates of leucin and valincatabolism // *Plant Physiol.* -2001. – V. 126. – P. 601-612
- 16 Malekzadeh, P., J. Khara and R. Heidari. Effect of exogenous Gama-aminobutyric acid on physiological tolerance of wheat seedling exposed to chilling stress // *Iranian Journal of Plant Physiology* -2012- V. 3 (1). – P. 611 – 617.
- 17 Ingle R.A. Histidine Biosynthesis // *The Arabidopsis Book.* -2011. – V. 2. – P. 1-9.

References

- 1 Tasekeev M. Bioremediacija toksichnyh promyshlennyh othodov // *Promyshlennost' Kazahstana.* – 2004. – № 5 (26). – P. 59-63.
- 2 <http://www.ca-oasis.info/oasis/?jrn=22&id=157>.
- 3 Minocha R., Shortle W.C., Long S., Minocha S. C. A rapid and reliable procedure for extraction of cellular polyamines and inorganic ions from plant tissues // *J. Plant Growth Regul.* – 1994. – № 13 – P. 187-193.
- 4 Kholodova V.P., Volkov K.S., Kuznetsov V.V. Adaptation of the common ice plant to high copper and zinc concentrations and their potential using for phytoremediation // *Russ. J. Plant Physiol.* – 2005. – Vol. 52. – P. 848–858.
- 5 Khoshgoftarmanesh A.H., Shariatmadari H., Karimian N., Kalbasi M., Van der Zee SEATM., Parker D.R. Salinity and zinc application effects on phytoavailability of cadmium and zinc // *Soil Sci Soc. Am. J.* – 2004. – Vol. 68. – P. 1885–1889.
- 6 Khoshgoftarmanesh A.H., Shariatmadari H., Karimian N., Kalbasi M., Van der Zee Seatm Cadmium and zinc in saline soil solutions and their concentrations in wheat // *Soil Sci Soc Am J.*- 2006. – Vol. 70. – P. 582–589.
- 7 El-Bassiouny H.M., Mostafa H.A., El-Khawass S.A., Hassanein R.A., Khalil S.I. and Abd El-Monem A.A. Physiological responses of wheat plant to foliar treatments with arginine or putrescine// *Aus. J. Basic and Appl. Sci* -2008 – V.2(4) – P.1390-1403.
- 8 Shtemenko N.T., Sorochan O.O. Vilni amiinokisloti na rannih fazah prorstainja zerna kukurudzi. // *Fiziologija i biohimija kul'turnyh rastenij.* -2001. – T. 33.- №5. – P.441-445.
- 9 Eprincev A.T., Solodilova O.S., Hozhainova G.N. Rol' svobodnyh aminokislot v adaptivnoj reakcii kukuruzy v uslovijah solevogo stressa // *Vestnik VGU.* – 2003. – № 2. – P. 132-135.
- 10 Willem R., Li Y., Verbruggen I., Biesemans M., Jacobs M. Proline metabolism in wild-type and in salt-tolerant mutant of *Nicotiana glauca* studied by C-nuclear magnetic resonance imaging// *Plant physiology.* – 1999. – V. 121. – P. 1281-1290.
- 11 Al.Asbahi A.A., Maqtari M.A. ABA biosynthesis defective mutants reduce some free amino acids accumulation under drought stress in tomato leaves in comparison with Arabidopsis plants tissues. // *Journal of Stress Physiology & Biochemistry.* – 2012. – V. 8. – № 2. – P. 179-192
- 12 Chirkova T.V. «Fiziologicheskie osnovy ustojchivosti rastenij». Uchebnoe posobie. – SPb.: Izd-vo S.-Peterb. Un-ta, 2002. – 244 p.
- 13 Zagdanska I. B. Influence of water stress upon photosynthetic carbon metabolism in wheat // *Journal of Plant Physiology.* – 1984. -V. 116. – P. 153-160.
- 14 Gordon L.H. Dyhanie i vodno-solevoj obmen rastitel'nyh tkanej. – М.:Наука. – 1976. – 119 p.
- 15 Daschener K., Coues I., Binder S. The mitochondrial isovaleryl-coenzyme A dehydrogenase of Arabidopsis oxidizes intermediates of leucin and valincatabolism // *Plant Physiol.* -2001. – V. 126. – P. 601-612
- 16 Malekzadeh, P., J. Khara and R. Heidari. Effect of exogenous Gama-aminobutyric acid on physiological tolerance of wheat seedling exposed to chilling stress // *Iranian Journal of Plant Physiology* -2012- V. 3 (1). – P. 611 – 617.
- 17 Ingle R.A. Histidine Biosynthesis // *The Arabidopsis Book.* -2011. – V. 2. – P. 1-9.