

Sóvirág (*Limonium gmelini*) prolintermelésének összefüggése a sótartalommal természetes és kontrollált környezetben

MURAKEÖZY ÉVA PATRICIA, NAGY ZOLTÁN és TUBA ZOLTÁN

Szent István Egyetem, Növényteni és Növényélettani Tanszék, Gödöllő

A szántóföldi növénytermesztés legjelentősebb termés csökkentő tényezői a különböző abiotikus stresszek, melyek között vezető helyen áll a szárazság-stressz és a sóstressz (BOYER, 1982). Magas sótartalmú talajok jellemzik a kontinensek összterületének 10 %-át (SZABOLCS, 1994), mely talajok a művelésből eleve kiszorulnak. Ezen felül az intenzív növénytermesztés maga is okozója lehet sófelhalmozódásnak, a nem megfelelő öntözési technikák révén. Ez az ún. másodlagos sófelhalmozódás a művelt területek mintegy 40 %-át sújtja (WYN JONES & GORHAM, 1986). Hazánk területének egytizedét teszik ki a szikes talajok (SZABOLCS, 1981).

Noha a mezőgazdasági termesztésben lévő fajok nem, vagy csak igen kis mértékben toleránsak a magas sótartalmú környezettel szemben, bizonyos növényfajok (az ún. halofiták) alkalmazkodtak a sós környezethez. A kétszikű halofita és halotoleráns növények sós környezetben az ozmotikus szabályozást elsősorban ionfelvétel és hajtásba való transzlokáció révén valósítják meg (FLOWERS et al., 1977). Mivel e növények enzimrendszere éppoly érzékeny a magas sókoncentrációra, mint a nem halofitáké (FLOWERS, 1972; GREENWAY & OSMOND, 1972), a megfelelő belső ozmotikus nyomás fenntartásához szükséges sókat a vakuolumba zárja a növény, míg a citoplazma és a vakuolum közötti vízpotenciál-különbséget szerves molekulák akkumulációja révén egyenlíti ki. Ily módon enzimtoxicitás veszélye nélkül, kis energia befektetéssel nő a belső ozmotikus nyomás. A citoplazmában felhalmozódott szerves molekulák az enzimműködésre még nagy koncentrációban sem károsak (kompatibilis ozmotikumok), segítenek a membránok, fehérjék natív szerkezetének fenntartásában (LOW, 1985), sőt, felhalmozásuk bizonyos metabolikus előnyökkel is járhat (HARE et al., 1998).

A kompatibilis ozmotikumok között tartjuk számon a prolin aminosavat (YANCEY et al., 1982), melynek specifikus akkumulációja általános jelenség a vízhiánynak kitett sejtekben, baktériumokban, algákban és fejlettebb növények-

*A Magyar Talajtani Társaság és a Magyarhoni Földtani Társulat Mérnökgeológiai Szakosztálya 2000. február 9-én, a szikesedés témakörében rendezett előadói ülésén elhangzott előadás anyaga

ben éppúgy, mint állatokban (STEWART, 1981). A magasabb rendű növényekben felhalmozása jellemző kísérője a vízhiány-, só- és hidegstressznek. Számos vizsgálatban erős korrelációt találtak a megnövekedett sejtbéli prolintartalom és a sejt szárazság-, illetve sóstressztűrő képessége között (TAYLOR, 1996). A prolintartalom biológiai markerként szerepelhet a gyakorlati fajtanemesítési kutatásokban; így a hidegtoleranciára való nemesítésben őszi búzában (DÖRFLING, 1993) vagy sótoleranciára való nemesítésben burgonyában (MARTINEZ et al., 1996). Más esetekben viszont a prolintermelés inkább tekinthető stressz-szimp-tómnak (LUTTS et al., 1996, LARHER et al., 1993; IBARRA-CABALLERO, 1987). Az említetteken kívül a prolinnak valószínűleg fontos szerepe van a nitrogén-raktározásban és nitrogénellátásban a gátolt növekedési folyamatok esetén (stresszhatás alatt), valamint könnyen metabolizálható szén- és nitrogénforrást jelent a stresszhatás megszűntekor (GREENWAY & MUNNS, 1980). Bizonyított, hogy a prolin lebontása a mitokondriumokban közvetlen kapcsolatban áll a légzési elektron transzportláncsal és az ATP-termeléssel (ELTHON & STEWART, 1981), tehát a prolin lebontása közvetlenül javítja a sejt energiaállapotát.

Noha a prolinválasz majdnem 50 éve a növényi stresszélettani kutatások homlokterében áll, pontos szerepe a magasabb rendű növényekben mindmáig tisztázatlan és a kutatási eredmények nemegyszer ellentmondásosak. Jelen munka a prolin felhalmozásának és a talaj sótartalmának kapcsolatát vizsgálja a hazai szikesek egyik legszebb halofita növényében, a sóvirágban (*Limonium gmelini* subsp. *hungarica*), természetes és kontrollált környezetben.

Anyag és módszer

Mintavétel természetes növénytársulásból – A mintavételi terület a Kiskunsági Nemzeti Park területén, Fülöpszállás közsétől 4 km-re keletre, a Borda-tanya közelében található. A *Limonium gmelini* subsp. *hungarica* növényfaj egyedeit Limonio-Artemisietum santonicum társulásból választottuk. Mintavétel két időpontban (1999. március és 1999. július, 12 és 13 óra között) történt, egy kb. 5 m² nagyságú, növényzete alapján homogén területről, 10–10 véletlenszerűen kiválasztott egyed leveleinek begyűjtésével. A leveleket a levélrozetta közepéről választottuk (8–10 cm levélhossz) és a helyszínen folyékony nitrogénben azonnal fagyasztottuk. Talajmintát a kiválasztott növények közeléből, a növények fő felszívási zónájának megfelelően, a felszíntől számított 15–20 cm-es rétegből vettünk. A mintavétel 3–3 pontból történt, az egyes mintákat összevontan vizsgáltuk. A talajmintát műanyag tasakban tároltuk mérésig.

Növénynevelés kontrollált körülmények között – A leírt mintavételi területen gyűjtött *Limonium gmelini* subsp. *hungarica* magokat Petri csészében, desztillált vízzel átitatott papíron, szobahőmérsékleten csíráztattuk. 10 nap elteltével a

csíranövényeket műanyag tenyészedényekbe (40x40x20 cm) ültettük, apró szemű kavicsból és perlitből álló közegbe. A perforált aljú tenyészedényeket külön-külön egy-egy tápoldatot tartalmazó másik edénybe helyeztük. Minden kezelésből két tenyészedény volt, egyenként 12 növényel. A Hoagland tápoldathoz (HOAGLAND & ARNOLD, 1950) a sókezelések esetében négyféle koncentrációban (20, 40, 60 és 100 mmól.dm⁻³) NaCl-ot adtunk. A növényeket fitotronban neveltük (Convion E-15), a nappali/éjszakai (16 h/8 h) hőmérséklet 24 °C/15 °C (a hőmérséklet-változás rátája 2 °C/óra), a megvilágítás erőssége kb. 300 μmol.m⁻².s⁻¹ fotoszintetikusan aktív sugárzás (PhAR) volt, melyet fluoreszcens lámpák biztosítottak. A tápoldatot hetente egyszer cseréltük. A sófelhalmozódás elkerülése végett 4-hetente a tenyészedényeket felülről desztillált vízzel átmostuk. A 15 hetes korú növényekről a prolintartalom meghatározásához kezelésenként 5–5 db levelet leválasztottunk, a szabadföldi mintavételhez hasonló eljárással. A mintavételre 13 órakor került sor.

A vízállapot jellemzése növényben és talajban – A nedvességtartalom meghatározása a friss tömeg (FT) és a szárítás után mért tömeg (SZT) alapján történt: (FT-SZT)/FT*100. A relatív víztartalom meghatározása: (FT-SZT)/(TTT-SZT)*100, ahol TTT a teljes turgorban mért tömeg. A növényi minták szárítása liofilizálással (24 óra időtartam), a talajminták szárítása szárítószekrényben, tömegállandóságig (kb. 36 óra) történő szárítással történt. A tömegmérésekhez analitikai gyorsmérleget (BOSCH SAE200) alkalmaztunk.

Talaj EC, pH és pNa meghatározása – A talaj vezetőképességét (dS.cm⁻¹), valamint az oxóniumionok (pH) és a nátriumionok (pNa) aktivitását 1:2,5 térfogatarányú talajszuszpenzióban határoztuk meg TÓTH (1994) szerint. A telített talajoldat közelítő koncentrációja az 1:2,5 térfogatarányú talajszuszpenzió EC-értékéből, Ilaco, valamint Buzás et al. (cit. in TÓTH (1994)) alapján került kiszámításra.

Vízpotenciál meghatározása – A növények vízpotenciáljának meghatározása Scholander nyomáskamrában történt, egész levelek felhasználásával. A talaj vízpotenciálját nyomás-víztartalom görbe alapján határoztuk meg, Wescor HR33T termoelemes mikrovoltméter és a hozzá csatlakozó Wescor C-52 mintakamra segítségével. A mikrovoltmétert harmatpont üzemmódban használtuk.

Ozmotikus potenciál meghatározása levélben – Az ozmotikus potenciál meghatározása párayomás ozmóméter (Wescor 5500) segítségével, 0,8 cm átmérőjű, teljes turgorban lévő levélkorongokon történt, 3 ismétlésben. A teljes turgor eléréséhez a levélkorongokat 8 órán keresztül, 4 °C-on, sötétben, desztillált vízen tartottuk. (A teljes turgor eléréséhez szükséges időtartamot független mérésben állapítottuk meg.) Mérés előtt a levélkorongok felületéről a vizet itatóspapírral leittattuk. A mintatartó küvetába helyezett levélkorongot folyékony

nitrogénben tartottuk 1 percig, ezt követően szobahőmérsékleten 5 percig, majd megismételtük a folyamatot. A prolin ozmotikus nyomásának kiszámítása koncentráció–ozmotikus nyomás görbe (LEPORT, 1992) felhasználásával történt. A tápoldatok ozmotikus potenciálját az oldatok mért molalitása és a Van't Hoff egyenlet (NOBEL, 1991) alapján számítottuk ki, 20 °C-ra.

Prolintartalom meghatározása – A prolintartalom meghatározásához 50 mg elporított levélmintát 1,5 ml 3 % szulfoszalicilsav-oldatban (J. T. Baker in: IBARRA-CABALLERO et al., 1987) homogenizáljuk, majd 12 órán át 4 °C-on tartjuk. Ezt követően az extraktumot centrifugálással (9000 rpm, 10 perc) különválasztjuk a nem oldódó maradéktól. A prolintartalom meghatározása BATES és munkatársai (1973) alapján, 150 µl extraktumból történt. Standardként L-prolin (Reanal, Budapest) 1 és 5 mmól.dm⁻³ koncentrációjú, 3 % szulfoszalicilsav-oldatban elkészített oldatait használtuk, különböző hígításokban.

Vizsgálati eredmények

Prolintartalom összefüggése a sótartalommal természetes körülmények között élő Limonium gmelini egyedek levelében

A talaj vezetőképessége a *L. gmelini* vizsgált élőhelyén, a 15–20 cm-es mélységben 2,1 és 1,1 dS.m⁻¹ között változott (1:2,5 szuszpenzióban mérve) a vizsgált időszakban (1. táblázat). Ez az értéktartomány közelítőleg megfelel a

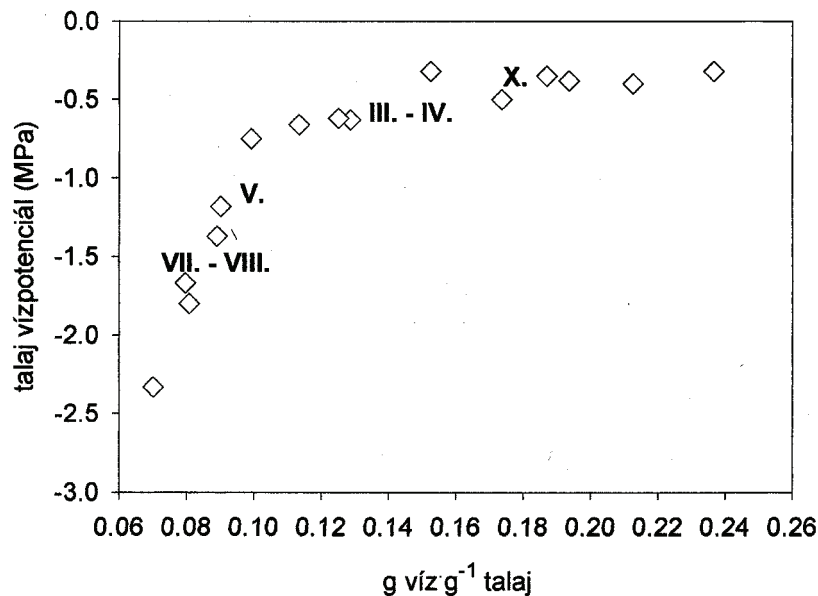
1. táblázat

***Limonium gmelini* subsp. *hungarica* levelének víztartalma (LVT) és élőhelyének talajvíztartalma (TVT), vezetőképessége (c), pH és pNa értékei 1:2,5 szuszpenzióban mérve, 1998. március 18. és október 10. között**

Időpont	LVT	TVT	EC (dS m ⁻¹)	pH	pNa	c (mmól.dm ⁻³)
	(% friss talaj)					
márc. 18.	71,4±4,8	14,1	2,10	10,08	1,77	28
ápr. 1.	75,5±3,0	15,2	1,80	10,03	1,83	24
máj. 15.	80,5±3,8	10,0	1,36	9,50	2,00	18
júl. 24.	76,7±1,0	9,0	1,10	9,60	1,90	15
aug. 3.	74,6±3,3	9,8	1,92	9,87	1,81	26
okt. 10.	80,0±2,9	18,0	1,16	9,42	1,85	16

A talajoldat koncentrációjának (c) közelítő kiszámítása a telített talajoldat vezetőképessége alapján (in: TÓTH, 1994) történt. A mintavétel helye: Kiskunsági Nemzeti Park, Fülöpszállás községtől 4 km-re, Limonio-Artemisietum santonicum növénytársulásból

15–28 mmól.dm⁻³ koncentrációjú NaCl-oldat vezetőképességének. A magas pH és pNa érték (1. táblázat) alapján a vízben oldható sók jelentős hányadát Na₂CO₃ és NaHCO₃ alkotja. Mind a talaj vezetőképessége, mind a talaj pH és pNa értéke két csúcsot mutat a vizsgált időszakban, az elsőt márciusban, a másodikat augusztusban.



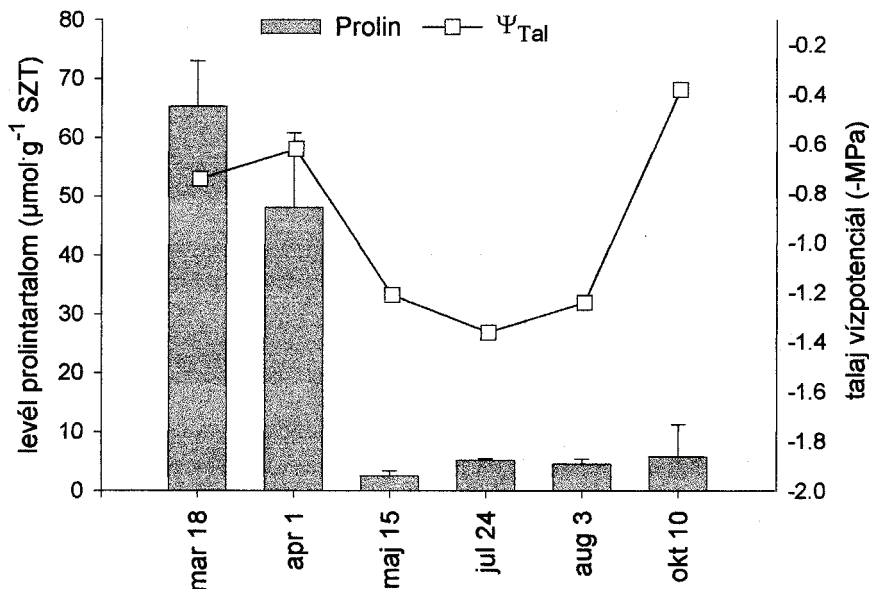
1. ábra

Szikes talaj víztartalom–nyomás görbéje, a Kiskunsági Nemzeti Park területén, Fülöpszállás község közelében található Limonio-Artemisietum santonicici növénytársulásból, a felszíntől számított 15–20 cm mélységből

A talaj nyomás–víztartalom görbéjének felvétele lehetővé teszi, hogy a talaj aktuális nedvességtartalmának ismeretében megadjuk a talaj vízpotenciálját. A vizsgált *L. gmelini* populáció élőhelyéről, a felszíntől számított 15–20 cm mélységben a márciusi és augusztusi mintavételi időpontokban a talaj számított vízpotenciál értéke -0,74 MPa, illetve -1,24 MPa volt (1. ábra).

Érdekes módon, a növények prolintartalma nem mutatott szoros összefüggést a környezet ozmotikus körülményeivel vagy sótartalmával (2. ábra). Ugyancsak nem tapasztaltunk prolinfelhalmozást levélvíztartalom-csökkenés eredményeként (1. táblázat). A kora tavaszi magas prolintartalom (65 $\mu\text{mol.g}^{-1}$ SZT) április elejére háromnegyedére csökkent, míg május közepén már csak 2,5 $\mu\text{mol.g}^{-1}$ SZT volt a levelek prolintartalma, amely érték nyár folyamán alig változott. Amennyiben a kora tavaszi erőteljes prolinakkumuláció a talaj magas

(nátrium)-ion-tartalmával függ össze, úgy hasonló prolinfelhalmozást kellene tapasztalnunk július és augusztus hónapokban is, amikor a talaj pNa értéke szintén alacsony. Mivel ilyet nem tapasztaltunk, kontrollált körülmények között is megvizsgáltuk a nátriumionok hatását *L. gmelini* prolinakkumulációjára.

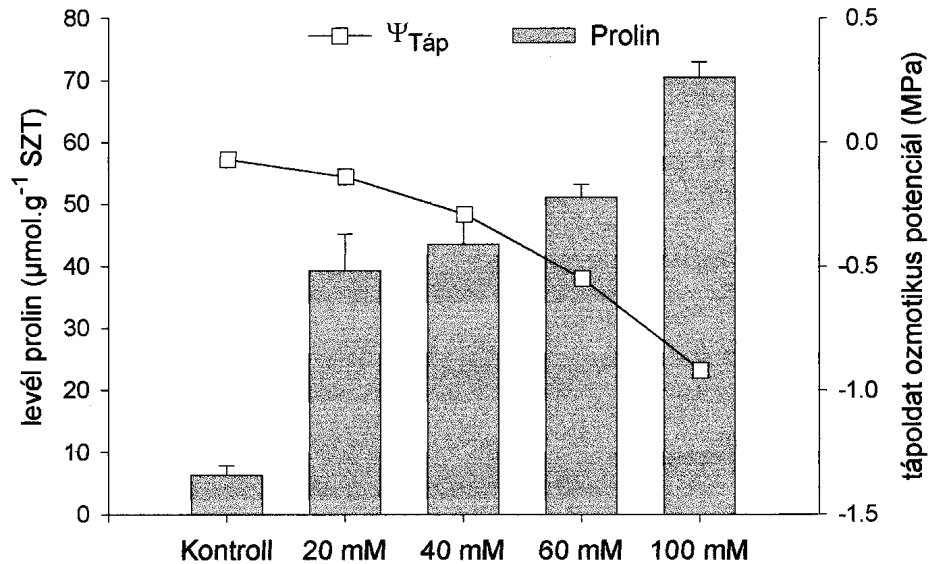


2. ábra

Limonium gmelini subsp. *hungarica* levelének prolintartalma és a talaj vízpotenciál értéke 1998. március 18 és október 10 között, 6 időpontban mérve. A mintavétel helye: lásd 1. táblázat

Prolintartalom kontrollált körülmények között nevelt Limonium gmelini egyes levelében

A nátriumion prolintartalomra gyakorolt specifikus hatását kontrollált körülmények között, különböző NaCl-koncentrációk mellett vizsgáltuk, melyek ozmotikusan nem, vagy alig fejtettek ki hatást. Már 20 mmol.dm^{-3} NaCl jelenlétében is prolinfelhalmozást tapasztaltunk, a kontrollhoz képest több mint négy-szeresére nőtt a levelek prolintartalma (3. ábra). 100 mmol.dm^{-3} NaCl hatására a prolin koncentrációja elérte a $70 \mu\text{mol.g}^{-1}$ SZT mennyiséget, azaz a kontroll prolintartalmának 11-szeresét. A levelek mért ozmotikus potenciáljából ekkor a prolin részesedése 5 % körüli volt. (A Cl-ionok jelenlétének specifikus szerepét nem vizsgáltuk.)



3. ábra

Limonium gmelini subsp. *hungarica* kontrollált körülmények között nevelt egyedek levelének prolintartalma és a táplódat ozmotikus potenciálja. A növények csirakoruktól NaCl-kezelést kaptak, 0, 20, 40, 60 és 100 mM koncentrációban a táplódatdal együtt. Méréskor a növények 15 hetesek voltak

Eredmények értékelése

Számos mérés azt mutatja, hogy az ozmotikus stressz a levél meghatározott vízállapotának elérésekor vált ki prolin-akkumulációt. Lucernában ez a küszöbérték -2,1 MPa levél vízpotenciál (IRIGOYEN et al., 1992), míg kukoricában 83 % levél víztartalom (IBARRA-CABALLERO, 1987). *L. gmelini*-ben sem természetes, sem kontrollált körülmények között nem figyeltük meg a prolin-akkumulációnak adott levél-vízállapot mellett bekövetkező kiváltódását, noha nem zárható ki, hogy nagyobb mértékű ozmotikus stressz esetén ilyen válasz megnyilvánul.

Mivel mindkét esetben olyan növényeket vizsgáltunk, amelyek hosszú ideje voltak sós környezetnek kitéve, a prolin specifikus akkumulációja valószínűleg adaptív választ jelent. Ez az adaptív szerep valószínűleg nem az ozmotikus szabályozás, hiszen a prolin ozmotikus szerepe a NaCl-dal kezelt növényekben elhanyagolható volt (2. táblázat), és nem függött a levél víztartalom változásától (1. táblázat).

Szoros összefüggést mutat a léghőmérséklet és a prolintartalom (MURAKEÖZY et al., 1999) *L. gmelini*-ben. Hideg által kiváltott prolinfelhalmozást

2. táblázat

***Limonium gmelini* subsp. *hungarica* kontrollált körülmények között nevelt egyedek tápoldatának ozmotikus potenciálja ($\Psi_{\Pi \text{ táp}}$), valamint a növények leveleinek relatív és tényleges víztartalma, vízpotenciálja (Ψ_{lev}) és ozmotikus potenciálja ($\Psi_{\Pi \text{ lev}}$)**

Kezelés	$\Psi_{\Pi \text{ táp}}$	RVT	VT	Ψ_{lev}	Ψ_{Π}	Ψ_{Pro}	$\Psi_{\text{Pro}}/\Psi_{\Pi}$
	-MPa	%		-MPa			%
Kontroll	0,07	85,8±1,8	78,3±0,9	0,82±0,4	2,1±0,1	0,019±0,008	0,9
20 mM	0,14	82,0±3,1	80,7±0,6	1,00±0,2	2,8±0,1	0,092±0,018	3,3
40 mM	0,29	81,7±2,9	78,4±0,4	1,01±0,2	2,1±0,2	0,101±0,013	4,8
60 mM	0,55	79,8±2	77,5±0,6	1,44±0,3	2,9±0,2	0,118±0,010	4,1
100 mM	0,92	74,9±5,8	72,9±1,5	2,01±0,5	2,9±0,2	0,160±0,011	5,5

Megjegyzés: A levelek prolintartalmának számított ozmotikus potenciálja (Ψ_{Pro}), valamint ennek részesedése az összes mért ozmotikus potenciálból ($\Psi_{\text{Pro}}/\Psi_{\Pi}$) ugyancsak fel van tüntetve. A növények csírákoruktól NaCl-kezelést kaptak, 0, 20, 40, 60 és 100 mM koncentrációban, a tápoldattal együtt. Méréskor a növények 15 hetesek voltak

mutattak ki számos más növényfajban (STEWART, 1981) is. XIN és BROWSE (1998), valamint IGARASHI és munkatársai (1997) szerint az alacsony hőmérséklet jelentősen fokozza a prolin bioszintéziséért felelős P5CS enzim expresszióját, ami azt bizonyítja, hogy az alacsony hőmérséklet nem csupán fiziológiai szárazság előidézésén keresztül vált ki prolin-akkumulációt. Bizonyították azt is, hogy a prolin krioprotektív hatása a növényi sejtekben (WITHERS & KING, 1979). Érdemes megfontolni azonban azt is, milyen metabolikus előnyökkel járhat a kora tavaszi prolin-akkumuláció a természetes körülmények között élő sóvirágban. A szikések rossz vízgazdálkodási tulajdonságai következtében kora tavasszal a növények gyakran hipoxiás vagy anoxiás stressznek vannak kitéve. ZUDE-SASSE és LÜDDERS (2000) bizonyította, hogy anoxiás körülmények között mangó levelében és gyökerében is redukált koenzimek (NADH, NADPH) halmozódnak fel. HARE és munkatársai (1998) számos érvet sorakoztatnak fel amellet, hogy a prolin részt vesz a sejt redox-állapotának szabályozásában. A prolin termelése összességében NADPH-t fogyaszt (SAMARAS et al., 1995). Elképzelhető tehát, hogy a prolin szintézisének keresztül gondoskodik a növény az oxidált koenzimek megfelelő arányáról, melynek hiányában a fotoszintetikus rendszer oxidatív stresszt szenvedne. Ennek eldöntésére további vizsgálatok szükségesek.

Összefoglalás

Noha számos adat gyűlt össze az elmúlt ötven évben a prolin specifikus akkumulációjával kapcsolatban, a prolin szerepe a magasabb rendű növények sejtjeiben még ma sem világos.

A hazai szikesek pannóniai endemikus faja, a *Limonium gmelini* subsp. *hungarica* specifikus prolinfelhalmozását vizsgáltuk a sóstresszel összefüggésben, a márciustól októberig terjedő időszakban. Igen magas prolintartalmat ($65 \mu\text{mol.g}^{-1}$ SZT) figyeltünk meg kora tavasszal, mely egybeesett a talaj vezetőképességének és Na-tartalmának első csúcsával. A márciusi magas prolintartalom a későbbiekben fokozatosan csökkent és alacsony értéken ($2,5\text{--}5 \mu\text{mol.g}^{-1}$ SZT) stabilizálódott. Nem következett be prolinfelhalmozás a nyár közepén, július és augusztus hónapokban, holott a talaj vízpotenciálja ekkor $-1,5$ MPa körüli értékre csökkent (a $15\text{--}20$ cm-es talajmélységben), és a talaj sókoncentrációja a kora tavaszihoz hasonló értéket mutatott. Kontrollált körülmények között nevelt, hosszú távon (15 hét) sóhatásnak kitett *L. gmelini* növények igen érzékenyen reagáltak a só jelenlétére. Már 20 mmol.dm^{-3} NaCl specifikus prolin-akkumulációt váltott ki a levelekben ($39 \mu\text{mol.g}^{-1}$ SZT), és a sókoncentráció növelésével a prolinfelhalmozás fokozódott. A vizsgált koncentrációtartományban a NaCl ozmotikus hatása elhanyagolható vagy kicsi volt, a levelek víztartalmában nem mutatkozott lényeges csökkenés. A levelek ozmotikus potenciáljának kialakításában a prolin kb. $3\text{--}5$ %-kal részesedett a különböző sókezelésekben. Mindez azt támasztja alá, hogy a prolinfelhalmozás szerepe *L. gmelini*-ben elsősorban nem az ozmotikus szabályozás.

Irodalom

- BATES, L. S. et al., 1973: Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*. **39**. 205–207.
- BOYER, J. S., 1982. Plant productivity and environment. *Science*. **218**. 443–448.
- DÖRFLING, K. et al., 1993. In vitro-selection and regeneration of hydroxyproline-resistant lines of winter wheat with increasing proline content and increased frost tolerance. *J. Plant Physiol.* **142**. 222–225.
- ELTHON, T. E. & STEWART, C. R., 1981. Sub-mitochondrial location and electron transport characteristics of enzymes involved in proline oxidation. *Plant Physiol.* **67**. 780–784.
- FLOWERS, T. J., 1972: The effect of sodium chloride on enzyme activities from four halophyte species of *Chenopodiaceae*. *Phytochemistry*. **11**. 1881–1886.
- FLOWERS, T. J. et al., 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annu Rev Plant Physiol.* **28**. 89–121.
- GREENWAY, H. & MUNNS, R., 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **31**. 149–190.

- GREENWAY, H. & OSMOND, C. B., 1972. Salt responses of enzymes from species differing in salt tolerance. *Plant Physiol.* **49**. 256–259.
- HARE, P. D. et al., 1998. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environ.* **21**. 535–553.
- HOAGLAND, D. R. & ARNOLD, D. I., 1950. Water-culture method for growing plants without soil. *Calif. Agric. Exp. Stn. Circ.*, 374.
- IBARRA-CABALLERO et al., 1987. Proline accumulation as a symptom of drought stress in maize: a tissue differentiation requirement. *J. Exp. Bot.* **39**. 204. 889–897.
- IGARASHI, Y. et al., 1997. Characterisation of the gene for Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase and correlation between the expression of the gene and salt tolerance in *Oryza sativa* L. *Plant Molec. Biol.* **33**. 857–865.
- IRIGOYEN, J. J. et al., 1992. Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. *Physiol. Plant.* **84**. 55–60.
- LARHER, F. et al., 1993. Effectors for the osmoinduced proline response in higher plants. *Plant Physiol. and Biochem.* **31**. 911–922.
- LEPORT, L., 1992. Accumulations de proline associées aux contraintes environnementales et à la floraison chez le colza (*Brassica napus* L.). Doktorai értekezés. Université de Rennes I., U.F.R. Sciences de la Vie et de l'Environnement.
- LOW, P. S., 1985. Molecular basis of the biological compatibility of nature's osmolytes. In: *Transport Processes, Iono- and Osmoregulation* (Ed.: GILLIES & GILLIES-BAILLIEN). 469–477. Springer-Verlag, Berlin.
- LUTTS, L. et al., 1996. Effects of various salts and of mannitol on ion and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice (*Oryza sativa* L.) callus culture. *Plant Growth Regulation.* **19**. 207–218.
- MARTINEZ, C. A. et al., 1996. In vitro salt tolerance and proline accumulation in Andean potato (*Solanum* spp.) differing in frost resistance. *Plant Science.* **116**. 177–184.
- MURAKEÖZY, É. P. et al., 1999. Proline accumulation pattern in species of an inland saline habitat. *Z. Naturforsch.* **54c**. 718–722.
- NOBEL, P. S., 1991. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. 71–74. Academic Press, San Diego, California.
- SAMARAS, Y. et al., 1995. Proline accumulation during drought and salinity. In: *Environment and Plant Metabolism* (Ed.: SMIRNOFF, N.). 161–187. BIOS, Oxford.
- STEWART, C. R., 1981. Proline accumulation: Biochemical aspects. In: *Physiology and Biochemistry of Drought Resistance*. 243–259. Academic Press, Australia.
- SZABOLCS, I., 1981. Salt affected soils in the Hungarian Danube and Tisza Valleys. *Agrokémia és Talajtan.* **30**. (Suppl.) 213–218.
- SZABOLCS, I., 1994. Prospects of soil salinity for the 21st century. *Agrokémia és Talajtan.* **43**. 5–24.
- TAYLOR, C. B., 1996. Proline and water deficit: ups, downs, ins, and outs. *The Plant Cell.* **8**. 1221–1224.
- TÓTH T., 1994. Talajtulajdonságok becslése a növényzet alapján tiszántúli szolonyec talajokon. Kandidátusi értekezés. MTA TAKI, Budapest.
- XIN, Z. & BROWSE, J., 1998. *Eskimo1* mutants of *Arabidopsis* are constitutively freezing tolerant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **95**. 7799–7804.

- YANCEY, P. et al., 1982. Living with water stress: evolution of osmolyte systems. *Science*. **217**. 1214–1222.
- WITHERS, L. A. & KING, P. J., 1979. Proline: a novel cryoprotectant for the freeze preservation of cultured cells of *Zea mays*. *Plant Physiol.* **64**. 675–678.
- WYN JONES, R. G. & GORHAM, J., 1986. The potential for enhancing the salt tolerance of wheat and other important crop plants. *Outlook Agriculture*. **15**. 33–39.
- ZUDE-SASSE, M. & LÜDDERS, P., 2000. Short- and long-term responses of mango trees to root zone anoxia. 12th Congress of the Federation of European Societies of Plant Physiology, Budapest, 21–25 August, 2000. *Plant Physiol. Biochem.* **38**. (Suppl.) 126.

Érkezett: 2001. március 5.