

AKUMULACJA WOLNEJ PROLINY JAKO PRZEJAW METABOLICZNEJ REAKCJI ROŚLIN NA DZIAŁANIE STRESU WODNEGO

Free proline accumulation as a metabolic response of plants
to the action of water stress

Hanna BANDURSKA

Summary. A water stress may arise either from an excessive water contents (flooding) or from an insufficient water activity in the plants environment. In the case of terrestrial plants in nature, the latter occurs as a result of water deficit or drought and is called a water deficit stress (shortened water deficit or water stress) or drought stress. One of the typical responses of plants to the action of water stress is an accumulation of free proline. The amount of this amino acid accumulated during the same stress conditions is different for various species and even for various cultivars of the same species. It was noted that water stress stimulates free proline formation from glutamic acid with simultaneous inhibition of its oxidation. The physiological significance of proline accumulation has not been absolutely clarified yet. Because the amount of accumulated proline is positively correlated with dehydration of tissue some authors considered this phenomenon as a symptom of injury [1, 27, 38, 70, 135]. On the other hand, many investigators suppose that free proline is a factor adapting plants to water stress conditions [13, 53, 54, 98, 114]. Several possible roles of proline have been postulated: osmoregulation, stabilization of proteins, prevention of enzymes, regulation of cytoplasmic pH level, and conservation of nitrogen and energy for post-stress period. So, it is suggested, in spite of lack an univocal correlation between proline accumulation and plants resistance to water stress, that this amino acid may be a factor adapting plants to water stress conditions. But it must be noticed, that proline accumulation upon sever or prolonged water stress is an effect of irreversible and unfavourable alterations, such as proteins or chlorophyll degradation, and then may be a symptom of injuries.

Key words: proline accumulation, water stress, osmoregulation, pH regulation, proteins stabilisation

Mgr Hanna Bandurska, Katedra Fizjologii Roślin, Akademia Rolnicza, ul. Wołyńska 35, 60–637 Poznań

WSTĘP

Stres wodny może mieć miejsce zarówno w przypadku nadmiernej zawartości (flooding) jak i obniżonej aktywności wody w środowisku rośliny. U roślin lądowych, w warunkach naturalnych, ten drugi przypadek występuje najczęściej jako rezultat suszy, czyli braku dostatecznej ilości opadów. Mówimy wówczas o stresie suszy (drought stress), który jest naturalnie występującym stresem wodnym. Jednakże stres wodny może występować także wtedy, kiedy ilość wo-

dy w glebie jest wystarczająca, ale jej pobieranie jest ograniczone przez niską temperaturę gleby, zasolenie, niedotlenienie czy uszkodzenie systemu korzeniowego. W badaniach laboratoryjnych stres wodny indukuje się najczęściej za pomocą substancji osmotycznie czynnych, jak np. glikol polietylenowy (PEG) [25]. W konsekwencji utrata wody na drodze transpiracji przewyższa jej pobieranie i roślina cierpi na deficyt (nie-dobór) wody. Pierwszym widocznym efektem działania stresu wodnego (deficytu wodnego) jest obniżenie turgoru komórek i tkanek, co z ko-

lei przyczynia się do zahamowania wzrostu roślin. Konsekwencją przedłużającego się stresu jest zakłócenie metabolizmu azotowego, zahamowanie syntezy składników budulcowych ściany komórkowej oraz zahamowanie podziałów komórek. Następuje również obniżenie zawartości chlorofilu, zmiana przepuszczalności błon komórkowych, naruszenie równowagi enzymatycznej i hormonalnej [36, 43]. Stwierdzono wzrost aktywności enzymów hydrolitycznych i niektórych oksydaz [138]. Znacznemu obniżeniu ulega aktywność reduktazy azotanowej [9, 44, 109].

Naruszenie równowagi hormonalnej, a szczególnie równowagi pomiędzy cytokininami i kwasem abscysynowym jest przyczyną innych, wtórnych już efektów, które prowadzą do akumulacji metabolitów [47]. Zmiany te mogą indukować powstawanie odpowiednich mechanizmów, które umożliwiają funkcjonowanie rośliny w warunkach niedoboru wody.

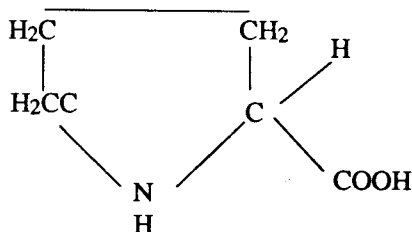
W liściach roślin poddanych stresowi wodnemu bardzo szybko akumulowany jest kwas abscysynowy [11, 42, 65, 97, 146, 147, 150, 154, 155]. Hormon ten kontroluje między innymi proces transpiracji na drodze indukcji zamykania szparek, dzięki czemu przeciwdziała odwodnieniu tkanek [50, 62, 78, 110]. Wykazano, że istnieje współzależność pomiędzy zdolnością do syntezy kwasu abscysynowego, a reakcją szparek na stres wodny. Szybko wędnący mutant ziemniaka oraz pomidor odmiany *flacca* nie reagują na stres wodny szybkim zamknięciem szparek, bowiem nie są zdolne do syntezy kwasu abscysynowego [85, 101, 135]. Kwas abscysynowy zastosowany egzogennie wywołuje podobne efekty jak stres wodny [80, 102, 103, 149]. Kwas abscysynowy syntetyzowany jest w chloroplastach i niskie jego stężenie utrzymywane jest dzięki mechanizmowi sprzężenia zwrotnego. Stres wodny zwiększa przepuszczalność błon chloroplastowych dla kwasu abscysynowego, który przemieszcza się do cytoplazmy [72, 104, 106]. Zmniejszenie stężenia kwasu abscysynowego w chloroplastach eliminuje mechanizm sprzężenia zwrotnego i umożliwia ciągłą

jego syntezę [77]. Akumulacja kwasu abscysynowego podlega kontroli genetycznej [37, 132, 133]. Przypuszcza się, że kwas abscysynowy warunkuje odporność roślin na stres wodny. U kukurydzy i pszenicy stwierdzono pozytywną korelację pomiędzy akumulacją kwasu abscysynowego a odpornością na stres wodny [46, 92]. Natomiast nie stwierdzono takiej korelacji u fasoli [66]. Quarrie [99, 100] wykazał, że wzrost stężenia kwasu abscysynowego jest proporcjonalny do stopnia obniżenia potencjału wody w liściach. Autor ten uważa, że akumulacja kwasu abscysynowego związana jest raczej z odwodnieniem tkanki, niż z odpornością na stres wodny. Podobne wyniki uzyskali Ilahi i Dörffling [45], bowiem bardziej wrażliwa odmiana kukurydzy akumulowała więcej kwasu abscysynowego niż odmiana odporna.

Stres wodny przyczynia się również do zwiększenia zawartości poliamin w liściach różnych gatunków roślin [28, 63, 64]. Związki te działają stabilizująco na strukturę kwasów nukleinowych, białek oraz błon cytoplazmatycznych i dzięki temu mogą być jednym z czynników odporności roślin na stres wodny [58, 59, 153].

Inną charakterystyczną zmianą, która ma miejsce w warunkach stresu wodnego jest szybka akumulacja wolnej proliny.

L-prolina jest aminokwasem z grupy pochodnych α -ketoglutaranu o następującym wzorze strukturalnym:



Posiada ona szereg specyficznych właściwości nie spotykanych u innych aminokwasów. Charakteryzuje się bardzo dobrą rozpuszczalnością w wodzie (6,5 mola/l) [113], która jest większa 192 razy od rozpuszczalności kwasu glu-

taminowego, 38 razy od glutaminy, 300 razy od kwasu asparaginowego i 65 razy od asparaginy [90]. Wysoka lepkość roztworów proliny, która zwiększa się wraz ze wzrostem stężenia powoduje, że mają one pewne właściwości podobne do koloidów hydrofilowych [113]. Obecność tego aminokwasu w liściach roślin wykryto po raz pierwszy w latach pięćdziesiątych [32]. Prolina jest aminokwasem białkowym, a w stanie wolnym występuje w roślinie w bardzo małej ilości (0,2–0,69 mg/g suchej masy) [68, 69]. Stwierdzono, że stres wodny wywołuje akumulację wolnej proliny w liściach takich gatunków roślin jak: ryż [60], jęczmień [114], soja [145], sorgo [13], bawełna [76], kukurydza [31, 86, 98], ogórek [48], tytoń [112], ziemniak [70], pomidor [1], fasola [53], pszenica [26, 54], oraz u różnych gatunków traw [19]. Zawartość wolnej proliny w liściach wymienionych gatunków, wzrasta kilkadziesiąt i więcej razy w stosunku do kontroli w miarę pogłębiania się stresu wodnego. Należy tu jednak zaznaczyć, że akumulacja wolnej proliny ma miejsce również w następstwie działania takich czynników stresowych jak wysoka temperatura, mróz, deficyt składników mineralnych, zasolenie, gazowe zanieczyszczenia powietrza czy infekcja patogenów [22, 23, 35, 55, 73, 79].

AKUMULACJA WOLNEJ PROLINY W WARUNKACH STRESU WODNEGO

Wykazano, że 75% proliny akumulowanej w warunkach stresu wodnego powstaje *de novo*, a jedynie 15% pochodzi z rozkładu białek [30].

Główne drogi akumulacji tego aminokwasu, określone przy zastosowaniu związków znakowanych węglem ^{14}C , są następujące:

1. Stymulacja syntezy proliny z glutaminianu.

W zwiedniętych liściach jęczmienia szybkość akumulacji wolnej proliny okazała się prawie identyczna z szybkością przemiany ^{14}C glutaminianu w prolinę [123]. W liściach zwiedniętych następuje rozkojarzenie mechanizmu sprzężenia zwrotnego, który utrzymuje skutecznie niskie stężenie wolnej proliny w liściach dobrze uwodnionych [14, 71]. Następuje to w efekcie

zaniku regulacji aktywności reduktazy pyrolino-5-karboksylanu, która jest ostatnim enzymem na drodze syntezy proliny z glutaminianu [14]. Kirjan i Szewjakowa [61] wykazali, że 97–99% wolnej proliny w warunkach stresu wodnego powstaje na drodze syntezy z glutaminianu. Dodatkowym źródłem wolnej proliny może być również stymulacja przemiany ^{14}C -argininy lub ornityny w prolinę [16, 125].

2. Obniżenie szybkości utleniania proliny.

Proces utleniania proliny zachodzi w mitochondriach [15]. W liściach dobrze uwodnionych proces ten regulowany jest na zasadzie sprzężenia zwrotnego przez samą prolinę [122, 127, 129]. Natomiast w warunkach stresu wodnego następuje zakłócenie mechanizmu, co prowadzi do akumulacji proliny [49, 126]. Ponadto wykazano, że w zwiedniętych liściach jęczmienia pośrednie produkty utleniania proliny mogą podlegać powtórnej przemianie w prolinę [126]. Wydaje się, że proces ten związany jest ze zmianą przepuszczalności błon mitochondrialnych i zanikiem kompartmentacji komórki w warunkach stresu wodnego [128].

3. Zwolnienie wbudowywania proliny do białek.

W tkankach roślin dobrze uwodnionych główną metaboliczną drogą wykorzystania proliny jest synteza białek [128]. Natomiast w warunkach stresu wodnego następuje zahamowanie syntezy białek, co również przyczynia się do akumulacji wolnej proliny [17, 122, 127]. Zwiększenie poziomu akumulacji wolnej proliny w warunkach stresu wodnego może również następować w wyniku rozpadu istniejących białek [10].

FUNKCJA PROLINY W WARUNKACH STRESU WODNEGO

Z wielu prac wynika, że akumulacja wolnej proliny umożliwia funkcjonowanie roślin w niesprzyjających warunkach stresu wodnego. Jako związek niskocząsteczkowy może działać osmotycznie. Akumulowana w cytoplazmie w warunkach deficytu wodnego [29, 67, 87], może umożliwiać utrzymanie równowagi osmotycz-

nej pomiędzy cytoplazmą a wakuolą [14, 34, 134, 143]. Może również przyczyniać się do bardziej efektywnego pobierania wody w warunkach suszy [33]. Wykazano, że egzogenna prolina przyczynia się do utrzymania wysokiego turgoru liści w warunkach stresu wodnego [105, 107, 119].

Nagromadzona w cytoplazmie prolina może być również czynnikiem stabilizującym strukturę białek [89, 113] oraz ich syntezę [52] w warunkach stresu wodnego. Wolnej prolinie przypisuje się również zdolność do utrzymywania wysokiej aktywności enzymatycznej w warunkach stresu wodnego [8, 118] oraz stresu cieplnego [84, 88]. Wolna prolina powstaje w liściach, skąd transportowana jest do innych organów rośliny [115, 116]. Dlatego uważa się, że może pełnić funkcję transportową azotu. Jednakże Tully i współpracownicy [139] wykazali, że jedynie niewielka część azotu jest przemieszczana w formie proliny w czasie stresu wodnego.

Akumulacja wolnej proliny przyczynia się również do neutralizacji toksycznego amoniaku, który powstaje w warunkach stresu wodnego [60, 68]. Po usunięciu stresu prolina jest bardzo szybko metabolizowana i poziom jej gwałtownie obniża się [13, 27, 117, 156]. Dlatego przypuszcza się, że może pełnić funkcję zapasowej formy azotu, która zostaje wykorzystywana po ustąpieniu stresu [10, 13, 20]. Ponadto, wolna prolina może stanowić źródło siły redukcyjnej, a także dostarczać szkieletów węglowych w procesach metabolicznych [10, 13, 90, 117]. Pierścienie wolnej proliny mogą być również wykorzystywane do syntezy chlorofilu po ustąpieniu stresu [12, 17]. Akumulacja wolnej proliny w warunkach stresu wodnego przebiega głównie na drodze syntezy z glutaminianu. W procesie tym wykorzystywane są jony H^+ , których stężenie w cytoplazmie pod wpływem stresu wodnego wzrasta. Dzięki syntezie proliny następuje więc usunięcie nadmiaru jonów H^+ i utrzymanie odpowiedniego pH cytoplazmy [142].

WOLNA PROLINA A ODPORNOŚĆ ROŚLIN NA STRES WODNY

Stwierdzono, że akumulacja wolnej proliny w takich samych warunkach stresu może mieć zróżnicowany poziom w obrębie różnych gatunków [19, 145], a także w obrębie odmian tych samych gatunków [13, 27, 38, 53, 54, 114, 117]. Hanson i współpracownicy [40] wykazali, że różnice w akumulacji wolnej proliny w warunkach stresu wodnego pomiędzy dwoma odmianami jęczmienia były dziedziczne. Stwierdzono również, że inhibitory procesu transkrypcji i translacji zapobiegały akumulacji wolnej proliny u jęczmienia w warunkach stresu wodnego, co wskazywałoby na genetyczną kontrolę akumulacji tego aminokwasu [133]. Wielu autorów uważa, że wolna prolina może pełnić funkcję metabolitu adaptacyjnego związanego z odpornością na stres wodny. Wykazano pozytywną zależność pomiędzy wskaźnikiem stabilności plonu a akumulacją wolnej proliny u szeregu odmian jęczmienia, które różnią się odpornością na stres wodny [114]. Taką pozytywną zależność stwierdzono również u różnych linii kukurydzy [98], oraz różnych odmian fasoli [53], pszenicy [54] i sorgo [13]. Innego zdania jest jednak Hanson i współpracownicy [38], którzy wykazali, że poziom wolnej proliny zależny jest od stopnia odwodnienia tkanki, a akumulacja tego aminokwasu jest raczej skutkiem uszkodzeń metabolicznych spowodowanych odwodnieniem, a nie reakcją o charakterze adaptacyjnym. Podobne wnioski wyciągnięto w badaniach nad odmianami pomidora [1], bawełny [27], ziemniaka [70], a także pszenicy [135]. Poziom wolnej proliny w ziarniakach jęczmienia w fazie dojrzałości mlecznej u roślin poddanych stresowi suszy był największy u odmiany, która cechowała się największą wrażliwością na stres [91]. Wzrost zawartości wolnej proliny pod wpływem różnych czynników stresowych w sadzonkach topoli był proporcjonalny do stopnia doznanego stresu [57]. Zdaniem autora nie wyklucza to ochronnej funkcji wolnej proliny w warunkach stresu, ale jedynie do punktu krytycznego, tzn. do momentu gwałtownej akumulacji.

Przy ocenie funkcji proliny w reakcji roślin na działanie czynników stresowych duże znaczenie może mieć określenie poziomu tego aminokwasu przed zadziałaniem szkodliwego czynnika. Karolewski [55] wykazał, że siewki sosny zwyczajnej, które miały większą wyjściową zawartość wolnej proliny cechowały się większą odpornością na działanie toksycznych gazów. Niektóre gatunki roślin pustynnych cechują się wysokim stężeniem wolnej proliny przez cały okres wegetacji, które zwiększa się w okresie silnego zapotrzebowania na wodę, jak i w okresie niedoboru wody. Prolina działa tu jako związek osmotycznie czynny, który powoduje bardziej efektywne pobieranie wody i umożliwia unikanie odwodnienia przez rośliny, co sprawia, że są one bardziej odporne na suszę [33].

CZYNNIKI MODYFIKUJĄCE AKUMULACJĘ WOLNEJ PROLINY

Akumulacja wolnej proliny w warunkach stresu wodnego jest efektem obniżenia potencjału wody w tkankach [102, 103]. Szybkość obniżenia potencjału wody wpływa na poziom akumulowanej proliny. Rośliny poddane powolnemu stresowi wodnemu mają niższe stężenie proliny niż rośliny poddane gwałtownemu stresowi wodnemu, przy takim samym obniżeniu potencjału wody [144, 145]. Akumulacja wolnej proliny w warunkach stresu wodnego może być jednak modyfikowana przez szereg czynników. Istotnym czynnikiem akumulacji wolnej proliny jest światło. Akumulacja wolnej proliny przebiega zarówno w świetle, jak i w ciemności, ale jest stymulowana przez światło [41, 51, 144]. W liściach jęczmienia, które były przetrzymywane w ciemności akumulacja wolnej proliny w warunkach stresu wodnego była znacznie obniżona [123]. Podobnie brak światła, przy jednocześnie niskiej temperaturze (5°C), całkowicie hamował akumulację wolnej proliny w zwędniętych liściach jęczmienia [22]. Światło stymuluje powstawanie wolnej proliny, bowiem dostarcza siły asymilacyjnej (ATP + NADPH), która warunkuje jej syntezę z glutaminianu. Akumulacja wolnej proliny w zwędniętych liściach jęcz-

mienia ma miejsce tylko w warunkach tlenowych [137]. Przypuszcza się, że rola tlenu związana jest tu z utlenianiem węglowodanów i dostarczaniem α -ketoglutaranu oraz czynnika redukcyjnego, niezbędnych do syntezy proliny.

Ważnym czynnikiem modyfikującym akumulację wolnej proliny w warunkach deficytu wody jest temperatura [140]. Odpowiednio wysoka temperatura, szczególnie w nocy, kiedy przebiegają głównie procesy utleniania, może w sposób istotny modyfikować akumulację wolnej proliny. Największa akumulacja wolnej proliny pod wpływem działania różnych czynników stresowych miała miejsce w temperaturze 35°C, która jest temperaturą optymalną dla przebiegu procesów utleniania [56].

Akumulację wolnej proliny może modyfikować również żywienie mineralne. Fragmenty liści kukurydzy, które pochodziły z roślin uprawianych przy niskim oraz przy wysokim poziomie potasu poddawano stresowi wodnemu. Stwierdzono, że akumulacja wolnej proliny jest większa w liściach roślin, które rosły przy wysokim poziomie potasu [81]. Podobnie w liściach odciętych potas stymuluje akumulację wolnej proliny w warunkach stresu wodnego [82]. Potas stymuluje również powstawanie wolnej proliny w liściach orzeszków ziemnych (*Arachis hypogaea*) poddanych stresowi wodnemu. Przypuszcza się, że rola potasu polega tu na stymulacji aktywności arginazy, która katalizuje przemianę argininy w prolinę [83].

Czynnikiem wpływającym na akumulację wolnej proliny jest również wiek roślin. Rośliny młode, szybko rosnące, akumulują więcej proliny niż rośliny starsze pod wpływem stresu wodnego [3, 54, 140]. Zahamowanie procesów wzrostowych w warunkach stresu wodnego sprawia, że metabolity normalnie wykorzystywane do wzrostu mogą być substratami do syntezy proliny.

Poziom proliny akumulowanej przy takim samym poziomie stresu wodnego zależy również od rodzaju organu roślinnego. Najwięcej proliny akumulują liście i pędy, a znacznie mniej korzenie i ziarniaki [6, 115].

KWAS ABCYSYNOWY (ABA) A AKUMULACJA WOLNEJ PROLINY

Akumulacja ABA, podobnie jak akumulacja wolnej proliny, w warunkach stresu wodnego poprzedzona jest aktywacją genów. Geny odpowiedzialne za akumulację każdego z tych związków zajmują oddzielne miejsca (loci) w chromosomach [37, 133].

Stwierdzono, że dwudziestogodzinny stres wodny powoduje ponad siedmiokrotny wzrost poziomu kwasu abscysynowego i trzykrotny wzrost poziomu proliny w siewkach jęczmienia [12]. Natomiast po usunięciu stresu poziom obu tych substancji obniża się stopniowo i po dziesięciu godzinach osiąga taki poziom jaki występuje u roślin kontrolnych. Kinetyka zmian stężenia obu tych substancji wskazuje, że akumulacja kwasu abscysynowego wyprzedza akumulację proliny [4]. Uzyskane wyniki wskazywałyby, że akumulacja proliny w warunkach stresu wodnego może być stymulowana przez kwas abscysynowy. Kwas abscysynowy zastosowany egzogenicznie stymuluje akumulację wolnej proliny w liściach dobrze uwodnionych [21, 108]. Powoduje on obniżenie pH cytoplazmy i prawdopodobnie na tej drodze indukuje reakcje metaboliczne prowadzące do akumulacji wolnej proliny [94]. Wykazano, że stymuluje on syntezę proliny z kwasu glutaminowego [124]. Zablockowanie syntezy kwasu abscysynowego w warunkach stresu wodnego u jęczmienia nie hamuje jednak akumulacji wolnej proliny [132]. Ponadto, akumulacja wolnej proliny ma miejsce u szybko wędnącego pomidora odmiany *flacca*, który w warunkach stresu wodnego nie akumuluje kwasu abscysynowego. Z kolei kwas abscysynowy nie stymuluje akumulacji wolnej proliny w dobrze uwodnionych liściach słonecznika [148], tytoniu [5], szpinaku [75] oraz siewkach kakao [7]. Akumulacja wolnej proliny pod wpływem kwasu abscysynowego jest stymulowana przez jony potasu i sodu [95, 96]. Wykazano, że NaCl stymuluje akumulację wolnej proliny w liściach jęczmienia o pełnym turgorze, kiedy nie ma akumulacji ABA [131, 143]. W warunkach stresu wodnego następuje odwodnienie komórki i

wzrasta stężenie soli w wakuoli. Wzrost stężenia soli sodu lub potasu prowadzi do zwiększonego przepływu jonów przez błonę cytoplazmatyczną [96]. Konsekwencją tego jest zmiana elektrycznego potencjału błonowego oraz obniżenie pH cytoplazmy, co z kolei powoduje zmiany metaboliczne, które prowadzą do akumulacji wolnej proliny [93, 94].

PODSUMOWANIE

Reasumując, akumulacja wolnej proliny w liściach jest jednym z przejawów metabolicznej reakcji roślin na działanie stresu wodnego. Ilość proliny nagromadzonej w takich samych warunkach stresu jest różna u różnych gatunków, a nawet u różnych odmian tego samego gatunku. Wyniki dotychczasowych badań nie pozwalają jednoznacznie określić czy akumulacja wolnej proliny jest wskaźnikiem odporności roślin na stres, czy też jest wynikiem uszkodzeń struktur komórkowych spowodowanych odwodnieniem. Poziom akumulowanej proliny jest tym większy im większe jest odwodnienie tkanki. Można więc sądzić, że akumulacja ta jest następstwem rozkojarzenia procesów metabolicznych w efekcie odwodnienia. Jednakże jest to proces odwracalny, gdyż po usunięciu stresu poziom proliny bardzo szybko obniża się. Ponadto, początek akumulacji obserwuje się już przy umiarkowanym stresie, kiedy względny turgor obniża się o 10–15% [9, 109, 156]. Główną drogą akumulacji proliny jest jej synteza z glutaminianu. Bezpośrednią przyczyną tej akumulacji jest, jak się wydaje, obniżenie pH cytoplazmy, które może być spowodowane w warunkach stresu wodnego nagromadzeniem się ABA, jak i wzrostem stężenia soli i zmianą przepuszczalności błon komórkowych.

Prolina może pełnić wielorakie funkcje w warunkach stresu wodnego. Dzięki swoim specyficznym właściwościom fizyko-chemicznym może działać jako substancja osmotycznie czynna i poprawiać uwodnienie cytoplazmy, a także być czynnikiem stabilizującym strukturę białek oraz aktywność enzymów. Akumulacja wolnej

proliny może być również jednym z elementów mechanizmu regulującego pH cytoplazmy. Po usunięciu stresu prolina może pełnić funkcję substancji rezerwowej, która będzie umożliwiała restytucję rośliny w okresie postresowym. Wydaje się więc, że pomimo braku jednoznacznie stwierdzonej współzależności pomiędzy akumulacją wolnej proliny a odpornością roślin na stres wodny, aminokwas ten może pełnić funkcję metabolitu adaptacyjnego. Przemawia za tym również genetyczna kontrola jego syntezy w warunkach stresu wodnego. Należy jednak zaznaczyć, że akumulacja wolnej proliny w warunkach silnego lub długotrwałego stresu jest efektem nieodwracalnych i niekorzystnych zmian, jak rozpad białek czy rozpad chlorofilu, i wówczas może być symptomem uszkodzeń.

PODZIĘKOWANIA

Pragnę podziękować Pani docent dr hab. Danucie Zielińskiej z Akademii Rolniczej w Poznaniu, mojemu opiekunowi naukowemu i promotorowi, która służyła mi radami i uwagami w trakcie pisania niniejszej pracy.

LITERATURA

- [1] ALONI B., ROSENSHTEIN G. 1982. Effect of flooding on tomato cultivars: The relationship between proline accumulation and other morphological and physiological changes. *Physiol. Plantarum* 56: 513–517.
- [2] ALONI B., ROSENSHTEIN G. 1984. Proline accumulation: A parameter for evaluation of sensitivity of tomato varieties to drought stress? *Physiol. Plantarum* 61: 231–235.
- [3] AMBERGER-OCHSENBAUER S., OBENDORFER J. 1988. Levels of free proline in ornamental plants: I. Influence of plant age, leaf age and leaf region in *Saintpaulia* and *Chrysanthemum*. *J. Plant Physiol.* 132: 758–761.
- [4] ASPINALL D. 1980. Role of abscisic acid and other hormones in adaptation to water stress. W: N. C. TURNER, P. J. KRAMER, A. WILLY (red.), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*, ss. 155–172. Interscience Publication.
- [5] ASPINALL D., PALEG L. G. 1980. Proline accumulation: physiological aspects. W: L. G. PALEG, D. ASPINALL (red.), *Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*, ss. 206–241. Academic Press, Sydney.
- [6] ASPINALL D., PARAMESWARAN K. V. M., GRAHAM R. D. 1983. Proline accumulation in grains, floral organs and flag leaves of wheat and barley in response to variations in water and nitrogen supply. *Irrig. Sci.* 4: 157–166.
- [7] BALASIMHA D. 1983. Effect of abscisic acid and kinetin on growth and proline accumulation in cacao seedlings under water stress. *Indian J. Plant Physiol.* 26: 138–142.
- [8] BANDURSKA H. 1989. Akumulacja wolnej proliny u jęczmienia w następstwie stresu wodnego. Praca doktorska, Akademia Rolnicza, Poznań.
- [9] BANDURSKA H., ZIELIŃSKA D. 1986. Wpływ stresu wodnego na akumulację wolnej proliny i aktywność reduktazy azotanowej u dwóch odmian jęczmienia. *Folia Physiol. Cytol. Genet.* 1: 69–75.
- [10] BARNETT N. M., NAYLOR A. W. 1966. Amino acid and protein metabolism in Bermuda Grass during water stress. *Plant Physiol.* 41: 1222–1230.
- [11] BENGSTON C., FALK S. O., LARSSON S. 1977. The after-effect of water stress on transpiration rate and changes in abscisic acid content of young wheat plants. *Physiol. Plantarum* 41: 149–154.
- [12] BENGSTON C., KLOCKARE B., KLOCKARE R., LARSSON S., SUNDQVIST Ch. 1978. The after effect of water stress on chlorophyll formation during greening and the levels of abscisic acid and proline in dark grown wheat seedlings. *Physiol. Plantarum* 43: 205–212.
- [13] BLUM A., EBERCON A. 1976. Genotypic responses in sorghum to drought stress. III. Free proline accumulation and drought resistance. *Crop Sci.* 16: 428–431.
- [14] BOGGESE S. F., ASPINALL D., PALEG L. G. 1976. Stress metabolism. IX. The significance of end-product inhibition of proline biosynthesis and of compartmentation in relation to stress-induced proline accumulation. *Aust. J. Plant Physiol.* 3: 513–525.
- [15] BOGGESE S. F., KOEPPE D. E., STEWART C. R. 1978. Oxidation of proline by plant mitochondria. *Plant Physiol.* 62: 22–25.
- [16] BOGGESE S. F., STEWART C. R. 1976. Contribution of arginine to proline accumulation in water stressed barley leaves. *Plant Physiol.* 58: 796–797.
- [17] BOGGESE S. F., STEWART C. R. 1980. The relationship between water stress induced proline accumulation and inhibition of protein synthesis in tobacco leaves. *Plant Sci. Letters* 17: 245–252.
- [18] BOGGESE S. F., STEWART C. R., ASPINALL D., PALEG L. G. 1976. Effect of water stress on proline synthesis from radioactive precursors. *Plant Physiol.* 58: 398–401.
- [19] BOKHARI U. G., TRENT J. D. 1985. Proline concentrations in water stressed grasses. *Range Management* 38: 37–38.
- [20] BRITIKOV E. A., SCHRAUWEN J., LINSKENS H. F. 1970. Proline as a source of nitrogen in plant metabolism. *Acta Bot. Neerl.* 19: 515–520.
- [21] CHELKOWSKA H., ZIELIŃSKA D. 1983. Influence of water stress and abscisic acid on free proline accumulation in barley leaves. *Acta Agrobotanica* 36: 59–65.
- [22] CHU T. M., ASPINALL D., PALEG L. G. 1974. Stress me-

- tabolism VI. Temperature stress and accumulation of proline in barley and radish. *Aust. J. Plant Physiol.* 1: 87-97.
- [23] CHU T. M., ASPINALL D., PALEG L. G. 1976. Stress metabolism VII. Salinity and proline accumulation in barley. *Aust. J. Plant Physiol.* 3: 219-228.
- [24] CHU T. M., JUSAITIS M., ASPINALL D., PALEG L. G. 1978. Accumulation of free proline at low temperatures. *Physiol. Plantarum* 43: 254-260.
- [25] CRESS W. A., JONSON G. V. 1987. The effect of three osmotic agents on free proline and amino acid pools in *Atriplex canescens* and *Hilaria jamesii*. *Can. J. Bot.* 65: 799-801.
- [26] DROSSOPOULOS J. B., KARAMANOS A. J., NIAVIS G. A. 1985. Changes in free amino compounds during the development of two wheat cultivars subjected to different degree of water stress. *Ann. Bot.* 56: 291-305.
- [27] FERREIRA L. G. R., DE SOUZA J. G., PRISCO J. T. 1979. Effects of water deficit on proline accumulation and growth of two cotton genotypes of different drought resistances. *Z. Pflanzenphysiol.* 93: 189-199.
- [28] FLORES H., GALSTON E. 1984. Osmotic stress-induced polyamine accumulation in cereal leaves. Physiological parameters of the response. *Plant Physiol.* 75: 102-109.
- [29] FRICKE W., PAHLICH E. 1990. The effect of water stress on the vacuole-extravacuole compartmentation of proline in potato cell suspension cultures. *Physiol. Plant.* 78: 374-378.
- [30] FUKUTOKU Y., YAMADA Y. 1984. Source of proline-nitrogen in water-stressed soybean (*Glycine max*). II. Fate of ^{15}N -labelled protein. *Plant Physiol.* 61: 622-628.
- [31] GARCIA A. L., TORRECILLAS A., LEON A., RUIZ-SANCHEZ M. C. 1987. Biochemical indicators of water stress in maize seedlings. *Biol. Plantarum* (Praha) 29: 45-48.
- [32] GIRI K. V., GOPA I., KIRSHNEN K. L., RANDKAKRISHNAN A. N., VAIDYANTHAN O. S. 1952. Proline and hydroxyproline in leaves. *Nature* 170: 579-580.
- [33] GOLAN-GOLDKRISH A., SAMISH N., AGAMI M., LIPS H. 1989. The relationship between some perennial desert plants originated in different phytogeographical regions and proline concentration. *J. Arid Environm.* 17: 327-333.
- [34] GÖRING H., THIEN B. H. 1978. Dependence of proline accumulation by roots and shoots of corn seedlings on water stress. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 172: 311-314.
- [35] GÖRING H., THIEN B. H. 1979. Influence of nutrient deficiency on proline accumulation in cytoplasm of *Zea mays* L. seedlings. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 174: 9-26.
- [36] GÓRECKI R., GRZESLUK S. 1978. Fizjologiczne podstawy odporności roślin na suszę. *Postępy Nauk Roln.* 3: 15-44.
- [37] GUERRERO F., MULLET J. E. 1986. Transcription is required for abscisic acid induction during plant water stress. *Plant Physiol.* 80: 588-591.
- [38] HANSON A. D., NELSON Ch. E., EVERSON E. H. 1977. Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars. *Crop Sci.* 17: 720-726.
- [39] HANSON A. D., NELSON Ch. E. 1979. Betaine accumulation and ^{14}C formate metabolism in water stressed barley leaves. *Plant Physiol.* 62: 305-312.
- [40] HANSON A. D., NELSON Ch. E., PEDERSON A. R., and EVERSON E. H. 1979. Capacity for proline accumulation during water stress in barley and its implications for breeding for drought-resistance. *Crop Sci.* 19: 489-493.
- [41] HANSON A. D., TULLY R. E. 1979. Light stimulation of proline synthesis in water-stressed barley leaves. *Plant* 145: 45-51.
- [42] HENSON I. E. 1985. Dependence of abscisic acid accumulation in leaves of Pearl Millet (*Penisetum americanum* [L.] Leeke) on rate of development of water stress. *J. of Exp. Botany* 36: 1232-1239.
- [43] HSIAO T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570.
- [44] HUFFAKER R. C., RADIN T., KLEINKOPF G. E., COX E. L. 1970. Effects of mild water stress on enzymes of nitrate assimilation and of the carboxylative phase of photosynthesis in barley. *Crop Sci.* 10: 471-474.
- [45] ILAHI J., DÖRFFLING K. 1982. Changes in abscisic acid and proline levels in maize varieties of different drought resistance. *Physiol. Plantarum* 55: 129-135.
- [46] INNES R., BLACKWELL R. D., QUARRIE S. A. 1984. Some effects of genetic variation in drought-induced abscisic acid accumulation on the yield and water use of spring wheat. *J. Agric. Sci.* 102: 341-351.
- [47] ITAI C., BENZINI A. 1976. Water stress and hormonal response. W: O. L. LANGE, L. KAPPEN, E-D SCHULZE, (red.), *Water and Plant Life. Problem and Modern Approaches*, ss. 225-242. Springer.
- [48] ITAI C., PALEG L. G. 1982. Responses of water-stressed *Hordeum distichum* L. and *Cucumis sativus* to proline and betaine. *Plant Sci. Letters* 25: 329-335.
- [49] IWAIS., KAWASHIMA N., MATSUUMA S. 1979. Effect of water stress on proline catabolism in tobacco leaves. *Phytochemistry* 18: 1155-1157.
- [50] JONES H. G. 1978. How plants respond to stress. *Nature* 271: 610.
- [51] JOYCE P. S., PALEG L. G., ASPINALL D. 1984. The requirement of low intensity light in the accumulation of proline as a response to water deficit. *J. Exp. Bot.* 13: 209-218.
- [52] KANDPAL R. P., APPAJI RAO N. A. 1985. Alteration in the biosynthesis of proteins and nucleic acids in finger millet (*Eleusine coracana*) seedlings during water stress and effect of proline and protein biosynthesis. *Plant Sci.* 40: 73-79.
- [53] KAPUYA J. A., BARENDSE G. W. M., LINSKENS H. F. 1985. Water stress tolerance and proline accumulation in *Phaseolus vulgaris* L. *Acta Bot. Neerl.* 34: 293-300.
- [54] KARAMANOS A. J., DROSSOPOULOS J. B., NIAVIS G. A.

1983. Free proline accumulation during development of two wheat cultivars with water stress. *J. Agric. Sci. Camb.* **100**: 429–439.
- [55] KAROLEWSKI P. 1989. Free proline content of 18 european provenances of scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) and their susceptibility to the action of SO₂, NO₂ and HF. *Folia dendrol.* **16**: 365–382.
- [56] KAROLEWSKI P. 1989. Free proline content and susceptibility of Poplar (*Populus*) cuttings to the action of SO₂, NaCl and PEG at different temperatures. *Environ. Pollut.* **57**: 307–315.
- [57] KAROLEWSKI P. 1989. Rola proliny, poliamin i fenoli u roślin wyższych w warunkach stresowych. Rozprawa habilitacyjna, Instytut Dendrologii, Polska Akademia Nauk, Kórnik.
- [58] KAUR-SAWHNEY R., ALTMAN A., GALSTON A. W. 1978. Dual mechanisms in polyamine mediated control of ribonuclease activity in oat leaf protoplasts. *Plant Physiol.* **62**: 158–160.
- [59] KAUR-SAWHNEY R., LIU-MEI SHIH, CEGIELSKA T., GALSTON A. W. 1982. Inhibition of protease activity by polyamines. *FEBS Letters* **145**: 345–349.
- [60] KEMBLE A. R., MAC PHERSON H. T. 1954. Liberation of amino acid in perennial rye grass during wilting. *Biochem. J.* **58**: 46–49.
- [61] KIRJAN I. G., SZEWAJAKOWA N. I. 1984. Puti nakoplenia swobodnowo prolina u NaCl-rezistentnoj kletocznoj linii *Nicotiana sylvestris*. *Fiziol. Rast.* **31**: 712–720.
- [62] KOCH J., BERGMANN H. 1979. Effect of phytohormones on water use efficiency (WUE) in *Hordeum vulgare* (L.) and *Triticum aestivum* (L.). *Biochem. Physiol. Pflanzen* **174**: 486–490.
- [63] KUBIŚ J., KRZYWAŃSKI Z. 1986. Akumulacja poliamin w liściach pszenicy w następstwie stresu wodnego. *Folia Physiol. Cytol. Genetica* **1**: 123–130.
- [64] KUBIŚ J., KRZYWAŃSKI Z. 1989. The dynamics of polyamine accumulation in spring wheat leaves during increasing water stress. *Acta Physiol. Plantarum* **11**: 157–163.
- [65] LARQUE-SAAVEDRA A., WAIN R. L. 1974. Absciscic acid levels in relation to drought tolerance in varieties of *Zea mays* L. *Nature* **251**: 716–717.
- [66] LARQUE-SAAVEDRA A., RODRIGUEZ M. T., TREJA C., NAVA T. 1985. Absciscic acid accumulation and water relations of four cultivars *Phaseolus vulgaris* L. under drought. *J. Exp. Bot.* **36**: 1787–1792.
- [67] LEIGH R. A., AHMAD N., WYN JONES R. G. 1981. Assessment of glycinebetaine and proline compartmentation by analysis of isolated beet vacuoles. *Planta* **153**: 34–41.
- [68] LEVITT J. 1972. Responses of plant to environmental stresses, ss. 697. Academic Press, New York.
- [69] LEVITT J. 1980. Responses of plant to environmental stresses. 2. Academic Press, New York.
- [70] LEVY D. 1983. Water deficit enhancement of proline and α -amino nitrogen accumulation in potato plants and its association with susceptibility to drought. *Physiol. Plantarum* **57**: 169–173.
- [71] LIU M. S., HELLEBUST J. 1976. Regulation of proline metabolism in the marine centric diatom *Cyclotella cryptica*. *Can. J. Bot.* **54**: 949–959.
- [72] LOVEYS B. R. 1977. The intracellular location of abscisic acid in stressed and non-stressed leaf tissue. *Physiol. Plantarum* **40**: 6–10.
- [73] MACHACKOVA I., HANISOVA A., KREKULE J. 1989. Levels of ethylene, ACC, MACC, ABA and proline as indicators of cold hardening and frost resistance in winter wheat. *Physiol. Plant.* **76**: 603–607.
- [74] MANAM R., TEARE I. D., POWERS W. L., SKIDMORE E. L. 1977. Nitrate reductase activity of soybeans in relation to other indicators of water stress. *Phyton* **35**: 189–194.
- [75] McDONNELL E. M., COUGHLAN S. J., WYN JONES R., G. 1983. Differential effects of abscisic acid on glycinebetaine and proline accumulation in three plant species. *Z. Pflanzephysiol.* **69**: 1350–1352.
- [76] McMICHAEL B. L., ELMORE C. D. 1977. Proline accumulation in water stressed cotton leaves. *Crop Sci.* **17**: 905–908.
- [77] MILBORROW B. V. 1979. Antitranspirants and the regulation of abscisic acid content. *Aust. J. Plant Physiol.* **6**: 249–254.
- [78] MITTELHEUSER C. I., van STEVENICK R. F. M. 1969. Stomatal close and inhibition on transpiration induced by (RC)-abscisic acid. *Nature* **221**: 281–282.
- [79] MAHANTY S. K., SRIDHAR R. 1982. Physiology of rice tungur virus disease: proline accumulation due to infection. *Physiol. Plant.* **56**: 89–93.
- [80] MORGAN J. M. 1980. Possible role of abscisic acid in reducing seed set in water-stressed wheat plant. *Nature* **285**: 655–657.
- [81] MUKHERJEE I. 1974. Effect of potassium on proline accumulation in Maize during wilting. *Physiol. Plantarum* **31**: 288–291.
- [82] MUKHERJEE I. 1980. Genotypic differences in potassium response and proline accumulation in maize during wilting. *Plant Cell Physiol.* **21**: 197–200.
- [83] NAGESWARA RAO R. C., KRISHNASASTRY K. S., UDAYAKUMAR M. 1981. Role of potassium in proline metabolism. I. Conversion of precursors into proline under stress conditions in K-sufficient and K-deficient plants. II. Activity of arginase in K-defficient and K-sufficient plants. *Plant Sci. Letters* **23**: 327–340.
- [84] NASH D., PALEG L. G., WISKICH J. T. 1982. Effect of proline, betaine and some other solutes on the heat stability of mitochondrial enzymes. *Aust. J. Plant Physiol.* **9**: 47–57.
- [85] NEILL S. J., HORGAN R. 1985. Absciscic acid production and water relations in wilted tomato mutants subjected to water deficiency. *J. Exper. Botany* **36**: 169
- [86] PAHLICH E., GRIEB B. 1983. Turgor pressure and proline accumulation in water stressed plants. *Angew. Botanik* **57**: 295–299.

- [87] PAHLICH E., KERRES R., JAGER H.-J. 1983. Influence of water stress on the vacuole/extravacuole distribution of proline in protoplasts of *Nicotiana rustica*. *Plant Physiol.* **72**: 590–591.
- [88] PALEG L. G., DOUGLAS T. J., van DAAL A., KEECH D. B. 1981. Proline, betaine and other organic solutes protect enzymes against heat inactivation. *Aust. J. Plant Physiol.* **8**: 107–114.
- [89] PALEG L. G., STEWART G. R., BRADBER J. W. 1984. Proline and glycine betaine influence protein solvation. *Plant Physiol.* **75**: 974–978.
- [90] PALFI G., KOVES E., BITO M., SEBASTYEN R. 1974. The role of amino acids during water-stress in species accumulating proline. *Phyton* **32**: 121–127.
- [91] PEARSON J., SEWART R. 1990. Free proline and proline in the grain of three barley varieties subjected to a gradient of water supply. *J. Exper. Bot.* **41**: 515–519.
- [92] PEKIC S., QUARRIE S. A. 1987. Absciscic acid accumulation in lines of maize differing in drought resistance: A comparison of intact and detached leaves. *J. Plant Physiol.* **127**: 203–217.
- [93] PESCI P., BEFFAGNA N. 1984. Inhibiting effect of fusaric acid on abscisic acid-induced proline accumulation in barley leaves. *Plant Sci. Letters* **36**: 7–12.
- [94] PESCI P., BEFFAGNA N. 1985. Effects of weak acids on proline accumulation in barley leaves: a comparison between abscisic acid and isobutyric acid. *Plant Cell Environ.* **8**: 129–133.
- [95] PESCI P., BEFFAGNA N. 1986. Influence of exogenously supplied potassium and sodium salt on the abscisic acid-induced proline accumulation in barley leaf segments. *Physiol. Plantarum* **67**: 123–128.
- [96] PESCI P. 1988. Ion fluxes and abscisic acid-induced proline accumulation in barley leaf segments. *Plant Physiol.* **86**: 927–930.
- [97] PIERCE M., RASCHKE K. 1980. Correlation between loss of turgor and accumulation of abscisic acid in detached leaves. *Planta* **148**: 174–182.
- [98] PINTER L., KALMAN L. 1979. Determination of drought resistance in maize (*Zea mays* L.) by proline test. *Maydica* **24**: 155–159.
- [99] QUARRIE S. A. 1980. Genetic differences in leaf water potential, abscisic acid and proline concentrations in spring wheat during drought stress. *Ann. Botany* **46**: 383–394.
- [100] QUARRIE S. A. 1981. Genetic variability and heritability of drought-induced abscisic acid accumulation in spring wheat. *Plant Cell Environ.* **4**: 147–151.
- [101] QUARRIE S. A. 1982. The role of abscisic acid in the control of spring wheat growth and development. W. P. F. WARENG (red.), *Plant Growth Substance*, ss. 609–619. Academic Press, London.
- [102] QUARRIE S. A. 1982. Droopy: a wilted mutant of potato deficient in abscisic acid. *Plant Cell Environ.* **5**: 23–26.
- [103] QUARRIE S. A., JONES H. G. 1977. Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat. *J. Exper. Botany* **28**: 192–203.
- [104] QUARRIE S. A., LISTER P. G. 1984. Evidence of plastid control of abscisic acid accumulation in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Z. Pflanzenphysiol.* **114**: 295–308.
- [105] RAGHAVENDRA A. S., REDDY K. B. 1987. Action of proline on stomata differs from that of abscisic acid, G-substances, or methyl jasmonate. *Plant Physiol.* **83**: 732–734.
- [106] RAILTON I. D., REID D. M., GASKIN P., McMILLAN J. 1974. Characterisation of abscisic acid in chloroplasts of *Pisum sativum* L. cv. Alaska by combined gas chromatography mass spectrometry. *Planta* **117**: 179–182.
- [107] RAJAGOPAL V. 1981. The influence of exogenous proline on stomatal resistance in *Vicia faba*. *Physiol. Plantarum* **52**: 292–296.
- [108] RAJAGOPAL V., ANDERSON A. S. 1978. Does abscisic acid influence proline accumulation in stressed leaves? *Planta* **143**: 85–88.
- [109] RAJAGOPAL V., BALASUBRAMANIAN V., SINHA S. K. 1977. Diurnal fluctuations in relative water content, nitrate reductase and proline content in water-stressed and non-stressed wheat. *Physiol. Plantarum* **40**: 69–71.
- [110] RASCHKE K. 1975. Stomatal action. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **26**: 309–340.
- [111] SANKHLA M., HUBER J. E. 1975. Effect of salt and abscisic acid on *in vivo* activity of nitrate reductase in seedlings of *Phaseolus acutifolius*. *Z. Pflanzenphysiol.* **76**: 467–470.
- [112] SANO M., KAWASHIMA N. 1982. Water stress induced proline accumulation at different stalk positions and growth stages of detached tobacco leaves. *Agric. Biol. Chem.* **46**: 647–653.
- [113] SCHOBERT A. B., TSCHESCHE H. 1978. Unusual solution properties of proline and its interaction with proteins. *Biochim. Biophys. Acta* **541**: 270–277.
- [114] SINGH T. N., ASPINALL D., PALEG L. G. 1972. Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley: A potential metabolic measure of drought resistance. *Nature* **236**: 188–190.
- [115] SINGH T. N., ASPINALL D., BOGGESS S. F. 1973. Stress metabolism. II. Changes in proline concentration in excised plant tissues. *Austr. J. Biol. Sci.* **26**: 57–63.
- [116] SINGH T. N., PALEG L. G., ASPINALL D. 1973. Stress metabolism. I. Nitrogen metabolism and growth in the barley plant during water stress. *Austr. J. Biol. Sci.* **26**: 45–46.
- [117] SINGH T. N., PALEG L. G., ASPINALL D. 1973. Stress metabolism. III. Variations in response to water deficit in the barley plant. *Austr. J. Biol. Sci.* **26**: 65–76.
- [118] SINHA S. K., RAJAGOPAL V. 1975. Proline slows down the loss of nitrate reductase in moisture stressed plants. *Plant Physiol.* **55**: Suppl. 22.
- [119] SINHA S. K., RAJAGOPAL V. 1980. Influence of exogenously supplied proline on the relative water content

- in wheat and barley. *Indian J. Exper. Biol.* **18**: 1523–1524.
- [120] SMIRNOFF V., WINSLOW M. D., STEWART C. R. 1985. Nitrate reductase activity in leaves of barley (*Hordeum vulgare*) and durum wheat (*Triticum durum*) during field and rapidly applied water deficits. *J. Exper. Bot.* **36**: 1200–1208.
- [121] STEWART C. R. 1972. Effects of proline and carbohydrates on metabolism of exogenous proline by excised bean leaves in the dark. *Plant Physiol.* **50**: 551–555.
- [122] STEWART C. R. 1972. The effect of wilting on proline metabolism in excised bean leaves in the dark. *Plant Physiol.* **51**: 508–511.
- [123] STEWART C. R. 1978. Role of carbohydrates in proline accumulation in wilted barley leaves. *Plant Physiol.* **61**: 775–778.
- [124] STEWART C. R. 1980. The mechanism of abscisic acid-induced proline accumulation in barley leaves. *Plant Physiol.* **66**: 230–233.
- [125] STEWART C. R., BOGGESS S. F. 1977. The effect of wilting on conversion of arginine, ornithine and glutamate to proline in bean leaves. *Plant Sci. Letters* **8**: 147–153.
- [126] STEWART C. R., BOGGESS S. F. 1978. Metabolism of [^3H] proline by barley leaves and its use in measuring the effects of water stress on proline oxidation. *Plant Physiol.* **61**: 654–657.
- [127] STEWART C. R., BOGGESS S. F., ASPINALL D., PALEG L. G. 1977. Inhibition of proline oxidation by water stress. *Plant Physiol.* **59**: 930–932.
- [128] STEWART C. R., HANSON A. D. 1980. Proline as metabolic response to water stress. W: N. C. TURNER, P. J. KRAMER (red.), *Adaptation of plant to water and high temperature stress*, ss. 173–189. Wiley-Intersciences.
- [129] STEWART C. R., LAI E. 1974. Δ^1 -Pyrroline-5-carboxylic acid dehydrogenase in mitochondrial preparations from plant seedlings. *Plant Sci. Letters* **3**: 173–181.
- [130] STEWART C. R., LEE J. A. 1974. The role of proline accumulation in halophytes. *Planta* **120**: 279–289.
- [131] STEWART C. R., VOETBERG G. 1985. Relationship between stress-induced ABA and proline accumulation in excised barley leaves. *Plant Physiol.* **79**: 24–27.
- [132] STEWART C. R., VOETBERG G. 1987. Abscisic acid accumulation is not required for proline accumulation in wilted leaves. *Plant Physiol.* **82**: 747–749.
- [133] STEWART C. R., VOETBERG G., RAYAPATI P. J. 1986. The effect of benzyl-adenine, cycloheximide and cordycepin on wilting-induced abscisic acid and proline accumulations and abscisic acid and salt induced proline accumulation in barley leaves. *Plant Physiol.* **82**: 703–707.
- [134] SHEWIAKOWA N. J. 1983. Metabolizm i fizjologiczka rola prolina w rastieniach przy wodnym i solowym stresie. *Fizjol. Rast.* **30**: 768–783.
- [135] TAL M., IMBER D. 1970. Abnormal stomatal behaviour and hormonal imbalance in Flacca a wilted mutant of tomato. *Plant Physiol.* **46**: 373–376.
- [136] TAN B. H., HALLORAN G. M. 1982. Variation and correlations of proline accumulation in spring wheat cultivars. *Crop. Sci.* **22**: 459–463.
- [137] THOMPSON J. F., STEWART C. R., MORRIS C. J. 1966. Changes in amino acid content of excised leaves during incubation. I. The effect of water content of leaves and atmospheric oxygen level. *Plant Physiol.* **41**: 1578–1584.
- [138] TODD G. W. 1972. Water deficits and enzymatic activity. W: T. T. KOZŁOWSKI (red.), *Water deficits and plant growth*, Vol. 3, ss. 177–216. Academic Press, New York.
- [139] TULLY R. E., HANSON A. D., NELSON Ch. E. 1979. Proline accumulation in water-stressed barley leaves in relation to translocation and the nitrogen budget. *Plant Physiol.* **63**: 518–523.
- [140] TYANKOVA L. 1966. Influence of proline on the resistivity of wheat plants to drought. *C. R. Acad. Bulg. Sci.* **19**: 847–850.
- [141] VENEKAMP J. H., GRASHOFF H. C., KOOT T. M. 1987. An analysis of conditions determining decline in water potential and concurrent proline accumulation in leaves of four cultivars of *Vicia faba* L. *J. Agronom. Crop. Sci.* **158**: 304–316.
- [142] VENEKAMP J. H., LAMPE J. E. M., KOOT J. T. M. 1989. Organic acids as source for drought-induced proline synthesis in field bean plants, *Vicia faba* L. *J. Plant Physiol.* **133**: 654–659.
- [143] VOETBERG G., STEWART C. R. 1984. Steady state proline levels in salt-shocked barley leaves. *Plant Physiol.* **76**: 567–570.
- [144] WALDREN R. P., EHLE S. W. 1974. Changes in free proline concentration in sorghum and soybean plants under field conditions. *Crop Sci.* **14**: 447–450.
- [145] WALDREN R. P., TEARE I. D. 1974. Free proline accumulation in droughtstressed plants under laboratory conditions. *Plant and Soil* **40**: 689–692.
- [146] WALTON D. C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **31**: 453–489.
- [147] WALTON D. C., GALSON E., HARRISON M. A. 1977. The relationship between stomatal resistance and abscisic-acid levels. *Planta* **133**: 145–148.
- [148] WAMPLE R. L., BEWELY J. D. 1975. Proline accumulation in flooded and wilted sunflower and the effects of benzyladenine and abscisic acid. *Can. J. Bot.* **53**: 2893–2896.
- [149] WATTS S., RODRIGUEZ J. L., EVANS S. E., DAVIES W. J. 1981. Root and shoot growth of plants treated with abscisic acid. *Ann. Bot.* **47**: 595–602.
- [150] WRIGHT S. T. C., HIRON R. W. P. 1969. (+)-Abscisic acid, the growth inhibitor induced in detached wheat leaves by a period of wilting. *Nature* **224**: 719–720.
- [151] WYN JONES R. G., STOREY R. 1978. Salt stress and comparative physiology in the *Gramineae*. II. Glycinebetaine and proline accumulation in two-salt and water-stressed barley cultivars. *Austr. J. Plant Physiol.* **5**: 817–829.

- [152] WYN JONES R. G. 1983. Differential effects of abscisic acid on glycinebetaine and proline accumulation in three plant species. *Z. Pflanzenphysiol.* **109**: 207–213.
- [153] YOUNG D. H., KAUSE H. 1983. Release of calcium from suspension-cultured *Glicine max* cells by chitosan, other polications, and polyamines in relation to effects on membrane permeability. *Plant Physiol.* **74**: 698–702.
- [154] ZABADAL T. J. 1974. A water potential threshold for increase of abscisic acid in leaves. *Plant Physiol.* **53**: 125–126.
- [155] ZEEVART J. A. D. 1971. (+)-Abscisic acid content in spinch in relation to photoperiod and water stress. *Plant Physiol.* **48**: 86–90.
- [156] ZIELIŃSKA D., BANDURSKA H. 1987. Wpływ stresu wodnego na akumulację wolnej proliny oraz potencjał osmotyczny u trzech odmian jęczmienia. *Prace Kom. Nauk Roln. i Leśn. PTPN* **63** (w druku).