

BUDAPESTI CORVINUS EGYETEM
KERTÉSZETTUDOMÁNYI KAR
GYÓGY- ÉS AROMANÖVÉNYEK TANSZÉK

VÍZHIÁNY HATÁSA *OCIMUM BASILICUM* L. ÉS *SATUREJA HORTENSIS* L.
NÉHÁNY STRESSZPARAMÉTERÉRE

DOKTORI ÉRTEKEZÉS

INOTAI KATALIN

TÉMAVEZETŐ: ZÁMBORINÉ DR. NÉMETH ÉVA

DSc

BUDAPEST

2013

TARTALOMJEGYZÉK

1. RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE	5
2. BEVEZETÉS	7
3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	9
3.1. STRESSZFOLYAMATOK A NÖVÉNYEKBEN.....	11
3.2. SZÁRAZSÁGSTRESSZ, VÍZHIÁNY HATÁSA A NÖVÉNYI SZERVEZETRE	13
3.3. REAKTÍV OXIGÉNFORMÁK KELETKEZÉSE, SZEREPE	16
3.3.1. <i>Membrán lipid peroxidáció.....</i>	<i>18</i>
3.4. AZ ANTIOXIDÁNS RENDSZER SZEREPE.....	19
3.4.1. <i>Enzimatisz oxidáns rendszer.....</i>	<i>19</i>
3.4.1.1. <i>Szuperoxid-dizmutáz (SOD) enzimcsalád.....</i>	<i>19</i>
3.4.2. <i>Nem enzimatisz oxidáns rendszer.....</i>	<i>21</i>
3.5. OZMOLITOK SZEREPE, ELŐFORDULÁSA.....	22
3.5.1. <i>Szénhidrátok szerepe az ozmotikus stressz kivédésében.....</i>	<i>22</i>
3.5.2. <i>A prolin előfordulása, szerepe a stresszfolyamatokban</i>	<i>23</i>
4. CÉLKITŰZÉSEK	26
5. ANYAG ÉS MÓDSZER	28
5.1. NÖVÉNYNEVELÉSI KÖRÜLMÉNYEK, KEZELÉSEK BEÁLLÍTÁSA, OPTIMALIZÁLÁSA.....	28
5.1.1. <i>Fitotronban folytatott kísérletek</i>	<i>28</i>
5.1.1.1. <i>Növénynevelési körülmények</i>	<i>28</i>
5.1.2. <i>Szabadföldi kísérletek</i>	<i>30</i>
5.1.2.1. <i>A kísérleti terület talajviszonyai</i>	<i>30</i>
5.1.2.2. <i>A kísérleti terület éghajlati és időjárásai adatai</i>	<i>31</i>
5.1.2.3. <i>Kísérleti körülmények</i>	<i>33</i>
5.2. MINTAVÉTELEZÉSI KÖRÜLMÉNYEK.....	34
5.3. LABORANALITIKAI MÓDSZEREK	35
5.3.1. <i>Relatív víztartalom (RWC) meghatározása.....</i>	<i>35</i>
5.3.2. <i>Malondialdehid (MDA) mennyiségi meghatározása.....</i>	<i>35</i>
5.3.3. <i>Szuperoxid-dizmutáz (SOD)(EC 1.15.1.1) aktivitás mérése, össz-fehérje tartalom meghatározása..</i>	<i>36</i>
5.3.4. <i>Cukorkomponensek analízise.....</i>	<i>36</i>
5.3.5. <i>Prolintartalom meghatározása</i>	<i>37</i>
5.3.6. <i>Illóolajtartalom meghatározása.....</i>	<i>38</i>
5.3.7. <i>Statisztikai analízis.....</i>	<i>38</i>
6. KUTATÁSI EREDMÉNYEK	39
6.1. AZ MDA TARTALOM ALAKULÁSA.....	39
6.1.1. <i>Fitotronban nevelt <i>Satureja hortensis</i> malondialdehid (MDA) tartalma.....</i>	<i>39</i>
6.1.1.1. <i>A 2008-as év vizsgálati eredményei.....</i>	<i>39</i>
6.1.1.2. <i>A 2009-es év vizsgálati eredményei.....</i>	<i>39</i>
6.1.2. <i>Szabadföldi körülmények között nevelt <i>Satureja hortensis</i> malondialdehid (MDA) tartalma.....</i>	<i>40</i>
6.1.2.1. <i>A 2008-as év vizsgálati eredményei.....</i>	<i>40</i>
6.1.2.2. <i>A 2009-es év vizsgálati eredményei.....</i>	<i>41</i>
6.1.3. <i>A <i>Satureja hortensis</i> MDA tartalmának értékelése</i>	<i>42</i>
6.1.4. <i>Fitotronban nevelt <i>Ocimum basilicum</i> malondialdehid (MDA) tartalma</i>	<i>42</i>
6.1.4.1. <i>A 2008-as év vizsgálati eredményei.....</i>	<i>42</i>
6.1.4.2. <i>A 2009-es év vizsgálati eredményei.....</i>	<i>42</i>
6.1.5. <i>Szabadföldi körülmények között nevelt <i>Ocimum basilicum</i> malondialdehid (MDA) tartalma.....</i>	<i>43</i>
6.1.5.1. <i>A 2008-as év vizsgálati eredményei.....</i>	<i>43</i>
6.1.5.2. <i>A 2009-es év vizsgálati eredményei.....</i>	<i>44</i>
6.1.6. <i>Az <i>Ocimum basilicum</i> MDA tartalmának értékelése.....</i>	<i>45</i>
6.1.7. <i>A két faj MDA tartalom változásának összehasonlítása</i>	<i>45</i>
6.2. SZUPEROXID-DIZMUTÁZ (SOD) AKTIVITÁSA.....	45
6.2.1. <i>Fitotronban nevelt <i>Satureja hortensis</i> szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitása</i>	<i>45</i>
6.2.1.1. <i>A 2008-as év vizsgálati eredményei.....</i>	<i>45</i>
6.2.1.2. <i>A 2009-es év vizsgálati eredményei.....</i>	<i>46</i>

6.2.2. Szabadföldi körülmények között nevelt <i>Satureja hortensis</i> szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitása.....	47
6.2.2.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei.....	47
6.2.2.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	48
6.2.3. A <i>Satureja hortensis</i> SOD aktivitásának értékelése	49
6.2.4. Fitotronban nevelt <i>Ocimum basilicum</i> szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitása	49
6.2.4.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei	49
6.2.4.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	50
6.2.5. Szabadföldi körülmények között nevelt <i>Ocimum basilicum</i> szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitása ..	50
6.2.5.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei.....	50
6.2.5.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	51
6.2.6. Az <i>Ocimum basilicum</i> SOD aktivitásának értékelése.....	52
6.2.7. A két faj SOD aktivitásának összehasonlítása.....	52
6.3. AZ ÖSSZES FEHÉRJE TARTALOM ALAKULÁSA	52
6.3.1. Fitotronban nevelt <i>Satureja hortensis</i> össz-fehérje tartalma.....	52
6.3.1.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei.....	52
6.3.1.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	53
6.3.2. Szabadföldi körülmények között nevelt <i>Satureja hortensis</i> össz-fehérje tartalma.....	54
6.3.2.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei	54
6.3.2.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	55
6.3.3. A <i>Satureja hortensis</i> össz-fehérje tartalmának értékelése	56
6.3.4. Fitotronban nevelt <i>Ocimum basilicum</i> össz-fehérje tartalma	56
6.3.4.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei.....	56
6.3.4.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	57
6.3.5. Szabadföldi körülmények között nevelt <i>Ocimum basilicum</i> össz-fehérje tartalma.....	57
6.3.5.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei.....	57
6.3.5.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	58
6.3.6. Az <i>Ocimum basilicum</i> össz-fehérje tartalmának értékelése	59
6.3.7. A két faj össz-fehérje tartalmának összehasonlítása.....	59
6.4. OLDHATÓ CUKOR KOMPONENSEK KONCENTRÁCIÓ VÁLTOZÁSA.....	60
6.4.1. Fitotronban nevelt <i>Satureja hortensis</i> oldható cukor komponenseinek koncentráció változása ...	60
6.4.1.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei.....	60
6.4.1.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	61
6.4.2. Szabadföldi körülmények között nevelt <i>Satureja hortensis</i> oldható cukor komponenseinek koncentráció változása.....	62
6.4.2.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei.....	62
6.4.2.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	63
6.4.3. <i>Satureja hortensis</i> oldható cukorkomponenseinek koncentráció változása	65
6.4.4. Fitotronban nevelt <i>Ocimum basilicum</i> oldható cukor komponenseinek koncentráció változása.....	65
6.4.4.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei.....	65
6.4.4.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	66
6.4.5. Szabadföldi körülmények között nevelt <i>Ocimum basilicum</i> oldható cukor komponenseinek koncentráció változása.....	67
6.4.5.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei.....	67
6.4.5.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	68
6.4.6. Az <i>Ocimum basilicum</i> oldható cukorkomponenseinek koncentráció változása	69
6.4.7. A két faj oldható cukor tartalmának összehasonlítása.....	69
6.5. A PROLINTARTALOM VÁLTOZÁSA	70
6.5.1. Fitotronban nevelt <i>Satureja hortensis</i> prolin tartalma.....	70
6.5.1.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei.....	70
6.5.1.2. A 2010-es év vizsgálati eredményei.....	71
6.5.2. A <i>Satureja hortensis</i> prolin tartalmának változása	71
6.5.3. Fitotronban nevelt <i>Ocimum basilicum</i> prolin tartalma	72
6.5.3.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei.....	72
6.5.3.2. A 2010-es év vizsgálati eredményei.....	72
6.5.4. Az <i>Ocimum basilicum</i> prolin tartalmának változása.....	73
6.5.5. A két faj prolin tartalmának összehasonlítása.....	73
6.6. AZ ILLÓOLAJ TARTALOM VÁLTOZÁSA	74
6.6.1. Fitotronban nevelt <i>Satureja hortensis</i> és <i>Ocimum basilicum</i> illóolaj tartalma.....	74
6.6.1.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei	74
6.6.1.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei.....	75
6.6.2. Szabadföldi körülmények között nevelt <i>Satureja hortensis</i> és <i>Ocimum basilicum</i> illóolaj tartalma	75

6.6.2.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei	75
6.6.2.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei	76
6.6.3. A <i>Satureja hortensis</i> illóolaj tartalmának változása.....	77
6.6.4. Az <i>Ocimum basilicum</i> illóolaj tartalmának változása	77
6.6.5. A két faj illóolaj tartalmának összehasonlítása	77
6.7. A RELATÍV VÍZTARTALOM VÁLTOZÁSA	77
6.8. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK.....	78
7. EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE, KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	80
8. ÖSSZEFOGLALÁS	88
9. SUMMARY.....	91
10. IRODALOMJEGYZÉK	94
11. MELLÉKLETEK.....	105
12. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	128

1. RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

•O ₂ ⁻	szuperoxid anion gyök
•OH	hidroxil gyök
ABA	abszcizinsav
DHA	dehidroaszorbát
DMAPP	dimetil-allil-pirofoszfát
EDTA	etilén-diamin-tetraecetsav
GSA	glutamil-szemialdehid
GR	glutation reduktáz
GSH	glutation (γ-glutamil-ciszteinil-glicin), redukált forma
GSH	redukált glutation
GSSG	oxidált glutation
H ₂ O ₂	hidrogén-peroxid
HPLC	„High Pressure Liquid Chromatography”, nagy teljesítményű folyadékkromatográfia
IPP	izopentenil-pirofoszfát
K	70%-os talaj vízkapacitás
LPO	lipid -peroxidáció
MDA	malondialdehid
MDHA	monodehidro-aszorbát
NADH	redukált nikotinamid-adenin-dinukleotid
NADP	nikotinamid-adenin-dinukleotid foszfát
NADPH	nikotinamid-adenin-dinukleotid-foszfát
NBT	nitrotetrazóliumkék
PDH	prolin-dehidrogenáz
PEG	polietilén-glikol
PS I	a fotoszintézis egyes fotokémiai rendszere
PS II	a fotoszintézis kettes fotokémiai rendszere
PVP	polivinil pirrolidon
P5CS	Δ ¹ -pirrolin-5-karboxilát-szintetáz
P5CR	Δ ¹ -pirrolin-5-karboxilát-reduktáz
ROS	„reactive oxygen species”, reaktív oxigén formák
S1	50%-os talaj vízkapacitás

S2	30%-os talaj vízkapacitás
SOD	szuperoxid-dizmutáz (EC 1.15.1.1)
TCA	triklórecetsav
TVK	talajvíz kapacitás
PEG	polietilén-glikol

2. BEVEZETÉS

A jelzett környezeti változások valamint az előállított termékekkel szembeni minőségi követelmények szigorodása azt eredményezi, hogy a gyógy- és aromanövények számára az elmúlt évtizedekben kidolgozott termesztéstechnológiákat a gazdaságosság érdekében szükségszerűen módosítani, optimalizálni kell. Az optimalizálás alapfeltétele, hogy minél több ponton legyünk képesek az agrár-rendszer tényezőit befolyásolni, a kívánalmaknak megfelelően alakítani. A mind nagyobb gyakorisággal fellépő klíma-stresszhez való alkalmazkodás során ilyen beavatkozási pontok lehetnek a megfelelő ökotípus vagy fajta kiválasztása, okszerű területválasztás, a konkurens növényfajok visszaszorítása, a tápanyag és vízellátottság optimalizálása. Az intenzív termesztéstechnológia kimunkálását megalapozó elméleti ismeretek megszerzése és erre épülő korszerű agrárrendszerek működtetése ma már egymás nélkül elképzelhetetlen.

Már a korábbi elemzések is azt támasztották alá, hogy a gyógy- és aromanövények speciálisanyag- termelése, az előállított drogokban felhalmozott aktív anyagok mennyisége és azok minősége, azaz a betakarításkor realizálható kemoszindróma kép nagymértékben függ a környezeti hatásoktól (Bernáth 1986).

A gyógynövények esetében végzett kísérletek, melyek a vízellátás hatásait célozták meghatározni, sokszor ellentmondásos eredményt hoztak, ami a kérdés összetettségére utal, de egyúttal rámutat a további vizsgálatok szükségességére is. Az optimális droghozam és drogminőség eléréséhez szükséges csapadékmennyiség függ a növény eredeti termőhelyétől (mezofita, xerofita, stb.), (Bernáth és Németh, 2004), az adott fenofázistól, a betakarítandó növényi szervtől és az abban felhalmozódó hatóanyag típusától (Penka, 1978).

Az optimálisnál alacsonyabb szintű vízellátás miatt csökkenhet a növény növekedése és a terméshozam is. A stressz következtében változik a növényi anyagcsere, egyúttal oxidatív stressz is éri a növényt, aminek következtében aktiválódik az antioxidáns védelmi rendszer. Ezért különösen fontos az optimális vízmennyiség meghatározása olyan egyéves, lágyszárú fűszernövényfajok esetében, ahol a teljes föld feletti biomassza maximalizálása a cél, ahol a leveles, virágos hajtás adja a drogot, és optimalizálásra vár mind ennek mennyisége, mind az abban felhalmozódó hatóanyag szintje.

Célunk volt meghatározni, hogy a vízellátás csökkentése milyen mértékű stresszhatást jelenthet a gyakorlatban vízigényesnek ismert (bazsalikom) illetve szárazságtűrőbbnek

tartott (kerti borsfű) fajokra. Kifejezhető-e ez a stresszhatás a membrán lipidperoxidáció erősödésével, az antioxidáns rendszer aktivitásának változásával és egyéb védekezési folyamatok beindulásával, így az ozmoprotektáns oldható cukormolekulák illetve a prolin felhalmozódásával. Fontosnak tartottuk megvizsgálni, hogy az egyes biokémiai marker molekulák mutatnak-e változást az egyedfejlődés során, továbbá azt, hogy hogyan alakul a drog minősége, az illóolaj felhalmozódás szintje.

Kísérleteinket három éven keresztül (2008-2010) kontrollált feltételrendszerben, fitotronban, valamint szabadföldön is elvégeztük, annak érdekében, hogy a gyakorlat számára is értékelhető, de pontos képet kaphassunk.

3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

A kerti borsfű (*Satureja hortensis* L.) a *Lamiaceae* családba tartozó egyéves, lágyszárú növény (1. ábra). Származási helye a Földközi-tenger és Nyugat-Ázsia vidéke (Halászné, 2000). Dél-, Délkelet Európában honos fűszernövény, amely kedveli a meleget és jól tűri a szárazságot, így hazánkban a gyakorlati tapasztalatok szerint a termesztése legtöbb esetben öntözés nélkül is megoldható.

A borsfű gyökere és hajtásrendszere gazdagon elágazó. Szára 30-60 cm magas, négyszögletű. Hajtásai sötétzöldek, tövüknél fásodók. Levelei keresztben átellenesek, rövid nyelűek, 1-3 mm hosszúak, 2-4 mm szélesek, ép szélűek, sötétzöld színűek. A levéllemez mindkét oldala illóolajtartó mirigyekkel gazdagon borított. Virágzata 1-5 virágú álörvökből áll, a virágok színe lilás rózsaszín vagy fehér (Halászné, 2000). Termése 1-1,5 mm hosszú, tojásdad alakú, sötétbarna színű négy makkoska résztermésből áll.



1. ábra *Satureja hortensis* L. (Fotó: Radácsi, 2009)

A virágzó, föld feletti része 0,3-2% illóolajat, valamint 4-8% cseranyagot, nyálkát, gyantát és cukrot tartalmaz (Halmai és Novák, 1963).

A borsfű illóolaja antimikrobiális hatású, herbája szélhajtó, valamint enyhe vérnyomásemelő.

A kerti bazsalikom (*Ocimum basilicum* L.) szintén a *Lamiaceae* családba tartozó széleskörűen elterjedt és kedvelt egyéves, lágyszárú fűszer- és gyógynövényfaj (2. ábra). A Dél-Ázsiából származó bazsalikom nagy morfológiai és kémiai variabilitással rendelkezik.



2. ábra *Ocimum basilicum* L. (Fotó: Radácsi, 2008)

Szára felálló, egyenes, 40-60 cm magas, a szár tövétől elágazó. Erős, 10-16 cm hosszú karógyökeret fejleszthet. Leveleik keresztben átellenesek, nyelesek, vagy ülők, gyakran fogazottak (Lenchés, 2000). A virágzat végálló, álörvökből összetett laza álfüzér. A virágok színe fehér, vagy világos rózsaszín, melyek a virágzatban alulról felfelé nyílnak. Termése tojásdad alakú világos-, vagy sötétbarna makkocská.

Illóolaj tartalma 0,2-5,2% (Simon et al., 1999). Összetétele igen változatos, napjainkig közel 140 komponenst azonosítottak az *Ocimum basilicum* illóolajából. (Hiltunen és Holm, 2006). Több kemotípust különböztetjük meg, melyek legfőbb komponensei a linalool, metil-kavikol és eugenol (Telci et al., 2006).

Emésztést segítő, étvágyjavító, szélhajtó teakeverékekben alkalmazzák, emellett tejelválasztás fokozó hatással is rendelkezik. Kellemes illatának köszönhetően közismert ételízesítő, az élelmiszer- és illatszeripar is felhasználja.

A bazsalikom meleg és fénykedvelő növény. Termesztésére csak a gyorsan melegedő, jó vízgazdálkodású, tápanyagban gazdag talajok alkalmasak. Termesztése öntözés nélkül a gyakorlati tapasztalatok tükrében hazánkban nem gazdaságos.

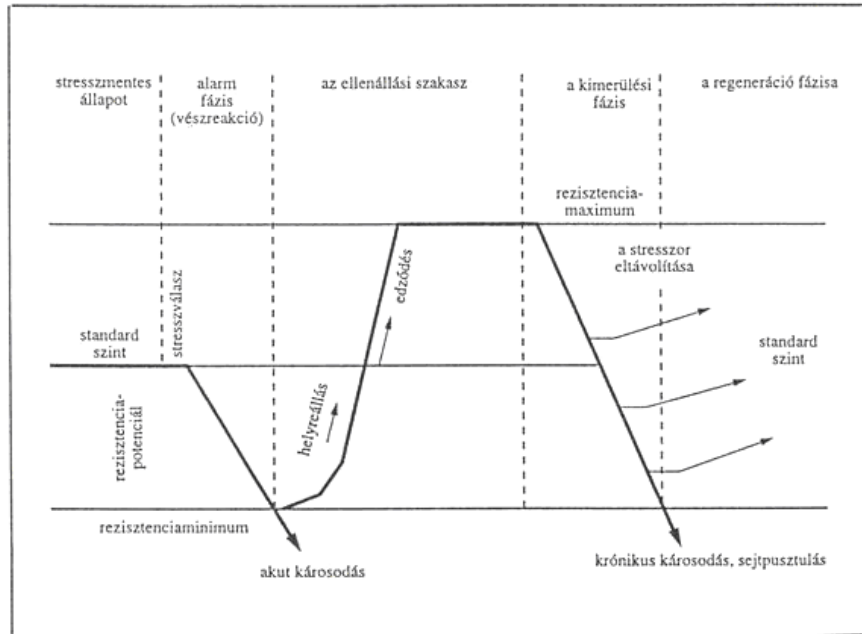
Közép- és dél európai termőkörzeteiben a biomassza produkció limitáló tényezője sok esetben a vízellátás. Ennek ellenére kevés a megbízható ismeret arra vonatkozóan, milyen vízellátás tekinthető optimálisnak a növény számára, milyen vízhiány jelent stressz feltételeket és az öntözéssel hogyan befolyásolható a termés mennyisége és minősége, a regenerációs képesség, a vágások száma és annak minősége. Kiegészítő öntözést alkalmazva kedvező hatás érhető el a terméshozamra, elmondható azonban, hogy az öntözés befolyása évjáratfüggő továbbá az eredmény az öntözés módjától is függhet (Zámboriné et al., 2005).

Mindkét fajt termesztik házikerti és nagyüzemi körülmények között is. A korszerű termékek alapanyagának biztosítása ma már mindenütt csak a minőségbiztosítással ellátott, homogén és stabil minőségű drogot adó nagyüzemekből lehetséges. Ezért a termesztés megbízhatósága az agrotechnika minden lépésének optimalizálását megköveteli, figyelemmel arra is, hogy az egyes beavatkozások miképpen befolyásolják az áru mennyiségét és minőségét.

3.1. Stresszfolyamatok a növényekben

A stressz fogalmának megalkotása Selye János nevéhez fűződik, aki szerint „az élő szervezetek valamennyi adaptációs reakciójának a stressz a foglalat, azaz a stressz egy fajlagos tünetcsoportban megnyilvánuló állapot, amely magában foglal minden nem-fajlagosan előidézett elváltozást egy biológiai rendszeren belül” (Selye, 1956).

Stressz hatásra bekövetkező tünetegyüttes a stressz szindróma (adaptációs szindróma), amely egymást követő folyamatokból tevődik össze (3. ábra). Amikor stressz éri a növényt, csökken a vitalitása és a lebontó folyamatok kerülnek túlsúlyba. Ha a növény rezisztencia-potenciálja lehetővé teszi, bekövetkezik a második fázis, az ellenállás fázisa, mely során a standard rezisztencia szintje helyreáll és fokozódik a növény ellenálló képessége, ismét normális életműködést mutat. Azonban ha a növényt érő stressz erőssége és intenzitása meghaladja a növény alkalmazkodó képességét, a kimerülés stádiuma következik, ami akár krónikus károsodáshoz, vagy a növény pusztulásához vezet.

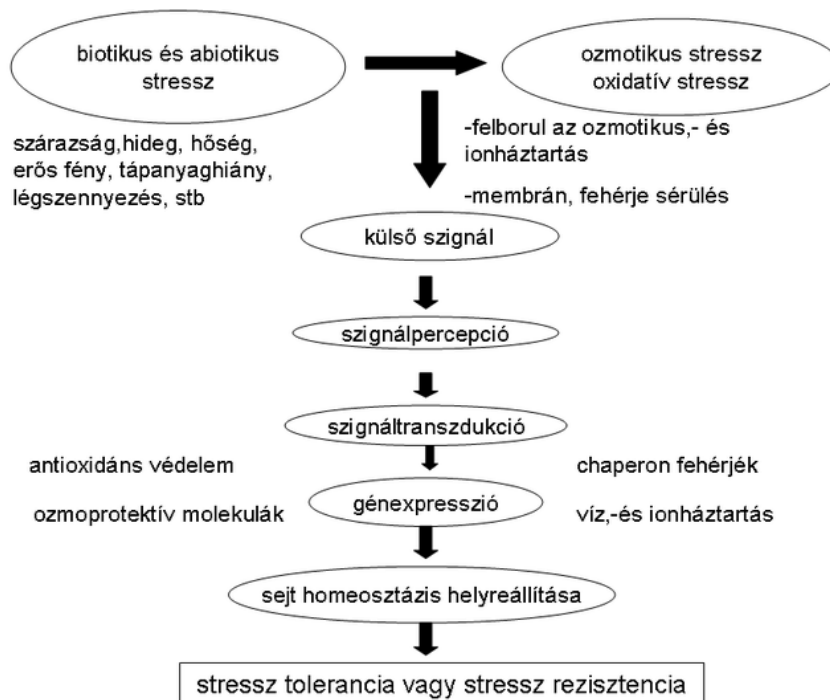


3. ábra A stressz-szindróma (Szigeti, 1998)

A növényi stressz hatást kiválthatják természetes és antropogén tényezők. A természetes stresszorokon belül is elkülöníthetünk biotikus (pl. rovarok, patogének stb.), illetve abiotikus (pl. extrém hőmérséklet, só stb.) faktorokat (Han et al., 2009).

Az abiotikus stresszhatások gyakran időszakosan és egymással kombinálva jelentkeznek. Az abiotikus stressz következtében akár 50%-os termésnövekedés is bekövetkezhet, ami a mezőgazdasági termelésben komoly gondot okozhat (Boyer, 1982). A magas hőmérséklet, szárazság, illetve túlzott sótartalom következtében fellépő ozmotikus stressz hatására sérül az ozmotikus- és ionháztartás (Wang et al., 2003). Ez különböző anyagcsere válaszokat válthat ki, amely kifejeződik génexpressziós válaszokban, stresszfehérjék, stressz metabolitok és hormonok szintézisében egyaránt (4. ábra).

A klimatikus tényezők változására adott válaszreakciókat befolyásolja a növények ellenálló képessége és az adott abiotikus stresszekkel szembeni edzettségi állapota.



4. ábra Stressz indukált változások és válaszreakciók a növényekben (Szigeti 2002 és Wang és mtsai, 2003) nyomán

3.2. Szárazságstressz, vízhiány hatása a növényi szervezetre

A hajtásos növényekre jellemző, hogy a szárazságstressz tünetei nem hirtelen következnek be, -ellentétben más stressz típusokkal-, hanem fokozatosan jelennek meg és az idő előrehaladtával egyre erőteljesebbé válnak.

A vízhiány következtében először csökken a turgor, így a növekedési folyamatok lelassulnak. A megnyúlásos növekedést már 0,1 MPa-nyi turgor csökkenés is befolyásolja, míg a prolin- és cukor akkumulációra erősebb, 2 MPa vízpotenciál csökkenés van hatással a növényekben (Szigeti, 1998). A talaj víztartalmának csökkenésével a gyökerek számára felvehető vízmennyiség is korlátozódik, ezáltal a gyökérben már enyhébb vízhiány hatására termelődő növényi hormon, az abszcizinsav (ABA) serkenti a gyökér növekedését és az oldagyökér képződést (Price et al., 2002). A xilémen keresztül a hajtásba transzportálódva csökkent hajtásnövekedést és sztómazáródást indukál, amely következtében csökken a párolgás általi vízveszteség mértéke (McAinsh et al., 1990; Tardieu és Davies, 1992).). A gázcsere nyílások záródásával a széndioxid intercelluláris

térben mérhető koncentrációja csökkenni kezd, mert a fotoszintetikus folyamatok során a sejtközötti járatok széndioxid tartalma a sötétszakaszban megkötésre kerül, a zárt sztómákon át azonban nem történhet további széndioxid felvétel (Cornic, 2000; Kaiser, 1987). A sztóma konduktancia csökkenése és az emiatt lassuló illetve gátolt CO₂ asszimiláció (Lawlor, 2002) a fotoszintetikus folyamatok módosulásához járul hozzá (Chaves et al., 2009; Flexas et al., 2012). Megváltozik a széndioxid/oxigén arány, aminek következtében a fotorespiráció (fénylégzés) folyamata intenzívebbé válik. Ennek hátterében a Rubisco (ribulóz-1,5-biszfoszfát karboxiláz/oxigenáz) enzim karboxiláz aktivitásának az oxigenáz aktivitás felé való eltolódása áll, aminek következtében széndioxid szabadul fel ezáltal pedig csökken a fotoszintézis hatékonysága (Wingler et al., 1999).

Tang és munkatársai szerint (2002) azonban a szárazságstressz miatt fellépő levél víztartalom csökkenés és a növekvő ion koncentráció következtében bekövetkező anyagcsere károsodás csökkenti nagyobb mértékben a fotoszintézist, mint a sztóma záródás. Mindemellert a károsodás mértéke természetesen nagyban függ a megvilágítás intenzitásától, a levél és a növény korától, valamint a szárazság mértékétől.

A stresszhatások egy része a növényen makroszkópiusan, látható fejlődési és morfológia bélyegeken manifesztálódik, más része viszont sejt, valamint molekuláris szinten történik, aminek detektálása célzott vizsgálatokkal lehetséges.

A kiszáradás anyagcsere zavarhoz és a sejtszerkezet megbomlásához, végül az enzimek által katalizált reakciók megszűnéséhez vezet. Az edényes növények legtöbb vegetatív szövete 30% alatti TVK esetében már nem képes a regenerációra.

A növény károsodásának mértéke attól is függ, milyen állapotban, mely fejlődési szakaszban éri a stressz. Ha a vízhiány a növekedési fázis kezdetén áll fenn, akkor kisebb méretű levél fejlődik, így csökken a szén-dioxid felvétel és a gáz kibocsátás, a növény kisebb méretű lesz. Ha virágzás idején, akkor csökken a virágok száma, termésérés idején pedig a termés hozamot befolyásolja negatívan (Alcocer-Ruthling et al., 1989).

A szárazság következtében módosul a szén és a nitrogén metabolizmus folyamata is. Az egyszerű cukrok mennyisége megemelkedhet, ezt tapasztalták például szárazságstressznek kitett rozmarin és citromfű esetében (Rahbarian, 2010).

A tartós vízhiány eredményeként csökken a levelek relatív víztartalma (RWC), amit igazoltak *Satureja hortensis* esetében is (Baher et al., 2004).

A vízhiány befolyásolhatja a másodlagos anyagcseretermékek, így az illóolaj mennyiségét is. *Cymbopogon* fajok esetében már rövid ideig tartó vízhiány következtében módosult az

illóolaj bioszintézis és megemelkedett az illóolaj akkumuláció (Heuberger et al., 2005; Sangwan et al., 2001). Az akkumuláció változása függ a stresszhatás intenzitásától, időtartamától és fajonként is eltérő lehet (Sangwan et al., 2001).

Egy jellemzően szárazságtűrő gyógyövényfaj, a *Salvia officinalis* esetében fokozatosan emelkedő talaj sótartalom mellett a növényben 48 %-kal nőtt az illóolaj tartalom (Hendawy és Khalid, 2005). Corell és munkatársai (2009) viszont azt tapasztalták, hogy a vízhiány okozta stressz nem befolyásolta az orvosi zsálya illóolaj produkcióját, bár az illóolaj összetételére szignifikáns mértékben hatott.

Tesztfajaink vonatkozásában az erre irányuló kísérleti eredmények korlátozottan állnak csak rendelkezésre. Szárazságstressznek kitett *Satureja hortensis* növények illóolaj tartalma virágzás idején szignifikánsan megemelkedett (15%-kal) erős stressz (33%-os szabadföldi vízkapacitás) hatására (Baher et al., 2002).

Ocimum basilicum-mal végzett szárazság-stressz kísérletek során Simon és munkatársai (1992) mérsékelt és közepes vízmegvonás hatására azt tapasztalták, hogy a bazsalikom illóolaj tartalma növekedett és módosult az összetétele is. Erősebb stressz esetén az illóolaj tartalom duplájára emelkedett, miközben a fokozódó vízhiány hatására a szárazanyag tartalom csökkent. Az összetételt tekintve különösen a linalool és a metil-kavicol aránya változott, a stressz hatás fokozódásával emelkedett a mennyiségük. Hasonló eredményt kapott Khalid (2006) is *Ocimum* fajokkal végzett kísérletei során. Hazai körülmények között kiscellás kísérletben Zámoriné és munkatársai (2005) azt tapasztalták, hogy az öntözés az illóolaj tartalmat nem növelte. Annak ellenére, hogy a bazsalikomot különböző szerzők számos esetben „Hungarikum” fajként említik, a vízellátással, a szárazságstresszel, az öntözés hatásaival más kutatás azóta sem foglalkozott.

Annak alapján, hogy milyen kompenzáló illetve kivédő mechanizmusokkal reagálnak a csökkenő talaj vízkapacitásra, két fő csoportba sorolhatjuk a növényeket. Az egyik csoportba azok a fajok, biotípusok tartoznak, melyek befejezik az életciklusukat még az aszály bekövetkezése előtt. A másik csoportba a rezisztencia mechanizmusokat folytató növények tartoznak. Ezen belül is megkülönböztetjük az elkerülés stratégiáját választó fajokat melyek a vízhiány ellenére fenntartják a szövetek vízpotenciálját, ezek az izohidrikus növények. A rezisztencia másik lehetősége a szárazságtűrés (Levitt, 1980; Harb et al., 2010). Ebbe a szárazságot toleráló csoportba sorolja Proctor és Tuba (2002) a *Lamiaceae* családból a *Satureja*-t és a *Micromeria* nemzetségeket.

A szárazságtűrés hátterében sok esetben az áll, hogy a vízhiány génexpressziót indukál, melynek hatására különböző, a vízhiány kivédésében szerepet játszó fehérjék szintetizálódnak (Hughes et al., 1989). Ezeket öt fő csoportba lehet sorolni (Tari et al., 2003). Ide tartoznak az adaptációhoz nélkülözhetetlen molekulák (pl. prolin, glicin-betain) szintézisében szerepet játszó enzimek, a sejtmembrán integritásának megőrzésében résztvevő fehérjék, az oxidatív stressz kivédésében részt vevő enzimek (pl. SOD), molekuláris chaperonok, illetve az akklimatizáció szabályozásában részt vevő hormonok bioszintézisének enzimeit, jelátvitelben szereplő molekulák. Ezeknek a dolgozat témájához illeszkedő csoportját a további fejezetekben tárgyaljuk részletesebben.

3.3. Reaktív oxigénformák keletkezése, szerepe

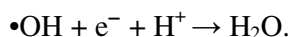
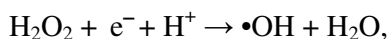
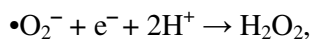
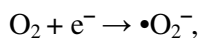
A légkörben található szabad oxigén nem aktív formában van jelen, azonban a különböző anyagcsere rendszerekkel kapcsolatba kerülve homolitikus folyamatok révén átalakulhat sokkal reaktívabb formákba. Ilyenek a szuperoxid, hidrogén-peroxid, hidroxil gyök és a szinglet oxigén. Ezek a formák képesek az élő szervezetben jelentős károkat okozni, ezért nevezik őket aktív oxigén formáknak (ROS-reactive oxygen species). Az aerob szervezetek a keletkezett ROS-t képesek eltávolítani az enzimatis és nem enzimatis antioxidáns rendszerük által, illetve kijavítani a kialakult sérüléseket. Kárt tehetnek a fehérjékben, aminosavakban és DNS molekulákban (Halliwell és Gutteridge, 1989; Mittler, 2002).

Számos környezeti stressz kiváltó oka lehet a szabad gyökök és káros oxidatív hatások kialakulásának. Ilyen hatások a légszennyezés, herbicidek, nehézfémek, tápanyaghiány, extrém hőmérsékletek. Az aktív oxigén képződése egy általános válaszmechanizmus részének tekinthető a növényben az extrém környezeti feltételekre.

Az oxidatív károsodás különböző folyamatok során jöhet létre. Exogén úton a növénybe bekerülő mérgező kemikáliák (pl.: légszennyező anyagok és herbicidek) közvetlenül az abszorpciót követően indukálják a ROS képződését. A másik lehetőség, hogy bizonyos fizikai környezeti hatások (pl.: hőmérséklet, sugárzás) befolyásolják a növényi metabolizmust és növelik az aktív oxigén formák endogén képződésének intenzitását (Smirnoff, 1993).

A növényi szervezetben leggyakrabban előforduló reaktív oxigén formák az alábbiak:

Szuperoxid anion gyök ($\bullet\text{O}_2^-$), hidrogén-peroxid (H_2O_2) és hidroxil gyök ($\bullet\text{OH}$) az oxigén egymást követő, többlépéses redukciójával keletkeznek (Smirnoff, 1993; Apel és Hirt, 2004).



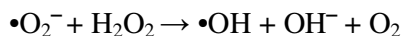
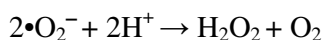
A szuperoxid anion az elektron transzport aktivitás során képződik egy elektron redukciójával. Az aerob katabolikus anyagcsere mitokondriális elektrontranszportláncának révén az oxigén négy elektron felhasználásával normál körülmények között vízzé redukálódik. Stressz következtében az energiaigényes folyamatok felgyorsulása és a transzportlánc elektron átbocsájító kapacitásának korlátozottsága eredményezi azt, hogy a teljes redukció nem megy végbe, és egyetlen elektron közreműködésével szuperoxid-anion keletkezik (Sutherland, 1991; Imlay, 2003).

A további redukciók megfelelő reakciópartner jelenlétében spontán módon is lejátszódnak. A szuperoxid anion gyök rövid élettidejű, mely a membránokon keresztüli diffúzióra nem képes.

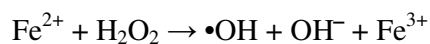
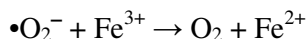
A kloroplasztiszban szintén képződhet szuperoxid anion a fotoszintetikus elektrontranszport során a PSI és PSII-ben, a peroxiszómákban és glioxiszómákban a NADH jelenlétében indukálódhat. A PSI közvetlenül adhat át elektronokat a molekuláris oxigénnek, generálva ezáltal a $\bullet\text{O}_2^-$, majd az ebből keletkező H_2O_2 képződését a kloroplasztiszban (Krieger-Liszkay, 2005).

A mitokondriumban autooxidációs reakció során az ubiquinon oxigén jelenlétében szuperoxiddá és hidrogén-peroxiddá alakul. Mennyiségük abban az esetben emelkedik meg, ha az elektrontranszport-lánc gátolt.

A szuperoxid anionból képződik a hidrogén-peroxid, majd ezt követő Haber-Weiss reakció során hidroxil-gyökké alakulnak.



A vas képes katalizálni ezt a folyamatot. Ez a Fenton-reakció:



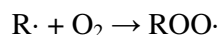
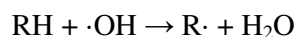
3.3.1. Membrán lipid peroxidáció

A fenti reakciók során keletkezett vagy exogén módon bejutott szabadgyökök gyakran károsítják a lipideket alkotó zsírsav molekulákat, mivel azok kettős kötésesei érzékenyek az oxidációra, így lipid peroxidációt (LPO) okoznak.

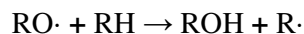
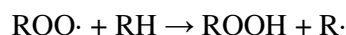
Ennek során hidroxil gyökök ($\bullet\text{OH}$) képződnek, melyek a membránban a telítetlen zsírsavak oldalláncait támadják meg. A lipidek peroxidációja viszonylag lassú folyamat, amely három lépésben történik:

Első lépés az iniciáció, melynek során a hidroxil gyök a lipidet lipidgyökké alakítja, hidrogén elvonása közben. Az így keletkezett lipidgyök molekuláris oxigénnel reagálva lipidperoxil gyökké alakul. A második lépés a propagáció, mely során láncreakció szerűen további szabadgyökök képződnek. Végül a termináció, melyben stabil vegyületek képződésével zárul a reakció (Catalá, 2006).

Iniciáció:

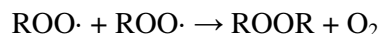
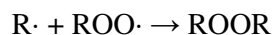


Propagáció:



A reakció során aktív peroxigyök ($\text{ROO}\bullet$) keletkezik, amely a szomszédos zsírsav oldalláncról hidrogént von el.

Termináció:



A többszörösen telítetlen zsírsavak peroxidációja során malondialdehid (MDA) képződik, mely az egyik legreaktívabb aldehid forma (Yamauchi et al, 2008). A sejtekben tovább diffundálva DNS és fehérje károsodást okozhat (Marnett, 1999).

Peroxidációra főleg a többszörösen telítetlen zsírsavak hajlamosak. A vas és a réz nagy mértékben meggyorsíthatja a lipidperoxidáció folyamatát (Halliwell és Gutteridge, 1984). Ez a folyamat károsítja a membránokat, amelyek így elveszítik fluiditásukat, csökken a membránpotenciáljuk, és megnő a permeabilitásuk. Károsodhatnak fehérjék, így az enzimek aktivitása csökkenhet, vagy sérülhet, valamint az intermedier szabadgyökök további károkat okozhatnak a növényi szervezetben (Bhattacharjee, 2005; Gill és Tuteja, 2010; Hracskó, 2009).

Phellodendron amurese magoncban különböző mértékű szárazság (enyhe és erős szárazság, valamint 100%-os víztelítettség okozta stressz) hatására azt tapasztalták, hogy az MDA koncentráció 40 nap elteltével szignifikánsan megemelkedett a kontrollhoz képest mindhárom kezelés során. Az adaptációra, de akár az irreverzibilis károsodásra is utalhat, hogy 80 nap után viszont már nem tudtak szignifikáns különbséget kimutatni (Li et al., 2005).

Modellfajaink esetében a ROS és MDA képződésről nincsenek kísérleti adatok.

3.4. Az antioxidáns rendszer szerepe

A reaktív oxigénformák által okozott oxidatív károsodással szembeni védelmet a növény számára az antioxidáns rendszer jelenti, melynek enzimatis és kismolekulájú, nem enzimatis elemei különíthetők el.

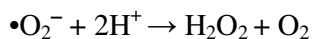
3.4.1. Enzimatis antioxidáns rendszer

Az enzimatis antioxidáns rendszer tagjai többek között a szuperoxid-dizmutáz, aszkorbátperoxidáz, dehidroaszkorbát-reduktáz, glutation S-transzferáz, glutationreduktáz, kataláz, peroxidáz (Noctor és Foyer, 1998).

3.4.1.1. Szuperoxid-dizmutáz (SOD) enzimcslád

Szuperoxid-dizmutáz:

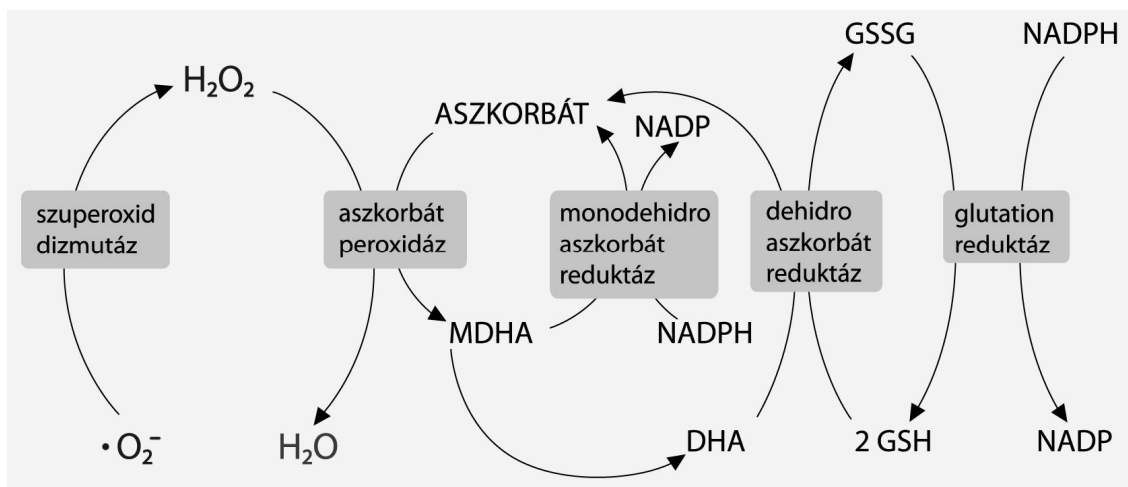
Fém tartalmú enzim, amely befolyásolja a $\bullet\text{O}_2^-$ és a H_2O_2 mennyiségét. A szuperoxid dizmutációját katalizálja, mely során hidrogén-peroxid és oxigén keletkezik (5. ábra).



Az eukarióta szervezetekben három izoformáját azonosították (Fridovich, 1974). A CuZn-SOD egy homodimer fehérje. Prosztetikus csoportjaik az aktív centrumban hisztidinen keresztül kapcsolódnak. A két egyforma alegységet diszulfid hidak tartják össze. Szolubilis enzimek, melyek megtalálhatóak a citoplazmában, kloroplasztiszbán, sejtmagban és a lizoszómákban. Érzékeny a cianidra és a hidrogén-peroxidra, így a többi izoformától való elkülönítése könnyebb. Mn-SOD homotetramer, mely minden alegységében tartalmaz egy Mn^{2+} iont. A prosztetikus csoportok hisztidinen keresztül kapcsolódnak, az alegységeket pedig diszulfid hidak tartják össze. Ez az izoforma a mitokondriumban fordul elő. A harmadik típus a Fe-SOD izoforma, amely homodimer, illetve homotetramer szerkezetű fehérje, és a kloroplasztiszbán lokalizálódik (Scandalios, 1997).

A reaktív oxigén formák eliminálásában a különböző SOD izoformák eltérő módon és mértékben vesznek részt (Fridovich, 1995). Magas NaCl (2%) koncentrációnak kitett édesgyökér növény fiatal hajtásaiban a Mn-SOD aktivitás megemelkedett, a CuZn-SOD aktivitás csökkent, a Fe-SOD aktivitás pedig nem változott a stressz kezelés hatására (Pan et al., 2006). *Lotus corniculatus* leveleit vizsgálva, megfigyelték, hogy már 4 órával a szárazság után megemelkedett a CuZn-SOD aktivitás (Borsani et al., 2001).

A fentebb leírt reakciók során keletkezett H_2O_2 -ot a peroxidázok (pl.: aszkorbát-peroxidáz, glutation-peroxidáz, gvajakol-peroxidáz) és a kataláz alakítják tovább vízzé és oxigénné.



5. ábra Az aszkorbát redox ciklusa a kloroplasztiszbán: Halliwell-Asada ciklus (aszorbát-glutation ciklus) (Latowski et al., 2010 nyomán)
DHA: dehidroaszorbát; GR: glutation reduktáz; GSH: redukált glutation; GSSG: oxidált glutation; H_2O_2 : hidrogénperoxid; MDHA: monodehidro-aszkorbát; NADP: nikotinamid-adenin-dinukleotid foszfát; NADPH: nikotinamid-adenin-dinukleotid foszfát hidrogén; $\bullet O_2^-$: szuperoxid aniongyök.

Vízhiánynak kitett lencse esetében vizsgálták, hogy 10, 20 és 30 nap elteltével milyen mértékben változik az SOD aktivitás. A legintenzívebb enzim aktivitást 30 nap elteltével mérték (Moghadam et al., 2013).

Megfigyelték, hogy alacsony intenzitású stresszor alkalmazásával ki lehet váltani egy erősebb stresszel szembeni ellenállást. Ezt a folyamatot edzésnek nevezik.

Exogén H₂O₂ alkalmazása kis koncentrációban például képes megnövelni az alacsony, illetve magas hőmérséklettel szembeni stressztoleranciát. SOD-túltermelő transzgenikus növényekben. Van Breusegem és mtsai (1999) azt tapasztalták, hogy az ilyen *Arabidopsis thaliana* növények jóval ellenállóbbak a különböző stressz helyzeteknek.

3.4.2. Nem enzimatis antioxiidáns rendszer

Általában alacsony molekulatömegű vegyületek, melyek az enzimatis antioxiidáns rendszer működését egészítik ki. Az egyik legismertebb nem enzimatis, vízoldékony antioxiidáns az aszkorbinsav (C-vitamin), emellett a redukált glutation (GSH), flavonoidok, karotinoidok, valamint az α -tokoferol (E-vitamin) a leggyakrabban előforduló vegyület a nem enzimatis antioxiidáns védelemben (Kamińska-Rozek és Pukacki, 2004; Foyer és Noctor, 2000; Sharma et al., 2012).

Az aszkorbinsav több növényi sejtalkotóban megtalálható, a kloroplasztisban, citoplazmában vakuólumban és az apoplasztban egyaránt előfordul. Az oxidatív stressz során képződő szabad gyökök eliminálásában van nagy jelentősége. Folyamatos regenerációját az aszkorbinsav-glutation ciklus biztosítja (2. ábra).

A redukált glutation egy tripeptid (γ -Glu-Cys-Gly), amely reagál a szinglet oxigénnel, szuperoxiddal és hidroxil gyökkel. Redukálja a dehidroaszkorbinsavat (DHA), melynek eredményeként oxidált glutation (GSSG) keletkezik. Ennek visszaredukálását a glutation-reduktáz (GR) végzi a funkcionálisan kapcsolódó aszkorbinsav ciklus elemeivel együtt. Így a glutation a ciklus tagjaként közvetve részt vesz a keletkezett ROS és a H₂O₂ eltávolításában, ezáltal koncentrációjuk szabályozásában (Noctor et al., 1998). Oxidatív stressz esetében gyakran megfigyelhető a GSH/GSSG arány módosulása, ami meghatározza a sejt redox állapotát.

3.5. Ozmolitok szerepe, előfordulása

Az ozmolitok általánosságban a citoszolban található, töltéssel rendelkező, alacsony molekulatömegű komponensek. A kompatibilis ozmolitok a sejt membrán védelmében, a turgor fenntartásában, és makromolekulák konformációjának megtartásában és közvetve a reaktív oxigén formák semlegesítésében fontos szerepet játszanak (Yancey et al., 1982; Takagi, 2008; Chaves et al., 2003).

Az ozmolitok felhalmozódása segíti az ozmotikus egyensúly fenntartását, azáltal, hogy csökkenti a belső ozmotikus potenciált, így támogatja a stressz tolerancia kialakulását.

Az ozmotikus stressz K^+ ion felvételt vált ki, Na^+ ion a vakuólumokba áramlik illetve kompatibilis ozmolitok szintetizálódnak. Ilyen ozmolitok például bizonyos aminosavak (prolin), quaterner szerkezetű aminok (glicin-betain), poliolo (glicerol, mannitol, szorbitol és pinitol) és oldható cukrok (Yoshida et al., 1997; Valliyodan és Nguyen, 2006).

A kompatibilis ozmolitok hidofil molekulák, ezáltal a fehérjék, fehérje komplexek és a membránok felszínén képesek helyettesíteni a vízmolekulát, így ozmoprotektív szerepük révén elősegítik a makromolekulák natív térszerkezetének fennmaradását.

3.5.1. Szénhidrátok szerepe az ozmotikus stressz kivédésében

Az ozmotikus stressz következtében kialakuló káros hatások kivédését az ozmotikus homeosztázis helyreállítása jelenti. Megemelkedik a szerves ozmolitok koncentrációja, valamint az említett, ún. kompatibilis ozmolitok szintézise is, így az alacsony molekulatömegű szénhidrátok, mint például a szacharóz, glükóz, fruktóz szintézise.

Az oldható cukor komponensek fontos szerepet játszanak a sejt szerkezetében és a növényi anyagcserében. Hatással vannak a NADPH képződéssel járó anyagcsere utakra, így a pentóz-foszfát útra, mely hozzájárul a ROS eliminálásához a NADPH képződése által (Couée et al., 2006). Ezáltal az oldható szénhidrátok döntő szerepet játszanak a prooxidáns és antioxidáns egyensúly fenntartásában.

Salvia officinalis növényvel végzett kísérletek során azt tapasztalták, hogy a talaj növekvő sótartalma következtében fellépő ozmotikus stressz indukálta az össz-szénhidrát tartalom fokozatos emelkedését a növényben (Hendawy és Khalid, 2005).

Helianthus annuus hibridekben jelentős vízhiány hatására ugyancsak nőtt az oldható cukor tartalom (Oraki et al., 2012).

Más stresszhatások, így a hideg, illetve a fagy szintén nagymértékben befolyásolják a szénhidrátok mennyiségi változását. *Distichlis spicata* fagy tolerancia vizsgálatánál megállapították, hogy a különböző időpontokban, hónapokban, különböző cukormolekulák szintetizálódtak nagyobb mennyiségben. Fruktóz és glükóz legmagasabb koncentrációban a téli időszak közepén képződött, azaz a legalacsonyabb hőmérsékleti intervallumban (Shahba et al., 2003). Hasonló megfigyeléseket tettek Jászberényi és munkatársai (2012) *Papaver somniferum* növények különböző genotípusainak fagyűrését vizsgálva. A fagykezelés után már két héttel megemelkedett az oldható cukortartalom (elsősorban glükóz, fruktóz) a mák leveleiben.

Modellfajaink esetében szélsőségesen alacsony és magas vízkapacitás mellett nevelt bazsalikom növényekben vizsgálták az ozmolit koncentráció változását, és Khalid (2006) közlése szerint az össz-szénhidrát tartalom mintegy 86%-kal emelkedett. A szárazságtűrőbbnek ismert *Satureja hortensis* esetében Yazdanpanah és munkatársai (2011) ugyan közölnek adatokat, de a vizsgálatok pontos eredménye a cikk alapján nem értelmezhető.

Az elérhető irodalmi források alapján eszerint sem a bazsalikom, sem a borsfű növényben nem vizsgálták az oldható cukorkomponensek változását a különböző mértékű vízmegvonás tükrében.

3.5.2. A prolin előfordulása, szerepe a stresszfolyamatokban

Növényekben só, szárazság, magas illetve alacsony hőmérséklet, nehézfémek, patogén fertőzés, anaerob körülmények, tápanyaghiány, légköri szennyeződés valamint UV sugárzás hatására akkumulálódhat (Hare és Cress, 1997) elsősorban a citoszolban (Ketchum et al, 1991).

E reakcióút során a glutaminsav foszforilálódik és glutamil-szemialdehiddé (GSA) redukálódik. A reakciót a Δ^1 -pirrolin-5-karboxilát-szintetáz (P5CS) katalizálja. A GSA spontán módon Δ^1 -pirrolin-5-karboxiláttá alakul, melyet a Δ^1 -pirrolin-5-karboxilát-reduktáz (P5CR) alakít prolinná (Delauney és Verma, 1993).

Ornitinből is szintetizálhatnak a növények prolint, ami kétféle reakcióúton valósulhat meg. Az ornitin α -aminocsoportjának transzaminálódásával α -keto- δ -aminovajsav keletkezik, amely ciklizálódik Δ^1 -pirrolin-2-karboxiláttá (P2C), majd prolinná redukálódik. A másik

reakcióút során a δ -aminocsoport transzaminálódása után GSA keletkezik, amely P5C-n keresztül prolinná alakul.

Ozmotikus stressz esetén a glutamát bioszintézis út az elsődleges (Verbruggen és Hermans, 2008).

A szabad prolin szintjét annak lebontása is nagymértékben befolyásolja. A prolin oxidációja az oxidatív stressz során gátolt, a növények rehidratációját követően viszont végbemegy (Peng et al., 1996). Így a stressz következtében fellépő prolin felhalmozódás a bioszintézis aktiválódásából, valamint a lebontás inaktiválódásából továbbá a bonyolult transzportmechanizmusokból származik.

A prolin fontos szerepet játszik a hiperozmotikus stressz esetén mint ozmoregulátor. Feltételezik, hogy képződése egyfajta adaptációs válasz a káros környezeti feltételekre (Delauney és Verma, 1993). Mintegy 60 éve Kemble és MacPherson (1954) figyelték meg először károsodott *Lolium perenne* szövetekben.

A prolin egyfajta molekuláris chaperonként működik, mely stabilizálja a membránok, fehérjék szerkezetét, ellensúlyozza a sejt redox állapotát (Maggio et al. 2002; Santoro, et al., 1992). Különböző árpa genotípusokban például Bandurska (2000) polietilén-glikol (PEG) által indukált szárazság membránsérülésre gyakorolt hatását vizsgálta. A kísérletekben megfigyelték, hogy azok a genotípusok, melyek nagyobb prolin akkumulációs képességgel rendelkeznek, enyhébb membránkárosodást szenvedtek el.

Magasabbrendű növényekben külsőleg prolinkezelést alkalmazva, Handa és munkatársai (1986) ozmoprotektív hatást értek el. Hideg-, és fagystressznek kitett kukorica esetében krioprotektív tulajdonságát is kimutatták (Duncan, 1987; Songstad, 1990). Dorffling és munkatársai (1993) hidroxiprolin rezisztens téli búza *in vitro* vizsgálata során megállapították, hogy a nagyobb mértékű prolin akkumuláció következtében a fagynak jóval ellenállóbbak a rezisztens vonal egyedek, mint a vad típusú egyedek.

Kiugró nagyságú prolin akkumulációt mutató dohány növényeknél megfigyelték, hogy a magas talaj sótartalommal szemben erősebb rezisztenciával rendelkeznek, mint a kontroll növények (Kavi Kishor et al. 2005).

Phellodendron amurese magoncokban 40 nap elteltével enyhe és erős szárazság hatására szignifikánsan emelkedett a prolin akkumuláció, majd 80 nap után csökkenést detektáltak (Li et al., 2005).

Yazdanpanah és munkatársai (2011) a nálunk is modellfajként használt *Satureja hortensis* esetében különböző vízkapacitás kezelést alkalmazva, azt tapasztalták, hogy a szárazság stressz a védekező mechanizmusokat aktiválja. Szárazság hatására megnövekedett a prolin szint és a lipidperoxidáció mértéke, bár ennek pontos értéke a közleményből nem derül ki.

Ocimum basilicum vizsgálata során a két szélsőséges vízkapacitás (50% és 125%) az első évben 61 és 83%-os, a második évben 57 és 77%-os prolin felhalmozódást indukált a 100% vízkapacitásban részesült növényekhez képest (Khalid, 2006).

Szárazságstressznek kitett bazsalikom esetében megfigyelték, hogy exogén szalicilsavas kezelés hatására szignifikáns mértékben erősödött a növények növekedése, a fotoszintetikus pigmentek mennyisége, a relatív víztartalom és a prolin akkumuláció (Kordi et al., 2013). A prolin szint 27%-kal emelkedett meg a legnagyobb (1,5 mM) koncentrációban alkalmazott szalicilsavas kezelés esetén a kontrollhoz képest.

Catharanthus roseus növényben a vízhiány szintén szignifikánsan megemelkedett prolinszintet eredményezett (Abdul Jaleel et al., 2007).

Eltérő növényi szervekben szárazság hatására különböző mértékben akkumulálódhat a prolin, *Arabidopsis thaliana* esetében legmagasabb tartalmat a virágban mérték (Verbruggen és Hermans, 2008).

4. CÉLKITŰZÉSEK

A szakirodalmi hivatkozásokra támaszkodva és a gyakorlat elvárásainak tükrében állítottuk be saját kísérleteinket. A munka célja az volt, hogy a hazai viszonyok között is egyre gyakoribbá váló szélsőséges időjárás, ezen belül alapvetően a száraz periódusok gyógynövény kultúrákban való – jelenleg kevésbé ismert – hatását modellezzük. A vízellátás különböző mértékének hatását néhány, az irodalom alapján a stresszreakciókban szerepet játszó élettani paraméterrel kívántuk első lépésben jellemezni. Modellfajként két gyakran termesztett, de tudományosan ilyen szempontból kevésbé vizsgált fűszernövényt, a kerti bazsalikomot (*Ocimum basilicum* L.) és az egyéves borsfűvet (*Satureja hortensis* L.) vizsgáltuk, hogyan reagálnak az eltérő vízellátottságra. E két faj a gyakorlatban eltérő vízigényűként ismert és – eltérő származásából eredően – feltételezhetően különböző reakcióválaszt mutat a vízellátás változásaira.

A vizsgálatokban választ kerestünk arra, hogy a feltételezett vízhiány hogyan hat

- a *membránlipid-peroxidációs folyamatokra*, amit a peroxidáció során keletkező malondialdehid (MDA) mennyiségi változásával jellemeztünk;
- az *antioxidáns enzimrendszerre*, különösen a szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitás változására
- az ozmotikus stresszreakciók nyomán beinduló *védekezési folyamatokra*, amit az általában felhalmozódó ozmoprotektáns markermolekulák koncentrációjával és annak változásaival jellemeztünk a fenti, eddig ilyen szempontból nem vizsgált fűszernövényfajokban. Ezen belül tanulmányozni kívántuk elsősorban az oldható cukortartalom, továbbá annak egyes komponensei illetve a fentiekhez kapcsolódóan az ozmoprotektánsként, de egyben regulátor molekulaként is ismert prolin előfordulását, felhalmozódási dinamikáját.

Meg akartuk állapítani, hogy a stressz elleni védekezési mechanizmusokkal kapcsolatos fenti reakciók és az azokat jellemző biokémiai markerek milyen összefüggésben állnak

- a növények *egyedfejlődési dinamikájával*, mennyiben köthetők meghatározott fenológiai fázisokhoz;
- illetve a modell gyógy- és fűszernövények *jellemző hatóanyagával* az illóolaj felhalmozódásával, hiszen ez a drogminőség és a felhasználhatóság szempontjából alapvető jelentőségű.

Végezetül össze kívántuk hasonlítani a felmért tulajdonságok és válaszreakciók irányát, mértékét és jellegzetességeit a két, eltérő származású gyógynövényfaj esetében, hogy az esetleges fajspecifikus sajátosságokat is megállapíthassuk.

Fontos szempontként merült fel ezen kívül, hogy vizsgálataink elsősorban elméleti jelentősége mellett a gyakorlat számára, a száraz időszakokban biztosított vízutánpótlás várható hatásaira is iránymutatást adhassunk.

5. ANYAG ÉS MÓDSZER

5.1. Növénynevelési körülmények, kezelések beállítása, optimalizálása

Kísérleteinket 2008 -2010-ben a Budapesti Corvinus Egyetem Gyógy- és Aromanövények Tanszékén és Soroksáron, az egyetem Kísérleti Üzem és Tangazdaságának tanszéki területén végeztük, amely földrajzilag a Pesti síkságon helyezkedik el.

5.1.1. Fitotronban folytatott kísérletek

5.1.1.1. Növénynevelési körülmények

2008-tól 2010-ig évente Conviron E-15 típusú klímakamrában neveltünk növényeket. Kísérleti kezelésként 3 talaj vízkapacitással dolgoztunk: bő vízellátás esetén 70%-os talaj vízkapacitást (TVK) (továbbiakban: „K”) állítottunk be, míg enyhe szárazság előidézésére 50% (továbbiakban: „S1”), erős szárazság stimulálására pedig 30%-ot (továbbiakban: „S2”) (6. ábra és 7. ábra). Kezelésként 13 cserép ismétlést alkalmaztunk. A közeg vízkapacitását gravimetriás módszerrel határoztuk meg, majd a kísérlet folyamán tömegméréssel ellenőriztük illetve állítottuk be rendszeresen (kétnaponta) az előre meghatározott vízkapacitást.

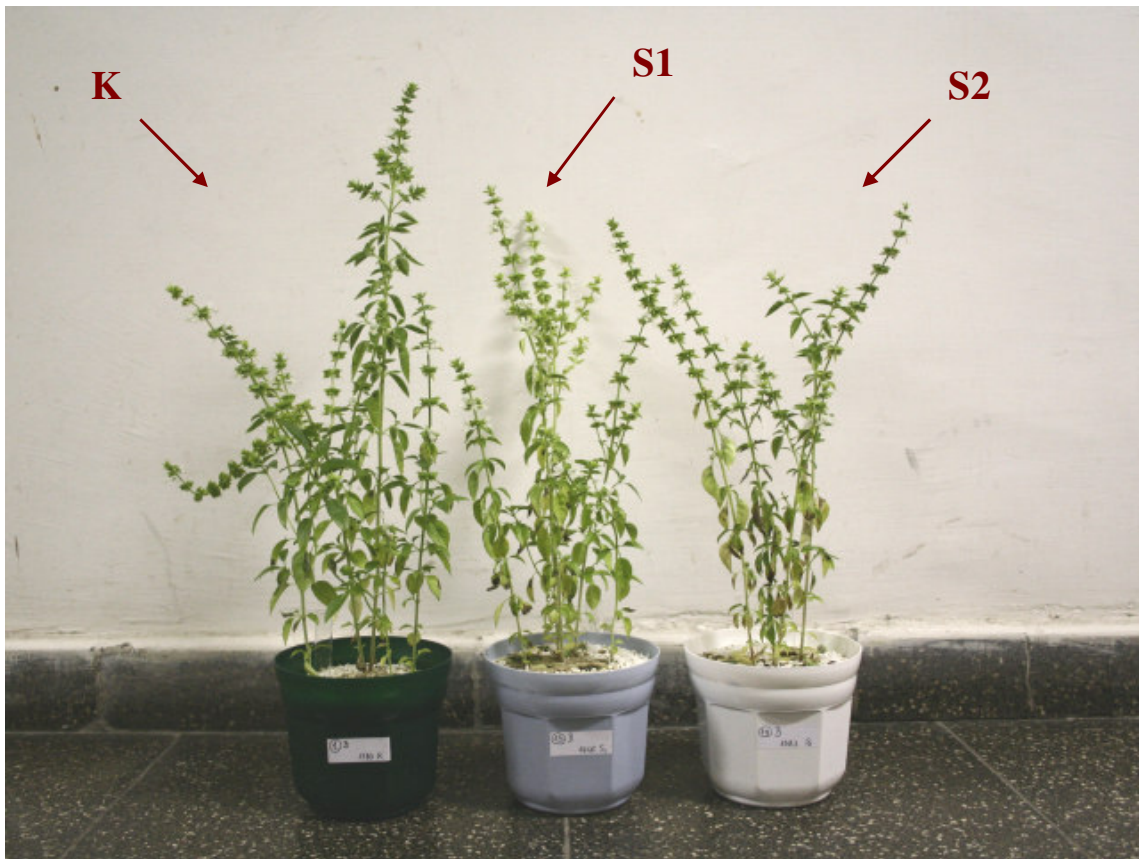
A klímakamrákban 14 órás megvilágítási periódust alkalmaztunk, állandó, 25 °C-os nappali és 17°C-os éjszakai hőmérsékletet állítottunk be, amivel a hazai nyári körülményeket szimuláltuk előkísérletekre támaszkodva. A légtér relatív páratartalma ennek megfelelően 65%-volt.

2008-ban ültető közegként homok és perlit 1:1 térfogat arányú keverékét használtunk. 1600 cm³-es kifolyás nélküli cserepek aljába mosott folyami kavicsot helyeztünk el, drain réteggént. A cserepeket a homok és perlit keverékével feltöltöttük, a víz utánpótlása a cserépbe helyezett kilyukasztott kémcső segítségével történt, ami a vizet a kavicsokhoz vezette. Tápanyag utánpótlásként 40 ml Hoagland oldatot alkalmaztunk cserepenként hetente egyszer.

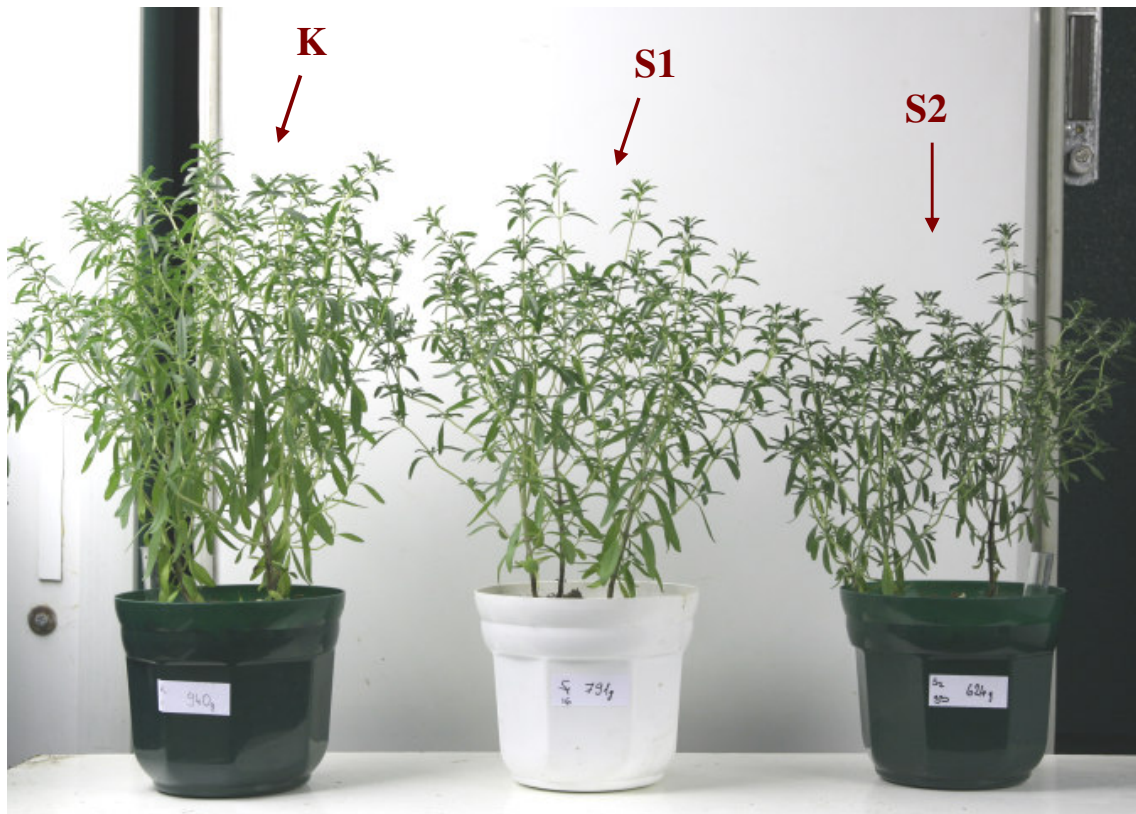
2008-ban az *Ocimum basilicum* L. 'Keskenylevelű' fajtájával és a *Satureja hortensis* 'Budakalászi' fajtájával dolgoztunk. Mindkét modellnövény esetében 4-4 egyedet ültettünk cserepenként.

Az első év (2008) tapasztalatait felhasználva a következő két évben kisebb módosításokat hajtottunk végre a növénynevelési paraméterek tekintetében, optimalizálva azokat. 2009-

ben és 2010-ben egy, a gyakorlati termesztés során alkalmazott keveréket alkalmaztunk a homok-perlit keverék helyett, mivel abban a növények hiánytüneteket mutattak. Rekyva Remix 2D tőzeg, fekete tőzeg és perlit 7:2:1 arányban lett keverve. A hőmérséklet és a páratartalom értékeit nem változtattuk. A 'Keskenylevelű' fajtát nagyfokú heterogenitása miatt a gyakran termesztett 'Genovese' fajtával helyettesítettük. A borsfű és a bazsalikom esetében is 3-3 növényt ültettünk be cserepenként. A növények tápanyag utánpótlását 100 ml/cserép 0,4%-os Wuxal Super trágya heti kijuttatásával biztosítottuk.



6. ábra Fitotronban nevelt *Ocimum basilicum* növények 2008-ban. (K: kontroll, 70%-os TVK, S1: 50%-os TVK, S2: 30%-os TVK). (Fotó: Radácsi, 2008)



7. ábra Fitotronban nevelt *Satureja hortensis* növények 2010-ben. (K: kontroll, 70%-os TVK, S1: 50%-os TVK, S2: 30%-os TVK). (Fotó: Radácsi, 2010)

5.1.2. Szabadföldi kísérletek

A klímakamrás kísérletek mellett mindkét évben szabadföldi kísérleteket is beállítottunk, hogy *in vitro* adataink a gyakorlati körülmények között is megerősítést nyerjenek.

Szabadföldi kiscellás kísérletek során *O. basilicum* 'Keskenylevelű', valamint *Satureja hortensis* 'Budakalászi' fajtáját alkalmaztuk.

5.1.2.1. A kísérleti terület talajviszonyai

A Kísérleti Üzem és Tangazdaság területének talaja humuszos homok, melynek humusztartalma általában meghaladja az 1%-ot és a humuszréteg vastagsága legfeljebb 40 cm vastag. Könnyen melegedő, kedvezőtlen vízgazdálkodású és nagy vízáteresztő képességgel rendelkezik, melynek csekély a vízmegtartó képessége.

Talajmintát 2009-ben vettünk arról a területről, ahova a növények kiültetésre kerültek. A talajvizsgálati analízist az Élelmiszerkémiai és Táplálkozástudományi Tanszéken végeztettük (1. táblázat).

1. táblázat A Kísérleti Üzem és Tangazdaság (Soroksár) talajvizsgálatai analízisének eredménye.

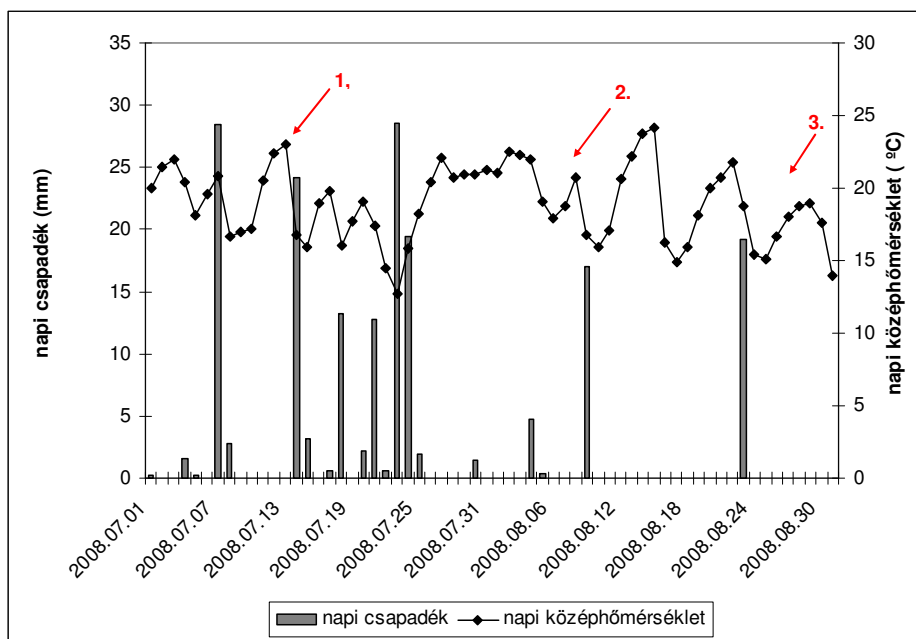
Mért paraméterek	Szabadföld	Fitotron (2009)
pH_{H2O}	6,49	6,33
Só %	0,039	0,28
Humusz %	1,17	-
Izzítási veszteség %	-	72,6
K_A	<30	*
NO₃-N mg/kg	1,24	283
P₂O₅ mg/kg	291	1060
K₂O mg/kg	36,7	876
Ca %	0,489	1,33
Mg mg/kg	53,0	681
Fe mg/kg	109	339
Mn mg/kg	37,8	49,2
Zn mg/kg	1,73	1,48
Cu mg/kg	3,47	7,25
CaCO₃ %	<1	<1

*Valódi szerkezettel nem rendelkezik

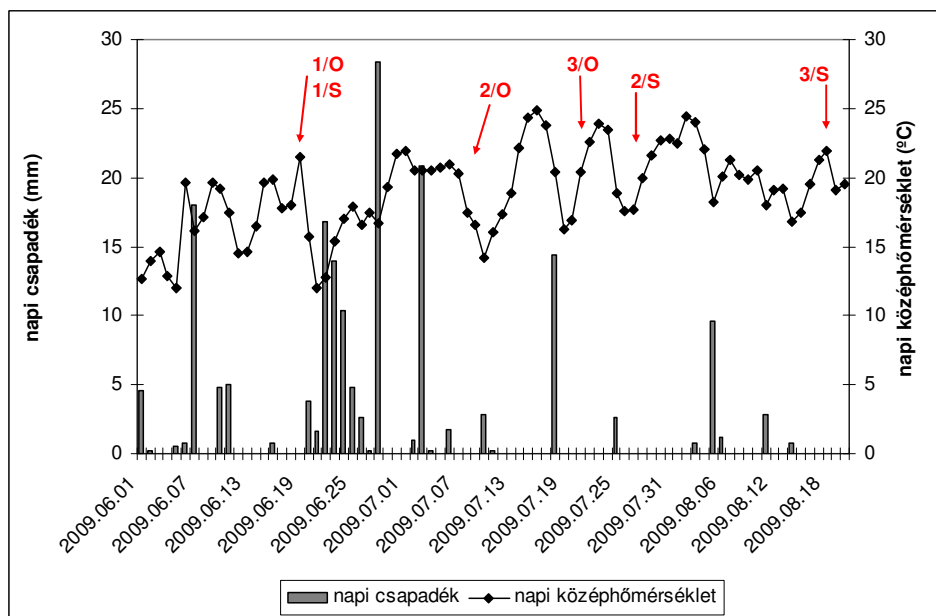
5.1.2.2. A kísérleti terület éghajlati és időjárás adatai

A vegetációs periódus napi időjárás értékeinek pontos ismerete érdekében a Rovartani Tanszék soroksári telepén elhelyezett mérőállomás adatait használtuk fel.

A két év csapadék összmenyisége hasonlóan alakult, azonban az eloszlása eltért (8. ábra és 9. ábra). Az első évben ritkábban esett az eső. Azonban közel 30 mm csapadék is hullott egy-egy nap, ekkor a napi középhőmérséklet jelentősen lecsökkent. A második évben az összes csapadék mennyiség jobban eloszlott.



8. ábra Soroksár napi csapadék és napi középhőmérsékleti adatai 2008-ban
A piros nyilak a mintavételezési időpontokat jelölik



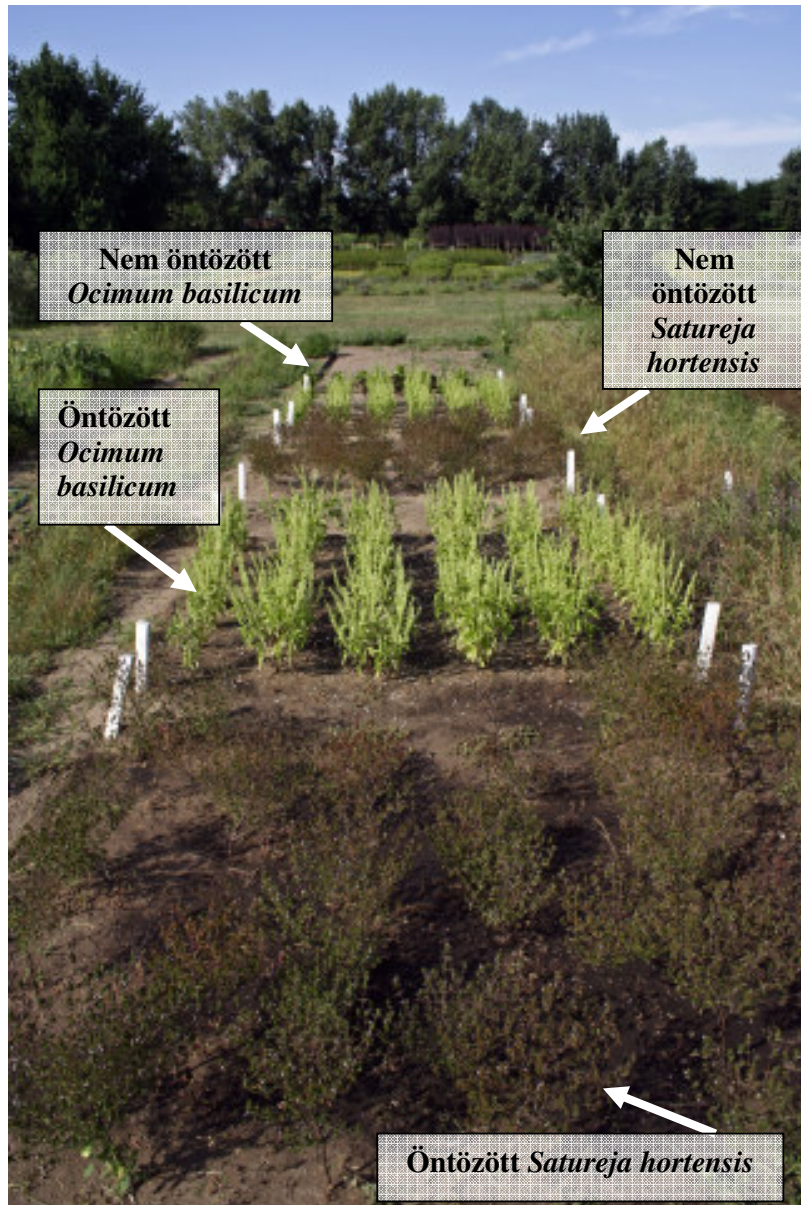
9. ábra Soroksár napi csapadék és napi középhőmérsékleti adatai 2009-ben. A piros nyilak a mintavételezési időpontokat jelölik. (O: *Ocimum basilicum*, S: *Satureja hortensis*).

5.1.2.3. Kísérleti körülmények

A növényeket mindkét évben palántaneveléssel szaporítottuk. 2008-ban február végén vetettük el a magtétéleket szaporítóládába üvegházban. A kiültetésre május 21-én került sor. A következő évben csak a borsfű magjait vetettük február végén az előző évvel megegyező körülmények közé, bazsalikom palántákat az Enkraft Bt.-től vásároltunk. A palánta kiültetés május 22-én történt.

A szabadföldi parcellákon a palántákat mindkét évben 4-6 lombleveles állapotban 50×30 cm-es térállásba ültettük ki a Budapesti Corvinus Egyetem Soroksári Kísérleti Üzemében. Öntözött és öntözetlen (kontroll) kezelés került beállításra, 2 ismétlésben (10. ábra). Az öntözött parcellákra hetente két alkalommal, 20 mm vízmennyiséget juttatunk ki a természetes csapadék kiegészítéseként kerti öntözőtömlő segítségével, melynek végén mérőóra volt elhelyezve. A kontroll parcellák csak természetes csapadékot kaptak.

A gyomirtást és talajlazítást a termesztési kisüzemi gyakorlathoz hasonlóan mechanikai úton, kézi kapálással végeztük a vegetációs idő folyamán háromszor.



10. ábra Szabadföldi körülmények között (Soroksári Kísérleti Üzem területén), eltérő vízellátás mellett nevelt *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum*. (Fotó: Radácsi, 2008)

5.2. Mintavételezési körülmények

Mind a klímakamrás, mind a szabadföldi kísérletek során három időpontban történt a mintavételezés a növények leveleiből. Minden esetben a parcellákról átlagmintákat szedtünk, 3-5 ismétlésben. 2008-ban a cukorkomponensek analízise előkísérletként, ismétlés nélkül folyt.

Virágzás előtt (a stressz kezelés elkezdése után két héttel), teljes virágzás idején (a virágok kétharmad része már kinyílt, az egyharmad része még bimbós stádiumban volt), valamint virágzás után (ebben a stádiumban a virágok már teljesen elnyíltak, termésfejlődés már megfigyelhető volt).

5.3. Laboranalitikai módszerek

5.3.1. Relatív víztartalom (RWC) meghatározása

A relatív víztartalom meghatározását Schonfeld és munkatársai (1988) módosított módszere alapján határoztuk meg a következők szerint:

A teljes virágzás idején, frissen leszedett levelek friss tömegét (FT) megmértük analitikai mérlegen. Ezután a 3 párhuzamos mintát 24 órára desztillált vízbe helyeztünk és meghatároztuk a víztelített tömegét (turgescens tömeg, TT). Majd a mintát 65 °C-on tömegállandóságig szárítottuk és meghatároztuk a száraz tömegét (SZT). Az RWC értékét a következő képlettel számítottuk ki

$$\text{Relatív víztartalom (\%)} = \frac{\text{friss tömeg (FT)} - \text{száraz tömeg (SZT)}}{\text{turgescens tömeg (TT)} - \text{száraz tömeg (SZT)}} * 100$$

5.3.2. Malondialdehid (MDA) mennyiségi meghatározása

A 0,15 g friss levél mintát folyékony nitrogénben fagyasztottuk, majd kvarchomok jelenlétében dörzsmozsárban 450 µl 0,1 %-os triklórecetsav (TCA) hozzáadása mellett homogenizáltuk. A mintákat jégben tartottuk a 10.000 g-n, 4 °C-on 10 percig végzett centrifugálásig. A felülúszó 250 µl-éhez 1,0 ml MDA reagenst (0,5 % tiobarbitursav tartalmú 20%-os triklórecetsav) adtunk (Dhindsa et al., 1981).

A reagensben feleslegben lévő tiobarbitursav a kivonatokban jelenlevő MDA-val reagál, és sárgás elszíneződést okoz. A reakcióelegyet 100 °C-on 30 percig inkubáltuk. A reakció lezajlását követően az oldatokat lehűtöttük, a mérést 532 nm-en végeztük. A malondialdehid tartalmakat 155 mM⁻¹cm⁻¹ millimoláris extinkciós koefficiens felhasználásával számítottuk (Heath és Parker, 1968).

5.3.3. Szuperoxid-dizmutáz (SOD)(EC 1.15.1.1) aktivitás mérése, össz-fehérje tartalom meghatározása

A 0,15g friss levél szövetet folyékony nitrogénben fagyasztottuk, majd 450 µl extrakciós pufferben homogenizáltuk, amely tartalmazott 1 mM pH 8,0 EDTA-t, 25 mM pH 7,0 Sörensen puffert, valamint 20g/l polivinil pirrolidon 25-t (PVP). Majd 15 percen keresztül 10.000 g-vel 4 °C-on centrifugáltuk. Az enzimkivonatok fehérjetartalmának ismerete elengedhetetlen ahhoz, hogy a különböző hatásoknak kitett mintából származó preparátumok aktivitását össze tudjuk hasonlítani. A fehérje tartalmat 280 nm-en mértük Bradford módszere alapján (1976).

A mérés során 3 ml reakcióelegyhez 20 µl enzim kivonatot adtunk. A reakcióelegy 63 µM nitrotetrazóliumkéket (NBT), 1,3 µM riboflavint, 13 mM metionint, 0,1 mM EDTA-t és 50 mM pH 7,8 foszfát puffert tartalmazott (Fu és Huang, 2001).

A reakcióelegyeket 560 nm-en mértük spektrofotométer segítségével, majd 10 percre 78 µmol foton s⁻¹ m⁻² fénysugárzásnak tettük ki és ezt követően a keletkezett formazán extinkcióját 560 nm-en mértük. A SOD aktivitást az NBT riboflavin jelenlétében történő fotokémiai redukciójának gátlása alapján határoztuk meg. Egy enzimegység azt az enzimmennyiséget jelenti, amely az NBT redukciójának 50%-os gátlását okozza fény jelenlétében. Az enzimaktivitást unit mg⁻¹ egységben adtuk meg.

5.3.4. Cukorkomponensek analízise

2008

A mintavétel után a mintákhoz grammonként 5 ml desztillált vizet adtunk, majd homogenizáltuk és egy napig 4°C-on tároltuk, majd minta előkészítésig fagyasztóba helyeztük. Ezután a mintákat megtisztítottuk a szerves savaktól és sóktól Sep-Pak Alumina Type A (Waters) filterrel. Centrifugáltuk (10000g-n, 5 percig), majd szűrtük (0,45 µm, MILLEX_HN Syringe Driven Filter Unit). A cukor komponenseket HPLC-n (High Pressure Liquid Chromatography, nagy teljesítményű folyadékkromatográfia) választottuk szét: (Waters, USA), 2414 detector, 1525 dupla pumpa, EMPOWERTM2 software, Waters Suger-Pak I kolonna (300mm x 6,5mm ID), eluens 50 mg kalcium-EDTA vízben oldva (Calcium disodium ethylene diamine tetraacetate). Az injektált mennyiség 20 µl volt. Áramlási sebesség 0,5 ml/min, a nyomás a 90 °C-os oszlopban 450±20 psi volt. A detektálási hőmérséklet 40 °C.

2009

A mintavétel után a mintákhoz grammonként 5 ml desztillált vizet adtunk, majd homogenizáltuk és egy napig 4°C-on tároltuk, majd minta előkészítésig fagyasztóba helyeztük. A minták felolvasztása után szűrés következett (Millipore HV), majd centrifugálás történt 5 percig 15000 rpm fordulaton, ezután mikroszűrőn szűrtük (0,2 µm lyukátmérő, regenerált cellulóz). A cukor komponenseket HPLC-n (High Pressure Liquid Chromatography, nagy teljesítményű folyadékkromatográfia) választottuk szét.

A vizsgálati körülmények a következők voltak: Injektor 10°C-on termosztálva, 10µl injektált mennyiség. Pumpa: izokratikus áramlás, áramlási sebesség: 0,3 ml/min, eluens: acetonitril (85%), víz (15%). Előtétooszlop: előtétkolonna (Waters Millipore, µBondapakTM NH₂, Guard-PakTM). Oszlop: 40°C-on termosztálva, BST Hypersil 5APS 250x4 mm. RI-detektor: 40°C-on termosztálva.

5.3.5. Prolintartalom meghatározása

Prolintartalmat csak a fitotronban nevelt növényekben vizsgáltuk. A friss növényi hajtásokból 0,25 g-ot folyékony nitrogénbe helyeztünk és a vizsgálat elvégzéséig -20 °C-on tároltuk. A vizsgálat során a növényi szövetet folyékony nitrogénben fagyasztottuk, eldörzsöltük, majd 5 ml 3%-os vizes szulfo-szalicilsav oldatban homogenizáltuk. A homogenizátumot szűrőpapír segítségével szűrtük. 0,5 ml szűrletet 1 ml ninhidrin reagenssel (0,625 g ninhidrin 15 ml jégcettben és 10 ml 6M-os foszforsavban feloldva) és 1 ml jégcettel 1 órán keresztül 100°C-on reagáltattuk, majd a reakciót jégfürdőben állítottuk le. A reakciókeveréket 2 ml toluóllal extraháltuk. A kromofór tartalmú toluolt 520 nm-en mértük (Bates et al., 1973).

A prolínkoncentráció számítása a következő képlet alapján történt:

$$[(\mu\text{g prolin/ml} \times \text{ml toluol}) / 115,5 \mu\text{g} / \mu\text{mol}] / [(\text{g minta}) / 5] = \mu\text{mol prolin/g friss tömeg}$$

A ninhidrin reagens az aminosavakkal sárga színű kromofórt képez, azonban az iminosavval kék színűt, így a fényelnyelése más tartományba esik.

A növényi anyagok preparálásához használt szulfo-szalicilsav szintelen, vizes oldatban hatékonyan csapja ki a fehérjéket és nem interferál a ninhidrin reakcióval. Az egyéb anyagok, melyek szintén 520 nm-en interferálhatnak, a protein-szulfo-szalicilsav komplexhez adszorbeálódva elkülönítésre kerülnek.

A prolin-ninhidrin komplex extrahálásához általunk alkalmazott toluol hatékonyabb, valamint kevésbé mérgező, mint az elterjedtebben használatos benzol.

5.3.6. Illóolajtartalom meghatározása

Az illóolajtartalom meghatározása Clevenger-típusú vízgőzdesztillációval, a VII. Magyar Gyógyszerkönyvnek (1986) megfelelően (ml/100 g sz.a.) történt. Az ismétlésszám a rendelkezésre álló növényanyagtól függően 2-5 volt.

5.3.7. Statisztikai analízis

A statisztikai analízist ismételt méréses ANOVA modellel végeztük, PASW software (<http://www.spss.com>) alkalmazásával. Mind a bazsalikom, mind a borsfű esetében a sphericitási feltétel sérült ($0.7 > \epsilon > 0.6$), így Greenhouse-Geisser-korrekción alkalmaztunk. Értékeljük a faktorhatás nagyságát is (parciális η^2), amely egy rögzített független faktor esetén megadja, hogy az mekkora részt magyaráz abból a varianciából, melyből eltávolítottuk a többi független faktor által magyarázott részt. A reziduumok normalitását Kolmogorov-Smirnov-teszttel igazoltuk ($P > 0.2$). A statisztikai értékelés során a minták szóráshomogenitásáról Levene-teszt segítségével győződünk meg, majd Tukey-féle post hoc tesztet alkalmaztunk a páros összehasonlításokra. A fenofázisok összehasonlítására egyszerű vagy ismételt méréses kontrasztvizsgálatot végeztünk.

6. KUTATÁSI EREDMÉNYEK

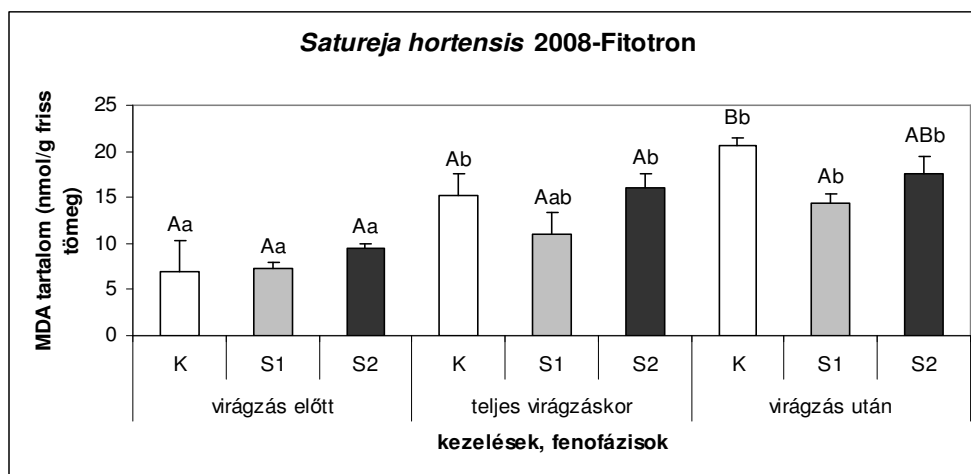
6.1. Az MDA tartalom alakulása

6.1.1. Fitotronban nevelt *Satureja hortensis* malondialdehid (MDA) tartalma

6.1.1.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

Méréseink szerint mind a kontroll, az S1 és az S2 kezeléseknél folyamatosan emelkedett az MDA mennyisége a fejlődési fázisok során (11. ábra). Legmagasabb értékeket a virágzás után mértük. A virágzás kezdeti fázishoz képest a teljes virágzás és az ezt követő fenofázis szignifikánsan igazoltan befolyásolta az MDA-val jellemezhető lipidperoxidációt.

A vízellátás következtében ennél kisebb különbségek alakultak csak ki. A különböző kezelésben részesült növények között csak az utolsó fenofázisban jelentkezett szignifikánsan is igazolható eltérés, a kontroll és az S2 javára az S1 kezeléshez képest.



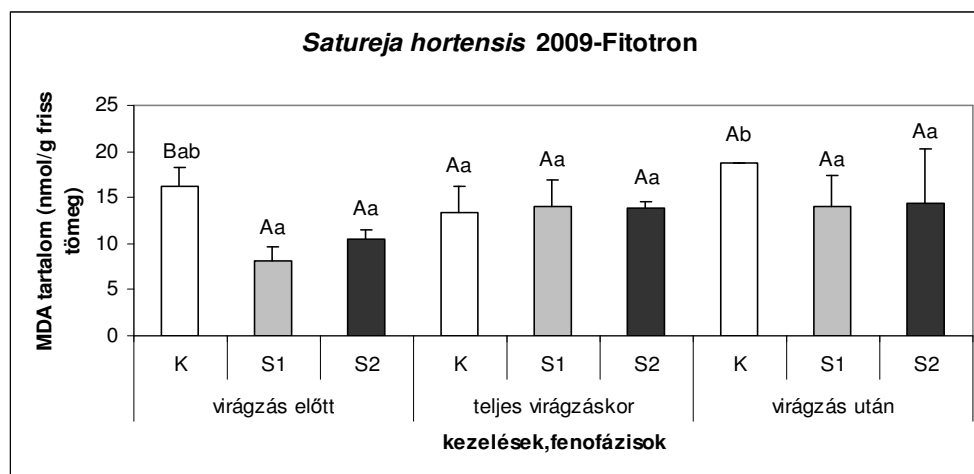
11. ábra MDA koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.1.1.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

Ebben a mérésorozatban a borsfű növények MDA tartalma átlagértékeiket tekintve az előző évhez hasonlóan, a növények öregedésével tendenciaszerűen nőtt. A statisztikai

értékelés alapján azonban ez a különbség nem bizonyult szignifikánsnak, tehát az egyedfejlődés nem okozott lényeges változást a lipidperoxidáció mértékében.

A vízellátást jelentő kezeléseket tekintve a kontroll növények MDA tartalma szignifikánsan különbözött az S1 és S2 kezeltétől, de csak az első vizsgálati fenofázisban, a virágzás előtt (12. ábra).



12. ábra MDA koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezeléseket, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

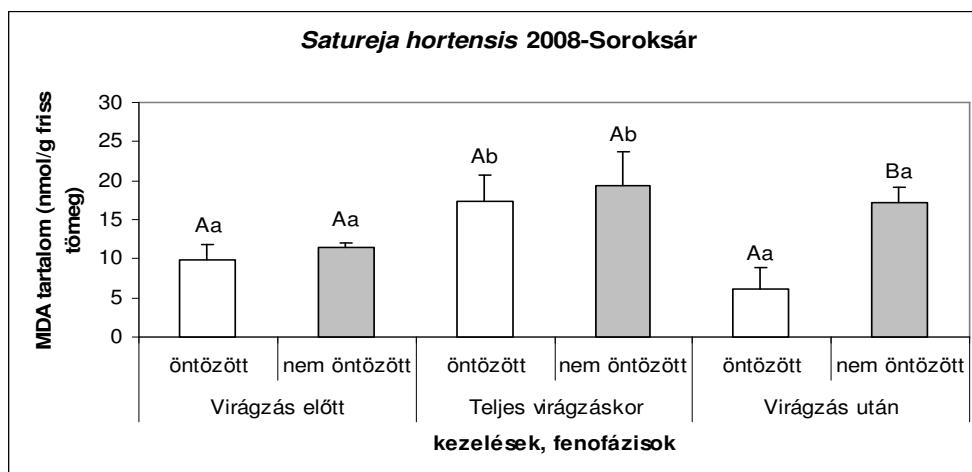
6.1.2. Szabadföldi körülmények között nevelt *Satureja hortensis* malondialdehid (MDA) tartalma

6.1.2.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

Tapasztalataink szerint a szabadföldi parcellákban az öntözött borsfű növényekben virágzáskor erőteljesen megemelkedett a lipidperoxidáció mértéke, majd virágzást követően nagy mértékben csökkent. Hasonló tendenciát mutatott a nem öntözött borsfű növény MDA tartalma is, a virágzást követően kisebb csökkenéssel.

A fenofázis hatását tekintve tehát elmondható, hogy a teljes virágzás során gyűjtött minták MDA tartalma szignifikánsan meghaladta a korábban illetve később gyűjtött mintáét (13. ábra).

Az öntözés hiánya ugyanakkor (a vízellátást jelentő kezelésben) csak a vegetációs idő végére idézett elő statisztikailag is igazolható mértékű eltérést.

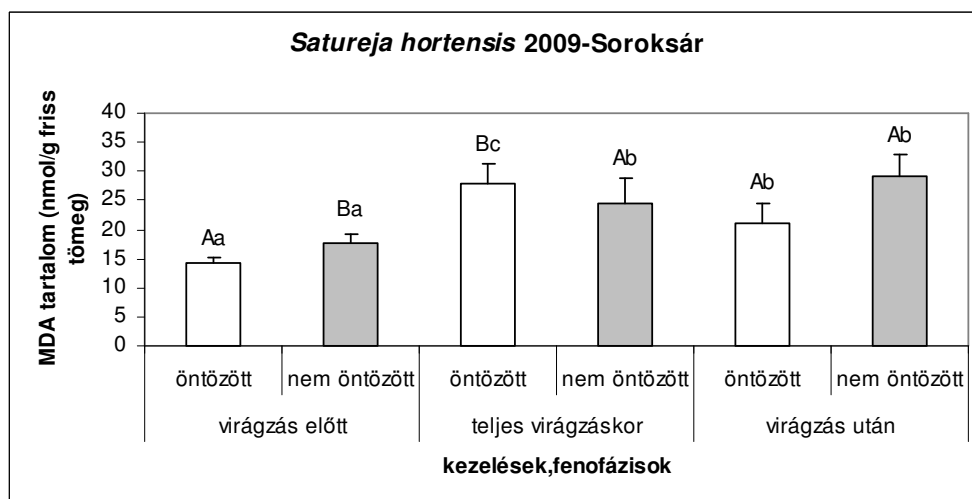


13. ábra MDA koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntöztelen *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.1.2.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A 2009-es évben az előző évi szabadföldi kísérlethez hasonlóan, teljes virágzáskor és virágzás után szignifikáns mértékű MDA tartalom növekedést mértünk a virágzás előtti fenofázishoz képest (14. ábra).

A vízellátás hatását tekintve az eredmények nem egyértelműek. Szignifikáns eltérés tapasztalható ugyanis a vegetációs időszak első felében, mindkét első vizsgált fázisban, de míg először az öntöztelen, később az öntözött parcellák MDA tartalma volt magasabb.



14. ábra MDA koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntöztelen *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.1.3. A *Satureja hortensis* MDA tartalmának értékelése

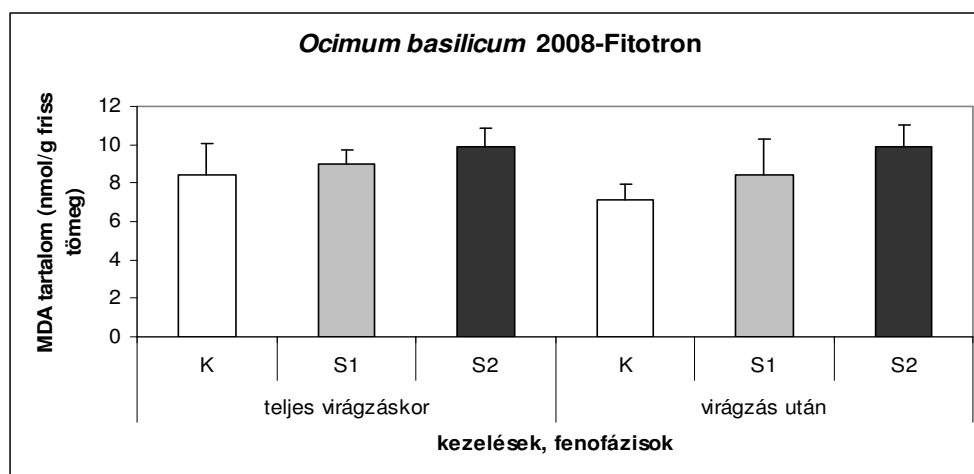
A borsfű növény lipidperoxidációs károsodásának mértékét a fenofázis valamennyi kísérletben bizonyítottan befolyásolta. Teljes virágzáskor megemelkedett az MDA szint, ami legtöbbször virágzás után is fennmaradt. A vízellátás tényező hatása kevésbé volt markáns és egyértelműen nem jellemezhető.

6.1.4. Fitotronban nevelt *Ocimum basilicum* malondialdehid (MDA) tartalma

6.1.4.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A bazsalikom növényekben az első évi fitotronos vizsgálat során az MDA tartalommal jellemezhető lipidperoxidáció szintje a virágzás után kismértékű csökkenést mutatott, azonban ennek mértéke szignifikánsan nem igazolható (15. ábra).

A vízellátás csökkenése tendenciaszerűen növelte a bazsalikom MDA szintjét, azonban ennek nagyságrendje sem nyert statisztikai bizonyítást.



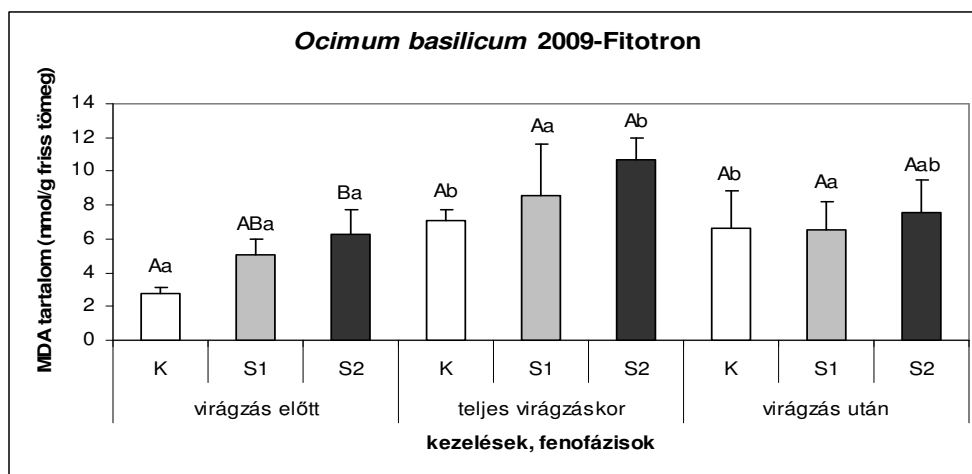
15. ábra MDA koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* levelekben, 2008-ban (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK.

6.1.4.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A következő évben a fitotronban a fejlődés során felmért három fenofázisra jellemző átlagértékeket összehasonlítva, a teljes virágzás során kaptuk a legmagasabb MDA tartalmat (16. ábra). Ezen belül azonban nem mindegyik változás bizonyult szignifikánsnak: virágzáskor a kontroll és az S2 kezelt növények MDA tartalma

szignifikánsan magasabb volt, mint virágzás előtt, s ebből a kontroll értéke maradt virágzás után is ezen a szinten.

Az eltérő mértékű vízellátásnak, mint kezelésnek a hatása csak az S2, erősebb vízmeqvonásban részesült növények esetében volt szignifikánsan magasabb a többinél, de ez is csak a fejlődés kezdetén mutatkozott.



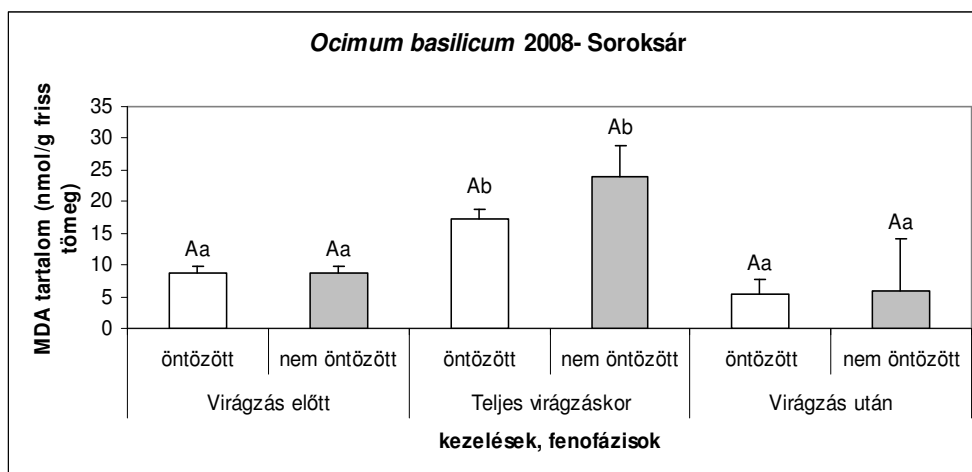
16. ábra MDA koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.1.5. Szabadföldi körülmények között nevelt *Ocimum basilicum* malondialdehid (MDA) tartalma

6.1.5.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A szabadföldi kísérletek első évében a bazsalikom növények MDA tartalma a virágzás időszakában szignifikánsan megemelkedett. Az elvirágzás után azonban az értéke ismét visszaesett, a kezdetinél is alacsonyabb, de azzal szignifikánsan azonosnak tekinthető szintre (17. ábra).

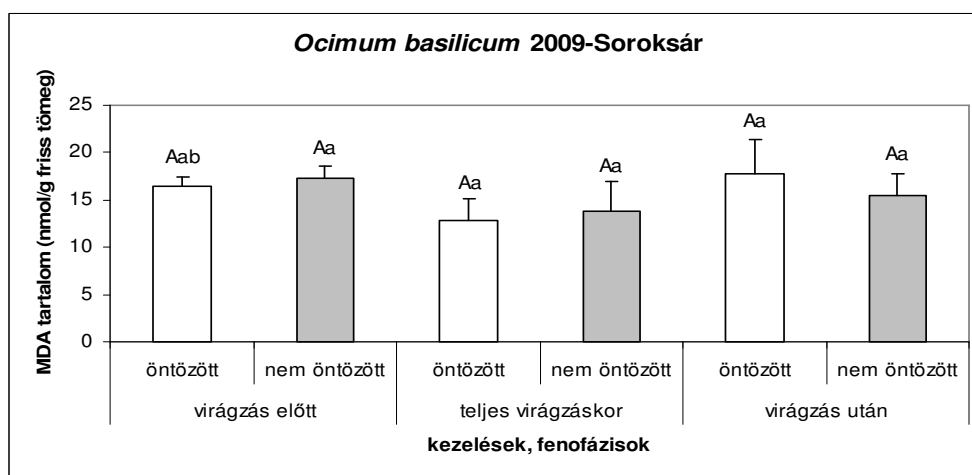
A vízellátás hatásának a fejlődés során egyik mintavételi időszakban sem volt statisztikailag bizonyítható szerepe az MDA szint alakulásában, bár a számszerű értékek kismértékben mindig az öntözetlen növényekben magasabbak.



17. ábra MDA koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.1.5.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A szabadföldi kísérletek második évében a bazsalikom növények MDA szintjére sem a fenofázisnak, sem a vízellátási kezeléseknak nem volt statisztikailag kimutatható hatása. (18. ábra).



18. ábra MDA koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,1$ esetén.

6.1.6. Az *Ocimum basilicum* MDA tartalmának értékelése

A fenológiai fázisnak esetenként volt hatása, ekkor az MDA tartalom teljes virágzás idején emelkedett meg. Az alkalmazott vízellátási kezelésektől a lipidperoxidáció mértéke lényegében nem függött.

6.1.7. A két faj MDA tartalom változásának összehasonlítása

A két faj MDA tartalmában eltérés mutatkozott a kapott értékek nagyságát illetően. A borsfűben átlagosan magasabb MDA szintet mértünk, mint a bazsalikom növények leveleiben. Borsfűben a két szélső érték, 6,173 nmol/g és 29,242 nmol/g volt, bazsalikomban pedig 2,768 nmol/g és 24,009 nmol/g.

A MDA tartalom változás alapján hasonló, hogy mindkét fajban az egyedfejlődés befolyásolta elsődlegesen a lipidperoxidáció mértékét: teljes virágzás idején mutatta általában a maximumot, melynek értéke a kísérleti körülményektől függően változott.

A vízellátás hatásában azonban a fajok között tapasztalható különbség. A kapott adatok alapján a borsfű érzékenyebbnek tűnik, a stresszelt növényekben általában magasabb MDA értékeket mértünk, mint jobb vízellátás mellett, azonban a hatás nem egyértelmű.

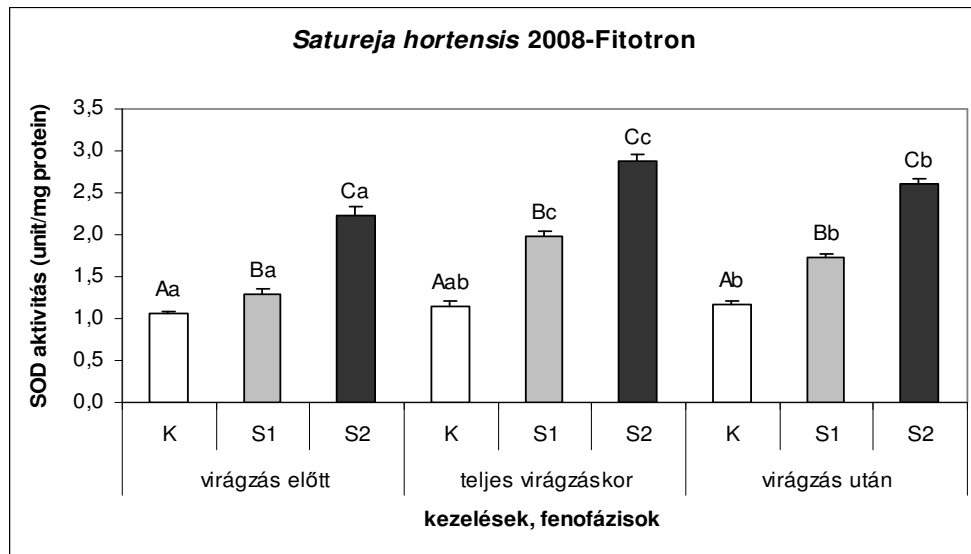
6.2. Szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitása

6.2.1. Fitotronban nevelt *Satureja hortensis* szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitása

6.2.1.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A fitotronban nevelt borsfű növényekben az antioxidáns szuperoxid-dizmutáz tartalom teljes virágzáskor és virágzás után szignifikánsan eltért, emelkedett a virágzás előtt mért értékekhez képest. Különösen a kezelt, szárazságstressznek kitett növényekben szembetűnő a növekedés.

A vízellátási kezelések a fenofázisnál is markánsabb hatást mutattak. Mindhárom mintavételezés idején valamennyi, különböző vízellátási szinten kezelt növénycsoport SOD enzim aktivitása szignifikánsan eltért egymástól. Legmagasabbnak az S2, legalacsonyabbnak pedig a kontroll értékei bizonyultak (19. ábra).



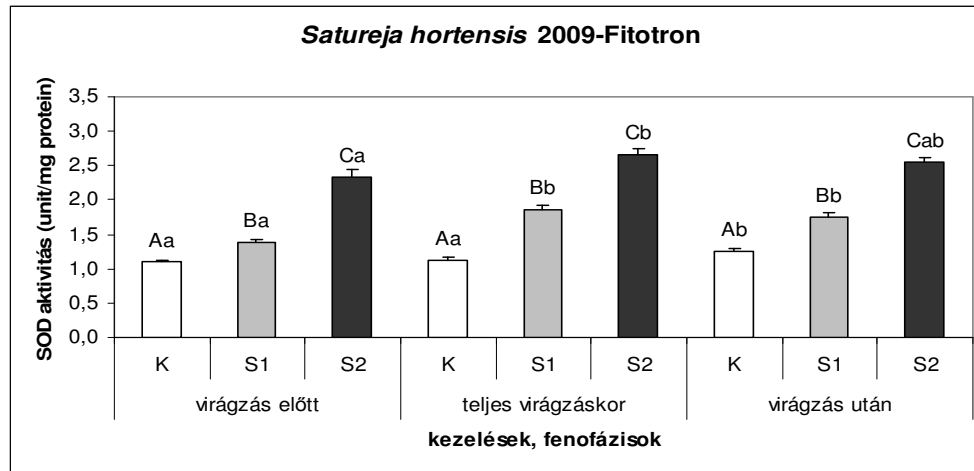
19. ábra SOD aktivitás változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.2.1.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A második fitotronos kísérletben kapott eredményeink nagyban hasonlítanak az első évekhez. Mind a fenofázisokat tekintve, mind pedig a vízellátás hatására szignifikánsan változott a borsfű SOD enzim aktivitása.

Az egyedfejlődés során virágzáskor nőtt meg jelentősen az enzimaktivitás értéke, s ez jellemző a vízellátástól lényegében függetlenül, valamennyi növényre. A megnövekedett értékek a harmadik vizsgált fázisban is megmaradtak.

A vízmegvonás hatására utal, hogy az erősebben stresszelt borsfű növényekben az S2 kezelésben átlagosan 117 %-kal, az S1 kezelésnek kitett növényekben pedig 43 %-kal magasabb SOD aktivitást tapasztaltunk, mint a kontroll növényekben. A különbségek mindhárom kezelési szint között szignifikánsak (20. ábra).



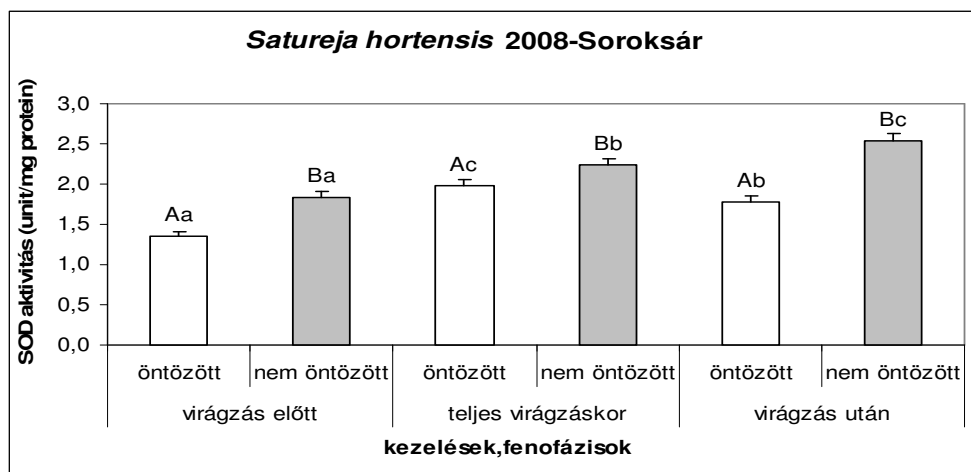
20. ábra SOD aktivitás változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.2.2. Szabadföldi körülmények között nevelt *Satureja hortensis* szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitása

6.2.2.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A figyelemmel kísért és mintázott fenofázisok során a SOD aktivitás értéke a teljes virágzás, valamint virágzást követő állapotban megnőtt, szignifikánsan eltért a virágzás előtt mért adatoktól.

A vízellátás hatásának eltéréseit vizsgálva megállapítható, hogy a nem öntözött borsfű növényekben mindhárom fenofázis idején szignifikánsan magasabb értékeket mértünk az enzim aktivitásban az öntözött borsfüvekhez képest (21. ábra).

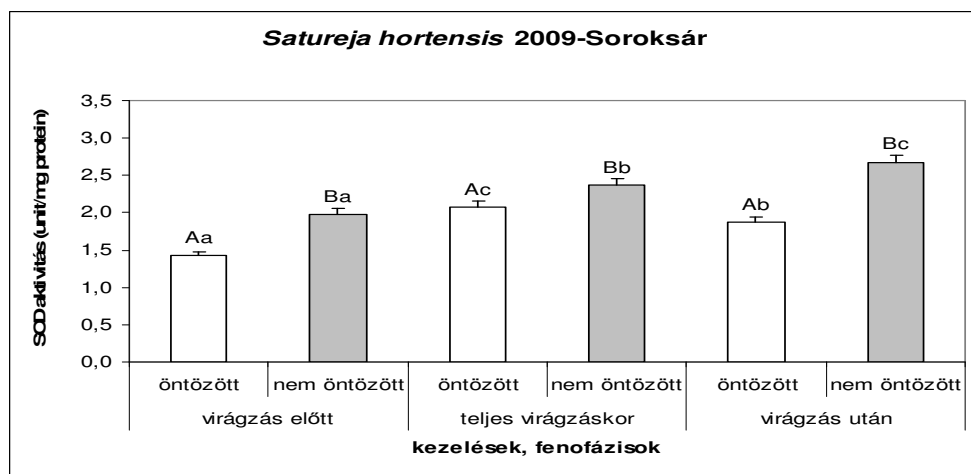


21. ábra SOD aktivitás változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.2.2.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A 2009 évi szabadföldi kísérletben az előző évhez hasonlóan, mind a különböző fenofázisban szedett minták között, mind a különböző vízellátásban részesült növényekről szedett minták között lényeges, bizonyítható eltéréseket mutattunk ki.

A SOD aktivitás értéke a teljes virágzás, valamint virágzást követő állapotban szignifikánsan eltért a virágzás előtt mért adatoktól. Az öntözött és öntözetlen parcellák közül pedig a nem öntözött borsfű növényekben szignifikánsan magasabb a SOD enzim aktivitása az öntözésben részesül növényekhez képest (22. ábra).



22. ábra SOD aktivitás változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.2.3. A *Satureja hortensis* SOD aktivitásának értékelése

Valamennyi kísérletünkben a két év során hasonló mértékben változott a borsfű SOD enzim aktivitása: virágzáskor erős emelkedést tapasztaltunk, ami virágzás után esetenként kissé csökkent, máskor pedig kissé tovább emelkedett.

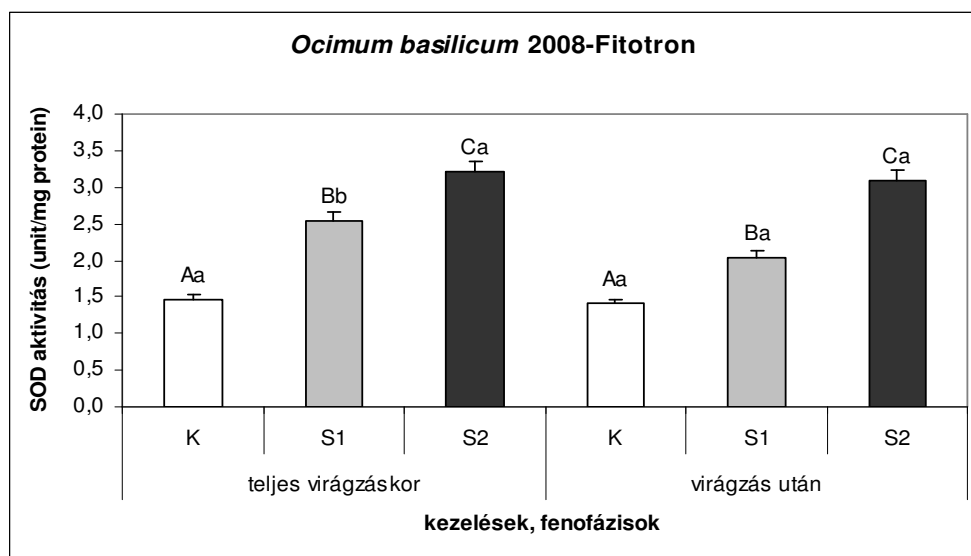
A vízellátásra érzékenyen reagált a borsfű, minél nagyobb volt a vízmegvonás, annál erősebb SOD aktivitást mértünk.

6.2.4. Fitotronban nevelt *Ocimum basilicum* szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitása

6.2.4.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A két mintázott fenofázis között – virágzáskor és virágzás után – nem tapasztaltunk szignifikánsan igazolható eltérést a bazsalikom növények SOD enzim aktivitásában, egyik kezelésben sem (23. ábra).

A vízellátás hatása azonban statisztikailag igazolhatóan megmutatkozott. Mindhárom eltérő szintű vízmennyiséggel ellátott növénycsoport egymástól szignifikánsan eltérő értéket mutatott: legmagasabbat a legerősebben stresszelt S2 növények, legalacsonyabbat a rendszeresen öntözött kontroll.

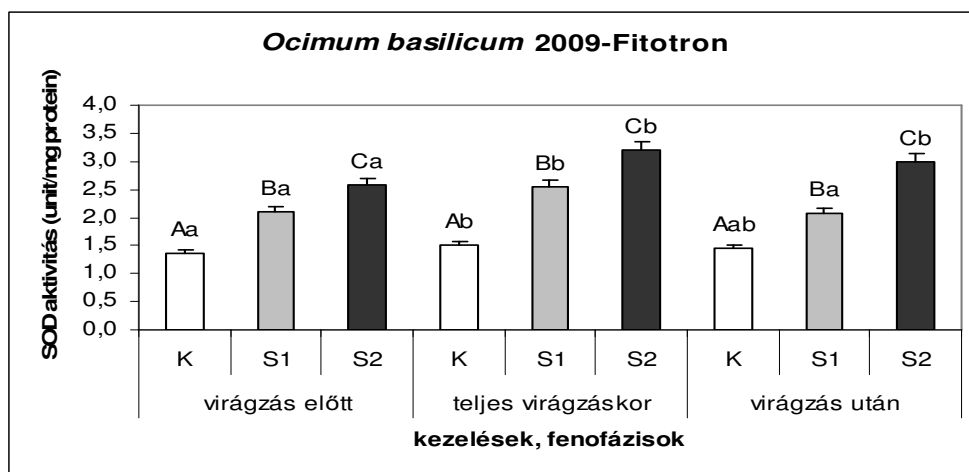


23. ábra SOD aktivitás változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.2.4.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A következő évben virágzáskor és a virágzás utáni fenofázisban magasabb SOD aktivitást tapasztaltunk, mint a virágzás előtt. Ez különösen a vízmegvonásban részesült növényeknél (S1, S2 kezelések) szembetűnő.

A vízellátás mértéke igen erősen befolyásolta az enzimaktivitást, az előző évi kísérlethez hasonlóan. Mind a kontroll, mind az S1 és az S2 kezelések között szignifikáns különbség mutatható ki, minden alkalommal (24. ábra).



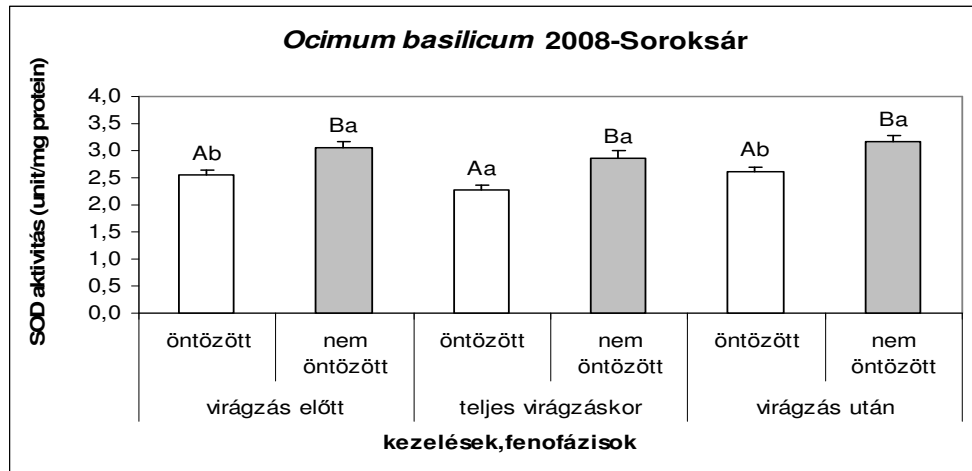
24. ábra SOD aktivitás változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.2.5. Szabadföldi körülmények között nevelt *Ocimum basilicum* szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitása

6.2.5.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

Az első évi szabadföldi kísérletben a bazsalikom SOD aktivitást jelző értékeiben az egyedfejlődés során nem tapasztaltunk lényeges eltérést. Egyedül a virágzás idején csak az öntözött parcellákon szedett mintákban csökkent le szignifikánsan a SOD aktivitás.

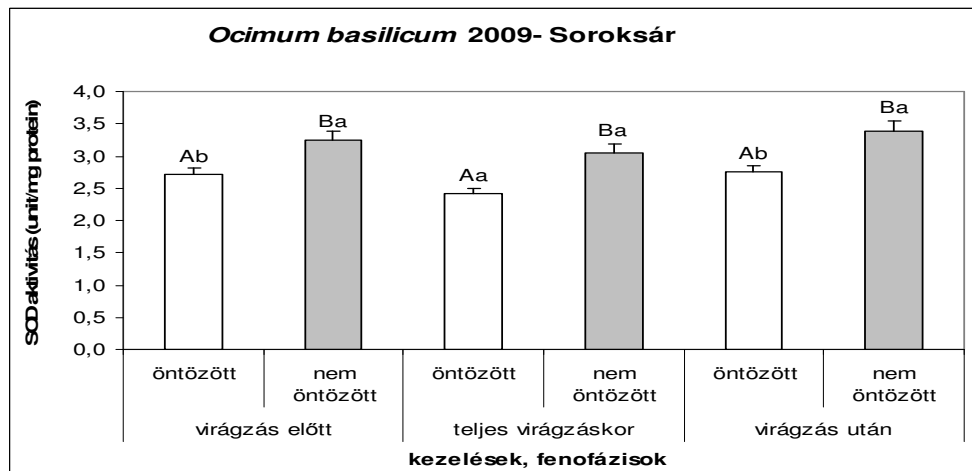
Az öntözött illetve öntözésben nem részesült növények értékei között azonban minden alkalommal igazolható eltérést mutattunk ki: a rosszabb vízellátásban részesült parcellákon a SOD aktivitás erősebbnek bizonyult mindhárom fenofázisban (25. ábra).



25. ábra SOD aktivitás változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntöztelen *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.2.5.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

2009-ben az előző évhez képest nagyon hasonló eredményeket mutattunk ki (26. ábra). Az egyedfejlődésnek kisebb szerepe volt a SOD aktivitás alakításában, ennek értéke ebben az évben is csak a virágzás idején az öntözött parcellákon csökkent le szignifikánsan. Az öntözött és öntöztelen kezelések parcellái közül mindhárom tesztelt fenológiai időpontban az öntözésben nem részesült növények mutattak szignifikánsan magasabb értékeket.



26. ábra SOD aktivitás változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntöztelen *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.2.6. Az *Ocimum basilicum* SOD aktivitásának értékelése

A bazsalikom kísérletekben a fenológiai fázisok kevésbé befolyásolták az enzimaktivitást. A szabadföldi körülmények között virágzáskor kis mértékű csökkenést tapasztaltunk. A vízellátás azonban jelentősen hatott a SOD aktivitásra, minél erősebb volt a vízmegvonás, annál fokozottabb enzimaktivitást mértünk minden esetben.

6.2.7. A két faj SOD aktivitásának összehasonlítása

Kísérleteinkben a SOD aktivitás értékek nagyságrendje hasonlóan alakult mindkét fajban. Borsfűben 1,054 és 2,876 unit/mg protein között alakultak a kapott aktivitás adatok, bazsalikomban pedig 1,407 és 3,382 unit/mg protein között.

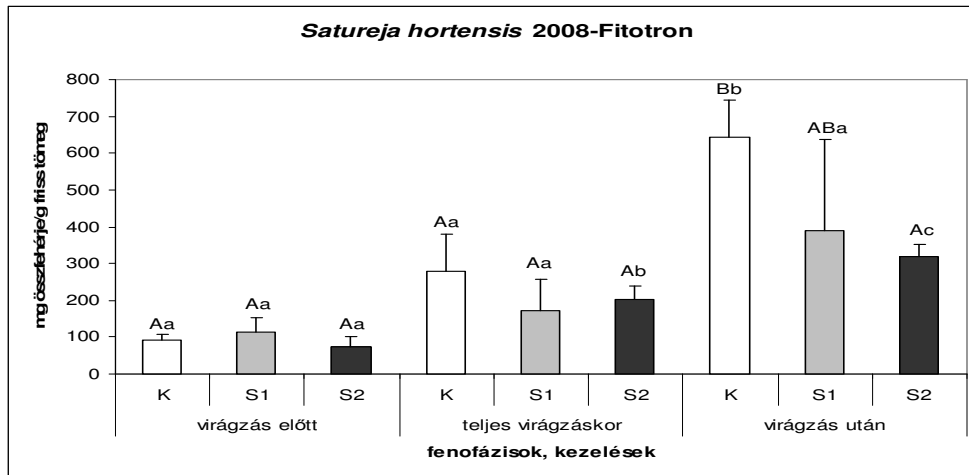
A fenofázis hatása nem azonosan jelentkezett a két tesztfajban, míg a borsfűben jelentős volt: teljes virágzás idején megnövekedett az enzim aktivitás, addig a bazsalikomban nem befolyásolta számottevően a SOD aktivitást. A vízellátásra adott válasz a két növényfajban hasonlóan alakult. Mindkettőben fontos tényezőnek bizonyult: minél erősebb volt a szárazság, annál fokozottabb volt a SOD aktivitása.

6.3. Az összes fehérje tartalom alakulása

6.3.1. Fitotronban nevelt *Satureja hortensis* össz-fehérje tartalma

6.3.1.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

Az egyedfejlődés során fokozatosan emelkedett a növények össz-fehérje tartalma, s ez jellemző mindhárom vízellátási csoportra. Statisztikailag is bizonyítható mértékű növekedés az S2 kezelésben jelentkezett már virágzáskor, és virágzás után a kontrollban is. A vízmegvonással járó kezelések a hajtások összes fehérjetartalmát csökkentették. Bár a különbségek a szignifikancia határt csak a vegetációs idő vége felé, a virágzás utáni fázisban érték el, a tendencia már virágzáskor is megfigyelhető volt (27. ábra).

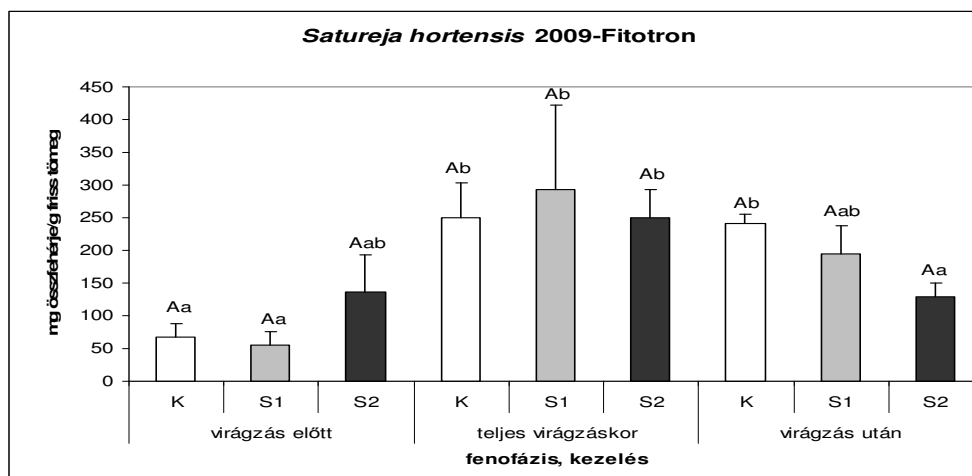


27. ábra Össz-fehérje tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.3.1.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A megfigyelt fenológiai fázisokban az összfehérje tartalom alakulása –elsősorban dinamikáját tekintve- az elmúlt évihez képest kissé módosult. A kezdeti értékekről a virágzás során szignifikánsan kimutatható mértékben megugrott a fehérjetartalom, majd a virágzás után ez lényegében szinten maradt, kivéve az S2 kezelést ahol szignifikáns csökkenést mutattunk ki (28. ábra).

A vízmegvonást jelentő kezelések hatása az előző évi fitotronos kísérlethez hasonlóan, csak az utolsó alkalommal mutatott szignifikáns eltérést: a kontrollhoz képest a kezelt növények összfehérje tartalma redukálódott.



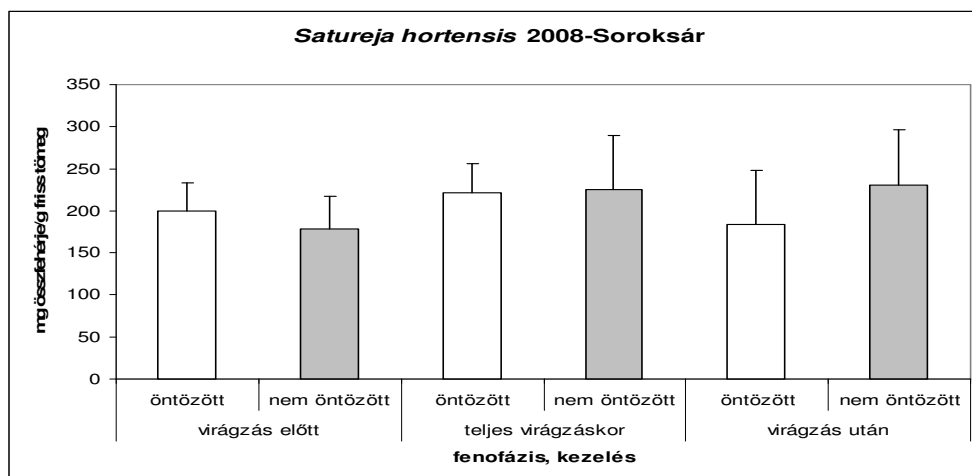
28. ábra Össz-fehérje tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.3.2. Szabadföldi körülmények között nevelt *Satureja hortensis* össz-fehérje tartalma

6.3.2.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A szabadföldi kísérlet első évében a borsfűben mérhető összes fehérje tartalom a virágzási fázisban minden parcellában megnőtt és a virágzás végére alig változott (29. ábra).

Az öntözött illetve öntözetlen parcellák között nem volt lényegesnek tekinthető eltérés, bár a vegetációs idő végére az öntözéssel (kiegészítő vízellátás mellett) nevelt növények mintáiban enyhe csökkenést tapasztaltunk.

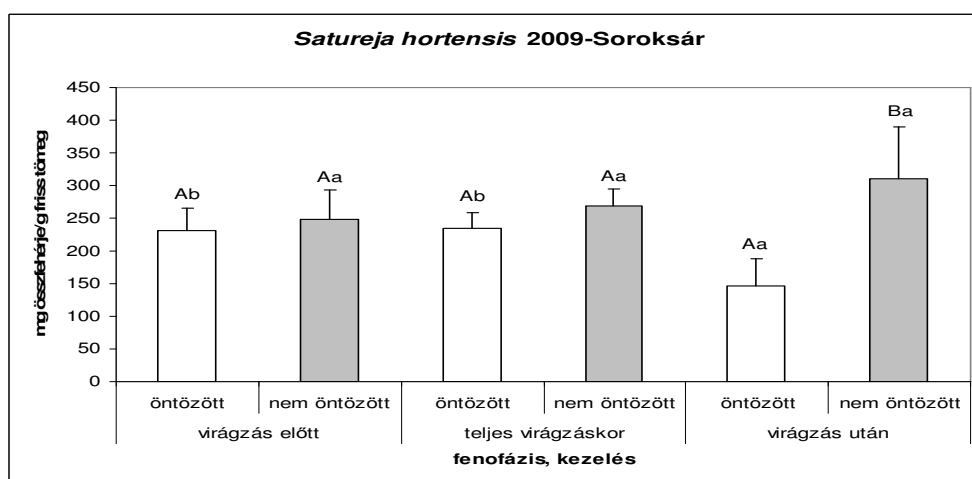


29. ábra Össz-fehérje tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD).

6.3.2.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A második év eredményei a szabadföldi parcellákon az első évi eredményeket erősítik meg. A vizsgált fenológiai fázisok során a fehérje tartalom folyamatos emelkedését tapasztaltuk, bár ennek mértéke nem szignifikáns (30. ábra).

A kétféle vízutánpótlásban részesült növények között csupán a vegetációs idő végén, a virágzás utáni fenofázisban jelenik meg igazolható különbség: az öntözött növények fehérjetartalma szignifikánsan alacsonyabb ekkor.



30. ábra Össz-fehérje tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

A nem öntözött borsfű növények össz-fehérje tartalma fokozatosan emelkedett a fenológiai fázisok során mindkét évben, így a legmagasabb értékeket virágzás után mértük. Az öntözött növények fehérje tartalma virágzáskor megemelkedett, majd virágzás után lecsökkent 2008-ban és 2009-ben egyaránt.

6.3.3. A *Satureja hortensis* össz-fehérje tartalmának értékelése

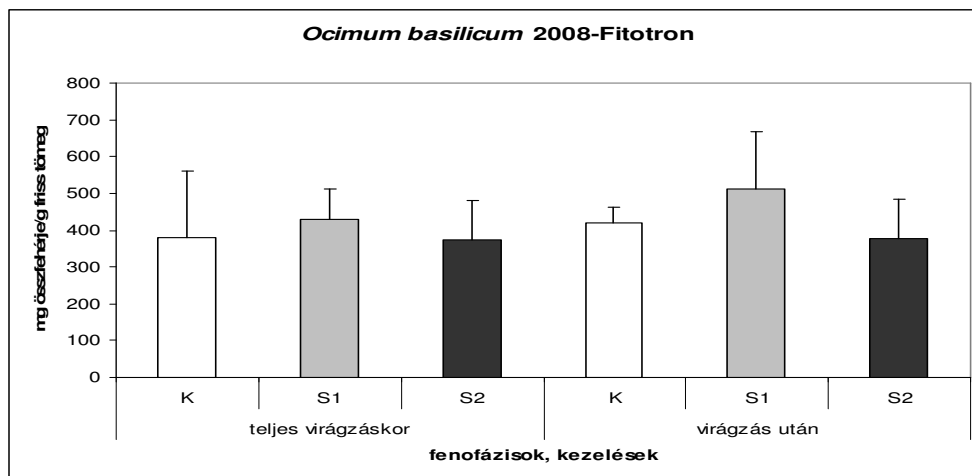
Az egyedfejlődés során változott az össz-fehérje tartalom. Virágzáskor megemelkedett, ezt követően alig, illetve kismértékben változott a mennyisége. A vízellátás is hatással volt a fehérje tartalom változására, azonban a fitotronban és a szabadföldi körülmények között nevelt borsfű növényekben eltérő tendenciákat tapasztaltunk. Fitotronban a vízhiány csökkentette, szabadföldön viszont a nem öntözött borsfű növények össz-fehérje tartalma meghaladta az öntözött növényekét.

6.3.4. Fitotronban nevelt *Ocimum basilicum* össz-fehérje tartalma

6.3.4.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A bazsalikom fitotronos vizsgálata során tapasztalataink szerint az összes fehérje tartalom a virágzás után megemelkedett a virágzáskor mért értékekhez képest. A változás azonban statisztikailag nem igazolható.

Az alkalmazott kezelések közül az enyhébb vízmegvonás (S1 kezelés) magasabb értékeket produkált, de az eltérés szintén nem tekinthető szignifikánsnak (31. ábra).

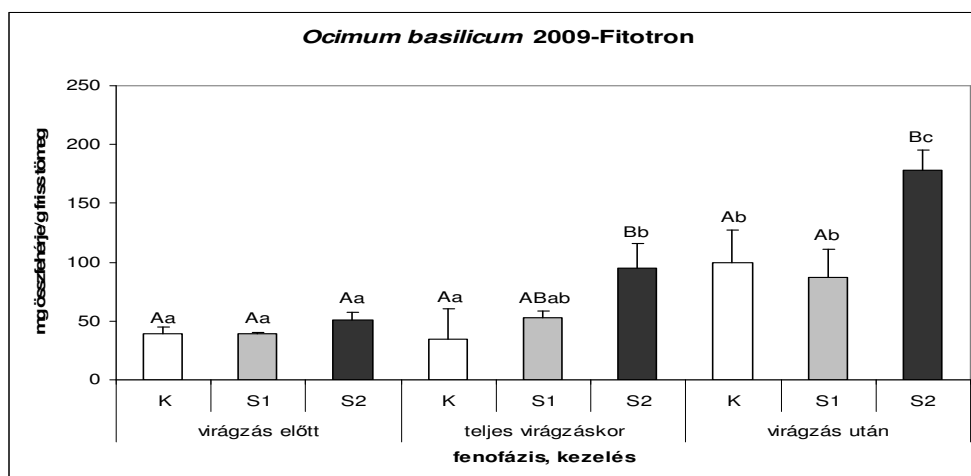


31. ábra Össz-fehérje tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag ± SD). $p < 0,05$

6.3.4.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A 2009-es évben kondicionált környezetben végzett vizsgálataink alapján megállapítottuk, hogy a virágzás végére szignifikáns emelkedés regisztrálható az össz-fehérje tartalomban a korábbi egyedfejlődési időszakokhoz képest. Megfigyelhető, hogy az S2 (legerősebb stresszkezelés) kezelésben az emelkedés már virágzáskor is szignifikánsnak bizonyult (32. ábra).

A vízellátást jelentő kezelések között kezdetben nincs eltérés, a virágzási időszakban már mindkét kezelés eltér a kontrolltól, majd az elvirágzás idején az S2 és a többi kezelés növényei között igazolható a különbség. Minden esetben a kevesebb vizet kapott növények fehérjetartalma nagyobb.



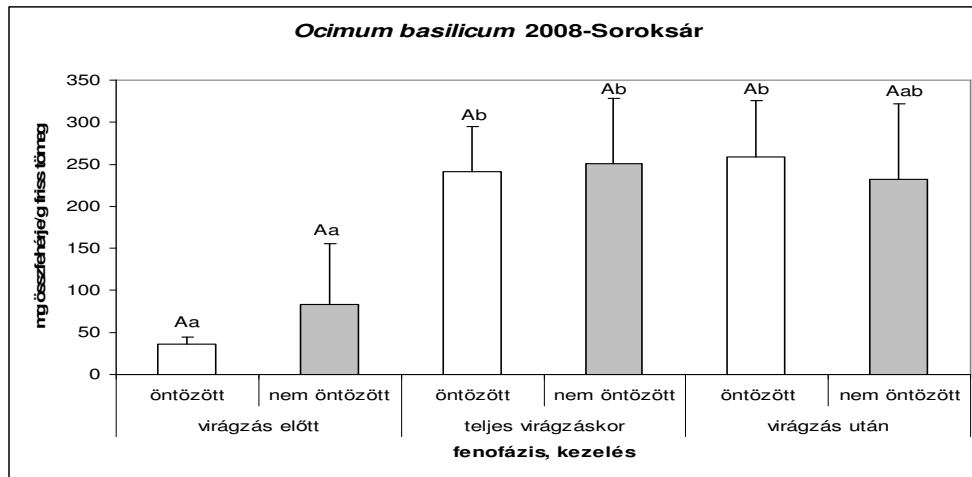
32. ábra Össz-fehérje tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.3.5. Szabadföldi körülmények között nevelt *Ocimum basilicum* össz-fehérje tartalma

6.3.5.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

Szabadföldi parcellákon folytatott vizsgálataink során megállapítottuk, hogy a bazsalikom teljes virágzásakor szignifikáns mértékű fehérje tartalom emelkedés tapasztalható. Ezt követően további változás csak a nem öntözött növényekben következett be: enyhe csökkenést tapasztaltunk (33. ábra).

Az öntözés, mint kezelés illetve annak hiánya nem okozott szignifikáns mértékű különbséget a fehérje tartalomban, egyik időszakban sem.

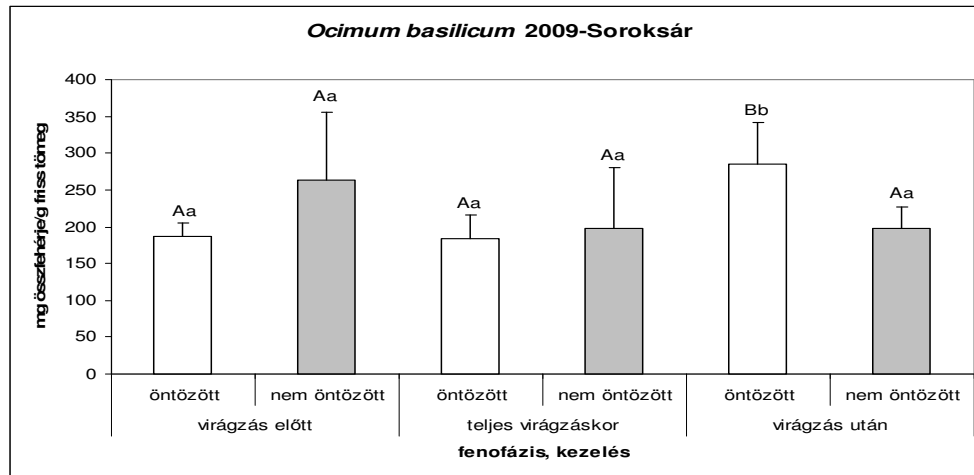


33. ábra Össz-fehérje tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.3.5.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A következő évben a szabadföldi parcellákon a különböző fenofázisokban szedett bazsalikom minták össz-fehérje tartalma között kevés eltérést tapasztaltunk. Az előző kísérletektől eltérően csupán az öntözött parcellákon a legutolsó időszakban, virágzás után mutatkozott szignifikáns mértékű emelkedés (34. ábra).

Az öntözött és öntözetlen parcellák között az eltérés csak ekkor válik bizonyítottá, az öntözött parcellák növényeinek összes fehérje tartalma meghaladja a kevesebb vizet kapott növényekét.



34. ábra Össz-fehérje tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntöztelen *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.3.6. Az *Ocimum basilicum* össz-fehérje tartalmának értékelése

Kísérleteinkben az egyedfejlős során növekvő fehérjetartalmat regisztráltunk. Virágzáskor megemelkedett, majd virágzást követően általában tovább nőtt a szintje, így a maximumot virágzás után mértük. A vízhiány csak egyes esetekben volt hatással a fehérje tartalom változására, de az eredmények nem egyértelműek.

6.3.7. A két faj össz-fehérje tartalmának összehasonlítása

A borsfű és bazsalikom fehérje tartalmának értékei nagyságrendileg nem különböznek. Érdekes, hogy a fitotronban nevelt mindkét növényfajban az első évben meglehetősen magas értékeket mértünk a többi kísérlethez viszonyítva. A kapott értékek viszonylag nagy szórással rendelkeztek. Borsfűnél 55,594 és 642,868 mg/g között alakultak az össz-fehérje értékek, míg bazsalikom esetében 34,038 és 510,581 mg/g között.

Az egyedfejlődés hatása mindkét növényben hasonló volt: enyhe növekedést figyeltünk meg teljes virágzás, vagy virágzás utáni maximum értékekkel. A vízellátás hatása azonban ellentmondásos. A borsfűben jelentősebbnek bizonyult, de a hatás iránya változó. Bazsalikomban eddigi méréseink alapján tendenciák sem állapíthatók meg.

6.4. Oldható cukor komponensek koncentráció változása

6.4.1. Fitotronban nevelt *Satureja hortensis* oldható cukor komponenseinek koncentráció változása

6.4.1.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A borsfű növényekben az első évi fitotronos kísérletek alapján legnagyobb mennyiségben a glükóz, legkisebb mennyiségben pedig a szacharóz képződött.

A szacharóz mennyisége az egyedfejlődés során fokozatosan emelkedett. A vegetatív állapotban volt legkevesebb, az S1 kezelt növényekben nem is tudtuk kimutatni. Virágzáskor kis mennyiségben megindult a felhalmozódás, majd virágzás után jelentős mértékben megemelkedett a koncentráció.

A különböző vízellátást jelentő kezelések közül a legkevesebb vizet kapott növények szacharóz tartalma volt a legmagasabb. Különösen a vegetációs idő kezdetén jellemző a különbség a jobb vízellátásban részesültekhez képest.

A glükóz komponens esetében a legmagasabb koncentrációt virágzás előtt mértünk, majd az ezt követő fenológiai fázisok során csökkent az értéke.

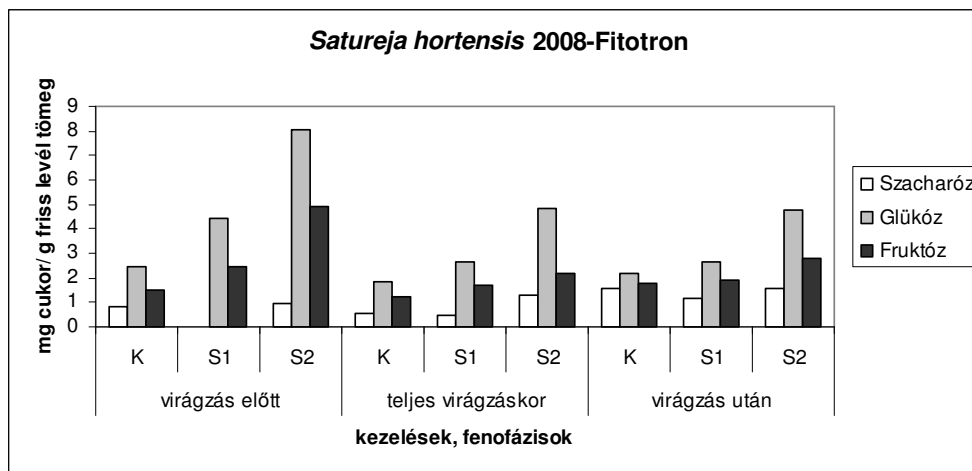
A glükóz tartalomban lényeges eltéréseket tudunk kimutatni a vízellátást jelentő kezelések hatására is. Kimagasló mennyiséget a vegetációs idő folyamán mindvégig az S2 kezelt, leggyengébb vízellátásban részesült növényekben mértünk, míg legalacsonyabb a kontroll, legtöbb vizet kapott növényekben volt.

A fruktóz a glükózhoz igen hasonló tendenciát mutatott, mind a fenofázis mind a vízellátási kezelésre való reakciójában. Felhalmozódási szintje a virágzás előtt a legmagasabb minden növénycsoportban.

A vízmegvonás jelenősen emeli a szintjét, legmagasabb minden alkalommal az S2, míg legalacsonyabb a kontroll növények mintáiban volt.

A három vizsgált komponens egymáshoz viszonyított aránya változó, mind a fenofázisok, mint a kezelések szerint értékelve. A legnagyobb eltérés ebben a tekintetben a glükóz-szacharóz illetve a fruktóz-szacharóz arányának eltolódásában jelentkezik: míg kezdetben mindkettő a monoszacharid komponens többletét mutatja, a vegetációs idő végére az arányok lényegében kiegyenlítődnek, a szacharóz fokozott felhalmozódása következtében

(35. ábra). Ilyen mértékű arányváltozást a vízellátási különbségek következtében nem tapasztaltunk.



35. ábra Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag ± SD).

6.4.1.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

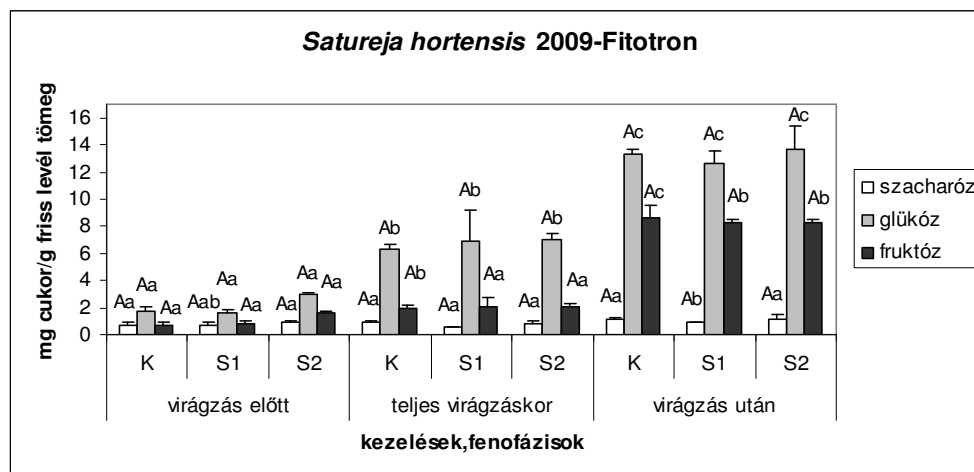
A következő évi fitotronos kísérletben az oldható cukrokkal kapcsolatos eredmények csak kevésbé reprodukálták az első alkalommal mért tendenciákat. A cukor komponensek egymáshoz viszonyított aránya most is hasonló volt: legnagyobb koncentrációban a glükóz, ennek mintegy a fele a fruktóz és lényegesen alacsonyabb arányban jelentkezett a szacharóz.

A vizsgált egyedfejlődési fázisok során azonban ez alkalommal éppen a vegetációs idő végén, elvirágzás után tapasztaltuk a legmagasabb értékeket. A virágzás előtt minimális mennyiséget detektáltunk, majd a cukor komponensek folyamatos felhalmozódást mutattak. Mindhárom vizsgált fázis értékei között mind a glükóz, mind a fruktóz esetében szignifikánsnak bizonyultak az eltérések. A szacharóz mennyisége szintén megnőtt csekély mértékben a fejlődés során, de ez csak a virágzás utáni fázisban és csak az S1 kezelésben szignifikánsan igazolható (36. ábra).

A vízellátást jelentő kezelések hatása a cukor komponensek egyikére sem volt igazolható, egyik fejlődési állapotban sem.

Ebben a kísérletben a három vizsgált komponens egymáshoz viszonyított aránya is módosult a fentiek folytán az egyedfejlődés során. Míg a fejlődés kezdetén a fruktóz és a

szacharóz egymáshoz közeli értékeket produkált, és ezekhez képest a glükóz mintegy 2-3-szoros, addig az utolsó mintavételi alkalommal már a fruktóz közel 8-szorosa, a glükóz pedig több mint 10-szerese a szacharóznak minden kezelésben.



36. ábra Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag ± SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.4.2. Szabadföldi körülmények között nevelt *Satureja hortensis* oldható cukor komponenseinek koncentráció változása

6.4.2.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A szabadföldön végzett tesztelések során is a fentebb jelzett három fő cukorkomponens jelenlétét tudtuk igazolni. Arányaik a kísérlet során változtak.

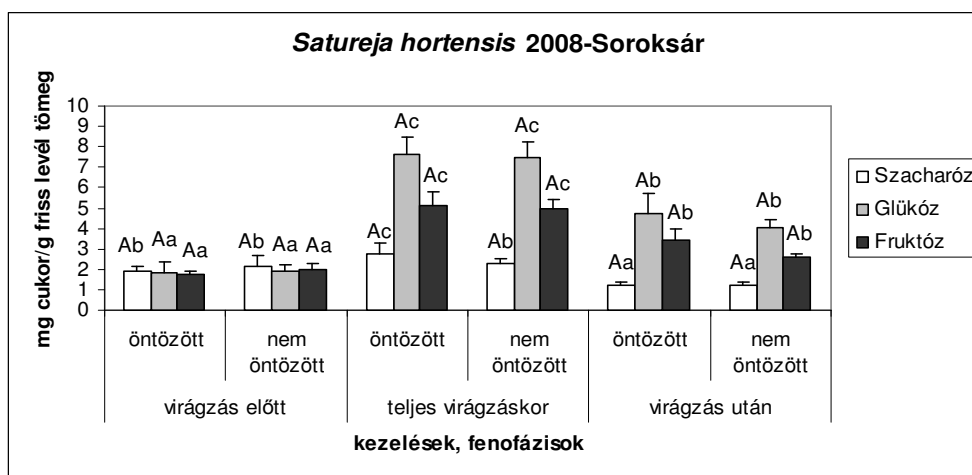
A szacharóz koncentrációja az egyedfejlődés első időszakában volt magasabb, majd a virágzás végére szignifikánsan lecsökkent.

A glükóz felhalmozódás mértékére az egyes fejlődési stádiumok szintén erősen hatottak. A kezdeti értékekhez képest maximumát teljes virágzás idején éri el, majd elvirágzás után ismét csökken, de még mindig szignifikánsan meghaladja a kiindulási értéket.

A fruktóz lényegében a glükózzal megegyező tendenciát követ, de a fruktóz tartalom mindig elmarad a glükóz felhalmozódás értékeitől (37. ábra).

Az eltérő vízellátást jelentő kezeléseknek nem volt statisztikailag igazolható hatása egyik komponens akkumulációjára sem.

A fejlődés során detektált változások együtt jártak a három komponens arányának változásával is. Mivel a monoszacharidok felhalmozódása a virágzáskor és azt követően erőteljesebb volt, mint a szacharózé, a kezdeti, közel azonos arányt mutató mintákhoz képest a virágzás végén szedett mintákban a glükóz mintegy 3-4-szerese, a fruktóz pedig több, mint 2-szerese a szacharóz tartalomnak.



37. ábra Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag ± SD). A nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.4.2.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A 2009-es szabadföldi kísérletben az eddig ismertett vizsgálatokhoz képest erős kölcsönhatást figyeltünk meg a fenofázis és az öntözéses kezelés között.

A fenológiai fázisok során a komponensek változása az öntözött illetve nem öntözött parcellákon lényegesen eltérően alakult.

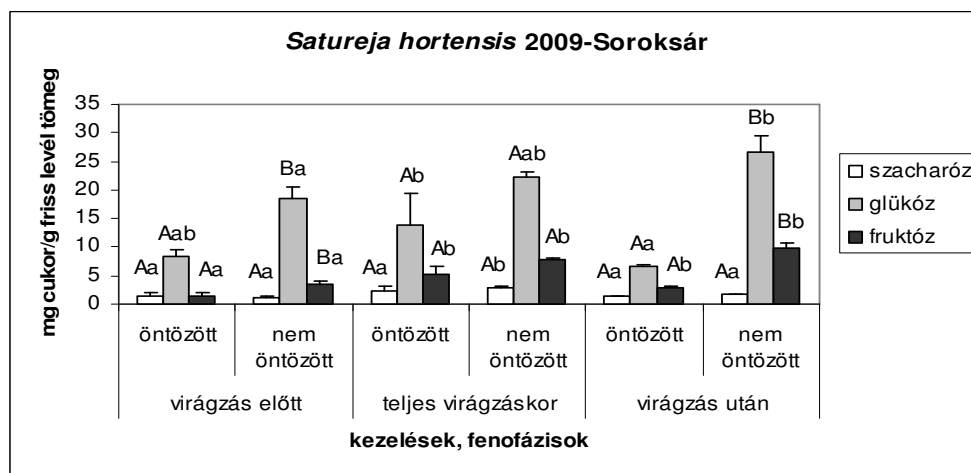
Az egyedfejlődés során a szacharóz aránya változott legkevésbé, csupán az öntözetlen parcellákon, virágzáskor szedett mintákban volt szignifikánsan magasabb, mint a többi esetben.

A glükóz komponens felhalmozódási szintje a vegetációs idő során növekedett. Azonban míg az öntözött parcellákon virágzáskor, a nem öntözöttek esetében az elvirágzás után tapasztaltunk maximumot.

A fruktóz komponens a glükózhoz igen hasonlóan viselkedett, a legmagasabb szintet az öntözött parcellákon virágzáskor, a nem öntözöttek esetében az elvirágzás után mutatta (38. ábra).

A vízellátás hatása csak a monoszacharid komponensekre volt igazolható, ezek viszont azonosan reagáltak az öntözésre illetve annak elmaradására. A glükóz és a fruktóz tartalom vonatkozásában is azt tapasztaltuk, hogy az öntözésben nem részesült parcellákon emelkedett meg az értékük.

A három komponens egymáshoz viszonyított aránya a felhalmozódási szintjük eltérő dinamikája, reakciója miatt folyamatosan változik, de minden esetben a glükóz túlsúlya (2-20-szoros) jellemző a másik két komponenshez képest.



38. ábra Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag ± SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik p < 0,05 esetén.

6.4.3. *Satureja hortensis* oldható cukorkomponenseinek koncentráció változása

A borsfű fő cukor komponensei a glükóz, fruktóz és kisebb arányban a szacharóz. A fenofázis hatása az oldható cukortartalomra évenként és vizsgálati helyszínenként változott, de általában elmondható, hogy a vegetációs idő vége felé megemelkedett.

A vízellátás csak egyes esetekben volt hatással a szénhidrátok mennyiségi változására.

Ekkor az erősebb vízmegvonásban részesedett növényekben voltak detektálhatóan magasabb értékek.

Adataink szerint a monoszacharidok érzékenyebben reagáltak a kezelésekre, mint a szacharóz.

6.4.4. Fitotronban nevelt *Ocimum basilicum* oldható cukor komponenseinek koncentráció változása

6.4.4.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A bazsalikom mintákban a glükóz, a fruktóz, illetve ezeknél lényegesen alacsonyabb értékben a szacharóz komponenseket detektáltuk.

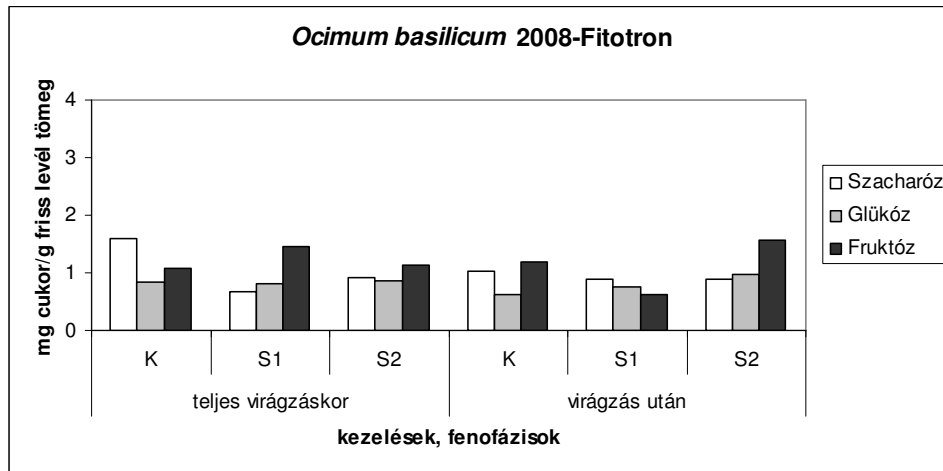
Az első évi fitotronos kísérletekben a szacharóz a glükózhoz hasonló nagyságrendben volt jelen minden növénycsoportban. Az enyhébb vízmegvonásnak kitett növények szacharóz tartalma virágzás után emelkedett, míg az erősebb stressz hatására virágzást követően nem változott számottevő mértékben, a kontroll növényekben pedig kis mértékben csökkent.

A glükóz tartalom a fejlődés folyamán alig változott, 0,780 és 0,849 mg/g átlagosan.

Ugyancsak csekély a fruktóz változása, csupán az S1 kezelés növényeiben csökkent virágzás után (39. ábra).

A vízellátás egyik komponens változására sem volt jelentős hatással.

A fent leírt reakcióból adódóan azt is megállapíthatjuk, hogy a három detektált komponens aránya sem változott számottevő mértékben és egyértelmű tendenciaszerűen.



39. ábra Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD).

6.4.4.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

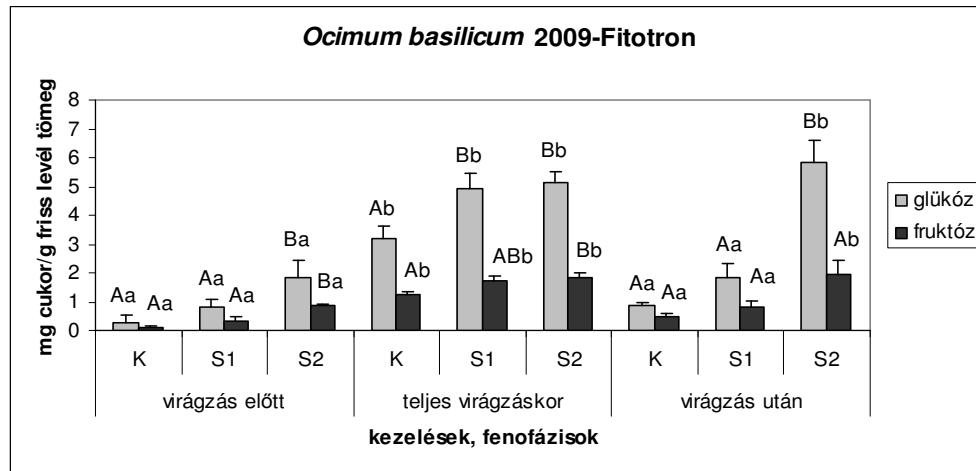
A következő évben a kondicionált körülmények között végzett kísérletben lényegesen eltérő eredményeket kaptunk. Ekkor szacharózt egyáltalán nem tudtunk a mintákban kimutatni, a glükóz illetve a fruktóz nagyságrendje pedig jelentősen meghaladta az első évi értékeket.

A glükóz mennyiségi változására mind a kezelések, mind a fenofázisok szignifikáns hatással voltak, egymással kölcsönhatásban. A glükóz szintje virágzáskor erőteljesen megemelkedett, majd ezt követően ismét a kezdetivel szignifikánsan azonos szintre csökkent, kivéve az S2 kezelést, ahol a magas szint a virágzás végére is megmaradt.

A fruktóz eredmények lényegében ugyanezt a tendenciát tükrözik, virágzáskori maximummal (40. ábra).

A vízellátás hatása a glükóz szintet jelentősen befolyásolta, az S2, erősebb szárazságstressznek kitett növényekben a fejlődés folyamán végig, míg az S1 növényekben a teljes virágzáskor volt szignifikánsan magasabb, mint a kontroll.

A komponensek aránya a teljes virágzáskor a glükóz javára nőtt meg erősebben.



40. ábra Glükóz, fruktóz koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.4.5. Szabadföldi körülmények között nevelt *Ocimum basilicum* oldható cukor komponenseinek koncentráció változása

6.4.5.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A szabadföldi kísérlet első évében a bazsalikomban is mindhárom komponenst ki tudtuk mutatni.

Mennyiségük a fenofázisok során jelentősen változott.

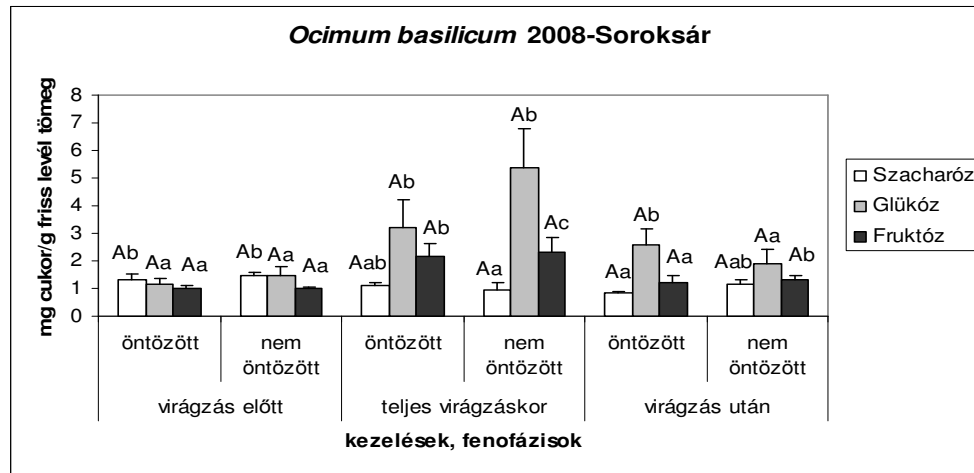
A szacharóz a virágzás előtt, az első mintavételi időpontban mutatott maximumot, majd szignifikáns mértékben csökkent.

A glükóz tartalom virágzáskor szignifikáns mértékben megemelkedett, virágzás után pedig ismét csökkenést regisztráltunk, de ez csak az öntözetlen kezelésben volt statisztikailag igazolt.

A fruktóz mennyisége szintén a virágzáskor mutatott szignifikáns maximumot, majd utána ismét jelentősen alacsonyabb értékeket (41. ábra).

Bár mindhárom komponens felhalmozódási szintje jól mérhető fluktuációt mutatott a kezelések között is, az adatok eltérése statisztikailag nem volt bizonyítható, azaz a vízellátás eltérései a szacharóz, a glükóz és a fruktóz szintjét a bazsalikomban nem befolyásolták.

A komponensek egymáshoz viszonyított arányát tekintve különösen teljes virágzáskor nő meg a glükóz aránya a többihez képest.



41. ábra Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

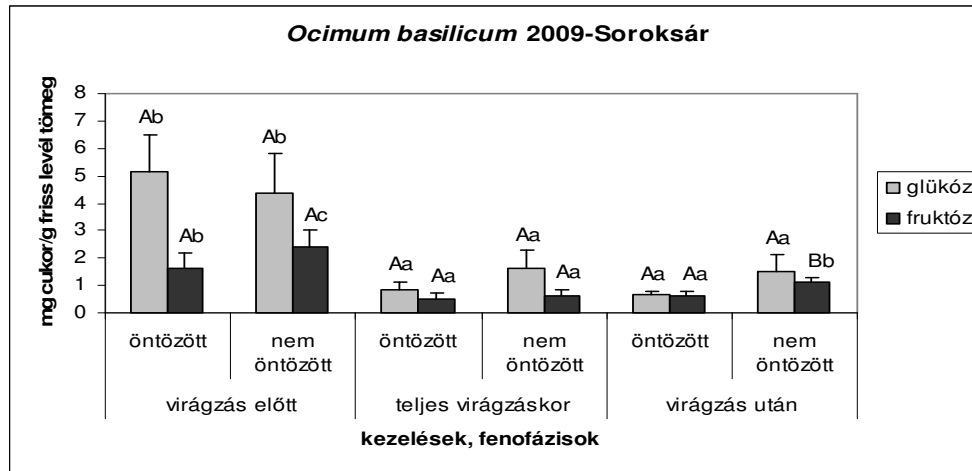
6.4.5.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A következő évi szabadföldi kísérletben a szacharóz nem volt detektálható mennyiségben jelen a növényekben, hasonlóan az ugyanez évi fitotronos kísérlethez.

A glükóz és a fruktóz egymáshoz hasonlóan változik az egyedfejlődés során. Mindkét monoszacharid komponens a virágzás előtti fázisban jelent meg maximális értékben, majd ezt követően koncentrációjuk szignifikánsan lecsökken (42. ábra).

A vízellátást jelentő öntözéses kezelés következtében a legtöbb növénycsoport és parcella között nem alakult ki szignifikáns különbség, csak a virágzás végén mért fruktóztartalom emelkedett meg számottevően az öntözetlen növények mintáiban.

A glükóz és a fruktóz egymáshoz viszonyított aránya a korábbiakhoz hasonlóan abban a fenofázisban emelkedett meg jelentősen a glükóz javára, amikor mindkettőnek a legmagasabb a szintje, azaz itt a virágzás előtt, a vegetációs idő kezdetén.



42. ábra Glükóz, fruktóz koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.4.6. Az *Ocimum basilicum* oldható cukorkomponenseinek koncentráció változása

Az oldható cukorvegyületek közül minden mérésünk során a glükóz volt a legnagyobb százalékban jelen a bazsalikom növényekben. Az egyedfejlődés során a cukrok felhalmozódási mértéke nem egyértelmű, több esetben a vegetációs idő közepén, virágzáskor emelkedett meg a szénhidrát tartalom.

A vízellátás kevésbé befolyásolta a cukor koncentrációt, csak a 2009 évi fitotronos kísérletben hatott rá. Ekkor a rosszabb vízellátásban részesült növényekben magasabbak voltak a glükóz és a fruktóz értékek, míg a szacharóz nem volt jelen kimutatható mennyiségben.

6.4.7. A két faj oldható cukor tartalmának összehasonlítása

A kísérleti eredményeink szerint a bazsalikom oldható cukortartalma a borsfűhöz képest minden kísérletben alacsonyabb. A komponens spektrum azonban ahhoz hasonló, mindig detektáltuk a glükózt és a fruktózt, míg a szacharóz ezekhez képest többnyire alacsonyabb arányú, egyes mérésekben egyáltalán nem volt kimutatható.

Borsfűben 3,041 és 37,897 mg/g között alakult az összes cukor tartalom, bazsalikomban 0,373 és 8,619 mg/g között.

Hasonló, hogy minkét fajban a komponensek közül, a glükóz reagált a legérzékenyebben a kezelésekre.

A fenofázis hatásában eltérés figyelhető meg: borsfű esetében a vegetációs idő előrehaladtával az értékek növekedtek, bazsalikomban azonban kevésbé volt egyértelmű ez a tendencia. Csupán egyszer, a fejlődés elején tapasztaltunk magasabb cukor tartalmat.

A vízellátás hatása hasonló volt a két vizsgált növény fajra: egyiknél sem vonható le egyértelmű következtetés. Néhány esetben, amikor eltérést tapasztaltunk, mindig a rosszabb vízellátású növényekben volt magasabb a cukor koncentráció.

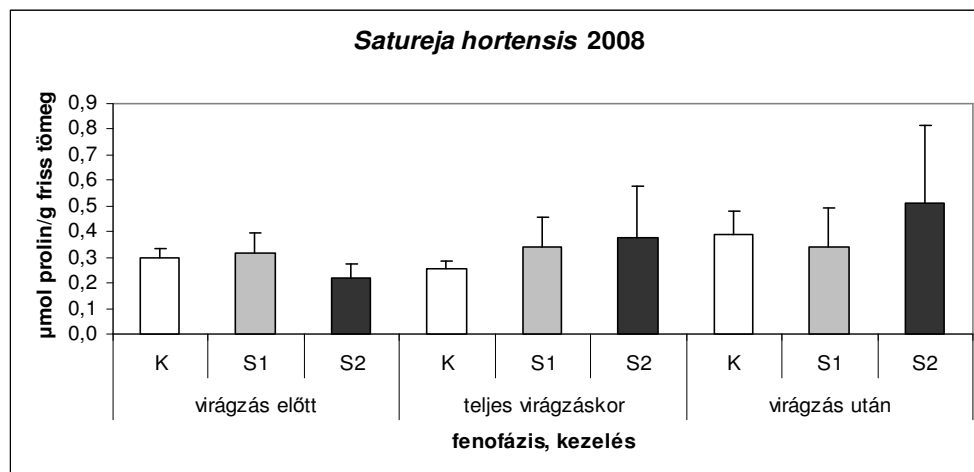
6.5. A prolintartalom változása

6.4.3. Fitotronban nevelt *Satureja hortensis* prolin tartalma

6.5.1.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A borsfű hajtásaiban mérhető prolintartalom az egyedfejlődés során enyhén növekvő tendenciát mutatott. Feltűnő a kezelés és a fenofázis kölcsönhatása, hiszen e növekedés legmarkánsabb a vízzel legkevésbé jól ellátott növények esetében.

A fejlődés kezdetén a stresszelt növények kevesebb prolint tartalmaztak, de a stresszhatás feltehető akkumulálódásával a különbség a kontroll és a kezelt csoport között megnőtt. Az eltérés azonban csak az S2 kezelésben jelentős és egyértelmű (43. ábra).



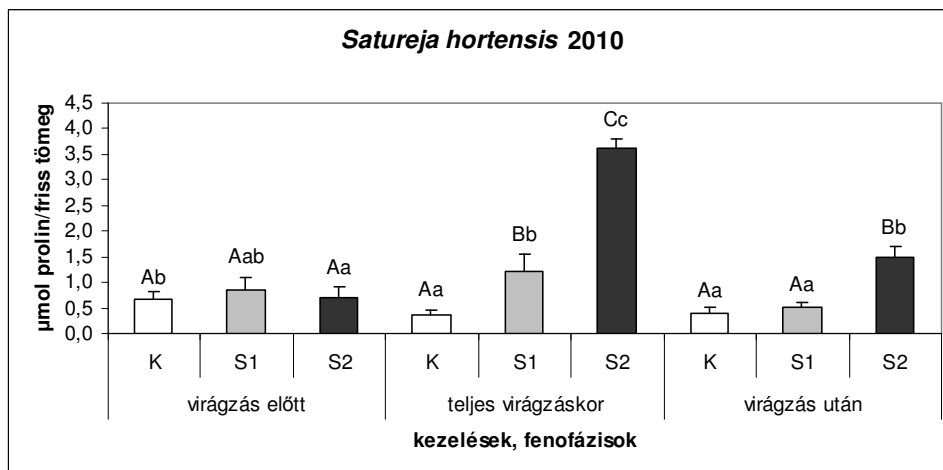
43. ábra A prolintartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag ± SD).

6.5.1.2. A 2010-es év vizsgálati eredményei

A szárazságstressz hatásai a következő évi kísérletben a borsfűre még markánsabban jelentkeztek. Erős kölcsönhatás tapasztalható a vízellátási kezelés és a fejlődés következtében megnyilvánuló változások között.

A fenológiai fázisok közül a teljes virágzás fázisában tapasztaltuk a maximális prolin felhalmozódást. Mind az S1, mind az S2 kezelés hatására szignifikáns mértékben erősödött a prolin akkumuláció teljes virágzáskor. Ugyanakkor érdekes módon a kontroll növényekben csökkenés figyelhető meg a növény korának előrehaladtával. A virágzás után a prolintartalom ismét csökkent, a csökkenés azonban az S2 kezelést kapott növények mintáiban nem esett vissza a kezdeti szintre (44. ábra).

A vízellátás tehát jelentős hatással volt a borsfű prolin felhalmozódására. A különbség a fejlődés kezdetén még nem jelentkezett, de néhány hét után egyértelműen kimutatható – mindhárom kezelés közt szignifikáns eltéréssel- a teljes virágzáskor.



44. ábra A prolintartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2010-ben (átlag ± SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.4.4. A *Satureja hortensis* prolin tartalmának változása

Az egyedfejlődés során virágzáskor mintegy másfélszeresére növekedett a prolin akkumuláció mindkét kísérletben. Ezután egyik esetben – adaptációra utaló- visszaesést

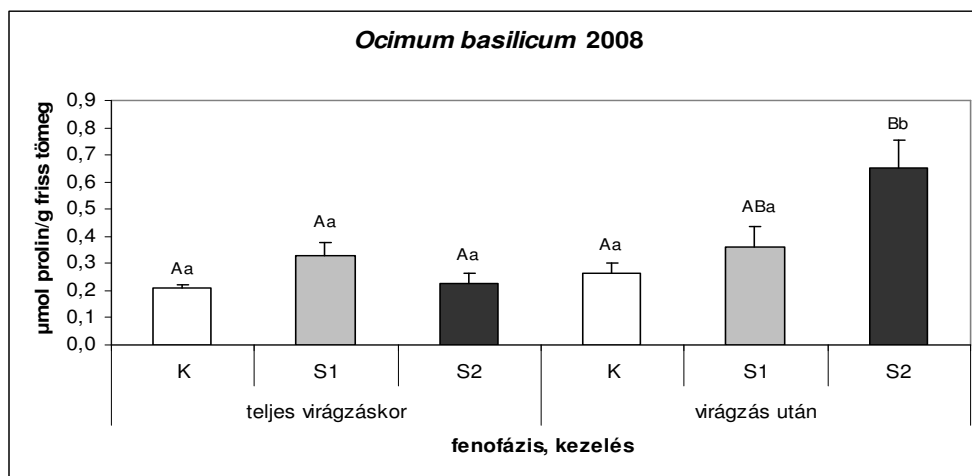
tapasztaltunk, másik esetben az utolsó mintavételezéskor ez még nem volt tapasztalható. A vízellátás hatása leginkább ezekben a későbbi fenológiai fázisokban fejeződött ki, ekkor a legerősebb stressz hatásnak kitett növényekben volt a legmagasabb a prolin szint.

6.5.3. Fitotronban nevelt *Ocimum basilicum* prolin tartalma

6.5.3.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

A két mintázott fejlődési fázis közül a virágzáskor mért értékek enyhén alacsonyabbak voltak, mint az elvirágzás után tapasztaltak. A különbség elsősorban a legerősebb stressznek kitett növénycsoportban (S2) kiemelkedő.

A vízellátást jelentő kezelések között csak a vegetációs idő vége felé, a virágzás után regisztráltunk szignifikáns eltérést. A borsfűhöz hasonlóan, az alacsonyabb nedvességtartalmú talajban fejlődött növények arányosan több prolint halmoztak fel, legtöbbet az S2 kezelés növényei (45. ábra).



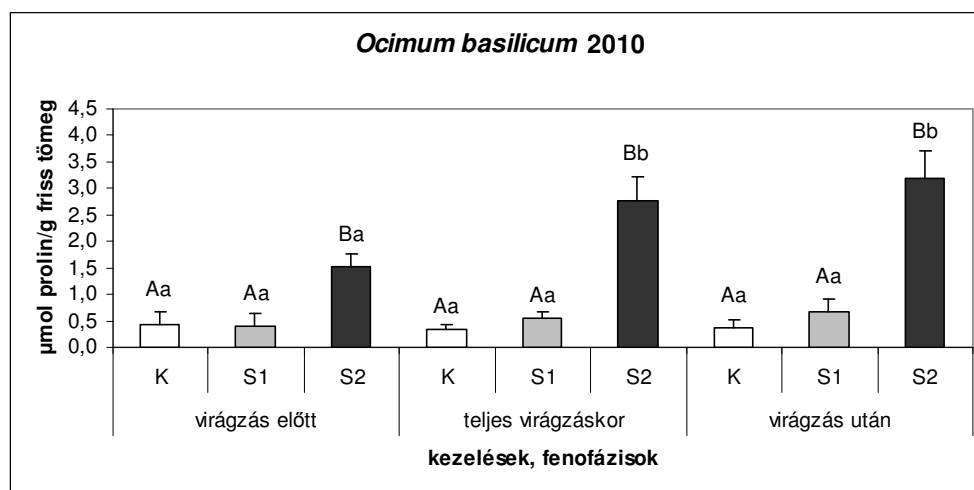
45. ábra A prolintartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag ± SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.5.3.2. A 2010-es év vizsgálati eredményei

A második kísérletben a prolin értékek a bazsalikomban igen jelentős kölcsönhatást tükröztek a fenofázis és a vízellátás kezelések között.

Az egyedfejlődés hatása csak a legkevesebb vizet kapott növényekben volt kimutatható. A tanulmányozott egyedfejlődési szakaszokban a prolin felhalmozódási szintje folyamatosan nőtt, de a különbség csak a vegetatív fázis és a későbbiek között szignifikáns.

A stresszkezelések közül az S2 növénycsoport prolin tartalma mindhárom fenofázisban szignifikáns mértékben eltért a kontroll és az S1 kezelt növényekétől, azoknál magasabb volt (46. ábra). Ez érdekes módon már a legelső mintavételnél, virágzás előtt megnyilvánult.



46. ábra A prolintartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2010-ben (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK. Az oszlopok fölött található nagybetűk a kezelések, a kisbetűk a fenofázisok közötti szignifikáns különbségeket jelzik $p < 0,05$ esetén.

6.5.4. Az *Ocimum basilicum* prolin tartalmának változása

Az egyedfejlődés során folyamatosan növekedett a prolin akkumuláció. Legmagasabb értéket virágzás után mértük. A vízellátás hatása is e későbbi fenofázisokban fejeződik ki leginkább, ekkor az S2 kezelt növényekben volt a legmagasabb a prolin szint.

6.5.5. A két faj prolin tartalmának összehasonlítása

A prolin felhalmozódás nagyságrendjében nem tapasztaltunk eltéréseket a két faj között.

A kapott értékek hasonló nagyságúak voltak a két fajban. A két szélsőérték borsfűben 0,220 és 3,619 μmol volt, míg bazsalikomban 0,211 és 3,206 μmol volt.

A fenofázis hatása hasonlóan jelentkezett mindkét fajban. A virágzásnál és azt követően megnőtt az akkumulációs szint. Ennek mértéke azonban a vízellátási kezelésektől függő,

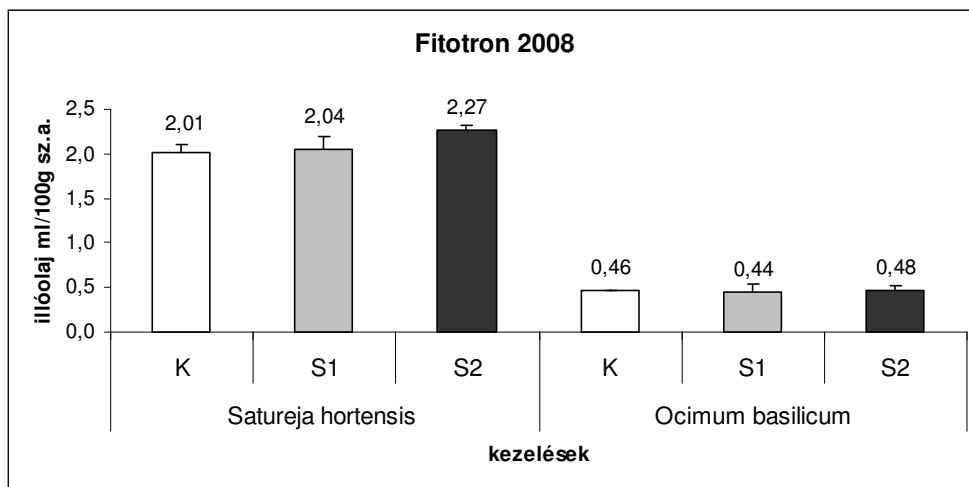
ami a két tényező kölcsönhatását jelzi. A vízellátás hatása hasonló minkét tesztfajban. A nagyobb szárazságnak kitett növényekben emelkedett meg a prolin szint.

6.6. Az illóolaj tartalom változása

6.6.1. Fitotronban nevelt *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* illóolaj tartalma

6.6.1.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

Az első évben a kontrollált feltételrendszert biztosító fitotronos kísérletben a borsfű illóolajtartalmát a vízellátás befolyásolta: az S2 kezelt borsfű növényekben mértük a legmagasabb illóolajtartalmat, míg a másik két kezelés nem tér el lényegesen egymástól. Bazsalikomban az illóolaj felhalmozódási szintje a fajra jellemzően alacsonyabb. A kezelések csak igen kis mértékű változást okoztak, bár az átlag érték itt is az S2 kezelés esetén a legnagyobb (47. ábra).

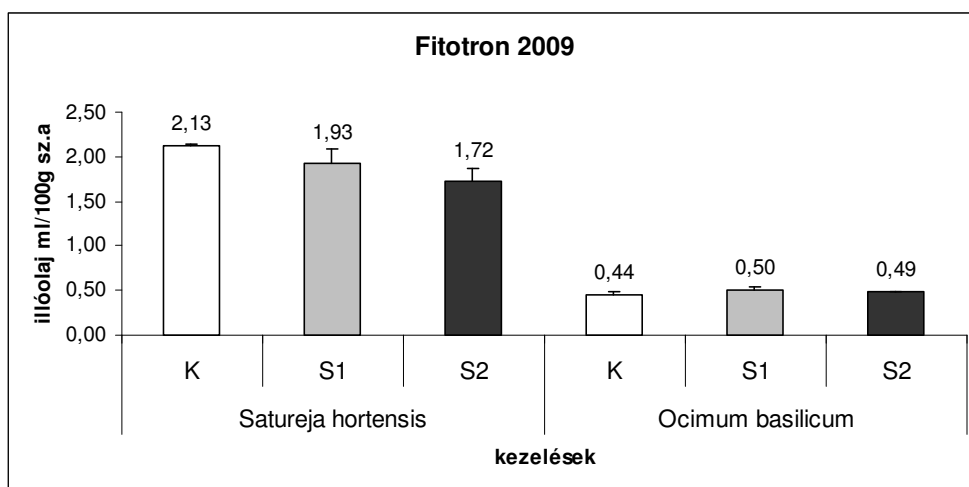


47. ábra Illóolaj tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* növényekben, 2008-ban (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK.

6.6.1.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

Míg az előző évben a borsfűben a stressz kezelés hatására emelkedést tapasztaltunk, ebben az évben ellenkezőleg alakult az illóolaj felhalmozódás, a kontroll növényekben volt a legmagasabb, és legalacsonyabb mennyiséget az S2 növényekben mértünk.

Bazsalikomban a kontroll csoport adta a legalacsonyabb felhalmozódási szintet, a két vízmegvonásos kezelés között viszont nincs lényeges eltérés (48. ábra).



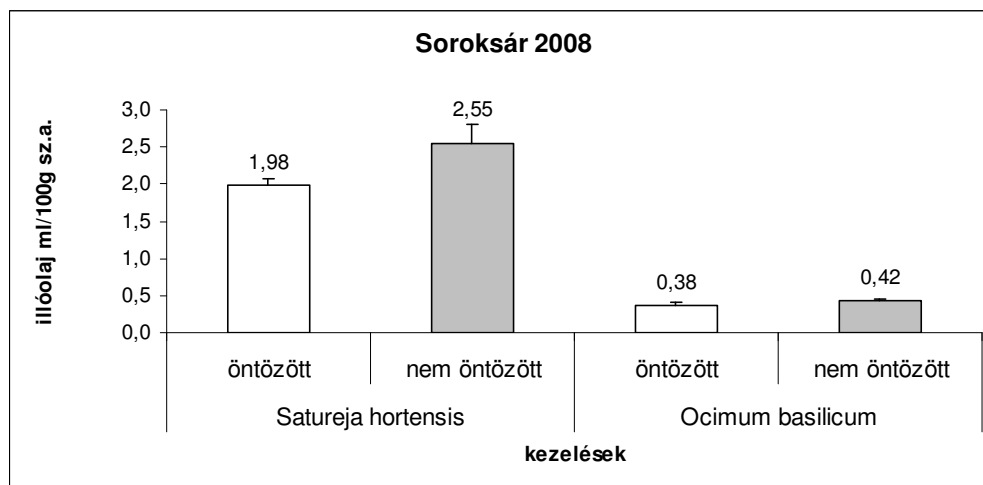
48. ábra Illóolaj tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* növényekben, 2009-ben (átlag \pm SD). Jelölések: K: 70%, S1: 50%, S2: 30% TVK.

6.6.2. Szabadföldi körülmények között nevelt *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* illóolaj tartalma

6.6.2.1. A 2008-as év vizsgálati eredményei

Szabadföldi körülmények között az öntözés nélkül nevelt borsfű növények illóolaj tartalma lényegesen meghaladta az öntözött növényekét.

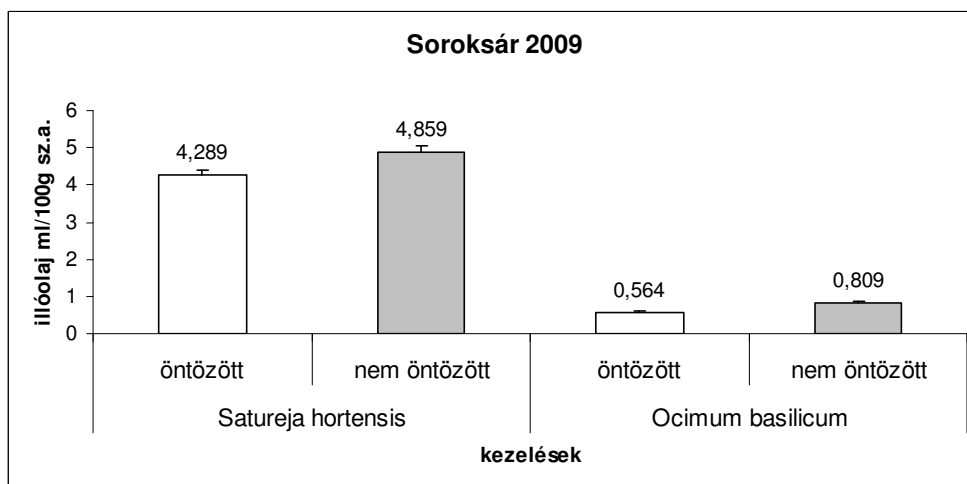
Bazsalikom esetében hasonló eredményeket kaptunk: kisebb mértékben, de itt is magasabb volt az illóolaj felhalmozódás a nem öntözött növényekben, mint az öntözött parcellákon (49. ábra).



49. ábra Illóolaj tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntöztelen *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* növényekben, 2008-ban (átlag \pm SD).

6.6.2.2. A 2009-es év vizsgálati eredményei

A következő évi szabadföldi kisparcellás kísérletben az eredmények a 2008-as adatokhoz hasonlóan alakultak. Mind a borsfű, mind a bazsalikom esetében a nem öntözött növényekben volt magasabb az illóolaj felhalmozódás mértéke az öntözött növényekhez képest (50. ábra).



50. ábra Illóolaj tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntöztelen *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* növényekben, 2009-ben (átlag \pm SD).

6.6.3. A *Satureja hortensis* illóolaj tartalmának változása

Az eredmények azt mutatják, egy kísérletet kivéve (2009, fitotron), hogy az illóolaj tartalom a szárazabb körülmények között magasabb felhalmozódási szintet ért el, mint magasabb talajvíz tartalom mellett.

6.6.4. Az *Ocimum basilicum* illóolaj tartalmának változása

2008-as év fitotronban nevelt növények illóolaj eredményeitől eltekintve azt tapasztaltuk, hogy a szárazabb talajban a növények magasabb illóolaj tartalommal rendelkeztek, mint az egyenletes vízellátást biztosító kontroll körülmények között.

6.6.5. A két faj illóolaj tartalmának összehasonlítása

Az illóolaj tartalom szárazanyagra vonatkoztatott értéke a fajra jellemző, ismert eltérést mutatták: a borsfűben 1,72 és 4,86 ml között, a vizsgált bazsalikom taxonban pedig 0,38 és 0,81 ml között ingadozott.

A vízellátás hatása hasonló volt a két növény fajban. A gyengébb vízellátás mellett az illóolaj felhalmozódási szintje magasabb volt. A borsfűnél az eltérések azonban jelentősebbek voltak, akár a 28%-ot is elérték.

6.7. A relatív víztartalom változása

A szakirodalmi adatokkal megegyezően az általunk vizsgált két növényfajban is csökkent az RWC a fokozódó vízhiány hatására (Sangwan et al., 1994; Razmjoo et al., 2008). Fitotronban nevelt borsfű relatív víztartalma kontroll körülmények között 93 % volt, a bazsalikomban 82 %. Mindkét vízmegvonást célzó alkalmazott kezelésünk erőteljes hatással volt az RWC változására. Szabadföldi körülmények között a nem öntözött borsfű esetében tapasztaltunk nagy mértékű RWC csökkenést, bazsalikom esetében csupán 1,5 % különbséget mértünk.

6.8. Új tudományos eredmények

1. A SOD aktivitás értékek hasonlóan alakultak a két fajban, míg az MDA tartalom eltérő nagyságrendben volt jelen, a borsfűben másfélszer magasabb értékeket mértünk, mint a bazsalikomban.

2. A prolin nagyságrendileg hasonló koncentrációban halmozódik fel a két fajban. Az oldható cukorkomponensek azonban a bazsalikomban jóval alacsonyabb nagyságrendben - esetenként 1/2 és 1/3 részben - voltak jelen, mint a borsfű növényekben.

3. A két faj között - eltérő származásuk, és eltérő vízigényük ellenére - összességében a vártnál kevesebb különbség tapasztalható. A vizsgált paraméterek eredményeiből úgy tűnik, hogy a borsfű kissé érzékenyebben reagált a vízellátás különbségeire.

4. A borsfű növény esetében a vízellátás befolyásolta az oxidatív stressz következtében megemelkedő SOD aktivitás változást. Szárazabb körülmények hatására az enzim aktivitás fitotronban 2,3-szer, szabadföldi körülmények között nevelt borsfűnél 1,3-szer magasabb volt, mint a kiegyenlített vízellátásban részesült kontroll növények esetében.

5. Az eltérő vízellátási körülmények a bazsalikomban az oxidatív stresszel összefüggő változások közül a SOD aktivitást módosíthatják. Alacsonyabb talaj vízkapacitás esetén fitotronban közel kétszeresére, szabadföldön 1,2-szeresére emelkedett az enzim aktivitása a kontroll növényekben mérthez képest.

6. A borsfű növényben a vízellátás mértéke az általunk vizsgált ozmoprotektáns jellegű molekulák felhalmozódására hatással van. Az oldható cukorkomponensek mennyiségére a fitotronban és szabadföldön a második évben hatott a csökkenő talaj vízkapacitás. A prolin szint markánsan (a második évben közel négyszeresére) emelkedett a legszárazabb körülmények között (30% TVK-on) nevelt növényekben a kontrollhoz (70% TVK) képest.

7. A bazsalikomban a vízellátástól függően az ozmoprotektáns molekulák mennyisége – oldható cukorkomponensek, prolin- módosulhat. A talaj alacsonyabb vízkapacitása (30% TVK) esetén, az oldható cukrok mennyisége több, mint háromszorosára, a prolin akkumuláció akár nyolcszorosára is megemelkedhet a kontrollhoz (70% TVK) képest.

8. A borsfű egyedfejlődése során legtöbb esetben szignifikánsan változik az MDA, SOD, cukor és prolintartalom. Ezek közül a fitotronban nevelt borsfű esetében teljes virágzás idején a SOD aktivitás és a prolintartalom volt a legmagasabb. Ez utóbbi több, mint kétszerese a virágzás előtt mérthez képest. Virágzás után az MDA tartalom közel kétszeresére emelkedett a virágzás előtt tapasztaltnál képest. Szabadföldi körülmények között nevelt borsfűben teljes virágzás idején az MDA tartalom, virágzást követően a SOD és a cukor tartalom mutatott maximális értékeket.

9. A bazsalikom egyedfejlődését jellemző fenofázisokhoz kapcsolhatóan legtöbb esetben bizonyíthatóan változik az MDA, SOD, cukor és prolintartalom. Ezen stressz marker molekulák közül a fitotronban nevelt bazsalikomban teljes virágzás idején az MDA, SOD és a cukormolekulák, virágzás után a prolin mutatta a maximális értékeket. A cukor közel négyszeresére, a prolin pedig kétszeresére emelkedett a kontroll értékekhez képest. Szabadföldi körülmények között nevelt bazsalikomban virágzáskor érte el maximumát az MDA, valamint a cukor komponensek koncentrációja. A SOD aktivitás virágzás után emelkedett meg legintenzívebben.

10. A két faj szárazanyagra vonatkoztatott illóolajtartalma a vízellátás következtében módosulhat, a gyengébb talaj vízellátottság hozzájárulhat az illóolaj felhalmozódási szint növekedéséhez, borsfűben akár 28%-kal, bazsalikomban pedig közel 10%-kal emelkedhet a kontrollhoz képest.

7. EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE, KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Kísérleteink során válaszokat kerestünk arra a kérdésre, hogyan reagálnak a különböző vízigényű *Lamiaceae* fajok a hosszú lefutású, enyhe és erősebb vízhiány alkalmazására. Az egyedfejlődést végigkísérő kezeléssel egyben a borsfűnek és a bazsalikomnak a környezeti körülmények által előidézett esetleges akklimatizációs válaszreakciói is felderíthetők voltak. A fitotronban, kontrollált feltételrendszerben zajló kísérleteink során az *in vitro* nevelés optimalizálására is sor került, beállítva a két teszt faj számára leginkább megfelelő talajösszetétel, hőmérséklet, páratartalom és fényintenzitás értékeket. A szabadföldi körülmények közötti vizsgálatok a gyakorlati orientációt hivatottak biztosítani, a növények *in vivo* feltételek közötti, „természetes” viselkedésére alapozva.

A három év során fitotronban és szabadföldön végzett vizsgálataink alapján az alábbi összefoglaló következtetéseket vonhatjuk le.

A teszt fajok hajtásaiban a **malondialdehid (MDA)** tartalom a növény egyedfejlődése során növekedik, legmagasabb értéket a legintenzívebb anyagcsere fázisban, teljes virágzás idején éri el. Az adatokból úgy tűnik, hogy a vízellátásnak a reprodukzív időszakban fontos szerepe van a membrán integritás megőrzésében. Hasonló eredményt kaptak Bai és munkatársai (2006) kukorica vizsgálata során. Ugyanakkor a vízmegvonást célzó kezeléseknél a legtöbb esetben se a borsfű, sem a bazsalikom egyedekben nem volt negatív hatása a lipid-peroxidációra, különösen az enyhe vízhiány (50% TVK) esetén. Feltételezhető, hogy a vízmegvonás ilyen mértéke még nem jelent valós stresszt a növényeknek. A további eredmények ismerete (pl. SOD adatok) alapján azonban inkább az feltételezhető, hogy a védekező mechanizmusok – pl. az antioxidáns rendszer-hatékonyságának következtében nem került sor nagyobb mértékű membrán károsodásra. Ennek csupán a néhány esetben, a kontroll mintákban detektált magasabb MDA értékek mondanak ellent, ami azonban véleményünk szerint a fenofázissal való kölcsönhatás eredménye is lehet.

Az antioxidáns enzimek aktiválódása fontos szerepet játszhat abban, hogy a lipidperoxidáció nem emelkedik még az enyhébb stressz hatására. Hasonló jelenséget tapasztaltak például kalciummal kezelt, szárazságnak kitett édesburgonya fajták esetében is (Kuol, 2004).

A védekezés egy másik mechanizmusa lehet a szárazság következtében bekövetkező membrán szerkezet átalakulás, a felépítésében résztvevő zsírsavak összetételének megváltozása is. Mivel peroxidációra elsősorban a telítetlen zsírsavak hajlamosak, ezek

mennyiségének csökkenésével a lipidperoxidáció mértéke is csökkenhet. Ezt tapasztalták szárazságstressznek kitett repce esetében Dakhma és munkatársai (1995) is. Megfigyelték, hogy vízhiány hatására csökkent az α -linolénsav és linolsav mennyisége.

Az alkalmazott kísérleti körülmények között tehát a lipid peroxidáció mértékére a fenofázisnak erőteljesebb hatását detektáltuk, mint az alkalmazott vízmegvonást célzó kezeléseinknek. Ezzel egyidejűleg azonban azt is megállapítottuk, hogy bizonyos esetekben a fenofázis hatása nem nyilvánult meg szignifikánsan. Ezért lehetségesnek tartjuk, hogy egyéb tényezők, úgymint időjárás, tápanyag tartalom, talajösszetétel szintén erőteljes hatást gyakorolnak a lipidperoxidáció mértékére. Hosszabb ideig (56 nap) magas hőmérsékletnek kitett *Agrostis palustris* Huds. gyökerében és levelében is megemelkedett az MDA szint (Liu és Huang, 2000).

A bazsalikom és a borsfű reakciója között elsősorban az értékek nagyságában tapasztaltunk különbséget, bár ez sem nagyságrendi léptékű eltérés. Az erős fenofázis függés mindkét tesztfajunk esetében megmutatkozott, míg a szárazságstressz vonatkozásában tapasztalható némi eltérés közöttük. A vízellátás hatását tekintve a borsfű esetenként érzékenyebben reagált a szárazabb talajra, de ez az adatsorainkkal csak tendencia jelleggel bizonyítható.

Ismert, hogy a vízhiány mind a szárazságtűrő, mind a szárazság toleráns fajokban megemeli a reaktív oxiénformák mennyiségét (Cia et al., 2012), aminek következtében aktiválódik az enzimatis és nem enzimatis antioxidáns rendszer. Ennek a **szuperoxid-dizmutáz (SOD)** antioxidáns enzim egyik általános, fontos eleme. A hidrogén-peroxid termelő SOD enzim aktivitása mindkét tesztfajban teljes virágzáskor emelkedett meg jelentősen, és a magasabb értékek többnyire elvirágzáskor is megmaradnak. A bazsalikom esetében a SOD aktivitás fenofázis függése kevésbé volt bizonyítható, mint a borsfűben, így ez fajra jellemző sajátosságnak tűnik. Az egyedfejlődéssel összefüggő SOD aktivitás változás ugyanakkor ismert más fajokban is: *Momordica charantia* növény esetében például azt tapasztalták, hogy UV-B és víz stressz következtében a legmagasabb SOD aktivitás a teljes virágzás idején volt mérhető (Agarwal, 2007).

A stressz indukált antioxidáns aktivitás, így a SOD aktivitás függ a stressz kezelés mértékétől, időtartamától, fajtól és a növény életkorától (Pan et al., 2006). Hosszabb ideig tartó és erősebb stressz hatására azonban csökkenhet az antioxidáns enzim aktivitás, mert valószínűleg az apoptotikus folyamatok kerülnek előtérbe. Kontrollált körülmények között, fitotronban mi is azt tapasztaltuk, hogy virágzást követően csökkent az enzim aktivitás a stressz kezelt növényekben.

Hasonló eredményt kapott Jiang és Huang (2001) *Festuca* és *Poa* fajok esetében, melyeknél szárazság és hő stresszt alkalmaztak. Megállapították, hogy a tartós szárazság visszaveti az antioxidáns aktivitást és lipidperoxidációt indukál.

A SOD izoformák együttes aktivitása méréseink szerint vízhiány következtében fokozódik. Az enyhébb (50% TVK) illetve erősebb (30% TVK) szárazságban nevelt borsfű és bazsalikom növények leveleiben minden kísérletünkben mind egymáshoz mind a kontrollhoz viszonyítva szignifikánsan eltérő enzim aktivitási szinteket mértünk. Az alacsonyabb TVK megnövekedett aktivitást generált.

Oxidatív stressznek kitett *Solanum curtilobum* levelekben a totál SOD és a Fe-SOD aktivitás 350%-kal megemelkedett (Martinez et al., 2001). Érdeemes lenne megvizsgálni, hogy a fokozódó vízhiány következtében mely SOD izoformák milyen arányban, mely növényi szövetekben aktiválódnak az egyes fűszernövény fajokban.

Az, hogy a két teszt faj lényegében hasonló módon reagált a SOD aktivitás tekintetében a vízmegvonási kezeléseinkre, némiképp eltér a várakozástól. A borsfű esetében ugyanis a tolerancia ismeretében jelentősebb változás volt feltételezhető, mint a szárazságérzékeny bazsalikomban. Eredményeink azonban arra utalnak, hogy az antioxidáns enzim aktivitás csökkenése, illetve emelkedése önmagában még nem határozza meg és nem jelzi egyértelműen a növényfaj érzékenységet az adott vízellátási körülményekhez. Ennek háttere az lehet, hogy amellet, hogy az antioxidáns enzimek részt vesznek a ROS eliminálásában és hozzájárulnak a szervezet redox egyensúlyának fenntartásához, egy komplex szabályozórendszer részeként a jelátviteli rendszerhez is kapcsolódnak (Hung et al., 2005).

A növények **össz-fehérje tartalma** kísérleteinkben a fejlődés során növekedett: bizonyos esetekben csak virágzásig, de más körülmények között tovább is. A két faj viselkedése között lényeges eltérést e szempontból sem találtunk. A maximum pont meghatározása és esetleges további összefüggések felderítése további vizsgálatokat, a fehérje frakció részletesebb elemzését igényelné.

A vízellátási kezelések mindkét fajban ellentmondásos eredményeket adtak arra vonatkozóan, hogy az összfehérje alakulását hogyan és mennyire képesek befolyásolni. Előfordul, hogy az erősebb stressz alkalmazásával csökkent a fehérje tartalom. Yazdanpanah (2011) és munkatársai is ezt a tendenciát figyelték meg borsfű vizsgálata során, erősebb szárazságstressz hatására nagyobb mértékű fehérjetartalom csökkenést detektáltak, mint enyhe stressz hatás következtében. Azonban aszkorbinsavas és szalicilsavas indukciós kezelés hatására a fehérjetartalom emelkedett. A stressz és a

fehérjeteralom csökkenését valamint a genotípus szerepét figyelték meg szárazságnak kitett paradicsom esetében. Stressz hatására a szárazságra érzékeny paradicsom fajtákban nagyobb mértékben csökkent a fehérje tartalom, mint a szárazság toleráns fajtákban (Rahman et al., 2004).

A fehérje frakció egyes elemeinek változása különböző irányban befolyásolhatja az összfehérje értékeket. Több szerző azt tapasztalta, hogy szárazság és magas talaj só koncentráció következtében fellépő ozmotikus stressz hatására megemelkedik a stressz-fehérjék szintézise, a többi fehérje szintézise viszont csökken (Chen és Tabaeizadeh, 1992; Kong-ngern et al., 2005).

Bazsalikomban az első vizsgálati évben mintegy ötször magasabb összfehérje-tartalom értékeket mértünk fitotronban, mint a következő évben. Ezen eltérés elemzéséhez különösen érdekes volna a fehérje összetétel elemzése. Elképzelhető ugyanis, hogy a 2008-ban alkalmazott ültetőközeg homok, perlit összetétele –megfigyeléseink szerint- egy további stressz faktor volt a növény számára, így a védőfehérjék akkumulációja ebben a kísérletben erőteljesebb lehetett, mint a következő évben.

A fehérjeszintézis folyamatára nyilvánvalóan egyéb exogén és endogén folyamatok is nagy hatást gyakorolnak. Így a csökkenő fotoszintézis, a módosult lombfelület, illetve a növény öregedése egyaránt hatással lehetnek a fehérje háztartás átalakulására.

Tapasztalataink alapján úgy tűnik, hogy a kísérleteket célirányosan, adott stresszfehérjék akkumulációjára és ennek dinamikájára fókuszálva lenne érdemes elvégezni.

Adatsoraink alapján úgy tűnik, hogy a két fajban az **oldható cukrok** szerepe a szárazságstressz kivédésében kevésbé jelentős, mint az az irodalomban több faj esetében bizonyított (Bartels és Sunkar, 2005).

A vízellátás hatása az oldható cukrok mennyiségi változására kísérleteink körülményei között csekély. A két faj hasonló eredményeket produkált: az alkalmazott kezelések között csak egyes esetekben tapasztalható szignifikáns eltérés, ekkor a rosszabb vízellátású (30% és 50% TVK illetve szabadföldön a nem öntözött) növények cukortartalma megnő.

A szárazságtűrőbbnek ismert borsfű esetében fitotronban mintegy 5,5-ször, szabadföldön 13,5-szer magasabb értékeket mértünk, mint a vízigényesebb bazsalikom leveleiben. Ez mindenképpen arra utal, hogy az oldható cukroknak a borsfűben is szerepe lehet a szárazságtűrésben, de ez valószínűleg csak kiegészítő mechanizmus és csak meghatározott feltételrendszerben indukálódik. Saeedipour és Moradi (2011) hasonló eredményt kaptak: a szárazságra érzékenyebb búzafajta vízmegvonást célzó kezelése során lényegesen

alacsonyabb glükóz, fruktóz és szacharóz mennyiséget mutattak ki, mint a toleránsabb fajta mintáiban.

Az egyes cukorkomponensek aránya általában a monoszaharidok javára tolódik el, ezek – különösen a glükóz- reagálnak érzékenyebben. A glükóz koncentráció változása ugyanakkor nem valószínű, hogy a szacharózból történő átalakulás miatt következne be, mert annak szintjével nincs összefüggésben. Valószínűleg az erősebb vízhiány következtében az anyagcsere változások során a keményítő hidrolízise is fokozódik, ezáltal emelkedik az oldható cukorkomponensek mennyisége a levelekben, mely hozzájárul a turgor fenntartásához (Chaves, 1991).

Vizsgálatainkban a cukor felhalmozódás nem mutatott jellegzetes dinamikát az egyedfejlődés során. Az elemzett mono- és diszaharidok koncentrációja a borsfűben esetenként a vegetációs idő vége felé enyhén megemelkedik. A bazsalikom mintákban mért cukortartalom még kevésbé mutat fenofázis függést.

Populus cathayana levélben Xiao és munkatársai (2008) az oldható cukrok mennyiségének változásában karakterisztikus dinamikát tapasztaltak. Ez azonban ellentétben áll a mi eredményeinkkel. Ellentétben a borsfűnél tapasztaltakkal, az idézett vizsgálatban a stressz kezelés korai időszakában nőtt meg a koncentráció, majd ezt követően nem változott jelentősen. Feltételezhető, hogy az egyes alkalmakkor detektált eltérések nem ténylegesen a vizsgált fenológiai fázisokhoz kötődnek, hanem egyéb (morfológiai, szervi vagy külső környezeti tényezőkhöz), mert a tendencia nem egyértelmű a különböző kísérletekben. Valószínűsíthető az is, hogy az egyedfejlődés, a növény öregeése, mint befolyásoló tényező akkor jelenik meg markánsabban, ha más mechanizmusok gyengébbek.

Figyelembe véve a dolgozatban ismertetett eredményeinket és a háttér irodalmi adatokat, feltételezhető, hogy az oldható cukrok felhalmozódását az általunk indukált stressz mellett több más tényező is erősen befolyásolja (tápanyag ellátottság, hőmérséklet, stressz időtartama, stb.), hiszen e szénhidrátok szerepe nemcsak mint ozmotikusan aktív molekula jelentkezik a növényi anyagcserében. Az irodalomban erre vonatkozóan sokszor szintén ellentmondásos adatokat találunk. Yazdanpanah és munkatársai (2011) borsfűvel végzett vizsgálata során például a fokozódó szárazság következtében a cukortartalom csökkent. Ezzel szemben Khalid (2006) bazsalikom növényben alacsony vízkapacitás esetén növekvő össz-szénhidrát-tartalmat detektált. A cukor bioszintézis útvonal enzimeinek célzott vizsgálata nyújthatna további információt a mechanizmus részleteiről. Különösen érdekes lenne megvizsgálni a két eltérő vízigényű fajban a keményítő bontásában szerepet

játszó enzimek aktivitás változását az egyedfejlődés valamint a vízmegvonást célzó kezelések tükrében.

A vízhiányra adott egyik tipikus metabolikus válasz a **prolin** felhalmozódás, ami védi a sejteket az ozmotikus és az oxidatív stresszel szemben. A vízellátás kezeléseinek adatai alapján megállapíthatjuk, hogy a prolin valószínűleg a szárazságtűrés jelentős tényezője mindkét kísérleti fajban. Ezzel megegyező eredményt kapott Khalid (2006), aki szintén bazsalikom növényekkel folytatott vizsgálatainak során megállapította, hogy a szélsőséges vízkapacitásnak (50% és 125%) kitett növényekben megemelkedett a prolin szint. A szerző zsályával végzett kísérletei is hasonló eredményt adtak (Hendawy és Khalid, 2005). Egyéb stresszek esetében is a növény védekező reakcióinak fontos tényezője a prolin. Só által indukált ozmotikus stressz során a magas só koncentráció (100 és 200 mM NaCl) szintén intenzív prolin akkumulációt indukált például cukorrépa növényekben (Ghoulam et al., 2002).

A prolintartalom mindkét növényfajban jellegzetes dinamikát mutatott: az akkumulációs szint növekedett az egyedfejlődés folyamán, maximumát elvirágzás után, azaz az utolsó fenológiai fázisban mértük. Úgy tűnik, hogy a folyamatos vízhiány egyre fokozódó hatást gyakorol a prolinszintre, azaz valószínűsíthető, hogy a kumulálódó stressz növekvő szintézist, vagy épp a lebontás inaktíválódását indukálja. A prolin akkumulációja függ a P5CS által szabályozott bioszintézis és a PDH (prolin-dehidrogenáz) által szabályozott degradáció egyensúlyától (Yoshida et al., 1995). Elképzelhető, hogy bár virágzást követően tesztfajainkban csökkent a prolin szintézise, azonban a PDH enzim csak később aktiválódott, így a nagyobb prolin szint megmaradt az vegetációs idő végén is.

Érdeemes volna megvizsgálni, hogy a stressz elmúltával a növény esetleges regenerálódása után a prolintartalom az eredeti szintre csökken-e. Így kiszűrhető lenne, hogy csupán a növény kora befolyásolja-e ezt az értéket stresszmentes körülmények között történő egyedfejlődés esetén.

Az **illóolaj tartalom** a kísérleteink nagy részében a gyengébb vízellátási körülmények között volt magasabb. Vízstressznek kitett borsfű esetében Baher és munkatársai (2002) hasonló eredményt kaptak, az általuk alkalmazott legerősebb stresszhatás (33%-os talaj vízkapacitás) növelte az illóolaj tartalmat. Ennek oka sokrétű lehet. A borsfű és a bazsalikom illóolaja döntő mértékben monoterpénekből áll, melyek szintézise a prenil-transzferáz illetve a terpén-szintáz enzimek révén történik az IPP (izopentenil-pirofoszfát), DMAPP (dimetil-allil pirofoszfát) prekursorokból (Aharoni et al., 2005; Tholl, 2006). E katalizáló enzimek módosulása bárminemű stressz hatására egyelőre nem ismert. A

bioszintézis korábbi szakaszában lejátszódó reakciók és a prekursor-áramlás intenzitása ugyan nyilvánvalóan befolyással van a képződő anyagok mennyiségére, ami alapszinten a fotoszintézis intenzitásával is összefügg. Ezeket a reakciókat a stressz döntően befolyásolhatja a fentebb is tárgyalt módokon.

Ismert, hogy az illóolajtartalmat a bioszintézis intenzitásán túl számos tényező befolyásolhatja, úgymint a szervi arányok, a levelek fejlettsége, nagysága és ezzel összefüggésben a mirigysűrűség. A vízmegvonás hatására csökkenő levélméret, vagy a retardált növekedés következtében detektálható emelkedő levél/szár arány az illóolaj egységnyi drogtömegre számított szintjének emelkedését okozhatja. Mivel e paraméterek a dolgozat témaköréhez kapcsolódóan nem kerültek rögzítésre, csupán feltételezhetjük, hogy esetleges közvetett hatásokról van szó.

Az egyedfejlődés során bazsalikom növényben Lemberkovics és munkatársai (1995) teljes virágzás idején mérték a legmagasabb illóolajtartalmat. Szabó (2000) három genotípus esetén ('Opal', 'Keskenylevelű' és Rit-Sat) szintén virágzás idején tapasztalta a legmagasabb illóolaj értékeket. Borsfűvel végzett vizsgálatai során Héjja (2003) két -bár egymáshoz praktikus megközelítésben igen közel eső- illóolaj felhalmozódási csúcsot tapasztalt, egyet az első bimbófejlődési szakasz végén, a másikat teljes virágzás előtt néhány nappal.

Összességében, a mért adatsorok alapján az igazolható, hogy a két faj szárazságra adott reakcióválaszai mindenképpen több komponensűek. A SOD antioxidáns enzimrendszer erős aktiválódása mindkét fajban bizonyítható. A növények egyedfejlődése során a reakció erősödik, de a növekedési dinamika a borsfűben határozottabban jelentkezik. Ez arra utal, hogy a borsfű szövetei alkalmazkodóképesebbek, erősebb védekező potenciállal rendelkeznek. Feltételezhetően - többek között - az erős antioxidáns enzim aktivitás következtében a lipid peroxidáció - az ezt jelző MDA szint alapján - nem változik jelentősen. Nem zárható ki természetesen más védekező mechanizmus sem, ami azonban úgy tűnik, hasonló eredménnyel van jelen a két fajban.

A védekezésben kísérleteink alapján a nem enzimátikus rendszernek is fontos szerepe lehet a modellfajok szárazságtűrésében. Mindkét fajban bizonyítható a jelentős prolin akkumuláció a stressz következtében. A szerepe feltehetően mint ozmolitikum fontos, de részt vehet szignál átvitelben is, ami a vizsgálatok alapján nem határozható meg egyértelműen. A SOD mellett tehát ez a molekula az, ami a növények vegetációs idejében végig hozzájárulni látszik a szárazságstressz kivédéséhez. Ezzel kapcsolatban a két faj között sem a reakcióban, sem a prolinszint nagyságrendjében nem tapasztalható lényeges

eltérés. Más fehérje természetű védőmolekulák szerepe sem zárható ki, de munkánk nyomán nem egyértelmű.

A nem enzimatisz védőkezelési rendszer másik eleme az oldható, kis molekulájú cukormolekulák ozmolitikumként történő felhalmozódása. Ennek szerepe a prolinhoz képest a két modellfajban kevésbé jelentős. Adataink elemzése azonban azt mutatja, hogy a borsfűben erősebben hozzzájárulhat a szárazságtűréshez, mint a bazsalikomban. A friss levéltömege számított cukor mennyiség a borsfűben 3-5szörös értékeket mutat a bazsalikomhoz viszonyítva. E faj jobb alkalmazkodóképességére utalhat az is, hogy a stressz tartóssá válásával, az egyedfejlődés során minden esetben növekvő értékeket tapasztalhatunk, míg a másik teszt fajban kevésbé bizonyítható a fenofázis függés. A borsfű cukor frakciójában a mért komponensek összetételben is gazdagabbnak mondhatók, a szacharóz csak itt jelenik meg rendszeresen.

Megállapítottuk tehát, hogy a két, hazánkban gyakran termesztett és a gyakorlatban eltérő vízigénnyel jellemzett egyéves *Lamiaceae* faj, a bazsalikom és a kerti borsfű a vízmegvonás hatására számos reakcióban hasonlóságot mutat. Ugyanakkor a szárazságtűrésnek vannak olyan elemei is, melyek aktiválódásával a borsfű előnyre tehet szert, ilyen módon jobban alkalmazkodik az arid körülményekhez és gazdaságos hozamokat tud produkálni öntözés nélkül is. Különösen a hosszán tartó, - pl. száraz nyarak - indukálhatják a további védőkezelő mechanizmusok belépését.

Gyakorlati oldalról a kapott eredményekből úgy tűnik, hogy az alkalmazott 30 és 50%-os talajvíz kapacitás kedvezőtlen volt mindkét modell növényünk számára, mivel stresszválaszokat indukált.

A növények szárazságtűrését a jövőben hatékonyan javíthatjuk a jelentősnek bizonyult védőkezelő mechanizmusok nemesítés útján való felerősítésével. Mivel azonban ehhez a bioszintetikus folyamatok teljesebb megértése és molekuláris szintű feltérképezése szükséges, valószínűleg csak a távolabbi jövőben lesz reális cél.

A gyakorlatban viszont egyes általunk vizsgált paraméterek, különösen a SOD, MDA és prolin lehetőséget adnak rá, hogy ezek meghatározásával definiáljuk a növény számára kedvezőbb vízellátási feltételeket, amelyek mint biokémiai marker molekulák, rendszerrel fejlesztve az öntözés fajspecifikus optimalizálásában is kiemelkedő szerepet játszhatnak a jövőben.

8. ÖSSZEFOGLALÁS

Vizsgálataink célja volt annak felderítése és ismert marker vegyületekkel való jellemzése, hogy két egyéves - a gyakorlatban eltérő vízigényűként ismert-gyógynövényfaj, a kerti borsfű (*Satureja hortensis* L.) és a kerti bazsalikom (*Ocimum basilicum* L.) hogyan reagál a különböző mértékű vízmegvonásra, milyen mértékben akklimatizálódik a megváltozott feltételekhez. A szakirodalomban számos publikáció foglalkozik a gazdaságilag fontos haszonnövények (pl. búza, kukorica, stb.) szárazságstresszre adott válaszaival, biokémiai változásaival. Azonban a gyógynövényekkel kapcsolatban eddig viszonylag kevés ilyen jellegű kutatás zajlott.

Kísérleteinket fitotronban, kontrollált körülmények között, valamint szabadföldön kispárcellán folytattuk 2008-2010-ben.

A klímakamrás kísérleteink során három különböző talaj vízkapacitás mellett neveltük a növényeket. 70%-os TVK-t alkalmaztunk a kontroll növényeknél, enyhe szárazság előidézésére 50%-ost, az erősebb vízmegvonáshoz pedig 30% TVK-t.

A klímakamrás kísérletek mellett szabadföldi kísérleteket is beállítottunk, az egyetem Kísérleti Üzem és Tangazdaságának soroksári területén. Öntözött és öntözetlen (kontroll) kezelés került beállításra, 2 ismétlésben.

Mind a klímakamrás, mind a szabadföldi kísérletek esetében három időpontban (virágzás előtt, teljes virágzás idején, valamint virágzás után) történt a mintavételezés 3-5 ismétlésben a növények fiatal leveleiből, annak érdekében, hogy a reakcióválaszok ontogenetikai változékonyságát, az egyes fejlődési szakaszok érzékenységét is megismerhessük.

Vizsgáltuk, hogy különböző léptékű vízhiány milyen mértékű membrán lipid-peroxidációt okozott az általunk tanulmányozott két tesztfajban. Ezt az egyik fő lipid-peroxidációs termék, a malondialdehid (MDA) mennyiségéből tudjuk megállapítani. Tanulmányoztuk az egyik meghatározó antioxidáns enzim, a szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitás változását, valamint a növények össz-fehérje tartalmának alakulását.

A szárazságstressz kivédésében jelentős szerepe lehet az ozmoprotektáns jellegű molekuláknak. Ezek közül a kismolekulájú oldható cukrok (glükóz, fruktóz és szacharóz) mennyiségét határoztuk meg. Nyomon követtük emellett a védő és szignálmolekulaként is számontartott prolin felhalmozódását a kísérleti kezelések nyomán.

A két fűszernövény meghatározó, minőségét jellemző hatóanyaga az illóolaj. Ezért fontosnak tartottuk összehasonlító vizsgálatokkal azt is megállapítani, hogy az alkalmazott

kezelések nyomán hogyan változik a drog illóolaj felhalmozódása és milyen esetleges összefüggésben áll a stresszmarker molekulák változásával.

A vegetációs idő során többszöri mintavétellel követtük nyomon, hogy a fenti tulajdonságok és marker molekulák mutatnak-e jellegzetes dinamikát, változást az egyes fejlődési fázisok során összefüggésben a növények egyedfejlődési dinamikájával.

Kísérleteink során megállapítottuk, hogy a csökkent vízellátással összefüggő stresszhatás következtében fellépő lipidperoxidáció borsfűben az egyedfejlődés során változott. Fitotronban, kontrollált körülmények között a legmagasabb MDA mennyiséget virágzás után mértük, míg szabadföldi körülmények között teljes virágzás idején. Bazsalikomban a vízmegvonás hatására fokozódott az MDA tartalom, a fenofázisok közül virágzás idején mértük általában a legmagasabb lipidperoxidációs szintet. Az alkalmazott kísérleti körülmények között a fenofázisnak erőteljesebb hatását detektáltuk, mint a vízmegvonást célzó kezeléseinknek. A bazsalikom és a borsfű reakciója között elsősorban az értékek nagyságában tapasztaltunk különbséget, bár ez sem nagyságrendi léptékű eltérés.

Eredményeinkből úgy tűnik, hogy mindkét faj esetében szignifikáns hatása volt az alkalmazott stressz kezeléseknél a SOD aktivitására. A legmagasabb enzim aktivitást a legszárazabb körülmények között nevelt növényekben mértük. A fenológiai fázisok esetében folyamatos növekedés volt tapasztalható, legtöbb esetben a virágzás után tapasztaltuk a legmagasabb értékeket. A fenofázisok során mért dinamika bazsalikomban kevésbé markáns, a változások nem jeleznek számottevően a borsfűhöz képest.

Az össz-fehérje tartalom adatai változatosan alakultak mindkét növényfajban. Eredményeink alapján sem a vízellátásnak sem az egyedfejlődésnek nem volt számottevő hatása erre a tulajdonságra.

Az ozmoprotektáns jellegű cukorkomponensek a borsfű növényben vízellátás változásra csak bizonyos esetekben reagáltak érzékenyen, ezekben az esetekben a szárazabb körülmények magasabb cukor szintet indukáltak. Nagyobb mennyiségben a monoszacharidok, különösen a glükóz volt jelen. A fenofázisnak a vegetációs idő vége felé volt kis mértékű növelő hatása. Bazsalikom növényben az oldható cukorkomponensek mennyiségi változására a vízellátásnak kevésbé volt markáns hatása. A fenológiai fázisok közül leginkább teljes virágzás idején emelkedett meg a cukor mennyiség.

A prolin akkumuláció hasonlóan alakult mindkét modellfajunkban. A vízellátás mértékének hatása leginkább a későbbi fenológiai fázisokban fejeződött ki. Ekkor a legerősebb stressz hatásnak kitett növényekben tapasztaltuk a legmagasabb a prolinszintet.

Az egyedfejlődés folyamatosan növekedett a prolin koncentráció, legmagasabb értéket virágzás után mértünk.

Megállapítottuk, hogy két faj szárazanyagra vonatkoztatott illóolajtartalma a vízellátás következtében módosulhat, a szárazabb körülmények hozzájárulhatnak az illóolaj felhalmozódási szint növekedéséhez.

Összefoglalóan a vizsgált paramétereket tekintve megállapíthatjuk, hogy a két vizsgált növényfaj a legtöbb esetben hasonlóan reagált. A kapott eredményekből úgy tűnik, hogy az S1 és S2 kezelés kedvezőtlen volt mindkét modell növényünk számára. Ezt alátámasztja az antioxidáns jellegű SOD aktivitás, valamint az ozmoprotektív tulajdonságú prolin akkumuláció emelkedése a fokozódó vízhiány következtében.

Az általunk vizsgált egyszerű cukrok mennyisége csak akkor emelkedett meg, ha a stresszhatás egy bizonyos szintet elért, ezért úgy tűnik, hogy a védekező mechanizmusokban másodlagos funkciót tölt be.

A lipidperoxidáció mértéke egyértelműen megemelkedett a stresszelt növényekben a kontroll növényekhez képest. Ugyanakkor a kapott MDA értékekből úgy tűnik, hogy a borsfű érzékenyebben reagált a vízmegvonásra, mint a bazsalikom.

9. SUMMARY

The aim of our study was to reveal the response reactions to the water deficit given by two, different drought tolerant species - savory (*Satureja hortensis* L.) and basil (*Ocimum basilicum* L.) by measuring the concentration of well-known marker compounds. In the literature data several studies can be found referring to these response reactions in many industrial crops (wheat, maize, etc.); however, in the case of medicinal plants, only a few scientific data is available.

Our research was carried out in 2008-2010, in growth chambers under controlled circumstances, and parallel experiments were done in open field as well.

In the growth chambers the plants were grown at three, different soil water capacities (SWC). As a control 70 % SWC was applied, to model a slight drought stress 50 % SWC was used, and to induce a stronger drought stress 30 % SWC was used.

Besides the growth chamber experiments open field research was carried out as well in the Experimental and Research Farm of the Corvinus University of Budapest, in Soroksár. Our experiments were done in two replications on irrigated and non-irrigated (control) fields.

Sample collection was done in three phenological phases in both cases – before flowering, in full-flowering and after flowering – in 3-5 replications. Only the young leaves were cut in all cases for the evaluation of the ontogenetic variability and to reveal the sensitiveness of the certain growing stages to the water deficit.

The rate of the membrane lipid peroxidation (LPO), caused by the different water deficit, was measured in both plant species. It was characterised by the main product of the lipid peroxidation – the malondialdehyden (MDA) concentration. The activity of one of the main antioxidant enzymes – superoxide dismutase (SOD) – was also measured, as well as the total protein content in both analysed plant species.

The osmoprotectant like molecules can also play an important role in the antioxidant mechanism during the drought stress. Among them the amount of the small molecular weight, water soluble sugars (glucose, fructose and sucrose) was measured. The accumulation dynamism of prolin – used as an important marker molecule having cell protective properties – was also observed.

Since the analysed medicinal plants are mainly used as spices owing to their essential oil content, our further aim was to carry out a comparative evaluation to detect the possible differences in the essential oil amount and composition caused by the water

deficit, as well as to reveal whether these differences are in connection with the stress marker molecules.

During the vegetation cycle multiply sampling was done to detect the possible changes in the amount of the above mentioned characteristics and marker molecules in connection with the growing stages and the individual ontogenetic dynamism.

According to our results it was concluded that the lipid peroxidation caused by the drought stress was changing during the ontogenesis. In the growing chamber, under controlled circumstances, the highest MDA concentration was observed after flowering, while in the open field the biggest concentrations were measured in full flowering period. In the case of basil, as a result of the water deficit, the amount of the MDA increased, as an average, the highest amounts were detected in the full flowering period. Among the applied treatments the water deficit has less significant effect on the MDA content than the different phenophases. Although the ranges of the MDA concentration were different in the evaluated plant species, the differences were not significant.

Based on our experimental research it seems that the applied drought stress had significant effect on the SOD activity in both plant species. The highest activity was found under the stronger drought stress. Among the phenological stages continuous increasing was detected, in most of the cases the highest activities were measured after full flowering. Compared the two plant species to each other, less significant differences were seen in the case of basil than in the savory plants.

The total protein content was rather variable in both plant species. According to our results neither the water deficit, nor the ontogenesis had significant effect on this chemical characteristic.

The amount of the sugar molecules having osmoprotectant properties was affected by the water deficit only in certain cases referring to the savory samples; stronger drought stress caused higher sugar content. Mainly monosaccharides, especially glucose could be detected. The effect of the phenophase was more significant at the end of the vegetation cycle when slightly increasing results were measured. In the case of basil the different SWC had less significant effect on the water soluble sugar compounds. Among the phonological phases the highest concentrations were detected in the full flowering stage.

The proline accumulation was similar in the analysed plant species. The effect of the water deficit was mainly detected in the later phonological stages, when the stronger drought stress caused higher prolin concentration. During the ontogenesis the prolin concentration was increasing continuously, highest results were seen after full flowering.

According to our results we came to a conclusion that the essential oil content expressed as ml/100 g dry material could change as a result of the different water deficit, stronger drought stress could cause higher accumulation of the volatile compounds.

Summarizing our results it can be concluded that the analysed plant species reacted similarly to the applied drought stress in most in the cases. According to the results it can be seen that both stress treatments were disadvantageous to the evaluated plant species, since the SOD activity and the osmoprotectant prolin concentration increased as a result of the stronger water deficit.

Since the amount of the analysed osmoprotectant sugars increased only under the stronger drought stress, it seems, that these compounds have a secondary function in the antioxidant mechanism.

The range of the lipid peroxidation was definitely increased in the plants under drought stress compared to the control. However, according to the MDA content, it seems that savory is more sensitive to the water deficit, than basil.

10. IRODALOMJEGYZÉK

1. Abdul Jaleel, C., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sankar, B., Gopi, R., Somasundaram, R., Panneerselvam (2007): Alterations in osmoregulation, antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 59: 150-157.
2. Agarwal, S., Shaheen, R. (2007): Stimulation of antioxidant system and lipid peroxidation by abiotic stresses in leaves of *Momordica charantia*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19(2): 149-161.
3. Aharoni, A., Jongsma, M.A., Bouwmeester, H.J. (2005): Volatile science? Metabolic engineering of terpenoids in plants. *Trends in Plant Science*, 10(12): 594-601.
4. Alcocer-Ruthling, M., Robberecht, R., Thill, D.C. (1989): The response of *Bouteloua scorpioides* to water stress at two phenological stages, *Botanical Gazette*, 150: 454-461.
5. Apel, K., Hirt, H. (2004): Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55: 373-399.
6. Baher, N.Z., Rezaee, M.B., Ghorbanli, M., Asgari, F., Araghi, M.K. (2004): Research on the changes of metabolism in response to water stress in *Satureja hortensis* L. *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants Research*, 20(3): 263-275.
7. Baher, Z.F., Mirza, M., Ghorbanli, M, Rezaii, M.B. (2002): The influence of water stress on plant height, herbal and essential oil yield and composition in *Satureja hortensis* L. *Flavour and Fragrance Journal*, 17: 275-277.
8. Bai, L., Sui, F.G., Ge, T.D., Sun, Z.H., Lu, Y.Y., Zhou, G.S. (2006): Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize. *Pedosphere*, 16(3): 326-332.
9. Bandurska, H. (2000): Does proline accumulated in leaves of water deficit stressed barley plants confine cell membrane injury? I. Free proline accumulation and membrane injury index in drought and osmotically stressed plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 22: 409-415.
10. Bartels, D., Sunkar, R. (2005): Drought and salt tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 24: 23-58.
11. Bates, L.S., Waldren, R.P., Teare, I.D. (1973): Rapid determination of free proline for water-stress studies, *Plant and Soil*, 39: 205-207.

12. Bernáth, J. (1986): The production ecology of secondary plant products. In: *Recent Advances in Botany (Horticulture and Pharmacognosy)*. Phoenix, Arizona, 1. Oryx Press. Ind.
13. Bernáth, J., Németh, É. (2004): A hazai gyógy- és aromanövény spektrum elemzése ökológiai sajátosságaik alapján. *Agro-21*, 34: 79-96.
14. Bhattacharj, S. (2005): Reactive oxygen species and oxidative burst: Roles in stress, senescence and signal transduction in plants. *Current Science*, 87(7): 1113-1121.
15. Borsani, O., Diaz, P., Agius, M.F., Valpuesta, V., Monza, J. (2001): Water stress generates an oxidative stress through the induction of a specific Cu/Zn superoxide dismutase in *Lotus corniculatus* leaves. *Plant Science*, 161: 757-763.
16. Bradford, M. M. (1976): A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72: 248-254.
17. Catalá, A. (2006): An overview of lipid peroxidation with emphasis in outer segments of photoreceptors and the chemiluminescence assay. *The International Journal of Biochemistry and Cell Biology*, 38:1482–1495.
18. Chaves, M.M. (1991): Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42: 1–16.
19. Chaves, M.M. Flexas, J. Pinheiro, C. (2009): Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103: 551-560.
20. Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S. (2003): Understanding plant response to drought: from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30: 239–264.
21. Chen, R.D., Tabaeizadeh, T. (1992): Alteration of gene expression tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.) by drought and salt stress. *Genome*, 35: 385-391.
22. Cia, M.C., Guimarães, A.C.R., Medici, L.O., Chabregas, S.M., Azevedo, R.A. (2012): Antioxidant responses to water deficit by drought-tolerant and -sensitive sugarcane varieties. *Annals of Applied Biology*, 161(3): 313-324.
23. Corell, M., Castillo García, M., Cermeño (2009): Effect of the deficit watering in the production and quality of the essential oil, in the cultivation of *Salvia officinalis* L. *Acta Horticulturae*, 826: 281-288.
24. Cornic, G. (2000): Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture - not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science*, 5: 187–188.

25. Couée, I., Sulmon, C., Gouesbet, G., El Amrani, A. (2006): Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*, 57(3): 449-459.
26. Dakhma, W.S., Zarrouk, M., Cherif, A. (1995): Effects of drought stress on lipids in rape leaves. *Phytochemistry*, 40: 1383-1386.
27. Delauney, A.J. and Verma, D.P.S. (1993): Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The Plant Journal*, 4(2): 215-223.
28. Dhindsa, R. S., Plumb-Dhindsa, P., Thorpe, T. A. (1981): Leaf senescence: correlated with increased leaves of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *Journal of Experimental Botany*, 32: 93-101.
29. Dorffling, K., Dorffling, H., Lesselich, G. (1993): In vitro-selection and regeneration of hydroxyproline-resistant lines of winter wheat with increased proline content and increased frost tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 142: 222-225.
30. Duncan, D.R., Widholm, J.M. (1987): Proline accumulation and its implication in cold tolerance of regenerable maize callus. *Plant Physiology*, 83: 703-708.
31. Flexas, J., Gallé, A., Galmés, J., Ribas-Carbo, M., Medrano, H. (2012): The response of photosynthesis to soil water stress, in: Aroca, R. (ed.) *Plant Responses to Drought Stress*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 129-144.
32. Foyer, C.H., Noctor, G. (2000): Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. *New Phytologist*, 146: 359-388.
33. Fridovich, I. (1974): Superoxide dismutases. *Adv. Enzymol.*, 44: 35-97.
34. Fridovich, I. (1995): Superoxide radical and SODs. *Annual Review Biochemistry*, 64: 97-112.
35. Fu, J., Huang, B. (2001): Involvement of anti-oxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grasses to localized drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 45: 105-114.
36. Ge, T., Sui, F., Bai, L., Lu, Y., Zou, G. (2006): Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid peroxidation in roots and leaves of Summer Maize. *Agricultural Science in China*, 5 (4): 291-298.
37. Ghoulam, C., Foursy, A., Fares, K. (2002): Effects of salt stress on growth, inorganic ions and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in five sugar beet cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 47(1): 39-50.

38. Gill, S.S., Tuteja, N. (2010): Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48: 909-930.
39. Halászné Zelnik, K. (2000): *Satureja hortensis* – borsfű. In: Bernáth Jenő (szerk.): Gyógy és Aromanövények. *Mezőgazda Kiadó*, Budapest, 525-527.
40. Halliwell, B., Gutteridge, J.M.C. (1984): Oxygen toxicity, oxygen radicals, transition metals and disease. *Biochemical Journal*, 219: 1–14.
41. Halliwell, B., Gutteridge, J.M.C., (1989): Free radicals in biology and medicine., *Clarendon Press*, Oxford
42. Halmai, J., Novák, I. (1963): Farmakognózia. *Medicina Kiadó*, Budapest, 685.
43. Han, C., Liu, Q., Yang, Y. (2009): Short-term effects of experimental warming and enhanced ultraviolet-B radiation on photosynthesis and antioxidant defense of *Picea asperata* seedlings. *Plant Growth Regulation*, 58(2): 153-162.
44. Handa, S., Handa, A.K., Hasegawa, P.M. and Bressan, R.A. (1986): Proline accumulation and the adaptation of cultured plant cells to water stress. *Plant Physiology*, 80: 938-945.
45. Harb, A., Krishnan, A., Ambavaram, M.M.R., Pereira, A. (2010): Molecular and Physiological Analysis of Drought Stress in Arabidopsis Reveals Early Responses Leading to Acclimation in Plant Growth, *Plant Physiology*, 154: 1254–1271.
46. Hare, P.D., Cress, W.A. (1997): Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulation*, 21: 79-102.
47. Heath, R.L. , Parker, L. (1968): Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 125: 189-198.
48. Héjja, M. (2003): Eltérő eredetű borsfű (*Satureja hortensis* L.) populációk összehasonlító értékelése. Doktori értekezés, Szent István Egyetem.
49. Hendawy, S.F., Khalid, Kh.A. (2005): Response of Sage (*Salvia officinalis* L.) plants to zinc application under different salinity levels. *Journal of Applied Sciences Research*, 1(2): 147-155.
50. Heuberger, H., Kreuzmair, A., Weh, F., Tucher, S., Schnitzler, W.H. (2005): Vegetal fertilizers as nitrogen source for basil in pots. Release and uptake of nitrogen from vegetal fertilizers in basil (*Ocimum basilicum* L.) pot culture. *Zeitschrift für Arznei- und Gewürzpflanzen*, 10(3): 140-143.
51. Hiltunen, R., Holm, Y. (2006): Essential oil of *Ocimum*. In: Hiltunen, R., Holm, Y., (ed.) Basil the genus *Ocimum*, Harwood Academic Publisher, Amsterdam, 77-111.

52. Hracskó, Zs. (2009): Szabad gyökök szerepe neonatológiai kórképekben. Doktori értekezés, Szeged
53. Hughes, S.G., Bryant, J.A., Smirnov, N. (1989): Molecular biological application to studies of stress tolerance. In: Hamlyn, G.J., Flowers, T.J., Jones, M.B., Plants under stress. *Cambridge, University Press*, 131-135.
54. Hung, S.H., Yu, C.W., Lin, C.H. (2005): Hydrogen peroxide functions as a stress signal in plants. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 46:1-10.
55. Imlay, J.A. (2003): Pathways of oxidative damage. *Annual Review of Microbiology*, 57: 395-418.
56. Jászberényi, Cs., Lukács, L., Inotai, K., Németh, É. (2012): Soluble sugar content in poppy (*Papaver somniferum* L.) and its relationship to winter hardiness. *Zeitschrift für Arznei- und Gewürzpflanzen*, 17(4): 169-174.
57. Jiang, Y. and Huang, B. (2001), Drought and heat stress injury to two cool-season turfgrasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation. *Crop Science*, 41: 436-442.
58. Kaiser, W.M. (1987): Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiologia Plantarum*, 71: 142-149.
59. Kamińska-Rozek, E., Pukacki, P.M. (2004): Effect of water deficit on oxidative stress and degradation of cell membranes in needles of Norway spruce (*Picea abies*). *Acta Physiologiae Plantarum*, 26(4): 431-442.
60. Kavi Kishor, P.B., Sangam, S., Amrutha, R.N., Sri Laxmi, P., Naidu, K.R., Rao, K.R.S.S., Sreenath Rao, Reddy, K. J, Theriappan, P., Sreenivasulu, N. (2005): Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*, 88 (3): 424-438.
61. Kemble, A.R., MacPherson, H.T. (1954): Liberation of amino acids in perennial rye grass during wilting. *Biochemical Journal*, 58: 46-59.
62. Ketchum, R.E.B., Warren, R.C., Klima, L.J., Lopez-Gutierrez, F., Nabors, M.W. (1991): The mechanism and regulation of proline accumulation in suspension cultures of the halophytic grass *Distichlis spicata* L. *Journal of Plant Physiology*, 137: 368-374.
63. Khalid, Kh.A. (2006): Influence of water stress on growth, essential oil, and chemical composition of herbs (*Ocimum* sp.). *International Agrophysics*, 20: 289-296.

64. Kordi, S., Saidi, M., Ghanbari, F. (2013): Induction of drought tolerance in sweet basil (*Ocimum basilicum* L) by salicylic acid. *International Journal of Agricultural and Food Research*, 2: 18-26.
65. Krieger-Liszka, A. (2005): Singlet oxygen production in photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 56(411): 337-346.
66. Kuol, B.G. (2004): Breeding for drought tolerance in sesame (*Sesamum Indicum* L.) in Sudan. Cuvillier Verlag, Göttingen, 11.
67. Latowski, D., Surówka, E., Strzałka, K. (2010): Regulatory role of components of ascorbate–glutathione pathway in plant stress tolerance, in: Ascorbate-Glutathione Pathway and Stress Tolerance in Plants, 1-53.
68. Lawlor, D.W. (2002): Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany*, 89: 871-885.
69. Lemberkovics, É., Petri, G., Nguyen, H., Máthé, I. (1995): Relationships between essential oil and flavonoid biosynthesis in sweet basil. *Acta Horticulturae*, 426: 647-655.
70. Lenchés, O. (2000): *Ocimum basilicum*. In: Bernáth, J. (szerk.) Gyógy-és aromanövények. Mezőgazda Kiadó. Budapest, 436-439.
71. Levitt, J. (1980): Responses of Plants to Environmental Stresses. Vol 2. Water, Radiation, Salt and other Stresses. Academic Press, New York, 93–128.
72. Liu, X., Huang, B. (2000): Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bentgrass. *Crop Science*, 40(2): 503-510.
73. Li, X., Yan, X., Yu, T. (2005): Effects of water stress on protective enzyme activities and lipid peroxidation in *Phellodendron amurense* seedlings. *The Journal of Applied Ecology*, 16(12): 2353-2356.
74. Maggio, A., Miyazaki, S., Veronese, P., Fujita, T., Ibeas, J.I., Damsz, B., Narasimhan, M.L., Hasegawa, P.M., Joly, R.J., Bressan, R.A. (2002): Does proline accumulation play an active role in stress-induced growth reduction? *Plant Journal*, 31: 699-712.
75. Magyar Gyógyszerkönyv, VII. kiadás, I. kötet, Medicina, Budapest, 395-398.
76. Marnett, L.J. (1999): Lipid peroxidation – DNA damage by malondialdehyde. *Mutation Research*, 424: 83-95.
77. Martinez, C.A., Loureiro, M.E., Oliva, M.A, Maestri, M. (2001): Differential responses of superoxide dismutase in freezing resistant *Solanum curtilobum* and freezing sensitive *Solanum tuberosum* subjected to oxidative and water stress. *Plant Science*, 160(3): 505-515.

78. McAinsh, M.R., Brownlee, C., Hetherington, A.M. (1990): Abscisic acid-induced elevation of guard cell cytosolic Ca^{2+} precedes stomatal closure. *Nature*, 343 (6254): 186-188.
79. Mittler, R. (2002): Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7(9): 405-410.
80. Moghadam, P.A., Imani, A.A., Shahbazi, H., Rjabalizadeh, K. (2013): A study on superoxide dismutase change trends in reproductive stages under drought stress in lentil genotypes. *Annals of Biological Research*, 4 (4): 220-223.
81. Noctor, G., Arisi, A.C.M., Jouanin, L., Kunert, K.J., Rennenberg, H., Foyer, C.H. (1998): Glutathione: biosynthesis, metabolism and relationship to stress tolerance explored in transformed plants. *Journal of Experimental Botany*, 49: 623-647.
82. Noctor, G., Foyer, C.H. (1998): Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annual Review of Plant Biology*, 49: 249-279.
83. Oraki, H., Khajani, F.P., Aghaalikhana, M. (2012): Effect of water deficit stress on proline contents, soluble sugars, chlorophyll and grain yield of sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids. *African Journal of Biotechnology*, 11(1): 164-168.
84. Kong-ngern, K., Daduang, S., Wongkham, C., Bunnag, S., Kosittrakun, M., Theerakulpisut, P. (2005): Protein profiles in response to salt stress in leaf sheaths of rice seedlings. *ScienceAsia*, 31(4): 403-408.
85. Pan, Y., Wu, L.J., Yu, Z.L. (2006): Effect of salt and drought stress on antioxidant enzymes activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch). *Plant Growth Regulation*. 49: 157-165.
86. Peng, Z., Lu, Q., Verma, D.P.S. (1996): Reciprocal regulation of 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase and proline dehydrogenase genes controls proline levels during and after osmotic stress in plants. *Molecular and General Genetics*, 253: 334-341.
87. Penka, M. (1978): Influence of irrigation on the contents of effective substances in officinal plants, *Acta Horticulturae*, 73: 181-197.
88. Price, A.H., Cairns, J.E., Horton, P., Jones, H.G., Griffiths, H. (2002): Linking drought-resistance mechanisms to drought avoidance in upland rice using a QTL approach: progress and new opportunities to integrate stomatal and mesophyll responses. *Journal of Experimental Botany*, 53: 989–1004.
89. Proctor, M.C.F., Tuba, Z. (2002): Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of possibilities? *New Phytologist*, 156: 327–349.

90. Rahbarian, P., Afsharmanesh, G., Shirzadi, M.H. (2010): Effects of drought stress and manure on relative water content and cell membrane stability in dragonhead (*Dracocephalum moldavica*). *Plant Ecophysiology*, 2: 13-19.
91. Rahman, S.M.L., Mackay, W.A., Nawata, E., Sakuratani, T., Uddin, A.S.M.M., Quebedeaux, B. (2004): Superoxide dismutase and stress tolerance of four tomato cultivars. *Hort Science* 39(5): 983-986.
92. Razmjoo, K., Heydarizadeh, P., Sabzalian, M. (2008): Effect of salinity and drought stresses on growth parameters and essential oil content of matricaria chamomila. *International Journal of Agriculture and Biology*, 10(4): 451-454.
93. Saeedipour, S., Moradi, F. (2011): Comparison of the drought stress responses of tolerant and sensitive wheat cultivars during grain filling: Impact of invertase activity on carbon metabolism during kernel development. *Journal of Agricultural Science*, 3(2): 32-44.
94. Sangwan, N.S., Farooqi, A.H.A., Sangwan, R.S. (1994): Effect of drought stress on growth and essential oil metabolism in lemongrasses. *New Phytologist*, 128: 173-179.
95. Sangwan, N.S., Farooqi, A.H.A., Shabih, F., Sangwan, R.S. (2001): Regulation of essential oil production in plants. *Plant Growth Regulation*, 34: 3-21.
96. Santoro, M.M., Liu, Y., Khan, S.M.A., Hou, L-X., Bolen, D.W. (1992): Increased thermal stability of proteins in the presence of naturally occurring osmolytes. *Biochemistry*, 31: 5278-5283.
97. Scandalios, J. (1997): Molecular genetics of superoxide dismutase in plants, in: Scandalios, J., Oxidative stress and the molecular biology of antioxidant defenses, *Cold Spring Harbor Laboratory Press*, 527-568.
98. Schonfeld, M.A., Johnson, R.C., Carver, B.F., Mornhinweg, D.W. (1988): Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science*, 28: 526-531.
99. Selye, H. (1956): A syndrome produced by various noxious agents. *Nature*, 138: 32-34.
100. Shahba, M.A., Qian, Y.L., Hughes, H.G., Koski, A.J., Christensen, D. (2003): Relationships of soluble carbohydrates and freeze tolerance in saltgrass. *Crop Science*, 43: 2148-2153.
101. Sharma, P., Jha, A.B., Dubey, R.S., Pessarakli, M. (2012): Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *Journal of Botany*, (ID 217037), 1-26.

102. Simon, J.E., Morales, M.R., Phippen, W.B., Vieira, R.F., Hao, Z. (1999): Basil: A source of aroma compounds and a popular culinary and ornamental herb. In: J. Janick (ed.): Perspectives on new crops and new uses. *ASHS Press*, Alexandria, VA. 499–505.
103. Simon, J.E., Reiss-Bubenheim, D., Joly, R.J., Charles, J.D. (1992): Water stress-induced alterations in essential oil content and composition of sweet basil. *Journal of Essential Oil Research*, 4: 71-75.
104. Smirnoff, N. (1993): Transley review No.52, The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist*, 125: 27-58.
105. Songstad, D.D., Duncan, D.R., Widholm, J.M. (1990): Proline and polyamine involvement in chilling tolerance of maize suspension cultures. *Journal of Experimental Botany*, 41: 289-294.
106. Sutherland, M.W. (1991): The generation of oxygen radicals during host plant responses to infection. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 39(1): 71-93.
107. Szabó, K. (2000): A kerti bazsalikom (*Ocimum basilicum* L.) és a szurokfű (*Origanum vulgare* L. subsp. *hirtum* (Link) Ietswaart) kémiai, morfológiai és produkcióbiológiai differenciáltságának feltárása. Doktori értekezés, Szent István Egyetem.
108. Szigeti, Z. (1998): Növények és a stressz. In: Növényélettan. A növényi anyagcsere II. kötet. Szerk: Láng Ferenc ELTE Eötvös Kiadó, 915-983.
109. Takagi, H. (2008): Proline as a stress protectant in yeast: physiological functions, metabolic regulations, and biotechnological applications. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 81: 211-223.
110. Tang, A.C., Kawamitsu, Y., Kanechi, M., Boyer, J.S. (2002): Photosynthetic oxygen evolution at low water potential in leaf discs lacking an epidermis. *Annals of Botany*, 89: 861–870.
111. Tardieu, F., Davies, W.J. (1992): Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status, *Plant Physiology*, 98: 540-545.
112. Tari, I., Csiszár, J., Gallé, Á., Bajkán, Sz., Szepesi, Á., Vashegyi, Á. (2003): Élettani megközelítések gazdasági növényeink szárazságtűrésének genetikai transzformációval történő javítására. *Botanikai Közlemények*, 90(1-2): 139-158.
113. Telci, I., Bayram, E., Yilmaz, G., Avcı, B. (2006): Variability in essential oil composition of Turkish basils (*Ocimum basilicum* L.). *Biochemical Systematics and Ecology*, 34: 489-497.

114. Tholl, D. (2006): Terpene synthases and the regulation, diversity and biological roles of terpene metabolism. *Current Opinion in Plant Biology*, 9: 297-304.
115. Valliyodan, B., Nguyen, H.T. (2006): Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 9: 1-7.
116. Van Breusegem, F., Slooten, L., Stassart, J.M., Moens, T., Botterman, J., Van Montagu, M., Inze, D. (1999): Overproduction of *Arabidopsis thaliana* FeSOD confers oxidative stress tolerance to transgenic maize, *Plant Cell Physiology*, 40: 515-523.
117. Verbruggen, N., Hermans, C. (2008): Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*, 35:753-759.
118. Wang, W., Vinocur, B., Altman, A. (2003): Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218: 1-14.
119. Wingler, A., Quick, W.P., Bungard, R.A., Bailey, K.J., Lea, P.J., Leegood, R.C. (1999): The role of photorespiration during drought stress: an analysis utilizing barley mutants with reduced activities of photorespiratory enzymes. *Plant, Cell and Environment*, 22: 361-373.
120. Xiao, X., Xu, X., Yang, F. (2008): Adaptive responses to progressive drought stress in two *Populus cathayana* populations. *Silva Fennica*, 42(5): 705-719.
121. Yamauchi, Y., Furutera, A., Seki, K., Toyoda, Y., Tanaka, K., Sugimoto, Y. (2008): Malondialdehyde generated from peroxidized linolenic acid causes protein modification in heat-stressed plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46: 786-793.
122. Yancey, P.H., Clark, M.E., Hand, S.C., Bowles, R.D., Somero, G.N. (1982): Living with water stress: Evolution of osmolyte system. *Science*, 217: 1214-1222.
123. Yazdanpanah, S., Baghizadeh, A., Abbassi, F. (2011): The interaction between drought stress and salicylic and ascorbic acids on some biochemical characteristics of *Satureja hortensis*. *African Journal of Agricultural Research*, 6(4): 798-807.
124. Yoshida, Y., Kiyosue, T., Katagiri, T., Ueda, H., Mizoguchi, T., Yamaguchi-Shinozaki, K., Wada, K., Harada, Y., Shinozaki, K. (1995): Correlation between the induction of a gene for 1- pyrroline-5-carboxylate synthetase and the accumulation of proline in *Arabidopsis thaliana* under osmotic stress. *The Plant Journal*, 7: 751-760.
125. Yoshida, Y., Kiyosue, T., Nakashima, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. and Shinozaki, K. (1997): Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant Cell Physiology*, 38(10): 1095-1102.

126. Zámборiné, N.É., Tanító, G., Novák, I., Rajhárt, P. (2005): Gyógynövényfajok termesztésének optimalizálása a klimatikus adottságok módosulásának tükrében. *Agro-21 füzetek*, 42: 158-168.

11. MELLÉKLETEK

1. melléklet: Mintavételezési időpontok fitotronban és szabadföldön 2008-2010 között.

1/A

Mintavételezés évei Fitotronban	Fenofázisok	<i>Satureja hortensis</i>	<i>Ocimum basilicum</i>
2008	virágzás előtt	2008.04.09-14	–
	teljes virágzáskor	2008.05.05-09	2008.05.05-14
	virágzás után	2008.05.23	2008.05.22
2009	virágzás előtt	2009.03.24-27	2009.04.08-09
	teljes virágzáskor	2009.04.23-24	2009.05.15-18
	virágzás után	2009.05.20-21	2009.06.03-04
2010	virágzás előtt	2010.03.17	2010.05.21
	teljes virágzáskor	2010.04.12	2010.06.09
	virágzás után	2010.04.27	2010.06.25

1/B

Mintavételezés évei Szabadföldön	Fenofázisok	<i>Satureja hortensis</i>	<i>Ocimum basilicum</i>
2008	virágzás előtt	2008.07.14	2008.07.14
	teljes virágzáskor	2008.08.08	2008.08.08
	virágzás után	2008.08.28	2008.08.28
2009	virágzás előtt	2009.06.18-19	2009.06.18-19
	teljes virágzáskor	2009.07.28	2009.07.08
	virágzás után	2009.08.18	2009.07.21

2. melléklet: Fitotronban nevelt *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* 2008-ban (balról jobbra: K, S1, S2)

2/A: *Satureja hortensis* L. (balról jobbra: K: kontroll, 70%-os TVK, S1: 50%-os TVK, S2: 30%-os TVK). (Fotó: Radácsi, 2008)



2/B: *Ocimum basilicum* L. (balról jobbra: K: kontroll, 70%-os TVK, S1: 50%-os TVK, S2: 30%-os TVK). (Fotó: Radácsi, 2008)



3. melléklet: Fitotronban nevelt *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* 2009-ben (balról jobbra: K, S1, S2)

3/A: *Satureja hortensis* L. (balról jobbra: K: kontroll, 70%-os TVK, S1: 50%-os TVK, S2: 30%-os TVK). (Fotó: Radácsi, 2009)



3/B: *Ocimum basilicum* L. (balról jobbra: K: kontroll, 70%-os TVK, S1: 50%-os TVK, S2: 30%-os TVK). (Fotó: Radácsi, 2009)



4. melléklet: MDA tartalom változása

4/A: MDA koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	MDA nmol/g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	MDA nmol/g
virágzás előtt	K	6,919 \pm 3,325	K	14,260
	S1	7,267 \pm 0,754	S1	10,853
	S2	9,517 \pm 0,371	S2	14,372
	átlag	7,901		
teljes virágzáskor	K	15,264 \pm 2,356		
	S1	10,942 \pm 2,350		
	S2	16,002 \pm 1,622		
	átlag	14,069		
virágzás után	K	20,598 \pm 0,863		
	S1	14,351 \pm 1,051		
	S2	17,596 \pm 1,874		
	átlag	17,515		

4/B: MDA koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	MDA nmol/g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	MDA nmol/g
virágzás előtt	K	16,252 \pm 1,988	K	16,117
	S1	8,115 \pm 1,450	S1	12,059
	S2	10,485 \pm 1,010	S2	12,951
	átlag	11,617		
teljes virágzáskor	K	13,413 \pm 2,820		
	S1	13,962 \pm 2,974		
	S2	13,926 \pm 0,532		
	átlag	13,767		
virágzás után	K	18,685 \pm 0,038		
	S1	14,100 \pm 3,259		
	S2	14,441 \pm 5,800		
	átlag	15,742		

4/C: MDA koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	MDA nmol/g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	MDA nmol/g
virágzás előtt	öntözött	9,889 \pm 1,959	öntözött	11,131
	nem öntözött	11,376 \pm 0,606	nem öntözött	16,010
	átlag	10,633		
teljes virágzáskor	öntözött	17,331 \pm 3,433		
	nem öntözött	19,414 \pm 4,176		
	átlag	18,373		
virágzás után	öntözött	6,173 \pm 2,729		
	nem öntözött	17,239 \pm 1,880		
	átlag	11,706		

4/D: MDA koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	MDA nmol/g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	MDA nmol/g
virágzás előtt	öntözött	14,332 \pm 0,879	öntözött	21,099
	nem öntözött	17,678 \pm 1,425	nem öntözött	23,854
	átlag	16,005		
teljes virágzáskor	öntözött	28,021 \pm 3,372		
	nem öntözött	24,642 \pm 4,196		
	átlag	26,332		
virágzás után	öntözött	20,945 \pm 3,667		
	nem öntözött	29,242 \pm 3,491		
	átlag	25,094		

4/E: MDA koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	MDA nmol/g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	MDA nmol/g
teljes virágzáskor	K	8,394 \pm 1,673	K	7,764
	S1	8,990 \pm 0,707	S1	8,715
	S2	9,923 \pm 0,968	S2	9,896
	átlag	9,102		
virágzás után	K	7,134 \pm 0,831		
	S1	8,439 \pm 1,888		
	S2	9,868 \pm 1,160		
	átlag	8,480		

4/F: MDA koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	MDA nmol/g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	MDA nmol/g
virágzás előtt	K	2,768 \pm 0,318	K	5,472
	S1	5,022 \pm 1,004	S1	6,723
	S2	6,277 \pm 1,440	S2	8,166
	átlag	4,689		
teljes virágzáskor	K	7,052 \pm 0,643		
	S1	8,576 \pm 2,999		
	S2	10,713 \pm 1,243		
	átlag	8,780		
virágzás után	K	6,597 \pm 2,215		
	S1	6,572 \pm 1,660		
	S2	7,509 \pm 1,967		
	átlag	6,893		

4/G: MDA koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntöztelen *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	MDA nmol/g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	MDA nmol/g
virágzás előtt	öntözött	8,687 \pm 1,066	öntözött	10,411
	nem öntözött	8,708 \pm 1,162	nem öntözött	12,882
	átlag	8,698		
teljes virágzáskor	öntözött	17,267 \pm 1,543		
	nem öntözött	24,009 \pm 4,798		
	átlag	20,638		
virágzás után	öntözött	5,280 \pm 2,386		
	nem öntözött	5,930 \pm 8,139		
	átlag	5,605		

4/H: MDA koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntöztelen *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	MDA nmol/g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	MDA nmol/g
virágzás előtt	öntözött	16,437 \pm 1,048	öntözött	15,698
	nem öntözött	17,299 \pm 1,214	nem öntözött	15,523
	átlag	16,868		
teljes virágzáskor	öntözött	12,875 \pm 2,320		
	nem öntözött	13,739 \pm 3,266		
	átlag	13,307		
virágzás után	öntözött	17,781 \pm 3,670		
	nem öntözött	15,532 \pm 2,165		
	átlag	16,657		

5. melléklet: Szuperoxid-dizmutáz (SOD) aktivitás változás.

5/A: SOD aktivitás változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	SOD aktivitás unit/mg protein	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	SOD aktivitás unit/mg protein
virágzás előtt	K	1,054 \pm 0,028	K	1,127
	S1	1,296 \pm 0,049	S1	1,663
	S2	2,225 \pm 0,104	S2	2,570
	átlag	1,525		
teljes virágzáskor	K	1,153 \pm 0,054		
	S1	1,969 \pm 0,072		
	S2	2,876 \pm 0,092		
	átlag	1,999		
virágzás után	K	1,173 \pm 0,029		
	S1	1,724 \pm 0,042		
	S2	2,610 \pm 0,059		
	átlag	1,836		

5/B: SOD aktivitás változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	SOD aktivitás unit/mg protein	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	SOD aktivitás unit/mg protein
virágzás előtt	K	1,097 \pm 0,036	K	1,162
	S1	1,376 \pm 0,050	S1	1,663
	S2	2,339 \pm 0,102	S2	2,517
	átlag	1,604		
teljes virágzáskor	K	1,131 \pm 0,047		
	S1	1,854 \pm 0,076		
	S2	2,654 \pm 0,100		
	átlag	1,880		
virágzás után	K	1,258 \pm 0,035		
	S1	1,759 \pm 0,051		
	S2	2,559 \pm 0,063		
	átlag	1,859		

5/C: SOD aktivitás változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntöztelen *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	SOD aktivitás unit/mg protein	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	SOD aktivitás unit/mg protein
virágzás előtt	öntözött	1,356 \pm 0,052	öntözött	1,704
	nem öntözött	1,841 \pm 0,069	nem öntözött	2,203
	átlag	1,599		
teljes virágzáskor	öntözött	1,977 \pm 0,074		
	nem öntözött	2,233 \pm 0,086		
	átlag	2,105		
virágzás után	öntözött	1,778 \pm 0,071		
	nem öntözött	2,534 \pm 0,099		
	átlag	2,156		

5/D: SOD aktivitás változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntöztelen *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	SOD aktivitás unit/mg protein	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	SOD aktivitás unit/mg protein
virágzás előtt	öntözött	1,421 \pm 0,048	öntözött	1,793
	nem öntözött	1,971 \pm 0,083	nem öntözött	2,342
	átlag	1,696		
teljes virágzáskor	öntözött	2,077 \pm 0,083		
	nem öntözött	2,380 \pm 0,081		
	átlag	2,229		
virágzás után	öntözött	1,881 \pm 0,067		
	nem öntözött	2,675 \pm 0,100		
	átlag	2,278		

5/E: SOD aktivitás változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	SOD aktivitás unit/mg protein	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	SOD aktivitás unit/mg protein
teljes virágzáskor	K	1,473 \pm 0,048	K	1,440
	S1	2,546 \pm 0,114	S1	2,296
	S2	3,205 \pm 0,156	S2	3,146
	átlag	2,408		
virágzás után	K	1,407 \pm 0,060		
	S1	2,045 \pm 0,091		
	S2	3,086 \pm 0,141		
	átlag	2,179		

5/F: SOD aktivitás változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	SOD aktivitás unit/mg protein	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	SOD aktivitás unit/mg protein
virágzás előtt	K	1,374 \pm 0,054	K	1,448
	S1	2,117 \pm 0,080	S1	2,246
	S2	2,584 \pm 0,100	S2	2,930
	átlag	2,025		
teljes virágzáskor	K	1,519 \pm 0,049		
	S1	2,541 \pm 0,114		
	S2	3,212 \pm 0,147		
	átlag	2,424		
virágzás után	K	1,453 \pm 0,060		
	S1	2,081 \pm 0,089		
	S2	2,993 \pm 0,138		
	átlag	2,176		

5/G: SOD aktivitás változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	SOD aktivitás unit/mg protein	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	SOD aktivitás unit/mg protein
virágzás előtt	öntözött	2,547 \pm 0,103	öntözött	2,477
	nem öntözött	3,052 \pm 0,116	nem öntözött	3,028
	átlag	2,80		
teljes virágzáskor	öntözött	2,279 \pm 0,085		
	nem öntözött	2,865 \pm 0,137		
	átlag	2,572		
virágzás után	öntözött	2,604 \pm 0,095		
	nem öntözött	3,168 \pm 0,120		
	átlag	2,886		

5/H: SOD aktivitás változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	SOD aktivitás unit/mg protein	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	SOD aktivitás unit/mg protein
virágzás előtt	öntözött	2,721 \pm 0,096	öntözött	2,627
	nem öntözött	3,245 \pm 0,132	nem öntözött	3,227
	átlag	2,983		
teljes virágzáskor	öntözött	2,410 \pm 0,082		
	nem öntözött	3,054 \pm 0,129		
	átlag	2,732		
virágzás után	öntözött	2,751 \pm 0,091		
	nem öntözött	3,382 \pm 0,156		
	átlag	3,067		

6. melléklet: Össz-fehérje tartalom alakulása

6/A: Össz-fehérje tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	össz-fehérje mg /g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	össz-fehérje mg /g
virágzás előtt	K	91,890 \pm 15,442	K	337,919
	S1	112,020 \pm 40,192	S1	224,428
	S2	72,570 \pm 28,404	S2	198,395
	átlag	92,160		
teljes virágzáskor	K	279,000 \pm 102,196		
	S1	171,960 \pm 84,781		
	S2	203,190 \pm 35,421		
	átlag	218,050		
virágzás után	K	642,868 \pm 101,865		
	S1	389,304 \pm 249,766		
	S2	319,425 \pm 32,310		
	átlag	450,532		

6/B: Össz-fehérje tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	össz-fehérje mg /g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	össz-fehérje mg /g
virágzás előtt	K	67,569 \pm 20,178	K	186,222
	S1	55,594 \pm 20,676	S1	181,128
	S2	136,407 \pm 56,758	S2	171,878
	átlag	86,523		
teljes virágzáskor	K	249,396 \pm 54,242		
	S1	293,552 \pm 128,246		
	S2	250,512 \pm 42,544		
	átlag	264,487		
virágzás után	K	241,700 \pm 13,911		
	S1	194,237 \pm 44,208		
	S2	128,716 \pm 21,496		
	átlag	188,218		

6/C: Össz-fehérje tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag ± SD).

Fenofázis	Kezelés	össz-fehérje mg /g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	össz-fehérje mg /g
virágzás előtt	öntözött	199,259 ± 34,487	öntözött	201,078
	nem öntözött	178,602 ± 38,481	nem öntözött	211,785
	átlag	188,931		
teljes virágzáskor	öntözött	220,878 ± 35,565		
	nem öntözött	225,565 ± 64,603		
	átlag	223,222		
virágzás után	öntözött	183,096 ± 65,384		
	nem öntözött	231,187 ± 64,705		
	átlag	207,142		

6/D: Össz-fehérje tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag ± SD).

Fenofázis	Kezelés	össz-fehérje mg /g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	össz-fehérje mg /g
virágzás előtt	öntözött	231,859 ± 33,077	öntözött	204,195
	nem öntözött	247,733 ± 44,917	nem öntözött	275,798
	átlag	239,796		
teljes virágzáskor	öntözött	234,641 ± 23,984		
	nem öntözött	269,596 ± 24,991		
	átlag	252,119		
virágzás után	öntözött	146,086 ± 42,287		
	nem öntözött	310,066 ± 79,959		
	átlag	228,076		

6/E: Össz-fehérje tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag ± SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	össz-fehérje mg /g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	össz-fehérje mg /g
teljes virágzáskor	K	379,380 ± 182,211	K	399,632
	S1	429,180 ± 82,617	S1	469,881
	S2	374,100 ± 108,313	S2	375,647
	átlag	394,220		
virágzás után	K	419,883 ± 43,549		
	S1	510,581 ± 158,255		
	S2	377,193 ± 107,693		
	átlag	435,886		

6/F: Össz-fehérje tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	össz-fehérje mg /g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	össz-fehérje mg /g
virágzás előtt	K	39,651 \pm 4,947	K	57,630
	S1	38,826 \pm 1,105	S1	59,382
	S2	50,445 \pm 7,465	S2	108,050
	átlag	42,974		
teljes virágzáskor	K	34,038 \pm 26,274		
	S1	52,582 \pm 6,089		
	S2	95,180 \pm 20,258		
	átlag	60,600		
virágzás után	K	99,201 \pm 28,029		
	S1	86,738 \pm 24,511		
	S2	178,526 \pm 16,664		
	átlag	121,488		

6/G: Össz-fehérje tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	össz-fehérje mg /g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	össz-fehérje mg /g
virágzás előtt	öntözött	36,280 \pm 8,339	öntözött	178,751
	nem öntözött	82,753 \pm 72,492	nem öntözött	188,196
	átlag	59,517		
teljes virágzáskor	öntözött	241,128 \pm 54,294		
	nem öntözött	250,123 \pm 77,972		
	átlag	245,626		
virágzás után	öntözött	258,845 \pm 67,173		
	nem öntözött	231,713 \pm 89,875		
	átlag	245,279		

6/H: Össz-fehérje tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	össz-fehérje mg /g	Kezelés hatása a fenofázisok átlagában	össz-fehérje mg /g
virágzás előtt	öntözött	187,447 \pm 17,903	öntözött	219,038
	nem öntözött	263,539 \pm 91,974	nem öntözött	220,113
	átlag	225,493		
teljes virágzáskor	öntözött	184,129 \pm 31,649		
	nem öntözött	198,444 \pm 81,824		
	átlag	191,287		
virágzás után	öntözött	285,537 \pm 55,971		
	nem öntözött	198,357 \pm 29,004		
	átlag	241,947		

7.melléklet: Oldható cukorkomponensek mennyiségi változása

7/A: Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag ± SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	Szacharóz mg/g	Glükóz mg/g	Fruktóz mg/g	Összes oldható cukor mg/g
virágzás előtt	K	0,793	2,430	1,527	4,750
	S1	0,000	4,407	2,486	6,893
	S2	0,954	8,077	4,937	13,968
	átlag	0,582	4,971	2,983	8,537
teljes virágzáskor	K	0,542	1,829	1,256	3,627
	S1	0,485	2,682	1,688	4,855
	S2	1,283	4,810	2,165	8,258
	átlag	0,770	3,107	1,703	5,580
virágzás után	K	1,552	2,177	1,771	5,500
	S1	1,146	2,638	1,914	5,698
	S2	1,592	4,777	2,783	9,152
	átlag	1,430	3,197	2,156	6,783

7/B: Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényekben, 2009-ben (átlag ± SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	Szacharóz mg/g	Glükóz mg/g	Fruktóz mg/g	Összes oldható cukor mg/g
virágzás előtt	K	0,687 ± 0,178	1,772 ± 0,250	0,643 ± 0,236	3,102
	S1	0,711 ± 0,162	1,575 ± 0,274	0,755 ± 0,275	3,041
	S2	0,872 ± 0,197	3,014 ± 0,079	1,652 ± 0,118	5,538
	átlag	0,757	2,120	1,017	3,894
teljes virágzáskor	K	0,871 ± 0,150	6,306 ± 0,403	1,976 ± 0,235	9,153
	S1	0,534 ± 0,062	6,909 ± 2,318	2,052 ± 0,759	9,495
	S2	0,770 ± 0,258	6,994 ± 0,438	2,098 ± 0,182	9,862
	átlag	0,725	6,736	2,042	9,503
virágzás után	K	1,102 ± 0,166	13,277 ± 0,403	8,570 ± 0,914	22,949
	S1	0,921 ± 0,035	12,621 ± 0,900	8,264 ± 0,243	21,806
	S2	1,097 ± 0,412	13,711 ± 1,728	8,311 ± 0,231	23,119
	átlag	1,040	13,203	8,382	22,625

7/C: Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	Szacharóz mg/g	Glükóz mg/g	Fruktóz mg/g	Összes oldható
					cukor mg/g
virágzás előtt	öntözött	1,938 \pm 0,214	1,858 \pm 0,529	1,725 \pm 0,198	5,521
	nem öntözött	2,158 \pm 0,513	1,877 \pm 0,309	1,989 \pm 0,292	6,024
	átlag	2,048	1,868	1,857	5,773
teljes virágzáskor	öntözött	2,734 \pm 0,578	7,604 \pm 0,892	5,139 \pm 0,671	15,477
	nem öntözött	2,258 \pm 0,259	7,500 \pm 0,723	4,951 \pm 0,448	14,709
	átlag	2,496	7,552	5,045	15,093
virágzás után	öntözött	1,223 \pm 0,168	4,763 \pm 0,928	3,445 \pm 0,539	9,431
	nem öntözött	1,194 \pm 0,194	4,045 \pm 0,395	2,582 \pm 0,184	7,821
	átlag	1,209	4,404	3,014	8,626

7/D: Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* növényben, 2009-ben (átlag \pm SD).

Fenofázis	Kezelés	Szacharóz mg/g	Glükóz mg/g	Fruktóz mg/g	Összes oldható
					cukor mg/g
virágzás előtt	öntözött	1,576 \pm 0,403	8,293 \pm 1,366	1,421 \pm 0,664	11,290
	nem öntözött	1,262 \pm 0,315	18,537 \pm 2,098	3,541 \pm 0,474	23,340
	átlag	1,419	13,415	2,481	17,315
teljes virágzáskor	öntözött	2,172 \pm 1,057	13,912 \pm 5,566	5,077 \pm 1,687	21,161
	nem öntözött	2,782 \pm 0,509	22,355 \pm 0,702	7,751 \pm 0,414	32,888
	átlag	2,477	18,134	6,414	27,025
virágzás után	öntözött	1,323 \pm 0,163	6,601 \pm 0,314	3,032 \pm 0,226	10,956
	nem öntözött	1,640 \pm 0,076	26,542 \pm 3,082	9,715 \pm 1,068	37,897
	átlag	1,482	16,572	6,374	24,427

7/E: Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag ± SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	Szacharóz mg/g	Glükóz mg/g	Fruktóz mg/g	Összes oldható cukor mg/g
teljes virágzáskor	K	1,586	0,850	1,076	3,512
	S1	0,668	0,819	1,465	2,952
	S2	0,924	0,877	1,141	2,942
	átlag	1,059	0,849	1,227	3,135
virágzás után	K	1,035	0,626	1,199	2,860
	S1	0,879	0,750	0,632	2,261
	S2	0,902	0,963	1,572	3,437
	átlag	0,939	0,780	1,134	2,853

7/F: Glükóz, fruktóz koncentráció változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag ± SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	Glükóz mg/g	Fruktóz mg/g	Összes oldható cukor mg/g
virágzás előtt	K	0,272 ± 0,256	0,101 ± 0,041	0,373
	S1	0,802 ± 0,301	0,299 ± 0,165	1,101
	S2	1,865 ± 0,554	0,838 ± 0,094	2,703
	átlag	0,980	0,413	1,392
teljes virágzáskor	K	3,168 ± 0,462	1,230 ± 0,096	4,398
	S1	4,926 ± 0,554	1,712 ± 0,194	6,638
	S2	5,121 ± 0,383	1,822 ± 0,170	6,943
	átlag	4,405	1,588	5,993
virágzás után	K	0,856 ± 0,143	0,472 ± 0,135	1,328
	S1	1,836 ± 0,477	0,795 ± 0,243	2,631
	S2	5,849 ± 0,762	1,922 ± 0,495	7,771
	átlag	2,847	3,189	3,910

7/G: Szacharóz, glükóz, fruktóz koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag ± SD).

Fenofázis	Kezelés	Szacharóz mg/g	Glükóz mg/g	Fruktóz mg/g	Összes oldható
					cukor mg/g
virágzás előtt	öntözött	1,340 ± 0,181	1,160 ± 0,222	1,010 ± 0,074	3,510
	nem öntözött	1,489 ± 0,079	1,462 ± 0,307	1,012 ± 0,032	3,963
	átlag	1,415	1,311	1,011	3,737
teljes virágzáskor	öntözött	1,092 ± 0,107	3,191 ± 1,030	2,159 ± 0,473	6,442
	nem öntözött	0,935 ± 0,257	5,371 ± 1,421	2,313 ± 0,518	8,619
	átlag	1,014	4,281	2,236	7,531
virágzás után	öntözött	0,836 ± 0,066	2,585 ± 0,594	1,231 ± 0,230	4,652
	nem öntözött	1,164 ± 0,141	1,887 ± 0,548	1,317 ± 0,149	4,368
	átlag	1,000	2,236	1,274	4,510

7/H: Glükóz, fruktóz koncentráció változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Ocimum basilicum* növényben, 2009-ben (átlag ± SD).

Fenofázis	Kezelés	Glükóz mg/g	Fruktóz mg/g	Összes oldható
				cukor mg/g
virágzás előtt	öntözött	5,141 ± 1,337	1,623 ± 0,555	6,764
	nem öntözött	4,341 ± 1,465	2,406 ± 0,620	6,747
	átlag	4,741	2,015	6,756
teljes virágzáskor	öntözött	0,838 ± 0,300	0,523 ± 0,199	1,361
	nem öntözött	1,645 ± 0,657	0,641 ± 0,202	2,286
	átlag	1,242	0,582	1,824
virágzás után	öntözött	0,649 ± 0,134	0,629 ± 0,150	1,278
	nem öntözött	1,526 ± 0,589	1,107 ± 0,169	2,633
	átlag	1,088	0,868	1,956

8. melléklet: A prolintartalom változása

8/A: A prolintartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	$\mu\text{mol prolin/ g}$ friss tömeg	Kezelés hatása a	
			fenofázisok átlagában	$\mu\text{mol prolin/ g}$ friss tömeg
virágzás előtt	K	0,298 \pm 0,038	K	0,314
	S1	0,318 \pm 0,075	S1	0,332
	S2	0,220 \pm 0,055	S2	0,370
	átlag	0,279		
teljes virágzáskor	K	0,256 \pm 0,032		
	S1	0,338 \pm 0,115		
	S2	0,376 \pm 0,202		
	átlag	0,323		
virágzás után	K	0,389 \pm 0,089		
	S1	0,341 \pm 0,150		
	S2	0,513 \pm 0,301		
	átlag	0,414		

8/B: A prolintartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* növényben, 2010-ben (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	$\mu\text{mol prolin/g}$ friss tömeg	Kezelés hatása a	
			fenofázisok átlagában	$\mu\text{mol prolin/ g}$ friss tömeg
virágzás előtt	K	0,680 \pm 0,129	K	0,479
	S1	0,865 \pm 0,223	S1	0,861
	S2	0,687 \pm 0,236	S2	1,935
	átlag	0,744		
teljes virágzáskor	K	0,364 \pm 0,087		
	S1	1,206 \pm 0,339		
	S2	3,619 \pm 0,183		
	átlag	1,730		
virágzás után	K	0,394 \pm 0,133		
	S1	0,511 \pm 0,089		
	S2	1,498 \pm 0,199		
	átlag	0,801		

8/C: A prolintartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2008-ban (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	$\mu\text{mol prolin/g}$ friss tömeg	Kezelés hatása a	
			fenofázisok	$\mu\text{mol prolin/ g}$ friss tömeg
teljes virágzáskor	K	0,211 \pm 0,011	K	0,238
	S1	0,329 \pm 0,048	S1	0,346
	S2	0,227 \pm 0,037	S2	0,440
	átlag	0,256		
virágzás után	K	0,265 \pm 0,035		
	S1	0,363 \pm 0,075		
	S2	0,652 \pm 0,103		
	átlag	0,427		

8/D: A prolintartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Ocimum basilicum* növényben, 2010-ben (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fenofázis	Kezelés	$\mu\text{mol prolin/g}$ friss tömeg	Kezelés hatása a	
			fenofázisok	$\mu\text{mol prolin/ g}$ friss tömeg
virágzás előtt	K	0,413 \pm 0,248	K	0,371
	S1	0,402 \pm 0,224	S1	0,538
	S2	1,506 \pm 0,269	S2	2,495
	átlag	0,774		
teljes virágzáskor	K	0,348 \pm 0,071		
	S1	0,550 \pm 0,118		
	S2	2,772 \pm 0,443		
	átlag	1,223		
virágzás után	K	0,352 \pm 0,153		
	S1	0,662 \pm ,259		
	S2	3,206 \pm 0,518		
	átlag	1,407		

9. melléklet: Illóolaj tartalom változása

9/A: Illóolaj tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* növényekben, 2008-ban (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fajok	Kezelések	ml/100g sz.a.	szórás
<i>Satureja hortensis</i>	K	2,01	0,105
	S1	2,04	0,158
	S2	2,27	0,053
<i>Ocimum basilicum</i>	K	0,46	0,000
	S1	0,44	0,093
	S2	0,48	0,040

9/B: Illóolaj tartalom változása fitotronban, eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* növényekben, 2009-ben (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

Fajok	Kezelések	ml/100g sz.a.	szórás
<i>Satureja hortensis</i>	K	2,13	0,008
	S1	1,93	0,162
	S2	1,72	0,149
<i>Ocimum basilicum</i>	K	0,44	0,038
	S1	0,50	0,037
	S2	0,49	0,000

9/C: Illóolaj tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* növényekben, 2008-ban (átlag \pm SD).

Fajok	Kezelések	ml/100g sz.a.	szórás
<i>Satureja hortensis</i>	öntözött	1,98	0,096
	nem öntözött	2,55	0,248
<i>Ocimum basilicum</i>	öntözött	0,38	0,041
	nem öntözött	0,42	0,026

9/D: Illóolaj tartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* növényekben, 2009-ben (átlag \pm SD).

Fajok	Kezelések	ml/100g sz.a.	szórás
<i>Satureja hortensis</i>	öntözött	4,29	0,107
	nem öntözött	4,86	0,187
<i>Ocimum basilicum</i>	öntözött	0,56	0,032
	nem öntözött	0,81	0,064

10. melléklet: A relatív víztartalom (RWC) változása:

10/A: Relatív víztartalom változása 2010-ben fitotronban eltérő TVK mellett nevelt *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* növényekben. (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

	<i>Satureja hortensis</i> L. RWC átlag (%)	<i>Ocimum basilicum</i> L. RWC átlag (%)
K	93,168 \pm 0,062	81,826 \pm 3,417
S1	89,828 \pm 0,052	78,409 \pm 4,652
S2	75,203 \pm 0,120	65,448 \pm 0,808

10/B: relatív víztartalom változása szabadföldön nevelt, öntözött és öntözetlen *Satureja hortensis* és *Ocimum basilicum* növényekben, 2009-ben (átlag \pm SD). (K= 70%-os TVK, S1= 50%-os TVK, S2= 30%-os TVK).

	<i>Satureja hortensis</i> L. RWC átlag (%)	<i>Ocimum basilicum</i> L. RWC átlag (%)
öntözött	66,991 \pm 2,030	87,522 \pm 1,958
nem öntözött	45,843 \pm 7,795	86,070 \pm 3,566

12. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, *Zámboriné Dr. Németh Évának*, aki az évek során kitartással és türelemmel irányította munkámat, segítette szakmai fejlődésemet és formálta látásmódomat.

Szeretném megköszönni baráti és szakmai támogatását kollégámnak, tématársamnak, *Radácsi Péternek*, aki mind szakmailag, mind személyesen sokszor segítségemre volt.

Köszönettel tartozom a Gyógy-és Aromanövények Tanszék összes munkatársának, különösen *Ruttner Klárának*, aki az illóolaj tartalom meghatározásában, és *Dr. Sárosi Szilviának*, aki az angol nyelvű fordításban nyújtott segítséget. A szabadföldi kísérletek lebonyolításában nélkülözhetetlen segítséget nyújtottak a Soroksári Kísérleti Üzem és Tangazdaság Gyógynövény Telepének munkatársai.

Szeretném megköszönni a *Dr. Végvári Györgynek* és volt PhD hallgatójának, *Sándor Gergőnek*, valamint *Lukács Larínának* a HPLC mérések során nyújtott segítséget.

Hálával tartozom az Eötvös Lóránd Tudományegyetem Növényélettani és Molekuláris Növénybiológiai Tanszék volt munkatársának, *Dr. Czövek Pálmának*, aki a laboratóriumi munkák során nyújtott kiemelkedő segítséget.

Köszönettel tartozom *Dr. Ladányi Mártának*, a statisztikai kiértékelés során nyújtott segítségéért.

Hálásan köszönöm *Dr. Pintér Istvánnak*, aki segítette a kezdeti lépéseimet, és aki a kutatói pálya felé terelgetett.

Külön köszönettel és hálával tartozom családomnak, akik megértése, türelme és támogatása nélkül ez a dolgozat nem készülhetett volna el.

A kísérleteink egy részét Radácsi Péterrel közösen végeztük, ezért a relatív víztartalom és az illóolaj tartalom változása mindkettőnk értekezésében szerepel.

A munka az OTKA K68550 és a TAMOP-4.2.1/B-09/1/KMR-2010-0005 projektek támogatásával készült.