

DOKTORI (PhD) ÉRTEKEZÉS

LŐKE ZSUZSANNA KATALIN

KESZTHELY

2004

VESZPRÉMI EGYETEM
GEORGIKON MEZŐGAZDASÁGTUDOMÁNYI KAR
Interdiszciplináris Doktori Iskola

Témavezető:
Dr. habil. Anda Angéla
az MTA doktora

A KUKORICA NÉHÁNY ÉLETTANI FOLYAMATÁNAK ELTÉRŐ
VIZSGÁLATI ELJÁRÁSOKKAL TÖRTÉNŐ ELEMZÉSE

Készítette:
Lőke Zsuzsanna Katalin

Keszthely

2004

A KUKORICA NÉHÁNY ÉLETTANI FOLYAMATÁNAK ELTÉRŐ
VIZSGÁLATI ELJÁRÁSOKKAL TÖRTÉNŐ ELEMZÉSE

Értekezés doktori (PhD) fokozat elnyerése érdekében.

Írta:

Lőke Zsuzsanna Katalin

Készült a Veszprémi Egyetem Interdiszciplináris Doktori Iskolája keretében

Témavezető: Dr. habil. Anda Angéla

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

(aláírás)**

A jelölt a doktori szigorlaton 100% -ot ért el.

Keszthely,

Szigorlati Bizottság elnöke

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom:

Bíráló neve: igen /nem

(aláírás)

Bíráló neve: igen /nem

(aláírás)

*Bíráló neve: igen /nem

(aláírás)

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján.....% - ot ért el

Veszprém/Keszthely,

a Bíráló Bizottság elnöke

A doktori (PhD) oklevél minősítése.....

.....

Az EDT elnöke

Megjegyzés:*esetleges

TARTALOMJEGYZÉK

KIVONAT	5
ANGOL NYELVŰ KIVONAT	7
NÉMET NYELVŰ KIVONAT	8
RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE	9
1. BEVEZETÉS	10
A disszertáció célja	12
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	15
2.1. A NÖVÉNY-VÍZ KAPCSOLAT ÉS NÉHÁNY MEGHATÁROZÓJA	15
2.2. A NÖVÉNYI PRODUKCIÓ ÉS NÉHÁNY BEFOLYÁSOLÓ TÉNYEZŐJE	23
2.3. MIKROKLÍMA MODELL	35
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	49
3.1. LABORATÓRIUMI VIZSGÁLATOK	49
3.2. SZABADFÖLDÖN VÉGZETT VIZSGÁLATOK	51
3.3. SZIMULÁCIÓS MODELLEZÉS	58
4. EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE	64
4.1. LABORATÓRIUMBAN VÉGZETT VIZSGÁLATOK EREDMÉNYEI	64
4.1.1. Laboratóriumban végzett módszertani vizsgálat eredménye – Nitrátreduktáz mérés	64
4.1.2. A nitrogénhiány hatása eltérő tápanyaghasznosítású kukorica-hibridek néhány jellemzőjére	66
4.1.3. Szárazságstressz hatása különböző nitrogén-ellátású kukorica- hibridek fotoszintetikus aktivitására és transzspirációjára	69
4.2. SZABADFÖLDÖN VÉGZETT VIZSGÁLATOK EREDMÉNYEI	72
4.2.1. Időjárás	72
4.2.2. SzabADFöldön végzett megfigyelések módszertani eredménye – A kukorica átlagos fotoszintézisének alakulása	75
4.2.3. Öntözés hatása a fotoszintézisre	77
4.2.4. Kukorica vízháztartási mutatóinak fajtaösszehasonlító vizsgálata	81
4.3. MODELLEZÉS EREDMÉNYEI	89
4.3.1. Standard meteorológiai állomás adatainak felhasználási lehetősége mikrometeorológiai szimulációs modell bemenő adataként	89
4.3.2. Öntözött kukorica néhány mikroklima jellemzőjének szimulációja	93
4.3.3. A kukorica néhány vízháztartási jellemzőjének és fotoszintézis intenzitásának számítása szimulációs modellel	104
5. KÖVETKEZTETÉSEK, ÚJ EREDMÉNYEK ÉS A GYAKORLAT SZÁMÁRA HASZNOSÍTHATÓ JAVASLATOK	111
6. ÖSSZEFOGLALÁS	123
7. FELHASZNÁLT IRODALOM	127
8. TÉZISPONTOK	136
9. THESES	138
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	140

KIVONAT

Vizsgálatunk során a növény-környezet kölcsönhatásból, néhány környezeti tényező és növényélettani folyamat eltérő vizsgálati eljárásokkal történő meghatározását végeztük.

A laboratóriumi kísérlet helyszíne a MTA Martonvásári Mezőgazdasági Kutatóintézete volt 2000-ben, ahol mesterségesen előállított, kontrollált körülmények között vizsgáltuk a növények életfolyamatait. Keszthelyen a szabadföldi megfigyelések során - a növény-környezet közismert kölcsönhatásából eredően - a meteorológiai elemek és az élő növény szoros kapcsolata miatt párhuzamos mérések folytak 2000-2002 tenyészidőszakaiban. A harmadik vizsgálati eljárás a szimulációs modellezés volt. Az alkalmazott *Gourdiaan* CMSM modell (1977) korlátait és felhasználási lehetőségeit vizsgáltuk. Esetenként a teljesebb megvalósítás érdekében módszertani jellegű megfigyelésre is sor került.

A metabolikus aktivitást mutató NR (nitrátreduktáz) mérés előkészítési idejének lerövidítése céljából kukorica növényre adaptáltuk *Jaworski* (1971) vizsgálati módszerét.

Módszertani jellegű szabadföldi kutatásunk tárgya a fotoszintézis volt. Feltérképeztük a kifejlett kukorica leveleinek fotoszintézis intenzitását, elkészítettük a fotoszintézis intenzitásának vertikális profilját. Kerestük, a növény mely részén végzett méréssel kapjuk a kukorica átlagos fotoszintézisét legjobban közelítő értéket.

A környezeti tényezők közül a víz- és a nitrogénellátás fotoszintézisre és transzspirációra kifejtett hatását, valamint összefüggéseiket kutattuk a H_2O és CO_2 gázcsere mérésével laboratóriumi és szabadföldi kísérletekben. A szabadföldön végzett vizsgálatokat evapotranszpiráció és sztómaellenállás méréssel egészítettük ki. A fajtaösszehasonlító elemzés érdekében - lehetőség szerint - két eltérő termesztési körülményre javasolt kukoricahibriden végeztük vizsgálatainkat.

Az általunk tesztelt modell felhasználási területének szélesítése céljából vizsgáltuk a standard meteorológiai állomáson mért léghőmérséklet és légnedvesség adatok állomány feletti, referencia szintre történő adaptálási lehetőségét. Mikroklima

vizsgálatunk során a természetes csapadék ellátású és az öntözött kukorica állományok mikroklímájában rejlő eltérés szimulációs modellel történő előállíthatóságát és a mikroklíma szimulációhoz felhasznált, fizikai közelítéssel számolt növényi jellemzők (növényhőmérséklet, sztómaellenállás, fotoszintézis) egyéb irányú használhatóságát elemeztük.

A különböző vizsgálati eljárások a növény-környezet rendszer más és más közelítését tették lehetővé. Központi kérdésként a növény és környezete nagy komplexumból a növény-víz kapcsolat különböző közelítési módokkal történő értékelése szerepelt. Az eredmény a növény-környezet kapcsolat jobb megértéséhez járulhat hozzá, valamint a későbbiekben átgondoltabb agrotechnikai beavatkozás megvalósítását segítheti elő.

ANGOL NYELVŰ KIVONAT**ANALYSIS OF SOME PHYSIOLOGICAL PROCESSES OF MAIZE USING
VARIOUS ASSESSMENT METHODS**

The identification of some environmental factors and some physiological processes of the plant were carried out using different assessment method in analysing the maize-environment interaction in maize in the period 2000-2002. The laboratory observations, the on-field observations and the results of the simulation experiments facilitated different approaches in assessing the behaviour of the maize-environment system. Occasionally observations aimed at methodological problems were also done besides the analysis of the photosynthesis and the water regime of the maize crop. The results may contribute to the better understanding of the plant-environment interaction and may serve to improve the efficiency of the agrotechnical actions in influencing the processes involved.

NÉMET NYELVŰ KIVONAT

ANALYSE MANCHES BIOLOGISCHEN VERLAUFES DES MAISES MIT VERSCHIEDENEN UNTERSUCHUNGSVERFAHREN

In den Jahren 2000 bis 2002 haben wir am Mais die Definition des pflanzenbiologischen Verlaufes und einiger Umweltfaktoren aus der Wechselwirkung Pflanzen-Umwelt mit verschiedenen Untersuchungsverfahren durchgeführt. Die Beobachtungen im Laboratorium, im Freien und mit Simulationsmodellen haben uns verschiedene Annäherungen des Systems der Pflanzen und der Umwelt ermöglicht. Fallweise haben wir neben der Untersuchung der Photosynthese und Wasserhaushaltswerte des Maises auch Untersuchungen methodischer Art durchgeführt. Das Ergebnis kann dem besseren Verständnis des Verhältnisses der Pflanze und der Umwelt beitragen, sowie im Späteren die Verwirklichung besser durchdachten praktischen Eingriffes fördern.

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

A - extinkció
 ABA – abszcizinsav
 c- konstans
 CMSM – Crop Micrometeorological Simulation Model
 Cs – csapadék [mm]
 CWSI – növényi stressz-index
 $\Delta F/F_m'$ – aktuális fotokémiai hatékonyság
 ET – evapotranszpirométer
 ETG/ETMv – Gazda vagy Mv444-es hibrid evapotranszpirométerben
 ET0/ET100/ET200 – 0, 100 és 200kg/ha nitrogén ellátású kezelések evapotranszpirométerben
 F – fotoszintézis intenzitás
 H - hibrid
 H x N – hibrid és nitrogén kölcsönhatás
 I_{max} – elméleti fénytelítődési pont
 LAI – levélterület-index [m^2/m^2]
 Mv/Mv444 – kukoricahibrid
 G/Gazda - kukoricahibrid
 N – nitrogén
 NH_4^+ - ammónium
 NO_3^- - nitrát
 NR – nitrátreduktáz
 ns – nem szignifikáns
 N x V x H – nitrogén-, vízellátás és hibrid kölcsönhatása
 O – mért adat
 PAR – fotoszintetikusán aktív sugárzás
 R – referenciaszinten mért adat
 P_{max} – a maximális fotoszintézis értéke
 rH – relatív nedvesség [%]
 RMSD – Root Mean Standard Deviation
 RMSE – Root Mean Square Error
 r_s - sztómaellenállás
 S – modellel számolt adat/standard állomáson mért adat
 $T_a - T_{air}$ léghőmérséklet [$^{\circ}C$]
 $T_c - T_{crop}$ növényhőmérséklet [$^{\circ}C$]
 V – víz kezelés
 V x N – víz és nitrogén kölcsönhatás
 0 – 0 kg/ha nitrogén kezelés
 100 – 100 kg/ha nitrogén kezelés
 200 – 200 kg/ha nitrogén kezelés
 /- 5/1/0,1%-os szinten szignifikáns eltérés

1. BEVEZETÉS

A szárazföldi növényeknek helyhez kötött életmódjuk következtében életciklusuk során a környezeti tényezők állandó fluktuációjával és gyakran kedvezőtlené válásával kell megbirkóznuk. Létük számtalan környezeti tényezőtől függ, amelyek közül az életfolyamataikat leginkább négy abiotikus tényező (fény, hő, víz és tápanyag) határozza meg. A növények nem nélkülözhetik hosszabb ideig e tényezőket, s jelenlétük, illetve hiányuk tükröződik a fiziológiai folyamatok intenzitásában. A növényfajok többsége nagy fiziológiai plaszticitással rendelkezik, és a környezeti tényezőkre adott válaszok és a védekezés széles skáláját fejlesztette ki, amelynek révén a stressz alatti fiziológiai károsodások elkerülhetők vagy csökkenthetők. A kedvezőtlen környezeti hatások által kiváltott növényi reakciók azon túl, hogy adott feltételek között akár hosszú távon is biztosíthatják a túlélést és a kompetíciós előnyt, egyes fajoknál sajátos morfológiai és fiziológiai specializálódásokhoz vezethetnek.

A növények számtalan olyan terhelésnek vannak kitéve, melyek teljesítményüket, fejlődési lehetőségeiket korlátozzák. A megterheléssel járó, szinte számtalanul sokféle helyzet leírására – mely helyzetek egy adott szervezetben a normális működéstől való eltéréshez vezetnek – a növények esetében is a *stressz* kifejezést használjuk (Szigeti 1998).

Hazánk szélsőségekre hajlamos időjárása miatt a növénytermesztőknek évről évre számolniuk kell valamely abiotikus stressztényező hatásával. A klimatikus adottságainkon túl a nem megfelelő tápanyagellátás, az egyre fokozódó környezetszennyezés tovább csökkentheti a növénytermelés terméshatárát. Az emberi környezetszennyezés következtében fokozódó üvegházhatás hazánkban is érezteti kedvezőtlen hatását, amely fokozódó felmelegedéshez az évi csapadékösszeg csökkenése társul (Mika 1991). A növény-környezet kapcsolat mind alaposabb megismerése a gazdálkodó ember számára különösen fontos, mivel hazánk jelenleg éppen a feltételes öntözési zóna határán van. Ehhez társul még egy rendkívül kedvezőtlen folyamat, a csapadékeloszlás menetének éven belüli esetleges módosulása. A korábbi évtizedek legtöbbjében a havi csapadék maximumának

időszaka (május-június) egybeesett a legtöbb szántóföldi növényfaj kritikus vízigényének megjelenési idejével (Péczely 1998). A közelmúlt eseményei szerint a csapadék csúcsidőszaka eltolódni látszik veszélyeztetve a feltételes öntözési zónába tartozásunkat. Mindezek napjainkban is időszerűvé teszik az 1960-as évektől széleskörűen - több éghajlati körzetben és eltérő talajtípusokon - folytatott agrometeorológiai vizsgálatokat az országban.

Az 1960-70-es évek kutatási technikájának fejlődése, s a korábban nem ismert kapcsolatok feltárása a többi környezetben lejátszódó folyamathoz hasonlóan megteremtette a növény-környezet kapcsolat újraértelmezésének lehetőségét is. A kutatók figyelme a jelenségek pontos leírásán túl, azok korrekt biológiai és fizikai magyarázatára is irányult. Ehhez azonban először a rendszer működését kellett mérhetővé tenni, majd mennyiségileg a lehető legpontosabban feltérképezni.

A növény és környezete közötti kapcsolat realizálódása az anyag- és energiacsere folyamatain keresztül történik. Az állományra jutó sugárzási energia különböző energiaigényes folyamatokra fordítódik. A növényeket érő energia egy része visszaverődik, másik része behatol az állományba, s a harmadik részét megkötik az állományok (Jones 1983). Ez utóbbi energiahányad a növényi életfolyamatok szempontjából fontos, mivel ez a kiindulási alapja a transzspiráció és a fotoszintézis fenntartásának. A két gázcseré folyamatot a közös kivezető nyílás, a sztóma elválaszthatatlanul kapcsolja össze, amely a CO_2 - és a vízgőzforgalom lebonyolításáért egyaránt felelős. A kettő közötti egyensúly kialakítása a jó produkció egyik alapfeltételét jelenti.

A növény életfolyamatai egymással és az állományt körülvevő környezettel szoros kölcsönhatásban játszódnak le, ezért bármely életfolyamat elkülönített vizsgálata nehéz, s gyakran csak több egyszerűsítő feltétel bevezetésével válik megvalósíthatóvá. A valósághoz közeli eredményt a kapcsolat összetettsége és sokszínűsége miatt komplex közelítéssel érhetünk el.

A disszertáció célja

A disszertáció célkitűzése a növény és az azt körülvevő környezet kölcsönhatásából néhány elem és növényélettani folyamat különböző vizsgálati eljárásokkal történő meghatározása volt. Ehhez az alábbi módszereket alkalmaztuk:

- Az agrometeorológusok és mezőgazdászok laboratóriuma a fitotron, ahol mesterségesen előállított, kontrollált körülmények között vizsgálhatjuk a növények életfolyamatait. A LABORATÓRIUMI vizsgálatoknál használt egyszerűsítő feltétel a légköri jellemzők szabályozása volt.
- A növény-környezet közismert kölcsönhatásából eredően a meteorológiai elemek és az élő növény egymással szoros kapcsolatban vannak, felvételezésüket egyidejű, párhuzamos adatgyűjtéssel SZABADFÖLDI vizsgálatok során végeztük.
- A harmadik vizsgálati eljárásunk a napjainkban még főképpen kutatók által alkalmazott MODELLEZÉS volt. A modellek jellemzője, hogy a kutatás tárgyát fizikai vagy gondolati rendszerrel helyettesítik, számtalan egyszerűsítést tartalmaznak, de olyan komplex vizsgálatokat tesznek lehetővé, amelyből visszakövetkeztethetünk a természetes folyamatokra. A vizsgálat célja annak körvonalazása volt, hogy mire képes és alkalmas egy szimulációs modell, és mit nem szabad elvárni tőle, illetve hogyan lehet meggyőződni annak megbízhatóságáról.
- Esetenként a teljesebb értékű megvalósítás érdekében módszertani jellegű megfigyelésre is szükség volt.

Vizsgálatainknak nem volt célja a növény-környezet (talaj-növény-légkör rendszer) teljes körű felmérése, csupán egy-egy jellemző elemének elemzése, különös tekintettel a részjelenségek ok-okozati kapcsolatainak feltárására. A különböző vizsgálati eljárások a növény-környezet rendszer más és más közelítését tették lehetővé. **Kutatásaink központi kérdéseként a növény és környezete nagy komplexumból a növény-víz kapcsolat különböző közelítési módokkal történő értékeléseit választottuk. Eredményeink a növény-környezet kapcsolat jobb**

megértéséhez járulhatnak hozzá, a későbbiekben pedig átgondoltabb agrotechnikai beavatkozások megvalósítását is elősegíthetik.

Részletesebb célok

A laboratóriumban végzett kukorica NR (nitrátreduktáz) aktivitás módszertani-vizsgálatot a minták mérés előtti előkészítési idejének lerövidítése céljából végeztük. A vákuumos módszernél egyszerűbb vizsgálati módot kerestünk a metabolikus aktivitás napi változásaira (Srivastava 1980). Jaworski-módszerét (1971) a kukorica NR vizsgálatára adaptáltuk: szerves oldószer koncentráció és hőmérsékletfüggés vizsgálat elvégzése után.

Módszertani jellegű, de már szabadföldi kutatásunk tárgya a fotoszintézis volt 2000-ben. Célunk a sztómák által szabályozott gázcsere folyamatok mérésére alkalmas LI-6400 típusú műszerrel a fotoszintézis intenzitás növényen belüli alakulásának feltérképezése, a növény átlagos fotoszintézisét legjobban közelítő mérőhely meghatározása volt. A kifejlett kukorica átlagos fotoszintetikus aktivitásértékét egy méréssel meghatározva a növény pillanatnyi produktivitásáról kapunk információt, amely már összehasonlítható a modellel számolt értékekkel.

A környezeti tényezők közül a víz- és a nitrogénellátás fotoszintézisre és transzspirációra kifejtett hatását, valamint összefüggéseiket kutattuk a H₂O és CO₂ gázcsere mérésével laboratóriumi és szabadföldi kísérletekben. Lehetőségeink szerint két eltérő termesztési körülményre javasolt kukoricahibriden végeztük vizsgálatainkat, hogy fajtaösszehasonlító elemzésre is módunk nyíljon. Szabadföldön végzett vizsgálatainkat evapotranszspiráció és sztómaellenállás méréssel, illetve - a minél komplexebb megfigyelésre törekedve - a meteorológiai elemek és a növény fenometriai jellemzői közül a levélterület, illetve a termésmennyiség vizsgálatával egészítettük ki.

Az általunk tesztelt modell felhasználási területének szélesítése céljából vizsgáltuk a standard meteorológiai állomáson mért léghőmérséklet és légnedvesség

adatok - a modell futtatásához szükséges - állomány feletti, referencia szintre történő adaptálási lehetőségét is.

Az állományon belüli léghőmérséklet és légnedvesség méréseink célja a természetes csapadékelátottságú és az öntözött kukoricaállomány eltéréseinek szimulációs modellel történő előállíthatóságának vizsgálata volt.

A szimulációs modellezés célja nem csak a modell eredeti célkitűzése, és a kukoricaállomány néhány mikroklima jellemzőjének előállítása, hanem a szimulációhoz felhasznált, fizikai közelítéssel számolt növényélettani jellemzők (növényhőmérséklet, sztómaellenállás, fotoszintézis) egyéb irányú használhatóságának elemzése is volt.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

Régóta ismeretes a természetben játszódó folyamatok egymással és a környezettel fennálló szoros kölcsönhatása, amely azt feltételezi, hogy vizsgálatuk csak komplex közelítéssel lehetséges (Anda 2001). A növény és környezete közti kapcsolatot az anyag- és energiacsere folyamatai tartják fenn, amely különböző anyag- és energiaáramokkal, fluxusokkal írható le. A korábbiakhoz képest újnak számító közelítést az energia-megmaradás törvényének „újrafelfedezése” jelentette, amely abból a tényből indul ki, hogy a Föld-légkör rendszerben lejátszódó folyamatok során a Napból jövő energia felvétele és leadása hosszútávon egyensúlyban van, csupán az egyes energiafajták átalakulásai azok, amelyek természeti jelenségeinket alakítják (Anda és Burucs 1997). Ez a statikus közelítés, amely főleg az egyes környezeti elemek tér- és időbeli eloszlását tárta fel, s ehhez próbált fizikai magyarázatot fűzni, jelentősen megváltozott. A szemlélet nemcsak a Föld-légkör rendszer egészére, hanem kisebb léptékben, akár a növényállományok, ill. egy-egy levél belsejében lejátszódó folyamatokra is vonatkoztathatók. Ennek megtételéhez azonban a szemlélet-változáson kívül szükség volt a növényállományokban, s annak egy-egy kisebb egységében pl. levélen belül lezajló folyamatok, s köztük a növény-víz kapcsolat korábbinál pontosabb megismerésére, mérhetővé tételére. E témában kb. a 60-70-es években látott napvilágot néhány összefoglaló publikáció (Monteith 1976, Oke 1978), mely lehetővé tette a talaj-növény-légkör rendszerben lejátszódó energetikai- és vízforgalmi változások pontról-pontra történő követését, s a környezetben zajló folyamatok együttes kezelését.

2.1. A NÖVÉNY-VÍZ KAPCSOLAT ÉS NÉHÁNY MEGHATÁROZÓJA

Sugárzási alapfogalmak [Anda és Burucs (1997) alapján]

A növény vízháztartásának a környezet többi elemétől függetlenített vizsgálata a sugárzással fennálló elválaszthatatlan kapcsolata miatt nehezen

képzeltet el. A napsugárzás nem csak a fotoszintézis számára jelent kizárólagos energiaforrást, hanem a növények helyhez kötött volta miatt esetenként energia felvételi kényszerrel is együtt jár. A felvett többlet energiától való „megszabadulás” legintenzívebb módja a víz rendkívül magas fajhője miatti párologtatással történő hővesztés, mivel minden gramm víz elpárologtatása 2462 J energia elvonással jár 15°C-os növényhőmérsékletnél. Víz hiányában a többlet energia a növény hőmérsékletének emelkedését okozza, amely egy ponton túl akár a növény hőhalálához is vezethet. A növény párologtatásáról csak akkor lehet teljes körű információnk, ha először behatároljuk azt az energiamennyiséget, amelyet a növény párologtatással távolít el.

A sugárzás útját követve a növény a felszínre érkező energia egy részét visszaveri, amellyel bevételként a továbbiakban már nem számolhatunk. Ez az energiavesztés bár növényfajtól függő, átlagosan a leérkező rövidhullámú sugárzás mintegy 18-23%-a. A növényi energiaháztartás vizsgálatának többsége a sugárzás csak azon hányadával foglalkozik, amely a fotoszintézis folyamatában megkötődik, ugyanis ez tekinthető annak a tiszta nyereségnek, amelyért kultúrnövényeinket termesztjük. Általában 1 g növényi szárazanyag előállításához növényfajtól, fajtától, fejlődési fázistól, s különösen a szövetek beltartalmától függően 13,5-19 kJ energia megkötése szükséges. A legtöbb irodalomban átlagként a 16,18 kJ/g-os értéket találjuk. Ennek ismeretében, valamint a növények szárazanyag-termelését alapul véve a fotoszintézis során megkötött energiahányad kiszámítása meglepő eredményre vezet: a teljes sugárzásra vonatkozó sugárzashasznosulás átlagosan mindössze 1-2%. Az algák a vízbe hatoló sugárzásnak mintegy 2-5%-át hasznosítják, míg a szárazföldi növények csupán 0,5-1%-os energiahasznosításra képesek. Ennél azonban a sugárzásmegkötés magasabb, csak a megkötött energia jelentős része nem közvetlenül a produkcióban jelenik meg. Nem szabad megfélemlenünk arról sem, hogy a növények számára kedvező életfeltételt jelentő mikroklima kialakítása is energia befektetéssel, sugárzás felhasználással jár. S végül az állományokban a sugárzás egy része eléri a talajfelszínt. A sugárzási energia fenti kategóriánkénti megoszlása - állomány struktúráról függően - térben és időben erősen változó.

A felszínre érkező rövidhullámú sugárzásból nyert energia egy része a hosszúhullámú tartományban felszíni kisugárzásként visszakerül a légkörbe. A sugárzásbevitel és kiadás egyenlegeként rendelkezésre álló nettó energia ($Q^*_{\text{levél}}$) különböző energiaigényes folyamatok közötti megoszlását a levél hőháztartási mérlege tartalmazza:

$$Q^*_{\text{levél}} = Q_H \pm Q_{LE} \pm M \quad [W m^{-2}] \quad (2.1.)$$

A növény és környezetének melegedését vagy hűtését előidéző levegő hőforgalma (Q_H), a levélfelszín és a környező levegő közti energiacsere fizikai folyamatát kifejező mennyiség, míg a Q_{LE} a növényállomány párologtatására fordított hőmennyiség. Az M tag az anyagcsere folyamatok által megkötött- és a fizikai energiatárolást együttesen reprezentálja, a valóságban az egész mérleg mindössze néhány %-a. A nappali órákban általában + előjelű, éjszaka a légzés túlsúlyánál lehet negatív. Régóta tudjuk, hogy a növények a talajból felvett víznek csupán töredékét tartják vissza szöveteikben. A gyökerek által felvett víz további sorsa és felhasználása fajonként változik. Például a kukorica az összes felvett víz 98%-át „hasznosítás” nélkül a légkörbe juttatja. Még a vízzel legtakarékosabban gazdálkodó xerofita egyedek esetében is meglehetősen magas ez az érték, elérheti az 50%-ot. Ennek megfelelően a (2.1.) egyenlet három tagja közül a legnagyobb arányú energia felhasználó a párologtatás (Q_{LE}), amely elérheti az összes energia akár 70%-át is, ha van hozzá elegendő víz. A Q_{LE} minden növényvel kapcsolatba kerülő víz (harmat, intercepció csapadékmennyiség, a kutikuláról és a sztómákon keresztül kilépő víz) elpárologtatásához szükséges energiát együttesen tartalmazza. Normál körülmények között a transzspirációs vízvesztés energia igénye, s növényélettani jelentősége tehát a legnagyobb, amely viszont a sztómák szabályozása alatt áll.

Sztómamozgás és transzspiráció

A sztómák legfontosabb funkciója a gázcsera lebonyolítása: a CO_2 felvétele és a víz leadása. A sztómákon keresztüli vízleadás jelenti azt a hajtóerőt, amely

mozgatja a vizet a talaj-növény-légkör rendszerben. A víz leadásának legcsekélyebb eltérése a környezeti feltételek diktálta optimumtól hosszú távon a növény károsodásához vezethet, így a növény „érdeke” a sztómák minimális nyitottsága. Ezzel párhuzamosan, a növények a fotoszintézishez szükséges CO₂ mennyiség biztosítása érdekében igyekeznek a sztómák átmérőjét folyamatosan növelni. A növényi sztómák legfontosabb funkciója, hogy ezt a két ellentétes érdekelttségű folyamatot egyensúlyban tartsák: a maximalizált CO₂ felvétel mellett minimalizálják a felesleges vízveszteséget (Schulze 1986).

A sztómamozgás szabályozása rendkívül összetett folyamat, nagyszámú közlemény foglalkozik az ismertetésével, de a sztóma zárósejtek mozgásának ezideig nem minden részletét tárták még fel. Ketellapper (1963) a légrések mozgási mechanizmusának fizioiógiájával új aspektusban foglalkozott, amelyet a későbbiekben Meidner és Mansfield 1968-ban fejlesztett tovább. A sztómamozgás általános élettani folyamataival többek között von Caemmerer és Farquhar (1981) munkája foglalkozik. A sztómamozgás fotoszintézisben és párologtatásban játszott szerepéről Jarvis és Mansfield (1981) publikált.

A sztómák állapotát sok környezeti és endogén faktor befolyásolja. Ismertek a fényre, CO₂-ra, a légkör nedvességtartalmára (Schulze 1986), a hőmérsékletre (Meidner és Mansfield 1968), a különböző légköri szennyeződésekre adott sztomatikus válaszok.

A környezeti tényezők közül a sugárzással való kapcsolat elemzése sokáig a sztóma vizsgálataok egyik fő irányát képezte. A másik fő vizsgált környezeti tényező a vízellátottság. A sztómák, mint a magasabb rendű növények vízleadásának alapvető szabályozói már régóta ismeretesek, s az sem véletlen, hogy a növény-víz kapcsolat a legrészletesebben tanulmányozott részterület a környezeti tényezők növényre gyakorolt hatásai közül. A sztómák viselkedésének megértése alapvető fontosságú különösen a száraz éghajlatú területeken a növény vízfelhasználási hatékonyságának javítása érdekében. A vízhiánnyal összefüggő sztómaellenállás növekedés a legtöbb növényfajra régóta tanulmányozott és publikált összefüggés (Denmead és Miller 1976). A növény vízháztartási mérlege és sztómaellenállása közti kapcsolat összegző leírása többek között Lang et al. (1969) nevéhez fűződik.

A kutatás másik iránya a környezeti tényezők együttes figyelembe vétele felé fordult, s ez a vonal vezetett el aztán a modellezéshez. A felhalmozódott ismeretek sok kutatót csábítottak modellek készítésére, melyekkel az összetett valós rendszer viselkedését szimulálhatták (Avisar *et al.* 1985). A modellek térhódítása napjainkban is tart, a korábbinál kifinomultabb és részletesebb információ tartalommal (Howell *et al.* 1998). Kimondottan kukorica modellezésével Kiniry és Knievel (1995) foglalkozott.

A sztómamozgás szabályozásának számtalan elmélete van, kezdve a hidraulikus jel elmélettől (Meidner és Mansfield 1968, Schulze 1986) egészen a napjainkban elfogadott stressz és hormonális jelek által előidézett sztómazáródás elméletig (Zhang és Davis 1987). Csak a '80-as évek közepén sikerült kísérletesen is kimutatni, hogy a sztómák záródása akkor is végbemegy, amikor a levél víz-, oldat- és turgor-potenciálja változatlan marad (Coultts 1981). Ezek voltak az első közvetett bizonyítékok arra, hogy a növényen belül van egy jelrendszer, ami nem egyenlő a hidraulikus jellel és ami révén gyorsabb reakciót lehet előidézni a stressz hatása alatt. Az új elmélet szerint a vízhiány esetén ún. transzducer anyagok képződnek a növény különböző részeiben, amelyek vagy közvetlenül, vagy közvetve idézik elő a sztómazáródást. Ezek az anyagok természetük szerint különbözőek: lehetnek hormonális hatásúak (abszcizinsav, citokininek stb.), ionos jellegűek (Ca^{2+} , stb.) és egyéb vegyületek.

A sztómák záródásában az abszcizinsavnak van a legnagyobb jelentősége (Zhang és Davis 1987, Atkinson *et al.* 1989). Az ABA (abszcizinsav) a vízzel jól ellátott növényekben is jelen van nagy mennyiségben, de nagyrészt kötött formában. Az abszcizinsav szintézise a kloroplasztisban történik. Kisebb mennyisége konjugált és kötött formában van jelen a mezofillum szöveiteiben is. A raktárkészletek gyorsan mobilizálhatóak a stressz által indukált jelle, – ami ugyancsak az ABA – amely a stresszre adott gyors válaszreakcióhoz vezet.

Az abszcizinsav felszabadulásának mechanizmusa a következő. A stressz következtében a gyökérben gyors hidraulikus jel képződik, ami az ott tárolt ABA felszabadulásához, illetve az ABA szintéziséhez vezet (Zhang és Davies 1987). Innen az abszcizinsav – a xilémen keresztül – a levelekbe jut (Zhang és Davies

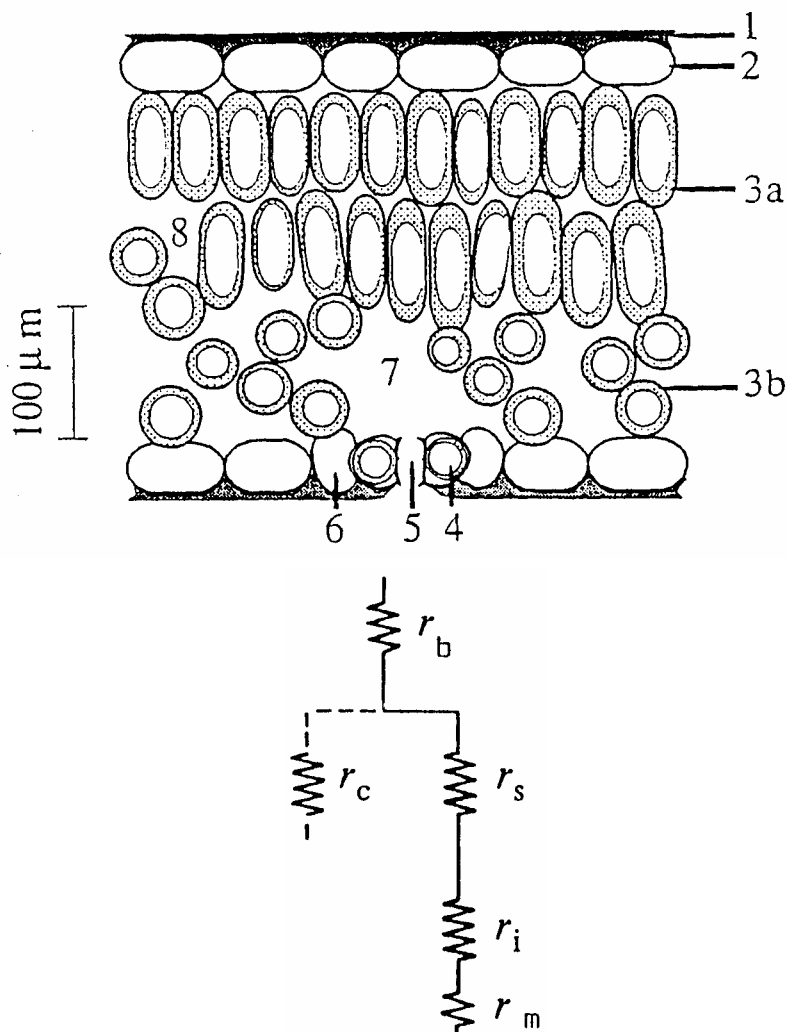
1987, *Atkinson et al.* 1989), ahol a raktározott formából az ABA felszabadulását indukálja. Az ABA hatását a zárósejtekre közvetlenül és közvetve a K^+ csatornákon keresztül feje ki. Az ABA gátolja a zárósejtek plazmalemmájában a H^+ -ATPáz, illetve aktivizálja a nem szelektív Ca^{2+} csatornákat és a lassú anion csatornákat. Mindez depolarizálja a zárósejtek sejtmembránját, ami K^+ ionok kiáramlását eredményezi. Emellett az ABA gátolja a K^+ ion be-, illetve serkenti a K^+ ion kiáramlását a megfelelő csatornák gátlásán illetve aktiválásán keresztül. Ez a végső soron a turgor elvesztéséhez és a sztóma ABA koncentráció függő bezáródásához vezet. A zárósejten belüli ABA hatásának mechanizmusa még mindig nem kellően tisztázott. Feltételezik, hogy a szignáltranszdukció a citoszólban szabadon található Ca^{2+} ionok által közvetített folyamat, de vannak más jelátvitellel kapcsolatos elképzelések (*Lee és Stewart* 1996).

Atkinson és munkatársai (1989) felvették, és azóta bizonyították is a Ca^{2+} ionok hatását a sztómazáródásra és az eredmények alapján hangsúlyozták a szerepét a szárazságstressz túlélésében.

A növény anyagforgalmának egy része (víz és CO_2) a sztómákon keresztül zajlik, amely eredetileg az epidermisz sejteinek egyenlőtlen osztódásával létrejövő egymással érintkező zárósejtek közötti középlemez hasadásával keletkező rés (2.1. ábra) (*Anda és Burucs* 1997).

Elméletileg mindenhol lehet, ahol epidermisz borítja a növényfelszínt, a legtöbb azonban a levelek két oldalán található, fajonként eltérő sűrűségben. A szélsőértéket *Oke* (1978) 5-500 sztóma/ mm^2 levélfelületre tette. A levél légkörrel érintkező részeit kutikula (1) fedi, amely mind a vizet, mind a CO_2 -ot csak nehezen engedi áthatolni. A víz mozgásával szemben fellépő ellenállás a kutikuláris ellenállás (r_c). A sztóma nyílását (5) a két oldalról közrefogó zárósejtek (4) hozzák létre, amely a sztóma mögötti üregből (7) kijáratot képez a légkör felé. A zárósejteket alakban, méretben és felépítésben egyaránt eltérő kísérősejtek (6) veszik körül, melyek az új kutatások szerint a sztómák mozgásának szabályozásában jelentős funkciót töltenek be. A növények hőszabályozása nagyon egyszerűen a sztómarések nagyságának változásával történik azáltal, hogy minél nagyobb a rés, annál több vízpára tudja elhagyni a növény szöveteit, a párolgási hőveszteségnek

megfelelő mértékben alakítva azok hőmérsékletét. Ennek számszerű meghatározására szolgál a sztómaellenállás (r_s).



2.1. ábra: A sztómanyílás felépítése és a levél belüli ellenállások a határréteg ellenállással (Anda és Burucs 1997)

A sztómákon keresztül bonyolódó párologtatás diffúzió, amely nem más, mint a vízrészecskék rendszertelen, spontán mozgása, ha az energiatartalomban különbség van a rendszer két pontja között. Az energia eltérést a levél mezofillumának (3) folyamatosan magas telítési vízgőz-koncentrációja, - mely

kapcsolatban van a sejtközötti járatokkal (8), valamint a sztóma mögötti üreggel, (r_i) - és a levélen kívüli levegő alacsonyabb vízgőz-koncentrációja közt szinte állandóan meglévő különbség jelenti. A 3-as egységnél fellépő ellenállás az r_m .

A sztóma ellenállás diffúziós ellenállások közötti vezető szerepének felismerése alapján *Monteith* (1965) a teljes növényállomány ellenállását (r_c) határozta meg, a levélfelület-index (LAI) ismeretében:

$$r_c = [q^*(T_c) - q] / E \cong r_s / LAI \quad (2.2.)$$

ahol $q^*(T_c)$ az adott levélhőmérsékletéhez tartozó telítési vízgőz koncentráció [kg kg^{-1}],
 q a levelet körülvevő légkör tényleges vízgőz koncentrációja [kg kg^{-1}],
 E a transzspiráció intenzitása [$\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$],
 r_c a teljes növényállomány ellenállása [s m^{-1}],
 r_s a sztómaellenállás [s m^{-1}],
 LAI a levélfelület-index [$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$].

A transzspiráció intenzitás meghatározását a diffúz ellenállás(ok) ismeretében a ma már klasszikusnak számító *Brown és Escombe* 1905-ben megjelent „elektromos-ellenállás analógiájára” felírt egyenlete alapján végezhetjük. Eszerint a párolgás sebességét a levél és a levélben lévő és a környezeti párányomás különbsége, illetve a víz útjában fellépő összes ellenállás hányadosa adja:

$$w = \frac{(e_{(l)} - e) LAI}{r_s + r_a} \quad (2.3.)$$

ahol w a transzspiráció pillanatnyi intenzitása [$\text{g víz m}^{-2} \text{perc}^{-1}$],
 $e_{(l)}$ adott levélhőmérsékletéhez tartozó telítési vízgőz-koncentráció [g m^{-3}],
 e a tényleges vízgőz-koncentráció az állomány feletti légtérben [g m^{-3}],
 r_s a sztómaellenállás [s m^{-1}],

r_a a határréteg ellenállás [$s\ m^{-1}$],

LAI a levélfelület-index [$m^2\ m^{-2}$].

Elméletileg a levélen belül minden szervezeti egységnél van ellenállás, amellyel a vízgőz találkozik a szabad légterbe vezető útján. A gyakorlatban legtöbbször az ellenállások száma leszűkül azok körére, amelyek mérése viszonylag egyszerűen elvégezhető. Ezek közül a sztómaellenállás (r_s) az, amely a többi ellenálláshoz képest legkönnyebben mérhető, s akár önmagában is alkalmas - a párolgás intenzitására ható környezeti tényezők ismeretében - a transzspiráció számszerű jellemzésére (*Kato et al.* 2004). Nem szabad azonban megfedkezünk arról, hogy szinte a rendszer minden egyes pontjánál van a víz mozgásával szemben ellenállás, a talajtól egészen a szabad légkörig. Attól függően, hogy ezekből az ellenállásokból és a környezeti tényezők közül hányat veszünk figyelembe, a (2.3.) egyenlet számos taggal bővíthet.

A szabadföldi sztómaellenállás mérés ellenőrzésének fontosságára már *Monteith* (1965) utalt. Az óvatosságra való intés később sem maradt el, kiegészítve a porométeres mérés hibalehetőségének számszerű közlésével, amely egyes szerzők szerint akár a 20-50%-ot is elérheti (*Idso et al.* 1988, *Monteith* 1990). Ennek ellenére többen hívták fel az alkalmazók figyelmét arra, hogy a porométer ma is a sztómaellenállás mérés legmegbízhatóbb műszere.

2.2. A NÖVÉNYI PRODUKCIÓ ÉS NÉHÁNY BEFOLYÁSOLÓ TÉNYEZŐJE

A növényi szervezet vízháztartását a víz felvétele, leadása és a növényen belüli mozgása határozza meg. A növényben tapasztalható vízáramlás mozgatóereje a talaj és a légkör közötti vízpotenciál különbség, így könnyen felléphet a növényi szervezetben vízhiány, ha a vízfelvétel nehézségekbe ütközik, illetve ha a vízleadás túlzottan nagy mértékű a felvételhez képest. A szárazság által előidézett vízhiányra a

növény két, lényegében adaptív, könnyen elkülöníthető reakcióval válaszol. Az egyik a korábban részletezett sztómazáródás, a másik a növekedés visszaesése.

A levélfelület

A biológiai tényezők közül a produkciót determináló növényi alkotóelemek összességét leggyakrabban a könnyen és viszonylag pontosan mérhető levélterület nagyságával (LAI) szokták leírni. A levelek szárral bezárt szögének meghatározása sokkal bonyolultabb és munkaigényesebb eljárás, így ritkábban találkozhatunk vele, bár a modellezés térhódítása e kutatási részterületen is jelentős előrelépést hozott. Gyakran egyszerűsítik a valóságot azzal, hogy az állományokat két kategóriába sorolják a levelek szárral bezárt hajlásszöge alapján (vertikális, horizontális levélállású állományok). A kategorizálást nagyban nehezíti, hogy több az olyan növényfaj, amelynek levélállása a növénymagasság eltérő szintjeiben változik, mint a tisztán vertikális, vagy horizontális levélállást képviselő fajok száma.

Tisztában kell lennünk azzal, hogy az állomány sajátosságait a levelek méretére és a szárral bezárt szögének ismeretére korlátozva csak leegyszerűsítve kapjuk az állomány architektúráját (Ross és Ross 1998). A valóságban az állomány architektúra több a fenti két mutató együttesénél; a föld feletti növényi szervek összessége alkotja. Az architektúra tartalma akár tovább is bővíthető a gyökérzet bevonásával, amely a talajszelvényt átszövő speciális felületként is felfogható. Bármely módon közelítjük az architektúrát alapvető feltétel, hogy a vizsgált növényi szervre vonatkozó információ statisztikai jellegű, mennyiségileg megfogalmazott legyen. Leggyakoribb a „repräsentatív” növény alkalmazása, amely több aktuális növény megfigyelési adatainak átlagából származtatott tulajdonságokkal felruházott minta. A legegyszerűbben akkor járunk el, ha a matematikai leírásnál a növényi szervek egy növényen, ill. állományon belüli eloszlását véletlenszerűnek tekintjük.

Az állományok felépítésének közelítésekor még ma is gyakran az egyedi levél tulajdonságaiból próbálunk következtetni a számos egymással és környezetével kölcsönhatásban lévő levelet tartalmazó állomány sajátosságaira (Anda 2001). Léteznek azonban olyan közvetett eljárások, amelyek az állomány egészét

tetszőleges számú rétegekre bontják, s a sugárzásbehatolás alapján számolják egy-egy rétegben a zöldfelület nagyságát (*Welles és Norman 1991*). Ebben az esetben is felmerülhet hiba, csak a korábbi módszerektől eltérő jellegű. Tekintettel a levélfelület mérő eljárások erősen faj-specifikus voltára, a továbbiakban csak a tesztnövényként alkalmazott kukorica zöldfelületének meghatározására szolgáló módszereket tekintjük át.

A kukorica zöldfelületének pontos ismerete szinte minden kutatási témában fontos, mert nagysága az egyik legalapvetőbb termesztési célt, a produkciót határozza meg. Számos szerző szoros kapcsolatot mutatott ki a kukorica termése és a levélfelület között (*Menyhért et al. 1980*). *Dhang Thi (1993)* elemzésében a fenti két elem közti korrelációs együttható értéke $r = 0,801$ ($P=0,1\%$). Többek között a levélfelület nagysága határozza meg a növényállományok sugárzás elnyelését és ezen keresztül annak hasznosulását (fotoszintézis). A sugárzás elnyelését, s a talajra lejutó sugárzás mennyiségét a *Monsi-Saeki (1953)* formula számszerűen adja meg, amelynek felhasználása napjainkban egyben az állomány zöldfelületének meghatározására szolgáló műszerek működési alapelvét is jelenti.

A szakirodalomban azonban nemcsak a növényre vonatkozó tanulmányoknál, hanem pl. a talajborítottság elemzéseinél is egyik legfontosabb mutató a zöldfelület nagysága (*Hicks és Lascano 1995, Lőke és Soós 2002*).

Hazai termesztési körülmények között is számos kutató foglalkozott speciálisan a kukorica levélfelület meghatározásának lehetőségeivel (*Pintér 1979, Berzsenyi 1989*). A nemzetközi szakirodalom is szép számmal tartalmaz utalást a kukorica zöldfelületének mérési lehetőségeiről (*Daughtry és Hollinger 1984*). A későbbi publikációkban, főképpen a '90-es évektől már inkább a végeredmény, vagyis a már meghatározott levélfelület felhasználására találhatunk példát (*Lönhardtné és Kismányoky 1992*). Az asszimiláló zöldfelület pontos megismerésének fontosságát a szimulációs modellek térhódítása ismételten előtérbe helyezte. A modellek egyik része a produkciót előállító növényélettani folyamatok szimulálásával jut el az ember számára termesztési célként kitűzött hasznos termésig. Az input adatok pontosításával a termés becslése válik a valóságoshoz közelebbivé, s ezzel a modell a gyakorlatban is jobban alkalmazhatóvá.

A gyors kezdeti fejlődésű fajták a tenyészidőszak elején nagyobb zöldfelületet képeznek, s sugárzás intercepciójuk is magasabb, magukban hordozva a nagyobb termés lehetőségét (Muchow 1994). Ahogy az azonos fajtájú ill. más fajtába tartozó állományok architektúrája a fejlődés során eltérő, úgy változik a sugárzás állományon belüli eloszlása, amely aztán fajták közötti, vagy akár fajtán belüli területenkénti produktivitási mutatók eltéréseiért is felelőssé tehető (Maddonni és Otegui 1996).

A növekedés kapcsolata a víz- és nitrogénhiánnyal

A vízhiány legszembetűnőbb általános hatása a növények méretének, levélterületének és produktiójának csökkenése, hiszen a vízhiányra legérzékenyebb folyamatok közé tartozik a sejtnövekedés és a sejtfal szintézise (Boyer 1968) a fotoszintézis és a nitrátreduktáz-szint alakulása.

Egyes szervek eltérően reagálnak a fennálló vízhiányra. A gyökerek növekedésének fenntartása magában rejti a mélyebb helyről történő vízszerezés potenciális lehetőségét, ugyanakkor a szár, illetve a levelek növekedésének erőteljesebb gátlása (Earl és Davis 2003) csökkenti a transzspiráció mértékét (Sharp *et al.* 1994).

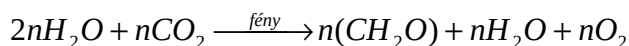
A növekedésre ható környezeti tényezők közül a nitrogénhiány a másik legkutatottabb terület. A nitrogénhiány egyik lehetséges hatásmechanizmusa, hogy a sejt csökkent turgornyomáson keresztül befolyásolja a levél növekedését (Taylor *et al.* 1993). Mivel a nitrát, illetve az ammónia a levelek sejteiben nagyon potens ozmotikumként viselkednek, a N felvehetősége közvetlenül potenciálisan befolyásolja a sejt turgornyomását a sejt oldatpotenciálján keresztül. Ha a N-hiány a levél növekedésére a sejt turgornyomásán keresztül fejt ki hatását, akkor nincs szükség a N-hiányra jellemző másodlagos szignálra, hiszen a N önmaga mennyiségének a jeleként is felfogható. Ilyen körülmények között a N a levelek növekedésére, a sejtfal enzimeire és szubsztrátjaira hat (Taylor *et al.* 1993). Közismert tény, hogy a fotoszintézis is függ a levelek N tartalmától (Lawlor 1994), így a N hiány közvetetten is hatással lehet a növekedésre.

A hatásmechanizmusok skálája bővül, ha feltételezzük, hogy a N csökkent szintjét a növényi szervezet egy másodlagos jellel fejezi ki. A N állapotjelzése a vízhiánynál megfigyelt szignálok analógiájára, egy kémiai jellel történik, és többek között az abszcizinsav és a citokininek szerepét is taglalják (*Samuelson et al.* 1992). Kimutatták, hogy a felvehető N mennyiségének csökkenésével az endogén citokinin mennyisége változik (*Samuelson et al.* 1992). Nitrogénéhezésnél megfigyelték a gyökér-szár változását, illetve a transz-zeatin típusú citokininek előfordulását, így feltételezhetően a citokinineknek a biomassa eloszlásában is lehet szerepe (*Wagner és Beck* 1992).

Az ABA hatását a levélterület növekedésére számos közleményben leírták, és kimutatták, hogy az ABA koncentráció növekszik N, vagy más ásványi tápelem hiányának a fellépésekor. A N potenciális hatása különböző kölcsönhatásokban is megnyilvánulhat, így például kevesebb N következtében a sejtek csökkent turgornyomása előidézheti az ABA szintézisét (*Zhang és Davies* 1987) és mind a két folyamat teljesen elkülönülten csökkentheti a levél növekedését.

A produkciót meghatározó fotoszintézis és kapcsolata néhány környezeti tényezővel

Az anyagcsere folyamatok közül a legtöbbet vizsgált terület a növényi produkciót előállító fotoszintézis, amely egy redoxfolyamat, melynek során valamilyen elektrondonorról úgy jut át az elektron egy akceptorra, hogy ahhoz a szükséges energiát a fény szolgáltatja. A fotoszintetizáló szervezetek döntő többsége a vizet használja fel elektrondonorként. Így a fotoszintézis reakcióegyenlete az alábbi formában írható fel:



ahol H_2O az elektrondonor,
 CO_2 az elektronakceptor,
 (CH_2O) az első redukált termék.

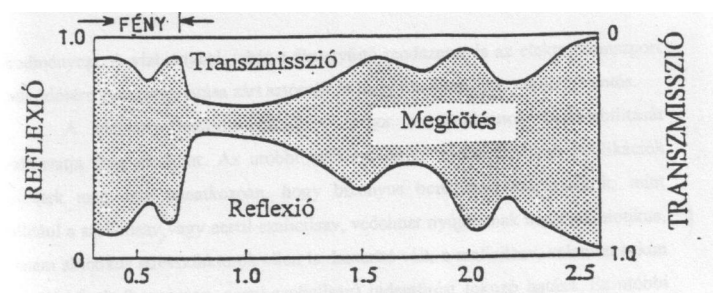
A fotoszintézis folyamatára vonatkozó nagyszámú közlemények áttekintése meghaladná e disszertáció kereteit, ezért a téma kidolgozása szempontjából fontos sarokpontokat mutatjuk be.

A szabadföldön élő növény folyamatosan ki van téve a napsugárzás hatásának, amely egyben energia felvételi kényszerrel is együtt jár. A levél a ráeső rövidhullámú sugárzás egy részét közvetlenül visszaveri (α). A visszaverődés után maradó sugárzás egy további részét a növény átengedi a talajfelszínre (τ), s végül mindössze töredékét abszorbeálja (a) a fotoszintézis folyamatában (2.2. ábra). A három sugárzási tag összege bármely időben egyenlő a globálsugárzás összegével (g):

$$\alpha + \tau + a = g = 100\% \quad (2.5.)$$

Az egyes sugárzási tagok konkrét értékeit a beeső sugárzás tulajdonságain túl a levél szöveti felépítése (életkora, víztartalma stb.), de leginkább a fotoszintetikus pigmentek mennyisége (klorofillok, fikobilinek és a karotinoidok) és azok aránya határozza meg.

A növények fotoszintetikus pigmentjeinek a sugárzás látható tartományában (mely közelítőleg azonos a fotoszintetikusan aktív sugárzási tartománnyal, a PAR-al) a vörös és kék hullámhosszakon történő aktív elnyelése régóta közismert.



hullámhossz, μm

2.2. ábra: Az egyedi levél sugárzási tulajdonságai Monteith (1965) nyomán

A növények fotoszintetikusan legaktívabb szervei a levelek. A levelek nagy fajlagos területtel és sajátos fotoszintetikus pigment összetétellel rendelkeznek, elsődleges funkciójuk a fény abszorpciója és a CO₂ fixációja. A fotoszintetikus apparátusban a pigment-protein komplexek fotoncsapdaként működnek és a fény energia- és elektronáramlást idéz elő bennük. A folyamat végén, szerves és szervetlen komponensű mediátorok közbeiktatásával, a fény nagy kémiai energiájú szerves vegyületek formájában tárolódik, illetve azokon keresztül halmozódik fel a különböző biokémiai folyamatok termékeiben (*Dey és Harborne 1997*).

Stressz állapotában a fotoszintézis fontos szabályozó része a sztómaellenállás, illetve a levélterület növekedés mérséklődése (*Saab és Sharp 1989*) figyelhető meg. Az első hatás a sztómazáródás nyomán éri a fotoszintézist szárazságstressz esetén, ami az intercelluláris járatok CO₂ koncentrációjának csökkenését okozza. Ez a fotoszintézis sztómazártság általi gátlása. Az intercellulárisok szén-dioxid koncentrációjának az oxigénéhez viszonyított csökkenése pedig a fotolégzés serkentéséhez vezet. Ha a fényintenzitás is elég nagy, akkor a fotorespiráció sem tudja hasznosítani az elektrontranszportlánc energiadús termékeit és fénygátlás következik be. A fénygátlás pedig a kloroplasztiszban szabad gyökök fokozott képződését eredményezi. A vízhiánynak tehát a fénygyűjtő rendszerre és az elektrontranszport működésére gyakorolt hatása zárt sztómák és nagy fényintenzitás mellett jelentős.

A vízhiány hatására csökkent turgor a membránok permeabilitását változtatja meg elsőként. Az utóbbi években egyre újabb és újabb publikációk jelentek meg arra vonatkozóan, hogy bizonyos benzoésav származékok, mint például a szalicilsav, vagy acetil-szalicilsav, védelmet nyújthatnak nemcsak biotikus, hanem abiotikus stresszfaktorok ellen is. Ismertté vált, a szalicilsav, valamint rokon vegyületeinek (benzoésav, acetil-szalicilsav) hidegtűrést fokozó hatása. Ez utóbbi azon alapul, hogy lecsökkent kataláz aktivitás hatására hidrogénperoxid-szint növekedés lép fel, aminek eredményeképpen más antioxidáns enzimek aktiválódnak (*Raskin 1992, Janda et al. 1999*). A poliaminok is fontos szerepet játszanak a magasabbrendű növények életében. A legáltalánosabban előforduló poliaminok a putreszin, a spermidin és a spermin többek között

stabilizálják a sejtmembránokat, valamint az anionos tulajdonságú makromolekulák (DNS, RNS) másodlagos szerkezetét, miközben felhalmozódásukkal – egy bizonyos mértékig ozmotikumként – védik a sejteket a kedvezőtlen stresszhatásoktól (*Páldi et al.* 2002). A szárazságtűrésben a poliaminok és glicin-betain szerepe jelentős a membránkárosodások megakadályozásában.

Folyamatos stresszhatásra bekövetkezik a mezofillum részleges metabolikus inhibíciója, aminek a fő oka a Rubisco, illetve a fotofoszforiláció gátlása (*Evans et al.* 1994). A fotofoszforiláció gátlása elsődlegesen az ATP szintézis visszaesésében mutatkozik meg, azonban a fotofoszforiláció gátlódásának a következménye, a ribulózbifoszfát szubsztrát hiánya – illetve az általa előidézett limitáció – jobban kihat a levelek fotoszintetikus aktivitására (*Woodrow és Mott* 1993). A fotoszintetikus apparátuson belül az egyes komponensek eltérő érzékenységet mutatnak a vízhiányra. A fotorendszerek fényelnyelő komponenseinek a hibátlan működése, illetve az elnyelt fényenergia hasznosításának gátlása lokálisan gerjesztési energiátöbbletet idéz elő. Ennek az energiafeleslegnek az elvezetésében játszik számottevő szerepet a fotorendszerek antenna pigment-protein komplexekben található pigmentek.

Az abszorbeált energia fotokémiai utakon nem hasznosult része egyrészt fluoreszcencia formájában távozik a levelekből, másrészt hő formájában. Ha az abszorbeált fényenergia meghaladja a fotoszintézisben megkötött energia mennyiségét (*Demmig-Adams és Adams* 1992, *Niyogi* 1999), akkor az oxigén különböző reaktív formái képződhetnek. Magas fényintenzitás mellett a fotorendszerekben egyrészt triplet gerjesztett klorofill molekulák képződnek, amelyek az oxigénmolekulával kölcsönhatásba lépve szinglet oxigént eredményeznek. Emellett az elektrontranszport lánc túlredukált állapota kedvez az O₂ közvetlen redukciójának, amely során szuperoxid, hidrogén-peroxid és hidroxil gyökök képződhetnek (*Demmig-Adams és Adams* 1992, *Niyogi* 1999).

A karotinoidok fontos szerepet játszanak a fotoszintetizáló szervezetekben a fény károsító hatása elleni védelemben. Képesek kioltani a gerjesztett molekulák (triplet klorofill és szinglet oxigén) energiáját (*Demmig-Adams és Adams* 1996).

Stressz alatt, fényfelesleg felléptekor megfigyelhető a karotinoidok mennyiségi és minőségi változása.

A violaxantin az elsődleges szubsztrátja egy reverzibilis fényindukálta folyamatnak, a xantofill ciklusnak (*Demmig-Adams és Adams 1996*). Ebben a ciklusban a violaxantin anteraxantin intermedieren keresztül zeaxantinná deepoxidálódik. Ennek következtében a ciklus deepoxidált formáinak mennyisége jelentősen növekszik, ami elég jól korrelál a klorofill fluoreszcencia nem fotokémiai kioltás mértékével. Sötétben a deepoxidációs folyamat megfordul ezzel bezárva a xantofill ciklust: a deepoxidált formákból ismét violaxantin keletkezik (*Tóth 2001*).

Mint ismeretes, sok környezeti stressz korlátozza a növény máskülönben magas fényhasznosítási kapacitását, így feles fényenergiák viszonylag alacsony fényintenzitásoknál is érhetik a növény fotorendszerait (*Verhoeven et al. 1997*). Ennek következtében a stressz alatt a PSII fotooxidatív károsodása majdnem elkerülhetetlen lenne, ha nem jelentkezne a karotinoidok, illetve azon belül a xantofill ciklus elemeinek részarányos növekedése (*Morales et al. 1990*).

A másik részletesen tanulmányozott környezeti tényező a nitrogénellátottság hatása a fotoszintetikus apparátus működésére. A nitrogén, mint az aminosavak és fehérjék, ennek következtében az enzimek nélkülözhetetlen összetevője létfontosságú a növény életben maradásához. A sejt metabolizmusában játszott fontos szerepe még azzal is növekszik, hogy a polinukleotidok és a fehérjék szintézisében is fontos szerepet tölt be, így a hiánya zavarhatja a transzkripció, transláció és replikáció folyamatait nem csak az enzim, hanem a szubsztrát oldalról is. A létfontosságú nitrogént tartalmazó vegyületek között vannak a NAD, FAD, CoA, auxinok, citokininek, egyes allelokémiai vegyületek, illetve a rovarcsalogató hatású anyagok, melyek befolyásolhatják a növény életminőségét.

A növények többsége a nitrogént a talajból nitrát (NO_3^-), illetve ammónium ion (NH_4^+) formában veszik fel. A növényen belül az ammónium formában felvett nitrogén (a toxicitása miatt) aminosavakba épül be. A nitrát könnyen transzportálódik a xilémbe, de végeredményben – akár a gyökérben, akár a levelekben – ammóniává redukálódik (*Erdei et al. 2001*). Ezt a folyamatot végző enzimsor mindenképpen létfontosságú a növények túlélése szempontjából.

A növények nagy mennyiségben tartalmazzák a nitrogént, éppen ezért a nitrogén megléte vagy hiánya tudja legjobban befolyásolni a növények habitusát. A nitrogénhiány általános növekedési válaszokban figyelhető meg – a nitrogén megvonás következtében a növények növekedése abbamarad, ami a nitrogén hiányos növények alacsonyabb méretét eredményezi (*Gastal és Nelson 1994*). A nitrogén mobilizálhatósága következtében az idősebb levelek gyorsabban öregednek a nitrogénhiány során, hiszen a növekedés fenntartása érdekében a nitrogén elvonódik ezekről a helyekről (transzlokáció). A nitrogénhiány egyik jellegzetes tünete a növény differenciált növekedése: a gyökér növekedése a vízhiányhoz hasonlóan hosszabb ideig fennmarad, mint a szár és levelek növekedése, melyek érzékenyebbek a nitrogén megvonásra (*Lawlor 1994*).

Több esetben is kimutatták az összefüggést a levél nitrogéntartalma és a fotoszintetikus aktivitás között (*Evans et al. 1994*). A nitrogénhiány esetében a levelek fotoszintézis csökkenésében elsődlegesen a területnövekedés visszaesése játszik szerepet (*Sheriff 1992*), azonban lévén a nitrogén a fehérjék létfontosságú összetevője a nitrogénhiány a fotoszintézis kulcsfontosságú enzimeinek mennyiségében bekövetkező csökkenésén keresztül is kifejti gátló hatását (*Verhoeven et al. 1997*). A nitrogénhiány nem csak a levelek Rubisco tartalmát csökkenti, hanem a pigmenttartalom is jelentősen csökken, aminek elsődleges következménye az alacsonyabb fényenergia hasznosítás (*Seeman et al. 1987*). Érdekes, hogy a fotorendszereken belül a fehérje-pigment komplexumok és fehérje aránya változatlan marad, csak a mennyisége csökken a nitrogénmegvonás függvényében (*Lawlor 1994*). A nitrogénhiány kifejlődésének nyomon követése, összefüggéseinek felderítése nem egyszerű, hiszen a nitrogén könnyen mobilizálható elem, így lokálisan, a friss növekvő szervekben a nitrogén hiány lassabban, de legalábbis csekélyebb mértékben fejlődhet ki.

A nitrogén megvonás azonban nem csak a fotoszintézist befolyásolja a fehérjeszintézis csökkenésén keresztül, hanem a sztómaellenállást is (*Wong et al. 1979, Anda 1987*). Nagy nehézségekbe ütközik adekvát sztómaválaszok elérése nitrogénhiányos növényeknél. A levelek növekedése egy bizonyos nitrogén ellátottság alatt megszűnik, így a növekedés érzékenyebb a nitrogén megvonásra.

Mielőtt a sztómák reagálnának a nitrogén részleges megvonására, a levelek növekedése olyan mértékben csökken, hogy az a kísérletek kivitelezését akadályozza.

A nitrogénhiány hatása nagy valószínűség szerint nem közvetlenül hat a sztómákra. A fotoszintézis csökkent aktivitása következtében nő az intracelluláris CO_2 koncentráció, ami közvetve hat a sztómák nyitottságára is (Sheriff 1992). A nitrát ionnak szerepet tulajdonítanak például a szárazságra adott sztómaválaszban (Gollan et al. 1992).

A legtöbb magasabbrendű növényben megtalálták a nitrátreduktázt (NR) és úgy tűnik, hogy ez a nitrát asszimiláció kulcs-szabályozója (Campbell 1988). A nitrát redukciója ammóniává a NR és a NiR (nitrit reduktáz) enzimek egymást követő munkája révén történik. Az egyszikűek, mint az árpa, kukorica és a rizs az NR két típusát tartalmazzák: NADH:NR és NAD(P)H:NR (Campbell 1988). Az NR felelős a növény metabolikus és fiziológiai állapotáért, ezért gyakran stressz, illetve fiziológiai változások indukálására használják, ideértve a metabolikus aktivitás napi változásait is (Srivastava 1980).

Produkción

A számos alapvetőnek nevezhető publikáció mellett, amelyek a N kukorica növekedésére, fejlődésére és termésére gyakorolt hatásait elemezték, szimulációs modellezéssel a N hasznosulásának újszerű közelítése is napvilágot látott (Sinclair és Muchow 1995). A N jelenlétét vagy hiányát, mint alapvető növény-víz kapcsolatot módosító tényezőt, egyetlen öntözésre beállított kísérlet elemzésekor sem nélkülözhetjük (Norwood 2001).

A nitrogénnek, mint a növény fontos makrotápelemének szerepéről számtalan publikáció látott napvilágot (Blumenthal et al. 2003). Tekintettel arra, hogy a disszertáció témája nem a nitrogén, mint növényi tápanyag hatásának vizsgálata, hanem az általunk elemzett kukoricafajták tulajdonságainak eltérő N- és vízellátottságnál való elemzése, - amely beállításnál 2 N és egy N mentes szintet alkalmaztunk, - a tápelem rendkívül bőséges irodalmának áttekintésétől eltekintünk.

A növény – tápanyagellátás (nitrogén) - víz kapcsolat igen kiterjedt kutatása ellenére az 1980-90-es években sem lankadt a téma iránti érdeklődés. Új elemnek tekinthető a N hatásának vizsgálatában az átmenetileg méltatlanul mellőzött szabadföldi és hosszabb távú tartamkísérletek korábbiaknál kiterjedtebb felhasználása, valamint a N^{15} izotóp átgondoltabb alkalmazásának folytatása (Crozier *et al.* 1993). A környezetben folyó emberi tevékenység negatív hatásának csökkentésére tett javaslatot King és Buchanan (1993), akik többek között racionális és környezetbarát alapokra helyezett N trágyázást, főképpen a természetes N forrásokban rejlő lehetőségek korábbiaknál jobb kihasználását javasolják (zöldtrágyázás, növényi sorrend).

A kukorica öntözésének szakirodalma hasonlóan a N tápláláshoz, rendkívül bőséges. A teljesség igénye nélkül a liziméteres megfigyelést alkalmazók közül Sinclair *et al.* (1990) és Howell *et al.* (1998) kutatók neveit említjük, akik a felsoroltakon kívül számos publikációban foglalkoztak kukorica öntözésével kapcsolatos elméleti és gyakorlati problémákkal. Hazánkban többek között Szalókiné és Szalóki (1998), Nagy (1996) anyaga jelent meg közvetlenül a kukorica öntözését érintő témában.

Hazai körülmények között kiterjedt liziméteres megfigyelést az OMSZ (Országos Meteorológiai Szolgálat) agrometeorológiai állomásain, valamint a szarvasi ÖKI (Öntözési Kutatóintézet) területén végeztek. Az ország több éghajlati körzetében, eltérő talajfajták bevonásával kompenzációs evapotranszspirométerekkel, hidraulikus liziméterekkel folytak a mérések és velük párhuzamosan a szimulációk empirikus eljárásokkal. Ezen agrometeorológiai kutatások nagyszámú közleményének áttekintése meghaladná a disszertáció kereteit, ezért a korábban az OMSZ hálózatában működő – szabadföldi vizsgálatunk helyszínét képező - Keszthelyi Agrometeorológiai Kutatóállomáson 1972 óta folyó evapotranszspirációs vizsgálatok szempontjából fontos sarokpontokat mutatjuk be. A hálózat területén alkalmazott hagyományos evapotranszspirációs megfigyelés kidolgozása Antal (1966, 1968) Antal és Posza (1983) nevéhez fűződik. Az egyenként 4 m² területű Thorthwaite-féle kompenzációs evapotranszspirométerek a talaj és növény együttes napi párolgásának számszerűsítését teszik lehetővé a

növény korlátlan vízellátása mellett (Ruzsányi 1975). A növény vízháztartási mérlegének, a növény-környezet kapcsolatnak új közelítésű vizsgálati módja vált valóra (Antal 1966, Szalóki 1971). A szántóföldi és kertészeti növények szinte teljes skáláját megfigyelték a hálózat állomásain. A vízháztartási vizsgálatok teljes tenyészidőszakos megfigyelésként folytak különböző fajtákkal, eltérő NPK adagokkal, változó vízellátással és állománysűrűséggel kombinálva éveken át (Antal 1981, Szlovák 1999). A Keszthelyi Kutatóállomáson a kompenzációs evapotranszspirométeres kísérletek a realizálódni látszó globális felmelegedés miatt napjainkban is időszerű vízháztartási vizsgálatok, melyek fajtaösszehasonlítás céljából ma is folynak, és mellette 1999-től öntözési időpont előrejelzés alapján (Anda et al. 2001) csepegtető eljárással történő öntözési vizsgálatokat is végeznek.

2.3. MIKROKLÍMA MODELL

A mikroklima fogalma

Az időjárás agrometeorológiai vonatkozású vizsgálatai korábban kizárólagosan az éghajlati elemek tér- és időbeli eloszlásának leírására, ill. ezek növényi életre gyakorolt hatásának elemzéseire terjedtek ki. Napjaink kutatásának egyik lényeges változása az időjárás-növény közti kapcsolat kölcsönhatásként történő kezelése. Ez egyben azt is feltételezi, hogy a kapcsolat elemzésénél nemcsak az időjárás növényre gyakorolt hatásával számolunk, hanem tekintetbe vesszük azt is, hogy a növény bizonyos folyamatai visszahatnak a növényeket körülölelő légtérre (Anda 2001). A növény és a közvetlen közelében lévő légtér közti kölcsönhatások elemzése a mikroklima vizsgálatának tárgykörébe tartozik.

A közel azonos fizikai paraméterekkel bíró, nagyobb térségre vonatkozó összefüggő homogén légtömeg tulajdonságainak összessége a makroklima, vagy éghajlat. A makro jelző nemcsak a nagy térség jelenlétére utal, hanem az itt lejátszódó légköri folyamatokban részt vevő roppant méretű anyag- és energia-mennyiségekre is. A makroklima esetében a vizsgálat időtartama lényeges, mivel

éghajlatról a légkör fizikai tulajdonságainak a talaj felszínétől számított 2 m magasan mért legalább 30 év folyamatos adatgyűjtése és megfigyelése után beszélhetünk (Anda 2001). A definícióból fakadó meglehetősen hosszú távú megfigyelés igénye és az alkalmazott átlagok okozhatták a hangsúly éghajlat állandóságra történő átmeneti áttevődését. A makroklímát jellemző átlagok nem az állandóságot jelentik, hanem azt a legvalószínűbb értéket, amely körül a vizsgált jelenségek ingadoznak. Az éghajlat fogalmának pontos meghatározása az éghajlatot alakító folyamatok, s a folyamatok szabályozásáért felelős fizikai törvények megismerése révén valósulhatott meg. Az éghajlatot alakító tényezők, és főleg a szabályozó fizikai törvényszerűségek ismerete mind a mai napig nem tekinthetők teljesnek, viszont a napjainkban kiterjedten alkalmazott rendszer-szemlélet az éghajlat újrafogalmazásában hozott némi előrelépést. Az éghajlat egy adott helyen hosszabb időszak alatt a környezettel állandó kölcsönhatásban lévő légkör tulajdonságainak és folyamatainak rendszere (Péczeley 1998).

Az éghajlati rendszert működtető legfontosabb fizikai tényezők a Napsugárzás energiája, a lég- és tengeráramlások által szállított ún. cirkulációs energia, a különböző felszíni minőségi tulajdonságok, a domborzat, a tengerszint feletti magasság-, és az emberi tevékenység hatásai (Varga-Haszonits *et al.* 2000).

A talajfelszín közelében, az eltérő felszíni tulajdonságok miatt mozaikszerűen elhelyezkedő, változékony meteorológiai elemekkel leírható térségek, ún. mikroklímák alakulnak ki, amelyekre jellemző, hogy paraméterei lényegesen eltérhetnek a makroklíma értékeitől (Anda 2001). A mikroklíma tehát a talaj közeli légrétegben mért meteorológiai tulajdonságok összessége, amelyben a felszín hatása erősen érződik, és az itt mért fizikai mutatók nagy térségekre nem vonatkoztathatók. A mikroklíma esetében nem annyira a megfigyelési idő hosszúságán van a hangsúly, hanem inkább az egyes kisebb térségekben hosszabb-rövidebb ideig fellelhető térbeli időjárási eltérések meglétéén (Anda 2001). A makro- és mikroklíma elemei megegyeznek. A mikroklíma elhatárolásánál alapfeltétel, hogy a vizsgálandó területen mért meteorológiai elem ugrásszerűen térjen el a mikroklímát magában foglaló nagyobb légtömegre jellemző átlagértéktől. A mikroklíma eltérései nem befolyásolják a nagyobb térségre meghatározott

átlagértékek alakulását, ellenben a makroklíma hat a mikroklímára pl. erős szél jelenléte a mikroklíma eltéréseit teljesen el is törölheti. A mikroklíma elemeinek kiterjesztése függőlegesen 1-2 méter, vízszintesen általában a mindenkori időjárási viszonyoktól függően 1 és 1000 m közötti távolságra lehetséges (Anda 2001). Összehasonlításként ugyanezen mutatók térbeli kiterjesztése a makroklímánál nagyságrendekkel különbözik: függőlegesen 10 km, vízszintesen 1000 km körüli (Anda 2001) távolságig történhet.

A mikroklíma kifejezésében szereplő klíma elnevezés a magyar nomenklatúrában meghonosodott, de félreértésre adhat okot annak, aki ismeri a meteorológiában használatos klíma-definíciót. Az eredeti meghatározás alapján helyesebb lenne mikrometeorológia kifejezést használni, mint ahogy azt néhány angolszász irodalom is teszi (Goudriaan 1977), de a mikroidőjárás kifejezés a magyar nyelvű szakirodalomban elterjedni nem tudott. A továbbiakban megmaradunk a mikroklíma kifejezés alkalmazásánál, a korábbiakban ismertetett tartalmi megkötésekkel együtt.

A makro- és mikroklíma között helyezkedik el a mezoklíma, amely nagyobb térségre jellemző, a makroklímától jól körülhatárolhatóan eltérő éghajlat pl. egy város, vagy völgy éghajlata. Szemben a mikroklímával, a mezoklíma főképpen hosszú adatsorokkal jellemezhető klímátípust képvisel (Anda 2001).

A makroklíma módosítási lehetőségeinek számbavételéhez az éghajlatot alakító tényezők jó kiindulási alapot biztosítanak (Anda 2001). A legfontosabb klímaalakító tényező a napsugárzás, amely az éghajlati folyamatok zavartalan lefolyásához szükséges energiát szolgáltatja. A légkör befolyásolja az adott térségre lejutó energia mennyiségét, amelyet akaratunktól függetlenül a légkör szennyezésével sajnálatosan már módosítottunk és módosítunk. A talajfelszín elemeiből a domborzati viszonyok és a talajfelszín anyagi összetétele jelentős meghatározói a makroklímának.

A makroklíma antropogén módosítására közismert példa a légszennyezés következtében megemelkedett üvegházi gázkoncentráció eredményeként fellépő középfőmérséklet növekedés, vagy az ózonkoncentráció csökkenése miatt az

egészségre káros ultraviola sugárzás növekedése. A légkör-ember kölcsönhatásból az emberi tevékenység hatása *Munn és Machta* (1979) szerint kiterjedhet:

- a légköri összetétel megváltoztatására (vendéggázok és szilárd anyagok),
- a légkörbe jutó hő mennyiségének módosítására és
- a légkör alsó határán az érintkező felszínek fizikai- és biológiai tulajdonságainak megváltoztatására.

A mikroklima alakításában, a makroklimával összehasonlítva, kisebb anyag- és energia mennyiségek vesznek részt, ami körvonalazza mesterséges befolyásolhatóságuk lehetőségét is. A mikroklima állandó változásban van, megszűnik és újjáalakul. Az ember tudatosan alakíthatja, módosíthatja. A makro- és a mikroklima nemcsak az érintett terület nagyságában és a vizsgált jelenség fennállásának időtartamában tér el egymástól, hanem azok alakíthatóságában is (*Anda* 2001). Az egyik legősibb módszer az öntözés, mely a növény vízigényének biztosításán túl a légkör párasításán keresztül a növény párolgására is kihat. A hosszú ideje alkalmazott erdősávokkal a felszín érdességének átalakításával módosítjuk a növényt körülölelő mikroklimát. A különböző anyagok felszíni talajrétegbe történő bekeverése a felszín sugárzási tulajdonságainak megváltoztatásával hat a talaj hő- és vízháztartására (*Lemour és Rosenberg* 1975). A valóságban minden növénytermesztési folyamat egyben a mikroklimába való mesterséges beavatkozásnak tekinthető, s egyáltalán nem mindegy, hogy azokat mennyire tudatosan végezzük (*Anda et al.* 2001).

A disszertáció a nyílt mikroklimatikus terek közül a növénytermesztő szakembereket leggyakrabban foglalkoztató részterülettel, az állományklíma alakulásával foglalkozik.

A mikroklimák egyik fajtája a növény jelenléte miatt kialakuló állományklíma. Az állományklíma meteorológiai jellemzői még a mikroklima egy másik fajtájának, a talajmenti légrétegnek az értékeitől is jelentősen különbözhetnek (*Anda* 2001). Az állomány mikroklimája sajátos közelítést igényel, mert minden esetben vastagsággal rendelkezik, ezért nem is meglepő, hogy a leggyakrabban alkalmazott növény leírására alkalmas jellemző a növény magassága. Az állományklíma alakulás szempontjából jelentős, hogy az adott zöldfelület milyen

vastagságban – növénymagasságon – helyezkedik el. A növénymagasság mérése egyszerű és gyors, különösen a többi növényi karakterisztikához képest.

Az állományklíma elemzése alapján könnyen belátható, hogy a meteorológiai elemek eltéréseiért egyértelműen a növények jelenléte, felépítése (állomány architektúra) és az állományon belül lejátszódó anyag- és energiacsere folyamatok a felelősek (Jones 1992). Norman és Campbell (1991) szerint a növény nemcsak az anyag- és energiacsere folyamatokért felelős, hanem hosszú távon az egyed élő és élettelen környezethez való adaptációját is meghatározza. Amikor fajt, vagy fajtát választunk, akkor egyben a céljainknak legmegfelelőbb habitusú növényt emeljük ki a többi közül. Az elsődleges állomány alakító tényező a magasság mellett a zöldfelület nagysága, ill. a levelek szárral bezárt hajlásszöge. Amennyiben a levélterület nagyságát mesterségesen megváltoztatjuk, akkor azzal egyben a mikroklimát is módosítjuk. Anda (2001) szerint a növényfajok és fajták állományklímái legalább olyan mértékben térnek el egymástól, ahogy a levélfelületük, illetve leveleik szárral bezárt hajlásszöge változik. Ismerve a növényfajok és fajták eredendő változékonyságát belátható, hogy a valóságban nincs két teljesen azonosnak tekinthető állományklíma.

Az állományklíma meghatározó tényezőit Szász és Tőkei (1997) 4 fő csoportba sorolta:

I. Meteorológiai tényezők

- sugárzási viszonyok (zavartalan besugárzás és borult időjárási helyzet),
- szélviszonyok (jelenléte és hiánya).

II. Termőhelyi tényezők

- talaj tulajdonságai (fizikai talajtípus, domborzat, talajtermékenység, talaj vízforgalom).

III. Biológiai tényezők

- a növény faja, fajtája, fejlettsége, egészségi állapota, állomány-területe.

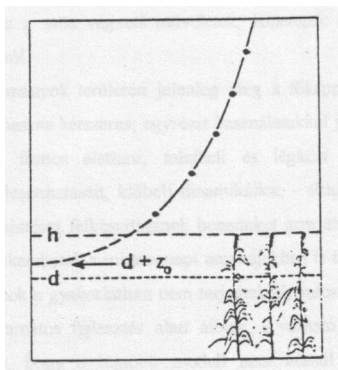
IV. Termesztési tényezők

- az állomány sűrűsége,
- tápanyag ellátottság,
- öntözés.

A felsorolt hatótényezők nagy száma egyben körvonalazza az állományklíma komplexitását. A meteorológiai elemek napi változásai, függőleges eloszlásuk, horizontális eltéréseik, - a csupasz talaj adataitól - az energiamérleg értékei a növénymagasság különböző szintjeiben egyaránt alkalmasak az állományklíma számszerű jellemzésére (Szász és Tőkei 1997).

A mikroklímát jelentősen befolyásoló makroklíma elemek függőleges irányban a növényállomány érdeksége és magassága által determinált rétegben fejtik ki hatásukat. A 2.3. ábrán a szélesebbesség függőleges változását láthatjuk.

magasság, h



szélesebbesség

2.3. ábra: A kiszorítási réteg meghatározása a szélesebbesség változása alapján (Oke 1978)

Az állomány felett több szintben mért szélesebbesség alapján rajzolt függvényt extrapolálva a görbe úgy viselkedik, mintha a felszín nem a talajon, hanem az állomány felső szintjéhez közel lenne. Ez a szint kiszorítási réteggé ismertetes (d), s a momentum legfőbb forrása. A legtöbb növényfajnál ez a teljes magasság (h) kétharmad része ($d=2/3h$). A szélesebbesség görbéje természetesen nem éri el a 0-át a

d-magasságában, hanem tovább csökken egészen a talaj felszínéig. Az ábrán feltüntetett z_0 az érdességi paraméter, melynek értéke legtöbb szántóföldi növényünkénél durva közelítésben $z_0 = 0,1h$. Mind a d , mind a z_0 pontos értékét a levelek és a szél tulajdonságai egyaránt befolyásolják.

Modell

A modell *Dunkel* (1997) szerint olyan fizikailag vagy gondolatilag előállított rendszer, amely a megismerés folyamatában a kutatás tényleges tárgyát helyettesíti, azzal egyértelműen meghatározott hasonlósági viszonyban van, s alkalmas arra, hogy tanulmányozása és a vele végzett műveletek, ismeretek szerzését tegyék lehetővé a kutatás tárgyáról.

A természettudományok területén jelenleg még a főképpen kutatók által alkalmazott modellezés haszna kétszeres; egyrészt használatukkal jobban megértjük a növénytermesztésben fontos élettani, talajbeli és légköri átalakulások és transzportfolyamatok kölcsönhatásait, időbeli dinamikáikat, - elsajátítva eközben a rendszerszemléletet, - másrészt felkészíthetnek bennünket arra az időre, amikor a modellekkel az agrár szakemberek a mindennapi munkájukban is találkozni fognak. Ma még ezek a programok a gyakorlatban nem terjedtek el, valószínűleg az ismert korlátaik miatt, de folyamatos fejlesztés alatt állnak, s várható lassú, de biztos térhódításuk. Sajnálatos, hogy a legtöbb modell nem készül felhasználóbarát kivitelben, olyan formában, mellyel a gyakorlati felhasználó is boldogulni képes. Remélhetőleg a mai igényeknek jobban megfelelő és többértűen felkészített egyetemi hallgatók gyakorlatba kerülésével már számítani lehet a döntéselőkészítő- és szakértői rendszerek szélesebb körű elterjedésével is.

A növényi modellek felépítésekor a növény lényeges és meghatározó tulajdonságaiból a legfontosabbakat választjuk ki, mely szelektálással a valóságot leegyszerűsítjük, de csak oly mértékben, amely még nagy vonalakban követni tudja a növény alap-folyamatait. A mikroklíma szimulációs modelleknél a növényállományok és a felettük elhelyezkedő légkör közti anyag- és energiacsere folyamatokat számszerűsítjük (*Jones* 1983). A meteorológiai, agrometeorológiai

vizsgálatok során, amikor a növény-időjárás rendszer átfogó leírását kívánjuk megadni, nem hagyhatjuk figyelmen kívül a talaj hatását sem, s ezért beszélünk növény-talaj-időjárás modellről (Dunkel 1997).

A modellek osztályozása

A modelleket formájuk, tartalmuk és időbeli viselkedésük szerint osztályozhatjuk.

A forma, a felépítés szerint beszélünk:

- anyagi, fizikailag előállított és
- gondolatilag megvalósított modellről.

A modell tartalma szerint megkülönböztetünk:

- szubsztanciális,
- strukturális és
- funkcionális modelleket.

A modellek időbeli viselkedése alapján beszélhetünk:

- stacionárius és
- dinamikus modellekről.

Az agrometeorológiai gyakorlatban is sokféle modell fordul elő. A felsorolt modellkategorikák mindegyikére találunk mind formáját, mind tartalmát tekintve példát, kivétel a szubsztanciális modellekre, amelyek felállítására az agrometeorológia gyakorlatában nincs lehetőség, mert az már a biológia tárgyköre.

A biológiai rendszerek közismert összetettsége miatt nehéz azokat kizárólag matematikai módszerekkel leírni. Az egyszerűsítő feltételek alkalmazásánál különösen arra kell tekintettel lenni, hogy a lényeges komponensek ne maradjanak ki a rendszerből. A változók kiválasztása a modellkészítés egyik legnehezebb feladata, amelynél talán csak azok tesztelése lehet nehezebb.

A matematikai modellek és alkalmazásuk néhány fő előnye Jones (1983) szerint:

1. Hipotézisünkben precíz állításokat képeznek.
2. Alapvető tulajdonságuk a tesztelhetőség.

3. Nagy számú külön megfigyelést tömören képesek magyarázni vagy leírni.
4. Segítenek azonosítani azokat a területeket, melyek ismerete hiányos és további kísérletek vagy megfigyelések szükségesek.
5. Segítenek előre jelezni a rendszer viselkedését a feltételek még nem próbált kombinációja esetén.

A dinamikus modellek időben kezelik a folyamatokat, ezért különösen alkalmasak olyan időben változó rendszerek szimulálására, mint a növények növekedése és produkciója, melyek hosszú periódusok fejlődési és környezeti változásait integrálják (Jones 1983).

A kukorica produkciójának (LAI, biomassza és termés hozam) meghatározására szinte mindenütt elterjedt modell a CERES-Maize, melynek napjainkban használatos alakja többek között *Kiniry és Knievel (1995)*, *Xie et al. (2001)* módosításainak eredménye. A modellt a megjelenését követően jelentősen eltérő éghajlati körülmények között is alkalmazták (*Carberry et al. 1989*, *Gungula et al. 2003*). A CERES mára meghódította a világot, minden kontinensen elterjedt. Hazánkban is érdeklődésre tartott számot (*Bacsi és Hunkár 1994*, *Kovács 1995*). A nagy múltú tartamkísérletek jó lehetőséget adtak az adaptáláshoz és a kapcsolódó elemzések a környezetvédelmi alkalmazásokhoz (*Kovács 1995*). Összekapcsolták a CERES-t a CROPWAT öntözési modellel, a termés variabilitásának pontosabb megismerése céljából. A különböző stressz állapotú növényi foltok termés csökkentését, s ezzel a termés térbeli változékonyságát számszerűen határozta meg *Xie és munkatársai (2001)*.

A biofizikai modellek a talaj-, növény-, légkör rendszer állapotát és átviteli folyamatait jellemzik. Alapvetően multi- és interdiszciplináris jellegűek, több tudományterület ismeretanyagát alkalmazzák. E modellek, s így az általunk használt CMSM (Crop Micrometeorological Simulation Model) (*Goudriaan 1977*) és PMSURF (*Ács és Hantel 1999*) is alapvetően fizikai jellegűek úgy, mint *Dickinson és Shaikh (1998)* modellje. De a kémiai (*Rajkai 1988*) és a biológiai (*Tuba 1994*) ismeretek integrálása is elterjedően van. E modellek fizikája mikrometeorológiai,

hidro-, bio- és talajfizikai összetevőkre bontható, ezek egymás közötti kapcsolódása a céloktól függően igen sokrétű.

A talajfizikai komponens még a legegyszerűbb biofizikai modellekben sem mellőzhető a talaj meghatározó hő- és vízgazdálkodása miatt. Így a Goudriaan CMSM modell is rendelkezik talaj almodellel. A SURFMOD biofizikai modellcsaládba tartozó (Ács és Hantel 1999) PMSURF változat talajnedvesség modellezése segítségünkre volt a Goudriaan modell talaj almodelljéhez szükséges kiindulási paraméterek és változók helyes megválasztásában (Ács és Lőke 2001a és b).

PMSURF modell

A SURFMOD talajfelszín modellt eredetileg azzal a céllal tervezték, hogy belőle olyan adatokat nyerjenek, amelyek a későbbiekben képesek helyettesíteni a DIAMOND szoftver input adataiként használt szenzibilis- és látens hőáramokat. A DIAMOND-ot a Bécsi Egyetemen (Ács és Hantel 1999) rendszeresítették az időjárási események szempontjából fontos áramlások, mint folyamatok meghatározására kis- és mezoskálán. Időközben sikereinek köszönhetően a SURFMOD rutin eszközzé vált az evaporáció és talajnedvesség szimulációjában helyi- és regionális léptékben egyaránt.

A második generációs modellcsalád 3 tagból áll. A PROGSURF a felszíni áramok prognózisa; a PMSURF a Penman-Monteith féle felszíni áramokat számszerűsítő modelltípus és a COMSURF a felszíni áramok kombinációja.

A biofizikai modellek – s így a PMSURF is - alkalmasak a talajféleség változékonysága miatti érzékenység vizsgálatra. Az érzékenység a korábbi eredmények alapján erősnek mutatkozott (Pitman 1994), mely legjobban klimatológiai skálán jutott kifejezésre, azaz a hatás a turbulens áramok (szenzibilis- és látens hőáramok) és állapothatározók évszakos változásaiban mutatkozik (Irannejad és Shao 1998). Az érzékenységet rövidebb, néhány napos időskálán Mihailovic *et al.* (1992) vizsgálta, eredménnyel. Az ALADIN mezoskálájú numerikus időjárás előrejelző modell és a talajtípus változás érzékenység vizsgálatát Mika *et al.* (2002) végezte. Az eddigi tanulmányok elsősorban a felszíni réteg fizikai

talajféleség változásainak hatásait jellemezték. *Ács és Lőke* (2001b) a numerikus érzékenységi vizsgálatoknál a korábbiakban nem szereplő, vagy csak részlegesen érintett párolgás és a felszíni nedvességtartalom érzékenységeinek elemzését végezte rövid időskálán (6 napos időszak), homogénnek tekintett csupasz talajfelszín felett.

Mikroklíma szimulációs modell

Valószínűleg az alkalmazók szűkebb köre miatt a mikroklíma modellek egyike sem rendelkezik a CERES-hez hasonló globális elterjedéssel. Bár a növényállományok egyrétegű modelljei (például *Lemon* 1960) egyszerűségük miatt széles körben használatosak, de a többrétegű modelleket, amilyen a *Goudriaan* (1977) is, elsősorban a mikrometeorológusok használják, mivel szimulálják az állományon belüli légtér meteorológiai jellemzőinek profiljait (*Hunkár* 2002). A többrétegű modellek egyre bonyolultabbá váltak, miközben a sugárzást, a szelet, a hőmérsékletet és a nedvességtartalmat az állományban részletesebben taglalják. A mikrometeorológiában a sugárzás-, a momentum-, a hő- és az anyag áramok állományba, illetve állományból való mozgását tanulmányozzuk (*Mihailovic et al.* 2002, *Mo et al.* 2004). A *Goudriaan* modell ugyanúgy, mint a fizikai folyamatokat szimuláló elméleti modellek többsége nagy teljesítményű számítógépet igényelt. *Goudriaan* tevékenységének eredményeire építve *Chen* (1984) célja a szimulált folyamatok hatékony személyi számítógépen futtatható programjának elkészítése volt egy matematikai analízis kidolgozásával. A későbbiekben a szerző parametrizációs problémák megoldásával foglalkozott, kis számúnak nem mondható szerzőtárral (42 fő) együtt (*Chen et al.* 1997).

A növényi modellek felépítésekor a növény lényeges és meghatározó tulajdonságaiból a legfontosabbakat választjuk ki, mely szelektálással a valóságot leegyszerűsítjük, de csak oly mértékben, amely a növényi élet alap-folyamatait még szimulálni tudja.

A mikroklima szimulációs modell elmélete

A modell részletes leírása megtalálható az alap forrásműben (Goudriaan 1977, Chen 1984), melynek teljeskörű ismertetésétől a disszertáció terjedelmi korlátai miatt eltekintünk. Az alábbiakban az általunk használt mikroklima szimulációs modell elméletét ismertetjük.

A mikroklima szimulációs modelleknél a növényállományok és a felettük elhelyezkedő légkör közti anyag- és energiacsere folyamatokat számszerűsítjük (Jones 1983). A Goudriaan (1977) és Goudriaan és van Laar (1994) mikroklima szimulációs modellje – a többi fizikai modellhez hasonlóan – az állományra jutó sugárzási energia megoszlását, annak különböző energia igényes folyamatokban történő felhasználását követi nyomon. A növényeket érő energia egy része visszaverődik, a másik behatol az állományba, s a harmadik részét megkötik az állományok (Jones 1983). Ez utóbbi állomány által megkötött energia-hányad különösen a növényi életfolyamatok szempontjából fontos, mivel a mikroklima alakítása mellett a növényhőmérséklet alakulására is hatással van, mely a biokémiai folyamatok intenzitását determinálja. Ez az energiahányad a kiindulási alapja a transzspiráció és a fotoszintézis fenntartásának, működtetésének. A két gázcserefolyamatot a közös kivezető nyílás, a sztóma elválaszthatatlanul kapcsolja össze, amely a CO₂ és vízgőzforgalom lebonyolításáért egyaránt felelős. Mindkét életfolyamat modellezésekor a kiindulási alapot az állomány megkötött sugárzási energiája jelenti (Chen 1984). Ami eltérő a két életfolyamat közelítésében, az a számításnál figyelembe vett sugárzási tartomány, mert addig, amíg a fotoszintézis meghatározásánál csak a látható sugárzási tartomány megkötést elegendő, a transzspirációnál a teljes nettó sugárzást szükséges figyelembe venni.

A modellt hazai körülmények között a mikroklima elemeinek előállítására Páll et al. (1998), Anda et al. (2001), Hunkár (2002), Lőke és Decsi (2002) eredményesen alkalmazta.

Mivel a növényállományok függőleges struktúrája nem homogén, az energia további sorsának meghatározásához a növénymagasságot különböző számú rétegre szokás bontani, melyek tulajdonságaik tekintetében már többé-kevésbé homogénnek

tekinthetők. A rétegek számát az állomány sajátosságai, valamint a kitűzött cél, a vizsgálni kívánt elem befolyásolhatják (Goudriaan 1977).

A sugárzási energia egy része visszaverődik az állományról, a másikat átteresztí az adott réteg (Monsi és Saeki 1953), s a harmadikat pedig elnyelik a növények. Az állomány felvett sugárzási energiája később szenzibilis (H) és látens hővé (λE) alakul. A növény és a levegő hőátvezését, valamint a fotoszintézisben megkötött energiát, tekintettel azok mértékére, elhanyagoljuk. Ugyanezt a legalsó, talajközeli rétegnél, a talaj hőátvezésével nem tehetjük meg (Chen 1984). Egy adott rétegben (i) a szenzibilis hő:

$$H_i = \rho C_p \frac{T_{c_i} - T_{a_i}}{r_{aH_i}}$$

ahol $T_{c_i} - T_{a_i}$ növény- és léghőmérsékleti differencia [$^{\circ}\text{C}$],

r_{aH_i} hőre vonatkozó aerodinamikai ellenállás [s m^{-1}],

ρ a levegő sűrűsége [kg m^{-3}],

C_p a levegő állandó nyomáson vett fajhője [$\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$].

A látens hő ugyanebben a rétegben:

$$\lambda E_i = \rho C_p (q^*(T_{c_i}) - q) / [\gamma (r_{awi} + r_{ci})] \quad (2.7.)$$

ahol $q^*(T_{c_i}) - q$ adott levélhőmérsékletéhez tartozó telítési- és a tényleges vízgőzkoncentráció különbsége [hPa],

r_{ci} és r_{awi} az állomány ellenállás és a vízre vonatkozó aerodinamikai ellenállás [s m^{-1}],

γ pszichrometrikus konstans [hPa K^{-1}],

λ a víz halmazállapot változásához szükséges energia [J g^{-1}].

Az egyenletekben ellenállás jellegű mennyiségek is szerepelnek, melyek minden esetben a tulajdonság átvitel korlátozó tényezőiként foghatók fel (*Hunkár* 1990). Az egyes rétegek energia nyereségét, illetve veszteségét a belépő és a kilépő energiaáramok különbsége adja. A rétegek közti energiaáramlásnál fellépő korlátozó tényező a turbulens ellenállás. Az energia terjedése szélcsendben molekuláris diffúzióval, légmozgás jelenlétében turbulens keveredéssel történik.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. Laboratóriumi vizsgálatok

Laboratóriumi vizsgálataink helyszíne a MTA Martonvásári Mezőgazdasági Kutatóintézete volt 2000-ben. Megfigyeléseinket a termesztésben elterjedt Gazda és Mv444-es kukoricahibriden végeztük. A növényeket kontrollált körülmények között fitotronban neveltük (Conviron PGV-36 és PGR-15 típusú kamrákban) 22/20°C-on, 16/8 órás fény/sötét periódussal, $255 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD és 75% relatív nedvesség mellett.

Tesztnövényeink martonvásári kukoricahibridek az Mv444 és a Gazda volt. Az Mv444 vízleadása a leggyorsabbak közé tartozik, ezért jó vízellátottságú területeken javasolják intenzív körülmények közötti termesztését. A vizsgált másik hibrid, a Gazda, mely jó alkalmazkodó, s az átlagos vagy az átlagosnál gyengébb adottságú területekre javasolt. A Gazda nitrogén hasznosító képessége jobb, mint az Mv444-nek.

A növényeket Ramann-féle barna erdőtalajon neveltük nitrogén jelenlétében, illetve hiányában. A talaj a szabadföldi kísérletek helyszínéről származott. A nitrogénhiányos mellett 100, illetve 200 kg/ha-os nitrogén dózissal megfelelő kezeléseket állítottunk be 10-10 ismételtsben. A nitrogént ammónium-nitrát formában juttattuk ki. Szárazságstresszt a cserépben talajközegben nevelt növényeknél a napi egyszeri öntözés ritkításával értük el.

Gázcsere vizsgálatok

A fotoszintetikus aktivitás és transzspiráció mérése a növények legfiatalabb, teljesen kifejtett levelein, nyitott rendszerű LI-6400 típusú infravörös gázanalizátorral (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) történt. A 22°C-on végzett mérések során fényforrásként a mérőfejhez csatlakoztatható 6400-02 LED lámpát $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR fényintenzitással használtuk. A kezelésenkénti 10-10 növényegyenleten mért víz- és széndioxidmennyiség változásából von Caemmerer és

Farquhar (1981) módszere szerint határoztuk meg a nettó fotoszintetikus aktivitást és a transzspirációs rátát.

Klorofill fluoreszcencia mérések

A klorofill fluoreszcencia indukciójának mérését (*Genty et al.* 1989) PAM-2000 típusú fluorométerrel (Walz, Effeltrich, Németország) végeztük a kezelésenkénti 10-10 mintanövényen. A klorofill indukciós paraméterek meghatározása és kiértékelése DA-2000 mérőprogram segítségével történt. A PSII kvantumhatásfokát jellemző $(F_m' - F_s)/F_m'$ paramétert a növénynevelő kamrában mértük (*van Kooten és Snel* 1990).

NR aktivitás meghatározása

A növények által felvett szervesetlen nitrogén asszimilációjában szerepet játszó kulcsenzim a NR aktivitását is vizsgáltuk két kukorica hibrid tápanyagstressze esetén. *Srivastava* 1980-ban megállapította, hogy a NR felelős a növény metabolikus és fiziológiai állapotáért, ezért gyakran stressz, illetve fiziológiai változások indukálására használják. A NR aktivitás detektálása a *Jaworski* (1971), illetve *Maurino et al.* (1986) által kidolgozott *in vivo* NR vizsgálati módszer általunk kukoricára átdolgozott változatával (4.1.1. fejezet) történt kezelésként 5-5 ismétlésben. A leveleket 5x5 mm-es darabokra vágtuk és 0,5 g mintát 10 ml foszfát-pufferbe helyeztük (100mM kálium-foszfát puffer (PB), (pH 7,5), 25 mM kálium-nitrát és 0,1% (v/v) Triton X-100). A kukorica fajtaösszehasonlító vizsgálatnál a pufferbe helyezett mintákat az általunk kukoricára kidolgozott módszer szerint kezeltük. A keletkezett nitritet kolorimetriásan határoztuk meg: 50 µl mintához 500 µl vizet adtunk, illetve 250 µl 0,02% (m/v) N-(1 naftil)etiléndiamin dihidrokloridot és 250 µl 0,5% (m/v) szulfanilamidot 1,5 N HCl-ben oldva. A mintákat 15 perc állás után 540 nm-en spektrofotometráltuk. Az NR aktivitás arányos volt az így nyert, illetve 0°C-on inkubált mintákból származó extinkciós érték különbségével, amit egy standard görbe alapján nkat/g friss szövet tömeg mértékegységben fejeztünk ki.

Klorofilltartalom és növénymagasság meghatározása

A különböző nitrogén ellátottságú talajon nevelt kukorica egyedek klorofilltartalmát Arnon módszerével (Arnon 1949) határoztuk meg. 100 mg levelet 10 ml 80%-os acetonnal dörzsmozsárban elroncsoltunk, s 5 percig 1000-es fordulaton hűtve centrifugáltuk. 10 ml-es csiszolt dugós kémcsőbe töltöttük, majd jelig feltöltöttük és spektrofotometráltuk. A

$$Chl_{a+b} = 8,02 \cdot E_{663} + 20,2 \cdot E_{645} \quad (3.1.)$$

egyenlet segítségével határoztuk meg 5-5 ismételésben az oldat klorofill tartalmát (mg/ml-ben), melyből visszaszámoltunk a friss levél tömegre.

A növényi jellemzők közül a növénymagasságot hetente 2-szer mértük.

Statisztikai analízis

Az adatok feldolgozása Microsoft Excel programmal történt. A Student t-tesztet, illetve több változós (két és háromváltozós) varianciaanalízist SPSS 9.0 programmal (SPSS Inc. 1996) végeztük.

3.2. SZABADFÖLDÖN VÉGZETT VIZSGÁLATOK

Szabadföldi vizsgálataink helyszíne a Veszprémi Egyetem Keszthelyi Agrometeorológiai Kutatóállomás kísérleti területe volt 2000-2002-ben. Megfigyeléseinket – a Meteorológia és Vízgazdálkodás Tanszék más kutatásaival összhangban - termesztésben elterjedt kukorica hibrideken végeztük: 2000-ben Norma, 2001-2002 években Gazda és Mv444 volt a vizsgálati növényünk. A kísérleti területen uralkodó talajtípus a Ramann-féle barna erdőtalaj. A kísérletek elrendezése az evapotranszpirométerek (ET) kötöttsége miatt blokk elrendezésű volt. A növények gondozását az egyetem szakembereinek bevonásával, a környékre jellemző agrotechnikával végeztük, törekedve arra, hogy az egyes évek

beavatkozásai lényegesen ne különbözzenek egymástól. Az evapotranszpirométerekben és azok közvetlen környékén mind a talajelőkészítés, vetés, növényvédelem, mind a betakarítás kézi munkával, a parcellán gépekkel történt. Az átlagos növényszám 7 tő/m^2 volt.

Tápanyagellátás

A vizsgálati évek mindegyikében növényeink az egyetem szakembereinek javaslata alapján $80 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \text{ P}_2\text{O}_5$ és $120 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \text{ K}_2\text{O}$ hatóanyagban, illetve – a laboratóriumi kísérlet nitrogénellátásához hasonlóan – 0, 100, 200 $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \text{ N}$ -ben részesültek parcellán három, az evapotranszpirométerek korlátozott darabszáma miatt ET-ben kezelésenként 2-2 ismétlésben. A mikroklíma megfigyelések parcellái mindhárom évben $100 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \text{ N}$ hatóanyagban részesültek.

Növényi jellemzők

A növényi jellemzők közül a kukorica magasságát és levélterületének alakulását hetente mértük 10-10 az állomány átlagát reprezentáló mintanövényen 2000-2001-ben kézi mérőszalaggal, ami után a Montgomery képlettel határoztuk meg a levélterületet, 2002-ben LI-3000 típusú automatikus planiméterrel. A modellhez szükséges növényi jellemzők, mint az átlagos levélszélesség, a növénymagasság harmadaiban lévő levélterület alakulása céljából mértük az ízközök távolságát, és levélemeletenként tároltuk a levelek adatait, a későbbi modellfuttatáshoz szükséges bemenő adatnak (4.3. fejezet).

Termés

Minden tenyészidőszak végén – az evapotranszpirométerek méretéhez igazodva 4 m^2 -es területekről (parcellán 3, az evapotranszpirométerek korlátozott darabszáma miatt ET-ben kezelésenkénti 2-2 ismétlésben) betakarított termésből – 80°C -on súlyállandóságig történő szárítással határoztuk meg az egységnyi terület szem szárazanyag termelését.

Meteorológiai elemek

A meteorológiai elemeket (globálsugárzás, léghőmérséklet, légnedvesség, szél és talajhőmérsékletek) a Keszthelyi Kutatóállomás területén standard viszonyok között üzemelő QLC-50 típusú meteorológiai állomás szolgáltatta.

Az alkalmazott vízkezelések

Vizsgálati éveink mindegyikében kontroll (1) és öntözött (2.a és b) vízkezeléseket valósítottunk meg. A növények egy része:

1. természetes csapadékelátású időszakosan vízhiányos parcellán,
- 2.a) Thorntwaite típusú kompenzációs evapotranszpirométerek *ad libitum* vízellátású kádjaiban, illetve

b) csepegtető eljárással öntözött parcellán nevelkedtek.

Az *ad libitum* vízellátást az evapotranszspirációnál, a csepegtető eljárást a mikroklima vizsgálatok Öntözés bekezdésében részletezzük.

Fotoszintézis mérés

A fotoszintetikus aktivitás mérését nyitott rendszerű LI-6400 típusú műszerrel végeztük 2000 tenyészidőszakában. A készülék a mért szén-dioxid- és vízgőz mennyiség változás értékeiből von Caemmerer és Farquhar (1981) módszere szerint határozza meg a nettó fotoszintetikus aktivitást és a transzspirációs rátát.

Módszertani jellegű megfigyelésünk során a fotoszintézis levélen belüli variabilitásának meghatározásához 10 kukoricaegyed levelein egyenlő távolságra három mérést végeztünk. A vertikális megfigyelésnél - 20 mintanövényen - a levél középső harmada szolgált a megfigyelés helyéül. A növényen belüli fotoszintetikus aktivitás feltérképezését $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR fényintenzitásnál végeztük, hogy a mintavételből eredő hibát csökkentsük, a fotoszintézis intenzitásra jelentős befolyást gyakorló fényintenzitás változás minimalizálásával.

Az öntözés hatásvizsgálat során mesterségesen biztosított $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR fényintenzitáson végeztük kezelésenként 5-5 ismétlésben a nettó fotoszintézis mérését a laboratóriumban történt mérésekhez hasonlóan.

A fotoszintézis napi menetét derült napokon az óránkénti (8 és 16 óra között végzett) mérésekből állítottuk elő, mind a csepegtető eljárással öntözött, mind a kontroll parcella egyedeinél. A mérés helyéül a - korábban már említett - módszertani vizsgálat eredményeként a növény átlagos fotoszintézisét legjobban közelítő csőlevél feletti levélemelet szolgált, kezelésenként 5-5 ismétlésben. A sugárzás mintanapon belüli változását, az óránkénti méréseink megkezdésekor a PAR szenzor által érzékelt fényintenzitást mesterséges fényforrással - a mérőfejhez csatlakoztatható 6400-02 LED lámpával - biztosítottuk, így minimalizálva az egy sorozaton belüli mérési hibát.

Az LI-6400-as műszer „Fénykör” programja segítségével a fotoszintézis-fény összefüggésből kapott adatok élettani értelmezéséhez a *Webb et al.* (1974) képletet használtuk. A fotoszintézis intenzitásának a fénytől függését a Webb-féle exponenciális telítési függvénnyel lehet leírni:

$$P = P_{max} \cdot (1 - e^{-(I/I_k)}) \quad (3.2.)$$

ahol P az I fotonáram sűrűségénél mért fotoszintézis intenzitása,
 P_{max} a fénytelítettségnél elérhető fotoszintézis intenzitása,
 I_k az a fényintenzitás, amelynél P akkor érné el P_{max} -ot, ha az a kezdeti meredekséggel végig lineárisan nőne I -vel (elméleti fénytelítődési pont).

Evapotranszpiráció

Mindhárom vizsgálati évben a természetes csapadékelátású parcella mellett ET-ben vizsgáltuk a különböző (0, 100 és 200 kg·ha⁻¹) nitrogénellátású növények fotoszintézisét és sztómaellenállását.

Az evapotranszspirométer tenyészédényeiben elhelyezett növények vízellátását az egész tenyészidőszakban az optimális szinthez közeli állapotban tartottuk, s ezzel azt a feltételt teremtettük meg, hogy a kukorica termőképességét a vízhiány elméletileg nem korlátozta. A növények *ad libitum* vízellátását Thornthwaite-féle kompenzációs evapotranszspirométer tenyészédényeiben biztosítottuk (4 m² felületű, 1 m mély), amelybe Keszthely környezetének

megfelelően Ramann-féle barna erdőtalajt töltöttünk, a talaj természetes rétegzettségének megfelelően. A növények vízfogyasztását napi összegben olvastuk le az e célra kiépített mérőpincében, s az evapotranszpirációt a vízháztartási mérleg komponenseinek figyelembe vételével, maradék tagként fejeztük ki (Antal 1968).

Sztómaellenállás

A kukorica sztómaellenállását a DELTA T műszergyártó cég AP 4 típusú diffúziós porométerével mértük.

A sztómaellenállás módszertani jellegű vizsgálatunkra 1996-1997-ben került sor. A levélen belüli sztómaellenállás variabilitásának meghatározásához minden levélen előbb 6, majd 3 szekciót különítettünk el. A vertikális megfigyeléseknél minden levélemeleten a csúcs felőli harmad szolgált a mérés helyéül.

2001-2002-ben a kukorica vízháztartási mutatói közül a sztómaellenállás mérésre zavartalan besugárzású mintanapokon került sor. A 8 és 16 óra között óránként végzett mérésekből állítottuk össze a sztómaellenállás napi menetét. A mérésekre kezelésenként 5-5 ismételtsben került sor a levél - átlagos ellenállásértékét jól reprezentáló - csúcs felőli harmadában (Anda et al. 1997). A tenyészidőszak elején (május-júniusban) mind a levél színén, mind a fonákán mértük az ellenállást. Később már csak a fonákon elhelyezkedő epidermiszen történt az ellenállás meghatározása, mert ekkor a sztómaellenállás nagysága mindkét levéloldalon közel azonos (Anda et al. 1997).

MIKROKLÍMA MEGFIGYELÉSEK

Alkalmazott kezelések

A mikroklíma megfigyelésekre mindhárom évben a parcella kontroll (természetes csapadékelátású) és csepegtető eljárással öntözött $100 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ nitrogénellátású állományaiban került sor a mikroklíma szimulációs modell tesztelése céljából.

Öntözés

A parcellák területe 0,25 ha volt, az öntözőcsövek elhelyezése miatt blokk rendszerben. Az öntözést csepegtető eljárással végeztük a lehető legkisebbre csökkentve ezzel a lehetséges párolgási veszteséget. A „real-time” öntözés tervezésben rejlő víztakarékosság lehetőségét kihasználva alkalmanként csak kevés vizet, mintegy 20-40 mm-t juttattunk ki a területre, 6-8 mm/óra intenzitással. Az infra-technika alkalmazásával a növény vízhiányát annak felléptekor, s még a szemmel látható tünetek (lankadás stb.) megjelenése előtt jelezhattük. A vízutánpótlás is ennek megfelelően többszöri, kis vízádag alkalmazásával a legkedvezőbb.

A növényi vízstressz index (CWSI) meghatározását *Jackson* (1982) alapján kollegáim végezték, amely végső egyenlete:

$$CWSI = 1 - \frac{ET}{PET} = \frac{\chi(1 + r_c / r_a) - \gamma^*}{\Delta + \chi(1 + r_{cp} / r_a)} \quad (3.3.)$$

ahol *ET* és *PET* tényleges és potenciális evapotranszspiráció,

r_{cp} és r_c az állomány ellenállásai potenciális párolgásnál és normál viszonyok között,

r_a a határréteg ellenállása,

γ a pszichrometrikus állandó,

Δ a telítési görbe hőmérsékleti függését leíró görbe meredeksége.

Az ellenállások számítása és a további részletek *Jackson* (1982) alapl művében találhatók.

Néhány mikroklima jellemző mérése

A léghőmérséklet és légnedvesség állományon belüli alakulását kifejezett kukoricában 2000-ben néhány mintanapon expedíció jellegű méréssel a

növénymagasság három szintjében (talajfelszín közvetlen közelében, a cső szintjében, vagyis a növénymagasság közepén és az állomány tetején, a címer szintjében) mért léghőmérséklet és relatív légnedvesség értékekkel jellemeztük. A pszichrométer LI-1000 típusú adatgyűjtőhöz volt kapcsolva. Az adott meteorológiai elem átlagát egy-egy 3-5 perces intervallum 2 s-ként vett mintáinak csúsztatott átlaga reprezentálja.

Mikroklíma méréseinket 2001-től kifejlett kukorica sorközben az állomány csőszint magasságába (2001-ben 140 cm, 2002-ben 125 cm) telepített hőmérőházban elhelyezett QLC-50 és Delta OHM Do9406 adatgyűjtőhöz kapcsolt légnedvesség és léghőmérséklet mérésre alkalmas kombinált szenzorral folyamatosan végeztük.

A méréseket kifejlett, teljes magasságot elért növényeknél végeztük, mert a fiatal, nem záródott állományok esetében öntözésre még nem volt szükség, ezért kezeléshatást sem várhattunk. Mindhárom évben július-augusztus hónapokban került sor az állományon belüli léghőmérséklet és légnedvesség adatok felvételezésére.

Növényhőmérséklet

A parcella kontroll és öntözött kezelésében 2001-ben mért növényhőmérséklet adatokat a mikroklíma szimulációs modell alkalmazhatósági vizsgálatánál használtuk összehasonlításra. A növényhőmérsékletet RAYNGER típusú infrahőmérővel mértük zavartalan besugárzásnál, óránként, 3 ismétlésben, a széles periódusokat lehetőleg elkerülve. Egy-egy mérés 20-25 állomány hőmérsékleti mintát tartalmazott 0,96-os emissziós tényező mellett, s az átlag ennek megfelelően mintegy 70-85 növényhőmérsékleti adat átlaga. Az infrahőmérő vízszintessel bezárt szöge 30°, látószöge 8°. Az érzékelt terület nagysága 1 m-rel az állomány fölött, s kb.1,5 m-es célzási távolságot tartva mintegy 1000 cm².

Talajnedvesség mérés

A talajnedvesség meghatározása a tenyészidőszak során az agrometeorológiai kutatóállomásokon szokásos dekádonként került felvételezésre a talaj felső 1 méterét 10 cm-enként mintázva. A minták nedvességtartalmát

szárítószekrényben 24 órás 105°C-os szárítás után gravimetrikus módszerrel számítjuk.

Statisztika

Az adatok feldolgozása Microsoft Excel programmal történt. A Student t-tesztet és a többváltozós varianciaanalízist SPSS 9.0 (SPSS Inc. 1996) programmal végeztük.

3.3. SZIMULÁCIÓS MODELLEZÉS

Az általunk használt CMSM modell a talaj- és légkörfizikai, valamint növényélettani törvényszerűségek segítségével a mikroklimát és növényzetet jellemző paramétereket számítja. A modell futtatásához elengedhetetlen információk egy részét a szabadföldön végzett megfigyelések eredményei adták. Kivétel a tér és idő (futtatás dátumának numerikus kalendárium szerinti megfeleltetése), illetve a modell alapirodalmából (Goudriaan 1977, Chen 1984, Goudriaan és van Laar 1994) átvett kukoricára és különböző talajtípusokra javasolt a 3.1-es táblázatban szürkével jelölt paraméterek és függvények.

A MODELL BEMENŐ ADATAI

3.1. táblázat: A modellhez szükséges bemenő adatok

1. A referenciaszintre vonatkozó meteorológiai adatok, mint vezérlő változók
Párányomás a referenciamagasságban [mbar]
Globálsugárzás [W/m ²]
Léghőmérséklet a referenciamagasságban [°C]
Szélsebesség a referenciamagasságban [m/s]
2. A növényállományra vonatkozó jellemzők – paraméterek és függvények
A levelek átlagos surlódási együtthatója [-]
A gyökér maximális vízszállítóképessége [-]
Adott hőmérsékleten maximális CO ₂ -asszimilációs ráta [kg CO ₂ /m ² /s]

Turbulens intenzitás az állományban [-]
Belső CO ₂ -koncentráció [ppm]
A levél kutikula-ellenállása [s/m]
A xylem ellenállása a vízárammal szemben [bar m ² s/m ³]
Az állomány levélfelület-indexe [m ² /m ²]
Arány a levélsűrűség eloszlásra [-]
A levelek átlagos szélessége [m]
Az állomány magassága [m]
Az állomány relatív víztartalma [%]
3. A talajra vonatkozó termikus tulajdonságok és a talaj állapothatározói
Talajhőmérsékletek [°C]
Talajrögátmérő [m]
Talajvízpotenciál [bar]
Talajfelszín ellenállása [s/m]
Hőfluxussűrűség a talajfelszínen [J/m ² /s]
A talaj hővezető-képessége [J/m/s]
A talaj térfogatos hőkapacitása [J/m ³ /K]
4. A tér- és időbeliséget meghatározó adatok
Az év napjainak sorszáma január 1-től 365-ig számítva [-]
Időlépték [óra]
Földrajzi szélesség [° ']
Helyi idő [óra]
Referenciaszint magasság [m]

Meteorológiai adatok

Mivel az alkalmazott modell az ún. statikus modellek közé tartozik, bemenő adatként a referenciaszint adatainak napi menetét szükséges megadni. A szükséges meteorológiai adatokat 2000-ben az Országos Meteorológiai Szolgálat Keszthelyi Agrometeorológiai Kutatóállomásán standard körülmények között mért léghőmérséklet és légnedvesség adatainak 4.3.1. fejezet alapján történt referenciaszintre történő átszámításával végeztük. 2001-től a referenciaszinten (állomány felett 1 méterrel, a talajfelszíntől 3 méterre) elhelyezett QLC-50-es klímaállomás szolgáltatja a bevitt adatokat. A Keszthelyi Agrometeorológiai Kutatóállomáson 10,5 m-en mért szél adatokat a 2.3. fejezetben áttekintett módon Oke (1978) nyomán feleltettük meg a referenciaszint értékének.

Növényi jellemzők

A modell futtatásához szükséges növényi jellemzők a hetenkénti szabadföldi növénymagasság és levélfelület mérések adataiból, illetve néhány mintanap 24 órájában óránkénti gravimetrikus növény-hajtás relatív víztartalom meghatározásból származtak. A modell a LAI függőleges eloszlását is kéri bemenő információként. Az állományon belüli levélsűrűség meghatározásához a levélemeletek közötti átlagos távolságokat is figyelembe vettük az állománymagasság harmadaiba eső levélfelület számításánál.

Talajjellemzők

A talajnedvesség jellemzésére a vízpotenciált használja a modell, melynek egy napon belüli változását nem veszi figyelembe. Ahogy az a szabadföldi méréseknél már szerepelt, a tenyészidőszak során dekadonkénti talajnedvesség mérés folyik a Keszthelyi Agrometeorológia Kutatóállomáson. A talajnedvesség értékeket görbe segítségével feleltettük meg vízpotenciálnak.

A talaj hőforgalmának számításánál a talaj hőfizikai tulajdonságainak ismeretében a talajfelszín sugárzási mérlegéből indulunk ki. A talaj hőtárolása azonban jelentős, így a kezdeti időpillanatra ismerni kell a talajhőmérséklet függőleges eloszlását a felső 50 cm-es rétegben. A talajra vonatkozó almodell a modell többi részétől eltérően dinamikus, így itt elég, ha a kezdeti időpillanatra vonatkozó talajhőmérsékleti értékeket adjuk meg rétegenként. A talajfelszíni, 5, 10, 20 és 50 cm-es talajhőmérséklet adatokat a kísérleti területen standard körülmények között üzemelő QLC-50 típusú meteorológiai állomás adatbázisából vettük.

A MODELL ÁLTAL SZÁMÍTOTT JELLEMZŐK

3.2. táblázat: A modell által számított jellemzők

Az érzékelhető hő fluxusa az állomány fölött	[J/m ² /s]
Az érzékelhető hő veszteségének napi összege	[J/m ²]
A harmat mennyiségének napi összege	[mm H ₂ O]
A látens hő fluxusa az állomány fölött	[J/m ² /s]
A látens hő veszteségének napi összege	[J/m ²]
Párányomás-profil*	[mbar]
Fotoszintézis intenzitás	[kg CO ₂ /m ² /s]

A CO ₂ -asszimiláció napi összege [kg CO ₂ /m ²]
Az entalpia fluxusa az állomány fölött [J/m ² /s]
A telítési hő fluxusa az állomány fölött [J/m ² /s]
A sztómaellenállás profilja [s/m]
Léghőmérsékleti profil [°C]
Levélhőmérsékleti profil [°C]
Talajhőmérséklet [°C]
A párolgás napi összege [mm/m ²]

* a párayomás-értékeket vizsgálataink egy részében átszámítottuk relatív légnedvesség-értékekké

A modell által számított jellemzők közül vizsgáltuk:

- a léghőmérsékletet
- a levegő relatív páratartalmát
- a levélhőmérsékletet
- a sztómaellenállást
- a fotoszintézis intenzitást
- a párolgást.

Vizsgálatainkat a fent vázolt jellemzők becslési pontosságának meghatározására terjesztettük ki. A szabadföldi vizsgálatok keretében mért hagyományos mikroklima paramétereken túl (léghőmérséklet, levegő relatív nedvességtartalma) a növényhőmérséklet, sztómaellenállás, fotoszintézis és párolgás adatokat referenciaként használva ellenőriztük a modell megbízhatóságát, illetve kerestük korlátait.

A modell a kimenő adatok közül a fotoszintézist és a sztómaellenállást az alábbi módon közelíti

A sztómaellenállás szimulációja a sztómán keresztül bonyolódó anyagtranszport folyamatok - vízpára és a szén-dioxid – ismeretén alapszik. Kukoricánál a kapcsolat lineáris a nettó szén-dioxid asszimiláció és a levél vezetőképessége között, ha a sztóma alatti üreg szén-dioxid koncentrációja konstans. Az ellenállás szimulálása a fenti összefüggés alapján történt, mivel a nettó szén-dioxid asszimilációra fordított energia levonható a megkötött rövidhullámú sugárzás

mennyiségéből (Goudriaan 1977). Az ellenállás minimumhoz közelít, ha a szén-dioxid asszimiláció a telítési pont fölé emelkedik (Stieger et al. 1977). A nettó szén-dioxid asszimiláció mértékét (F) van Laar et al. (1977) határozta meg empirikus úton:

$$F = (F_m - F_d) [1/\exp(R_v/F_m)] + F_d \quad (3.4.)$$

ahol F_m a nettó asszimiláció maximuma,

F_d a sötét respiráció,

R_v a megkötött rövidhullámú sugárzás (LAI-re vetítve).

Az F_m kalkulációjánál a levél korának és a környező levegő szén-dioxid koncentrációjának hatását leegyszerűsítve, az átlagaikkal vették figyelembe. A nettó szén-asszimiláció és a levélhőmérséklet kapcsolata azonos a környező levegő hőmérsékletétől való összefüggéssel. A sötét respiráció az F_m -0,1-es értéknél található (Goudriaan 1977). A kukoricalevél ellenállása ($r_{\text{levél}}$) végül a következőképpen fejezhető ki:

$$F = \frac{1,83 \cdot 10^{-6} (C_e - C_r)}{1,66 r_{\text{levél}} + 1,32 r_{H,a}} \Rightarrow r_{\text{levél}} = \frac{1,83 \cdot 10^{-6} (C_e - C_r) - 0,783 r_{H,a}}{1,66 + F} \quad (3.5.)$$

ahol 1,66 diffuzivitások közti arány (szén-dioxid és víz),

$1,83 \cdot 10^{-6}$ a szén-dioxid koncentráció átváltása $\text{kg CO}_2 \text{ m}^{-2}$ -re 20°C -on,

C_e külső szén-dioxid koncentráció,

C_r feltételezetten szabályzó szerepű belső szén-dioxid koncentráció,

1,32 a határréteg szén-dioxid ellenállásának kalkulációjából származó konstans.

Mivel a porométer használatakor az összes, a levélben a vízzel szemben fellépő ellenállást együtt mérjük, a modell által számított levéllenállást az általunk mért sztómaellenállással azonosnak tekintjük.

Modell átalakítás

A bemenő adatok könnyű beolvashatóságának, az eredmények felhasználóbarát megjelenítésének elérése, illetve a bemenő adatok korábban 20-ban maximalizált számának növelése céljából 1999-ben a modell átalakításra került a T-029488 számú OTKA kutatás keretében (Anda *et al.* 2001).

A program továbbra is a Goudriaan (1977) által leírt alapegyenleteket használja. A Chen által 1984-ben BASIC programozási nyelven megírt program nem tudott adatokat beolvasni. Időigényes volt minden egyes futtatás előtt a program forráskódjában változtatni a bemenő adatokat, majd újrafordítani a programot és futtatni. Az új verzió képes paraméterként kezelni az összes bemenő értéket, s ezzel nagymértékben meggyorsítani a futtatás idejét. Az eredeti programban a bemenő adatok száma húszra volt maximalizálva, amit az átalakítást végző programozó matematikus feloldott, hiszen az óránkénti mérések száma is legkevesebb huszonnégy naponta. A program új verziója grafikonok megjelenítésére is képes azon túl, hogy óránként kiírja az adatokat és a profilokat.

Statisztika

A modellel számított és a mért adatok statisztikai értékelését regresszió analízissel [SPSS 9.0 programcsomag (SPSS Inc. 1996)], valamint Willmott (1982) modellek verifikálására használt szórás jellegű mennyiségével, az RMSD (Root Mean Standard Deviation) számításával végeztük:

$$RMSD = [(\sum (O-S)^2)/n]^{0.5} \quad (3.6.)$$

Ahol a O a mért, S a szimulált értéket, n pedig a megfigyelések számát jelöli.

4. EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE

4.1. LABORATÓRIUMBAN VÉGZETT VIZSGÁLATOK EREDMÉNYEI

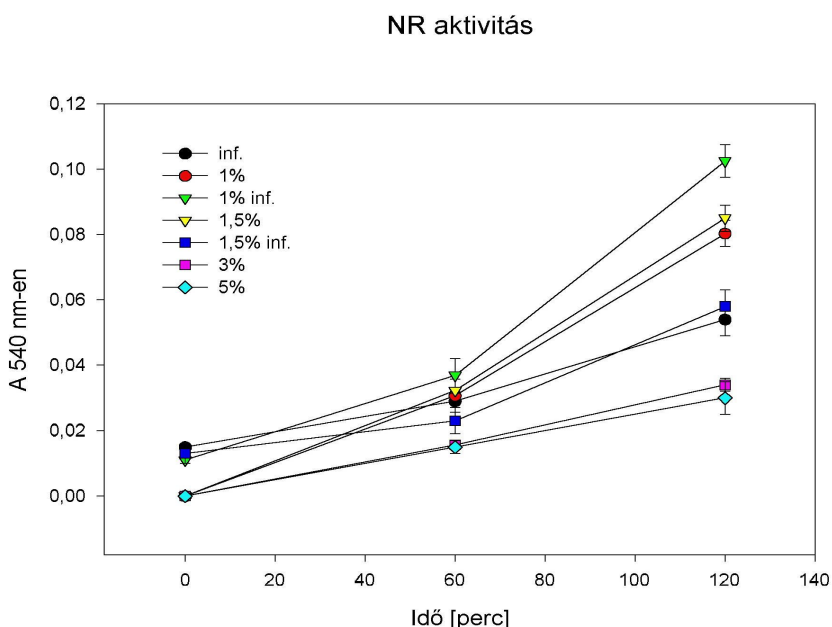
A laboratóriumi vizsgálatokra 2000-ben került sor a Soros Alapítvány támogatásával. A belföldi tanulmányút keretében március-május, illetve szeptember hónapban nyílt lehetőség az MTA Mezőgazdasági Kutatóintézetének Növényi Sejtbiológiai és Élettani Osztályán – a megfigyelés viszonylag rövid időtartama miatt - célirányosan a disszertáció egy részterületére fókuszálva a kontrollált körülmények közötti vizsgálatokra, melyek eredményei nagymértékben elősegítették a szabadföldi megfigyelések kiértékelését.

4.1.1. Laboratóriumban végzett módszertani vizsgálat eredménye – Nitrátreduktáz mérés

A nitrátreduktáz mérésre *Maurino* és munkatársai (1986) dolgoztak ki *in vivo* NR vizsgálati módszert. Recepturájukban vákuumot javasoltak a permeabilitás növelésére. A nagy számú kezelés és a statisztikailag szükséges ismétlések miatt a vákuumos módszernél gyorsabb vizsgálati módot kerestünk a metabolikus aktivitás napi változásaira (*Srivastava* 1980). Figyelmünket ezért *Jaworski* (1971) szója levélszövetre kidolgozott NR vizsgálati-módszerére összpontosítottuk, melyben felhívta a figyelmet az etanol és egyéb oldatok NR hatékonyságát növelő hatására, amivel a vákuum, illetve az anaerob körülmények mellőzhetők. *Jaworski*-módszerét a kukorica NR vizsgálatára adaptáltuk: szerves oldószer koncentráció- és hőmérsékletfüggés vizsgálat elvégzése után.

A n-propil-alkoholos kezelés megnöveli a sejtek áteresztőképességét, megkönnyíti a nitrát bejutását a sejtbe és a nitrit kiáramlását a közegbe (foszfát puffer). A hatás eredményeként a szövet gyorsan teleszívja magát vízzel, biztosítva ezzel az anaerob feltételeket a sejtben. A kukorica levelek NR aktivitás módszertani vizsgálatánál hagyományos vákuummal infiltrált mintákon mért extinciót

használtuk 1; 1,5; 3 és 5%-os n-propil-alkohollal, illetve 1 és 1,5% n-propil-alkohollal és vákuummal kezelt minták eredményeihez (4.1. ábra).

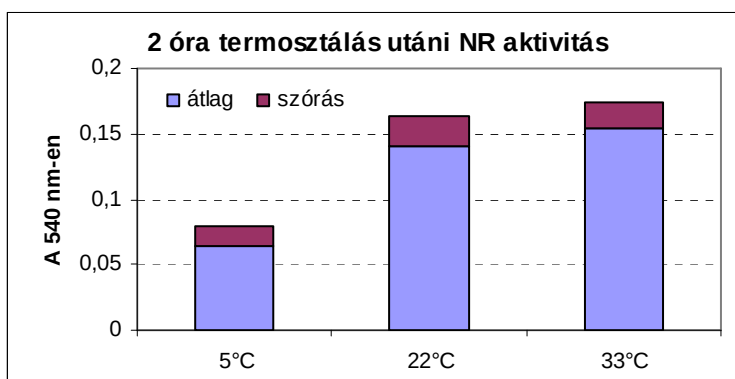


4.1. ábra: Az infiltráció, különböző (1; 1,5; 3; 5%) koncentrációjú n-propil-alkohol illetve az infiltráció és (1; 1,5%) n-propil-alkohol együttes hatása kukoricalevél NR aktivitására a kezelés után közvetlenül, 1 és 2 óra elteltével. Minden jel 5 mérés átlaga a szórással.

A hagyományos vákuumos kezelést meghaladó extinkciót mértünk 2 óra elteltével az 1 és 1,5% n-propil-alkohol esetében, illetve utóbbiak infiltrációval együttes alkalmazásakor. Az időigényes vákuumot mellőzve az 1 és 1,5%-os n-propil-alkoholos kezelések hatásosnak bizonyultak kukorica hajtás NR aktivitás vizsgálatára. A hagyományos vákuumos eljáráshoz képest így 1,5-szeres extinkciós értékeket mértünk.

A kukorica NR aktivitásának hőmérsékletfüggését 1-1,5%-os n-propil-alkohollal előkezelt 2 órán át 5, 22 és 33°C-on sötétben termosztált mintákon vizsgáltuk. A legmagasabb extinkciója a 33°C-on termosztált 1,2%-os n-propil-alkoholos mintáknak volt (4.2. ábra). 22°C-on mintegy 10%-kal kisebb intenzitást

mértünk. Az 5°C-os termosztálás (0,1%-os szinten) szignifikánsan alacsonyabb NR aktivitást, 60%-kal kisebb extinkciót eredményezett.



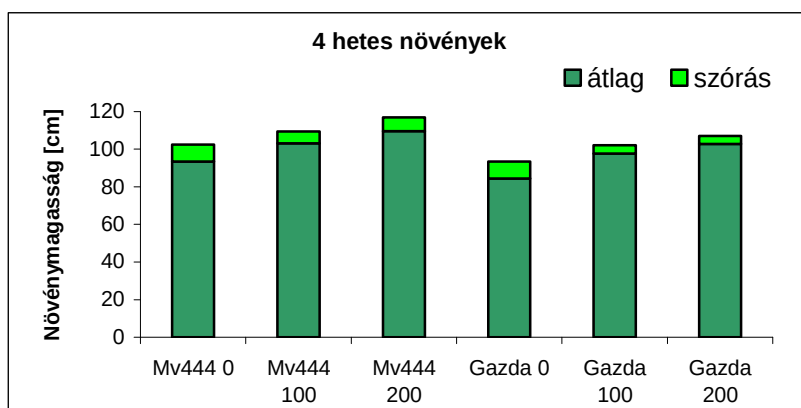
4.2. ábra: Kukoricalevél 1,2%-os *n*-propil-alkoholos mintáinak NR aktivitása 2 órás 5, 22 és 33°C-os termosztálás után. Minden oszlop 5 mérés átlaga a szórással.

A kukorica NR aktivitás módszertani-vizsgálatot a célból végeztük, hogy lerövidítsük az előkészítési időt, mely lehetővé teszi a minták és ismétlések számának megnövelését. A szövetek intracelluláris tereinek pufferrel való telítéséhez nem vákuumot, hanem 1,2% *n*-propil-alkoholt használtunk a későbbiekben. A pufferbe helyezett mintákat ezután 33°C-on 2 órán át sötétben termosztáltuk a NR-aktivitás vizsgálatához.

4.1.2. *A nitrogénhiány hatása eltérő tápanyaghasznosítású kukorica hibridek néhány jellemzőjére*

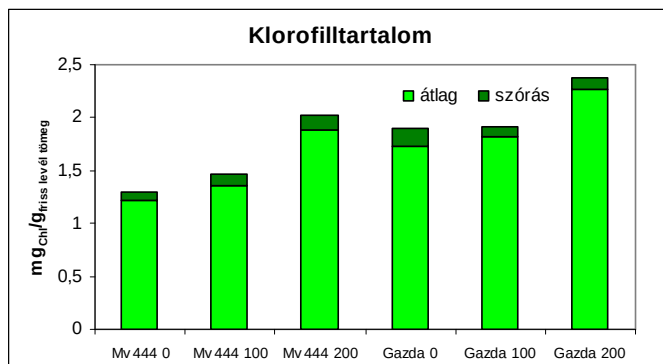
A növényi jellemzők közül a növénymagasság alakulásának nyomonkövetésekor laboratóriumi körülmények között is a vizsgált hibridek eltérő habitusáról kaptunk információt. Az Mv444 magasabb növésű hibrid (4.3. ábra), mint a kedvezőtlenebb adottságokat is toleráló, plasztikus Gazda. Tápanyagellátástól függetlenül a hibridek magasságbeli különbsége 5-10% közötti átlagos eltérést mutatott a cserépben nevelt növényeknél. A nitrogénellátás mindkét hibridnél kifejtette hatását a növénymagasságra, s a nagyobb nitrogén adagok magasabb

növényeket eredményeztek. A vetéstől számított 4. hét után statisztikailag igazolható szignifikáns eltérés volt a nitrogénmentes, illetve a 100 és 200 kg/ha-nak megfelelő nitrogén adagon nevelt növények magasságában. A vízmegvonási időszak mindkét cserépben nevelt nemzedéknél 4-4 napig tartott, ezért a szárazságstressz hatását a növénymagasságra nem vizsgáltuk.



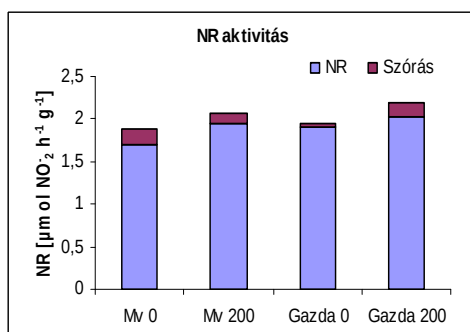
4.3. ábra: A növénymagasság alakulása a kelés utáni 4. héten a Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kezeléseiben. Minden oszlop 10-10 mérés átlaga a szórással. A szignifikanciát a 4.1. táblázatban adjuk meg.

A nagyobb nitrogéndózis, növekvő klorofill_{a+b}-tartalmat eredményezett mindkét hibridnél (4.4. ábra). Az Mv444-nél nagyobb differenciát tapasztaltunk a nitrogénellátás függvényében, mint a Gazdánál. Míg 100 kg/ha-os nitrogénadaggal az Mv444-nél 10,8%-os, 200 kg/ha-nál 42,1%-os átlagos klorofilltartalom növekedést tapasztaltunk a nitrogénhiányos növényekhez képest, addig a Gazdánál 5,16 illetve 27,1%-ot. De a hibrideket összehasonlítva a Gazda tápanyagellátástól függetlenül szignifikánsan magasabb klorofilltartalommal bír, mint a vizsgált másik hibrid. A hibridek közötti különbség a nitrogénmentes kezelésben a legélesebb (33,9%-os átlagos eltérés), s a mind harmónikusabb tápanyagellátással egyre csökken (100 kg/ha-nál 28,5% illetve 200 kg/ha-nál 18,7%), de a Gazda magasabb összklorofill-tartalma a hibrid sajátossága marad, mely az egyik fontos tényezője a kedvezőtlenebb környezeti feltételekhez való alkalmazkodóképességének.



4.4. ábra: A klorofilltartalom alakulása a Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kezeléseiben. Minden oszlop 5 mérés átlaga a szórással. A szignifikanciát a 4.1. táblázatban adjuk meg.

Az eltérő termesztési körülményre javasolt Gazda és Mv444 hibrid tápanyag hasznosítását a NR aktivitás mérésével vizsgáltuk nitrogénhiányos és 200 kg/ha nitrogénellátású növények levéldarabkáiban. A Gazda hibrid nitrogénellátástól függetlenül magasabb NR aktivitással rendelkezik, mint az Mv444 (4.5. ábra).



4.5. ábra: NR aktivitás az Mv444 és Gazda hibrid 0 és 200 kg/ha nitrogénellátású kezeléseiben. Minden oszlop 5 mérés átlaga a szórással. A szignifikanciát a 4.1. táblázatban adjuk meg.

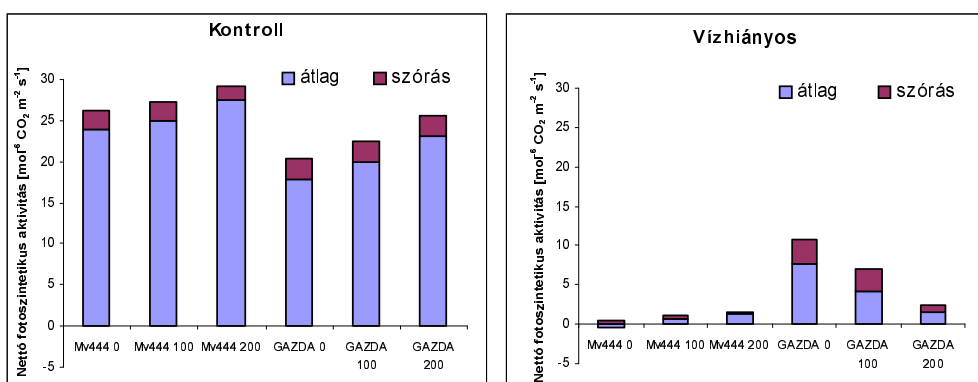
Nitrogénmentes növényeknél 11,2%, a 200 kg/ha nitrogénellátásnál 4,2% a hibridek közötti NR aktivitás differencia. A Gazda magasabb NR aktivitása jobb tápanyag hasznosító képességet eredményez, mely igazolni látszik a Gazda hibrid rossz adottságú termőhelyekhez való alkalmazkodóképességét, szemben a kifejezetten intenzív körülményekre javasolt Mv444-gyel.

4.1. táblázat: Az Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha-os nitrogénellátású egyedeinek növénymagasság, klorofilltartalom és NR aktivitás statisztikai eredményeit összefoglaló ANOVA

	d.f.	táblázat	p	
		növénymagasság	klorofilltartalom	NR aktivitás
Hibrid H)	1	**	***	*
Nitrogén (N)	2	***	***	**
H x N	2	ns	ns	ns
R ²		0,641	0,697	0,711
RMSE		6,497	0,252	0,013

4.1.3. Szárazságstressz hatása különböző nitrogén-ellátású kukorica hibridek fotoszintetikus aktivitására és transzspirációjára

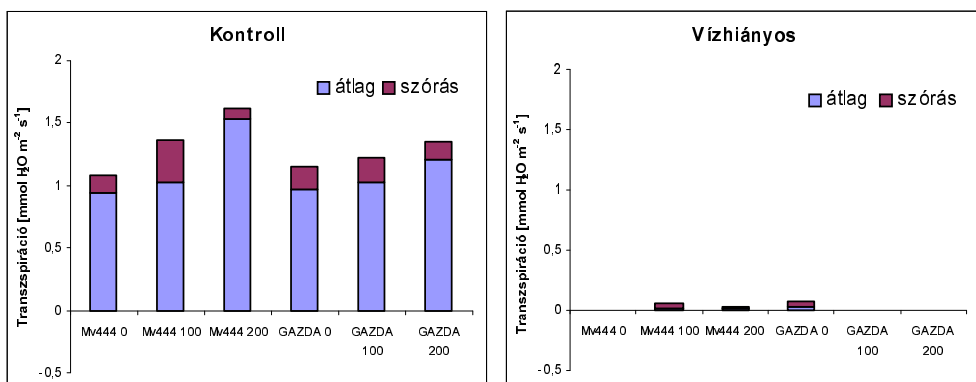
A 0, 100 és 200 kg/ha N ellátás mellett nevelt kukorica egyedek szárazságstresszelését 4 napos öntözővíz megvonással érték el. Méréseinket a stresszelés 2-4. napján naponta végeztük. A vízmegvonás 2. napján az Mv444-es hibrid levelei bepöndörödtek, elvesztették turgorukat. A stresszkezelés 4. napjára a Gazda hibrid 200, majd a 100 kg/ha nitrogénellátású egyedeinél is megkezdődött ez a védekező morfológiai változás. Mindhárom mérésnapon a stresszelt növények fotoszintézis és transzspiráció intenzitásának drasztikus csökkenését tapasztaltuk (0,1%-os szinten szignifikáns) a kontrollhoz képest (Lőke *et al.* 2003) (4.6. ábra).



4.6. ábra: A fotoszintetikus aktivitás alakulása az Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kontroll és vízhiányos növényein. Minden oszlop 10 mérés átlaga a szórással. A szignifikanciát a 4.2. táblázatban adjuk meg.

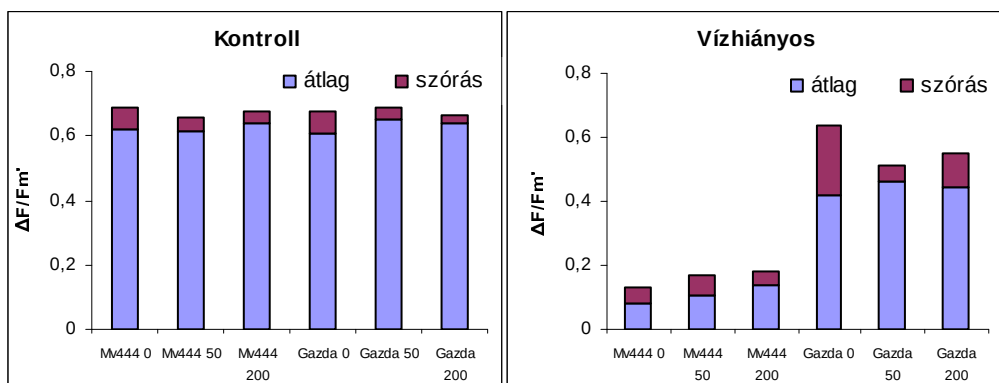
Az Mv444-es hibrid műtrágyázatlan egyedeinél a légzés uralkodott a szárazságstressz 4. napján. A stresszelt növények fotoszintetikus aktivitás mérésénél nagyobb szórást tapasztaltunk, mint a kontrollnál. A jó vízellátású kontroll kezelésben az Mv444-es (öntözésre nemesített) hibridnél mindhárom tápanyagellátási szinten átlagban 23%-kal (0 és 100 kg/ha N-nél 1%-os szinten, 200 N-nél 5%-os szinten szignifikánsan) intenzívebb fotoszintézist mértünk, mint a Gazda hibridnél.

A kontroll növényeknél a nitrogénellátással egyenes arányban nőtt a transzspiráció intenzitása (4.7. ábra). Jó vízellátás mellett a Gazda hibrid víztakarékosságát csak a nagy adagú (200 kg/ha) nitrogén műtrágyánál tapasztaltuk (1%-os szinten szignifikáns hibridhatás). Víztstressz hatására a sztómák bezáródtak, a transzspiráció századrészére csökkent vagy teljesen meg is szűnt a vizsgált növényeknél.



4.7. ábra: A transzspiráció alakulása az Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kontroll és vízhiányos növényein. Minden oszlop 10 mérés átlaga a szórással. A szignifikanciát a 4.2. táblázatban adjuk meg.

A kontroll és szárazság-stresszelt növények klorofill fluoreszcencia mérését a vízmegvonást követő harmadik, negyedik napon végeztük. A PSII aktuális kvantumhatásfokban ($\Delta F/F_m'$ – a fotoszintézis potenciális tartalékainak indikátora, a stressz hatását jellemzi a levelek fotokémiai állapotára) mindkét hibrid esetében szignifikáns csökkenést tapasztaltunk a kontroll és stresszelt növények összehasonlításakor (4.8. ábra).



4.8. ábra: A klorofill fluoreszcencia indukció az Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kontroll és vízhiányos növényein. Minden oszlop 10 mérés átlaga a szórással. A szignifikanciát a 4.2. táblázatban adjuk meg.

A PSII rendszer hatékonysága csökkent vízstressz hatására, de a szárazságtűrésre nemesített Gazda hibrid a stresszkezelés 4. napján is képes volt a kontroll aktuális kvantumhatásfokának 2/3-án működni. Az Mv444-es hibrid stresszelt egyedei már két nap után elvesztették turgorukat, amely a klorofill fluoreszcencia paraméterekben is megnyilvánult és (0,1%-os szinten) szignifikánsan lecsökkent a kontrollhoz képest. Míg kontroll körülmények között maximum 5%-os átlagos eltérést mutatott a két hibrid, addig a stresszelt egyedeknél a hibrid-összehasonlítás során a Gazda hibrid szignifikánsan magasabb kvantumhatásfokúnak bizonyult, mint az Mv444.

4.2. táblázat: Kontroll és vízhiányos Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha-os nitrogénellátású egyedeinek fotoszintézis, transzspiráció és klorofill fluoreszcencia indukciós statisztikai eredményeit összefoglaló ANOVA táblázat

	d.f.	p		
		fotoszintézis	transzspiráció	klorofill fluoreszcencia
Víz (V)	1	***	***	***
Hibrid (H)	1	ns	ns	***
Nitrogén (N)	2	ns	***	ns
V x H x N	7	***	***	***
R ²		0,972	0,957	0,894
RMSE		2,007	0,136	0,082

4.2. SZABADFÖLDÖN VÉGZETT VIZSGÁLATOK EREDMÉNYEI

A szabadföldi vizsgálataink megtervezésekor arra törekedtünk, hogy a vizsgálati módszer kínálta speciális mérésekkel még szélesebb körűvé tegyük, kiegészítsük a korábbi laboratóriumi öntözés-, tápanyagellátás- és fajtaösszehasonlítás kísérletünk eredményeit. Szabadföldi méréseink részben a modell bemenő-, részben referenciaadatként alapul szolgált a 4.3-as fejezetben részletezett mikroklímamodell vizsgálathoz. A mérések egy részének szabadföldi ismételése mellett - a Keszthelyi Agrometeorológiai Kutatóállomás nyújtotta lehetőségeket kihasználva – a kezelések növényi jellemzőkre, evapotranszpirációra kifejtett hatását folyamatosan, a termésalakulást a tenyészidőszak végén vizsgáltuk.

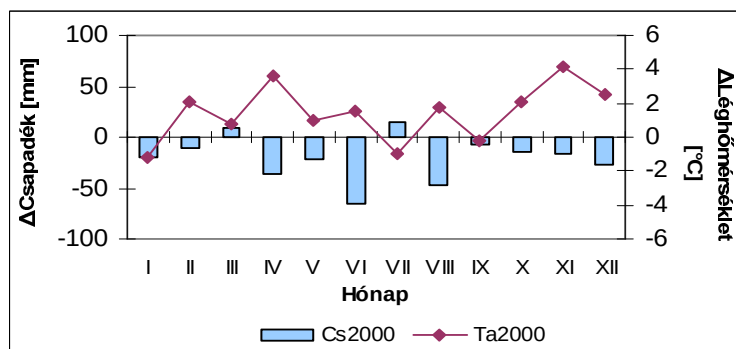
4.2.1. Időjárás

A globális klímaváltozás Magyarországra prognosztizált tendenciája vizsgálati éveink (2000-2002) mindegyikét jellemezte. Keszthelyen 2000-2002 egyaránt száraz, meleg évjárat volt. A 2000-es év 100 éves szárazság- és melegrekordot döntött. 2001 szintén száraz, meleg évjárat volt. 2002-ben az előző évnél több csapadék realizálódott, de melegebb évjárat volt.

4.3. táblázat: A középhőmérséklet és csapadék alakulása havi bontásban 2000-2002-ben Keszthelyen

Hónap		I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.
Léghőmérséklet [°C]	2000	-1,7	3,4	6,5	14,1	16,7	20,2	19,5	21,8	15,5	12,4	8,7	3,5
	2001	0,9	3,3	7,7	9,1	17,8	17,8	21,7	21,8	13,9	13,7	4	-3,6
	2002	0,1	4,7	7,6	10,5	18,4	20,8	22,1	21	15	10,7	8,3	0,2
	2000	11,4	16,8	44	14,3	37,8	13,9	88,7	18,4	49,1	35,3	42,9	20
Csapadék [mm]	2001	58,5	3,9	64,7	26,2	13,2	54	32,6	11,8	137,8	3,3	45,2	57,8
	2002	18,5	60	32,6	116,5	33,9	44,2	59,1	47,4	27,9	62,1	19,8	41,5

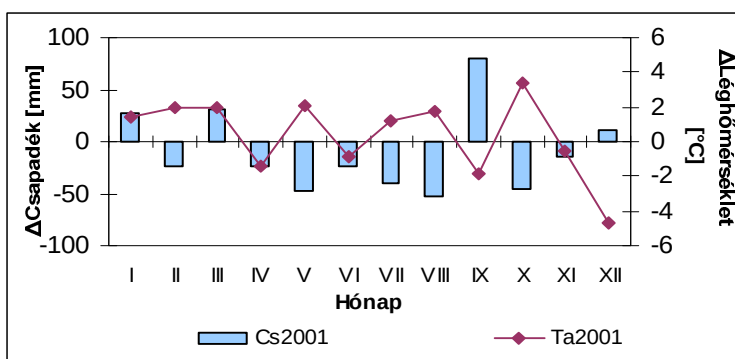
A 2000-es év a keszthelyi megfigyelés százéves adatsorában a legszárazabb évjárat volt, ahol a csapadék évi összege 241 mm-rel maradt el a sokévi átlagtól, a tenyészidőszakban 166 mm-rel volt kevesebb a klímanormálnál (4.9. ábra). (Az összehasonlíthatóság érdekében mindhárom vizsgálati év időjárás jellemzésénél az 1971-2000-es klímanormált vettük alapul.)



4.9. ábra: A havi középhőmérséklet és csapadékösszeg eltérései 2000-ben Keszthelyen a 30 éves (1971-2000) klímanormáltól. Az oszlopok a havi csapadékösszeg eltéréseit, a $\diamond$ -k a léghőmérséklet havi átlagainak eltérését jelölik.

A szárazság az átlagosnál melegebb idővel társult. A 2000 évi átlaghőmérséklet $1,4^{\circ}\text{C}$ -kal, a tenyészidőszak pedig $1,2^{\circ}\text{C}$ -kal haladta meg a harminc éves klímanormált. A száraz-meleg évjáratban a hűvös júliust és szeptembert kell kiemelni, főképp azért, mert júliusban a csapadék mennyisége egy kissé még meg is haladta az ilyenkor szokásos értékeket.

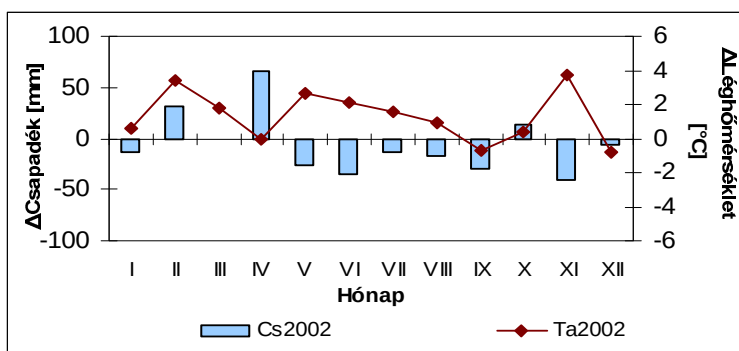
2001 tenyészidőszaka is lényegesen szárazabb volt az átlagosnál. A tenyészidőszak során a sokéves átlagnál $28,2\%$ -kal (108 mm) kevesebb csapadék hullott. Az egyes hónapok havi összegeit tekintve egyetlen hónapban, szeptemberben volt csak pozitív a 30 éves átlagtól való eltérés, ekkor a növény érése után viszont jelentősen, mintegy 80 mm-rel több eső esett a szokásosnál, mely inkább káros volt, mint hasznos. (4.10. ábra).



4.10. ábra: A havi középhőmérséklet és csapadékösszeg eltérései 2001-ben Keszthelyen a 30 éves (1971-2000) klímanormáltól

A csapadék hiánya a kukorica vízigénye szerinti kritikus szakaszokban az átlagnál melegebb idővel társult: májusban több mint 2 fokkal, s a július-augusztusi periódusban 1,2-1,7°C-kal haladta meg a havi középhőmérséklet a klímanormál értéket. A hideg április mellett a szeptemberi csapadék rendkívül hűvös idővel párosult, aminek eredményeképpen az egész tenyészidőszakra számolt hőmérsékleti anomália mindössze +0,1°C-ban állapodott meg.

2002 is az előző kettőhöz hasonló száraz, meleg év volt (4.11. ábra).



4.11. ábra: A havi középhőmérséklet és csapadékösszeg eltérései 2002-ben Keszthelyen a 30 éves (1971-2000) klímanormáltól

Az évi átlaghőmérséklet 1,3°C-kal, a tenyészidőszaké 1,1°C-kal haladta meg a klímanormált. A kukorica tenyészidőszaka az átlagosnál 14,3%-kal (55 mm) volt szárazabb. A tenyészidőszak során csak egy hónapban, áprilisban volt pozitív a 30 éves átlagtól való csapadék eltérés, ekkor viszont 66 mm-rel több eső esett a szokásosnál (4.11. ábra). 2002-ben a kukorica szempontjából oly jelentős májustól augusztusig terjedő periódus időjárását kell kiemelni, amikor a klímanormálnál átlagosan 1,3°C-kal melegebb volt és 121 mm-rel kevesebb csapadék realizálódott.

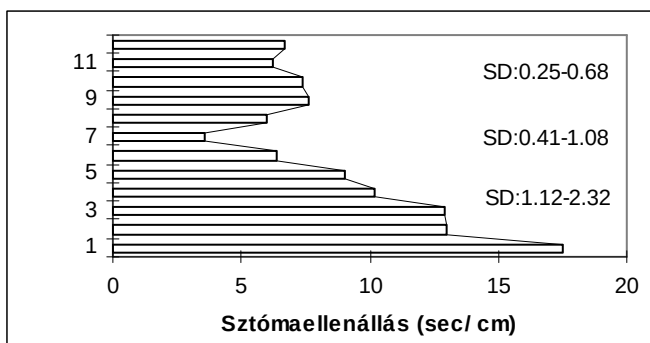
A három vizsgálati év jó ismétlésnek bizonyult az eltérések ellenére, de szélsőségesen száraz és meleg időjárási anomáliái nem tették lehetővé különböző évjáratok vizsgálatát. A vizsgálati 3 év időjárása, mint meleg-száraz klímaszcenário,

egy későbbi felmelegedési időszak feltételezett agrometeorológiai termesztési háttér vizsgálatát tette lehetővé szabadföldön.

4.2.2. Szabadföldön végzett megfigyelések módszertani eredménye – A kukorica átlagos fotoszintézisének alakulása

A gázcsere-nyílások működésének komplexitása miatt a sztómaellenállás mérése számtalan hibával terhelt. Irodalmi adatok szerint a sztómaellenállás mérésekor tapasztalt 30%-os hiba egyáltalán nem tekinthető ritka kivételnek (Pearcy *et al.* 1991). Az elem meghatározásakor ezért ajánlatos nagyon pontosan behatárolni a mérés helyét, hogy ezzel is az egy növényen, illetve az egy levélen belüli nagy variabilitás okozta eltérést lehetőleg csökkentsük. A témában korábban folytatott vizsgálatok eredményeit Lőke (1999) és Anda (2001) munkái tartalmazzák.

A kukoricalevelek, illetve a levélemeletek sztómaellenállás alakulását vizsgálva azt kaptuk, hogy az ellenállás vertikális megoszlása és főleg az azonos levélemeleten belüli eltérés jól magyarázza a korábbi kutatásokban előforduló megállapítást: a növény felső harmada, a napos levelek helye az, ahol a mérések ismétlése még elfogadható eredményt ad kis szórással (4.12. ábra). Ha azonban a cél a növény átlagos ellenállásának meghatározása, akkor pontosabb megközelítést kell alkalmazni, s a csőlevél alatti levélemelet sztómaellenállása tűnik a legközelebbi értéknek az egész növény átlagához.

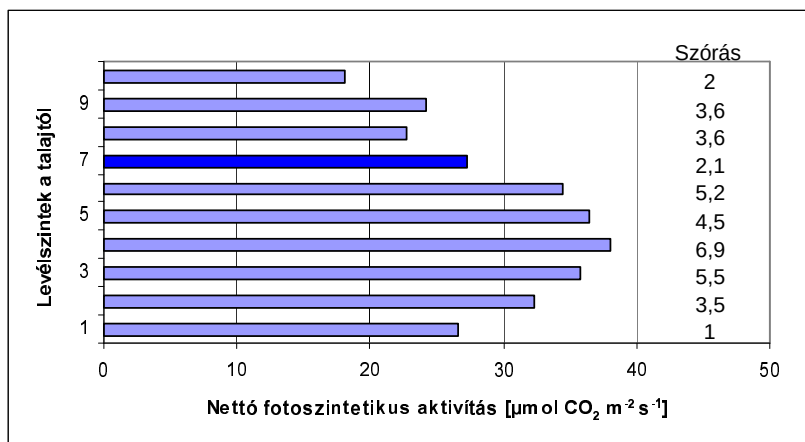


4.12. ábra: Kifejlett kukorica levélemeletenkénti sztómaellenállása és a szórás (Anda *et al.* 1997)

A sztómaellenállásnál kapott ismereteket fejlesztettük tovább a kukorica fotoszintézisére. A fotoszintézis intenzitás növényen belüli alakulásának elemzését a kifejlett növény átlagos fotoszintézisét reprezentáló mérőhely meghatározása céljából végeztük. Erre a későbbi szimulációs modellezés (4.3.3. fejezet) miatt volt szükség, mivel az általunk használt Goudriaan modell a növény átlagos fotoszintézis intenzitását számítja. Ahhoz, hogy megtudjuk, mely levélemeleten végzett mérésekkel közelítjük leginkább a növény átlagos fotoszintézis értékét – a sztómaellenálláshoz hasonlóan – feltérképeztük a kifejlett kukoricalevélen belüli, illetve levélemeletenkénti fotoszintézis intenzitás alakulását.

Az egyes levélen belüli vizsgálódásnál arra törekedtünk, hogy a levél képzeletbeli harmadaiban egy-egy mérést végezzünk a mérésenként 8 cm^2 levelet felölelni képes mérőfejjel. A fotoszintetikus aktivitás a levélen belül sokkal kevésbé változott mesterséges $1500\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PAR-nál, mint ahogy azt korábbi sztómaellenállás vizsgálatunk alapján (Lőke 1999, Anda 2001) feltételeztük. A mérőprogramban a mérés előtti „inkubációs” megvilágítási időt 2 percre állítva a pontszerű mintavételnél elfogadhatónak tartott 10%-os mérési hibán belüli változékonyságot tapasztaltunk.

Az egyes levélemeletek fotoszintézis intenzitása azonban jelentősen eltért a levelek kora és növényen belüli elhelyezkedése szerint (4.13. ábra).

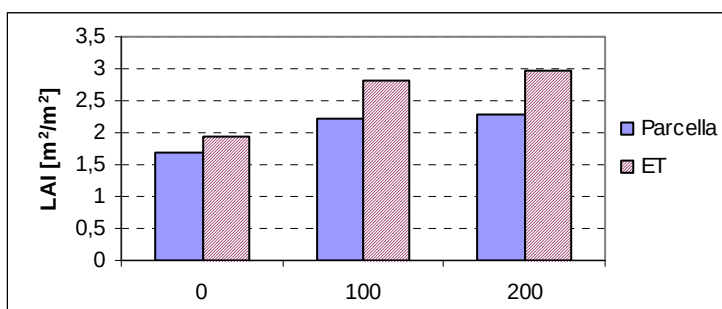


4.13. ábra: Kifejlett kukorica levélemeletenkénti fotoszintetikus aktivitása. Minden jel 20 mintanövény átlaga mellett a szórást számszerűen tüntettük fel. Sötétkéssel az átlagot ($29,5\text{ }\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) legjobban közelítő levélemeletet jelöltük.

A 20 mintanövény levélemeletenként mért fotoszintézisének átlaga $29,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ volt. A legmagasabb intenzitás, a legnagyobb standard eltéréssel a növény középső harmadában fordult elő. Az alsó harmadban a talajhoz közeledve egyre kisebb fotoszintetikus aktivitást és szórást tapasztaltunk a teljesen beárnyékolt, idős leveleken. A felső napos levélemeleteken alacsony fotoszintézist mértünk. Derült nyári napokon a felső fiatal - sugárzáshatásnak nagymértékben kitett - levelekben fotoinhibíció is felléphet, aminek hatására csökkent a fotoszintézis. A szórás nem itt a legalacsonyabb, de még mindig megbízható ismétléseket eredményez, mely alátámasztja a klímakamrás mérések bevált gyakorlatát, mely szerint a legfiatalabb teljesen kifejlett levélen végezzük a méréseket (Janda *et al.* 1998, Tóth 2001). Amennyiben a cél a kukorica átlagos fotoszintetikus intenzitásának meghatározása a későbbi szimuláció ellenőrzésére, akkor a csőlevél feletti levélemelet, esetünkben a 4. legfiatalabb levél aktivitása ($27,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) - mérsékelt szórással terhelve - közelíti azt a legjobban.

4.2.3. Öntözés hatása a fotoszintézisre

A fotoszintézis intenzitás mérésre használt LI-COR 6400-as műszert a MTA MGKI-től kaptuk kölcsön 2000-ben, ezért fotoszintézis mérésre csak ebben az évben került sor. Ekkor az öntözés fotoszintézis intenzitására kifejtett hatását vizsgáltuk eltérő tápanyagellátású kukoricaállományban. Megfigyeléseinkre kifejlett, végső magasságot elért kukoricában került sor, ezért a növényi mutatók közül az aktív zöldterületet számszerűsítő levélterület index - hetenként meghatározott - értékeiből a vizsgálati időszakot jellemző maximális levélterület kezelésenkénti alakulását mutatja a 4.14. ábra. Az öntözés és tápanyagellátás zöldterület növelő hatását tapasztaltuk (0,1%-os szinten szignifikáns). A nitrogénben nem részesült növényeknél az *ad libitum* vízellátás 14,2%-kal növelte az asszimiláló felületet. A 100, illetve 200 kg/ha nitrogénellátás mellett ugyanezen kiegészítő vízellátás 24 és 25,9%-os levélnövekedést eredményezett.



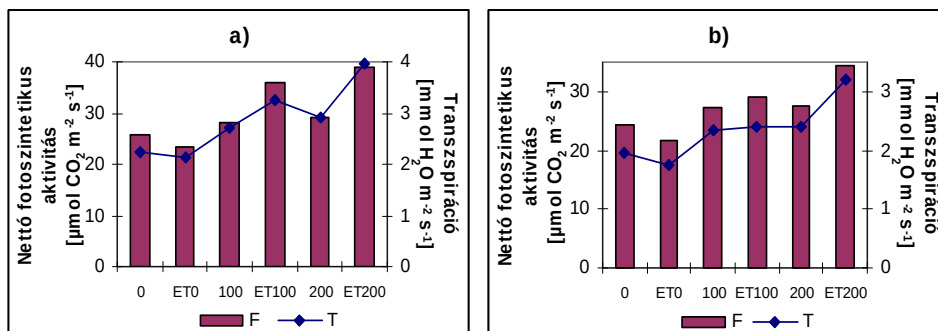
4.14. ábra: Kifejlett kukorica levélterület index alakulása természetes csapadékelátású parcella és ad libitum vízellátású evapotranszpirométer 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kezeléseiben 2000-ben. A szignifikanciát a 4.5. táblázatban adjuk meg.

A tápanyagkezelés levélterület-növelő hatása is megfigyelhető, de a két kezelés eltérő tendenciájú növekményt eredményez, így additív hatást nem igazoltunk (4.5. táblázat). Míg a vízellátás egyre nagyobb levélterület növekedést produkál a 0, 100 és 200 kg/ha nitrogén mellett, a tápanyagkezelés csak a nitrogénhiányos növényekhez viszonyítva jelentős levélterület növelő (parcellán 26,9 és 30,3% illetve evapotranszpirométerben 36,6 és 41,7%). A 100 és 200 kg/ha-os nitrogénkezelések levélproduktuma 5%-nál kisebb eltérést mutat.

4.5. táblázat: Kifejlett kukorica levélterület index alakulás statisztikai eredményeinek ANOVA táblázata természetes csapadékelátású parcella és ad libitum vízellátású evapotranszpirométer 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kezeléseiben 2000-ben

	d.f.	LAI
Vízellátás (V)	1	***
Nitrogén (N)	2	***
V x N	2	ns

Az öntözés és tápanyagkezelés hatása a nettó fotoszintetikus aktivitásra a mérések mintanapjain azonos irányú volt (4.15.a és b ábra).



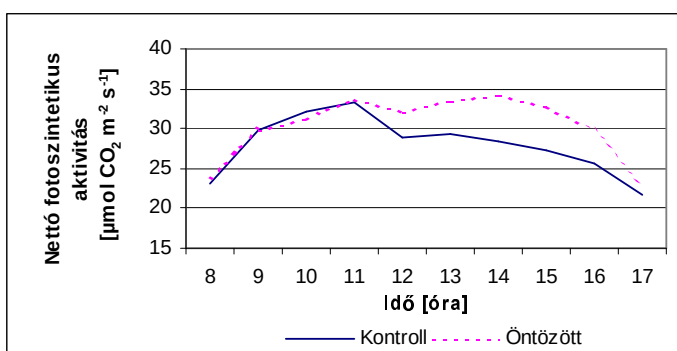
4.15. ábra: A nettó fotoszintézis és a transzspiráció alakulása $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PAR fényintenzitáson természetes csapadékelátású parcella és ad libitum vízellátású evapotranszpirométer 0, 100 és 200 kg/ha-os nitrogénellátása mellett 2000.07.15-én a) és 07.17-én b). Az oszlopok a fotoszintézist, $\blacklozenge$ a transzspirációt jelölik.

Nitrogén nélkül a vízkezelés nem tudott kedvezően hatni. A parcella nitrogénellátásban nem részesült egyedei 12%-kal nagyobb fotoszintetikus aktivitást mutattak, mint az ET kontroll. A nitrogénadagolásban részesült növényeknél érvényesült az öntözés pozitív, fotoszintézist emelő hatása. Az ET100-nál 4,7 az ET200-nál 21,5% intenzitásnövekedést eredményezett a kiegészítő vízellátás a parcella 100 és 200 kg/ha N egyedeihez képest. A nitrogénellátás a levélfelületnél tapasztaltakkal azonos módon növelte a fotoszintézist. A legintenzívebb CO_2 asszimilációt a harmónikus víz- és nitrogénellátás együtt (ET200) eredményezett 45,4%-kal felülmúlva az ET0 értékét. A transzspiráció a fotoszintézissel azonos tendenciát mutatott. A vízgőz diffúzió értékei 1,75 és 3,9 [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] között mozogtak, így statisztikailag megbízhatóbb eredményt kaptunk, mint a fotoszintézisnél (4.6. táblázat).

4.6. táblázat: ANOVA táblázat $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PAR fényintenzitáson természetes csapadékelátású parcella és ad libitum vízellátású evapotranszpirométer 0, 100 és 200 kg/ha-os nitrogénellátása mellett mért fotoszintézis és a transzspiráció statisztikai eredményeivel.

	F: fotoszintézis, T: transzspiráció.	
	F	T
Vízellátás (V)	ns	*
Nitrogén (N)	*	***
V x N	ns	ns

A növények napi CO_2 asszimilációjáról a fotoszintézis napi alakulását leíró görbe alatti terület informál. Derült mintanapjainkon 8 és 16 óra között óránként végeztünk méréseket a csőlevél feletti levélemeleten, mely korábbi vizsgálatunk eredménye szerint kifejlett kukorica átlagos fotoszintézisét közelíti. Az óránkénti mérés az aktuális sorozat megkezdésekor a PAR szenzor által aktualizált fényintenzitással mesterségesen megvilágított leveleken történt, így minimalizálva az egy sorozaton belüli mérési hibát. A görbék kezeléstől függetlenül hasonlóan alakultak a reggel folyamán (4.16. ábra).

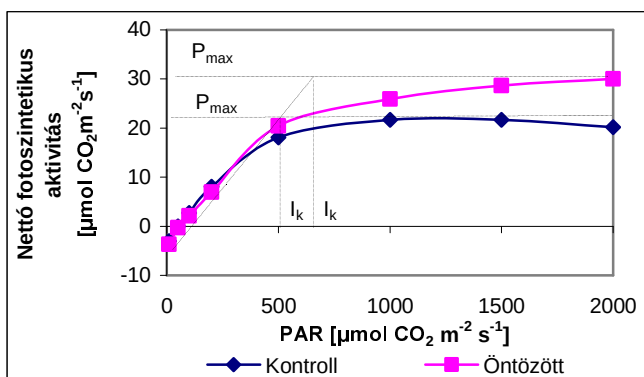


4.16. ábra: Természetes csapadékelátású (kontroll) és öntözött 100 kg/ha nitrogénellátású kukorica fotoszintézisének alakulása a 2000.07.27-i mintanapon 8 és 17 óra között óránkénti mérésekből

Statisztikailag igazolható kezeléshatást magas napállásnál, $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR felett tapasztaltunk. A délután folyamán a vízellátástól függően (a kontrollnál gyorsan, jó vízellátásnál lassan) csökkentek az értékek.

A 4.17. ábra a nettó fotoszintetikus aktivitás fényintenzitással összefüggő változását mutatja a kontroll és öntözött kukoricára. A párhuzamos kísérletek eredményeire Webb *et al.* (1974) által leírt képletet felhasználva görbét illesztettünk. A képlet két állandót tartalmaz. Az egyik a $P_{\max}$, a maximális fotoszintézis értéke. A másik az I_k állandó, ami egy elméletileg várható érték, és azt mutatja, hogy ha a CO_2 asszimiláció folyamatának nem lenne szubsztrát-limitációja, akkor ennél a fényintenzitásnál érné el a fotoszintézis a maximális értéket (elméleti fénytélítődési pont). Ezek szerint $P_{\max}$ és I_k között csak elméleti összefüggés van, azonban az I_k szoros összefüggésben van a növény fénykompenzációs pontjával. A

görbeillesztéshez használt képlet állandóit használtuk a növények jellemzésére (4.7. táblázat).



4.17. ábra: A CO_2 asszimiláció fényfüggése természetes csapadékelátású (kontroll) és öntözött 100 kg/ha nitrogénellátású növényeken 2000. augusztus 2-i mintanapon. A fotoszintézis-fény összefüggés állandóit a 4.7. táblázat tartalmazza.

4.7. táblázat: Természetes csapadékelátású (kontroll) és öntözött 100 kg/ha nitrogénellátású növények fotoszintézis-fény összefüggésének állandói a Webb et al. (1974) képlete szerint

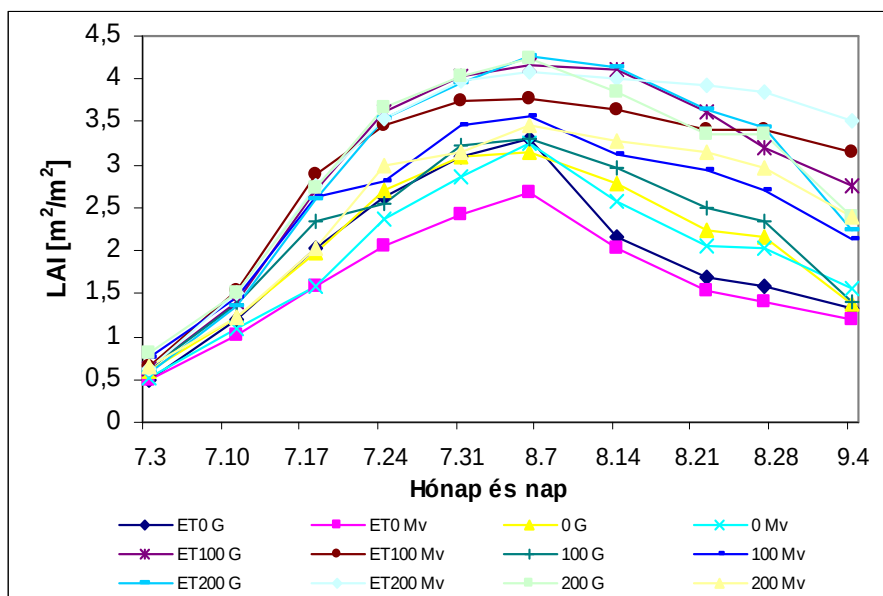
	$P_{\max}$ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	I_k [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
Parcella kontroll	21,8	517
ET öntözött	30,5	660

Az eredmények azt mutatják, hogy a parcellán fellépő vízhiány következtében a CO_2 asszimiláció maximális értéke jelentősen (28,5%) visszaesett, ami egyúttal a fénytelítési pont csökkenésével is jár (21,7%). A fotoszintézis görbe kezdeti lineáris, ún. fénylimitációs szakaszára illesztett egyenes meredeksége a kontroll és öntözött egyedek esetében hasonló volt, illetve a 4.18. ábrán láthatóan egybe is esett.

4.2.4. Kukorica vízháztartási mutatóinak fajtaösszehasonlító vizsgálata

A laboratóriumi kísérlet tesztnövényeinek (Gazda és Mv444-es kukoricahibridek) szabadföldi fajtaösszehasonlító vizsgálatára 2001-2002-ben került

sor. Mindkét vizsgálati évben hetente követtük nyomon a növényi jellemzők közül a növénymagasság és a LAI változását (4.18. ábra).



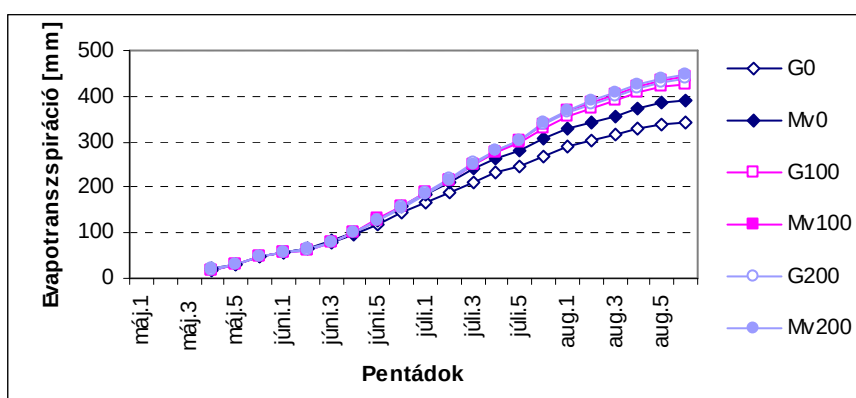
4.18. ábra: A levélterület-index alakulása 2002 tenyészidőszakában Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kezeléseiben természetes csapadékelátású parcellán és ad libitum vízellátású ET-ben. A szignifikanciát a 4.8. táblázatban adjuk meg.

A növénymagasság a laboratóriumi mérésekkel egybehangzóan szabadföldön is a két vizsgált hibrid eltérő habitusáról adott tanúbizonyságot. Az Mv444 (10%-kal) magasabb növésű hibridnek bizonyult, mint a kedvezőtlenebb körülményekre nemesített Gazda. A fajta-, víz- és tápanyagkezelések hatása a két egymást követő évben azonos irányú volt. A levélterületre a fajta 5%-os szinten, a nitrogén 0,1%-os szinten fejt ki szignifikáns hatást. A magasabb nitrogénellátás mind a növénymagasságra, mind a LAI alakulására kifejtette növelő hatását (4.8. táblázat). Az öntözéshatás már nem volt ilyen egyértelműen levélterület növelő (nem szignifikáns az eltérés). A nitrogénes kezeléseket érvényesítette a vízellátás tendenciaszerű zöldtömeg-növelő hatását, az intenzív termesztési körülményekre nemesített Mv444 tápanyaghiányos kezelése azonban *ad libitum* vízellátású ET-ben alacsonyabb levélterületet fejlesztett, mint száraz körülmények között.

4.8. táblázat: A levélterület-index statisztikai ANOVA táblázata 2002-ben
kifejlett Mv444 és Gazda hibrid természetes csapadékelátású parcella és ad libitum vízellátású ET
0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kezeléseiben

	Nitrogén (N)	Víz (V)	Fajta (H)	N x V x H
d.f.	2	1	1	7
p	***	ns	*	*

A párologtatási eredményekre a fajta- és tápanyagkezelések hatása az egymást követő két évben azonos irányú volt, így tendenciaszerű megállapításokat tehettünk, de az evapotranszpirométerek korlátozott darabszáma miatt statisztikai értékelést nem végezhetünk (ismétlések száma kezelésenként 2). A várakozástól eltérően a fajták összegzett evapotranszspirációi között csak kis mértékű eltérést tapasztaltunk (4.19. ábra).



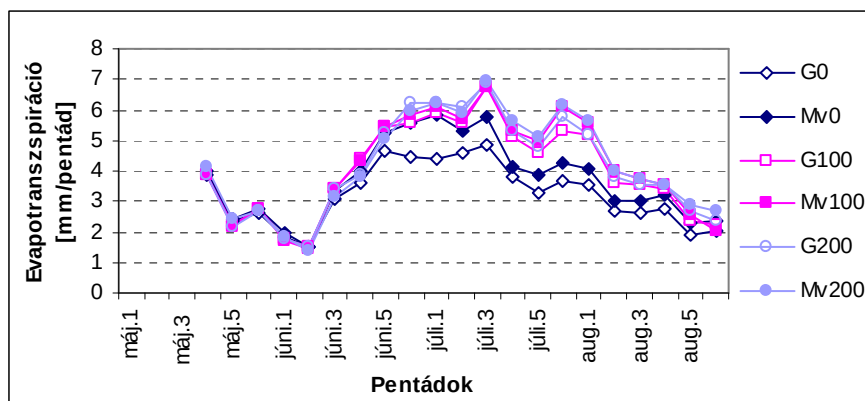
4.19. ábra: A kumulált evapotranszspiráció alakulása 2002 tenyészedőszakában Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású egyedeinél

Az öntözéses viszonyokra nemesített Mv444 vízfogyasztása nitrogén nélkül 13,2; nitrogén ellátással 3,6 és 2,1%-kal haladta meg a Gazda hibridét (4.9. táblázat).

4.9. táblázat: A kumulált evapotranszspiráció értékei mm-ben és %-ban 2002-ben Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kezeléseiben

	Mv0	Mv100	Mv200	G0	G100	G200	átlag
kumulált evapo-transzspiráció [mm]	391,8	442,1	448,3	343,2	426,6	439,0	415,2
átlagos %-os eltérés	-5,8	6,3	7,7	-19,0	2,7	5,6	0
%-os eltérés Gazda kontrolltól (G0)	114,2	128,8	130,6	100,0	124,3	127,9	121,0

Valódi párologtatásbeli eltérést csak a zöldfelületet is növelő N adagolás eredményezett. A Gazdánál 21,7 és 24,5%-kal, az Mv444-nél 25,2 és 26,6%-kal növelte a 100 és 200 kg/ha-os nitrogénadag az összes felhasznált víz mennyiségét.



4.20. ábra: Az evapotranszspiráció pentád átlagai 2002 tenyészedőszakában Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású egyedeinél

Az evapotranszspiráció pentádatlagainak tenyészedőszakbeli változását szemléltető 4.20. ábrán jól látható, hogy a fejlődésük kezdeti szakaszán egyformán evaporálnak a kádak, s június végétől augusztus közepéig tartó időszakban válnak szét a kezelések vízfogyasztás görbéi. Az aszályos időjárás következtében gyors leszáradás következett be, ami az evapotranszspirométerben is rövidebb tenyészedőszakot eredményezett. A vízfogyasztásértékek egységnyi zöldfelületre vonatkoztatva (pentádatlag evapotranszspiráció/levélfelület [mm/m^2]) is fajtadifferenciára utalnak július-augusztus hónapokban (4.10. táblázat). A nitrogénellátásban részesült kezeléseknél a 0-20%-kal, a nitrogénmentes kezelésben 32 $\pm$ 5%-kal nagyobb vízfelhasználású az öntözéses termesztésre javasolt Mv444-es hibrid.

4.10. táblázat: Az egységnyi zöldfelület vízfogyasztásértékei 2002. július 4. és augusztus 2. pentádjában Mv444 és Gazda hibrid 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású egyedeinél

pentád	G0	Mv0	G100	Mv100	G200	Mv200
júli.4	1,9	2,6	1,9	1,8	2,0	2,0
aug.2	0,8	1,1	0,9	1,1	0,9	1,0

A sztómaellenállás az egyik legtöbbet alkalmazott növényi vízháztartást jellemző tulajdonság, amely számszerűen fejezi ki a növény vízellátottságának mértékét. Értéke térben és időben rendkívül változatos, köszönhetően annak, hogy mind a környezet, mind a növény biológiai sajátosságai együttesen befolyásolják alakulását.

A párolgás alakulásával összhangban változott a különböző kezelések sztómaellenállása. A mintanapokon (8-16 óra között) óránként mért adatokból előállított napi menetek a két elemzésbe vont év (2001-2002) mindegyikén azonos tendenciát mutatott a hibridek, a víz- és nitrogénellátás tekintetében.

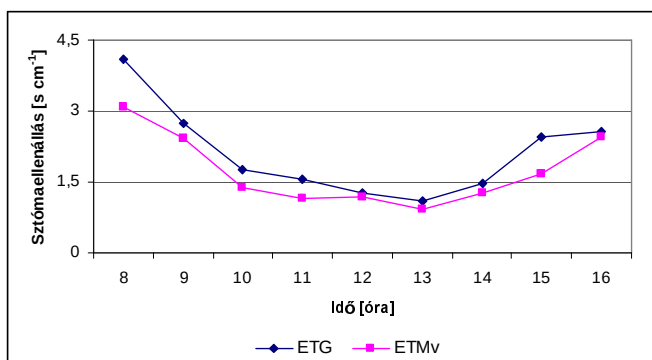
A sztómaellenállás mérésre teljesen zavartalan besugárzás mellett óránként került sor, s a napi menetekben – néhány napon szignifikánsan is – volt különbség az egyes kezelések ellenállásalakulásai között. A nitrogénmentes kezelés mindkét hibridnél napi átlagban mintegy $0,45 \text{ s}\cdot\text{cm}^{-1}$ -rel magasabb ellenállású volt, mint a nitrogénben részesített növények értéke (4.11. táblázat), amely összhangban van a korábban megállapított alacsonyabb vízfogyasztási összegekkel. A táblázatban az evapotranszspirométerben mért ellenállásokat tüntettük fel, mert a parcellán a kezelések hatása azonos irányú volt a sztómaellenállásra, csak abszolút értékben magasabb ellenállásokat mértünk a jó vízellátású evapotranszspirométer növényeihez képest.

4.11. táblázat: A sztómaellenállás 8 és 16 óra között óránként végzett méréseiből számolt napi átlaga ad libitum vízellátású evapotranszspirométer Gazda és Mv444-es hibrid 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kezeléseiben 2001 néhány mintanapján. A sztómaellenállás mértékegysége $\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$.

Hibrid	Kezelés	júl. 19.	aug. 1.	aug. 2.	aug. 7.	aug. 8.	aug. 14.	aug. 27.	átlag
Gazda	0	1,02	4,04	4,10	4,72	3,07	2,97	2,12	3,15
	100	0,81	3,58	3,37	3,82	2,91	1,91	1,79	2,60
	200	0,68	2,89	2,96	3,51	2,80	1,82	1,54	2,32
	0	0,86	3,27	3,09	4,68	2,97	2,48	1,73	2,73
	100	0,73	3,32	3,12	3,62	2,53	1,85	1,55	2,39
	200	0,66	2,33	2,97	3,41	2,29	1,77	1,57	2,14
Mv444	200	0,66	2,33	2,97	3,41	2,29	1,77	1,57	2,14

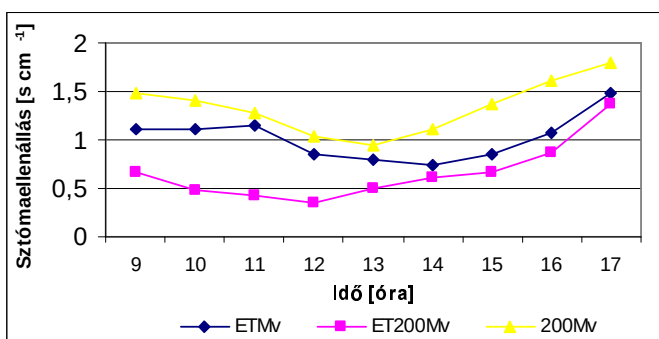
Wong *et al.* (1979) és Anda (1987) szintén kukoricában végzett vizsgálatával egybehangzóan a nitrogén kijuttatás mindkét hibridnél csökkentette a sztómaellenállást. A változás mértéke a Gazdánál volt az erőteljesebb (19%), az Mv444-hez (13%) képest (4.11. táblázat).

A vizsgált két hibrid sztómaellenállása tendenciaszerűen különbözött, melyet egy választott mintanap példájával szemléltetünk (4.21. ábra). Az öntözéses körülményekre nemesített Mv444-es hibrid ellenállásértékei nitrogénmentes kezelésben átlagosan 14,3%-kal, 100 és 200 kg/ha N-nél 8,4 és 7,8%-kal voltak alacsonyabbak.



4.21. ábra: A nitrogénhiányos Mv444 és Gazda hibrid sztómaellenállása evapotranszpirométerben a 2001. augusztus 14-én

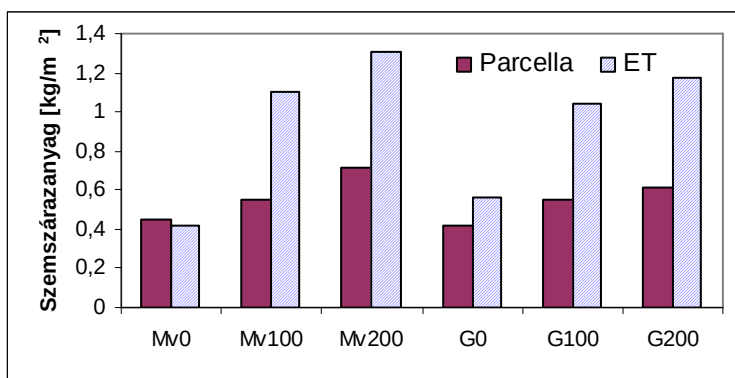
A két eltérő vízellátású kezelés közötti jelentős különbség a vizsgálati évek száraz-meleg időjárásának köszönhető. Átlagosan 30-35%-os differenciát tapasztaltunk a parcella és az evapotranszpirométer növényeinek napi átlagos sztómaellenállás értékeiben. Egyes mintanapokon ennél jelentősebb eltérésre is volt példa. Méréseink szerint 2001.07.19-i mintanapunkon az azonos 200 kg/ha-os nitrogénellátású növények sztómaellenállását az *ad libitum* vízellátás 67,7%-kal csökkentette (4.22. ábra).



4.22. ábra: A sztómaellenállás alakulása Mv444-es hibrid ad libitum vízellátású evapotranszpirométer 0 és 200 kg/ha, illetve természetes csapadékelátású 200 kg/ha nitrogénellátású kezelésében 2001. július 19-én

A 4.22. ábra a 4.11. táblázatban napi átlagokkal jellemzett 0 és 200 kg/ha nitrogéndózisú evapotranszpirométerben mért Mv444-es hibrid sztómaellenállás napi alakulását is mutatja.

A terméseredmények egyik vizsgálati évben sem igazoltak statisztikai hibridhatást. Azonban a várakozásnak megfelelően jó nitrogén- és vízellátás mellett az Mv444 magasabb produktumot képzett, mint a Gazda (4.23. ábra).



4.23. ábra: A termés alakulása Mv444 és Gazda hibrid természetes csapadékelátású parcella és ad libitum vízellátású evapotranszpirométer 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kezeléseiben 2002-ben. A szignifikanciát a 4.12. táblázatban adjuk meg.

A nitrogénmentes száraz kezelésben azonos termést eredményezett a két hibrid. ET-ben a Gazda tolerálta jobban a tápanyaghiányt, ami a fajtaleírásban szereplő plasztikusságát támasztja alá. A nitrogén és vízellátás, illetve a nitrogén-víz-fajta additív hatást sikerült statisztikailag igazolni (4.12. táblázat). A nitrogén ($P=0,018$) vízellátástól függetlenül megnövelte a termést (25-300%-kal). Az Mv444 jelentősebb terméstöbbletet produkált a kedvező nitrogénellátásra, mint a Gazda. Az MV444-nél 29,53% és 53,81%, a Gazda hibridnél 28,39% és 39,12% termésnövekedést eredményezett a 100, illetve 200 kg/ha-os N dózis. Az öntözés az Mv0 kivételével (36 és 100% közötti) termésnövelő hatást fejtett ki. Míg a kifejlett állomány levélfelület indexénél 5%-os, addig a termésnél 0,1%-os szinten szignifikáns kölcsönhatást tapasztaltunk *Debreczeni és Debreczeniné* (1983) eredményeihez hasonlóan a kezelések között. A vizsgált tényezők, a víz- és nitrogénellátás javította egymás hatását.

4.12. táblázat: ANOVA táblázat a termésalakulásról Mv444 és Gazda hibrid természetes csapadékelátású parcella és ad libitum vízellátású evapotranszpirométer 0, 100 és 200 kg/ha nitrogénellátású kezeléseiben 2002-ben

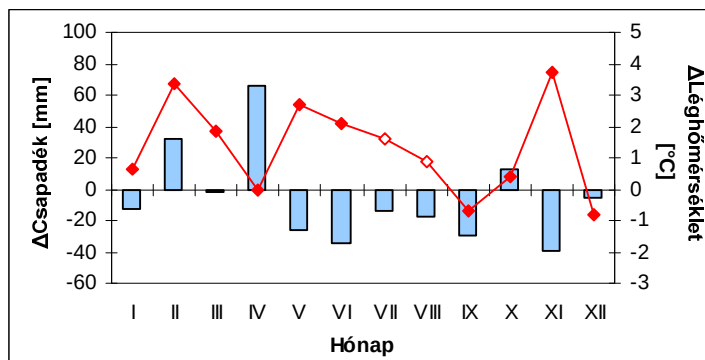
	Nitrogén (N)	Víz (V)	Fajta (H)	N x V x H	R ²	RMSE
d.f.	2	1	1	7		
p	***	***	ns	***	0,9308	0,0979

4.3. MODELLEZÉS EREDMÉNYEI

4.3.1. *Standard meteorológiai állomás adatainak felhasználási lehetősége mikrometeorológiai szimulációs modell bemenő adataiként*

A meteorológiai adatok modell típustól függetlenül bemenő paramétert jelentenek nemcsak a mikroklíma szimulációk futtatásához, hanem szinte minden produkciós modellhez is. Mivel a pontos meteorológiai adatok beszerzése nem minden kísérleti területen egyszerű, vizsgálatunk célját a standard meteorológiai állomáson mért léghőmérséklet és légnedvesség adatok állományok feletti, referencia szintre történő adaptálási lehetősége képezte.

2002 július-augusztusában az OMSZ QLC-50-es klímaállomást bocsátott rendelkezésünkre, hogy a Keszthelyi Agrometeorológiai Kutatóállomáson standard körülmények között mért meteorológiai adatokkal párhuzamosan a CMSM modell (Goudriaan 1977) által igényelt állomány feletti referencia szinten is mérjük a léghőmérséklet és légnedvesség alakulását. A vizsgálati év tenyészidőszaka - ahogy azt korábban már bemutattuk (4.2.1. fejezet) - a sokéves átlagnál szárazabb és melegebb volt (4.24. ábra).



4.24. ábra: A havi középhőmérséklet és a csapadék eltérései 2001-ben, a vizsgálat évében a 30 éves (1971-2000) klímanormáltól. A megfigyelés idejét üres jelölővel és üres oszloppal ábráztuk. Az oszlopok a havi csapadékösszeg eltéréseit, a $\diamond$ -k a léghőmérséklet havi átlagainak eltérését jelölik.

Az összehasonlítás idejének mindkét hónapja a szokásosnál jóval szárazabb (32,1 mm-rel volt alacsonyabb a havi csapadék összeg a sokéves átlagnál) és melegebb volt. Júliusban a klíma normálnál 1,6°C-kal, augusztusban pedig 0,9°C-kal volt melegebb, mint a sokéves átlag.

Az elemzésbe vont időszak 2002 július 9-e és augusztus 27-e között 50 mérőnapot foglalt magában. A megfigyelt periódus jellemzése mérőnaponként azok időjárás alakulása alapján történt. A napok szétválasztásának alapjául a napi csapadék- és globálisugárzás-összeg, valamint a szélerősség szolgált (Anda et al. 2003). A besugárzás (napállás) a vizsgálat két hónapjában jelentősen változik, ezért a derült és borult napok besorolásának határértékeit július és augusztus hónapokban eltérőnek választottuk (4.12. táblázat). Szeles napnak tekintettük azokat a napokat, ahol a napi átlagos szélesebbesség $2-3 \text{ m s}^{-1}$ között volt, s az óránkénti maximális széllökés legalább 4 órán keresztül elérte a $4-7 \text{ m s}^{-1}$ -ot. Csapadékos az a nap, ahol a lehullott csapadék mennyisége a nap folyamán meghaladja az 1 mm-t.

4.12. táblázat: A napok időjárás szerinti kategorizálása és száma a vizsgálat két hónapjában (2002 július és augusztus)

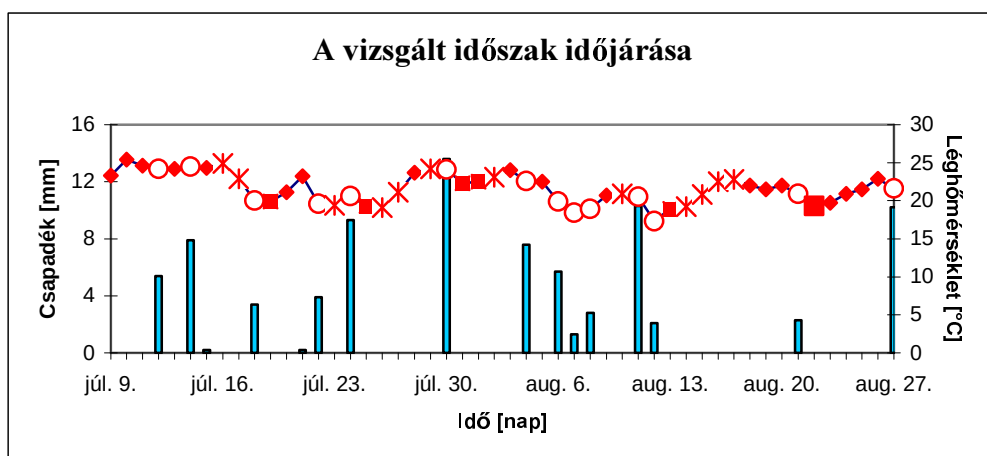
Az időjárás Szerint a nap jellege	Száma [db]	Július			Augusztus		
		Sugárzás [MJ m ² /nap]	Szél [m s ⁻¹]	Csapadék [mm/nap]	Sugárzás [MJ m ² /nap]	Szél [m s ⁻¹]	Csapadék [mm/nap]
Derült nap	18	23<			17<		
Borult nap	6	20>			10>		
Szeles nap* Napi átlag Max.lökések	12		2-3 5-8			2-3 4-7	
Csapad. nap	14			1<			1<

* 10,5 méteren mért szélerősség.

A fenti 4 kategóriából 18 derült nap adódott, melyek több egymást követő napon, sorozatot alkotva augusztus vége felé voltak megfigyelhetők (4.25. ábra). Valamivel korábban, augusztus 10-e táján egy hosszabb, - kezdetben erősen szeles -

minimális csapadék ellátású szakasz lépett fel. Augusztus első 10 napjára a szeles és a csapadékos napok váltakozása volt jellemző.

Júliusban minden negyedik nap volt csapadékos, s hasonlóan augusztus hónaphoz, csak egyszer haladta meg annak napi összege a 10 mm-t. A vizsgálat két hónapjában a csapadék mennyisége kevés volt, de annak eloszlása meglehetősen egyenletesnek tekinthető. A két hónap során mindössze 6 borult napot észleltünk, melyeken eső nem esett, s csak a beeső sugárzás mennyisége volt alacsony.



4.25. ábra: A 2002. július 9. és augusztus 27. közötti megfigyelt periódus napjainak időjárási jellemzése - ♦ derült, ○ csapadékos, ■ borult, és ✕ szeles napok - a napi csapadékösszeg és a napi átlaghőmérséklet feltüntetésével

A standard körülmények közötti, 5 centiméteres nyírt fűfelszín felett 2 méteres magasságban mért, valamint a 2 méteres kukoricaállomány talajfelszínétől 3 méteres referenciaszinti magasságból származó adatok kapcsolata mutatkozott a legszorosabbnak. Az eltérés a két adatsor napi átlagai között a hőmérsékletben mindössze 0,3% (0,07°C), a relatív nedvességtartalomban 8,99% volt (4.13. táblázat). Az egyes eltérő időjárású napok kategóriáinál az eltérés nagysága lényegesen nem változott.

Mindkét meteorológiai elemnél a mikroklima vizsgálatokra leginkább alkalmasnak tartott derült időben mutatkozott a legnagyobb eltérés, mely mértéke azonban nem volt túlságosan magas, a léghőmérsékletnél nem haladta meg a 0,2°C-

ot, a relatív nedvességnél pedig a 10%-ot. Csapadékos időben a légnedvesség kiegyenlítettebb. Borult időben volt a legkisebb az eltérés a standard és a referenciaszinten mért relatív nedvesség értékek között. A borult és a szeles kategóriába sorolt napokon a legkisebb ($<0,02^{\circ}\text{C}$) a fűfelszín, illetve a zárt kukoricaállomány felett 1 m-re mért léghőmérséklet értékek napi átlagai közötti különbség.

4.13. táblázat: A standard körülmények közötti és a 2 méteres állomány felett 1 méterrel mért léghőmérséklet és relatív nedvesség értékek óra átlagának differenciája eltérő időjárású napokon.

T_a a léghőmérséklet, rH a relatív légnedvesség.

	T_a [$^{\circ}\text{C}$]	rH [%]
Derült	0,12	9,39
Csapadékos	0,08	9,10
Borult	0,02	7,70
Szeles	0,01	8,87
Átlag (50 nap)	0,07	8,99

A vizsgálat során eldöntendő kérdésként merült fel, hogy a standard körülmények között, illetve az állomány felett referenciaszinten mért értékek azonosnak tekinthetők-e? Ennek vizsgálatához a standard (S) és a referenciaszinten (R) mért értékek közötti $R=a+bS$ lineáris regresszió - a a tengelymetszet és b a meredekség - origón átmenő változatát alkalmaztuk. Ugyanis, ha a standard állomási légnedvesség és léghőmérséklet értékek egyenlők lennének az állomány felett mértekkel, akkor az (S, R) pontok az $y=x$ egyenesre illeszkednének. Így ha az origón átmenő regressziós egyenes együtthatója nem különbözik szignifikánsan 1-től ($P=5\%$), akkor nyilván statisztikailag egyenlőnek tekinthetők a referenciaszinten mért adatok a standard meteorológiai állomáséival (Anda et al. 2002).

Mivel az adatainkra illesztett regressziós egyenesek tengelymetszete nem különbözött szignifikánsan a nullától 5%-os szinten, ezért origón átmenő regressziós egyeneseket illeszthettünk. A regressziós együtthatók meredeksége a léghőmérséklet esetében nem különbözött szignifikánsan egytől ($P=5\%$), - amint ezt a 4.14. táblázat 95%-os konfidencia intervallumai mutatják, - ezért a T_a esetében a standard

körülmények között mért adatok gyakorlatilag azonosnak tekinthetők a kifejlett kukoricaállomány felett 1 m magasan regisztráltakkal.

A relatív nedvesség vizsgálatánál a regressziós együttható 1 közeli, de különbözött 1-től, azaz statisztikailag a standard és referenciaszinti rH adatok nem tekinthetők azonosnak. A korreláció viszont igen szoros az adatok között - a T_a -hoz hasonlóan a légnedvességé is - 0,999, ezért a standard relatív nedvesség adatok (S) egy konstanssal (c) történő beszorzással referenciaszinti adatokká (R) átalakíthatók az $R=c \cdot S$ egyenlet alapján. Esetünkben a konstans: 1,14.

4.14. táblázat: A standard körülmények közötti és a 2 méteres állomány felett 1 méterrel mért léghőmérséklet és relatív nedvesség értékek óra átlagainak statisztikai eredményei.

T_a a léghőmérsékletet, rH a relatív nedvességet jelöli.

	T_a [°C]	rH [%]
RMSD	0,2263	9,150
Regressziós együttható	1,003	1,141
A populációs regressziós együttható 95%-os konfidencia intervalluma	[1,000;1,006]	[1,134;1,148]
Determinációs együttható (R^2)	0,999	0,999
A regr. együttható standard hibája	0,001	0,003
A reziduumok (hibák) szórása	0,214	1,446

A statisztikai analízis eredményei alátámasztották feltevésünket, miszerint a kellően közeli meteorológiai állomások standard adatsora 2 métert elért kifejlett kukorica esetében a léghőmérséklet egy az egyben, a légnedvesség értékek pedig 1,14-es konstanssal történő beszorzás után megfeleltethetők a kukoricaállomány feletti 1 m-es referenciaszinti (felszín feletti 3 m-es) modell bemenő adatainak. Ez a kapcsolat azonban valószínűleg csak a kb. 2 m-es végső magasságot elérő kukorica fajtáknál lehet igaz a vertikális profil erőteljes változása miatt.

4.3.2. Öntözött kukorica néhány mikroklíma jellemzőjének szimulációja 2000-es év: léghőmérséklet és légnedvesség szimuláció az állomány három szintjében

A vizsgálati év – a 2000-es a 4.2.1. fejezetben leírtak alapján - a keszthelyi megfigyelés 100 éves adatsorában a legszárazabb évjárat volt.

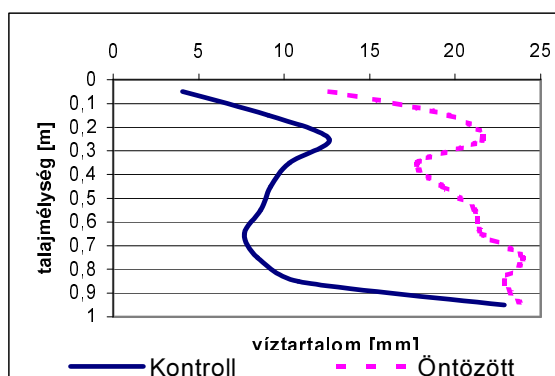
2000 tenyészedőszakában 4 alkalommal jeleztek vízhiányt a növények (4.15. táblázat). Az öntözéssel kijuttatott vízmennyiség (140 mm) 26 mm-rel kevesebb volt, mint a tenyészedőszak csapadék-normáljától vett eltérés, így meglehetősen víztakarékos vízutánpótlást hajtottunk végre.

4.15. táblázat: Az öntözés időpontjai a kijuttatott öntöző vízzel 2000 tenyészedőszakában

Öntözési időpont	Vízadag (mm m ⁻²)	Intenzitás (mm óra ⁻¹)
Június 15.	20	4-6
Június 30.	40	6-8
Július 28.	40	6-8
Augusztus 12.	40	6-8
Összesen	140	

Az öntözés a zöldfelület évi átlagát 15,4%-kal emelte, mely növekedés az öntözés idején fejlődésben lévő levelek szélességének növekedése és az öntözött állományok levelének leszáradás-késedelme miatt alakult ki. A kiegészítő vízadagolás a legnagyobb levélfelület kifejlődésének idejét nem módosította, de a rendkívüli szárazság a kontroll kezelésnél már augusztus elejére elpusztította az alsó levélszinteket, mely gyakorlatilag augusztus végére az állomány teljes elszáradásához vezetett.

Az öntözött és kontroll kezelés talajnedvesség értékeinek átlagos eltérése 44,3%-os volt a felső 1 m-es talajrétegben. A mikroklíma szimuláció választott mintanapjának (2000 július 7.) talajnedvesség profilját a 4.26. ábra szemlélteti.



4.26. ábra: A természetes csapdékellátású kontroll és öntözött állomány talajának felszíni 1 méteres rétegében a nedvességtartalom alakulása 2000. július 7-én

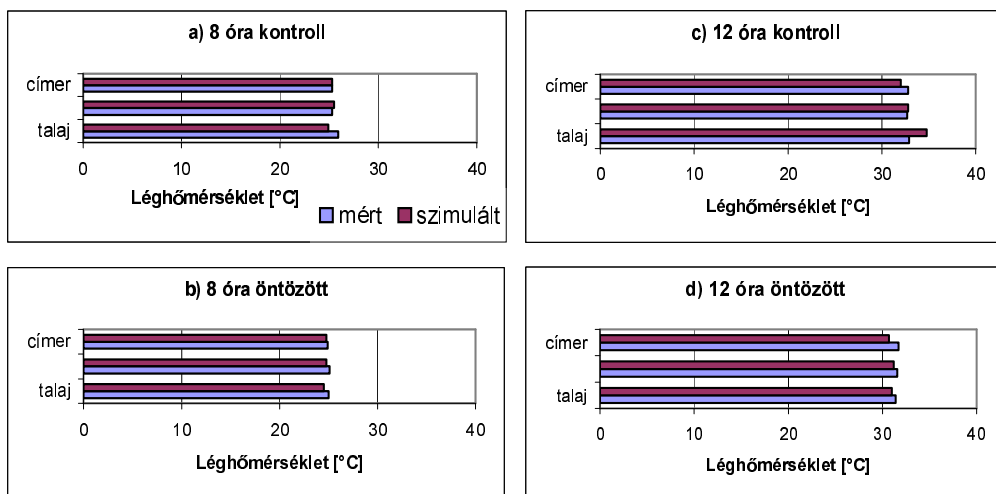
A közvetlen a talajfelszínre kijuttatott kis vízadagok – bár csekély mértékben, mindössze 2-3 hPa-lal, de – az állományon belül vizsgált mindhárom szintben megemelte a levegő nedvességtartalmát. Az öntözés a bemutatott mintanapi átlagos légnedvesség-tartalmát szintenként 7-8%-kal növelte. A viszonylag csekély változás oka a víztakarékos, a növény vízigényéhez igazított öntözési eljárás lehetett. A vizsgált két kezelés közötti különbség tendencijelleggel nem a déli, hanem a délutáni órákra esett ugyanúgy a légnedvesség, mint a léghőmérséklet esetében. Az öntözött növények vize tovább kitartott, mint a kontroll állományé, ami a vizsgált mikroklíma jellemzők alakításában éreztette is kedvező hatását.

Az öntözés az állomány alsó részének léghőmérsékletét a reggeli órákban csaknem 1°C-kal csökkentette. A két eltérő vízkezelés léghőmérséklete között mért különbség az öntözés időpontjától függött. Az öntözéshez minél közelebbi időpontot vizsgálunk, annál inkább közelít az eltérés az 1°C-hoz. Az öntözés léghőmérsékletben mért legnagyobb eltérései mérési napjaink többségében a legintenzívebb párolgás helyén, a cső szintjében jelentkeztek, de nem a legmagasabb napállásnál, hanem később, a délutáni órákban (Anda *et al.* 2001).

A vizsgált mikroklíma jellemzők szimulációját teljesen kifejlett állományban végeztük. Derült napokon 8-tól 16 óráig óránként mértünk a kukoricaállományon belül 3 szintben léghőmérsékletet és légnedvességet. A mintanapok mért értékeit az átalakított modell szimulált értékeivel összevetve az

alábbiakat tapasztaltuk derült, műszeres mérésre is alkalmas napokon. A szimuláció értékelését egy választott mintanapon, a korábbi fejezetből már ismert július 7-én mért eredmények alapján szemléltetjük.

Az állományon belül mért és számolt léghőmérséklet egyezése a délelőtti órákra és az öntözött kezelésre jobb volt, mint a kontroll állomány esetében (4.27. ábra).

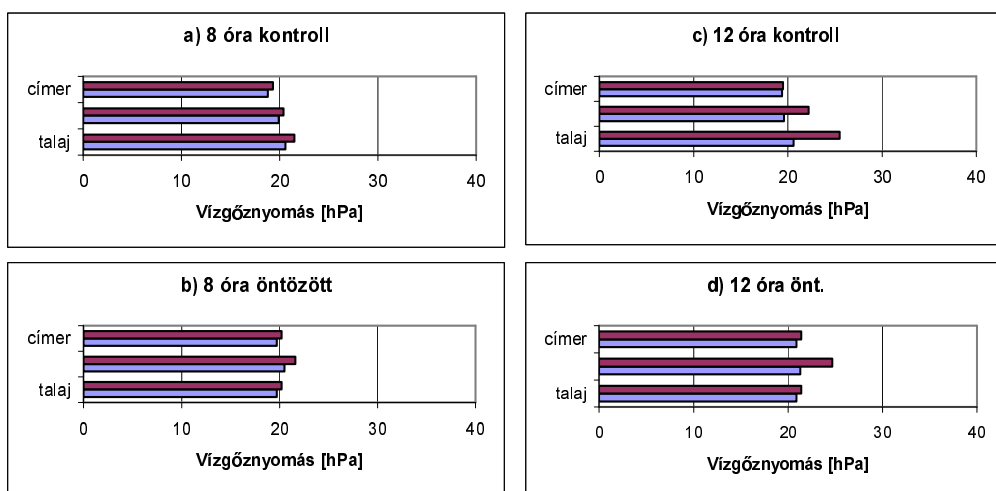


4.27. ábra: A léghőmérséklet alakulása állományon belül talaj, cső és címer magasságban a 2000.07.07-i mintanapon alacsony napállást reprezentáló 8 órakor természetes csapadékkeltetésű kontroll (a) és öntözött (b) kezelésben, illetve magas napállást reprezentáló 12 órakor természetes csapadékkeltetésű kontroll (c) és öntözött (d) kezelésben

A mért és szimulált érték közötti legnagyobb eltérést a kontroll kezelés talajának a szintjén tapasztaltuk. A hőmérséklet vertikális profilját előállító almodell jónak bizonyult a (8-tól 16 óráig tartó) napi átlagos eltérés 2,18% volt a mintanapon a kontroll állományban, míg 1,56% öntözés hatására.

A vízgőznyomás, mint minden vízforgalommal kapcsolatos szimuláció már nehezebb volt. Szimuláció készítésekor nagy előny a modell viszonylagos egyszerűsége, ami sajnos kevésbé pontos eredményekkel párosul. A vízgőznyomás esetében a szimulált értékek szinte minden mérési időpontban meghaladták az általunk mértéket (4.28. ábra). A modell az öntözött kezelésben itt is pontosabb,

hasnolón a léghőmérsékletnél meghatározottakhoz. A mért és szimulált értékek átlagos eltérése 7,26% kontroll, 4,96% öntözött kezelésben a vízgőznyomás vizsgálatakor, amit a dél körüli órákban a cső- és talajszinten leromlott szimuláció eredményezett.



4.28. ábra: A vízgőznyomás alakulása állományon belül talaj, cső és címer magasságban a 2000.07.07-i mintanapon alacsony napállást reprezentáló 8 órakor természetes csapadékkeltetésű kontroll (a) és öntözött (b) kezelésben, illetve magas napállást reprezentáló 12 órakor természetes csapadékkeltetésű kontroll (c) és öntözött (d) kezelésben

Összességében a vizsgált két mikroklíma jellemző legjobb becslését a címermagasságban kaptuk. A hőmérsékletre kicsit alábecsült, de megbízható eredményeket adott a modell. A vízgőznyomást végig felülbecsülte a modell. Ennek ellenére az öntözést, mint kezeléshatást leginkább kifejező öntözött és kontroll állomány vízgőznyomásának mért napi 8,2%-os eltérését a modell 8,4%-ként szimulálta.

Kukoricaállomány léghőmérséklet és légnedvesség vizsgálat 2001-ben

A következő vizsgálati évben nem expedíciójellegű méréseket végeztünk, hanem a referenciaként használt mért léghőmérséklet és légnedvesség jellemzőket a

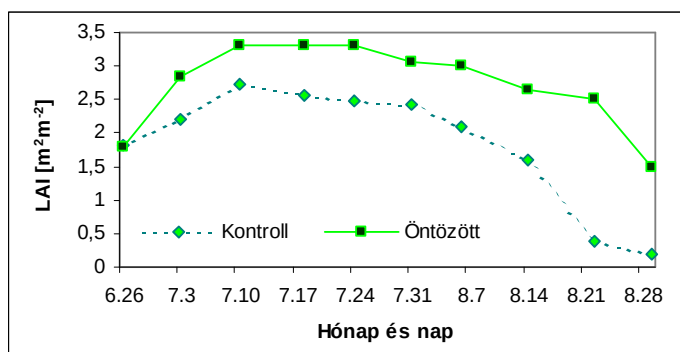
kontroll, majd az öntözött kukoricaállomány sorközébe telepített hőmérőházba (140 cm-es magasságba) kihelyezett adatgyűjtőhöz kapcsolt kombinált szenzorral folyamatosan (percenkénti mintavétellel) regisztráltuk.

2001 tenyészidőszakában a rendkívüli szárazság miatt (4.2.1. fejezet) 4 alkalommal öntöztünk (4.16. táblázat). Az öntözéssel kiegészített vízmennyiség mindössze 20 mm-rel volt kevesebb, mint a keszthelyi terület tenyészidőszakára vetített sokéves átlagos csapadékösszeg.

4.16. táblázat: Öntözési időpontok 2001-ben a vízádagokkal és intenzitással

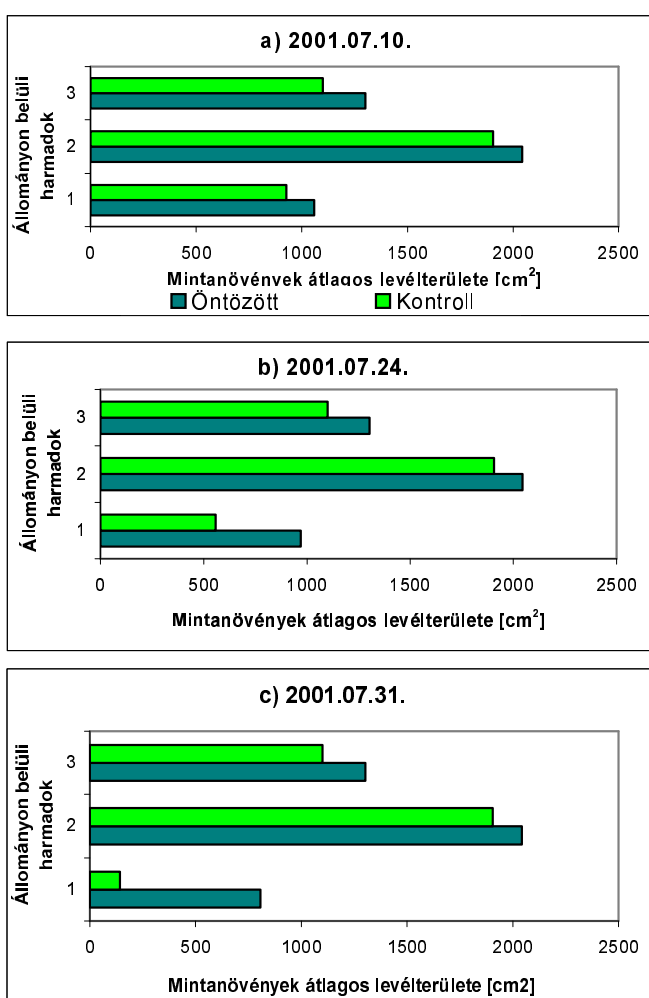
Öntözési időpont	Vízádag [mm]	Öntözésintenzitás [mm/óra]
Június 28.	60	6-8
Július 15.	35	6-7
Augusztus 1.	18	6
Augusztus 8.	56	6-8
	169	

Az öntözés a levélfelület évi átlagát 38,8%-kal emelte, mely növekedés elsősorban az öntözött állományok levelének leszáradás –késedelme miatt alakult ki (4.29. ábra). A kiegészítő vízádagolás a legnagyobb levélfelület kifejlődésének idejét nem módosította, de az átlagos levélszélességet 10,82%-kal növelte.



4.29. ábra: A levélfelület alakulása 2001-ben a mikroklíma szimuláció idején a természetes csapadékelátású kontroll és öntözött kezelésben

A szimuláció idején az öntözés a modell bemenő paramétereként használt 3 magassági szint levélfelület megoszlására eltérő mértékben hatott. A három szintet a növénymagasság harmadolásával állítottuk elő. A felső és középső harmadban az öntözés a levélfelületet állandó értékben emelte mintegy 20, illetve 10%-kal. Az alsó, talajhoz közeli szintnél az idő előrehaladtával az eltérő leszáradás miatt (4.30. ábra) a július 10-én mért 14,2%-ról az öntözés hatására bekövetkező levélfelület eltérés augusztus végére már 5,6 szerezre növekedett (4.29. ábra) (Lőke és Decsi 2002).



4.30. ábra: A természetes csapadékelátású kontroll és öntözött kukorica levélfelület-eloszlása az állományon belüli harmadokban 2001.07.10-én (a), 07.24-én (b) és 07.31-én (c).

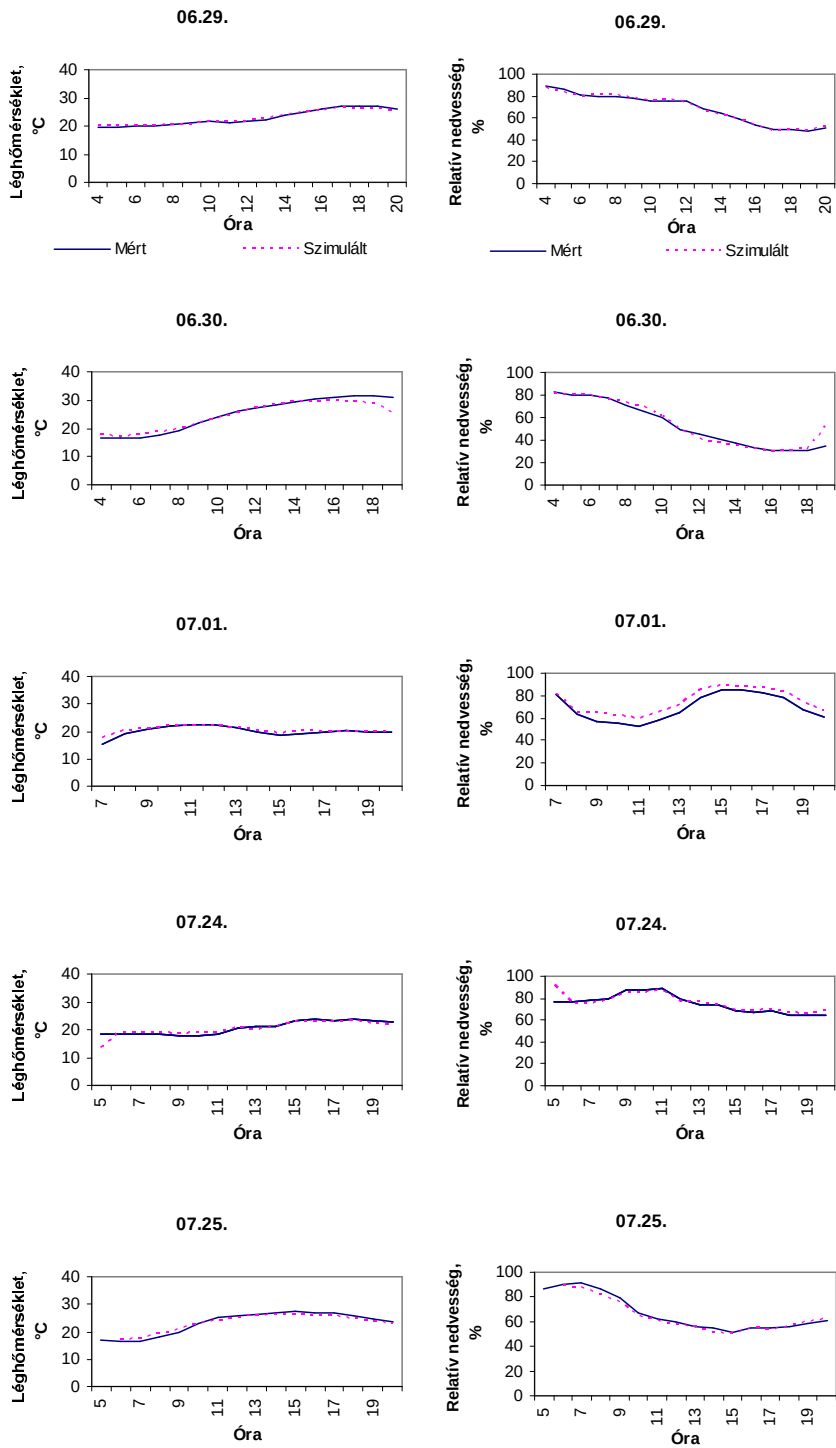
A víztakarékos öntözés a szemtermést 22,4%-kal szignifikánsan emelte (4.17. táblázat).

4.17. táblázat: Természetes csapadékelátású kontroll és öntözött kukorica terméseredménye 2001-ben

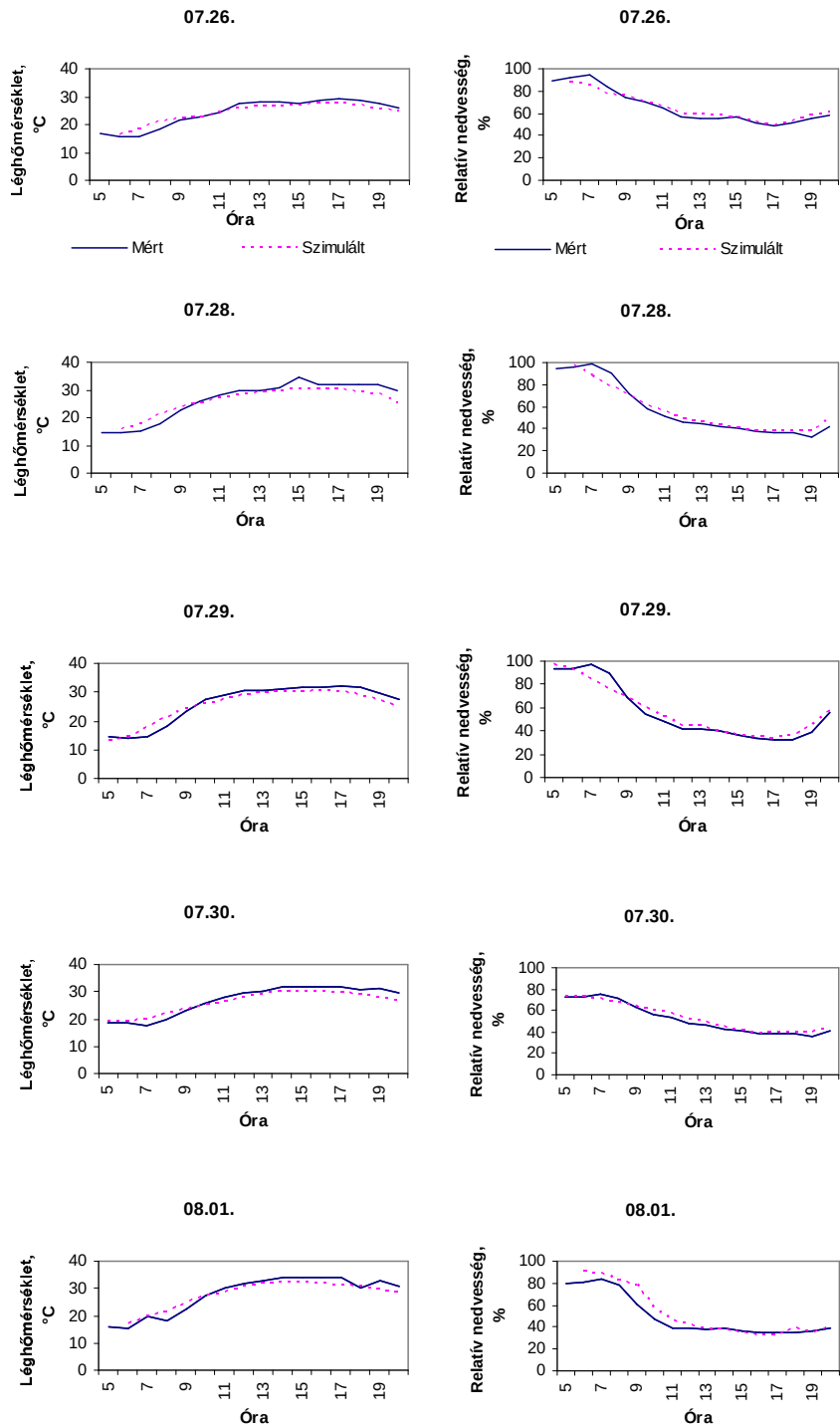
	Kontroll	Öntözött
Termés [kg m ⁻²]	0,6785	0,8039
Szórás	0,0529	0,08869
T-próba	0,0231	
LSD _{5%}	0,1	

A vizsgált mikroklíma jellemzők szimulációját teljesen kifejlett állományok csőmagasságában végeztük 2001 júniusának legvégétől az augusztus elejéig tartó időszakban. A vizsgálatba vont 38 nap mindegyikén a szimuláció nem volt töretlenül sikeres. A csapadékos és szeles napokon az eltérés – főképpen a légnedvességben – meghaladta a 15-20%-ot, a legszélsőségesebb helyzetben a 35%-ot, ezért a mintanapok egy részét kizártuk az értékelésből. A várakozással ellentétesen a fenti meteorológiai elemek jelenléte, különösen a szélé, a léghőmérséklet szimulációját kevésbé zavarta. A modell futtatása derült napokon látszott igazán eredményesnek, ezért végül 20 nap adatait használtuk további értékelésre.

Vízellátástól függetlenül a legpontosabb szimulációt a derült napok napkeltétől napnyugtáig tartó szakaszában kaptuk. Eredményeink 5-5 kontroll és öntözött mintanap szimulált és mért léghőmérséklet és relatív nedvesség alakulásának bemutatásával szemléltetjük (4.31.a és b ábra). Az egész mérési periódus átlagában a léghőmérséklet napfényes órákra szimulált átlaga a valóságosnál a kontroll kezelésben 0,27°C-kal, az öntözött állományban 1,03°C-kal volt magasabb (Lőke és Decsi 2002). A megfigyelés ideje alatt a nappali órákra meghatározott legnagyobb eltérés a kontroll kezelésnél 1,07°C, az öntözöttnél 3,85°C volt (Lőke és Decsi 2002). A légnedvesség nappali órákra számolt átlagában a mért és szimulált adatok közti eltérés kiegészítő vízellátás nélkül 6,31%, öntözve 5,88% volt. A megfigyelt legmagasabb eltérés a nappali órák átlagában öntözetlenül 13,94%, öntözve 11,93% volt.



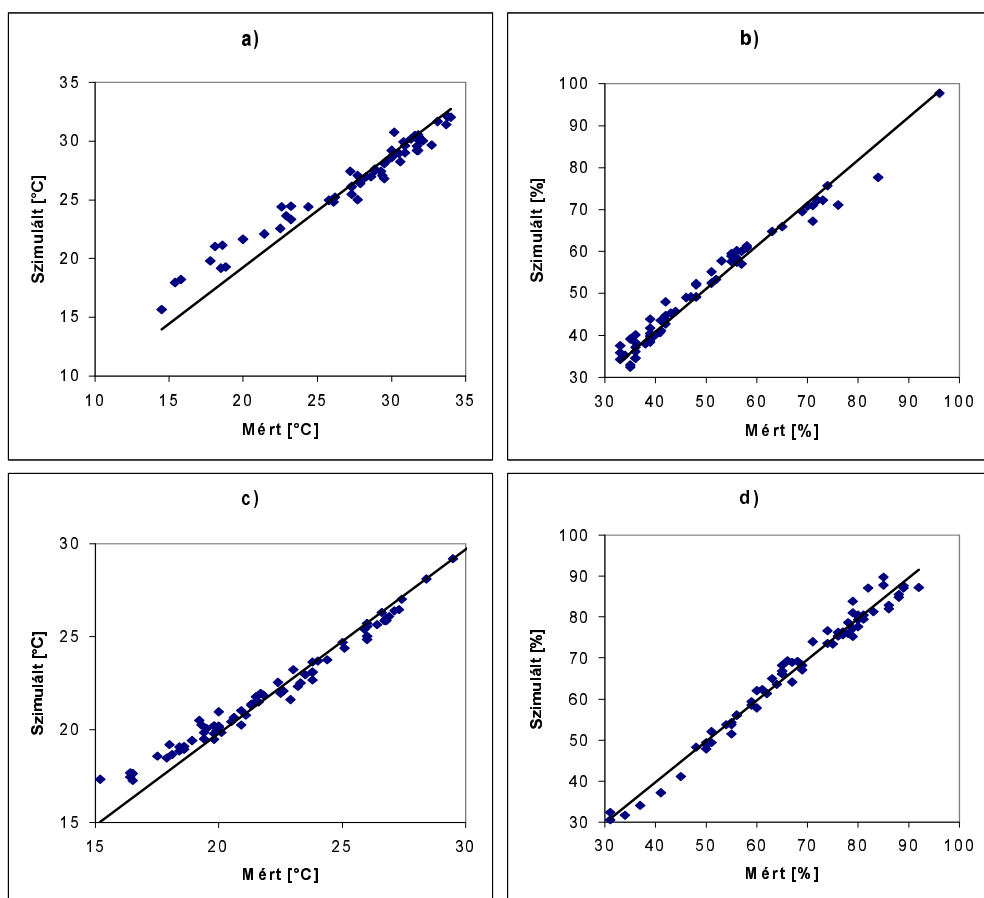
4.31. ábra: A mért és szimulált lég hőmérséklet és relatív nedvesség értékek 5-5 mintanapon a) Kontroll kezelésben



4.31. ábra: A mért és szimulált léghőmérséklet és relatív nedvesség értékek 5-5 mintanapon b) Öntözött kezelésben

A statisztikai értékelést - a modell által szimulált értékek a referenciaként használt mért T_a és rH adatokkal való összehasonlítását - regresszióanalízissel, valamint a modellek verifikálására használt szórás jellegű mennyiséggel, az RMSD számításával végeztük.

A két vizsgált mikroklíma jellemző (T_a , rH) adataira egyaránt origón átmenő egyeneseket illeszthettünk mind a kontroll, mind öntözött állományok esetében (4.32. ábra). A regressziós együtthatók meredeksége sem különbözött szignifikánsan egytől, amint azt a 95%-os konfidencia-intervallumok mutatják. Ezért a mért és szimulált értékek gyakorlatilag azonosnak tekinthetők (4.18. táblázat).



4.32. ábra: A 2001-ben állomány csőszintjében mért és szimulált értékek összehasonlítása lineáris regresszióval természetes csapadékelátású kontroll állományban léghőmérséklet (a) és relatív nedvesség (b), illetve öntözött állományban léghőmérséklet (c) és relatív nedvesség (d)

A statisztikai vizsgálataink megerősítették azt a korábbi feltételezésünket, hogy a szimulációs modell az eltérő vízellátású állományok szintenkénti zöldfelület megoszlásának ismeretében alkalmas a léghőmérséklet és relatív nedvesség öntözés hatására bekövetkező, akár nagyon kicsi változásokat is kimutatni.

4.18. táblázat: A természetes csapadékelátású kontroll és öntözött állományok csőszintjében mért és szimulált léghőmérséklet (T_a) és relatív nedvesség (rH) statisztikai eredménye

	T_a	rH	T_a	rH
RMSD	0,474	3,055	0,931	2,780
Regressziós együttható	0,997	1,003	1,013	0,961
A populáció regressziós együtthatójának 95%-os konfidenciaintervalluma	[0,968;1,026]	[0,939;1,066]	[0,967;1,059]	[0,919;1,003]
Determinációs együttható (R^2)	0,999	0,998	0,999	0,999
A regressziós együttható standard hibája	0,010	0,023	0,016	0,015
A reziduumok szórása	0,525	3,408	0,966	1,913

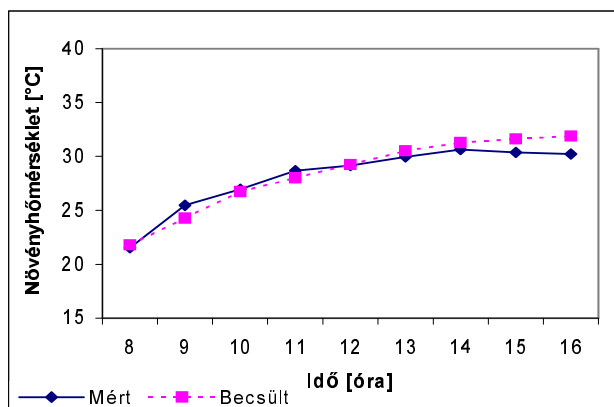
A vizsgált paraméterek becslésének pontossága vízellátási szinttől függetlenül a léghőmérsékletnél 0,5-1°C, a légnedvességnél 10% alatt volt. Ez az eltérés alkalmassá teszi a vizsgált mikroklíma modellt az öntözés által előidézett csekély változások megjelenítésére is. Ennek jelentősége az emberi beavatkozás várható következményeinek előzetes felmérésénél lehet. Különösen a légnedvesség változása és az egyes növényi betegségek, kártevők, gyomok felszaporodása közti kapcsolat tölthető meg új tartalommal.

4.3.3. *A kukorica néhány vízháztartási jellemzőjének és fotoszintézis intenzitásának számítása szimulációs modellel*

A növényhőmérséklet információ tartalma nagy, mivel nemcsak a vízháztartást, hanem a biokémiai folyamatok intenzitását is meghatározza. A másik

vizsgált vízháztartási mutató a sztómaellenállás számíthatóságát azért kívántuk ellenőrizni, mert annak mérése, különösen pontossága többek által mind a mai napig vitatott (Jones 1999). A sztómák nyitottságának ismerete alapvető fontosságú, mivel a vízgőz diffúzió mellett a fotoszintézis alapanyagának, a CO_2 -nak a beáramlását is determinálja. A kettő közötti egyensúly kialakítása a jó produkció egyik alapfeltételét jelenti.

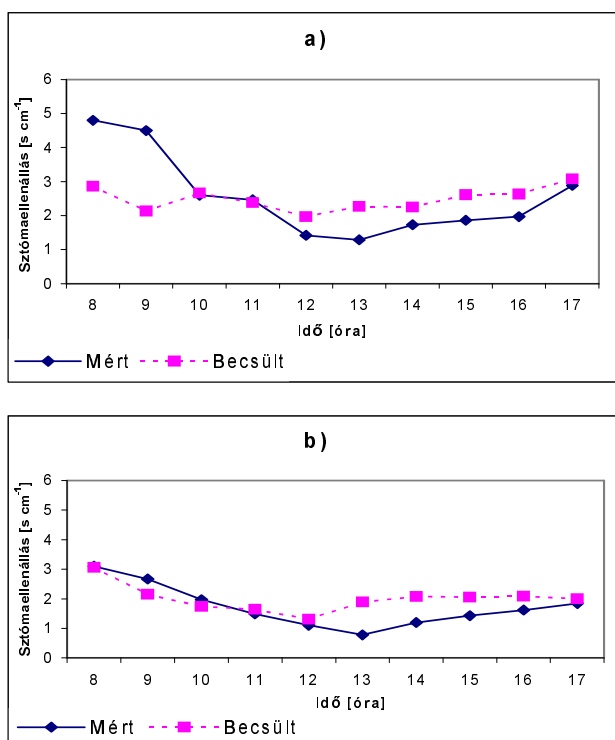
Vízháztartási mutatókra vonatkozó eredményeinket mindkét elemnél teljesen kifejlett kukoricára vonatkozóan a 2001 július 31-i mintanap napi menetével szemléltetjük (4.33. ábra). A többi napra végzett szimuláció értékei a bemutatotthoz hasonlóan alakultak, ezért azok szemléltetésétől eltekintünk. Az állományhőmérséklet szimulációja a vártnál is pontosabbnak bizonyult. Tekintettel arra, hogy a mért és szimulált értékek közti eltérés iránya nemcsak a mintanapun volt napszakfüggő, - délelőtt alábecslés, délután felülbecslés jelentkezett – nem a napi átlagra vonatkozó eltéréseket, hanem az óraértékek közül a maximális eltérést közöljük, mely $0,69^\circ\text{C}$, azaz 6,53% volt (Anda és Lőke 2003). A többi óraeltérés ennél alacsonyabb volt.



4.33. ábra: A növényhőmérséklet mért és szimulált értékeinek napi változása kifejlett kukoricánál 2001.07.07-i mintanapon 8 és 16 óra között

A sztómaellenállás szimulációjának eredményessége a pontszerű mérések közismerten magas hiba %-a miatt irodalmi adatok szerint is nagy, messze meghaladhatja a legtöbb mutató mérésénél elfogadhatónak tartott 10%-ot (Pearcy et

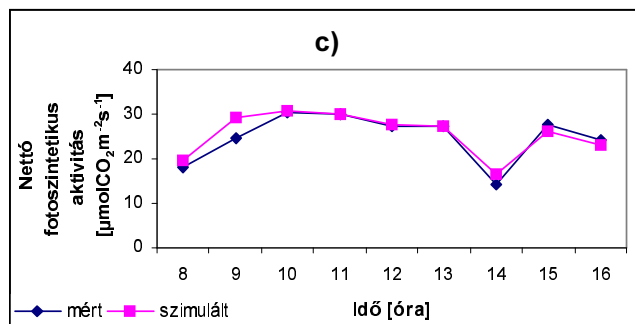
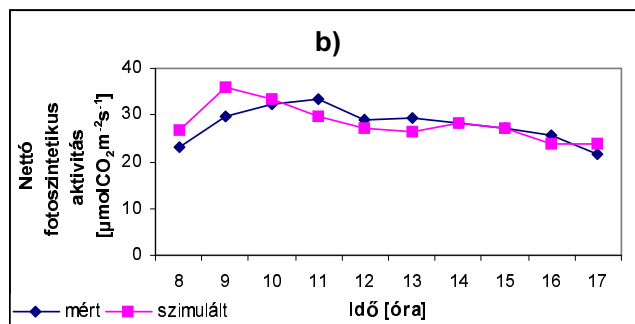
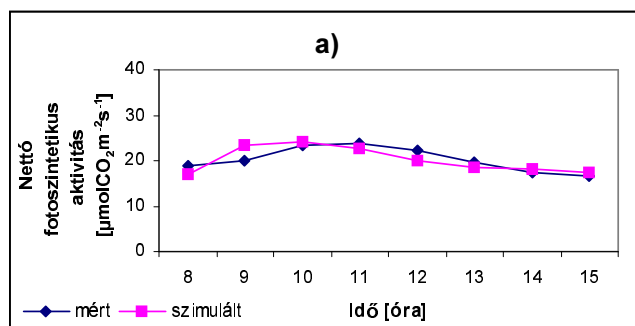
al. 1991). A növényhőmérsékletnél már megadott napszaktól függő mért és szimulált értékek közti eltérést a sztómaellenállásnál is tapasztaltuk (4.34. a és b. ábra). Délelőtt: 11 óráig a modell által számolt sztómaellenállás kisebb a mért értékeknél, utána ellenkező irányúvá válik, s a szimulált ellenállás a magasabb. A napi átlagos eltérés $0,1 \text{ s} \cdot \text{cm}^{-1}$ (5,93%), s a legnagyobb eltérést száraz periódus mintanapjain reggel tapasztaltuk (4.34. a. ábra), amikor az értéke $2 \text{ s} \cdot \text{cm}^{-1}$ volt. A száraz periódusokban reggel mért becslétnél jóval magasabb ellenállás alakulásra, a fotoszintézis intenzitásánál tapasztaltakhoz hasonlóan, magyarázatot ezideig nem találtunk. Száraz körülmények között kora dél előtt mért magasabb sztómaellenállás mérési hiba lehetőségének kizárását az irodalomban kukoricánál közölt mienkével teljesen azonos ellenállás növekedés publikálása támasztja alá (Dávid és Endrődi 1978).



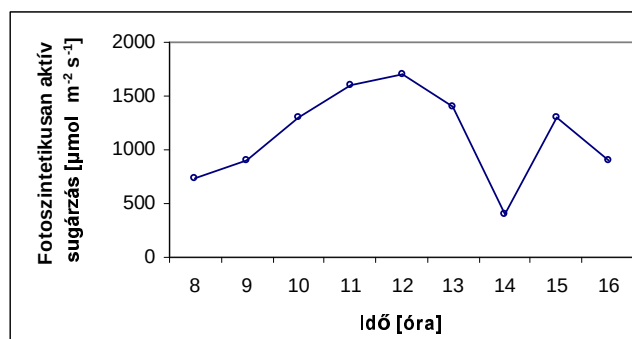
4.34. ábra: A sztómaellenállás mért és szimulált óraértékeinek változása 2001.07.31-én természetes csapadékkellátású száraz (a) és jó vízellátású öntözött (b) kezelésben

Az evapotranszspiráció napi összegét az óraértékek ábrázolásával nyert görbe határozott integrálja képezi. Az általunk szimulációra használt napokon a számított párolgást a evapotranszspirométerben mérttel vetettük össze. Teljes egyezést nem vártunk, mivel a két kezelés vízellátottsága nem volt azonos. Ennek ellenére a 2000 júliusi napjaira végrehajtott szimuláció és a mért párolgás eltérése minden mintanapon 20% alatt maradt. A magasabb értékeket az ET optimális vízellátottsága mellett kaptuk, melyet az év júliusának meglehetősen szárazsága is alátámasztott. Valószínűleg az eltérés csak egy része módszertani jellegű, a szimuláció hibája, a másik rész az eltérő vízellátottságban keresendő.

A sztómaellenállást és a fotoszintézist a sztóma-nyílások elválaszthatatlanul kapcsolják össze. 2000-ben lehetőségünk nyílt a fotoszintézis intenzitás szabadföldi mérésére, s ugyanezen időpontokban a modell segítségével számoltuk is annak alakulását. A fotoszintézis intenzitás mérésére szolgáló műszer, hasonlóan a sztómaellenállásnál használt porométerhez, pontszerű mintavételt tesz lehetővé. Az értékelés során nem szabad szem elől tévesztenünk azt a tényt, hogy mindkét elemnél, a megfelelő számú ismételts ellenére a mérés pontosságát a pontszerű mintavétel közismerten magas hibája alapvetően behatárolja. A bemutatásra választott néhány mintanapunk – hasonlóan a korábbi két elemhez – teljesen kifejlett kukoricára, július hónapra esett bár nem 2001-ben, hanem 2000-ben (4.35. ábra). Az ábrán a nettó fotoszintézis intenzitást ábrázoltuk. A nettó fotoszintézis az irodalom adataival összhangban a kora reggeli órákban napkelte táján jelentkező negatív értékektől (légzés dominancia) dél körül a $30\text{--}33\ \mu\text{mol CO}_2\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ -os értékig emelkedett teljesen derült, jó vízellátású napokon, a címmel rendelkező növényeknél. A július 28-i mintanapon (4.35.c. ábra) 14 órakor bekövetkező fotoszintézis intenzitás csökkenést a mintanapon fellépett felhősödés hatására csökkent fotoszintetikusán aktív sugárzás (4.36. ábra) eredményezte.



4.35. ábra: A kukorica fotoszintézisének intenzitása 2000 tenyészedőszakának 2000.07.07-i (a), 07.27-i (b) és 07.28-i (c) mintanapon az óránként mért és szimulált értékek alapján



4.36. ábra: A fotoszintetikusán aktív sugárzás alakulása a fotoszintézisintenzitás mérés 2000.07.28-i mintanapján 8 és 16 óra között

A legnagyobb eltérés a sztómaellenállásnál tapasztaltakhoz hasonlóan mérési naptól függetlenül $900\text{--}1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR-nál (fotoszintetikusan aktív sugárzás) jelentkezett, amikor a modellel számolt értékek 15-19%-kal is meghaladták a mérteket. Erre a mintanapjainkon többnyire 9 órakor kialakuló jelenségre magyarázatot még nem találtunk. A mért és a szimulált értékek közti eltérés iránya szinte óráról órára változott, így a napi átlag 1% alatti kitűnő egyezése félrevezető lenne, ezért inkább a fent elemzett ismeretlen okból előállt túlbecsült adat utáni legnagyobb eltérést közöljük, amely 10,8% volt. Ha a három mintanap adatait figyelembe vesszük, akkor a mérési időpontok több mint felében az eltérés 5% alatti, mely még a reggel mért túlbecslést is tekintetbe véve elfogadható pontosságot sejtet.

A modell ellenőrzése során azzal a feltétellel élünk, hogy a mért (O) és a szimulált (S) értékek statisztikailag azonos kategóriába esnek, vagyis a pontok origón átmenő egyenesre illeszkednek ($y=x$). Ez akkor igaz, ha a két pontsorozatra illesztett egyenesek együtthatói szignifikánsan ($P=5\%$ -on) nem különböznek egytől.

Mindhárom vizsgált növényi mutató esetében az adatokra illesztett regressziós egyenesek tengelymetszete nem különbözött szignifikánsan a nullától 5%-os szinten, ezért origón átmenő regressziós egyeneseket illeszthettünk. A regressziós együtthatók meredeksége sem különbözött szignifikánsan 1-től ($P=5\%$), amint azt a 95%-os konfidencia intervallumok mutatják, ezért a mért és a szimulált értékek gyakorlatilag azonosnak tekinthetők (4.19. táblázat).

4.19. táblázat: A mért és szimulált növényhőmérséklet, sztómaellenállás és fotoszintézis

összehasonlításának statisztikai eredmény táblázata. T_c a növényhőmérséklet,

r_s a sztómaellenállás, F a fotoszintézis intenzitás.

	T_c [°C]	r_s [s cm ⁻¹]	F [$\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$]
RMSD	0,9665	0,728	2,311
Regressziós együttható	1,0135	0,931	0,987
A populációs regressziós együttható 95%-os konfidencia intervalluma	[0,988; 1,038]	[0,66; 1,201]	[0,957; 1,0184]
Determinációs együttható (R^2)	0,999	0,8775	0,993
A regressziós együttható standard hibája	0,0105	0,117	0,015
A reziduumok (hibák) szórása	0,931	0,829	2,128

Statisztikai vizsgálataink megerősítették azt a korábbi feltételezésünket, hogy a mikroklima szimulációs modell alkalmazásának „melléktermékeként” előállított növényi jellemzők pontossága lehetővé teszi azok gyakorlati alkalmazását. A növényi mutatók mérésére használt műszerek rendkívül drágák, s nem áll korlátlanul a növényekkel foglalkozó hazai kutatók rendelkezésére. A modell ezt a meglehetősen nehezen hárítható hiányosságot képes feloldani azzal, hogy a szükséges növényi mutatókat tájékoztató jelleggel bárki számára hozzáférhetővé teszi. Tekintettel a modell fizikai voltára, semmiféle helybeni adaptációt nem igényel, pusztán a bemenő adatokat kell az adott helyre aktualizálni.

5. KÖVETKEZTETÉSEK, ÚJ EREDMÉNYEK ÉS A GYAKORLAT SZÁMÁRA HASZNOSÍTHATÓ JAVASLATOK

A szárazföldi növényeknek helyhezkött életmódjuk következtében életciklusuk során a környezeti tényezők állandó fluktuációjával és gyakran kedvezőtlené válásával kell megbirkózniuk. A növény-környezet kapcsolat mind alaposabb megismerése a gazdálkodó ember számára különösen fontos, hiszen a környezeti hatások megnyilvánulnak a fiziológiai folyamatok intenzitásában.

A növény életfolyamatai egymással és az állományt körülvevő környezettel szoros kölcsönhatásban játszódnak le, ezért valósághoz közeli eredményt komplex megközelítéssel érhetünk el. A disszertáció célkitűzését a növény és környezete kölcsönhatásából néhány elem és növényélettani folyamat különböző vizsgálati eljárásokkal történő meghatározását 3 eltérő módszerrel közelítettük: laboratóriumi, szabadföldi vizsgálatokkal és szimulációs modellezéssel.

LABORATÓRIUMBAN VÉGZETT VIZSGÁLATOK

Laboratóriumban végzett módszertani vizsgálat – Nitrátreduktáz mérés

Az NR felelős a növény metabolikus és fiziológiai állapotáért, ezért gyakran stressz, illetve fiziológiai változások indukálására használják, ideértve a metabolikus aktivitás napi változásait is (Srivastava, 1980). A különböző tápanyagellátású (0, 100 és 200 kg/ha N) kukoricahibridek NR aktivitásának gyors összehasonlítása céljából Jaworski (1971) módszerét kukoricára adaptáltuk.

A kukorica levelek NR aktivitás módszertani vizsgálatánál hagyományos vákuummal infiltrált mintákon mért extinciót hasonlítottuk 1; 1,5; 3 és 5%-os n-propil-alkohollal kezelt, illetve 1 és 1,5% n-propil-alkohollal és vákuummal kezelt

minták eredményeihez. Az 1 és 1,5%-os n-propil-alkoholos kezelések a hagyományos vákuumos eljáráshoz képest 1,5-szeres extinkciós értékeket adtak.

A kukorica NR aktivitásának hőmérsékletfüggését 1-1,5%-os n-propil-alkohollal előkezelt 2 órán át 5, 22 és 33°C-on sötétben termosztált mintákon vizsgáltuk. A legmagasabb extinkciója a 33°C-on termosztált 1,2%-os n-propil-alkoholos mintáknak volt.

A módszertani jellegű vizsgálat eredményei alapján a kukorica NR aktivitás meghatározását 1,2%-os n-propil-alkoholos kezelés után, 33°C-on 2 órán át sötétben termosztált mintákon végeztük. A módszer a hagyományos eljárásnál gyorsabb NR aktivitás meghatározást tesz lehetővé. A szerves oldószer alkalmazása a mintaelőkészítés idejét rövidíti le a hagyományos vákuumos eljáráshoz viszonyítva.

A szárazságstressz és nitrogénhiány hatása kukoricahibridek néhány jellemzőjére

Növényeink számára a termesztésre ható valamely kedvezőtlen tényező megszüntetésével, egy másik válik a termesztés limitáló tényezőjévé, ezért fontos, hogy ismerjük a termesztésben lévő növényeink igényeit. A nagyszámú környezeti elemről két abiotikus tényező volt a laboratóriumban, fitotronban végzett vizsgálatok központjában. Kontrollált körülmények között vizsgáltuk a víz- és a nitrogénellátás fotoszintézisre és transzspirációra kifejtett hatását.

Vizsgálataink igazolták, hogy a Gazda és az Mv444 két eltérő termesztési körülményre javasolt, eltérő tápanyag hasznosítású kukoricahibrid (Szundy et al. 2000). A növénymagasság alakulása a hibridek eltérő habitusáról adott információt. Az Mv444 magasabb növésű, mint a Gazda. A kiegészítő nitrogénellátás a vetéstől számított 4. héttől statisztikailag igazolható eltérést eredményezett a növénymagasságban. A plaztikus Gazda magasabb összklorofill-tartalma és NR aktivitása a hibrid sajátossága, ami fontos tényezője a kedvezőtlenebb környezeti feltételekhez való jó

alkalmazkodóképességének. A NR aktivitás méréssel a metabolikus és fiziológiai állapotról kaptunk képet, amely segítségével statisztikailag is igazolhattuk a két hibrid eltérő tápanyag hasznosító képességét, termesztési igényét. A Gazda az átlagos vagy az átlagosnál gyengébb adottságú területekre, az Mv444 intenzív termesztési körülmények közé javasolt hibrid.

A nitrogén szerepét a fotoszintetikus pigmentek koncentrációjának alakulásában több szerző is tanulmányozta (*Khamis et al.* 1990, *Verhoeven et al.* 1997). Saját vizsgálatainkban a fotoszintetikus pigmentek koncentráció változása az irodalmi adatok szerint alakult: a nitrogénadagolás hatására a klorofill a és b mennyisége növekedett.

A nitrogénellátás és a fotoszintetikus aktivitás között *Hunt et al.* (1978), eredményeihez hasonlóan szoros korrelációt mutattunk ki. A magasabb nitrogénellátás a fotoszintetikus aktivitáson túl a transzspirációt is növelte.

Kedvező víz- és tápanyagellátás mellett az öntözésre nemesített Mv444 23%-kal intenzívebb fotoszintézist és transzspirációt folytatott, mint a Gazda hibrid, igazolva az intenzív termesztési körülményekre termetségét. Szárazságstressz hatására az Mv444-es hibrid egyedei már a 2. napon elvesztették turgorukat és kvantumhatásfokuk (0,1%-os szinten szignifikánsan) lecsökkent a kontrollhoz képest. Ez a fajtaleírásban szereplő (*Szundy et al.* 2000) gyors vízleadását igazolta az Mv444-es hibridnek. A Gazda hibrid a stresszkezelés 4. napján is képes volt a kontroll aktuális kvantumhatásfokának 2/3-án működni. A PSII rendszer hatékonysága vízhiányra az Mv444-nél jelentősen, a Gazdánál csak kis mértékben változott, mely lehetővé teszi öntözés nélküli termesztését. A fényintenzitás növelésére adott válaszreakció a vízhiány-stressznél érzékenyebb volt, mint a nitrogénhiánynál tapasztalt.

A növénynevelő kamrában kontrollált körülmények között nevelhetjük fel a vizsgálati növényeket. **A nemesítői munka ellenőrzésére, a pontos fajtaleíráshoz segítség: a kukoricahibridek nitrogénhasznosító képességének összehasonlítására alkalmas NR mérés, a klorofilltartalom meghatározása, ahogy azt két eltérő termesztési körülményre javasolt kukoricahibrid összehasonlító vizsgálatunk igazolta. A költséges szárazságtűrés vizsgálatokat**

nem helyettesíti, de tájékoztató jelleggel a kukorica stresszérzékenység vizsgálatát teszi lehetővé a klorofill fluoreszcencia indukció mérése. Az aktuális kvantumhatásfok csökkenése jelzi a stresszhelyzetet. A PSII-es fotoszisztéma hatásfoka nem csak az általunk vizsgált szárazságstresszre csökken, így a módszer csak nagy körültekintéssel alkalmas a szárazságtűrő növények kiszűrésére.

Szabadföldi megfigyelések

Időjárás

A vizsgálati évek (2000-2002) mindegyike száraz és meleg évjárat volt Keszthelyen. A 2000-es év 100 éves szárazság- és melegrekordot döntött. 55 és 166 mm-es csapadékdeficit és a sokévi átlagot több, mint 1°C-kal meghaladó átlaghőmérséklet jellemezte a megfigyelés tenyészidőszakait.

A korábbi évtizedekben a csapadék maximumának időszaka (május-június) egybeesett a legtöbb szántóföldi növényünk kritikus vízigényének megjelenésével, mely a közelmúlt eseményei szerint eltolódni látszik veszélyeztetve ezzel a feltételes öntözés zónájába tartozását Magyarországnak. Ez a feltételezett - vagy valamelyest már bizonyítható – éghajlatváltozás teszi indokolttá a nemzetközileg és hazailag is régóta művelt agrometeorológiai kutatások napirenden tartását, a megfelelő fajta, korszerű termesztéstechnológia, tápanyag visszapótlás és öntözési eljárás kiválasztáshoz. A vizsgálati évek szélsőséges száraz-meleg időjárása eltérő évjáratok összehasonlítását nem tette lehetővé, de a Magyarországra prognosztizált klímaváltozási scénárió vizsgálatát igen.

Módszertani megfigyelés szabadföldön – A kukorica átlagos fotoszintézisének alakulása

A fotoszintézis értéke térben és időben rendkívül változatos, köszönhetően annak, hogy mind a környezet, mind a növény biológiai sajátosságai együttesen befolyásolják alakulását. A növényen belüli alakulás elemzését az átlagos fotoszintézis meghatározása céljából végeztük. Az általunk használt CMSM modell (Gourdiaan 1977) is a növény átlagos fotoszintézis intenzitását számítja, szemben néhány növényi jellemzővel, - növényhőmérséklet, sztómaellenállás - melyekre növényen belüli profilt kapunk a futtatás eredményeként. Ahhoz, hogy megtudjuk, mely levélemeleten végzett mérésekkel közelítjük leginkább a növény átlagos fotoszintézis értékét, feltérképeztük a kifejlett kukorica levelén belüli, illetve levélemeletenkénti fotoszintézis intenzitás alakulását, elkészítettük a növény fotoszintézisének vertikális profilját.

Az egyes levélen belüli vizsgálódásnál arra törekedtünk, hogy a levél képzeletbeli harmadaiban egy-egy mérést végezzünk a mérésenként 8 cm^2 levelet felölelni képes mérőfejjel. A mérőprogramban a mérés előtti „inkubációs” megvilágítási időt minimálisan 2 percre állítva a pontszerű mintavételnél elfogadhatónak tartott 10%-os mérési hibán belüli változékonyságot tapasztaltunk mesterséges $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PAR fényintenzitáson.

Az egyes levélemeletek fotoszintézis intenzitása azonban jelentősen eltért a levelek kora és a kifejlett állomány alsóbb leveleinek önárnyékolása következtében. **A felső napos és az alsó idős levélemeleteken csökkent fotoszintézist és szórást mértünk. A felső napos leveleknél tapasztalt alacsony szórás alátámasztja a klímakamrás mérések bevált gyakorlatát, mely szerint a legfiatalabb teljesen kifejlett levélen végezzük a méréseket (Janda et al. 1998, Tóth 2001). A legmagasabb intenzitás, a legnagyobb standard eltéréssel a növény középső harmadában fordult elő. Amennyiben a cél a kukorica átlagos fotoszintetikus intenzitásának meghatározása a későbbi szimuláció ellenőrzésére, akkor a csőlevél feletti levélemelet, esetünkben a 4. legfiatalabb levél aktivitása - mérsékelt szórással terhelve - közelíti azt a legjobban.** A kifejlett kukorica átlagos fotoszintetikus aktivitásértékét egy méréssel meghatározva a növény pillanatnyi produktivitásáról kapunk információt, mely már összehasonlítható modell által számolt értékekkel.

Öntözés hatása a fotoszintézisre

A harmónikus víz- és nitrogénellátás a jó termés záloga. A 2000-es adatok alapján az öntözés és nitrogénellátás levélterület növelő hatását (0,1%-os szinten) statisztikailag igazoltuk. **A nitrogénellátás és a fotoszintetikus aktivitás között a laboratóriumi vizsgálat és más kutatók (Hunt et al. 1978) eredményeihez hasonlóan szabadföldön is szoros korrelációt mutattunk ki.** A magasabb nitrogénellátás a fotoszintetikus aktivitáson túl a transzspirációt is növelte, ahogy azt Denmead és Miller (1976) publikációjából már régóta tudtuk. Az öntözés a nitrogénmentes kezelésben nem fejtett ki fotoszintézis növelő hatást, hiszen a fotoszintézis is függ a levelek N tartalmától (Lawlor 1994). Önmagában a növény vízellátásának biztosítása, tápanyagellátás nélkül még nem elegendő a termésbiztonsághoz. A növényállományok léte soha nem valósulhat meg optimális körülmények között. Működésüket, így annak leglényegesebb részét, szervesanyag termelésüket (produkciójukat) mindig legalább egy, de rendszerint több kényszerfeltétel korlátozó hatása alatt kell végezniük (Tuba 1994).

A fotoszintézis ráta öntözés hatására jelentős eltérést mutatott az irodalmi adatokkal egyezésben (Schulze 1986) a 100kg/ha nitrogén ellátású növényeken végzett méréseknél. **A kiegészítő vízellátás a CO₂ asszimiláció maximális értékét és az elméleti fényteltődési pont (I_k) értékét számottevően növelte a természetes csapadékelátású kontroll növényekéhez képest.** Természetes körülmények között a növények vízellátásbeli különbsége erőteljesebben nyilvánul meg magas napállásnál, így a vízdeficit kialakulása gyakran szorosan összefügg a fény erősségével. Alacsony fényintenzitással általában alacsonyabb hőmérséklet társul, ami kedvez a fotoszintetikus aktivitásnak.

Kukorica vízháztartási mutatóinak fajtaösszehasonlítása

A levélterület alakulása az evapotranszspiráció egyik legfontosabb meghatározó tényezője. A magasabb nitrogénellátás mindkét hibridnél növelte a

LAI-t. A két hibrid öntözve már eltérően viselkedett. Az öntözés a 100 és 200 kg/ha-os nitrogénkezelésekben érvényesítette tendenciaszerű zöldtömeg-növelő hatását, de az intenzív termesztési körülményeket igénylő Mv444 ET-ben nitrogénellátás nélkül kisebb levélterület-indexű volt, mint természetes csapadékelátású parcellán. Csak feltételezzük, hogy az evapotranszpirométer maximálisan 1m mélysége, a folyamatosan vízkapacitásig telített talaj befolyásolta kedvezőtlen irányba a tápanyagstressz miatt eleve gyengén fejlődő intenzív termesztési körülményekre javasolt, stresszhelyzetekre kényes hibrid egyedeit. A Gazda hibrid mindhárom nitrogénkezelése magasabb levélterületet produkált öntözve.

A vizsgált két hibrid kumulált evapotranszpirációját összehasonlítva átlagosan 6,3%-kal (a szélső értékek 2,1-13,2%) haladta meg az öntözésre nemesített Mv444 vízfogyasztása a Gazda hibridét. Jelentősebb párologtatásbeli eltérést eredményezett a levélterületet növelő nitrogénellátás. Gazdánál 21,7 és 24,5%-kal, az Mv444-nél 25,2 és 26,6%-kal növelte a 100 és 200 kg/ha-os nitrogénadag a tenyészidőszak során felhasznált összes víz mennyiségét. Fajtadifferenciát, az öntözésre nemesített Mv444-es hibrid nagyobb vízfelhasználását mutatták az egységnyi zöldfelületre vonatkoztatott fogyasztások is július-augusztusban.

A sztómaellenállás az egyik legtöbbet alkalmazott növényi vízháztartást jellemző mutató a párologás alakulásával összhangban változott a különböző kezelésekben. *Wong et al.* (1979) és *Anda* (1987) ugyancsak kukoricán végzett vizsgálatával egybehangzóan a nitrogén kijuttatás csökkentette a sztómaellenállást. Az evapotranszpirációnál tapasztalt nagyobb vízfogyasztású Mv444 sztómaellenállás értékei alacsonyabbak voltak, mint a víztakarékosabb Gazdáé.

A terméseredmények a vizsgálati évek (2001-2002) egyikében sem igazoltak statisztikai hibridhatást. A legnagyobb termést jó nitrogén- és vízellátás mellett az Mv444 produkálta. *Debreczeni és Derecsziné* (1983), illetve *Nagy* (1996) eredményeihez hasonlóan a víz- és nitrogénellátás javította egymás hatását, mely kölcsönhatást statisztikailag (0,1%-os szinten szignifikánsan) igazoltak az adatok.

A szabadföldi vizsgálatok megtervezésekor arra törekedtünk, hogy a vizsgálati módszer kínálta speciális mérésekkel még szélesebb körűvé tegyük, kiegészítsük a korábbi laboratóriumi fajtaösszehasonlító vizsgálatok eredményeit. **Szabadföldi vizsgálataink során is sikerült igazolni a vizsgált két kukoricahibrid eltérő termesztési igényeit. Az öntözéses termesztési körülményre nemesített Mv444-es kukorica nagyobb vízigényét igazolta az evapotranszspiráció és sztómaellenállás mérés a száraz körülményeket is elviselő víztakarékosabb Gazdával szemben. A szabadföldi evapotranszspirométeres kísérletek alkalmasak fajtajelöltek vízigény alapján történő szelektálására.**

Szabadföldi méréseink részben szimulációs modell bemenő adataként, részben a modell ellenőrzésére használt referenciaadatként szolgált.

Mikroklíma szimuláció

A modellezés - a harmadik alkalmazott vizsgálati eljárás – jellemzője, hogy a kutatás tárgyát fizikai rendszerrel helyettesítjük, számtalan egyszerűsítést vezetünk be, de komplex vizsgálatot tesz lehetővé.

A mikroklíma vizsgálatok során kerestük, hogy mire képes és alkalmas az általunk használt CMSM modell és mit nem szabad elvárni tőle.

Standard meteorológiai állomás adatainak felhasználási lehetősége mikrometeorológiai szimulációs modell bemenő adataként

Állomány feletti referenciaszintről származó meteorológiai adatok hiányában kellő körültekintéssel – nem túl nagy távolságból – a meteorológiai állomások adatait is használhatjuk szimulációs modellek bemenő adataként. 2002 a vizsgálati évünk száraz és meleg évjárat volt, de 50 - eltérő időjárású (4.3.1.) - mérőnapon vizsgáltuk a standard körülmények között, 5 centiméteres nyírt fűfelszín felett 2 méteres magasságban mért, valamint a két méteres

kukoricaállomány talajfelszínétől 3 méteres referenciaszinti magasságból származó adatsor napi átlagai közötti eltérést. A hőmérsékletben mindössze 0,3% (0,07°C), a relatív nedvességtartalomban 8,99% volt a differencia. **A kellően közeli meteorológiai állomások standard adatsora a léghőmérséklet esetében 2 métert elért kukoricánál egy az egyben, a légnedvesség értékeknél pedig 1,14-es konstanssal történő beszorzás után megfeleltethetők a kukoricaállomány feletti 1 m-es referenciaszinti modell bemenő adatokká a vizsgálati évhez (2002) hasonló száraz, meleg évjárat esetén.**

Amennyiben állomány feletti referenciaszintre vonatkoztat a modellünk, mód van a változók gyors átszámítására. Eredményeink alapján mindazok, akik eddig meteorológiai adathiány miatt tartózkodtak a modellek alkalmazásától, újra áttekinthetik lehetőségeiket, amit az Országos Meteorológiai Szolgálat 32 darab MILOS 500 típusú Vaisala szinop automatája és az 57 darab QLC-50 klíma automatája adat-hozzáférhetőség tekintetében biztosít.

Légnedvesség és léghőmérséklet alakulása kukoricaállományban

A kukorica mikroklima jellemzői közül a légnedvesség és léghőmérséklet mérését és szimulációját végeztük öntözött és természetes csapadékelátású állományok három szintjében (talaj, cső és címer magasság) 2000-ben. Az öntözés az irodalmi adatokkal egyezésben (Anda 2001) az állományon belüli léghőmérsékletet - a vízkijuttatást követő 3-5 napban - 1°C körüli értékben csökkentette. A vízgőznyomás az öntözés hatására mintegy 10%-kal emelkedett.

A növényállomány feletti meteorológiai elemek ismeretében az energiakicserélődés fizikai folyamatait tükröző, az állomány és a talaj sajátosságainak figyelembevételével készített Goudriaan (1977) CMSM modell jó eszköznek bizonyul annak tanulmányozására, hogy a környezeti változások milyen hatással vannak a növényállományon belüli légnedvesség és léghőmérséklet alakulásra, ahogy azt Stiger et al. (1977) szintén kukoricaállományra már dokumentálta. A modell magyarországi, keszthelyi adatsorral történő futtatását először Hunkár (1990) végezte. A modell megszületésének célja a

növényállományok mikroklimatikus folyamatainak ok-okozati összefüggés vizsgálata. A témában megjelent publikációkból már ismertük (*Chen* 1984, *Goudriaan és van Laar* 1994), hogy a fizikai törvényszerűségeken alapuló szimulációs modell tendenciaszerűen jól követi a környezeti változások hatásait. Népes kutatógárda - *Chen* és munkatársai (1997) - tökéletesítette a parametrizációs problémákat a modellben.

A modellalkalmazás korlátait keresendő célul tűztük ki, hazai körülmények közötti olyan csekély változást előidéző beavatkozás modellel való előállíthatóságának vizsgálatát, mint a csepegtető eljárással történő real-time öntözési mód kukoricaállomány mikroklimájára kifejtett hatása. Elvárható-e a modelltől ilyen beavatkozás megjelenítése, és ha igen, milyen pontossággal? A modell megbízhatóságát feltérképezendő a mért adatokat referenciaként használva vizsgáltuk a számított értékek pontosságát.

A szimuláció jól tükrözte a 2 eltérő vízkezelés állományon belüli léghőmérséklet és vízgőznyomás értékeinek eltérő alakulását. A mért és modellel számított értékek között a legjobb egyezést a címer szintjében találtuk mind a léghőmérséklet, mind a légnedvesség vonatkozásában. A léghőmérsékletre kicsit alábecsült, de megbízható eredményeket adott a modell. A vízgőznyomást végig felülbecsülte. Ennek ellenére az öntözést, mint kezeléshatást leginkább kifejező öntözött és kontroll állomány vízgőznyomásának mért napi 8,2%-os eltérését 8,4%-ként szimulálta a Hollandiában megalkotott modell.

2001-ben nem expedíciójellegű mintanapokon végzett méréseket, hanem az állomány csőszintjébe telepített adatgyűjtővel folyamatosan mért adatokkal ellenőriztük a mikroklima modellt.

A modell futtatásához szükséges növényi paraméterek, így a levélfelület meghatározása részét képezte a megfigyeléseknek. Az öntözés a levélfelület évi átlagát 38,8%-kal emelte 2001-ben, mely növekedés elsősorban az öntözött állományok levelének leszáradás-késedelme miatt alakult ki. A csepegtető öntözéssel biztosított kiegészítő vízádagolás a legnagyobb levélfelület kifejlődésének idejét nem módosította, de az átlagos levélszélességet 10,82%-kal megnövelte.

A mikroklíma szimulációt teljesen kifejlett állományok csőmagasságában végeztük 38 mintanapon. Vízellátástól függetlenül a legpontosabb szimulációt a derült napok napkeltétől napnyugtáig tartó szakaszában kaptuk. A vizsgált időszak átlagában a léghőmérséklet napfényes órákra szimulált átlaga a mértnél a kontrollban $0,27^{\circ}\text{C}$ -kal, az öntözött állományban $1,03^{\circ}\text{C}$ -kal volt magasabb. A relatív nedvesség nappali órákra számolt mért és szimulált adatok közötti eltérés átlaga kiegészítő vízellátás nélkül 6,31%, öntözve 5,88% volt.

Ez az eltérés alkalmassá teszi az általunk használt mikroklíma modellt a vizsgálati évhez hasonló szélsőségesen száraz, meleg évjáratokban az öntözés által előidézett csekély változások megjelenítésére is. Ennek jelentősége az emberi beavatkozás várható következményeinek előzetes felmérésénél és a Magyarországra prognosztizált meleg-száraz klímaszcenárió vizsgálatában lehet. Különösen a légnedvesség változása és az egyes növényi betegségek, kártevők, gyomok felszaporodása közti kapcsolat tölthető meg új tartalommal.

A kukorica néhány vízháztartási jellemzőjének és fotoszintézis intenzitásának számítása szimulációs modellel

A mikroklíma szimulációs modellt nem csak a modell eredeti célkitűzésének megfelelően az állományok néhány mikroklíma jellemzőjének előállítására, hanem a mikroklíma szimulációhoz felhasznált, fizikai közelítéssel számolt növényi jellemzők egyéb irányú használhatóságának elemzésére is használtuk. A vízháztartási mérleg meghatározóiból a transzspiráció, a sztómaellenállás, valamint annak alakulását döntően befolyásoló növényhőmérséklet változásait, valamint a produkciós mutatókból a fotoszintézis intenzitását követtük nyomon 2000-2002 néhány mintanapján. A korábbi hazai irodalmi adatokat (Hunkár 1990, Páll *et al.* 1998) kiegészítendő a kor fejlett műszereivel mért adatokkal ellenőriztük néhány növényélettani mutató szimulált értékeit. Páll *et al.* (1998) például 10 különböző vízpotenciálú talajra végzett futtatást hasonlított össze.

Vizsgálatunk során nagy előrelépést jelentett a szabadföldi körülmények között is használható LI-6400-as műszer, mely a fotoszintézis intenzitás napi menetének nyomonkövetését tette lehetővé, a korábbi például hetenkénti gyakorisággal végzett tömeg és levélfelület mérésekből számolt nettó asszimilációhoz képest.

Száraz és meleg időjárású vizsgálati éveinkben az eltérés a mért és a szimulált adatok között a vizsgált jellemző tulajdonságait is tekintetbe véve elfogadható volt, így a meglehetősen költséges műszerek hiányában a jellemzők meghatározása számítással is megvalósítható. A modell a növényhőmérsékletet, sztómaellenállást, evapotranszpirációt és a fotoszintézist tájékoztató jelleggel bárki számára hozzáférhetővé teszi. Tekintettel a modell fizikai voltára, helyi adaptációt nem igényel, csupán az input adatokat kell a helyre aktualizálni.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

A növény-környezet kapcsolat mind alaposabb megismerése a gazdálkodó ember számára különösen fontos, mivel növényeink számtalan olyan terhelésnek vannak kitéve, melyek teljesítményüket, fejlődési lehetőségeiket korlátozzák.

Az értekezésben a kukorica vízháztartási mutatóinak, fotoszintézisének és néhány mikroklíma jellemzőjének elemzését végeztük eltérő vizsgálati eljárásokkal 2000-2002-ben. A különböző vizsgálati eljárások a növény-környezet rendszer más és más közelítését tették lehetővé.

Laboratóriumi vizsgálataink során a mesterségesen előállított kontrollált körülmények között vizsgáltuk a növények életfolyamatait. A növény-környezet közismert kölcsönhatásából eredően a meteorológiai elemek és az élő növény tulajdonságainak egyidejű, párhuzamos adatgyűjtésével vizsgáldtunk a szabadföldi megfigyeléseknél. A harmadik vizsgálati eljárásunk a napjainkban főképpen kutatók által alkalmazott modellezés volt. Esetenként a teljesebb megvalósítás érdekében módszertani jellegű megfigyelésre is szükség volt.

A kukorica NR aktivitás módszertani-vizsgálatot abból a célból végeztük, hogy lerövidítsük az előkészítési időt, mely lehetővé teszi a minták és ismétlések számának megnövelését. *Jaworski* (1971) NR vizsgálati módszerét kukoricára adaptáltuk. A szövetek intracelluláris tereinek pufferrel való telítéséhez nem vákuumot, hanem 1,2% n-propil-alkoholt használtunk a későbbiekben. A pufferbe helyezett mintákat ezután 33°C-on 2 órán át sötétben termosztáltuk a NR-aktivitás vizsgálatához.

Laboratóriumi fajtaösszehasonlító vizsgálatunk igazolta, hogy a Gazda és az Mv444 két eltérő termesztési körülményre javasolt, eltérő tápanyag hasznosítású és eltérő vízleadású kukoricahibrid.

A jó alkalmazkodóképességű, plasztikus Gazda hibrid leveleinek klorofilltartalma és NR aktivitása magasabb volt, mint az Mv444-é, ami fontos tényezője a kedvezőtlen környezeti feltételekhez való alkalmazkodóképességének. A NR aktivitás méréssel a metabolikus és fiziológiai állapotról kaptunk képet, amely

segítségével statisztikailag is igazolhattuk a két hibrid eltérő tápanyag hasznosító képességét.

Kedvező víz- és tápanyagellátás mellett az öntözésre nemesített Mv444 23%-kal intenzívebb fotoszintézist és transzspirációt folytatott, mint a Gazda hibrid. A gyors vízleadású Mv444-es hibrid szárazságstresszre érzékenyebben reagált, mint a Gazda. A szárazságstressz alatti klorofill fluoreszcencia indukció mérés a PSII-es fotoszisztéma aktuális kvantumhatásfokának (0,1%-os szinten) szignifikáns csökkenésén keresztül jelezte az öntözésre nemesített Mv444-es hibrid szárazságstressz érzékenységét a Gazdához képest.

A vizsgálati évek (2000-2002) mindegyikét száraz és meleg időjárás jellemezte Keszthelyen, sőt a 2000-es év 100 éves szárazság- és melegrekordot döntött. A vizsgálati évek szélsőséges időjárása, mint meleg-száraz klímaszcenário, egy későbbi felmelegedési időszak feltételezett agrometeorológiai termesztési háttér vizsgálatát tette lehetővé.

Szabadföldi módszertani vizsgálatunkat a fotoszintézis növényen belüli alakulásának elemzését az átlagos fotoszintézis meghatározása céljából végeztük. A felső napos és az alsó idős levélemeleteken csökkent fotoszintézist és szórást mértünk. A felső napos leveleknél tapasztalt alacsony szórás alátámasztja a klímakamrás mérések bevált gyakorlatát, mely szerint a legfiatalabb teljesen kifejlett levélen végezzük a méréseket. A legmagasabb intenzitás, a legnagyobb standard eltéréssel a növény középső harmadában fordult elő. A kukorica átlagos fotoszintetikus intenzitását egy méréssel a csőlevél feletti levélemelet, esetünkben a 4. legfiatalabb levél aktivitása - mérsékelt szórással terhelve - közelítette a legjobban. A kifejlett kukorica átlagos fotoszintetikus aktivitásértékét egy méréssel meghatározva a növény pillanatnyi produktivitásáról kapunk információt, mely már összehasonlítható modell által számolt értékekkel.

A szabadföldön a produktiót meghatározó levélterület felvételezésével is kiegészítettük vizsgálatainkat. Méréseink statisztikailag igazolták az öntözés és nitrogénellátás levélterület növelő hatását.

A nitrogénellátás és a fotoszintetikus aktivitás között a laboratóriumi eredményekhez hasonlóan szoros korrelációt mutattunk ki. Az öntözés befolyásolta a fotoszintézis fényfüggését. A kiegészítő vízellátás a CO₂ asszimiláció maximális értékét és az elméleti fényteltelődési pont (I_k) értékét számottevően növelte a természetes csapadékelátású kontroll növényekéhez képest.

Szabadföldi vizsgálataink során is sikerült igazolni a vizsgált két kukorica hibrid eltérő termesztési igényeit. Az öntözéses termesztési körülményre nemesített Mv444-es kukorica nagyobb vízigényét igazolta az evapotranszspiráció és sztómaellenállás mérés a száraz körülményeket is elviselő víztakarékosabb Gazdával szemben.

A szimulációs modell szélesebb körű alkalmazása érdekében megvizsgáltuk, hogy állomány feletti referenciaszintről származó meteorológiai adatok hiányában kellő körültekintéssel – nem túl nagy távolságból – a meteorológiai állomások adatait is használhatjuk szimulációs modellek bemenő adataként. Amennyiben állomány feletti referenciaszintre vonatkoztat a modellünk, mód van a változók gyors átszámítására. Eredményeink alapján mindazok, akik eddig meteorológiai adathiány miatt tartózkodtak a modellek alkalmazásától, újra áttekinthetik lehetőségeiket, amit az Országos Meteorológiai Szolgálat 32 darab MILOS 500 típusú Vaisala szinop automatája és az 57 darab QLC-50 klíma automatája adat-hozzáférhetőség tekintetében biztosít.

Öntözött és természetes csapadékelátású kukorica léghőmérséklet és légnedvesség jellemzőjének szimulációját végeztük az állományok 3 szintjében 2000-ben. A szimuláció jól tükrözte a két eltérő vízkezelésben mért meteorológiai elemek alakulását. A legjobb egyezést a címer szintjében mért adatoknál találtuk mind a léghőmérséklet, mind a légnedvesség vonatkozásában.

2001-ben nem csak mintanapokon, hanem folyamatos adatgyűjtéssel a vizsgált jellemzők becslésének pontossága vízellátási szinttől függetlenül a léghőmérsékletnél 0,5-1°C, a légnedvességnél 10% alatt volt. Ez az eltérés alkalmassá teszi az általunk használt mikroklima modellt a vizsgálati évhez hasonló szélsőségesen száraz, meleg évjáratokban az öntözés által előidézett csekély

változások megjelenítésére is. Ennek jelentősége az emberi beavatkozás várható következményeinek előzetes felmérésénél lehet. Különösen a légnedvesség változása és az egyes növényi betegségek, kártevők, gyomok felszaporodása közti kapcsolat tölthető meg új tartalommal.

A vízháztartási mérleg meghatározóiból az evapotranszspiráció, a sztómaellenállás, valamint annak alakulását döntően befolyásoló növényhőmérséklet változásait, valamint a produkciós mutatókból a fotoszintézis intenzitását követtük nyomon 2000-2002 néhány mintanapján. Az eltérés a mért és a szimulált mutatók között a vizsgált jellemző tulajdonságait is tekintetbe véve elfogadható volt, így a meglehetősen költséges műszerek hiányában a jellemzők meghatározása számítással is megvalósítható a vizsgálati éveinkhez hasonló száraz-meleg évjáratokban.

7. FELHASZNÁLT IRODALOM

- Ács, F., Hantel, M. 1999: The Penman-Monteith concept based land-surface model PMSURF. Időjárás, 103, 19-36.
- Ács, F., Lőke, Zs. 2001a: A fizikai talajféleség hatásának szimulációja a talaj felszíni nedvességváltozására. Agrokémia és Talajtan, 50(3-4), 457-468.
- Ács, F., Lőke, Zs. 2001b: Biofizikai modellezés az agrometeorológiában. Légkör, XLVI(3), 2-7.
- Anda, A. 1987: A kukorica néhány sugárzás-, hő- és vízháztartási komponensének alakulása a N ellátottság függvényében. Növénytermelés, 36(3), 161-170.
- Anda, A. 2001: Az állományklímát befolyásoló néhány eljárás mikrometeorológiai elemzése. Akadémiai Doktori Értekezés, Budapest.
- Anda, A., Burucs, Z. 1997: A növény és víz kapcsolata a talaj-növény-légkör rendszerben. Az MKM támogatásával megjelent szakkönyv. PATE Nyomdája, Keszthely, pp. 68-110.
- Anda, A., Lőke, Zs. 2003: A kukorica párolgását meghatározó tényezők, a sztómaellenállás, a növényhőmérséklet, valamint a fotoszintézis-intenzitás számítása szimulációs modellel. Növénytermelés, 52(3-4), 351-363.
- Anda, A., Lőke, Zs., Burucs, Z. 2001: Öntözött és természetes csapadékellátású kukorica mikroklimája. Növénytermelés, 50(2-3), 249-259.
- Anda, A., Lőke, Zs., Kirkovits, M. 2002: Simulation of some parameters of plant water relation in maize. Kukorica néhány vízháztartási jellemzőjének szimulációja. Journal of Central European Agriculture, 3(2), 95-104.
- Anda, A., Lőke, Zs., Varga, B. 2003: A standard meteorológiai állomás adatainak felhasználási lehetősége mikrometeorológiai szimulációs modell inputjaként. Légkör, XLVIII(2), 28-33.
- Anda, A., Páll, J., Lőke, Zs. 1997: Measurement of stomatal resistance in maize. Időjárás, 101(4), 275-288.
- Antal, E. 1966: Egyes mezőgazdasági növényállományok potenciális evapotranszpirációja. Öntözéses Gazdálkodás, 4, 69-86.
- Antal, E. 1968: Az öntözés előrejelzése meteorológiai adatok alapján. Kandidátusi értekezés, Budapest.
- Antal, E. 1981: Az időjárás és az éghajlat hatása a műtrágya érvényesülésére. Kutatási zárójelentés, OMI.
- Antal, E., Posza, I. 1983: A tényleges párolgás számításához használt növénykonstansok értékei többévi mérés alapján. Időjárás, 87, 170-177.
- Arnon, D.J. 1949: Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in Beta vulgaris. Plant Physiol., 24, 1-5.
- Atkinson, C.J., Davies, W.J., Mansfield, T.A. 1989: Changes in stomatal conductance in intact ageing wheat leaves in response to abscisic acid. J. Exp. Bot., 40, 1021-1028.
- Avissar, R., Avissar, P., Mahrer, Y., Bravdo, B.A. 1985: A model to simulate response of plant stomata to environmental conditions. Agric. For. Meteorol., 34, 21-29.

- Bacsi, Zs., Hunkár, M. 1994: Assessment of the impacts of climate change on the yields of winter wheat and maize, using crop models. *Időjárás*, 98(2), 119-134.
- Berzsenyi, Z. 1989: A növényszám hatása a kukorica (*Zea mays* L.) növekedésének és növekedési jellemzőinek dinamikájára I. *Növénytermelés*, 38(5), 395-407.
- Blumenthal, M.J., Lyon, J.D., Stroup, W.W. 2003: Optimal Plant Population and Nitrogen Fertility for Dryland Corn in Western Nebraska. *Agron. J.*, 95(4), 878-883.
- Boyer, J.S. 1968: Relationship of water potential to growth of leaves. *Plant Physiol.*, 43, 1056-62.
- Brown, H.T. Escombe, F. 1905: Researches of some physiological processes of green leaves with special reference to the interchange of energy between leaf and its surroundings. *Proc. R. Soc. London*, 76, 29-111.
- Campbell, W.H. 1988: Nitrate reductase and its role in nitrate assimilation in plants. *Physiol. Plant.*, 74, 214-219.
- Carberry, P.S., Muchow, R.C., McCown, R.L. 1989: Testing the CERES-Maize simulation model in a semi-arid tropical environment. *Field Crops Res.*, 20, 297-315.
- Chen, J. 1984: Mathematical analysis and simulation of crop micrometeorology. Ph.D. Thesis. The Netherlands.
- Chen, T.H., Henderson-Sellers, A., Milly, P.C.D., Pitman, A.J., Beljaars, A.C.M., Polcher, J., Abramopoulos, F., Boone, A., Chang, S., Chen, F., Dai, Y., Desborough, C.E., Dickinson, R.E., Dümenil, L., Ek, M., Garratt, J.R., Gedney, N., Gusev, Y.M., Kim, J., Koster, R., Kowalczyk, E.A., Laval, K., Lean, J., Lettermaier, D., Liang, X., Mahfouf, J.-F., Mengelkamp, H.-T., Mitchell, K., Nasanova, O.N., Noilhan, J., Robock, A., Rosenzweig, C., Schaake, J., Schlosser, C.A., Schulz, J.-P., Shao, Y., Shmakin, A.B., Verseghy, D.L., Wetzell, P., Wood, E.F., Xue, Y., Yang, Z.-L. and Zeng, Q. 1997: Cabauw experimental results from the project for intercomparison of land-surface parameterization schemes. *Journal of Climate*, 10, 1194-1215.
- Coutts, M.P. 1981: Leaf water potential and control of water loss in droughted sitka spruce seedlings. *J. Exp. Bot.*, 131, 1193-1201.
- Croizer, C.R., King, L.D., Volk, R.J. 1993: Variation in N^{15} enrichment of crimson clover labeled under field conditions. *Plant Soil*, 152, 255-260.
- Daughtry, C. S. T., Hollinger, S. E. 1984: Cost of measuring leaf area index of corn. *Agron. J.*, 76, 836-841.
- Dávid, A., Endródi, G. 1978: Különböző növények levél ellenállásának szabadföldi vizsgálata. Beszámolók az 1974-ben végzett tudományos kutatásokról. OMSZ beszámolókötet, Budapest, pp. 135-152.
- Debreczeni, B., Debreczeni, B-né 1983: A tápanyag és vízellátás kapcsolata. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, pp. 161-225.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W. III. 1992: Photoprotection and other responses of plant to high light stress. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 43, 599-626.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W. III. 1996: The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1, 21-26.

- Denmead, O.T. and Miller, B.D. 1976: Conductance of wheat leaves and transpiration. *Agron. J.*, 8, 7-311.
- Dey, P.M., Harborne, J.B. 1997: *Plant Biochemistry*. Academic Press. London New York.
- Dhang Thi, M. C. 1993: Az elmúlt 20 év reprezentatív kukorica hibridjeinek levélállás, levélfelület index változásai és összefüggése a terméssel. *Növénytermelés*, 2(1), 1-10.
- Dickinson, R.E., Shaikh, M. 1998: Interactive Canopies for a Climate Model. *Journal of Climate*, 11, 2823-2836.
- Dunkel, Z. 1997: Az időjárás és a növényi produkció kapcsolata. *In: Szász, G., Tókei, L., Meteorológia mezőgazdászoknak, kertészeknek, erdészeknek. Mezőgazda Kiadó, Budapest*, pp. 563-599.
- Earl, J.H., Davis, F.R. 2003: Effect of Drought Stress on Leaf and Whole Canopy Radiation Use Efficiency and Yield of Maize. *Agron. J.*, 95(3), 688-696.
- Erdei, L., Horváth, F., Tari, I., Pécsvárad, A., Szegletes, Zs., Dulai, S. 2001: Differences in photorespiration, glutamine synthetase and polyamines between fragmented and closed stands of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 69, 165-176.
- Evans, J.R., von Caemmerer, S., Setchell, B.A., Hudson, G.S. 1994: The relationship between CO₂ transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with reduced content of rubisco. *Aust. J. Plant Physiol.*, 21, 475-495.
- Gastal, F., Nelson, C.J. 1994: Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. *Plant Physiol.*, 105, 191-197.
- Genty, B., Briantais, J.-M., Baker, N.R. 1989: The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta*, 990, 87-92.
- Gollan, T., Schurr, U., Schulze, E.-D. 1992: Stomatal response drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. I. The concentration of cations, anions, amino acids in, and pH of, the xylem sap. *Plant, Cell and Environ.*, 15, 551-559.
- Goudriaan, J. 1977: *Crop Micrometeorology: A Simulation Study*. Simulation monographs. Pudoc, Wageningen.
- Goudriaan, J. and van Laar, H.H. 1994: *Current Issues in production ecology. Modelling Potential Crop Growth Processes*. Textbook with Exercises. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- Gungula, D.T., Kling, J.G., Togun, A.O. 2003: CERES-Maize Predictions of Maize Phenology under Nitrogen-Stressed Conditions in Nigeria. *Agron. J.*, 95(4), 892-899.
- Hicks, S. K., Lascano R. J. 1995: Estimation of Leaf Area Index for cotton canopies using the LI-COR LAI-2000 Plant Canopy Analyzer. *Agron. J.*, 87, 458-464.
- Howell, T.A., Tolk, J.A., Schneider, A.D., Evett, S.R. 1998: Evapotranspiration, Yield, and Water Use Efficiency of Corn Hybrids Differing in Maturity. *Agron. J.*, 90(1), 3-9.

- Hunkár, M. 1990: Kukoricaállomány mikroklímájának szimulációja. *Időjárás*, 94(4), 221-229.
- Hunkár, M. 2002: Moisture supply and microclimate – interactions with productivity potential. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C* 27(23-24), 1113-1117.
- Hunt, R. 1978: *Plant Growth Analysis*. Edwards Arnold, London.
- Idso, S. B., Allen, S.G., Choudhury, B.J. 1988: Problems with porometry: Measuring stomatal conductance of potentially transpiring plants. *Agric. For. Meteorol.*, 43, 49-58.
- Irannejad, P., Shao, Y. 1998: Description and validation of the atmosphere-land-surface interaction scheme (ALSIS) with HAPEX and Cabauw data. *Global Planet. Change*, 19, 87-114.
- Jackson, R.D. 1982: Canopy temperature and Crop Water Stress. *Advances in Irrigation*, 1, 43-85.
- Janda, T., Szalai, G., Ducruet, J.-M., Páldi, E. 1998: Changes in photosynthesis in inbred maize lines with different degrees of chilling tolerance grown at optimum and suboptimum temperatures. *Photosynthetica*, 35, 205-212.
- Janda, T., Szalai, G., Tari, I. and Páldi, E. 1999: Hydroponic Treatment with salicylic acid decreases the effects of chilling injury in maize (*Zea mays* L.) plants. *Planta*, 208, 175-180.
- Jarvis, P.G., Mansfield, T.A. 1981: *Stomatal Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jaworski, E.G. 1971: Nitrate reductase assay in intact plant tissue. *Biochim. Biophys. Res. Commun.*, 43, 1274-1279.
- Jones, H.G. 1983: *Plants and microclimate*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jones, H.G. 1992: *Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental physiology*. Second Ed. Cambridge University Press. London, pp. 426-428.
- Jones, H.G. 1999: Use of infrared thermometry for estimation of stomatal conductance as a possible aid to irrigation scheduling. *Agric. For. Meteorol.*, 95(3), 139-149.
- Kato, T., Kimura, R., Kamichika, M. 2004: Estimation of evapotranspiration, transpiration ratio and water-use efficiency from a sparse canopy using a compartment model. *Agricultural Water Management*, 65(3), 173-191.
- Ketellapper, H.J. 1963: Stomatal physiology. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 14, 249-69.
- Khamis, S., Lamaze, T., Lemoine, Y., Foyer, C. 1990: Adaptation of the photosynthetic apparatus in maize leaves as a result of nitrogen limitation. Relationships between electron transport and carbon assimilation. *Plant Physiol.*, 94, 1436-1443.
- King, L.D., Buchanan, M.A. 1993: Reduced chemical input cropping systems in the U.S. A. *J. Altern. Agric.*, 8, 58-77.
- Kiniry, J.R., Knievel, D.P. 1995: Response of Maize Seed Number to Solar Radiation Intercepted Soon after Anthesis. *Agron. J.*, 87(2), 228.
- Kovács, G. J. 1995: A CERES modell felhasználása szakterületünkön. *Agrokémia és Talajtan*, 44(1-2), 249-262.

- Lang, A.R.G., Klepper, B., Cumming, M.J. 1969: Leaf water balance during oscillation of stomatal aperture. *Plant Physiol.*, 44, 826-30.
- Lawlor, D.W. 1994: Relation between carbon and nitrogen assimilation, tissue composition and whole plant function. *In: Roy, J., Garnier, E. (eds.) A Whole Plant Perspective on Carbon-Nitrogen Interactions. The Hague. SPB Academic*, pp. 47-60.
- Lee, J.A., Stewart, G.R. 1996: Ecological aspects of nitrogen assimilation. *Advances in Botanical Research*, 6, 1-43.
- Lemeur, R., Rosenberg, N.J. 1975: Reflectant induced modification of the radiation balance for increased crop water use efficiency. *In: De Vries, D.A., Afgan, N.H. (eds.) Heat and mass transfer in the biosphere. I. Transfer processes in plant environment. John Wiley and Sons, New York*, pp. 427-488.
- Lemon, E.R. 1960: Photosynthesis under field conditions. II. An aerodynamic method for determining the turbulent carbon dioxide exchange between the atmosphere and a corn field. *Agron. J.*, 52, 697-703.
- Lőke, Zs. 1999: Sztómaellenállás mérése kukoricában. *Szakdolgozat. Pannon Agrártudományi Egyetem, Keszthely*.
- Lőke, Zs., Anda, A., Decsi, K. 2003: A vízhiány és nitrogénhiány hatása a kukorica fotoszintetikus aktivitására. *Proc. III. Növénytermesztési Tudományos Nap - Szántóföldi növények tápanyagellátása. MTA Növénytermesztési Bizottság, Budapest*, pp. 316-321.
- Lőke, Zs., Decsi, K. 2002: Kukorica mikroklímájában öntözés hatására bekövetkező változások szimulációja Goudriaan (1977) modelljével. *Egyetemi Meteorológiai Füzetek, Eötvös Loránd Tudományegyetem Meteorológiai Tanszék, Budapest*, 17, 143-144.
- Lőke, Zs., Soós, G. 2002: Módszer a levélfelület és borítottság meghatározására digitális képfeldolgozással. *Journal of Central European Agriculture*, 3(4), 343-352.
- Lönhardt, B. É., Kismányoky, T. 1992: Az istállótrágya és egyéb szerves trágyák hatása a búza termésére, LAI, NAD, NAR értékének alakulása vetésforgóban. *Növénytermelés*, 41(5), 433-442.
- Maddonni, G. A., and M. E. Otegui, 1996: Leaf area, light interception, and crop development in maize. *Field Crops Res.*, 48, 81-87.
- Maurino, S.G., Echevarria, C., Mejias, J.A., Vargas, M.A., Maldonado, J.M. 1986: Properties of the in vivo nitrate reductase assay in maize, soybean, and spinach leaves. *J. Plant Physiol.*, 124, 123-130.
- Meidner, H., Mansfield, D. 1968: *Stomatal physiology*. McGraw-Hill, London.
- Menyhért, Z., Ángyán, J., Radics, L. 1980: A LAI, a fényviszonyok és a termés kapcsolata eltérő vetésidejű és tenyészterületű kukoricaállományokban. *Növénytermelés*, 29(4), 357-367.
- Mihailovic, D.T., de Bruin, H.A.R., Jetic, M. and van Dijken, A. 1992: A study of the sensitivity of land surface parametrizations to the inclusion of different fractional covers and soil textures. *J. Appl. Meteorol.*, 31, 1477-1478.
- Mihailovic, D.T., Lalic, B., Arsenic, I., Eitzinger, J., Dusanic, N. 2002: Simulation of air temperature inside the canopy by the LAPS surface scheme. *Ecol. Modell.*, 147(3), 199-207.

- Mika, Á., Ács, F., Horányi, A., Radnóti, G. 2002: Sensitivity of the ALADIN weather prediction model to the changes of soil texture. *Időjárás*, 106(2), 39-58.
- Mika, J. 1991: Regional features of a stronger global warming over Hungary. *Időjárás*, 95, 265-278.
- Mo, X., Liu, S., Lin, Z., Zhao, W. 2004: Simulating temporal and spatial variation of evapotranspiration over the Lushi basin. *J. Hydrol.*, 285(1-4), 125-142.
- Monsi, M., Saeki, T. 1953: Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, 14, 22-52.
- Monteith, J.L. 1965: Accomodation between transpiring vegetation and the convective boundary layer. *J. Hydrol.*, 166, 251-263.
- Monteith, J.L. 1976: *Vegetation and the Atmosphere*, Vols 1-2. Academic Press, New York.
- Monteith, J.L. 1990: Porometry and baseline analysis: the case for compatibility. *Agric. For. Meteorol.*, 49, 155-167.
- Morales, F., Abadía, A., Belkhodja, R., Abadía, J. 1990: Characterisation of the xanthophyll cycle and other photosynthetic pigment changes induced by iron defiticiency in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) *Plant Physiol.*, 94, 607-613.
- Muchow, R.C. 1994: Effect of N supply on yield determination in irrigated maize. *Field Crops Res.*, 38, 1-13.
- Munn, R.E., Machta, L. 1979: Human activities that effect climate. *World Climate Conf.*, WMO, Geneve, pp. 101-123.
- Nagy, J. 1996: Az öntözés és a talajművelés kölcsönhatása a kukorica termesztésben. *Növénytermelés*, 4, 384-395.
- Niyogi, K.K. 1999: Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 50, 333-359.
- Norman, J. M., Campbell G. S. 1991: Canopy structure. *In: Pearcy R. W. (ed.) Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation*. Chapman & Hall, London and New York, pp. 301-325.
- Norwood, A.C., 2001: Planting Date, hybrid Maturity, and Plant Population Effect on Soil Water Depletion, Water Use, and Yield of Dryland Corn. *Agron. J.*, 93(5), 1034-1042.
- Oke, T. R. 1978: *Boundary Layer Climates*. London. Methuen and CO LTD A Halsted Press Book John Wiley and Sons. New York.
- Páldi, E., Szalai, G., Marton, L.Cs., Pál, M., Janda, T. 2002: Role of some N-containing compounds in chilling tolerance of maize. *Proceedings of the 7th Hungarian Congress on Plant Physiology*. *Acta Biologica Szegediensis*, 46(3-4), 99-100.
- Páll, J., Anda, A., Hunkár, M. 1998: Különböző vízellátottságú kukoricaállományok mikroklímájának szimulációja. *Acta Geographica Debrecina*, XXXIV, 41-60.
- Pearcy, R. B., Ehleringer, J., Mooney, H.A., Rundel, P.W. 1991: *Plant Physiological Ecology*. Chapman and Hall Publ., London.
- Péczely, Gy. 1998: *Éghajlattan. II. kiadás*, Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.

- Pintér, L. 1979: A kukorica (*Zea mays* L.) hibridek levélfelületének gyors meghatározási lehetőségei hazai biológiai viszonyok között. *Növénytermelés*, 28(1), 394-421.
- Pitman, A.J. 1994: Assessing the Sensitivity of a Land-Surface Scheme to the Parameter Values Using a Single Column Model. *J. Climate*, 7, 1856-1869.
- Rajkai, K. 1988: A talaj víztartóképesége és egyéb tulajdonságok összefüggésének vizsgálata. *Agrokémia és Talajtan*, 36-37, 15-30.
- Raskin, I. 1992: Role of salicylic acid in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 43, 439-463.
- Ross, J., Ross, V. 1998: Statistical description of the architecture of a fast growing willow coppice. *Agric. For. Meteorol.*, 91, 23-37.
- Ruzsányi, L. 1975: A növényállományok evapotranszpirációjának vizsgálata különböző tápanyagellátási szinten. Kandidátusi értekezés, Budapest.
- Saab, I.N., Sharp, R.E. 1989: Non-hydraulic signals from maize roots in drying soil: inhibition of leaf elongation but not stomatal conductance. *Planta*, 179, 466-474.
- Samuelson, M.E., Eliasson, L., Larsson, C-M. 1992: Nitrate regulated growth and cytokinin responses in seminal roots of barley. *Plant Physiol.*, 98, 309-15.
- Schulze, E-D. 1986: Carbon dioxide and water vapour exchange in response to drought in the atmosphere and the soil. *Annu. Rev. Plant Research*, 9, 261-271.
- Seeman, J.R., Sharkey, T.O., Wang, J.L., Osmond, C.B. 1987: Environmental effects on photosynthesis, nitrogen-use efficiency, and metabolite pools in leaves of sun and shade plants. *Plant Physiol.*, 84, 796-802.
- Sharp, R.E., Wu, Y., Voetberg, G.S., Saab, I.N., LeNoble, M.E. 1994: Confirmation that abscisic acid accumulation is required for maize primary root elongation at low water potentials. *J. Exp. Bot.*, 45, 1644-1651.
- Sheriff, D.W. 1992: Roles of carbon gain and allocation in growth at different nitrogen nutrition in *Eucalyptus camaldulensis* and *Eucalyptus globulus* seedlings. *Aust. J. Plant Physiol.*, 19, 637-652.
- Sinclair, T.R., Bennett, J.M., Muchow, R.C. 1990: Relative sensitivity of grain yield and biomass accumulation to drought of field grown corn. *Crop Sci.*, 30, 690-693.
- Sinclair, T.R., Muchow, R. C. 1995: Effect of Nitrogen on Maize Yield: I. Modeling Physiological Responses. *Agron. J.*, 87, 632-641.
- SPSS Inc., 1996: SPSS for Windows User's Guide series. Release 7.0 SPSS Inc. 444 N. Michigan Avenue, Chicago, Illinois 60611, U.S.A.
- Srivastava, H.S. 1980: Regulation of nitrate reductase activity in higher plants. *Phytochemistry*, 19, 725-731.
- Stieger, C.J., Goudriaan, J., Bottemanne, F.A., Birnie, J., Lengkeek, J.G., Simba, L. 1977: Experimental evaluation of a crop microclimate simulation model for Indian corn (*Zea mays*). *Agric. Meteorol.*, 18, 163-186.
- Szalóki, S. 1971: A termésmennyiség az evapotranszpiráció és vízhasznosulás közötti összefüggések. *Kísérletügyi közlemények*, Budapest, 1-3, 47-63.
- Szalókiné, és Szalóki, S. 1998: Víz és tápanyag ellátás hatása a kukorica vízigényére. *Öntözéses gazdálkodás*, 1, 11-18.

- Szász, G. és Tőkei, L. 1997: Meteorológia mezőgazdáknek, kertészeknek, erdészeknek. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Szigeti, Z. 1998: Növények és a stressz. In: Láng, F. (ed.) Növényélettan, a növényi anyagcsere. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, pp. 915-985.
- Szlovák, S. 1999: A study of transpiration and phosphorus uptake of maize hybrids using Szlovák-type weighing lysimeters. Georgikon Napok konferenciakiadvány, XXXVIII, 227-233.
- Szundy, T., Marton, L. Cs., Hadi, G., Berzsenyi, Z., Pintér, J. 2000: Martonvásári hibridkukorica fajtaajánlat 2000-re. Martonvásár, Az MTA Mezőgazdasági Kutatóintézetének közleményei, 1, 3-6.
- Taylor, G., McDonald, A.J.S., Stadenburg, I., Freer-Smith, P.H. 1993: Nitrate supply and the biophysics of leaf growth in *Salix viminalis*. J. Exp. Bot., 44, 155-164.
- Tóth, V. 2001: A vízhiány és a nitrogénhiány hatása a kukorica (*Zea mays* L.) levélnövekedésére és fotoszintetikus aktivitására. Doktori értekezés, Debrecen.
- Tuba, Z. 1994: Response of Photosynthesis, Stomatal Conductance, Water Use Efficiency and Production to Long-Term Elevated CO₂ in Winter Wheat. J. Plant Physiol., 144, 661-668.
- van Kooten, O., Snel, J.F.H. 1990: The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. Photosynth. Res., 25, 147-150.
- van Laar, H.H., Kremer, D., De Vit, C.T. 1977: Maize. In Crop Photosynthesis: Methods and Compilation of Data Obtained with a Mobile Field Equipment. Agric. Res. 865. Pudoc, Wageningen, pp. 12-22.
- Varga-Haszonits, Z., Varga, Z., Lantos, Zs., Vámos, O., Schmidt, R. 2000: Magyarország éghajlati erőforrásainak agroklimatológiai elemzése. Egyetemi Nyomda, Mosonmagyaróvár, pp. 4-40.
- Verhoeven, A.S., Demmig-Adams, B., Adams, W.W.III. 1997: Enhanced employment of the xanthophyll cycle and thermal energy dissipation in spinach exposed to high light and N stress. Plant Physiol., 113, 817-824.
- von Caemmerer, S., Farquhar, G.D. 1981: Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta, 153, 376-387.
- Wagner, B.M., Beck, E.B. 1992: Cytokinins in the perennial herb *Urtica dioica* L. as influenced by its nitrogen status. Planta, 190, 511-8.
- Webb, W.L., Newton, M., Starr, D. 1974: Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model. Oecologia, 17, 281-291.
- Welles, J. M. and Norman J. M. 1991: Instrument for indirect measurement of canopy architecture. Agron. J., 83, 818-825.
- Willmott, C.J. 1982: Some comments on the evaluation of model performance. Bull. Am. Meteorol. Soc., 1309-1313.
- Wong, S.C., Cowan, I.R., Farquhar, G.D. 1979: Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. Nature, 282, 424-426.
- Woodrow, I.E., Mott, K.A. 1993: Modeling C₃ photosynthesis – a sensitivity analysis of the photosynthetic carbon reduction cycle. Planta, 191, 421-432.

- Xie, Y., Kiniry, R.J., Nedbalek, V., Rosenthal, D.W. 2001: Maize and Sorghum Simulations with CERES-Maize, SORKAM, and ALMANAC under Water-Limiting Conditions. *Agron. J.*, 93(5), 1148-1155.
- Zhang, J., Davies, W.J. 1987: Increased synthesis of ABA in partially dehydrated root tips and ABA transport from roots to leaves. *J. Exp. Bot.*, 38, 2015-2023.

7. TÉZISPONTOK

1. Laboratóriumi módszertani jellegű vizsgálatunk során kukoricára adaptáltuk a NR mérését. Szerves oldószer és hőmérsékletfüggés vizsgálatunk eredménye alapján a kukorica NR aktivitás meghatározását 1,2%-os n-propil-alkoholos kezelés után, 33°C-on 2 órán át sötétben termosztált mintákon végeztük. A módszer a hagyományos eljárásnál gyorsabb NR aktivitás meghatározást tesz lehetővé. A szerves oldószer alkalmazása a mintaelőkészítési időt rövidíti le a hagyományos vákuumos eljáráshoz viszonyítva.

2. Kifejlett kukorica fotoszintézisének vertikális profilját elkészítve megállapítottuk, hogy a legmagasabb intenzitás, a legnagyobb standard eltéréssel a növény középső harmadában fordult elő. A felső napos és az alsó idős levélemeleteken alacsony a fotoszintézis és a szórás. A felső napos leveleknél tapasztalt alacsony szórás alátámasztja a klímakamrás mérések bevált gyakorlatát, mely szerint a legfiatalabb teljesen kifejlett levélen végezzük a méréseket.

3. A kukoricanövény átlagos fotoszintézisét legjobban jellemző értéket a csőlevél feletti levélemeleten, esetünkben a 4. legfiatalabb levélen végzett méréssel mérsékelt szórással terhelve kaptuk. A kifejlett kukorica átlagos fotoszintetikus aktivitásértékét egy méréssel meghatározva a növény pillanatnyi produktivásáról kapunk információt, mely már összehasonlítható modell által számolt értékekkel.

4. Az állományon belüli légnedvesség és léghőmérséklet szimulációjára használt *Goudriaan* (1977) CMSM modell fizikai jellege miatt helyi adaptáció nélkül jól tükrözte két eltérő vízkezelés léghőmérséklet és a légnedvesség értékeinek alakulását a futtatáshoz szükséges bemenő adatok aktualizálása után. Az eltérés alkalmassá teszi a mikroklíma modellt a vizsgálati évekhez (2000-2002) hasonló szélsőségesen száraz, meleg évjáratokban az öntözés által előidézett csekély változások megjelenítésére.

5. A szimulációs modell nem csak állományok mikroklíma jellemzőinek előállítására alkalmas, hanem a mikroklíma szimulációhoz felhasznált, fizikai

közelítéssel számolt növényi jellemzők alakulásáról is tájékoztat. Költséges műszerek hiányában a vízháztartási mérleg meghatározóiból az evapotranszpiráció, a sztómaellenállás, valamint annak alakulását döntően befolyásoló növényhőmérséklet változásait, valamint a produkciós mutatókból a fotoszintézis intenzitását is számíthatjuk a mikroklíma modellel vizsgálati éveinkhez hasonló száraz-meleg évjáratokban.

8. THESES

1. The NR examination method was adjusted to maize during our laboratory methodological experiments. On the base of the results of organic dissolver and temperature-dependence examination, NR activity was measured on samples which were treated with 1,2% n-propyl-alcohol and thermostated on 33°C for two hours in dark. This method makes a faster NR activity measurement possible. The application of an organic dissolver shortens the time of sample preparation and infiltration, compared to the conventional vacuum-method.

2. The vertical profile of fully developed maize plant's photosynthesis showed, that photosynthesis and standard deviation is low on upper (sunny) and lower (old) leaves. The low standard deviation on upper leaves supports the time-honoured practice of climate cubby-hole experiments, which suggest that measurements should be carried out on the youngest, fully developed leaves. The highest intensity with the highest standard deviation occurred in the central part of the plant.

3. Average photosynthetic activity of maize was neared mostly by the leaf stage above cob-leaf, in our case this was the activity of the 4th youngest leaf, loaded with moderate standard deviation. Determination of average photosynthetic activity of fully developed maize with one measurement, gives information about temporary productivity of the plant, which is comparable with values derived from model.

4. Because of its physical characteristics, *Goudriaan's* (1977) CMSM model – used for simulation of air humidity and temperature within the canopy – reflected well (without local adjustment) the development of air humidity and temperature at the two different water-treatments, after actualizing input data. The difference makes the microclimate model suitable for describing little changes induced by irrigation in extremely drought years, as they were in the examination period (2000-2002).

5. The simulation model is not only suitable for describing microclimatic conditions, but it gives information about plant characteristics as well, which are used for microclimatic simulation and calculated with physical approach. Failing

expensive instruments, the changes of evapotranspiration, stoma resistance and its influencing factor: plant temperature could be calculated with the microclimate model as well as the intensity of photosynthesis (from production indices) in drought years too.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton szeretném megköszönni a disszertáció elkészítésében nyújtott szakmai segítségét témavezetőmnek *Dr. Anda Angéla* egyetemi tanárnak. Köszönöm a Veszprémi Egyetem Georgikon Mezőgazdaságtudományi Kar Meteorológia és Vízgazdálkodás Tanszék minden dolgozójának (*Dr. Burucs Zoltánnak, Decsi Kincsőnek, Farsang Sándornénak, Soós Gábornak*) a munkám során nyújtott segítséget. Külön köszönöm a MTA Mezőgazdasági Kutatóintézet Növényi Sejtbiológiai és Élettani Osztály munkatársainak (*Dr. Páldi Emilnek, Dr. Janda Tibornak, Dr. Szalai Gabriellának, Horváth Eszternek, Kóti Gyulánénak, Kövesdi Ferencnének*) a felejthetetlen közös munkát. Köszönettel tartozom a Székesfehérvár Megyei Jogú Város *Lánczos Kornél Szekfű Gyula Ösztöndíj Alapítvány* támogatásáért. És nem utolsósorban köszönöm *családomnak* a támogatást.

Keszthely, 2004. december 12.

Lőke Zsuzsanna Katalin