

MEASUREMENT AND MODELLING AVERAGE PHOTOSYNTHESIS OF MAIZE KUKORICA ÁTLAGOS FOTOSZINTÉZISÉNEK MÉRÉSE ÉS MODELLEZÉSE

LŐKE ZS.

University of Veszprém Georgikon Faculty of Agriculture, Department of Meteorology and Water Management Keszthely, Deák Ferenc utca 16. 8360 Hungary
E-mail: loke@georgikon.hu

Manuscript received: September 29, 2004; Reviewed: December 10, 2004; Accepted for publication: December 19, 2004

ABSTRACT

The photosynthesis of fully developed maize was investigated in the Agrometeorological Research Station Keszthely, in 2000. We used LI-6400 type measurement equipment to locate measurement points where the intensity of photosynthesis mostly nears the average. So later we could obtain average photosynthetic activities featuring the crop, with only one measurement. To check average photosynthesis of maize we used Goudriaan's simulation model (CMSM) as well to calculate values on cloudless sample-days. As a result of statistical analysis the difference between measured and simulated photosynthesis was acceptable, taking into account the characteristics of the examined index as well.

KEY WORDS: maize, photosynthesis, simulation modelling

ÖSSZEFOGLALÁS

A kifejlett kukorica fotoszintézisének vizsgálatát Keszthelyen, az Agrometeorológiai Kutatóállomás területén végeztük 2000-ben. Az LI-6400 típusú műszerrel feltérképeztük a növényen belüli fotoszintézis alakulását, azzal a céllal, hogy egy növény az átlagos fotoszintézisét legjobban megközelítő mérési helyet meghatározzuk, s a későbbiekben egy méréssel hozzájussunk a növényt legjobban jellemző átlagos fotoszintetikus aktivitáshoz. A kukorica átlagos fotoszintézisét Goudriaan (CMSM) szimulációs modelljével hasonlítottuk össze. A statisztikai vizsgálat eredményeként a mért és szimulált fotoszintézis között az eltérés a vizsgált mutató jellemzőit is tekintetbe véve az elfogadható hibán belüli volt.

KULCSSZAVAK: kukorica, fotoszintézis, szimulációs modellezés

DETAILED ABSTRACT

Due to the fact that photosynthesis is influenced both by the environment and by the biological characteristics of the plant, the value of photosynthesis is extremely variable in time and space. We investigated its variation in the plant in order to determine average photosynthesis. To get to know which measurements at different leaf stages near mostly the average photosynthesis value of the crop, we made a map of photosynthesis intensity in individual leaves and in different leaf stages of fully developed maize.

The experiment took place in Agrometeorological Research Station Keszthely in 2000 using variety Norma which was bred for short growing season. Photosynthetic activity within a leaf changed much less than we expected at artificial $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PAR. However, the photosynthetic intensity at different leaf stages showed significant differences because of the ages of leaves and because some of them accustomed to light (self-shading of lower leaves in a fully developed canopy). Average photosynthetic activity of maize is neared mostly by the leaf stage above cob-leaf, in our case this was the activity of the 4th youngest leaf (loaded with the smallest standard deviation).

To check photosynthetic activity measured by punctual sampling in fully developed maize, we used calculated values for sample-days by Goudriaan's [1] model. Regression line crossing origin could be fit by the statistical analysis of measured and simulated values. The rise of the line did not differ significantly from 1 ($P=5\%$), so measured and simulated values could be regarded in practice the same. The difference between measured and simulated hourly values of sample-days changed from hour to hour, so the similarity of daily averages (under 1%) can be misleading. That's why we rather publish the biggest difference (10,8%) after the overestimated data (coming from the above mentioned unknown reason). The difference was less than 5% in more than half of the measurements. That indicates acceptable accuracy.

BEVEZETÉS

Az élő és növekedésben lévő növényi szövetek egyedüli energia és szerves anyag forrása a fotoszintézis folyamata. A növények biomasszájának gyarapodására és a reprodukcióra potenciálisan felhasználható asszimilátumok mennyiségét elsősorban a fotoszintetikus apparátus CO_2 fixációs kapacitása és a levelek fotoszintetizáló felülete határozza meg.

A fotoszintézisről, különösen fény-érzékenységről már 1937-ben jelent meg publikáció Gregory és Pearse [2] tollából. A környezeti tényezők közül a sugárzással való

kapcsolat elemzése később is a fotoszintézis vizsgálatok egyik fő irányát képezte [3,4,5,6]. A kutatás másik iránya a környezeti tényezők együttes figyelembe vétele felé fordult [7,8], s ez a vonal vezetett el aztán a fotoszintézis modellek kifejlesztéséhez.

A fotoszintézis mérésére vonatkozóan laboratóriumban (fitotronban) növekedésben lévő növényeknél fotoszintetikusán aktív „átlaglevélen”, azaz a legfiatalabb teljesen kifejlett levélen [9,10] végezzük a fotoszintézis mérést. A kukorica klímakamrás nevelésekor az átlagos fényintenzitás $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD körül van, ami egy derült nyári naphoz képest alacsony, de egyenletes fényellátás. A természetes szabadföldi természetnél a növények felső nem árnyékolt levelei igen nagy napi sugárzásingadozásnak vannak kitéve, mely megfontolás tárgyává teszi, hogy szántóföldi méréseinknél feltétlen kövessük-e a laboratóriumi eljárást.

Célunk a sztómák által szabályozott gázcsere folyamatok mérésére alkalmas LI-6400 típusú műszerrel a nettó fotoszintézis növényen belüli - különböző levélszintek - alakulásának feltérképezése, az átlagos fotoszintézist legjobban közelítő mérőhely meghatározása volt. Amennyiben a kifejlett kukorica átlagos fotoszintetikus aktivitását akarjuk meghatározni, hol lehet ezt egy méréssel megkapni. Az általunk feltételezett átlagos fotoszintézis értékét Goudriaan CMSM szimulációs modelljével hasonlítottuk össze.

ANYAG ÉS MÓDSZER

Megfigyeléseinket Keszthelyen, az Agrometeorológiai Kutatóállomás területén végeztük 2000 tenyészidőszakában. Tesztnövényként rövidtenyészidejű Norma fajtájú kukoricát alkalmaztuk. A terület jellegzetes talajtípusa Ramann-féle barna erdőtalaj, a vetés április végén történt ($7 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$). A növények az egyetem szakembereinek javaslata alapján a környékre jellemző tápanyag-ellátásban ($100 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ N, $80 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ P és $120 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ K hatóanyag) és agrotechnikában részesültek.

A fotoszintetikus aktivitás mérése nyitott rendszerű LI-6400 típusú infravörös gázanalizátorral (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) történt kifejlett állományban. A műszer a mért szén-dioxid és vízgőz mennyiségének változásából von Caemmerer és Farquhar [11] módszere szerint határozza meg a nettó fotoszintetikus aktivitást és transzspirációs rátát. 2000 nyarán mintegy 30 kifejlett mintanövény levélemeletenkénti 3 mérésére került sor. A fotoszintézis levélen belüli variabilitásának meghatározásához, azokon a leveleken melyek mérete lehetővé tette, ott egyenlő távolságra három mérést végeztünk. A vertikális megfigyelésnél a levél középső harmada szolgált a megfigyelés helyeül. A különböző

levélszintek fotoszintetikus aktivitás feltérképezését – az összehasonlító vizsgálatokban gyakorlattá vált a fotoszintézis fénytelítési értékén – kukoricában - 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR (Fotoszintetikus Aktív Sugárzás) fényintenzitásnál végeztük, hogy a mintavételből eredő hibát csökkentjük, a fotoszintézis intenzitásra jelentős befolyást gyakorló fényhatás minimalizálásával.

A tenyészidőszak során a mérésre megfelelő teljesen derült napokon 8 és 16 óra között óránként végeztük a fotoszintézis mérést az „átlagos” fotoszintézist közelítő mérőhelyen 5-5 ismétlésben. Minden órában a 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 általunk pontszerű mintavétellel kifejlett kukoricában mért fotoszintézis intenzitás ellenőrzésére Goudriaan [1] modelljével a mintanapokra számolt értékeket használtuk. A modellfuttatáshoz szükséges meteorológiai adatokat a kísérleti terület szomszédságában lévő meteorológiai állomás szolgáltatta. A növényi input paramétereket: a növénymagasságot és a zöldterületet hetente határoztuk meg a Montgomery-képlettel, 10-10 véletlenszerűen választott mintanövényen.

A statisztikai értékelést regresszióanalízissel, valamint Willmott [12] modellek verifikálására használt szórás jellegű mennyiségével, az RMSD (Root Mean Standard Deviation) számításával végeztük:

$$RMSD = \left(\frac{\sum (O - S)^2}{n} \right)^{0.5} \quad (1)$$

ahol: O mért adat
S modellel számított adat
n megfigyelések száma

A szimulációs modell elmélete

Az általunk alkalmazott Goudriaan [1] modell működésének alapjául szolgáló sugárzási energia megoszlását leíró hőháztartási egyenleg tagjainak számszerű meghatározása (szenzibilis- és látens hőáram közismert egyenletei) a forrás-művön kívül számos korábbi publikációban megtalálható [13,14]. Az idézett egyenletekkel szemben a modell által szimulált mutatók pontosságát alapvetően behatároló állomány által elnyelt sugárzási energia fizikai közelítésének ismertetéséről kevés anyag látott napvilágot, ezért a továbbiakban e kevésbé ismert, növény által abszorbeált sugárzás közelítését ismertetjük.

A közelítést két helyzetre, nyitott és zárt állományokra elkülönítve végzi a modell. Nyitott állomány esetében az

eljárás egyszerűbb, mert az állomány önárnyékolásával nem kell számolni. Vizsgálatainkat kifejlett kukoricaállományban végeztük, így az alábbiakban a zárt állományok sugárzásmegkötésének modellbeli közelítését részletezzük Goudriaan [1] alapján.

Záródott állományok sugárzás megkötése, ha $L \geq 0,2$ (L a levélterület).

Az állomány j-ik rétegének egységnyi levélfelülete, L_s által megkötött diffúz sugárzás mennyisége az alábbi egyenlettel közelíthető:

$$R_{v,o} = (1 - \rho_{dfv}) S_{d,o} [\exp\{-K_{dfv}(j-1)L_s\} - \exp\{-K_{dfv}jL_s\}] / L_s, \quad (2)$$

ahol

$R_{v,o}$: megkötött diffúz sugárzás

$S_{d,o}$: sugárzás fluxusa borult időben

ρ_{dfv} : a diffúz sugárzás reflexiós koefficiense (PAR-ra),

K_{dfv} : a diffúz sugárzás extinkciós koefficiense (PAR-ra),

L_s : a j-ik réteg levélfelülete.

Derült idő diffúz sugárzásának meghatározására is a fenti egyenlet használható egy kiegészítő taggal ellátva, amely a napos levelek által szórt sugárzás mennyiségét tartalmazza.

Több, az eredeti leírásban részletezett egyszerűsítés után az egységnyi felület által megkötött átlagos sugárzás:

$$\bar{R}_{v,d} = S_b (1 - \sigma_v) s k_b, \quad (3)$$

ahol

$\bar{R}_{v,d}$: derült idő diffúz sugárzása

S_b : direkt sugárzás [Wm^{-2}]

σ_v : szórás koefficiens (0,3)

s: a napos levelek aránya,

k_b : a direkt sugárzás extinkciós koefficiense.

A differenciát az $R_{v,d}$ és $\bar{R}_{v,d}$ között a napfényes levelek által okozott szórás adja. A (3)-as egyenlet által leírt abszorbeált PAR szolgál alapjául mind a transzspiráció, mind a fotoszintézis számításának.

A közelítésben a sugárzás abszorpciót külön egyenletek tartalmazták borult és direkt sugárzással jellemezhető időjárásra. A köztes helyzetekre az asszimiláció

meghatározására az alábbi kifejezés használható:

$$\bar{F} = fF_{ov} + (1-f)F_{cl} \quad (4)$$

ahol

- f : a borultság mértéke,
- F_{ov} : nettó asszimiláció borult égboltnál,
- F_{cl} : nettó asszimiláció derült égboltnál.

S végül a napos (F_{sh}) és árnyékos (F_{su}) levél-hányad nettó fotoszintézisei az alábbiak szerint alakulnak:

$$F_{sh} = L_m(1-s)F(R_s), \text{ és} \quad (5)$$

$$F_{su} = sL_m \sum_{t=1}^{10} Z(\beta, t)F(R_s + R_{v,d}), \quad (6)$$

- ahol F_{sh} : napos levél nettó fotoszintézise
- F_{su} : árnyékos levél nettó fotoszintézise
- R_s : az árnyékos levelek által megkötött PAR,
- $R_{v,d}$: adott réteg átlagos, és a többi rétegből jövő diffúz sugárzása,

L_m : maximált zöldfelület ($L \geq 3,0$)

$Z(\beta, t)$: A sugárzás derült időben egyenlőtlenül osztható szét a különböző állású leveleken. Ezt a beeső sugárzás $0,1 \times t$ és $0,1 \times (t-1)$ között egy szinuszos görbével számolt összefüggéssel, a $Z(t)$ alapján, - ahol index, a napsugárzás szögétől függ, s 1-9 között változik -. A t értékét 1-10 között 10 kategóriába sorolták.

Vizsgálatainkat a fent vázolt fizikai közelítésű „átlagos” fotoszintézis intenzitás meghatározására terjesztettük ki.

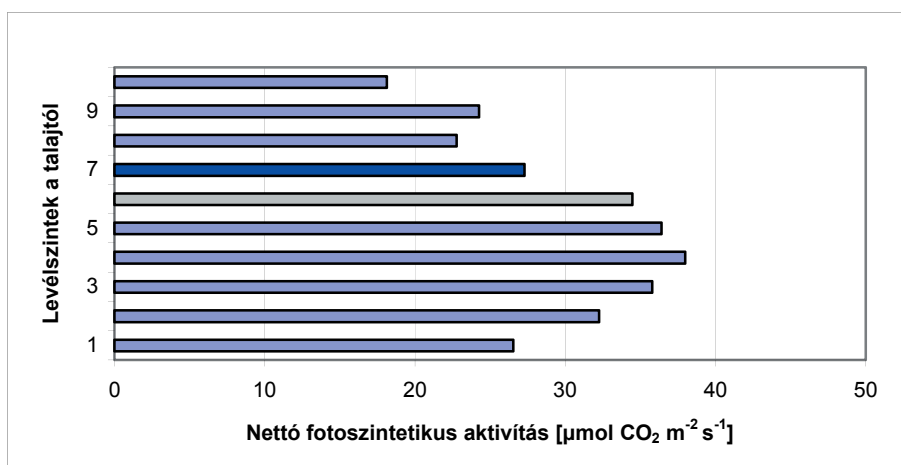
EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE

Az átlagos fotoszintézis közelítése méréssel

A fotoszintézis értéke térben és időben rendkívül változatos, köszönhetően annak, hogy mind a környezet, mind a növény biológiai sajátosságai együttesen befolyásolják alakulását. A növény különböző szintjeinek fotoszintézis alakulás elemzését a növény átlagos fotoszintézisének meghatározása céljából végeztük. Az általunk használt Goudriaan modell is a növény átlagos fotoszintézis-intenzitását számítja, szemben néhány növényi jellemzővel, - növényhőmérséklet, sztómaellenállás - melyekre növényi profilt kapunk a futtatás eredményeként. Ahhoz, hogy megtudjuk mely levélemeleten végzett mérésekkel közelítjük leginkább a növény átlagos fotoszintézis értékét feltérképeztük a kifejlett kukorica levelének különböző részein (csúcs, középső, szárfelöli) illetve levélemeletenként a 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 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PAR-nál, mint ahogy azt korábbi sztómaellenállás vizsgálatunk alapján [15] feltételeztük. Amérőprogramban a mérés előtti „inkubációs” megvilágítási időt 2 percre állítva pedig a pontszerű mintavételnél elfogadhatónak tartott 10%-os mérési hibán [16] belüli változékonyságot tapasztaltunk.

Az egyes levélemeletek fotoszintézis intenzitása azonban jelentősen eltért a levelek kora és fénynek való kitétsége alapján – kifejlett állomány alsóbb leveleinek önárnyékolása – következtében (1. ábra). A mintanövények levélemeletenként mért fotoszintézisének átlaga $29,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ volt.



1. ábra: A kukorica levélemeletenkénti fotoszintetikus aktivitása és szórása [SD] (■ átlagot legjobban közelítő érték; ■ az egycsövű kukorica csőlevele)

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 csökkent fotoszintézist mértünk, kis szórással. Derült nyári napokon ezen felső fiatal - sugárzáshatásnak nagymértékben kitett - leveleken fotoinhibíció is felléphet, aminek hatására csökken a fotoszintézis aktivitása. A szórás ellenben itt a legalacsonyabb, amely alátámasztja a klímakamrás mérések bevált gyakorlatát, mely szerint a legfiatalabb teljesen kifejlett levélen végezzük a méréseket [9,10]. Miután a célunk a kukorica átlagos fotoszintetikus intenzitásának meghatározása, 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.

Az átlagos fotoszintézis mérés ellenőrzése szimulációs modellel

A fotoszintézis napi alakulásának nyomon követése

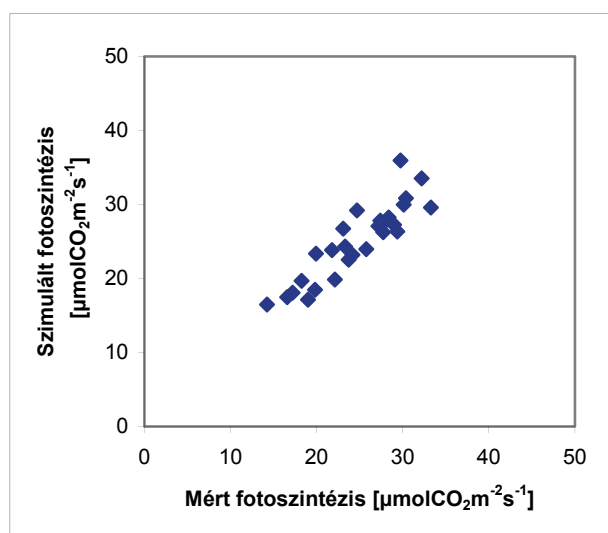
révén kapott görbék alatti terület a mintanap nettó CO_2 asszimilációjáról ad információt. Derült mintanapjainkon az óránként – a csőlevél feletti levélen - mért fotoszintézis intenzitást Goudriaan fizikai modellje által számolt értékekkel hasonlítottuk össze.

Az ellenőrzés során azzal a feltétellel éltünk, hogy a fotoszintézis mért (O) és a szimulált (S) óraértékei statisztikailag azonos kategóriába esnek (2.ábra), vagyis a pontok origón átmenő egyenesre illeszkednek ($y=x$). Ez akkor igaz, ha a pontsorozatokra illesztett egyenesek együtthatói szignifikánsan ($P=5\%$ -on) nem különböznek egytől.

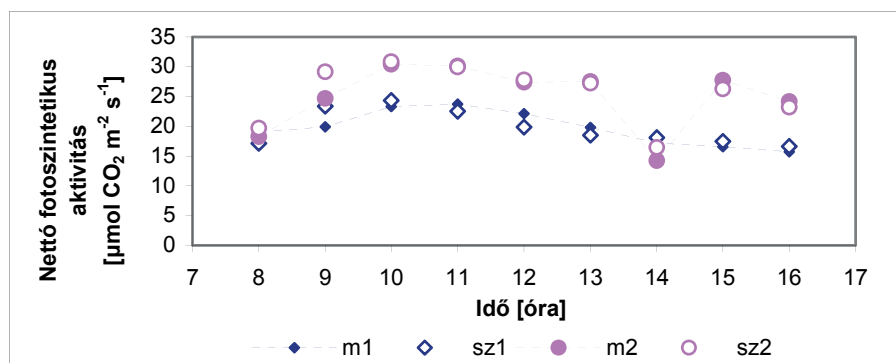
Az adatokra illesztett regressziós egyenesek tengelymetszete nem különbözött szignifikánsan a nullától, ezért az origón átmenő regressziós egyeneseket illeszthettünk. A regressziós együtthatók meredeksége sem különbözött szignifikánsan egytől ($P=5\%$), amint azt a 95%-os konfidencia intervallumok mutatják,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

1.táblázat: A statisztikai eredmények összefoglalása

| | |
|---|--------------|
| Regressziós együttható | 0,987 |
| A populációs regressziós együttható 95%-os konfidencia intervalluma | 0,957-1,0184 |
| Determinációs együttható (R^2) | 0,993 |
| A regressziós együttható standard hibája | 0,015 |
| A reziduumok (hibák) szórása | 2,128 |
| RMSD | 2,311 |



2.ábra: A mért és szimulált fotoszintézis intenzitás értékek összehasonlítása



3.ábra: A fotoszintézis mért és számított napi menete két választott mintanapon 8 és 16 óra között (m – mért; sz – modellel számított értékeket jelöli; 1 - 2000.07.07., 2 - 07.28-i mintanap)

A mintanapokon - 8 és 16 óra között - óránként mért és számított fotoszintézis értékelése során nem szabad szem előtt téveszteni azt a ténytet, hogy a megfelelő számú ismétlés ellenére a fotoszintézis mérés pontosságát a pontszerű mintavétel közismerten magas hibája alapvetően behatárolja. A mért és számolt értékek közti legnagyobb eltérés nemcsak a két mintanapunkon, hanem az összes mérési napon 900-1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PAR-nál jelentkezett (3. ábra), amikor a modellel számolt érték mintegy 15-19%-kal is meghaladta a mérteket. Erre a reggel 9 óra tájban 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. A mérési időpontok több mint felében az eltérés 5% alatti, mely még a reggel mért túlbecslést is tekintetbe véve elfogadható pontosságú mérést jelent.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A kutatás a Székesfehérvár Megyei Jogú Város Lánzos Kornél – Szekfü Gyula Ösztöndíj Alapítvány támogatásával valósulhatott meg.

IRODALMI ÁTTEKINTÉS

[1] Goudriaan, J.: 1977. Crop Mikrometeorology: A Simulation Study. Simulation nomographs. Pudoc, Wageningen.

[2] Gregory, G.G. Pearse, H.L.: 1937. The effect on the behavior of stomata of alternating periods of light and darkness of short duration. Ann. Botany N. S. 1: 3-10.

[3] Chabot, B.F. Chabot, J.F.: 1977. Effect of light and temperature on leaf anatomy and photosynthesis in *Fragaria vesca*. Oecologia 26, 363-377.

[4] Powles, S.B.: 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by the visible light. Ann. Rev. Plant Physiol. 6, 1181-1187..

[5] Demming-Adamsen, B. Adams, W.W.III.: 1992. Photoprotection and other responses of plant to high light stress. Annual Review of Plant Physiology 43, 599-626.

[6] Evans, J.R.: 1996. Developmental constraints on photosynthesis: Effect of light and nutrition. In: Photosynthesis and Environmental (ed. NR Baker). P: 281-304. Kluwer Academic Publisher.

[7] Meidner, H. Mansfield, D.: 1968. Stomatal physiology. McGraw-Hill. London.

[8] Jarvis, P.G. Mansfield, T.A.: 1981. Stomatal Physiology. Cambridge University Press, Cambridge.

[9] 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.

[10] Tóth, V.: 2001. A vízhiány és a nitrogénhiány hatása a kukorica (*Zea mays* L.) levélnövekedésére és fotoszintetikus aktivitására. Doktori értekezés, Debrecen.

[11] von Caemmerer, S.- Farquhar, G.D.: 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta, 153: 376-387.

[12] Willmott, C. J.: 1984. Some comments on the evaluation of model performance. Bull. Am. Meteorol. Soc. 1309-1313.

[13] Anda, A.- Lőke, Zs.- Sz. Kirkovits M.: 2002. Simulation of some parameters of plant water relation

in maize. Kukorica néhány vízháztartási jellemzőjének szimulációja. Journal of Central European Agriculture, Vol.3 No. 2: 95-104.

[14] Anda, A. Lőke, Zs.: 2002. Stomatal resistance investigations in maize. Proc. Of the 7th Hungarian Congress on Plant Physiology. Acta Biol. Szegediensis 46, 3-4: 181-183.

[15] Lőke, Zs.: 1999. A kukorica átlagos sztómaellenállásának meghatározása a párolgás számításához. Egyetemi Meteorológiai Füzetek, No. 13: 40-44. ELTE Meteorológiai Tanszék, Budapest.

[16] Pearcy, R. W. Ehleringer, J. Mooney, H.A. Rundel, P.W.: 1991. Plant Physiological Ecology. Chapman and Hall, London-New York-Tokyo, p:457

