

Környezeti stresszek és az emelt légköri CO₂-koncentráció hatása a gabonafélék antioxidáns enzimrendszerének működésére

Bevezetés

A klíma változékonysága alapjaiban határozza meg a mezőgazdasági növénytermesztés biztonságát. Az emberi tevékenység következtében Földünk ökoszisztémája az utóbbi 200 évben rohamos, és egyre gyorsuló változásoknak van kitéve. A légkörben jelenlevő üvegházhatást okozó gázok mennyisége ugyan csekély, de gyors növekedésük hatása drámai. Különösen a CO₂-szint növekedésének tulajdonítanak nagy szerepet a globális klímaváltozás kialakulásában. A világ számos része már ma is küzd az 1850. évhez viszonyított 0,76 °C-os globális átlaghőmérséklet-emelkedés káros hatásaival. Regionálisan egyre gyakoribbá váltak az időjárási szélsőségek, melyek közül a Kárpát-medencében legjellemzőbbek a hőmérsékleti anomáliák, az időszakos csapadékhiány, vagy az egyszerre, nagy mennyiségben lezúduló csapadék. Az egyes években csaknem bármely kombinációban jelentkező szélsőségek a termésbiztonságot jelentősen csökkentik, illetve a szemtermés minőségének romlását okozhatják. A növények klimatikus tényezők változására adott válaszreakcióit alapvetően befolyásolja az adaptációs képesség és az abiotikus stressztényezőkkel szembeni tűrőképesség. A globális felmelegedés és az időjárási szélsőségek azonban befolyásolják a növényi kártevők megjelenését és a kórokozók elterjedését és fertőzőképességét is. A csapadékos, humid időszakok elősegítik a gabonaféléknél jelentős kárt okozó fuzárium és lisztharman gombák és levélfoltosságot okozó kórokozók fertőzését és továbbterjedését (Murray és mtsai 1998). A melegebb években a levél- és szárrozsda nagyobb tömegű megjelenésére számíthatunk, melyben legalább időszakosan ugyancsak közrejátszik a magasabb páratartalom. Gyakran megfigyelhető, hogy az abiotikus és biotikus stressztényezők együttesen jelentkeznek (Bencze és mtsai 2008).

Gyakori abiotikus stressztényező a gabonafélék fejlődése során a vízhiány. A vízellátottság zavara már az egyedfejlődés korai szakaszában jelentősen korlátozhatja a növények fejlődését, illetve növekedési ütemét és a biomassza mennyiségét. A szárazságstressz kivédése során a növényfajokban a stresszhatást elkerülő és a toleranciát kialakító stratégia keveredik (Chaves és mtsai 2002).

A transzspirációs vízvesztést megakadályozó sztóma záródás a CO₂-csere gátlását is okozza, melynek következtében az asszimiláció lecsökken, a fotoszintetikus elektrontranszport, a toleranciától függő ideig azonban – a szárazságstressz ellenére – még viszonylag magas szinten fenntartható. Az elektrontranszport és a CO₂-fixáció egyensúlyának megbomlása azonban az elektronok O₂-molekulákra továbbítását okozzák. Bár ezek a mechanizmusok védik az elektrontranszport lánc elemeit a fény károsító hatásaitól, a reaktív oxigénformák (ROS) a sejt anyagaival is reakcióba léphetnek. Koncentrációjukat a sejtben ezért összetett antioxidáns védekező mechanizmusok szabályozzák, melyek megakadályozzák, hogy nagy mennyiségben halmozódjanak fel, ugyanakkor lehetővé teszik kis koncentrációváltozások finom szabályozását, érzékelését.

Az élő sejtekben az antioxidáns enzimrendszerek működése közömbösíti azokat a folyamatosan termelődő, reaktív oxigénformákat, melyek a sejt anyagait károsítva annak pusztulását okoznak. A növények stressztűrő képessége ezen enzimek éppen aktuális aktivitásával van szoros összefüggésben, stressz esetén ugyanis még több reaktív oxigénforma termelődik. Jelen pályázatban végzett kutatásainkban a fő hangsúlyt ezért az antioxidáns enzimrendszer működésére helyeztük: gabonaféléken vizsgáltuk a **kataláz (CAT)**, **glutathion redukáz (GR)**, **guajakol peroxidáz (GPX)**, **aszorbát peroxidáz (APX)** és **glutathion-S-transzferáz (GST)** antioxidáns enzimek működését.

A kísérletek leírása

1. Szántóföldi tartamkísérletek

2006 őszén szántóföldi tartamkísérletet állítottunk be, melyben 4-4 ismétlésben, gombabetegségek és rovarkártevők elleni vegyszeres védelemben két alkalommal részesített (permetezett, P), és csak rovarkártevők ellen védett (nem permetezett, NP) körülmények között 6 m²-es parcellákon a következő genotípusokat vetettük el: őszi árpa: Petra (A), őszi búza: Bezostaja 1 (RU), Ukrainka (UK), Cubus (D), Apache (FR), Libellula (I), Mv Regiment (H), Mv Mambó (H), Mv Béres (H), Mv Emma (H), őszi durum búza: Mv Makaróni (H), őszi tritikálé: Presto (PL), Kitaro (PL), tavaszi búza: Lona (CH), tavaszi árpa: Jubilant (SK), Prudentia (USA), tavaszi zab: Mv Pehely (H), Kwant (PL). 2006/2007-ben és 2007/2008-ban provokációs tenyészkerti kísérletben is elvetettük az őszi és tavaszi búza, durumbúza és tritikálé genotípusokat, indukált szár és levélrozsda kórokozó fertőzés céljából.

A következőket vizsgáltuk:

- A környezeti stresszek nyomon követése céljából ECH2O meteorológiai állomással (Decagon Devices, USA) mértük az időjárási elemeket és a talaj nedvességtartalmát.
- Monitoroztuk a kísérletekben spontán és indukáltan jelentkező betegségek (lisztharmat, szár- és levélrozsda, kalászfuzárium, levélfoltosság, vírus) megjelenését és lefolyását. A lisztharmat, levélfoltosság, szár- és levélrozsda fertőzöttséget 0-9 skála szerint értékeltük (Stubbs és mtsai 1986), a vírusos és fuzáriumos megbetegedéseket a fertőzöttség tüneteit mutató növények, illetve kalászok %-os megoszlása alapján becsültük meg. Meghatároztuk minden fajtánál az áttelelési értéket, a kalászoslási időt, a termés mennyiségi és minőségi paramétereit. A gombabetegségek terméshozamra, és termésminőségre gyakorolt hatását a permetezett (kontroll) és nem permetezett parcellák eredményeinek összehasonlításával vizsgáltuk. A teljesőrlemény fehérjetartalmát Kjeltac Auto Sampler System 1035 Analyseren (Tecator, Svédország) szárazanyag tartalomra átszámítva határoztuk meg (ICC 105/2 szabvány). A nedvessikér tartalmat lisztből az ICC 137/1 szabvány alapján mértük, a glutén indexet az ICC 155 szabvány (Perten módszere) alapján számítottuk ki.
- Az egyes gabonafélék reakcióinak és stressztűrő képességének elemzése céljából a természetes módon kialakuló környezeti stresszek, – fagy, szárazság, vagy túl sok csapadék, belvíz, magas hőmérséklet (hőstressz), betegségek (járványok) – megjelenése, valamint indukált levél- és szárrozsda epidémia során nyomon követtük a különböző gabonafajok és fajták antioxidáns enzimrendszerének aktivitásváltozásait. A következő genotípusokat vizsgáltuk: őszi árpa: Petra (A), őszi búza: Mv Regiment (H), Mv Mambó (H), Mv Béres (H), Mv Emma (H), őszi durum búza: Mv Makaróni (H), tavaszi búza: Lona (CH), tavaszi árpa: Jubilant (SK), tavaszi zab: Mv Pehely (H), Az öt enzim vizsgálatát Janda és mtsai (2005) módszere alapján 0,5 g bokrosodási csomóból (télen), illetve levélmintából (többi időszakban) öt ismétlésben végeztük.
- Az adatokat kéttényezős varianciaanalízissel értékeltük ki.

2. Fitotroni modellkísérletek

- 2.1. Fitotroni modellkísérletekben vizsgáltuk a normál (390 ppm), illetve az emelt (750 ppm) légköri CO₂-koncentráción nevelt őszi búza (Mv Regiment, Mv Mambó), őszi durumbúza (Mv Makaróni), őszi árpa (Petra), tavaszi búza (Lona) és tavaszi zab (Mv Pehely) genotípusok szárazságtűrő képességét az érés időszakában. A

kalászolási idő utáni 10. naptól hét napig alkalmaztunk vízmegvonást, mely időszak alatt az átlagosan 25 térfogat %-os talajnedvesség tartalom (V/V %), 6% körülire csökkent le. Meghatároztuk a fajták vízvisszatartó képességét, mértük a fotoszintézis és az antioxidáns enzimszisztéma változását. A magas CO₂-szint és a szárazságstressz kölcsönhatásában elemeztük a biomassa felhalmozás ütemét, a termés mennyiségi és minőségi jellegeinek eltéréseit.

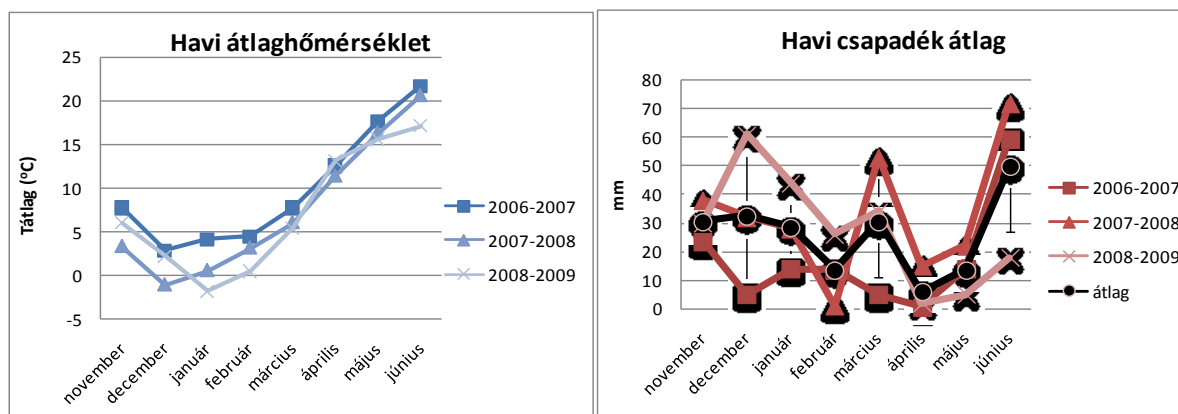
- 2.2. Őszi búzafajtákon (Mv Mambó, Mv Regiment) tanulmányoztuk normál és emelt CO₂-koncentráción a szárbainduláskor (Szasz), kalászoláskor (Kalsz) és tejesérés idején (Érsz) adott szárazságstressz hatásait. Vizsgáltuk az előző pontban felsorolt élettani és agronómiai tulajdonságokat.
- 2.3. A fejlődés különböző szakaszaiban teszteltük az eltérő ideig fennálló szárazságstressz hatását őszi búzafajtákra (Mv Mambó, Mv Regiment). A szárazság hosszának hatását a 7 napig (normál stresszidőtartam, normál CO₂-szint /NNC/, és normál stresszidőtartam, emelt CO₂-szint /NEC/ kezeléseken), valamint 14 napig tartó (hosszú stresszidőtartam, normál CO₂-szint /HNC/ és hosszú stresszidőtartam, emelt CO₂-szinten /HEC/) teljes vízmegvonás hatásai alapján elemeztük. Meghatároztuk a 2.1. pontban ismertetett élettani és agronómiai tulajdonságokat.

Eredmények

Az időjárási elemek éves anomáliái

A hőmérséklet havi átlagértékei alapján az egyes évjáratok között a legnagyobb eltérések az őszi-téli periódusban adódtak, míg a tavaszi hónapok hőmérséklete évről-évre hasonlóan alakult (1. ábra). A havi csapadékmennyiség tekintetében áprilisban és májusban voltak a legkisebb különbségek az egyes évek között, köszönhetően annak, hogy rendre ezekben a hónapokban hullott a legkevesebb csapadék. A csapadékmaximum 2009. kivételével minden évben júniusban jelentkezett, ami egybeesett a növények érésével. A legnagyobb csapadék anomáliák decemberben és márciusban voltak megfigyelhetők. A gabonatermesztést különösen a tavaszi hónapok csapadékhiánya érintette, ebben az időszakban már kimerülőben volt a talaj vízkészlete. A három év adatai azt mutatták, hogy az őszi, tél eleji maximum után fokozatosan csökkent a csapadék mennyisége, áprilusra érve el minimumát. Az általános tendenciákon túl számos extrémitás is megfigyelhető volt. A 2006/2007-es évben már ősztől kezdve minimális csapadék hullott, csak júliustól kezdődően esett le az év első felében várt eső. 2008-ban egy extrém száraz február után a március kiemelkedően csapadékos volt. 2009-ben áprilistól kezdve minimális volt a csapadék, azonban a talajban raktározott vízkészlet miatt a vízhiány csak később érezte hatását.

A csapadékeloszlás változatosságával szemben a hőmérséklet éves ciklusa kiegyenlítettebb volt. A vizsgálati időszakban a száraz és kiemelkedően meleg ősz és tavasz, valamint az enyhe tél hatására a 2006/2007-es tenyészidőszak volt a legmelegebb. 2007/2008-ban a december az átlagosnál hidegebb volt, míg a többi hónapban a hőmérséklet az átlagnak megfelelően alakult.



1. ábra

A havi átlaghőmérsékletek és csapadékmennyiségek a kísérleti periódus tenyészidőszakaiban

A maximumhőmérséklet alakulásában jelentős eltéréseket tapasztaltunk a klímanormálhoz képest (pl. enyhe február, vagy hűvös április). A 2008. év végi enyhe időjárást követően 2009. januárban és februárban a korábbi évjáratokhoz képest a hőmérséklet alacsonyabb volt, az időjárás csak tavasz derekára lett melegebb. Bár a hőmérséklet napi maximuma már áprilisban 20°C fölé emelkedett, a három vizsgált év júniusa közül ebben az évben volt a leghűvösebb.

A növények fejlődése és a betegségek alakulása az egyes éveken

Lisztharmat

A lisztharmat fertőzés az őszi genotípusoknál minden évben számottevő volt, míg a tavaszi fajtáknál minimális jelentőséggel bírt. 2007. átlagosnál melegebb telén az áttelelő lisztharmat folyamatosan jelen volt a növényeken, és május közepére már erős fertőzést okozott. A májusig tartó igen száraz és meleg időjárás hatására azonban a betegség előrehaladási görbe meredeksége kisebb volt, és egy mérsékelt maximum értékig emelkedett csak. A mérsékelt rezisztens - fogékony genotípusok görbéi párhuzamosan, egymáshoz közel haladtak. Említést érdemel, hogy a tavaszi szárazság hatására a növények a növekedésben jelentősen visszamaradtak, kisebb mértékben még a rezisztens fajták is fertőződtek, a május eleji esőzés után azonban hirtelen növekedésnek indulva részben, vagy teljesen tünetmentessé váltak. Rezisztensek voltak az Mv Béres, a Cubus és a Presto, míg az Mv Makaróni és az Mv Regiment már erősen fertőződött. A legfogékonyabb genotípusok a Bezostaja-1, az Mv Makaróni és a Libellula voltak, ez utóbbin azonban – a genotípusra minden évben jellemzően – kevesebb pusztula képződött egységnyi felületen, és így összességében a fertőzés enyhébb lefolyású volt.

2008-ban a kísérletet a tenyésztertek egy távolabbi részében vetettük el, ahol a talaj sajátosságai és a mikroklíma is eltért az előző évektől. A rosszabb vízmegtartó képességű és gyengébb tápanyag ellátottságú, napfénynek, szélnek jobban kitett területen az eredmények nem elsősorban a csapadék és hőmérsékleti viszonyoknak megfelelően alakultak. Az előző igen száraz évet meghazudtolóan alacsony szintre csökkent le a tenyészidőszak során a talajnedvesség tartalom, és a növények még az előző évinél is alacsonyabbak lettek, kalászolásuk és érésük a megelőző évhez hasonlóan korai volt. A vizsgált évek közül a legtöbb fajta ebben az évben volt rezisztens. Az Mv Béres, Cubus és Presto mellett az Mv Regiment és a Kitaro is igen enyhe fertőzési tünetekkel rezisztensnek bizonyultak. A legfogékonyabb továbbra is a Bezostaja-1 volt, de a Libellula, az Mv Makaróni és az Mv Mambó is erősen fertőződtek.

A 2009-es évben – április kivételével – az átlagosnál alacsonyabb napi hőmérsékleti maximum értékeket mértünk, a tavasz és a nyár eleje azonban csapadékban nagyon szegény volt, ezzel magyarázható a lisztharmat epidémia május végi megtorpanása. Általánosságban is elmondható, hogy az egész növényen jóval ritkábbak voltak a telepek, mint bármely addigi évben. Annak ellenére, hogy a fogékonyabb fajtákon a léziók nyomokban megjelentek a zászlósleveleken is, ezzel a fertőzöttséget a ténylegesnél súlyosabbnak mutatva mint a skála szerinti érték. Teljesen rezisztens fajtának abban az évben az Mv Béres és a Cubus bizonyult, míg az Ukrainka parcellák többségén a fertőzés mértéke a 3-as érték alatt maradt. A 2007-es évhez hasonlóan a fajták többsége valamilyen mértékben fertőződött. A legfogékonyabbak a Bezosztaja-1, az Mv Mambó, a Libellula, az Apache, a Presto és az Mv Makaróni voltak. Az egyes genotípusok fogékonyasága azonban 2007-ben és 2009-ben is – egy-két kivételtől eltekintve, pl. a Presto 2009-ben fogékonynak bizonyult – nagyon hasonló volt.

Levélrozsda

A levélrozsda a vizsgálati években a második legjelentősebb kórokozó volt, nemcsak a megjelenés időrendje, hanem az okozott fertőzés súlyossága miatt is. E gombafajnál, a nagyobb hőigény miatt, és a fertőzés jellegéből adódóan is, a tünetek megjelenése a napi maximumhőmérséklettel és a magasabb relatív páratartalommal mutatott összefüggést. A fertőzés súlyossága attól függött elsősorban, hogy a fogékony fajtákon mely időpontban jelent meg a fertőzés, illetve az érés mikor következett be. Ha az időjárás kedvezett, és a gomba számára elegendő idő állt rendelkezésre, valamennyi genotípuson létrejött a sporuláció, még ha ennek mértéke gyengébb is volt. Valamennyi évben rendkívül fogékony genotípusok voltak a Kitaro és az Mv Emma, de a Cubus is igen könnyen fertőződött. 2007-ben például ezen a genotípuson jelent meg először a fertőzés. Az Mv Regimenten általában kisebb kiséssel jelentkezett a levélrozsda, de annál gyorsabb ütemben terjedt tovább. A lisztharmatra és levélrozsda is fogékony genotípusoknál megfigyelhető volt, hogy az alacsonyabb hőmérséklet-igényű, a tenyészidőszakban lisztharmattal korábban fertőződött alsó levelek leszáradásával párhuzamosan a fiatalabb leveleken a levélrozsda tömeges sporulációba kezdett (pl. Mv Emma, Kitaro). A legrezisztensebb fajta az Mv Béres volt, néhány genotípus pedig (Mv Mambó, Ukrainka és a Presto) többé-kevésbé ellenállóként viselkedett.

2007-ben a korai meleg miatt a levélrozsda már május második harmadában fertőzni kezdett, és a növények egy hónap múlva elkezdődött éréséig erős fertőzöttség alakult ki. A 2008-as – speciális feltételei miatt már említett – év a lisztharmathoz hasonlóan nem kedvezett a levélrozsdanak sem. A betegség az átlagosnál hűvösebb április után csak május végén jelentkezett, és mivel az aszályos körülmények miatt már két hét elteltével kezdetét vette az érés, jelentősebb fertőzés nem tudott kialakulni. 2009 áprilisában azonban 23°C körüli napi maximumhőmérsékletek alakultak ki, és már a hónap közepén (04. 16-án) megfigyeltük az első uredo telepeket. A nagyon korán jelentkező fertőzés terjedése azonban a májusi hűvösebb idő miatt némiképp lefékeződött. A vegetációs periódus hosszúra nyúlása azonban kedvezett a gombának, és a három év közül ebben az évben alakult ki a legsúlyosabb epidémia. A kísérleti években a tavaszi genotípusokon általában gyenge fertőzés volt, csupán a Lona és a Prudentia voltak mérsékelten fogékonyak 2007-ben és 2009-ben.

Egyéb betegségek

A 2006/2007 enyhe tele kedvezett a vírusvektorok (kabócák, levéltetvek) áttelelésének is, melynek következménye egy kora tavaszi súlyos vírusfertőzés lett. Különösen erős volt a törpeséggel is járó fertőzés az Mv Makaróni, és a Bezosztaja-1 genotípusokon, de több más, köztük tavaszi fajták parcelláin is megfigyelhetők voltak vírustüneteket (sárgacsíkoság, antociános elszíneződés) mutató növények. Elisa teszttel a Petrából és Cubusból a WDV, az Mv Makaróniból és az Mv Mambóból a BYDV-MAV, az Mv Béresből a BYDV-MAV,

illetve BYDV-PAV, a tavaszi fajták közül a Jubilantból és az Mv Pehelyből a BYDV-PAV vírustörzseket sikerült kimutatni.

A levélfoltosság tüneteket okozó gombafajok szántóföldi elkülöníthetőségének korlátai miatt erről itt csak rövidebben kívánunk szólni, megjegyezve, hogy az ebbe a tünetcsoportba sorolható jellegek szerepe az őszi árpafajta kivételével általában kicsi volt, melynél viszont minden évben menetrendszerűen megjelent a kórokozó, és a léziók a zászlóslevélen is megfigyelhetők voltak. 2008-ban az őszi búzafajták közül is vélhetőleg több genotípus fertőződött, de a levélfoltosság fajok elkülönítése a liztharmattal szembeni hiperszenzitív reakció miatt nehézséget okozott. További vizsgálatok tisztázhatják azt a feltevést, mely szerint a két kórokozó egyidejűleg, egymás mellett, azonos növényen is jelen lehet.

A fuzárium gombák szerepe az élelmiszerbiztonsági szempontok miatt is jelentősebb. 2007-ben és 2008-ban a Bezosztaja-1 és az Ukrainka kalászkok több mint 20%-ban voltak fertőzöttek. Ezekben az években a fajták többsége fertőződött fuzáriummal, de ez csak a kalászkok kisebb hányadán volt kimutatható. Évjáráttól függően változóan fogékony volt az Apache, az Mv Emma, az Mv Regiment, az Mv Mambó, a Cubus és az Mv Makaróni. A 2009-es év volt az egyetlen, amikor szinte semmi fertőzést nem találtunk, aminek az lehet a magyarázata, hogy a vizsgált időszak alatt ez volt az egyetlen száraz júniusú év.

Provokációs fertőzések (2006/2007 és 2007/2008)

Mivel a korai mesterséges fertőzés megnöveli a kórokozó fejlődési periódusának hosszát, a levélorzsa tünetek általánosságban erőteljesebben jelentkeztek, mint a természetes módon kialakult fertőzésnél. Bár a fajták fogékonyági sorrendje mindkét kísérletben hasonló volt 2007-ben és 2008-ban különösen nagy különbség volt a kísérletek között. Míg 2008-ban a természetes fertőzés kicsi volt, a mesterségesen fertőzött parcellákon jelentős borítottságot ért el a sporuláció az Mv Emma, Kitaro (60%) és a Bezosztaja-1 (40%), illetve a Cubus és az Apache (30%) fajtákon.

Természetes szárrozsa fertőzés egyik évben sem volt, ugyanakkor – a mesterséges fertőzés ellenére – 2008-ban a provokációs tenyészkertben sem alakult ki. 2007. évben azonban a Cubus, az Mv Regiment, a Bezosztaja-1 és az Mv Mambó fajták is erősen fertőződtek (80%-ig).

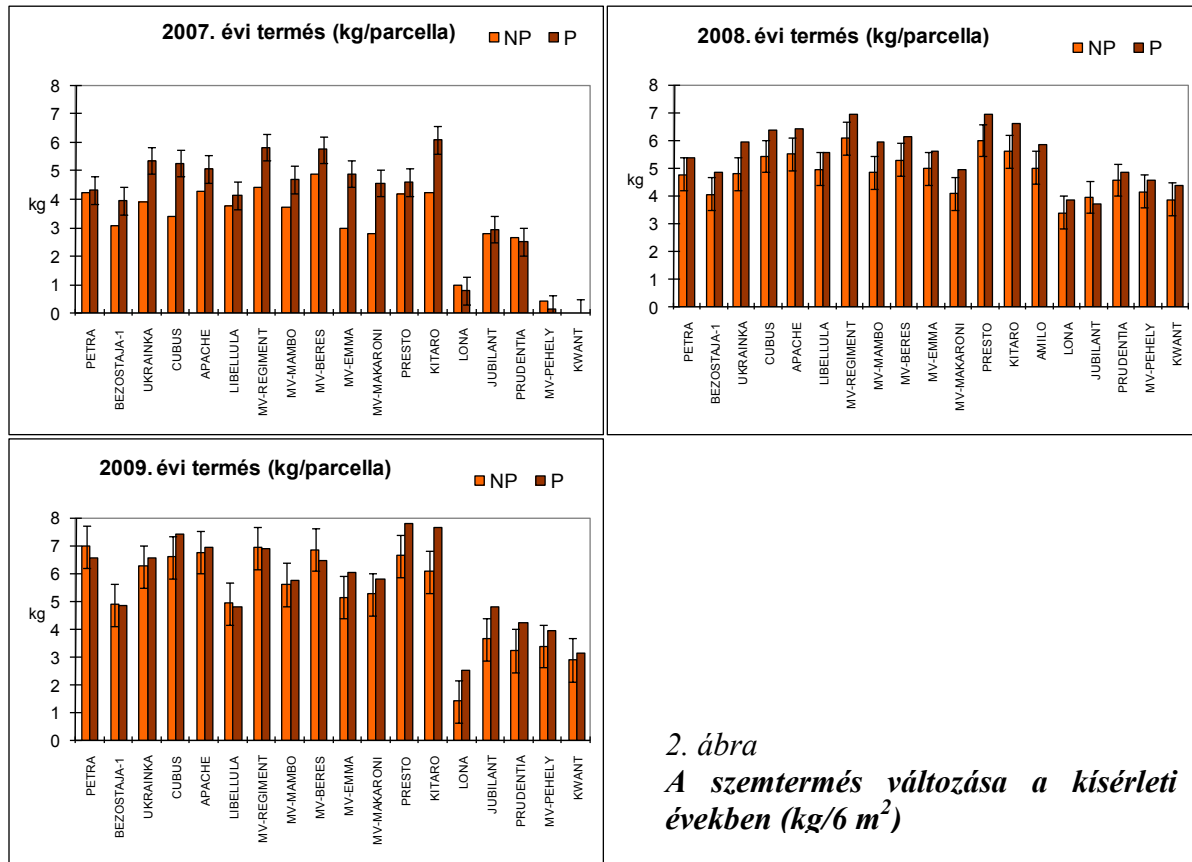
A gombabetegségek hatását a terméskomponensekre a permetezett és nem permetezett parcellákról a 2007-ben gyűjtött 10-10 növény adataiból határoztuk meg. Bár az őszi fajtáknál átlagosan kisebb volt a növényenkénti szemtermés veszteség mint a tavaszi genotípusoknál (8,4, illetve 18,6%), egyes genotípusok jelentős növényenkénti kalászsúly, szemsúly és szemtömeg, illetve ezerszemtömeg csökkenéssel reagáltak (pl. Mv Mambó: 24, 35, 40 és 8%, Mv Emmánál 13, 27, 35, és 10%). Az ezerszemtömeg a leginkább a Cubusnál (20%), Kitarónál (19%), Ukrainkánál (16%) és Petránál (11%) lett kisebb.

A vizsgálati években az extrém körülmények meghatározóak voltak mind a növények fejlődése, mind a kórokozók szempontjából. A vegetációs periódus magasabb hőmérséklete korai kalászosítást és érést okozott. A csapadékviszonyok rapszodikussága erősen limitálta a növények fejlődését, illetve a sok csapadék és az érés alatti párasabb körülmények elősegítették a fuzárium gombák fertőzését. A magasabb téli hőmérséklet kedvezett mind a liztharmat, mind a növényi kártevők áttelelésének, nőtt a vírusfertőzöttség, ezzel szemben a kora tavasszal jelentkező nyári meleg súlyos levélorzsa epidémiát váltott ki.

A parcellánkénti szemtermés mennyisége és minősége

A kísérlet minden évében a gombaölőszeres kezelés a fajták átlagában, nagy genotípusbeli eltérésekkel jelentős többletermést (2. ábra) eredményezett. A permetezés hatására a legnagyobb különbség a legszárazabb 2007-es évben volt, amikor a termés a legalacsonyabb

lett. 2009-ben a tavaszi csapadék a későbbi szárazság ellenére is az őszi genotípusok terméshozamának jelentős növekedését eredményezte, míg a tavaszi genotípusok már jóval kisebb termést hoztak, mint előző évben (részletek Bencze és mtsai 2009 cikkben).



2. ábra
A szemtermés változása a kísérleti években (kg/6 m²)

A gabonaszemek fehérjetartalma 2007-ben magas volt. A legtöbb vizsgált fajtánál a fehérje mennyisége a nem permetezett növényeknél szignifikánsan alacsonyabb volt. A tavaszi árpánál (Jubilant, Prudentia) a kisebb fehérjetartalom viszont a vegyszeres védelemben részesített növényeknél volt megfigyelhető. Egyes őszi búzafajtáknál a permetezés sikértartalmat növelő hatását is tapasztaltuk, ez azonban ebben az évben a gabonafajták átlagában nem jelentkezett egyértelműen. A sikér minősége (gluténindex és a sikérterülets mértéke) sem változott meg szignifikánsan.

2007-tel ellentétben, 2008-ban a gabonaszemek fehérjetartalma kimondottan alacsony volt, és három genotípus kivételével (Mv Pehely, Petra és Bezosztaja-1) a permetezés hatására sem lett magasabb. A szem fehérjetartalma a Lonánál volt a kezelések átlagában a legmagasabb, majd a zabfajták és árpa genotípusok következtek. Az őszi búzafajták az előbbieknél alacsonyabb fehérjetartalmúak voltak: Libellula, Mv Béres, Mv Emma, Bezosztaja-1, Mv Mambó sorrendben. A legnagyobb termést adó fajtákban volt a legkevesebb a szem fehérjetartalma. Bár a permetezés az összfehérje mennyiséget nem változtatta meg szignifikánsan, a tartalékfehérjék mennyiségét jelentősen megnövelte és a búzafajták többségében szignifikánsan magasabb volt a liszt sikértartalma. Ennek ellenére több fajtánál a sikér szerkezeti jellemzői minőséggyengülésre utaltak, és a genotípusok átlagában is csökkent a glutén index (Bencze és mtsai 2009).

2009-ben a gabonafajták átlagában a fehérjetartalom közepesen alacsony volt, a permetezés azonban itt is szignifikáns növekedést okozott. Legtöbb fehérjét a tavaszi genotípusok (Lona, Mv Pehely és P kezelésben az árpafajták) termésében mértünk, míg az ősziak közül az Mv Béresnél a fehérjetartalom a Lonát megközelítően nagy volt, permetezett és nem permetezett körülmények között egyaránt. A nedvesség mennyisége – a fehérjéhez

hasonlóan – közepes volt ebben az évben, de a fungicid kezelés hatására megnőtt. A magasabb sikértartalom ellenére a gluténindex és a sikerterület értékek is arra utaltak, hogy a permetezett növények termésében a siker lágyabb lett, mint a nem permetezetté.

Az antioxidáns enzimek évenkénti aktivitás változásai

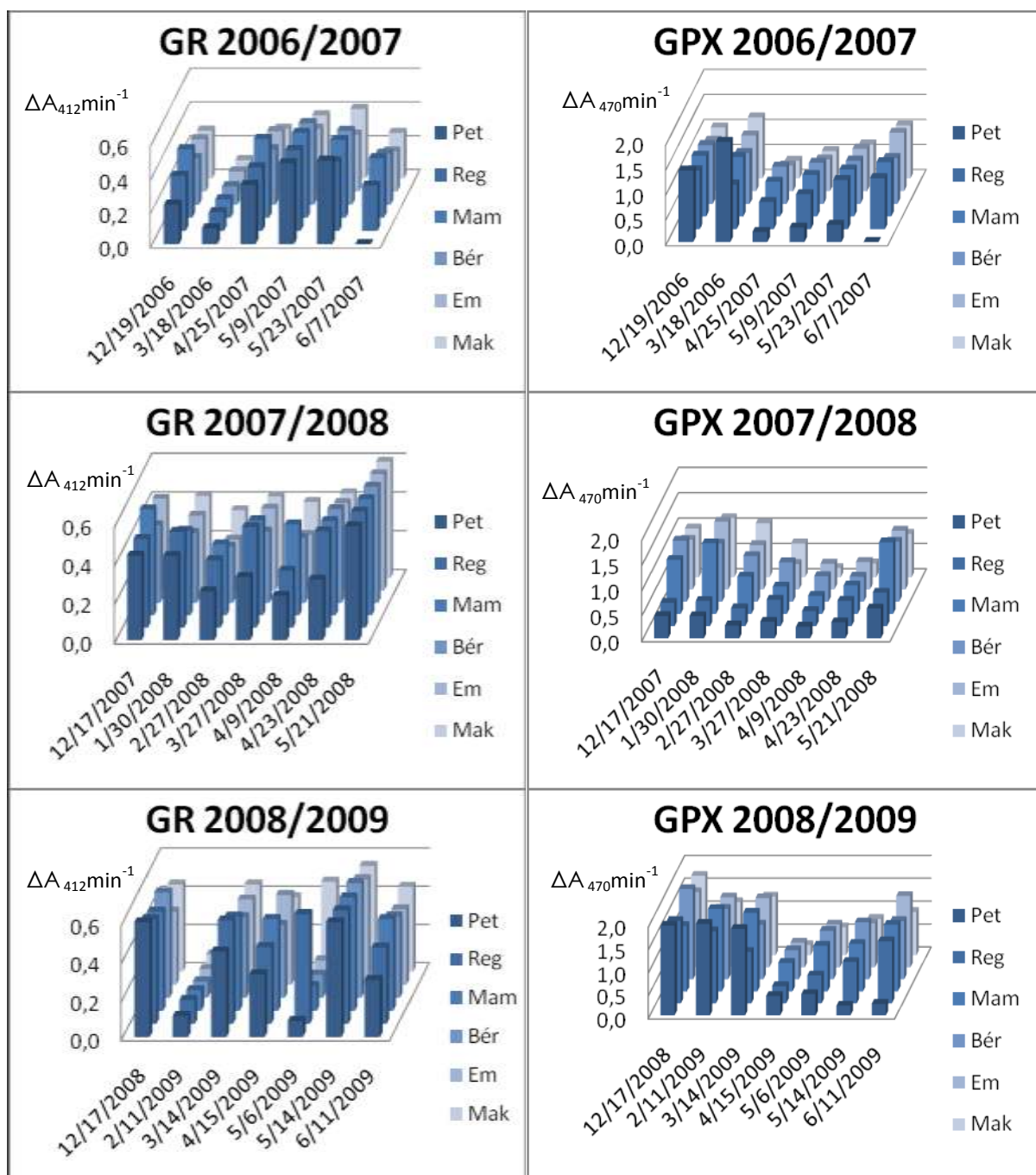
Az antioxidáns enzimek egy részének éves mintázata többé-kevésbé hasonlóan alakult a különböző években, és az egyes genotípusoknál, csupán a tendenciákban mutatkoztak kisebb eltérések. A glutation reduktáz aktivitása – a tél végi-tavaszi eleji periódus kivételével, ahol általában látványos visszaesés mutatkozott – májusi maximummal viszonylag magas volt (3. ábra). Az egyes évek között nem voltak nagyon nagy különbségek, mindössze a tél végi csökkenés mutatkozott enyhébbnek 2008-ban, mint a többi évben.

A peroxidázok (GPX) a téli és a tavasz eleji időszakban működtek legnagyobb intenzitással, ezt követően aktivitásuk jóval alacsonyabb szintre esett vissza, majd az érési időszakban kisebb mértékben újra növekedni kezdett (3. ábra). A GPX aktivitás 2008-ban volt a leggyengébb, míg 2009 telén és tavaszán mértük a legmagasabb értékeket.

A kataláz általában tavasztól nyárig adott magasabb aktivitás értékeket, bár 2009-ben a tél eleji, és a tavasz végi periódus kivételével igen alacsony aktivitást mértünk (4. ábra). Ez az időszak (januártól május elejéig) a három év közül ebben az évben volt a leghűvösebb, annak ellenére, hogy áprilisban egy többnapos periódus során 23°C fölé emelkedett a napi hőmérsékleti maximum. A kataláz aktivitása elsősorban nem a lehullott csapadék mennyiségével, hanem a talajnedvesség tartalom alakulásával mutatott összefüggést. Ez különösen kifejezett volt a vizsgálatok utóbbi két évében. 2007/2008-ban a kataláz aktivitás akkor nőtt meg, amikor vízhiányos állapotok alakultak ki: februárban 11%, márciusban 13% körül volt, majd a további mintavételeknél 6% és 3%-ra esett le a talaj víztartalma (15 cm mélységben), ami igen erős vízhiánynak felel meg. 2009-ben az akkori tenyészterületen a vízellátottság (a tavasztól mutatkozó csapadékhiány ellenére) a megelőző évinél sokkal jobb volt, csak május közepétől csökkent 13% körüli értékre, majd júniusban 10%-ra, amikor is a kataláz aktivitása emelkedni kezdett. A megelőző decemberi periódusban, bár nem volt vízhiány, a hőmérséklet az átlagosnál melegebb (5-7°C) volt, hasonlóan a 2007. évhez, amikor viszont áprilistól kezdve a meleg mellé 15% körüli értékre lecsökkent talajnedvesség tartalom is társult. Májustól kezdve 38mm csapadék hullott le, amely kisebb mértékben megnövelte a talajnedvességet, majd júniustól, amikor az érés már folyamatban volt, helyreállt a vízellátottság. A kataláz enzim aktivitása nagyobb fajtaeltérésekkel júniusig viszonylag magas maradt.

Az APX aktivitás az egyes években eltérően alakult (4. ábra). A legalacsonyabb, a leghűvösebb tavaszú 2009-ben volt, míg a másik két évben jóval magasabb értékeket mértünk. A legmagasabb átlagos aktivitás a 2007/2008-as tenyészidőszakot jellemezte, amely még a következő tenyészidőszak elején (december) is magas maradt. 2006-ban ezzel szemben a mintavétel éppen egy huzamosabban fagyponthoz alatti maximum hőmérsékletű periódusban történt, bár az évre alapvetően az átlagosnál jóval melegebb körülmények voltak jellemzőek. Ezen eredmények nem igazolják egyértelműen a hőmérséklet és az APX aktivitás szoros összefüggését, ugyanis e két tényező egybeesése más egyéb ok-okozati viszonyoknak a következménye is lehet.

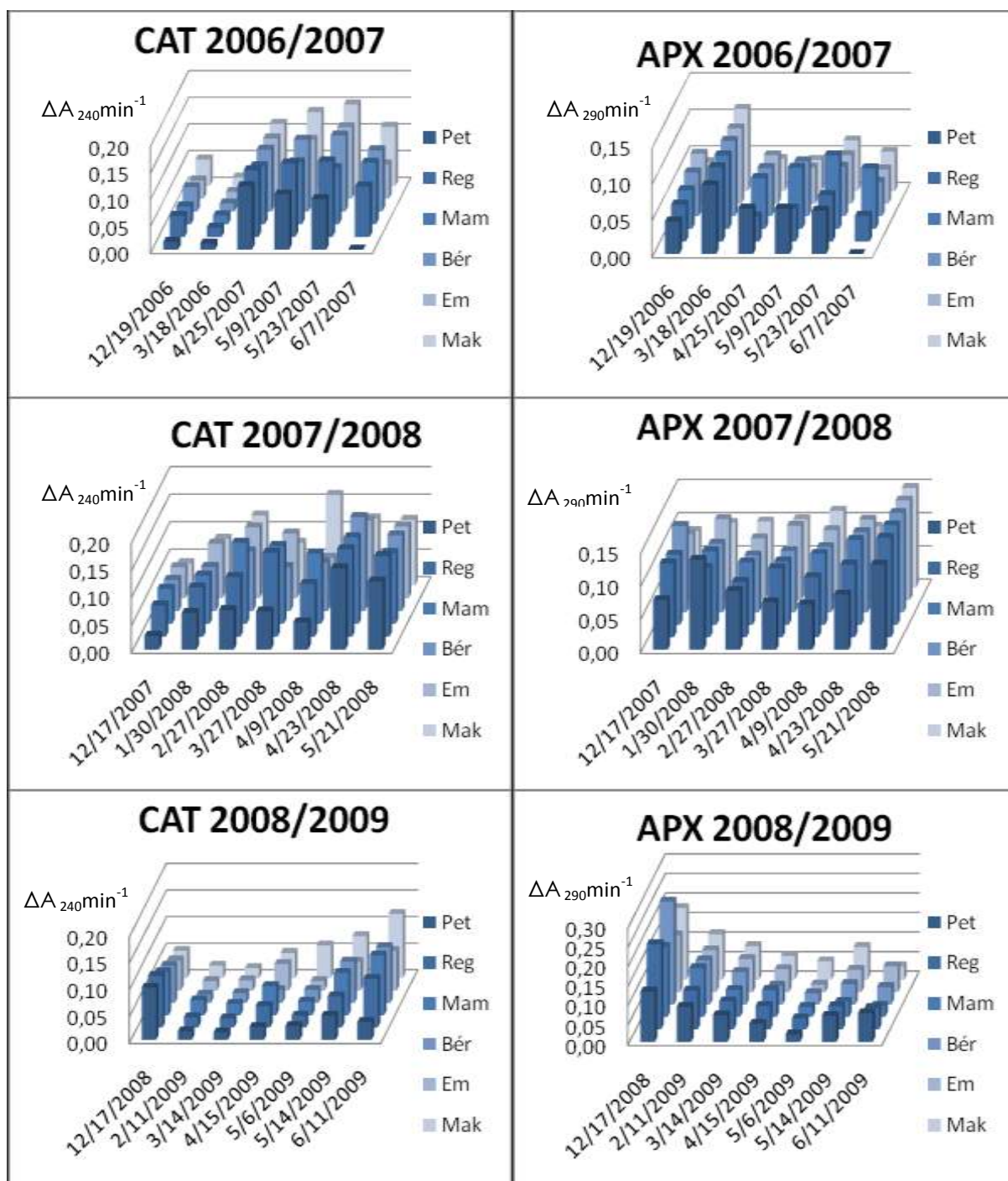
A GST enzim működésére az alacsony tavaszi aktivitás volt jellemző, míg május-június folyamán az enzim aktivitása megnőtt (5. ábra). Decemberben – genotípusbeli eltérésekkel – általában az enzim gyenge működése volt tapasztalható.



3. ábra

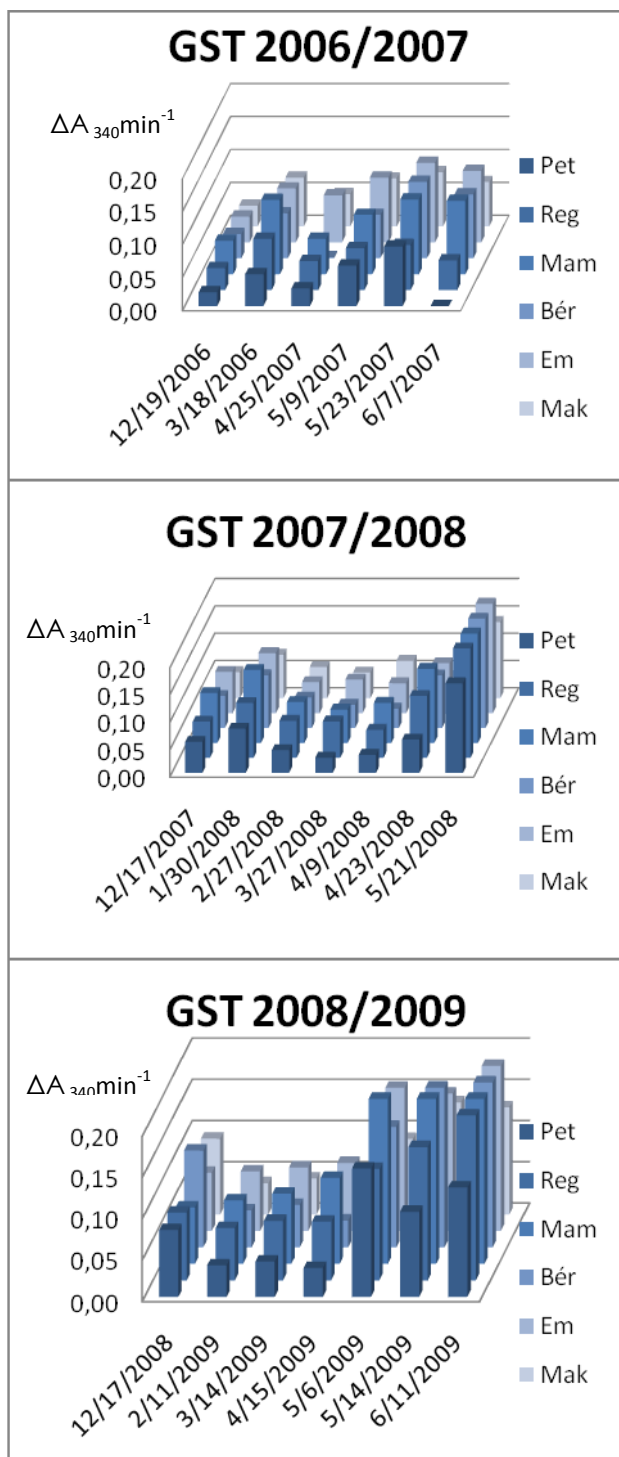
A glutation reduktáz (GR) és a guajakol peroxidáz (GPX) enzimek aktivitásának változása a gabonafajok és -fajták bokrosodási csomójában (tél), illetve levelében (többi vizsgálati periódus)

Fajták: Petra (Pet), Mv Regiment (Reg), Mv Mambó (Mam), Mv Béres (Bér), Mv Emma (Em), Mv Makaróni (Mak)



4. ábra

A kataláz (CAT) és az aszkorbát peroxidáz (APX) enzimek aktivitásának változása a gabonafajok és -fajták bokrosodási csomójában (tél), illetve levelében (többi vizsgálati periódus) [Petra (Pet), Mv Regiment (Reg), Mv Mambó (Mam), Mv Béres (Bér), Mv Emma (Em), Mv Makaróni (Mak)]



5. ábra

A glutation-S-transzferáz (GST) enzim aktivitásának változása a gabonafajok és -fajták bokrosodási csomójában (tél), illetve levelében (többi vizsgálati periódus)

[Petra (Pet), Mv Regiment (Reg), Mv Mambó (Mam), Mv Béres (Bér), Mv Emma (Em), Mv Makaróni (Mak)]

Az antioxidáns enzimrendszer változásai általában nem voltak szorosan kapcsolatba hozhatók a betegségek előfordulásával, illetve a fertőzések súlyosságával. A három vizsgálati év közül kettőben (2007 és 2009) különösen jelentős volt a gombabetegségek szerepe,

azonban ezekben az években sem volt egyértelmű és határozott reakció. Ezzel szemben 2008-ban, a relatíve szárazabb feltételek között nem alakult ki levélrozsda fertőzés, és a lisztharmat szerepe sem volt túl nagy, ugyanakkor éppen ebben az évben volt a CAT, APX GR aktivitása is magas. Ez azonban inkább a szárazsággal, mint a betegségekkel függhetett össze. A betegségek sikertelen továbbterjedésében valószínűleg közrejátszott az is, hogy a szárazság miatt a zártabb gázcsereváltásokon keresztül a kórokozó nem tudott könnyen behatolni, illetve a fénynek, szélnek jobban kitett területen a betegségek kialakulásához szükséges páratartalom is alacsonyabb volt. Így további vizsgálatokat igényel az antioxidáns enzimrendszer és az erősebb oxidatív stressz szerepének tisztázása, valamint annak eldöntése, hogy mennyiben volt meghatározó a fertőzési feltételek kedvezőtlené válása a betegségek gátlásában.

Az antioxidáns enzimrendszer összetevőinek éves változásai

A glutation reduktáz és a guajakol peroxidáz enzimek aktivitása az egyes években egymással ellentétesen alakult, és ez az egyes évek közötti változásokban is érvényesült. A kataláz és az aszkorbát peroxidáz aktivitások ezzel szemben hasonló tartományban mozogtak. A legkisebb aktivitás a legjobb vízellátottságú évben (2008/2009) volt, közepes, a közepes talajnedvesség (2006/2007) esetén, míg a legnagyobb a legrosszabb vízellátottságú évben (2007/2008) volt. Érdekes módon a glutation-aszkorbát ciklus elemei között nem volt mindig szoros összefüggés. A GR és az APX működése ellentétesen változott meg 2009-ben, míg 2007-ben és 2008-ban aktivitásuk arányos és megközelítően hasonló volt. Ez felveti a sejtekben a redox állapot jelentősebb megváltozásának lehetőségét, illetve a ciklus szubsztrát-termék komponenseinek koncentrációváltozását is.

A tél - tél végi időszak dominánsabb enzime a guajakol peroxidáz volt, amely leginkább ebben a periódusban volt aktív, de a GR enzimmél is mértünk magasabb aktivitásértékeket. A GR viszont mindhárom évben a tavaszi időszakban volt határozottan aktív. A GST aktivitása inkább a nyár eleji időszakban nőtt meg, illetve abban az évben volt magasabb télen, amikor a hőmérséklet is magasabb volt az átlagosnál. A többi enzim nem volt szorosan köthető a fejlődés különböző szakaszaihoz.

Mivel a betegségek előfordulása nagyon szorosan összefüggött az időjárás alakulásával, hatása nem volt elkülöníthető a hőmérsékleti stressz, illetve a szárazság következményeitől. Mivel a legerősebb fertőzés évében mértük a legalacsonyabb antioxidáns enzim aktivitásokat, az egyes genotípusok között így minimálisak voltak a különbségek. További vizsgálatokra lenne szükség, melyek során fitotroni modellkísérletekben, kontrollált körülmények között, jól elkülöníthetően lehetne vizsgálni a biotikus és abiotikus tényezők kölcsönhatását.

Eredményeink alapján a következő megállapításokat tehetjük:

- Az időjárási tényezők közül a szárazságnak volt a legmarkánsabb hatása az antioxidáns enzimrendszerre, és az szoros kapcsolatot mutatott a CAT aktivitásával. Egyes években azonban az APX aktivitása is összefüggött kisebb mértékben a talajnedvesség tartalom csökkenéssel. A GPX aktivitás a téli- tél végi periódusban volt jellegzetesen magasabb.
- A szántóföldi körülmények között a betegségek az időjárási tényezőkkel mindig kombinációban érvényesültek, szárazságstressz mellett magas volt az APX és CAT aktivitás, ugyanakkor a betegségek kevésbé voltak virulensek. Erős fertőzés esetén a CAT és APX enzimek kis aktivitásúak voltak.
- Egy stresszre adott pozitív enzimválasz nem feltétlenül eredményezte a stressztűrő képesség jelentős javulását. Szárazságstressz hatására például éppen a gyenge tűrőképességű fajták antioxidáns aktivitása nőtt meg jelentősebb mértékben, míg a jó

vízvisszatartó képességű fajták eleve magasabb aktivitással bírtak, amely vagy változatlan maradt stressz hatására, vagy jóval kisebb mértékben változott meg.

- Nagy szerepe van a stressztűrésben a vízvisszatartó képességnek, de a gabona fajok egyéb jellemzőinek is, mint pl. a koraiság, amely lehetővé teszi a stressz elkerülését, vagy a mélyre hatoló gyökérzet, ami adaptációs mechanizmus.
- Egyes genotípusoknak (mint pl. az Mv Béres) jó volt a betegségekkel szembeni ellenállóságuk, és a száraz évjáratot is csak kisebb termésvesztéssel vésztették át. Más genotípusok vagy a betegségekkel szemben, vagy a szárazságra, vagy mindkettőre érzékenyebbek voltak. A kórokozó rasszváltozások miatt az egyes években a fajták rezisztencia tulajdonságaiban is történt változás.
- Egyes enzimek (GR, GPX) aktivitása évről-évre többé-kevésbé hasonló éves ciklus szerint alakult, míg az APX és a CAT aktivitás igen nagy ingadozást mutatott.
- A folyamatosan száraz körülmények között (2008-ban) több enzim aktivált állapotban volt, amely felfogható egy edződési folyamat következményének is. A téli edződési periódusban bekövetkező melegebb időszakban viszont magasabb CAT és APX aktivitásokat mértünk.

Az érés alatti szárazságstressz és a magas CO₂-szint hatása a gabonafajtákra

A fotoszintézis intenzitása szoros kapcsolatban volt a talajnedvesség szint csökkenésével, és jól jelezte az adott genotípus stressztűrő képességét. A legjobb vízvisszatartó képességű Mv Mambónál az enyhébb stressznél alig volt csökkenés, és még a legerősebb stressznél is képes volt a nettó CO₂-asszimilációra. Az Mv Regiment, amely az Mv Mambónál kevésbé szárazságtűrő fajta, a stressz fokozódására meredeken zuhanó asszimilációval reagált. A többi genotípus esetében már enyhe stressznél is meredeken csökkent a CO₂-megkötés, majd gyorsan meg is szűnt. Normál vízellátottságnál az emelt CO₂-koncentráción nevelt növények transzspirációja jóval alacsonyabb, fotoszintetikus aktivitása magasabb volt, mint normál CO₂-szinten. A szárazságstressz kezdetétől azonban a CO₂-megkötés meredekebben kezdett csökkenni, és bár az enyhe stressznél még tovább fennmaradt, a szárazság fokozódásával végül alacsonyabb értékre esett vissza, jelezve, hogy a jóval nagyobb levéltömeg miatt az egyensúly felbomlása drasztikusabb következményekkel jár.

A fajták szárazságtűrő képessége markáns, vizuálisan is értékelhető különbségeket mutatott. A jelen kísérlet igen intenzív szárazságsokk kezelése során a leggyorsabban vizet veszítő genotípusok a 3-4. nap elteltével jelentős turgorvesztésen mentek keresztül. Ilyen fajta volt a Petra, amely közepes stressznél már meredeken zuhanó víztartalom csökkenéssel reagált. Az Mv Pehely, és az Mv Makaróni is 8-12% talajnedvesség tartalom mellett már jelentősebb, 6%-ot meghaladó mennyiségű vizet veszített. Erős stressznél számottevő mennyiségű nedvességet veszített a Lona. Az őszi búza genotípusok túrték legjobban a vízmegvonást. Az Mv Regiment a talajnedvesség tartalom csökkenésével lineáris, de igen csekély mértékű vízvesztést mutatott. A hajtás nedvességtartalma még erős stressznél sem csökkent 70% alá, és csak az 5-6. napon kezdtek a levelek furulyázni. Kiváló szárazságtűrőnek bizonyult az Mv Mambó, amely vízvesztés nélkül, sokáig képes volt fenntartani normál állapotát, és csak erős stressznél veszített minimális mennyiségű vizet.

Az antioxidáns enzimrendszer változása is jól megfigyelhető volt a növények vízmegtartó képességének. A kevésbé szárazságtűrő genotípusok a szárazságstressz mértékével arányos antioxidáns enzimaktivitás növekedéssel reagáltak, az általánosan jelentkező, igen erős oxidatív stressz bizonyoságául, amely valamennyi vizsgált enzimmél megfigyelhető volt. A genotípusok közül kontroll körülmények között ezeknél a fajtáknál volt a legalacsonyabb valamennyi antioxidáns enzim aktivitása, és még aktivált állapotban sem érte el a jó stressztűrő képességű fajtákét. A valamivel jobb szárazságtűrő képességű Lonánál a peroxidáz aktivitás (GPX) még jó vízellátottságnál is messze a genotípusátlag felett volt, míg a többi

enzim kis aktivitással működött. Szárazságstressz hatására a GPX aktivitása nem változott szignifikánsan, az APX aktivitás viszont már enyhe stressznél is határozottan magasabb lett. Kisebb mértékben megnőtt a GST, és a CAT aktivitása is, illetve a vízstressz erősödésével a GR aktivitás is kissé nagyobb lett.

Normál vízellátottságnál a Lonához hasonlóan kiugróan magas peroxidáz (GPX) aktivitást mértünk az Mv Regimentnél is, amely kismértékű átmeneti csökkenés után újra normál szintre emelkedett. A GR és a GST aktivitás már igen enyhe stressznél 50%-kal nőtt, és magas maradt a kezelés végéig. Az APX hasonlóan gyors növekedését azonban a stressz erősödésével az aktivitás visszaesése követte. Hasonló, de enyhébb csökkenést mutatott a CAT aktivitása is.

A kiváló szárazságtűrésű Mv Mambó antioxidáns aktivitása szárazságstressz nélkül is kimagasló volt valamennyi genotípushoz képest. Normál vízellátottságnál a GR aktivitás ennél a fajtánál volt a legnagyobb, és az APX és a CAT aktivitás minimálisan is kétszerese volt a többi genotípusénak. A GPX aktivitása ugyan nem érte el a Lonánál és a Mv Regimentnél mért értékeket, de így is jóval meghaladta az átlagot. A GST aktivitás is itt volt a legnagyobb. A vízmegvonás hatására az antioxidáns enzimek működése nem fokozódott, aktivitásuk inkább enyhe mértékű csökkenést mutatott.

Eredményeink igazolták szárazságstressz esetében azt a hipotézist, miszerint az antioxidáns enzimszisztéma általában magasabb aktivitása valószínűsítheti a genotípus jobb stressztűrő képességét. A kevésbé stressztűrő fajták relatíve nagy aktivitásváltozással reagáltak a vízmegvonásra. Az antioxidáns enzimszisztéma emelt szintje sem érte el azonban a nagyon jó rezisztenciájú genotípusokét. Mivel a tolerancia képességének kimerülésével már a védelmi mechanizmusok is gyengülnek, ezért a stressztűrő képesség meghatározó elemének tekinthető az antioxidáns enzimszisztéma stabilitása. Természetesen a vízvisszatartó képesség háttérmechanizmusai is alapvető jelentőségűek, amelyek nélkül a növényi szervezet homeosztázisa felborulna.

A CO₂-megkötés mértéke szoros kapcsolatot mutatott a talajnedvesség tartalommal, ezért a szárazságstressz gátolta a növények biomassza felhalmozását és korai kényszerérést okozott, növelte a steril szemek számát (p=10%), lecsökkent a szemek végső tömege is, melynek egyenes következménye a növényenkénti szemtermés mennyiségének közel 40%-os átlagos csökkenése volt. A kisebb tömegű szemekben relatíve magasabb volt a fehérjetartalom a keményítőfrakció rovására. A kétszeres CO₂-szinten nevelt növények több szervesanyagot állítottak elő, magasabbak voltak, több kalászt hoztak és termésük nagyobb volt (a kicsivel nagyobb növényenkénti számszámunk, illetve a fajták átlagában nem szignifikáns mértékű szemméret növekedésnek köszönhetően), mint a jelenlegi CO₂-koncentráción (1. táblázat)

1. táblázat

Az emelt légköri CO₂-szint és a szárazságstressz hatása a gabonafajták átlagában

Vizsgált paraméterek	K	Sz	EC	EC+Sz	SzD _{5%}	SzD _{1%}	SzD _{0,1%}
Növénymagasság (cm)	59,75 ^a	60,70 ^a	66,98 ^b	67,53 ^b	1,73	2,28	2,91
Hajtásszám (db)	5,49	5,49	5,63	5,80	0,42	0,55	0,71
Kalászszerkezet (db)	2,59 ^a	2,60 ^a	2,81 ^{ab}	2,88 ^b	0,25	0,33	0,43
Produktivitás (%)	50,89	50,25	53,57	54,06	4,96	6,52	8,35
Biomassza száraztömeg (g)	7,7 ^a	6,7 ^b	8,9 ^c	7,9 ^a	0,69	0,91	1,17
Szemszám (db)	100,6 ^{ab}	91,1 ^a	105,5 ^b	102,5 ^b	10,74	14,13	18,08
Termés (g)	2,83 ^a	1,76 ^b	3,18 ^c	2,30 ^d	0,28	0,37	0,48
Ezerszemtömeg (g)	29,0 ^a	19,6 ^b	31,2 ^a	22,5 ^c	2,33	3,07	3,92
Harvest index (%)	36,2 ^a	25,7 ^b	35,5 ^a	27,9 ^c	1,68	2,21	2,82
Fehérjetartalom (%)	17,04 ^a	21,63 ^b	16,23 ^c	19,70 ^d	0,16	0,21	0,28

Vizsgált genotípusok: őszi árpa: Petra; őszi búza: Mv Mambó, Mv Regiment; őszi durum: Mv Makaróni; tavaszi búza: Lona; tavaszi zab: Mv Pehely.

Kezelések: K= kontroll, Sz= szárazságstressz, EC= emelt légköri CO₂-szint, EC+Sz= emelt légköri CO₂-szint és szárazságstressz.

A kétszeresre emelt légköri CO₂-szint már a kalászosítás előtt megnövelte a biomassza felhalmozást, míg a szemek száma kisebb mértékben lett nagyobb. Az intenzívebb szénhidrát beépülésnek köszönhetően nőtt a gabonaszemek átlagos tömege és a növényenkénti termés mennyisége is, míg a harvest index nem különbözött szignifikánsan a kontrolltól, jelezve, hogy a növény által megkötött nagyobb CO₂ mennyiség átlagban arányosan jelent meg a szemtermésben is. A szemek fehérjetartalma a nagyobb mértékű keményítőbeépülés miatt ennél a kezeléskor volt a legalacsonyabb.

Az emelt légköri CO₂-szint kedvező hatásának következtében általánosságban javult a gabonafélék szárazságstressz-tűrése, a biomassza tömege és a szemszám a kétszeres CO₂-koncentráción nevelt, szárazságstressz kezelést kapott növényeknél a kontroll értékekkel (normál CO₂-szint és vízellátottság) volt azonos. A magas CO₂-koncentráció a szárazságstressznek a termés mennyiségi paramétereikre gyakorolt negatív hatásait is jelentősen mérsékelni tudta. Bár a kontroll (normál vízellátottság) értékeket nem érte el, a termés nagyobb volt a normál CO₂-szinten nevelt, szárazságstressz kezelésben részesített növényekhez képest, és nőtt az ezerszemtömeg és a harvest index is. A szemek fehérjetartalma a magas CO₂-szint és a szárazságstressz ellentétes hatása következtében közepes mértékben lett magasabb.

Bár fajtánként a szignifikancia szintet a nagy szórásértékek miatt a kétszeres CO₂-koncentráció pozitív hatása nem mindig érte el, a tendencia egyértelműen érvényesült. A genotípusok között azonban eltérések voltak. A szárazságstressz az átlagosnál nagyobb termésnövekedést okozott a Lonánál, míg a Petránál és az Mv Pehelynél kisebb volt a

hozamcsökkenés mértéke. A magas CO₂-szint viszont a Petránál és a búzafajtáknál indukált nagyobb biomassza és termésmnövekedést, míg az Mv Pehelynél nem volt lényeges hatása.

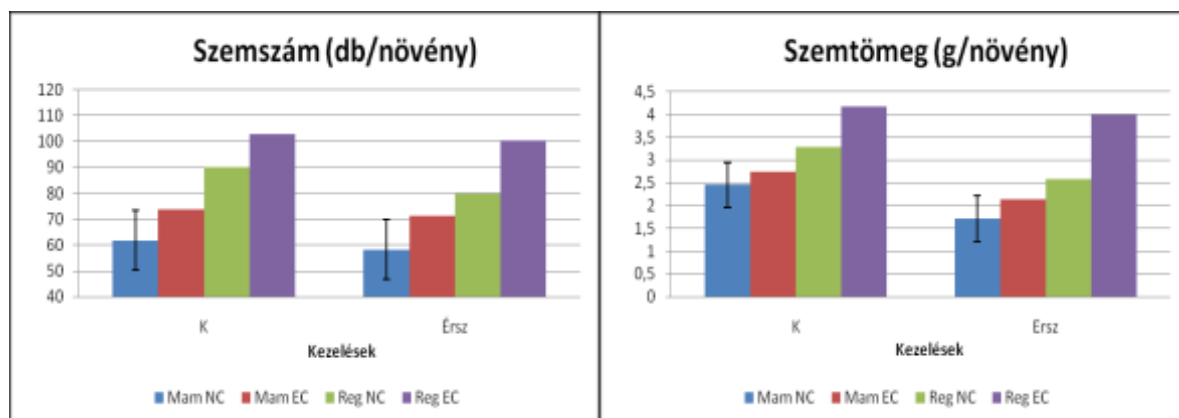
Méréseink tehát igazolták, hogy a magas CO₂-koncentráció nagymértékben mérsékelni tudja a szárazságstressz káros hatásait a gabonafélék biomassza produkciójára és terméshozamára. Az érés időszakában adott szárazságstressz esetén azonban a vízvisszatartó képesség és a genotípusok antioxidáns enzim jellemzői csak korlátozott kapcsolatban voltak a biomassza és termés paraméterek alakulásával. Ebben közrejátszhatnak az egyes gabonafajok közötti alapvető különbségek, mint például az is, hogy a kisebb termésvesztéset elszenvedő árpa és zab fajták a megelőző időszakban igen intenzív biomassza felhalmozást végeztek.

A különböző fenofázisokban alkalmazott szárazságstressz hatása a búzára

A fenológiai jellemzők közül a szárba indulás időszakában szárazsághatásnak kitett növényeknél 2 nappal korábbi kalászolási időt figyeltünk meg a normál vízellátás mellett fejlődött kontroll állományhoz viszonyítva mindkét fajtánál. Megállapítottuk, hogy az emelt CO₂-szint kalászolási idő tekintetében elsősorban az Mv Regimentnél egységesebb állományt eredményezett. Míg a normál koncentráción nevelt növények az ültetéstől számított 60-70. nap között kalászoltak, addig ez az időszak emelt CO₂-koncentráción 63-70 napra csökkent.

Az Mv Mambónál sem normál, sem emelt CO₂-szintnél nem különbözött szignifikánsan a szemszám egyik kezeléssel sem a kontroll állománytól a vízmegvonás hatására. A szárbainduláskor és kalászolás idején kezelt állományokban az Mv Regiment szemszáma szignifikánsan csökkent a szárazság és az emelt CO₂-szint hatására, de így is magasabb volt, mint a normál koncentráción mért értékek (6. ábra).

A szárbaindulás és kalászolás időszakában alkalmazott kezelésekre hatására az Mv Mambó szemtömege nem változott egyik CO₂-szint mellett sem. Az érési időszakban kezelt állományban viszont normál CO₂-szinten a szemtömeg 30,1%-os csökkenését tapasztaltuk. Ez a visszaesés emelt koncentráción jelentősen kevesebb, 21,8% volt (6. ábra). Mv Regimentnél normál CO₂-on szignifikáns különbséget jelentett az érési periódusban kezelt növényeknél a kontrollhoz viszonyított 21,2%-kal alacsonyabb érték, ezzel szemben emelt CO₂-szinten a szemtömeg mérsékeltebb visszaesését tapasztaltuk. Az emelt koncentráción a szárazság hatására változatlan szemtömeg a magas CO₂-koncentráció kedvező hatására enged következtetni az Mv Regiment esetében.



6. ábra

A vízmegvonás hatása az őszi búza növényenkénti szemszámára és szettömegére normál és emelt légköri CO₂-koncentráción

A talaj feletti biomassa vizsgálata során a különböző fenofázisban szárazság-stressznek kitett állományok között normál CO₂-on érés kori kezeléskor tapasztaltuk a legnagyobb, szignifikáns biomassa csökkenést (Mv Mambónál 15,2%-os, Mv Regimentnél 14,5 %-os). A megemelt koncentráció mindkét fajtánál kompenzálta a szárazság hatását.

Az Mv Mambó különböző fejlődési fázisaiban a szárazsághatás nem befolyásolta szignifikánsan az ezerszemtömeg alakulását, kivéve az érési időszakot, ahol a vízmegvonás hatásaként normál CO₂-koncentráción 28,9%-kal, emelt koncentráción kisebb mértékben ugyan, de 22,5%-kal elmaradt az érték a kontroll állományhoz képest (2. táblázat). Az Mv Regimentnél az ezerszemtömeg alakulásban egyik széndioxid koncentráció mellett sem tudunk módosulásokat kimutatni az egyes fejlődési fázisokban vízmegvonással kezelt állományok és a normál vízellátású növények között.

2. táblázat

A szárazság hatása az őszi búza különböző fenofázisaiban az azonos CO₂-szinten fejlődött normál vízellátású állományhoz viszonyítva

Kezelések		Mv Mambó				Mv Regiment			
		Szemszám %	Szemtömeg %	Biomassza %	TKW %	Szemszám %	Szemtömeg %	Biomassza %	TKW %
Érés kori szárazság	NC	-5,7	-30,1	-15,2	-28,9	-11,1	-21,2	-14,5	-7,2
	EC	-3,3	-21,8	-4,2	-22,5	-2,2	-3,4	1,6	-0,1

A szignifikáns értékeket félkövér számokkal írtuk

Az Mv Mambó szemszáma magas CO₂-koncentráció hatására növekedett a normál vízellátású és érés kori kezelt állományokban 19,3%-kal, valamint 22,4%-kal a normál CO₂-szinten fejlődött állományhoz képest, míg a többi kezeléskor a többlet CO₂ hatása nem érvényesült. Az Mv Regimentnél a megemelt széndioxid szint a zavartalan vízellátású állományban 14,2%-kal, érés kori szárazság mellett 25,7%-kal magasabb szemszámot eredményezett.

A magas CO₂-koncentráció kedvező hatását mutattuk ki az Mv Mambó szemtömegére. Normál vízellátás mellett 11,9%-kal, az érés időszakában bekövetkező aszályos periódus esetén 25,3%-kal magasabb szemtömeget mértünk az emelt CO₂-szinten nevelt állományokban. A magasabb CO₂-szintre az Mv Regiment zavartalan vízellátás mellett, mindhárom fenológiai állapotban magasabb szemtömeeggel reagált a normál koncentráción nevelt állományhoz képest. Az érés kori szárazságstressz idején a többlet CO₂ hatása különösen figyelemre méltó volt, itt az állomány szemtömege 55,8%-kal haladta meg a normál körülmények között fejlődött egyedekét (3. táblázat).

A biomassa produkció a különböző CO₂-szintek mellett az Mv Mambó kontroll és érés kori szárazsághatásnak kitett állományában 16,9%-kal, valamint 32,1%-kal volt magasabb, míg az Mv Regimentnél minden kezelés esetén jelentős biomassa tömegnövekedést figyeltünk meg.

Az érés idején szárazsághatásnak kitett, emelt CO₂-on nevelt növények ezerszemtömege szignifikánsan, 12,5%-kal elmaradt az Mv Mambónál a normál koncentráció mellett mért értéktől, vagyis a magas légköri CO₂-koncentráció fokozta a szárazság kedvezőtlen hatásait (3. táblázat). Ennek oka lehet, hogy alacsony vízellátottságnál a magas CO₂-koncentráció tovább fokozhatja a sztómaellenállást, akadályozva ezzel a gáz intercelluláris térbe történő bejutását. Az Mv Regimentnél a többlet CO₂ hatására a fokozódó asszimiláció eredményeként

mind a kontroll, mind a három kezelt állomány ezerszemtömege magasabb volt emelt CO₂-szinten. A magas CO₂-koncentráció legjelentősebb hatását érési időszakban tapasztaltuk, amikor 22,8%-kal magasabb ezerszemtömeget mértünk.

3. táblázat

Az emelt CO₂ hatása az őszi búza biomassa produkciójára és a termés összetevőire a normál koncentráción nevelt azonos vízellátású állományhoz viszonyítva

Kezelések	Mv Mambó				Mv Regiment			
	Szemszám %	Szemtömeg %	Biomassza %	TKW %	Szemszám %	Szemtömeg %	Biomassza %	TKW %
Kontroll	19,3	11,9	16,9	-4,5	14,2	27,0	23,5	14,2
Szárbaindulás	-0,9	0,8	5,5	-0,9	-0,6	18,4	25,7	17,3
Kalászolás	-4,1	-7,7	1,3	-3,1	6,1	23,6	27,9	16,9
Érés	22,4	25,3	32,1	-12,5	25,7	55,8	46,6	22,8

A szignifikáns értékeket félkövér számokkal írtuk

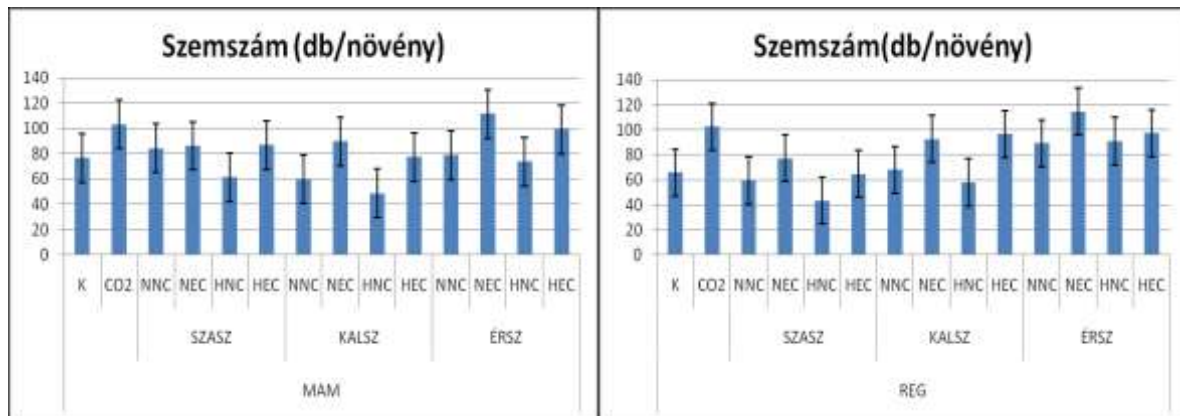
A különböző fenofázisokban alkalmazott szárazságstressz hosszának hatása a búzára

Kísérletünk következő fázisában a szárazság időtartamának hosszát is vizsgáltuk a széndioxid légköri koncentrációjával kombinálva. Az emelt légköri széndioxid a növények kalászolási idejét az Mv Mambó esetében módosította a szárbainduláskori vízhiány hatására. Az emelt koncentráció és a hosszabb ideig tartó szárazság a kalászolást felgyorsította, a növények 4 nappal korábban kalászoltak, mint a normál koncentráción, ahol csak a stressz negatív hatása érvényesült, a többletszéndioxid pozitív hatása nem. Az Mv Regiment a kalászolási időpontjára a szárazság időtartamának nagyobb hatása volt, mint a széndioxid szintnek. A szárbaindulás idején bekövetkezett tartós vízhiány hatására a növények normál koncentráción két nappal később kalászoltak, mint a rövidebb ideig stresszelt állományban.

750 ppm légköri koncentráción az Mv Mambó növényenkénti szemszám alakulása a nem stresszelt állományban 34,3%-kal meghaladta a normál kamra értékeit. A szemszám nagyobb mértékben csökkent a szárbaindulás időszakában hosszabb ideig tartó szárazsághatásra normál széndioxid szinten, míg emelt koncentráción a két különböző hosszúságú vízmegvonás hatására a szemszám azonos mértékben esett vissza (7. ábra). A kalászolás időszakában bekövetkező vízhiány hatására szintén visszaesett mindkét koncentráción a növények szemszáma, de a csökkenés jelentősen kisebb mértékű volt 750 ppm széndioxid szinten. A szemszám a hosszabb ideig tartó vízhiány hatására normál széndioxidon 37,5%-kal, emelt koncentráción 25%-kal csökkent. Az Mv Regimentnél a szemszám elsősorban a szárbaindulás idején szimulált vízhiánynál csökkent jelentősen, melyet az emelt széndioxid szint, rövidebb stressz állapot mellett ellensúlyozni tudott. Hosszabb vízhiány hatására viszont mindkét széndioxid kezelésben jelentősen visszaesett a növényenkénti szemszám (7. ábra).

A szemtömeg, a szárazság hossza, valamint a légköri széndioxid szint összefüggésrendszerének vizsgálata során mindkét fajtánál megállapítottuk, hogy míg a szárbaindulás időszakában bekövetkezett stressz állapotnál a szemtömeg változásait döntően a szárazsághatás befolyásolta és kisebb volt a CO₂ hatása, addig a kalászolás idején a széndioxid szint hatása jelentősebbnek bizonyult. Az Mv Regimentnél a kéthetes

vízmeqvonásra a szentömeg, normál széndioxid szinten 71,3%-kal, míg emelt koncentráción 64,9%-kal esett vissza (8. ábra).

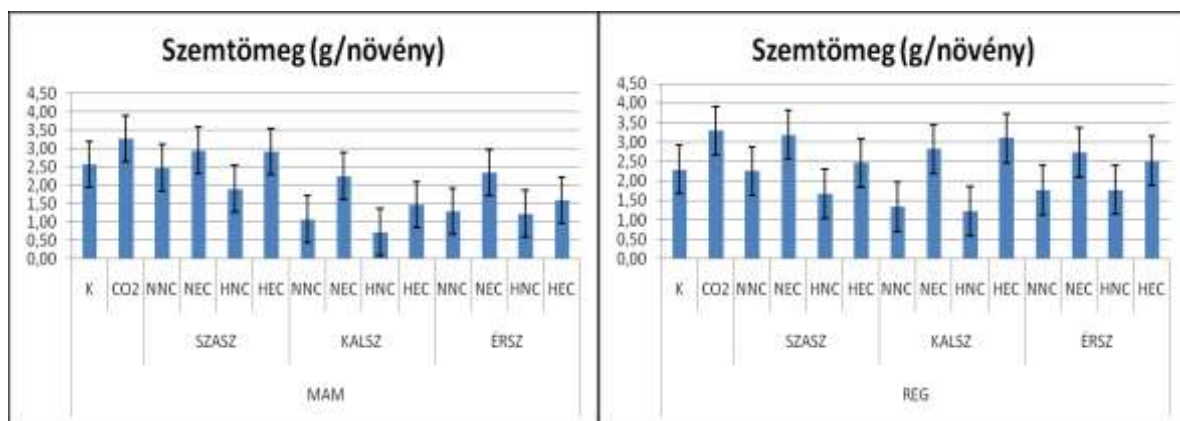


7. ábra

A vízmeqvonás időtartama és a CO₂-koncentráció együttes hatása az Mv Mambó és az Mv Regiment szemszámának alakulására

Kezelések: K=kontrol, 390ppm CO₂; CO₂=kontrol, 750 ppm CO₂; NNC=7 nap szárazságstressz 390ppm CO₂; NEC=7 nap szárazságstressz 750 ppm CO₂; HNC=14 nap szárazságstressz 390ppm CO₂; HEC=14 nap szárazságstressz 750 ppm CO₂

Érés i időszakban a vízmeqvonás kedvezőtlen hatásait 7 napig tartó kezelésben az emelt légköri széndioxid szint mérsékelni tudta, de hosszabb ideig tartó stresszhatásnál különbségeket nem tudunk kimutatni a két különböző széndioxid koncentrációjú kamra növényei között.



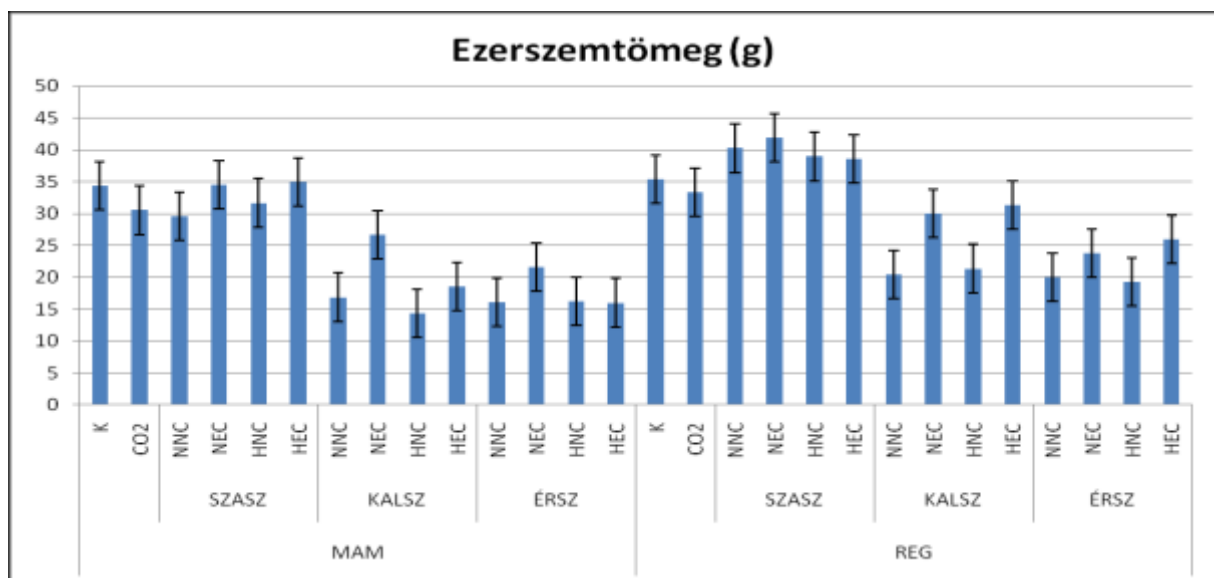
8. ábra

A vízmeqvonás időtartama és a CO₂-koncentráció együttes hatása az Mv Mambó és az Mv Regiment növényenkénti szentömegének alakulására

A biomassza mennyiségének alakulásában a szárbainduláskor vízmeqvonással kezelt növényeknél a széndioxid hatása nem volt kimutatható, viszont a vízhiányos állapot hossza jelentősen befolyásolta a biomassza mennyiségét. A rövidebb ideig tartó vízhiányos állapot nem okozott biomassza csökkenést, viszont hosszabb szárazságnál mindkét kamrában azonos mértékben csökkent a biomassza produkció. Kalászolás idején az emelt légköri széndioxidnak jelentős szerepe volt a szárazság kedvezőtlen hatásának mérséklésében. Az Mv Mambó esetén

jelentősen mérsékelte a biomassza mennyiségének csökkenését, míg az Mv Regimentnél emelt széndioxid szinten nem tapasztaltunk különbségeket a kezelt és a kontroll állományok között. Az érés időszakában az Mv Regimentnél sem a széndioxid szint, sem a szárazságstressz hossza nem befolyásolta a biomassza termelést, mivel ez a fajta rövidebb tenyészidejű és a biomassza nagy része kifejlődött a stressz kezdetéig. A lassabb fejlődésű Mv Mambónál az érési időben az emelt széndioxid szint, egy rövidebb aszályos periódusban teljes mértékben ellensúlyozni tudta a szárazság hatását, hosszabb vízmegvonásnál viszont már emelt széndioxid szinten is csökkent a biomassza mennyisége.

Az ezerszemtömeg alakulásában a vizsgált két fajta között csak a szárbaingulás időszakában kezelt növényeknél volt különbség. Míg az Mv Mambó ezerszemtömege 10%-kal csökkent normál légköri széndioxid szinten a kontroll növényekhez képest, addig emelt széndioxid mellett 13-15%-kal nőtt az ezerszemtömeg (9. ábra). Az Mv Regiment a szárbaingulás időszakában minden kezelésben az ezerszemtömeg növekedésével reagált a vízmegvonásra, a magasabb értékeket az emelt légköri széndioxidon fejlődött növényeknél tapasztaltuk. A növények későbbi fejlődési szakaszaiban adott szárazság minden esetben az ezerszemtömeg csökkenésével járt, különbségeket azonban ki tudunk mutatni mind a szárazság hosszának, mind pedig a széndioxid koncentráció hatásaként. Kalászolás idején a hosszabb szárazság hatására nagyobb mértékben esett vissza az ezerszemtömeg, de a csökkenést minden esetben mérsékelte az emelt széndioxid szint. Az érés időszakában a szárazsághatásnak még komolyabb következményei voltak az ezerszemtömegekre. Mindkét genotípus minden kezelésében az ezerszemtömeg csökkenése meghaladta a kalászolásnál tapasztalt mértéket, és a széndioxid hatása is kevésbé érvényesült, de kimutatható volt (9. ábra).



9. ábra

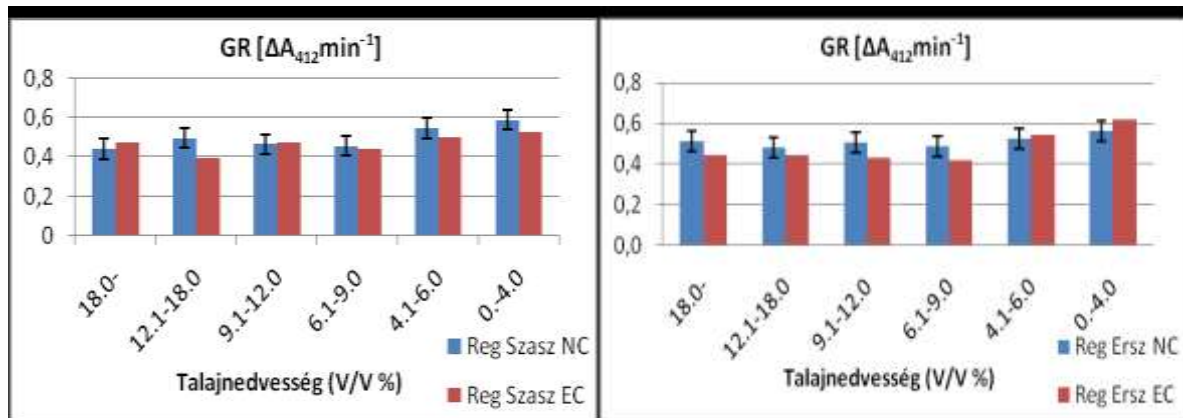
A vízmegvonás időtartama és a CO₂-koncentráció együttes hatása az Mv Mambó és az Mv Regiment ezerszemtömegének alakulására

A különböző fenofázisokban alkalmazott szárazságstressz hosszának hatása az antioxidáns enzimek aktivitására

A szárazság, valamint a megemelt széndioxid szint antioxidáns enzimrendszerre kifejtett hatásainak vizsgálata során megállapítottuk, hogy mindkét fajtánál, különösképpen az érési időszakban az aszkorbát peroxidáz aktivitása változott a legnagyobb mértékben. Mindkét

genotípusnál a glutation reduktáz fokozottabb aktivitású volt magasabb széndioxid szinten. Ez alacsony talajnedvesség mellett, különösen az érés időszakában volt szembevetendő. Az érés időszakában adott szárazságstressz esetén, emelt széndioxidon mindkét genotípust kiemelkedő kataláz aktivitás jellemezte, különösen amikor a talaj víztartalma 6% alá csökkent.

A glutation reduktáz aktivitása az Mv Mambónál, az emelt légköri széndioxid hatására a szárbaindulás időszakában szignifikánsan csökkent, és a normál légköri széndioxidon megfigyelt alacsonyabb enzimszintet nem befolyásolta a vízmegvonás sem (10. ábra). A megemelt széndioxid szinten a növények reduktáz aktivitása a talaj víztartalmának csökkenésével párhuzamosan növekedett, a normál koncentrációjú kamrában szignifikáns enzimaktivitás változást nem tapasztaltunk. Kalászolás időszakában – a vízmegvonás azon szakaszát követően, amikor a cserepek víztartalma 6% alá csökkent – normál légköri széndioxidon figyeltük meg a glutation reduktáz aktivitásának fokozódását. Ebben a fenofázisban – hasonlóan az érés időszakában megállapított tendenciához – a széndioxidnak nem volt egyértelmű hatása az enzimtevékenységre.



10. ábra

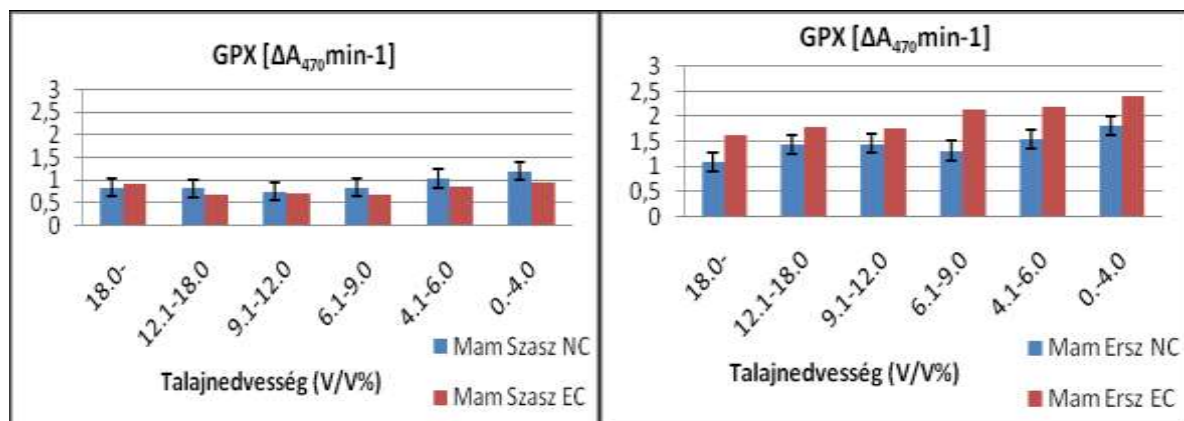
A vízmegvonás hatása a glutation reduktáz aktivitására az Mv Regiment szárbaindulás idején, valamint éréskor kezelt állományában

Alacsony talajnedvesség mellett az Mv Regiment szárbainduláskor stresszkezelt állományában mind a normál, mind az emelt széndioxid szinten kimutatható volt a nem kezelt növényekhez képest a glutation reduktáz aktivitásának fokozódása. Jellemzően a normál koncentráción felnevelt egyedeknél tapasztaltunk fokozottabb enzimtevékenységet. Az emelt légköri szint mellett a stressz intenzívebb szintjén az enzimaktivitás szignifikánsan alacsonyabb volt (10. ábra). Kalászolás idején a kamrák között nem volt különbség az enzimaktivásban. A stresszállapot fokozódásával viszont mindkét kamrában közel azonos mértékű enzimaktivitás csökkenést állapítottunk meg, ami már a növények károsodását jelentette. Az érés időszakában vízmegvonással kezelt növényeknél – 6% alatti talajnedvesség értékeknél – az enzimaktivitás fokozódása emelt légköri széndioxid koncentráción volt kimutatható, mely fokozott enzimtevékenység a normál koncentráción nem jelentkezett. Az enzimaktivitás annak ellenére szignifikánsan magasabb volt emelt légköri koncentráción 0-4% talajnedvességnél, hogy a stressz korábbi szakaszaiban a GR szintje az emelt légköri koncentráció mellett szignifikánsan alacsonyabb volt, mint normál szinten.

A glutation-S-transzferáz enzim aktivitásában tendenciaszerű szignifikáns különbségeket a szárbaindulás időszakában egyik vizsgált genotípusnál sem tudtunk kimutatni sem a széndioxid szint, sem pedig a vízellátottság alapján. Az Mv Mambó kalászolás idején a

vízhiányra a kontroll növényekhez képest fokozottabb enzimtevékenységgel reagált. Az enzimaktivitás normál széndioxidon csak 6%-os talajnedvesség szint alatt, az emelt légköri koncentráción viszont már 9%-os talajnedvesség érték alatt jelentősen megnőtt. Az érskori vízmegvonás hatására enzimaktivitás nem változott jelentősen egyik széndioxid szinten sem, viszont a megemelt koncentráción jellemzően alacsonyabb szintű enzimtevékenységet határoztunk meg. Az Mv Regimentnél a széndioxid koncentrációnak nem volt hatása a glutation-S-transzferáz aktivitására. Megfigyeltük, hogy a talajnedvesség 6-9% közti víztartalmáig az enzimtevékenység normál széndioxidon fokozódik, ha viszont tovább csökkent a talaj vízkészlete, az enzimtevékenység is korlátozottá vált. Az érés időszakában az Mv Regimentnél a talajnedvesség csökkenésének hatására látványosan nőtt az enzimaktivitás. Normál széndioxid szinten a szárazság fokozódása 6% nedvességtartalom alatt az enzimaktivitás csökkenését eredményezte, míg emelt széndioxidon az intenzív enzimtevékenység a szárazság súlyosabb fázisaiban is fennmaradt.

Az légköri széndioxid koncentráció a kalászás és az érés időszakában fokozta a guajakol peroxidáz aktivitását. Mindkét genotípusnál megfigyeltük, hogy kalászáskor a GP szintje a talajnedvesség alacsonyabb szintje mellett jelentősen meghaladta emelt széndioxidon a normál koncentráción mért értéket, mely tendencia Mv Regimentnél hasonlóan alakult az érskori kezelésekből is. Mv Mambónál a tejesérés idején a talajnedvesség minden szintjén fokozott enzimaktivitást tapasztaltunk 750 ppm széndioxid koncentráción (11. ábra).



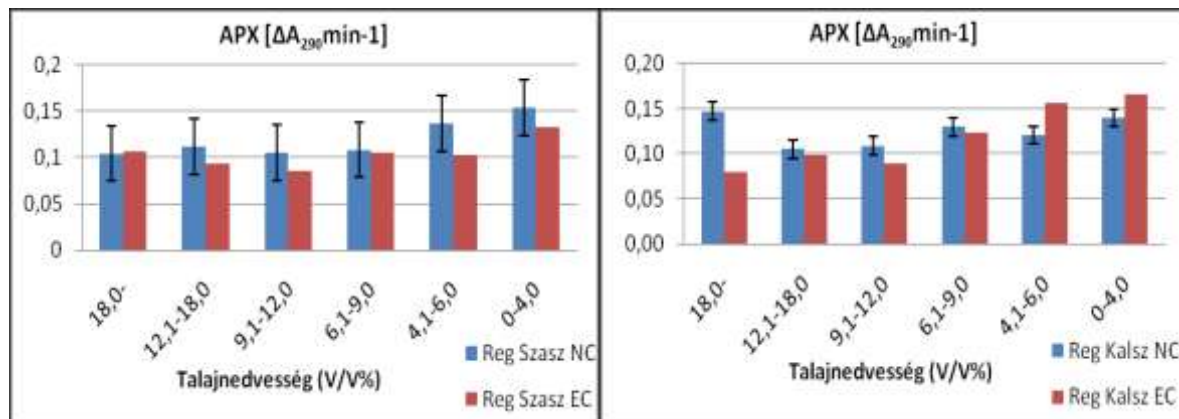
11. ábra

A vízmegvonás hatása a guajakol peroxidáz aktivitására az Mv Mambó szárbainduláskor, valamint érskor kezelt állományában

Az aszkorbát peroxidáz aktivitása változott legjelentősebb mértékben mind a szárazsághatás, mind a széndioxid koncentráció következtében. Az Mv Mambó szárazságtűrő genotípus, így ennél a fajtánál a szárbaindulás időszakában nem tapasztaltunk különbségeket az enzimtevékenységben. Az Mv Regimentnél viszont alacsony talajnedvesség mellett, különösen a normál légköri széndioxid koncentráción az enzimtevékenység jelentős fokozódását figyeltük meg (11. ábra). A kalászás időszakában az APX aktivitásában a két széndioxid-kezelés között nem tudtunk különbséget kimutatni. Mindkét fajtánál a stresszállapot fokozott enzimtevékenységet eredményezett. Az érskori szárazsághatás jelentősen befolyásolta az enzimtevékenységet. Az Mv Mambónál nem, az Mv Regimentnél normál széndioxid szinten is mérsékelten nőtt az APX szintje, az emelt légköri széndioxid viszont jelentősen magasabb enzimaktivitást eredményezett (12. ábra).

A fejlődés korai fázisában – a szárbaindulás időszakában – az emelt légköri széndioxid szint hozzájárult ahhoz, hogy a vízmegvonással kezelt növényeknél ne alakuljon ki a

stresszállapot. Ezt alátámasztja az is, hogy a glutation reduktáz, a glutation-S-transzferáz, a guajakol peroxidáz és az aszkorbát peroxidáz enzimek szintje mindkét genotípusnál alacsonyabb volt a 750 ppm széndioxid koncentráción fejlődött növényeknél. A kalászolás időszakában egyértelmű különbségeket nem tudtunk kimutatni a széndioxid-kezelések között, viszont az éréskor az emelt széndioxid szint az enzimaktivitás fokozásával járul hozzá a kialakult stresszállapot negatív hatásainak mérsékléséhez.

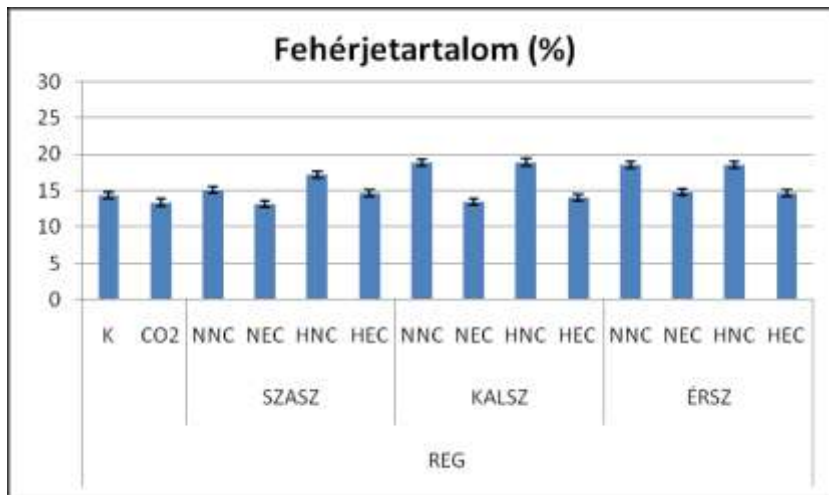


12. ábra

A vízmegvonás hatása az aszkorbát peroxidáz aktivitására Mv Regiment szárbainduláskor, valamint éréskor kezelt állományában

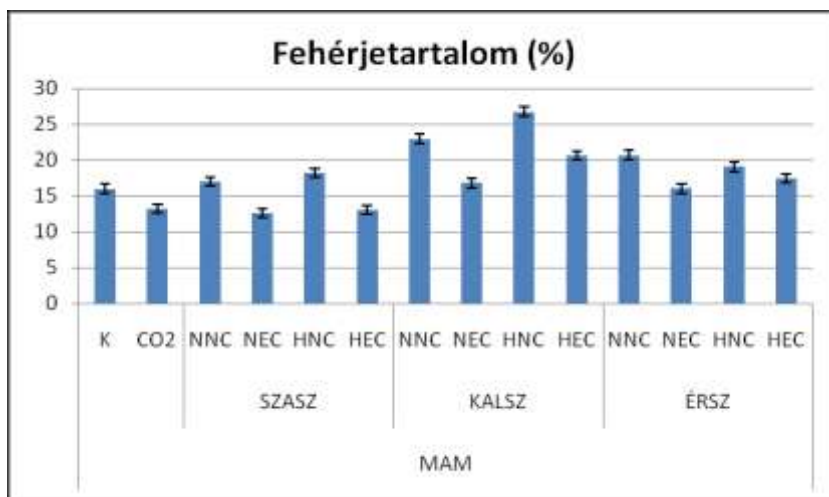
A különböző fenofázisokban alkalmazott szárazságstressz hosszának hatása a búza fehérjetartalmára

A fehérjetartalom a búza egyik legfontosabb minőségi paramétere. Kísérletünkben megvizsgáltuk a szárazsághatásnak, a száraz periódus hosszának, valamint az emelt légköri széndioxid szintnek a fehérjetartalom mennyiségére kifejtett kombinált hatását. Vízmegvonás hatására a szárbaindulás időszakában csak a tartós vízhiánynál tapasztaltuk a fehérjemennyiség növekedését, a 7 napos kezelés hatását nem tudtuk igazolni. Az Mv Regimentnél normál légköri széndioxid szinten a kalászolás időszakában mindkét kezelésben azonos mértékben, 30%-ot meghaladóan nőtt a szemek fehérjetartalma. Az emelt széndioxid szinten nem tapasztaltunk különbségeket a kezelt és nem stresszelt növények fehérjetartalma között (13. ábra). A fehérjetartalom növekedése hasonló volt az érési periódusban is. Ebben a fejlődési szakaszban viszont már emelt széndioxid szinten is 10% körüli fehérjetartalom növekedést határoztunk meg. Az Mv Mambó a szárbainduláskor az Mv Regimenthez hasonlóan reagált a szárazsághatásra. A kalászolás időszakában viszont jelentősen nagyobb mértékű fehérjenövekedést állapítottunk meg emelt légköri széndioxid szinten is (14. ábra). Az érési periódusban, normál széndioxid szinten az Mv Regimenthez hasonló fehérjetartalmat határoztunk meg. Emelt széndioxid szinten viszont 20-30% fehérjetartalom növekedést állapítottunk meg a szárazsághatás hosszának függvényében. Az emelt légköri széndioxid koncentráció mindkét genotípusnál csökkentette a fehérjetartalmat. A csökkenés a kalászolás idején volt a legszembetűnőbb. Ebben a fejlődési állapotban – az emelt széndioxid hatására, és a szárazság hosszának függvényében – az Mv Regimentnél 25-28,5%-kal, az Mv Mambónál 23-26%-kal csökkent a termés fehérjetartalma. Az érési periódusban az emelt széndioxid szint 20-22% fehérjeszint csökkenést okozott. A szárazság-stressz időtartamának itt nem volt kimutatható hatása a fehérjetartalom alakulására.



13. ábra

A vízmegvonás időtartamának és a CO₂-koncentráció együttes hatása az Mv Regiment fehérjetartalmának alakulására



14. ábra

A vízmegvonás időtartamának és a CO₂-koncentráció együttes hatása az Mv Mambó fehérjetartalmának alakulására

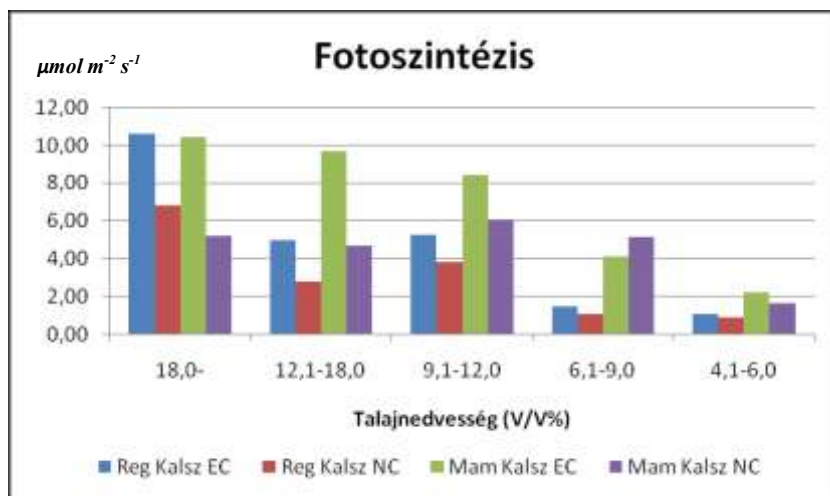
A különböző fenofázisokban alkalmazott szárazságstressz hosszának hatása a fotoszintézis intenzitására

A fotoszintézis aktivitás méréseinket, hasonlóan az antioxidáns enzimvizsgálatnál alkalmazottakkal, a talajnedvesség különböző szintjein, a növények három fejlődési szakaszában, légköri és emelt széndioxid szinten végeztük. A magasabb széndioxid szint intenzívebb fotoszintézist eredményezett, viszont a talajnedvesség csökkenése az asszimiláció intenzitását csökkentette. Az emelt széndioxid szint mérsékelte a fotoszintézis intenzitásában a vízmegvonás negatív hatását.

Az emelt légköri széndioxid pozitív hatása szárbainduláskor csak az Mv Mambónál volt kimutatható, az Mv Regimentnél különbségeket nem tapasztaltunk. Mindkét genotípusnál a talajnedvesség csökkenésével párhuzamosan a fotoszintézis aktivitása is csökkent. Normál széndioxid szinten nem tapasztaltunk különbségeket az aktivitás módosulásában. Az emelt széndioxid koncentráció hatására az Mv Regiment fotoszintézise kisebb mértékben esett

viszra, és az intenzitás mérséklődése alacsonyabb talajnedvességnél következett be, mint az Mv Mambó esetében. A kalászás időszakában végzett méréseink alapján kimutattuk, hogy az emelt széndioxid ebben a fejlődési szakaszban, a stressz-kezelés minden szintjén már az Mv Regimentnél is fokozott fotoszintézis intenzitást eredményezett. A két fajta között jelentős különbség akkor alakult ki, amikor a talajvíztartalom 9% alá csökkent (15. ábra). A vízhiány ezen szintjén az Mv Regiment fotoszintézise már magasabb nedvességtartalomnál is visszaesett, míg ez az Mv Mambónál csak a stressz súlyosabb szintjén jelentkezett. A fotoszintézis értékek a talaj kiszáradásának megfelelően csökkentek a kezelés időtartama alatt. Az azonos széndioxidon fejlődött növényekben 6% talajnedvességnél, a normál vízellátáshoz képest 70-90%-kal csökkent a fotoszintézis aktivitása. Emelt széndioxid szinten az asszimiláció nagyobb mértékben csökkent, melynek oka, az hogy a talaj kiszáradásáig a fotoszintézis magasabb szintről csökken a normál koncentrációjú kamráéval közel azonos szintre. A széndioxidos kezelés hatására az érési periódusban is megfigyelhető volt a korábbi fenofázisoknál részletezett különbség. Az érési időszakban a fotoszintézis aktivitása kisebb mértékben esett vissza, mint a korábbi fejlődési fázisokban. Magasabb értékeket mértünk még akkor is, amikor a talaj víztartalma 6,1-9% közé csökkent. Ennél alacsonyabb víztartalomnál a fotoszintézis aktivitása hirtelen csökkent (15. ábra).

A vízmegvonás hosszának a fotoszintézis aktivitására gyakorolt hatását nem volt lehetőségünk vizsgálni. A növények a vízmegvonást követő 7 napon belül elérték azt az állapotot, amikor a talaj víztartalma 6% alá csökkent, a növények lankadni kezdtek, és ezt követően már nem fotoszintetizáltak.



15. ábra

A szárazság és a CO₂-koncentráció együttes hatása az Mv Mambó és az Mv Regiment nettó CO₂ megkötésére

Eredményeink alapján a következőket állapítottuk meg:

- A szárazságstressz hatására az antioxidáns enzimaktivásban bekövetkező változások és a termésmennyiség, valamint a termés minőségi paraméterei között nem találtunk egyértelmű összefüggést a vizsgált fajták között. Megállapítottuk azonban, hogy az Mv Regiment a vízmegvonásra érzékenyebbnek bizonyult különösen a szárba indulás és kalászás idején. A többlet CO₂-ot viszont hatékonyabban hasznosította, így a vízhiány negatív hatásait kompenzálni tudta. Ez a fajta végeredményben az Mv Mambónál magasabb biomassza produkciót és termésmennyiséget eredményezett az emelt légköri széndioxid szintjén, különösen az érési időszakban kezelt állományban.

- Az antioxidáns enzimaktivitás a szárbaindulás időszakában emelkedett meg jelentős mértékben a normál légköri széndioxid koncentráción, az érési periódusban viszont emelt koncentráción figyeltünk meg fokozottabb enzimtevékenységet. Mindkét időszakban a legnagyobb mértékű aktivitás-változás a 6% talajnedvesség érték alatt következett be. Az antioxidáns enzimek szintjének alakulása a kísérletekben fajtaspecifikus volt, a vizsgált genotípusok eltérő reakciókat mutattak a szárazsághatásra az egyedfejlődés különböző fázisaiban.
- A fejlődés korai fázisában, a szárbaindulás időszakában az emelt légköri széndioxid szint hozzájárult ahhoz, hogy a stresszállapot ne, vagy csak a stresszkezelés későbbi fázisában alakuljon ki a vízmegvonással kezelt növényeknél. Ez támasztja alá, hogy a glutation reduktáz, a glutation-S-transzferáz, a guajakol peroxidáz és az aszkorbát peroxidáz enzimek szintje is mindkét genotípusnál alacsonyabb volt 750 ppm széndioxid koncentráción fejlődött növényeknél. A kalászolás időszakában egyértelmű különbségeket nem tudtunk kimutatni a széndioxid-kezelések között, viszont az éréskor az emelt széndioxid szint az enzimaktivitás fokozásával járul hozzá a kialakult stresszállapot negatív hatásainak mérsékléséhez. Az emelt széndioxid szinten a fotoszintézis intenzívebb volt, ami az asszimiláló folyamatok működése mellett azt is jelentette, hogy a növények vízforgalma jobb volt, mint normál légköri koncentráción. Az intenzív fotoszintézis hozzájárult ahhoz, hogy a növények hosszabb ideig turgor állapotban maradtak, a transzspiráció révén a növényhőmérséklet is alacsonyabb lehetett, mint normál széndioxid szinten.
- Az antioxidáns enzimaktivitás és a fotoszintézis aktivitása a stressz előrehaladtával fordítottan arányosan változtak. A fotoszintézis csökkenése jellemezte a növényeket különösen alacsony talajvíztartalom mellett, az antioxidáns enzimaktivitás viszont jellemzően alacsony talajnedvesség mellett volt a legintenzívebb. A fokozott enzimtevékenység hozzájárulhatott ahhoz, hogy a fotoszintézis kisebb mértékben csökkenjen, és a vízellátás helyreállása után a növényi asszimiláció minél kisebb mértékben károsodjon. Így az enzimaktivitásnak nem közvetlenül a stressz időszakában, mind inkább a kedvezőtlen körülmények átvészelésében van szerepe, valamint abban, hogy az élettani folyamatok a tenyészidőszak későbbi szakaszaiban minél kisebb mértékben károsodjanak.

Irodalom

- Janda, T., Kósa, E., Pintér, J., Szalai, G., Marton, C.L., Páldi, E. 2005. Antioxidant activity and chilling tolerance of young maize inbred lines and their hybrids. Cereal Res. Comm. 33: 541-548.*
- Bencze, S., K. Balla, Z. Bedő, O. Veisz 2008. Combined effects of water shortage and fungal diseases on the performance of cereals. Cereal Res Commun. (1099-1102).*
- Bencze Sz., Balla K., Varga B. Veisz O.: Az időjárási szélsőségek hatása a kalászos gabonák terméshozamára és a szemtermés minőségére., In: Berzsenyi Z., Árendás T. (szerk.) Tartamkísérletek jelentősége a növénytermesztés fejlesztésében. MTA MGKI. Martonvásár, 53-58., 2009*
- Chaves, H.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodrigues, M.L., Ricardo, C.P.P., Osório, M.L., Carvalho, I., Faria, T., Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. Annual of Botany 89: 907-916.*
- Murray, T.D., Parry, D.W. And Cattlin, N.D. 1998. A colour handbook of diseases of small grain cereal crops. pp. 142. Manson publishing, Ukraínka*
- Stubbs, R.W., Prescott, J.M. Saari, E.E. and Dubin, H.J. 1986. Cereal Disease Methodology Manual. Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), Mexico.*