

# A NÖVÉNYTÁRSULÁS FIZIOGNÓMIAI STRUKTÚRÁJA, A FÉNY ÉS A VÍZ MINT PRODUKCIÓÖKOLÓGIAI TÉNYEZŐK

FEKETE GÁBOR

Természettudományi Múzeum Növénytár, Budapest

A növényökológia a növény és a környezet közötti sokoldalú viszony felderítésével foglalkozik. A növénytársulásnak mint az ökoszisztéma producens alrendszerének szintén jól elemezhető kapcsolata van a környezettel és elemeivel, melyek produktivitását egy adott szinten fenntartják avagy limitálják. Ezen kapcsolatok megértésének fontossága nyilvánvaló; jelentőségét a MAB programtervezet (vö. MTA Biol. Oszt. Közl. 1971) több helyen is aláhúzza.

Egy faj populációjának és környezetének kapcsolata nagymértékben specifikus. A számos vagy sok populációból szerveződött növénytársulások között — ha azok faji összetételben különböznek is — találhatók azonban olyan közös vonások, melyek produkcióökológiai vonatkozásban közös tárgyalást biztosíthatnak. E faji összetételtől ebben az értelemben elvonatkoztatható sajátosságok a társulás fiziognómiai struktúrájában, architektúrájában, a tér kihasználásában, vertikális felosztásában nyilvánulhatnak meg.

Várhatóan számos téma születik és realizálódik az UNESCO által javasolt idézett programtervezeten, ill. az MTA által kiemelt kutatási fő irányon belül (Az ember természetes környezetének védelme - bioszféra). A hazai növényökológusok jelentős hányada ezen belül a „Terresztris ökoszisztémák összehasonlító kutatása” témakörben vállal részt. Úgy gondoljuk, hogy e vizsgálatok számára nem érdektelen egy, a lehetőség szerint újabb szakirodalomra támaszkodó kritikai szemléletű áttekintés, amely a növénytársulás produktivitásának problematikáját két fontos fizikai faktortól, a fénytől és a víztől való függésben, bár csak néhány aspektusban tárgyalja, jórészt úgy, ahogyan e faktorok a társulás fiziognómiai struktúráján keresztül érvényre jutnak.

## Fényeloszlás a növénytársulásban

A növénytársulás fontos fényadaptációja a levélterületindex (LAI; az állomány egységnyi területére jutó levélterület-mennyiség), mivel a levelek létrejöttét, a rügyek kialakulását a társuláson belül a fény kontrollálja, miként a fényhiány okozza egyes, mély árnyékba jutott levelek elpusztulását is.

A levélterület vertikális eloszlása nemkülönben fontos, mivel abban a szintben, melyben nagyobb helyet foglal, megy a legerősebben végbe a  $\text{CO}_2$ -gázcsere, így e réteg közvetlenül, aerodinamikai kihatásával pedig közvetve, nagymértékben befolyásolja az ökoszisztéma vertikális  $\text{CO}_2$ -áramát, egyben leginkább jellemzi annak az atmoszférával való kapcsolatát.

SAEKI (1960, 1963) fejtette ki azon alapvető kapcsolatokat, melyek a növénytársulások levélmennyisége, fényeloszlása és összfotoszintézise között fennállnak. Innen, és az azóta nagyszámú közleményből tudjuk, hogy a megvilágítás-intenzitásnak csökkenése, a fényextinkció a lombzat mélyebb rétegeiben kifejezhető a kumulatív levélterülettel, és hogy e csökkenés az optika abszorpciós törvényét követve, a levélterület lineáris növelésével exponenciális.

MONSI és SAEKI (1953), Japán számos növénytársulásának fényeloszlásvizzonyait vizsgálva azt is megállapították, hogy a levélterület mellett az exponenciális csökkenés ütemét még a társulás fajainak levélállását, reflektivitását és abszorptivitását kifejező extinkciós koefficiens nagysága is befolyásolja, hiszen a behatoló fény útjába álló levelek projektív területe, illetőleg a mélyebb rétegekbe szűrődő fény mennyisége e tulajdonságoktól is függ. Említett szerzők az extinkciós koefficiens értékét állandónak veszik.

A társulás fényeloszlás-modelljének tökéletesítését VERHAGEN—WILSON és BRITTEN (1963) munkájának köszönhetjük, akik a Saeki-féle modellt továbbfejlesztve, figyelembe veszik a társuláson belüli, olykor számottevő, a levelek által felfelé reflektált fényt is. Megfigyeléseik és számításaik révén ún. standard exponenciális lombzat-modellt állítottak fel.

A standard exponenciális lombzat elnevezése egy olyan zárt növény-társulás zöld rétegére vonatkozik, amelynek alsó szintjében a levelek állandóan a kompenzációs pont közelében működnek; ez utóbbi feltétel sokak (vö. SAEKI 1960) szerint a maximális produkció biztosítója.

Számos szerző viszont egy optimális LAI-t tekint a maximális produkció feltételének. A lombzat és fényelnyelésének elméleti elemzése ugyanis már régebben elvezetett egy optimális LAI felismeréséhez, és hogy ilyen optimum valóban létezik, vetésekben és legelőtársulásokban kísérletileg is kimutatták (WATSON 1958, DAVIDSON és DONALD 1958). Többen úgy vélik, hogy az optimális LAI az az érték, amelynél az alsó levelek említett kompenzációs pontja beáll. Ez csak konstans extinkciós koefficiens esetén igaz, és ez esetben valóban csak a LAI-től függ az alsó levelek megvilágítása. Természetes társulásokban valószínűbb az az architektúra, amely a társulással együtt fejlődik, a megvilágítás-intenzitás-viszonyok változásával. A társulás szintjeiben a levelek fényhez való ökomorfológiai adaptációja az idő függvénye is. Ez azt jelenti, hogy az extinkciós koefficiens értéke változó. A standard exponenciális lombzat modellje implikálja, hogy növekvő LAI-szel az extinkciós koefficiens értéke csökken. Ennek mechanizmusa pl. az lehet, hogy ha az alsó levelek a kompenzációs pont alá kerülnek, lepusztulnak, ezután a felsőbb szintekben új levelek

keletkeznek, melyeknek extinkciós koefficiense már kisebb. Ezáltal a lepusztuló és a keletkező leveleknek egy olyan egyensúlyi állapota következik be, mint amilyenről pl. DAVIDSON és DONALD (1958) beszámolnak. Hogy a LAI növekedésével az extinkciós koefficiens értéke csökkenhet, azt különböző növény-társulásokban végzett számos megfigyelés is bizonyítja, melyekben a maximális produktivitás elérésétől számítva a LAI megkétszereződésével a további produktivitás alig csökkent. E jelenség a klorofillkoncentráció később tárgyalásra kerülő problematikájával is kapcsolatos.

Hogy a standard exponenciális lombzat jó modell, azt tovább valószínűsíti az a tény, hogy az alapján készült társulás-fotoszintézis modell az utóbbi időben számos társulás produktivitásának jó leírását adta, mint azt MONSI (1968) mérései igazolják.

### A növénytársulás fotoszintetikus apparátusa

A növénytársulás zöld rétege felfogható egy olyan fotoszintetikus apparátusnak, amelynek tulajdonságai — sajátos architektúrája miatt — több tekintetben (vö. JARVIS 1970) eltérőek az egyes növényétől. A növénytársulás lombzatának előzőekben említett tulajdonságai — levélorientáció, levélállás szöge, az anatómiai felépítésből eredő transzmisszivitás stb. — legalább olyan fontos tényezői a társulás fotoszintetikus kapacitásának, mint az egyes levél fotoszintetikus rátája. A növénytársulásban a színtezetség kialakulásával, a záródás fokozódásával csökkenhet ugyan az egységnyi levélterületre vonatkoztatott fotoszintézis, de a LAI növekedésével az egységnyi társulásterületre eső produktivitás — egy optimális levélterület-index értékig vagy intervallumig — mégis nő, a populációk növekedésére vonatkozó összefüggésnek növekedés-analízis-formulázása:  $C = E \cdot LAI$  alapján, ahol  $C$  = a populációk növekedési rátája,  $E$  = a levélterületre vonatkoztatott asszimilációs ráta (az ún. unit leaf rate, — BRIGGS—KIDD és WEST, 1920—21, — más jelöléssel NAR, azaz net assimilation rate; vö. WATSON 1958). A társulás fotoszintetikus produktivitása tehát a tér három dimenziója szerint sajátos.

Az egyes levél és a társulás fotoszintetikus tevékenysége közötti különbségeket H. T. ODUM, McCONNELL és ABBOTT (1958) fogalmazták meg pregnánsan. Eszerint az egyes növénynek ill. levélnek van optimális megvilágítás-intenzitása maximális fotoszintézis elérésére, a szervezett társulásnak viszont maximális megvilágítás-intenzitás mellett maximális a fotoszintézise. A magában álló növénynél (levélnél) beállhat a fotoszintézis déli depressziója; a társulásban viszont, a mélyebb szintjeiben dolgozó, csak magasabb napállás idején asszimiláló szint(ek) fotoszintézise kiegyenlíti a felsőbb rétegekben (délben) beálló depressziót. Hogy ez a hipotézis helyénvaló, azt azóta több egzakt vizsgálat alátámasztja. NICSIPOROVICS és MALOFEJEV (1965) pl. kontrollált feltételek (hő és megvilágítás) között, zárt rendszerben végzett fotoszinté-

zis-mérései is azt bizonyítják, hogy a különböző levélterület-indexű populációk fénygörbéi sokkal kedvezőbb menetűek, mint az egyes levél fénygörbéi. Egyre növekvő LAI-t elért populációk fénygörbéje egyre meredekebb, úgy, hogy pl. LAI = 6-nál, 300 000 erg/cm<sup>2</sup>/sec-nál még csak a fénygörbe meredek, felszálló ágát kapjuk meg. A megvilágítás-intenzitás egységnyi növelése a magas értéktartományban, magas LAI-ű társulásban még hatásos (= a társulás egységnyi területére számított fotoszintetikus gyarapodás nagy), ugyanakkor alacsony LAI-ű társulásban alig; az egységnyi növelés alacsony megvilágítás-intenzitás tartományban viszont, a két különböző levélterület-indexű társulásban közel azonos produktivitást eredményezhet. A megfigyelésnek ismert magyarázata az, hogy a fotoszintézis nem növekszik lineárisan a növekvő megvilágítás-intenzitással, hanem a csökkenő hozadék törvényét követi. Ezért magas megvilágítás-intenzitáson maximum produkció akkor várható természetes társulásban, ha — a levelek transzmissziója és reflexiója révén — a fény egyenlően oszlik el a fotoszintetizáló szervek nagy felületén.

Az említett kísérleti eredmények, de mások, így pl. LOOMIS, WILLIAMS és DUNCAN (1967) megállapításai alakították ki elképzeléseinket, ismereteinket a megfelelő fényklímához adaptált kedvező LAI-ű társulásokról. Eszerint magas megvilágítás-intenzitás átlagokkal jellemezhető klímában magas LAI-ű növénytársulás az efficiensebb, alacsony LAI-ű társulás pedig pl. a magasabb földrajzi szélességek fényklímájában hatékonyabb.

A fénymennyiség, a társulás levélterülete és efficienciája közötti összefüggéseket a hőmérséklet is motiválja. Így pl. LAISK és MOLDAU (1971) megállapították, hogy csökkenő FAR-klímában, magasabb LAI-ű társulásokban a produktivitás hőmérsékleti optimuma is csökken.

### A fajok fényadaptációja a növénytársuláson belül, annak architektúrájával és a FAR-energia fotoszintetikus hasznosításának efficienciájával kapcsolatban

A populációk a növénytársulás adott szintjének fényklímájához történt biokémiai adaptációját jól kifejezik a fotoszintetikus fénygörbék. E görbék, árnyéknövéynél már alacsonyabb megvilágítás-intenzitáson eléri a platójukat, amellyel fényteltettségénél a fotoszintézis intenzitása alacsonyabb, mint fénynövények esetében. E különbségek azonos egyed különböző fényviszonyok között kifejlődött ún. fényleveleire ill. árnyékleveleire is érvényesek. Az árnyék- és fénynövény fénygörbéinek lefutása alapján több típust különböztetnek meg (jó erre vonatkozó összefoglaló tárgyalást l. CELLNIKER 1968). Az erdei fák pl. nagyobb részben ún. árnyék-intoleránsak, mivel az árnyékban nőtt egyedeknek nagyobb ugyan a levélterülete, de alacsonyabb a fotoszintetikus rátája, mint a fényen nőtt példányokénak (vö. LOGAN 1970), az ún. árnyéktoleráns fajokra példa az *Acer saccharum* (LOGAN—KROTKOV 1969) vagy a *Quercus petraea* (JARVIS, 1964), e fajok magas megvilágítás-intenzitáson nőtt egyedei-

nek fotoszintetikus aktivitása, hasonló összehasonlításban, viszont csökkentett. Meg kell említenünk, hogy e kérdést a növekedésanalízis aspektusából közelítette meg BLACKMAN és WILSON (1951), szerintük a féynövényt az jellemzi, hogy az árnyalás növelésével a nettó asszimilációs ráta csökkenése erősebb, mint a levélterületarány növekedése, árnyéknövény esetében viszont, fokozódó árnyalással a levélterületarány növekedése túlsúlyra jut az asszimilációs ráta csökkenésével szemben.

Számos kísérlet történt a fénygörbékben megnyilvánuló fényadaptáció biokémiai hátterének megvilágítására. A *Vicia faba* fény- és árnyéknövényeit vizsgálva, OSZIPOVA, HEIN és NICSIPOROVICS (1971) megállapították, hogy az utóbbiakból izolált kloroplasztiszok Hill-reakciója, redukcióképessége erősebb, mint féynövényeknél, és a ciklikus foszforilálás sebessége is nagyobb. Szerzők ezért valószínűnek tartják, hogy az árnyékban nőtt növényeknél olyan rendszer képződése erősödik, amely a fényenergia kémiai energiába való elraktározódásának (ATP) legegyszerűbb útját biztosítja. Emellett csak gyenge megvilágítás-tartományban van korreláció — a fénygörbe lineáris szakaszán — az árnyéknövény Hill-reakció aktivitása és fotoszintetikus képessége között (a féynövélynél ilyen kapcsolat nem mutatható ki). Fontos, hogy a kloroplasztiszok említett aktivitása és a levelek fotoszintetikus intenzitása között fénytelítettségénél nincs kapcsolat; ez is támogatja azt az elképzelést, hogy ilyen viszonyok között a fotoszintézist limitáló faktorok sötét (enzim)-reakciók. BJÖRKMAN (1967, 1968) ugyanis kimutatta, hogy telítettségi fényintenzitásnál, árnyéknövényeknél a fotoszintézis szintjének csökkenése több növényfaj esetében a ribulóz 1,5 difoszfátkarboxiláz alacsony aktivitásával magyarázható, amely már a CO<sub>2</sub>-asszimiláció kezdeti lépéseivel kapcsolatos.

A mindeddig elmondottak kontextusában érdekes WAREING — KHALIFA — TREHARNE (1968) megállapítása, akik kimutatták, hogy a levelek karboxilációs enzim-tartalma és a növény levélterület-aránya között kapcsolat van.

A növénytársulás megvilágításában csupán egy nap alatt végbemenő nagy fluktuáció miatt azon fajoknak fényhasznosítása kedvező, melyeknek fénygörbéje az alacsony megvilágítás-intenzitás tartományaiban a legmeredekebb, amellet a fénygörbe platója magas. Az ilyen fénygörbe-típus azonban (vö. HESKETH és MOSS 1963) meglehetősen ritka. A társuláson belüli fényadaptációnak nem is ez a fő útja.

A növényfajok a társulás fényháztartásához történt adaptációjának fontos karakterisztikuma, a produkció aspektusából az IDA (irradiation density of adaptation). Mint azt TOOMING (1969, 1970) megfogalmazta, az IDA az a FAR-intenzitás (intervallum), melynek energiahasznosítása az egyes fajokra vonatkozóan maximális. Több szintű társuláson belül, ahol a különböző szintek számára rendelkezésre álló FAR-energiában 2 nagyságrend különbség is gyakran mutatkozik, a társulás, fajainak fényadaptációját tekintve is meglehetősen szervezett, és a maximális produkció elérésének biztosítására az IDA-ban

igen tekintélyes különbségek mutatkoznak. Minél jobban összeesnek egyes fajok IDA-értékei azzal az átlagos FAR-értékekkel, melyek azon szintekre jellemzőek, amelyekben az illető fajok maximális levélterületüket kifejlesztették, annál efficiensebb a társulás energia-kihasználása. A társulás LAI-e és fajainak IDA-értékei tehát együttesen befolyásolják a fotoszintetikus produktót (TOOMING, 1970).

Az idézett TOOMING-nak köszönhetjük azt is, hogy számításai során számunkra közelebb hozta egymáshoz a produkció számára fontos, metodikai okokból mindeddig külön kezelt tényezőket, mint amilyenek a  $\text{CO}_2$ -diffúzió sebességét befolyásoló, leginkább anatómiai természetű rezisztenciák, valamint a levél fényhasznosítása, és amelyeknek közös befolyását a társulásprodukciónak folyamataira a legkülönbözőbb fajokra vonatkozó sok mérésből, szétszórt közleményből mindeddig nehezen láthattuk. Az IDA-értékének és a  $\text{CO}_2$ -rezisztenciának összefüggése ezek szerint olyan, hogy a társuláson belül a fajok IDA-értékei és  $\text{CO}_2$ -diffúzió rezisztenciája fordítva arányos. A fénykedvelő, magas IDA-értékű fajok  $\text{CO}_2$ -diffúzió rezisztenciája tehát alacsony (összhangban BIERHUIZEN — SLATYER (1964) és WHITEMANN — KOLLER (1968) megállapításaival). Ezeknek, maximális levélterületüket a több szintű társulás felsőbb rétegeiben kifejlesztő fajoknak leveleiben — követve a FAR-energia napszakos, évszakos változásait — különböző utakon gyorsan megváltozhat a  $\text{CO}_2$ -diffúzió rezisztencia, és utóbbinak csupán kismértékű változása is befolyással van az IDA értékére (azt kissé eltolva), valamint a fotoszintetikus fénygörbe platójának magasságára.

Figyelemmel kell lennünk arra a tényre is, hogy a hőmérséklet, talajnedvességtartalom és ásványos tápanyagmennyiség változó értékei olyan módon vannak befolyással a fotoszintetikusán aktív sugárzás efficienciájára, hogy más és más lesz ugyanazon faj esetében is az a FAR-intenzitás, melynél az energia kihasználás maximális. A fotoszintetikus aktivitás és a tápanyagforgalom egyidejű vizsgálatára figyelmeztet az is, hogy egy ökoszisztémán belül, a FAR-energiától és annak hasznosításától függően változó a növénytársulás tápanyagigénye.

Nyilvánvaló, hogy ezeknek, összefüggéseikben csak társulásszinten értelmezhető törvényszerűségeknek jelentősége nem elhanyagolható. A társulás vertikális fényeloszlása és egyes fajai IDA-értékeik összhangjának kutatása produkcióökológiailag különösen perspektivikusnak látszik; a társulások szervezettségét ilyen oldalról is vizsgálnunk szükséges. Hasznosnak ígérkeznek azok a kérdéscsoportok, melyek a szukcessziósorok egyes etappjaira vonatkoznak. A társulás kialakulás, szukcesszió során ugyanis lényeges, hogy azon fajok, melyen nem tudják beállítani fotoszintetikus rendszerüket, annak a FAR-energiatartománynak maximális hasznosítására, mely a szukcesszió folyamatában rendelkezésükre áll, kiszorulnak, más, e tartományban efficiensebb fajtól.

## A növénytársulás architektúrája, fényabszorpciója és klorofilltartalma

A klorofillnak a fotoszintézis mechanizmusában betöltött központi szerepe hívta fel ökológusok (elsőként hidrobiológusok: GESSNER, 1949) figyelmét az összklorofill (ill. a klorofill A) mennyiségének produktíóökológiai alkalmazására. E. P. ODUM (1959, 1971) úgy véli, hogy az egységnyi területre számított zöld pigmentek mennyisége az egyes társulásokban eléggé uniform, sokkal inkább, mint egyes növények esetében (társulás által fenntartott klorofillkoncentráció-homeosztázis). A társulás-asszimilációs szám (asszimilált  $\text{CO}_2$  mg/klorofill g/h érték; vö. WILLSTÄTTER—STOLL 1918) is jóval kevésbé ingadozik, mint a fajok asszimilációs száma. H. T. ODUM, MCCONNELL és ABBOTT (1958) szerint egy növényen belül sok klorofill kevés fény hatására fejlődik ki; a szervezett társuláson belül viszont sok fény hatására. Szerzők a növénytársulás  $1 \text{ m}^2$ -nyi területén mért klorofilltartalmat tartják használhatónak a társulás-fotoszintézis jellemzésére, de figyelembe veszik a cönózis rétegzettségét, fényeloszlását is. A produktó (fotoszintézis) és klorofilltartalom aránya szerintük adott szerkezetű társulásra jellemző érték; pusztán a klorofilltartalom alapján is megbecsülhetjük a produktó ismeretlen fajösszetételű társulásban; hasonló szerkezetű társulás ismert asszimilációs száma alapján. E. P. ODUM is a potenciális elsődleges produktó indexének tekinti a társulás klorofilltartalmát.

H. T. ODUM és munkatársai a társulás-klorofilltartalom és produktó összefüggéseit főként a plankton és bentosz körülményeire vonatkoztatják. A kérdésnek a teresztris társulások sokrétű körülményeire való, átfogó kidolgozása sajnos várat magára; az eddig megjelent számos közleményre az elnagyoltság és kidolgozatlanság jellemző (példák: ARUGA—MONSI 1963, BRAY 1960).

Amíg a munkák a vegetáció-egységek nagyléptékű összehasonlítására vonatkoztak (vö. BRAY l. c.), az egyes formációk klorofilltartalma és produktója között pozitív kapcsolat mutatkozott, a vegetáció maximális fejlettsége idején. Nem keltett sajnos különös figyelmet és további érdeklődést az a megállapítás, hogy a különböző társulások asszimiláló rétegeiből vett zöld minták klorofilltartalma (szárazanyagra vonatkoztatva) annál koncentráltabb, minél vastagabb a vegetáció zöld rétege (OVINGTON—LAWRENCE 1967). Utóbbi munka — mely négy ökoszisztémában nagy apparátussal végrehajtott mintavétel eredményeiről számol be — már azt a konklúziót hozta, hogy  $1-1$  társuláson belül, szezonális beállításban, nincs kapcsolat klorofilltartalom és produktó között, vagy ha van, az csak rövidebb időszakra vonatkozhat.

Míg H. T. ODUM és munkatársai, BRAY, továbbá NEWBOULD (1967) valamint KVĚT, ONDOK, NEČAS és JARVIS (1971) a klorofilltartalommal különböző növénytársulások fotoszintetikus apparátusának méretét látják kifejezhetőnek, más munkák a klorofilltartalom és maximális klorofill értékek definiáltabb szerepére hívják fel figyelmünket, egy társuláson belül.

Ilyen vonatkozásban BROUGHAM-nak (1956, 1958, 1960), megmondott kísérleti beállításainak köszönhetjük az első, igazán jól értékelhető adatokat a teresztis társulásproduktivitás és a társulás-klorofilltartalom összefüggéseire vonatkozólag; nem utolsó sorban azért, mert — számos hasonló munkával ellentétben — a társulás megvilágítás-viszonyait messzemenően figyelembe vette. Zárt gyeptársulásoknak szerinte — társulásonként változó — kritikus levélterület-indexe van; ez az az érték, melynél a levelek által elnyelt fény-mennyiség a teljesnek kb. 95%-a. Ilyen viszonyok között az össz-levélterület nagy részét kis megvilágítás-intenzitás éri, ilyenkor a növekedési ráta maximális, összehasonlítva a társulás-fejlődés korábbi fázisaival. BROUGHAM számos gyeppen és kultúrában vizsgálta a LAI kritikus értékeit, és ezek alapján megállapította, hogy a maximális — és rövid időtartamra vonatkoztatott — növekedési ráták (és nem a produkció), valamint a gyepek klorofilltartalma közötti kapcsolat pozitív és szignifikáns. Meg kell jegyeznünk, hogy a megvilágítás-intenzitásnak ebben az alacsony tartományában van összefüggés fény és klorofilltartalom (pontosan: a növényzet aljában mért relatív megvilágítás-intenzitás értékek logaritmusai ill. az egységnyi társulásterületre eső klorofillmennyiség) között is, OKUBO—OIZUMI és HOSHINO (1968) szerint.

BROUGHAM-nak — aki a klorofilltartalom és növekedési ráták közötti kapcsolatot kauzálisnak értelmezi — eredményei, megmondolásai nem tudatosultak kellőképpen az irodalomban, amelyben pedig sorra jelentek meg a klorofilltartalomra és a produkcióra vonatkozó közlések. Észre kell vennünk, hogy a nagy anyaggal dolgozó MEDINA és LIETH (1964) a számos vizsgált (kis denzitású) társulás (vetés) közül egyedül a magas LAI-ű *Arrhenatheretum*-ban kapott jó összefüggést. JAKRLOVÁNAK (1967) sajnos nem kifogástalanul értékelhető — és általa sem kvantitatíve értékelt — adatai; klorofillkoncentráció- és produkciómaximumok egybeesése is zárt réti társulásra vonatkoznak; sajnos, szerzőnő sem LAI-t nem közöl, és nem ismeretes a társulás átlagos fényabszorpciója sem.

Növekedés-analízis alapján legújabbán OKUBO—KAWANABE—HOSHINO (1971) mutatták ki, hogy *Medicago*-vetések magas — a maximális értékekhez közeli — optimális LAI intervallum (4—6) mellett nyújtanak — rövid idejű — magas növekedési rátákat (egy évben többször is, különböző szezonban), ugyanakkor magas klorofilltartalmakat; a kettő között szignifikáns korrelációval.

Fontos hangsúlyozni, hogy architektúra és maximális efficiencia előbb érintett problematikája is itt, a kritikus LAI értéktartományában kapcsolódik a klorofillkoncentráció problematikához. Méréseik alapján OKUBO—OIZUMI—HOSHINO (l. c.) gyepek-állományra javasolnak is egy olyan architektúrát, mely a klorofillkoncentráció (és a levélterület) vertikális eloszlására illetve a fotoszintetikus produkcióra nézve optimális.

Igen tanulságosak vertikális levélállású — a populáció alsóbb levél-szintjeibe sok fényt beengedő (kisebb extinkciós koefficiensű, SAEKI, 1963) —



és horizontális levélállású — saját asszimiláló szerveit erősen árnyaló, nagyobb extinkciós koefficiensű — két rizsváltozat különböző egyed-denzitású állományokban végzett kísérletek (TSUNO—KITAKADO 1970). Magas megvilágítás-intenzitásoknak kitett állományokban a két különböző levélállású növény optimális levélterület-indexe azonos volt, jeléül annak, hogy ilyenkor a fény-klorofillkomplexus nem limitál (illetve nem a fény-klorofillkomplexus limitál). Alacsony kísérleti megvilágítás-intenzitás esetén viszont a horizontális levelű rizsfajta optimális LAI-értéke már alacsonyabb, mint a másik levéltípusú populációban. (Ez a kérdéskomplexus érintkezik a társulások fotoszintézis-modelljének problematikájával; egyik-másik modellben — pl. LOOMIS—WILLIAMS—DUNCAN 1967, MONSI 1968, KUROIWA 1968 etc.) a levél orientációja, hajlása hangsúlyozott.)

Az idézett esetekben a fiziológia által gyengefény-faktornak (vö. GABRIELSEN 1960) elkönyvelt klorofillkoncentráció-faktorial van nyilvánvalóan dolgunk, mint a fotoszintézist limitáló faktorial. Kézenfekvőnek látszik, hogy az ökoszisztéma számára ennek a klorofillmennyiségnek kitüntetett szerepe van.

Mint említettük, a klorofillkoncentráció mint gyengefény-faktor a társulás maximális fényelnyelésének, architekturalis-strukturalis bélyegeinek (LAI, ill. extinkciós koefficiens) révén juthat érvényre. Limitáló szerepe így azonos társuláson belül esetenként időleges is lehet — különösen, ha konstans extinkciós koefficiens várható —, mivel egy vegetációtípus LAI-e szezonálisan változó (KVĚT—ONDOK—NEČAS—JARVIS l. c.), másrészt a kritikus érték is változó, a fény átlagos beesési szögétől függően, szintén a szezonok szerint (BROUGHAM 1958). Az említett réti, legelő gyeptársulásokon kívül — melyekben a fajoknak a fényért való kompetíciója erős — barlangi, sziklahasadéktársulásokban, valamint különböző vízi (plankton, bentosz) cönózisokban várható minimum hatása.

Az idézett és az irodalomban részletesen tanulmányozott példák rövid ideig jelentkező klorofillkoncentráció-maximumok rövid ideig maximális produktivitást előidéző és limitáló befolyására vonatkoztak. Bizonyos ritka esetekben érvényre juthat azonban magas LAI maximális fényelnyelése mellett a magas klorofillkoncentráció hosszan tartó hatása is.

Az irodalomból (PRÉCSÉNYI, 1971) ismeretes, hogy a trópusi fontosabb vegetációtípusok energia-kihasználása átlagosan a legnagyobb, összehasonlítva más zónakéival. Ezt az értéket azonban a vegetációperiódus időtartama befolyásolja; a tiszta elsődleges produktivitás értékei — melyek a különböző vegetáció-zónák átlagos tenyészidejének figyelembevételével adódnak — azonban szintén a legmagasabbak az összes között: 8—10 g/m<sup>2</sup>/nap (PRÉCSÉNYI, l. c.). A trópusi zónákban nagy területeket borítanak az esőerdők; tagoltságuk, színezettségük a teresztris társulások között egyike a legfejlettebbeknek. Ezekben az erdőkben találjuk a természetes vegetációtípusok

ban eddig mért legmagasabb LAI-értékeket (ARUGA—MONSI l. c.). Az alsó szintek asszimiláló szervei haragoszöld színűek, a levelek igen sok klorofillt tartalmaznak; ARUGA és MONSI szerint Thaiföld örökzöld galériaerdőiben mérték a legmagasabb (13,3 g/m<sup>2</sup>) klorofilltartalmat teresztris növénytársulásban. Ezeknek az erdőknek a struktúrája közel áll egy olyan optimális geometriai struktúrához (NILSZON 1968), amelyben az elnyelt FAR-energia a társulás egységnyi levélterületére vonatkoztatva maximális. Ugyanakkor a fény diszperziója is kedvező, azaz a FAR viszonylag egyenlően oszlik el a levelek között (a társulás fényeloszlásának fontos, eddig nem érintett karakterisztikuma; vö. LAISK 1968). Ilyen optimális szerkezetű erdőben (melyekben a lombzat eloszlását a „cluster model”-lel írta le 1968-ban MONSI) a nagy összegű klorofill vertikálisan olyan nagymértékben diszpergált, hogy a fénymennyiséget optimálisan hasznosítja. Az ilyen zárt, sokszintű erdők architektúrája fényabszorpció tekintetében a tárgyalt gyepekhez hasonlítható, a klorofillkoncentráció szerepe úgyszintén, azzal a különbséggel, hogy várhatóan nemcsak rövid ideig tartó hatással kell számolni, annál is inkább, mert a vegetáció periodikussága nem kifejezett, így a társulás levélterülete nem túlságosan változó értékű. Ilyen adottságokkal a trópusi övre eső magas FAR-értékek hatékony kihasználása jól magyarázható.

A valóban ható, limitáló (effektor) fizikai környezeti tényezőknek és a növényi-növénytársulási (receptor) toleranciatényezőknek komplementer egységként való értelmezése — vö. JUHÁSZ-NAGY, 1970; ODUM, 1971 — nyilvánvalóan helyes. Ilyen értelemben tekintendő, a tárgyalt esetekben, a fény és a klorofillkoncentráció együttesen limitáló produkcióökológiai tényezőknek (mivel lényegében e szituációkban a fotonok és az azokat elnyelő pigmentek minimumhatásáról van szó).

#### A növénytársulás architektúrája és vízháztartása kapcsolatának néhány aspektusa

A növénytársulás fiziognómiai felépítése, architektúrája és vízgazdálkodása közötti kapcsolat nagymértékű és sokoldalú.

Hosszabb időszakot tekintve, egy társulás területére eső csapadék-összeg megoszlik a felületi lefolyásra, a mélybe (alapkőzetbe) való elfolyásra, az evaporációra és transzspirációra, és természetesen, a növényzetbe való beépülésre.

A talaj szintjeiben a sokszor társulásonként különböző mélységű gyökérzónák az elfolyás nagyságát befolyásolják. A talajfelszín feletti szintek eltérő felületi viszonyai — még azonos formáción belül is — ugyancsak különbözőek, így szintén befolyásolják a csapadék felhasználását. Így pl. EIDMANN (1959) vizsgálatai szerint a bükkös (uralkodó faja a bükk) a csapadék tekintélyes

részét a fatörzsek felületén lefolyatva a talajnak juttatja, míg a lucosban a luctörzsek által visszatartott, és így elpárologtatott vízmennyiség jelentős.

A fejlett fiziognómiai struktúrájú társulások felületéről több víz párolog el ugyan (nem-transzspiráció útján), azonban lényegesebb ennél azon kedvező hatásuk, mely a felületi lefolyás csökkentésére irányul. Azonos klímában (a délorosz erdőssztyep-zónában) a fejlett architektúrájú *Aegopodium*-os tölgyes az összcsapadéknak csak 2%-át engedi lefolyni; a kevésbé színtezett és zárt mezei juharos tölgyes 18%-ot; míg a kis LAI-ű, helyenként kiritkuló szikes tölgyes felületén az összcsapadék 32%-a lefolylk (MOLCSANOV 1964).

Két esőzés (csapadék) közötti száraz periódusban a növénytársulás transzspirációja szintén a struktúrától (pontosabban: a záródástól, a levélterület-indextől) függő érték. A társulás transzspirációja energiaigényes folyamat, így a vízháztartás legáltalánosabb jellemzése a társulás felülete által abszorbeált energia megoszlásának tárgyalásával kapcsolatos. Minden társulásra jellemzőek azon napi és szezonális átlagértékek, melyek a társulás és az atmoszféra közötti direkt hőcserére, a latens hő cseréjére, a fotoszintézisre és a légzésre fordítódnak (vö. SLATYER 1967). Ezen értékek és egymáshoz való viszonyuk (különösen az ún. Bowen-féle viszonzszám: a társulásfelület és az atmoszféra közötti direkt hő és a latens hő cseréjének viszonzszáma; annak napi menete) erősen a társulás architektúrától függő értékek. Kedvező architektúrájú, jó vízellátású társulásoknál a Bowen-f. hányados értéke kicsiny, mivel a hő jelentős része transzspirációra fordítódik. Kevés talajnedvesség esetén viszont, ha a sztómák bezáródnak, nem a transzspirációra használódik a hő, hanem a hőcserére, mivel a társulás felülete erősen felmelegedhet. Arid zónák társulásaiban a Bowen-f. érték igen nagy (SLATYER 1967).

A társulás transzspirációja elsősorban valóban az elérhető energiától függ, amely a latens hőt szolgáltatja. További tényezők határozzák meg a vízgőz-grádienszt a párologtató felületek és a levegő között. Mindezek fizikai jellegű faktorok. Növényi tulajdonságú (bár szintén fizikailag definiálható) tényezők pl. azok a rezisztenciák, melyek kontrollálják a vízgőz diffúzióját a növényből a levegő felé. A tényezők e három csoportja az, melyek együttesen a legmegfelelőbb szinten tartják a transzspirációt.

Nyilvánvaló, hogy a társulás transzspirációját befolyásoló fizikai természetű tényezők megismerése mellett fontos megismernünk a növénytársulási-növényi természetű tényezőket is. A kérdés megközelítése fiziológiai és anatómiai módszerekkel lehetséges. Eddig inkább csak 1—1 egyedre, mintsem egy társulást összetevő populációkra rendelkezünk ismeretekkel. Megfelelően kontrollált, vízhiányos környezetben előnevelt egyedek párologtató felületei (belső felületek, az intercellulárisok összfelülete) TURRELL (1944) vizsgálatai szerint jóval nagyobbak, mint jó vízellátás mellett nevelődött egyedeké. Ugyanakkor az is kiderült, hogy nagy belső felülettel rendelkező egyedek transzspirációs képessége is nagy. E megfigyelések jó megegyezésben vannak

azon mérésekkel, melyek szerint erős advektív meteorológiai szituációkban sztyeptársulások igen erős transzspirációs intenzitást érnek el (BAVEL et al. 1963). Xerotherofil társulásokban a növényi párologtató belső felületek jóval túlhaladják a talajnak — amelyen a társulás kialakul — felületét, hiszen egyrészt a belső intercelluláris felületek egy nagyságrenddel nagyobbak, mint a társulás levélterülete (TURRELL l. c.), másrészt a LAI is nagyobb egynél.

Az egyes társulásokba rendeződött fajok a transzspiráció menetét, intenzitását illetően nem feltétlenül viselkednek azonosan. A társulás egy állományában, a talaj kedvező vízellátása esetén az egyes fajok a szabad vízfelület evaporációs görbéjéhez hasonló napi transzspirációs menetet mutatnak, száraz időszakban viszont fajonként más és más a menet (MÜLLER—STOLL 1935). Minden földrajzi zónában, minden termőhelyen és társulásban találhatók gyengén és erősen transzspiráló fajok; egy társulás fajai között a transzspiráció intenzitásában nagyobb különbségek mutatkoznak, mint az egyes zónák társulásainak transzspirációs értékei között (WALTER 1960).

A legerőteljesebben transzspiráló fajok arid zónák társulásaiban találhatók. Ez persze önmagában ellentmondás volna. Arra kell azonban gondolkodnunk, hogy a vegetáció nem elsősorban az egyes fajok transzspirációjának intenzitásán keresztül szabja meg vízfogyasztását, hanem a transzspiráció időtartamával is, és a LAI-n keresztül is, melynek értéke arid zónákban alacsony. A lomb- illetve tűlevelű erdők között azok a nagy különbségek, melyek egy lomblevelű és egy tűlevelű faj területegységre kifejezhető transzspirációs intenzitásában általában fennállnak, így ugyancsak elmosódnak, mivel a fenyvesek jóval magasabb LAI-értékei kompenzálják a fenyőtűk gyenge transzspirációs intenzitását (POLSTER 1967).

Más megfigyelések ugyanakkor arra utalnak, hogy az egyes rokon erdő-típusok, melyekben az uralkodó faj azonos, levélterület-indexükkel és transzspiráltatott vízmennyiséggel egyaránt reagálnak az eltérő termőhelyi adottságokra. MOLCSANOV (1957) adatai szerint pl. az erdeifenyvesek fenti két bélyege egymással pozitíve korrelált; a *Myrtillo-Pinetum* LAI- és évi transzspirációs értékei egyaránt kb. másfélszerese a *Sphagnum*-os erdeifenyves megfelelő értékeinek.

Sokéves fajokból álló társulások (pl. erdők) esetén már az egyedek korrall változó fiziológiai aktivitásával is számolni kell. Tölgyes újulatban, az első 1–2 évben a transzspiráció aktivitása igen erőteljes ugyan, de a LAI még nem számottevő. Utóbbi növekedése miatt a 3. éves állomány által elpárologtatott vízmennyiség eléri a középkorú állományét és a 4–5. évtől ez az érték közel azonos szinten marad. Ez nyilván csak úgy lehetséges, hogy a levélterület növekedésével az egységnyi felület transzspirációs intenzitása csökkenő tendenciájú (DYLISZ—CELLNIKER—KARPOV 1964). Azonos társulás különböző korú állományaiban tehát, a társulás transzspiráció és a LAI közötti kapcsolat nem olyan egyértelmű, mint azonos domináns faj különböző társulásaiban.

A társulás architektúrája és vízgazdálkodása kapcsolatainak felderítése az alapja újabban számos újszemléletű hidrológiai irányzatú munkának. BRANSON, MILLER és McQUEEN (1970) például Montana (USA) kontinentális klímájában szemiárid társulások vízgazdálkodását tanulmányozva nagy különbségeket mutattak ki az egyes, különböző borítású, zártságú társulások evaporáció- és transzspiráció értékei között. Kis borítású félsivatagi társulásokból az evaporáció útján eltávozott vízmennyiség nagyobb, mint a transzspiráltatott vízmennyiség. A kis levélterületű és csekély gyökérzetű társulásokban a csapadékvíz egy része a talajon keresztül az alapkőzetbe hatolva a talajvizet gyarapítja, zártabb társulások viszont a csapadékvíz teljes mennyiségét is képesek (evaporáció és evapotranszspiráció útján) elpárologtatni. A növényzettel borított vízgyűjtő terület vízmérlege felbontható a társulások vízmérlegére; a vegetáció fontos bélyege e tekintetben a borítás (BRANSON, MILLER, McQUEEN l. c.).

### A víz áramlása a társulásban és korlátjai

A talaj és növényzet alapvető kapcsolatait fejezik ki azon mértékszámok, melyek az egyes komponensek vízpotenciáljára vonatkoznak. Egy társuláson belül az egyes fajok vízpotenciálja általában adekvát a talaj vízpotenciáljához. Azon fajok, melyeknek vízpotenciálja nem képes megfelelően alacsony (= nagy negatív) értékeket elérni, száraz időszakokban elpusztulnak, kiszelekálódnak a társulásból.

Egy társulás megfelelő működéséhez szükséges, hogy a transzspiráció mennél folyamatosabb legyen. GARDNER és EHLIG (ap. LEMON 1963) úgy tekintik, hogy a víz árama a talaj-növényzet-atmoszféra rendszerben az elektromos áramláshoz hasonlítható. Ennek megfelelően, a víz áramlás feltétele a rendszerben egyrészt a kellő hajtóerő, melyet a növényzet és a talaj vízpotenciálja közötti különbség tart fenn. Hogy egy vízáramlási ráta fennmaradjon, a talaj kiszáradásával (nagy negatív vízpotenciál-értékek) a növényzet vízpotenciál-értékeinek még inkább csökkenni kell. Másrészt, a vízáram csökken, ha a rendszer (talaj és növényzet) impedanciája nagy. Az impedancia, úgy látszik, a vízfelvétellel kapcsolatos sajátság; úgy tűnik, hogy fordítva arányos a vízvezető képességgel, valamint a felvevő gyökérfelülettel.

RAWLINS, GARDNER és DALTON (1968) vizsgálataiban a transzspiráció független volt a talaj víztartalmától, amíg annak feszültsége nem érte el a 6–8 atmoszférát. Innen kezdve mutatkozott közöttük kapcsolat: a transzspiráció lineárisan csökkent a víztartalommal (és gyakorlatilag megszűnt, amikor a talajban elért 40 atm. körüli értéket).

A növényzet transzspirációja következtében, szárazságban, az eredetileg nedves talaj víztartalma egyre csökken. A talaj vízpotenciálja is egyre esik, vele együtt a növényzeté is, benne vízdeficit alakul ki. Kezdetben, az éjsza-

kák során gyorsan helyreállítódik a talaj és a növényzet közötti vízpotenciálbeli különbség. A vízpotenciál értékek esése a talaj esetében egyenletesen történik, a növény esetében viszont napi ritmusban. Nyilvánvalóan legnagyobb negatív értékek a levélben fejlődnek ki; ez teszi lehetővé az abszorpciót, amely azonban napról napra jobban lemarad a transzspiráció mögött. A szárazság előrehaladtával egyre jobban csökken a talaj hidraulikus konduktivitása és a gyökérzet és talaj között egyre nagyobb vízpotenciál-különbségek szükségesek a vízáram kívánt szinten való tartásához. A lombozat, gyökérzet és a talaj vízpotenciálja egyre lassabban állnak be azonos értékre. Ezzel egyidőben egyre jobban csökken a levél turgora. Akkor, amikor beáll a zéró turgor nyomás, ahol a levelek vízpotenciálja egyenlő a negatív ozmotikus értékkel, jelentkezik a permanens hervadás. SLATYER (1957) javasolta, hogy ennél a pontnál, a levél, gyökér és talaj azonos vízpotenciál értékénél, a talaj víztartalmát a permanens hervadási százaléknak nevezzék (vö. VEILMEYER—HENDRICKSON 1928). Az elmondottakból nyilvánvaló, hogy ez az ökológiailag fontos, kardinális pont értéke függ a növény ill. növényzet ozmotikus tulajdonságaitól.

Nem meglepő ezek után, hogy az a talajnedvesség-tartalom, amelynél megfigyelhető redukció áll be a transzspirációban, szintén a növénytől-növényzettől és a talaj fizikai tulajdonságaitól függő érték: ez a levél vízpotenciáljának az a legalacsonyabb értéke, amelyet a növény(zet) adott termőhelyen még sztómozáródás nélkül elvisel. DENMEAD és SHAW (1962) mérései szerint azonos talajnedvesség tartalomnál (de eltérő talajtípusokon) különböző kukoricavetések transzspirációjának értékei egymást tízszeresen is felülmúlhatják.

E tényeket, produktíóökológiai vizsgálataink során, hacsak lehet, figyelembe kell vennünk.

### A társulás ozmotikus spektruma

WALTER (1960) a növény ozmotikus értékében indikátorát látja azon vízviszonyoknak, amelyek között a növény él, tehát a termőhelynek. Nem az ozmotikus középértéket, hanem az egyes fajok legalacsonyabb és legmagasabb értékét tartja karakterisztikusnak. Ezek alapján ozmotikus spektrumok állíthatók fel, melyek különböző klímaterületek tágabban értelmezett növény-társulásainak jellemzésére alkalmasak.

A vízi és mocsári növényzet tagjainak túlnyomó része stenohydrikus faj. Közép-európai lejtősztyep-társulásaink fajai euryhydrikus, de többnyire hydrolabilis fajok. Minél távolabb fekszenek egymástól az optimális és maximális ozmotikus értékek, annál nagyobb szélsőségeket képes a növény elviselni a termőhely vízellátásában. Ezért a leginkább szárazsággellenállóak a hydrostabilis euryhydrikus fajok, a félsivatagokban, sivatagokban.

Az egyes vízgazdálkodási típusok létezése citológiai tulajdonságokra vezethetők ugyan vissza, de az olyan tulajdonság pl., mint a hydrostabilitás

(az a képesség, hogy egy faj adott termőhelyen a hidratúráját hosszú ideig közel azonos szinten képes tartani) egyéb tulajdonságtól is függ (transzspiráció beszűkítése, mélyre hatoló gyökérrendszer, szukkulencia stb.).

### A vízgazdálkodás és a produktivitás közvetett kapcsolatai

Jóllehet a transzspiráció és a fotoszintézis külön mechanizmusokat jelentenek és ilyen tekintetben egymástól függetlenül mennek végbe, közvetett kapcsolataik révén közöttük mégis összefüggés mutatkozik. A fotoszintetikus produkció egy sor folyamattól függ: a  $\text{CO}_2$ -diffúzió folyamataitól, fotokémiai folyamatoktól, azaz a fényenergiának fotoszintézisre való felhasználásától; „sötét” kémiai folyamatoktól (ezzel a  $\text{CO}_2$  redukciója kapcsolatos); valamint a fotoszintézis-termékek transzport folyamataitól. Bármelyik ezen folyamatok közül korlátozhatja a fotoszintézist, és bármelyikre hathat a vízhiány is. Másképpen hat emellett a vízhiány a nettó fotoszintézisre, mivel a légzésre szintén hatással van.

Valószínűnek tartják, hogy a paralelizmus, melyet a fotoszintézis és a transzspiráció között sok esetben megfigyeltek, nem azzal függ össze, hogy a vízdeficit egyaránt korlátozóan hat (a sztómazáródáson keresztül) a fotoszintézisre és a transzspirációra, hanem (általában, a nem szélső esetekben) azzal, hogy a turgornak több irányú hatásával állunk szemben: a sztómamechanizmuson keresztül a transzspirációt kontrollálja, egyúttal a vízellátás foka révén a fotoszintézis biokémiai (és nem fizikai) folyamataira gyakorol hatást. Ozmotikusan aktív anyagoknak vízi növények fotoszintézisére gyakorolt hatását megfigyelve állapították meg, hogy szoros összefüggés van a vízpotenciál és a fotoszintézis között.

Ha ismernénk is a sejt vízállapot a fotoszintézisre gyakorolt befolyásának teljes mechanizmusát, ez még természetesen mindig nem magyarázná meg teljességében a vízállapot és a növekedés közötti összefüggéseket.

Jó vízellátású növényekben, elegendő tápanyagellátásnál és normális transzspirációs ráta mellett csak kis napi vízdeficit fejlődik ki, ilyenkor csak azon sejtekben lesz redukáltabb a sejtosztódás rátája, ahol maximális a deficit (vö. GARDNER—NIEMAN 1964), a növekedés különben normális.

Szárazabb talajnál a vízhiány alapszintjére ráakódik a talaj vízdeficitje, illetve az a hiány, mellyel a vízfelszívás a talajból elmarad a transzspiráció mögött. A növényben az anyagcsere sebessége alábbhagy a napi vízhiány-maximum idején és ez a periódus egyre hosszabb lesz. A transzspiráció sztómazáródás miatt késleltetődik, a levél felmelegszik, a fotoszintézis ez idő alatt csökken. Bekövetkezik a sejtnagyobbodás és a levélexpanzió előrehaladó redukciója, amint a turgor esik; és a növekedési ráta egyre csökken. További szára-

zodásnál a transzspiráció redukálódik a kutikuláris transzspirációig, és a nettó-fotoszintézis értéke a CO<sub>2</sub>-áram redukcója miatt is csökken, a légzéssel együtt. A további szárazságnál folytatódik a légzés és megszűnik a súlygyarapodás. Végül a protoplazmatikus dehidratáció eléri a kritikus értékeket és egyes sejtek, szövetek elhalnak. Előbb az alacsonyabb vízpotenciájú öreg levelek halnak el és a gyökérszőrők (vö. SLATYER 1967).

Az egyes fajoknak van optimális fényigényük, de meg optimális víz-igényük is, maximális produktiójukhoz. Ilyen feltételekre jellemző a fotoszintézis és a transzspiráció hányadosának egy többé-kevésbé állandó értéke. Tágabb értelemben, a fotoszintézis és a transzspiráció hányadosát (amelyet a transzspiráció produktivitásának neveznek — vö. POLSTER 1967), alkalmazzák ökológiai természetű munkákban, klimatikai, edafikus faktorok hatásának lemérésére. Hazai példát hozva, POLSTER, WEISE és NEUWIRTH (1960) úgy vélik, hogy a Duna—Tisza közti homokon az akácnak a *Pinus nigra*-val tapasztalható kedvező társulási viszonyai, nagy produktivitása az akác itteni magas asszimiláció/transzspiráció hányadával (a talaj vízkészletének kedvező kihasználásával) is kapcsolatos (különösen ha ezt az akácetemetőkből mért megfelelő értékekhez hasonlítjuk). LARCHER (in POLSTER 1967) szerint a *Quercus ilex* kompetíciója a *Quercus pubescens*-sel szemben, mediterrán klímában azért eredményes, mert előbbi faj asszimiláció/transzspiráció hányadosának optimuma jóval magasabb víztelítettségi deficitnél jön létre, mint utóbbié.

E példákban is látható, hogy az egyes fajok nyilvánvalóan nem azonos módon reagálnak a vízdeficitre; e specifikus reakcióknak tehát ökológiai jelentősége van. Ilyen vizsgálatokat GLOSER (1967) végzett, különböző xerothermitású termőhelyeken élő *Stipa*-fajokon ill. a kevésbé száraz-meleg termőhelyeken növekvő *Bromus erectus*-on. GLOSER azt találta, hogy magas víztelítettségi deficit mellett a *Bromus erectus* erőteljesebb fotoszintetizáló munkára képes, mint a *Stipa*-fajok. Természetes körülmények között, a sziklafüves lejtősztyepréteken a *Stipa*-fajok víztelítettségi deficitje nem is olyan nagymérvű, mint a *Bromus erectus*-ban, melyben tehát egy számára hasznos adaptáció kialakulásáról van szó.

Vízdeficit állapotában a vegetáció produktivását meghatározó tényező lehet a gyökerek és levelek aránya, illetve ezzel kapcsolatos élettani funkciók. Erre vonatkozó kísérleteket LAISK és munkatársai (1971) folytattak társulásszinten. Meghatározott vízdeficit állapotában, ha a felszívó gyökerek és a levelek felületének hányada alacsony volt, a produktivás is alacsony volt: a rosszul fejlett gyökérszőrők kevés vizet voltak képesek felvenni; emiatt a sztómák csak rövid ideig voltak nyitottak. Ha a felszívó gyökerek/levelek felületének hányadosa volt magas, akkor viszont a légzési veszteség emelkedett meg; így maximális produktivitást közepes hányadosnál értek el. A talaj jó vízellátásánál a hányados mindkét szélső értékénél magasabb volt a produktivás, mint vízdeficitnél. A társuláson belül azok a fajok, melyeknek légzési vesztesége



alacsony volt, a vízdeficit állapotában konkurrenciáképesebbnek mutatkoztak, mivel nagyobb gyökérrendszerrel tudtak kifejleszteni.

A  $\text{CO}_2$ -asszimiláció és a transzspiráció mértékszámának viszonyai, a fotoszintézis- és vízháztartás típusai rendszertani kategóriák szerint is különbözhetnek. STOCKER és munkatársai (STOCKER 1967) a pázsitfűfélék közös produktíóökológiai adaptációjának tartja azon tulajdonságukat, hogy víz- és fotoszintézis háztartásuk stabil. Ezt igen sok és igen különböző áréájú *Graminea* fajon végzett alábbi megállapításával indokolja. A sztómák érzékenysége nagy, azaz a különböző társulásokban a talaj kiszáradására, a szükséges hidratúra megőrzése érdekében élénk sztómareguláció figyelhető meg. Emiatt a *Graminea*-k transzspirációjának napi menetét kifejező görbe száraz periódusokban, a legkülönbözőbb társulásokban, lapos; egy konstans, alacsony érték körül ingadozó. A sztómareguláció azonban nem olyan erős, hogy a fotoszintézis napi menetét károsan érintené. A mindenkori vízfelvételi lehetőség szerint beállott nívójú, szükség szerint korlátozott transzspiráció napi egyenletes menete a biztosítéka tehát a kedvező vízpoteenciálnak, amely viszont az egyenletes fotoszintézis feltétele. Az arid területek társulásaiban a *Graminea*-fajok a jó vízellátású vegetáció-periódusokban hasonló módon működnek; a transzspiráció és a fotoszintézis ilyenkor tehát a szervesanyag produktio és a kompetíció érdekeit szolgálja. Igen nagy szárazság idején azonban, a transzspiráció elveszti kontrollját, tekintet nélkül az egyre növekvő vízdeficitre. A dél-afrikai szavannákban pl., a *Themeda triandra* vízfelvétele a száraz talajból nem követi az erős transzspirációt, ami a szár és a levelek gyors elpusztulásához vezet; így kerüli el a növény a száraz időszakban az improduktív légzési veszteséget (MES és AYMER-AINSLIE 1935).

A *Graminea*-fajok fenti ökológiai adaptációja éles ellentétben van a kétszikű fajokéval, melyek a száraz periódusban általában csaknem teljesen zárt sztómákkal kerülik el a kiszáradás veszélyét.

A növénytársulás nyilvánvalóan vízgazdálkodás és fotoszintézis-háztartás tekintetében nem teljesen megegyező fajokból tevődik össze. E két szempontból azonban mindeddig alig történt vizsgálat. A vízgazdálkodásra vonatkoznak KVĚT és RYCHNOVSKÁ (1965) vizsgálatai. Lejtősztyepeink viszonyai között szárazságtűrő pázsitfűfélék, szukkulens, nagy víztartóképeségű kétszikűek, kiszáradásnak kevésbé ellenálló, valamint gyorsan kiszáradó, de a kiszáradást hosszú gyökézzel kompenzáló kétszikűek társulnak. Együttélésük magyarázható Délkelet-Középeurópa keverék klimatikai viszonyaival, mely a fajok kompetíciójának keretét szolgál. Előbbi típusok a száraz időszakban károsodás nélkül élnek, nedvesebb időszakban azonban fotoszintézisük elmarad a kevésbé ellenálló fajok mögött. Ugyanakkor a mezofitonok a nedvesebb időszakot használják ki, az esztendő szárazabb szakaszaiban azonban károsodnak.

Hacsak a végeredményeket tekintjük, úgy látszik, a transzspiráció és a nettó  $\text{CO}_2$ -asszimiláció értékei között társulásszinten kapcsolat áll fenn. Er-

dész-kutatóknak az a véleménye, hogy — a mérsékelt égövön — egy erdőtársulás évi produkciója akkor nagy, ha a transzspiráció értéke is nagy. Mindkettő feltétele általában a magas levélterület-index, így e három tulajdonság erdőtársulásokban, MOLCSANOV (1964) szerint egymással pozitíve korrelált. Egy erdőtársulás különböző korról változtatja levélterület-indexét, és transzspirációja, produktivitása is e szerint alakul.

\*

A jövő növényökológiai, produkcióökológiai kutatások számára legmegfelelőbb objektum kiválasztása nem kis gondot jelent. Fontos tényezők e téren az egyéni érdeklődés, intézeti érdekek, szakmai előismeret, kutatási hagyományok és ezzel kapcsolatos szemléletbeli szempontok. Felsorolt tényezők korlátlan érvényre jutása azonban sok veszéllyel járhat.

Kívánatos volna, ha különböző irányban specializált ökológusaink — legalábbis egy csoportjuk — eljutnának arra a felismerésre, hogy (ahogyan azt a MAB program is hangsúlyozza, pl. p. 401) egy közös kutatási objektum — növénytársulás — kiválasztása számos előnnyel járhat. Nyilvánvalóan, alapos megfontolást igényelne egy ilyen választás (a társulás legyen elterjedt Magyarországon — hogy földrajzilag egymástól távolfekvő állományok egyaránt megadják a vizsgálati lehetőséget —, állományaiban homogén, ne túlságosan „bonyolult” stb.).

Egy ilyen kiválasztott növénytársulásban a korszerű kutatás egyaránt megkövetelné a növényi-tolerancia-tényezők és a ható környezeti tényezők felderítését, a funkcionálásnak és feltételeinek megismerését, így a munkák a szerveződés különböző szintjein, terepen és laboratóriumban folynának.

Külföldön a legszisztematikusabban kutatott objektumok egyike a rizsföld-ökoszisztéma. (Ennek természetesen érthető gazdasági okai vannak.) Növénytársulásai a kultúrnövény különböző kultúrvarietásai mellett a vízi, mocsári és iszapnövényzet, valamint a gyomnövényvegetáció különböző komponenseiből tevődnek össze.

Az alábbiakban japán kutatások példáival — szerzők nevének említése nélkül — kívánjuk jelezni a várható előnyöket, melyek az azonos ökoszisztémához fűződő kollektív kutatásokból származhatnak.

Az 1950-es évek igényei eredményezték a rizsföld-vegetáció cönológiai felmérését, a fajok részletes életforma-analízisét, sőt (a művelésmódhoz adekvát) növekedésformák megállapítását. E munkákban gyökereznek azok a vizsgálatok, melyek az egyes, a kompetíció szempontjából veszélyes fajok (újabbban pl. az *Eleocharis tuberosa*) terjedésmechanizmusára, kiterjedésre kedvező vagy kedvezőtlen faktorok megismerésére irányulnak. De ide sorolhatók azok a kísérleti munkák is, melyek egy-egy fizikai faktor hatását a cönológiai komponensek egyensúlyi eltolódásával mérik le.

Alapvetőek azok az ismeretek, melyeket a rizsföld produkcióökológiájának felmérése során szereztek. A felmérés több szinten valósul meg. A globáli-

sabb megközelítést az albedo társulásszerkezettől függő értékeinek megállapítása, vízháztartás-mérlegek felállítása jelentik, miközben — mikrometeorológiai módszerekkel — mérték és nagy vonalakban megismerték napszakos és évszakos menetben a rizsföldek vertikális  $\text{CO}_2$ -áramát, így ma már egyre jobban körvonalazódik az atmoszférával való kontaktus képe. A fotoszintetikus produktivitás kutatásában a hangsúly hasonlóképpen a társulásszerkezetben van (különösen hangsúlyozott az egyedtávolság, levélállás, és -orientáció függvényeként a hőmérséklet, a napsugárzás frakciói eloszlásának felmérése, a már tárgyalt optimális LAI stb.). A fotoszintézis napi és szezonális változására vonatkozó vizsgálatok összefonódnak a  $\text{CO}_2$ -áram menetének említett kutatásával, kutatócsoportok révén. A fotoszintézis-ökológia fejlettsége, a fotoszintetikus produktivitás megismerése különböző meteorológiai szituációk közepette, a sok összegyűlt adat tette lehetővé a produktivitás matematikai modellezését.

Másik irányból, a talajökológusok arra kívánnak feleletet adni, hogy a tápanyagellátás és vízzel való elárasztás milyen kombinációja tesz lehetővé maximális produktívot és hogy ezek a hatások milyen utakon (társulásszerkezet, anyagcsere stb.) keresztül érvényesülnek. A talajökológia és fotoszintézis-ökológia metodikailag, konvencionálisan különálló két problémakörét a rizsföldökökológia együttesen is tárgyalja, mivel egyes tápanyagok morfogenetikai hatása a levél anatómiai struktúrájára, állására, elrendeződésére fényelnyelésükön is lemérhető. Az elárasztási körülmények igen alapos laboratóriumi kísérleti beállításban vizsgálhatók, a kultúrnövény és kísérőinek fontos életciklusaira való hatásukban (pl. vízmélység és hőfok hatása a kultúrnövény és a gyomok csírázására: csírázásökológia). De kifejlődött a társulás virágzás-ökológiájának kutatása is (fotoperiódusok és virágképzés).

Az ilyen koncentrált kutatások adják meg az ökológiailag biztos bázist, melyre a legmegfelelőbb rasszok kiválasztása során a genetikus is támaszkodhat.

A közös referencia-alap gondolata egyébként korántsem új; előnyeit már számos tudományág élvezzi, gondoljunk pl. a fotoszintézis-ökológia *Chlorella*-jára, az elektronmikroszkópos kloroplasztisz-vizsgálatok *Spinacia*-jára, avagy a sztómafiziológia területén a *Pelargonium zonale* vagy *Vicia faba* példáira.

Közös objektum kiválasztása feltétlenül hatékonyabbá tenné a szakmai vitákat, és a már elért eredmények közvetlenül hasznosulnának és épülnének be a párhuzamosan folyó más aspektusú kutatásokba.

#### Köszönetnyilvánítás

A kézirat átnézéséért és hasznos kritikai megjegyzéseikért Szujkóné Lacza Júliának, Cseh Editnek és Faludiné Dániel Ágnesnek ezúton fejezem ki köszönetemet.

## IRODALOM

- VAN BAVEL, C. H. M., FRITSCHEN, L. J., LEWIS, W. E.: Transpiration by Sudangrass as an externally controlled process. *Science*, **141**, 269—270 (1963).
- BIERHUIZEN, J. F., SLATYER, R. O.: Photosynthesis of cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistances. *Aust. J. Biol. Sci.*, **17**, 348—359 (1964).
- BJÖRKMANN, G.: Further studies in differentiation of photosynthetic properties in sun and shade ecotypes of *Solidago virgaurea*. *Physiol. Plant.*, **21**, 84—99 (1968).
- BLACKMANN, G. E., WILSON, G. L.: Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. 7. An analysis of the differential effects of light intensity on the net assimilation rate, leaf area ratio and relative growth rate of different species. *Ann. Bot. (London)*, **15**, 373—408 (1951).
- BRANSON, F. A., MILLER, R. F., MCQUEEN, I. S.: Plant communities and associated soil and water factors on shale-derived soils. *Ecology*, **51**, 391—407 (1970).
- BRAY, J. R.: The chlorophyll content of some native and managed plant communities in central Minnesota. *Canad. J. Bot.*, 313—333 (1960).
- BRIGGS, G. E., KIDD, F., WEST, C.: A quantitative analysis of plant growth. Part I. *Ann. Appl. Biol.*, **7**, 103—123, Part II. 202—223 (1920).
- BROUGHAM, R. W.: Effect of intensity of defoliation of regrowth of pasture. *Austr. J. Agr. Res.*, **7**, 377—387 (1965).
- Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants. *Aust. J. Agric. Res.*, **9**, 39—52 (1958).
- The relationship between the critical leaf area, total chlorophyll content and maximum growth rate of some pasture and crop plants. *Ann. Bot. (London)*, **24**, 463—474 (1960).
- (CELLNIKER) Целликер, Ю. Л.: Адаптация лесных растений к затенению. *Бот. Журн.* **53**, 1478—1491 (1968).
- DENMEAD, O. T., SHAW, R. H.: Availability of soil water to plants as affected by soil moisture content and meteorological conditions. *Agron. J.*, **54**, 385—390 (1962).
- (DYLISZ, CELLNIKER, КАРПОВ) Дылис, Н. В., Целликер, Ю. Л., Карпов, В. Г.: Фитоденноз как компонент лесного биогеоценоза. Основы земной биогенологии. Ид. Наука, Москва, 91—215 (1964).
- EIDMANN, F. E.: Die Interception in Buchen- und Fichtenbeständen. *Proc. Int. Ass. Hydrology (Hannover Symp.)*, **1**, 5—25 (1959).
- GABRIELSEN, E. K.: Chlorophyllkonzentration und Photosynthese. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, **21**, 156—167 (1960).
- GARDNER, W. R., NIEMAN, R. H.: Lower limit of water availability to plants. *Science*, **143**, 1460—1462 (1964).
- GESSNER, FR.: Der Chlorophyllgehalt im See und seine photosynthetische Valenz als geophysikalisches Problem. *Schweiz. Z. f. Hydrologie*, **11**, 378—410 (1949).
- GLOSER, J.: The dependence of CO<sub>2</sub> exchange on density of irradiation, temperature and water saturation deficit in *Stipa* and *Bromus*. *Photosynthetica*, **1**, 171—178 (1967).
- HESKETH, J. D. A., MOSS, D. N.: Variation in response of photosynthesis to light. *Crop Science*, **3**, 107—111 (1963).
- JAKRLOVÁ, J.: Plant production, chlorophyll content and its vertical distribution in inundated meadows. *Photosynthetica (Praha)*, **1**, 199—205 (1967).
- JARVIS, P. G.: The adaptability to light intensity of seedlings of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Journ. Ecol.*, **52**, 545—571 (1964).
- Characteristics of the photosynthetic apparatus derived from its response to natural complexes of environmental factors. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity; Proceedings of the IBP/PP Technical Meeting, Třeboň; Wageningen, 353—367 (1970).
- JUHÁSZ-NAGY, P.: Egy operatív ökológia hiánya és szükséglete. *MTA Biol. Oszt. Közl.*, **12**, 441—464 (1971).
- KUROIWA, S.: A new calculation method for total photosynthesis of a plant community under illumination consisting of direct and diffused light. In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Copenhagen, 391—398 (1968).
- KVĚT, J., RYCHNOVSKÁ, M.: Contribution to the ecology of the steppe vegetation of the Tihany peninsula. *Annal. Biol. Tihany*, **32**, 275—288 (1965).
- KVĚT, J., ONDOK, J. P., NEČAS, J., JARVIS, P. G.: Methods of growth analysis. In: Sesták, Z., Catsky, J., Jarvis, P. G. (ed.): Plant photosynthetic production. Manual of methods. 343—391 (1971).

- (LAISK) Лайск, А.: Статистический характер ослабления радиации в растительном покрове. Режим солнечной радиации в растительном покрове. Тарту, 81—111 (1968).
- (LAISK, MOLDAU, NILSZON, ROSSZ, TOOMING) Лайск, А., Молдау, Х., Нильсон, Т., Росс, Ю., Тооминг, Х.: О моделировании продукционного процесса растительного покрова. Бот. Журн., **56**, 761—776 (1971).
- LEMON, E.: Energy and water balance of plant communities. In: Evans, L. T. (ed.) Environmental control of plant growth. Academic Press, New York and London, 55—78 (1963).
- LOGAN, K. T.: Adaptations of the photosynthetic apparatus of sun- and shade-grown yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britt.). Canad. Journ. of Botany, **48**, 1681—1688 (1970).
- LOGAN, K. T., КРОТКОВ, G.: Adaptation of the photosynthetic mechanism of sugar maple (*Acer saccharum*) seedlings grown in various light intensities. Physiol. Plant., **22**, 104—116 (1969).
- LOOMIS, R. S., WILLIAMS, W. A., DUNCAN, W. G.: Community architecture and the productivity of terrestrial plant communities. In: San Pietro, A., Greer, F. A., Army, J. (ed.): Harvesting the sun photosynthesis in plant life. Stead Press, New York—London (1967).
- MEDINA, E., LIETH, H.: Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, assimilierender Fläche und Trockensubstanzproduktion in einigen Pflanzengemeinschaften. Beitr. Biol. Pflanzen, **40**, 451—494 (1964).
- MES, M. G., АУМЕР-АЙНСЛИЕ, K. M.: Studies on the water relations of grasses I: *Themeda triandra* Forsk. South Afric. Journ. of Science **32**, 280—304 (1935).
- MOLTSCHANOW, A. A.: Die hydrologische Rolle des Kiefernwaldes auf Sandböden. Dt. Bauernverl., Berlin (1957).
- (MOLCSANOV) Молчанов, А. А.: Атмосфера как компонент лесного биогеоценоза. Основы лесной биогеоценологии. Изд. Наука, Москва, 50—90 (1961).
- MONSI, M.: Mathematical models of plant communities. In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Copenhagen, 131—149 (1968).
- MONSI, M., SAEKI, T.: Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot., **14**, 22—52 (1953).
- MÜLLER-STOLL, W. R.: Ökologische Untersuchungen an Xerothermpflanzen des Kraichgaues. Zeitschrift f. Bot., **29**, 161—253 (1935).
- NEWBOULD, P. J.: Methods for estimating the primary production of forests. IBP Handbook No. 2 (1967).
- (NICSIPOROVICS, MALOFEJEV) Ничипорович, А. А., Малофеев, В.: О принципах формирования высокопроизводительных фотосинтезирующих систем. Физиол. Раст., **12**, 3—12 (1965).
- (NILSZON) Нильсон, Т.: Об оптимальной геометрической структуре растительного покрова. Режим солнечной радиации в растительном покрове. Тарту, 112—146 (1968).
- ODUM, E. P.: Fundamentals of ecology. 2nd ed., Saunders Co., Philadelphia—London (1959). Third ed. (1971).
- ODUM, H. T., McCONNEL, W., ABBOTT, W.: The chlorophyll A of communities. Publ. Inst. Marine Sc., 62—96 (1958).
- OKUBO, T., OIZUMI, H., HOSHINO, M.: Chlorophyll amount for analysis of matter production in forage crops. Photosynthesis and utilization of solar energy, level III. experiments (JIBP—PP), 43—46 (1968).
- OKUBO, T., KAWANABE, S., HOSHINO, M.: Seasonal variation of maximal crop growth rate and energy efficiency and their correlation with chlorophyll content of leaves. Photosynthesis and utilization of solar energy, level III. experiments (JIBP—PP Photosynthesis level III. group), 24—29 (1971).
- (OSZIROVA, HEIN, NICSIPOROVICS) Осипова, О. П., Хейн, Х. Я., Ничипорович, А. А.: Активность фотосинтетического аппарата растений, выросших при разной интенсивности света. Физиол. Раст., **18**, 257—263 (1971).
- OVINGTON, J. D., LAWRENCE, D. B.: Comparative chlorophyll and energy studies of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystems. Ecology, **48**, 515—524 (1967).
- POLSTER, H.: Transpiration. In: Lyr, H., Polster, H., Fiedler, H. J.: Gehölzphysiologie. Fischer Verlag, Jena, 163—183 (1967).
- POLSTER, H., WEISE, G., NEUWIRTH, G.: Ökologische Untersuchungen über den CO<sub>2</sub>-Stoffwechsel und Wasserhaushalt einiger Holzarten auf ungarischen Sand- und Alkali-(szik) Boden. Arch. f. Forstwesen, **9**, 947—1014 (1960).
- PRÉCSÉNYI, I.: A Föld növénytakarója primér produkciójának becslése. Bot. Közl., **58**, 53—58 (1971).
- RAWLINS, S. L., GARDNER, W. R., DALTON, P. N.: In situ measurement of soil and plant water potential. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., Madison, **32**, 468—470 (1968).

- SAEKI, T.: Interrelationship between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. *Bot. Mag. Tokyo*, **73**, 55—63 (1960).
- SAEKI, T.: Light relations in plant communities. In: Evans, L. T. (ed.) *Environmental control of plant growth*. Academic Press, New York and London, 79—94 (1963).
- SLATYER, R. O.: *Plant-water relationship*. Academic press, London—New York (1967).
- STOCKER, O.: Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt mitteleuropäischer Gräser, ein Beitrag zum allgemeinen Konstitutionsproblem des Grastypus. *Flora, Abt. B.*, 56—96 (1967).
- (Тооминг, Х.: О факторах, определяющих радиацию приспособления растений. Вопросы эффективности фотосинтеза. Тарту, 26—43 (1969).
- TOOMING, H.: Mathematical description of net photosynthesis and adaptation processes in the photosynthetic apparatus of plant communities. Prediction and measurement of photosynthetic productivity (Proc. of the IBP—PP), 103—113 (1970).
- TSUNO, Y., KITAKADO, K.: Optimum leaf area index for photosynthesis of rice plant population. Photosynthesis and utilization of solar energy, level III. experiments (JIBP—PP Photosynthesis level III. group), 37—40 (1970).
- TURRELL, F. M.: Correlation between internal surface and transpiration rate in mesomorphic and xeromorphic leaves grown under artificial light. *Bot. Gaz.*, **105**, 413—425 (1944).
- VEILMEYER, F. J., HENDRICKSON, A. H.: Soil moisture and permanent wilting of plants. *Plant physiol.*, **3**, 355—357 (1928).
- VERHAGEN, A. M., WILSON, J. H., BRITTON, E. J.: Plant production in relation to foliage illumination. *Ann. Bot. (London)*, **27**, 627—640 (1963).
- WALTER, H.: Der Wasserfaktor oder die Hydraturverhältnisse. In: Walter, H.: *Grundlagen der Pflanzenverbreitung, I. Teil, Standortslehre*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 141—350 (1960).
- WAREING, P. F., KHALIFA, M. M., TREHARNE, K. J.: Rate-limiting processes in photosynthesis at saturating light intensities. *Nature*, **220**, 453—457 (1968).
- WATSON, D.: The dependence of net assimilation rate on leaf area index. *Ann. Bot. (London)*, **22**, 37—54 (1958).
- WHITEMAN, P. C., KOLLER, D.: Estimation of mesophyll resistance to diffusion of carbon dioxide and water vapour. Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Copenhagen, 415—419 (1968).
- Az ember és a bioszféra (részletek az UNESCO program-tervezetből). *MTA Biol. Oszt. Közl.*, **14**, 383—425 (1971).