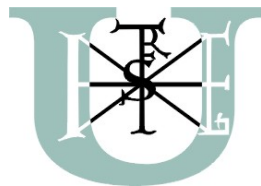


MTA DOKTORI ÉRTEKEZÉS

**FÜVES ÖKOSZISZTÉMÁK CO₂-
FORGALMA**



Gödöllő, 2010

Nagy Zoltán

TARTALOMJEGYZÉK

Tartalomjegyzék.....	2
1. Bevezetés.....	4
1.1. A gyepek ökoszisztémák stabilitása, illetve sérülékenysége.....	4
1.2. A gyeppgazdálkodás és klíma, oktatás.....	4
1.3. A gyepek szénforgalomban játszott szerepe, a szénforgalom kapcsolata a növényzet reflektanciájával.....	7
1.4. A talajlégzés kritikus szerepe az ökoszisztéma szénmérlegében	7
1.5. Célkitűzés.....	8
2. Irodalmi áttekintés.....	10
2.1. Az ökoszisztéma-szénmérleg, az egyes alkotók mérése.....	10
2.1.1. Az ökoszisztéma-szénmérleg.....	10
2.1.2. Az eddy kovariancia módszer.....	11
2.1.3. Talajlégzés	13
2.1.4. A talajlégzést befolyásoló tényezők.....	14
2.1.4. A talajlégzés mérése.....	16
2.1.5. A talajlégzés alkotói.....	18
2.2. A növekvő CO ₂ koncentráció hatása a gyepek működésére.....	19
3. Anyag és módszer	21
3.1. Gyepek szénforgalmának vizsgálata.....	21
3.1.1. Az eddy-kovariancia módszer.....	21
3.1.2. A mérések korrekciója gyenge turbulencia esetén.....	23
3.1.3. Adatpótlási technikák.....	24
3.1.4. A nettó ökoszisztéma kieserélődés felbontása összetevőire.....	24
Hazai eddy kovariancia mérések gyepfelszínek felett.....	26
3.1.5. Az ökoszisztéma-légzés (Reco) és a talajlégzés (Rs) talajhőmérséklet és talajnedvességtartalom-függése.....	27
3.1.6 Talajlégzés-mérések.....	28
3.1.7. NDVI index számítása összes rövidhullámú sugárzás és PPFD sugárzás- adatokból.....	32
3.1.8. Az NDVIb és a MODIS felvételekből számított NDVI összevetése.....	33
3.1.9. A levélfelület-index mérésének automatizálása.....	35
3.1.10. A gyepevegetáció műholdfotóinak szemivariogram elemzése.....	35
3.1.11. Az eddy kovariancia mérések forrásterületének heterogenitás-vizsgálata	36
3.2. Az emelt légköri CO ₂ koncentráció hatásának vizsgálatára alkalmazott módszerek.....	36
3.2.1. Az expozíciós technika.....	36
3.2.2. Mini FACE-kísérletek, 1998-2001.....	38
4. Eredmények.....	42
4.1. Magyarországi gyepek CO ₂ -forgalma.....	42

4.1.1. Nettó forrás és nyelő periódusok, a hőhullám és az aszály hatása 2003-2004.....	42
4.1.2. A gyökérlégzés-mérések eredményei.....	44
4.1.3. Az automata talajlégzésmérő rendszerrel kapott eredmények	49
4.1.4. A talajbeli CO ₂ koncentráció-gradiens mérések eredményei.....	52
4.1.5. Az automata kamrás rendszerrel és a gradiens módszerrel mért talajlégzés adatok (R _{sc} , illetve R _{sg}) korrelációja.....	55
4.1.6. A fizikai talajféleség és a talaj szervesanyag-tartalmának hatása a talajlégzésre.....	56
4.1.7. A talajlégzés és a fotoszintetikus felvétel kapcsolata.....	60
4.1.8. Az NDVI alakulása a vegetációs periódusban.....	62
4.1.8. A térbeli heterogenitás-vizsgálat eredményei.....	63
4.1.9. A nettó ökoszisztéma CO ₂ -gázcsere (NEE) éves léptékű változékonysága	66
4.1.10. A gyepek szénforgalma: összefoglalás.....	71
4.2. Eredmények - A gyepevegetáció emelt légköri CO ₂ -koncentrációra adott válaszai.....	75
4.2.1. Az időjárás alakulása a mini FACE kísérlet során.....	75
4.2.2. A CO ₂ -koncentrációt szabályozó rendszer működése.....	75
4.2.3. A cönológiai felvételezések eredményei.....	76
4.2.4. A felszín feletti biomassza mennyiségének alakulása a kísérlet alatt.....	77
4.2.5. A levélfelület-index (LAI) alakulása.....	79
4.2.6. A lombzat felszíni hőmérséklete.....	80
4.2.7. Az oldható szénhidrát-tartalom értékei a levelekben/hajtásokban	81
4.2.8. A biomassza nyersrost és hamumentes szárazanyag-tartalma.....	82
4.2.9. A levél (hajtás) nitrogéntartalma.....	82
4.2.10. A biomassza C/N aránya.....	83
4.2.11. Fotoszintetikus pigmentek.....	83
4.2.12. Az avarlebomlás sebessége.....	84
4.2.12. Levélszintű CO ₂ /H ₂ O gázcsere-válaszok.....	85
4.2.13. A növényi vízviszonyok alakulása.....	87
4.2.14. Az emelt légköri CO ₂ szintre adott válaszok: összefoglalás.....	89
5. Összefoglalás.....	93
Köszönetnyilvánítás.....	98
Irodalomjegyzék.....	99

1. BEVEZETÉS

1.1. A gyepek ökoszisztémák stabilitása, illetve sérülékenysége

A Föld ökoszisztémái között fontos helyet töltenek be a füves területek. Fontosságuk elsődleges ökoszisztéma funkcióikon, - így szénmérlegükön és vízgazdálkodásukon - keresztül például élelmiszer-termelő, vagy klíma-szabályozó képességükben nyilvánul meg. Ezek a funkciók (ökoszisztéma szolgáltatások) például a klíma és a földhasználat módjának változásai miatt sérülhetnek.

A gyepek sérülékenységét például nettó ökoszisztéma gázcserejük (NEE, $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$, $\text{gC m}^{-2} \text{ év}^{-1}$) éves skálájú változékonyságával mérhetjük, veszteséggént értékelve azt, ha az ökoszisztéma szenet (szén-dioxidot) veszít (forrás jelleg), s nyereséggént, ha szenet (szén-dioxidot) nyel el (nyelő jelleg). A napi vagy az éves mérleg kiszámításában is fontos, hogy a bevétel (a légkörből az ökoszisztémába irányuló C-fluxus, nyelő jelleg) negatív előjelű, míg a leadás (az ökoszisztémából a légkörbe irányuló C-fluxus, forrás jelleg) pozitív előjelű. A forrás jelleg éjjel, illetve a vegetációs perióduson kívül, vagy stressz - jellemzően vízhiány - alatt jellemző, jelentős szénveszteséggel is járhat, ezért hosszabb távon - a talaj termékenységének csökkenése miatt - a sivatagosodás egyik okozója lehet (Nagy et al. 2007, Pintér et al. 2008). A gyepek-ökoszisztémák stabilitását és rezilienciáját mérhetjük szénmérlegük aszály alatti, illetve a regeneráció alatti alakulásával. A szénmérleg éves léptékű változékonyságát (interannuális variabilitása, IAV) célzó kutatásoknak ma is az egyik alapvető kérdése, hogy változik-e az ökoszisztéma válasza ugyanarra a behatásra, vagy sem (Polley et al. 2008, Pintér et al. 2008). A stresszre adott válasz értékelésében azonban sokszor nem egyértelmű (és nem mindegy), hogy ugyanannak - az általában nem lineáris - kapcsolatnak egy másik szakaszát értékeljük, vagy valóban megváltozott ökoszisztéma válasszal állunk szemben. Ez a helyzet állhat elő például a gyepek csapadékmennyiség-változásokra (és szárazságstresszre) adott válaszainak értékelésekor, amikor kaphatjuk azt az eredményt, hogy az ökoszisztéma-működés változott (Polley et al. 2008), de értékelhetjük úgy is, hogy ez ugyanannak a - nemlineáris - válaszgörbének egy másik értelmezési tartományba eső szakasza (Pintér et al. 2008).

1.2. A gyepegzálkodás és klíma, oktatás

Az Európai Uniónak a Világkereskedelmi Szervezettel kötött egyik megállapodása szerint védővámok szűntek meg, amelyek hatékonyan gátolták - például - Brazíliából a számosállat, vagy általában a dél-amerikai borok importját (HVG, 2007. Június 22). Ez a példa is mutatja, hogy - a probléma oktatási rendszereken keresztüli társadalmi tudatosításán túl - a globális felmelegedés mérséklésében bőven akadna tennivaló a gazdaság racionalizálásában is. Az ugyanis könnyen belátható, hogy a fent említett import tevékenységek jelentős szállítási eredetű légköri szennyezéssel járnak együtt. Amivel még biztosan: a vidékről a városokba

irányuló vándorlással, az ezzel együtt járó szennyezés-növekedéssel. A gyepek lehetőséget adnak az extenzív gazdálkodásra, illetve csak extenzív gazdálkodás mellett jöhetnek szóba komoly szén-raktárként, amit számos kutatási projekt bizonyított, legújabban az FP5-ös Greengrass és Carbomont programok (Soussana et al. 2007, Wohlfahrt et al. 2008). Ehhez azonban hozzá kell tenni, hogy inkább a nitrogénben gazdag füves ökoszisztémák képesek ellátni ezt a funkciót (Soussana et al. 2007). A fent említett kereskedelmi megállapodás azonban az érintett gyepterületeken túllegeltetést és az ezzel bizonyítottan együtt járó degradációt (később elszivatagosodást) okoz. Ezt mára a műholdfotó elemzések szintén meggyőzően bizonyítják (Asner et al. 2003), jóllehet a folyamatot (a degradáció okait) nem magyarázzák, csak egy-egy állapotot rögzítenek. A probléma azért nagy, mert az érintett gyepterületek is nagyok, illetve a felmelegedés és a leromló gyepek széndioxid kibocsátása között pozitív visszacsatolást mutató ciklus miatt.

Környezeti problémára adott, távlatosabb szemléletű megoldás született már egyéb esetben, például New York város vízellátása hosszabb távú megoldásában, ahol a vízellátás biztosítása érdekében felvásárolták a várost ellátó vízgyűjtő területét, illetve szabályozták az azon folytatható gazdálkodást. Ez - legalábbis rövidtávon - nyilván csökkentette az érintett gazdaságok versenyképességét, hiszen az extenzívebb gazdálkodás irányában tolta el a földhasználati gyakorlatot (HVG 2007. jún. 22.). A klímavédelem és a jelenlegi gazdasági modell szembenállása ellenére e példa analógiájára kellene épülnie a jövő gazdálkodási/pénzügyi terveinek is, ha az érintettek komolyan mérlegelni tudják majd a felmelegedésre vonatkozó riasztó előrejelzéseket. Ez irányba hat, hogy az utóbbi időben a média is hangsúlyosabban kezd foglalkozni a kérdéskörrel - talán befolyásolva a döntéshozókat is. A kockázat/veszély felismerése mellett az adott helyzethez való alkalmazkodási alternatívák nyújtása is szükséges ahhoz, hogy ne a probléma negligálása legyen a - társadalom kisebb-nagyobb csoportjai által adott - válasz (Grothman és Patt 2005). A fent említett CSA (Community Supported Agriculture) modellnek vannak közvetlenül nem mérhető előnyei - biztonságosabb élelmiszerek, illetve termelésbiztonság - vannak közvetlenül mérhető előnyei - üzemanyag megtakarítás - és vannak hátrányai (például nem alkalmazható dömpingár, s ez bizonyos köröknek nem áll érdekében). Ebből látszik milyen fontos, hogy a mindenki által fizetett, de kevesek által birtokolt javak valódi előállítási költségeiről képünk legyen (ld. a termékdíjak kiszámításánál még - mindig - nem meghatározó szempont a valódi bekerülési költség). Ennek tudatosítása a jelen egyik legfontosabb oktatási feladata, s az egyik előremutató kezdeményezés az ökológiai lábnyom fogalmának széles körben történő ismertetése, ennek pedig a legjobb módja - mint sok más esetben is - a saját "lábnyom" nagyságának kiszámítása. Azzal is tisztában kell lenni, hogy az egyes ökoszisztéma szolgáltatások értékét ugyan lehetséges pénzben kifejezni, de ennek csak bizonyos határok között lehet értelme (ha van egyáltalán). A CO₂-kvóták kereskedelmével például megvásárolható a légkör melegítésének további joga. A következmények többé-kevésbé (tág határok között) ismerhetőek, bár egyesek még most (2010 február) is igyekeznek kétségbe vonni az emberiség felelősségét a

klímaváltozásban. Nem véletlen, hogy az a Dr. Hansen, aki a NASA kutatójaként publikálta a globális felmelegedés lehetséges következményéről - a klímakatasztrófáról - szóló munkáit (Hansen et al. 2005, Hansen és Nazarenko 2004), a 2009-es koppenhágai klímacsúcs előtt annak a reményének adott kifejezést, hogy nem születik majd megegyezés. Ez így is történt, nem születtek meg a szükséges vállalások, de amíg Hansen várakozása mögött a fő ok az volt, hogy ne kereskedjenek a CO₂-kvótával, ne lehessen megvásárolni a légkör további felmelegedésének jogát - addig a politikus résztvevők döntését, illetve döntésképtelenségét nyilván nem csak a klímavédelem szempontjai befolyásolták. További kérdés a közösség - és a média - e kérdésben mutatott érdeklődése, illetve szerepe.

A klímaváltozás összetett, vannak egymást erősítő és egymással szemben ható tényezők. A légköri CO₂ koncentráció emelkedése például a - a szárazodással járó - klímaváltozás egyik fő kiváltója, ugyanakkor a szótómaműködés befolyásolásával növeli a növények vízhasznosítását (Tuba et al. 1996, Nagy et al. 1997, Nagy és Tuba 2008, Betts et al. 2007, Wyckoff és Bowers 2010), ezzel - talán - enyhítve a szárazodás hatását. A fenti adaptáció lehetséges mértékének becslése a tudománytól most várt fontos információk egyike.

A mezőgazdaság, illetve az élelmiszer-termelés a klímaváltozásnak leginkább kitett gazdasági ágazatok közé tartoznak. A klíma változékonysága máris nagyobb, mint amelyhez a jelenlegi termelési rendszerek alkalmazkodtak. A 2003-as és 2007-es (de hazánkban a 2009-es év is) forró (az átlagosnál 6°C-kal melegebb) és aszályos (300 mm csapadékhiány) nyarú évek az átlaghoz képest 20-50%-os terméskieséssel jártak (IPCC 2007). A humán populáció növekedése ugyanakkor kritikusan fontossá teszi az élelmiszertermelés biztonságát, 2030-ra 50%-kal több élelmiszerre lesz szükség (IPCC 2007), az - egyelőre - időleges élelmiszerhiány okozta áremelkedések (pl. 2008-ban) már jelentkeztek a stabil gazdaságúnak tartott országokban is. A bioüzemanyagok termelése kompetícióban van az élelmiszertermeléssel, a piaci mechanizmusok önmagukban nem tűnnek alkalmasnak a katasztrófális helyzetek elkerülésére.

A mezőgazdaság a teljes üvegház-gáz (GHG) kibocsátás 13-14%-ért, ezen belül a N₂O, illetve CH₄ kibocsátás 60, illetve 55%-áért felelős, 1990 és 2005 között a teljes mezőgazdasági kibocsátás 17%-kal növekedett (IPCC 2007). Megfelelő mezőgazdasági és erdészeti - általában földhasználati - gyakorlat ugyanakkor potenciálisan jótékony hatással is járhat az üvegházgáz-mérlegre, a talajok széndioxid-elnyelésével, bioüzemanyagok termelésével és - kisebb mértékben - a N₂O és CH₄ kibocsátás csökkentésével (IPCC 2007). Az ezirányban folytatott kutatásoknak választ kell adniuk arra a kérdésre, hogyan lehet fenntartani - fenn lehet-e tartani - a bioüzemanyagok és az élelmiszerek termelési szintjét csökkenő termőföld és vízkészletek, illetve felmelegedés és talajdegradáció mellett.

1.3. A gyepek szénforgalomban játszott szerepe, a szénforgalom kapcsolata a növényzet reflektanciájával

A füves területek a globális szén-mérlegben mind nagy területük (a terresztris ökoszisztémákon belül) mind - elsősorban klímátukusan meghatározott - (szén) forrás vagy nyelő kapacitásuk miatt fontosak (Suyker és Verma, 2001; Novick et al. 2004; Xu és Baldocchi, 2004; Xu et al. 2004, Hunt et al. 2004). Vízhányos körülmények között - ami a gyepek-ökoszisztémákra általában (hegyi füves ökoszisztémák esetében kevésbé) jellemző - a szénforgalom nagyobb része ugyan a kevésbé stresszelt periódusra esik, de nagymértékű forrás-aktivitás jelentkezhet aszályok, illetve az ezekkel párhuzamosan előforduló hőhullámok alatt (Ciais et al. 2005; Li et al. 2003; Nagy et al. 2007). Füves területeken a szénforgalom variabilitásának jelentős részét magyarázza a csapadékmennyiség (Flanagan et al. 2002), s e vonatkozásban kritikus fontosságú lehet a fenológiai állapot is, amelyben a szárazságstressz jelentkezik (Yuste et al. 2004). A távérzékelés alkalmazása az egyik kézenfekvő eszköz a nagyobb térszkálájú, a vegetáció működésének sérülékenységét célzó vizsgálatok elvégzéséhez. Az NDVI és a GPP közötti kapcsolat ma már a rutinszerűen vizsgáltak közé tartozik (Gilmanov et al. 2005) és a produkció éves változékonyságának leírására is alkalmas, tehát használatával az éves léptékű időbeli változékonyság is vizsgálható (Wylie et al. 2003). A műholdas NDVI felvételek - sok esetben anyagilag nem megengedhető - használata mellett a lokális (szélesebb spektrumú) méréseken alapuló NDVI számítása is elterjedt (Huemmrich et al. 1999, Wang et al. 2004, Nagy et al. 2007). A GPP-NDVI kapcsolat körüli szórást - a stressz mellett - részben okozhatja a növényzet fenológiája és az NDVI közötti kapcsolat is (Reed et al. 1994, Moody és Johnson 2001). A szénmérleg NDVI értékekből való becslése esetén különösen fontos, hogy a fenti kapcsolat mennyiben érvényes szárazságstresszelt vegetáció esetében.

1.4. A talajlégzés kritikus szerepe az ökoszisztéma szénmérlegében

Amíg a fotoszintézis egyes szakaszaira irányuló kutatások már hosszabb idő távlatában is komoly eredményekkel szolgálnak, az ökoszisztéma-szénmérleg egyéb tagjainak részletesebb vizsgálata az utóbbi években vált jellemzővé. Így vált világossá, hogy az összefoglalóan általában talajlégzésként említett komponens mérése komoly mérés-technikai problémákat is felvet, egyebek között az összetevő folyamatok relatív jelentőségétől függően. Így a talaj szervesanyag-tartalom korelációs- (amely egyúttal mennyiségi viszonyokat is jelez) egyben e frakciók bomlásának esetlegesen eltérő hőmérséklet-függését is jelenti (Vanhala et al. 2007), s ez - magasabb léghőmérsékletek esetén - más egyensúlyi eloszlás kialakulását eredményezi.

Mivel a mérések célja, hogy a mechanizmusokról kellő információt gyűjtve azok modellekbe építhetőek legyenek, kritikus fontosságú ezeknek az

információknak a megbízhatósága. A modellépítés egyik fázisa - az érzékenységvizsgálat - éppen ezért vált a modellezési munka standard elemévé.

A talajlégzés komponenseinek vizsgálatára azért van szükség, mert az ökoszisztéma szintű és kamrás mérésekből kiderült, hogy a talajlégzés messze nem modellezhető/számítható pusztán a hőmérséklet ismeretében, a folyamat révén kibocsátott széndioxid-mennyiség szignifikáns hányadát egy-egy nagyobb zivatar is okozhatja (Hunt et al. 2004, Lee et al. 2004), nem beszélve arról, hogy egyelőre több talajlégzés-alkotó is jelöltje az esők utáni néhány óras - napos skálájú talajlégzési maximumoknak. Tehát amíg a levélszintű és állományszintű széndioxid-felvétel sebességét már meglehetősen biztonsággal kiszámítani képes mechanisztikus modellek léteznek, addig a talajlégzést tekintve az empirikus kapcsolatok használatának sokkal nagyobb a szerepe. Ez szükségképpen jelenti azt is, hogy az alkalmazott függvények esetleg csak lokális érvényűek, a modellekből származó becslések bizonytalansága pedig ennek megfelelően nagy lehet. A talajlégzés térbeli heterogenitása (Fóti 2008) is ez utóbbit támasztja alá.

1.5. Célkitűzés

Jelen dolgozatban összefoglalt munkák objektuma általában a gyepek voltak, ezen belül az ökoszisztéma szintű szénmérleg vizsgálatokat, a gázcsere léptékfüggését, illetve az emelt légköri CO_2 -szintre adott válaszokat tekintve hazai homokpuszta- és löszpusztagyepeken, illetve azok jellemző fajain, stressz-ökoфизиológiai vizsgálatokat szikes legelő és homokpusztagyep jellemző fajain vizsgáltunk. Az egyed és állományszintű vizsgálatok párhuzamossága e munka során mindvégig jellemző volt. Ennek oka összetett, részben felskálázási törekvésekből (állományszintű CO_2 -felvétel becslések levélszintű mérésekből), részben az állományszinten mért változók (LAI, produktivitás) alakulását egyedi szinten meghatározó folyamatok (relatív növekedési ráta, specifikus levélfelület) jellemzésének szükségességéből adódott.

Az ökoszisztéma szintű vizsgálatok célja a gyepevegetáció elsődleges funkcióinak, ezen belül a szénmérleg alakulásának folyamatos nyomon követése volt. A dolgozat megírásának idejében a bugaci gyepről hétéves, a mátrai gyepről hatéves idősorunk van, amelyek a származtatott anyag- és energiaáramokon kívül mikrometeorológiai adatokat is jelentenek, és lehetővé tették a szénmérleg interannuális változékonyságának vizsgálatát, a bruttó primer produkció és a vegetáció reflektanciája (NDVI) közötti összefüggés-vizsgálatot, illetve a vizsgált ökoszisztémák nyelő-forrás jellegének vizsgálatát a klimatikus változók függvényében (Nagy et al. 2007, Pintér et al. 2008). Az ökoszisztéma szintű szénmérleg megbízhatóságának javítására automata talajlégzésmérő rendszert fejlesztettünk ki (Balogh 2009), a talajlégzés mérésére alkalmazott gradiens módszer segítségével a bruttó primer produkció becslésének módszertanát más megvilágításba helyeztük.

Az elvégzett munka másik célja az emelkedő légköri CO₂ koncentráció hosszú távú növényökológiai hatásainak megismerése volt a löszpusztagyep példáján. A vizsgálatok a vegetáció szerkezetének, ill. a vegetáció és növények fiziológiájának, produkciójának és ökofiziológájának a vizsgálatára terjedtek ki. A munka a GATE (SZIE) Növénytani és Növényélettani Tanszéke korábban EU pályázati pénzügyi forrásokból felépített és működtetett "Globális klímaváltozás és Növényzet" kísérletes ökológiai kutatóállomásán (EU programok és GCTE tagja) biztosított feltételekkel folyt.

Az emelt légköri CO₂-koncentráció (EC) vegetációra gyakorolt hatásait felül nyitott kamrákban (Open Top Chambers, OTC, 1994-től), illetve kamra nélküli expozíciós technikával (Free Air CO₂ Exposition, FACE, 1998-2001 között) vizsgáltuk. A vizsgálatokat transzplantált *Salvia-Festucetum rupicolae* löszgyep monolitokon végeztük mini FACE technikával. A mini FACE kísérleti teret 1998 nyarán építettük meg a Szent István Egyetem Botanikus Kertjében, Gödöllőn. A vizsgálatok 2001-ben fejeződtek be. Az EC kezelés mellett második faktorként a nitrogén-műtrágyázás hatását is vizsgáltuk. A vizsgálatok szintjei a levéltől, illetve a néhány percen belül mérhető növényfiziológiai paraméterektől az állományok, illetve az éves biomassza-mennyiség, illetve borításváltozások szintjéig terjedtek.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. Az ökoszisztéma-szénmérleg, az egyes alkotók mérése

2.1.1. Az ökoszisztéma-szénmérleg

Az ökoszisztémák által felvett és leadott szén útja - a fluxus iránya, a szén tartózkodási ideje és a tárolt szénforma alapján - több részre bontható. A növények által felvett szén-dioxid a fotoszintézis során szénhidráttá redukálódik. Az így keletkezett szerves anyag, a bruttó elsődleges termék (GPP: gross primary production), az ökológiai rendszer által felvett összes szén mennyisége, mely a rendszer további tagjai számára rendelkezésre állhat.

A megkötött szénmennyiség jelentős része, több mint fele, a növényi légzésre fordítódik (autotróf légzési komponens). Ökoszisztéma szinten már a GPP éves összegének akár 80%-a lehet az ökoszisztéma légzés (R_{eco} , Janssens et al. 2002). Ez az aktivitás heterotróf és autotróf komponensek légzésének összege. A R_{eco} -t a felszín feletti légzési aktivitásra és a talajból kiinduló CO_2 áramra. A talajlégzés (R_s) szintén tartalmaz autotróf (növényi gyökerek) és heterotróf (mikorrhizák és egyéb gombák, baktériumok, talajfauna) komponenseket. A R_{eco} jelentős részét (akár 70%-át) teheti ki a talajlégzés (Janssens et al. 2002, Luo és Zhou 2006). Újabb tanulmányok szerint a légzés esetében az autotróf és heterotróf légzés kifejezések használata helytelen, ugyanis az autotróf és heterotróf megjelölés a szervezetek anyag- és energia biztosításának módjára utal, nem pedig magára a légzésre (Kuzyakov 2006). A talajból származó CO_2 jelentős részét a gyökerek bocsátják ki, szakirodalmi adatok szerint a gyökérlégzés részaránya elérheti a talajlégzés 60%-át a mérsékeltövi gyepekben (17-40% Raich és Tufekcioglu 2000, 30% Wan és Luo 2003, 0-60% Bond-Lamberty et al. 2004, 55% Saiz et al. 2007), amely arány szezonálisan nagymértékben változik. A R_s fennmaradó része a mikrobiális alaplégzés, azaz a talaj (holt) szerves anyagának (SOM) lebontása során felszabaduló CO_2 . Elsősorban ez a CO_2 kibocsátás-növekedés okozhat pozitív visszacsatolást a klímaváltozásra az ott található szén meglehetősen hosszú tartózkodási ideje miatt (Kirschbaum 2004, Kuzyakov 2006). Nyitott kérdés az is, hogy vízhiánystresszre melyik légzési komponens az érzékenyebb, de közvetett eredményekből (az asszimiláció nagyobb mértékben csökkent vízhiányra, mint a légzés, Ciais et al. 2005, Nagy et al. 2007) az látszik, hogy aszály alatt a heterotróf komponens kevésbé csökkenhet, mint az autotróf. A mérések során azonban nem közvetlenül a komponenseket, hanem azok eredőjét tudjuk vizsgálni, ez pedig lehet például az összes talajlégzés, vagy a nettó ökoszisztéma gázcsere (net ecosystem exchange, NEE), ami így az összesen felvett, illetve kibocsátott szén mennyiségének különbsége. Az NEE-t negatív előjellel jelöljük, és (az ökoszisztémát) nyelőnek nevezzük, ha az ökoszisztéma CO_2 -t vesz fel a meteorológiából átvett terminológia szerint, illetve pozitív előjellel jelöljük és az ökoszisztémát CO_2 -forrásnak tekintjük, ha CO_2 -t ad le. A fentiek

értelmében a következőképpen adhatjuk meg az összefüggést a tárgyalt komponensek között:

$$\text{GPP} = -\text{NEE} + \text{R}_{\text{eco}}. \quad (2.1.1.)$$

A folyamatosan mért NEE adatokból a módszertanban tárgyaltaknak megfelelően számítható azután a R_{eco} , illetve a GPP.

Az ökoszisztéma nettó gázcserét eddy kovariancia (EK) technikával hazánkban a hegyhátsági állomáson - számos más meteorológiai mérés mellett - kezdték mérni az 1990-es évek elején (Haszpra et al, 2005). Az állomás a tájleptékű eredményeket adó légköri (magas torony) mérések mellett egy 3 m-es magasságban végzett méréssel a környező gyepfelszín éves kicserélődéséről is értékes idősorokkal szolgál (Barcza et al. 2003). Az idősoros adatok értéke abban rejlik, hogy lehetőséget adnak az ökoszisztéma válaszok évek közötti változékonyságának és így az ökoszisztéma sérülékenységének becslésére.

2.1.2. Az eddy kovariancia módszer

A növényi állományok $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ gázcseréjének megmérése, illetve az erre szolgáló módszerek kidolgozása és alkalmazása a hazai ökofiziológiai vizsgálatoknak is egyik fontos célja volt (Fekete 1981, Fekete 1998). A kezdeti gyakorlati lépések között szerepelt a levélszintű, természetes illetve termesztett növényi állományokban végzett mérések felskálázása (Tuba 1995, Nagy 1994, Fekete 1998), amelyek egyik érdekes eredménye volt az, hogy állományszinten a CO_2 -felvétel és a vízleadás aránya kevésbé szórt, mint egyedi szinten és egyedi szinten kevésbé, mint az egyes levél szinten (Tuba 1995). A növényi állományok anyag- és energiaforgalmi méréseinek ma legelterjedtebben használt módszerét - az eddy-kovariancia (EK) módszerét - a fizikának és a meteorológiának köszönhetjük. Mint minden határterületi kutatási munka, így az eddy-kovariancia módszer esetében is vannak a fogalmak neveiben felbukkanó sajátosságok, amelyek a módszer eredetéről vallanak. Az első tag (eddy, magyarul örvény) a mért objektumokra utal, ugyanis a felszín és légkör közötti kicserélődési folyamatok mikroskálájú örvények (turbulencia) közvetítésével mennek végbe. A második tag (kovariancia) pedig a számítások során használt matematikai eljárásra utal. A meteorológia és az ökológia között lévő szemléletbeli különbségeket tükrözik például - az anyag és energiaforgalomra alkalmazva - "a légkör és a felszín közötti", illetve "a vegetáció és a légkör közötti" kifejezések. Az egyes tudományok különböző megközelítései látszanak abban is, hogy a vegetáció (illetve "felszín") módszerből adódóan rövid időskálájú (a mérések ma 10 Hz-esek, az átlagolási periódus pedig a perces nagyságrendtől terjedhet felfelé) CO_2 -felvétele (a nettó ökoszisztéma-gázcsere, NEE) a meteorológiában negatív előjelű. Vélhetően azért is, mert ez a légkör szempontjából CO_2 -"veszteség", viszont - az

eredetileg az ökológiában éves skálán értelmezett - bruttó primer produkció (GPP) már pozitív előjelű, aminek hátterében az állhat, hogy az ökológusok számára a bruttó primer produkció negatív előjellel nehezen lenne elfogadható. Ugyanakkor az eddy-kovariancia módszer teremtett lehetőséget arra, hogy ezt a folyamatot az évnél kisebb (például félórás) időskálán is - és egyáltalán - mérhessük.

Sir Osborne Reynolds (Reynolds, 1895) nevéhez fűződik az eddy-kovariancia (EK) módszer elméleti alapjainak kidolgozása (ekkor még hiányoztak a gyakorlati megvalósításhoz szükséges műszerek). Mérési eredményeket először Swibank (1951) publikált, de ezek még nem a ma megszokott hosszabb idősorok voltak, pusztán néhány órányi intervallumot öleltek fel. Az eredmények kiértékelése ekkor még nagyon munkaigényes volt, hiszen a szélmérések eredményeit - digitalizáló eszközök (A/D konverterek) híján - kézzel kellett rögzíteni. Közben a gradiens módszerrel végzett CO₂ kicserélődés-mérések segítették a fluxusmérések elméleti és gyakorlati alapjainak lefektetését (Monteith és Unsworth 1990, Baldocchi 2003). Ezeket a méréseket általában ideális körülmények között végezték, nagy kiterjedésű, sík és homogén mezőgazdasági területek növényállományai felett, kedvező időjárási feltételek (elegendően nagy szélesség, napsütés órák) mellett. Ettől különböző növényzet esetén, pl. a - termesztett növények állományaihoz képest - durvább felszínnek (erdők) felett az intenzívebb keveredés illetve az ennek következtében kisebb - nehezebben detektálható, nagyobb bizonytalanságú (kis jel/zaj arány) - CO₂ koncentráció-gradiens miatt már nem működött jól a gradiens módszer.

Az első eddy-kovariancia technikát használó CO₂-gázcsere mérések az 1970-es évek elején történtek (Desjardins és Lemon, 1974, Desjardins, 1974), de ekkor még sokkal egyszerűbb műszereket (pl. átalakított zárt utas gázanalizátor) alkalmaztak, melyeknek olyan hosszú volt a válaszideje, hogy az eredményeket mintegy 40%-nyi hiba terhelte (Garrat, 1975). Megbízható eredményekre az 1980-as évek elejéig – a szükséges mérés technika megteremtéséig – várni kellett, ekkor jelentek meg ugyanis a szonikus anemométerek és megfelelően gyors válaszidejű (zárt, majd később nyílt utas) CO₂ gázanalizátorok. Az első mérések ebben az esetben is különböző haszonnövények felett történtek, úgymint szójabab (Anderson et al. 1986), cirok (Anderson és Verma 1986), rizs (Ohtaki 1984) és kukorica (Desjardins 1985) állományai felett. Nem sokkal ezután kezdték el EK módszerrel vizsgálni természetes vegetációk CO₂ cseréjét, pl. mérsékelt övi lombhullató erdőkét (Wesely et al. 1983, Verma et al. 1986), fűfelszínét (Verma et al. 1989, Kim és Verma, 1990), trópusi esőerdőkét (Fan et al. 1990) és mediterrán macchia vegetációt (Valentini et al. 1991). A későbbiekben az addigi kampányszerű méréseket, hosszú távú folyamatos mérések váltották fel, Wofsy et al. (1993) publikálta az első folyamatos EK mérések eredményeit az 1990-ben egy lombhullató erdő felett kezdett mérésekből. Ezután egyre terjedt a mérési módszer használata, 1997-re külön mérőhálózatok alakultak ki Észak-Amerikában (AmeriFlux) és Európában (CarboEuroflux). A regionális hálózatokat (AmeriFlux, CarboEurope, AsiaFlux, KoFlux, OzFlux, Fluxnet-Canada, ChinaFLUX) magába

foglaló FLUXNET program jelenleg több mint 500 állomást tart számon világszerte.

Hazánkban először az ELTE Meteorológiai Tanszékének és az Országos Meteorológiai Szolgálat együttműködésében végeztek ilyen méréseket, mérőállomásuk jelenleg is működik az Őrségben, Hegyhátsálon (Hidy et al. 2009, Haszpra et al. 2005, Barcza et al. 2003). A SZIE Növényteni és Ökofiziológiai Intézetében 2002-ben kezdtük meg az EK vizsgálatokat a bugaci és 2003-ban a szurdokpüspöki (Mátra) mintaterületeken a GreenGrass, illetve a CarboMont FP5, majd a Carboeurope IP és a Nitroeurope IP FP6 projektekhez kapcsolódva. Az említett projektek már számos szempont szerint (időjárási változékonyság, földhasználat) vizsgálják az ökoszisztéma szintű üvegház-gáz mérleget.

2.1.3. Talajlégzés

Az ökoszisztéma légzésen belül a legnagyobb alkotó a talajlégzés (R_s). Nem csak az ökoszisztéma légzésen, hanem a talajlégzésen belül is jellemző az autotróf és a heterotróf légzési komponens elkülönítése, itt az autotróf légzést főként az edényes növények gyökereinek (és a kapcsolódó mikorrhizák) légzése adja (2.1.1. táblázat), kisebb részben az algák és kemolitotróf baktériumok légzése. A heterotróf légzés két élőlénycsoporthoz köthető: a talajbeli mikroorganizmusokhoz (baktériumok, gombák, sugárgombák, állati egysejtűek), illetve a talaj mezo- és makrofaunája (makroszkopikus gerinctelenek és kis emlősök). Ez utóbbiak CO_2 -kibocsátása az egész talajlégzésnek csak néhány százaléka (Ke et al. 2005). A talajlégzés legnagyobb részét a baktériumok, a nem mikorrhizás és a mikorrhizás gombák, és sugárgombák légzése teszi ki. A talajlégzés legfontosabb komponenseit az 1. táblázat adja meg (Kuzjakov 2001). Megjegyzendő, hogy a táblázatban az egyes folyamatok relatív arányai csak jelzésértékűnek tekinthetők, így az autotróf komponens részaránya jóval több is lehet, mint az egész talajlégzés fele.

A talajlégzés modellezése meglehetősen nehéz, mert a különböző komponensek eltérően reagálhatnak a környezeti tényezők változásaira, valamint a komponensek szétválasztása mérés technikailag is nehezen kivitelezhető. A gyökérlégzés elméletben külön komponens, de a növények nagyfokú mikorrhizáltsága folytán a gyökér és a gomba légzése nem választható el egymástól, és aktivitásuk, légzési szubsztráttal való ellátottságuk is szorosan összefügg. Elsősorban a rhizoszférából származó, illetve a talaj szerves anyagából származó légzési komponensek elkülönítésére kell törekednünk, mert a légzési szubsztrátként szolgáló szervesanyag forrásuk eltér (Kuzjakov 2006).

A felsorolt biogén tényezőkön kívül abiotikus tényezők is hozzájárulhatnak a talaj CO_2 -kibocsátásához. A mész ($CaCO_3$) Ca^{2+} vagy $Ca(HCO_3)_2$ formájában kilúgozódhat, ha az oldott formában található kalcium nem kristályosodik újra a biogén forrásokból származó CO_2 -dal.

2.1.1. táblázat. A talaj összes CO₂-kibocsátásának főbb összetevői. (Kuzyakov 2006)

Talaj összes CO₂ kibocsátása				
Autotrófok légzése		Heterotrófok / mikrobiális légzés		
Rhizoszférából származó CO ₂			Talaj szervesanyagából származó (SOM) CO ₂	
Gyökérfüggő légzés				
Gyökér-légzés	Rhizoszfé-rikus légzés	Elhalt növényi maradványok mikrobiális lebontása	Pótlólagos szubsztrát hatás „priming effect”	Bázis légzés

rövid
→
 hosszú

Tartózkodási idő a talajban

A talaj felszínén található avar CO₂ kibocsátása is jelentős lehet (14% Wan és Luo 2003), de az aktivitás elsősorban a nedvességtartalom függvénye, mivel ez a réteg szárad ki a leggyorsabban. Csapadék hatására részaránya 5-ről 37%-ra emelkedhet erdőben (Cisneros-Dozal et al. 2007). Ez utóbbi komponens lehet felelős legalább részben a gyakori szárazságstresszel jellemzett ökoszisztémák (gyepek) esetében az esők utáni nagy CO₂-felszabadulásért.

2.1.4. A talajlégzést befolyásoló tényezők

A légzési aktivitást befolyásoló környezeti tényezők közül alapvető szerepe van a hőmérsékletnek, ennek emelkedésével nő a talajlégzés intenzitása. A talajlégzés vizsgálatánál ezért a talajhőmérsékletet tekintik a legfontosabb környezeti tényezőnek (Lloyd & Taylor 1994, Fang & Moncrieff 2001). Sok esetben, főleg vízlimitált ökoszisztémáknál azonban nem lehet csak ennek figyelembevételével következtetni a talajlégzésre, hanem a talajbeli nedvességtartalmat is vizsgálni kell, ugyanis a túl alacsony és a túl magas talajnedvesség is limitáló lehet (Byrne et al. 2005, Saiz et al. 2007). A talajhőmérséklet- és nedvességtartalom mellet befolyásolhatják az egységnyi idő alatt kibocsátott CO₂ mennyiségét a talaj fizikai (pl. szemcseösszetétel és

tortuozitás, Jassal et al. 2005) és kémiai (pl. pH: Reth et al. 2008) tulajdonságai is, melyek meghatározzák a talaj vízháztartását, illetve a CO₂ diffúzióját a talajon keresztül. A klimatikus tényezők mellett a biotikus tényezők is fontos szerepet játszanak a talaj légzési aktivitásában, legfontosabb szerepe a gyökereket és a kapcsolt mikoorganizmusokat tápanyaggal ellátó fotoszintézisnek van (Tang et al. 2005).

A talajlégzés términtázatának alakulását a mikroklimatikus és topográfiai okok mellett az egymás mellett élő növények gyökérzetének átfedése, talajrétegekbeli eloszlása határozza meg. Száraz gyepekben a szervesanyag mikroléptékű heterogenitásának elsődleges forrása éppen a növényegyedek alatti gyökértömeg és avar-akkumuláció, valamint a gyökérzethez és exudátumaikhoz kapcsolt mikrobaközösségek és fogyasztóik térbeli változatossága lehet (Hook et al. 1994, Burke et al. 1998, Bardgett et al. 2005). A talajlégzést eredményező szerves széntartalom azonban számos, egymással kölcsönható fizikai talajtulajdonság (alapközet, textúra), a topográfia, a mikroklima és az élőhely kezelésének is függvénye (McGrath és Zhang 2003).

A légzési aktivitást - mint általában a biokémiai folyamatokat - a hőmérséklet nagymértékben befolyásolja (Arrhenius 1898), annak növekedésével nő a biokémiai folyamatok sebessége, így a légzési ráta is. A talajlégzés esetében a talaj hőmérsékletét tekintik a legfontosabb környezeti tényezőnek (Lloyd és Taylor 1994, Fang és Moncrieff 2001). A vizsgált ökoszisztémától, talajtípustól függően a mérési mélység változhat, általában 5 cm, de újabb vizsgálatok a 3 cm-es talajhőmérséklettel mutatták a legnagyobb összefüggést (Pavelka et al. 2007). A talajlégzés hőmérsékletfüggésének leírására számos módszer létezik (Lloyd és Taylor 1994, Fang és Moncrieff 2001).

Száraz, vagy időszakosan száraz ökoszisztémákban a felvehető víz mennyisége általában limitálja a fiziológiai folyamatok sebességét (Xu és Baldocchi 2004, Nagy et al. 2007). A talajlégzést éppen ezért nem lehet csak a hőmérséklet alapján becsülni (Wan et al. 2007), annak ellenére, hogy az eddy kovarianciával mért NEE particionálását és a szükséges adatpótlást jellemzően ez alapján végzik (Reichstein et al. 2005). A víztartalom nemcsak abban az esetben limitálhatja a légzést, ha túl alacsony, hanem akkor is, ha magas (Byrne et al. 2005, Saiz et al. 2007), mivel a talajbeli pórusok vízzel való telítettsége alapvetően meghatározza a diffuzivitást (Moldrup et al. 1999), azon keresztül pedig a talajlégzés intenzitását (itt nem említve a hypoxiás körülményeket).

A talajlégzés modellezése nem könnyű feladat, mert a korábban említett komponensek különbözőképpen reagálhatnak a környezeti változókra. A modellezés során talán az egyik legnehezebb feladat a csapadékeloszlásból fakadó változások becslése, leírása (Reth et al. 2008). Hosszabb száraz időszak esetében a gyökerek elhalása miatt megnő a mikroorganizmusok szerepe és azok légzési aktivitása is a csapadék függvényében módosul (Harper et al. 2005). Rövid ideig tartó, ám jelentős kibocsátással járó légzési aktivitás figyelhető meg közvetlenül a csapadékhullás után (Lee et al. 2004).

Az abiotikus faktorok mellett a biotikus faktorok is figyelembe vehetőek, így a LAI vagy NDVI adatok is felhasználhatóak a talajlégzés becsléséhez (Suyker és Verma 2001), mivel ezek a paraméterek korrelálnak a gyökerek és kapcsolt mikroorganizmusok aktivitásával. Időben integrált biotikus faktor lehet még az abszolút növekedési ráta, vagy a gyökér biomassa (Han et al. 2007), amelyeket a talajlégzés modellezésében fel lehet használni. Rövidebb időskálán (napi) a fotoszintézis is befolyásolja a légzésintenzitás változását a nap folyamán. A levelekből származó fotoszintetikus szubsztrátok növelik a gyökér- és gyökérkapcsolt mikrobák légzését (Moyano et al. 2007). Újabb kutatások már a kapcsolat időbeliségét vizsgálták különböző vegetációtípusokban és megállapították az időbeli eltolódás mértékét a fotoszintézis és a talajlégzés aktivitása között (Tang et al. 2005, Bahn et al. 2009), ami a floemtranszport sebességére és a CO₂ talajon keresztüli diffúziójának sebességére vezethető vissza (Mencuccini és Höltta 2010). Fák esetében hosszabb eltolású (néhány napos) kapcsolatot, míg gyepekben néhány órás eltolódású kapcsolatot tapasztaltak (Kuznyakov & Gavrichkova, 2010, Mencuccini és Höltta 2010).

Az utóbbi években egyre nagyobb a jelentősége a talajból távozó szénmennyiség modellezésének, különösen abban a tekintetben, hogy a veszteség az újonnan fixált széntartalomtól vagy a régi szénből származik-e (Vanhala et al. 2007). Jelentős kérdés ez a globális felmelegedés kapcsán, mivel a talajból az atmoszférába jutó CO₂ pozitív visszacsatolást jelenthet a klímaváltozásra, illetve az adott talaj tápanyagtartalmának csökkenését okozza (Kirschbaum 2004).

2.1.4. A talajlégzés mérése

A talajlégzés vizsgálatához korábban az oxigénfogyasztás mérését (Wilson és Griffin 1975) vagy vegyszeres CO₂ megkötési technikát (alkáli abszorpciós módszer, Singh és Gupta 1977) alkalmazták. Az infravörös gázanalizátorok (IRGA) fiziológiai alkalmazásával lehetőség nyílt a kamrás gázcsere-mérési technikák kifejlesztésére. Ennek legegyszerűbb változata a zárt statikus kamra (Pumpanen et al. 2004), ahol a kezdeti és a zárás után bizonyos idő elteltével ismételtén mért CO₂ koncentráció különbségéből számolható a légzési ráta. Ez a módszer napjainkban is használatos (Tóth et al. 2005), bár hátránya lehet, hogy a CO₂ mennyiségének kamrán belüli feldúsulása korlátozza a gáz talajból történő kiáramlását, mivel csökkenti a koncentráció-gradienst. Napjainkban a legelterjedtebb módszer a dinamikus kamrák használata, ez lehet nyílt - jelenleg ez ritkább – és zárt rendszerű (Iritz et al. 1997, Pumpanen et al. 2004). Történtek már kísérletek gradiens-méréssel történő talajlégzés-mérésre is, de ez csak speciális esetekben (pl. szántók csupasz talajfelszíne) valósítható meg (Verma 1990). A talajlégzés direkt mérése mellett számos próbálkozás történt a mérések, a távérzékelés és modellek felhasználásával kialakított becslési eljárások kidolgozására (Mielnick és Dugas 2000, Raich et al. 2002).

A mérés során több tényezőt figyelembe kell venni. Fontos, hogy nyomáskiegyenlített kamrát használjunk, ahol a CO₂ koncentráció a kamrán belül a felszínközelinek megfelelő, attól kevéssé eltérő érték körül mozog (Licor 2005). További méréstechnikai kérdés a talajba helyezett gyűrűk használata is. A gyártó ajánlása szerint az alkalmazás talajtípus-függő (Licor 2005), de tapasztalataink szerint a felhasználók többsége használja annak ellenére, hogy a talajba helyezés komoly zavaró hatással járhat. Már 2-3 cm mélyre helyezett gyűrűk esetében is kimutatható a talajlégzés csökkenése a felszín közelében elvágott gyökerek miatt (Wang et al. 2005).

További probléma, hogy a talajlégzés mérésére elsősorban esetenkénti, kampányszerű méréseket alkalmaznak, mivel a folyamatos mérés technikailag nehezen megvalósítható. Erdőkben, illetve termesztett növénykultúrákban alkalmaznak folyamatos mérésre képes nagyobb átmérőjű (~30cm) kamrákkal működő automata rendszereket (Pavelka et al. 2004), de gyepekben - elsősorban a hiányfoltok kis átmérője miatt - ezek a technikák kevéssé használhatók, illetve az a fontos kritika érheti alkalmazásukat, hogy erősen befolyásolják a hajtások és a levelek közötti transzport-folyamatokat, ezek pedig szignifikáns hatással vannak a talajlégzésre.

Nyílt rendszerű talajlégzés-mérés

A nyílt rendszerű kamrás talajlégzés-mérés nyilvánvaló előnyei ellenére nem elterjedt módszer (Iritz et al. 1997, Fang és Moncrieff 1996 és 1998), mivel használata során komoly technikai nehézségek merülnek fel. Ezek közül a legfontosabb, hogy nyílt rendszer esetén vagy a kamrába fűjjük be, vagy onnan szívjuk ki a levegőt, ennek hatására a kamrán kívüli nyomáshoz viszonyítva az első esetben pozitív, míg az utóbbiban negatív nyomás lép fel a kamrában. A talajlégzés értékét már néhány tized Pa-os nyomáskülönbség is jelentősen befolyásolja (Fang és Moncrieff 1998).

A mérés során fontos még célul kitűzni a CO₂ koncentráció konstansan (a talajközelihez igazított) tartását a kamrán belül, mivel a kamrán belüli magas CO₂ koncentráció gátolja a diffúziót. Ezt a dinamikus nyílt kamrás mérés a folyamatos légcsere révén megoldja (Subke et al. 2004), de más módszerek is ismertek, így például a CO₂ időnkénti abszorpciója - és így a kamrabeli CO₂-koncentráció környező levegőéhez hasonló értéken tartása (Licor 2005).

A nagyméretű kamrák hátránya, hogy gyepekben ezeket nem lehet a fűcsomók közé helyezni, s ezért rendszeres vágásra van szükség, ami zavarást jelent, illetve a gyakori vágás miatt a kamra alatti gyökerek tápanyag-ellátása eltér a többiétől, emiatt a mért légzésérték is eltérő lehet. További hátrányuk, hogy a kamra gyakori nyitásához-zárásához finommechanikára van szükség, ami növeli a meghibásodás veszélyét.

Gradiens módszer

A módszer a talajba különböző mélységekbe telepített CO₂ szenzorok segítségével határozza meg a talaj légzési aktivitását. A CO₂ talajbeli és talaj feletti koncentrációjának folyamatos mérése lehetővé teszi a talajlégzés számítását, amennyiben ismerjük az adott talajtípus fizikai tulajdonságait (sűrűségét, szemcseösszetételét), amelyek segítségével számolható a tortuozitása és azon túl a diffuzivitása is (Tang et al. 2005, Myklebust et al. 2008). A módszer nagy előnye, hogy zavarásmentes és folyamatos mérést tesz lehetővé, azonban térben kevés ismétléssel, mivel a szenzorok helyzete nem változtatható.

2.1.5. A talajlégzés alkotói

A talajlégzés egyes komponenseinek elkülönült mérése technikailag nehezen kivitelezhető. Amennyiben fizikailag választjuk el az egyes összetevőket, az nagyfokú zavarással jár. Így pl. a gyökérlégzés (gyökér és kapcsolt mikorrhizák) mérésére legegyszerűbben kiásott gyökereket használhatunk (Rakonczay 1997, Bahn et al. 2009), ez azonban jelentős zavarással jár (gyökerek kiásása, levágása, a elkülönítése a talajszemcséktől). Ugyanakkor újabb vizsgálatokban is alkalmazzák, mert a gyökérlégzés mértékét elsősorban a szubsztrát-ellátás határozza meg, ami a tárolt szénhidrátok révén sokáig változatlan mértékű lehet (Bahn et al. 2009). A gyökérlégzés közvetlen mérése laboratóriumi kísérletek során vízkultúrában nevelt növényeknél könnyebben megvalósítható. Történtek kísérletek élő gyökerek légzésének mérésére a talajba helyezett kamra segítségével (Fu et al. 2008).

A manipulatív kísérletek közül a gyökér- és mikorrhiza-légzést kizáró kísérletek hoznak érdekes eredményeket (Moyano et al. 2007), ebben az esetben a gyökerek és/vagy mikorrhizák kiásását és kizárását oldják meg talaj monolitból. A kizárást a talajba ástott műanyag lapok, vagy finom lyukméretű háló segítségével végzik, az elkülönített talajmonolitot a kísérlet végéig rendszeresen gyomlálják. Így a mért légzés-értékekben a gyökér és az ahhoz kapcsolt mikroorganizmusok légzése nem szerepel. Ugyanakkor nyilván nem szerepel például a pótlólagos szubsztrát-hatás sem (2.1.1. táblázat), amely jelentős mértékű lehet (Bahn et al. 2009, Kuzyakov & Gavrichkova, 2010, Mencuccini és Höltta 2010). Viszonylag kismértékű zavarással járó technika az árnyékolás (Craine et al. 1999, Wan és Luo 2003). Ennek célja a növényzettel borított foltok árnyékolása révén a fotoszintézis során az újonnan asszimilált C-ből származó légzés kiszűrése. Fák esetében alkalmazott módszer a hancs eltávolítása a törzs körül (girdling) (Högberg et al. 2001).

A gyökér eredetű CO₂ gyökérlégzésre és rizomikrobiális légzésre történő elkülönítésére különböző izotópos eljárások léteznek, ezek elsősorban laboratóriumban alkalmazható módszerek. Ilyen technika a hajtások folyamatos, vagy ideiglenes ellátása ¹⁴CO₂, vagy ¹³CO₂-al. Ez a módszer a gyökerekből és a SOM-ból származó CO₂ arányának a jelenlegi legpontosabb meghatározását teszi

lehetővé (Kuznyakov és Cheng, 2001). Más technikák a Rubisco enzim ^{13}C izotóppal szembeni diszkriminációján alapulnak, ezek kevésbé pontos becslést tesznek lehetővé (Rochette et al. 1999).

2.2. A növekvő CO_2 koncentráció hatása a gyepek működésére

A jelenlegi 380 ppm körüli légköri CO_2 koncentráció század végére várható jelentős növekedése még a CO_2 kibocsátási nemzetközi egyezmények betartása esetén is várható. A globális klímaváltozás egyik antropogén okaként megjelölt emelkedő CO_2 koncentráció azonban nem csak az üvegházhatás révén befolyásolja a klímát, hanem a szárazföldi vegetáció megváltozó működése miatt is. Itt például a növényzet csökkent párologtatására gondolhatunk, amit a magasabb CO_2 koncentráció a növényi gázcsere nyitottsági fokának) csökkentése révén fejt ki. Ennek egyenes következménye, hogy a levelek felszíni hőmérséklete magasabb lesz, illetve, hogy a növényzettel fedett felszínnek esetében az energiamérlegben a szenzibilis hőáramra jutó hányad nagyobb lesz. A probléma (a globális klímaváltozás és a növényzet kapcsolatát tekintve) összetettségére jellemző, hogy a vegetáció fentebb említett csökkent párologtatásának jelentős szerepe van abban, hogy a folyók tengerekbe történő vízzsállítás az utóbbi évtizedekben erősen megnőtt (Gedney et al. 2006). Magyarországon a nyári csapadék nagyrészt záporok és zivatarok formájában hullik le, amelyek kialakulásában a felemelkedő levegő vízgőztartalma fontos szerepet játszik. Ha a levegő vízgőztartalma – a vegetáció emelt szén-dioxid szint miatti csökkentett, "leszabályozott" párologtatása miatt – csökken, akkor csapadékesemények kialakulásának esélye is csökken (Horváth, 2005), amely a nyári aszályok, hőség hullámok előfordulásának valószínűségét növeli (más kérdés, hogy a szárazodást mutató trenden belül a zivatarokból származó csapadékhányad várhatóan nő). A 2003-as év nyarának súlyos aszályát a téli csapadék elmaradása előzte meg (Nagy et al. 2007). Bár ez utóbbi esemény nem köthető közvetlenül az emelkedő légköri CO_2 koncentrációhoz, a hatás – az aszály kialakulása – hasonló, függetlenül attól, hogy a vegetáció csökkentett párologtatását a téli csapadék hiánya, vagy a magasabb légköri CO_2 szint okozza. A CO_2 ugyanakkor a növények növekedésének "alapanyaga" is, és mint ilyen számos, a növények anyagcseréjét, így termésmennyiségét és annak összetételét közvetlenül befolyásoló élettani folyamatra is hatással van. A már említett sztóma-vezetőképesség csökkenés nem csak a párologtatásra, hanem a növények CO_2 asszimilációjára is hatással van (Sage et al. 1989; Tuba et al. 1996; Nagy et al. 1997, Nagy és Tuba 2008). Ez a hatás azonban kettős: egyrészt csökkentő (a gázcsere nyitottság kisebb vezetőképessége miatt), másrészt pedig pozitív, elsődlegesen a CO_2 megkötés enzimének, a rubisco-nak a serkentése miatt (Körner 2000, Ainsworth és Long 2005, Long et al. 2004). Ehhez kapcsolódik, hogy kisebb enzimmennyiség, és/vagy aktivitás is elegendő a fotoszintézis sebességének fenntartásához és a fotoszintetizáló szövetek nitrogénkoncentrációja - a csökkent rubisco-tartalom

következtében - emiatt sok esetben csökken. Mindez maga után vonja, hogy emelt CO₂ koncentráció alatt a növekedés nitrogénigénye csökkenhet. A termesztett növények hozamára, produkciójára az emelt légköri CO₂ szint általában pozitív hatással van (Rogers et al. 1983), de ez a hatás jóval kisebb, mint azt a korábbi vizsgálatok alapján vélték (Leakey et al. 2009). A megtermelt szénhidrát-mennyiséget azonban fel is kell "használni", például a raktározó szerepű növényi szervekben, ellenkező esetben ugyanis a megnövekedett oldható cukortartalom negatív visszacsatolással csökkenti a fotoszintézis sebességét (Azcon-Bieto 1983, Ainsworth és Rogers 2005, Ainsworth és Long 2007). Emiatt a megnövekedett légköri CO₂ szint elsődlegesen azokra a növényfajokra lehet pozitív hatással, amelyek a fotoszintézis megnövekedett sebességét a raktározó szervekbe történő transzporttal képesek hasznosítani. A levélfelület-indexre gyakorolt hatás sem egyértelmű, ugyanis nő a levelek vastagsága (a specifikus levéltömeg), a levelek felülete így hasonló vagy akár megnövekedett levéltömeg mellett is változatlan maradhat, vagy csökkenhet. A növények egyedi válaszai az emelkedő légköri CO₂ koncentrációra tehát összetettek, függenek az adott növényfaj alaktani és élettani sajátosságaitól is. A válaszok megismerését és a predikciót nehezíti, hogy a fajok többsége rövidebb-hosszabb kezelési időtartam után akklimatizálódik a megemelt CO₂ szinthez (Makino, 1994; Nagy et al. 1997), amely válasz részben a már fent említett fotoszintézis-leszabályozásból, részben alaktani, allometriai módosulásokból áll, de – a növényi állomány szintjén – megváltoznak a vegetáció elsődleges funkcióit – anyag és energiaforgalmát – a környezeti tényezők (források) függvényében leíró kapcsolatok is. Többfajú növényállományokban az állomány hozamára gyakorolt hatás összességében (az állomány egészére nézve) semleges, vagy negatív is lehet (Amthor, 1995). Ilyen többfajú növényállományok alkotják a legeltetéssel hasznosított gyepek többségét is.

A gyepevegetáció részaránya a tereszetris vegetációban meghaladja az egyharmadot, ezért mind a klímavédelem, mind a hasznosítás szempontjából fontos hogy ismerjük a gyepevegetáció-típusok emelkedő légköri CO₂ koncentrációra adott várható válaszait. A gyepek jelentősége a fás vegetációval borított területek zsugorodásával várhatóan emelkedik. Ennek ellenére, amíg az erdei ökoszisztémák C-tároló szerepéről és kapacitásáról tekintélyes mennyiségű információ áll rendelkezésre, a gyepek vonatkozásában ez nem mondható el. Kevés ismeretünk van a gyepek hosszú időtartamú emelt CO₂ koncentrációra adott válaszairól. Pedig a gyepeökoszisztémák az erdő-ökoszisztémáktól lényeges eltérő tulajdonságokkal bírnak. Ilyen pl. az, hogy amíg az erdőkben a szén felhalmozódása főképp a föld feletti, addig a gyepekben az a földfelszín alatti biomassza, illetve szerves anyag formájában történik.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. Gyepek szénforgalmának vizsgálata

Az örvény kovariancia-mérések módszertanát számos munka tárgyalja, európai (kontinens) skálájú mérőhálózatok (Carboeurope IP) tapasztalatai alapján készült összefoglaló jellegű metodikai munkákkal (Aubinet et al. 2000). Hazánkban ilyen méréseket 1993-tól kezdődően folytak Hegyhátsálon (Haszpra et al. 2005, Barcza et al. 2003, Barcza et al. 2009), illetve 2002-től Bugac mellett (Nagy et al. 2007) illetve 2003-tól a Mátrában (Pintér et al. 2008, Pintér 2009, Pintér 2009). Módszertani jellegű PhD dolgozat az ELTE Meteorológiai Tanszékén (Barcza, 2001) illetve a SZIE Növényteni és Ökofiziológiai Intézetében (Pintér, 2009) készült. Mára bizonyítottnak tekinthető, hogy sima felszínek feletti éjszakai mérések szinte biztosan alábecsülik az ökoszisztéma légzés értékét. Ennek oka, hogy napsütés és szél hiányában nem alakulnak ki, illetve a mérőrendszer számára nem érzékelhetőek azok az örvények, amelyek egyébként a nyomgázok - így a CO_2 - szállítását végzik. Ennek bizonyítéka, hogy a talajlégzés számos esetben meghaladta az eddy-technika által mért ökoszisztéma-légzés értékét (Goulden et al. 1996, van Gorsel et al., 2007, Myklebust et al. 2008). A hiba folyományaként nem végezhető el megfelelően például az adatok hiánypótlása (Reischstein et al. 2005, Pintér 2009) sem, illetve a használt algoritmussal az ökoszisztéma-légzés alulbecslését biztosítjuk. Ezért szükségesnek látszik a meglévő eddy-állomások mérőrendszereinek kiegészítése automatikus - és az eddy rendszertől független - egyéb mérőrendszerekkel, amelyek adatai alapján a különböző (idő) skálájú C-mérlegek a valódi érték felé kényszeríthetőek (Myklebust et al. 2008).

A talajlégzés (R_s) mérésére a SZIE Növényteni és Ökofiziológiai Intézetében elkészítettünk egy automata, nyílt rendszerben működő talajlégzés mérésére alkalmas rendszert (Balogh 2009), amely jelen dolgozat - és doktori témavezetői munka - egyik eredménye. Ezt a talajlégzés-mérő rendszert sikeresen kalibráltuk is így az ezzel mért R_s -értékeket megbízhatóaknak tekintjük.

Az említett rendszer, a talajbeli CO_2 -koncentráció gradiens módszer és az eddy kovariancia nagy korrelációjú eredményei (van Gorsel et al. 2007, Myklebust et al. 2008) biztatóak, mert az egyes rendszerek mérései egymástól függetlenek, s így azokra egyes feltételezések nagy biztonsággal megtehetők. Ilyen például, hogy az R_s valószínűleg nem lehet nagyobb a R_{eco} -nál, vagy hogy a gradiens-módszerrel a talajfelszínre vonatkoztatott R_s nem lehet nagyobb a kalibrált kamrás mérésekből származó R_s -nél.

3.1.1. Az eddy-kovariancia módszer

A diffúzió jellemző (néhány mikrométeres) mérettartományán túl a levelek és a levegő közötti kicserélődést már nem a diffuzivitás határozza meg, hanem a

levegő áramlásakor fellépő sűrűlódás által keltett mikroskálájú ($\sim 10^{-2}$ - 10^2 m) légörvények (eddies). Egy jó vízellátású kaszáló, vagy mezőgazdasági növényállomány a légkör alsó 90 méterének teljes CO_2 -tartalmát felveheti egy nap alatt (Monteith és Unsworth, 1990, Jones, 1992), ehhez - pusztán diffúzióval - nagyon sok idő kellene. Az említett nagyobb térskálán valamely anyag (ρ_s) mennyiségi változásait a térben és az időben a kontinuitási (anyag-megmaradási) egyenlet írja le,

$$\frac{\partial \rho_s}{\partial t} + \mathbf{u} \frac{\partial \rho_s}{\partial x} + \mathbf{v} \frac{\partial \rho_s}{\partial y} + \mathbf{w} \frac{\partial \rho_s}{\partial z} = \mathbf{S} + \mathbf{D} \quad (3.1.1.),$$

tehát az időben (t) és térben (x, y, z irányok) történő változás megegyezik a forrás/nyelő tagok (S) és a molekuláris diffúzió (D) összegével. Ebből az egyenletből kiindulva, a Reynolds-féle átlagolás szabályait (Stull, 1997) az adott skálára alkalmazva, és a felszíntől a szenzorok magasságáig (h) terjedő rétegre integrálva levezethető az adott rétegre jellemző nettó anyagmennyiség-változás. Ha a CO_2 -ra írjuk fel a kontinuitási egyenletet, akkor a nettó ökoszisztéma gázcsere (NEE, Net Ecosystem Exchange):

$$NEE = \overline{\mathbf{w}'\mathbf{c}'} + \int_0^h \frac{\partial \bar{c}}{\partial t} dz + \int_0^h \bar{\mathbf{u}} \frac{\partial \bar{c}}{\partial x} dz + \int_0^h \bar{\mathbf{v}} \frac{\partial \bar{c}}{\partial y} dz + \int_0^h \bar{\mathbf{w}} \frac{\partial \bar{c}}{\partial z} dz, \quad (3.1.2.)$$

Az egyenlet jobb oldalának első tagja az ún. turbulens fluxus, ami az eddy-kovariancia módszerrel megmérhető. A második tag a tárolási tag, vagyis a mérés szintje alatt felhalmozódó CO_2 mennyisége, aminek értéke nappal és szeles időben (jó átkeveredés) elhanyagolhatóan kicsi. Ezzel szemben szélcsendes időben, amikor a légzési folyamatokból származó CO_2 a felszín közelében felhalmozódik, jelentős lehet. A tárolási tag negatív értéket is felvehet, amikor a felgyülemlett CO_2 -t a napfelkeltével meginduló légmozgások hirtelen elszállítják, vagy a növényzet asszimilálja (Goulden et al. 1996, Grace et al. 1996). Tehát napi léptékben a két ellentétes előjelű tagnak köszönhetően a tárolási tag 0, tehát elhanyagolható, de rövidebb időskálán fontos figyelembe venni (Aubinet et al. 2000). Terepi ökofiziológiai mérések során a CO_2 koncentráció éjszakai szélcsendes körülmények között gyakran meghaladta a $700\text{-}800 \mu\text{mol mol}^{-1}$ -os értéket a gyepek feletti 1-1,5 méteres légrétegben, vagyis ez valóban komoly tárolást jelenthet. A harmadik és negyedik tag a horizontális advekciónak két komponense, csak akkor kell őket figyelembe venni, ha a horizontális irányú koncentrációgradiens nem 0, vagyis lejtős, heterogén vegetációjú mérőhelyek esetén. Sík terepen elhelyezkedő, homogén felszín felett valószínűleg kisebb mértékű az advekciónak - és általában nem is tudjuk megbízhatóan mérni az egy eddy állomáson általában rendelkezésre álló eszközökkel. Az egyenlet utolsó tagja, a vertikális advekciónak, alacsony növényzet felett általában 0 (Aubinet et al. 2000), de erdők felett szélcsendes

éjszakákon akár meg is haladhatja a turbulens áramok mértékét (Lee, 1998, Baldocchi et al. 2000). Mivel az advekciós tagok meghatározásához bonyolult méréstechnikára van szükség, ezért különösen fontos, a megfelelő (sík, homogén felszín) mérőhely kiválasztása, hiszen a nettó ökoszisztéma kicserélődés csak akkor mérhető meg kellő pontossággal, ha a tárolási és advekciós tagok valóban elhanyagolhatóak. Egyéb esetekben azonban szükség lehet kiegészítő mérésekre, vagy az eddy-kovariancia módszer - a mérések kezdetétől tartó - javítására. Utóbbira példa azoknak a korrekcióknak a sokasága, amelyekkel a mérési bizonytalanság csökkenthető.

3.1.2. A mérések korrekciója gyenge turbulencia esetén

Az EK mérések egyik legfontosabb, egyben legvitatottabb kérdése a szélcsendes időszakokban, gyenge turbulencia mellett mért értékek korrekciója. Elterjedt eljárás, hogy a gyenge turbulenciához tartozó (zömében éjszakai) légzés értékeket kiszűrjük az adatsorból, majd az adatpótló eljárás során, a más okokból hiányzó félórás adatokkal együtt pótolják (Goulden et al. 1996, Aubinet et al. 2000). Mivel annak megállapítása, hogy gyenge-e a turbulencia vagy sem, a sűrűlási sebesség (u^*) értéke alapján történik (bizonyos u^* küszöb alatt nem használják az adatokat), így ezt a korrekciós eljárást u^* korrekciónak nevezik. Ez a korrekciós eljárás azonban csak akkor állja meg a helyét, ha a szélcsendes periódusban a növényállományban felhalmozódó CO_2 a felszínen „elfolyik” az állományból. Ha ott marad - és sík terepviszonyok mellett általában ez történhet -, akkor a turbulencia megélénkülésekor felkeveredik, és hozzáadódik az aktuális fluxushoz. Ebben az esetben az megelőző órák adatainak korrekciója, ahhoz vezethet, hogy kétszer vesszük számításba az előzőleg felgyülemlett CO_2 mennyiségét (Aubinet et al. 2000, Papale et al. 2006). A módszer másik érzékeny pontja az u^* küszöbértékének meghatározása, ami az u^* és a (főleg hőmérséklettel) normált NEE közötti összefüggés alapján, empirikus úton történik. Az eljárás során azt az értéket keresik, aminél a sűrűlási sebesség csökkenésével az éjszakai CO_2 áram értéke jelentősen csökkenni kezd. Helytelen küszöbérték használatával akár igen nagy torzítást is vihetünk az éves összeg becslésébe, Miller et al. (2004) munkája alapján a küszöbérték 0 és 0,3 közötti történő változtatásának hatására a vizsgált amazóniai őserdő szénmérlege $-400 \text{ gC m}^{-2} \text{ év}^{-1}$ és $100 \text{ gC m}^{-2} \text{ év}^{-1}$ között változott. Fontos tehát a küszöbérték meghatározására objektív és reprodukálható módszer kidolgozása, mint pl. Gu et al. (2005), Reichstein et al. (2003), Reichstein et al. (2005).

Acevedo et al. (2009) szerint a vertikális szélesebbesség szórása lenne inkább alkalmas küszöbértéknek a gyenge turbulenciájú adatok szűréséhez, hiszen az u^* már maga is egy áram, amit mezoskálájú folyamatok is befolyásolhatnak, és előfordulhat, hogy nem a turbulencia miatt magas az u^* értéke, hanem más nagyobb skálájú folyamatok miatt. Jelenleg ez a probléma tekinthető a leg súlyosabbnak az EK technika kis durvaságú felszínek feletti alkalmazását

illetően, különösen síkságok belső területein ahol gyakran előfordulnak szélmentes éjszakák. Ilyen helyzetekben abban sem lehetünk biztosak, hogy napkelte utáni felkeveredés során mennyiben teljesül a homogenitási feltétel, így megvan az esélye annak is, hogy a felkeveredés következtében egyes helyeken nagy, másutt kisebb CO₂-áram (lenne) mérhető.

3.1.3 Adatpótlási technikák

Annak ellenére, hogy az EK mérőrendszerek folyamatos működésre, folytonos adatsorok szolgáltatására képesek, a gyakorlatban sosem fordul elő hiánytalan adatsor. Technikai problémák (áramellátás hiánya, műszerek meghibásodása, párasodása) vagy a módszer alkalmazási feltételeinek (az adott átlagolási perióduson belüli stacionaritás, kellő turbulencia) sérülése egyaránt okozhatnak adathiányt. Az éves összeg becsléséhez minden félórás adatra szükség van, azaz a hiányokat pótolni kell.

Mára már számos módszer létezik a CO₂ áramok pótlására, de legtöbbjük a Falge et al. (2001a,b) munkáiban leírt módszerekből származtatható. Falge et al. (2001a,b) munkáikban 3 alapvető módszert különböztettek meg: (1) az átlagos napi menetek módszere, tehát a meglévő adatokból bizonyos időablakkal egy átlagos napi menetet képeznek, (2) a nem lineáris függvény kapcsolatokon alapuló módszer, ahol a nappali adatokat a CO₂ áram fotoszintetikusán aktív sugárzástól való függésével, az éjszakai áramokat a hőmérséklet függés alapján pótolják, (3) a hasonló környezeti tényezőkkel rendelkező adatok átlagolásának módszere („look-up tables”), aminek röviden az a lényege, hogy 2-3 környezeti változóra tartományokat definiálnak és az adott tartományba eső adatokat átlagolják, majd ennek segítségével történik az adatpótlás. Az adatpótlási eljárás megválasztásának jelentős hatása van az éves összeg értékére (Falge et al. 2001b), a több adatsorra elvégzett összehasonlítás alapján az (1) és (2) módszer közötti különbség a -45 és a 200 gC m⁻² év⁻¹ tartományba esett, míg a (2) és (3) módszer közötti a -30 és a 150 gC m⁻² év⁻¹ tartományba.

Az újabb adatpótlási technikák bonyolultabb módszereket is alkalmaznak, pl. a mesterséges neurális hálózatokat (artificial neural networks, ANN, Brasswell et al, 2005, Papale és Valentini, 2003), illetve Kálmán filtereket (Gove és Hollinger, 2006), ezzel együtt nem állítható, hogy az éves szén-mérleg bizonytalanságának lényeges csökkenését sikerült volna elérni.

3.1.4. A nettó ökoszisztéma kicserélődés felbontása összetevőire

Az eddy-kovariancia módszerrel a vegetáció nettó CO₂-árama, vagyis a nettó ökoszisztéma gázcsere (Net Ecosystem Exchange, NEE) mérhető. Ahhoz, hogy ezt az eredőt felbontsuk két összetevőjére, a bruttó primer produkcióra (Gross Primary Production, GPP) és az ökoszisztéma légzésre (R_{eco}), modellek alkalmazása

szükséges. Az eljárás során egyrészt abból indulunk ki, hogy a GPP a R_{eco} és az NEE különbsége:

$$GPP = R_{eco} - NEE \quad (3.1.3.).$$

Másrészt viszont éjszaka a nincs C-asszimiláció, így a GPP nulla, illetve éjjel az eddy-kovariancia módszer az ökoszisztéma légzést méri. Az éjszakai (ökoszisztéma légzés) adatok hőmérséklet függését nappalra kiterjesztve, a nappali hőmérséklet adatok felhasználásával becsülhető a légzés.

A hőmérsékletfüggés például az alábbi függvénnyel közelíthető (Lloyd és Taylor, 1994):

$$R_{eco} = R_{ref} e^{E_0 \left(\frac{1}{T_{ref} - T_0} - \frac{1}{T - T_0} \right)} \quad (3.1.4.),$$

ahol T_{ref} a referencia hőmérséklet (10°C), R_{ref} a légzés referenciahőmérsékleten, E_0 ($^\circ\text{K}$) az aktivációs energiától függő paraméter és $T_0 = -46,02^\circ\text{C}$.

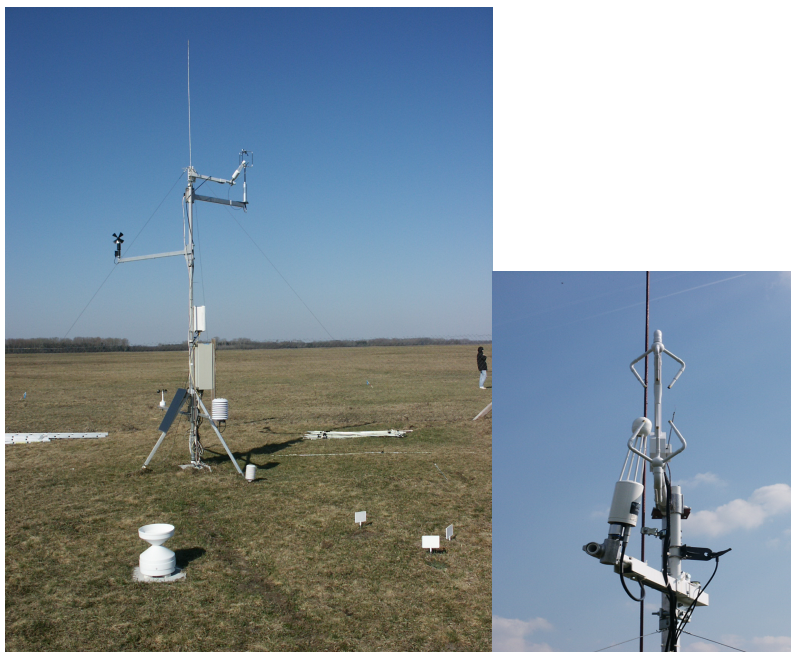
Egy másik megközelítés lényege, hogy fény-fotoszintézis görbékből származtatják a nappali légzés értékét. A módszer nagy előnye, hogy a légzés értéket kisebb mértékben befolyásolják az éjszakai adatok, ezzel szemben a függvény alakjának megválasztása hatással van rá. Mivel a kis fényintenzitáshoz tartozó NEE értékeknek szerepe van fény-fotoszintézis görbe tengelymetszetének meghatározásában, így a tárolással kapcsolatos problémák is szerepet kapnak a becslésben. Falge et al. (2002) az alábbi függvény y-tengely metszetét használta a nappali légzés becslésére.

$$NEE = \frac{\alpha \cdot \beta \cdot PAR}{\alpha \cdot PAR + \beta} + R_{eco} \quad (3.1.5.),$$

ahol PAR a fotoszintetikusán aktív sugárzás, α a fényhasznosítási hatékonyság, β a GPP fénytélítésnél, és R_{eco} az ökoszisztéma légzés (Suyker és Verma, 2001). Kapott eredményeket összehasonlították az éjszakai hőmérséklet-függésből származó légzés értékekkel, és jó egyezést tapasztaltak. A módszer előnye, hogy kellő adat mennyiség esetén akár minden egyes napra becsülhetünk egy értéket, hátránya hogy ez csak nappali érték lehet. Gilmanov et al. (2003) olyan modellt használt, ahol egy egyenletben modellezte a R_{eco} és GPP értékeket. Ennek a módszernek hátránya, hogy nem választható szét benne a különböző környezeti paraméterek szerepe (Reichstein et al. 2005). A fotoszintetikus aktivitás és a - Reco meghatározó részét adó - talajlégzés szoros kapcsolata (Kuzyakov és Gavrichkova 2010, Mencuccini és Höltta 2010), illetve az aktuális fotoszintézis mikrobiális komponensre gyakorolt hatásának kimutatása (Bahn et al. 2009) ugyanakkor valószínűsíti, hogy a nappali légzés értéke ugyanazon a hőmérsékleten nagyobb lehet az éjszakai légzés értékénél.

Hazai eddy kovariancia mérések gyepfelszínek felett

Eddy kovariancia állomásokat - az elsőként telepített, már említett hegyhátsági állomás (Barcza et al. 2003) után - a Szent István Egyetem Növénytani és Ökofiziológiai Intézete a Dr. Tuba Zoltán vezetésével folyó EU FP5, és FP6-os kutatások részeként telepítettünk az Alföldön homoki gyepen Bugac mellett 2002-ben (Nagy et al. 2007, Soussana et al. 2007, Gilmanov et al. 2007, Pintér et al. 2008, Gilmanov et al. 2010) és a Mátrában Szurdokpüspöki mellett agyagos barna erdőtalajon 2003-ban (Pintér et al. 2008, Wohlfahrt et al. 2008). A helyszínek kiválasztásában erősen eltérő csapadékjárásuk (Borhidi 1981) is szerepet játszott.



3.1.1. ábra. A bugaci mérőállomás és a főműszerek kinagyított képe.

A két mérőhely részletesebb leírását, illetve a használt műszerek és mérések listáját Nagy et al. (2007) és Pintér et al. (2008) munkáiban adtam, illetve adtuk meg. A használt eddy rendszereket (CSAT3 (Campbell) szélmérő és LI7500 (LiCOR, USA) nyílt utas IRGA) egy CR5000 számítógép (Campbell, UK) vezérli a CR5000 programnyelvén (CRBASIC) írt mérőprogram szerint (Nagy et al. 2007). A programmal félórás fluxusokat (átlagok) is számítunk, illetve - egyéb változókkal együtt tárolunk (a "nyers" adatok) mellett. Ezeket az adatokat, - a nagy memóriaigényű "nyers" kivételével - GSM modemen keresztül hetente mentjük, s ez több alkalommal bizonyult hasznos gyakorlatnak olyan esetekben, amikor az alapadatok - például valamelyik műszer meghibásodása miatt - elvesztek.

3.1.5. Az ökoszisztéma-légzés (R_{eco}) és a talajlégzés (R_s) talajhőmérséklet és talajnedvességtartalom-függése

Az ökoszisztéma légzés (R_{eco}) - amelyet éjjel közvetlenül mérhetünk, nappal pedig a nettó ökoszisztéma gázcsere (NEE) modelleken alapuló particionálásával (részekre bontás) kaphatunk - a talajlégzéshez hasonlóan (amely a Reco domináns alkotója) erősen függ mind a talaj-hőmérséklettől (T_s), mind a talaj nedvességtartalmától (SWC). Az NEE részekre bontása a CarboEurope IP metodológiát alkalmazva (Aubinet et al.2000, Reichstein 2005) a 2.1.1. egyenlet alapján történik ($GPP = -NEE + R_{eco}$). A GPP előjele itt - az ökológiában megszokott módon - pozitív. A R_{eco} -t a T_s és az SWC függvényében megadó kapcsolatra vízlimitált környezetekben mindenképpen szükség van. A Byrne et al. (2005) munkájában használt alábbi formulát illesztettük a Sigmaplot programmal:

$$R = a_1 \cdot \exp(a_2 \cdot T_{5cm}) \cdot \exp\left[-0,5 \cdot \left(\frac{\ln(SWC/a_3)}{a_4}\right)^2\right] \quad (3.1.6.)$$

ahol T_{5cm} az 5 cm mélységben mért talajhőmérséklet ($^{\circ}K$), SWC a talaj nedvességtartalma ($m^3 m^{-3}$), $a1$ - $a4$ pedig az illesztések során használt paraméterek. Ezek közül az első kettő a van't Hoff kapcsolatot leíró exponenciális hőmérsékletfüggés megadásához szükséges, $a4$ pedig a talajnedvesség adott légzési folyamatra (talaj-, gyökér-, ökoszisztéma-légzés) vett optimális értékét jelöli.

A későbbiekben a talajlégzési (illetve R_{eco}) aktivitások hőmérséklettől való függésének leírására, illetve az illesztésre a Lloyd és Taylor által közölt egyenletet használtuk fel a 3.1.4. egyenlet i(Lloyd és Taylor 1994) illesztésével.

A talajlégzés (R_s) és talajhőmérséklet, valamint a talajnedvesség összefüggését a következő a 3.6. egyenletet módosítva az alábbi egyenlet segítségével vizsgáltuk (Lloyd és Taylor 1994 és Byrne et al. 2005 után módosítva, Balogh 2009):

$$R_s = R_{10} e^{(E_0 \left(\frac{1}{56.02} - \frac{1}{T_s - 227.13} \right) - 0.5 \ln\left(\frac{SWC}{SWC_{opt}}\right)^2)} \quad (3.1.7.)$$

ahol R_{10} a $10^{\circ}C$ -on vett referencia légzés, E_0 az aktivációs energia mértékére utaló paraméter, SWC_{opt} az illesztés által becsült optimális talajnedvesség-érték, SWC pedig a talaj nedvességtartalma (térfogat%).

3.1.6 Talajlégzés-mérések

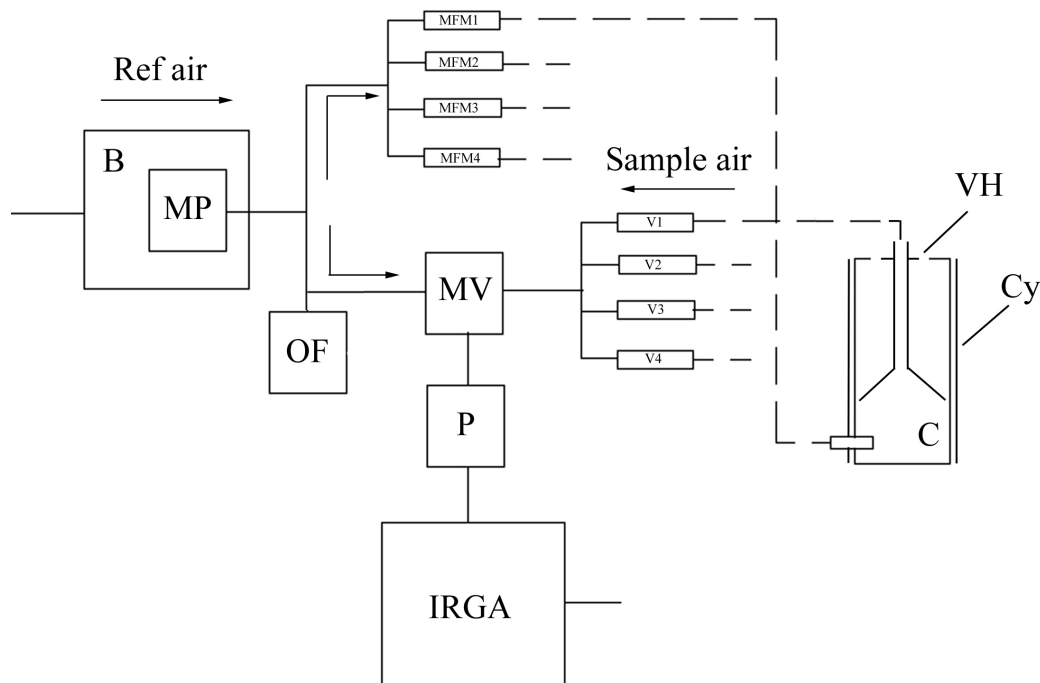
A talajlégzést kezdetben a LI-6200-as, később a LI-6400-09 talajlégzésmérő kamrával ellátott LI-6400-as IRGA készülékekkel (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA) mértük. A későbbiekben - részben az intézetben folyó doktori képzés keretében - fejlesztettük ki és alkalmaztuk az automata talajlégzés mérő rendszert (Balogh 2009). Ez utóbbi fejlesztés egyben jelen munka egyik fontos eredménye is. A talajlégzés-mérések nehézségei a mérések kezdetekor (az 1990-es évek közepén) már ismertek voltak, ezek közé tartozik például, a zárt rendszerek esetében a talajbéli levegő és a kamra légtere között gyorsan felépülő CO_2 -koncentráció grádiens. Ezt kezdetben a Li6200-as rendszer esetében a rövid (sok esetben 10 mp alatti) mérési idővel küszöböltük ki, illetve a későbbiekben a Li6400-as készülék speciális talajkamrájának és talajlégzés-mérő programjának segítségével. A mérések minőségét mindkét esetben a több egymást követő CO_2 -koncentráció lineáris (idő) függése biztosítja, ha ez nem megfelelő (nem elegendően nagy az illesztést jellemző r^2) akkor a készülék azt jelzi. A Li6400-as készülék emellett - állíthatóan - több mérési ciklus alapján és a CO_2 koncentrációt mérés közben egy beállított tartományban tartva, több mérés átlagából képi a végül eltárolt adatot. A másik - inkább nyílt rendszerek használata esetén jelentkező - gyakori probléma a kamra és a környező légtér közötti nyomáskülönbség, amelynek néhány tized Pa-os értéke mellett már jelentősen kisebb (túlnyomás), vagy nagyobb (a légkörinél kisebb kamrabeli nyomás) R_s -t mérhetünk. További, nem közvetlenül a műszerekhez kapcsolódó technikai probléma kapcsolódik a talajlégzés mérések során a gyűrűk alkalmazásához. Ezek a néhány centiméter magasságú gyűrűk arra szolgálnak, hogy megakadályozzák a kamra mérés közbeni szivárgását. Miközben ennek a célnak nem mindig felelnek meg (pl. duzzadó-zsugorodó talajok esetében), alkalmazásuk súlyos zavarást jelent a kitett talajfelület megnövelése, a vízmozgás korlátozása és a gye - adott esetben szükséges - levágása miatt. További probléma, hogy az elegendő mennyiségű információ gyűjtése érdekében a mérést automatizálni ajánlatos, így lehet adatunk olyan időszakokból, amikor a terepi mérés kellemetlenségeit egyébként talán nem vállalnánk, illetve - például távoli mérőhelyek esetében - nem megoldható a gyakori mérés.

A talajlégzés komponenseinek mérésére a bugaci állomás műszerkertjében egy 40x60x40 cm-es (szélesség, hosszúság, mélység) kiterjedésű szelvényből a talajt rétegesen kiástuk, a látható (azonosítható) növényi maradványokat eltávolítottuk, majd a talajt rétegenként visszaraktuk az oldalakon műanyag lapokkal lehatárolt szelvénybe. Az így kialakított kezelés (trenching) mellett a fűcsomók közötti (kontroll) mérés szolgált a heterotróf és az autotróf eredetű légzési komponens elkülönítésére. Cél volt a két légzési komponens vízhiánnyal szembeni érzékenységének vizsgálata. A gyökérlégzés víztartalom-függésének vizsgálatához kiásott gyökerek in situ és vízzel telített állapotból indulva a kiszáradás alatti légzését mértük. A gyökérlégzés víztartalom-függésének

vizsgálatával a csapadékesemények után tapasztalt légzési csúcsok eredetét kívántuk vizsgálni.

Az automata talajlégzés mérő rendszer kiépítése

Az automata talajlégzés-mérő rendszert 2007 és 2009 között készítettük el (3.1.2. ábra). A kis kamra-térfogat, az emiatt (is) kis értéken tartható légáramlási sebességek, a perforált kamratető és a kamra belső terének kialakítása együttesen tette lehetővé az egyébként ennél a típusú mérésnél könnyen kialakuló kamrabeli túlnyomás elkerülését (Fang és Moncrieff 1998), illetve kis (~ 0.1 Pa) értéken tartását. Gyepekben a kis kamraméret ugyanakkor (átmérő) minimális diszturbancia mellett teszi lehetővé a talajlégzés mérését. A négykamrás, könnyen bővíthető rendszer vezérlését és az adatok tárolását egy CR23-as számítógépre (Campbell, UK) írt programmal oldottam meg.



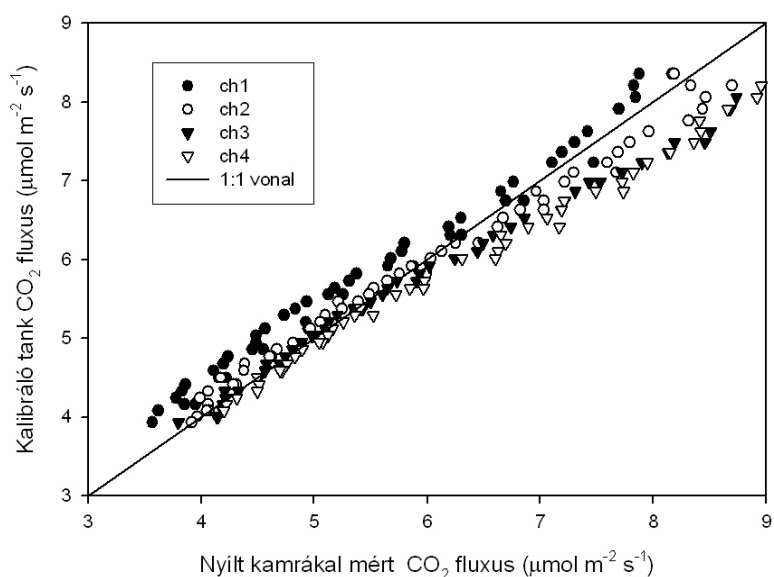
3.1.2. ábra. Az új rendszer sematikus ábrája és légáramlás-vázlata (B: puffertérfogó, MP: pumpa, OF: túlfolyó, MFM: tömegáramlás-mérő, MV, V1-V4: szelepek, - C: kamra, belső tölcserrel, Cy: fémhenger, VH: szellőzőnyílások, IRGA: infravörös gáz-analizátor, Ref air: referencia levegő (Balogh 2009)

A rendszer előnye, nevezetesen hogy egy db IRGA-t (egy SBA-4 OEM, PPsystems, USA) használ a két ágban (a nyílt rendszerű gázcsere-mérések esetében az ún. analízis és referenciaágak) a CO_2 -koncentrációk mérésére, s így elkerülhető

az egyébként használatos két IRGA esetében a műszerek közötti különbségekből eredő hiba, egyben hátrány is, mert így a rendszer átöblítésére szükséges idő növekszik meg, ami egyéb problémákat (pl. a mérési idő meghosszabbodása, a használható kamrák számának csökkenése) okoz. Ez volt az egyik nehezebb - összetett mechanikai és programozástechnikai - probléma, amit a talajlégzésmérő rendszer tervezése és megépítése során meg kellett oldanunk. A feladatot végül is - a kalibráció során bizonyítottan - sikerült megoldani.

Kalibráció:

A rendszer kalibrációját a Cseh Tudományos Akadémia brno-i Rendszerbiológiai és Ökológiai Intézetében végeztük el 2009-ben (3.1.1. táblázat, 3.1.3. ábra, Balogh 2009) egy erre épített kalibráló rendszer segítségével (Pumpanen et al. 2004). A kalibráló rendszer egy 113 cm átmérőjű és 108 cm magas, 1 m² kalibráló felületű, 12 cm homokréteggel fedett hengerből, egy Li820 (Licor) 0-20000 ppm CO₂-koncentráció tartományban mérő IRGA-ból, egy az IRGA-val és a tankkal zárt kört alkotó pumpából és egy DL300-as (Delta-T Devices, U.K.) számítógépből állt.



3.1.3. ábra. Az automata talajlégzés-mérő rendszer kamráival mért CO₂ kiáramlás és a kalibráló tankból (függetlenül) számított CO₂ kiáramlás értékeinek összevetése.

A tankbeli légkeverés (kisebb ventilátorok) biztosította, hogy a tankban ne alakuljanak ki CO₂-koncentráció-gradiensek. A CO₂-kiáramlás ezek után a tankbeli és a külső levegő CO₂ koncentrációjának (különbségének) függvényében alakult. A tankbeli CO₂-koncentráció folyamatos méréséből számítottuk a kiáramlás sebességét (Pumpanen et al. 2004). A kalibráció sikerességére jellemző, hogy a

kiáramlás számított (valódi) és a mért fluxusok közötti lineáris regresszió r^2 értéke 0.93 és 0.96 közötti volt (3.1.1. táblázat).

3.1.1. táblázat. A kalibráció konstansai ($y=a*x$ modell) és a determinációs együtthatók (r^2) a tankból kiáramló "valódi" fluxus s (y) és az új rendszer kamrái által mért fluxusokra elvégzett regressziókból a 4 kamrára.

	ch_1	ch_2	ch_3	ch_4
a	1.05	0.99	0.95	0.93
r^2	0.967	0.969	0.955	0.934



3.3. ábra. A kalibráló tank, illetve az automata rendszer kamrái a brno-i intézetben.

Talajlégzés mérése a CO_2 -kocentráció talajbeli gradiense alapján

A CO_2 koncentrációt 3 db - 5, 12,5 és 35 cm mélyen a talajba helyezett - GMP343 típusú IRGA (Vaisala, Finnország) segítségével mértük és az eddy rendszert

vezérlő CR5000 (Campbell, UK) számítógépen rögzítettük, illetve a levegőt a felszíntől 10 cm magasságban mintázó automata talajlégzés-mérő rendszer referencia-levegőjének (ld. "Anyag és módszer", 3.1.3., illetve 3.1.1. ábra) mért CO₂-koncentrációját használtuk. Az így kapott 3 koncentráció-gradiens, a talaj - megfelelő szintenként mért - hőmérséklete és nedvességtartalma, továbbá a fizikai talajféleségből és a szervesanyag-tartalomból számított (levegővel kitöltött) pórustérfogat (η) és tortuozitás (S) ismeretében tudtuk a kiszámítani (Tang et al. 2005, Myklebust et al. 2008) az egyes szintek közötti CO₂-áramot (F , $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$):

$$F = \frac{K}{\Delta z} * (C_2 - C_1) \quad (3.1.8.)$$

$$K = D_{\text{CO}_2, \text{air}} * \frac{(\eta - \text{SWC})^{2.9*S}}{\eta} \quad (3.1.9.),$$

ahol C a CO₂ koncentráció ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-3}$), K a diffúziós együttható a Δz (m) távolságú talajrétegek (mérési mélység) között, $D_{\text{CO}_2 \text{air}}$ a CO₂ levegőben vett diffuzivitása (Jones 1992, Monteith és Unsworth 1990), amelynek értéke $1,47*10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ a hőmérséklettől függő empirikus szorzótényező mellett $((T/293.2)^{1.75})$, (Jones, 1992), η a száraz talaj porozitása (hányad), SWC a talaj nedvességtartalma adott mélységnél ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$). A η értékének számítása a $\eta = (\rho_s - \rho_b) / \rho_s$ képlettel történt, ahol ρ_s a talaj (ásványi) térfogattömege ($2,65 \text{ Mg m}^{-3}$), ρ_b a mért térfogattömeg. Ezek a jellemzők az agyag és vályog frakciók összegével (hányad) megadott tortuozitással együtt (3.1.2. táblázat) szolgáltak a diffúziós együttható (K) aktuális (a talaj nedvességtartalmától függő) értékének meghatározására.

3.1.2. táblázat: A talaj térfogattömegének (ρ_b), porozitásának (η) és tortuozitásának (S) értékei a gradiens-módszerrel mért talajrétegekben.

Talajréteg mélysége (cm)	ρ_b (g cm ⁻³)	η	S
0-5	1,18	0,554	0,87
10-20	1,35	0,491	0,91
30-50	1,44	0,457	0,94

3.1.7. NDVI index számítása összes rövidhullámú sugárzás és PPFD sugárzás-
adatokból

A NDVI vegetációs indexet általában a közeli infravörös, illetve a vörös tartományban mért reflektanciákból számítják. A felvételeket általában erre

szolgáló - a két fenti sávban külön-külön mérő - speciális kamerákkal készítik, az automata (az adatokat egy integrált rendszerben begyűjtő és tároló) NDVI kamera (Campbell, UK), pedig meglehetősen drága. Az NDVI a fotoszintetikus aktivitással, közvetve a levélfelületi index-szel és a földfelszín feletti biomasszával is jól korrelál. Kiszámítása az összes rövidhullámú sugárzás (G), illetve a fotoszintetikusan aktív (vagy látható fény, PAR) sugárzás méréseiből is megoldható (Nagy et al. 2007), a Ross és Sulev (2000), illetve Wang et al. (2004) által a G-re, illetve a PAR-ra használt 0,2072, illetve 0,2195-ös szorzókkal az alábbiak szerint:

$$NDVI_b = \frac{\rho_{\Omega IR} - \rho_{PAR}}{\rho_{\Omega IR} + \rho_{PAR}} \quad (3.1.10.)$$

ahol

$$\rho_{\Omega IR} = \frac{G_{refl} - PAR_{refl}}{G_{in} + PAR_{in}} \quad (3.1.11.)$$

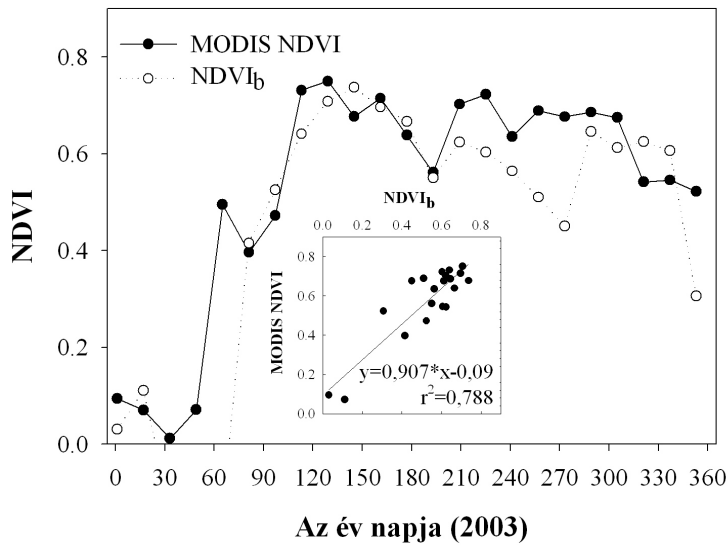
és

$$\rho_{PAR} = \frac{PAR_{refl}}{PAR_{in}} \quad (3.1.12.)$$

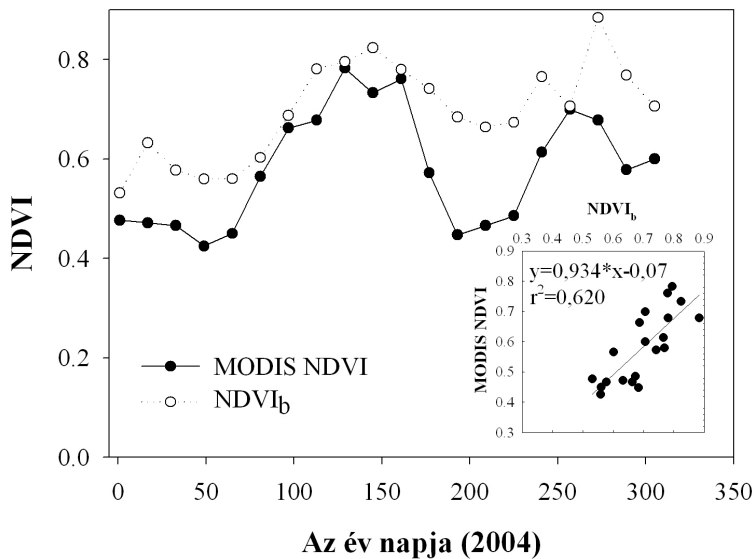
a beérkező (G_{in} , PAR_{in}), illetve a visszavert (G_{refl} , PAR_{refl}) sugárzás-adatokból.

3.1.8. Az $NDVI_b$ és a MODIS felvételekből számított NDVI összevetése

A műholdfelvételeken (TERRA, MODIS) alapuló, 16 naponként 250 m-es felbontású képekből számított NDVI értékeket a lokális mérésekből származó $NDVI_b$ -vel összevetve szignifikáns kapcsolatot kaptunk mindkét évre (3.1.3. és 3.1.4. ábrák). Az összevetésben az eddy torony pixelének értékeit hasonlítottuk a műholdas indexhez (Hutete et al. 2002), az eltérést valószínűleg a különböző méretek is okozták, ugyanis néhány m-es (földi műszerek) átmérőjű foltot hasonlítottunk össze a 250 m-es oldalhosszú négyzet adatával.



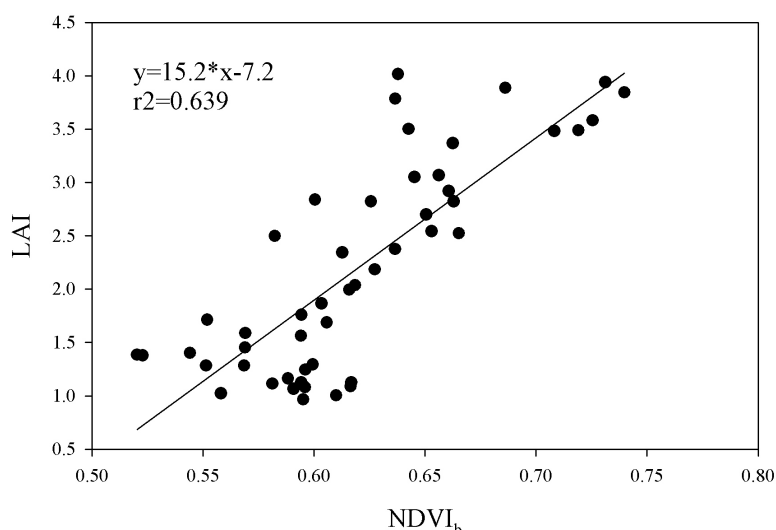
3.1.3. ábra. A bugaci eddy toronyhoz tartozó MODIS adatokból számított pixel (250 m-es felbontás), illetve a lokális sugárzásadatokból számított NDVI értékeinek éves menete, illetve kapcsolatuk szorossága (belső ábra) 2003-ban (Nagy et al. 2007).



3.1.4. ábra. A bugaci eddy toronyhoz tartozó MODIS adatokból számított pixel (250 m-es felbontás), illetve a lokális sugárzásadatokból számított NDVI értékeinek éves menete, illetve kapcsolatuk szorossága (belső ábra) 2004-ben (Nagy et al. 2007).

3.1.9. A levélfelület-index mérésének automatizálása

A kutatócsoport által kifejlesztett és elkészített 20 kalibrált GAs diódából álló programozható fénymérő segítségével mértük a lombzat feletti beeső fény és lombzat alatt az áteső fény intenzitását a bugaci műszerkertben. A házilag készült fénymérőt a CR5000 célszámítógép (Campbell datalogger) alapprogramjába illesztett kódrészlettel vezéreltük, illetve az adatokat tároltuk. Az adatokból a CEP (most már AccuPar) fénymérőre (Decagon) alkalmazott algoritmus illetve program (Nagy 1994, Nagy et al. 2007b) használatával számítottam a LAI értékét 2007-ben (Hagyó 2009).



3.1.5. ábra. A levélfelület-index (LAI) szezonális dinamikájának becslésére alkalmazott, az NDVI_b index és a LAI közötti kapcsolat (Bugac, 2007 tavaszi időszak).

A kapott értékek és folyamatosan mért sugárzásadatokon alapuló NDVI_b ("broadband" NDVI, Nagy et al. 2007b) adatok közötti jó korreláció alapján számított LAI szolgált azután (eddig) egy doktori értekezés (Hagyó 2009) vízforgalmi modelljében bemenő adatként (3.1.5. ábra).

3.1.10. A gyepvegetáció műholdfotóinak szemivariogram elemzése

A gyepvegetáció heterogenitását 12 m-es felbontású NDVI műholdképek szemivariancia elemzésével vizsgáltuk (Nagy et al. 2007b, Kristóf et al. 2007). Adott változóra (itt az NDVI mintázott pixelbeli értékére) a szemivariancia (γ) a mintázott térbeli pontok távolságától (Δr) az alábbiak szerint függ:

$$\gamma(\Delta r) = \frac{1}{2n} \sum_{i=1}^n [NDVI(r) - NDVI(r + \Delta r)]^2, \quad (3.1.13.)$$

ahol r jelöli a pixel térbeli helyzetét, és n a Δr távolságra lévő pixelek száma (Kim et al. 2006). Az elemzést egy a bugaci mérőállomás körül önkényesen választott 1,2 km x 1,2 km-es kivágaton végeztük. A mintázás DNy-ÉK-i, illetve ÉNy-DK-i irányítottágú lineák mentén történt. A kapott értékekre exponenciális szemivariogram modellt (g) illesztettünk.

$$g(r) = c \left(1 - \exp\left(-\frac{3r}{a}\right) \right), \quad (3.1.14.)$$

ahol r jelöli a távolságot, c jelöli a térbeli varianciát ("sill"), a pedig a hatástávolság ("range"), vagyis az a távolság ahol a variancia telítődik (Garrigues et al. 2006).

3.1.11. Az eddy kovariancia mérések forrásterületének heterogenitás-vizsgálata

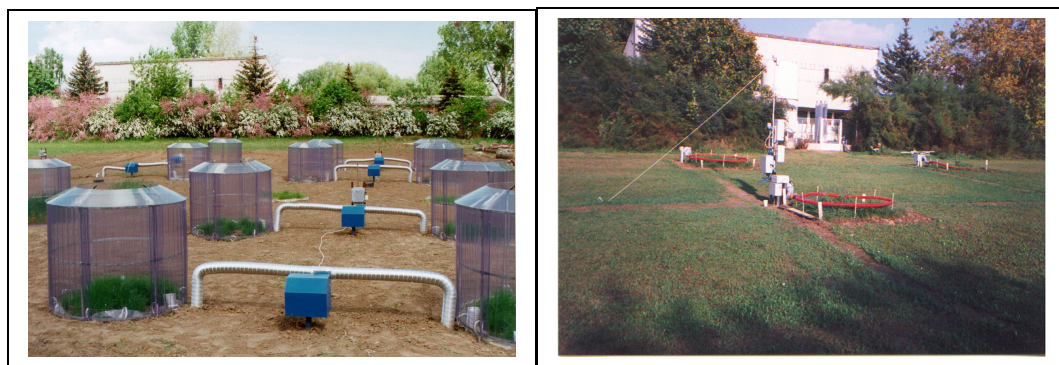
Az ökoszisztéma-szintű eddy kovariancia mérések bizonytalanságának egyik tényezője a terület funkcionális heterogenitása, a forrásterület aktivitásának eltérése a vizsgált ökoszisztéma átlagos aktivitásától. A forrásterület elemzés Soegaard et al (2004) nyomán történt elvégzése után (Nagy et al. 2007b) a területről az OASIS projekt keretében megpályázott és elnyert SPOT5 műholdfotókból számított 12 m x 12 m felbontású (pixelméret) NDVI térkép mintázásával szemivariogram-elemzést hajtottunk végre (Nagy et al. 2007b, Kristóf et al. 2007).

3.2. Az emelt légköri CO₂ koncentráció hatásának vizsgálatára alkalmazott módszerek

3.2.1. Az expozíciós technika

A növények emelt légköri CO₂-szint alatti neveléséhez felül nyitott tetejű, műanyag falú, 1,28 m átmérőjű, 1 m magasságú kamrákat (OTC, 1994-), illetve a CO₂-koncentráció emelését kamra nélkül biztosító 1,5 m átmérőjű mini FACE gyűrűket (Free Air CO₂ Enrichment, FACE, 1998-2001) alkalmaztunk. Az OTC rendszerben a kamra alján körben elhelyezkedő ventilált polietilén csőben emeljük meg a befűjt levegő CO₂ koncentrációját, amely a cső falába vágott nyílásokon keresztül jut a kamra terébe, majd a kamra nyitott tetején távozik. A mini FACE rendszer esetében a működés ezzel analóg, a különbség a kamra hiánya és az ebből eredő sokkal nagyobb CO₂ felhasználás, illetve fluktuáló CO₂ koncentráció. A

kamrahatás (a kamra lényegesen melegebb környezeténél és a légáramlás szárító hatása is jelentős) elkerülése végett mégis érdemes volt ezt a technikát alkalmazni. Az OTC rendszerben 1994-től folytattunk kísérleteket transzplantált lösz és homokpusztagyep monolitokon. A mini FACE rendszer felépítése (a CO₂ ellátórendszer, az emelt CO₂-koncentrációjú gyűrűk kontroll-rendszere, elektromos vezetékek, mikrometeorológiai állomás telepítése és üzembe helyezése) és a löszgyep monolitok transzplantációja 1998 júniusában fejeződött be, a fumigáció 2000 végéig tartott. A mini FACE rendszerben a CO₂-szintek (jelenlegi légköri és emelt (célérték 600 μmol mol⁻¹) CO₂-koncentráció) mellett két N-műtrágyázási szint (0, illetve 100 kg ha⁻¹) is a kísérlet része volt.



3.1.6. ábra. Az OTC (balra) és a mini FACE (jobbra) rendszer a SZIE Botanikus Kert kísérleti terén.

A mini FACE rendszer 12 db 1,6 x 1,6 m méretű expozíciós egységből állt. A légszállítást, illetve a CO₂-koncentráció megemelését egy 6 cm belső átmérőjű, 1.5 m átmérőjű gyűrűt alkotó belül perforált műanyag csővel oldottuk meg, amelybe levegőt és tiszta CO₂- fűvattunk. A gyűrű belső oldalán (a kör közepe felé) így tudtunk emelt CO₂-koncentrációjú levegőt juttatni. A mintaterület mindegyik gyűrűn belül egy 0,8 x 0,8 m méretű négyzet volt, 4 db belső ismétléssel.. A CO₂-koncentráció 600 μmol.mol⁻¹ értéken való szabályozása a gyűrűkön belül a Miglietta et al. (2001) által leírtak szerint történt. Az összevethetőség biztosítása érdekében a kontroll egységekben is alkalmaztunk gyűrűket, amelyekben ugyanakkora légsebességet tartottunk fenn, mint az EC kísérleti egységekben. A második tényezőként bevont N-műtrágyázás (szintek: 0 és 100 kg ha⁻¹ N) mellett így egy blokkba 3 gyűrűismétlés tartozott.

3.2.2. Mini FACE-kísérletek, 1998-2001

A vizsgált vegetáció transzplantációja

A transzplantált monolitok egy Isaszeg közelében lévő, a Gödöllői tájvédelmi Körzetben elhelyezkedő löszgyepből (Salvio-Festucetum rupicolae, Zólyomi) származnak. A társulás domináns illetve jellemző fajai a *Festuca rupicola*, *Dactylis glomerata*, *Brachypodium pinnatum*, *Filipendula vulgaris* és a *Salvia nemorosa*. A transzplantált monolitokban összesen 52 faj fordult elő. A talaj tápanyagban gazdag (A-réteg) homokos lösz.

A gyeptranszplantációja előtt megtörtént a terület cönológiai felvételezése, illetve a felszín feletti biomasza becslése. A monolitokat 40 cm mély talajjal transzplantáltuk a mini FACE kísérlet helyszínére 1998 júliusában.

Gyepművelési beavatkozások a kísérlet tartama alatt.

A mini FACE rendszerben a transzplantáció elvégzése és a CO₂ ellátó rendszer telepítése és üzembe helyezése után 1998 augusztusában kezdődött meg a CO₂-kezelés. A N-műtrágya kijuttatás és a kaszálások idejét az alábbi táblázat tartalmazza. A kísérleti egységeket nem öntöztük.

transzplantáció	1998. július 18.
A CO ₂ -kezelés kezdete	1998. augusztus 18.
N-műtrágyázás (2. év)	1999. március 10.
N-műtrágyázás (3. év)	2000. március 8.
első kaszálás, 1999	1999. június 21-23.
második kaszálás, 1999	1999. október 30.
első kaszálás, 2000	2000. május 30.
második kaszálás, 2000	2000. október 31.-

Cönológiai felvételezések

A botanikai felvételezések (borításbecslés) a belső (0,8 m x 0,8 m) mintavételi négyzetekben történtek 0,2 m grid használata mellett 1998 októberében, illetve azt követően évente két alkalommal.

Mikrometeorológiai mérések

A mikrometeorológiai változók mérését egy CR10 (Campbell, UK) datalogger használatával végeztük a következő szenzorok felhasználásával:

Változó	Típus, gyártó	Használt jelölés	mértékegység
Összes rövidhullámú sugárzás	SP100 Skye UK	G	W m ⁻²
Foton áramlássűrűség	SP1110 SkyeUK	PAR	μmol m ⁻² s ⁻¹
Hőmérséklet és légnedvesség	50Y, Campbell UK	T, RH	°C, %
Csapadék	ARG100, Campbell, UK		mm
Talajnedvesség-tartalom	CS615, Campbell UK	SWC	m ³ m ⁻³ (vagy vol%)

Talaj pF-görbék

A lösztalaj pF görbéit L51 és C52 típusú (Wescor, USA) termolemes pszichrométerek, illetve a hozzájuk kapcsolt mikrovoltméter (HR33T, Wescor, USA) segítségével készítettük el. Így - a volumetrikus talajnedvesség adatok ismeretében - lehetőség nyílt a talaj vízpotenciáljának becslésére. A pszichrométereket standard NaCl oldatokkal kalibráltuk a -0,29 - -2,45 MPa tartományban. A mérések kiviteléhez részben saját tervezésű alumínium mintakamrákat használtunk (az eredeti L51 mintakamrát levelek mérésére fejlesztették ki, talaj mérésére önmagában nem alkalmas). A kamrák egy az L51-t befogadó blokkból és a benne lehelyezkedő mintatartóból álltak. A pszichrométer és a mintatartó között a szigetelést viasszal bekent O-gyűrűvel oldottuk meg. Az így kialakított eszközt mohák nyomás-térfogat görbéinek mérésére is használtuk, jó eredménnyel (Proctor et al. 1998). Talajok esetében - a minta vízpotenciáljától függően - a minta és az L51 légtere közötti páraegyensúly beálltához 3-5 órának kellett eltelnie. A vízgőznyomás-egyensúly beálltát az egymást követő mérések azonossága mutatta. A mérés előtt és után a mértük a mintatartó és a minta együttes tömegét. Az egymást követő vízpotenciál- és tömegmérésekből felvett pontokra az alábbi függvényt illesztettük (Penning de Vries et al. 1989):

$$\Theta = \Theta_s \cdot e^{-\gamma \cdot \ln|h|}, \quad (3.2.1.)$$

ahol Θ a volumetrikus talajnedvesség-tartalom, h a vízoszlop-centiméterben kifejezett vízpotenciál, a γ pedig a talaj térfogattömege.

A növényi vízállapot mérése

A *Dactylis glomerata* és a *Filipendula vulgaris* leveleinek, illetve hajtásainak hajnali és kora délutáni vízpotenciálját nyomásmérő kamrával (Model 1003, PMS, Corvallis, Oregon, USA) határoztuk meg a relatív víztartalom meghatározásához szükséges minták (telített és száraztömeg meghatározáshoz) begyűjtése után.

Levélszintű CO₂/H₂O gázcsere-mérések

A levélszintű CO₂/H₂O gázcsere-méréseket LCA2 (ADC, Hoddesdon, UK) gázanalizátorral, illetve a hozzákapcsolt CO₂ gázhígítóval végeztük az aktuális légköri és a kísérlet során fenntartott 600 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (input) koncentrációk mellett nyílt rendszerben a *Dactylis glomerata*, *Festuca rupicola*, *Filipendula vulgaris*, *Salvia nemorosa* és a *Medicago falcata* levelein. A mért levelek felületét LAM001 levélfelületmérő készülékkel határoztuk meg, a CO₂/H₂O gázcsere (nettó fotoszintézis, transzspiráció) felületre vonatkoztatva adtuk meg. A fajok kiválasztása az OTC (felül nyitott tetejű kamra) expozíciós technika alkalmazása során nyert tapasztalatok (Tuba 1996) alapján történt.

A felszíni hőmérséklet mérése

A vegetáció felszíni hőmérsékletének rendszeres mérését egy, a CR10 dataloggerről egy házilag kifejlesztett mikrokontrolleren keresztül vezérelt antenaforgató motorral felszerelt, a mini FACE gyűrűk felett 2 m magasságban forgó konzol alkalmazásával oldottuk meg. A konzol - és így a rajta elhelyezett kamera (Raytek-MX4, Raytek, USA) - mindenkori helyzetének ismeretében vált lehetségessé a megfelelő helyeken (a mini FACE gyűrűk felett) történő mintázás. Egy-egy gyűrű felett 30-36 mérés készült, egy méréssorozat (4 gyűrű) időtartama 2 perc volt, a méréssorozatok (a mérési napokon) 4 percenként végeztük. Minden szükséges fejlesztést (a konzol elkészítése, a kamerát tartó konzol forgatásának vezérlése, helyzetének érzékelése és a mintázás programozása) a gödöllői kutatócsoport - ezen belül Sóvári Attila mérnök és jómagam végeztünk el. A tiszta égbolt (nagy besugárzás, illetve rendelkezésre álló energia) melletti méréseket vettük figyelembe.

A levélfelület-index becslése

A levélfelület-index (LAI) értékét a transzmittált fényhányad alapján becsültük, a fényintenzitás méréséhez CEP-80 (Decagon, USA) ceptométert használva. A méréseket a belső (a gyűrű közepén lévő) 0,8 x 0,8m kiterjedésű mintaterületek felett, a szenzort egy állandó magasságú vízszintezett fémkeretre helyezve végeztük minden alkalommal, így biztosítva azok összevethetőségét. A mérések eredményeit használva az Excel macro-nyelvén (VisualBasic) a Campbell (1986)

és Goudriaan (1986) által közölt algoritmusok alapján írtam meg azt a programot, amely a levélfelület-indexet, illetve az extinkciós paramétert becsülte (Nagy 1994).

Az avarlebomlás sebességének vizsgálata

A *Dactylis glomerata* és a *Filipendula vulgaris* levéldarabjaiból 2-2 g-ot tartalmazó műanyag-hálóból készült zacskókat (n=3) helyeztünk ki a különböző kezelésekben (minden egyes gyűrűbe) 2000. június 30-án. A mintákat 2001. január 12-én gyűjtöttük be, az avarlebomlási rátákat a megmaradt avartömeg lemérése után számítottuk.

Biomassza mérések

A 4 belső ismétlésben 5 cm magasságban levágott növényi anyag szolgáltat alkalmanként a biomassza becslésére.

Laborvizsgálatok

Az oldható szénhidrátok mennyiségét a Dubois et al. (1956) és McCready et al. (1950) által leírt módszerekkel határoztuk meg. A rosttartalmat a Henneberg és Stohmann módszerrel (MSZ 6830-7), a fotoszintetikus pigmentek mennyiségét Lichtenthaler (1987) szerint határoztuk meg.

Statisztikai vizsgálatok

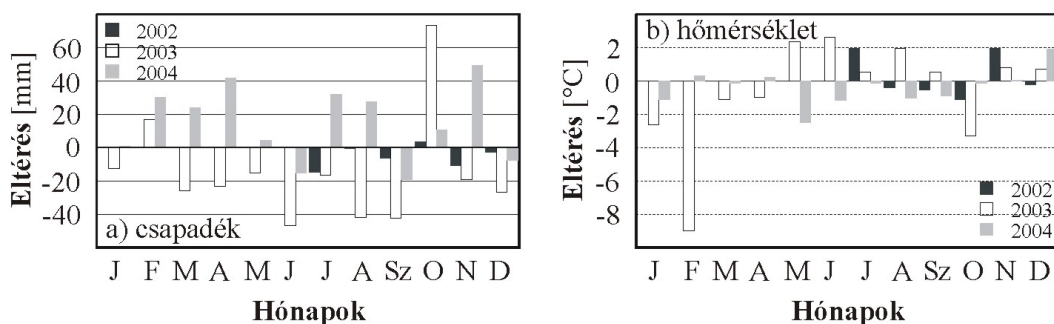
A többszörös varianciaanalízist illetve a függvények illesztését a SigmaStat és a Sigmaplot programokkal, az egyéb statisztikai próbákat pedig az Excel-t használva végeztük el.

4. EREDMÉNYEK

4.1. Magyarországi gyepek CO₂-forgalma

4.1.1. Nettó forrás és nyelő periódusok, a hőhullám és az aszály hatása 2003-2004

A bugaci homokpusztagyepen 2003-ban és 2004-ben végzett mérések összevetésével érdekes helyzetet vizsgálhattunk, mert 2003 különösen aszályos (Bugacon 381 mm-es éves csapadékösszeg) és hőhullámos év volt, míg 2004-ben az átlagosnál lényegesen több csapadék hullott (739 mm).

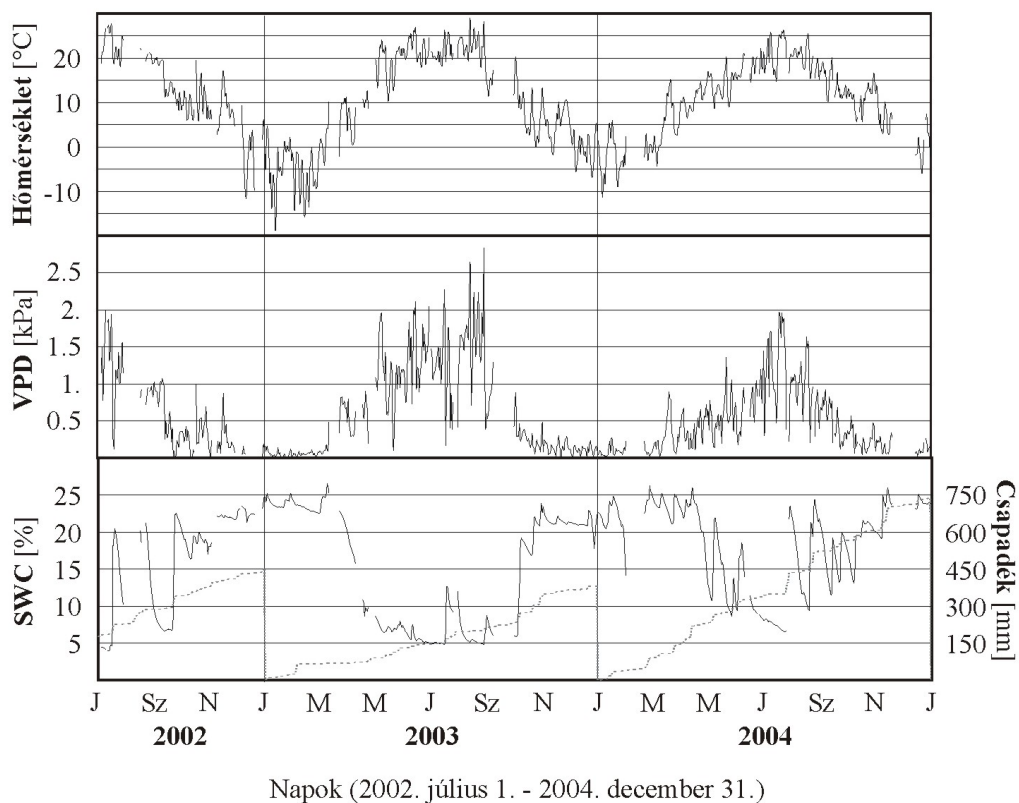


4.1.1. ábra. A csapadék (a) és a hőmérséklet (b) havi eltérései a 10 éves átlagos értékektől 2002-2004-ben a bugaci eddy-kovariancia állomáson (Nagy et al. 2007).

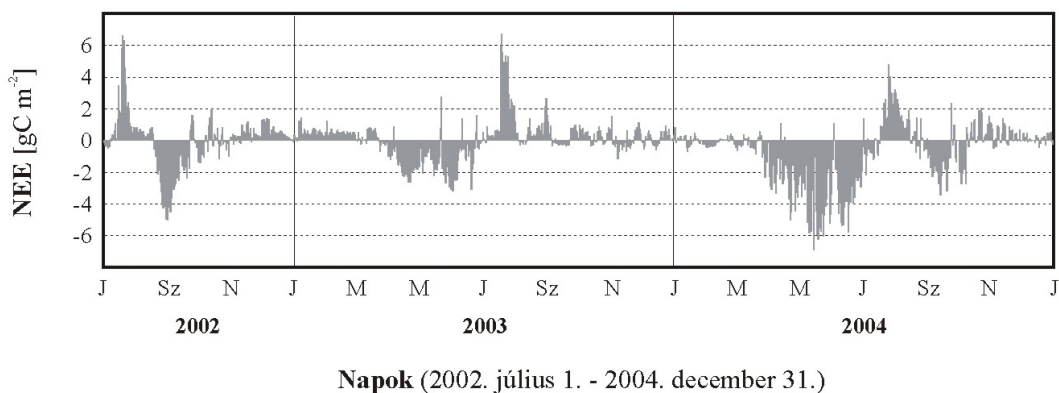
Érdekes, hogy - a hőhullámok, illetve a 48 hőségnap (a napi maximum hőmérséklet meghaladta a 30°C-ot) ellenére - a 10 éves átlagnál a 2003-as év is (nem csak 2004) hűvösebbnek bizonyult, amit viszont elsősorban a szokatlanul hideg téli (január-februári) és októberi hónapok okoztak.

A csapadékjárást tekintve a két év közötti markánsabb különbségek közé tartozik (a csaknem 2-es szorzón túl) az, hogy 2003-ban már korai tavasszal is nagy aszály volt, illetve, hogy a hőhullámok (Ciais et al. 2005) májusban és júniusban okozták az asszimiláció nagyobb mértékű visszaesését. A kontinentális meghatározottság tehát igen rossz feltételeket teremtett a 2003-as évben a csapadékjárást és a hőmérséklet alakulásának szempontjából is (4.1.1. ábra).

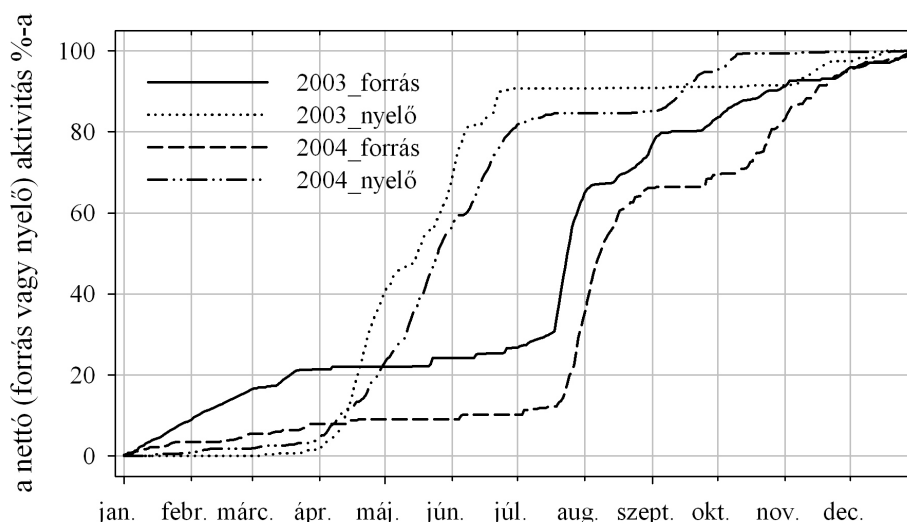
Az aszály és a hőhullám a légzési folyamatokat (a forrás-aktivitást) kevésbé vetette vissza, mint az asszimilációt (Nagy et al. 2007). A szénforgalomban a két év közötti legjellemzőbb különbségeket tehát az asszimiláció 2003-as súlyos májusi illetve júniusi visszaesése és az őszi regeneráció elmaradása okozta - ha a szénfelvételi oldalt nézzük (4.1.3. ábra).



4.1.2. ábra. A hőmérséklet, a levegő víztelítettségi hiánya, a talaj nedvességtartalma és a csapadék (kumulatív) értékei az első vizsgálati években a bugaci legelőn (Nagy et al. 2007).



4.1.3. ábra. A nettó ökoszisztéma gázcsere (NEE) értékei a bugaci kísérleti területen 2002-től 2004 végéig (Nagy et al. 2007).

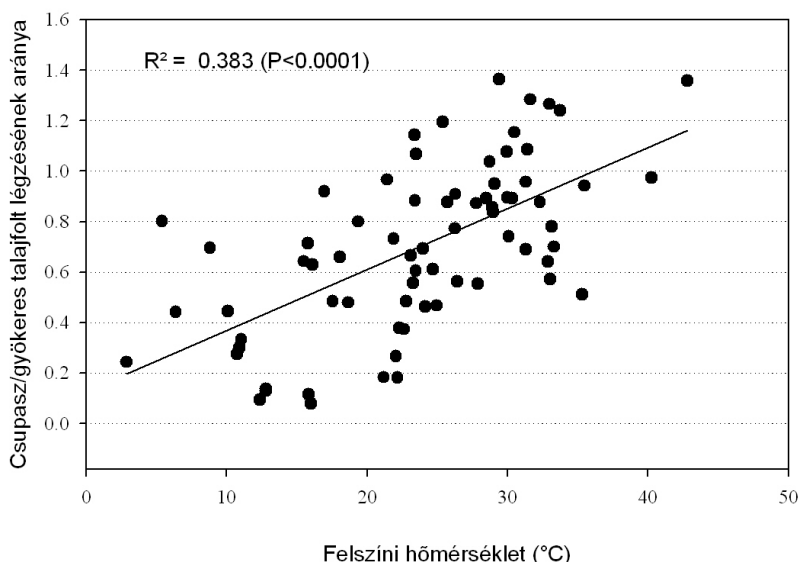


4.1.4. ábra. A nettó forrás, illetve nyelő periódusok éven belüli alakulása Bugacon 2003-ban és 2004-ben (Nagy et al. 2007).

A forrás oldalon egyrészt az aszály alatt is fenntartott nagy légzési aktivitás érdekes - mert a szakirodalom szerint nagy légzési aktivitás általában nagy asszimilációs ráták mellett valósul meg - másrészt az, hogy a nyelő-forrás periódusok relatív (az éves felvételi, és légzési összegekhez viszonyított) arányai - ugyanolyanok voltak mindkét évben (4.1.4. ábra). Az aszályos évben tehát volt egy forrás-periódus, ami nem társult megelőző nagy felvételi rátákkal, s így az ökoszisztéma-légzés alapjául valószínűleg a korábban - sajnos nem tudni mennyivel korábban - megkötött szerves anyag szolgálhatott. Ez a feltételezés egyben a heterotróf talajlégzési komponens ökoszisztéma légzésben játszott nagyobb szerepére utal az aszály alatt (Nagy et al. 2007, Balogh et al. 2007).

4.1.2. A gyökérlégzés-mérések eredményei

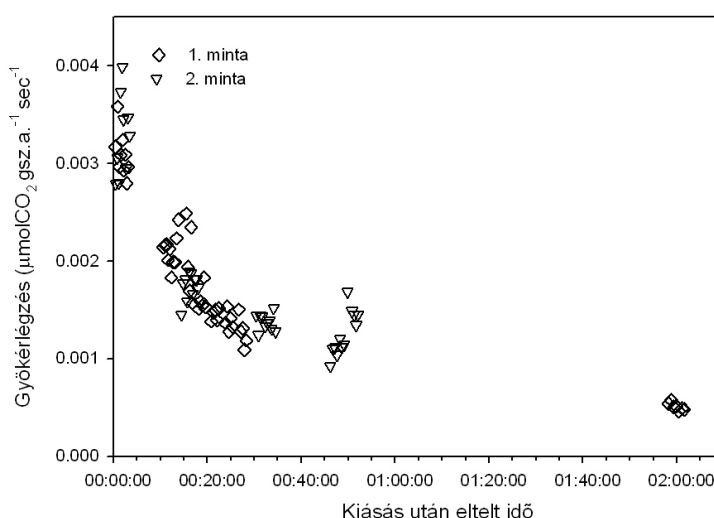
A kérdés - nevezetesen, hogy vajon az autotróf vagy a heterotróf légzési komponens határozza meg az ökoszisztéma légzést aszály alatt - tulajdonképpen máig nem eldöntött, legalábbis nem általánosan elfogadott. Jelen munka eredményei arra utalnak, hogy szárazságstresszelt gyepekben a heterotróf légzési komponens felelős az aszály alatti szénvesztésért. Erre utal az is, hogy az autotróf komponenst valószínűleg nem tartalmazó csupasz folt légzése magas hőmérsékletek mellett eléri a gyökereket is tartalmazó folt aktivitását (4.1.5. ábra).



4.1.5. ábra. A gyökérmentes és a gyökerekkel átszótt talaj légzésének aránya a bugaci legelőn a talajfelszíni hőmérséklet függvényében a 2002-2004-ben végzett mérések alapján.

Lavigne et al. (2004) munkája is azt mutatja, hogy a heterotróf eredetű légzés kevésbé függ a talaj nedvességtartalmától, mint az autotróf komponens. A heterotróf talajlégzési komponens valószínű szerepére utal a gyökérlégzés erős függése a gyökérvíz-tartalomtól, amit külön erre a célra szervezett - terepi éjszakai méréseket is magukban foglaló - mérések során bizonyítottunk (Balogh 2009). Az autotróf eredetű rizoszférikus légzés és a heterotróf komponens elkülönítése nem bizonyult problémamentesnek (Balogh 2009, Kuzyakov et al. 2010). Egyelőre nincs olyan módszer, amelyet az in situ gyökérlégzés mérése a szakmai közvélemény fenntartások nélkül elfogad (a levágással szemben vannak fenntartások). Közvetett becslési módszerek vannak ugyanakkor (pl. trenching, kizárásos technikák), s ezeket alkalmazva a kutatócsoport, illetve a lelkesebb diákság részvételével talán sikerülhet is megalapozott becsléseket tenni a folyamatok arányaira. A gyökérlégzés súlyos zavarás (kiásás és levágás után a talajszemcséktől szitán történő tisztítás) melletti mérése mégis indokolt lehet, mert egyfelől a gyökér légzési folyamatainak sebességét valószínűleg szubsztrát-oldali limitációk (elsősorban a fotoasszimilátumok) határozzák meg (Kuzyakov és Gavrichkova 2010), másfelől e mérések információt adhatnak a folyamat gyökérvíz-tartalom-függéséről is, ami kritikus fontosságú a heterotróf-autotróf komponensek aszály alatti viselkedésének jellemzéséhez. A gyökérlégzés szubsztrát-oldali meghatározottságának feltételezése azért fontos, mert egyébként az (a talajbeli vs a mérőkamrabeli) erősen eltérő koncentráció gradiensek a mérést befolyásolhatják - akkor, ha nem a CO₂ gyökérbeli termelődése a limitáló s erre utalnak újabb eredmények (Bahn et al. 2009). Utóbbi esetben ugyanis a talajbeli

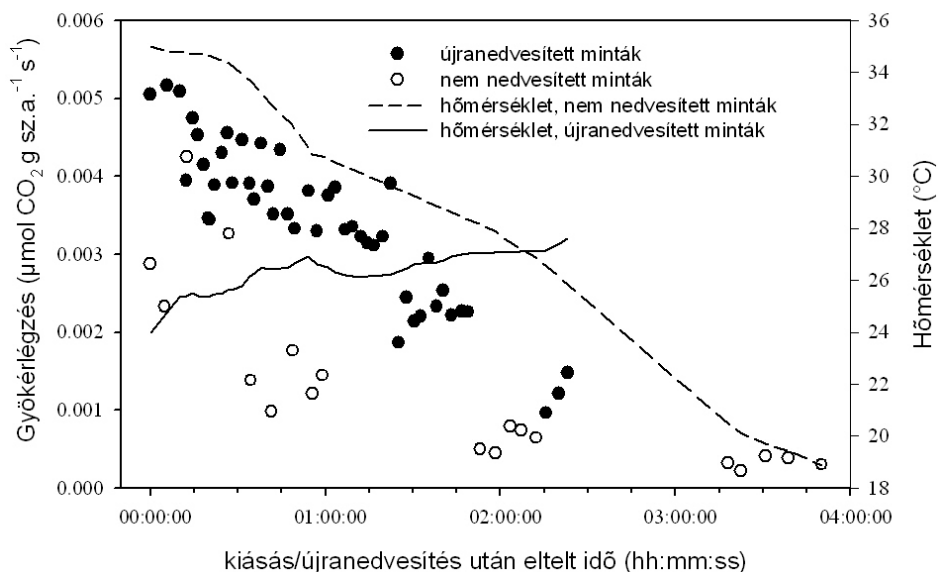
CO₂ koncentrációk - amelyek a gyökérből való kijutás, illetve a felszínre kerülés során lejátszódó diffúzió sebességét határozzák meg más faktorokkal együtt - kevésbé fontosak, mint a gyökérben lejátszódó biokémiai folyamatok. Nem vizsgáltuk, hogy mely CO₂ koncentráció hathat gátlólag a növényi légzésre, de üvegházakban 10-15%-os (150000 ppm) CO₂ koncentrációkat alkalmaznak CO₂-trágyázás céljából - meggyőző növekedési eredményekkel. A későbbiekben a gradiens módszer eredményeinél bemutatott talajbeli CO₂ koncentrációk általában néhány ezer ppm-es nagyságrendet érhetnek el például 35 cm-es mélységben - persze itt megint csak kérdésként merül fel a gyökértömeg vertikális eloszlása, illetve az, hogy a fő gyökérszóna mélységében (0-15 cm) ezek a koncentrációk lényegesen kisebbek is lehetnek.



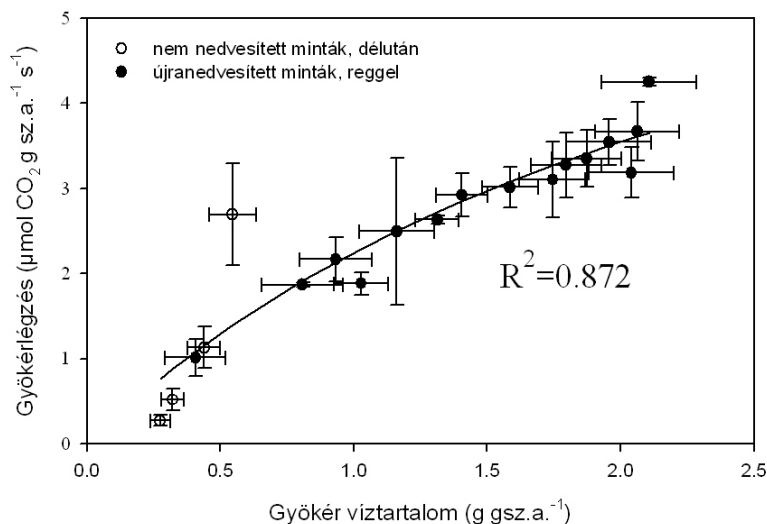
4.1.6. ábra. A gyökérlégzés alakulása a kiásás, illetve levágás után eltelt idő függvényében (Bugac, 2002).

Fentiek alapján a kiásással szerzett gyökerek légzési rátái fenntartásokkal ugyan de talán használhatóak - ha nem is pontos heterotróf/autotróf légzési arányok megállapítására - de a folyamat víztartalom-függési dinamikájának vizsgálatára. A gyökérlégzés a levágás utáni első félórában a harmadára esett vissza, s a további kiszáradás alatti két órában tovább csökkent a 2002-es mérések alapján (4.1.6. ábra).

A következő alkalommal megismételtük a vizsgálatokat, de már célzottan a gyökérlégzés víztartalom-függését vizsgálva. A kiásott gyökereket a levágás után, illetve vízzel való telítés után kezdtük mérni.

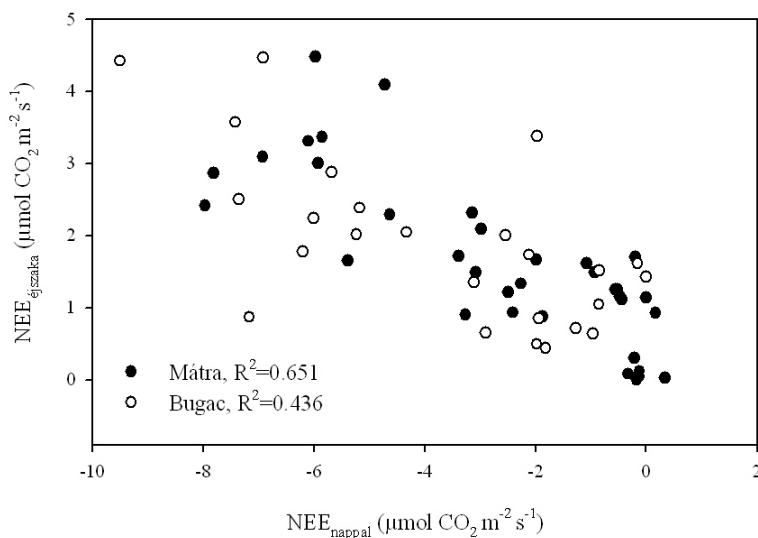


4.1.7. ábra. A gyökérlégzés alakulása a kiásás és levágás után vízzel telített/újrantedvesített, illetve nem nedvesített mintákon mérve. A méréseket a szárazságstressz alatti gyepen végeztük két nap alatt, az újrantedvesített mintákat délután - este, a nem nedvesített mintákat a következő nap délelőttjén mérve (Bugac, 2004). A gyökérlégzés értéke a kiásás után a hőmérséklet emelkedése és csökkenése mellett egyaránt csökkent.



4.1.8. ábra. A gyökérlégzés függése a gyökér víztartalmától (Bugac 2004).

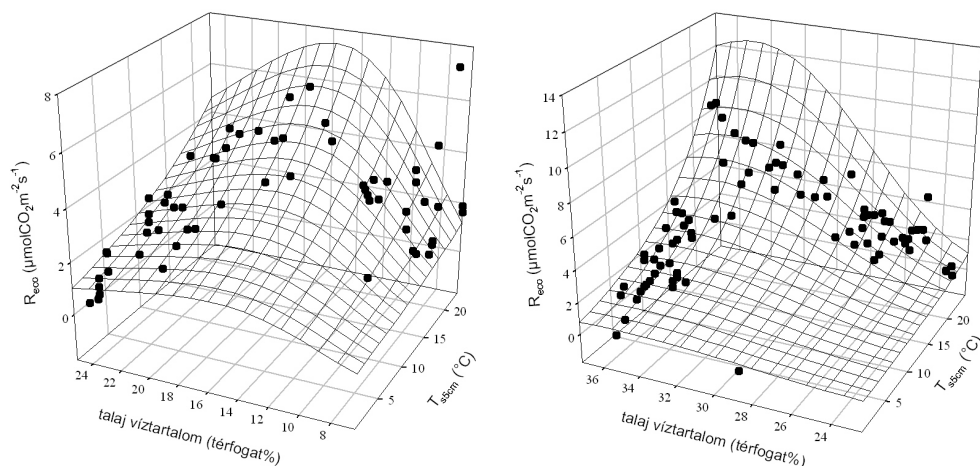
A két kezelés során kapott gyökérlégzés-értékek hasonló függést mutattak a gyökér víztartalmától, s a két évvel korábban lefolytatott mérésekhez mind nagyságukban mind kinetikájukban, nagyban hasonlítottak. A mérés ismételhetősége is alátámasztja a gyökerek légzésének erős víztartalom függését. A 4.1.8. ábrán a nem újranedvesített sorozat némiképp eltér a másik sorozattól. Ennek magyarázata a két sorozat közötti jelentős hőmérséklet-változásban keresendő a mérések alatt. A nem újranedvesített minták mérése közben ugyanis a hőmérséklet erősen csökkent, míg a másik sorozat esetében a hőmérséklet nem változott lényegesen. A méréssorozatok több mintán (3, illetve 4 ismétlés az újranedvesített illetve a nem újranedvesített minták esetében) végeztük el, s azok mindegyike szerepel az ábrán. E vizsgálatok szerint a gyökérlégzés intenzitása többszörösére növekedhet a gyökerek általánosan előforduló nedvességtartományában. Ez egyben arra is utal, hogy a gyökérlégzés (és aránya a talajlégzésen belül) intenzív diurnális ritmusú lehet. Az évekkel későbbi gradiens-mérések, illetve az ökoszisztéma szintű nappali és éjszakai aktivitás kapcsolata is erre utal (4.1.9. ábra), a gyökerek hajnali feltöltődése és valószínűen délutáni legnagyobb vízdeficitje mellett (itt jegyzendő meg, hogy a délutáni vízdeficit nem feltétlenül fordul elő, hiszen az aszályok, illetve hőség alatti jellemzően előforduló déli sztómazáródás nyilván a gyökerek feltöltődésével is jár). Másrészt, idekapcsolódó izgalmas kérdés, hogy az egyeden belüli (esetleg egyedek közötti) víztranszport zártabb sztómák mellett (éjjel, vagy éppenséggel délben) valószínűleg a különbségek kiegyenlítése felé hat.



4.1.9. ábra. A nappali (a felvétel által meghatározott) és az éjszakai (a légzési folyamatok által meghatározott) NEE kapcsolata (Bugac 2004).

Ha így van, akkor az a gyökerek talajlégzésre gyakorolt térbeli integratív szerepét valószínűsíti, ami a talajlégzés térbeli változékonyságának csökkenését (Fóti 2009, Fóti et al. 2008) eredményezné. Erre utaló eredmény, hogy a talajlégzés térbeli

variabilitásának szemiovariogramok elemzése alapján megállapított hatástávolsága a szárazság mértékével nő, vagy - jobb vízállapot mellett - szignifikánsan csökken (Fóti 2008), hiszen a víz-koncentrációk kiegyenlítődéséhez egyrészt idő kell, másrészt szárazabb viszonyok között - amikor csak a mélyebb talajrétegekben van felvehető víz - ez az út nyilván hosszabb, mint esők után. Érdekes módon a szárazság fenti - változékonyságot növelő - hatása az NDVI térképekből készített szemiovariogramok esetében - sokkal nagyobb térbeli skálán - is megnyilvánult. Az ökoszisztéma és talajlégzés vizsgálata során is a legtöbb munka máig a hőmérséklet szerepét vizsgálja, s ez talán elégséges is, ha a vizsgált ökoszisztéma működését általában nem korlátozza a vízhiány. Nálunk - sajnos - más a helyzet, s a vizsgált gyep ökoszisztéma légzése erősen függ a talaj nedvességtartalmától, amelynek hátterében nagy valószínűséggel szerepel a gyökérlégzés heterotróf légzésnél lényegesen erősebb függése a vízellátottságtól (Balogh 2009). Az ökoszisztéma légzés talajnedvesség-optimuma a fő gyökérszónában (0-15 cm) 14 %-nál adódott a bugaci homokos talajra. Az illesztéshez használt R_{eco} adatokat szélsőbességre szűrtük ($u^* > 0,1 \text{ m s}^{-1}$), hiánypótoló adatokat nem használtunk az illesztéshez. A mátrai nagy agyagtartalmú (Hagyó 2009) talajon, illetve ökoszisztémában a R_{eco} számára optimális talajnedvesség-tartalom jóval magasabbnak bizonyult (4.1.10. ábra).

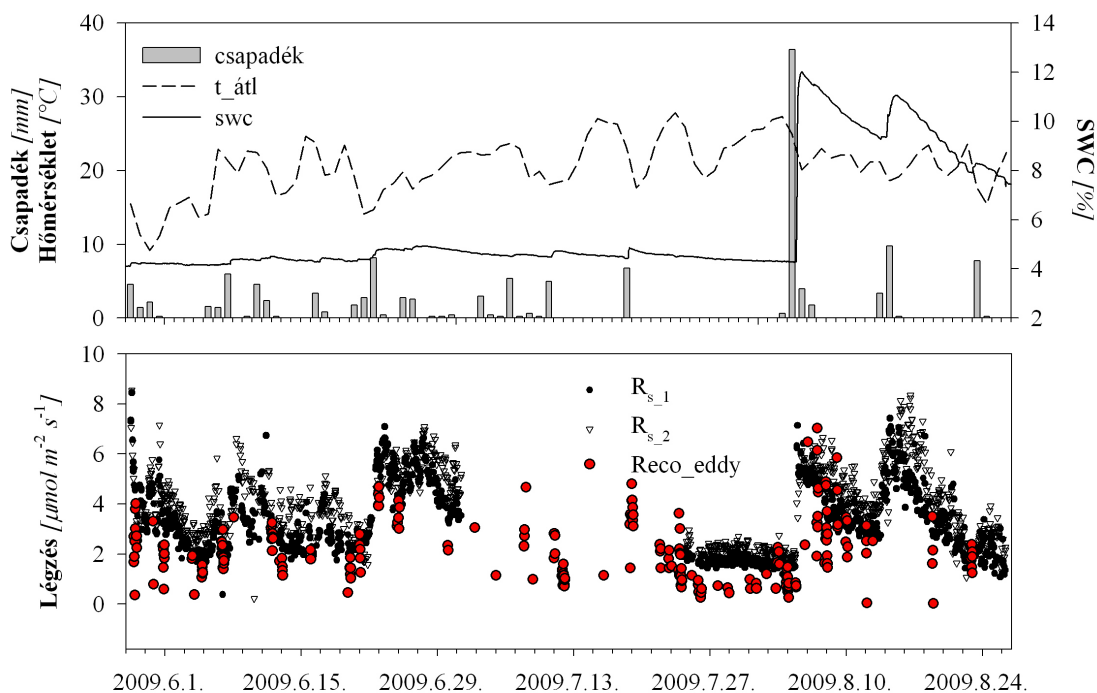


4.1.10. ábra. Az ökoszisztéma légzés (R_{eco}) talajnedvesség-tartalom és hőmérséklet-függése a 2004-es (jó vízellátottságú) év adataiból a két mérőhelyre (Bugac és Mátra).

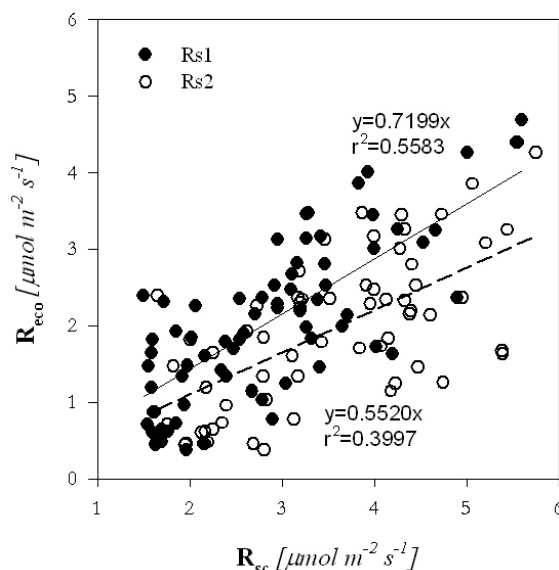
4.1.3. Az automata talajlégzésmérő rendszerrel kapott eredmények

A bugaci 3 hónapos próbaüzem során két-két kamrát helyeztünk el az alaplégzés mérésére szolgáló oldalról műanyag lapokkal lehatárolt térrészre, illetve a kontroll

területre a veresnadrág csenkesz (*Festuca pseudovina* L.) zsombékjai közötti hiányfoltokba (4.1.11. ábra). A rendszer a három hónap során - az áramkimaradások okozta leállások kivételével - üzemképes volt az uralkodó magas hőmérsékletek és zivatarok ellenére. A kontroll (R_{s1} , R_{s2}) kamrák - különösen csapadék után) nagyobb légzésértékeket mértek, mint a R_{eco} értéke (4.1.11. ábra). A csapadékesemények után mind az új rendszer, mind az eddy rendszer kiugróan nagy légzésintenzitásokat mért (Potts et al. 2006). Az időben párhuzamos R_s - R_{eco} (csak a $0,1 \text{ m s}^{-1} u^*$ küszöbre szűrt R_{eco} adatokat használva) adatpárok közötti korreláció egyrészt szignifikáns volt, másrészt a R_{eco} csak az R_s 55-77%-át tette ki (4.1.12. ábra). Hasonló - elméletileg kizárt - kapcsolatról számoltak be több cikkben (Goulden 1996, van Gorsel et al. 2007, Myklebust, 2008). A lehetséges magyarázatok között legnagyobb súllyal szerepelt az, hogy szélcsendes éjszeleken az eddy-kovariancia módszer szinte minden hiányossága - s ráadásul párhuzamosan - jelentkezhet. Ezek közül szél hiánya és a napsugárzás hiányában a felhajtóerő hiánya szerepelhetnek a legnagyobb súllyal.

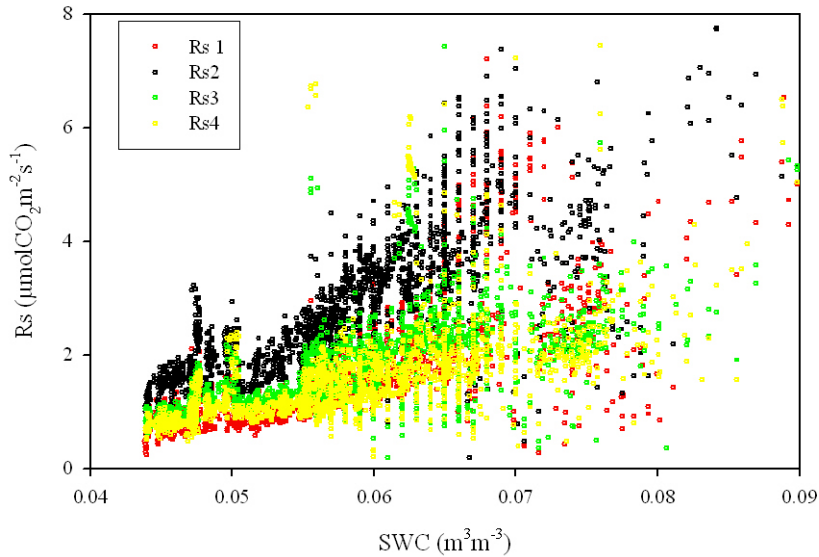


4.1.11. ábra. A napi csapadékösszegek, a napi átlaghőmérséklet és a talaj felső 30 cm-es rétegének nedvességtartalma (felső panel) az ökoszisztéma (R_{eco}) és talajlégzés-értékek párhuzamos adataival (alsó panel) 2009 nyarán a bugaci legelőn. Az éjszakai R_{eco} (a $0,1 \text{ m s}^{-1} u^*$ küszöbre szűrt R_{eco} adatok) és a fűcsomók közötti kamrás mérések adatai (R_{sc}) közül utóbbiak a várakozással ellentétben általában - nagyobbak.



4.1.12. ábra. Az ökoszisztéma-légzés (R_{eco}) éjszakai értékei és a talajlégzés (R_{sc}) közötti - origón át kényszerített - lineáris regresszió egyenesei a két kontroll (fűcsomók közötti, zavarás nélküli kontroll) kamra adataira. A kapcsolat $P < 0,0001$ szinten szignifikáns.

A nyár során a talajlégzést erősen limitálta a vízhiány (4.1.11. ábra). Nagyobb csapadékesemények után a kontroll (nem ásott, nem vágott, nem zavart) terület kamrái (R_{s1} és R_{s2}) a talajlégzés lényegesen nagyobb növekedését mutatták, mint az élő gyökereket nem tartalmazó (csak alaplégzést mutató) kezelésben lévő a heterotróf légzési komponens mérő kamrák (R_{s3} és R_{s4} , 4.1.13. ábra). Az autotróf komponensnek a heterotrófénál érzékenyebb (nagyobb válaszú) talajnedvességtartalom függését a nyári kiégett gyepen kisebb csapadékesemények után nem tapasztaltuk. Különbösg a két komponens között a nyár végén, az SWC-t 5% fölé emelő esők után jelentkezett (4.1.11. ábra, 4.1.13. ábra), amennyiben az alaplégzés a nagyobb esők után sokkal kevésbé emelkedett, mint a teljes talajlégzés, s ez az autotróf talajlégzési komponens - SWC-re mutatott - nagyobb érzékenységevel magyarázható. Az autotróf komponens fenti viselkedésének hátterében a gyökérlégzés erős (gyökér) víztartalom-függése állhat (ld. a gyökérlégzés mérések tárgyalását).



4.1.13. ábra. A talajlégzés (R_s) függése a talajnedvesség-tartalomtól (SWC, felső 30 cm-es talajréteg) a gyökerektől mentes (R_{s3} és R_{s4}) és a kontroll (R_{s1} , R_{s2}) kezelésekben.

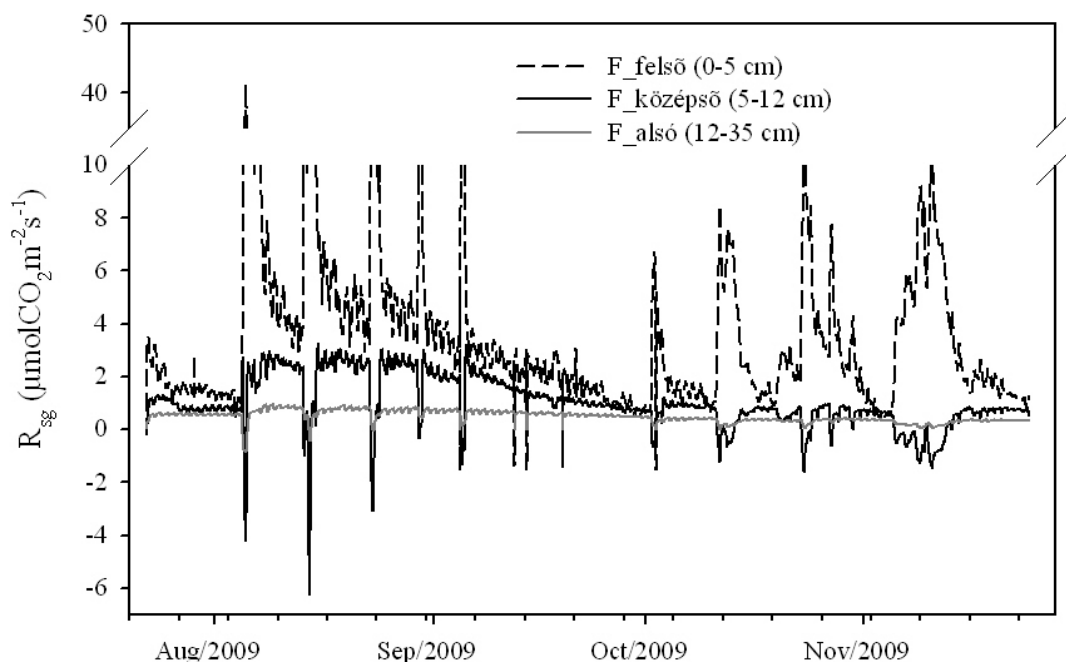
4.1.4. A talajbeli CO_2 koncentráció-gradiens mérések eredményei

A gradiens módszerrel mért talajlégzés (R_{sg}) intenzitása a mélységgel csökkent (4.1.14. ábra), illetve a felső (0-5cm-es réteg) szintben általában nagyobb volt, mint a párhuzamos kamrás (R_{sc}) mérések (4.1.15. ábra). Csapadékesemények után a középső (5-12 cm) mérési szintből felfelé és lefelé is megvalósult CO_2 -fluxus, az ilyen események közül a leghosszabb (folyamatos) 4,5 napig tartott, a teljes időszakra a kétirányú fluxusok előfordulásának időaránya 11,4% volt, a lefelé irányuló komponens a felfelé irányulónak összesen a 7,9%-át tette ki a három hónapos mérés alatt. A felső 5 cm-es réteg az összes CO_2 -kiáramlás (talajlégzés) felét tette ki. A lefelé irányuló CO_2 fluxusok időtartama és gyakorisága azért fontos, mert az így a mélyebb talajrétegekbe került CO_2 később - esetleg napokkal később - majd megjelenik a felfelé irányuló ("normál"), a talajfelszínen mérhető CO_2 -áramban, s a fentiekben tárgyalt nagysága révén lényegesen módosíthatja:

- a tárolásra számított fluxust (Hirsch et al. 2004),
- Az ökoszisztéma-légzés és a talajlégzés hőmérséklet-függését.
- a légzés szubsztrát-függésének jellegét, és a késleltetett korrelációkat a felvétel (a nappali NEE) és az R_s között - azaz az eddig használt eszközökkel mérhető diurnális ritmusokat (pl. Tang et al. 2005)
- a fentiek révén a GPP számítását (az NEE particionálását) és az eddy kovariancia-adatok (félórás átlagok) hiánypótlását.

A R_{eco} hőmérséklet-függésének "elrontása" azután közvetlenül befolyásolja az adatpótlás minőségét és így az éves mérleget is. Ugyanez igaz a nappali NEE adatokra is, mert a talajban (a lefelé irányuló fluxussal) tárolt, s később kiáramló CO_2 az NEE-PAR kapcsolatot, illetve annak illesztett paramétereit nagy valószínűséggel befolyásolja. Egy másik - hasonló súlyú - probléma, hogy a talajbeli tárolás dinamikája erősen eltér az eddy mérések során eddig általában tekintetbe vett - a mérési síktól a felszínig vett tér - tárolási dinamikájától. Ide kapcsolódik az is, hogy mikor vesszük figyelembe a fluxust. Az eddy módszertan szerint a mért fluxus az adott átlagolási periódusra érvényes. Ez igaz is, - ha pusztán a mérési síkon való áthaladást, illetve a felszínig tartó tárolási teret tekintjük. A vegetáció működését tekintve azonban már más a helyzet, nem a mérési síkon történő áthaladás ideje, hanem a CO_2 megkötésének (asszimiláció), vagy felszabadulásának (légzési folyamatok) ideje a döntő. Míg tehát az egyik esetben a folyamatok összegét tekintve megelégedhetünk az eddy technika által mért eredmél, addig már egészen más a helyzet, ha az alkotó folyamatok dinamikáját is tekintjük. S ez módszertani probléma is, mert EK mérésünk az eddy módszertan kritériumait ugyan teljesítheti, de a biológiai, produkcióökológiai folyamatokat már nyilvánvalóan nem képes kezelni. Azért nem, mert a növények által használt tér - az eddy módszertan általános megközelítésével szemben - a földfelszín alá is terjed, számos addig szükségképpen figyelembe nem vett folyamat - mint a talajlégzés egyes alkotói - megjelenésével. De ide tartozik a floem-transzport sebessége vagy a talajbeli diffúziót befolyásoló talajnedvesség-dinamika is.

Mindennek azután érdekes folyományai vannak - például a R_{eco} -ra és a GPP-re nézve. Vegyük észre, hogy a legtöbb esetben, amikor a vegetáció és a légkör közötti fluxusról beszélünk, akkor az alatt az NEE-t értjük, s ez adott időpillanatban a légkör és a felszín közötti cserét jelenti. A $GPP = -NEE + R_{eco}$ egyenletnek a vegetáció működését jellemző két másik alkotó folyamata azonban nem feltétlenül ugyanakkor - sőt valószínűen máskor - játszódik le. Ezt a képet bonyolítja tovább a talajbeli CO_2 -tárolás. Adott tehát adott időintervallumra vonatkoztatott Reco, vagy GPP amelyek értékét az ebben az időintervallumban párhuzamosan mért környezeti változók (például T_s , SWC, PAR, G, R_n) függvényében ábrázolhatjuk, azért hogy a kapcsolatra azután adatpótlásra alkalmas függvényeket illesszünk, vagy fényhasznosítási modellek - s azokból azután GPP modellek - paramétereit határozzuk meg. Itt már nyilvánvaló, hogy miért lenne szükséges az adott ökofiziológiai folyamat lejátszódásának idejét - és nem az eredőként mért fluxus (NEE) mérési síkon való áthaladásának az idejét figyelembe venni, amiképpen az is, hogy egyes esetekben a R_{eco} - T_s , vagy NEE-PAR kapcsolatok nagyon, máskor kevésbé szórnak az illesztett modell körül.



4.1.14. ábra. A talajlégzés nyári aszály (kisebb záporok) és őszi regeneráció (nagyobb esők) alatti, illetve utáni alakulása három talajmélységben, 2009-ben a bugaci legelőn.

A szakirodalomban a lefelé irányuló komponensről eddig nem írtak, valószínűleg azért nem, mert a gradiens méréseket nedvesebb gyepeken végezték (pl. Tang et al. 2005, Flechard et al. 2007), ahol a csapadékesemények kisebb légzésintenzitás-változást válthatnak ki, mint a mélyen kiszáradó, csapadéokra nagyobb választ adó füves ökoszisztémák ("pulse driven ecosystems"). A jelenség alapja az, hogy a kiszáradt mélyebb rétegekbe (jelen esetben a 10-15 cm már mélyebbnek számít) nem jut le, vagy csak később jut le a csapadék, s így később indukálhat légzési csúcsot is.

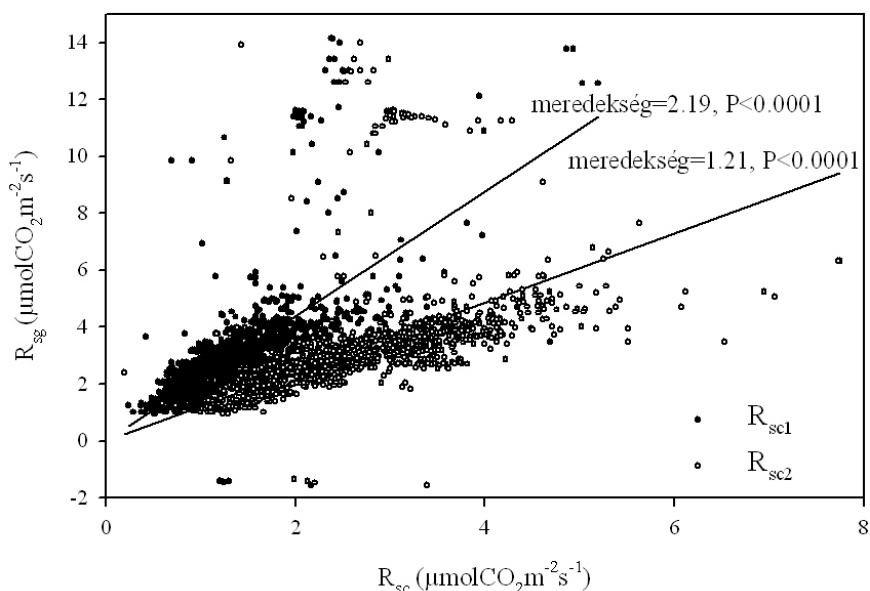
A tárolásra számított fluxus-komponens esetében már többször felvetődött, hogy - a térrészt, illetve folyamatokat tekintve - a talaj felső rétegét is számításba kellene venni (i.e. Hirsch et al. 2004, Flechard et al. 2007), ennek azonban még nincs elfogadott metodikája. A talajlégzés hőmérsékletfüggését és a CO₂ felvétellel adott korrelációját (Tang et al. 2005, Kuzyakov és Gavrichkova 2010) természetesen nagymértékben befolyásolja, ha a légzés egy része időben eltolva jelenik meg. Az egyik fontos kérdés nyilvánvalóan az, hogy éves szinten mekkora lehet az így okozott bizonytalanság. Az, hogy a jelenség jellemzően a záporos, zivataros csapadékú - tehát az aszály sújtotta térségekben - fordulhat elő, mindenesetre arra utal, hogy a mi környezetünkben indokolt vizsgálni ezt a kérdést, s hogy például az ökoszisztéma légzés függése a hőmérséklettől és a talajnedvesség-tartalomtól más képet mutathat (utóbbi például várhatóan felfelé

tolódhat). A körvonalazódó dilemma az, hogy az NEE particionálása, illetve a R_{eco} és GPP számítása során a referencia-síkon adott pillanatban áthaladó anyagmennyiséget, vagy az adott pillanatban adott térrészben keletkező/elnyelődő CO_2 -mennyiségeket vegyük-e alapul. Definíciószerűen az első megoldás van érvényben, de az implicit módon feltételezi, hogy a tárolási fluxus szempontjából fontos doboz modellünk (aminek a teteje a referencia-sík) alja a talajfelszín. Ez utóbbi feltételezés egyre kevésbé állja meg a helyét (Tang et al. 2005, van Gorsel et al. 2007, Myklebust et al. 2008), s jelen munka eredményei is arra utalnak, hogy a modell újragondolása szükséges. A mélyebb talajrétegekbe gyorsan - néhány óra alatt - lejutnak a megtermelt fotoasszimilátumok, ott majd a talajlégzés különböző komponenseinek (autotróf, heterotróf) részét képezik - s ez további néhány óra (a bugaci gyepon a vizsgált időszakban ~10-16 óra) múlva az ökoszisztéma NEE részét képezi. Az átlagolási idő (amely jelenleg félóra) kiterjesztése egyfelől javíthat a helyzeten, mert - mondjuk a növelésével - a heti kumulatív C-mérleg már pontos lehet, ugyanakkor a hiánypótláshoz használt függvényeink (fényintenzitás-függés, hőmérséklet-függés, talajnedvesség-tartalom függés) alaposan "elromolhatnak".

A vázolt probléma megoldásához a talajbéli légzési folyamatok (és a felszínen mérhető R_s) mérése, ezáltal az NEE mérési eredmények több oldalról való kényszerítése (szűrése), illetve a model - mérési adat fúzió (mint módszer) használata vezethet el.

4.1.5. Az automata kamrás rendszerrel és a gradiens módszerrel mért talajlégzés adatok (R_{sc} , illetve R_{sg}) korrelációja

A két módszerrel eltérő eredményeket kaptunk, az R_{sg} értékei nagyobbak voltak, mint az automata kamrás rendszer talajlégzés mérései a gyökereket tartalmazó kontroll kezelésben, külön tekintve a két kamra adatait, s ezeknek az R_{sg} -vel adott kapcsolatait (4.1.15. ábra). A talajlégzés térbeli heterogenitása joggal tehető felelőssé a két kamra közötti eltérésért, ugyanakkor - az R_{sg} és R_{sc} adatok összevetésében - egyfelől a kalibrált rendszer adatait kell elfogadnunk, másfelől figyelembe vehetjük, hogy a magasabb R_{sg} értékeket - legalább részben - kiugró értékek okozzák. Ezek többsége valószínűleg csapadékeseményekhez köthető, de - egyelőre - nem egyértelmű, hogy a csapadékesemény kezdete (esetleg befejeződése) után milyen hosszú periódust kellene (ha kellene) - kiugró adatok miatt - kizárni a regresszióból. A két módszerrel kapott eredmények erős korrelációja (4.1.15. ábra), mindenesetre biztató és arra enged következtetni, hogy hosszabb párhuzamos működtetés és a térbeli heterogenitási probléma kezelése után a kamrás mérések használhatóak lennének a gradiens módszer kalibrálására. A térbeli heterogenitás mellett a másik legvalószínűbb hibaforrás a diffúziós együttható (K) számítása során jelentkezhethet (ld. anyag és módszer), az agyag és vályog frakciók összegét, illetve a makroporozitást figyelembe vevő S -tényező (tortuozitási faktor) számítása során (Tang et al. 2005, Myklebust et al. 2008).



4.1.15. ábra. A gradiens módszerrel és a kamrás módszerrel mért talajlégzés értékek (R_{sg} , és R_{sc}) összehasonlítása (a regressziós egyenes átmegy az origón). Az adatpárokat nem szűrtük, így a csapadékesemények során, illetve után mért és a negatív előjelű fluxusok is szerepelnek a regressziós eljárásban. Bugac 2009.

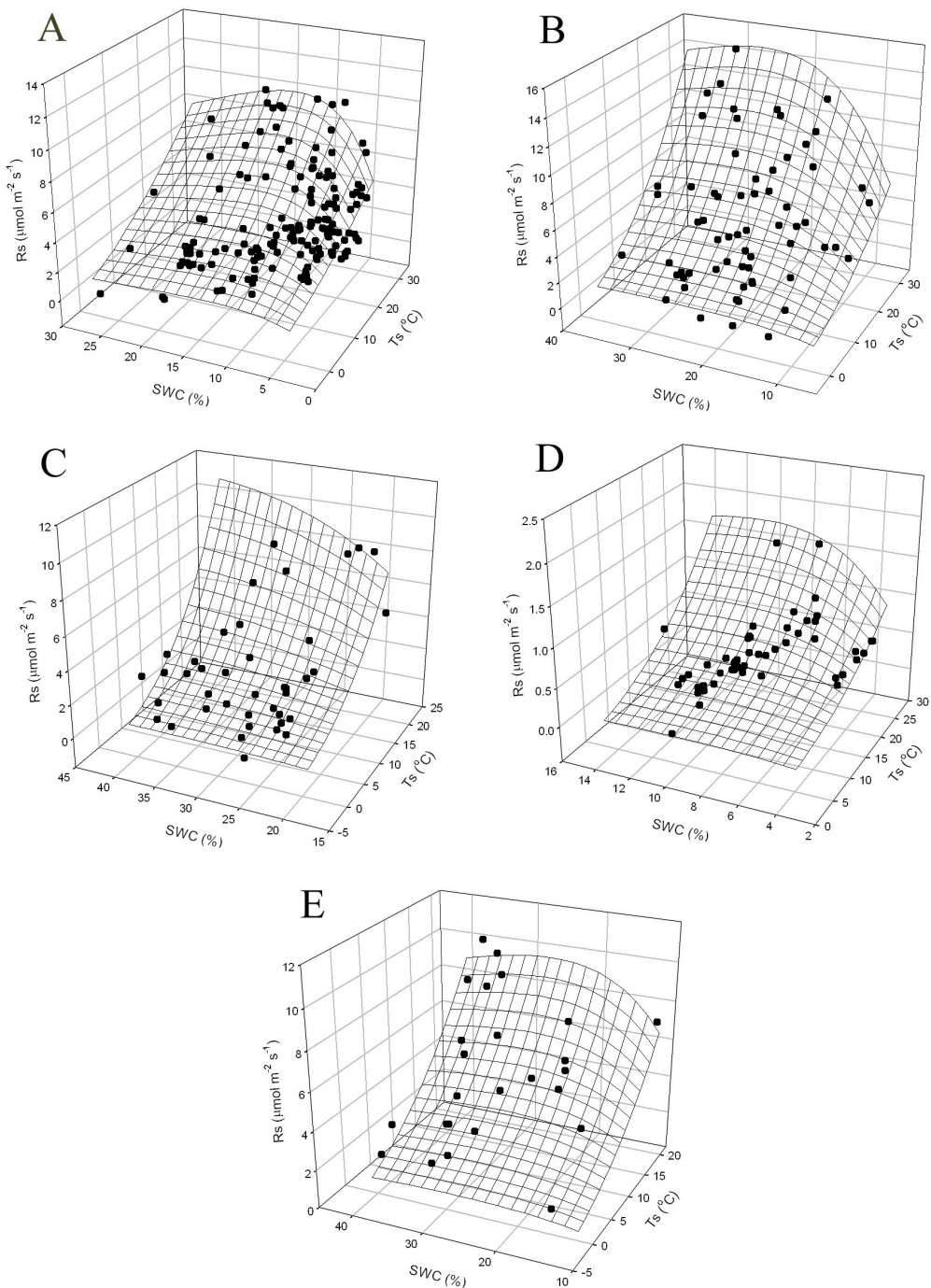
4.1.6. A fizikai talajféleség és a talaj szervesanyag-tartalmának hatása a talajlégzésre

A talajlégzést (R_s) a talajnedvesség-tartalom és a talajhőmérséklet függvényében ábrázolva majd illesztve (ábra), az illesztett felület egyenlete - illesztett paraméterként - tartalmazza a légzés szempontjából optimális talajnedvesség-tartalom (SWC_{opt}) a $10^\circ C$ -on figyelembe vett talajlégzés (R_{10}) és az aktivációs energia (E_0) értékét (Fang és Moncrieff 1998, Reichstein et al. 2005, Balogh 2009). Különböző talajtípusok esetében az illesztett értékek várhatóan különböznek, s ezekre a különbségekre próbáltunk magyarázatot adni (Balogh 2009). Az illesztéshez a 3.1.6. egyenlet módosított - kevesebb paraméterű - változatát (3.1.7. egyenlet) használtuk (Balogh 2009).

A vizsgált talajtípusok, illetve helyszínek jellemzőit a 4.1.1. táblázat foglalja össze. A mikrometeorológiai változókat a Nagy et al. (2007), Pintér et al. (2008) és Balogh (2009) munkáiban leírtak szerint mértük, a talajlégzést Balogh (2009) munkája alapján a Licor 6400-as analizátorral és a talajlégzésmérő kamrával a Növénytani és Ökofiziológiai Intézet botanikus kertjében transzplantált monolitokon, illetve az adott helyszíneken mértük. A több éven keresztül folytatott vizsgálatok egyedi adataira illesztett paramétereket a 4.1.2. táblázat tartalmazza.

	Homoki legelő Bugac EC	Löszpusztagyep Isaszeg	Hegyi kaszáló Mátra EC	Nyílt homokpusztagyep Vácrátót	Cseres-tölgyes erdő SZIE Botanikus Kert, Gödöllő
Évi csapadékösszeg (mm)	500	550	600	500	550
Átlagos éves középhőmérséklet (°C)	10,5	9,1	10,5	10,5	11
Magasság, tszf. (m)	140	230	300	180	220
Helyszín	46,69 N, 19,6 E	47,34 N, 19,2 E	47,50 N, 19,43 E	47,16 N, 19,16 E	47,36 N, 19,26 E
Talajtípus	csernozjom homoktalaj (FAO: chernozem)	csernozjom lősztalaj (FAO: chernozem)	agyagtalaj (FAO: vertisol)	homok váztalaj (FAO: arenosol)	agyagos barna erdőtalaj (FAO: cambisol)
Agyagtartalom	128	184	346	17	316
TOC (g kg ⁻¹)	51,5	24,6	15,4	17,7	35,6
TON (g kg ⁻¹)	3,8	2,1	1,5	0,5	2,5
Tájhasználat	extenzív legeltetés az utóbbi 20 évben	legeltetés alól felhagyott (~10 éve)	kaszáló	természetvédelmi terület	természetvédelmi terület
Mérési évek száma	7	3	3	2	2

4.1.1. táblázat. A talajlégzés és a talajtípusok kapcsolatára irányuló vizsgálatokba bevont helyszínek, illetve a talajok egyes jellemzői (Balogh 2009).

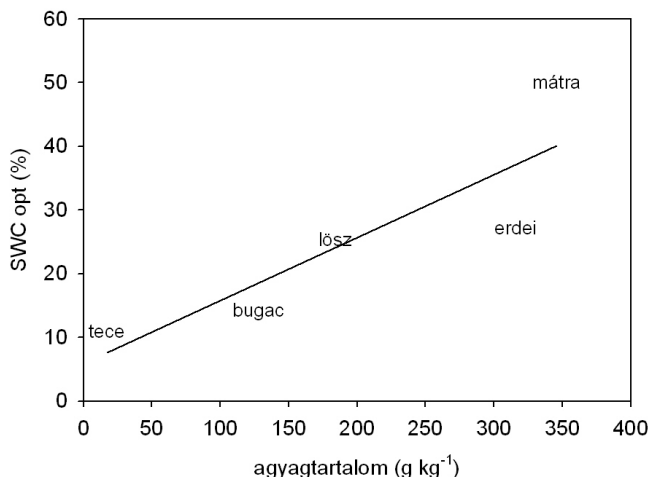


4.1.16. ábra. A talajlégzés a talajhőmérséklet és a talajnedvesség függvényében humuszos homoktalajon (Bugac, A), löszön (Isaszeg, B), agyagtalajon (Mátra, C), homoktalajon (Tece, D) és erdőtalajon (Gödöllő, E).

4.1.2. táblázat. A egyenlet illesztésének r^2 értéke, a használt adatok (T_s, SWC, R_s adat-hármasok) száma és paraméterei az öt különböző talajtípus esetében. A *** $P < 0.0001$, ** $P < 0.001$ szignifikancia-szinteket jelöl.

Helyszín	r^2	n	R_{10}	E_0	SWC_{opt}
Homoki legelő (Bugac)	0,47***	161	3,469***	215,223***	14,187***
Löszpusztagyep (lősz)	0,724***	70	4,557***	272,887***	25,348***
Hegyi kaszáló (Mátra)	0,803***	40	3,87***	374,95***	50**
Nyílt homokpusztagyep (Tece)	0,488***	53	0,351***	361,994***	10,823***
Cseres-tölgyes (erdei)	0,679***	25	4,27***	287,02***	27,33***

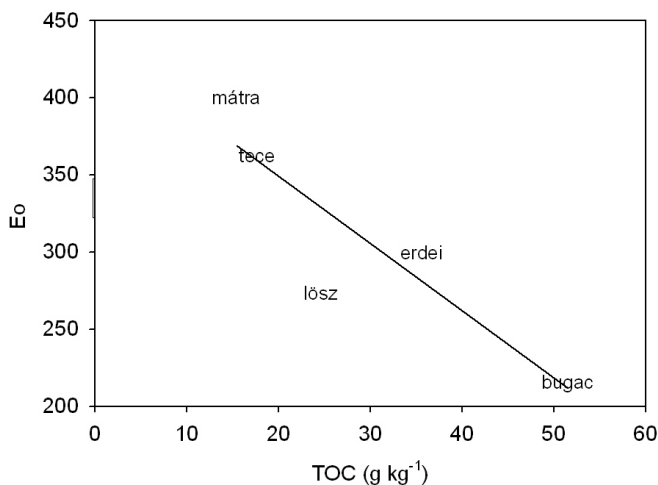
Az paraméterek közül az a talajlégzés számára optimális talajnedvesség-tartalom (SWC_{opt}) a talajok agyagtartalmával mutatott szoros (statisztikailag szignifikáns) összefüggést (4.1.17. ábra). Az agyagtartalommal nő a kis átmérőjű pórusok relatív aránya, s emiatt ezek azonos víztartalom mellett negatívabb vízpotenciálúak, mint a kisebb agyagtartalmú talajok (ld. Thornley és Johnson 1990). A kisebb átmérőjű pórusok arányának növekedésével a fentiek értelmében csökken a növények számára könnyen felvehető víz aránya (az összes porozitáson belül), ezért a fiziológiai folyamatok számára optimális talajnedvesség-tartomány az agyagtartalom növekedésével magasabb értéket vesz fel (4.1.17. ábra).



4.1.17. ábra. Az SWC_{opt} és vizsgált talajok agyagtartalma (felső 10 cm-es réteg) közötti kapcsolat ($r^2 = 0,757$, $P < 0,05$).

Az SWC_{opt} és az agyagtartalom közötti kapcsolatra tehát van általában elfogadható magyarázat. Az illesztések utáni összefüggés-vizsgálatokban kapott másik kapcsolat - az aktivációs energiát jellemző paraméter (E_0) és a talaj szerves széntartalma (TOC) között (4.1.18. ábra) - már nem értelmezhető ilyen könnyen,

magyarázható például a szusztrát-ellátottsággal, illetve a magasabb szerves széntartalom mellett valószínűsíthető nagyobb fotoszintetikus kapacitással, illetve rendelkezésre álló labilis C-szubsztráttal (Smith 2003, Balogh 2009).

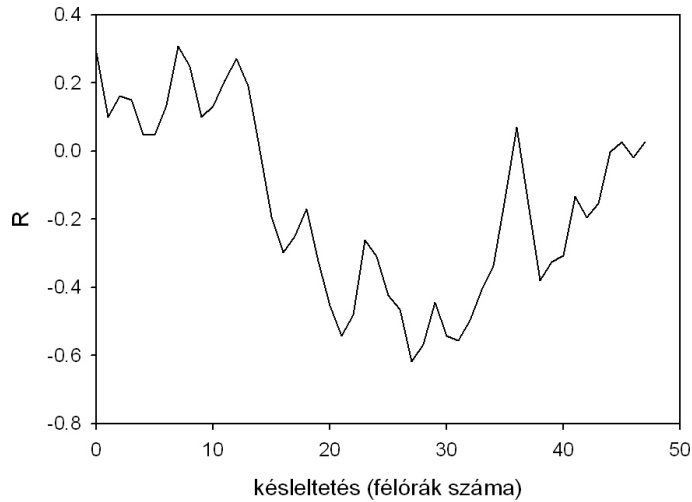


4.1.18. ábra: A . egyenlet illesztése alapján kapott E_0 értékek és a talaj felső (0-10 cm) rétegének széntartalma közötti kapcsolat ($r^2 = 0,791$, $P < 0,05$).

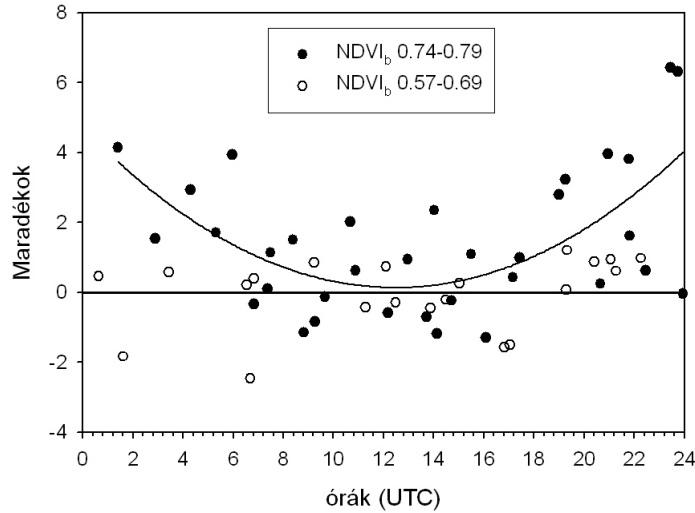
4.1.7. A talajlégzés és a fotoszintetikus felvétel kapcsolata

A talajlégzés és a napi fotoszintetikus aktivitás néhány órás késleltetésű kapcsolata erdőkben igazolt (Högberg 2001), búzában is vizsgálták (Kuzyakov és Cheng 2001). Vizsgálatainkban is sikerült kimutatni a bruttó primer produkció és a talajlégzés közötti kapcsolatot, a késleltetés mértéke - amely vélhetően a transzporthoz, a felhasználáshoz (légzési folyamatok) és a talajból történő kijutáshoz szükséges időt foglalja magában - ebben az esetben ~5,5 óra volt (Balogh 2009).

A talajlégzés (2006-ban és 2007-ben mért) napi meneteit és a párhuzamos (eddy) NEE idősorokat használtuk a két folyamat közötti késés vizsgálatára. Az NEE és az R_s között két korrelációs csúcsot találtunk, 3 órás ($r^2 = 0,63$, $n = 28$, $P < 0,0001$), illetve 10-16 órás ($r^2 = 0,53$, $n = 28$, $P < 0,0001$) késleltetés mellett. Az R_s vs. T_s & SWC illesztés utáni maradékokat (R_{s_res}) vizsgálva - tehát a talajhőmérséklet és a talajnedvesség-tartalom hatását a kapcsolatból eltüntetve - azok szignifikáns korrelációt mutattak az NEE-vel 10-16 órás késleltetés mellett (4.1.19. ábra).



4.1.19. ábra. Az talajlégzés-reziduálisok (a függőleges tengelyen a 3.7. egyenlet illetve felület illesztése után) és az SWC közötti késleltetett korrelációk növekvő lag-ok mellett többségükben szignifikánsak, a csúcsot 13,5 óránál mutatra ($r^2=0,382$, $n=28$, $P<0,001$, $R_{s_res}=-0,3155*NEE-0,5403$). Bugac, 2006-(2007): A negatív korrelációs koefficiens a CO₂ felvétel negatív előjele miatt adódik.



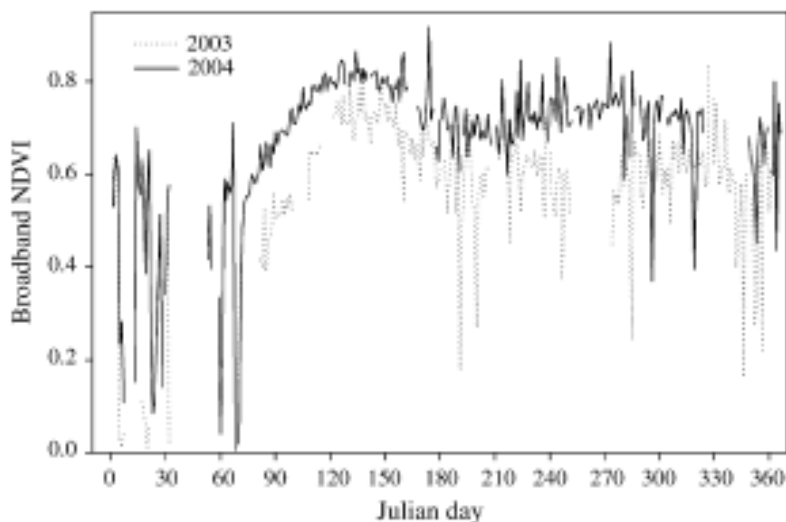
4.1.20. ábra. Az R_{s_res} értékei (a 3-as egyenlet illesztése után) az inaktív (kisebb NDVI értékek, üres körök), illetve az aktívabb (magasabb NDVI, tele körök) periódusokban a 2006-ban és 2007-ben végzett mérések alapján ($R_{s_res}=4,7057-0,733255*x+0,0294116*x^2$, $r^2=0,383$, $P=0,0006$). A periódusok elkülönítése az NDVI_b indexen (Nagy et al. 2007) alapul.

A három órás korrelációs maximum a reziduumok esetében már eltűnt, arra utalva, hogy a korábban ennél a késleltetésnél meglévő korreláció (az NEE-vel) a két különböző folyamatot meghatározó környezeti tényezők kapcsoltsága miatt (a talaj hőmérsékletén és nedvesség-tartalmán keresztül) valósult meg.

Az R_s reziduálisok értékét tovább vizsgálva szembetűnő, hogy az inaktív periódusok (kisebb NDVI értékek), illetve az aktívabb (magasabb NDVI) periódusból a nappali értékek kevésbé, míg az aktívabb periódusból az éjszakai értékek nagyobb mértékben - statisztikailag szignifikáns kapcsolatot követve - tértek el az illesztett felülettől (4.1.20. ábra). Más szavakkal, jól működő vegetáció esetében az R_{s_res} éjjel nagyobb volt, mint nappal. Mindez valószínűen az aktívabb periódusban jellemző jobb szubsztrát-ellátáshoz, vagy a gyökök nedvességtartalmának napi dinamikájához (hajnali feltöltődés) - vagy mindkettőhöz - köthető

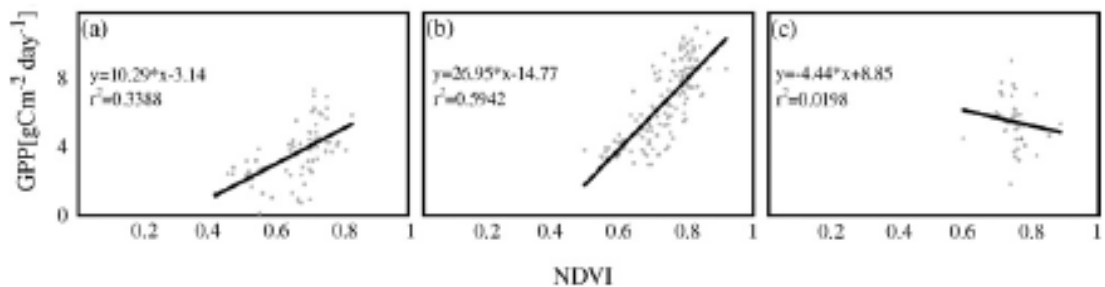
4.1.8. Az NDVI alakulása a vegetációs periódusban

A földi sugárzásmérési adatokból számított NDVI indexeket 2003-ban és 2004-ben a Ross és Sulev (2000), illetve Wang et al. (2004) által használt - az anyag és módszer fejezetben megadott - módszert követve számítottuk ki (4.1.21. ábra). Az eddy mérésekből számított bruttó primer produkció GPP és az $NDVI_b$ között szignifikáns kapcsolatot kaptunk a tavaszi jobb vízellátottságú, és a fő növekedési időszakban (a szárazságstressz előtt), ez a kapcsolat azonban az év során fellépő aszály hatására eltűnt, illetve már nem volt szignifikáns (4.1.22. ábra).



4.1.21. ábra. A lokálisan mért besugárzási és reflektancia-adatokból számított $NDVI_b$ (Nagy et al. 2007) alakulása az aszályos 2003-as és a sokkal nagyobb csapadékmennyiségű 2004-es év során a bugaci legelőn.

A napi GPP és az NDVI közötti korrelációt tehát inkább csak a vegetáció stresszmentes állapotában vehetjük figyelembe a távérzékelésen alapuló GPP-NDVI modellekben, hasonlóan a fenológiai állapotra említett (Wang et al. 2004, Huete et al. 2003, Hüemrich et al.), GPP-NDVI kapcsolatot befolyásoló hatáshoz.

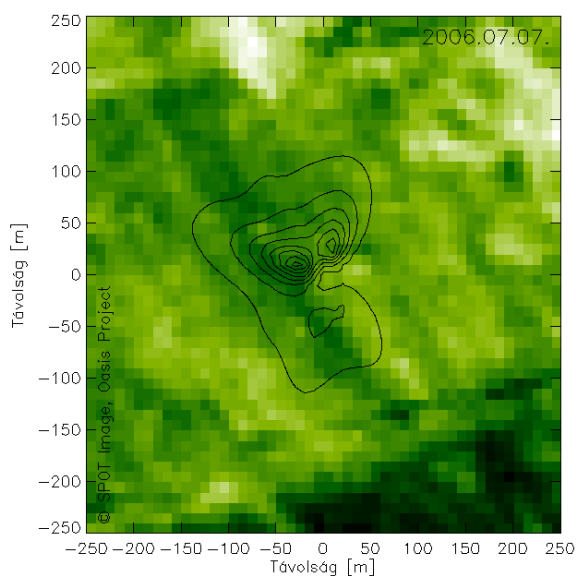


4.1.22. ábra. A bruttó primer produkció (GPP) és az NDVI_b kapcsolata az intenzív növekedési időszakában 2003-ban (a), és 2004-ben (b), illetve a szárazságstressz alatt 2003-ban (c) a bugaci legelőn (Nagy et al. 2007).

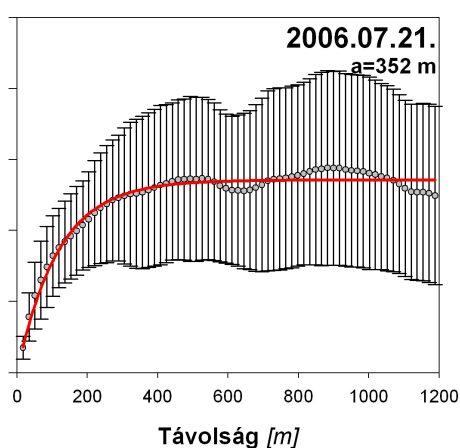
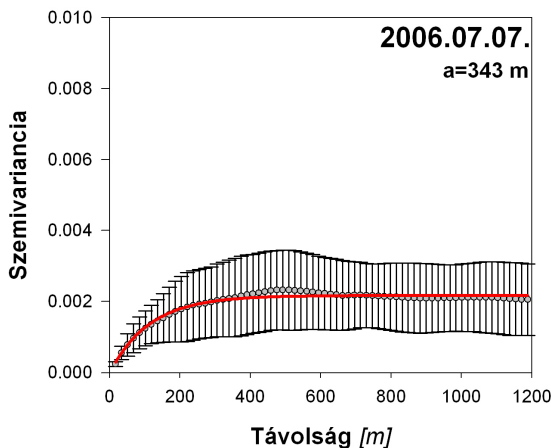
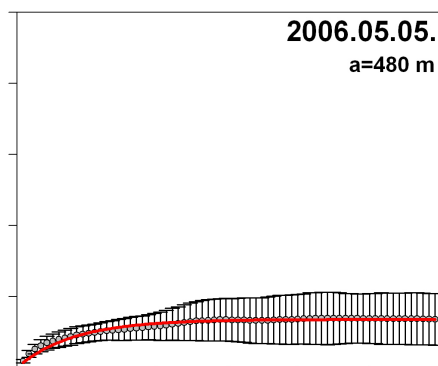
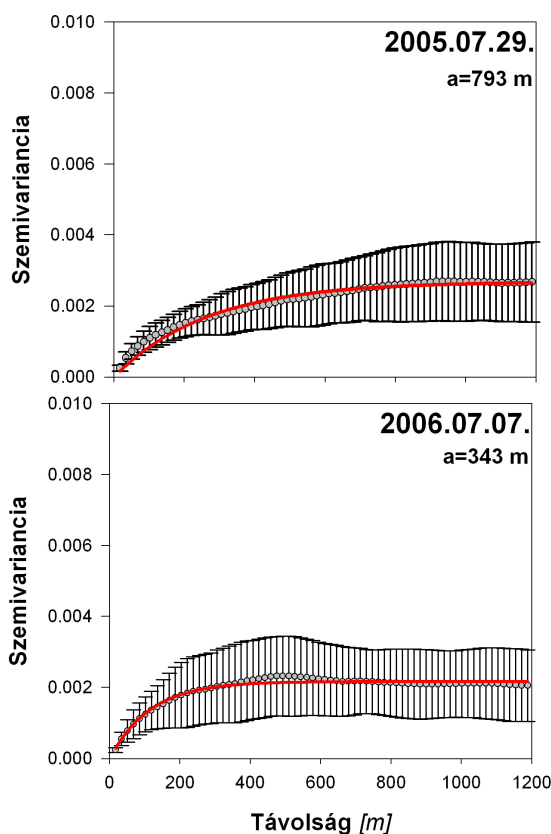
4.1.8. A térbeli heterogenitás-vizsgálat eredményei

A térbeli (funkcionális) homogenitás az eddy kovariancia mérések megbízhatóságának egyik kritériuma és - mint sok kritérium - ez is csak ideális esetekben teljesül maradéktalanul. A homogenitási feltétel általában - de nem feltétlenül - teljesülhet olyan felszínek felett, mint például valamely szántóföldi termesztésben lévő növényi állomány (búzaföld), vagy futball-pálya, de mindkét példa esetében előfordulhat foltosság - a terület egy része szemmel láthatóan zöldőbb, mint más részek. Ez a foltosság nagy valószínűséggel azt is jelenti, hogy a kevésbé zöld foltok fotoszintetikus aktivitása is kisebb lehet. Persze, az hogy "kevésbé zöld", nem elfogadhatóan pontos minősítés - ezért a bugaci területre a SPOT5 12 m x 12 m-es felbontású felvételeiből készített NDVI (az NDVI index erősen korrelál a fotoszintetikus aktivitással, illetve a GPP-vel 4.1.22. ábra) térképeket (Kristóf et al. 2007, Nagy et al. 2007b) használtuk a forrásterület-elemzés (Soegaard et al. 2004 után Nagy et al. 2007b) adataival együtt (4.1.23. ábra) annak eldöntésére, hogy a mért (eddy) fluxusok reprezentatívak-e a terület egészére. A szemivariogram-elemzéshez az NDVI térképet 1,7 km hosszú transzektek mentén mintáztuk, s ezekből számítottuk a hatástávolságot (4.1.24. ábra)

A 80%-os információ-tartalmú forrásterület-hosszak (nappal: 660 m, éjjel: 830 m 4.1.25. ábra) az esetek többségében nagyobbak bizonyultak a fenti szemivariogramokból számított hatástávolságoknál (300-800 m), másként fogalmazva állítható, hogy az eddy-kovariancia technikával az NDVI-ből becsült funkcionális heterogenitás léptékénél nagyobb területeket mértünk, így a mérések térben reprezentatívnak tekinthetőek (4.1.25. ábra).



4.1.23. ábra. Az eddy forrásterület (kontúrok) az egyik NDVI (12 m x 12 m pixelek, SPOT felvételek alapján Kristóf 2007, Nagy et al. 2007b) térképre vetítve, az 2006 júliusában készített felvétel alapján a bugaci legelőn (az eddy kovariancia mérőtorony közepén van).

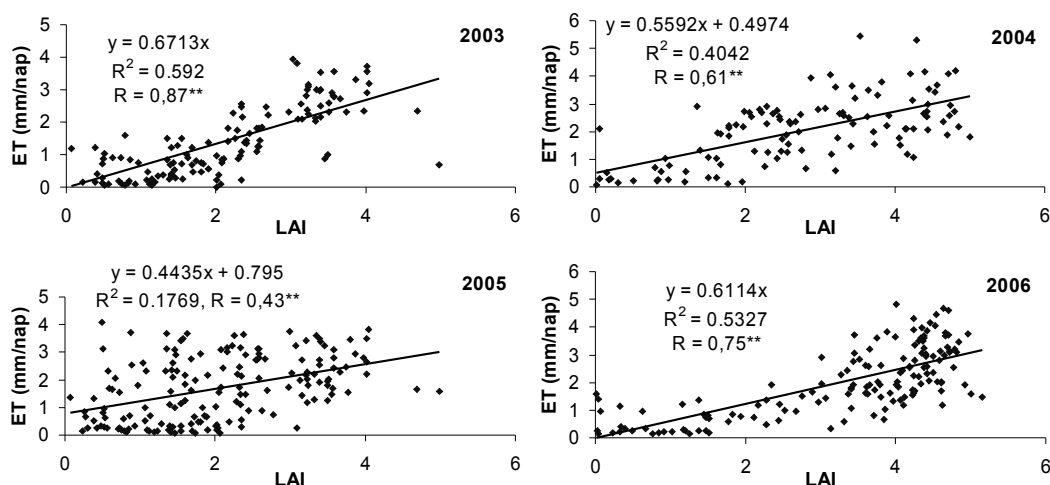


4.1.24. ábra. A 2005-ben, illetve 2006-ban készített SPOT5 felvételekből számított NDVI-térképeken alapuló szemivariogramok (exponenciális modell). A hatástávolságot az egyes ábrákon (*a*) jelöli.

4.1.25. ábra. Az eddy-kovariancia CO₂-áramok (NEE) éjszakai és nappali (80%-os) forrásterületeinek hosszai 2006-ban, a május elejétől július végéig terjedő időszakra.

A levélfelület-index és az evapotranszspiráció kapcsolata

Az NEE éves léptékű változékonyságának tárgyalása előtt a napi (az NEE-vel általában szoros korrelációt adó) evapotranszspiráció és a levélfelület-index kapcsolatát négy évben vizsgálva az egyes évekre eltérő meredekségeket kapunk (4.1.26. ábra). Míg egyfelől valószínű, hogy az eltérő meredekségek (és az évek között különböző maximum LAI-k) mögött az egyes évek időjárársbeli különbözősége állhat, másfelől a vizsgált évek közül 3 évben a kapcsolat - a hasonló (0.56-0.67) meredekségek alapján - konzervatívnak tűnik. Ez azért lényeges, mert az ilyen robusztus kapcsolatok (ne felejtjük el, hogy a sokat emlegetett aszályos 2003-as év is a vizsgált évek között van) feltehetően jól használhatóak lesznek majd azokban a modellekben, amelyek az ökoszisztémák időjárási változékonyságra adott válaszait vizsgálják.



4.1.26. ábra. Az eddy kovariancia mérésekből összegzett napi evapotranszspiráció (ET) és az automatizált mérésekből származó levélfelület-index (LAI) kapcsolata. (Bugac, 2003-2006, Hagyó (2009) nyomán)

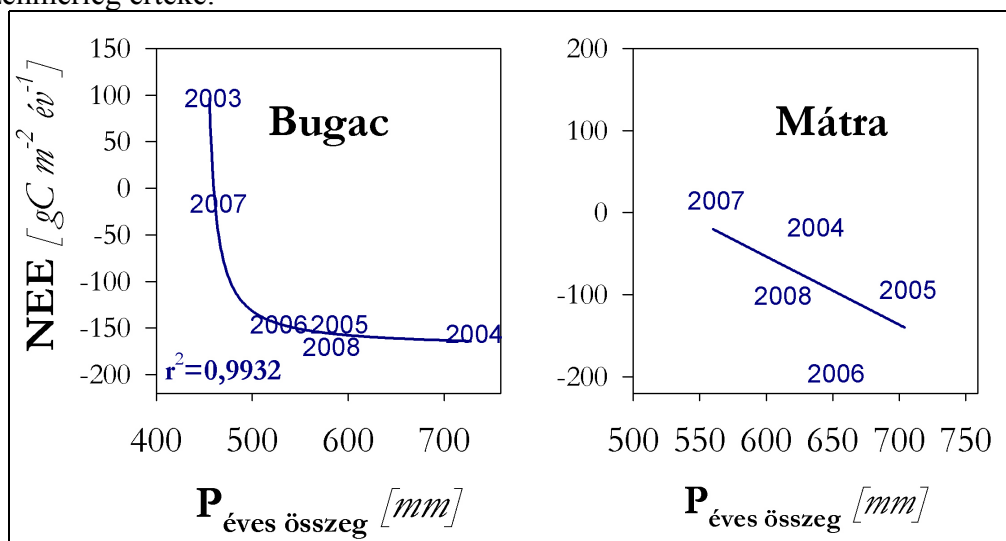
Az anyag és módszer fejezetben leírtak szerint automatizált LAI mérés és az NDVI_b illetve a LAI közötti összefüggés alapján számított levélfelület-index és az eddy rendszer által mért napi ET összeg között a kapcsolat minden vizsgált évben szignifikáns volt, a LAI dinamika általában az ET varianciájának felét magyarázta. A LAI eredmények a 2006-os NDVI_b kalibrálásából származnak, és részét képezik egy a Szent István Egyetem Biológiai Doktori Iskolájában készült doktori dolgozatnak (Hagyó 2009), amely - például - a regresszió reziduumaiknak talajnedvesség-tartalommal adott szignifikáns korrelációját is tárgyalja. A modellek nagyobb modellekbe történő integrálására - a modellezés, mint kutatói gyakorlat elterjedésével - egyre komolyabb igény jelentkezik. Az említett doktori dolgozat (Hagyó 2009) témája a talajok vízforgalma volt, és több tudományterület (talajtan, mikrometeorológia, növényi produkció-ökológia s némi programozás) közötti szerencsés együttműködés alapján született meg.

4.1.9. A nettó ökoszisztéma CO₂-gázcsere (NEE) éves léptékű változékonysága

Adott növénytársulás előfordulását - és a társulás egyedeinek életfeltételeit, a fiziológiai szempontból vett kereteket - alapvetően határozza meg az éves csapadékösszeg és az éves középhőmérséklet. A vegetáció aktivitásának vízlimitáltságáról, ezen belül a nappali felvétel (a fotoszintézis, a bruttó primer produkció) és az ökoszisztéma légzés R_{eco} aszály alatti különböző érintettségéről több munka szól (Ciais et al. 2005). Az NEE éves léptékű variabilitásának vizsgálatakor nyilvánvalónak tűnhet az éves csapadékösszeg meghatározó szerepe, ugyanakkor a csapadék éven belüli eloszlásának produkcióra gyakorolt hatása közismerten fontos. Míg tehát nem kérdéses, hogy a mérsékeltövi száraz gyepek produkciója csapadéklimitált-e, kérdéses, hogy a csapadék eloszlásának van-e jól meghatározható - tehát például valamely mértékegységgel megadható - hatása az NEE-re? Idekapcsolódó kérdések az ökoszisztémák sérülékenysége, stabilitása, a stressz utáni regeneráció mértéke és sebessége, amelyek egy irányba mutatnak. Ez az irány pedig a sivatagosodás veszélyének problémaköre, amely a fentiekben túl magában foglalja az igényt is a sivatagosodás elkerülésére, lehetőség szerinti gátlására, lassítására, a talajok termőképességének és az élelmiszerellátás biztonságának megőrzésére, a jövő nemzedékek érdekeinek szem előtt tartására. A felsorolás nem teljes, de mégis talán elég fontos problémaköröket tartalmaz. Ahhoz, hogy a felvetett kérdések egy részére válaszolni tudjunk, például a sivatagosodási folyamatok alaposabb ismerete, illetve a különböző ökoszisztémák szárazságstresszre adott válaszainak ismerete szükséges. E válaszokat részben ismerhetjük, részben az újabb, az ökoszisztéma léptékű CO₂-gázcsere vizsgálatára alkalmas módszerek révén szerzett ismereteinkre támaszkodhatunk - ha vannak ilyenek. A kérdés az újabb módszerek eredményeit illetően az, hogy megtudtunk-e, megtudhatunk-e a Magyarországon oly gyakori aszály agrár ökoszisztémákra gyakorolt hatásairól bármi újat az ökoszisztéma szintű gázcsere mérésekből?

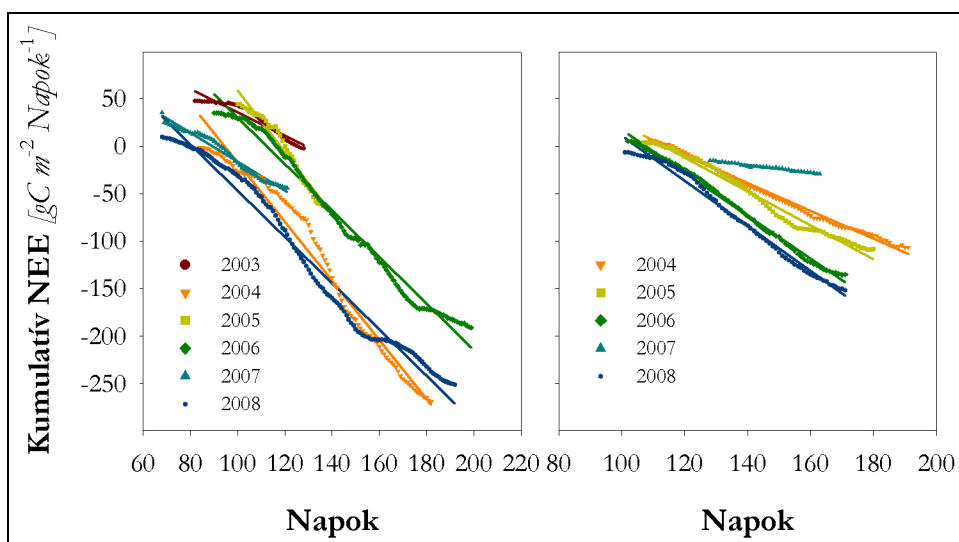
Amennyiben igen, akkor vajon ezek az ismeretek használhatóak-e szélesebb körben, származhat-e belőlük a jövő társadalom számára is fontos üzenet?

Részben a hosszú időn át folyamatos mérés lehetősége részben a mért gyepterökoszisztémák szerencsés kiválasztása miatt is - legalább részben - alkalmunk nyílt a fenti kérdésekre válaszolni. Az éves szénmérlegek és csapadékösszegek összevetésében szembetűnő, hogy míg a bugaci gyepterökoszisztéma éves NEE-mérlege az éves csapadékösszeg függvényében ugyanazon kapcsolatot követi, a mátrai gyepterökoszisztéma esetében már más a helyzet (4.1.27. ábra). A 2008-as és 2005-ös évek NEE mérlegét összehasonlítva éves szinten 200 mm-nyi csapadékkülönbség sem járt lényegesebb éves NEE-beli különbséggel és - 2006-ot illetve 2004-et tekintve - ugyanakkora éves csapadékösszeg mellett nagyban különbözhet az éves szénmérleg értéke.



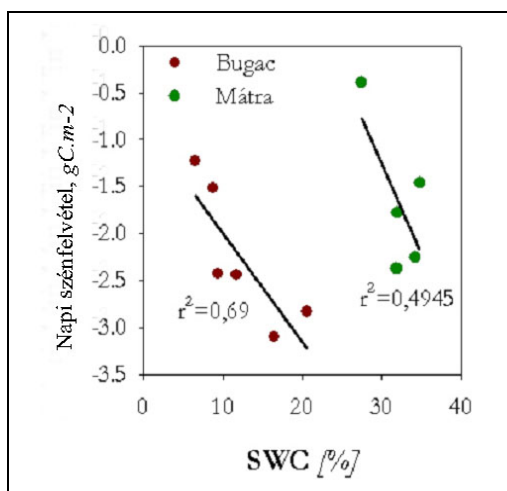
4.1.27. ábra. A nettó ökoszisztéma gázcsere éves összege az adott évi csapadékösszeg függvényében a két mérőhelyen.

A vizsgált gyepterökoszisztémák szénmérlegükben tehát élesen eltérő módon válaszolnak az éves csapadékösszegre, a térségben a növényi produkciót elsődlegesen limitáló tényezőre. A nyilvánvaló kérdésre - nevezetesen, hogy miért különbözőek ezek a válaszok - egyáltalán nem olyan nyilvánvaló a válasz. Arra a másik - talán szintén könnyen felmerülő - kérdésre, hogy melyik gyepterökoszisztéma sérülékenyebb a szárazságstresszel szemben, szintén nem egyértelmű az ezekből az adatokból adható válasz.



4.1.28. ábra. A fő vegetációs periódus hossza és intenzitása a két gyepterületen. A szén-nyelő képesség az intenzív növekedés időszakában a legnagyobb. A fő vegetációs periódusban az ökoszisztéma nyelőként működik (fő vegetációs periódusként definiálva a napi szinten vett nyelő karakter megjelenésétől az annak megszűntéig tartó időszakot), a „rossz évek”-ben a nyelő jelleg kis meredekségű és rövid.

A vizsgált gyepek szénmérlegére nézve döntő fontosságú a tavaszi-korai nyári periódus során elérhető felvétel (4.1.28. ábra). A 2003-as és 2007-es évek mindkét mérőhelyen elkülönülnek kis meredekségükkel, és azzal, hogy a nyelő karakter csak rövid ideig tart.



4.1.29. ábra. A napi átlagos szénfelvétel (napi NEE összeg) a talajnedvességtartalom (SWC, tf%) függvényében a fő növekedési periódusban Bugacon (2003-2008), és a Mátrában (2004-2008).

Közelebbről megvizsgálva az is szembetűnő, hogy a két ökoszisztéma éves csapadékösszegre mutatott különböző érzékenységének köze lehet a talaj nedvességtartalmára adott napi NEE-válaszhoz (4.1.29. ábra). Míg a napi felvétel - SWC kapcsolat legalább olyan meredek a mátrai gyepten, mint a bugaci legelőn, az utóbbi esetben a felvételek részint nagyobbak (tartomány) részint ezek lényegesen kisebb SWC értékek mellett fordulnak elő (4.1.29. ábra). Másrészt - igaz hogy csak egy évben (2006-ban) de előfordult, hogy a mátrai gyepten éves szinten erősebb nyelő volt, mint a bugaci gyepten.

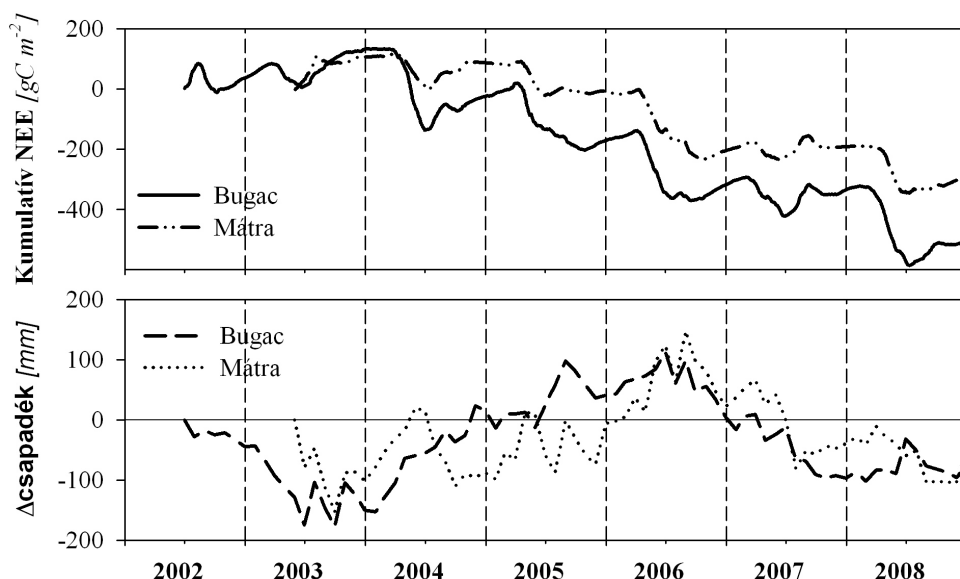
A jelenség hátterében az állhat, hogy 2006-ban - a vizsgált évek többségével szemben - az átlagosnál több csapadék hullott a vegetációs periódusban, ráadásul ennek jó része az év második felében, kifejezetten sok csapadékkal az őszi regenerációs periódusban (4.1.30. ábra).

Az átlagtól való havi csapadékösszeg-eltérések kumulatív összege azért informatív, mert nem csak az adott hónap csapadékhiányát, vagy többletét, hanem az aszály adott időszakban vett súlyosságát is jellemzi (kiegészített kiszáradt vegetáció esetében nem sokat segít már - például - a május végi eső sem). Az eddig leírtakból már következtethetünk arra, hogy a két gyepten között a csapadékjáráshoz adott válaszaik, általában a szárazságtűrő képességük hátterében meghatározó szerepe lehet a talajtípusnak. Az egyik kérdésre tehát már van válaszuk - ha egyelőre túlságosan általánosnak hat is. A másik - az ökoszisztémák sérülékenységére vonatkozó - kérdés megválaszolásához ezt az általánosítást kell közelebbről megvizsgálni. Azaz tudunk-e valami egyebet is mondani, azon kívül, hogy valószínűleg az eltérő talajtípus okozhatja a válaszok különbözőségét. A mátrai nagy agyagtartalmú talaj csak viszonylag nagy nedvességtartalmak mellett tartalmaz a növények számára felvehető vizet. Itt általában a szabadföldi vízkapacitás és a hervadáspont - mint vízpotenciál-analógok - közötti vízpotenciál-tartományban (pF_{2,3}-pF_{4,2}) lévő víz mennyiségét szokták figyelembe venni, annak ellenére, hogy a negatívabb érték (pF_{4,2}) - eredetileg a spenót (tehát nem szárazságtűrő növényre) hervadáspontját volt hivatott jelezni. A homokos talajon a felvehető víz talajnedvességtartalom tartománya jóval tágabb - és ennek alsó határa (pF_{4,2}) sokkal kisebb SWC-nél van -, mint az agyagtalaj esetében (Fodor és Rajkai 2005, Hagyó et al. 2005 4.1.31. ábra).

A bugaci homokos talaj esetében tehát:

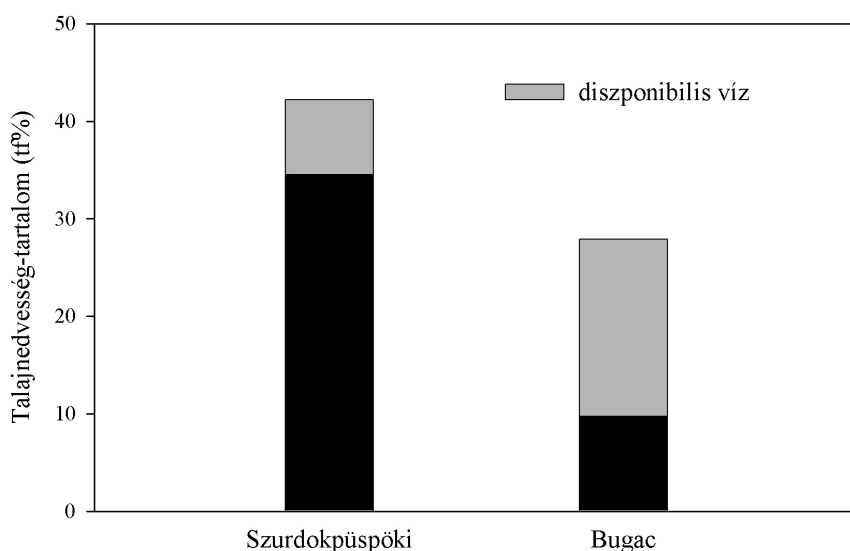
- Kisebbségi esők is elegendőek lehetnek ahhoz, hogy a talaj nedvességtartalmát a növények számára felvehető tartományba juttassák/ott tartsák.
- Nagyobb esők (zivatarok) esetén több vizet tud tárolni, mert nagyobb a vezetőképessége, mint az agyagos talajnak (Hagyó 2009), illetve nagyobb a diszponibilis víz SWC tartománya (4.1.31. ábra)

- Fentiek miatt kisebb a víz elszivárgásának (mélybe szivárgás, illetve felszíni elfolyás) esélye.



4.1.30. ábra. Az éves NEE - mérések kezdetétől számított - kumulatív összege, és a havi csapadékösszegek 10 éves átlagtól való eltérésének kumulatív összege.

Mindezek tükrében a mátrai nagy agyagtartalmú talajon lévő gyep ökoszisztéma szénmérlegét - és így potenciális produktivitását tekintve - sérülékenyebb az aszálytal szemben, mert a feltöltődés esélye kisebb, az elszivárgás esélye pedig nagyobb, mint a homoktalaj esetében. Ugyanakkor a kötött talajú gyep ökoszisztéma egyenletes csapadékjárás esetén produktívabb lehet, mint a homoktalaj (ld. a 2006-os év). A klímaváltozás során térségünkre - az aszályosodás mellett - a nagyobb intenzitású nyári csapadékok nagyobb valószínűségét jelzik előre.



4.1.31. ábra. A szabadföldi vízkapacitás és a hervadásponthoz közeli vízpontenciál-tartományban lévő víz térfogataránya (%) és a holtvíz tartalma a két mérőhely talajára.

Fentiek alapján tehát az erősen kötött talajú ökoszisztémák a várható egyenetlen, zivatarokkal jellemzett csapadékjárás esetén rosszabb helyzetbe kerülnek, mint a lazább, nagyobb vályog- (felvehető víztartalom) és homok- (jó vezetőképeség) frakciót tartalmazó talajokon kialakult gyepek ökoszisztémái. Az NEE évek közötti változékonyságát a bugaci homokos talajú füves ökoszisztémára a fentiek miatt a vizsgált hat év során önmagában magyarázta az éves csapadékösszeg, míg a mátrai kötött talajú gyepek esetében a csapadék eloszlása is kritikus volt.

4.1.10. A gyepek szénforgalma: összefoglalás

A gyepek ökoszisztémák szénforgalma számos aspektusból vizsgálható, ezek fontossági sorrendbe állítása egyrészt nem könnyű - például, mert sok esetben egymással kölcsönösséget mutatnak -, másrészt pedig elvárt, hiszen mint minden kutatómunkában, itt is szükséges felmutatni a "fő" eredményt. Ebben az esetben a sort a vizsgált gyepek-ökoszisztémák aszály alatti szénvesztésével, s ennek a potenciális jövőbeli produktivitásra gyakorolt - várhatóan negatív - hatásával kell kezdeni. Ennek oka, hogy ez a társadalom felelősen gondolkodó tagjai számára egy kritikusan fontos tudnivaló. Kritikusan fontos, mert ez a sivatagosodási folyamatok egy új aspektusára, a talajok aszály alatti látens szerves-anyag veszteségére hívja fel a figyelmet, arra, hogy ha ma nem gazdaságos az öntözés, az talán nem jelenti egyben azt is, hogy nem kell tenni a sivatagosodási folyamatok ellen - ha erre van

lehetőségünk. Jelen munka arra hívja fel a figyelmet, hogy a leromlási folyamatok gyorsabbak lehetnek az eddig vélténél és ezért a megoldási lehetőségek számbavétele - és a döntés meghozatala - sürgetőbb.

Az ökoszisztémák különböző mértékű sérülékenységének hátterében a talaj vízgazdálkodása meghatározó szerepűnek bizonyult, ennek kapcsolata a jövőben várható csapadékeloszlással együtt szintén értékes információnak tekinthető - még akkor is, ha a csapadék eloszlásának fontossága közismert. Azért, mert itt ezt nem csupán megerősíteni sikerült, hanem a vegetáció elsődleges funkcióinak mérésével azt is bemutattuk, hogy miért igaz ez az állítás. Mint ahogy az sem feltétlenül nyilvánvaló, hogy a kisebb éves csapadékmennyiségű homokos talajú gyepterő ökoszisztéma potenciálisan kevésbé sérülékeny az aszályal szemben, mint a lényegesen több csapadékkal és kisebb éves középhőmérséklettel jellemzett nehéz agyagtalajú gyepterő.

Az egyes ökofiziológiai folyamatok közötti kapcsolatok leírása mindig is törekvés volt. A talaj és a gyökérlégzés nettó ökoszisztéma gázcserével, vagy bruttó primer produkcióval mutatott kapcsolata a vegetáció működésének jobb megértése irányába mutat, s részben magyarázatot szolgáltat a térbeli mintázatok hatástávolságának vízellátottságtól való függésére is, ebben valószínűsítve a gyökerek térbeli integratív szerepét.

A módszertani eredmények közül a talajlégzés mérésére szolgáló több kamrás automata rendszer megépítése, a talajlégzés talajbeli CO_2 -koncentráció gradiens révén történő megmérése, illetve ezek és az eddy kovariancia mérések szoros korrelációja - és az egyes módszerek eredményei között tapasztalt ellentmondás - egyaránt kiemelendő. Ezen belül fontos, hogy a kamrás talajlégzésmérő rendszer kalibrált - tehát ennek mérései a többivel történő összevetésben standard-ként szolgálhatnak. A független eszközök eredményeinek erős korrelációja alkalmazhatóságukat, eltéréseik pedig ezek korlátját mutatja. Az eredmények alapján valószínű, hogy kis durvaságú felszínek feletti gázcsere mérések esetén - a többszörös kényszer elvét alkalmazva - az eddy kovarianciamérések mellett attól független (és azt kényszerítő) kiegészítő mérések szükségesek az adott ökoszisztéma szénmérlegének megbízható méréséhez. Az eddy kovariancia mérések során alkalmazott u^* korrekció esetében például - más mérési lehetőség híján - általában nem végeztek az eddy méréstől valóban független kontroll-mérést. A gradiens-módszer - a másik talajlégzésmérő rendszerrel való (elsősorban a talaj tortuozitása és nedvességtartalmának változása nyomán fellépő konduktancia-változás miatt szükséges) kalibráció után egy, az időjárás viszonyosságaitól függetlenebb és ezért üzembiztosabb alkalmazásként jelenhet meg a jövőben. A fontosabb eredmény azonban talán nem ez, hanem az, hogy - aszály sújtotta ökoszisztémák esetében - rámutatott a tárolási tag eddig vélténél jelentősebb szerepére.

A talajbeli gradiens módszer alkalmazása azt mutatja, hogy hosszan tartó szárazságot megszakító esők után akár többnapos időtartamú, lefelé tartó CO_2 áram alakulhat ki - ami ezt követően szintén csak napok múltán jelentkezik a felszínen, illetve az eddy rendszer mérési magasságában. Ez a negatív előjelű tag nyilván a

tárolási tagot erősítené. Csakhogy - gradiens módszer nélkül - nem is tudtunk erről a talajrétegek közötti, az eddy rendszer számára - valós időben - láthatatlan fluxusról. Az, hogy ez a jelenség elsősorban az aszály sújtotta ökoszisztémákban lehet jelentős, abból következik, hogy itt a sok esetben nem elégséges a csapadék ahhoz, hogy a kiszáradt talaj mélyebb rétegei is átázzanak. Ebben az esetben pedig a csapadék hatására a felső talajrétegekben beinduló légzési aktivitás nyomán felfelé és lefelé is CO_2 -koncentráció gradiensek - és fluxusok - alakulnak ki.

A másik probléma a tárolási tér. Ez az ökoszisztéma (tér) skálájú mérések esetén a felszíntől az eddy rendszer magasságáig tart, az ebben megjelenő CO_2 -koncentráció változások jelentik a tárolási tagot. Az előbbiek értelmében a talaj különböző mélységű rétegeiben végbemenő légzési folyamatokból származó CO_2 mennyiség - esetleg néhány napos késéssel - megjelenik a tárolási tagban, s ezzel végső soron adott félórára gyengébb mért felvételt (nappal) vagy nagyobb leadást (éjjel) eredményez a valós idejű folyamatokhoz képest, mindennek az adatpótló eljárásokra (függvényekre) gyakorolt nyilvánvaló következményeivel.

A bruttó primer produkció - definíció szerint - a nettó ökoszisztéma gázcsere és az ökoszisztéma légzés összege ($\text{GPP} = -\text{NEE} + \text{R}_{\text{eco}}$). Az ezzel analóg összefüggés eredetileg hosszabb (éves) időskálára vonatkozik. Az EK technika biztosította lehetőség - és egyben probléma - az, hogy:

- kisebb időskálára is felírható a fenti (az NEE -t tartalmazó) egyenlet - és alkalmaznunk is kell, ha félórás, órás, vagy napi időskálájú mérleget akarunk készíteni. Ez utóbbiakra pedig - az éves mérleg megalkotásához - kikerülhetetlenül szükség van.

- Amíg az NEE adott pillanatban felfelé és lefelé irányuló fluxusok különbségeként - adott másodpercre, vagy félórára (időintervallumra) vonatkoztatható, addig ez a R_{eco} -ra (és így a GPP -re) nem tehető meg. Azért nem, mert az adott pillanatban valóban megtörténő CO_2 felvétellel szemben egy nagyobb időintervallumban (fent tárgyalt módon esetleg napokkal korábban is) lezajlott (talaj)légzési folyamatot (R_s) állítunk szembe, s ez az R_s a R_{eco} 70%-át is kiteheti. A jelenlegi gyakorlat szerint viszont a fenti képletet alkalmazzuk, azaz az R_s -t - amely valószínűleg szezonálisan eltérő hosszúságú időintervallumokat integrál - szembeállítjuk a pillanatnyi felvétellel.

Azaz a $\text{GPP}_{\text{aktuális}} = -\text{NEE}_{\text{aktuális}} + \text{R}_{\text{eco_aktuális}}$ helyett valójában a $\text{GPP}_{\text{aktuális}} = -\text{NEE}_{\text{aktuális}} + \text{R}_{\text{eco_korábbi}}$ egyenletet alkalmazzuk, miközben implicit feltételezésünk, hogy abban azonos időben lejátszódó folyamatok szerepelnek. Így például a 12.5cm-es mélységben (a talajbeli gradiens-mérés középső szenzorának mélysége) lejátszódó légzésből felszabaduló CO_2 a gradiens módszernél ismertett modell szerint hozzávetőlegesen (a talaj nedvességtartalmától és térfogattömegétől is függően) 2,5 óra alatt jut a felszínre, 5cm mélységből ez a idő egy óra. Tehát -tekintve az időnként előforduló lefelé tartó R_s fluxusokat is -, két esetet kell figyelembe vennünk: *a.* nincs lefelé irányuló R_s , a felszabaduló CO_2 néhány órán belül kijut a felszínre és bekerül a mérlegbe. *b.* van lefelé irányuló R_s , a felszabaduló CO_2 esetleg néhány napos késéssel kerül be a mérlegbe. Ennek egyrészt az a következménye, hogy az adott félórára számított Reco és GPP hibás,

másrészt hogy ezeken a hibával terhelt adatokon alapul az adatpótlás. További szempont lehet, hogy a mért légköri $^{13}\text{CO}_2$ -koncentráció (és általában a CO_2 -koncentráció) napi dinamikája is tartalmazhatja a fenti hatások valamelyikét, s ez beépíthető a vegetáció és a légkör közötti $^{13}\text{CO}_2$ forgalmat leíró - órás léptékű modellekbe (Hidy et al. 2009) is.

A talajbeli grádiens módszer alkalmazásával módunk nyílik a talajlégzési folyamatok valós időben történő figyelembevételére és ennek a fenti egyenletbe való beépítésére. Ezzel a folyamatok időbeli felbontása elvileg megnövelhető és a $\text{GPP} = -\text{NEE} + \text{R}_{\text{eco}}$ modell alkalmazhatósága javul.

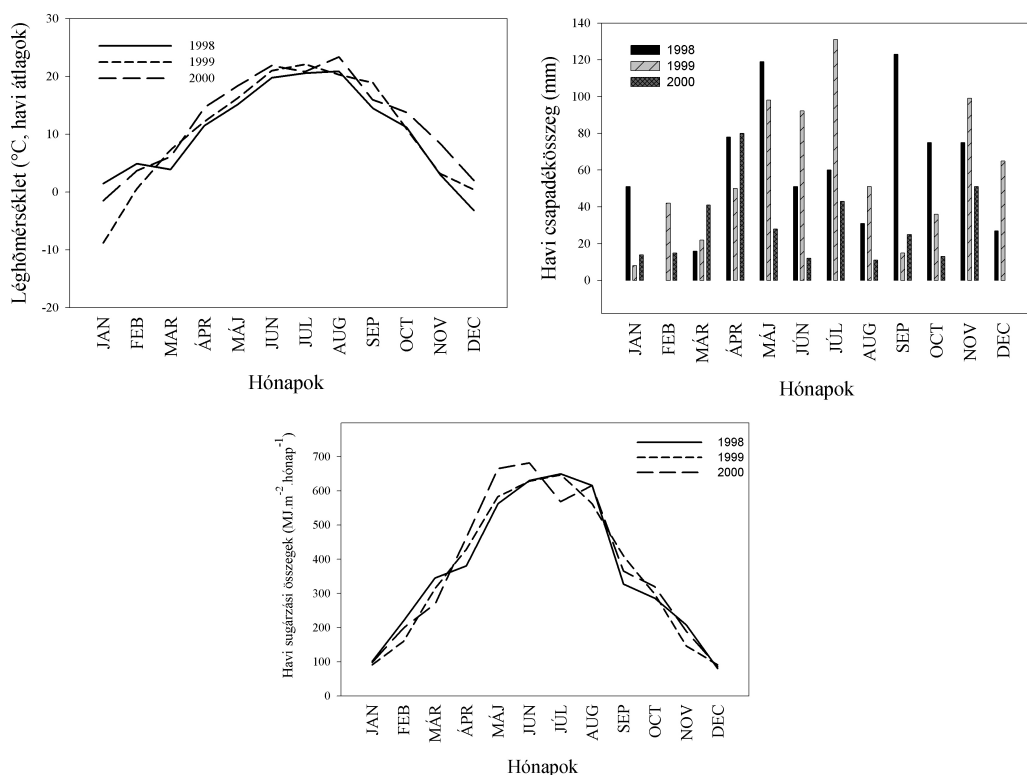
Érdekes, hogy a mérleget illetően - egy bizonyos feltétel teljesülése mellett - a fentiek nem okoznának problémát. Elég hosszú periódusok fluxusait összeadva ugyanis a relatív hiba nyilván egyre kisebb lenne. Az a bizonyos feltétel pedig az, hogy a szénmérleg számításához folyamatos és folyamatosan érvényes adatsorunk legyen. Ez általában nem teljesül - pontosabban eddig valószínűleg még nem teljesült. Ha már pótolnunk kell - és biztosan kell - a félórás adatainkat, akkor a jelenlegi helyzet szerint ezt a csúszás miatt hibás kapcsolatokra alapozva tesszük meg.

A fentiek alapján kézenfekvő a kérdés, hogy miért nem "rontja" el egészen a GPP és a Reco (Rs) közötti korrelációkat a késés? A válasz valószínűleg a fenti folyamatok autokorrelációjában (és egymás közötti korrelációjában) rejlik, amelyeket (abiotikus és biotikus oldalról is) mechanisztikus modellekkel jól leírható kapcsolatok alapoznak (majd talán) meg.

4.2. Eredmények - A gyepvegetáció emelt légköri CO₂-koncentrációra adott válaszai

4.2.1. Az időjárás alakulása a mini FACE kísérlet során

A havi átlaghőmérsékletek a legnagyobb variabilitást januárban, a legkisebbet júliusban mutatták a vizsgált 3 évet (1998-2000) tekintve. Ugyanebben az időszakban a havi csapadékösszeg szeptemberben volt a leginkább, illetve márciusban a legkevésbé változó. A 2000-ben tapasztalt szárazság együtt járt az április-júniusi - az átlagtól nagyobb - besugárzási értékekkel.



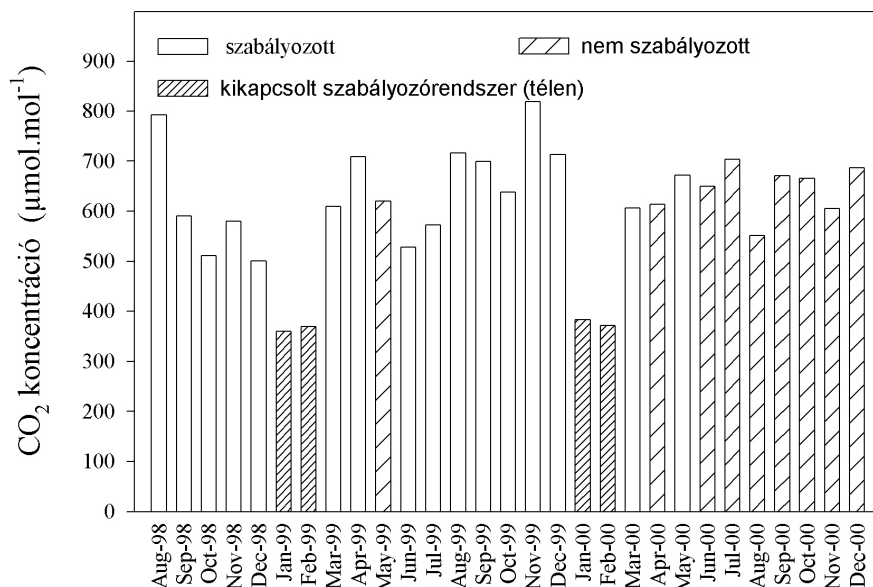
4.2.1. ábra. A havi átlaghőmérséklet, csapadékösszeg és besugárzás alakulása a mini FACE vizsgálatok 3 évében.

4.2.2. A CO₂-koncentrációt szabályozó rendszer működése

A szabályozott és a nem szabályozott időszakok aránya:

A rendszert CO₂-dal egy bérelt 3,3 tonnás tartályból láttuk el. A tartályt 21-27 naponként kellett újratölteni. A CO₂-koncentráció gyűrűkbeli szabályozása a Miglietta (2001) által leírtak szerint történt a MEGARICH FP4-es projekt

keretében. A vezérlőegység az idő 49%-ában működött. A meghibásodások időszakában a CO₂ tömegáramlást szabályozó szelepeken állandó feszültséget állítottunk be a megelőző időszak átlagos CO₂-fogyasztásának alapján. Télen nem juttattunk CO₂-ot a mini FACE gyűrűkbe (4.2.2. ábra).



4.2.2. ábra. A CO₂-koncentráció értékei a kísérlet három évében a gödöllői klímaváltozást kutató állomás mini FACE rendszerében

4.2.3. A cönológiai felvételezések eredményei

A transzplantáció után, 1998 őszén a leggyakoribb fajok (sorrendben) a következők voltak: *Festuca rupicola*, *Dactylis glomerata*, *Avenastrum pratense*, *Poa angustifolia*, *Achillea collina*, *Filipendula vulgaris*, *Salvia nemorosa* (4.2.1. táblázat).

4.2.1. táblázat. A mini FACE rendszerbe átültetett monolitok cönológiai viszonyait jellemző paraméterek a transzplantálás évének (1998) őszén.

Összes fajszám :	52
Kvadrátonkénti átlagos fajszám:	22,3±0,6
Shannon diverzitási index :	2,008±0,07
Shannon evennes :	0,625±0,008
Sorensen index:	0,29±0,1
Czekanowski (különbözőségi) index:	0,3234±0,1
heterogenitási index (Sorensen):	34,8%
heterogenitási index (Czekanowski):	30,9%

A kísérlet során az egyszikűek és a kétszikűek borításában bekövetkezett változások (4.2.2. táblázat) az alábbiakban foglalhatóak össze:

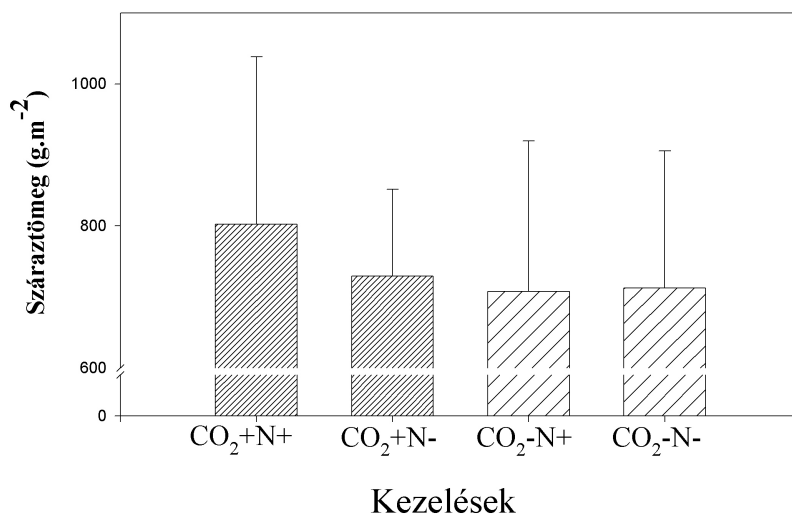
- Az egyszikűek borítása csökkent az EC kezelésben, a nitrogén-műtrágyázás ezt a hatást mérsékelte
- A kétszikűek borítása az EC kezelésben növekedett.

4.2.2. táblázat. Az egyszikű és a kétszikű fajok átlagos borításértékeinek alakulása a kísérlet során a mini FACE rendszerben.

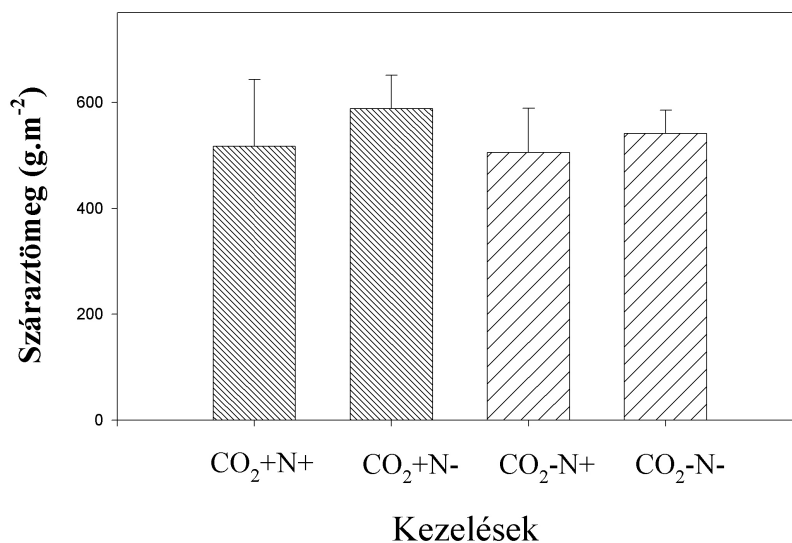
%	Október, 1998	Június, 1999	Szeptember, 1999	Május 2000	Szeptember, 2000
Kezelések	Egyszikűek				
Kontroll	67,04	63,35	60,35	52,62	47
CO ₂	57,79	58,28	45,25	42,57	35,21
N	61,93	80,47	72,58	63,3	43,53
CO ₂ +N	52,14	60,43	64,5	57,84	58,1
Kezelések	Kétszikűek				
Kontroll	32,96	36,65	39,65	47,38	53
CO ₂	42,21	41,72	54,75	57,43	64,79
N	38,07	19,53	26,59	36,7	56,47
CO ₂ +N	47,87	38,67	35,49	42,16	41,9

4.2.4. A felszín feletti biomassza mennyiségének alakulása a kísérlet alatt

A transzplantáció előtt, 1998 júniusában végzett vágás szerint a biomassza mennyisége 395,3 g m⁻² volt 10,3% CV mellett. A második évben (1999) a június 21-i és az október 19-i kaszálás összesített eredményei alapján sem a CO₂-kezelésnek sem a N-műtrágyázásnak nem volt szignifikáns hatása a biomassza mennyiségére, bár a nitrogén-műtrágyázás mindkét CO₂-szint mellett magasabb átlagos hozamot mutatott, mint az e tekintetben vett kontrollok átlaga. A következő évben (2000) sem tapasztaltunk állományszinten a biomassza mennyiségében megnyilvánuló hatást (4.2.3. és 4.2.4. ábra).

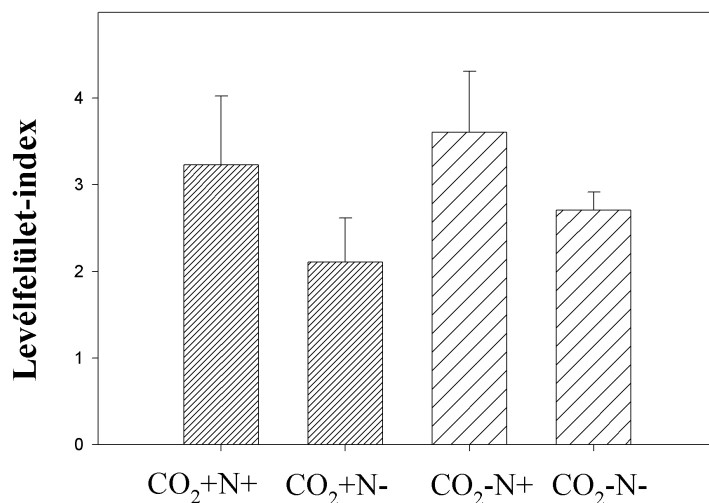


4.2.3. ábra. A földfelszín feletti száraztömeg alakulása az egyes kezelésekben 1999 őszén, kedvező csapadékjárású nyár után (a „+” jelek emelt légköri CO₂ koncentrációt illetve nitrogén műtrágyázást jelölnek, a „-” jelek kezelés nélküli kontrollt jelölik).

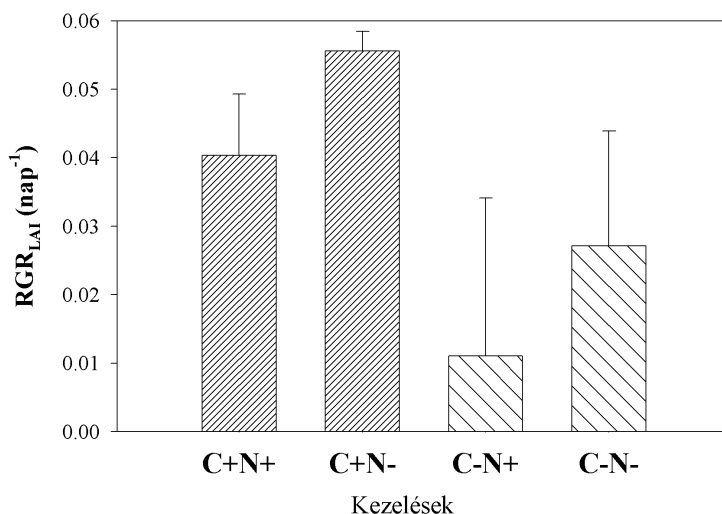


4.2.4. ábra. A földfelszín feletti száraztömeg alakulása az egyes kezelésekben a szárazságstressz alatt (2000). (a „+” jelek emelt légköri CO₂ koncentrációt illetve nitrogén műtrágyázást jelölnek, a „-” jelek kezelés nélküli kontrollt jelölik).

4.2.5. A levélfelület-index (LAI) alakulása



4.2.5. ábra. A levélfelület-index alakulása az egyes kezelésekben 1999-ben. Nitrogén hozzáadása növelte, a CO₂-kezelés viszont csökkentette a levélfelület-indexet (a „+” jelek emelt légköri CO₂ koncentrációt illetve nitrogén műtrágyázást jelölnek, a „-” jelek a kezelés nélküli kontrollt jelölik).

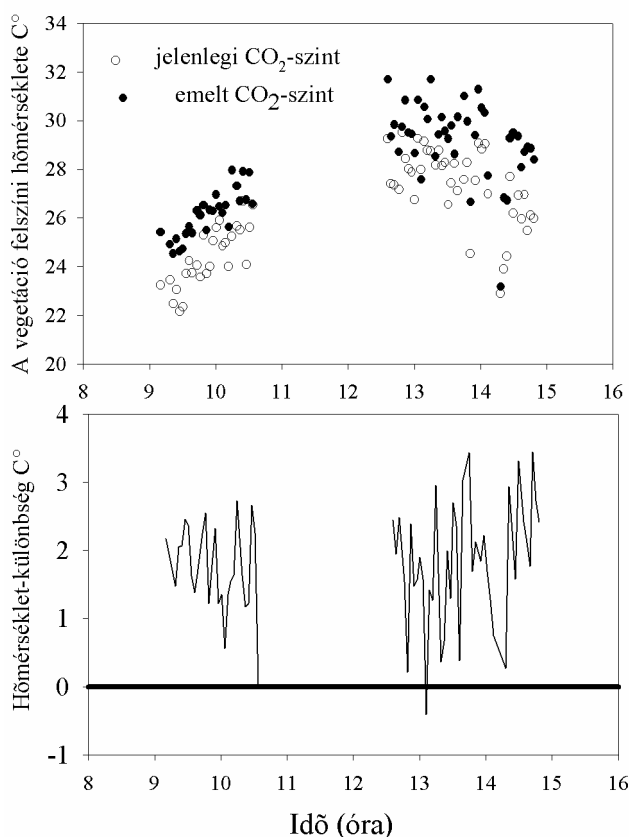


4.2.6. ábra. A levélfelület-index relatív növekedési rátája a szárazságstressz alatt május első két hetében (2000). Az emelt CO₂ koncentráción fejlődött löszgyep állományok LAI-ját, kevésbé csökkentette a szárazságstressz, mint a kontroll állományokét (a „+” jelek emelt légköri CO₂ koncentrációt illetve nitrogén műtrágyázást jelölnek, a „-” jelek a kezelés nélküli kontrollt jelölik).

1999-ben az első növedéket tekintve a LAI mindkét N-szint mellett kisebb értéket mutatott az EC kezelésben, e hatás szignifikancia-szintje $P < 0,10$ volt, azaz gyengébb, mint az általánosan elfogadott 5%-os szint. A nitrogén műtrágyázás hatására a LAI mindkét CO_2 -szint mellett emelkedett ($P < 0,05$). A második növedék esetében - valószínűleg a fellépő szárazságstressz hatására - a kezelések között nem voltak értékelhető különbségek (4.2.5. ábra).

Az emelt CO_2 -szint LAI-t csökkentő, illetve a N-műtrágyázás LAI-t növelő hatásai 2000-ben is megnyilvánultak. Az EC kezelés hatása a LAI relatív növekedési rátájában jelentkezett, azaz szárazságstressz alatt az RGR_{LAI} nagyobb volt az EC kezelésekben, mint kontrolljaikban (4.2.6. ábra).

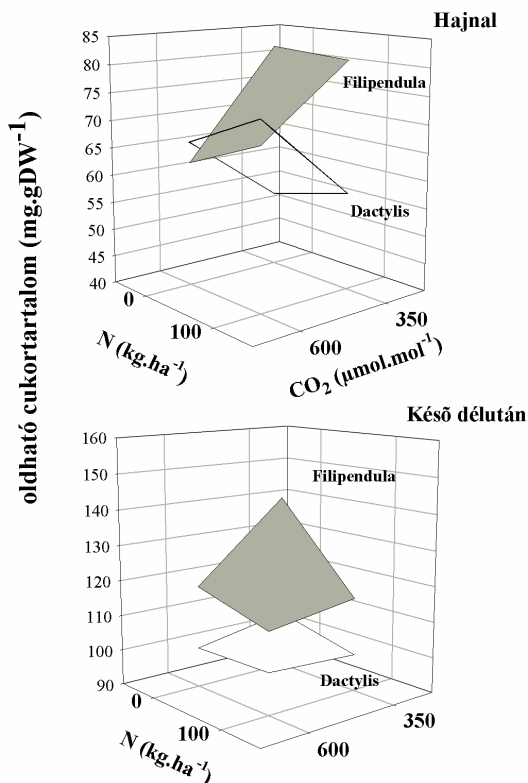
4.2.6. A lombzat felszíni hőmérséklete



4.2.7. ábra. A lombzat felszíni hőmérsékletének értékei a löszgyep eltérő CO_2 -koncentráción fejlődött állományaiban augusztus hónapban. Az egyes mérési pontok 8-10 mérés átlagai.

A lombzat felszíni hőmérséklete - nagy besugárzási értékek mellett - az EC kezelésben magasabb volt mint a kontrollban, a különbség délután nagyobb volt mint délelőtt, illetve elérte a 3°C-os mértéket (4.2.7. ábra). Az egyéb körülmények hasonlósága mellett - amit a kísérleti egységek hasonlósága, illetve néhány m-es egymástól vett távolsága biztosított - ezt a különbséget leginkább az EC kezelés alatti csökkentett transzspiráció okozhatta (Nowak et al. 2001).

4.2.7. Az oldható szénhidrát-tartalom értékei a levelekben/hajtásokban



4.2.8. ábra. Az oldható cukrok hajnali és késő délutáni szintjei A *Dactylis glomerata* és a *Filipendula vulgaris* eltérő CO₂-koncentráción (és N-ellátottság mellett) fejlődött egyedeinek levelében 2 éves expozíció (mini FACE) után. A növekedési, illetve a transzport-folyamatok révén hajnalra a levelek cukortartalma csökken, így az említett folyamatok sebességeinek kezelése közötti kvalitatív összevetésre nyílik lehetőség. Késő délutánra az oldható cukrok szintjei megemelkednek, értékeik a hajnalban mértéknél magasabbak.

Az 1999-ben végzett vizsgálatok adatai alapján hajnalban az oldható cukortartalom a *Dactylis glomerata* leveleiben kisebb volt az LC mint az EC kezelésben, míg a különbségek ellenkező irányúak voltak a *Filipendula vulgaris* leveleiben. Az esti mintavétel ugyanakkor nem hozott hasonlóan trendszerű különbségeket a

kezelések között. A keményítőtartalom az oldható cukor-tartalom esetében tapasztalható hasonló különbségeket mutatott az egyes kezelések között (4.2.8. ábra). Az elvégzett kétutas ANOVA eredményei szerint a CO₂-koncentráció hatása szignifikáns volt ($P < 0,01$). Ezek az eredmények összhangban vannak a levélszintű CO₂-gázcsere mérések, illetve a megelőző kísérletek ezirányú eredményeivel (Nagy et al. 1997), amelyek a fotoszintézis leszabályozottságát valószínűsítik az egyszikű, illetve a hosszabb távon is fenntartott pozitív választ a kétszikű faj esetében.

4.2.8. A biomassza nyersrost és hamumentes szárazanyag-tartalma

A biomassza nyersrost- és hamumentes szárazanyag-tartalma nem különbözött az egyes kezelések között (4.2.3. táblázat).

4.2.3. táblázat. A biomassza nyersrost- és hamumentes szárazanyag-tartalma az egyes kezelésekben (a „+” jelek emelt légköri CO₂ koncentrációt illetve nitrogén műtrágyázást jelölnek, a „-” jelek a kezelés nélküli kontrollt jelölik).

CO ₂ - és N-szintek		hamumentes szárazanyag (a száraztömeg %-ában)		nyersrost-tartalom (a száraztömeg %-ában)	
		átlag	sd	átlag	Sd
C+	N+	95,13	0,08	28,16	1,83
C+	N-	95,01	0,27	27,96	0,44
C-	N+	95,09	0,16	27,66	0,87
C-	N-	95,04	0,43	27,32	2,52

4.2.9. A levél (hajtás) nitrogéntartalma

A vizsgált egyszikűek levelének N-tartalma szignifikánsan ($P < 0,05$) kisebb volt az EC kezelésben mint az LC-ben a nem nitrogén-műtrágyázott gyűrűkben (4.2.4. táblázat). Ez a különbség a *F. rupicola* esetében a műtrágyázott kezelésben is fennállt, míg a *D. glomerata* esetében nem. A levelek nitrogén-tartalmának jelentős része a rubisCO-ban van, s ez a csökkenés a N-hasznosítás javulására utal az emelt légköri CO₂-szint hatására. A Magnani et al. (2007) által közölt antropogén N-depozíció növekedéshez kapcsolt fokozott ökoszisztéma szintű sink-aktivitás, illetve a Gedney et al. (2006) cikkében leírt, a sztóma szintű szabályozásnak tulajdonított csökkentett evapotranszpiráció egyaránt mutatja, hogy a növényi ökofiziológia folyamatok több - az említett esetekben globális - skálán is szignifikánsan megnyilvánulnak.

4.2.4. táblázat. N-tartalom értékei az egyes kezelésekben (a „+” jelek emelt légköri CO₂ koncentrációt illetve nitrogén műtrágyázást jelölnek, a „-”, jelek a kezelés nélküli kontrollt jelölik).

	C+N+		C+N-		C-N+		C-N-	
	átlag	Sd	átlag	sd	átlag	Sd	átlag	sd
<i>F. rupicola</i>	1,70	0,24	1,32	0,14	2,24	0,36	1,55	0,13
<i>D. glomerata</i>	2,71	0,35	2,20	0,06	2,50	0,24	2,72	0,26
<i>F. vulgaris</i>	2,21	0,23	2,06	0,43	2,74	0,08	2,05	0,12
<i>S. nemorosa</i>	2,22	0,04	2,70	0,06	2,94	0,34	2,81	0,17
<i>M. falcata</i>	2,90	0,46	3,24	0,18	2,90	0,50	3,34	0,41

4.2.10. A biomassa C/N aránya

A C/N arány a vizsgált egyszikűek levelében szignifikánsan ($P < 0,05$) nagyobb volt az EC kezelésben mint az LC-ben a nem nitrogén-műtrágyázott gyűrűkben (4.2.5. táblázat). Ez a különbség a *F. rupicola* esetében a műtrágyázott kezelésben is megnyilvánult, míg a *D. glomerata* esetében nem. Az avar C/N-aránya a lebomlás kezdeti sebességét befolyásolhatja, jóllehet az erre irányuló vizsgálatokban (ld. avarlebomlás) ezt nem tudtuk igazolni.

4.2.5. táblázat. A levelek C/N-aránya az egyes kezelésekben (a „+” jelek emelt légköri CO₂ koncentrációt illetve nitrogén műtrágyázást jelölnek, a „-”, jelek a kezelés nélküli kontrollt jelölik).

	C+N+		C+N-		C-N+		C-N-	
	átlag	sd	átlag	sd	átlag	sd	átlag	sd
<i>F. rupicola</i>	24,60	3,39	31,08	2,72	19,02	3,10	26,67	1,82
<i>D. glomerata</i>	15,96	2,36	19,13	0,68	16,91	1,59	15,70	1,15
<i>F. vulgaris</i>	19,07	1,86	21,24	4,52	15,67	0,61	20,62	1,62
<i>S. nemorosa</i>	16,50	5,42	16,21	0,39	14,83	1,70	15,55	0,63
<i>M. falcata</i>	15,17	2,63	13,46	0,78	15,26	2,59	13,19	1,52

4.2.11. Fotoszintetikus pigmentek

A levelek fotoszintetikus pigment-tartalma az emelt CO₂-koncentráció hatására nem mutatott statisztikailag igazolható trendszerű változásokat egyik faj leveleiben sem (4.2.6. táblázat). A fotoszintézisben tapasztalt trendszerű válaszok (leszabályozás, illetve hosszabb időn át is fenntartott pozitív akklimatizáció) valószínűleg egyéb okokhoz köthetőek.

4.2.6. táblázat. A levelek fotoszintetikus pigment-tartalma az egyes kezelésekben (a „+” jelek emelt légköri CO₂ koncentrációt illetve nitrogén műtrágyázást jelölnek, a „-” jelek a kezelés nélküli kontrollt jelölik).

			klorofilok(a+b)		Karotinoidok		kar/klo	
			átlag	sd	átlag	sd	átlag	sd
<i>F. vulgaris</i>	C+	N+	7,462	2,057	1,294	0,298	0,176	0,012
	C+	N-	5,736	1,426	1,072	0,227	0,189	0,010
	C-	N+	5,946	0,959	1,087	0,103	0,185	0,016
	C-	N-	7,487	0,961	1,321	0,153	0,177	0,007
<i>D. glomerata</i>	C+	N+	8,934	1,395	1,465	0,254	0,164	0,007
	C+	N-	8,279	1,771	1,481	0,248	0,180	0,010
	C-	N+	9,953	1,559	1,738	0,257	0,175	0,008
	C-	N-	6,829	1,426	1,267	0,221	0,187	0,011
<i>F. rupicola</i>	C+	N+	6,144	1,100	0,720	0,159	0,116	0,007
	C+	N-	4,170	1,010	0,434	0,130	0,104	0,014
	C-	N+	5,473	1,793	0,693	0,239	0,128	0,022
	C-	N-	5,273	0,859	0,593	0,130	0,112	0,013
<i>S. nemorosa</i>	C+	N+	7,598	1,414	1,382	0,242	0,182	0,008
	C+	N-	6,879	1,484	1,313	0,299	0,190	0,009
	C-	N+	8,912	1,910	1,528	0,351	0,171	0,011
	C-	N-	7,903	1,570	1,481	0,226	0,189	0,012
<i>M. falcata</i>	C+	N+	8,174	1,350	1,036	0,182	0,127	0,010
	C+	N-	7,421	1,441	0,982	0,200	0,133	0,016
	C-	N+	6,790	0,749	0,916	0,125	0,135	0,014
	C-	N-	7,404	1,683	0,952	0,232	0,128	0,008

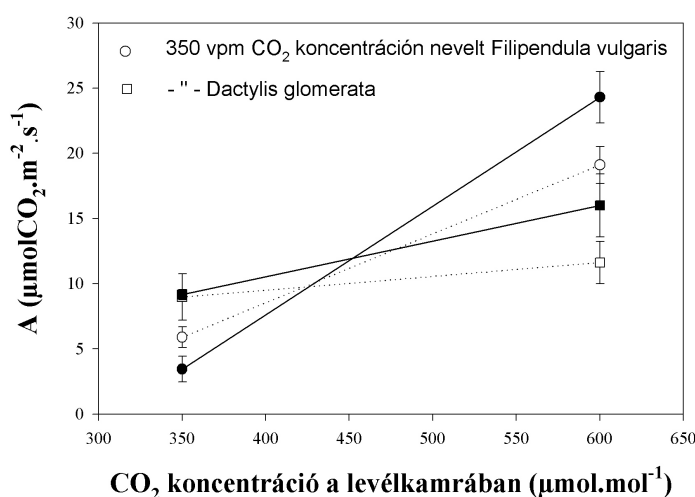
4.2.12. Az avarle bomlás sebessége

A két vizsgált faj levél-avarjának lebomlási rátája nem mutatott szignifikáns különbségeket az egyes kezelések között a 27 hetes expozíció után, a dekompozíciós ráta a kezelésektől függetlenül 0,4-0,5 között volt. A C/N arány (4.2.7. táblázat) ugyanakkor mindkét faj esetében magasabb volt az EC kezelésben mint az LC-ben a műtrágyázott kezelésben, ami megfelel a magasabb C/N arány mellett várható kisebb bomlási sebesség tankönyvi példájának, illetve utal arra, hogy az alkalmazott expozíciós idő valószínűleg túl hosszú volt a kezelésbeli különbségek detektálására. Erre az enged következtetni, hogy ekkorra a kitett avarminták tömegüknek csaknem felét már elvesztették, s vélhetően előbb a könnyebben bomló frakciók tűntek el. Azóta - más vizsgálatokból - már tudható, hogy csapadékesemények után a bomlás sebessége nagy lehet ("pulse driven ecosystems"), ami az avar nagyobb részének gyors lebomlását eredményezi. Ebből következően a gyors mineralizáció - ami a csapadékesemények után tápanyag-utánpótlást jelent - közvetett hatása is fontos lehet a C-forgalomra, nem csak - a talajlégzés egyik komponenseként - a közvetlen hatás.

4.2.7. táblázat. Az avar (lebomlási vizsgálat után mért) C/N aránya az egyes kezelésekben (a „+” jelek emelt légköri CO₂ koncentrációt illetve nitrogén műtrágyázást jelölnek, a „-” jelek a kezelés nélküli kontrollt jelölik).

	C+N+		C+N-		C-N+		C-N-	
	átlag	Sd	átlag	Sd	átlag	sd	átlag	sd
<i>D. glomerata</i>	23,86	3,94	23,62	3,25	20,32	2,35	22,12	4,12
<i>F. vulgaris</i>	29,10	3,41	24,27	3,13	25,02	3,38	26,64	4,21

4.2.12. Levélszintű CO₂/H₂O gázcsere-válaszok



4.2.9. ábra. A levél (hajtás) nettó CO₂ felvétele 350 (üres szimbólumok), illetve 600 μmol mol⁻¹ CO₂ koncentráción mérve. A fotoszintézis hosszabb távú expozíció utáni leszabályozottsága (a fűfaj esetében), illetve az emelt CO₂ szint által stimulált CO₂ felvétel (a legyezőfű hajtásában) az egyéb - különböző időskálájú - eredményekkel (pl. oldható szénhidrátok hajtásbeli koncentrációjának napi dinamikája, levél N-tartalma) összhangban a fűfajok és a kétszikűek közötti fontos különbséget mutatja.

A kétszikű fajokban az EC kezelés lényegesen fokozta a levélszintű CO₂-felvételt, az egyszikűek esetében nem tapasztaltunk hasonló választ (4.2.8. táblázat) amit a nettó CO₂ felvétel - mérési CO₂ koncentráció kapcsolatok regressziós együtthatóinak vizsgálata mutat (4.2.9. ábra). Ennek is betudhatóan a kétszikűek CO₂-felvétele jobb vízhasznosítással járt együtt mint az egyszikűeké. Ez az egyszikű faj esetében a fotoszintézis leszabályozottságát, a kétszikű esetében pedig hosszabb távon is fenntartott intenzívebb fotoszintézist ("upregulation") jelent. Ezt az eredményt hozták a felül nyitott tetejű kamrákban végzett kísérletek is (Nagy et

al.1997), illetve ennek megfelelő volt a szénhidrát mintázat napi dinamikája is, arra utalva, hogy ez esetben a fotoszintézis szabályozása a cukor-anyagcserén keresztül valósulhatott meg (Nagy és Tuba, 2008). A sztómás akklimatizáció mezofill meghatározottságát mutatják Mott (2009) eredményei, illetve a N-ellátottság és a nyelő kapacitás (sink) fotoszintetikus akklimatizációban játszott meghatározó szerepét Ainsworth és Rogers (2007) munkája.

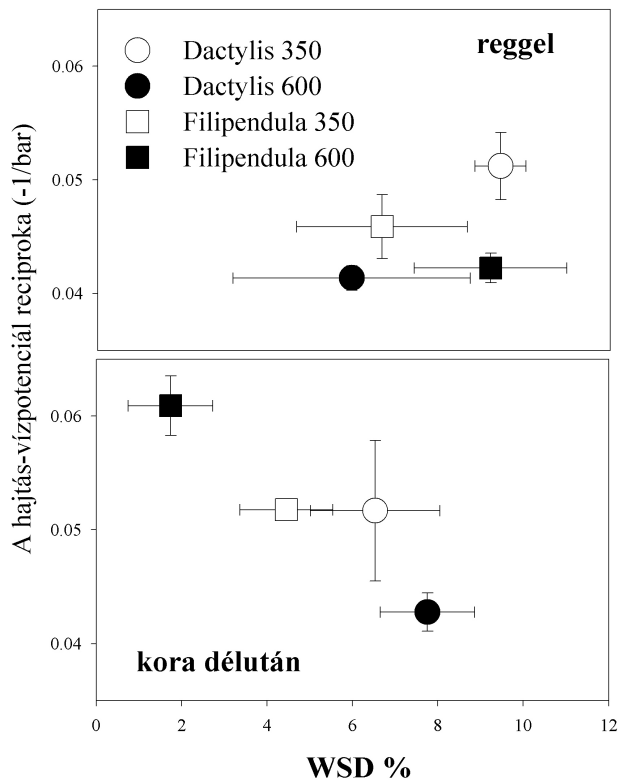
4.2.8. táblázat. A vizsgált fajok leveleinek nettó CO₂ asszimiláció, a transzspiráció és a vízhasznosítási efficencia értékei a különböző kezelésekben a jelenlegi légköri és az emelt CO₂-koncentráción mérve a két különböző CO₂ koncentráción (C+,C-), illetve N-ellátás mellett (N+,N-) nevelt növényekben. (a „+” jelek emelt légköri CO₂ koncentrációt illetve nitrogén műtrágyázást jelölnek, a „-”, jelek a kezelés nélküli kontrollt jelölik).

			Mérés 350μmol mol ⁻¹ CO ₂ koncentráción					
			A		E		WUE	
			átlag	sd	átlag	sd	átlag	sd
<i>F. vulgaris</i>	C+	N+	3,21	0,95	5,23	1,25	0,66	0,29
<i>F. vulgaris</i>	C+	N-	3,44	1,00	5,58	1,30	0,61	0,09
<i>F. vulgaris</i>	C-	N+	3,30	0,78	4,64	0,67	0,71	0,09
<i>F. vulgaris</i>	C-	N-	5,89	0,80	6,14	0,43	0,96	0,07
<i>F. rupicola</i>	C+	N+	3,66	0,34	6,65	0,28	0,55	0,04
<i>F. rupicola</i>	C+	N-	3,79	0,50	7,21	1,13	0,53	0,05
<i>F. rupicola</i>	C-	N+	2,86	0,43	5,41	0,32	0,53	0,08
<i>F. rupicola</i>	C-	N-	3,66	0,55	6,41	0,88	0,58	0,15
<i>M. falcata</i>	C+	N+	2,32	0,54	4,42	0,74	0,54	0,18
<i>M. falcata</i>	C+	N-	4,78	0,99	5,83	0,51	0,82	0,17
<i>M. falcata</i>	C-	N+	5,67	1,24	5,19	0,76	1,08	0,09
<i>M. falcata</i>	C-	N-	2,24	0,70	4,66	0,40	0,48	0,14
<i>D. glomerata</i>	C+	N+	11,03	1,04	8,76	0,16	1,26	0,10
<i>D. glomerata</i>	C+	N-	9,15	0,40	8,16	0,25	1,22	0,04
<i>D. glomerata</i>	C-	N+	8,69	0,62	7,94	0,41	1,10	0,08
<i>D. glomerata</i>	C-	N-	8,98	1,77	6,66	0,41	1,34	0,21
<i>S. nemorosa</i>	C+	N+	7,41	2,22	7,91	0,18	0,93	0,21
<i>S. nemorosa</i>	C+	N-	9,20	1,78	7,88	0,76	1,16	0,21
<i>S. nemorosa</i>	C-	N+	13,96	2,02	9,57	0,76	1,49	0,13
<i>S. nemorosa</i>	C-	N-	7,35	1,93	8,20	0,17	0,90	0,24
			Mérés 600μmol mol ⁻¹ CO ₂ koncentráción					
			A		E		WUE	
			átlag	sd	átlag	sd	átlag	sd
<i>F. vulgaris</i>	C+	N+	21,80	2,66	8,62	0,45	2,52	0,18
<i>F. vulgaris</i>	C+	N-	24,30	1,96	9,54	0,97	2,55	0,06
<i>F. vulgaris</i>	C-	N+	18,79	2,89	7,43	1,31	2,54	0,16
<i>F. vulgaris</i>	C-	N-	19,11	1,41	8,75	0,34	2,18	0,12
<i>F. rupicola</i>	C+	N+	5,20	1,37	5,58	0,18	0,93	0,25
<i>F. rupicola</i>	C+	N-	8,66	1,99	7,00	0,64	1,22	0,17
<i>F. rupicola</i>	C-	N+	6,41	1,55	6,74	0,36	0,95	0,22
<i>F. rupicola</i>	C-	N-	6,88	1,89	6,84	0,40	1,02	0,34

<i>M. falcata</i>	C+	N+	15,94	1,99	8,61	0,50	1,86	0,29
<i>M. falcata</i>	C+	N-	22,50	1,76	9,40	0,75	2,40	0,16
<i>M. falcata</i>	C-	N+	17,50	2,97	8,48	1,56	2,08	0,24
<i>M. falcata</i>	C-	N-	18,23	2,61	9,25	0,36	1,97	0,21
<i>D. glomerata</i>	C+	N+	15,35	2,41	5,97	0,58	2,56	0,17
<i>D. glomerata</i>	C+	N-	16,00	2,41	7,31	0,36	2,19	0,33
<i>D. glomerata</i>	C-	N+	13,42	2,28	5,61	0,27	2,40	0,45
<i>D. glomerata</i>	C-	N-	11,62	1,62	6,30	0,59	1,85	0,20
<i>S. nemorosa</i>	C+	N+	27,41	2,82	6,99	0,96	3,96	0,50
<i>S. nemorosa</i>	C+	N-	26,18	2,45	9,27	0,32	2,82	0,18
<i>S. nemorosa</i>	C-	N+	16,01	2,21	6,44	0,08	2,49	0,38
<i>S. nemorosa</i>	C-	N-	27,37	2,07	10,19	0,11	2,69	0,21

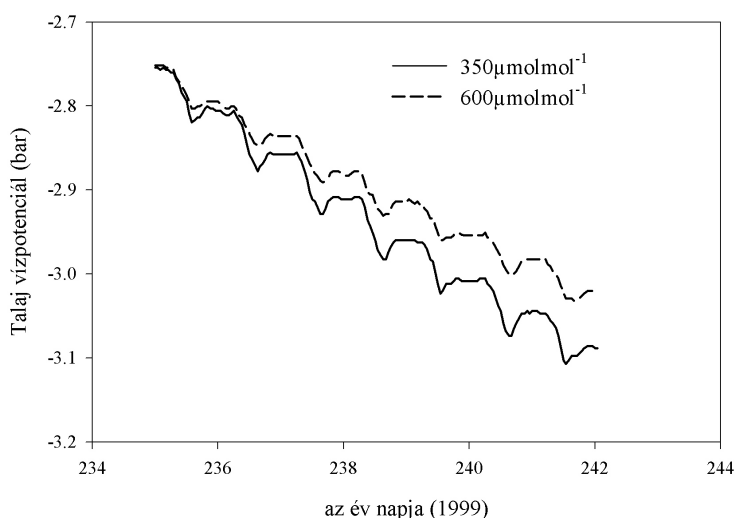
4.2.13. A növényi vízviszonyok alakulása

Párhuzamosan mértük a friss tömeget (ebből később a relatív víztartalmat, illetve a víztelítettségi hiányt (WSD) számítva) és a hajtás-vízpotenciált (PSI) az egyszikű *Dactylis glomerata* illetve a kétszikű *Filipendula vulgaris* hajtásaiban reggeli (kis víztelítettségi hiány) és kora délutáni (várhatóan a legnagyobb napi víztelítettségi hiány) mintavétel mellett. Az adatokat a nyomás - térfogat görbék kiértékelésénél (Nagy 1996) szokásos módon ábrázolva, azt az eredményt kaptuk, hogy az egyszikű faj hajtásaiban emelt CO₂ szint alatt mind az ozmotikus, mind az elasztikus szabályozás megnyilvánult szárazságstressz alatt (Wullschleger et al. 2002), ez az EC kezelésbeli növények hajtásainak kontrollhoz képest negatívabb vízpotenciáljaiban nyilvánult meg (4.2.10. ábra). A kétszikű faj hajtásaiban a víztelítettségi hiány és a hajtás-vízpotenciál kapcsolatát megadó pontok a két kezelésben ugyanakkor hasonló, a relatív víztartalom megőrzésére irányuló konzervatív vízháztartási viselkedésre utalnak. Érdekes módon az aktív (ozmotikus és elasztikus az egyszikű esetében), és a - a levél-vízállapot és a sztómaműködés közötti negatív visszacsatoláson alapuló - passzív szabályozás egy-egy példája egyaránt megnyilvánult az EC kezelés hatására (Wullschleger et al. 2002). Ezek a válaszok szemlélphetők úgy is, mint amelyek nem különböznek a vízhiányra általában adott növényi válaszoktól, s úgy is, mint a sztómás szabályozás - szenescencia miatti - elégtelenségén alapuló válasz.



4.2.10. ábra. Az hajtás vízpotenciál reciprok értékei a víztelítettségi hiány függvényében (n=3) a két kezelésben (350, illetve 600 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ koncentráció) a *D. glomerata* és a *F. vulgaris* leveleiben. Az ábrázolás és az értékelés a pV-görbék módszertanát (Nagy 1994) követi.

Az EC kezelés a transzspiráció csökkentése (Long et al. 2004, Wullschleger et al. 2002) révén a talaj kiszáradásának ütemét csökkenti (4.2.11. ábra), ezzel a csapadékok után a vegetáció kevésbé szárazságstresszelt produktívabb periódusainak hosszát növelheti. Ennek egyik közvetett hatása - a WUE már tárgyalt emelkedése mellett - a produktivitás növekedése (Volk et al. 2000, Morgan et al. 2004), azért is, mert a tenyészidőszak effektív hossza a maximális felvételnél is meghatározóbb az éves C-mérlegre (Baldocchi 2008), másrészt - nagyobb térskálán - például a folyók megnövekedett vízhozamának hátterében is ezt a választ jelölték meg okként (Gedney et al. 2006). A több tér és időskálán is megnyilvánuló válasz tehát végső soron sztómás eredetű, a vegetáció klímaszabályozó hatása a fenti kapcsolaton keresztül talán jobban predikálható lesz. A felszín energiamérlegében az evapotranszpiráció csökkenését várhatóan a szenzibilis hőáram nagyobb szerepe ellensúlyozhatja.



4.2.11. ábra. Az emelt légköri CO_2 koncentráció talajnedvességet megőrző hatása 1999 nyarának végén, egy kisebb csapadék után a talaj felső 30 cm-es rétegében. A kevésbé negatív talaj-vízpotenciál értékek az EC kezelésben azt jelzik, hogy a talajban hosszabb időn keresztül lesz a növények számára felvehető víz.

4.2.14. Az emelt légköri CO_2 szintre adott válaszok: összefoglalás

Levél- és egyedi szintű válaszok, akklimatizáció:

A levél CO_2 gázcseréjének egyenlegét a bruttó fotoszintézis és a (mitokondriális és fény-) légzés különbségeként a nettó fotoszintézis adja meg. Mérése infravörös gázanalizátorral egybekapcsolt levélkamrában történik, értéke függ a környező levegő CO_2 koncentrációjától is, annak emelkedő értékeivel növekszik, a kontroll és az emelt CO_2 koncentráción nevelt növényeknél egyaránt. A kezelésnek tulajdonítható különbség a görbék lefutásában keresendő, nevezetesen a kezdeti emelkedés és a maximum (a telítési érték) értékeiben. A maximumnak a kontrollhoz hasonlított nagyobb értéke esetén a növény – levélszinten – pozitívan válaszolt az emelt CO_2 -szintre, emellett a válasz lehet semleges, vagy negatív is, a fotoszintézis szabályozása miatt (Bunce 2000, Harmens et al. 2000b, Stulen et al. 2000). A pozitív válasz azt jelenti, hogy az adott faj valószínűen sikeresebb lehet az emelt CO_2 -koncentrációjú légkörben, míg a negatív válasz ennek ellenkezőjét sejteti. A válasz élettani háttere többtényezős, a szabályozást (a fotoszintézis- CO_2 koncentráció görbe telítési szakaszának gátlását) ugyanis okozhatja a relatív foszforhiány, éppen úgy, mint a megtermelt szénhidrátokat fogadni képes raktár hiánya. Rövid (a fajtól függően néhány hónapos, egy-két éves) expozíciók esetén általában a pozitív válasz volt jellemző a vizsgált esetek túlnyomó többségében, az emelt CO_2 -koncentráción nevelt növények fotoszintézis- CO_2 görbéje magasabbra

futott, mint a kontroll növények esetében. Hosszabb (öt éves) expozíció után azonban a válasz a fajok egy részénél lefelé módosult (leszabályozás) azaz, a kezelt és a kontroll növények hasonló lefutású görbét mutattak, más részükénél viszont a fenntartott pozitív akklimatizációs válasz volt jellemző. E két esetet tapasztaltuk a homokpusztagyep- és a löszpusztagyep-fajoknál egyaránt, azaz a válasz független volt a gyepterülettípustól, ellenben függött attól, hogy a vizsgált faj pázsitfűféle, vagy pedig kétszikű faj volt. A fűfajok ugyanis a fotoszintézis leszabályozását, a kétszikűek pedig a hosszabb időtartamon át is fenntartott pozitív akklimatizációt mutatták. Miután a két talaj tápanyag-ellátottsága erősen különbözik, a válaszok hasonlósága a két gyepterület esetében inkább köthető a megemelt szénhidrát-szint általi visszacsatolás jelentkezéséhez (Stulen et al. 2000, vagy annak elmaradásához (a fűfélék illetve a kétszikűek összevetésében), mint valamely egyéb tápanyag-limitációhoz. Azaz a kétszikű fajok esetében a raktárak (pl. a gyökérrendszer) nagyobb kapacitásuk révén hosszú expozíció után is alkalmasak voltak a többlet szénhidrát-tartalom hasznosítására, míg a fűfajok esetében nem. Utóbbiaknál a legnagyobb raktár maga a növekedési folyamat lehet, gyökérrendszerük ugyanis kevésbé alkalmas raktározásra mint az évelő kétszikűeké, maghozamuk tömegaránya (a teljes földfeletti tömeghez képest) pedig kicsi. Ezek az eredmények az OTC-ben nevelt növényekre vonatkoznak, de hasonló eredményeket kaptunk a mini FACE rendszerben is. A fotoszintézis leszabályozásához köthetőek a levelek nitrogéntartalmában bekövetkezett csökkenések is (Bunce 2000, Harmens et al. 2000a).

További, a fentiekkel összhangban lévő eredményt az oldható cukor és szénhidráttartalom vizsgálata hozott a mini FACE rendszerben vizsgált löszgyep-fajokban, ahol azt tapasztaltuk, hogy a fűfaj (*Dactylis glomerata*) és a kétszikű faj (*Filipendula vulgaris*) ellentétes képet mutatott a hajnali szénhidrát-szintek alakulásában. A hajnali mintavételt az indokolja, hogy intenzív éjszakai felhasználás (transzport/növekedés) esetén hajnalra az oldható cukrok és a keményítő mennyisége csökken, ellenben a növekedés (vagy általában a szénhidrátokat "fogyasztó" folyamatok) hiányában említett metabolitok szintje kevésbé változik. A legyezőfű (*F. vulgaris*) leveleiben az oldható cukrok szintje kisebb volt a kezelt állományban mint a kontrollban, a napközbeni hasonló aktivitás (esti értékek) ellenére, azaz a felhasználás sebessége a kezelt növények esetében valószínűleg nagyobb volt. A fű esetében ellentétes képet kaptunk, a szénhidrátok éjszakai felhasználásának mértéke a kontroll növényekben nagyobb volt mint az emelt CO₂-koncentráción tartottakban. A szén-dioxid gázcserében és szénhidrát-mintázatban mutatott képet a hajtások, illetve levelek növekedési sebessége is alátámasztotta (Pritchard et al. 1999), azaz a fűvek növekedési sebessége csökkent, a kétszikűeké pedig növekedett az emelt CO₂-szint hatására. A növekedési válasz egy további fontos információt ad, ha a gázcserében és a szénhidrát-mintázatban tapasztaltakkal együtt vesszük figyelembe; ez pedig az, hogy a kétszikű fajok a levél, illetve a hajtás növekedése szintjén is kedvezőbben reagálnak mint az egyszikűek, az összetett levélszerkezet plasztikusabb válasz lehetőségét biztosítja. Másként fogalmazva a hajtás növekedése (és nem csak a

raktározó szerveké) maga is pótlólagos szénhidrát-felhasználást jelent, elkerülve ezzel az egyébként (a fűvek esetében) a fotoszintézisre a szénhidrátszinten keresztül megvalósuló negatív visszacsatolást.

Az emelt CO₂-koncentráció hatására általában csökken a levelek fehérje-nitrogén tartalma (Bunce 2000, Harmens et al. 2000b), illetve a klorofillok, karotinoidok (A-vitamin prekursor) mennyisége is. Ugyanakkor, legalábbis a fotoszintézisükben leszabályozott fajokban nő a szénhidrát-tartalom és többnyire fokozódik a rostképződés. Mindez pedig közvetlenül befolyásolhatja a növény-állat interakciót, az állatok táplálkozását, anyagcseréjét és viselkedését és természetesen az emberi táplálkozást is.

Állományszintű válaszok:

Az eddigiekben egyes növényfajok levélszintű válaszait vizsgáltuk és az ezekből származó eredmények azt valószínűsítik, hogy az egyszikű fajok valószínűleg hátrányba kerülhetnek a kétszikűekkel szemben a mainál magasabb légköri CO₂-koncentráció mellett. Ezek az eredmények, bár értékesek lehetnek, nem adnak választ arra a nagyon is kézenfekvő kérdésre, hogy a vegetáció egésze hogyan válaszolhat az emelt CO₂-szintre. Ha erre a kérdésre nem is nyerhettünk választ, a vizsgált gyepek növényállományának viselkedésére nézve az alábbi eredményeket kaptuk.

Az emelt CO₂ koncentráció a kontroll kezeléshez képest a sokfajú gyepek állományának szintjén vizsgálva:

- jó csapadék-ellátású évben növelte az összes (földterület-egységre vonatkoztatott) biomasza mennyiségét,
- csökkentette a levélfelület-index értékét (véltetően az SLA paraméteren keresztül, ld. Ainsworth és Long 2005),
- a vegetáció felszíni hőmérsékletének 1,5-2°C-os emelkedését okozta (Nowak et al., 2001 Pintér et al. 2000, Triggs et al. 2004, Loveys et al. 2006),
- a kétszikű fajok borításának növekedését eredményezte az egyszikűek hátrányára.

A termesztett növények esetében általánosan tapasztalathoz hasonlóan az emelt CO₂-szint a sokfajú gyepek vegetáció esetében is növelte az egységnyi földterületre eső biomasza mennyiségét, bár nem szignifikáns mértékben. Ehhez hozzátartozik, hogy ez csak egy viszonylagosan jó csapadék-ellátású évben volt igaz, szárazságstressz alatt (a 2000-es évben) már nem volt különbség a kezelések között.

A levélfelület-index az 1 m²-re eső levelek (egyik oldalának) összfelületét jelenti. Becslése a lombzat fényelnyelésének mérésével lehetséges. A fent említett LAI-csökkenés valószínűleg az emelt CO₂-szint bevezetőben már említett specifikus levéltömeg növelő hatásának, illetve részben a fűfajok csökkent növekedési sebességének tudható be, amely hatásokat az állomány szintjén a kétszikűek nagyobb növekedése sem volt képes ellensúlyozni. A csökkent levélfelület-index - a szűkebben tartott gázcsere nyílások mellett - már elégséges volt a vegetáció

felszíni hőmérsékletének szignifikáns emelkedéséhez (Nagy et al, 2008) a kontroll-állományhoz képest. Tehát a működési (sztómák, fotoszintézis és növekedés) és alaki (specifikus levéltömeg és állományszinten a levélfelület-index) jellemzők együttes változásai egy olyan választ - a növényállomány kisebb párologtatását és nagyobb felszíni hőmérsékletét - eredményeztek az állomány szintjén, amely már nagy térléptékben is fontos és részben felelős lehet olyan jelenségekért, mint például a folyók torkolatnál mért megemelkedett vízhozama (Gedney et al. 2006). Utóbbi esetben a csökkentett párolgás miatt az elfolyás - lokálisan esetleg nem észlelhető mértékben - növekszik, ami egész vízgyűjtők területét figyelembe véve viszont már szignifikáns mennyiség lehet (Gedney et al. 2006, Betts et al. 2007). A kétszikű fajok borításának növekedése és az egyszikűek borításának párhuzamos csökkenése – az eddig tárgyaltakkal összhangban – egy olyan eredmény, amely közvetlenül mutatja meg azt, hogy melyik csoport lehet előnyben a másikkal szemben a klímaváltozás hazánkban várható hatásai alatt.

5. ÖSSZEFOGLALÁS

A Kárpát-medence gyepterületének időjárás (alapvetően a csapadékmennyiség) által meghatározott éves szén-mérlegének alakulását jól példázza a 2003 és az azt követő év eltérő időjárása. A 2003 nyarán tapasztalt nagy aszály és magas hőmérsékleti értékek azt eredményezték, hogy a vizsgált gyepek a szén-mérleg vonatkozásában forrássá - nettó szén kibocsátókká - váltak. A bugaci homokpusztagyep C-mérlege kevésbé, a szurdokpuszpöki (Mátra), nagy agyagtartalmú barna erdőtalajon kialakult gypé nagyobb mértékben sérülékeny az aszályal, illetve az egyenlőtlen csapadékeloszlással szemben. A fizikai talajféleség meghatározza az ökoszisztéma időjárásra adott válaszainak változékonyságát. Ez döntően abban nyilvánult meg, hogy a bugaci homokos talajú gyp esetében a szén-mérleg éves változékonyságát az éves csapadékösszeg önmagában meghatározta, a mátrai gyp esetében viszont nagyobb szerep jutott a csapadék éven belüli eloszlásának. A homoki gyp esetében fontos, hogy a gyp éves csapadékösszegre adott válasza a forrás-nyelő csapadékküszöb környezetében élesen változik, továbbá hogy ez a küszöb közel van a 10 éves – és csökkenő tendenciát mutató – éves átlagos csapadékösszeghez. Ez azzal a veszéllyel jár, hogy az aszályal szembeni ökoszisztéma szintű sikeres adaptáció ellenére ez a gyp könnyen forrássá válhat egy adott év akár kisebb csapadékhiánya következtében is, s ennek a talaj szervesanyag-tartalma és ezzel potenciális termőképessége is kárát látja. A munka egyik fontos eredménye az aszályok erőssége és a talaj szervesanyag-tartalom csökkenése közötti pozitív visszacsatolás leírása. Ez a visszacsatolás nem csak közvetlen - hanem a potenciális termőképesség romlásával - a jövőben megnyilvánuló közvetett hatást is tartalmaz.

Miután a Föld gyepterületjének területaránya a teresztis ökoszisztémákön belül nagy, a probléma klímára gyakorolt hatása sem elhanyagolható. A kérdés nem csak az, hogy a gyepek, vagy a teresztis vegetáció általában képes lehet-e az üvegházhatás csökkentésére. Kérdés a gyp-ökoszisztémák aszályal szembeni stabilitásának és sérülékenységének mértéke is. Másként fogalmazva az, hogy hány egymást követő aszályos és magas léghőmérsékletű év indíthat el - például a gyeptalajok és általában nagyobb szervesanyag-tartalmú talajok esetében - szénvesztésén alapuló sivatagosodási folyamatokat, illetve ez lehet-e olyan mértékű, ami veszélyezteti az élelmiszer-termelést. A mezőgazdasági területek taljai vélhetően nem kevésbé sérülékenyek az aszályra, amint azt a hazai első eddy kovariancia mérések eredményei is mutatják (Haszpra et al., 2005). A probléma társadalmi tudatosítása fontos - de közvetlenül valószínűleg nem érhet el eredményt. Valószínű, hogy a jelenlegi gazdasági modell átalakítására lenne szükség a kibocsátás csökkentése érdekében. Az egyik fő szempont gazdaság működése során az ökoszisztémák működésében okozott károk mértékének valamely konszenzuson alapuló megállapítása lehetne. Annyi már most (a koppenhágai 2009-es klímacsúcs után) látszik, hogy a szennyezés jogának értékesítése - CO₂ kvótakereskedelem - valószínűleg nem megoldja, hanem súlyosbítja a problémát. A klímaváltozást kutatókkal, a

klímaváltozás hatásaira figyelmeztetőkkel szemben a sajtóban időről időre megjelenő kritikákat leginkább tényekkel lehet cáfolni, s így lehet elérni azt is, hogy a döntéshozói helyzetben lévők - talán még időben - tegyék meg a szükséges nagy lépéseket a - talán mondható - paradigmaváltás érdekében. Ehhez viszont megbízható, a modellekben használható ismeretekre van szükség.

A légköri emelt CO_2 -szint fentiekhez kapcsolódó egyik legfontosabb hatása a csökkentett szótomás vezetőképesség miatt várhatóan megemelkedő felszíni hőmérséklet. Ez egy mára sok tanulmány által bizonyított eredmény, már globális léptékben leírt következménnyel, ami az elfolyás növekedésében és a folyók vízhozamának megemelkedésében nyilvánult meg. De nem csak a szótomás válasz bír globális fontossággal, hasonlóan nagy jelentőségű a végső hatásban - a felületi hőmérséklet emelt légköri CO_2 -szint hatására mutatott emelkedésében - a levélfelület-index csökkenése. A LAI csökkenése ugyanis csökkenti a párologtató felület nagyságát is. Ez utóbbi háttérében már nem élettani (mint a szótomakonduktancia esetében) hanem szervi-egyedi szintű - a levelek specifikus levéltömegében jelentkező s így a LAI-t befolyásoló - válasz áll. Az emelt CO_2 -szint alatti N-hasznosítás javulása szintén fontos eredmény - és kapcsolható az antropogén N-depozícióhoz. A fenti válaszokban az érdekes, hogy egymástól nagyon távoli térszálakon lejátszódó folyamatok hogyan kapcsolódnak egymáshoz a vegetáció működésén keresztül. Nem evidens például, hogy a néhányszor tíz mikrométeres szótomák emelt légköri CO_2 -szintre adott válasza szignifikánsan megnyilvánul az elszívárgás (mint vízmérleg tag) mennyiségében, sőt a víz - globális léptékben vett - körforgásában is. Ugyanígy érdekes téma, hogy a csökkenő látens hőáramot valaminek ellensúlyoznia kell a felszín energiamérlegében. Az antropogén N-depozíció növekedéshez kapcsolt fokozott ökoszisztéma szintű sink-aktivitás, illetve, a szótoma szintű szabályozásnak tulajdonított csökkentett evapotranszspiráció egyaránt mutatja, hogy a növényi ökofiziológia folyamatok több - az említett esetekben globális - skálán is szignifikánsan megnyilvánulnak.

E dolgozat olyan munkákból született, amelyek során kísérletet tettünk jellemzően a füves ökoszisztémák - és általában a szárazföldi növénytakaságok - szénmérleg-méréseinek javítására. Talajlégzést mérő automata rendszert fejlesztettünk ki, s részben ennek alkalmazásával kimutattuk, hogy a füves ökoszisztémák CO_2 -nyelő kapacitását valószínűleg túlbecsüljük. Ez a rendszer alkalmas a lehető legkisebb zavarás melletti mérésre és így a - jövőben - a fotoszintézis és a talajlégzés kapcsolatának pontosabb leírására is, továbbá bizonyítottan alkalmas hosszabb távú (hónapos) felügyelet - és meghibásodás - nélküli működésre.

A gradiens módszer alkalmazásával az eddig kisebb jelentőségűnek tekintett tárolási tag fontos szerepére, súlyára hívtuk fel a figyelmet, illetve arra, hogy a tárolási teret - az eddy kovariancia mérések megbízhatóságának növelése érdekében - szükséges lenne kiterjeszteni valószínűleg a gyökérzóna alá. A talajbeli gradiens módszer alkalmazása különösen az aszály sújtotta ökoszisztémák esetében hozhat fontos - egyébként hozzáférhetetlen információkat. Nagyobb aszályokat

megszakító esők után akár napokig tartó (negatív irányú) CO_2 áram alakul ki - ami ezt követően szintén csak napok múltán áramlik vissza és jelentkezik a felszínen, illetve az eddy rendszer mérési magasságában. Ez a negatív előjelű tag nyilván a tárolási tagot erősítene. Csakhogy - gradiens módszer nélkül - nem is tudtunk erről a talajrétegek közötti, az eddy rendszer számára valós időben láthatatlan fluxusról, amelyet a későbbiek során nagy valószínűséggel hibás adatnak vélhettünk - a jobbik esetben. A másik esetben ez az áram szignifikánsan ronthatta az NEE részekre bontását (particionálás), majd az adatpótlás minőségét. Ez utóbbi különösen annak fényében fontos, hogy a bugaci mérőhelyen gyakori az olyan éjszakai időjárási helyzetek kialakulása, amely az eddy kovariancia technikával mért áramok megbízhatóságát rontja. Ezért fontos több - lehetőleg automata - egymástól független mérési eljárás alkalmazása ahhoz, hogy végül megbízhatóbb CO_2 -áramokat becsüljünk. Ehhez a talajbeli fluxusok külön történő mérése éppen úgy szükséges lenne, mint az eddy rendszertől szintén független kamrás talajlégzés mérése.

Az egyes ökofiziológiai folyamatok közötti kapcsolatok leírása mindig is törekvés volt az ökológiában. A talaj és a gyökérlégzés nettó ökoszisztéma gázcserével, vagy bruttó primer produkcióval mutatott kapcsolata a vegetáció működésének jobb megértése irányába mutat, s részben magyarázatot szolgáltat a (funkcionális) térbeli mintázatok hatástávolságának vízellátottságtól való függésére is, ebben valószínűsítve a gyökerek térbeli integratív szerepét.

A módszertani eredmények közül a talajlégzés mérésére szolgáló több kamrás automata rendszer megépítése, a talajlégzés talajbeli CO_2 -koncentráció gradiens révén történő megmérése, illetve ezek és az eddy kovariancia mérések szoros korrelációja - és az egyes módszerek eredményei között tapasztalt ellentmondás - egyaránt kiemelendő. Ezen belül fontos, hogy a kamrás talajlégzésmérő rendszer kalibrált - tehát ennek mérései a többivel történő összevetésben standard-ként szolgálhatnak. A független eszközök eredményeinek erős korrelációja alkalmazhatóságukat, eltéréseik pedig ezek korlátját mutatja. Az eredmények alapján valószínű, hogy kis durvaságú felszínek feletti gázcsere mérések esetén - a többszörös kényszer elvét alkalmazva - az eddy kovariancia-mérések mellett attól független (és azt kényszerítő) kiegészítő mérések szükségesek az adott ökoszisztéma szénmérlegének megbízható méréséhez. Az eddy kovariancia mérések során alkalmazott u^* korrekció esetében például - más mérés híján - általában nem végeztek az eddy méréstől valóban független kontroll-mérést. A gradiens-módszer - a másik talajlégzésmérő rendszerrel való (elsősorban a talaj tortuozitása és nedvességtartalmának változása nyomán fellépő konduktancia-változás miatt szükséges) kalibráció után egy, az időjárás viszonyosságaitól függetlenebb és ezért üzembiztosabb alkalmazásként jelenhet meg a jövőben. A fontosabb eredmény azonban talán nem ez, hanem az, hogy - különösen aszály sújtotta ökoszisztémák esetében - valószínűsítettük a talajbeli tárolási tag eddig véltnél jelentősebb szerepét.

A fentiekkel kapcsolatos körvonalazódó dilemma az, hogy az NEE particionálása, illetve a R_{eco} és GPP számítása során a referencia-síkon adott

pillanatban áthaladó anyagmennyiséget, vagy az adott pillanatban adott térrészben keletkező/elnyelődő CO₂-mennyiségeket vegyük-e alapul. Definíciószerűen (és az EK módszerből adódóan) az első megoldás van érvényben, de az implicit módon feltételezi, hogy a - tárolási fluxus szempontjából fontos - doboz modellünk (aminek a teteje a referencia-sík) alja a talajfelszín. Ez utóbbi feltételezés egyre kevésbé állja meg a helyét s jelen munka eredményei is arra utalnak, hogy a modell újragondolása szükséges.

Valószínűnek tűnik, hogy a jövőben az eddy kovarianca módszer eredményeit a talajlégzés (felszíni és vertikális gradiens mentén történő) mérések eredményeivel együtt kell használni ahhoz, hogy a nettó ökoszisztéma gázcserét az eddigieknél pontosabban meg tudjuk adni. Ez nem csak módszertani változtatás, hanem szemléletbeli változás kérdése is, fő problémaként a $GPP = -NEE + R_{eco}$ - általánosan alkalmazott - kapcsolatot említve. Ennek példáján mutatható be ugyanis az, hogy míg az NEE értéke az EK technikával mérve adott időpillanatra igaz, addig a két másik tag esetében - a talajbeli tárolás (esetenként napokig lefelé is irányuló CO₂ áramlás) eltérő dinamikája miatt - nagy különbségek léphetnek fel adott CO₂ molekula képződésének (R_s) és a mérési síkon való áthaladásának ideje között. Az eredmény az, hogy míg a fotoszintézist tekintve annak adott időpillanatbeli értékét figyelembe veszi az EK mérés a nettó ökoszisztéma gázcserében, a talajlégzést tekintve egy néhány órával (esetleg néhány nappal) korábbi fluxus kerül be az NEE-be. A talajlégzés pedig egyrészt a R_{eco} meghatározó nagyságú része, másrészt erősen függ a hőmérséklettől, nedvességtartalomtól - s a fotoszintézis néhány órával (esetleg nappal) korábbi értékétől. Más szavakkal, a feljebb említett időbeli különbség a CO₂ (talajlégzés során való) képződése és a mérési síkon való áthaladása között várhatóan erősen változékony. Ebből következően a pillanatnyi CO₂-felvétel értékét vetjük össze egy - pontosabban nem definiálható (illetve vélhetően változó) hosszúságú időszak - CO₂-leadásával.

Ettől azután - furcsa módon - a mért NEE értékét is némi ambivalenciával szemlélhetjük, mert igaz ugyan hogy adott időpillanatra meg tudjuk mérni az értékét, - de az egy egyelőre nem meghatározható hosszúságú időszak légzési aktivitásait összegzi majd a pillanatnyi felvétel értékével. Az átlagolási idő (amely jelenleg félóra) kiterjesztése egyfelől javíthat a helyzeten, mert növelésével - mondjuk a heti - kumulatív C-mérleg már pontos lehet, ugyanakkor a hiánypótláshoz használt függvényeink (fényintenzitás-függés, hőmérséklet-függés, talajnedvesség-tartalom függés) alaposan "elromolhatnak".

A $GPP_{aktuális} = -NEE_{aktuális} + R_{eco_aktuális}$ helyett valójában a $GPP_{aktuális} = -NEE_{aktuális} + R_{eco_korábbi}$ egyenletet alkalmazzuk, miközben implicit feltételezésünk, hogy abban azonos időben lejátszódó folyamatok szerepelnek. Így például a 12,5 cm-es mélységben (a talajbeli gradiens-mérés középső szenzorának mélysége) lejátszódó légzésből felszabaduló CO₂ a gradiens módszernél ismertett modell szerint hozzávetőlegesen (a talaj nedvességtartalmától és térfogattömegétől is függően) 2,5 óra alatt jut a felszínre, 5 cm mélységből ez az idő egy óra. Tehát - tekintve az időnként előforduló lefelé tartó R_s fluxusokat is -, két esetet kell figyelembe vennünk: a. nincs lefelé irányuló R_s , a felszabaduló CO₂ néhány órán

belül kijut a felszínre és bekerül a mérlegbe. *b.* van lefelé irányuló R_s , a felszabaduló CO_2 esetleg néhány napos késéssel kerül be a mérlegbe. Ennek egyrészt az a következménye, hogy az adott félóra számított R_{eco} és GPP hibája megnő, másrészt hogy ezeken a hibával terhelt adatokon alapulhat az adatpótlás.

A talajbeli grádiens módszer alkalmazásával módunk nyílik a talajlégzési folyamatok valós időben történő figyelembevételére és ennek a fenti egyenletbe való beépítésére. Ezzel a folyamatok időbeli felbontása elvileg megnövelhető és a $GPP = -NEE + R_{eco}$ modell alkalmazhatósága javul.

Érdekes, hogy az ökoszisztéma szénmérleget illetően - egy bizonyos feltétel teljesülése mellett - a fentiek nem okoznának problémát. Elég hosszú periódusok fluxusait összeadva ugyanis a relatív hiba nyilván egyre kisebb lenne. A feltétel pedig az, hogy a szénmérleg számításához folyamatos és folyamatosan érvényes adatsorunk legyen. Ez általában nem teljesül. Ha pedig pótolnunk kell a félórás adatainkat, akkor a jelenlegi helyzet szerint ezt nem a megfelelő adatok közötti kapcsolatokra alapozva tesszük meg.

A bevezetőben és az irodalmi áttekintésben az eddy kovarianciát úgy tárgyaltuk, mint a felszín és a légkör között alkalmazható közvetlen árammérési technikát. A fentiekben kimutattuk, hogy ez az áram a CO_2 forgalmat tekintve nem közvetlen, a mikrometeorológiai szempontból védhető mérleg kapcsolata az ökoszisztémában valós időben végbemenő folyamatokkal és a belőlük származtatott mérleggel az eltérő időbeliség miatt nem nyilvánvaló. Ennek hátterében az áll, hogy az EK technika definíció szerint a felszín és a légkör közötti CO_2 -forgalmat méri, az ökoszisztémák működése azonban (messze) nem korlátozódik a felszínre, a szénmérleget alkotó folyamatok meghatározó része a felszín feletti folyamatoktól eltérő dinamikát követve a növények felszín alatti részeiben és a talajban megy végbe. Az EK módszerrel valóban meghatározható rövidebb (félórás) időszakokra a *felszín* szén(dioxid)-mérlege, azonban ez a mérleg nem azonos az *ökoszisztémában* lejátszódó folyamatokból ugyanarra az időszakra számított szénmérleggel. A probléma megoldásához a talajbeli légzési folyamatok több szintben történő mérése, ezáltal az NEE mérési eredmények több oldalról való kényszerítése (szűrése), illetve a model - mérési adat fúzió (mint módszer) használata vezethet el.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A közös kutatómunka során nyújtott segítséget köszönöm kollegáimnak, név szerint:

Tuba Zoltánnak, az Intézet igazgatójának, a kutatást finanszírozó pályázatok vezetőjének az anyagi források és a kutatási lehetőségek biztosításáért,
Balogh Jánosnak, Pintér Krisztának, a kutatásban közvetlenül részt vevő munkatársaimnak kitartó és lelkesedéssel végzett munkájukért,
Molnár Anikónak, Sóvári Attilának és Balogh Barnabásnak a laboratóriumi vizsgálatokban, illetve a műszerek kifejlesztésében, technikai feladatok megoldásában adott segítségükért.

A munkát több hazai (OTKA K75638, MTA TKI Növényökológiai Kutatócsoport, GVOP-3.2.1-2004-04-0202/3.0 és GVOP-3.2.1-2004-04-0251/3.0) és nemzetközi (Megarich FP4, Greengrass FP5, Carbomont FP5, Carboeurope IP FP6) kutatási program támogatta.

IRODALOMJEGYZÉK

- Acevedo, O. C., Moraes, O. L. L., Degrazia, G. A., Fitzjarrald, D. R., Manzi, A. O. and Campos, J. G. 2009. Is friction velocity the most appropriate scale for correcting nocturnal carbon dioxide fluxes? *Agricultural and Forest Meteorology*. 149:1-10.
- Ainsworth, E. A. Long S. P. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy. *New Phytologist*. 165:351-371.
- Ainsworth, E. A. Rogers A. 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell and Environment*. 30:258-270.
- Amthor, J. S. 1995. Terrestrial Higher-Plant Response to Increasing Atmospheric [CO₂] In Relation to the Global Carbon-Cycle. *Global Change Biology*, 1:243-274.
- Anderson, D. E. and Verma, S. B. 1986. Carbon-dioxide, water-vapor and sensible heat exchanges of a grain-sorghum canopy. *Boundary-Layer Meteorology*. 34:317-331.
- Anderson, D. E., Verma, S. B., Clement, R. J., Baldocchi, D. D. and Matt, D. R. 1986. Turbulence spectra of CO₂, water-vapor, temperature and velocity over a deciduous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*. 38:81-99.
- Arrhenius S. 1898. The effect of constant influences upon physiological relationships. *Skandinavisches Archiv für Physiologie* 8 367-371. p.
- Asner, G. P. Borghi C. E. Ojeda R. A. 2003. Desertification in Central Argentina: changes in ecosystem carbon and nitrogen from imaging spectroscopy. *Ecological Applications*. 13:629-648.
- Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, U., Moncrieff, J., Foken, T., Kowalski, A. S., Martin, P. H., Berbigier, P., Bernhofer, C., Clement, R., Elbers, J., Granier, A., Grunwald, T., Morgenstern, K., Pilegaard, K., Rebmann, C., Snijders, W., Valentini, R. and Vesala, T. 2000. Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology. *Advances in Ecological Research*, Vol 30. 30:113-175.
- Azcon-Bieto, J. 1983. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. *Plant Physiol*. 73:681-686.
- Bahn M, Schmitt M, Siegwolf R, Richter A, Bruggemann N 2009) Does photosynthesis affect grassland soil-respired CO₂ and its carbon isotope composition on a diurnal timescale? *New Phytologist*, 182, 451–460.
- Baldocchi, D. D. 2003. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biology*. 9:479-492.
- Baldocchi, D., Finnigan, J., Wilson, K., Paw U, K. T. and Falge, E. 2000. On measuring net ecosystem carbon exchange over tall vegetation on complex terrain. *Boundary-Layer Meteorology*. 96:257-291.

- Baldocchi, D. 2008. Breathing of the terrestrial biosphere: lessons learned from a global network of carbon dioxide flux measurement systems. *Australian Journal of Botany*. 56:1-26.
- Balogh J, **Nagy Z**, Fóti Sz, Pintér K, Czóbel Sz, Péli E R, Acosta M, Marek M V, Csintalan Z, Tuba Z (2007): Comparison of CO₂ and H₂O fluxes over grassland vegetations measured by the eddy-covariance technique and by open system chamber. *Photosynthetica* **45**: pp. 288-292.
- Balogh J. 2009: Gyepek szénmérleg-komponenseinek mérése és modellezése. PhD értekezés, Szent István Egyetem, Gödöllő, pp.102.
- Barcza, Z. 2001. Long term atmosphere/biosphere exchange of CO₂ in Hungary. *Ph.D. thesis, Eötvös Loránd University, Budapest*. 115p.
- Barcza, Z. Haszpra L. Kondo H. Saigusa N. Yamamoto S. Bartholy J. 2003. Carbon exchange of grass in Hungary. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology*. 55:187-196.
- Barcza, Z. Kern A. Haszpra L. Kljun N. 2009. Spatial representativeness of tall tower eddy covariance measurements using remote sensing and footprint analysis. *Agricultural and Forest Meteorology*. 149:795-807.
- Bardgett R.D., Bowman W.D., Kaufmann R., Schmidt S.K. 2005. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20 (11) 634-641. p.
- Betts, R. A. Boucher O. Collins M. Cox P. M. Falloon P. D. Gedney N. Hemming D. L. Huntingford C. Jones C. D. Sexton D. M. H. Webb M. J. 2007. Projected increase in continental runoff due to plant responses to increasing carbon dioxide. *Nature*. 448:1037-U5.
- Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T. 2004. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology*, 10 1756-1766. p.
- Borhidi A. 1981. Magyarország éghajlatának néhány vonása. p. 368-372. in: Hortobágyi T., Simon T (szerk). *Növényföldrajz, Társulástan és Ökológia*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Braswell, B. H., Sacks, W. J., Linder, E. and Schimel, D. S. 2005. Estimating diurnal to annual ecosystem parameters by synthesis of a carbon flux model with eddy covariance net ecosystem exchange observations. *Global Change Biology*. 11:335-355.
- Bunce, J.A. 2000. Contrasting effects of carbon dioxide and irradiance on the acclimation of photosynthesis in developing soybean leaves. *Photosynthetica*, 38:83-89.
- Burke I.C., Lauenroth W.K., Vinton M.A., Hook P.B., Kelly R.H., Epstein H.E., Aguiar M.R., Robles M.D., Aguilera M.O., Murphy K.L., GillBurke R.A. 1998. Plant-soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry*, 42 121-143. p.
- Byrne A.K., Kiely G., Leahy P. 2005. CO₂ fluxes in adjacent new and permanent temperate grasslands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 135 82-92. p.

- Campbell, G. S. 1986. Extinction Coefficients For Radiation in Plant Canopies Calculated Using an Ellipsoidal Inclination Angle Distribution. *Agricultural and Forest Meteorology*. 36:317-321.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A., D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T., Valentini, R. 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437, 529-533.
- Cisneros-Dozal L.M., Trumbore S.E., Hanson P.J. 2007. Effect of moisture on leaf litter decomposition and its contribution to soil respiration in a temperate forest. *Biogeosciences* 112, G01013, doi:10.1029/2006JG000197.
- Craine J.M., Wedin D.A., Chapin F.S. 1999. Predominance of ecophysiological controls on soil CO₂ flux in a Minnesota grassland. *Plant and Soil*, 207 77-86. p.
- Desjardins, R. L. 1985. Carbon-dioxide budget of maize. *Agricultural and Forest Meteorology*. 36:29-41.
- Desjardins, R.L. 1974. A technique to measure CO₂ exchange under field conditions. *International Journal of Biometeorology*. 18:76-83.
- Desjardins, R.L. and Lemon, E.R. 1974. Limitations of an eddy covariance technique for the determination of the carbon dioxide and sensible heat fluxes. *Boundary Layer Meteorology*. 5:475-488.
- Dubois, M., K. A. Giles, J. K. Hamilton, P. A. Rebers, and F. Smith 1956. Colorimetric method for determination of sugar and related substances. *Anal. Chem.* 28, 350-356.
- Falge, E. Baldocchi D. Olson R. Anthoni P. Aubinet M. Bernhofer C. Burba G. Ceulemans G. Clement R. Dolman H. Granier A. Gross P. Grunwald T. Hollinger D. Jensen N. O. Katul G. Keronen P. Kowalski A. Lai C. T. Law B. E. Meyers T. Moncrieff J. Moors E. Munger J. 2001. Gap filling strategies for long term energy flux data sets. *Agricultural and Forest Meteorology*. 107:71-77.
- Falge, E. Baldocchi D. Tenhunen J. Aubinet M. Bakwin P. Berbigier P. Bernhofer C. Burba G. Clement R. Davis K. J. Elbers J. A. Goldstein A. H. Grelle A. Granier A. Guomundsson J. Hollinger D. Kowalski A. S. Katul G. Law B. E. Malhi Y. Meyers T. Monson R. K. Mung 2002. Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*. 113:53-74.
- Falge, E., Baldocchi, D., Olson, R., Anthoni, P., Aubinet, M., Bernhofer, C., Burba, G., Ceulemans, R., Clement, R., Dolman, H., Granier, A., Gross, P., Grunwald, T., Hollinger, D., Jensen, N. O., Katul, G., Keronen, P., Kowalski, A., Lai, C. T., Law, B. E., Meyers, T., Moncrieff, H., Moors, E., Munger, J. W., Pilegaard, K., Rannik, U., Rebmann, C., Suyker, A.,

- Tenhunen, J., Tu, K., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K. and Wofsy, S. 2001b. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*. 107:43-69.
- Fan, S. M., Wofsy, S. C., Bakwin, P. S., Jacob, D. J. and Fitzjarrald, D. R. 1990. Atmosphere-biosphere exchange of CO₂ and O₃ in the Central-Amazon-forest. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*. 95:16851-16864.
- Fang C., Moncrieff J. B. 2001. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 33 155-165. p.
- Fang C., Moncrieff J.B. 1996. An improved dynamic chamber technique for measuring CO₂ efflux from the surface of soil. *Functional Ecology*, 10 297-305. p.
- Fang C., Moncrieff J.B. 1998. An open-top chamber for measuring soil respiration and the influence of pressure difference on CO₂ efflux measurement. *Functional Ecology*, 12 319-325. p.
- Flanagan, L. B., Wever, L. A., Carlson, P. J., 2002. Seasonal and interannual variation in carbon dioxide exchange and carbon balance in a northern temperate grassland. *Global Change Biology* 8, 599-615.
- Flechar, C. R., Neftel, A., Jocher, M., Ammann, C., Leifeld, J., Fuhrer, J. 2007. Temporal changes in soil pore space CO₂ concentration and storage under permanent grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*. 142:66-84.
- Fekete G (1998) A közösségi ökológia frontvonalai (szerk).Budapest: Scientia , 1998. pp. 225-233.
- Fekete G. 1981. A környezeti tényezők: a fény. p. 280-299. in Hortobágyi T., Simon T (szerk). *Növényföldrajz, Társulástan és Ökológia*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Fodor N., Rajkai K. 2005. Számítógépes program a talajok fizikai és vízgazdálkodási jellemzőinek egyéb talajjellemzőkből történő számítására (TALAJTANonc 1.0). *Agrokémia és Talajtan* 54:25-40.
- Fóti Sz, J Balogh, Z Nagy, S Bartha, Zs Ürmös, Z Tuba 2008. Temporal and spatial variability and pattern of soil respiration in loess grassland. *Community Ecology* 9:(Supl. 1.) pp. 57-64.
- Fóti Sz. (2009): Gyepek CO₂-gázcserjének finomléptékű térbeli változékonysága és mintázata. PhD értekezés, Szent István Egyetem, Gödöllő, pp. 109.
- Garrat, J.R. 1975. Limitations of the eddy correlation technique for determination of turbulent fluxes near the surface. *Boundary Layer Meteorology*. 8:255-259.
- Garrigues, S. Allard D. Baret F. Weiss M. 2006. Influence of landscape spatial heterogeneity on the non-linear estimation of leaf area index from moderate spatial resolution remote sensing data. *Remote Sensing of Environment*. 105:286-298.
- Gedney, N. Cox P. M. Betts R. A. Boucher O. Huntingford C. Stott P. A., 2006) Detection of a direct carbon dioxide effect in continental river runoff records. *Nature*. 439, 835-838.

- Gilmanov TG., L. Aires, Z. Barcza, V. S. Baron, L. Belelli, J. Beringer, D. Billesbach, D. Bonal, J. Bradford, E. Ceschia, D. Cook, C. Corradi, A. Frank, D. Gianelle, C. Gimeno, T. Gruenwald, Haiqiang Guo, N. Hanan, L. Haszpra, J. Heilman, A. Jacobs, M. B. Jones, D. A. Johnson, G. Kiely, Shenggong Li, V. Magliulo, E. Moors, Z. Nagy, M. Nasyrov, C. Owensby, K. Pinter, C. Pio, M. Reichstein, M. J. Sanz, R. Scott, J. F. Soussana, P. C. Stoy, T. Svejcar, Z. Tuba, and Guangsheng Zhou (2010): Productivity, Respiration, and Light-Response Parameters of World Grassland and Agroecosystems Derived From Flux-Tower Measurements. *Rangeland Ecology & Management*. 63:16–39. DOI: 10.2111/REM-D-09-00072.1.
- Gilmanov, T. G. Soussana J. E. Aires L. Allard V. Ammann C. Balzarolo M. Barcza Z. Bernhofer C. Campbell C. L. Cernusca A. Cescatti A. Clifton-Brown J. Dirks B. O. M. Dore S. Eugster W. Fuhrer J. Gimeno C. Gruenwald T. Haszpra L. Hensen A. Ibrom A. Jacobs A. F. G. Jones M. B. Lanigan G. Laurila T. Lohila A. Manca G. Marcolla B. Nagy Z. Pilegaard K. Pinter K. Pio C. Raschi A. Rogiers N. Sanz M. J. Stefani P. Sutton M. Tuba Z. Valentini R. Williams M. L. Wohlfahrt G. 2007. Partitioning European grassland net ecosystem CO₂ exchange into gross primary productivity and ecosystem respiration using light response function analysis. *Agriculture Ecosystems & Environment*. 121:93-120.
- Gilmanov, T. G., Tieszen, L. L., Wylie, B. K., Flanagan, L. B., Frank, A. B., Haferkamp, M. R., Meyers, T. P., Morgan, J. A., 2005. Integration of CO₂ flux and remotely-sensed data for primary production and ecosystem respiration analyses in the Northern Great Plains: potential for quantitative spatial extrapolation. *Global Ecology and Biogeography* 14, 271-292.
- Gilmanov, T. G., Verma, S. B., Sims, P. L., Meyers, T. P., Bradford, J. A., Burba, G. G. and Suyker, A. E. 2003. Gross primary production and light response parameters of four Southern Plains ecosystems estimated using long-term CO₂-flux tower measurements. *Global Biogeochemical Cycles*. 17:
- Goudriaan J. 1986. A simple and fast numerical method for the computation of daily totals of crop photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology*. 38:249-254.
- Goulden, M. L., Munger, J. W., Fan, S. M., Daube, B. C. and Wofsy, S. C. 1996. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: Methods and a critical evaluation of accuracy. *Global Change Biology*. 2:169-182.
- Gove, J. H. and Hollinger, D. Y. 2006. Application of a dual unscented Kalman filter for simultaneous state and parameter estimation in problems of surface-atmosphere exchange. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*. 111:
- Grace, J., Malhi, Y., Lloyd, J., McIntyre, J., Miranda, A. C., Meir, P. and Miranda, H. S. 1996. The use of eddy covariance to infer the net carbon dioxide uptake of Brazilian rain forest. *Global Change Biology*. 2:209-217.

- Grothmann T., and Patt A. 2005. Adaptive capacity and human cognition: The process of individual adaptation to climate change, Global Environmental Change Part A, In Press, Corrected Proof
- Gu, L. H., Falge, E. M., Boden, T., Baldocchi, D. D., Black, T. A., Saleska, S. R., Suni, T., Verma, S. B., Vesala, T., Wofsy, S. C. and Xu, L. K. 2005. Objective threshold determination for nighttime eddy flux filtering. *Agricultural and Forest Meteorology*. 128:179-197.
- Hagyó, A., Nagy, Z., Pintér, K., Tuba, Z. 2005. Hydrophysical properties and evapotranspiration elements of a heavy clay grassland soil. *Cereal Research Communications*. 33: 217-220.
- Hagyó A. 2009. A növényzet és földhasználat hatása barna erdőtalajok nedvességdinamikájára. PhD értekezés. pp.136.
- Han G, Zhou G, Xu Z, Yang Y, Liu J, Shi K 2007. Biotic and abiotic factors controlling the spatial and temporal variation of soil respiration in an agricultural ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 39 418-425. p.
- Hansen, J. Nazarenko L. 2004. Soot climate forcing via snow and ice albedos. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 101:423-428.
- Hansen, J. Nazarenko L. Ruedy R. Sato M. Willis J. Del Genio A. Koch D. Lacis A. Lo K. Menon S. Novakov T. Perlwitz J. Russell G. Schmidt G. A. Tausnev N. 2005. Earth's energy imbalance: Confirmation and implications. *Science*. 308:1431-1435.
- Harmens, H. Stirling, C. M. Marshall, C. And Farrar, JF. 2000a. Is partitioning of dry weight and leaf area within *Dactylis glomerata* affected by N and CO₂ enrichment? *Annals of Botany* 86: 833-839.
- Harmens, H. Stirling, C. M. Marshall, C. And Farrar, JF. 2000b. Does down-regulation of photosynthetic capacity by elevated CO₂ depend on N supply in *Dactylis glomerata*? *Physiologia Plantarum* 108: 43-50.
- Harper C.W., Blair J.M., Fay P.A., Knapp A.K., Carlisle J.D. 2005. Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO₂ flux in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, 11 322-334. p.
- Haszpra, L. Barcza Z. Davis K. J. Tarczay K. 2005. Long-term tall tower carbon dioxide flux monitoring over an area of mixed vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*. 132:58-77.
- Hirsch, A. I., Trumbore, S. E., Goulden, M. L. 2004. The surface CO₂ gradient and pore-space storage flux in a high-porosity litter layer. *Tellus Ser.ies B: Chem. Phys. Meteorol.* 59, 397-403-Chemical and Physical Meteorology. 56:312-321.
- Hook P.B., Lauenroth W.K., Burke I.C. 1994. Spatial patterns of roots in a semiarid grassland: abundance of canopy openings and regeneration gaps. *Journal of Ecology*, 82 485-494. p.
- Horváth, Á 2005. A gomolyfelhőktől a hurrikánokig: A konvekció mint a légköregyik legfőbb bizonytalansági tényezője. *Magyar Tudomány*, 7:797-804.

- Högberg P., Nordgren A., Buchmann N., Taylor A.F.S., Ekblad A., Högberg M.N., Nyberg G., Ottosson-Löfvenius M., Read D.J. 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411 789-792. p.
- Huemmrich, K. F., Black, T. A., Jarvis, P. G., McCaughey, J. H., Hall, F. G., 1999. High temporal resolution NDVI phenology from micrometeorological radiation sensors. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 104, 27935-27944.
- Huete, A., Didan, K., Miura, T., Rodriguez, E. P., Gao, X., Ferreira, L. G., 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment* 83, 195-213.
- Hunt, J. E., Kelliher, F. M., McSeveny, T. M., Ross, D. J., Whitehead, D., 2004. Long-term carbon exchange in a sparse, seasonally dry tussock grassland. *Global Change Biology* 10, 1785-1800.
- IPCC, 2007: Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.
- Iritz Z., Lindroth A., Gärdenäs A. 1997. Open ventilated chamber system for measurements of H₂O and CO₂ fluxes from the soil surface. *Soil Technology*, 10 169-184. p.
- Janssens A., Lankreijer H., Matteucci G., Kowalski A. S., Buchmann N., Epron D., Pilegaard K., Kutsch W., Longdoz B., Grünwald T., Montagnani L., Dore S., Rebmann C., Moors E. J., Grelle A., Rannik Ü., Morgenstern K., Oltchev S., Clement R., Guðmundsson J., Minerbi S., Berbigier P., Ibrom A., Moncrieff J., Aubinet M., Bernhofer C., Jensen N. O., Vesala T., Granier A., Schulze E. -D., Lindroth A., Dolman A. J., Jarvis P. G., Ceulemans R. and R. Valentini 2002. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 7 269-278. p.
- Jassal R.S., Black T.A., Novak M.D., Morgenstern K., Nesic Z., Gaumont-Guay D. 2005. Relationship between soil CO₂ concentrations and forest-floor CO₂ effluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 130 176–192. p.
- Jia B., Zhou G. 2009. Integrated diurnal soil respiration model during growing season of a typical temperate steppe: Effects of temperature, soil water content and biomass production. *Soil Biology & Biochemistry* 41 681–686
- Jones H.G. 1992. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 428.
- Ke X., Winter K., Filser J. 2005. Effects of soil mesofauna and farming management on decomposition of clover litter: a microcosm experiment. *Soil Biology & Biochemistry*, 37 731–738. p.
- Kim, J. and Verma, S. B. 1990. Carbon-dioxide exchange in a temperate grassland ecosystem. *Boundary-Layer Meteorology*. 52:135-149.

- Kim, J. Guo Q. Baldocchi D. D. Leclerc M. Xu L. Schmid H. P. 2006. Upscaling fluxes from tower to landscape: Overlaying flux footprints on high-resolution IKONOS) images of vegetation cover. *Agricultural and Forest Meteorology*. 136:132-146.
- Kirschbaum M. 2004. Soil respiration under prolonged soil warming: are rate reductions caused by acclimation or substrate loss? *Global Change Biology*, 10 1870-1877. p.
- Körner, C. 2000. Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecological Applications*. 10:1590-1619.
- Kristof, D. Pataki R. Neidert D. Nagy Z. Pinter K. 2007. Integrating temporal and spectral information from low-resolution MODIS and high-resolution optical satellite images: two Hungarian case studies - art. no. 67420J. *Remote Sensing For Agriculture, Ecosystems, and Hydrology* IX. 6742:J7420-J7420.
- Kuzyakov Y., Cheng W. 2001. Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 33 1915-1925. p.
- Kuzyakov Y. 2006. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 38 425-448. p.
- Kuzyakov, Y., Gavrichkova, O. 2010. Time lag between photosynthesis and CO₂ efflux from soil: A review. *Global Change Biology*, doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02179.x
- Lavigne MB, Foster RJ, Goodine G 2004) Seasonal and annual changes in soil respiration in relation to soil temperature, water potential and trenching. *Tree Physiology*, 24, 415-424.
- Leakey, A. D. B. Ainsworth E. A. Bernacchi C. J. Rogers A. Long S. P. Ort D. R. 2009. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany*. 60:2859-2876.
- Lee X, Wu H-J, Sigler J, Oishi C, Siccama T 2004. Rapid and transient response of soil respiration to rain. *Global Change Biology* 10: 1017-1026.
- Lee, X. H. 1998. On micrometeorological observations of surface-air exchange over tall vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*. 91:39-49.
- Li, S. G. Lai C. T. Yokoyama T. Oikawa T. 2003. Carbon dioxide and water vapor exchange over a Miscanthus-type grassland: Effects of development of the canopy. *Ecological Research*. 18:661-675.
- Lichtenthaler, H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids, the pigments of the photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology* 148, 350-382 (1987).
- Li-cor 2005. 6400-09 Soil CO₂ flux chamber instruction manual. LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA
- Lloyd, J. and Taylor, J. A. 1994. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*. 8:315-323.

- Lohila, A. Aurela M. Tuovinen J. P. Laurila T. 2004. Annual CO₂ exchange of a peat field growing spring barley or perennial forage grass. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*. 109:
- Long, S. P. Ainsworth E. A. Rogers A. Ort D. R. 2004. Rising atmospheric carbon dioxide: Plants face the future. *Annual Review of Plant Biology*. 55:591-628.
- Loveys, B. R. Egerton J. J. G. and Ball M. C. 2006. Higher daytime leaf temperatures contribute to lower freeze tolerance under elevated CO₂. *Plant Cell and Environmen*. 29: 1077-1086.
- Luo Y, Zhou X 2006. Soil respiration and the environment. Academic Press, pp. 316.
- Magnani, F. Mencuccini M. Borghetti M. Berbigier P. Berninger F. Delzon S. Grelle A. Hari P. Jarvis P. G. Kolari P. Kowalski A. S. Lankreijer H. Law B. E. Lindroth A. Loustau D. Manca G. Moncrieff J. B. Rayment M. Tedeschi V. Valentini R. Grace J. 2007. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*. 447:848-850.
- Makino, A. 1994. Biochemistry Of C₃-Photosynthesis In High CO₂. *Journal Of Plant Research*, 107:79-84.
- McCready, R. M., J. Guggolz, V. Silviera, and H. S. Owens: Determination of starch and amylase in vegetables. *Anal. Chem.* 22, 1156-1158 (1950).
- McGrath D., Zhang C. 2003. Spatial distribution of soil organic carbon concentrations in grassland of Ireland. *Applied Geochemistry*, 18 1629-1639. p.
- Mencuccini, M. Holtta T. 2010. The significance of phloem transport for the speed with which canopy photosynthesis and belowground respiration are linked. *New Phytologist*. 185:189-203.
- Mielnick P.C., Dugas W.A. 2000. Soil CO₂ flux in a tallgrass prairie. *Soil Biology and Biochemistry*, 32 221-228. p.
- Miglietta, F. Peressotti A. Vaccari F. P. Zaldei A. deAngelis P. Scarascia-Mugnozza G. 2001. Free-air CO₂ enrichment FACE) of a poplar plantation: the POPFACE fumigation system. *New Phytologist*. 150:465-476.
- Miller, S. D., Goulden, M. L., Menton, M. C., da Rocha, H. R., de Freitas, H. C., Figueira, Ames and de Sousa, C. A. D. 2004. Biometric and micrometeorological measurements of tropical forest carbon balance. *Ecological Applications*. 14:S114-S126.
- Moldrup, P., Olesen T., Yamaguchi, T., Schjønning, P., and D.E., Rolston. 1999. Modeling diffusion and reaction in soils: VIII. Gas diffusion predicted from single-potential diffusivity or permeability measurements. *Soil Science* 164:75–81.
- Monson, R. K. Sparks J. P. Rosenstiel T. N. Scott-Denton L. E. Huxman T. E. Harley P. C. Turnipseed A. A. Burns S. P. Backlund B. Hu J. 2005. Climatic influences on net ecosystem CO₂ exchange during the transition from wintertime carbon source to springtime carbon sink in a high-elevation, subalpine forest. *Oecologia*. 146:130-147.

- Monteith J.L. és Unsworth M.H. 1990. Principles of environmental physics. Chpaman and Hall, New York pp 291. and Hall, New York pp 291.
- Moody, A., Johnson, D. M., 2001. Land-surface phenologies from AVHRR using the discrete fourier transform. Remote Sensing of Environment 75, 305-323.
- Morgan, J. A. Pataki D. E. Korner C. Clark H. Del Grosso S. J. Grunzweig J. M. Knapp A. K. Mosier A. R. Newton P. C. D. Niklaus P. A. Nippert J. B. Nowak R. S. Parton W. J. Polley H. W. Shaw M. R. 2004. Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. Oecologia. 140:11-25.
- Mott, K. A. 2009. Opinion: Stomatal responses to light and CO₂ depend on the mesophyll. Plant Cell and Environment. 32:1479-1486.
- Moyano F.E., Kutsch W., Schulze E.-D. 2007. Response of mycorrhizal, rhizosphere and soil basal respiration to temperature and photosynthesis in a barley field. Soil Biology and Biochemistry, 39 843-853. p.
- Myklebust, M.C., Hipps, L.E., Ryel, R.J. (2008): Comparison of eddy covariance, chamber, and gradient methods of measuring soil CO₂ efflux in an annual semi-arid grass, *Bromus tectorum*. Agricultural and Forest Meteorology 148 1894–1907. p.
- Nagy Z. 1994. Denzitásfüggő ökofiziológiai folyamatok termesztett növényi állományokban. Kandidátusi értekezés. pp. 81.
- Nagy, Z., Szente, K. and Tuba, Z. 1997. Acclimation of dicot and monocot temperate species to long-term elevated CO₂ concentration. Abst. Bot. 21: 329-336.
- Nagy Z., Pintér K., Czóbel Sz., Balogh J., Horváth L., Fóti Sz., Barcza Z., Weidinger T., Csintalan Zs., Dinh N. Q., Grosz B., Tuba Z. 2007. The carbon budget of a semiarid grassland in a wet and a dry year in Hungary. Agriculture, Ecosystems and Environment, 121 21-29. p.
- Nagy Z., Pintér K., Kristóf, D. 2007b. Scale of heterogeneity in a grassland ecosystem Optimising Access to Spot Infrastructure for Science, OASIS workshop, 26-27th April, 2007, Toulouse, CNES.
- Nagy, Z. Tuba Z. 2008. Effects of elevated air CO₂ concentration on loess grassland vegetation as investigated in a mini FACE experiment. Community Ecology. 9:153-160.
- Novick, K. A. Stoy P. C. Katul G. G. Ellsworth D. S. Siqueira M. B. S. Juang J. Oren R. 2004. Carbon dioxide and water vapor exchange in a warm temperate grassland. Oecologia. 138:259-274.
- Nowak, R. S. DeFalco L. A. Wilcox C. S. Jordan D. N. Coleman J. S. Seemann J. R. Smith S. D. 2001. Leaf conductance decreased under free-air CO₂ enrichment (FACE) for three perennials in the Nevada desert. New Phytologist. 150:449-458.
- Ohtaki, E. 1984. Application of an infrared carbon-dioxide and humidity instrument to studies of turbulent transport. Boundary-Layer Meteorology. 29:85-107.

- Optimising Access to Spot Infrastructure for Science, OASIS workshop, 26-27th April, 2007, Toulouse, France organised by CNES
- Penning de Vries F.W.T. Jansen D.M. ten Berge H.F.M. és Bakema A. 1989. Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Pudoc, Wageningen pp. 271.
- Papale, D. and Valentini, A. 2003. A new assessment of European forests carbon exchanges by eddy fluxes and artificial neural network spatialization. *Global Change Biology*. 9:525-535.
- Papale, D., Reichstein, M., Aubinet, M., Canfora, E., Bernhofer, C., Kutsch, W., Longdoz, B., Rambal, S., Valentini, R., Vesala, T. and Yakir, D. 2006. Towards a standardized processing of Net Ecosystem Exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation. *Biogeosciences*. 3:571-583.
- Pavelka M., Acosta M., Janouš D. 2004. A new device for continuous CO₂ flux measurement in forest stand. *Ekológia Bratislava* 23 88-100. p.
- Pavelka M., Acosta M., Marek M.V., Kutsch W., Janous D. 2007. Dependence of the Q₁₀ values on the depth of the soil temperature measuring point. *Plant and Soil*, 292 171-179. p.
- Pintér K. 2010: Eddy kovariancia mérések gyepfelszínek felett. PhD értekezés, Szent István Egyetem, Gödöllő, pp.73.
- Pintér, K. Barcza Z. Balogh J. Czobel S. Csintalan Z. Tuba Z. Nagy Z. 2008. Interannual variability of grasslands' carbon balance depends on soil type. *Community Ecology*. 9:43-48.
- Pintér, P. J. Kimball, B. A. Wall, G. W. LaMorte, R. L. Hunsaker, D. J. Adamsen, F. J. Frumau, K. F. A. Vugts, H. F. Hendrey, G. R. Lewin, K. F. Nagy, J. Johnson, H. B. Wechsunge, F. Leavitt, S. W. Thompson, T. L. Matthias and A. D. Brooks, T.J. 2000. Free-air CO₂ enrichment FACE. blower effects on wheat canopy microclimate and plant development. *Agricultural and Forest Meteorology* 103: 319-333.
- Polley, H. W. Frank A. B. Sanabria J. Phillips R. L. 2008. Interannual variability in carbon dioxide fluxes and flux-climate relationships on grazed and ungrazed northern mixed-grass prairie. *Global Change Biology*. 14:1620-1632.
- Potts, D.L., Huxma, T.E., Enquis, B.J., Weltzin, J.F., Williams, D.G. 2006. Resilience and resistance of ecosystem functional response to a precipitation pulse in a semi-arid grassland. *Journal of Ecology*, 94 23-30.
- Pritchard, S. G. Rogers H. H. Prior S. A. Peterson C. M. 1999. Elevated CO₂ and plant structure: a review. *Global Change Biology*. 5:807-837.
- Proctor, M. C. F. Nagy Z. Csintalan Z. Takacs Z. 1998. Water-content components in bryophytes: analysis of pressure-volume relationships. *Journal of Experimental Botany*. 49:1845-1854.
- Pumpanen J., Kolari P., Ilvesniemi H., Minkkinen K., Vesala T., Niinistö S., Lohila A., Larmola T., Morero M., Pihlatie M., Janssens I., Yuste J.C., Günzweig J.M., Reth S., Subke J.A., Savage K., Kutsch W., Østreng G., Ziegler W.,

- Anthony P., Lindroth A., Hari P. 2004. Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux. – *Agricultural and Forest Meteorology*, 123 159-176. p.
- Raich J.W., Potter C.S. Bhagawati D. 2002. Interannual variability in global soil respiration, 1980–94. *Global Change Biology* 8 800-812. p.
- Raich J.W., Tufekcioglu A. 2000. Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry* 48 71-90. p.
- Rakonczay Z. 1997. Characterizing the respiration of stems and roots of three hardwood tree species in the Great Smoky Mountains, PhD dissertation, Virginia Polytechnic Institute pp. 145.
- Reed, B. C., Brown, J.F., Vanderzee, D., Loveland, T.R., Merchant, J.W., Ohlen, D.O., 1994. Measuring Phenological Variability From Satellite Imagery. *Journal of Vegetation Science* 5, 703-714.
- Reichstein M., Falge E., Baldocchi D., Papale D., Aubinet M., Berbigier P., Bernhofer C., Buchmann N., Gilmanov T., Granier A., Grunwald T., Havrankova K., Ilvesniemi H., Janous D., Knohl A., Laurila T., Lohila A., Loustau D., Matteucci G., Meyers T., Miglietta F., Ourcival J.M., Pumpanen J., Rambal S., Rotenberg E., Sanz M., Tenhunen J., Seufert G., Vaccari F., Vesala T., Yakir D., Valentini R. 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology*, 11 1424-1439. p.
- Reichstein, M., Tenhunen, J., Rouspard, O., Ourcival, J. M., Rambal, S., Miglietta, F., Peressotti, A., Pecchiari, M., Tirone, G. and Valentini, R. 2003. Inverse modeling of seasonal drought effects on canopy CO₂/H₂O exchange in three Mediterranean ecosystems. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*. 108:
- Reth S., Reichstein M., Falge E. 2008. The effect of soil water content, soil temperature, soil pH-value and the root mass on soil CO₂ efflux – a modified model. *Plant and Soil*, 268 21-33. p.
- Reth, S. Gockede M. Falge E. 2005. CO₂ efflux from agricultural soils in Eastern Germany - comparison of a closed chamber system with eddy covariance measurements. *Theoretical and Applied Climatology*. 80:105-120.
- Reynolds, O 1895. On the dynamical theory of incompressible viscous fluids and the determination of criterion. *Philosophical Transactions of Royal Society of London*. A17. A17:935-982.
- Rochette P., Flanagan L.B., Gregorich E.G. 1999. Separating soil respiration into plant and soil components using analyses of the natural abundance of carbon-13. *Soil Science Society of America Journal* 63 1207–1213. p.
- Rogers, H. H., J.F. Thomas & G. E. Bingham. 1983. Response of agronomic and forest species to elevated CO₂. *Science* 220:428-429.
- Ross, J., Sulev, M., 2000. Sources of errors in measurements of PAR. *Agric.Forest Meteorol.* 100, 103–125.
- Sage, R. F., T.D. Sharkey & J. R. Seeman. 1989. Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiol.* 89:590-596.

- Saiz G., Black K., Reidy B., Lopez S., Farrell E.P. 2007. Assessment of soil CO₂ efflux and its components using a process-based model in a young temperate forest site. *Geoderma*, 139 79-89. p.
- Singh J.S., Gupta S.R. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Reviews*, 43 449-528. p.
- Smith W.R. 2003. Moisture, carbon and inorganic nutrient controls of soil respiration at a sub-Antarctic isles. *Soil Biology & Biochemistry* 35 77–91
- Soegaard, H., Jensen, N.O., Boegh, E., Hasager, C.B., Schelde K., Thomsen, A., 2003, Carbon dioxide exchange over agricultural landscape using eddy correlation and footprint modelling, *Agric. For. Meteorol.* 114: 153–173.
- Soussana J F, Allard V, Pilegaard K, Ambus P, Amman C, Campbell C, Ceschia E, Clifton-Brown J, Czóbel S, Domingues R, Flechard C, Fuhrer J, Hensen A, Horvath L, Jones M, Kasper G, Martin C, Nagy Z, Neftel A, Raschi A, Baronti S, Rees R M, Skiba U, Stefani P, Manca G, Sutton M, Tuba Z, Valentini R. 2007. : Full accounting of the greenhouse gas CO₂; N₂O; CH₄) budget of nine European grassland sites. *AGR ECOSYST ENVIRON* 121: 121-134 2007)
- Stulen, I., Steg K, Van Schalkwijk I, Posthumus F. and De Kok, Lj. 2000. Effect of elevated atmospheric CO₂ on carbohydrate partitioning and plant growth. *Phyton-Annales Rei Botanicae* 40: 103-110.
- Stull, R.B. 1997. An introduction to boundary layer meteorology. 670.
- Subke J.-A., Inglima I., Peressotti A., Vedove G.D., Cotrufo M.F. 2004. A new technique to measure soil CO₂ efflux at constant CO₂ concentration. *Soil Biology & Biochemistry*, 36 1013–1015. p.
- Suyker, A. E. and Verma, S. B. 2001. Year-round observations of the net ecosystem exchange of carbon dioxide in a native tallgrass prairie. *Global Change Biology*. 7:279-289.
- Swibank, W.C. 1951. Measurement of vertical transfer of heat and water vapor by eddies in the lower atmosphere. *Journal of Meteorology*. 8:135-145.
- Szente, K. Nagy Z. Tuba Z. Fekete G. 1996. Photosynthesis of *Festuca rupicola* and *Bothriochloa ischaemum* under degradation and cutting pressure in a semiarid loess grassland. *Photosynthetica*. 32:399-407.
- Tang J.W., Baldocchi D.D., Xu L. 2005. Tree photosynthesis modulates soil respiration on a diurnal time scale. *Global Change Biology*, 11 1298-1304. p.
- Thornley J.H.M. és Johnson I. R. 1990. Plant and crop modelling. A mathematical approach to plant and crop physiology. Oxford Science Publications, Clarendon Press, Oxford, pp. 669.
- Tóth, E., Koós, S., Farkas, Cs., Németh, T. 2005. Carbon dioxide emission from calcareous chernozem soil. *Cereal Research Communications* 33 129-132.
- Triggs, J. M. Kimball B. A. Pinter P. J. Wall G. W. Conley M. M. Brooks T. J. LaMorte R. L. Adam N. R. Ottman M. J. Matthias A. D. Leavitt S. W. and Cervený R. S. 2004. Free-air CO₂ enrichment effects on the energy balance

- and evapotranspiration of sorghum. *Agricultural and Forest Meteorology* 124: 63-79.
- Tuba Z. 1995. Növényököfiziológiai válaszok jelenlegi és emelt CO₂-szint mellett. MTA doktori értekezés. pp.
- Tuba, Z. Szente K. Nagy Z. Csintalan Z. Koch J. 1996. Responses of CO₂ assimilation, transpiration and water use efficiency to long-term elevated CO₂ in perennial C₃ xeric loess steppe species. *Journal of Plant Physiology*. 148:356-361.
- Tuba Z, Csintalan Zs, Nagy Z, Szente K, Kemény G, Takács Z, Koch J, Badacsonyi A, Murakeözy É P, Ötvös E, Bartha S. 1998. Egy növényközösség működése: szünfiziológiai alapozás. In: Fekete G (szerk.) A közösségi ökológia frontvonalai. Budapest: Scientia, 1998. pp. 171-196.
- Valentini, R., Mugnozza, G. E. S., Deangelis, P. and Bimbi, R. 1991. An experimental test of the eddy-correlation technique over a mediterranean macchia canopy. *Plant Cell and Environment*. 14:987-994.
- van Gorsel, E. Leuning, R., Cleugh, H. A., Keith, H., Suni, T. 2007. Nocturnal carbon efflux: reconciliation of eddy covariance and chamber measurements using an alternative to the u*)-threshold filtering technique. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology*. 59:397-403.
- Vanhala P., Karhu K., Tuomi M., Sonninen E., Jungner H., Fritze H., Liski J., 2007. Old soil carbon is more temperature sensitive than the young in an agricultural field. *Soil Biology and Biochemistry*, 39 2967-2970. p.
- Verma S.B. 1990. Micrometeorological methods for measuring surface fluxes of mass and energy. *Remote Sens. Rev.* 5 99-115. p.
- Verma, S. B., Baldocchi, D. D., Anderson, D. E., Matt, D. R. and Clement, R. J. 1986. Eddy fluxes of CO₂, water-vapor and sensible heat over a deciduous forest. *Boundary-Layer Meteorology*. 36:71-91.
- Verma, S. B., Kim, J. and Clement, R. J. 1989. Carbon-dioxide, water-vapor and sensible heat fluxes over a tallgrass prairie. *Boundary-Layer Meteorology*. 46:53-67.
- Volk, M. Niklaus P. A. Korner C. 2000. Soil moisture effects determine CO₂ responses of grassland species. *Oecologia*. 125:380-388.
- Wan S., Luo Y. 2003. Substrate regulation control of soil respiration in a tallgrass prairie: results of a clipping and shading experiment. *Global Biogeochemical Cycles*, 17 1054-1066. p.
- Wan S., Norby R.J., Ledford J., Weltzin J.F. 2007. Responses of soil respiration to elevated CO₂, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology*, 13 2411-2424. p.
- Wang W.J., Zu Y.G., Wang H.M, Hirano T., Takagi K., Sasa K., Koike T. 2005. Effect of collar insertion on soil respiration in a larch forest measured with a LI-6400 soil CO₂ flux system. *Journal of Forest Research*, 10 57-60. p.
- Wang, Q., Tenhunen, J., Dinh, N. Q., Reichstein, M., Vesala, T., Keronen, P., 2004. Similarities in ground- and satellite-based NDVI time series and their

- relationship to physiological activity of a Scots pine forest in Finland. *Remote Sensing of Environment* 93, 225-237.
- Wesely, M. L., Cook, D. R. and Hart, R. L. 1983. Fluxes of gases and particles above a deciduous forest in wintertime. *Boundary-Layer Meteorology*. 27:237-255.
- Wilczak, J. M., Oncley, S. P., Stage, S. A., 2001. Sonic anemometer tilt correction algorithms. *Boundary-Layer Meteorology* 99, 127-150.
- Wilson J.M., Griffin D.M. 1975. Water potential and a respiration of microorganisms in the soil. *Soil Biology and Biochemistry* 7 373-378. p.
- Wofsy, S. C., Goulden, M. L., Munger, J. W., Fan, S. M., Bakwin, P. S., Daube, B. C., Bassow, S. L. and Bazzaz, F. A. 1993. Net exchange of CO₂ in a midlatitude forest. *Science*. 260:1314-1317.
- Wohlfahrt, G. Éerson-Dunn M. Bahn M. Balzarolo M. Berninger F. Campbell C. Carrara A. Cescatti A. Christensen T. Dore S. Eugster W. Friborg T. Furger M. Gianelle D. Gimeno C. Hargreaves K. Hari P. Haslwanter A. Johansson T. Marcolla B. Milford C. Nagy Z. Nemitz E. 2008. Biotic, Abiotic, and Management Controls on the Net Ecosystem CO₂ Exchange of European Mountain Grasslands Ecosystems. *Ecosystems*. 11:1338-1351.
- Wullschlegel, S. D. Tschaplinski T. J. Norby R. J. 2002. Plant water relations at elevated CO₂ - implications for water-limited environments. *Plant Cell and Environment*. 25:319-331.
- Wyckoff, P. H. Bowers R. 2010 Response of the prairie-forest border to climate change: impacts of increasing drought may be mitigated by increasing CO₂. *Journal of Ecology*. 98:197-208. 0
- Wylie, B. K., Johnson, D. A., Laca, E., Saliendra, N. Z., Gilmanov, T. G., Reed, B. C., Tieszen, L. L., Worstell, B. B., 2003. Calibration of remotely sensed, coarse resolution NDVI to CO₂ fluxes in a sagebrush-steppe ecosystem. *Remote Sensing of Environment* 85, 243-255.
- Xu L., Baldocchi D.D. 2004. Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology*, 123 79-96. p.
- Xu, L. K., Baldocchi, D. D., Tang, J. W., 2004. How soil moisture, rain pulses, and growth alter the response of ecosystem respiration to temperature. *Global Biogeochemical Cycles* 18,
- Yi, C. X. Li R. Z. Bakwin P. S. Desai A. Ricciuto D. M. Burns S. P. Turnipseed A. A. Wofsy S. C. Munger J. W. Wilson K. Monson R. K. 2004. A nonparametric method for separating photosynthesis and respiration components in CO₂ flux measurements. *Geophysical Research Letters*. 31:
- Yuste, J. C., Janssens, I. A., Carrara, A., Ceulemans, R., 2004. Annual Q(10) of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology* 10, 161-169.