Szent István Egyetem

Gyepek szénmérleg-komponenseinek mérése és modellezése

Doktori értekezés

BALOGH JÁNOS

Gödöllő

2009.

A doktori iskola

megnevezése:	Biológiatudományi Doktori Iskola
tudományága:	Biológiai tudomány
vezetője:	PROF. DR. BAKONYI GÁBOR Intézetvezető egyetemi tanár, az MTA doktora SZIE, Mezőgazdaság és Környezettudományi Kar Állattudományi Alapok Intézet
Témavezető:	DR. NAGY ZOLTÁN PHD Egyetemi docens SZIE, Mezőgazdaság és Környezettudományi Kar Növénytani és Ökofiziológiai Intézet
Társtémavezető:	PROF. DR. TUBA ZOLTÁN † Intézetvezető egyetemi tanár, az MTA doktora SZIE, Mezőgazdaság és Környezettudományi Kar Növénytani és Ökofiziológiai Intézet

....

Az iskolavezető jóváhagyása A témavezető jóváhagyása

Tuba Zoltán professzor emlékének

TARTALOMJEGYZÉK

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE ... 9
1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK ... 11
1.1. A téma aktualitása, jelentősége ... 11
1.2. A kutatás célkitűzései ... 13
2. A KUTATÁS IRODALMI HÁTTERE, MEGALAPOZOTTSÁGA ... 15
2.1. Globális folyamatok hatása a vegetáció szerkezetére és működésére ... 16
2.2. A növények szénmérlege ... 18
2.2.1. A CO_2 gázcsere térbeli változatossága ... 19
2.3. C-mérleg komponensek elkülönítése ... 21
2.4. A szénmérleg-vizsgálatok módszerei ... 22
2.4.1. Egyedszintű vizsgálatok ... 22
2.4.2. Ökoszisztémák szénmérlegének és -forgalmának vizsgálata makro- és állományléptékben ... 23
2.4.3. Reco és GPP mérések, becslések ... 28
2.4.4. Az ökoszisztéma C-forgalom modellezése ... 29
2.5. Talajlégzés ... 30
2.5.1. A talajlégzést befolyásoló tényezők ... 31
2.5.2. A talajlégzés mérése ... 32
2.5.3. Nyílt rendszerű talajlégzés-mérés ... 33
2.5.4. A talajlégzés komponensei ... 33
2.5.5. A talajlégzés particionálásának módszerei ... 35
3. MÓDSZEREK ... 37
3.1. Vizsgálati területek ... 37
3.1.1. Bugac ... 37
3.1.2. Isaszeg-Nagytarcsa ... 37
3.1.3. Szurdokpüspöki, Mátra ... 38
3.1.4. Vácrátót, Tece-legelő ... 39
3.1.5. Gödöllő, SZIE, Botanikus kert ... 39
3.1.6. Bílý Kříž ... 40
3.2. Használt műszerek ... 40
3.2.1. Eddy-kovariancia technika ... 40
3.2.2. Kamrás NEE mérés ... 41
3.2.3. A talajlégzés mérése ... 43
3.2.4. Gyökérlégzés mérések ... 44
3.2.6. Modellezés ... 46
3.2.7. Statisztikai értékelés ... 46
4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK ... 47
4.1. Mérés-módszertani eredmények ... 47
4.1.1 Zárt kamrás CO_2 gázcsere mérések ... 47
4.1.2. Nyílt kamrás mérések ... 51
4.1.4. Sebzési légzés ... 59
4.2. Szénmérleg komponensek mérése ... 61
4.2.1. Talajlégzés mérések 5 különböző magyarországi talajtípuson ... 61
4.2.2. A talajlégzést meghatározó környezeti tényezők ... 67
4.3. Gyökérlégzés vizsgálatok ... 76
4.3.1. Mikrobiális (alap) légzés aránya az Rs-en belül ... 77
4.3.2. Direkt gyökérlégzés –mérések ... 80
4.4. A talajlégzés modellezése ... 86
5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK ... 89
6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK ... 91

7. ÖSSZEFOGLALÁS 93
8. SUMMARY 95
MELLÉKLETEK 97
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS 115

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

Cd	CO_2 koncentráció differencia (µmol mol^{-1})
Cref	CO_2 koncentráció a referencia levegőben (µmol mol^{-1})
Cout	CO_2 koncentráció az analízis levegőben (µmol mol^{-1})
EC	eddy-kovariancia
Ediff	vízgőznyomás differencia (mbar)
Eout	vízgőznyomás az analízis levegőben (mbar)
Eref	referencia vízgőznyomás (mbar)
GPP	bruttó primer produkció (g C m^{-2} $év^{-1}$)
LAI	levélfelület-index (m^2 m^{-2})
NDVIb	szélessávú NDVI index
NEE	nettó ökoszisztéma gázcsere (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})
OC	nyílt rendszerű kamrás gázcseremérés
PAR	fotoszintetikusan aktív radiáció (µmol foton m^{-2} s^{-1})
Reco	ökoszisztéma-légzés (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})
Rr	gyökérlégzés (µmol CO_2 kg sz.a.$^{-1}$ s^{-1})
Rs	talajlégzés (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})
RWC	gyökér víztartalom (g H_2O g sz.a.$^{-1}$)
SD	szórás
SOM	talajbeli szervesanyag
SWC	talajvíztartalom (térfogat%)
Tair	léghőmérséklet (°C)
Tkamra	hőmérséklet a gázcseremérő kamrában (°C)
TOC	teljes organikus széntartalom a talajban (g kg^{-1})
TON	teljes organikus nitrogéntartalom a talajban (g kg^{-1})
Ts	talajhőmérséklet (°C)
VPD	víztelítettségi hiány (mbar)

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK

1.1. A téma aktualitása, jelentősége

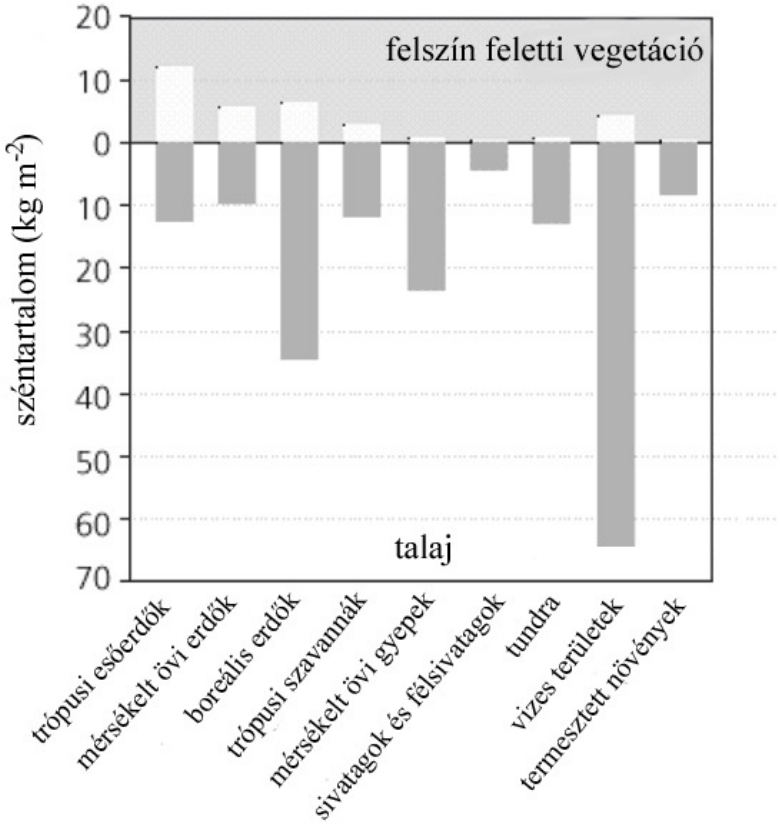
Napjainkban egyre sürgetőbbé vált a növényzet légköri üvegházgáz-mérlegre (kibocsátás és elnyelés összege) gyakorolt hatásának megismerése. Az üvegházhatású nyomgázok bioszféra-atmoszféra között zajló cseréjét, az üvegházgáz-mérleg alakulását a vegetáció és a talaj minősége és működése, illetve a terület mezőgazdasági kezelési és használati gyakorlata alapvetően befolyásolja. Az ökoszisztémák gázcseréjében szerepet játszó három üvegházhatású gáz közül a CO_2-nál a talaj és a vegetáció szerepe döntő, a N_2O-ot a talajok, míg a CH_4-t a vizes élőhelyek és a legelő állatok bocsátják ki (ez utóbbi a talajjal is cserélődhet, sőt, száraz talajok esetében elnyelés is lehet) (HORVÁTH ET AL. 2008). Az üvegházhatású gázok légköri mennyisége az ipar, a mezőgazdaság vagy a közlekedés által kibocsátott szennyezés következtében folyamatosan növekszik. Emelkedő koncentrációjuk a felszín hőleadását gátolva a felszín és a légkör melegedését idézi elő. Az emberi tevékenység okozta kibocsátás nagy pontossággal becsülhető, ugyanez mondható el az ökoszisztémák folyamatban betöltött szerepéről. Az utóbbi évtizedben az Európai Unió több olyan kutatási programot indított (Carboeurope IP, Nitroeurope IP, Carboocean IP stb.), melyek célja az ökoszisztémák üvegházgáz-forgalmának, elsősorban az elnyelés mértékének leírása.

A mérsékeltövi füves területek – nagy kiterjedésük miatt is – fontos komponensei a globális szénforgalomnak (COUPLAND 1992), és a globális klímaváltozás hatása is várhatóan erőteljes lesz ebben a régióban. Jelentőségüket külön növeli, hogy területük a fás vegetációval borított területek jelenleg is fokozódó zsugorodásával egyre emelkedik.

A füves területekre jellemző, hogy szervesanyag-tartalmuk (széntartalmuk) nagy részét a föld alatti növényi részek és a talaj szervesanyag-tartalma adja (1. ábra). Ez a tulajdonság fontos szénforgalmuk szempontjából is, mivel a felvett szén hosszú ideig tárolódhat a talajban. Ahhoz, hogy megismerjük a füves területek szerepét a globális szénforgalomban, és meg tudjuk jósolni a globális klímaváltozás várható hatását, CO_2-gázcseréjük vizsgálatára van szükség a lehető legtöbb ökoszisztémában. Viszonylag kis területen belül is óriási lehet a talaj szerkezetének, összetételének, a rajta fejlődő vegetációnak a változatossága, nem is beszélve a nagyobb léptékben megnyilvánuló klimatikus különbségekről.

Európa területének kb. 20%-át borítja mérsékeltövi füves vegetáció, Magyarországon is jelentősnek mondható a füves területek aránya. A honfoglalás korában még az ország területének kb. 30 %-át borították gyepek, mára ez 11%-ra, kb. 1,1 millió hektárra csökkent (KELEMEN 1997). Alföldi löszgyepeink csak töredékeikben maradtak fenn, hiszen ezek a talajok a legalkalmasabbak a mezőgazdasági termelésre, a rosszabb talajadottságokkal rendelkező homoki

gyepek közül azonban többet megőriztünk a Nyírségben, a Duna-Tisza Közén és Külső-Somogyban.



1. ábra: Különböző vegetációtípusok széntartalma a talaj felett és a talajban (forrás: www.carboeurope.org).

A növénytársulások energiafelvételének és növekedésének alapja a szénmetabolizmus és a CO_2-asszimiláció, ezért a társulás-fotoszintézist, társulás-légzést és ezek limitáló tényezőit, elsősorban a klíma hatásait kell vizsgálnunk (TUBA ET AL. 1998). A vizsgálati objektumként választott gyepek esetében a fő limitáló tényező a csapadék mennyisége és eloszlása, de ez a megállapítás voltaképpen hazánk nagy részére igaz. Ha a tavaszi-nyári időszakban tartósan kevés a csapadék (aszály), akkor az éves szénmérleg csökkenő gyökér- és talajlégzés esetén is veszteséges (negatív) lehet (NAGY ET AL. 2007). Ha ez több egymást követő évben megismétlődik, nagy az esély a gyep felnyílására és a terület sivatagosodására. Erre figyelmeztetnek bennünket azok az előrejelzések is, melyek a globális klímaváltozás hazai hatásait elemzik. Várható, hogy Magyarországon a közeljövőben magasabb lesz az évi középhőmérséklet, kevesebb lesz az éves csapadék összege és annak eloszlása is megváltozik

(PÁLVÖLGYI 2000, BARTHOLY ET AL. 2008). Ennek hatására főként az Alföld területén sivatagosodási folyamatok indulhatnak meg.
A klímának a szénmérlegre és ezen belül a talajlégzésre gyakorolt hatása igen összetett, nehezen mérhető, de a kapott eredmények segítségével közelebb juthatunk ennek megértéséhez. Ehhez komoly méréstechnikai háttérre van szükség. A vizsgálatok fő helyszínei a Szent István Egyetem Növénytani és Ökofiziológiai Intézetének bugaci és mátrai kutatóállomása, amelyek 2002, illetve 2003 óta működnek folyamatosan, valamint az Intézet Botanikus Kertje és laboratóriuma voltak. A vizsgálat szervesen kapcsolódik a Carboeurope IP és Nitroeurope IP EU finanszírozású projektekhez, amelyeknek célja a különböző európai ökoszisztémák üvegházgáz-mérlegének vizsgálata. Az elvégzett mérések részét képezték hazai finanszírozású OTKA pályázatoknak is.
Az utóbbi években megszaporodtak a szénforgalommal, annak komponenseivel foglalkozó munkák és sok általánosan hasznosítható ismerettel rendelkezünk a témában. Mégis nagy jelentősége van a lokálisan jelentős ökoszisztémákban végzett vizsgálatoknak, amelyek pontos képet adnak azok szénforgalomban betöltött szerepéről. A jelen dolgozatban szereplő mérések új ismereteket adnak Hazánk néhány jellegzetes és fontos természetes ökoszisztémájának szénforgalmáról és a vizsgálat módszereiről. Fontos, hogy a mérések eredményeinek felhasználása talajlégzés-modell készítésére ad módot, amellyel lehetővé válik az esetenkénti mérések közti időszakok légzési aktivitásának, a talajból távozó szén mennyiségének becslése.

1.2. A kutatás célkitűzései

A dolgozat témája két fő célkitűzés köré rendezhető: (1) a kamrás gázcseremérés mérés-módszertani kérdései, és ezekből kiindulva (2) szénmérleg-komponensek mérési eredményei hazai gyepekben, azon belül is elsősorban a bugaci homoki legelő (*Cynodonti- Festucetum pseudovinae*) ökoszisztéma példáján.
Munkánk során az első kérdéskörrel kapcsolatban a következő kérdésekre kerestük a választ:

- Használható-e kamrás technika a szénmérleg hosszútávú nyomon követésére?
- Mennyiben egyeznek a kamrás technikával mért, illetve az eddy-kovariancia módszerrel mért értékek?
- Használható-e a nyílt rendszerű gázcseremérés a talajlégzés folyamatos mérésére?

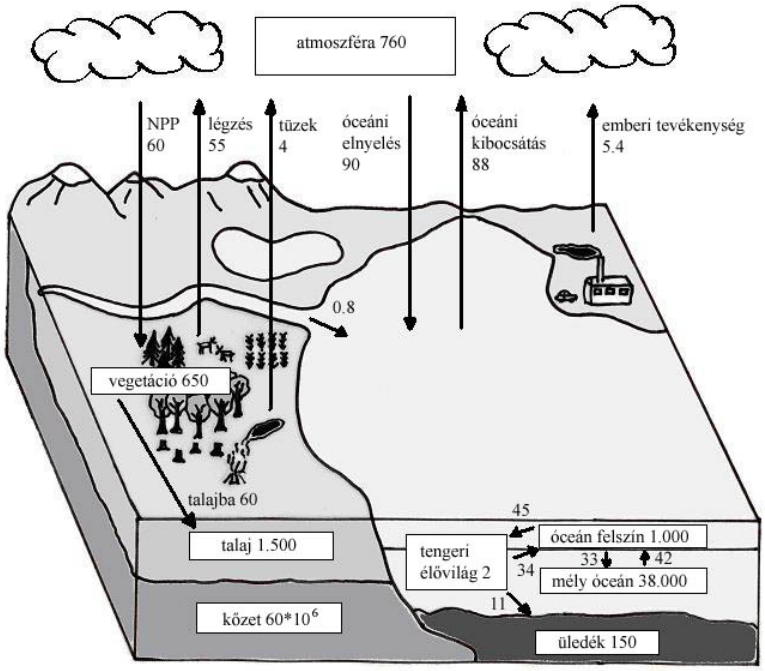
A második kérdéskörben a következő kérdéseket/célkitűzéseket fogalmaztuk meg:

- Milyen környezeti tényezők befolyásolják a gyepek szénmérlegét az év különböző időszakaiban?
- Mekkora a részaránya a talajlégzésnek a gyepek szénmérlegében?

- Leírható-e egységes modellel a különböző talajtípusok légzési aktivitásának környezeti tényezőktől való függése?
- A talajlégzésen belül hogyan alakul a gyökérlégzés és a mikrobiális légzés aránya?
- Milyen biotikus tényezők befolyásolják a talajlégzés mértékét, kimutatható-e kapcsolat a fotoszintetikus CO_2 felvétel és a talajlégzés között?
- Mi és hogyan befolyásolja a gyökérlégzést?
- Milyen különbségek vannak a különböző évekre becsült talajlégzés-összegben?

2. A KUTATÁS IRODALMI HÁTTERE, MEGALAPOZOTTSÁGA

A természetes növénytársulások élettani működéséről még a közelmúltban is csak a társulásszerveződés két szélső szintjéről, illetve a növénytársulások térbeli léptéke szerinti két szélső pontjáról voltak ismereteink. Infraindividuális (levél, gyökér) autökofiziológiai vizsgálatok alapján közvetve vonhatók le következtetések a növényegyed, vagy vegetációfolt léptékére.



2. ábra: A globális szénforgalom sematikus ábrája. A keretezett egységek a nagyobb szén tározókat, a nyilak a fluxusok irányát és mennyiségét jelölik. Az értékek Pg/év-ben (10^{15} gC/év) vannak megadva (CHAPIN ET AL. 2002 nyomán).

Másrészt sok ismerettel rendelkezünk sokhektáros alapterületű állomány-együttesekből álló társulások produkciójáról, távérzékeléses produkcióbecslési vizsgálatok (DUGAS ET AL. 1999, CASANOVA ET AL. 1998), illetve más makroléptékű mérési módszerek (eddy-kovariancia, Bowen arány) nyomán. Annak ellenére, hogy a klasszikus gyep-ökológiai kutatások térléptéke (deciméteres-méteres lépték) e két tartomány közé esik, a két lépték közötti tartományban zajló fiziológiai folyamatokról kevés ismeretünk van, ami mögött elsősorban méréstechnikai, módszertani okok, hiányosságok állnak.

A szárazföldi vegetáció felszín feletti része közel annyi szenet tartalmaz, mint az atmoszféra, a talajok pedig ennek kb. a kétszeresét (2. ábra). A szárazföldi nettó primer produkció (60 Pg/év) nagyobb, mint az óceáni (40 Pg/év), a kicserélődési idő pedig sokkal hosszabb: átlagosan 11 év, míg a tengerekben átlag 2-3 hét. A talajokban ez az idő átlagosan 25 év. Ezek az átlagos kicserélődési idők azonban elfedik az egyes komponensek közötti nagy különbségeket, így pl. a fotoszintézis által fixált szén néhány másodperc alatt eltávozhat fotorespiráció révén, míg a fában eltárolt szén évtizedekig, évszázadokig kötött (CHAPIN ET AL. 2002).
Az eddigi vizsgálatok alapján a különböző ökoszisztémák C felvevő képességét tekintve általánosságban a következő megállapítások tehetők (BALDOCCHI 2008):

- a legnagyobb éves C felvételt a leghosszabb vegetációs periódussal rendelkező ökoszisztémák adják, nem a legnagyobb maximum felvételt mutatók,
- zavarás hatására szénveszteség következik be, egy következő egyensúlyi állapot beálltáig,
- stresszhatásra csökken az NEE, azon belül a fotoszintézis (nagyobb mértékben) és a légzési aktivitások mértéke (kevésbé) is csökken,
- a klimatikus tényezők közül a csapadék (szárazság) és a hőmérséklet (magas hőmérséklet) gázcserére gyakorolt hatása a legerősebb.

A globális szénmérleg szempontjából a gyepterületek döntő jelentőséggel bírnak, nagy területi elterjedésük, illetve a klimatikus viszonyoktól függő jelentős szén-dioxid felvevő vagy leadó képességük miatt (SUYKER ÉS VERMA 2001). Olyan területeken, ahol valamely környezeti tényező, így pl. a talajban rendelkezésre álló vízmennyiség korlátozott – a nyári időszakban hazánkban is -, a szénfelvétel a csapadékos időszakokra korlátozódik (XU ÉS BALDOCCHI 2004), míg a száraz periódusban jelentős szén leadás történik (NAGY ET AL. 2007, HUNT ET AL. 2004).

2.1. Globális folyamatok hatása a vegetáció szerkezetére és működésére

A globális klímaváltozás hátterében az emelkedő légköri üvegház-gáz koncentráció áll, elsősorban a fosszilis tüzelőanyagok elégetése, a földhasználat változásai, s más emberi beavatkozások folytán (LAVOREL ET AL. 1997, NAGY ET AL. 1997, SUYKER ÉS VERMA 2001). Úgy tűnik, az iparosodás óta fokozódik az emelkedés (MEEHL ET AL. 2007), 2050-re a légköri CO_2 mennyiséget WOODLAND (2002) az antropogén kibocsátás mértékének függvényében 450-600 ppm-re becsüli. A légkör természetes összetevői az üvegházhatású gázok (CO_2, CH_4, N_2O, troposzférikus ózon) és aeroszolok (szulfát és nitrát tartalmú részecskék, korom aeroszol, szerves aeroszol) (SALMA 2006, MEEHL ET AL. 2007), a Föld felszíni hőmérsékletének kialakításában alapvető a jelenlétük (HORTOBÁGYI ÉS SIMON 1981, TUBA ET AL. 2007). Az előbbiek emelkedő koncentrációja azonban gátolja a felszín hőleadását, és a kisugárzott hőt a légkörben tartva annak melegedését idézi elő. Ezt a hőmérséklet-emelkedést 2100-ig LEMMENS ET AL. (2006) 1,4-5,8 °C

közöttinek jósolja. Hatására megváltozik a források elérhetősége (elsivatagosodás: SCHLESINGER ET AL. 1990), a növekedési időszak hossza (HAM ÉS KNAPP 1998), valamint változások figyelhetők meg különböző biogeokémiai és fiziológiai folyamatokban, a produktivitásban is (WOODLAND 2002, TUBA 2005).
A melegedés alapvetően a fotoszintézis és a légzés fokozódását eredményezheti (SALESKA ET AL. 1999), a talajbeli széntartalom egy részének felszabadulására figyelmeztet több munka is (KIRSCHBAUM 2004, SMITH ET AL. 2008). A helyzet azonban valószínűleg nem egyszerűen az, hogy a nagyobb hőmérséklet hatására magasabb légzési aktivitás figyelhető meg, kísérletes munkák akklimatizációs viselkedést („downward" vagy "upward": NAGY ET AL. 1997, WOODLAND 2002, FRÄNZLE 2006, TUBA 2005) írtak le (LUO ET AL. 2001, ELIASSON ET AL. 2005, LEMMENS ET AL. 2006). Állományszinten a forrás/nyelő tulajdonság egyensúlyi helyzettől való tartós eltolódását okozhatja a klímaváltozás (pl. tartósan nyelő: FLANAGAN ET AL. 2002, tartósan C-leadó: NAGY ET AL. 2007). Különösen igaz ez a szárazsággal párosuló magas hőmérsékletre, itt azonban a melegedés légzést növelő hatása már nem egyértelmű (WAN ET AL. 2007): akár a légzés csökkenését is eredményezheti (LELLEI ET AL. 2008a), igaz, ebben az esetben, a felvétel csökkenésével a mérleg szén-veszteséges lesz. Erdőben végzett vizsgálatban a gyökér és gyökérkapcsolt légzés, azaz az új szén részarányának a növekedését tapasztalták csapadékkizárásos kísérlet során. Eszerint a heterotróf komponensre nagyobb hatással lehet a szárazság (BORKEN ET AL. 2006). Figyelembe kell venni továbbá, hogy az újonnan asszimilált szén, valamint a „régi" talajbeli széntartalom mobilizálódásának folyamata másképpen reagálhat a hőmérséklet növekedésére, ez irányú megfigyelések a régi széntartalom magasabb hőmérséklet-érzékenységét jelzik (VANHALA ET AL. 2007).
A szénraktárak mobilizációjára vonatkozóan a klímaváltozás hatását a hideg területeken, különösen az északi félgömbön érdemes vizsgálni, mert a melegebb, szárazabb klíma az itt élő vegetációk szerves szénraktárainak kialakulásakor jellemző nedves és hűvös éghajlatot váltja fel. Az innen felszabaduló CO_2 és CH_4 mennyisége akár igen jelentős lehet, s – pozitív visszacsatolás révén – további melegedést eredményezhet. A talajlégzés intenzitásának 36%-os növekedését tapasztalták emelt CO_2 koncentráción elsősorban a növekvő produkció hatására (WAN ET AL. 2007). A folyamat lassulását jósolják azonban a felszín alatt, mélyebben elhelyezkedő rétegek lassabb bomlása miatt (CHRISTENSEN ET AL. 1999). Általában is eltolódni látszik a talajok C-ekvilibriuma az újonnan, emelt CO_2-koncentráción nagyobb tömegben képződött szerves szén gyorsabb, könnyebb mikrobiális felhasználása következtében (CARDON ET AL. 2001), de az esetleges növekvő mennyiségű tárolt szén miatt is (JASTROW ET AL. 2005).
Hazánkban a hőmérséklet mellett további jelentős tényező a csapadékeloszlás megváltozása is. Az előrejelzések a téli félévben a csapadék mennyiségének növekedését, a nyári félévben viszont csökkenését vetítik előre (BARTHOLY ET AL. 2008). A csökkenő csapadékmennyiség vagy az eloszlás megváltozása a légzési aktivitások jelentős csökkenését okozhatja (HARPER ET AL. 2005), azonban

hasonlóképpen hat a vegetáció CO_2 felvételére is. Vizsgálatainkban ezért a teljes szénmérleg mellett az egyes komponenseket is szükséges mérnünk, hogy a szénmérleg egyes elemeinek a szerepe meghatározható legyen. A globális folyamatok ökoszisztéma C-forgalomra gyakorolt hatását tehát helyi szinten, több éven keresztül, lehetőség szerint mind több komponensre bontva kell vizsgálnunk.
A klíma mellett az emberi tevékenység is nagy hatással lehet az ökoszisztémák szénforgalmára különösen, ha a természetes rendszerek mellett a jelentős területeket borító agrárrendszerekre is gondolunk. Ezeknél a rendszereknél is mind gyakrabban merül fel az elsősorban a talajbeli víztartalmat kímélő, de ezzel együtt a széntartalomra is pozitív hatással bíró művelési módok alkalmazásának fontossága (BIRKÁS ÉS JOLÁNKAI 2008).
Egyéb esetekben is, mint pl. egy a termesztés alól kivont terület felhagyása vagy a művelési mód változása, jelentős változás történhet a talaj széntartalmában, különösen az első néhány évben (HU ET AL. 2008). A művelési mód változása csökkenést eredményezhet a diverzitásban is, ami szintén a szénforgalom változásával járhat, csökkenti az ökoszisztéma produkciót (TILMAN 1999, TILMAN ET AL. 2006).

2.2. A növények szénmérlege

A korlátozó környezeti hatások általános következménye, hogy zavar áll be a növények fejlődésének, növekedésének ütemében, így a növények szénmérlegében. Egy növény gyarapodása ugyanis csak akkor biztosított, ha szénmérlege pozitív. Ez azt jelenti, hogy a fotoszintetikus úton újonnan beépített szén mennyisége egy időegység alatt meghaladja a növény különböző légzéseiből származó szénveszteséget, képlettel (TUBA ET AL. 2007):
C-mérleg = felvett C-mennyiség - leadott C-mennyiség
C-mérleg = bruttó fotoszintézis – (mitokondriális légzés + fénylégzés)
Korlátozó környezeti hatások esetén a növény eredetileg pozitív szénmérlege csökken, majd elérheti az ún. produkciós kompenzációs-pontot (TUBA ET AL. 1998). Ekkor a légzésekből származó szénveszteség éppen egyenlő a fotoszintetikusan újonnan beépített szén mennyiségével. Amíg a produkciós kompenzációs pontnál a növény növekedése csak leáll, addig negatív szénmérleg esetén a növény már kezd leépülni. A növény növekedését biztosító egyenletben is megadott szénmérleg a növény életfolyamatai egészének eredője.
Az ökoszisztéma nettó széncseréjének, szénmérlegének vizsgálatakor más megközelítést alkalmazunk, de a szénmérleg lényege nem változik. Itt, mivel rendszerként értelmezzük, külön egységként kezeljük a föld feletti vegetáció CO_2-asszimilációját (nyelő aktivitás, A) és légzését (sötétlégzés, Rd), valamint a talajlégzést (Rs), amely magában foglalja az autotróf és heterotróf komponenseket is. A légzések összessége a gyep forrás aktivitása.
Egyenlettel kifejezve:
Nettó ökoszisztéma gázcsere = fotoszintézis – (talajlégzés + sötétlégzés)

NEE= A+(Rs+Rd)
Ha a talaj és a föld feletti növényi részek légzésének összege meghaladja a fotoszintézis által fixált szén mennyiségét, az ökoszisztéma szénmérlege veszteséges lesz. Az a tény, hogy a talaj folyamatosan bocsát ki CO_2-ot, még kedvezőtlen időszakban is, amikor a fotoszintézis nem működik, a talajlégzés fontos szerepét bizonyítja az ökoszisztémák forrás vagy nyelő aktivitásának kialakításában (TUBA ET AL. 2007).
A meteorológiai szemléletnek megfelelően, azzal egységesen, az atmoszférába irányuló CO_2 áramokat (légzési aktivitás) pozitív előjellel, az atmoszférából a vegetáció és a talaj felé irányuló áramokat pedig negatív előjellel (nyelő aktivitás) használjuk. Így a veszteséges mérleg pozitív előjelű.
A talaj szerves anyagai (humuszanyagai) sokoldalúan befolyásolják az ökoszisztéma működési, szabályozási folyamatait, a talaj szerkezetét, hő- és vízháztartását, a felvehető tápanyagok mennyiségét, a talajlégzést. Különösen kiemelkedő a talaj szerves anyagainak a jelentősége a talajlégzésben. A talaj szerves anyagaiban globálisan kb 1,5 x 10^{18} g szerves kötésű szén található (CHAPIN ET AL. 2002), amely 2-3-szor nagyobb a vegetáció széntartalmánál, ugyanakkor a talajlégzés általi szén-dioxid kibocsátás 10-szer nagyobb a fosszilis tüzelőanyagok elégetéséből származó CO_2 mennyiségnél. Éppen ezért minden olyan változás, amely a talaj szervesanyag-forgalmát érinti, jelentősen befolyásolhatja a légkörbe jutó szén-dioxid mennyiségét, az üvegházhatáson keresztül Földünk hőmérsékletének, klímájának alakulását is.

2.2.1. A CO_2 gázcsere térbeli változatossága

A növénytakaró és környezete nagy változatosságot mutat térben és időben (CRAWLEY 1986, GRACE 1991, SMITH ÉS SMITH 2001). A CO_2-gázcsere minden komponense sajátos, egymástól akár eltérő nagyságrendbe eső térbeli foltmintázattal rendelkezik (MAESTRE ÉS CORTINA 2003, FÓTI 2009), melyeket kevéssé ismerünk. A CO_2-gázcsere horizontális térbeli variabilitása és mintázata egyik részről a növényközösség különböző (felszín feletti és alatti) strukturális jellemzőinek tanulmányozásával közelíthető meg. A vegetációnak egyszerre többféle (például fiziognómiai, azon belül vertikális és horizontális, cönológiai, vagy akár fiziológiai) szerkezete létezik (szerkezeti szimultáneizmus, JUHÁSZ-NAGY 1972), és ezek megközelítésére más és más módszerek alkalmazhatók.
E tulajdonságokat alapvetően az abiotikus és biotikus tényezők térbeli eloszlása határozza meg (LEGENDRE ÉS FORTIN 1989, ALADOS ET AL. 2004). Abiotikus tényezők a fizikai és kémiai talajtulajdonságok (fizikai: textúra, vagyis szemcsenagyság, kötöttség, porozitás vagy pórustérfogat, víz- és hőgazdálkodás, URSINO ÉS CONTARINI 2006, kémiai: pH, adszorpciós tulajdonság, tápanyagtartalom, humusztartalom), a fény és más klimatikus tényezők (FÓTI 2009). Biotikus tényező a talajban a mikrobaközösségek eloszlása (BARDGETT ET AL. 2005), a többi növénnyel folytatott kompetíció, az allelopátiás hatás és a reprodukció típusa (CRAWLEY 1986, SMITH ÉS SMITH 2001). Módosíthatják a

szerkezetet ezeken kívül még például a mikrohabitat-képző zavarások is (COLLINS ÉS GLENN 1988, XU ÉS QI 2001, BONANOMI ET AL. 2006).

Felszín feletti tényezők

Az egyik legalapvetőbb, gázcserét befolyásoló szerkezeti elem a felszín növényzettel való borítottságának mértéke (FÓTI ET AL. 2005), illetve annak mintázata (HOOK ET AL. 1994), a borított területeken a növényegyedek méretének (SUGIYAMA ÉS BAZZAZ 1998, WALLACE ET AL. 2000) és levélfelületének, a vegetáció denzitásának (COSH ÉS BRUTSAERT 2003) és diszpergáltságának térbeli változatossága. A fiziognómiai szerkezet fontos eleme a levélállás-szög, amely a szárazsághoz való alkalmazkodás egyik eszköze lehet, de a fényabszorpció meghatározása révén a szénelnyelést is befolyásolja (WERNER ET AL. 2001). A levelek egyéb jellemzői (orientáció, lombozatban elfoglalt hely, árnyékoltság, esetleg különböző morfológiai bélyegek), s ezek, valamint a sztómanyitottság állandó változásai pl. légáramlás következtében még homogén állománylombozatokban is jelentős forrásai a térbeli heterogenitásnak (AVISSAR 1993). A CO_2-gázcsere térbeliségét ezeken kívül meghatározza a levelek vagy asszimiláló szervek vertikális rétegzettsége (LAD: levélarea-denzitás, levélterület/m^3), horizontális térbeli elrendeződése (LAI, levélfelület-index: levélterület $m^2/1m^2$ földterület, CHEN ÉS BRUTSAERT 1998), valamint a fotoszintetikus pigmentek állománybeli vertikális eloszlása (FEKETE ÉS TUBA 1977) is (FEKETE 1972, WOHLFAHRT ET AL. 2001, SCHIMEL ET AL. 1991.
A növényzet működésének, a produktivitásnak (a produkciós folyamat intenzitása: a produktum, pl. a biomassza/fitomassza tömegváltozása/terület/időegység), illetve a fotoszintetikus teljesítőképességnek (PIAO ET AL. 2006) egyik nem-destruktív becslési módszere a reflektancia-mérés. A reflektanciaspektrum, vagy egyszerűbb esetben a vegetációs index (pl. NDVI=(NIR-R)/(NIR+R), ahol NIR a közeli infravörös tartományban (0,7-1,1 µm), R pedig a látható fény vörös tartományában (0,66 µm) visszavert fény mennyisége) egyszerűen és jól reprezentálja a lombozat méretét, szerkezetét (BRADLEY 2002) és változatosságát (HENEBRY 1993). NDVI-vizsgálatok nyomán a táji léptékű produkcióról sok ismerettel rendelkezünk (CASANOVA ET AL. 1998, DUGAS ET AL. 1999) egyre finomabb felbontású műholdfotók és hiperspektrális felvételek révén. A produkció távérzékeléses becslése azonban, éppen a mért tulajdonságok térbeli variabilitása folytán korrekciókat igényel: a jelet a térben heterogén, zöld vegetációval borított és csupasz talaj arány, az avar és álló holt anyag jelenléte (HENEBRY 1993), az árnyékolás, és az atmoszférikus kioltással (atmoszférikus kioltás vagy attenuáció: a felszínt érő fény elnyelődése és szóródása a légkörben megtett út alatt) kapcsolatos tényezők is zavarhatják. A vegetációs index alkalmas a vegetáció denzitásának térbeli vizsgálatára. A zöld növényzet sűrűsége befolyásolja a talajnedvesség, a felszíni hőmérséklet, az energia- és vízháztartás, a tápanyagforgalom mintázatát, és ez a viszony kölcsönös (GRACE 1991, COSH ÉS BRUTSAERT 2003). Ugyanakkor a

denzitás és a talajnedvesség foltossága hasonlónak tűnik a vizsgált tartományban, ami a két tényező szoros korrelációjára utal, s mindkettő összefügg a CO_2-gázcsere térbeli mintázatával is (FÓTI 2009). A vegetációs index azonban önmagában nem elég a produkció és a C-forgalom vizsgálatára, csak gázcseremérésekkel együtt (LA PUMA ET AL. 2007).

Felszín alatti tényezők

A vegetáció összetétele, föld feletti fiziognómiai szerkezetének variabilitása érinti a gyökérzet talajbeli mintázatát, illetve ezen keresztül a talajlégzés egyéb összetevőit is. A gyökerek növekedése plasztikusan változik, különösen a jó víz- és tápanyag-ellátottságú talajrészek felé intenzív (HOOK ET AL. 1994, BILBROUGH ÉS CALDWELL 1995, CASPER ÉS JACKSON 1997, BARDGETT ET AL. 2005). Időbeli változása akár igen gyors is lehet (skálája napokban(!), JACKSON ET AL. 1990, hetekben, hónapokban mérhető), ami a talajlégzés mintázatának változását eredményezheti. A tápanyagok eloszlásának heterogenitása lényegesen meghaladhatja az állomány felszín feletti heterogenitását (CALDWELL ET AL. 1996), skálája pedig egészen eltérő lehet például a víztartalométól. A jó tápanyag-ellátottságú talajfoltokba juttatott gyökerek mennyisége fontosabb a kompetíció kimenetele szempontjából foltos forráseloszlás esetén, mint az összes gyökér mennyisége.
A talajlégzés, illetve az eredő gázcsere términtázatásnak alakulását az egymás mellett élő növények gyökérzetének átfedése, talajrétegekbeli eloszlása határozza meg. A mikrobiális légzéskomponens térbeliségét a pillangósvirágúak elhelyezkedése is befolyásolja. Száraz gyepekben a szervesanyag mikroléptékű heterogenitásának elsődleges forrása éppen a növényegyedek alatti gyökértömeg és avar-akkumuláció, valamint a gyökérzethez és exudátumaihoz kapcsolt mikrobaközösségek és predátoraik térbeli heterogenitása (HOOK ET AL. 1994, BURKE ET AL. 1998, BARDGETT ET AL. 2005). A talajlégzést eredményező szerves széntartalom azonban számos, egymással kölcsönható fizikai talajtulajdonság (alapkőzet, textúra), a topográfia, a mikroklíma és az élőhely kezelésének is függvénye (MCGRATH ÉS ZHANG 2003).

2.3. C-mérleg komponensek elkülönítése

A növények által felvett szén útja több részre bontható. A 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 az egyetlen táplálék, azaz energiaforrás az ökológiai rendszer minden további komponense számára (a keletkező szénhidrátok és egyéb szerves vegyületek – pl. aminosavak – kémiai energiaként és szénforrásként kerülnek felhasználásra). A növények által megkötött szénmennyiség jelentős része, több mint fele, a növényi légzésre fordítódik

(autotróf légzési komponens), azaz ennyi az energiaveszteség a kilépő hőenergia formájában. Az autotróf respirációnak két komponense van: az önfenntartásra fordítódó, illetve a növekedésre fordítódó légzés. A GPP megmaradt része a nettó elsődleges termék (NPP: net primary production), azaz a növény nettó szénfelvétele. Ennek jelentős része a táplálékhálózat többi tagján keresztül haladva hasznosul, vagy a talajba kerül.
Az ökoszisztéma teljes légzési aktivitása (TER: total ecosystem respiration, vagy Reco) az autotróf (AR) és a heterotróf (HR) légzési komponens összege. A talajlégzés (Rs) szintén tartalmaz autotróf (növényi gyökerek) és heterotróf (mikorrhizák és egyéb gombák, baktériumok, talajfauna) komponenseket, viszont egyértelműen a talajból az atmoszférába irányuló CO_2 leadást jelenti. 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). Ehelyett a későbbiekben leírt felosztást javasolja (1. táblázat).
Az ökológiai rendszer nettó széncseréje (NEE: net ecosystem exchange) egy ökoszisztéma (beleértve a talajt is) által összesen felvett, illetve kibocsátott szén mennyiségének különbsége. Az NEE-t negatív előjellel jelöljük, ha az ökoszisztéma CO_2-t vesz fel, azaz a légkör szempontjából nyelőként működik, illetve pozitív előjellel jelöljük, ha az ökoszisztéma CO_2-t ad le, azaz a légkör szempontjából forrásként működik. A GPP és a respiráció pozitív előjelű. A fentiek értelmében a következő egyenlőségek állnak fenn a definiált mennyiségek között: NEE = TER – GPP; illetve NPP = GPP – AR (TUBA ET AL. 2007).
A CO_2 felvétele egyetlen folyamathoz, a fotoszintézishez köthető, az egyenleg másik oldalát, a légzési aktivitást (Reco) több különböző komponens is meghatározza. A GPP-nek akár 80 % is lehet Reco, amelynek jelentős részét, 50-70%-át adhatja a talajlégzés (JANSSENS ET AL. 2002, LUO ÉS ZHOU 2006).

2.4. A szénmérleg-vizsgálatok módszerei

A növények szénmérlegének vizsgálatát legegyszerűbben a produkció mérésével vagy becslésével lehet elvégezni, ha azonban a klíma hatásainak az elemzése, az egy éven belüli változások nyomon követése a cél, akkor a gázcseremérések a legalkalmasabb vizsgálati módszerek (LA PUMA ET AL. 2007).

2.4.1. Egyedszintű vizsgálatok

A levél- és egyedszintű vizsgálatok is alkalmasak lehetnek egy növényállomány működésének becslésére, hiszen ilyen mérésekre is lehet építeni olyan modellt, amely a terület domináns fajaira koncentrálva nemcsak az egyes levelek mért fiziológiai paramétereinek egyszerű felszorzásával adja meg az állományra jellemző értéket, hanem a levélszögállások és a társulás pontos struktúrájának ismeretében modellezi a fényviszonyokat és egyéb környezeti tényezőket (TAPPEINER ÉS CERNUSCA1998, SINOQUET ET AL. 2000, WOHLFAHRT ET AL. 2001).

Több tudományos munka állítja azonban, hogy az állományfiziológiai működés nem egyenlő az egyes egyedek működésének összegével, hanem állományfoltokat kell mérnünk és vizsgálnunk (DUNCAN 1967, FEKETE ÉS TUBA 1977, GRACE 1983, JOHNSON ÉS THORNLEY 1984, AVISSAR 1993, GRACE 1991, TUBA ET AL., 1998). Egész egyedek esetében sem csak a pillanatnyi, hanem a nagyobb időléptékű fiziológiai válaszokat kell megismernünk (BAZZAZ 1996). További, igen lényeges kérdés, hogy mit tekinthetünk egyetlen növényegyednek pl. a zsombékképző, illetve a klonális növények esetében (OBORNY ÉS BARTHA 1998).
Az egyedszintű vizsgálatok azonban szükségesek. Megalapozhatják a közösség működésének megértését az alkotó fajok megismerésén keresztül. Rávilágítanak egy-egy faj közösségbeli szerepére, mikroklimatikus feltételekhez való nagyfokú adaptációs képességére, fenotipikus plaszticitására (KALAPOS ET AL. 2002). Nélkülözhetetlenek a levél/hajtás, ill. gyökér/egész egyed válaszok közötti különbségek megértéséhez és a makroléptékű ökofiziológiai mérések által meg nem válaszolható folyamatok tisztázásához.

2.4.2. Ökoszisztémák szénmérlegének és -forgalmának vizsgálata makro- és állományléptékben

Mind több tudományos munka foglalkozik a különböző ökoszisztémák hosszútávú (több éves) szénmérlegével, szénforgalmával. Mára a legtöbb országban dolgozik olyan kutatócsoport, amely a jellemző helyi, nagy produkciójú, vagy elterjedésű társulás(ok) vizsgálatával foglalkozik. Ezek a vizsgálati objektumok az esetek többségében erdők (KOLARI ET AL. 2002, MANCA ET AL. 2002), de intenzív munka folyik a nagy kiterjedésű arktikus tundrán is (LLOYD 2001, ZAMOLODCHIKOV ÉS KARELIN 2001). A gyepekre vonatkozó ismereteink a 90-es évek végéig elsősorban az amerikai kontinensről származtak, ezen belül is a préri ökoszisztéma, ami intenzíven kutatott (FRANK ÉS DUGAS 2001, FRANK 2002, SIMS ÉS BRADFORD 2001, SUYKER ÉS VERMA 2001, LECAIN ET AL. 2000). Az utóbbi években Európában is indultak programok, először a művelés alatt álló gyepek szénforgalmának vizsgálatára (GreenGrass, CarboMont projektek). Később az összeurópai szénforgalom modellezését célzó, művelt és természetközeli ökoszisztémák szénforgalmát - és esetenként más üvegházgáz-forgalmát - vizsgáló (Carboeurope IP és Nitroeurope IP) nagyprojektek zajlottak/zajlanak. Emellett léteznek projektek az óceáni C- és N-forgalom mérésére és modellezésére is (pl. CarboOcean). A Kyotói Szerződés ratifikálása után előtérbe kerültek a makroléptékű módszerekkel folytatott vizsgálatok azok gazdasági hasznossága folytán (növényállományok szénelnyelése, kvótakereskedelem).
A használt módszerek sokfélék, dolgoznak kamrás technikával, eddy fluxusmérésekkel, Bowen arány módszerrel is, a kutatások elsődleges célja a szénmérleg megismerése. Ez a cél leginkább a különböző módszerek együttes alkalmazása és a szénmérleg különböző komponenseinek külön-külön történő mérése révén érhető el. A vizsgálatok azt mutatják, hogy egy gyep – legyen az

magasfüvű, legelt vagy akár szemiarid – éves szénmérlege az esetek többségében pozitív (még ha igen alacsony is), azaz a gyepek jobbára szénelnyelők. Ha időszakonként vizsgáljuk, természetesen itt is szénforrásnak mutatkozik a késő ősz – tél – tavasz, de a nyári szénmérleg magas értékei pozitívvá teszik az éves összeget (HAM ÉS KNAPP 1998). Jelentős különbségek lehetnek az egyes évek között is, hiszen két egymást követő évben akár 2,5-szeres eltérés lehet a növekedési időszak szénmérlege között (FRANK ÉS DUGAS 2001), vagy kevésbé produktív gyep akár szén elnyelőből forrássá is válhat egymást követő években (NAGY ET AL. 2007, PINTÉR ET AL. 2008). Ezeket a különbségeket a korlátozó környezeti tényezők okozzák, azaz a klíma variabilitása.

Eddy-kovariancia

Az egyik legelterjedtebb módszer a vízgőz, a CO_2 és egyéb gázok, valamint a hő momentán fluxusainak "eddy korrelációval" hosszú időtartamon keresztüli mérése a társulás és a légtér határán (AUBINET ET AL. 2000). Ez a vizsgálati módszer költséges, de jelenleg a leginkább elfogadott a szénmérleg mérésére. Magyarországon először az ELTE-n végeztek ilyen jellegű vizsgálatot (az Országos Meteorológiai Szolgálattal közösen), állomásuk jelenleg is működik az Őrségben Hegyhátsálon (BARCZA ET AL. 2002). A 2002. évtől kezdődően a SZIE Növénytani és Növényélettani Tanszéke is végez ilyen vizsgálatokat bugaci és mátrai mintaterületén (3. ábra) a GreenGrass és a CarboMont, majd a Carboeurope IP és Nitroeurope IP projektekhez kapcsolódva. A Kárpát-medence területéről még napjainkban is csak ezen állomásokról származó C-mérleg adatsorok állnak rendelkezésre, melyek egyértelműen jelzik ezen kutatóállomások egész földrajzi térségbeli jelentőségét (SOUSSANA ET AL. 2007), különösen, ha figyelembe vesszük térségünk nyugat-európaitól jelentősen eltérő klímáját.

A módszer lényege, hogy nagy időbeli felbontással (10 Hz) mérjük a szélsebesség komponenseket, valamint a hőmérsékletet, a vízgőz és a CO_2 koncentrációját. A neve is mutatja, hogy a módszer a turbulens örvények általi kicserélődés mérésére szolgál. A módszer előnye, hogy mostanra már hosszútávú, folyamatos méréseket tesz lehetővé, napi 24 órában, félórás vagy órás bontásban, az év minden napján. Ez az eljárás (AUBINET ET AL. 2000) egy 600-1000 méter átmérőjű gyepökoszisztéma (vagy más vegetációval borított) terület egészének méri folyamatosan a CO_2 momentán fluxusát. Ebből számítható az ökoszisztéma nettó CO_2 házcseréje, éjszakai légzése, a fotoszintézis, illetve a szénmérleg az órástól az éves időléptékig (GILMANOV ET AL. 2007).

A légáramlás főbb kategóriái közül a turbulencia felelős a vertikális kicserélődésért, ezt úgy képzelhetjük el, mint kis, különböző méretű örvényeket a szélmezőben. Ezekről az örvényekről akkor nyerhetünk információt, ha nagy időbeli felbontással (általában 10-20 Hz) mérjük a szélsebességet. Ha ebből kiszámoljuk pl. a félórás átlagokat, akkor egyértelmű tendenciát kapunk, ami egész napra a szélsebesség napi menetét mutatja. A pillanatnyi szélsebesség-érték átlagtól való eltérése (fluktuációja) is mutat napi menetet, amiből az következik,

hogy a szélsebesség változékonysága (szórása) alkalmas a turbulencia erősségének a számszerűsítésére. Felfedezhető továbbá az is, hogy a szélsőértékek többféle időskálán fordulnak elő (1 perc, 5 perc, félóra). Ez a tulajdonság azt bizonyítja, hogy a légkörben a mozgások és kicserélődési folyamatok több különböző méretű örvény szuperpozíciójaként jönnek létre (STULL 1988). Az örvények mérete és életideje között szoros kapcsolat áll fenn, a nagy örvények hosszabb ideig maradnak meg a légkörben, míg a kisebbek rövidebb ideig élnek.
A mért szélsebesség (u) minden pillanatban felbontható egy átlagra ($\overline{u}$) és egy attól vett eltérésre (fluktuációra) (u').

$$u = \overline{u} + u' \qquad \text{1. egyenlet}$$

Célunk egy adott anyag egységnyi vízszintes felületen egységnyi idő alatt áthaladó mennyiségének vagyis fluxusának (F_x) a meghatározása, ami definíció szerint megegyezik az adott anyag koncentrációjának (ρ_x) és a vertikális sebességnek (w) a szorzatával, azaz

$$F_x = \overline{\rho_x w}. \qquad \text{2. egyenlet}$$

Felbontva ezeket fluktuációkra és átlagokra, kapunk egy négytagú összeget:

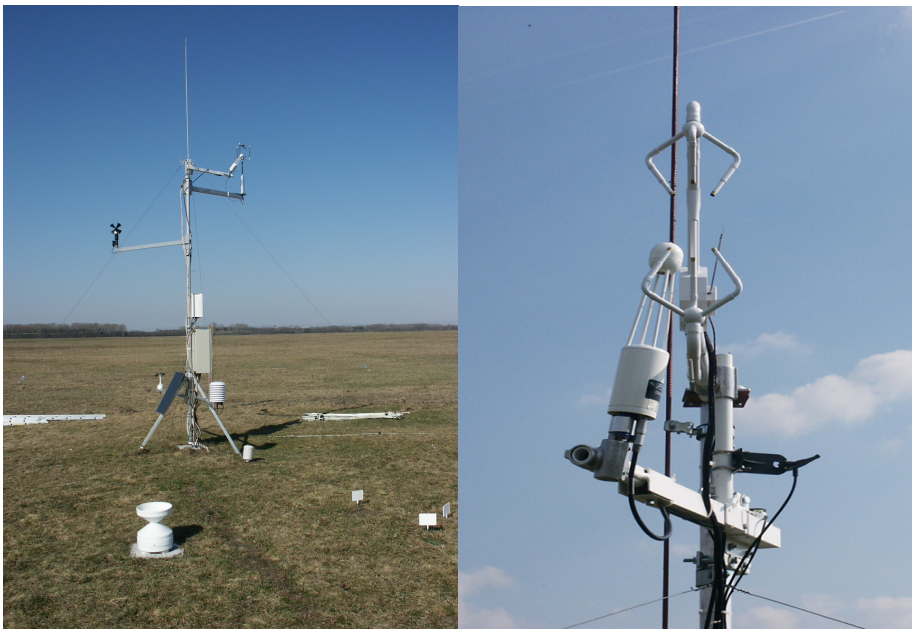
$$F_x = \overline{(\overline{\rho}_x + \rho_x')(\overline{w} + w')} = \overline{\overline{\rho}_x \overline{w}} + \overline{\rho'_x w'} + \overline{\rho'_x \overline{w}} + \overline{\overline{\rho}_x w'} \qquad \text{3. egyenlet}$$

melyből az utolsó kettő definíció szerint nulla, ugyanis a fluktuációk átlaga definíció szerint 0. A tömegmegmaradás elve miatt a vertikális sebesség átlaga szintén nulla (nem alakulhat ki tartós fel vagy leáramlás kompenzáció nélkül), így az első tag szintén kiesik. Marad tehát a második tag, vagyis egy adott anyag turbulens fluxusa megegyezik a fluktuációk szorzatának az átlagával. Az első egyenletből a fluktuációkat kifejezve, és behelyettesítve, láthatjuk, hogy amit kaptunk, az nem más, mint a két változó kovarianciája, innen ered a módszer neve (eddy-kovariancia).

$$F_x = \overline{\rho'_x w'} = \overline{(\rho_x - \overline{\rho}_x)(w - \overline{w})} \qquad \text{4. egyenlet}$$

A makroléptékű, akár hektáros térléptékű szint fiziológiai működésének vizsgálatára használható technikák eredetileg más tudományágak, így a légkörfizika és meteorológia részére lettek kifejlesztve. Ezért a növénytársulások legnagyobb térbeli léptékében zajló fiziológiai folyamatok vizsgálatára alkalmasak. Hátrányuk, hogy a vegetáció finomabb szerkezetével, annak változásával, ezek fiziológiai összefüggéseivel ilyen léptékben nem lehet foglalkozni.

Problémaként jelentkezik még a rendszer esetében, hogy szélmentes időben (főként az éjjeli órákban fordul elő) a mérés nagyon megbízhatatlan. Ilyen körülmények között a talajfelszín felett magas CO_2 koncentrációjú réteg alakul ki, ami a légáramlás megindulásával rövid idő alatt magas koncentrációként érkezik a műszerekhez, így az adatfeldolgozás során, mint mérési hiba, sokszor törlésre kerül (WOHLFAHRT ET AL. 2005b)
Éjszakai eddy és kamrás Reco méréseket összevetve tapasztaltuk, hogy a kamra által mért értékek lényegesen magasabbak az eddy-kovariancia módszerrel mért értékeknél (PINTÉR ET AL. 2007), ez az eltérés is valamelyik módszer hibájára utal.



3. ábra: Az eddy-kovariancia rendszer főműszerei (SZIE NÖFI bugaci kutatóállomása)

Kamrás technikák
Annak ellenére, hogy a jelenleg a szénmérleg megismerésére indított kutatások többségét mikrometeorológiai módszerekkel végzik – eddy-kovariancia vagy Bowen arány módszerrel (BALDOCCHI ET AL. 1996, SAIGUSA ET AL. 1998, FRANK ÉS DUGAS 2001, SIMS ÉS BRADFORD 2001, SUYKER ET AL. 2003, KATO ET AL. 2004) –, több kamrás technika is létezik (OECHEL ET AL. 1998, ANGELL ÉS SVEJCAR 1999, STEDUTO ET AL. 2002, PAVELKA ET AL. 2004, CZÓBEL ET AL. 2005b). Bár a kamrás gázcseremérési technika már meglehetősen régóta használatos (REICOSKY ÉS PETERS 1977) még napjainkban is több megválaszolatlan kérdés merül fel a módszer kapcsán.
A kamrás módszer előnyei a következők: (1) pontosan ismerjük a fluxusmérés helyét, így további vizsgálatok (fajösszetétel, biomassza, stb.) is megvalósíthatóak (eddy kovariancia módszer esetében footprint analízisre van lehetőség), (2)

információt nyerhetünk a vegetáció működésének térbeli heterogenitásáról (FÓTI ET AL. 2002, FÓTI ET AL. 2008, FÓTI 2009), és (3) a vizsgálatok alacsonyabb költségigénye a mikrometeorológiai módszerekhez képest.
A kamrás gázcseremérést, mint módszert, először a levélszintű mérésekre alkalmas műszerek átalakításával fejlesztették ki, így már egész egyed vagy állományfoltok mérésére megfelelő gázcseremérő kamrát készítve. Jelenleg nem létezik általánosan elfogadott metodika, minden kutatóhely saját fejlesztésű kamrával dolgozik, ezek többsége zárt rendszerű (4. ábra).

4. ábra: Zárt rendszerű gázcseremérő kamrasorozat. SZIE NÖFI saját fejlesztésű kamrái.

A SZIE Növénytani és Ökofiziológiai Intézetében 1999. óta használunk zárt rendszerű gázcseremérő kamrákat. Ezek eredetileg a fiziológiai folyamatok térbeli léptékfüggésének vizsgálatára készültek (FÓTI 2009). A különböző méretű kamrák közül napi menet méréseinkhez a 60 cm átmérőjű kamrát használjuk, mivel egyrészt ez a méret technikailag a legkönnyebben kezelhető, másrészt a homokpusztagyepben ez bizonyult a legmegfelelőbbnek: a mért CO_2-asszimiláció és transpiráció értékek ennél a léptéknél mutatták a legkisebb variabilitást (CZÓBEL ET. AL. 2002). Ez a tény arra utal, hogy ez a lépték jól reprezentálja a társulás működését. A zárt rendszerű kamrák mellett 2002-ben kezdtük tesztelni nyílt rendszerű gázcseremérő kamránkat (5. ábra), amelynek nagy előnye, hogy a napi menet mérés folyamatos, 10 másodpercenkénti bontásra van lehetőség, így sokkal több adat nyerhető, valamint a mérés könnyen automatizálható.
A zárt kamrás gázcseremérés nehézségét az a tény adja, hogy ezek a mérések nem folyamatosak és technikailag nehéz őket automatizálni. Ellentétben a fent említett makroléptékű mikrometeorológiai módszerekkel, csak periodikus mérést tesznek lehetővé, ezért a szénmérleg hosszabb távú becsléséhez jól működő „gap-filling” módszerre, modellre van szükség. Nagy előnye viszont, hogy olcsóbb, mobilabb és

eredményei – térbeli léptéke miatt – összevethetőek a vegetáció szerveződésében fontos folyamatokkal.
A kamrás módszereket gyakran kritizálják, főként a „kamra hatás” okozta bizonytalanságok miatt (megváltozott hőmérséklet, RH, fényviszonyok és légáramlás a kamrán belül), valamint többnyire a nem folyamatos mérés miatt. A legáltalánosabban használt zárt rendszerű kamrás mérési módszer esetében is korrekciók szükségesek a CO_2 fluxus számításához (HOOPER ET AL. 2002).

5. ábra: Nyílt rendszerű kamrás mérés Bugacon

Mindezek ellenére a kamrás technika széleskörűen elterjedt, főként alacsony költsége és egyszerű használhatósága miatt (DUGAS ET AL. 1997, ANGELL ÉS SVEJCAR 1999, STEDUTO ET AL. 2002, CZÓBEL ET AL. 2005B). E rendszerek többnyire zárt típusúak, a nyílt rendszerű kamrás technikák nem elterjedtek. A nyílt rendszer esetén a legnagyobb problémát a folyamatos légáram, illetve az ennek következtében fellépő folyamatos pozitív, vagy negatív nyomás jelenti.
Összevetve a mikrometeorológiai módszerekkel, a kamrás technika jó egyezést mutat a Bowen arány módszerrel DUGAS ET AL. és ANGELL ET AL. munkáiban (1997, 2001), bár az említett munkákban használt módszerek nem voltak alkalmasak folyamatos mérésre. Más vizsgálatokban a kamrás technikák által mért CO_2 fluxusok szignifikánsan alacsonyabbnak bizonyultak a mikrometeorológiai módszerhez képest (OECHEL ET AL. 1998). Ezek ismeretében fontosnak tartottuk az általunk kifejlesztett nyílt rendszerű kamra eddy-kovariancia technikával való összevetését.

2.4.3. Reco és GPP mérések, becslések

Az eddy-kovariancia módszer a nettó ökoszisztéma gázcsere mérésére szolgáló technika. A mérések segítségével azonban több, az ökoszisztéma működés

leírására szolgáló komponens különíthető el, becsülhető, így a bruttó szénfelvétel (bruttó produkció, GPP) és az ökoszisztéma légzés (Reco).
A leggyakrabban alkalmazott egyenlet a légzési aktivitás becslésére az alábbi (LLOYD ÉS TAYLOR 1994):

$$R = R_{10}^{\left(E_0\left(\frac{1}{56.02}-\frac{1}{T-227.13}\right)\right)^2} \qquad \text{5. egyenlet}$$

ahol R_{10} a 10 ^{o}C-on vett légzési aktivitás, E_0 az aktivációs energia, T pedig az aktuális hőmérséklet K-ben megadva. Az aktivációs energia az a minimum energia amely a biokémiai reakció lejátszódásához szükséges (ARRHENIUS 1898, LUO ÉS ZHOU 2006). Ennek jellemzésére szolgál az E_0 érték (LLOYD ÉS TAYLOR 1994). Az egyenlet segítségével becsülhető a talajlégzés, akár egész évre vonatkozóan (BAHN ET AL. 2008).
Reco esetében a légzés hőmérsékletfüggésének megállapításához éjszakai eddy-fluxusméréseket használnak fel (REICHSTEIN ET AL 2005). Ettől a módszertől némiképp eltér a GILMANOV ET AL. (2007) által használt becslés. Más munkák a módszer hiányosságait vetik fel (WOHLFAHRT ET AL. 2005a), mivel az éjszakai légzés alapján végzett nappali légzésbecslés túlbecsülheti a levelek légzését, több mint 10%-kal.
Rd becslését a LAI-ra alapozza SUYKER ÉS VERMA (2001) módszere, hiszen a Reco jelentős része származik a föld feletti részek légzéséből, illetve a föld alatti növényi részek mennyisége és a föld felettiek közötti szoros kapcsoltság miatt (HOOK ET AL. 1994, CASPER ÉS JACKSON 1997, NOUVELLON ET AL. 2000, BARDGETT ET AL. 2005, BOHLEN 2006).
Amennyiben a NEE és a Reco ismert, a GPP mértéke már könnyen meghatározható a kettő különbségéből.

2.4.4. Az ökoszisztéma C-forgalom modellezése

Az ökoszisztéma szénforgalom biofizikai modellezése az ökológia, fizika és meteorológia eredményeit felhasználva fejlődött ki, és már igen hosszú múltra tekint vissza. Korábban a talajfizikai, mikrometeorológiai folyamatok, majd később a vegetáció működésének ismeretére épültek az egyre sokrétűbb, az elemek biogeokémiai ciklusainak leírását célzó modellek (MONTEITH 1965, JARVIS 1976, SELLERS ÉS DORMAN 1987, PENNING DE VRIES ET AL. 1989, ÁCS ÉS HANTEL 1998, ELIASSON ET AL. 2005).

<u>Biome-BGC</u>
A C- és N-forgalom leírására szolgáló modellek közül a talán legáltalánosabban használt Biome-BGC modellt emelnénk ki. A Biome BGC v4.1.1 egy mechanisztikus modell, amely a víz-, szén- és nitrogén-fluxusokat szimulálja a szárazföldi ökoszisztémák vegetációjában, talajában és az avarban. Legutóbbi verziója egynapos időléptékben működik, ehhez a napi minimum és maximum

hőmérséklet, csapadék, radiáció és a levegő vízgőztartalma szükséges. A modell futtatásához, a szén- és nitrogénfluxusok, valamint a vízháztartás becsléséhez a napi klímaadatok mellett néhány karakterisztikus, az adott területre jellemző klíma és vegetáció adat szükséges. A rendelkezésre álló mért klimatikus adatokból az adott mérési helyszínre jellemző szén-, nitrogén- és víz-fluxusokat lehet becsülni a modell segítségével. A modell fluxusmérések segítségével parametrizálható egy adott területre (WHITE ET AL. 2000).

2.5. Talajlégzés

A talajlégzés a talajlevegőből az atmoszféra felé történő CO_2 diffúziót jelenti, és annak ellenére, hogy autotróf és heterotróf komponensek alkotják (KUZYAKOV 2006), egy egységként kezeljük.
A talajból származó CO_2–ot kibocsátó források vizsgálata során figyelembe kell venni a következőket:

- talajbeli és talajfelszíni szénraktárakat,
- heterotróf és autotróf organizmusokat,
- CO_2 előállítás helye alapján: gyökérmentes vagy gyökérrel átszőtt talajt (rhizoszféra) és avarszintet,
- a szén-raktárakból származó CO_2 forgási sebességét, illetve átlagos tartózkodási idejét,
- a talaj egyéni CO_2 forrásait, melyek hozzájárulnak a légköri CO_2 változásához.

A talajból származó CO_2 forrásának tekinthető szén-raktárak közé soroljuk a talaj szerves anyagát (SOM), a föld feletti és föld alatti elhalt növényi maradványokat, valamint az élő gyökerek által termelt szerves anyagokat, gyökér felületén kiválasztott gyökérsavakat, elhaló gyökérsejteket és szekrétumokat. A különböző szénraktárokból történő CO_2 kibocsátások közötti legfontosabb különbség a felszabadulás sebességében tapasztalható.
A talajlégzés jelentős részét alkotja az ökoszisztémák légzési aktivitásának: a GPP 40-60%-át, illetve a Reco 60-80%-át adhatja (RAICH ÉS SCHLESINGER 1992, JANSSENS ET AL. 2002). A talajból származó CO_2 legnagyobb részét a gyökerek bocsájtják ki, szakirodalmi adatok 0-60%-ra teszik a gyökérlégzés részarányát 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). Pontos megállapítására száraz kontinentális gyeptípusokban még kevés vizsgálat történt annak ellenére, hogy a talajlégzés a primer produkció azon komponense, amely a gyakori – és egyre gyakoribbá váló - nyári száraz időszakban az adott ökoszisztémát nettó szén elnyelőből kibocsátóvá fordíthatja (NAGY ET AL. 2007). A talaj felszínén található avar CO_2 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). A Rs fennmaradó része a mikrobiális légzés, azaz a SOM-ból 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).

2.5.1. A talajlégzést befolyásoló tényezők

A légzési aktivitást - mint általában a biokémiai folyamatokat - alapvetően a hőmérséklet befolyásolja (ARRHENIUS 1898), annak növekedésével nő az egységnyi idő alatt kibocsátott CO_2 mennyisége. 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 (PAVELKA ET AL. 2007), de általában 5 cm. A talajlégzést azonban a legtöbb esetben nem lehet csak a hőmérséklet alapján becsülni (WAN ET AL. 2007), a talajbeli víz mennyisége, mint fontos és limitáló környezeti tényező a talajban lejátszódó folyamatokra nagy hatással van (TUBA ET AL. 2007). 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). A hőmérséklet és a talaj víztartalma mellett esetlegesen biotikus tényezőket, így a LAI-t (SUYKER ÉS VERMA 2001), vagy rövidebb időskálán a szénfelvételt (NEE, vagy GPP) is figyelembe veszik a légzés leírásánál (TANG ET AL. 2005).
A hőmérséklet és a víztartalom mellett fontosak még a talaj egyéb fizikai és kémiai (pl. pH: RETH ET AL. 2008) tulajdonságai, amelyek meghatározóak a vízháztartásban vagy a gázok talajon keresztüli diffúziójában. Ennek leírására is számos megoldás létezik, a porozitás és az, hogy a pórusok vízzel telítettek-e vagy sem, valamint a tortuozitás (JASSAL ET AL. 2004) alapvetően meghatározzák a CO_2 talajbeli diffúzióját a talajbeli CO_2 gradiens mellett (JASSAL ET AL. 2005).
A talajlégzés modellezése meglehetősen nehéz feladat, hiszen a fentebb említett sok komponens különbözőképpen képes reagálni a környezeti változókra, a kép igen összetett. Ennek ellenére a talajlégzés modellezését többnyire a talajlégzés hőmérsékletfüggésének megállapításával és annak felhasználásával (pl. CAMPBELL ET AL 2004, BAHN ET AL. 2008), a Reco és az éves mérleg particionálása végett szokták elvégezni (eddy-kovariancia módszerrel mért összegek bontása). A talajlégzés hőmérsékletfüggésének leírására számos módszer létezik (LLOYD ÉS TAYLOR 1994, FANG ÉS MONCRIEFF 2001). Nyugat-Európában atlantikus klímán fejlődött társulások esetében gyakran nincsen szükség a talajnedvesség figyelembe vételére, száraz vagy időszakosan száraz ökoszisztémáknál azonban igen fontos tényező lehet (XU ÉS BALDOCCHI 2004, BINGRUI ET AL. 2007, NAGY ET AL. 2007). Arra is van példa, hogy a talajnedvességtől és –hőmérséklettől való függést egyszerre vizsgálják (BAHN ET AL. 2008), hasonlóan az általunk használt (később bemutatandó) módszerhez. Vannak olyan modellek, amelyek figyelembe veszik az abiotikus faktorok mellett a biotikus faktorokat is, így pl. a mért zöld LAI adatokat

használja fel a talajlégzés becsléséhez (SUYKER ÉS VERMA 2001), mivel a zöld LAI mértéke a gyökerek aktivitásával köthető össze.
Az utóbbi években egyre nagyobb a jelentősége a talajból távozó szénmennyiség modellezésének, különösen abban a tekintetben hogy a veszteség az újonnan fixált széntartalomból vagy a régi szénből származik-e (VANHALA ET AL. 2007). Jelentős kérdés ez a globális felmelegedés kapcsán, mivel a talajból az atmoszférába jutó szén pozitív visszacsatolást jelenthet a klímaváltozásra (KIRSCHBAUM 2004).
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 mikróbák szerepe és azok légzési aktivitása is a csapékviszonyok függvényében módosul (HARPER ET AL. 2005). Rövid ideig tartó, ám jelentős kibocsátással járó légzési aktivitás figyelhető meg követlenül a csapadékhullás után (LEE ET AL. 2004).

2.5.2. A talajlégzés mérése

A talajlégzés vizsgálatához korábban az oxigénfogyasztás mérését (WILSON ÉS GRIFFIN 1975) vagy vegyszeres CO_2 megkötési technikát (alkáli abszorpciós módszer SINGH ÉS GUPTA 1977) alkalmaztak. Ma a legelterjedtebb módszer a kamrás gázcseremérés IRGA segítségével, ez lehet nyílt - bár ez ritkább – és zárt rendszerű (IRITZ ET AL. 1997, PUMPANEN ET AL. 2004). Történtek már kísérletek mikrometeorológiai módszerrel történő talajlégzés-mérésre is, de ez csak speciális esetekben valósítható meg (VERMA 1990). A talajlégzés direkt mérése mellett számos próbálkozás történt a mérések, a távérzékelés és modellek felhasználásával kialalkított becslési eljárások kidolgozására (MIELNICK ÉS DUGAS 2000, RAICH ET AL. 2002, MIGLIETTA ET AL. 2007, LELLEI-KOVÁCS 2008c).
Az általunk is használt módszer jelenleg a nemzetközileg is leginkább elfogadott technika: Licor-6400 infravörös gázanalizátor és a hozzá tartozó talajlégzés-mérő zárt rendszerű kamra. Ez a kamratípus zárt rendszerű nyomáskiegyenlített mérést tesz lehetővé, a CO_2 koncentráció a kamrán belül egy felszínközelinek megfelelő beállított érték körül mozog (LICOR 2005).
Fontos metodikai 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 jár. WANG ET AL. (2005) vizsgálata szerint a talajba helyezés hatására már 2-3 cm mélyre helyezett gyűrűk esetében is kimutatható a talajlégzés csökkenése a felszínközeli elvágott gyökerek miatt. Méréseink során talajba helyezett gyűrűt nem alkalmaztunk.
A talajlégzés mérésére elsősorban esetenkénti, kampányszerű méréseket alkalmaznak, a folyamatos mérés gyepekben technikailag nem jól megoldott. Havi, vagy éves összegek becsléséhez szükség van modellezésre. Ehhez ismernünk kell az egyes komponensek részarányát, ezek mérése azonban korántsem egyszerű.

Többféle megközelítést alkalmazhatunk ahhoz, hogy a gyökér-, a gyökerekhez kapcsolt mikorrhiza- és az egyéb mikrobiális légzést el tudjuk különíteni.

2.5.3. Nyílt rendszerű talajlégzés-mérés

A talaj CO_2 gázcseréjének folyamatos mérése komoly metodikai probléma, annak ellenére, hogy évek óta végeznek ilyen jellegű vizsgálatokat. Több kutatóhely, így a Szent István Egyetem kutatócsoportja is többnyire saját fejlesztésű talajlégzés-mérő kamrákat használ, amelyek validálása gyakran nehézségekbe ütközik. Az évek óta folyamatosan működő automata talajlégzés-mérő rendszerek (PAVELKA ET AL. 2005) jellemzője, hogy zárt rendszerűek, erdei körülmények között jól működnek (az aljnövényzet hiánya miatt nincs szükség a föld feletti növényi részek gyakori eltávolítására), méreteik miatt (a kamrák átmérője 10 cm fölötti) azonban nehezen alkalmazhatók füves területeken. A nagyméretű kamrák hátránya, hogy gyepekben nem lehet a fűcsomók közé helyezni azokat. Rendszeres vágásra van így szükség, ami rendszeres zavarást jelent, valamint 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 komoly elektronikára van szükség, ami növeli a meghibásodás veszélyét.
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 nehézségek merülhetnek fel. Ezek közül is a legfontosabb, hogy nyílt rendszer esetén vagy a kamrába fújjuk be, vagy onnan szívjuk ki a levegőt, ennek hatására a kamrán kívüli nyomáshoz viszonyítva az első esetben pozitív, a másodikban negatív nyomás lép fel a kamrában. A mért talajlégzés mértékét már néhány tized Pa-os nyomáskülönbség is jelentősen befolyásolja (FANG ÉS MONCRIEFF 1998).
A talajlégzés mérése során fontos még célul kitűzni a CO_2 koncentráció konstansan (a talajközelihez igazított) tartását a kamrán belül, mivel a kamrán belüli magas CO_2 koncentráció gátolja a légzési aktivitást. Ezt a dinamikus nyílt kamrás mérés a folyamatos légcsere révén megoldja, de más módszerek is ismertek (SUBKE ET AL. 2004).
Munkánk során célul tűztük ki egy folyamatos mérésre képes egyszerű talajlégzés-mérő rendszer megépítését és tesztelését.

2.5.4. A talajlégzés komponensei

Az organizmusok két nagy csoportja különíthető el: a heterotróf és az autotróf szervezetek (1. táblázat). A talajban található heterotróf szervezetek további felosztása során megkülönböztethetjük talaj mikroorganizmusokat (baktériumok, gombák, actinomycetes, protozoák) és a talaj makrofaunáját (makroszkópikus gerinctelenek és kis emlősök). A talaj makrofaunájának CO_2 kibocsátásban játszott

szerepe csak néhány százaléknyi (KE ET AL. 2005), jelentősebb rész származik a talaj heterotróf szervezeteinek (baktériumok, nem mikorrhizás-, mikorrhizás gombák és actinomyceták) légzéséből. A talajok CO_2 fluxusának ezen összetevőjét mikrobiális légzésnek nevezik.
A magasabbrendű edényes növények a legfontosabb autotróf szervezetek, melyek hozzájárulnak gyökérlégzésük révén a talaj CO_2 kibocsátásához. Egyéb autotrófok, mint az algák és kemolitotróf baktériumok, kisebb jelentőséggel bírnak. Az algák a talajfelszín felső 2-3 mm-es rétegében találhatók, aktivitásuk víztelített talajokban számottevő, míg a kemolitotrófok a jól átszellőzött talajokat kedvelik. Egysejtűek lévén a szén-megkötés és légzés helyszíne megegyezik, így nincs szükség a fluxus elkülönítésére. A mikroorganizmusok aktivitása a rendelkezésükre álló szubsztrát mennyiségétől függ, ami a talaj felső rétegeiben a legnagyobb, a mélységgel csökken (FANG ÉS MONCRIEFF 2005).

1. táblázat: A talajlégzés komponensei (KUZYAKOV 2006 nyomán)

Talaj összes CO_2 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

A talajlégzés szempontjából három fontos helyszínt különböztethetünk meg, a gyökérmentes és a gyökérrel átszőtt talajt, valamint az avarszintet. Ezen felosztás számos tanulmány eredménye, melyek igazolták, hogy a CO_2 termelés folyamata nagymértékben megváltozik a növekvő gyökerek jelenlétében (KUZYAKOV 2006). Az avarszint, mely földfelszíni elhalt növényi maradványokat tartalmaz, különösen fontos a CO_2 talajból történő kibocsátásában.
A talaj összes CO_2 kibocsátásának fő összetevői között szerepel:

- SOM mikrobiális lebontása gyökérmentes talajokban, lebontatlan növényi maradványok nélkül, amit gyakran „alap (bázis) légzésnek” nevezünk
- SOM mikrobiális lebontása gyökérrel befolyásolt vagy növényi maradványokat tartalmazó talajokban
- elhalt növényi maradványok mikrobiális lebontása

- „rhizomikrobiális légzésként” említett élő gyökerek gyökértermékeinek mikrobiális lebontása
- valamint a gyökérlégzés.

Fontos megemlíteni, hogy a felsorolt biogén tényezőkön kívül, az abiotikus elemek, mint például a talajokban gyakran előforduló mész ($CaCO_3$) is hozzájárulhatnak a CO_2 kibocsátáshoz. Ellentétben a biotikus CO_2 forrásokkal, az abiotikusnak minősülő $CaCO_3$-ból származó CO_2 áramlása egyirányú: ha az oldott formában található mész nem kristályosodik újra a biogén forrásokból származó CO_2-dal, Ca^{2+} vagy $Ca(HCO_3)_2$ formájában kilúgozódhat.

2.5.5. A talajlégzés particionálásának módszerei

1. A gyökérlégzés (gyökér és kapcsolt mikorrhizák) mérése
   - kiásott gyökerek légzésének mérése (RAKONCZAY 1997) - ez a technika jelentős zavarással jár (gyökerek kiásása, levágása, esetleg mosása), ezért csak részlegesen alkalmas a gyökérlégzés vizsgálatára.
   - A gyökérlégzés közvetlen mérése különböző víztartalom és hőmérsékletek mellett gázcseremérő kamrában légköri és talajbeli CO_2 koncentráció mellett.
   - gyökérlégzés in situ mérése (CHENG ET AL. 2005)
   - Élő gyökerek légzésének mérése a talajba helyezett kamra segítségével (Fu et al 2008).
   - Regressziós technika – összefüggés keresése a gyökér biomassza és a légzésintenzitás között.
2. A gyökér- és mikorrhiza-légzés nélküli talajlégzést mérő manipulatív kísérletek
   - gyökerek kiásása és kizárása talaj monolitból (LEE ET AL. 2003, MOYANO ET AL. 2007): a kizárást a talajba ásott műanyag lapok, vagy finom lyukméretű háló segítségével oldjuk meg, az elkülönített talajmonolitot a kísérlet végéig növénymentesen tartjuk. Ennek segítségével a gyökér és az ahhoz kapcsolt mikroorganizmusok légzését vonjuk ki, az eredményeket kontrollhoz hasonlítjuk.
   - üres foltok mérése: az előzőhöz hasonlóan eltávolítjuk a talajból az élő növényi részeket.
   - árnyékolás (CRAINE ET AL. 1999, WAN ÉS LUO 2003): növényzettel borított foltok árnyékolása, célja az újonnan asszimilált C-ből származó légzés kiszűrése.
   - Fák esetében alkalmazott módszer a háncs eltávolítása a törzs körül (girdling) (HÖGBERG ET AL. 2001).
3. Izotópos technikák

A gyökér eredetű CO_2 gyökérlégzésre és rizomikrobiális légzésre történő elkülönítésére különböző izotópos eljárások léteznek. Többségük laboratóriumban alkalmazható módszer. Lényegük, hogy jelölt CO_2-ot juttatnak a növény

környezetébe és ennek nyomonkövetésével határozzák meg a különböző komponensek arányát a talajlégzésben. Előnyük, hogy pontos meghatározást tesznek lehetővé, azonban meglehetősen drága vizsgálatok (KUZYAKOV 2006).

- A hajtások folyamatos, vagy ideiglenes ellátása $^{14}CO_2$, vagy $^{13}CO_2$-al. Ez a módszer a gyökerekből és a SOM-ból származó CO_2 arányának a jelenlegi legpontosabb meghatározását teszi lehetővé. Laboratóriumban alkalmazható (KUZYAKOV ÉS CHENG, 2001),
- Más technikák a Rubisco enzim ^{13}C izotópot érintő diszkriminációján alapulnak, amely annak arányát csökkenti a növényből származó CO_2-ban. Ezek kevésbé pontos becslést tesznek lehetővé (ROCHETTE ET AL. 1999).

Jelen munkánkban az itt bemutatott technikák közül a gyökerek kiásását és direkt gyökérlégzés mérését, valamint a vegetáció nélküli talajfoltok mérését használtuk fel a talajlégzés komponensekre bontásához. Méréseink alapján remélhetőleg választ kapunk arra a kérdésre, hogy szezonálisan, illetve időjárási szélsőségekhez (nyári aszály) kötötten hogyan alakulnak a talajlégzés egyes komponenseinek egymáshoz, illetve a GPP-hez viszonyított arányai. Egyelőre ugyanis nem tudjuk, hogy a szárazság alatt tapasztalt nettó CO_2 kibocsátásnak mi a forrása és fontos lenne tudni, hogy ez a forrás a rekalcitráns értékesebb (humuszalkotó) "régi" szén, vagy pedig egy rövid idővel a kibocsátás előtt megkötött frakció. Ha ismerjük az egyes (a gyökerekhez és mikorrhizákhoz köthető, az egyéb mikrobiális aktivitáshoz köthető, a friss szervesanyagot nem tartalmazó plotokból származó) komponensek talajhőmérséklet- és víztartalom-tartományokra adott válaszgörbéit, közelebb juthatunk a kérdés megválaszolásához.

3. MÓDSZEREK

3.1. Vizsgálati területek

A vizsgálati helyszínek főbb jellemzőinek összehasonlítását lásd a melléklet 1. táblázatában.

3.1.1. Bugac

A bugacpusztai vizsgálati terület (B) (46,69N, 19,6E, 113 m a.s.l.) sík, mindössze 1-2 m-es szintkülönbségekkel bíró homoki gyep (6. ábra). Talaja csernozjom típusú humuszos homoktalaj. Az eves csapadékösszeg 500 mm, az átlaghőmérséklet 10,3°C. A vizsgált homoki szárazlegelő (*Cynodonti-Festucetum pseudovinae*, BORHIDI ÉS SÁNTA 1999) legeltetés hatására létrejött másodlagos társulás. Főbb fajok: *Festuca pseudovina, Carex stenophylla, Salvia pratensis*. A gyep egyes fajai ezenkívül elsősorban a legeléshez adaptálódott szúrós-tövises (*Ononis spinosa, Eryngium campestre*), esetleg mérgező fajok közül kerülnek ki. Gyakori fajok még a *Poa bulbosa, Bromus mollis, Carex stenophylla, Cerastium semidecandrum*. A vizsgálati terület a Kiskunsági Nemzeti Park részét képezi, a terület közelében szürkemarha-telep található. A terület legeltetése alacsony intenzitású, s nagyjából 20 éve folyamatos.

6. ábra: Bugaci homoki gyep

3.1.2. Isaszeg-Nagytarcsa

A vizsgált löszpusztagyep Isaszeg közelében található (47,34N, 19,2E, 230 m a.s.l.) (7. ábra). Talaja tápanyagban gazdag, vályogos szerkezetű. Éves csapadékösszeg a területen 550-600 mm közötti, az átlaghőmérséklet 11°C. A gyep vertikálisan jól fejlett (60-80 cm magas), széleslevelű egy- és kétszikűeket is tartalmazó (pl. *Campanula, Phleum, Dactylis, Bromus*), kevéssé degradált, fajgazdag állományok formájában, cserjékkel körülvett foltokban fordul elő. Domináns fajai a *Festuca rupicola* és a *Chamaecytisus austriacus*.

A hazai, tízezer éves múltú erdőssztyepp vegetáció (FEKETE 1992) tölgyerdeit és löszsztyeppjeit csaknem teljesen eltüntette az utóbbi, nagyjából öt-hat ezer évben végrehajtott, mezőgazdasági művelésű területekké való átalakításuk (HARASZTHY 2000). Napjainkra kisebb-nagyobb állományaik Hazánk természetes, fél-természetes vegetációjának, flóra- és vegetációtörténetének fontos örökségei (FEKETE ÉS VIRÁGH 1982).

Az erdő cserjeszintjében valaha helyet foglaló *Crataegus monogyna* (FEKETE ET AL. 2000), *Prunus spinosa*, valamint *Rosa canina* fás szárú fajok előretörése figyelhető meg a mintaterületen.

7. ábra: Isaszegi löszgyep állomány

3.1.3. Szurdokpüspöki, Mátra

8. ábra: Vizsgálati helyszín a Mátrában

A Mátra hegységben, Szurdokpüspöki közelében, plakor helyzetű, enyhén nyugati kitettségű a vizsgálati terület (47,5 N, 19,7E, 350 m. asl) (8. ábra). Az eredeti gyepvegetáció egy cseres tölgyes erdővel körülvett *Festuca rupicola* dominálta cserjésedő gyep. Jellemző fajok még: *Festuca valesiaca, Poa pratensis, Achillea collina, Lotus corniculatus, Trifolium repens*. A mintaterület egy részét jelenleg is legeltetik, más részét felhagyták, egy további részét pedig produktív füvekkel felülvetve évente kétszer kaszálják és/vagy intenzíven legeltetik. A terület talaja erősen agyagos, köves barna erdőtalaj, vulkanikus alapkőzeten. Az évi csapadékösszeg 600 mm, az átlaghőmérséklet 11 °C.

3.1.4. Vácrátót, Tece-legelő

A vizsgált terület Vácrátót mellett található (47,7N, 19,25E, 140 m a.s.l.) korábban (jó 50 évvel ezelőtt) legeltették, ma védett. A *Festucetum vaginatae* nyílt homokpusztagyep társulás szintén erdőssztyepp-maradvány (9. ábra). A hálózatos homoki szukcesszió (FEKETE 1992) kezdőpontja a nyílt társulás (MARGÓCZI 1993) jelentős moha-zuzmó borítással (kiszáradt állapotban „fekete foltok"). Záródása a legeltetés felhagyása óta folyamatosan zajlik, ám korántsem teljes részben azért, mert a visszatérő aszály a szukcessziós folyamatok előrehaladását lassítja, részben pedig, mert a talaj túl homokos a sztyeppfajok megtelepedéséhez (MARGÓCZI 1993). A szezonális aszpektusok egyike a moha-zuzmó aszpektus (KÁRPÁTI ÉS KÁRPÁTI 1954), mely az évek klimatikus feltételeinek függvényében hosszabb-rövidebb ideig, az őszi-téli időszaktól a tavaszi geofiták és terofiták megjelenéséig, meghatározza a gyep működését az amúgy nyugalmi időszakban. A *Festuca vaginata* és *Stipa borysthenica* dominanciája mellett a moha- és zuzmó-borítás igen jelentős.

9. ábra: Vácrátót, Tece-legelő

3.1.5. Gödöllő, SZIE, Botanikus kert

A terepi légzésmérések kiegészítéseként az isaszegi, mátrai és bugaci mintaterületről a SZIE Botanikus Kertjébe telepített 80*80*40 cm-es (hossz*szélesség*mélység) gyep monolitokat is használtuk (származási helyük és jellemzőik az adott terület leírásában olvashatók).
A Botanikus Kertben kb. 2 ha-t borít *Aceri campestri-Quercetum roboris* tölgyerdő, talaja agyagbemosódásos barna erdőtalaj. A gyepek mellett vizsgáltuk ennek az ökoszisztémának a talajlégzését is. A Botanikus Kert Kísérleti Terén meteorológiai állomás (Campbell Scientific Ltd., UK) működik, az itt mért adatok feldolgozásához ennek mérési adatait is felhasználtuk.

3.1.6. Bílý Kříž

Bílý Kříž, a Cseh Köztársaságban a Morva-Sziléziai Beszkidekben található (49°29´N, 18°32´E, 854 m asl.). A vizsgálati terület egy rendszeresen kaszált hegyvidéki gyep (10. ábra). Az éves átlaghőmérséklet 5,5°C, a csapadékösszeg 1100-1140 mm. A talaj kavicsos agyagtalaj. A gyep fontosabb fajai: *Festuca rubra, Nardus stricta, Veronica officinalis, Holcus mollis.*

10. ábra: Bílý Kříž-i vizsgálati helyszín

3.2. Használt műszerek

Az elvégzett mérések időbeli áttekintését és a mérési helyszíneket lásd a melléklet 2. táblázatában.

3.2.1. Eddy-kovariancia technika

Mindhárom mérőhelyen (Bugac, Szurdokpüspöki, Bílý Kříž) félórás átlagolási idővel mértük a környezeti tényezőket, így a hőmérsékletet, a relatív nedvességet, a csapadékot, a szélsebességet, a szélirányt, a globálsugárzást, a sugárzási egyenleget, a fotoszintetikusan aktív sugárzást (PAR), a talajhőmérsékletet. Az eddy-kovariancia módszerhez szükséges 10Hz-es szélsebesség méréseket egy CSAT3-as szonikus anemométerrel valósítottuk meg. A vízgőz és a szén-dioxid koncentrációjának nagyfrekvenciás mérése egy Li-Cor 7500-as infravörös gázanalizátorral (Li-COR, USA) történik. Ezzel a módszerrel nemcsak a szén-dioxid turbulens fluxusát, hanem az energiamérleg két fő komponensét, a szenziblis és a látens hőáramot is meghatározhatjuk. A mérőrendszer a mérési magasságtól és a horizontális szélsebességtől függő nagyságú forrásterületen elhelyezkedő növényegyedek együttes CO_2 cseréjét méri. Ennek a területnek a meghatározása az ún. footprint (magyarul: forrásterület) analízis segítségével történik. A fluxusszámításhoz használatos szoftver leírását lásd BARCZA (2001) és BARCZA ET AL. (2003) munkáiban. A csehországi mintaterületen a használt főműszerek némiképpen eltérnek: Gill Sonic R2 Anemometer/Thermometer és Li-COR 6262 zárt utas IRGA (Li-COR, USA). Az energia és gázfluxusok

számításához az Edisol software package-et (University of Edinburgh, UK) használják.

3.2.2. Kamrás NEE mérés

A SZIE Növénytani és Növényélettani Tanszékén 2000-2002-ben kifejlesztett gázcseremérő kamrákat használtuk fel vizsgálatainkhoz (CZÓBEL ET AL. 2005b). A kamra hatás meghatározására mértük a kamra fala által okozott PAR elnyelődés mértékét, illetve a hőmérséklet kamrabeli növekedését is. Irodalmi adatok 10-20% közé teszik a PAR-elnyelést, ez nagymértékben függ a napállástól és a kamraépítés során felhasznált anyagoktól (STEDUTO ET AL. 2002). Az itt bemutatott mérések során mért belső/külső PAR arány 86–92 % volt.
A nyílt kamra esetében a kamrán belüli hőmérséklet növekedése a legtöbb esetben nem érte el az 1 ^{o}C-ot és függött az áramlási sebességtől.

Zárt rendszerű gázcseremérés

2. táblázat: A zárt gázcseremérő kamra műszaki adatai:

Tömeg	18 kg
Átmérő	60 cm
Magasság	70 cm
Alapterület	2827 cm^2
Térfogat	219381 cm^3
Ventilátor • **teljesítménye** • **mért légszállítás**	 76 W 80000 cm^3/s
Átlagos légsebesség	1,4 m/s
A teljes légcseréhez szükséges idő	2,7 s

Zárt kamrás gázcseremméréseket a 2000-2002 időszakban a vácrátóti, isaszegi és bugaci mintaterületen végeztünk (ld. melléklet 2. táblázat), ezek közül rendszeresen 2001-ben a vácrátóti Tece-legelőn vizsgálódtunk. Itt az egész napos gázcseremméréseket havi gyakorisággal, illetve az intenzív növekedési időszakban (április-május) kéthetente végeztük. A napi menet mérések során kora reggeltől estig (pirkadattól sötétedésig) zárt rendszerben kb. 1,5-2 óránként mértük állomány- (5 folt) és talajfoltjaink (3 folt) gázcseréjét, ezzel párhuzamosan a radiáció mértékét, az állománylombozat-hőmérsékletet. Naponta mértük a talaj nedvességtartalmát (ML-2, Delta-T Devices Co, Cambridge, UK) és a levélfelület-

indexet. Ehhez kétféle módszert alkalmaztunk: hagyományos ceptométeres (amely az elhalt és a zöld levélfelület összességét kalkulálja), valamint infrakamerás (amellyel vegetációs indexet, NDVI-t számolunk, és csak a zöld LAI becslésére alkalmas CASANOVA ET AL. 1998) módszert.

Nyílt rendszerű gázcseremérés

Nettó CO_2-gázcsere méréseket végeztünk különböző időszakokban (hét alkalommal 2003-ban és hét alkalommal 2004-ben három különböző helyszínen: Bugac, Mátra, Bílý Kříž) nyílt rendszerű gázcseremérő kamra és CIRAS-2 (PP Systems, Hitchin, UK) infravörös gázanalizátor segítségével. Célunk a nyílt kamra és az eddy-kovariancia módszer összevetése volt. A kamra műszaki adatait a 3. táblázat tartalmazza. A kamra alsó fém keretéhez rögzített gumi köpeny feladata a talajra helyezéskor keletkező lukak tömítése. Talajba helyezett gyűrűket nem használtunk a bolygatás elkerülése érdekében.

A referencia és analízis levegő CO_2 és H_2O koncentrációjának rögzítése 10 s-onként történt az IRGA belső memóriájába.

A levegő mozgatását külső ventillátor segítségével oldottuk meg. Az áramlási sebesség a kamrán keresztül 1,22–2,41 mol s^{-1} között változott, a gyep magasságától, LAI-tól függően. Az áramlási sebesség számításához a kamrából kilépő cső keresztmetszetében 5 ponton mért szélsebesség átlagát használtuk.

Az egyes mérések során a kamra folyamatosan egy foltra helyezve működött, de a kölönböző mérési alkalmak során nem használtunk állandó állományfoltot.

A műszer által mért Cref, Cout, Eref és Eout értékeket használtuk fel a fluxusok számításához.

Az adatbázisban a Cref és Eref értékeket +10 s–al toltuk el Cout és Eout értékekhez képest, mivel a levegő kamrabeli útja, így a mintázás eltérő időpontja miatt ez szükséges volt: a maximális összefüggés Cref és Eout között 10 s-os eltolás esetén volt megfigyelhető. Mivel a nagy térfogat miatt puffertartályt nem használtunk a kamra előtt, kisebb fluktuációk figyelhetők meg a Cref értékekben (gyakran a mérést ellenőrző személy által kibocsátott CO_2 hatására). Ezek zavaró hatását szűréssel szüntettük meg először $-10<Cd<7$ [g m^{-3}] és $0<Ed<3$ [mbar] alapján, majd a továbbiakban a félórás átlagok ± a szórás kétszerese értéken kívüli adatok eltávolításával.

Az így kapott CO_2 differencia értékek alapján a CO_2 fluxus mértékét a következő egyenlet alapján számoltuk

$F_{CO2} = Cd*f*(1/S)$ [µmol(CO_2) m^{-2} s^{-1}]

ahol *Cd* a CO_2 koncentráció különbsége a kamrából kimenő és bejövő levegő között (Cout-Cref) [g m^{-3}], *f* az áramlási sebesség a kivezető csőben [mol s^{-1}], és *S* a kamra alapterülete [m^2].

A H_2O fluxusokat a következő egyenlet alapján számoltuk:

$F_{H2O} = (f(Ed))/(P - Eout)*(1/S)*1000$ [mmol(H_2O) m^{-2} s^{-1}]

ahol *f* az áramlási sebesség a kivezető csőben [mol s^{-1}], *Ed* a vízgőznyomás különbsége a kamrából kimenő és bejövő levegő között (Eout-Eref) [mbar], *P* az

atmoszférikus nyomás [mbar], *Eout* a vízgőznyomás értéke a kamrából kijövő levegőben [mbar], és *S* a kamra alapterülete [m^2].

3. táblázat: A nyílt gázcseremérő kamra műszaki adatai:

Tömeg	16 kg
Átmérő	60 cm
Magasság	50 cm
Alapterület	2827 cm^2
Térfogat	185536 cm^3
Ventilátor • **teljesítménye** • **mért légszállítás**	 szabályozott szabályozott
Átlagos légsebesség	szabályozott
A teljes légcseréhez szükséges idő	változó

A kamrát polietilén felszínen teszteltük (0 fluxus teszt) a kamra által okozott hiba meghatározására, a mérés és számítás a fent leírtaknak megfelelően zajlott. Kicsi és ismételhető hibát tapasztaltunk mind a CO_2, mind pedig a H_2O esetében, a hiba mértéke a kamrán belüli szélsebesség növelésével csökkent, a következő egyenletek alapján:

Cd error= –0,3653021914 + 0,0500806278*w

Ed error= 0,0526122808 + –6,2085465199 e^{-3w}

ahol w a szélsebesség a kivezető csőben [m s^{-1}].

A szélsebesség alapján számított hiba mértékét kivontuk a mért Cd és Ed értékekből.

3.2.3. A talajlégzés mérése

A talajlégzés mérését 2000-2005-ig zárt rendszerű plexi félgömb gázcseremérő kamra (d=20 cm) és LICOR-6200 (Lincoln, Nebrasca, USA) hordozható infravörös gázanalizátor segítségével végeztük. 2005-től LI-6400 (Lincoln, Nebrasca, USA) infravörös gázanalizátorral és a hozzá tartozó gyári talajlégzés-mérő kamrával mértünk.

Öt különböző helyszínen folytattunk talajlégzés-méréseket különböző kutatási projektekhez kapcsolódva: 2000-től kezdődően nyílt homokpusztagyepben (Vácrátót), löszpusztagyepben (Isaszeg, Botanikus Kert), 2003-tól homoki legelőn (Bugac), hegyi legelőn (Szurdokpüspöki) és erdőtalajon (SZIE Botanikus kert, tölgyerdő). A bugaci mintaterületen lehetőségünk nyílt egy, a növényzetétől (a

talaj felső 5-10 cm-es rétegétől) megfosztott „üres” talajfolt légzésének mérésére is, amelyet felhasználtunk a gyökér- és gyökérkapcsolt légzés talajlégzésen belüli arányának becslésére. A folt mérete kb. 1,5 x 1,5 m volt, a benne kelő növényeket rendszeresen eltávolítottuk, a méréseket a folt közepéhez közel végeztük.
A mérések 2001-2008-ig különböző rendszerességgel, de egy mérési napon belül általában több alkalommal, egy éven belül több különféle időszakban, valamint különböző években történtek. A dolgozatban szereplő adatok átlagok, minimum 3 különböző folton végzett mérés átlagai, a légzés térbeli változatosságával más munkánkban foglalkoztunk (FÓTI ET AL. 2008).
A talajlégzés mérések során sem használtunk – az egyébként általánosan elterjedt - talajba süllyesztett gyűrűket, illetve állandó foltokat sem. A kamra enyhén a talajba süllyedve biztosította a zárt mérési teret.
A mérések során a légzés mellett rögzítettük az aktuális talajhőmérséklet és talajnedvesség értékeket, illetve, ha erre nem volt lehetőség, akkor az adott területen (Bugac és Mátra) működő eddy-kovariancia állomás, vagy meteorológiai állomás (SZIE Botanikus Kert) által mért adatokat használtuk fel az értékeléshez.

Nyílt rendszerű talajlégzés-mérés
A nyílt rendszerű automata talajlégzés-mérő rendszer kifejlesztése a kutatómunka részét képezte, így a kialakított módszerről az Eredmények és megbeszélésük fejezetben számolunk be. A rendszer kifejlesztéséhez szükséges tesztméréseket és kalibrációt 2007-2008-ban Magyarországon Bugacon, illetve Csehországban Bílý Kříž-ben végeztük el a cseh kollégákkal közösen.

3.2.4. Gyökérlégzés mérések

Terepi gyökérlégzés mérések
2005. őszétől kezdtük meg a talajlégzés egyik legfontosabb komponensének, a gyökérlégzésnek a mérését a bugaci kutatóállomáson. A méréseket a vegetációs időszakban különböző körülmények között, a mérési napokon kora délutántól másnap délig kb. 2-3 óra gyakorisággal (éjjel is) talajlégzés-mérésekkel párhuzamosan a következő napokon végeztük: 2005.09.05., 2006.04.27., 2006.05.16., 2006.06.14., 2006.06.28., 2006.09.13., 2006.10.02. és 2007.04.17.
A gyökérlégzés méréséhez ásóval 20 cm mélyen kiemelt gyep gyökereiről rázással távolítottuk el a talajszemcséket (a homoktalaj ebből a szempontból ideálisnak, jól eltávolíthatónak bizonyult). Ezt követően kb. 5 g gyökeret levágtunk, és tüllzacskóban a LI-6400 talajkamrájába helyeztünk. A kamrát légmentesen bezártuk, majd kb. 2-3 percen át mértük a gyökerek légzését. Minden időpontban 3-szor ismételtük a mérést.
A gyökerek friss tömegét a terepen felállított analitikai mérleg segítségével, a száraz tömeget laborban 80 ^{o}C-on történt 48 órás szárítás után analitikai mérleggel mértük, ebből számoltuk a gyökerek víztartalmát (RWC %).

Kísérletes laboratóriumi gyökérlégzés mérések

A gyökérlégzés víztartalom-függésének meghatározásához a 2006. szeptemberében Bugacról hozott és a Szent István Egyetem Növénytani és Ökofiziológiai Intézetének fitotronjában elhelyezett növénymintákat használtuk fel. A homoki gyep azért bizonyult alkalmas objektumnak a kísérlethez, mert a gyökerek közül a talaj maradéktalanul eltávolítható mosás nélkül, rázással. Így az eredeti víztartalom megőrzése mellett végezhető a vizsgálat. A növények állandó, 25 ^{o}C hőmérséklet mellett tizenkét órás megvilágítást kaptak reggel nyolc és este nyolc óra között, egy hónapon keresztül. A 10*10*15 cm-es cserepekben tartott 30 növényt folyamatosan (2 naponként) locsoltuk, ez a növekedéshez megfelelő (20-25% közötti) talajvíztartalmat biztosított. Gyökérlégzés méréseinkhez Licor-6400 (Lincoln, NE, USA) infravörös gázanalizátort és a hozzá kapcsolt talajlégzés-mérő kamrát használtuk, ezen kívül talajnedvesség értékeket határoztunk meg. A friss tömeg lemérése után szárítószekrényben tömegállandóságig szárítottuk a talajt, majd visszamértük. A gyökerek esetében is ugyanígy jártunk el.

A gyökérlégzés víztartalom-függésének meghatározására irányuló kísérlet során az egy hónapos regenerációs periódust követően a tenyészedények egy részét - alkalmanként 3-at - nem öntöztük. A napi 3 cserép elkülönítését 10 napon keresztül folytattuk, majd ezt követően a talajból kibontott és eltávolított gyökereken LI-6400-as műszerrel gyökérlégzést mértünk. Így különböző víztartalmú mintákhoz jutottunk, megfelelő számú ismétléssel.

3.2.5. Egyéb műszeres mérések

LAI mérés: A levélfelület-index számításához PAR transzmittancia értékeket használtunk fel, CAMPBELL (1986) algoritmusára alapozva Excel (VisualBasic) makró segítségével.

NDVIb (broadband NDVI) mérés: A bugaci kutatóállomáson a bejövő és a visszaverődő PAR és globál sugárzás mérés alapján számított értékek (NAGY ET AL. 2007).

Talajnedvesség mérés: A talajvíztartalom (SWC) mérésére TDR (time domain reflectometry) talajnedvesség-mérőt használtunk (ML-2, Delta-T Devices Co, Cambridge, UK).

Talajhőmérséklet mérés: Esetenként kézi leszúrható digitális hőmérő használatával oldottuk meg, amennyiben az IRGA-hoz csatlakozó (Licor-6400) nem volt használható.

PAR: A fotoszintetikusan aktív radiációt (PAR, µmol foton $m^{-2}s^{-1}$) ceptométerrel mértük (Decagon Devices, Pullmann, WA, USA). A PAR százalékos transzmittanciáját (fénytranszmittancia: I/I_0, ahol I az állomány belsejében, I_0 pedig

a lombozat felett mért fényintenzitás) esetenként a lombozat zártságának vizsgálatára használtuk, illetve ezek alapján, a Lambert-Beer törvény szerint számoltuk ki a LAI-t.

3.2.6. Modellezés

Az adatok értékelése során használt illesztések alapján (lásd az Eredmények és megbeszélésük fejezetben) végeztük el az adott területen található, vagy ahhoz közel eső meteorológiai állomás adataiból a talajlégzés éves összegeinek becslését, illetve a bugaci talaj esetében a mikrobiális légzés és a gyökér- és gyökérkapcsolt légzés részarányának a meghatározását.

3.2.7. Statisztikai értékelés

A mintavétel során gyűjtött változók statisztikai kiértékeléséhez az átlag, a szórás és az adatsor értéktartományának (minimum és maximum értékek) meghatározását végeztük el. A számításokat Excel és SigmaPlot szoftverekkel végeztük.

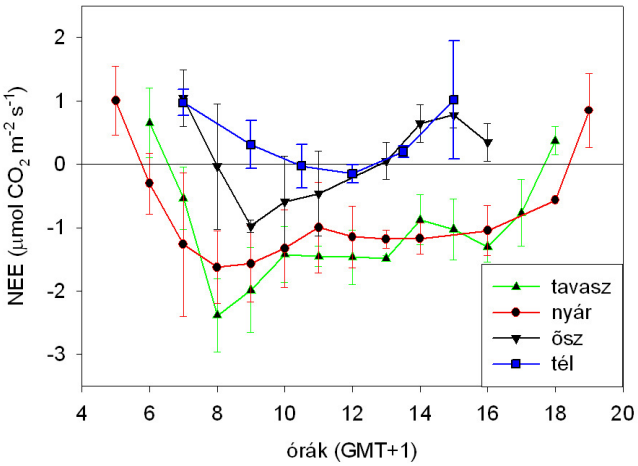
4. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

4.1. Mérés-módszertani eredmények

4.1.1 Zárt kamrás CO_2 gázcsere mérések

Munkánk egyik célkitűzése az elsőként kifejlesztett zárt rendszerű gázcseremérő kamrákkal mért NEE időbeli variabilitásának vizsgálata volt. A zárt rendszerű kamrasorozat (lásd módszerek, CZÓBEL ET AL. 2005b, FÓTI 2009) 60 cm átmérőjű tagját választottuk a vizsgálatokhoz, mivel ez a méret technikailag a legkönnyebben kezelhető és kellően nagy méretű felületet borít.
A talaj víztartalma által limitált működésű ökoszisztémákban kisebb mértékű csapadékmennyiség-csökkenés is nagyobb változásokat okozhat, mint a nedves klímában (CHAPIN ET AL. 2002). Vizsgálati helyszínünk a vácrátóti Tece-legelő volt, amely erősen vízlimitált ökoszisztéma, szénforgalmának vizsgálata éppen ezért különösen érdekes volt számunkra. A Tece-legelőn kívül végeztünk zárt kamrás méréseket Isaszeg körüli löszgyepben is, ezen mérések eredményeiből is bemutatunk néhányat.
2000. novemberétől több, mint egy éven át kb kétheti rendszerességgel végeztünk terepi zárt kamrás gázcseremméréseket a vácrátóti területen. Az NEE méréseket a Módszerek fejezetben leírt módon, napkeltétől napnyugtáig kb 1,5-2 óránként ismételtük 5 állandó folton. Emellett talajlégzésméréseket, valamint PAR, Ta és SWC méréseket is végeztünk, az NEE-vel párhuzamosan. Az isaszegi területen 2001 során 5 alkalommal végeztünk méréseket a fent leírtak szerint.

<u>Időbeli variabilitás:</u>
A mért értékek nagyban variáltak az évszakokon belül és napszakos vátozásuk is nagy volt. A téli időszakban a fagymentes időben végeztük a méréseket, fagyott, illetve hóval borított vegetációfoltokon és talajon a többszöri próbálkozás ellenére sem mértünk aktivitást (gázcserét) ezzel a módszerrel, valószínűleg az aktív időszakban is meglehetősen alacsony gázcsere értékek a fagy hatására kisebbek, mint a mérés hibahatára.
Télen a NEE értékek csak a legmagasabb radiáció mellett (dél körül) lépték át a 0-át és mutattak nyelő aktivitást (11. ábra). A mérési napokon a PAR értéke nem ment 500 µmol m^{-2} s^{-1} fölé, a maximum NEE (elnyelés) -0,421 µmol m^{-2} s^{-1} volt (2000.12.14.).
A többi évszakban az elnyelés maximuma korábbi időpontra tolódott, a reggeli-délelőtti órákban volt megfigyelhető. Ennek oka a vízhiányos időszakokban a legmelegebb déli órákban fellépő sztómazáródás lehet.
Tavasszal a nyelő és légzési aktivitás mértéke is gyorsan növekedett, ekkor mértük a legnagyobb elnyelést (–3,24 µmol m^{-2} s^{-1}, 2001.05.09-én) és a legnagyobb kibocsátást is (1,903 µmol m^{-2} s^{-1}, 2001.04.12-én).



11. ábra: A napi átlagos gázcsere menete a négy évszakban (a téli értékek csak a fagymentes napokra vonatkoznak). A negatív értékek CO_2 felvételt jelentenek.. Minden pont az adott órában, az adott évszakban mért adatok átlaga, a szórás feltüntetésével. Vácrátót, Tece-legelő, 2000-2001.

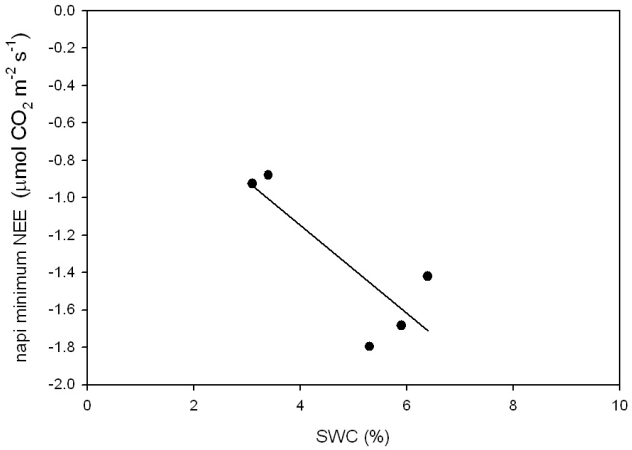
A talajban rendelkezésre álló vízmennyiség csökkenésének hatása az NEE-re jól nyomon követhető nyári méréseink példáján. A nyári NEE értékek a talaj víztartalmától való függést mutattak (12. ábra), különösen magas PAR értékek és hőmérsékletek esetében. A talaj víztartalmának 3%-os csökkenése kb a felére csökkentette a mért NEE értéket. A felvett CO_2 mennyiség erős csökkenése napi szinten az ökoszisztémát nyelőből forrássá változtathatja, azaz a CO_2 elnyelést meghaladja a kibocsátás. Emiatt a vízhiányos napok mennyisége és eloszlása meghatározó az ökoszisztéma éves szénmérlegében.

Az őszi CO_2 fluxusok nagy variabilitását a mérések alatti gyakori felhőzet-változások is jelentősen befolyásolták. A csökkenő Rs ellenére (22. ábra) ősszel és a téli fagymentes időszakban viszonylag magas légzési aktivitás volt mérhető sötétben (1 µmolCO_2 m^{-2} s^{-1} körül). Ennek magyarázata az ebben az időszakban aktív és jelentős borítással bíró mohák és zuzmók aktivitása lehet (JUHÁSZ ET AL. 2002).

Összevetve más mérsékeltövi szemiarid gyepek működésével (szemiarid préri, FRANK ÉS DUGAS 2001, SIMS ÉS BRADFORD 2001) adataink alapján a nyílt homokpusztagyep alacsonyabb szénforgalmi értékekkel bír mind az elnyelés, mind pedig a kibocsátás mértékét tekintve. Szemiarid gyepekben a szénmérleg egész éves értéke közel lehet a nullához, azaz a kibocsátás és elnyelés mértéke közel azonos (FRANK ÉS DUGAS 2001, BALOGH ET AL. 2005a).

A vizsgálati területen valószínűleg a száraz időszakok gyakorisága és hossza határozza meg a szénforgalom irányát és mértékét. Ebben jelentős szerepet játszik az is, hogy a vízhiány jobban csökkenti a szén felvételét, mint kibocsátását (ökoszisztéma légzés). Ezt támasztják alá más, szárazság által befolyásolt

ökoszisztémák szénforgalmának mérési eredményei is (XU ÉS BALDOCCHI 2004, HUNT ET AL. 2004, NAGY ET AL. 2007).



12. ábra: Nyári napi maximum elnyelés (NEE) értékek a talajnedvesség függvényében. Minden pont 15 mérés átlaga. Vácrátót, Tece-legelő, 2001. június-augusztus.

NEE vs. PAR

A zárt kamrás módszer használhatóságát bizonyítja a NEE szezonális és napi dinamikájának fent bemutatott eredményei mellett a mért gázcsere környezeti tényezőkkel, különösen a radiációval (PAR) való összevetése.

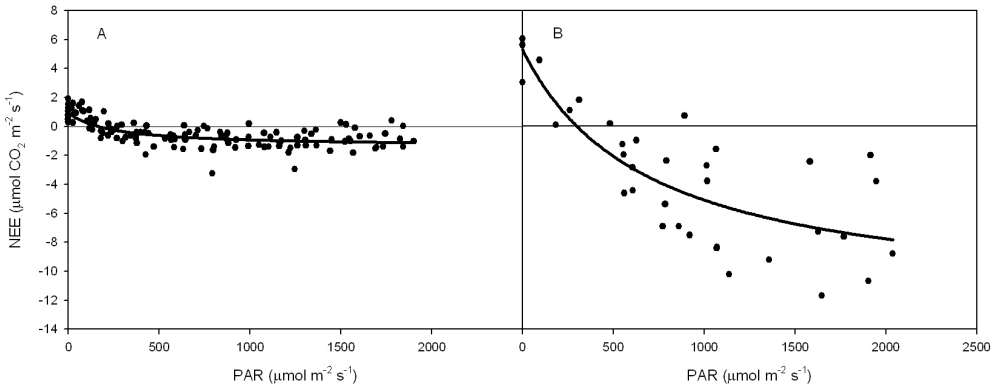
A NEE és PAR kapcsolatát (13. ábra) a következő egyenlettel írtuk le:

$$NEE = \frac{a * PAR * b}{a * PAR + b} + c$$

ahol a, b és c a modell paraméterei.

Az illesztett görbe kezdeti meredekségét adja meg az *a* paraméter, a *b* a maximum elnyelésnek, *c* paraméter pedig a légzési aktivitásnak felel meg.

A homokpusztagyep gázcseréjét a löszpusztagyepével összevetve a következőket tapasztaltuk (13. ábra): mindkét gázcsere adatsorra szignifikáns illesztést adott a felhasznált modell; mind a légzési aktivitást, mind pedig az elnyelés maximumát tekintve a löszgyep mutatta a magasabb (abszolut) értékeket (4. táblázat), illetve a görbe meredeksége is a löszgyep esetében volt nagyobb. Ezt a löszpusztagyep vegetáció szerkezete, magasabb borítási értékei és a talaj szerkezetében és széntartalmában (6. táblázat) megmutatkozó különbségek magyarázzák, várakozásainknak megfelelően (SZERDAHELYI ET AL. 2004a ÉS 2004b, BALOGH ET AL. 2005b, FÓTI ET AL. 2008).



13. ábra: NEE a PAR függvényében (éves adatsor) homokpusztagyepben (A) és löszpusztagyepben (B), 2000-2001-ben. Minden pont 15 mérés átlaga.

4. táblázat: Az illesztés eredményeként kapott paraméterek homok- és löszpusztagyepben.

	r^2	a	b	c
Homok	0,5838	-0,0096 (P=0.001)	-2,3127 (P<0.0001)	0,9422 (P<0.0001)
Lösz	0,6586	-0,0253 (P=0.0304)	-17,6291 (P<0.0001)	5,3159 (P=0.0012)

Összefoglalás

A zárt rendszerű gázcseremérés használható volt a CO_2 gázcsere nyomon követésére hazai gyepeinkben, hasonlóképpen a szakirodalomban található mérési eredményekhez (REICOSKY ÉS PETERS 1977, KIM ET AL. 1992, OECHEL ET AL. 1998, ANGELL ÉS SVEJCAR 1999, STEDUTO ET AL. 2002). Hátránya azonban, hogy meleg időben a mérési időtartamot csökkenteni kell a gyors melegedés miatt (kamra hatás), ami bizonytalanná teheti a mérést (LEUNING ÉS FOSTER 1990, DUGAS ET AL. 1997). További nehézséget okoz, hogy meglehetősen bonyolult a kamrák automatizálása (nyitó-csukó szerkezet) (ANGELL ÉS SVEJCAR 1999, STEDUTO ET AL. 2002), ami a működésbiztonságot csökkentheti. Az általunk használt gázcseremérő kamra könnyen mozgathatónak és gyors mérésre alkalmasnak bizonyult, a mérések közti szellőztetést és a kamra mozgatását azonban kézzel kell megoldani, emiatt a módszer munkaigényes és nem alkalmas folyamatos mérésre. További probléma, hogy az adatok megfelelő feldolgozásához, a környezeti változók és a gázcsere összefüggéseinek vizsgálatához az adatok mennyisége nem elégséges, nem elég hatékony a módszer. Jól használható azonban ez a technika a CO_2 gázcsere térbeli mintázatának vizsgálatára (FÓTI 2009).

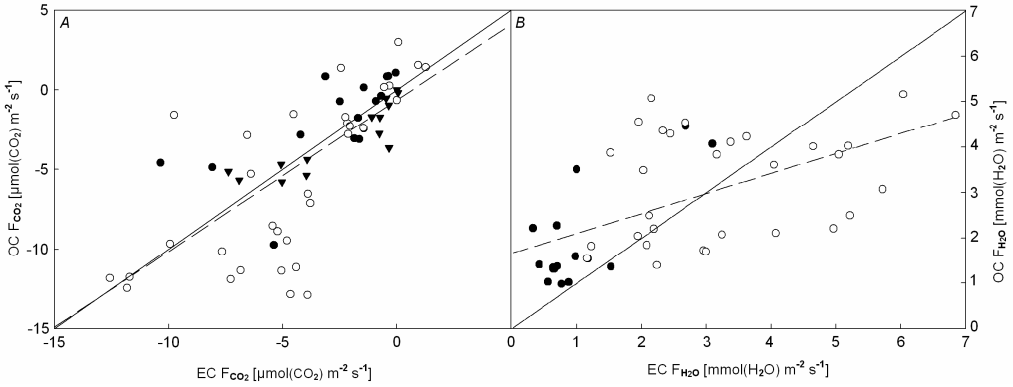
A kamrás gázcseremérési technika fejlesztését ezért a továbbiakban a mérési hatékonyság növelésével kívántuk megvalósítani, könnyen automatizálható és kevésbé munkaigényes technikát keresve (BALOGH ET AL. 2007).

4.1.2. Nyílt kamrás mérések

A fentiek alapján szükségessé vált egy folyamatos és automatikus mérési módszer kifejlesztése, a zárt rendszerű kamrás mérés hátrányainak kiküszöbölésére. Erre a nyílt rendszerű kamrás mérési technikát választottuk, mivel ez a módszer egyszerűbben automatizlható a nyíló-csukódó kamrafedővel ellátott bonyolult elektronikájú automatikus zárt rendszerű kamrákhoz képest (STEDUTO ET AL. 2002) és akár speciális feltételek mellett is használható (pl. vízen úszó kamra, CZÓBEL ET AL. 2005a). További előnye a nyílt rendszernek a zárthoz képest, hogy a folyamatosan cserélődő levegő miatt a kamra hatás kisebb, azaz a kamrán belüli melegedés mértéke sokkal kisebb, vagy elhanyagolható.
Ebből fakadnak azonban a módszer legnagyobb hátrányai is, nevezetesen a folyamatos kamrán keresztüli légáram sebessége különbözhet a természetestől (felületi határréteg módosítása), illetve a légáram hatására nyomáskülönbség alakul ki a kamrán belüli és kívüli tér között. Ez a probléma elsősorban a talajlégzés-mérő rendszerek kifejlesztése során került előtérbe (FANG ÉS MONCRIEFF 1998), ahol kisméretű kamrákban mérték a nyomáskülönbség talajlégzésre gyakorolt hatását. Ha a kamrán belüli nyomás eltér (akár pozitív, akár negatív irányban) a légnyomás értékétől, az befolyásolja a mért fluxus értékét. Talajlégzés esetében ez a hatás már néhány tized Pa-os eltérés esetén megmutatkozhat, azonban hozzá kell tennünk, hogy gyepek felett a légáramlás hatására a természetes nyomásfluktuáció mértéke akár 50-100 Pa is lehet. A nyomás értéke esetünkben a kamrán belül magasabb, azaz a különbség pozitív, mivel a levegő mozgatását a kamra előtt elhelyezett (befúvó) ventillátorral oldottuk meg. További hátrány lehet még, hogy a módszer igen érzékeny a referencia (beáramló) levegő CO_2 koncentrációjának változásaira, így a közelben (szélirányban) található CO_2 forrás (akár a mérést végző személy) igen bizonytalanná teheti a mérési eredményeket. Ennek a fluktuációnak a csökkentésére használható kamra előtti puffer térfogat is, ami jelentősen csökkenti a referencia levegő CO_2 koncentrációjának ingadozásait.
A nyílt rendszerű mérési módszer ellenőrzésére a kamrával mért adatokat eddy-kovariancia módszerrel mért értékekkel vetettük össze. Az összehasonlító vizsgálatot három különböző helyszínen végeztük el (Bugac, Mátra és Bílý Kříž). A helyszínek különböző közép-európai gyepterületek, amelyek különböznek a klimatikus viszonyokban, talajban és vegetációjukban.

<u>CO_2 gázcsere mérések</u>
A három vizsgálati helyszínen kamrával mért CO_2 gázcsere értékek ugyanabban a tartományban mozogtak, amelyben az EC által mértek. A rendelkezésre álló adatok alapján az EC és OC különbsége nem mutatott összefüggést egyéb mért változókkal (SWC, szélsebesség, hőmérséklet stb.). A mért minimum és maximum NEE értékek (félórás átlagok) a következők voltak: –0,04 és –10,34 µmol m^{-2} s^{-1} (EC), 1,08 és –9,73 µmol m^{-2} s^{-1} (OC) a Mátrában; 1,27 és –11,8 µmol m^{-2} s^{-1}

(EC), 3,01 és –12,89 µmol m^{-2} s^{-1} (OC) Bugacon; 0,06 és –7,37 µmol m^{-2} s^{-1} (EC), 0,01 és –5,8 µmol m^{-2} s^{-1} (OC) Bílý Kříž-ben.
A 14. *A* ábra mutatja a két különböző módszerrel mért CO_2 gázcsere értékek összevetését. Az összehasonlíthatóság kedvéért az OC adatokból is félórás átlagokat képeztünk, az EC és OC közt a következő összefüggést tapasztaltuk:
OC NEE= –0,6408 + 0,9508 EC NEE (n = 63, r^2 = 0,5323).

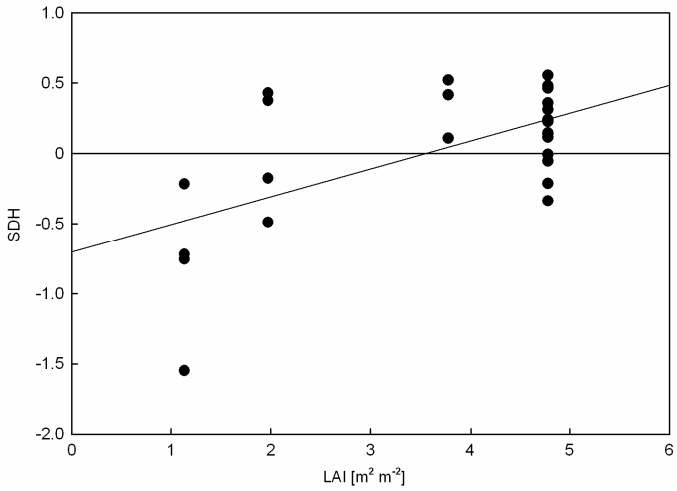


14. ábra: Félórás CO_2 (A) és H_2O (B) fluxusok nyílt rendszerű kamrás technikával (OC) és eddy kovariancia technikával (EC) mérve Bílý Kříž-ben (háromszög), Bugacon (üres kör), és a Mátrában (teli kör) 2003-2004-ben. Az ábrákon feltüntettük a két módszer által mért értékek közti regresziót (szaggatott vonal) és az 1:1 vonalat is. A negatív értékek CO_2 felvételt jelentenek.

A CO_2 gázcsere értékekre jó a két módszer között az egyezés, hiszen a regresszió az 1:1 vonalhoz közeli. A szórás nagy, aminek az lehet az oka, hogy míg a kamrás módszerrel egy mérési napon belül folyamatosan ugyanazon vegetációfolt gázcseréjét mértük, az eddy-kovariancia módszer a szél irányától és sebességétől függően mindig máshonnan vesz mintát. A nagy elnyelés értékeknél (negatív) tapasztaltuk a legnagyobb eltéréseket a két módszer között, mivel ezek az értékek a vegetációs időszak csúcsán voltak megfigyelhetők és a CO_2 gázcsere legnagyobb térbeli variabilitása is ehhez köthető (FÓTI 2009). A kamra fala általi fényelnyelés (lásd módszerek) okozhat alacsonyabb CO_2 felvételt, vagy magasabb légzési aktivitást, különösen alacsony PAR értékek mellett (STEDUTO ET AL. 2002).

<u>H_2O gázcsere mérések</u>
A 14. *B* ábrán látható vízgőz fluxusok adatait a bugaci és mátrai területen gyűjtöttük, mivel a kamrás méréseink időpontjában a csehországi (Bílý Kříž) helyszínen EC módszerrel ebben az időszakban mért értékek nem voltak értékelhetők. A hazai méréssorozat első évében (2003) az éves csapadék mennyisége mindkét helyszínen rendkívül alacsony volt (PINTÉR ET AL. 2008, NAGY ET AL. 2007), különösen nyár elején. A 2004. év során az éves csapékösszeg az átlagnál magasabb volt mindkét mintaterületen. A kamrás mérések során mért

minimum és maximum félórás H_2O fluxusok a következő tartományban mozogtak: 0,33 és 3,09 mmol m^{-2} s^{-1} (EC), 0,98 és 4,46 mmol m^{-2} s^{-1} (OC) a Mátrában, és 1,16 és 6,84 mmol m^{-2} s^{-1} (EC), 1,40 és 5,98 mmol m^{-2} s^{-1} (OC) Bugacon.
A 14. *B* ábrán tüntettük fel a két különböző módszerrel mért adatokat, valamint szaggatott vonallal a két módszer adatai közti lineáris összefüggést (n = 49, r^2 = 0,3255, OC FH_2O = 1,6603 + 0,4383 EC FH_2O), ami lényegesen gyengébb, mint a CO_2 gázcsere esetében; az OC módszerrel mért adatok összességében alacsonyabbak, mint az EC módszerrel mértek. Itt is jelentős a szórás.
DUGAS ET AL. (1997) szerint a kamrán belüli általában magasabb szélsebesség az evapotranszspiráció növekedését idézheti elő (Bowen arány módszerrel összehasonlítva), mivel serkenti a talaj általi vízgőz leadást, míg STEDUTO ET AL. (2002) és REICOSKY ET AL. (1983) a kamrás mérések alulbecslését tapasztalták más módszerekhez képest. A mi vizsgálatunk szerint a kamrás mérések alacsonyabbak voltak, mint az ugyanazon félórában mért EC mérések, de különösen akkor, ha méréseket nagy melegben, magas evapotranszspirációs ráta mellett végeztük. Több változó hatását is megvizsgáltuk, de a LAI és az OC és EC módszerrel mért H_2O fluxusok standardizált különbségének (SDH = (EC FH_2O – OC FH_2O)/EC FH_2O) összefüggése magyarázta meg leginkább a jelenséget (15. ábra).



15. ábra: A levélfelület-index (LAI) és a különböző módszerekkel mért H_2O fluxusok standardizált különbségének (SDH) összefüggése jó talajbeli vízellátottság mellett Bugacon (2003-2004). A pozitív értékek az OC módszer alulbecslését, a negatív értékek a túlbecslést jelentik az EC módszerhez képest.

Az eredmények azt mutatják, hogy a kamrabeli szélsebesség – mivel a ventillátor folyamatos, egyenletes tápfeszültséget kapott – elsősorban a kamrában jelen lévő növénytömegtől függ (a felszín durvasága), amit itt LAI értékekkel közelítettünk. Ennek hatására a nagyobb LAI kisebb kamrabeli szélsebességgel és így kisebb (CO_2-ra, vagy H_2O-re vett) vezetőképességgel párosult. Figyelembe kell vennünk

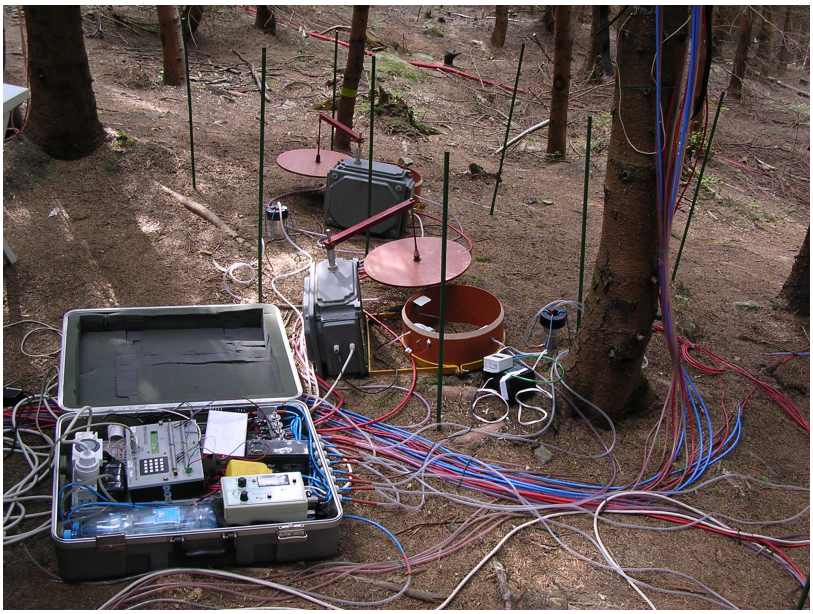
továbbá, hogy a kamrabeli légmozgás sebessége (amely a mérési napon állandó) a külső szélsebességet átlagban is meghaladhatja.
Jó vízellátottság és kisebb LAI értékek mellett az SDH értékek alapján a kamrás mérés magasabb evapotranszspirációt becsült (15. ábra), mint az EC módszer, míg magas LAI mellett (a vegetációs periódus elején) alulbecslés volt megfigyelhető ($n = 25$, $r^2 = 0{,}3638$, SDH = –0,7027 + 0,198 LAI).
A lehetséges magyarázat az, hogy a magas hőmérsékletek melletti magas evaporációs és transzspirációs ráta alacsony szélsebeséggel kombinálódva (magas LAI miatt) kisebb VPD-et okoz a kamrán belül, mint kívül (gyakorlatilag kamra hatás), így korlátozza az evapotranszspiráció mértékét. Kis LAI – kis borítás - mellett viszont a magasabb szélsebesség – a nagyobb vezetőképesség miatt - növeli az evaporáció mértékét, így az EC módszerhez képest magasabb fluxusokat mérhetünk.
Az eredmények alapján törekedni kell a nyílt rendszerű mérés esetében a szélsebesség külső szélsebességhez való minél pontosabb igazítására úgy, hogy az esetleges alacsony szélsebesség ne okozhasson számottevő hőmérsékleti növekedést. Ezzel a lehető legjobban közelíthetjük a természetes körülményeket a kamrán belül.

Összefoglalás

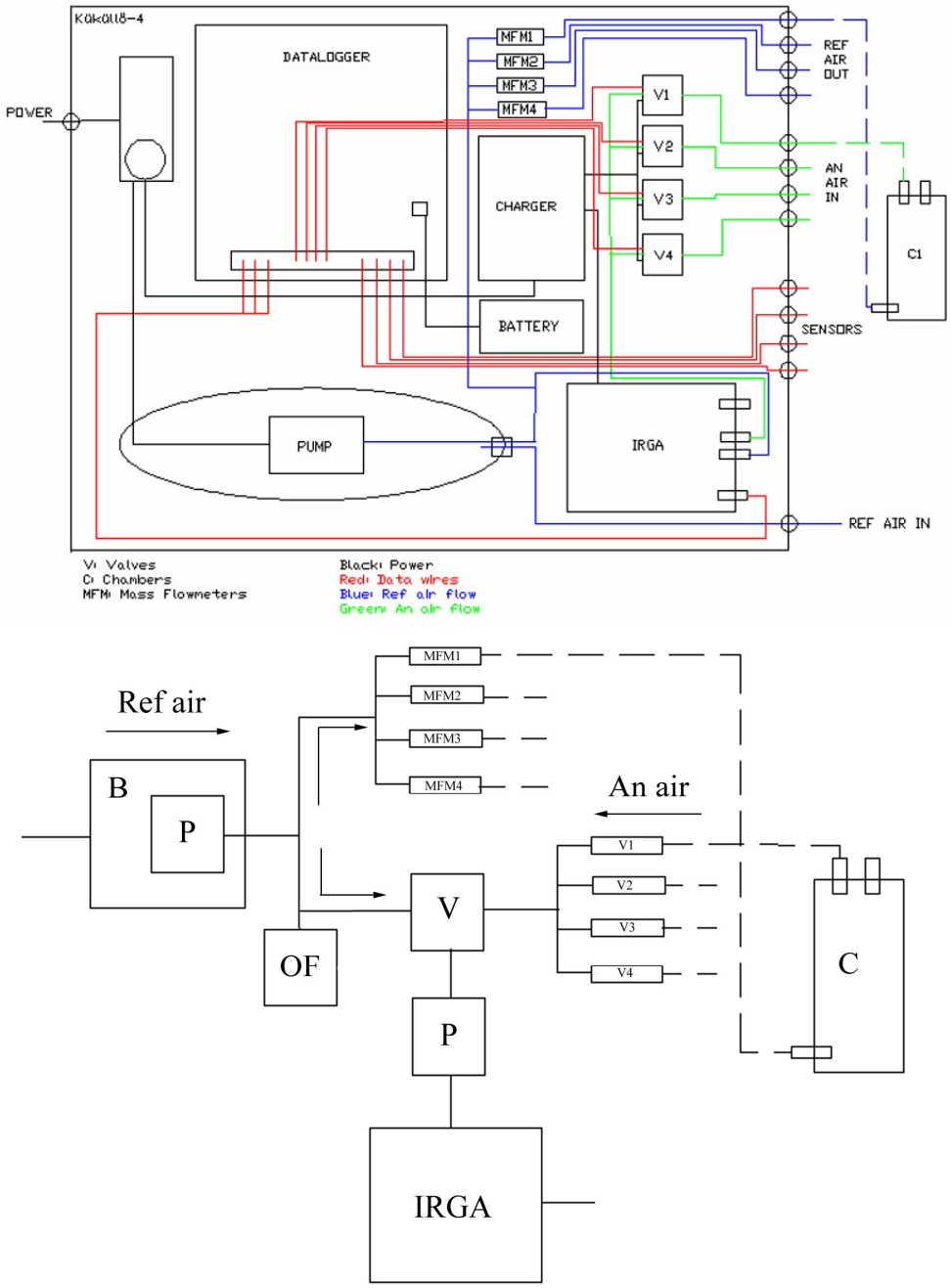
A nyílt rendszerű kamrás gázcseremérés megfelelő módszernek és az eddy-kovariancia módszerrel összevethetőnek bizonyult. Nagy előnye, hogy sokkal kevésbé munkaigényes, mint a zárt rendszerű mérés, viszonylag olcsó más rendszerekhez képest (a nyílt rendszerű IRGA határozza meg az árát) és jól alkalmazható rövid méréssorozatok kivitelezésére, mivel sok adat nyerhető. Meleg és száraz körülmények között a kisebb kamra hatás miatt a zárt rendszernél jobban használható módszer. Ennek oka az, hogy ilyen körülmények között a csökkent gázcsere miatt a zárt rendszerrel egy mérés percekig eltarthat, ami a kamrán belül a hőmérséklet jelentős emelkedéséhez vezet. Az automatizált zárt rendszerhez képest pedig egyszerűbb felépítés és nagyobb működésbiztonság jellemzi, könnyebben mobilizálható, áttelepíthető terepi körülmények között.
Az, hogy a különböző módszerekkel mért CO_2 fluxusok között jobb összefüggést találtunk, mint a H_2O fluxusok között, valószínűleg az atmoszférikus vízgőz és a CO_2 koncentrációk közötti nagyságrendnyi eltéréssel magyarázható. A H_2O esetében a magas és emelkedő koncentráció kis áramlási sebességgel párosulva a kamrán belül VPD csökkenést okoz. Ennek lehetséges megoldása a levegő szárítása, bár ez ilyen térfogat és áramlás mellett nehezen megoldható. A szélsebesség külső viszonyokhoz való állítása, szabályozása talán könnyebben megoldható. Fontos lehet még a kamrán belüli áramlási viszonyok pontosabb ismerete is, valamint a befúvás megfelelő magassága is, hiszen magas gyep esetében nem megfelelő módszer, ha a talaj közelében növeljük a szélsebességet.
Mindezek mellett a módszer jól használhatónak bizonyult, ezért hasonló elven alapuló talajlégzés-mérés kifejlesztésébe kezdtünk.

4.1.3 Nyílt rendszerű talajlégzés-mérések

A nyílt rendszerű kamrás NEE mérőeszköz mintájára kezdtük el nyílt rendszerű automatikus talajlégzés-mérő rendszerünk fejlesztését. Célunk volt egy egyszerűen kivitelezhető automatizálható mérési módszer kidolgozása, amely képes hosszú időn keresztül önműködően méréseket végezni esetenkénti rendszerellenőrzés mellett. Hasonló rendszerek működtetésére már történtek kísérletek (FANG ÉS MONCRIEFF 1996, IRITZ ET AL. 1997, FANG ÉS MONCRIEFF 1998, PUMPANEN ET AL 2000), ezekben az esetekben jelentős problémaként azonosították a kamrán belüli és a kinti levegő között a mérés során fellépő nyomáskülönbséget.
A piacon jelen lévő automata rendszerek (ADC, Licor, PAVELKA ET AL. 2004, LUO ÉS ZHOU 2006) többnyire zárt rendszerű mérési módszerrel dolgoznak, nyitó-csukó szerkezettel ellátott kamrák. Hátrányuk, hogy rendkívül drágák, illetve a kamrák viszonylag nagy mérete miatt (10 cm belső átmérő felett) nehezen alkalmazhatók gyepekben, hiszen folyamatos vágásra (zavarásra) van szükség, hogy a vegetáció föld feletti részeinek légzése ne zavarja a méréseket. Az általunk kifejlesztett kamrák kis átmérője (d= 5 cm) biztosítja, hogy a kamrák kihelyezése a lehető legkevesebb zavarással járjon, hiszen a fűcsomók között elhelyezhető méretről van szó.
2007-ben az elsősorban füves területeken alkalmazható talajlégzés-mérő rendszer összeállítására és részleges tesztelésére, összehasonlító mérésekre (Csehországban és Magyarországon, 16. ábra), valamint a szükséges mérőszoftver kialakítására került sor, 2008-ban pedig további összehasonlító mérések zajlottak és a kamrafelépítés kisebb átalakítása történt meg.



16. ábra: Összehasonlító mérés a SAMTOC rendszerrel, Bílý Kříž , 2007.



17. ábra: Az új rendszer sematikus ábrája és légáramlás-vázlata (B: puffertérfogat, P: pumpa, OF: túlfolyó, MFM: tömegáramlás-mérő, V: szelep, C: kamra, IRGA: gázanalizátor, Ref air: referencia levegő, An air: analízis levegő, Charger: töltő, Battery: akkumulátor, piros szín: adatkábelek, kék szín: referencia levegő útvonala, zöld szín: analízis levegő útvonala)

Az új rendszerben ADC LCA2 (ADC Bioscientific, UK) típusú gázanalizátor méri a kamrákba beáramló és onnan kikerülő levegő CO_2 koncentrációját, CR23X datalogger (Campbell Scientific, UK) gyűjti a mérési adatokat és négy talajkamra mintáz (5 cm átmérő, 10,4 cm magasság, lásd 19. ábra). A kamra felépítése hasonló FANG ÉS MONCRIEFF (1998) munkájában leírtakhoz, ez biztosítja, hogy a kamrában ne legyen jelentős pozitív nyomás a kintihez képest. Az előzőeken kívül minden kamrához tartozik tömegáramlás-mérő (MFM, lásd 17. ábra), valamint szelep (V), illetve az adatok feldolgozásához szükséges kiegészítő méréseket végző szenzorok (talajhőmérséklet, talajnedvesség és légnyomás mérése – a kamrák közti felszínen 1-1 ponton). A berendezés ún. steady-state dinamikus (PUMPANEN ET AL 2004) nyílt rendszerben működik, mérés során a levegő áramlása folyamatos a kamrákon keresztül.
A mérések közötti időszakban a rendszerben nem áramlik levegő, a kamrák szellőzése csak diffúzió útján a nyomáskiegyenlítő nyílásokon keresztül valósul meg. A referencia levegő koncentráció-változásainak tompításához 2 l-es puffertartályt használtunk. Mivel a rendszerben a referencia levegő előbb jut az IRGA-hoz, mint a kamrán keresztül áramló analízis levegő, a referencia ágat az áramlási sebesség és a csövek átmérője alapján a szükséges mértékben plusz csőszakasz beiktatásával toldottuk meg, hogy az áramlási útvonal hossza, illetve annak időtartama mindkét esetben azonos legyen.
A rendszer jelenleg 4 kamrával – így 4 szeleppel, áramlásmérővel – rendelkezik, de ez az igényektől függően átalakítható, bővíthető, 10 kamráig hasonló felépítéssel. Az egyes kamrák mérési ideje a használt programtól függően változhat, az itt szereplő adatokhoz 3 perces méréseket használtunk, amiből az első perc a rendszeröblítés miatt nem volt felhasználható. Hosszabb idejű mérés esetén a berendezés folyamatos működtetése nem indokolt, célszerű az óránkénti-kétóránkénti mérési protokol kialakítása.
Az új rendszer kifejlesztésére a gödöllői kutatócsoport által került sor (rendszer felépítés, szoftver, kamrák építése, szükséges műszerek és szenzorok beszerzése), teszteléséhez és a próbamérésekhez viszont a cseh partner által üzemeltetett rendszereket használtuk fel.
Az új talajlégzés-mérő rendszert standard rendszerekkel hasonlítottuk össze. Az egyik a nemzetközileg is leginkább elfogadott technika, a Li-6400 (Li-cor, USA), a másik kettő pedig a cseh fél által kifejlesztett és üzemeltetett SAMTOC rendszer (PAVELKA ET AL. 2004), illetve zárt rendszerű automata talajkamra volt. Az összehasonlító mérésekre 2007. és 2008. során négy-négy alkalommal Bugacpusztán (Magyarország) és Bílý Kříž ben (Csehország) került sor az év különböző időszakaiban, és így különböző időjárási körülmények mellett is mértünk: nyáron, magas hőmérséklet és magas talajlégzés mellett, illetve ősszel, alacsonyabb hőmérséklet, így kisebb talajlégzés-aktivitás mellett. Az klímabeli különbségek mellett a két mérési helyszín vegetációja is igen különböző volt.
Az összehasonlító mérések mellett a berendezés 2008. márciusától októberéig folyamatosan Bugacpusztán működött, hogy tesztelhessük a működésbiztonságot

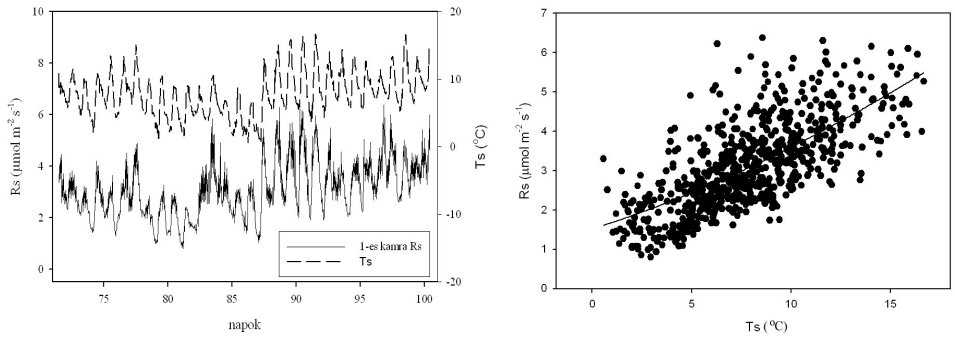
és a mért adatokat különböző klimatikus viszonyok és folyamatos működés mellett. A nyert adatok alapján jó összefüggést találtunk a talajlégzés és a talajhőmérséklet között, valamint a légzésintenzitás napi menete (18. ábra) és mértéke is az adott gyepre jellemző és más mérési módszer eredményeivel összevethető volt.

Az új rendszer legfontosabb előnyei a következők: (1) a kamrák kis átmérője lehetővé teszi a kis zavarással (vágás nélkül) járó gázcseremérést, illetve - a részben nyílt tetővel (csapadék bevezetésével), továbbá a periodikus mérésekkel együtt – biztosítja, hogy a kamra alatt nem szárad ki a talaj, (2) a talaj CO_2 kiáramlását, valamint a talajhőmérsékletet és talajnedvességet folyamatosan méri, így módot ad e változók összefüggéseinek vizsgálatára, (3) a rendszer mobilizálható, a mérési helyszínen könnyen és gyorsan felállítható, (4) más, a piacon jelen lévő rendszerekhez képest olcsó, (5) az egyszerű felépítés (bonyolult kamrazáró mechatronika nélkül) kisebb hibalehetőséget, nagyobb működésbiztonságot nyújt.

A rendszeren belüli légáramlás vonatkozásában újdonság, hogy a kamrába egyszerre befújunk levegőt (referencia), valamint elszívás is történik mérés közben (analízis), ez segíti a kamra felépítése mellett a 0 nyomáskülönbség fenntartását, ebben hasonlít korábbi rendszerekre (FANG ÉS MONCRIEFF 1996), de különbözik annak továbbfejlesztett változatától (FANG ÉS MONCRIEFF 1998), ahol a referencia és analízis levegőt a kamrából igen nagy szívással juttatják az analizátorhoz.

A jelenleg kapható automata talajlégzés-mérő rendszerek 10 cm-nél nagyobb átmérőjű kamrával szereltek, emiatt a mérés előtt a kamrában lévő föld feletti biomassza eltávolítására van szükség. Ez egy komoly zavarás, ami hatással van a talajlégzés mértékére is, hosszabb mérési periódus esetén pedig a növényi anyag folyamatos vágására van szükség.

A *B*



18. ábra: Az új rendszer 30 napos tesztmérése Bugacon (2008. március), *A* Ts és Rs az idő függvényében, *B* Rs a Ts függvényében, szűretlen adatok.

Az új rendszer ezt a hibát küszöböli ki azzal, hogy a kamrák mérete alkalmazkodik a füves területek tulajdonságaihoz, így ezek a kisméretű kamrák jelentősebb talaj

és növény zavarás nélkül telepíthetők a fűcsomók közé. A minél kisebb zavarás érdekében ezekhez a kamrákhoz sem alkalmaztunk - az egyébként igen elterjedt - talajba helyezett gyűrűket. A gyűrűk elhagyása nem csak a telepítés során keletkező zavarás miatt, hanem a felszínhez közeli gyökerek elvágásával a talajlégzés folyamatos módosítása miatt is szükséges lehet (WANG ET AL. 2005). A rendszer jelenleg 4 db kamrával működik, további terveink szerint ez a szám tízre bővül a talajlégzés nagyfokú térbeli variabilitása miatt (FÓTI ET AL. 2008, FÓTI 2009).

Összefogalás

Mind az összehasonlító mérési adatok, mind pedig a folyamatos mérési adatok szerint a rendszer jól működik, az általa mért talajlégzés-értékek a standard rendszerekéhez igen közel állnak. A hat hónapos folyamatos működés során nem tapasztaltunk komoly meghibásodást annak ellenére, hogy igen változatos időjárási körülmények között működött a rendszer.

A kamrán belül az első évben tapasztalt pozitív nyomásbeli eltérést (atmoszférikus nyomáshoz képest) a kamrák kismértékű átalakításával sikerült megszüntetni. Az átalakítás pozitív hatással volt a csapadék könnyebb kamrába jutására is. A nyomáskülönbség az átalakítás előtt kb 0,6 Pa volt, ez jelentősen befolyásolhatja a mért értékeket, talajtípustól függően akár a felére is csökkentheti (FANG ÉS MONCRIEFF 1998). A nyomás-kiegyenlítő nyílások megnövelésével a nyomáskülönbség 0,1 Pa alá mérséklődött. További előnyös tulajdonság a nyomáskiegyenlítés szempontjából, hogy a rendszer mérés során egyszerre fúj a kamrába levegőt, valamint egyidejűleg elszívás is történik.

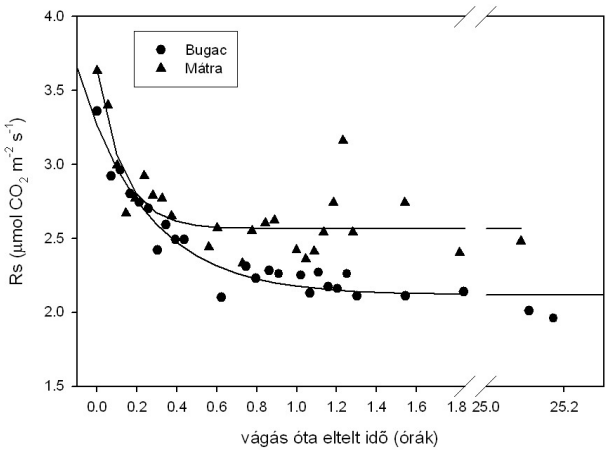
Az új rendszer továbbfejlesztését és további kalibrációját tervezzük a cseh kollégákkal közösen, de a rendszer már jelen formájában is működőképes.

19. ábra: Az új rendszer kamrái

4.1.4. Sebzési légzés

LI-6200-al és LI-6400-al végzett talajlégzés-méréseink kezdetén a kamrák mérete miatt meg kellett határoznunk, hogy a föld feletti növényi részek levágása után mennyi idő alatt szűnik meg az un. sebzési légzés, az emelkedett légzésintenzitás, amit a zöld részek levágása, valamint a talajfelszín bolygatása okoz. Ehhez a folt

levágásától számítva 2 órán át folyamatosan mértük a légzés intenzitását, majd 24 óra múlva egy kontroll méréssel ellenőriztük. A mérés közben a talaj hőmérséklete számottevően nem változott.
A mérési eredmények szerint a vágás több, mint 1,5-szeresére növelte a légzésintenzitást, ez a megnövekedett „sebzési" légzés azonban kb. 1-1,5 óra után lecsengett, utána számottevően nem változott az Rs (20. ábra). A sebzési légzés mértéke szükségessé teszi ugyan a vágás utáni várakozást, gyors eltűnése miatt azonban elégséges a rövid (1,5-2 óra) mérési szünet. A továbbiakban a vágás után 1,5-2 órával kezdtük meg a talajlégzés vizsgálatát.
A vágás okozta bolygatás miatt, és mivel a vágás miatt a gyökerek tápanyagellátása csökken, a hosszútávú talajlégzés-méréseket a föld feletti növényi részek vágása nélkül kell kivitelezni. Az általunk kifejlesztett nyílt rendszerű talajlégzés-méréshez ezért kellett kisméretű kamrákat használnunk, amelyek a fűcsomók közé telepíthetők.



20. ábra: Az átlagos légzésintenzitás változása a vágás után eltelt idő függvényében

Összefoglalás

A vizsgálat a megfelelő mérési módszer kialakítására irányult. Méréseink szerint a vágás után csökken a légzés intenzitása. A csökkenés kinetikája: hozzávetőlegesen 1,5 órával a vágás/bolygatás után már egyenletes, nem csökkenő légzési aktivitás mérhető. A nagyarányú változás arra utal, hogy a sebzési légzés mellett a talaj bolygatása is okozója a vágás utáni légzésnövekedésnek.
Olyan esetekben, ahol a légzés méréséhez szükség van a talajt borító növényzet eltávolítására (nincsenek megfelelő méretű szabad foltok a gyepben), ezen időtartam kivárása javallott.
Bizonyos munkákban a vágást 24 órával a mérést megelőzően végzik el (BAHN ET AL. 2008), de ebben az esetben már felvetődik az a kérdés, hogy a gyökerek milyen hosszú ideig képesek megőrizni a légzési aktivitásukat a föld feletti részek levágása után.

4.2. Szénmérleg komponensek mérése

4.2.1. Talajlégzés mérések 5 különböző magyarországi talajtípuson

Rendszeres talajlégzés méréseket 5 vizsgálati helyszínen végeztünk különböző projektekhez kapcsolódva:
Bugac – humuszos homoktalaj,
Szurdokpüspöki – erősen agyagos, köves talaj,
Isaszeg – lösztalaj,
Vácrátót - homoktalaj,
Gödöllő – barna erdőtalaj.
A mérések eredményeit, a talajok összehasonlítását szeretnénk a következőkben bemutatni, kezdve az éves variabilitástól a környezeti tényezők hatásáig. A különböző talajtípusok gyakorlatilag azonos klímán működnek, csak a rajtuk fejlődött vegetációban és fizikai, kémiai tulajdonságaikban térnek el. Az öt különböző talajtípus szerkezetét és széntartalmát tekintve meglehetősen széles tartományt fed le (ld. 6. táblázat), megtalálhatók köztük az alapvető fizikai talajféleségek, a szinte váztalaj tulajdonságokkal bíró gyenge homoktalajtól a löszön keresztül az erősen agyagos talajig. Az eredményekben szereplő értékek egy-egy időpontra megadott átlagok (min. 3 különböző folton végzett mérés átlagai).

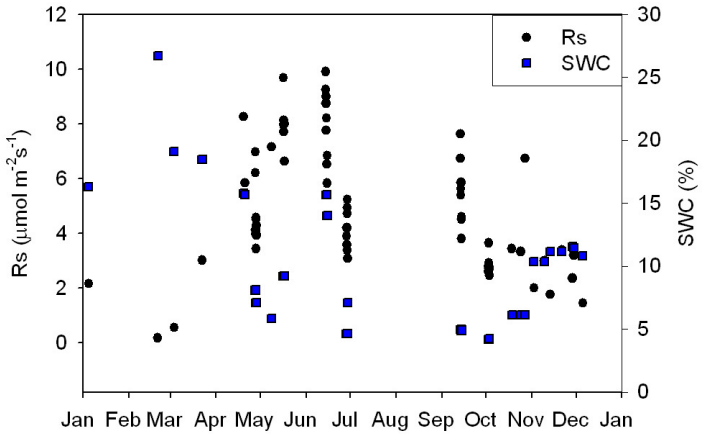
<u>Időbeli variabilitás</u>

A talajlégzés időbeli variabilitásának bemutatásához minden talajtípus esetében egy kiválasztott évet használunk fel. Ezek azonban eltérőek lehetnek az egyes talajoknál, mivel a mérések alapjául szolgáló projektek különböző években futottak.

Bugac

A 21. ábrán a vizsgálati időszak egy évét (2006.) mutatjuk be az éven belüli talajlégzés nyomon követéséhez. A légzésintenzitás éves menete jól követhető az ábrán, a tavaszi gyors emelkedéstől a nyári maximumig és az őszi csökkenésig. Télen a mért értékek közelítik a nullát, de a talaj hőmérsékletétől függően kb. 0,1 és 2 μmol m^{-2} s^{-1} közötti légzésintenzitás mérhető, azaz jelentős lehet a kibocsátás mértéke. Fagyott talaj esetében is minden alkalommal mérhető volt a CO_2 kiáramlás. A mért minimum és maximum talajlégzés értékek 2006-ban 0,175 μmol m^{-2} s^{-1} (2006.02.20., Ts -1,06 ^{o}C és SWC 26,6% mellett) és 9,92 μmol m^{-2} s^{-1} (2006.06.14., Ts 10,68 ^{o}C és SWC 15,6% mellett) voltak. Az ábrán jól látható, hogy a nyári, esetenként igen alacsony (5% alatti) talajvíztartalom-értékek

jelentősen befolyásolják a légzésintenzitást (júniusi vs. júliusi értékek): akár a felére is csökkenhet a 15%-on mért értékekhez képest.

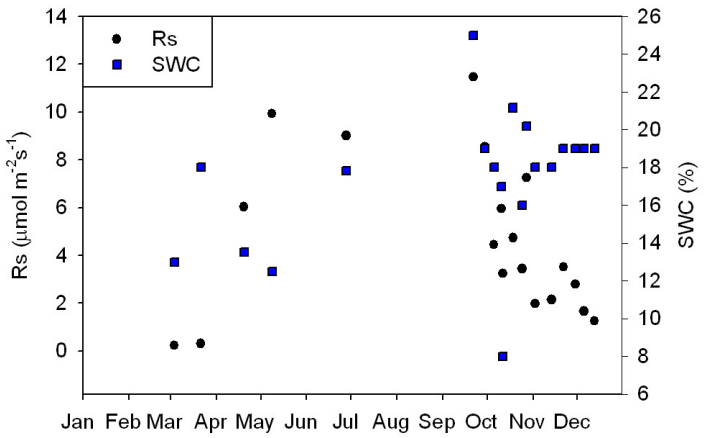


21. ábra: A talajlégzés és a víztartalom éves menete Bugacon 2006-ban. Minden pont legalább 3 mérés átlaga.

A légzés éves menete összességében tükrözi a hőmérséklet alakulásának és a vegetáció fejlődésének hatását, a száraz időszakokban erős talajbeli víztartalom-meghatározottsággal.

Isaszeg, löszpusztagyep

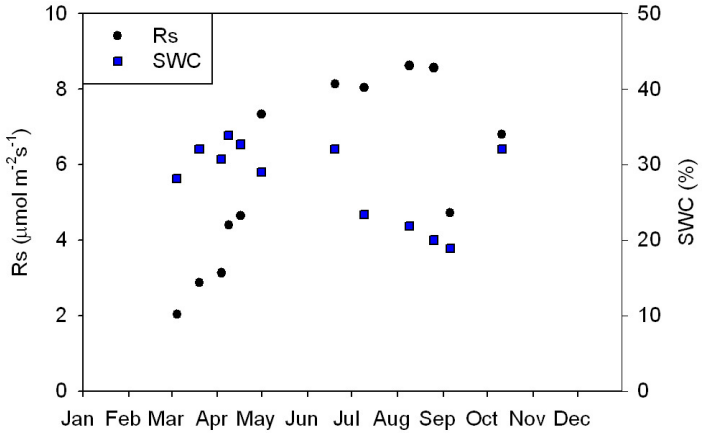
A minimum és maximum talajlégzés értékek 2006-ban 0,238 µmol m^{-2} s^{-1} (2006.03.03., Ts -0,25 ^{o}C és SWC 13% mellett) és 11,46 µmol m^{-2} s^{-1} (2006.06.27., Ts 18,7 ^{o}C és SWC 25% mellett) voltak (22. ábra). Jól látható, hogy a légzésintenzitás meglehetősen széles tartományban változik, hasonlóan a préri ökoszisztémákban mért értékekhez (0,04-0,4 mg CO_2 m^{-2} s^{-1} HAM ÉS KNAPP 1998, 0-0,25 mg CO_2 m^{-2} s^{-1} MIELNICK ÉS DUGAS 2000).
FRANK ET AL. (2002) vizsgálata szerint a maximum talajlégzés-aktivitás a vegetációs időszak csúcsára, a maximum működő biomassza idejére esik. Ebben az időszakban a magas hőmérséklet és a viszonylag megfelelő vízellátás mellett valószínűleg az ezzel egyidejű maximális fotoszintetikus aktivitás is befolyásolja a légzési aktivitást. A mi méréseink ezzel szemben 2006-ban őszi maximumot mutattak (22. ábra). A téli időszak alacsony értékei után tavasszal a légzés intenzitása gyorsan nő, ekkor valószínűleg a hőmérséklet és az egyre aktívabbá váló vegetáció határozza meg a légzést. Nyárra a növekvő talajbeli víztartalom ellenére kissé visszesik a légzési aktivitás is, ennek magyarázata egy a mérést megelőző hosszabb száraz időszak lehet. Ősszel a maximum után a légzésintenzitás csökken, decemberben már közelít a legalacsonyabb értékekhez.



22. ábra: A talajlégzés és a talajnedvesség változása 2006 során, löszpusztagyep, Gödöllő, SZIE Botanikus Kert.

Szurdokpüspöki, Mátra, hegyi kaszáló

A 23. ábrán a vizsgálati időszak egy évét (2008.) mutatjuk be az éven belüli talajlégzés nyomon követéséhez. A mért minimum és maximum talajlégzés értékek 2008-ban 2,04 µmol m^{-2} s^{-1} (2008.03.04, Ts 5,6 ^{o}C és SWC 28,1% mellett) és 8,62 µmol m^{-2} s^{-1} (2008.08.08., Ts 19,36 ^{o}C és SWC 21,86% mellett) voltak.



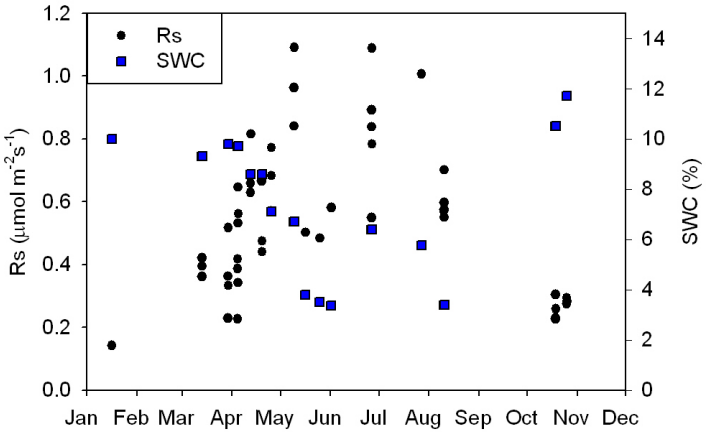
23. ábra: A talajlégzés és a víztartalom éves menete agyagtalajon (Mátra) 2008-ban. Minden pont legalább 3 mérés átlaga.

A légzésintenzitás változása a szokásos éves menetet tükrözi, elsősorban a hőmérséklet alakulását követi. A talaj szerkezete miatt a 20% körüli víztartalom már igen alacsonynak minősül, de ez az itt bemutatott éves légzési aktivitás

változásban nem jelenik meg. A mátrai agyagtalaj éves menetén látható, hogy a maximum értékek némileg elmaradnak az eddig tárgyalt talajokétól.

Vácrátót, Tece-legelő, nyílt homokpusztagyep

2001. évben a zárt kamrás mérések mellett talajlégzés-méréseket is végeztünk a vácrátóti Tece-legelőn. A többi bemutatott talajtípushoz képest itt tapasztaltuk a legalacsonyabb légzési aktivitást. Az Rs értékek tekintetében LELLEI-KOVÁCS (2008) 2005-2007-es vizsgálata a fülöpházi homokpusztagyepben igen hasonló értékeket adott. Ez persze nem meglepő, mivel a két terület talaja és a rajta fejlődött vegetáció típusa igen közel áll egymáshoz. Ez az ökoszisztéma igen alacsony tápanyagtartalmú talajjal bír (ld. 6. táblázat), de a gyökértömeg igen nagy a föld feletti biomasszához képest (400 g m^{-2} föld feletti és 745 g m^{-2} föld alatti biomassza késő tavasszal, nem publikált adatok), ezért a gyökérlégzés részaránya a talajlégzésen belül valószínűleg igen magas.



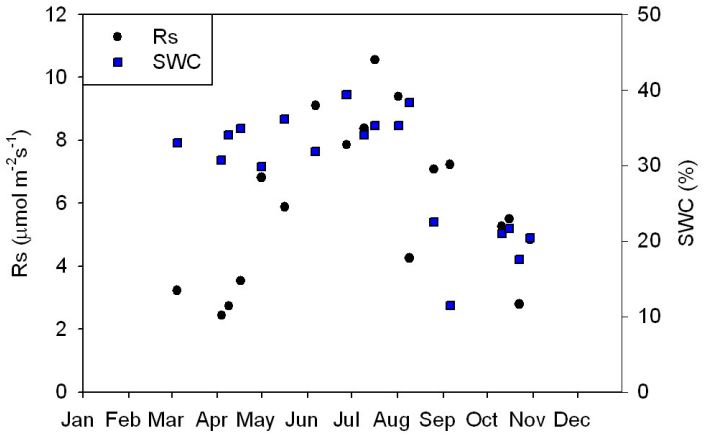
24. ábra: A talajlégzés és a víztartalom éves menete a Tece-legelőn 2001-ben. Minden pont 5 mérés átlaga.

R_s éves menete évszakos dinamikát mutat (24. ábra): késő tavasszal éri el maximumát, ami jó vízellátás esetén nyáron is jelentkezik, majd ősszel jelentősen csökken az aktivitás. A maximum R_s értéket (1,737 µmol m^{-2} s^{-1}) 2001.07.27-én (5,4% talajnedvesség és 18,8 ^oC talajhőmérséklet mellett), a legalacsonyabb értéket (0,142 µmol m^{-2} s^{-1}) 2001.01.16-án (10% SWC, Ts 1,8 ^oC mellett) mértük. A 24. ábrán jól megfigyelhető, hogy alacsony SWC esetében (4% alatt) a nyári mérések idején az Rs erősen visszaesik, akár a felére is.

Gödöllő, erdőtalaj

A 25. ábrán a vizsgálati időszak egy évét (2008.) mutatjuk be az éven belüli talajlégzés nyomon követéséhez. A mért minimum és maximum talajlégzés értékek

2008-ban 2,44 μmol m^{-2} s^{-1} (2008.04.03., Ts 7,6 °C és SWC 30,69% mellett) és 10,56 μmol m^{-2} s^{-1} (2008.07.16., Ts 17,13 °C és SWC 35,25% mellett) voltak. Az erdőtalaj légzési aktivitása is a többi talajtípushoz hasonló éves dinamikát mutatott. A kiegyenlítettebb víztartalomnak köszönhetően valószínűleg kevésbé variál, mint a gyepekben. Szembetűnő a gyepekéhez hasonló tavaszi (április), még a tölgyek lombfakadása előtt tapasztalható gyors növekedés, ez valószínűleg az ilyenkor aktív aljnövényzetnek (geofitonok) köszönhető. A területen korábban (2006-ban) végzett vizsgálatok is hasonló eredményt hoztak (NÉMETH ET AL. 2008).

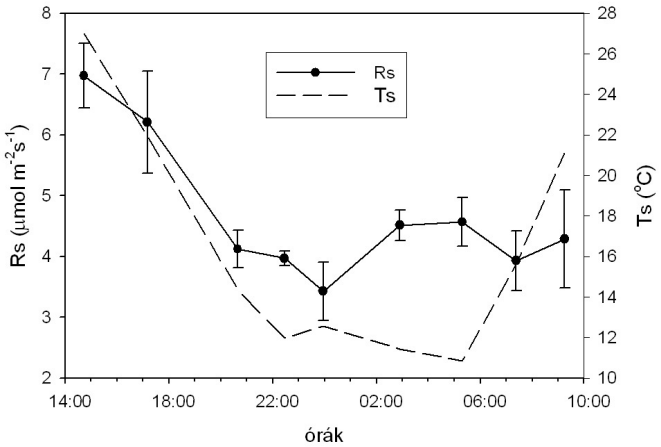


25. ábra: A talajlégzés és a víztartalom éves menete erdőtalajon 2008-ban. Minden pont legalább 3 mérés átlaga. SZIE Botanikus Kert.

A talajlégzés napszakos változásai

A talajlégzés éves változása mellett meg kell említeni az egy napon belüli változásokat is, amelyek igen jelentősek lehetnek, erre hoz példát a 26. ábra. Talajlégzés-méréseinket több esetben is a mérési nap folyamán többször megismételtük, hogy feltárjuk az Rs napszakos változásának jellemzőit, illetve meghatározzuk az azt befolyásoló tényezőket. A légzésintenzitás egy napon belül elsősorban a talajbeli hőmérséklet-változás hatására módosul, de itt érhető nyomon a CO_2 felvétel és a talajlégzés kapcsolata is: a gyökerek szubsztráttal való ellátottsága is jelentősen módosíthatja a légzés intenzitását (ezt részletesen a következő fejezetben tárgyaljuk). A talajbeli víztartalom jelentősen nem változik egy napon belül, de száraz időszakban napközben a gyökerek közelében lecsökkenhet annyira a talajnedvesség, hogy az a gyökerek légzését limitálja. A talajbeli vízmozgás hatására a gyökerek az éjszakai órákban ismét vehetnek fel vizet (részletesen ld. a 4.3.2. fejezetben).
A talajlégzés napi menetére minden vizsgált talajtípus esetében jellemző, hogy maximuma a nap második felére esik (délután), a minimum értékeket pedig hajnalban, illetve reggel mértük. A minimum és a maximum értékek közt akár

kétszeres szorzó is lehet (26. ábra). Ez a megfigyelés a szakirodalom által is alátámasztott (KUZYAKOV ÉS CHENG 2001).



26. ábra: A talajlégzés-intenzitás és a talajbeli hőmérséklet napi menete 2006.04.27-28-án Bugacon.

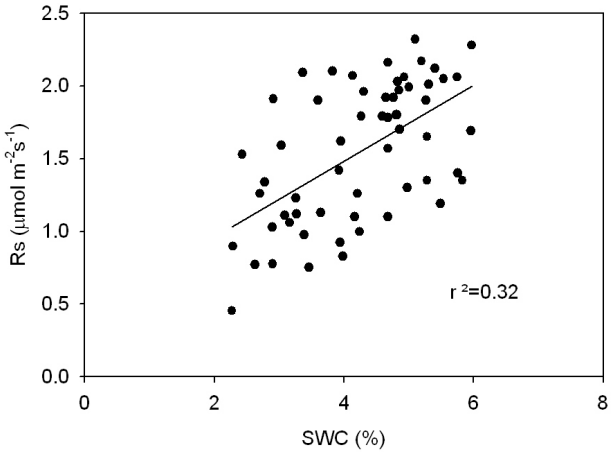
Összefoglalás

A vizsgált talajok légzésintenzitásának éves változása minden esetben jól követhetően hasonló menetet mutatott: a tavaszi gyors emelkedést kora nyári maximum követte, majd ősszel egy jobban elnyúló csökkenő periódus, ami az aktuális hőmérsékleti viszonyoktól függően december-január hónapokban érte el a minimum értékeket. A tapasztalt változások az irodalmi adatokkal összhangban vannak, a tavaszi gyors emelkedést a hőmérséklet mellett az egyre aktívabb gyökereknek tulajdonították más vizsgálatban is (préri) (SUYKER ÉS VERMA 2001). A nyári hónapokban a legtöbb esetben megfigyelhető volt, hogy a talajlégzés intenzitása a magas hőmérséklet ellenére jelentősen csökkenhet a csökkenő víztartalom hatására. Az öt különböző talajtípus légzése hasonló tartományban változott a vizsgált években, kivételt csak az igen alacsony tápanyagtartalmú és alacsony borítottságú homoktalaj (Tece-legelő) jelentett, ennek légzése azonban egy nagyságrenddel kisebb volt a többi talajhoz képest. A mért légzésintenzitás értékek az irodalmi adatokkal összevethetőnek bizonyultak (LELLEI-KOVÁCS 2008a, FRANK 2002, MIELNICK ÉS DUGAS 2000, HAM ÉS KNAPP 1998).

A továbbiakban a talajlégzés éves és napszakos változásáért felelős tényezők hatását vizsgáltuk meg.

4.2.2. A talajlégzést meghatározó környezeti tényezők

A talajlégzés leírására leggyakrabban használt módszer a légzési aktivitás talajbeli hőmérséklettől való függésének meghatározása (LLOYD ÉS TAYLOR 1994). A talajbeli hőmérséklet mérését általában 5 cm-en végzik, bár egyes munkák felvetik az ettől eltérő mélységek jobb kapcsolatát a légzéssel (PAVELKA ET AL. 2007). Ez azonban nem működhet a szárazságnak gyakran kitett ökoszisztémák esetében, hiszen már az előzőekben is láthattuk, hogy a nyári vízhiányos időszakban a talajlégzés mértékét a víztartalom jelentősen befolyásolja. Bugaci mérési eredményeinket mutatja a 27. ábra, ahol 2007. augusztusában, geostatisztikai mintázatelemzéshez egy kör mentén 20 cm-enként vettük fel 75 pont talajlégzését. A módszer részletes leírását lásd FÓTI (2009) és FÓTI ET AL. (2008) munkáiban. A módszer jellemzője, hogy a méréseket rövid időn belül egymás után (1,5 óra alatt) végeztük, kizárva a napszakos változás hatását.



27. ábra: Talajlégzés a SWC függvényében Bugacon magas talajhőmérséklet és alacsony SWC értékek mellett (2007.08.02) (r^2=0,32, P<0,05).

A talajnedvesség igen alacsony volt a mérés alatt, aszályos időszak végén történt a vizsgálati adatgyűjtés. Érdekessége, hogy jól reprezentálja az alacsony talajnedvesség értékek erős hatását a talajlégzésre, mivel a mérés alatt a talajhőmérséklet igen kis tartományban (25-29 ^{o}C) mozgott, így ez nem befolyásolhatta jelentősen a légzésintenzitás-beli különbségeket.
Alacsony SWC értékek mellett Rs SWC-től való függése lineáris lehet, ahogy ezt a 27. ábrán látható illesztés is bizonyítja. Az illesztés alapján a légzésintenzitás a víztartalom 4%-os emelésével a duplájára nő (2-6% között). Hasonló mértékű emelkedést tapasztaltak más száraz gyepben (HUNT ET AL. 2004), ahol szárazság utáni csapadék hatására a talajlégzés 3,7-szeres emelkedését mérték. Bizonyos talajok esetében a víztartalom-függés leírására lineáris illesztéseket alkalmaznak (BINGRUI ET AL. 2007), ez azonban valószínűleg csak igen alacsony víztartalom-értékeket mutató talajtípus esetén értékelhető (pl. félsivatagi talajok, vagy extrém

alacsony víztartalom-tartományban: 27. ábra). LELLEI-KOVÁCS ET AL. (2008b) munkájában a víztartalomtól való függést azonban csak extrém alacsony (2,5% alatti) talajnedvesség esetén valószínűsíti. Jelen vizsgálatunkban hasonló talajtípusnál ettől eltérő eredményt kaptunk. Más munkákban a talajhőmérsékletre már normált adatok víztartalom-függésének a leírásához használnak lineáris modellt (BROWN ET AL. 2008). Ezek az eredmények is bizonyítják, hogy a talajlégzés modellezésében a talajnedvességtől való függést nem lehet elhanyagolni. Mivel a vízhiányos időszak hazánkban a vegetációs periódus bármely részében felléphet (például 2003. kora tavasz) a talajlégzés hőmérséklettől való függését minden talajtípus esetében a talajnedvességtől való függéssel együtt próbáltuk meg értelmezni. BYRNE ET AL. (2005) a Reco érték hőmérséklettől és víztartalomtól való függésének a leírására használt hasonló módszert. A légzési aktivitások hőmérséklettől való függésének leírására az 5. egyenletet használtuk fel (LLOYD ÉS TAYLOR 1994 után):

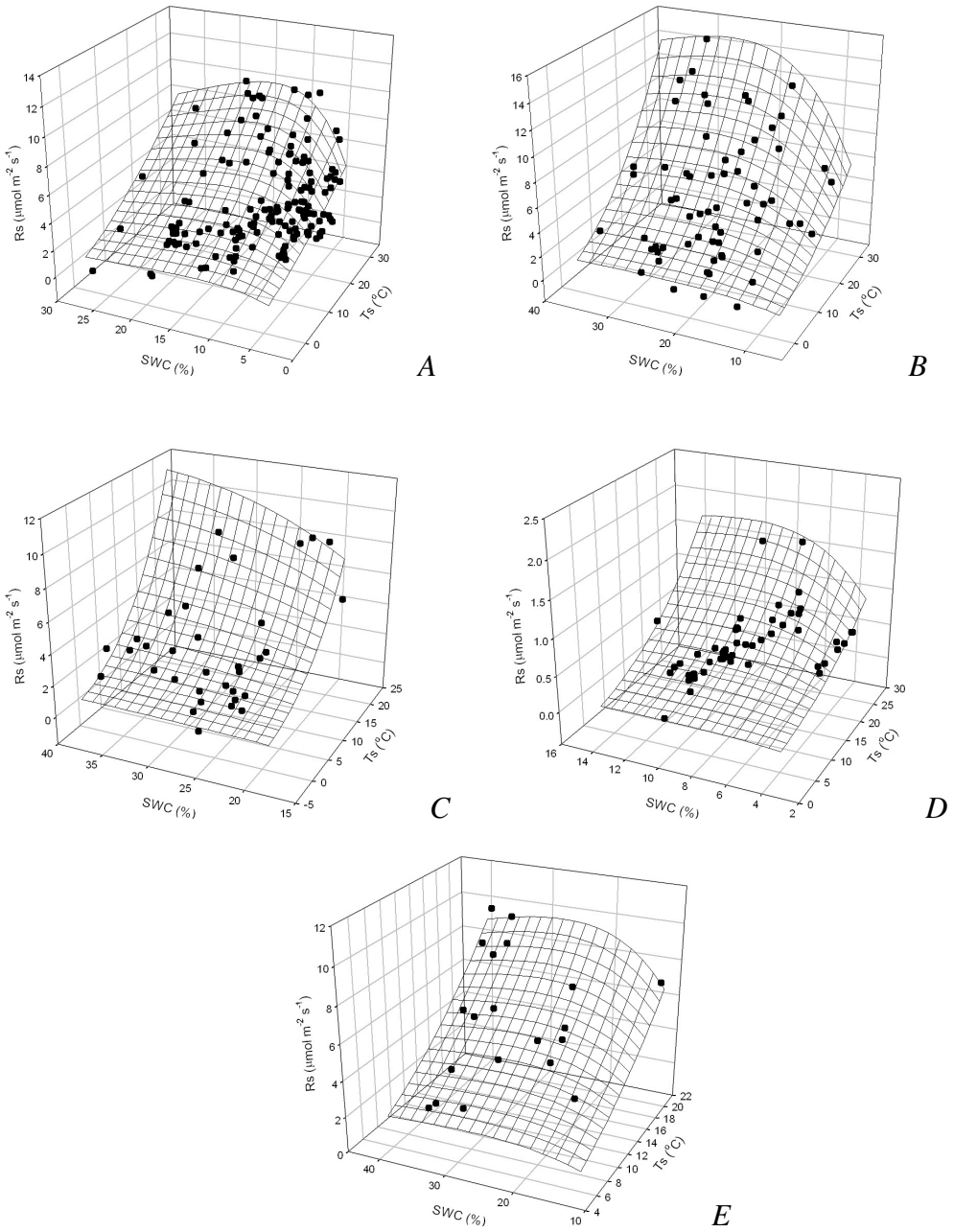
$$R = R_{10}^{\left(E_0\left(\frac{1}{56.02}-\frac{1}{T-227.13}\right)\right)^2} \qquad \text{5. egyenlet}$$

A talajlégzés és talajhőmérséklet, valamint a talajnedvesség összefüggését a 6. egyenlet segítségével vizsgáltuk (LLOYD ÉS TAYLOR 1994 és BYRNE ET AL. 2005 után módosítva):

$$R_s = R_{10}^{\left(E_0\left(\frac{1}{56.02}-\frac{1}{Ts-227.13}\right)\right)\left(-0.5\ln\left(\frac{SWC}{SWC_{opt}}\right)\right)^2} \qquad \text{6. egyenlet}$$

ahol R_{10}, E_0 és SWC_{opt} a modell paraméterei, R_{10} a 10 ^{o}C-on vett talajlégzés, E_0 az aktivációs energia mértéke, SWC_{opt} pedig az illesztés által becsült optimális talajnedvesség-érték.

Az illesztés eredményeit az öt különböző talajtípusra a 5. táblázat tartalmazza. Az illesztés minden talajtípus esetében szignifikánsnak bizonyult (28. ábra).
A használt modell jól magyarázza a hőmérséklettől és a víztartalomtól való függést is, egy általánosan használt (LLOYD ÉS TAYLOR 1994, REICHSTEIN ET AL. 2005, BROWN ET AL. 2008) Arrhenius típusú (ARRHENIUS 1898) függvény segítségével (hőmérséklet), amelyen az optimális talajnedvességhez képest mért aktuális SWC módosít az SWCopt-ig emelkedő, majd onnan csökkenő mértékben.



28. 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).

5. táblázat: 6. egyenlet illesztésének r^2 értéke, mintaelemszáma és paraméterei az öt különböző talajtípus esetében. A paraméterek értékei mellett zárójelben látható a szignifikancia-szint.

	r^2	n	R_{10}	E_0	SWC_{opt}
Homoki legelő (Bugac)	0.47 (P<0.0001)	161	3.469 (P<0.0001)	215.223 (P<0.0001)	14.187 (P<0.0001)
Löszpusztagyep (Isaszeg)	0.724 (P<0.0001)	70	4.557 (P<0.0001)	272.887 (P<0.0001)	25.348 (P<0.0001)
Hegyi kaszáló (Mátra)	0.834 (P<0.0001)	35	3.681 (P<0.0001)	399.58 (P<0.0001)	50 (P=0.001)
Nyílt homokpusztagyep (Vácrátót)	0.488 (P<0.0001)	53	0.351 (P<0.0001)	361.994 (P<0.0001)	10.823 (P<0.0001)
Erdő (Gödöllő)	0.559 (P=0.0009)	20	4.192 (P<0.0001)	299.413 (P=0.0004)	27.111 (P=0.0002)

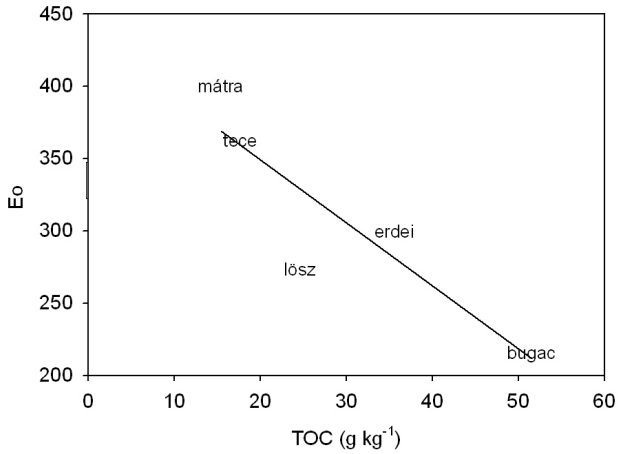
Jól látható (28. ábra), hogy a modell szerint a hőmérséklet növelésére a légzés növekedéssel reagál (nem mértünk és nehezen is mérhető terepen a légzést már gátló magas hőmérsékleti érték), míg az optimális nedvességtartalmat meghaladó víztartalom-értékek már nem növelik a légzés intenzitását, sőt annak csökkenését okozhatják. Magasabb SWC értékek mellett a talaj pórusainak mind nagyobb része van vízzel kitöltve, ami gátolhatja a gázok diffúzióját (LUO ÉS ZHOU 2006).

6. táblázat: A vizsgált talajok jellemzői. A csillaggal jelöltekről nincs adat.

	Agyag 0-10 cm	**Homok 0-10 cm**	**Vályog 0-10 cm**	**TOC 0-10 cm**	**TON 0-10 cm**
	g/kg	**g/kg**	**g/kg**	**g/kg**	**g/kg**
Homoki legelő (Bugac)	128	785	86	51,53	3,82
Löszpusztagyep (Isaszeg)	184	462	353	24,62	2,10
Hegyi kaszáló (Mátra)	346	74	582	15,428	1,5
Nyílt homokpusztagyep (Vácrátót)	17	*	*	17,7	0,5
Erdő (Gödöllő)	316	*	*	35,6	2,5

A kapott paraméterek így egyéb szempontok alapján is összehasonlíthatóvá váltak. Ilyen szempont lehet pl. a talaj széntartalma, vagy a talajnedvesség-optimummal összefüggésbe hozható fizikai talajparaméterek. Az ötféle vizsgált talajtípus

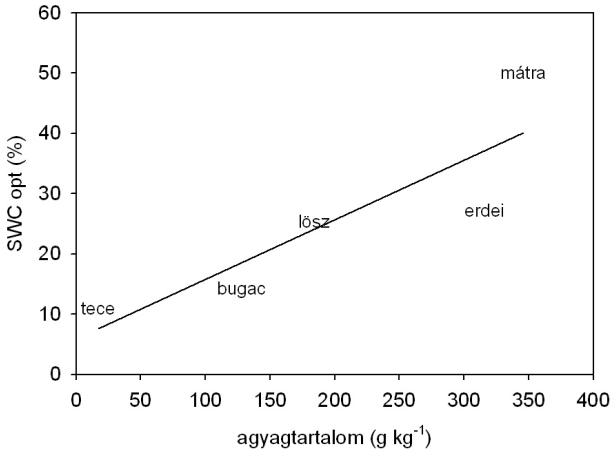
legfontosabb jellemzőit foglalja össze a 6. táblázat. Szerencsés helyzet, hogy mind az agyagtartalom, mind pedig a széntartalom szempontjából meglehetősen tág tartományban mozognak a vizsgált talajok értékei, ez összefüggések feltárására adott lehetőséget.
Az R_{10} értéket vizsgálva nem tapasztaltunk összefüggést a különböző talajok széntartalmával (erősen függ tőle erdőtalajon, RODEGHIERO ÉS CESCATTI 2005), azonban az E_0 érték esetében szignifikáns összefüggés mutatkozott a felső talajréteg (0-10 cm) széntatalmával. Az összefüggés negatív, azaz növekvő széntartalom az aktivációs energia csökkenésével jár (29. ábra, E_0= 436,15+(-4,36*TOC).



29. ábra: A 6. egyenlet illesztése alapján kapott E_0 értékek és a talajbeli (0-10 cm-es réteg) széntartalom összefüggése (r^2= 0.791, P<0.05)

Ha nagy mennyiségben van jelen szubsztrát (nagy széntartalom), akkor kisebb lehet az aktivációs energia, a jelen megfigyelés is ezt támasztja alá. A magas széntartalom emellett magas nitrogéntartalommal is párosul a vizsgált talajoknál (6. táblázat). Ez a szubsztrátbőség mellett a reakciókban részt vevő fehérjék (enzimek) mennyiségére is utalhat, emiatt is csökkenhet azt aktivációs energia mértéke. Hasonló vizsgálat keretében (CAMPBELL ET AL. 2004) gyenge összefüggést mutattak ki a SOM C-tartalma és az éves (becsült) Rs között.
Fontos eredmény emellett, hogy a paraméterek közül az optimális talajnedvességet tekintve az SWCopt értékek is szignifikáns lineáris összefüggést mutatnak a talaj agyagtartalmával (30. ábra). Minél nagyobb az agyagtartalom, annál magasabb az optimális talajnedvesség értéke. Logikusan következtetve is erre az összefüggésre lehet számítani, hiszen a növekvő agyagtartalom növekvő hidratációs víz mennyiséget is jelenti a talajban, így a növények számára optimálisan felvehető víz tartománya térfogat%-ban kifejezve egyre magasabbra tolódik. Jelen munkánkkal azonban sikerült leírni ezt az összefüggést (30. ábra, SWCopt=

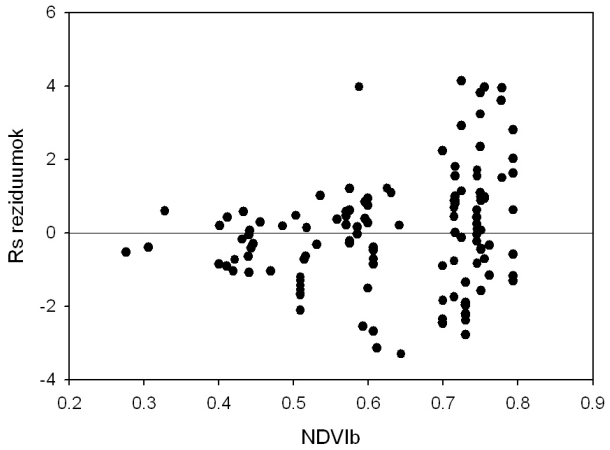
5,94+(0.099*agyagtartalom), így a talajlégzés víztartalom-függése egy könnyen meghatározható paraméterrel jellemezhető.



30. ábra: A 6. egyenlet illesztése alapján kapott SWCopt értékek és a talajbeli (0-10 cm-es réteg) agyagtartalom összefüggése (r^2= 0.757, P<0.05).

Ez a két megállapításunk jelentős lehet a talajlégzés modellezésében, hiszen öt hasonló klímán fejlődött, de szerkezetében és vegetációjában nagyon különböző hazai talajtípusra vizsgálva szignifikáns összefüggést adott.
A továbbiakban megvizsgáltuk, hogy a hőmérséklet- és víztartalom-függésen felül még mi befolyásolja a talajlégzés intenzitását. Ehhez a bugaci vizsgálati helyszínen mért adatokat tudtuk felhasználni, mivel itt volt a legnagyobb mennyiségű talajlégzés adat, illetve a leghosszabb időszakon keresztüli mérés is. Az adatfeldolgozáshoz jó hátteret biztosított a területen 2002 óta működő eddy-kovariancia mérőállomás.
RAICH ÉS TUFEKCIOGLU (2000) jó összefüggést talált az Rs és a nettó primer produkció értékek között, MOYANO ET AL. (2007) pedig a GPP és a légzési aktivitás között. CAMPBELL ET AL (2004) azt találta, hogy az Rs nagymértékben függ a gyökerekbe szállított asszimilátumok mennyiségétől. Az NPP és Rs, illetve NPP és Ra között azonban nem mutatott ki összefüggést CAMPBELL ET AL. (2004) és BOND-LAMBERTY ET AL. (2004). A mi koncepciónk az volt, hogy a rendelkezésre álló mérési adatok közül az NDVIb és a mért CO_2 felvételi adatokkal keresünk összefüggést az eredeti adatokkal és a 6. egyenlet illesztése utáni maradékokkal. Feltevésünk szerint a vegetációs index azért lehet alkalmas a talajlégzés vizsgálatára, mert a gyökerek mennyisége és aktivitása a föld feletti vegetáció működésének függvénye. Hasonló alapon, de más időskálán vizsgálható az összefüggés a talajlégzés és a növényzet CO_2 felvétele között. Az NDVIb index változása éves/szezonális skálán, míg a CO_2 felvétel hatása diurnális skálán lehet értékelhető. Búza esetében izotópos vizsgálattal megállapították, hogy a nappal

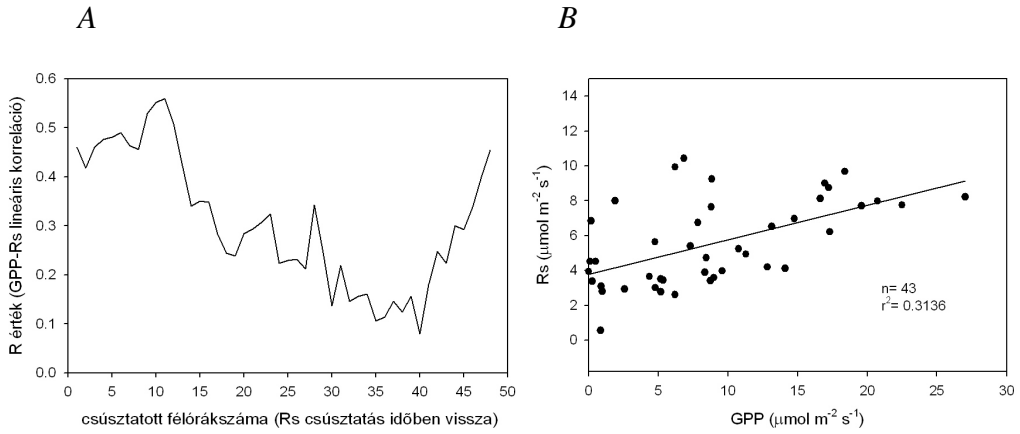
második felében, különösen annak végén a talajlégzés intenzitása 20-50%-al magasabb, mint a napi minimum, amely hajnalban következik be (KUZYAKOV ÉS CHENG 2001).



31. ábra: A 6. egyenlet illesztése utáni maradékok az NDVIb függvényében. Bugac, 2002-2008.

Az NDVIb és a 6. egyenlet illesztése utáni maradékok (Rs_res) kapcsolatát vizsgálva azt tapasztaltuk, hogy nincs egyértelmű növekedés, vagy csökkenés a maradékokban az NDVIb növekedésével, az Rs_res variabilitása viszont nő az NDVIb növekedésével (31. ábra). A megnövekedett variabilitás oka nyilvánvalóan az NDVIb-vel párhuzamosan növekvő növényi aktivitás (felszín feletti és alatti) és annak válaszai egyéb környezeti tényezőkre, valamint a légzési aktivitás (felvételtől függő) diurnális ritmusa. Egyértelműen leírható kapcsolatot azonban nem találtunk a két tényező között, így a továbbiakban a diurnális működési ritmus légzési aktivitásra gyakorolt hatását próbáltuk meg elemezni. Ehhez az eddy-kovariancia mérőállomás adatai alapján számolt GPP adatokat használtuk fel, csúsztatott korreláció számítással. A kamrás módszerrel a meghatározott félórában mért Rs átlagokat időben visszafelé történő csúsztatással a félórás GPP adatokkal vetettük össze és számoltunk lineáris korrelációt. Ennek eredményeképpen kaptuk meg a félórás csúsztatások függvényében a korrelációs együttható értékét (32. ábra). Ez az ábra azt mutatja meg, hogy az időben vissza (félórás lépcsőkkel) tolt Rs adatsor hogyan korrelált az adott félóra GPP adataival, azaz vizsgáltuk, hogy van-e összefüggés az aktuális és az időben visszafelé mért CO_2 felvétel adatokkal. A korrelációs együttható értéke a 11 félórás csúsztatásnál mutatta a maximumot (32. ábra *A*), ebből arra következtettünk, hogy a talajlégzés mértékét a 11 félórával (5 óra 30 perc) korábbi CO_2 felvétel értéke befolyásolja leginkább.
A 11 félórás maximum értéknél ábrázoltuk a Rs és GPP összefüggését. A GPP emelkedésével nő a talajlégzés intenzitása, ami arra utal, hogy a talajlégzés intenzitását növeli a 11 félórával megelőző CO_2 felvétel nyomán képződő asszimilátumok mennyisége (32. ábra *B*). Ezek az asszimilátumok ennyi idő

elteltével már lejuthatnak a gyökerekbe és az azokhoz kapcsolódó (gyökérkapcsolt) mikróbákhoz, mikorrhizákhoz, ezzel növelve azok légzését.

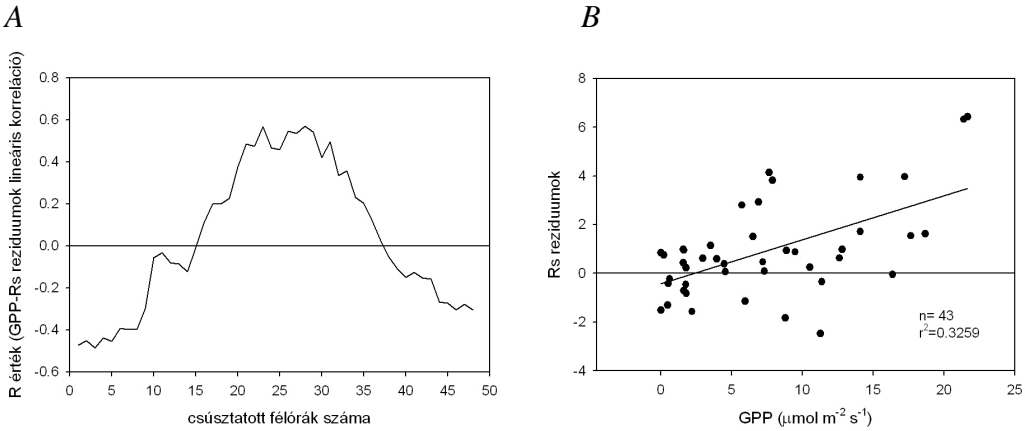


32. ábra: A GPP vs. Rs lineáris korreláció R értékei az Rs csúsztatás mértékének függvényében (A) és a Rs a GPP függvényében 11 félórás csúsztatás esetén (korreláció maximumánál) (B).

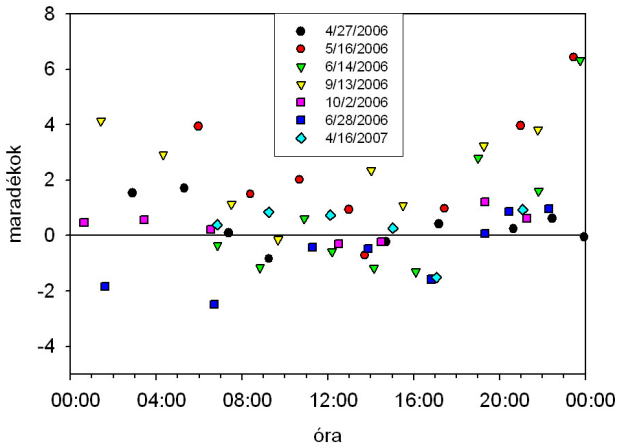
A 11 félórában természetesen benne van a CO_2 talajon keresztüli diffúziójához szükséges idő is, ez változhat a talaj nedvességtartamával, mivel a talaj pórusainak vízzel való telítettségi foka hatással van az e pórusokon keresztül zajló diffúzióra (JASSAL ET AL. 2005). Más vizsgálatokban – de erdőknél – az időbeli csúszás mértékét 7-12 órára teszik (TANG ET AL. 2005), illetve búza esetében néhány órára (KUZYAKOV ÉS CHENG 2001). Ezek az eredmények összeegyeztethetők az általunk megállapított értékkel, hiszen gyepekben a csúszás vélhetőleg kisebb az asszimilátumok és a CO_2 rövidebb útja miatt. A legkisebb korrelációt a 40 félórás csúsztatás esetében tapasztaltuk. A talajlégzés fotoszintézisből származó szénhidrátoktól való függését mutatta ki CAMPBELL ET AL. (2004), szintén erdő esetében. A jelenség vizsgálata erdők esetében bizonyos módszerek megvalósíthatósága miatt is egyszerűbb (girdling: a fa kérgének, háncsszövetének gyűrűs bevágása), mint gyepeknél (FREY ET AL. 2006). 5 nap után az Rs 37%-os csökkenését tapasztalták erdőben a kezelés hatására (girdling), ami igen jelentős visszesés és nagyrészben a gyökérbe jutó asszimilátumok hiányának tulajdonítható (HÖGBERG ET AL. 2001)

A 6. egyenlet illesztése utáni maradékok (Rs_res) időbeliségét és a GPP-vel való kapcsolatát is vizsgáltuk hasonlóan, csúsztatott korrelációs technikával. A kapott eredmények eltérnek a talajlégzés esetében kapottól. Az R értékek ebben az esetben is napi menetet mutatnak, az időbeli csúszás mértéke a korreláció alapján azonban nem 11 félóra, hanem 21-28 félórás eltolás közé tehető, azaz egy fél napnyi késés van a GPP és a légzés között (33. ábra). Ezt megelőzően, illetve ez után a korreláció csökken. Ezen adatok szerint a 10-12 órával megelőző felvétel

mértéke befolyásolná leginkább az 6. egyenlet illesztése utáni maradékok mértékét, így azt akár ezek modellezéséhez is fel lehet használni.
A 10-12 órás csúszás kissé soknak tűnhet az előző eredmények alapján, de valószínűleg nem az átlagosnál nagyobb hőmérsékleti eltérések okozzák, hiszen a nagy felvételi értékek (kora délután) után 12 órával mutatják a reziduumok a nullától való legnagyobb pozitív eltérést, azaz éppen az éjszakai időszakban.



33. ábra: A GPP vs. Rs_res lineáris korreláció R értékei az Rs_res csúsztatás mértékének függvényében (A) és Az Rs_res a GPP függvényében 28 félórás csúsztatás esetén (korreláció maximumánál) (B).



34. ábra: Az 6. egyenlet illesztése utáni maradékok az idő függvényében. Bugac, 2006-2007.

Ha ábrázoljuk a reziduumok napszakos változását a 2006-os napi menet méréseink esetében, akkor láthatjuk, hogy az esetek többségében éjjel nagyobb pozitív értékeket, míg nappal késő délelőtt-kora délután 0 körüli értékeket mutat (34. ábra). Különösen igaz ez az aktív és jó vízellátottsággal bíró napokra (4/27, 5/16,

6/14, 9/13). A többi esetben a maradékok csak kevéssé térnek el a 0-tól. Ezt az éjszakai növekményt adhatja a nappali felvétel eredményekénti szubsztrát bőség (elsősorban az esti órákban, illetve a gyökerek hajnali visszatöltődése okozta megnövekedett légzési aktivitás (hajnalban).

Összefoglalás

Vizsgálatunk célja az volt, hogy az általános felfogással szemben, mely szerint a talajlégzés modellezéséhez elég a talajhőmérséklettől való függés ismerete, bizonyítsuk, hogy nem csak a hőmérséklet, hanem a víztartalom és a vegetáció állapota is nagy jelentőségű a talajlégzés intenzitásának becslésében. Ezt a megállapításunkat eredményeink alátámasztják.

Az általunk felhasznált modell minden vizsgált talajtípus esetében alkalmasnak bizonyult a Rs hőmérséklettől és talajnedvességtől való függésének együttes leírására. A modell illesztése során kapott paraméterek közül a SWCopt erősen függ a talaj fizikai tulajdonságaitól, elsősorban az agyagtartalomtól. A talaj széntartalmától való függést pedig az E_0 paraméter esetében tudtuk bizonyítani.

Fontos eredmény, hogy csúsztatott korrelációs technikával kimutattuk a talajlégzés és a GPP kapcsolatát és megállapítottuk az időbeli csúszás mértékét a két folyamat között.

A füves területek aszályos periódusokban nyelő aktivitásból forrás aktivitásúvá válhatnak a CO_2 tekintetében (NAGY ET AL. 2007) annak ellenrére, hogy a légzési aktivitások – így a talajlégzés is - összességében csökkennek a csökkenő csapadékmennyiséggel (HARPER ET AL. 2005). A vegetáció aktuális állapotának jelentősége is igen nagy a talajlégzés működésében, ezt a gyökér és a hozzá kapcsolódó mikrobiális légzés okozza. A gyökér és gyökérkapcsolt légzés részaránya a talajlégzésen belül igen tág határok között állapítható meg: 15-90 % (FRANK 2002, RAICH ÉS TUFEKCIOGLU 2000). Jó összefüggést talált HAN ET AL. (2007) a gyökér biomassza és a talajlégzés között, viszonylag gyenge összefüggést CAMPBELL ET AL. (2004) a föld alatti produkció és az éves Rs között. A továbbiakban a gyökérlégzést meghatározó tényezők és folyamatok vizsgálatát végeztük el.

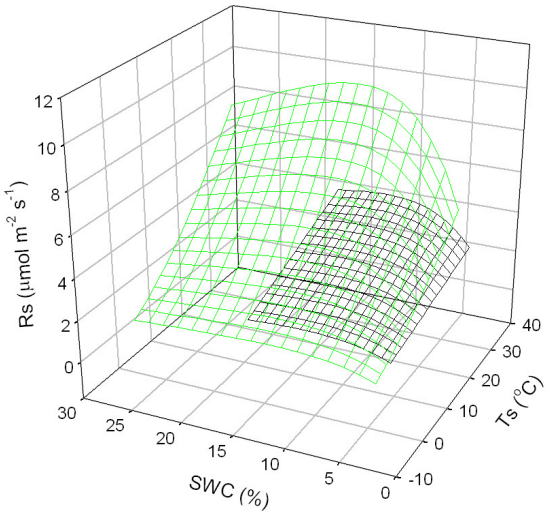
4.3. Gyökérlégzés vizsgálatok

A talajlégzésen belüli komponensek elkülönítése mérsétechnikailag meglehetősen nehezen megoldható, hiszen a fizikai elkülönítés olyan nagyfokú zavarással jár, ami értelmezhetetlenné teheti a méréseket. Az izotópos technikák megoldást jelenthetnek ugyan, ám meglehetősen drága eljárások. Vizsgálni akartuk a talajlégzésen belül a gyökérlégzés részarányát és környezeti tényezőktől való függését is, így munkánkhoz két különböző vizsgálati módszert választottunk. A gyökérlégzés talajlégzésen belüli részarányának meghatározására gyökerek nélküli talajon végzett méréseket, míg a Rr környezeti tényezőktől (hőmérséklet,

víztartalom) való függésének meghatározására közvetlenül kiásott gyökerek légzését mértük laboratóriumban és terepen is (lásd Módszerek fejezet).

4.3.1. Mikrobiális (alap) légzés aránya az Rs-en belül

A mikrobiális (alap) és gyökér- és gyökérkapcsolt légzés szétválasztására növényektől (gyökerektől) mentes és növényzettel borított talajfoltok légzését hasonlítottuk össze. A növényzettől mentes foltok nem tartalmaztak gyökeret, így gyökérkapcsolt mikroorganizmusokat sem, ezt tekintettük az alap (bázis) mikrobiális légzésnek. Egy növényzettel borított folt légzésében az alap légzés benne foglaltatik (1. táblázat), viszont azt serkenthetik a gyökerek által kiválasztott anyagok (priming). Ennek a serkentésnek a mértékét nem tudtuk vizsgálni ezzel a módszerrel.



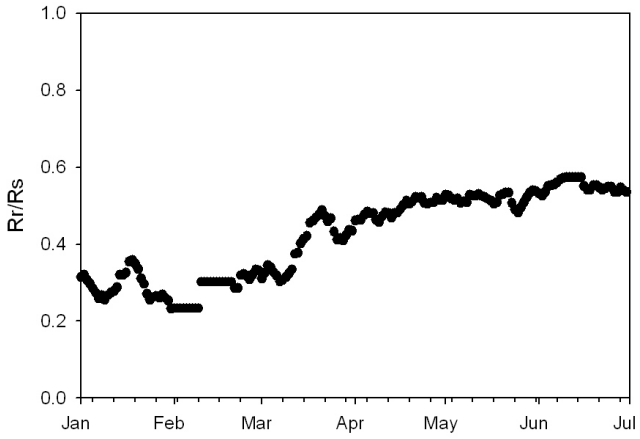
35. ábra: Az üres (fekete) és növényzettel borított (zöld) talajfoltok mérési eredményeire kapott illesztések (6. egyenlet). Bugac, 2003-2008.

Megállapítható volt, hogy az üres és vágott talajfoltok légzésintenzitása a hőmérséklet és víztartalom növekedésével (35. ábra) emelkedett, az 6. egyenlet az üres foltok esetében is megfelelőnek bizonyult a légzés Ts-től és SWC-től való függésének leírására. Az illesztés eredményeit a 7. táblázat tartalmazza.
Üres foltok esetében a legkisebb talajlégzés érték (0,333 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) 2003. április 24-én, 14,09 ^oC mellett, míg a legmagasabb érték (4,38 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) 2003. május 13-án, 20,8 ^oC mellett volt mérhető. Az üres foltok esetében a legmagasabb hőmérsékleti érték mellett mért talajlégzés (1,63 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) kevesebb, mint 0,3-del tér el a legalacsonyabb hőmérsékleti érték mellett, 4,56 ^oC-nál mért talajlégzés értéktől (1,39 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}).
Az illesztések adataiból úgy tűnik, hogy a mikrobiális alap légzés kevésbé hőmérséklet-érzékeny, mint a teljes talajlégzés, valamint az is, hogy a víztartalom

változásaira is kevésbé reagál, mint a teljes talajlégzés. Ettől eltérő eredményt ír le munkájában MOYANO ET AL. (2007), ahol az alap légzés magasabb hőmérséklet-érzékenységét figyelték meg.

7. táblázat: A 6. egyenlet illesztésének r^2 értéke, mintaelemszáma és paraméterei az üres bugaci talajtípus (Ru) és a teljes talajlégzés (Rs) esetében. A paraméterek értékei mellett zárójelben látható a szignifikancia-szint.

	r^2	n	R_{10}	E_0	SWC_{opt}
Bugac üres (Ru)	0,536	55	1,862 (P<0,0001)	132,091 (P=0,0002)	13,016 (P<0,0001)
Bugac Rs	0.47 (P<0.0001)	161	3.469 (P<0.0001)	215.223 (P<0.0001)	14.187 (P<0.0001)



36. ábra: 2004. I. félévére becsült Rr/Rs arány Bugacon.

Az 6. egyenlet illesztéséből kapott paraméterek segítségével meghatározható a talajban jelenlévő nem gyökérkapcsolt mikrobák légzésének hőmérsékletfüggése (üres foltok), valamint a teljes talajlégzés hőmérséklet- és víztartalom-függése.
A két kezelés különbsége (Rs-Ru) a gyökerek és a gyökérkapcsolt mikorrhizák légzésének becslésére alkalmas. Azonos hőmérsékleten mért alacsonyabb légzésintenzitás az üres foltok esetében tapasztalható, a vegetációval borított foltoknál a talajlégzés intenzitás erőteljesebb. Az illesztések alapján becsültünk talajlégzés értékeket, valamint megvizsgáltuk a két talajtípus különbségét, ezt Rr-el jelöltük, 36. ábrán az Rr-nek a teljes talajlégzéshez viszonyított arányát (Rr/Rs) tüntettük fel a 2004-es év első félévében. A becsült értékek összhangban vannak mások becsléseivel (RAICH ÉS TUFEKCIOGLU 2000, FRANK 2002), hasonló arányú gyökérlégzést tapasztalt BOND-LAMBERTY ET AL. (2004) munkájában, ahol a gyökérlégzés talajégzésen belüli részarányát 0-60% közé teszik. A vizsgált talajban

azért is nagy lehet az alap légzés aránya, mert széntartalma magasnak mondható máss talajokkal összehasonlítva (6. táblázat).

Összefoglalás

A mikrobiális légzés vizsgálata során kapott eredmények azt igazolták, hogy az üres és növényzettel borított talajfoltok légzésintenzitása a hőmérséklet növekedésével emelkedett. Ebből erős hőmérsékletfüggésre következtethetünk, ezt vártuk a szakirodalmi adatok alapján is (RAICH ÉS TUFEKCIOGLU 2000), hiszen a talajlégzést a modellek is elsősorban a talajhőmérséklet függvényeként értelmezik (FANG ÉS MONCRIEFF 2001). Adatainkra exponenciális egyenletet illesztve szignifikáns összefüggést kapunk. Más talajtípusokkal összevetve megállapíthatjuk, hogy a függvény és az értékek nagyon hasonlóak egyéb mérsékeltövi talajtípusokhoz (LLOYD ÉS TAYLOR 1994). Azonos hőmérsékleten a vágott talajfoltok esetében mért magasabb légzésintenzitást feltételezhetően a talajban jelenlevő gyökerek és gyökérkapcsolt mikorrhizák eredményezik.

Kutatások igazolják azonban, hogy a légzés intenzitását jelentősen befolyásolhatja a talaj víztartalma is (RAICH ÉS TUFEKCIOGLU 2000). Mivel a vizsgált talajtípus esetében szélsőségesen alacsony víztartalmak is előfordulnak (NAGY ET AL. 2007), a víztartalom okozhatja az Rs meglehetősen nagy szórását, különösen a gyökerekkel átszőtt talaj esetében. A gyökerek légzése erősen víztartalom-függő (LIU ET AL. 2006), ezt vizsgálatunkkal is igazoltuk.

VANHALA ET AL. (2007) munkájában azt találta, hogy a „régi” és az „újonnan” fixált talajbeli széntartalom eltérően reagál a hőmérséklet növekedésére: a régi szén hőmérsékletfüggése erősebb. Így a száraz időszakban – a gyökerek aktivitásának csökkenése ellenére – tapasztalható jelentős légzésintenzitás nagy része a régebben fixált széntartalomból ered. Ez is arra utal, hogy a száraz időszakok gyakoribb előfordulása a talaj széntartalmának csökkenésével járhat, illetve, hogy ez pozitív visszacsatolást jelent a klímaváltozásra. Más vizsgálatokban a hőmérséklet emelkedésének hatására először nőtt, majd visszaesett a talajlégzés-intenzitás (KIRSCHBAUM 2004), és nem tisztázott, hogy ez akklimáció hatására, vagy a gyorsan mobilizálható széntartalom elvesztésének hatására történt.

Az illesztések segítségével becsült gyökérlégzésnek és a gyökérkapcsolt mikrobák légzésének jelentős az aránya a teljes talajlégzésben, és a hőmérséklet növekedésével (és a vegetációs időszak előrehaladtával) nő a mértéke. A vegetációs periódus csúcsán (május vége) meghaladja a mikrobiális légzést. Összességében elmondható, hogy a vegetációs időszakban a teljes talajlégzésben a gyökerek és a gyökerekhez kapcsolt mikrobák légzése nagyobb arányú lehet a nem gyökérkapcsolt mikrobák légzésénél. Fontos megjegyezni azonban, hogy a gyökerek légzése nagyban függ a vegetáció aktuális állapotától, a fenológiai stádiumtól, valamint az aktuális klimatikus tényezőktől.

Azt, hogy a gyökérlégzés intenzitására milyen tényezők hatnak a következőkben bemutatott direkt gyökérlégzés-mérések segítségével próbáltuk meg leírni.

4.3.2. Direkt gyökérlégzés –mérések

A gyökérlégzés-mérések kiértékelése során a direkt gyökérlégzés adatokat nem vetettük össze az adott időpontban mért talajlégzésekkel, mivel a módszer jelentős mértékű zavarással jár (KUZYAKOV 2006). A gyökereket elvágjuk, kiemeljük egy nagyságrenddel nagyobb CO_2 koncentrációjú közegből és változik a hőmérséklet is. Ezért ezeket a méréseket csak a környezeti tényezőkkel (víztartalom, hőmérséklet) való összevetésekre használtuk fel, a gyökérlégzés részarányának vizsgálatára nem (BALOGH ET AL. 2008).

Laboratóriumi gyökérlégzés-mérések

Ezek a vizsgálatok a gyökérlégzés víztartalom-függésének megállapítására irányultak azonos talajhőmérséklet és vegetációs állapot mellett (lásd Módszerek).
A mért gyökérlégzés értékek 0 és 15 μmol kg sz.a.$^{-1}$ s^{-1} között mozogtak. Ha a gyökerek légzését víztartalmuk függvényében ábrázoljuk (37. *A* ábra), lineáris összefüggést tapasztalunk: a gyökér víztartalom növekedésével nő a gyökérlégzés intenzitása. Az összefüggés a következő egyenlettel írható le:

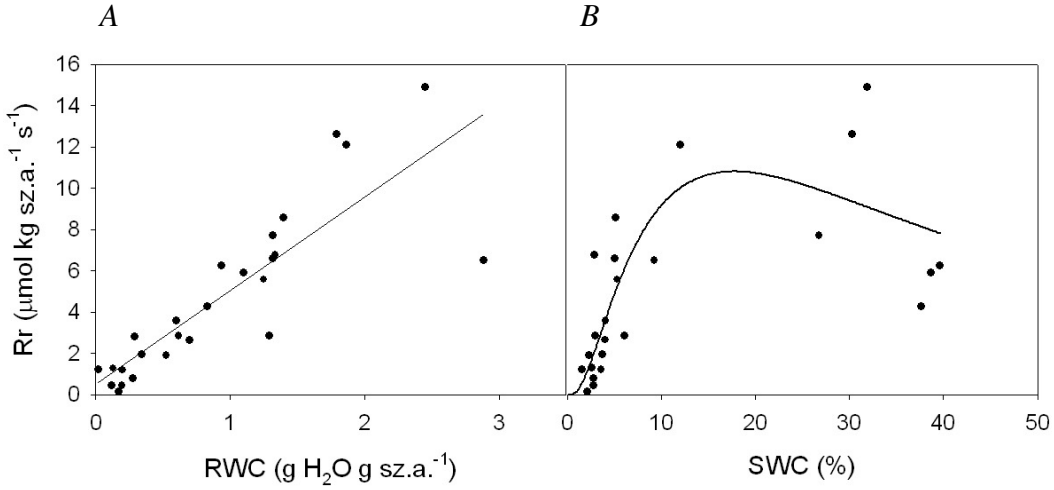
$Rr = 0{,}9423+3{,}792*\mathrm{RWC}$ 7. egyenlet

A kísérlet során a hőmérséklet jelentősen nem változott, de megvizsgáltuk a hőmérséklet és a légzésintenzitás kapcsolatát is, összefüggést azonban nem találtunk. A víztartalom növekedésével nőtt a légzésintenzitás szórása is. Ezt az okozhatja, hogy a kísérlet során nem különítettük el az élő és elhalt gyökereket, valamint a növényzet, így a gyökerek jellemzői is változtak az egyes mintákban (különböző gyökérvastagságok). Az eltérések ezért nagyobbak lehetnek egymáshoz képest a magasabb víztartalom mellett.
Ha a légzésintenzitást a talajnedvesség függvényében ábrázoljuk (37. *B* ábra), akkor azt tapasztaljuk, hogy a kezdeti gyors növekedés után a gyökerek légzése elér egy maximumot és újra csökkenni kezd. A 6. egyenletben szereplő víztartalom-függést illesztettük az adatokra, ami szignifikáns illesztésnek bizonyult.

$$Rr = 10{,}819^{(-0.5*(\ln\frac{SWC}{17.71}))^2}$$ 8. egyenlet

A gyökérlégzés intenzíven - mintegy ötös szorzóval - változik abban a talajvíztartalom-tartományban, amely éves szinten a bugaci mérőhelyen a talajvíztartalom értékek 90%-át tartalmazza. A magasabb (16 tf%-nál nagyobb) talajnedvesség-tartalomnál mért gyökérlégzés értékek a bugaci talajra az év egészét tekintve nem jellemzőek. A kezdeti szakasz gyors emelkedése a korábban tárgyalt talajlégzés-talajnedvesség (alacsony SWC mellett) összefüggésre hasonlít (37. ábra).

Sajnos viszonylag kevés mérés van a magasabb talajnedvesség tartományban, értékeinkből azonban úgy tűnik, hogy van egy optimális talajnedvesség tartomány a gyökerek számára, amin belül hasonlóan működnek (kb 0,1-0,3 m^3 m^{-3} között). Ez alatt és e felett a légzésintenzitás jelentősen és meredeken csökken. Ez összhangban van a már korábban tárgyalt talajlégzés adatokkal is, ahol az optimális talajnedvességet 14% körül határoztuk meg. Meg kell jegyeznünk azonban, hogy terepi körülmények között a gyökerek víztartalma, s így légzése nem csak a felső talajréteg nedvességtartamának függvénye, hanem egyéb környezeti tényezők (pl. VPD, vagy a gyökerezés mélysége) is erősen befolyásolják.



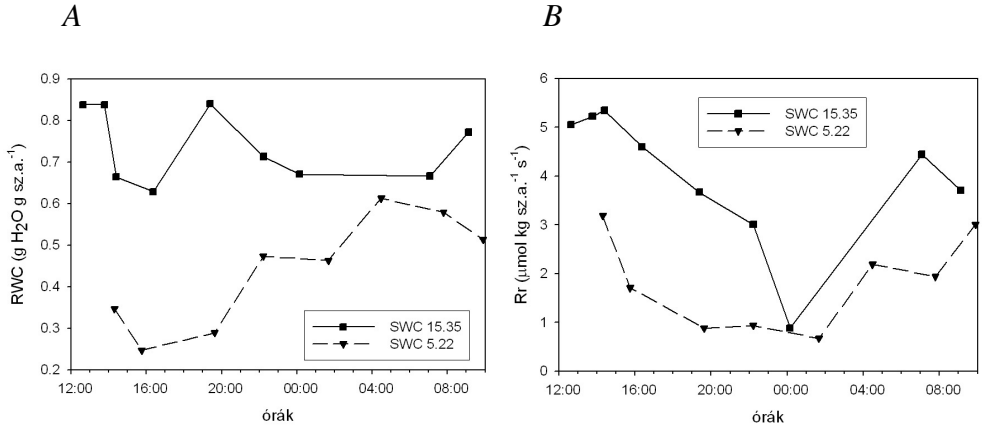
37. ábra: A RWC és a gyökérlégzés (A) (r^2= 0,583, P< 0,05), illetve a SWC (B) és a gyökérlégzés összefüggése (r^2= 0,644, P< 0,0001). Laboratóriumi mérések, 2007.

Terepi gyökérlégzés-mérések

2005-2007-ben összesen hat alkalommal végeztünk 24 órás talaj- és gyökérlégzés méréssorozatokat Bugacon az áprilistól októberig teredő időszakban. Ezeknek a méréseknek az eredményeit szeretnénk a következőkben bemutatni. A gyökérlégzés mérések közvetlenül a kiásás és tisztítás után történtek. Méréseink célja az volt, hogy kövessük a gyökérlégzés és gyökérvíztartalom napszakos változásait, és leírjuk a hőmérséklet és víztartalom hatását a gyökérlégzésre.
A mért gyökérlégzés értékek 0,67 µmol CO_2 kg $sz.a.^{-1}$ s^{-1} (2006.09.14., RWC=46%, Tkamra=8,8 ^oC mellett) és 5,34 µmol CO_2 kg $sz.a.^{-1}$ s^{-1} (2006.06.14., RWC= 66,4%, Tkamra= 27,8 ^oC mellett) között változtak.

A gyökér-víztartalom és a gyökérlégzés-intenzitás napszakos változásai
A gyökér víztartalom-mérések során megfigyelhető volt, hogy a legtöbb esetben a délutáni értékek voltak a legalacsonyabbak. Ez összhangban van korábbi

megfigyelésekkel (LOOMIS ÉS CONNOR 1992). Jól követhető volt száraz időszakban a gyökerek éjjeli-hajnali visszatöltődése is (38. ábra).
Ha két különböző víztartalommal jellemezhető (optimális és száraz) nap RWC és Rr változásait hasonlítjuk össze, akkor láthatjuk, hogy a gyökerek légzésintenzitásának változásai követik a gyökérzet víztartalmának változásait és a légzésintenzitás nő a víztartalom növekedésével a hajnali visszatöltődés idején (38. *B* ábra, szaggatott vonal), annak ellenére, hogy hajnalban a hőmérséklet folyamatosan csökken a talajban.



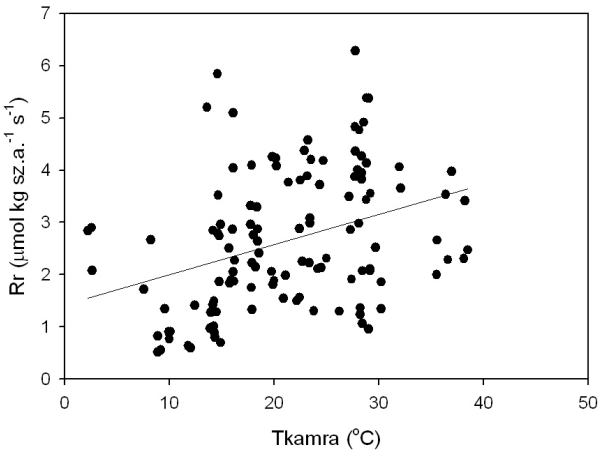
38. ábra: Az RWC (*A*) és Rr (*B*) változása két különböző napon és talajnedvesség mellett kiásott gyökereken. Bugac 2006.

Összességében megfigyelhető volt, hogy száraz és intenzív működésű időszakban a gyökerek víztartalma jelentősen változott a nap folyamán, míg jó vízellátottságú időszakban, vagy a vegetációs periódus elején és végén (április eleje, október) csak kevéssé változott. A légzés intenzitásának változása már kevésbé egyértelmű, a 38. *B* ábrán látható (szaggatott vonal) száraz időszakbeli mérés eredménye szerint a légzés intenzitása követi a víztartalom változását, ezért lehet a hajnali lehűlés ellenére légzés növekedés, de a jó vízellátás melletti hajnali növekedés ezzel nem magyarázható, mivel a víztartalom itt nem változott.

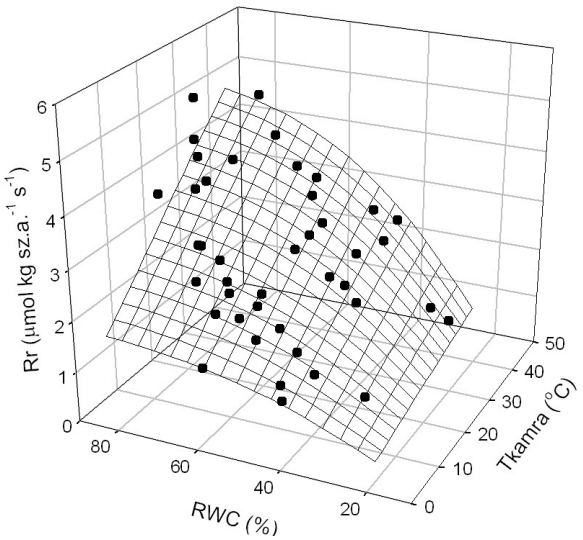
A hőmérséklet és a gyökér-víztartalom hatása a gyökérlégzésre

Mivel a légzés intenzitását alapvetően a hőmérséklet befolyásolja (LLOYD ÉS TAYLOR 1994, FANG ÉS MONCRIEFF 2001), elsőként a gyökérlégzés és kamrabeli (mérési) hőmérséklet összefüggését vizsgáltuk meg. A méréseket meglehetősen széles hőmérsékleti tartományban végeztük (39. ábra), az 5. egyenlet illesztésekor azonban viszonylag gyenge szignifikáns összefüggés volt tapasztalható (n=118, r^2=0,128, P<0,05) a két változó között, azaz valamely környezeti tényező a hőmérsékletnél erősebben befolyásolta a légzés intenzitását. Hozzá kell tenni, hogy a hőmérséklet eltérően hat a fiatal és az idős gyökerek aktivitására, a fiatal gyökerek hőmérséklet-érzékenyebbnek mutatkoznak (LUO ÉS ZHOU 2006).

Hasonló gyökérlégzés-intenzitásokat mért HUNT ET AL. 2004-es munkájában, ahol egy szezonálisan száraz füves terület CO_2 gázcsere-komponenseit vizsgálta, azonban erősebb hőmérsékletfüggést talált. A 6. egyenletet illesztve, az RWC-t is figyelembe véve már jobb eredményt kaptunk (40. ábra, 8. táblázat).



39. ábra: A gyökérlégzés és mérési hőmérséklet kapcsolata (alapadatok).



40. ábra: A gyökérlégzés, hőmérséklet és gyökérvíztartalom összefüggése, terepi mérések átlagai (1 pont egy időpontban végzett 3 mérésnek felel meg), Bugac 2006-2007.

Az eredmények alapján úgy tűnik, hogy a víztartalom erősebben hat a gyökerek légzésének intenzitására, mint a hőmérséklet. Ez azt is jelenti, hogy a száraz időszakbeli napszakos RWC változások jelentősen befolyásolják a gyökérlégzést,

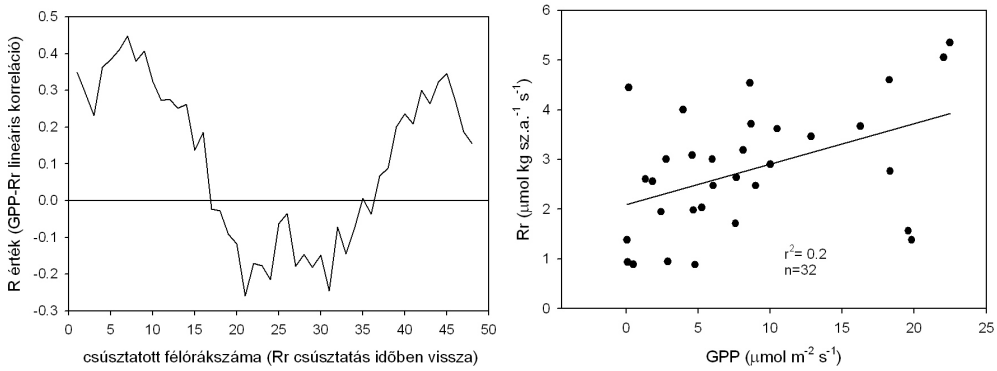
így a talajlégzést is módosíthatják, amelynek a gyökerek légzése több, mint a felét adhatja a vegetációs periódus során (ld. előző fejezet).
A talajlégzés adatok feldolgozásához hasonlóan elvégeztük a gyökérlégzés és eddy-kovariancia technikával mért NEE értékek összevetését is.

8. táblázat: Az 6. egyenlet illesztésének eredményei a terepi gyökérlégzés-mérések átlagaira.

	r^2	n	R_{10}	E_0	RWC_{opt}
Rr	0,401	42	2,42 (P<0,0001)	120,674 (P=0,001)	105,55 (P<0,0001)

A GPP és Rr kapcsolata
A talajlégzéshez hasonlóan a 2006-os napi menet mérések esetében megvizsgáltuk a gyökérlégzés és a GPP kapcsolatát csúsztatott korrelációs technikával, ennek eredményeit mutatja a 41. ábra. A maximum R értéket 7 félórás csúsztatásnál tapasztaltuk (0,4478).

A *B*



41. ábra: A GPP vs. Rr lineáris korreláció R értékei az Rr csúsztatás mértékének függvényében (A) és a Rs a GPP függvényében 7 félórás csúsztatás esetén (korreláció maximumánál) (B).

Ez összhangban van a talajlégzés esetében tapasztalt összefüggéssel, hiszen ott a 11 félórás maximum a teljes talajlégzésre vonatkozik, míg ebben az esetben a 7 félóra csak a gyökérlégzésre, azaz a 3,5 órával megelőző CO_2 felvétel befolyásolja leginkább a gyökérlégzés mértékét. Még további 2 óra, míg (adott esetben) ez a növekmény a talajon keresztül megjelenik a talajlégzésben. Eredményeinkhez hasonlóan az előző napi GPP és a talajlégzés kapcsolatát sikerült kimutatni MOYANO ET AL. (2007) munkájában.
A 6. egyenlet gyökérlégzés adatokra való illesztésének (40. ábra) maradékai nem mutattak szignifikáns összefüggést a GPP-vel.

Összefoglalás

Megállapítottuk, hogy a gyökerek légzése erősen víztartalom-függő. Magas gyökér biomassza esetén a víztartalom emelkedése jelentős légzésintenzitás-növekedéssel jár. A talajnedvesség szempontjából van egy optimális tartomány, ahol a gyökérlégzés kevéssé változik, ezt támasztják alá a talajlégzés-mérések eredményei, illetve a bugaci eddy-kovariancia mérések is, ahol az éjszakai légzésintenzitás (Reco) talajvíztartalom-függését hasonlóan lehet leírni (NAGY ET AL. 2007). A gyökerek légzésére csak az alacsony (12% alatt), valamint az igen magas (30% felett) talajvíztartalom hat gátlólag, meg kell azonban jegyeznünk, hogy a nyári időszak nagy részében a víztartalom nem haladja meg a 10%-ot, így jelentős szabályzója a gyökér, illetve ezen keresztül a talajlégzés mértékének.

Jelenleg általánosan elfogadott, hogy a talajlégzés intenzitását elsősorban a hőmérséklet befolyásolja (BAHN ET AL. 2008). A kapcsolat valóban döntő lehet nem vízlimitált körülmények között és alkalmas lehet modellekben történő felhasználásra. Ugyanakkor, olyan élőhelyek esetében, ahol gyakran előfordul szárazságstressz, a talajlégzés változásában a gyökerek - talajvíztartalom-függő - légzésintenzitásának változása nagyon is jelentős szereppel bír. Az autotróf eredetű légzési komponens - értve ez alatt a gyökér- és a gyökérkapcsolt rizoszférikus légzést - erősen függ a gyökerek, illetve a talaj víztartalmától is, nemcsak a hőmérséklettől. A talajvíztartalom változása, szezonális - de akár napi szintű - ingadozása a mért talajlégzés-értékekben a hőmérséklet-változásokkal csak kevéssé magyarázható változásokat okoz. Ez állhat a talajlégzés és a hőmérséklet sok esetben tapasztalt gyenge kapcsolatának hátterében is. Nagy valószínűséggel ez a komponens felelős a nagyobb esők után eddy-rendszerekkel tapasztalt hosszabban (napokig) tartó megemelkedett légzési aktivitásért az ökoszisztémák szintjén is. Ezek az eredmények arra is felhívják a figyelmet, hogy egy adott talajvíztartalom mellett becsült gyökérlégzés/talajlégzés arány későbbi, modellekben történő alkalmazása valószínűleg nagy hibával terhelt, ha a légzési komponensek talajvíztartalom függését nem vesszük figyelembe. Figyelembe kell venni továbbá a csapadék eloszlásának lehetséges változását is: a jelentős mennyiségű csapadék által kiváltott légzésnövekedést, ami a száraz ökoszisztémákban igen jelentős lehet (LEE ET AL. 2004). Eredményeink rámutattak a gyökérlégzés CO_2 felvétel általi befolyásoltságára is, ami igen jelentősnek mondható és meglehetősen nehezen vizsgálható. Az előzőekben bemutatott új automata talajlégzés-mérő berendezés ebben is segítségünkre lehet, hiszen a folyamatos talajlégzés-mérés az eddy-kovariancia mérésekkel párhuzamosan megfelelő mennyiségű adatot fog szolgáltatni az összefüggés pontosabb feltárásához.

Összegzésként elmondható, hogy a száraz időszak szénmérlegében tapasztalható elnyelő-forrás átmenet (HUNT ET AL. 2004, NAGY ET AL. 2007) annak ellenére, hogy a gyökerek légzése alacsony víztartalom mellett nem számottevő, a talajlégzés működésének köszönhető. Ez azt jelenti, hogy a mikrobiális légzés kevésbé függ a talajnedvesség mértékétől, mint a gyökerek légzése. Ez további

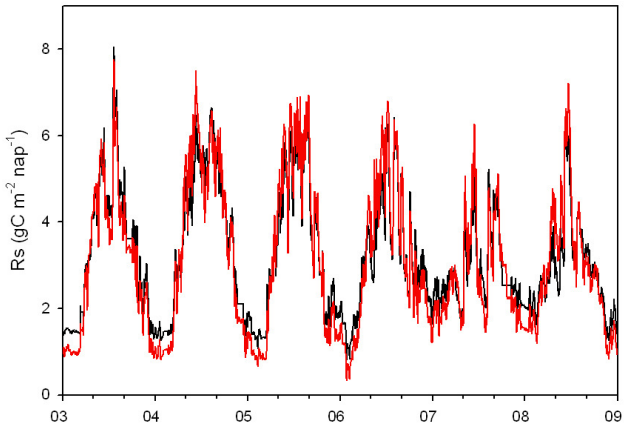
vizsgálatokat igényel. Emellett fontos lenne a vegetáció állapotának vizsgálata és nyomon követése (NDVI) párhuzamosan a talajlégzés mérésével.

4.4. A talajlégzés modellezése

A bugaci kutatóállomás adataira alapozva a mérési eredmények kiértékeléséhez felhasznált illesztések segítségével becsültük a talajlégzés éves összegét különböző évekre.
A szakirodalomban fellelhető éves talajlégzés összegek becslésének alapja a leggyakrabban a talajlégzés talajhőmérséklet függése (BAHN ET AL. 2008), vagy – mint esetünkben – a hőmérséklettől és víztartalomtól való függése (BINGRUI ET AL. 2007).
A bugaci terület napi légzésösszegeinek becsléséhez első megközelítésként a 6. egyenletet használtuk fel, majd megvizsgáltuk, hogy a reziduumok és a GPP kapcsolatát leíró függvény hogyan módosít az eredményeken (42. ábra). Ehhez a következő egyenletet használtuk fel:

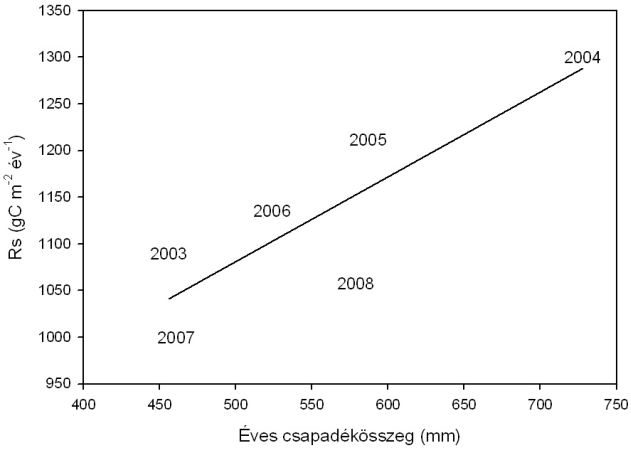
$$R_s = R_{10}^{(E_0(\frac{1}{56.02}-\frac{1}{Ts-227.13}))(-0.5\ln(\frac{SWC}{SWC_{opt}})^2} + (-0.43 + 0.18067 * \mathrm{GPP}) \qquad \text{9. egyenlet}$$

A 42. ábrán látható, hogy a GPP és a 6. egyenlet maradékai közti összefüggés némileg árnyalta a képet, hiszen az aktív időszakokban megemelte, az inaktív periódusokban csökkentette a becsült légzés mértékét.



42. ábra: Becsült napi talajlégzés-összegek 2003-2008 ban Bugacon. (fekete vonal: 6. egyenlet alapján becsült összegek, piros vonal: GPP-vel korrigált becslés a 9. egyenlet alapján)

A GPP-vel korrigált egyenlet (9. egyenlet) segítségével becsültük az éves talajlégzés-összegeket, az eredményeket a 9. táblázatban mutatjuk be. Az eredmények jól összevethetőnek bizonyultak gyepek hasonló módszerek alapján becsült éves talajlégzés összegeivel (BAHN ET AL. 2008), bár a különböző európai legelőkre megadott intervallum (494-1166 gC m^{-2} $év^{-1}$) felső tartományába helyezhetők, vagy esetenként nagyobbak. Leginkább a magasfüvű préri talajlégzés-összegeivel vannak összhangban (MIELNICK ÉS DUGAS, 2000). Megvizsgáltuk a becsült éves talajlégzés-összeg és néhány abiotikus és biotikus tényező (csapadékösszeg, NEE, átlaghőmérséklet) összefüggését, ezek közül az éves csapadékösszeget emelnénk ki. Az éves csapadékösszeg és a becsült éves Rs jó pozitív összefüggést mutat (43. ábra), a legnagyobb éves csapadékösszegű évben (2004: 728 mm) a legnagyobb, a legkisebb csapadékösszegű évben a legkisebb (2007: 461 mm) a talajlégzés-összeg.



42. ábra: Éves talajlégzés-összegek a csapadékösszeg függvényében Bugacon, 2003-2008.

Ez az összefüggés is azt bizonyítja, hogy ez a vegetáció vízlimitált, valamint, hogy a növekvő csapadékmennyiséggel növekedő légzési aktivitás jár annak ellenére, hogy az éves csapadékösszeg nem mutatja a csapadék éven belüli eloszlását, ami jelentősen módosíthatja a képet. Hasonló az összefüggés, ha különböző ökoszisztémákban mért értékeket hasonlítunk össze (RAICH ÉS SCHLESINGER 1992).

Fontos azonban megjegyeznünk, hogy a becsült éves talajlégzés-összegek majdnem minden vizsgált évben nagyobbak, mint az eddy-kovariancia mérések alapján becsült éves GPP (9. táblázat), ezért ezen adatok összehasonlítására nem vállalkoztunk. Ez a jelentős ellentmondás nyilvánvalóan valamely becslés – esetleg mindkettő – hibájából következik, erre eddig még nem sikerült választ találnunk. Az eddy-kovariancia adatokra alapozott GPP becslés is sok hibával lehet terhelt, különösen a jellemzően éjszakai adathiányos időszakok mennyisége miatt.

9. táblázat: Éves talajlégzés és GPP összegek (PINTÉR ET AL. 2008) 2003-2008-ig.

év	Rs (gC m^{-2} $év^{-1}$)	GPP (gC m^{-2} $év^{-1}$)
2003	1089	531
2004	1300	1067
2005	1211	1084
2006	1135	1038
2007	999	871
2008	1057	1163

További problémát okoz az értelmezésben, hogy a talajban tárolt nagy mennyiségű C egy része már hosszú ideje tartózkodik ott, ennek felszabadulása jelentősen módosíthatja az éves mérlegeket. Szakirodalmi adatok alapján (BAHN ET AL. 2008) is megfigyelhető, hogy a talajhőmérséklet, vagy esetenként a víztartalom alapján becsült éves összegek nagyobbak lehetnek, mint az éves GPP. Magyarázatként itt is a különböző mérési módszerek és becslések esetleges hibáit hozzák fel. A kamrás mérések és az eddy-kovariancia vizsgálatok összevethetőségének a javítása fontos célunk a további kutatásokban is.

5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

Nyílt homoki gyepben folytatott vizsgálataink alapján bizonyítottuk, hogy a zárt kamrás gázcseremérés alkalmas módszer gyepvegetáció szénmérlegének vizsgálatára, a kapott eredmények alkalmasak lehetnek hosszútávú szénmérleg becslésére.

Nyílt rendszerű mérési módszert fejlesztettünk ki a NEE mérésére, ezt más szénmérleg mérési technikával vetettük össze. Bizonyítottuk a nyílt kamrás és az eddy kovariancia CO_2 gázcseremérési módszerek jó egyezőségét, valamint megállapítottuk, hogy a kamrabeli LAI függvénye az, hogy a nyílt kamrás H_2O gázcseremérés alul- vagy felülbecsül-e az eddy-kovariancia módszerhez képest.

Új, nyílt rendszerű automata mérési technikát fejlesztettünk ki a talajlégzés vizsgálatára. A módszer folyamatos mérést tesz lehetővé, alacsony költség- és munkaigényű más technikákkal összehasonlítva, illetve különösen alkalmas gyepek talajlégzésének a vizsálatára.

Leírtuk a talajlégzés és a talajhőmérséklet, illetve a talajnedvesség közti összefüggést 5 különböző szerkezetű és vegetációjú hazai talajtípus esetében. Az eredmények felhasználhatók hazai talajtípusok légzésének modellezéséhez. Az összefüggés alapján megállapítottuk, hogy a talajlégzés szempontjából optimális talajnedvesség-tartalom a talajbeli agyagtartalom függvénye. Az összefüggés alapján azt is megállapítottuk, hogy a különböző talajok légzési aktivációs energiájának mértéke a talajbeli széntartalom függvénye.

Megállapítottuk, hogy homoki gyepben a talajlégzés és a gyökérlégzés, illetve a fotoszintetikus CO_2 felvétel között időben eltolt szignifikáns kapcsolat van. Az időbeli eltolódás mértéke a talajlégzés esetében nagyobb, a gyökérlégzés esetében kisebb.

Méréseink alapján megbecsültük homoki gyepben a gyökér- és gyökérkapcsolt légzés részarányát a talajlégzésen belül, illetve megállapítottuk, hogy a gyökérlégzés, mint a talajlégzés egyik legjelentősebb komponense hogyan függ a talajbeli víztartalomtól és a hőmérséklettől.

Eredményeink alapján homoki gyepben modelleztük a talajlégzés éves összegét különböző években, és megállapítottuk, hogy az éves talajlégzés-összeg és a csapadékösszeg között szignifikáns kapcsolat mutatható ki.

6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Eredményeink nyomán megállapítottuk, hogy a kamrás gázcseremérési technikák alkalmasak a szénmérlegnek és komponenseinek vizsgálatára gyepekben, azonban – különösen a zárt rendszerű mérés – nagyon munkaigényesek és folyamatos mérésre nehezen használhatók. A nyílt rendszerű mérési módszer esetében az előrelépést az automatizálhatóság jelenti, de hosszútávú mérésekre (több napos, vagy hetes) ez a módszer is csak bonyolult kamranyitó- és záró automatika használata esetén alkalmas, ami jelentősen növeli a költségeket és csökkentheti a működésbiztonságot. Ezek a módszerek nem váltják ki a hosszútávú mérésekre kifejlesztett eddy-kovariancia technikát, de annak kiegészítő méréseihez, a komponensek, vagy a gázcsere térbeli mintázatának vizsgálatára megfelelőek.

A nyílt rendszerű mérési technikát sikerrel alkalmaztuk a talajlégzés mérésére, ami azért fontos, mert egy olyan mérőrendszert fejlesztettünk ki, amely egyszerű és működésbiztos mérést tesz lehetővé, és költséghatékonyabb a piacon kapható rendszerekhez képest. Különösen alkalmas lehet gyepek talajlégzésének a folyamatos mérésére, ami egy eddy-kovariancia mérőrendszerrel együtt telepítve lehetővé teszi a szénmérleg-komponensek pontosabb megismerését, részarányuk, az abiotikus és biotikus hatásoktól való függésük megállapítását. 2009-től kezdődően a SZIE MKK Növénytani és Ökofiziológiai Intézet bugaci eddy-kovariancia kutatóállomására telepítve működik a műszeregyüttes.

Időszakosan száraz vagy száraz területeken a talajlégzés becslését nem elégséges csak a hőmérsékletfüggés alapján végezni, a talaj nedvességtartalmát is figyelembe kell venni. Erre kínál lehetőséget az általunk a különböző hazai talajok légzésének környezeti tényezőktől való függésének leírására használt modell. Remélhetőleg ennek a vizsgálatnak az eredményei használhatók lesznek a különböző ökoszisztémák szénforgalmi modelljeiben. Szintén a modellezésben jól használható eredménynek mutatkozik a modell egyes paramétereinek becsülhetősége a talajtulajdonságok alapján.

Fontos eredményünk, hogy a gyökerek légzése is erősen függ a víztartalomtól, ez alapján jobban becsülhető a gyökér- és gyökérkapcsolt komponens részaránya a teljes talajlégzésben. Közelebb juthatunk ezzel az újonnan fixált szénből és a régi talajbeli széntartalomból származó CO_2-felszabadulás arányának, illetve az arra ható tényezőknek a megértéséhez. További vizsgálataink célja lehet így a gyökerekből és a SOM-ból származó CO_2-kibocsátás elkülönítése, részarányának megállapítása különböző körülmények - elsősorban talajnedvesség és hőmérséklet, valamint a vegetáció állapota – mellett. Fontos kérdés, hogy a száraz időszakok hosszának milyen hatása van a SOM-ból származó mikrobiális légzésre, mely a talaj szerves széntartalmának csökkenését okozza. Elsősorban a SOM-ból származó CO_2 kibocsátás-növekedés okozhat pozitív visszacsatolást a klímaváltozásra az ott található szén meglehetősen hosszú tartózkodási ideje miatt. Ennek vizsgálatára a bugaci mintaterület, amelynek talaja magas széntartalommal bír, megfelelő objektum lehet.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

A globális szénforgalom megértése szempontjából rendkívül fontos a különböző felépítésű és működésű ökoszisztémák vizsgálata, különösen azért, mert az ökoszisztéma szénforgalom egyes komponenseinek a működése a klíma által meghatározott. Várható, hogy Magyarországon a közeljövőben magasabb lesz az évi középhőmérséklet, kevesebb lesz az éves csapadék összege és annak eloszlása is megváltozik. Ha a tavaszi-nyári időszakban tartósan kevés a csapadék, úgy a szénmérleg csekély gyökér és talajlégzés esetén is veszteséges lehet. Ha ez több egymást követő évben megismétlődik, nagy az esély a gyep felnyílására és a terület sivatagosodására. Ennek hatására főként az Alföld területén sivatagosodási folyamatok indulhatnak meg, különösen a csapadékhiányra edafikus okok miatt érzékeny társulások esetében.

Munkánk célja hazai gyepek szezonális és éves szénmérlegének, illetve a szénmérleg egyes komponenseinek a megismerése volt, különös tekintettel a talajlégzésre és annak komponenseire. A vizsgálat szervesen kapcsolódott a Carboeurope IP és Nitroeurope IP EU finanszírozású projektekhez és hazai OTKA pályázatokhoz, amelyeknek célja a különböző ökoszisztémák üvegházgáz-mérlegének vizsgálata.

Megállapítottuk, hogy a zárt kamrás és az általunk kifejlesztett nyílt kamrás gázcseremérés alkalmas módszerek a gyepvegetáció szénmérlegének vizsgálatára, a kapott eredmények alkalmasak lehetnek a hosszútávú szénmérleg becslésére. Bizonyítottuk a nyílt kamrás és az eddy kovariancia CO_2 gázcseremérési módszerek jó egyezőségét. Leírtuk a módszerek gyakorlati használatában jelentkező nehézségeket, és javaslatokat tettünk azok megoldására.

A nyílt rendszerű mérésre alapozva alacsony költség- és munkaigényű nyílt rendszerű automata mérési technikát fejlesztettünk ki a talajlégzés vizsgálatára, amely különösen alkalmas gyepek talajlégzésének a mérésére.

Leírtuk öt különböző hazai talajtípus talajlégzésének környezeti tényezőktől és a vegetáció működésétől való függését egy egységes modell segítségével. Ezek az eredmények felhasználhatók hazai talajok légzésének modellezéséhez. A modell paramétereit is modellezni tudtuk az egyes talajtulajdonságok alapján.

Leírtuk, hogy a talajlégzés és a gyökérlégzés, illetve a fotoszintetikus CO_2 felvétel között időben eltolt szignifikáns kapcsolat van. Az időbeli eltolódás mértéke a talajlégzés esetében nagyobb (5,5 óra), a gyökérlégzés esetében rövidebb (3,5 óra).

Méréseink alapján 20-60% között becsültük homoki gyepben a gyökér- és gyökérkapcsolt légzés részarányát a teljes talajlégzésen belül, illetve megállapítottuk, hogy a gyökérlégzés, mint a talajlégzés egyik legjelentősebb komponense hogyan függ a talajbeli víztartalomtól és a hőmérséklettől, valamint hogyan befolyásolja azt a vegetáció működése.

Eredményeink alapján homoki gyepben modelleztük a talajlégzés éves összegét különböző években – ez 2003-2008 években 999-1300 gC m^{-2} $év^{-1}$ között változott

- és megállapítottuk, hogy az éves talajlégzés-összeg és a csapadékösszeg között szignifikáns kapcsolat mutatható ki.
A dolgozat eredményeinek felhasználásával pontosíthatók az eddig használt modellek, különösen a talajlégzés mértékének becslésében, amely minden szénmérleg-vizsgálat fontos részét képezi. A munka nyomán létrejött technikai újítások pedig szélesítik és hatékonyabbá teszik a rendelkezésre álló méréstechnikai eszköztárat.

8. SUMMARY

For understanding the global carbon cycle it is very important to investigate different ecosystems in different regions, in particular because the components of the ecosystem carbon cycle are governed by the climate. It is expected, that change in mean annual temperature in Hungary will be higher than the global mean, annual precipitation will be less than before and its distribution will also change. Wheather extremities, as drought could be more frequent. Weather extremities, particularly the increasing frequency of droughts causes decline of the grasslands' sink activity in this region, because they could be more effective in decreasing photosynthesis, than ecosystem respiration processes. Consequently, increasing droughts could have serious consequences on the structure and productivity capacity of grasslands in Hungary.

Measurements of gross primary production (GPP) components (net ecosystem exchange, ecosystem and soil respiration) of grassland vegetation with emphasis on soil respiration constituents were carried out in this work. Different techniques of ecosystem CO_2 gas exchange measurements were compared. Separation of the rhizospheric (here roots and associated mycorrhiza) and the heterotrophic component and description of their dependence on soil water content, temperature and vegetation photosynthetic activity were also the aims of the study.

We concluded that the closed and open system chamber can be a useful device for gas exchange measurements, especially for short-time measurement campaigns, the obtained results could be suitable for estimation of grassland carbon balance. Difficulties of these measurements are discussed and possible solutions are indicated. A new method for continuous soil respiration measurements in grasslands with low cost demand was developed on the base of the results of open system gas exchange measurements.

We described the dependence of soil respiration of different soils on climate variables and vegetation functioning, these results can be used for soil respiration modeling. Parameters of the model can be modeled on the base of the soil characteristics.

We found a time-delayed significant relationship between soil respiration and photosynthetic CO_2 uptake and between the root respiration and CO_2 uptake. This delay was longer in the case of soil respiration (5,5 hours) and shorter (3,5 hours) in the case of root respiration.

We estimated the ratio of root and root-associated respiration against soil respiration (changing between 20-60%). Dependence on root water content and temperature of root respiration was also described.

We found significant relationship between the modeled annual soil respiration and the annual precipitation.

Knowledge on the response curves of the soil respiration components to the driving variables may help us to get closer to the accurate estimation of the ecosystem respiration and carbon balance. Methodological innovations of this

work can provide more effective measurements of ecosystem gas exchange components.

MELLÉKLETEK

Irodalomjegyzék

ÁCS F., HANTEL M. (1998): The land-surface flux model PROGSURF. *Global and Planetary Change*, 19 19-34. p.

ALADOS C.L., ELAICH A., PAPANASTASIS V.P., OZBEK H., NAVARRO T., FREITAS H., VRAHNAKIS M., LARROSI D., CABEZUDO B. (2004): Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. *Ecological Modelling,* 180 523-535. p.

ANGELL R., SVEJCAR T. (1999): A chamber design for measuring net CO_2 exchange on rangeland. *Journal of Range Management*, 52 27-31. p.

ANGELL R.F., SVEJCAR T., BATES J., SALIENDRA N.Z., JOHNSON D.A. (2001): Bowen ratio and closed chamber carbon dioxide flux measurements over sagebrush steppe vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology,* 108 153-161. p.

ARRHENIUS S. (1898): The effect of constant influences upon physiological relationships. *Skandinavisches Archiv für Physiologie* 8 367-371. p.

AUBINET M., GRELLE A., IBROM A.(2000) Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: the EUROFLUX methodology. *Advances in Ecological Research*, 30 113-175. p.

AVISSAR R. (1993): Observations of leaf stomatal conductance at the canopy scale: an atmospheric modeling perspective. *Boundary-Layer Meteorology,* 64 127-148. p.

BAHN M., RODEGHIERO M., ANDERSON-DUNN M., DORE S., GIMENO C., DRÖSLER M., WILLIAMS M., AMMANN C., BERNINGER F., FLECHARD C., JONES S., BALZAROLO M., KUMAR S., NEWESELY C., PRIWITZER T., RASCHI A., SIEGWOLF R., SUSILUOTO S., TENHUNEN J., WOHLFAHRT G., CERNUSCA A. (2008): Soil Respiration in European Grasslands in Relation to Climate and Assimilate Supply. *Ecosystems* 11 1352–1367. p.

BALDOCCHI, D., VALENTINI, R., RUNNING, S., OECHEL, W., DALMAN, R.: Strategies for measuring and modelling carbon dioxide and water vapour fluxes over terrestrial ecosystems. – *Global Change Biology* 2: 159-168. 1996.

BALDOCCHI D. (2008): Breathing of the terrestrial biosphere: lessons learned from carbon dioxide flux measurement systems. *Australian Journal of Botany* 56 1-26. p.

BALOGH J., FÓTI SZ., JUHÁSZ A., CZÓBEL SZ., NAGY Z., TUBA Z. (2005a): Seasonal CO_2-exchange variations of a temperate semi-desert grassland in Hungary. *Photosynthetica*, 43 107-110. p.

BALOGH J., CZÓBEL SZ., FÓTI SZ., NAGY Z., SZIRMAI O., PÉLI E., TUBA Z. (2005b): The influence of drought on carbon balance in loess grassland. *Cereal Research Communications,* 33 149-152. p.

BALOGH J., NAGY Z., FÓTI SZ., PINTÉR K., CZÓBEL SZ., PÉLI E. R., ACOSTA M., MAREK M. V., CSINTALAN ZS., TUBA Z. (2007): Comparison of CO_2 and H_2O

fluxes over grassland vegetations measured by the eddy-covariance technique and by open system chamber. *Photosynthetica*, 45 288-292. p.

BALOGH J., BIRO M., PINTÉR K. (2008): Root respiration in dry grassland. *Cereal Research Communications,* 36 355-358. p.

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.

BARCZA Z. (2001): Long Term Atmosphere/Biosphere Exchange of CO_2 in Hungary. Ph.D. Thesis. Eötvös Loránd University, Budapest

BARCZA L., HASZPRA L., KONDO H., SAIGUSA N., YAMAMOTO S. (2002): Different scale carbon balance studies in Hungary. CarboEurope Conference, Budapest

BARCZA Z., HASZPRA L., KONDO H., SAIGUSA N., YAMAMOTO S., BARTHOLY J. (2003): Carbon exchange of grass in Hungary. *Tellus* 55B 187-196. p.

BARTHOLY J., PONGRÁCZ R. (2008): Regionális éghajlatváltozás elemzése a Kárpát-medence térségére. 15-53. p. In: HARNOS ZS. ÉS CSETE L. (szerk.): Klímaváltozás: környezet-kockázat-társadalom, kutatási eredmények. Szaktudás Kiadó Ház, Budapest

BAZZAZ F. A. (1996): Plants in Changing Environments. Linking Physiological, Population, and Community Ecology. Cambridge University Press.

BILBROUGH C.J., CALDWELL M.M. (1995): The effect of shading and N status on root proliferation in nutrient patches by the perennial grass *Agropyron desertorum* in the field. *Oecologia,* 103 10-16. p.

BINGRUI J., GUANGSHENG Z., WENPING Y. (2007): Modeling and coupling of soil respiration and soil water content in fenced *Leymus chinensis* steppe, Inner Mongolia. *Ecological Modelling* 201 157–162. p.

BIRKÁS M., JOLÁNKAI M. (2008): A növénytermesztés és a klímaváltozás összefüggése. 131-150. p. In: HARNOS ZS. ÉS CSETE L. (szerk.): Klímaváltozás: környezet-kockázat-társadalom, kutatási eredmények. Szaktudás Kiadó Ház, Budapest

BOHLEN P.J. (2006): Biological invasions: Linking the aboveground and belowground consequences. *Applied Soil Ecology,* 32 1-5. p.

BONANOMI G., CAPORASO S., ALLEGREZZA M. (2006): Short-term effects of nitrogen enrichment, litter removal and cutting on a Mediterranean grassland. *Acta Oecologica,* 30 419-425. p.

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., SÁNTA F. (eds.) (1999): Vörös Könyv Magyarország növénytársulásairól. Budapest: Természetbúvár Alapítvány Kiadó, 307 p.

BORKEN W., SAVAGE K., DAVIDSON E.A., TRUMBORE S.E. (2006): Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Change Biology* 12 177-193. p.

BRADLEY C.R. (2002): The influence of canopy green vegetation fraction on spectral measurements over native tallgrass prairie. *Remote Sensing of Environment,* 81 129-135. p.

BROWN M., WHITEHEAD D., HUNT J.E., CLOUGH T.J., ARNOLD G.C., BAISDEN W.T., SHERLOCK R.R. (2008): Regulation of soil surface respiration in a grazed pasture in New Zealand. *Agricultural and Forest Meteorology*, doi:10.1016/j.agrformet.200808.005

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): CO_2 fluxes in adjacent new and permanent temperate grasslands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 135 82-92. p.

CALDWELL M.M., MANWARING J.H., DURHAM S.L. (1996): Species interactions at the level of fine roots in the field: influence of soil nutrient heterogeneity and plant size. *Oecologia,* 106 440-447. 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. p.

CAMPBELL J.L., SUN O.J., LAW E. (2004): Supply-side controls on soil respiration among Oregon forests. *Global Change Biology*, 10 1857-1869. p.

CARDON Z.G., HUNGATE B.A., CAMBARDELLA C.A., CHAPIN III F.S., FIELD C.B., HOLLAND E.A., MOONEY H.A. (2001): Contrasting effects of elevated CO_2 on old and new soil carbon pools. *Soil Biology and Biochemistry.* 33 365-373. p.

CASANOVA D., EPEMA G. F., GOUDRIAAN J. (1998): Monitoring rice reflectance at field level for estimating biomass and LAI, *Field Crops Research*, 55 83-92. p.

CASPER B.B., JACKSON R.B. (1997): Plant competition underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.,* 28 545-570. p.

CHAPIN F.S. III, MATSON P.A., MOONEY H.A. (2002): Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. – Springer-Verlag, New York

CHEN D., BRUTSAERT W. (1998): Satellite-sensed distribution and spatial patterns of vegetation parameters over a tallgrass prairies. *Journal of Atmospheric Science,* 55 1225-1238. p.

CHENG W.X., FU S.L., SUSFALK R.B., MITCHELL R.J. (2005): Measuring tree root respiration using ^{13}C natural abundance: rooting medium matters. *New Phytologist,* 167 297-307. p.

CHRISTENSEN T., JONASSON S., CALLAGHAN T.V., HAVSTRÖM M, (1999): On the potential CO_2 release from tundra soils in a changing climate. *Applied Soil Ecology,* 11 127-134. p.

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.

COLLINS S.L., GLENN S.M. (1988): Disturbance and community structure in North American prairies. 131-143. p. In: DURING H.J., WERGER M.J.A., WILEMS J.H. (eds). *Diversity and pattern in plant communities*. The Netherlands: SPB Academic Publishers, The Hague.

COSH M.H., BRUTSAERT W. (2003): Microscale structural aspects of vegetation density variability. *Journal of Hydrology,* 276 128-136. p.

COUPLAND R. T. (1992): Approach and generalizations. In: COUPLAND, R. T. (Ed.): Ecosystem of the world. 8A Natural Grassland, Introduction and Western Hemisphere, pp. 1-6., Elsevier, New York

CRAINE J.M., WEDIN D.A.,CHAPIN F.S. (1999): Predominance of ecophysiological controls on soil CO_2 flux in a Minnesota grassland. *Plant and Soil,* 207 77-86. p.

CRAWLEY M.J. (1986): Plant ecology. Blackwell, Oxford London Edinburgh Boston Palo Alto Melbourne, 496 p.

CZÓBEL SZ., BALOGH J., FÓTI SZ., NAGY J., SZERDAHELYI T., NAGY Z., BARTHA S., TUBA Z. (2002): Spatio-temporal variability of ecosystem CO_2 exchange in three non-arborescent temperate vegetation. *Acta Biologica Szegediensis*, 46 223-224. p.

CZÓBEL SZ., BALOGH J., SZIRMAI O., TUBA Z. (2005a): Floating chamber a potential tool for measuring CO_2 fluxes of aquatic plant communities. – *Cereal Research Communications* 33 165-168. p.

CZÓBEL SZ., FÓTI SZ., BALOGH J., NAGY Z., BARTHA S., TUBA Z. (2005b): Chamber series and space-scale analysis of CO_2 gas-exchange in grassland vegetation: A novel approach. *Photosynthetica,* 43 267-272. p.

DUGAS W.A., REICOSKY D.C., KINIRY J.R. (1997): Chamber and micrometeorological measurements of CO_2 and H_2O fluxes for three C_4 grasses. *Agricultural and Forest Meteorology,* 83 113-133. p.

DUGAS W. A., HEUER M. L., MAYEUX H. S. (1999): Carbon dioxide fluxes over bermudagrass, native prairie, and sorghum. *Agricultural and Forest Meteorology,* 93 121-139. p.

DUNCAN W.G. (1967): A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia,* 38 181-205. p.

ELIASSON P.E., MCMURTRIE R.E., PEPPER D.A., STRÖMGREN M., LINDER S., AGREN G.I. (2005): The response of heterotrophic CO_2 flux to soil warming. *Global Change Biology*, 11 167-181. p.

FANG C., MONCRIEFF J.B. (1996): An improved dynamic chamber technique for measuring CO_2 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 CO_2 efflux measurement. *Functional Ecology,* 12 319-325. p.

FANG C., MONCRIEFF J. B. (2001): The dependence of soil CO_2 efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry,* 33 155-165. p.

FANG C., MONCRIEFF J.B. (2005): The variation of soil microbial respiration with depth in relation to soil carbon composition. *Plant and Soil,* 268 243-253. p.

FEKETE G. (1972): A növénytársulás fiziognómiai struktúrája, a fény és víz mint produkcióökológiai tényezők. *MTA Biol. Oszt. Közl.,* 15 137-158. p.

FEKETE G., TUBA Z. (1977): Supraindividual versus individual homogeneity of photosynthetic pigments: a study on community structure. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.,* 23 (3-4) 319-331. p.

FEKETE G., VIRÁGH K. (1982): Vegetációdinamikai kutatások és a gyepek degradációja. *MTA Biol. Oszt. Közl.,* 25 415-420. p.

FEKETE G. (1992): The holistic view of succession reconsidered. *Coenoses,* 7(1) 21-29. p.

FEKETE G., VIRÁGH K., ASZALÓS R., PRÉCSÉNYI I. (2000): Static and dynamic approaches to landscape heterogeneity in the Hungarian forest-steppe zone. *Journal of Vegetation Science,* 11 375-382. p.

FLANAGAN L.B., WEVER L.A., CARLSON P.J. (2002): Seasonal and interannual variation is carbon dioxide exchange and carbon balance in a northern temperate grassland. *Global Change Biology,* 8 599-615. p.

FÓTI SZ., CZÓBEL SZ., BALOGH J., NAGY J., SZERDAHELYI T., VIRÁGH K., BARTHA S., TUBA Z. (2002): Spatio-temporal variability of ecosystem exchange in three non-arborescent temperate vegetations. *Acta Biologica Szegediensis,* 46 239-241. p.

FÓTI SZ., CZÓBEL SZ., BALOGH J., NAGY J., SZERDAHELYI T., VIRÁGH K., BARTHA S., TUBA Z. (2002): Spatio-temporal variability of ecosystem exchange in three non-arborescent temperate vegetations. *Acta Biologica Szegediensis* 46 239-241. p.

FÓTI SZ., CZÓBEL SZ., BALOGH J., NAGY J., JUHÁSZ A., NAGY Z., BARTHA S. TUBA Z. (2005): Correlation between stand photosynthesis and composition at micro-scale in loess grassland, *Cereal Research Communications* 33 197-199. p.

FÓTI SZ., BALOGH J., NAGY Z., BARTHA S., ÜRMÖS ZS., TUBA Z. (2008): Temporal and spatial variability and pattern of soil respiration in loess grassland. *Community Ecology,* 9 57-64. p.

FÓTI SZ. (2009): Gyepek CO_2-gázcserjének finomléptékű térbeli változékonysága és mintázata. PhD értekezés, SZIE NÖFI, Gödöllő, pp. 109.

FRANK A. B., DUGAS W. A. (2001): Carbon dioxide fluxes over a northern semiarid, mixed-grass prairie. *Agricultural and Forest Meteorology,* 108 317-326. p.

FRANK A. B. (2002): Carbon dioxide fluxes over a grazed prairie and seeded pasture in the Northern Great Plains. *Environmental Pollution*, 116 397-403. p.

FRÄNZLE O. (2006): Complex bioindication and environmental stress assessement. *Ecological Indicators,* 6 114-136. p.

FREY B., HAGEDORN F., GIUDICI F. (2006): Effect of girdling on soil respiration and root composition in a sweet chestnut forest. *Forest Ecology and Management*, 225 271–277. p.

GILMANOV T.G., SOUSSANA J.-F., 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., 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 CO_2 exchange into gross primary productivity and ecosystem respiration using light response function analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment,* 121 93-120. p.

GRACE J.P. (1983): Plant-Atmosphere Relationships. London: Chapman and Hall. 92 p.

GRACE J. (1991): Physical and ecological evaluation of heterogeneity. *Functional Ecology,* 5 192-201. p.

HAM J. M., KNAPP A. K. (1998): Fluxes of CO_2, water vapor and energy from a prairie ecosystem during the seasonal transition from carbon sink to carbon source. *Agricultural and Forest Meteorology*, 89 1-14. p.

HAN G, ZHOU G, XU Z, YANG Y, LIU J, SHI K (2007): Biotic and abiotiv factors controlling the spatial and temporal variation of soil respiration in an agricultural ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 39 418-425. p.

HARASZTHY L. (2000): Az erdőssztyepp: eltűnő örökségünk. 3-4. p. In: MOLNÁR ZS., KUN A. (eds.): Alföldi erdőssztyepp-maradványok Magyarországon. WWF Füzetek 15. 55 p.

HARPER C.W., BLAIR J.M., FAY P.A., KNAPP A.K., CARLISLE J.D. (2005): Increased rainfall variablity and reduced rainfall amount decreases soil CO_2 flux in a grassland ecosystem. *Global Change Biology,* 11 322-334. p.

HENEBRY G.M. (1993): Detecting change in grasslands using measures of spatial dependence with Landsat TM data. *Remote Sensing of Environment*, 46 223-234. p.

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.

HOOPER, D.U., CARDON, Z.G., CHAPIN, F.S., III, DURANT, M. (2005): Corrected calculations for soil and ecosystem measurements of CO_2 flux using the LI-COR 6200 portable photosynthesis system. *Oecologia* 132 1-11. p.

HORTOBÁGYI T., SIMON T. (1981): Növényföldrajz, társulástan és ökológia. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest 546 p.

HORVÁTH L., GROSZ B., MACHON A., BALOGH J., PINTÉR K., CZÓBEL SZ. (2008): Influence of soil type on N_2O and CH_4 soil fluxes in Hungarian grasslands. *Community Ecology,* 9 75-80. p.

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.

HU Y.L., ZENG D.H., FAN Z.P., CHEN G.S., ZHAO Q., PEPPER D. (2008): Changes in ecosystem carbon stocks following grassland afforestation of semiarid sandy soil in the southeastern Keerqin Sandy Lands, China. *Journal of Arid Environments,* 72 2193-2200. p.

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. p.

IRITZ Z., LINDROTH A., GÄRDENÄS A. (1997): Open ventilated chamber system for measurements of H_2O and CO_2 fluxes from the soil surface. *Soil Technology*, 10 169-184. p.

JACKSON R.B., MANWARING J.H., CALDWELL M.M. (1990): Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichement. *Nature,* 344 58-60. 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.

JARVIS P.G. (1976): The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philos. Trans. R. Soc.* London, Ser. B 273, 593-610. p.

JASSAL R.S., BLACK T.A., DREWITT G.B., NOVAK M.D., GAUMONT-GUAY D., NESIC Z. (2004): A model of the production and transport of CO_2 in soil: predicting soil CO_2 concentrations and CO_2 efflux from a forest floor. *Agricultural and Forest Meteorology*, 124 219–236. p.

JASSAL R.S., BLACK T.A., NOVAK M.D., MORGENSTERN K., NESIC Z., GAUMONT-GUAY D. (2005): Relationship between soil CO_2 concentrations and forest-floor CO_2 effluxes. *Agricultural and Forest Meteorology,* 130 176–192. p.

JASTROW J.D., MILLER R.M., MATAMALA R., NORBY R.J., BOUTTON T.W., RICES C.W., OWENSBY C.E. (2005): Elevated atmospheric carbon dioxide increases soil carbon. *Global Change Biology,* 11 2057-2064. p.

JOHNSON I.R., THORNLEY J.H.M. (1984): A model of instantaneous and daily canopy photosynthesis. *J. Theor. Biol.,* 107 531-545. p.

JUHÁSZ-NAGY P. (1972): A növényzet szerkezetvizsgálata: új modellek. 1. rész. Bevezetés. *Botanikai Közlemények,* 59 (1) 1-5. p.

JUHÁSZ A., BALOGH J., TUBA Z. (2002): Carbon sequestration of the poikilohydric moss carpet vegetation in a semidesert sand grassland ecosystem. *Acta Biologica Szegediensis*, 46. (3-4) 223-225. p.

KALAPOS T. (2002): Plant tolerance traits behind vegetation pattern and dynamics in semiarid temperate loess grasslands in Hungary. 45th IAVS, Brasil. p. 198.

KATO T., TANG Y., GU S., CUI X., HIROTA M., DU M., LI Y., ZHAO X., OIKAWA T. (2004): Carbon dioxide exchange between the atmosphere and an alpin meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Agricultural and Forest Meteorology,* 124 121-134. p.

KÁRPÁTI I., KÁRPÁTI V. (1954): The aspects of the calciphilous turf (*Festucetum vaginatae danubiale*) in the environs of Vácrátót in 1952. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.,* 1 129-157. p.

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.

KELEMEN J. (szerk.) (1997): Irányelvek a füves területek természetvédelmi szempontú kezeléséhez. A KTM Természetvédelmi Hivatalának tanulmánykötetei 4. Természetbúvár Alapítvány Kiadó, Budapest

KIM J., VERMA S. B., CLEMENT R. J. (1992): Carbon dioxide budget in a temperate grassland ecosystem, *Journal of Geophysical Research,* 97 6057-6063. p.

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.

KOLARI P., BERNINGER F., RAITTILA J., RANNIK Ü., SUNI T., HARI P. (2002): Carbon balance in different aged Scots pine forests in Southern Finland. Carbo-Europe Conference, Budapest

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 CO_2 efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology and Biochemistry,* 38 425-448. p.

LA PUMA I.P., PHILIPPI T.E., OBERBAUER S.F. (2007): Relating NDVI to ecosystem CO_2 exchange patterns in response to season length and soil warming manipulations in arctic Alaska. *Remote Sensing of Environment,* 109 225-236. p.

LAVOREL S., MCINTYRE S., LANDSBERG J., FORBES T.D.A. (1997): Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Tree*, 12 (12) 474-481. p.

LECAIN D.R., MORGAN J.A., SCHUMAN G.E., REEDER J.D., HART R.H. (2000): Carbon exchange rates in grazed and ungrazed pastures of Wyoming. *Journal of Range Management*, 53 (2) 199-206. p.

LEE MS., NAKANE K., NAKATSUBO T., KOIZUMI H. (2003): Seasonal changes in the contributionof root respiration to total soil respiration in a cool temperate deciduous forest. *Plant and Soil* 255: 311-318.

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.

LEGENDRE P., FORTIN M.J. (1989): Spatial patterns and ecological analysis. *Vegetatio*, 80 107-138. p.

LELLEI-KOVÁCS E., KOVÁCS-LÁNG E., KALAPOS T., BOTTA-DUKÁT Z., BARABÁS S., BEIER C. (2008a): Experimental warming does not enhance soil respiration in a semiarid temperate forest-steppe ecosystem. *Community Ecology*, 9 29-37. p.

LELLEI-KOVÁCS E, KOVÁCS-LÁNG E, KALAPOS T, BOTTA-DUKÁT Z (2008b): Soil respiration and its main limiting factors in a semiarid sand forest-steppe ecosystem – results of a climate simulation experiment. *Cereal Research Communications*, 36 1223-1226. p.

LELLEI-KOVÁCS E. (2008c): Főbb kérdések és megoldások a talajlégzés vizsgálatának témakörében. 135-146. p. In: KRÖEL-DULAY GY ÉS KALAPOS T (eds): Talaj-vegetáció-klíma kölcsönhatások. MTA ÖBKI, Vácrátót

LEMMENS C.M.H.M., DE BOECK H.J., GIELEN B., BOSSUYT H., MALCHAIR S., CARNOL M., MERCKX R., NIJS I., CEULEMANS R. (2006): End-of-season effects of elevated temperature on ecophysiological processes of grassland species at different species richness levels. *Environmental and Experimental Botany*, 56 245-254. p.

LEUNING R., FOSTER I.J. (1990): Estimation of transpiration by single trees: comparison of a ventilated chamber, leaf energy budgets and a combination equation. *Agricultural and Forest Meteorology,* 51 63-86. p.

LI-COR (2005): 6400-09 Soil CO2 flux chamber instruction manual. LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA

LIU H.S., LI F.M. (2006): Effects of shoot excision on in situ soil and rootrespiration of wheat and soybean under drought stress. *Plant Growth Regulation*, 50 1–9 p.

LLOYD C.R. (2001): The measurement and modelling of the carbon dioxide exchange at a high arctic site in Svalbard. *Global Change Biology*, 7 405-426. p.

LLOYD J., TAYLOR J.A. (1994): On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology,* 8 315-323. p.

LOOMIS S.R., CONNOR D.J. (1992): Crop Ecology: Productivity and management in agricultural systems. Cambridge University Press 538. p.

LUO Y, ZHOU X (2006): Soil respiration and the environment. Academic Press, pp. 316.

MANCA G., TEDESCHI V., TIRONE G., BORGHETTI M., VALENTINI R. (2002): Carbon balance in a cronosequence (*Q. cerris* L.) in central Italy. Carbo-Europe Conference, Budapest

MAESTRE F.T., CORTINA J. (2003): Small-scale spatial variation in soil CO_2 efflux in a Mediterranean semiarid steppe. *Applied Soil Ecology*, 23 199-209. p.

MARGÓCZI K. (1993): Comparative analysis of successional stages of sandy vegetation – a case study. *Tiscia*, 27 3-8. p.

MCGRATH D., ZHANG C. (2003): Spatial distribution of soil organic carbon concentrations in grassland of Ireland. *Applied Geochemistry*, 18 1629-1639. p.

MEEHL G.A., STOCKER T.F., COLLINS W.D., FRIEDLINGSTEIN P., GAYE A.T., GREGORY J.M., KITOH A., KNUTTI R., MURPHY J.M., NODA A., RAPER S.C.B.,

WATTERSON I.G., WEAVER A.J., ZHAO Z.-C. (2007): Global Climate Projections. In: Climate Change 2007*:* The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [SOLOMON, S., D. QIN, M. MANNING, Z. CHEN, M. MARQUIS, K.B. AVERYT, M. TIGNOR AND H.L. MILLER (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.

MIGLIETTA F., GIOLI B., HUTJES R.W.A., REICHSTEIN M. (2007): Net regional ecosystem CO_2 exchange from airborne and ground-based eddy-covariance, land-use maps and weather observations. *Global Change Biology,* 13 548-560. p.

MIELNICK P.C., DUGAS W.A. (2000): Soil CO_2 flux in a tallgrass prairie. *Soil Biology and Biochemistry,* 32 221-228. p.

MONTEITH J. (1965): Evaporation and Environment. 205-236. p. In: FOGG G. (ed.): The state and movement of water in living organisms. *Proc. 19th Symp. Soc. Exp. Biol.*, Cambridge, Cambridge University Press

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.

NAGY Z., RASCHI A., JONES M.B., TUBA Z. (1997): Elevated air CO_2 and grasslands: a brief overview. *Abstracta Botanica,* 21 (2) 329-336. p.

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.

NÉMETH Z., NAGYGYÖRGY E.D., CZÓBEL SZ., PÉLI E.R., SZIRMAI O. (2008): Changing soil respiration in a geophyte-rich Pannonian forest from snowmelt until peak leafing. *Cereal Research Communications*, 36 1967-1970. p.

NORMAN J. M. (1992): Soil surface CO_2 fluxes and the carbon budget of a grassland, *Journal of Geophysical Research,* 97 18845-18853. p.

NOUVELLON Y., RAMBAL S., LO SEEN D., MORAN M.S., LHOMME J.P., BÉGUÉ A., CHEHBOUNI A.G., KERR Y. (2000): Modelling of daily fluxes of water and carbon from shortgrass steppes. *Agricultural and Forest Meteorology,* 100 137-153. p.

OBORNY B., BARTHA S. (1998): Formakincs és szerveződés növénytársulásokban: a klonális növények szerepe. 59-86. p. In: FEKETE G. (szerk): A közösségi ökológia frontvonalai, Scientia Kiadó, Budapest

OECHEL W.C., VOURLITIS G.L., BROOKS S., CRAWFORD T.L., DUMAS E. (1998): Intercomparison among chamber, tower and aircraft net CO_2 and energy fluxes measured during the Arctic System Science Land-Atmosphere-Ice Interactions (ARCSS-LAII) flux study. *Journal of Geophysical Research,* 103 28993-29004. p.

PÁLVÖLGYI T. (2000): Az új évezred környezeti kihívása: az éghajlatváltozás, L'Harmattan kiadó, Környezet és Társadalom, Budapest, p. 111.

PAVELKA M., ACOSTA M., JANOUŠ D. (2004): A new device for continuous CO_2 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 Q_{10} values on the depth of the soil temperature measuring point. *Plant and Soil,* 292 171-179. p.

PENNING DE VRIES F.W.T., JANSEN D.M., TEN BERGE H.F.M., BAKEMA A. (1989): Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops, *Simulation Monographs,* Pudoc, Wageningen, p. 1-271.

PIAO S., MOHAMMAT A., FANG J., CAI Q., FENG J. (2006): NDVI-based increase in growth of temperate grasslands and its responses to climate changes in China. *Global Environmental Change*, 16 340-348. p.

PINTÉR K., NAGY Z., BARCZA Z., BALOGH J., CZÓBEL SZ., CSINTALAN ZS., TUBA Z. (2008): Interannual variability of grasslands' carbon balance depends on soil type. *Community Ecology,* 9 43-48. p.

PINTÉR K, NAGY Z, BARCZA Z, BALOGH J, CZÓBEL SZ, FÓTI SZ, WEIDINGER T, TUBA Z (2007): Az ökoszisztéma-léptékű fotoszintetikus CO_2-asszimiláció és légzés sajátosságai a mérsékelt övi gyepekben, *Magyar Tudomány* 2007/10 1280-1287. p.

PUMPANEN J, ILVESNIEMI H, KERONEN P, NISSINEN A, POHJA T, VESALA T, HARI P (2000): An open chamber system for measuring soil surface CO_2 efflux: Analysis of error sources related to the chamber system. *Journal of Geophysical Research*, 106 7985-7992. p.

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 CO_2 efflux. – *Agricultural and Forest Meteorology,* 123 159-176. p.

RAICH J.W., SCHLESINGER W.H. (1992): The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* 44B 81-99. p.

RAICH J.W., TUFEKCIOGLU A.(2000): Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry* 48 71-90. 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.

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.

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.

REICOSKY D.C., PETERS D.B. (1977): A portable chamber for rapid evapotranspiration measurements on field plots. *Agron. J.* 69 729-732. p.

REICOSKY D.C., SHARRATT B.S., LJUNGKULL J.E., BAKER D.G. (1983): Comparison on alfalfa evapotranspiration measured by weighing lysimeter and a portable chamber. *Agricultural and Forest Meteorology* 28 205-211. p.

RETH S., REICHSTEIN M., FALGE E. (2008): The effect of soil water content, soil temperature, soil pH-value and the root mass on soil CO_2 efflux – a modified model. *Plant and Soil,* 268 21-33. p.

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.

RODEGHIERO M., CESCATTI A. (2005): Main determinants of forest soil respiration along an elevation/temperature gradient in the Italian Alps. *Global Change Biology,* 11 1024-1041. p.

SAIGUSA N., OIKAWA T., LIU S. (1998): Seasonal variations of the exchange of CO_2 and H_2O between a grassland and the atmosphere: An experimental study. *Agricultural and Forest Meteorology,* 89 131-139. p.

SAIZ G., BLACK K., REIDY B., LOPEZ S., FARRELL E.P. (2007): Assessment of soil CO_2 efflux and its components using a process-based model in a young temperate forest site. *Geoderma,* 139 79-89. p.

SALESKA S.R., HARTE J., TORN M.S. (1999): The effect of experimental ecosystem warming on CO_2 fluxes in a montane meadow. *Global Change Biology*, 5 125-141. p.

SALMA I. (2006): A légköri aeroszol szerepe a globális éghajlatváltozásban. *Magyar Tudomány*, 2 205-212. p.

SCHIMEL D.S., KITTEL T.G.F., KNAPP A.K., SEASTEDT T.R., PARTON W.J., BROWN V.B. (1991): Physiological interactions along resource gradients in a tallgrass prairie. *Ecology*, 72 (2) 672-684. p.

SCHLESINGER W.H., REYNOLDS J.F., CUNNINGHAM G.L., HUENNEKE L.F., JARRELL W.M., VIRGINIA R.A., WHITFORD W.G. (1990): Biological Feedbacks in Global Desertifications. *Science*, 247 1043-1048. p.

SELLERS P.J., DORMAN J.L. (1987): Testing the simple biosphere model (SiB) using point micrometeorological and biophysical data. *Journal of Climate Applied Meteorology*, 26 622-651. p.

SIMS P. L., BRADFORD J. A. (2001): Carbon dioxide fluxes in a southern plains prairie. *Agricultural and Forest Meteorology,* 109 117-134. p.

SINGH J.S., GUPTA S.R. (1977): Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Reviews,* 43 449-528. p.

SINOQUET H., RAKOCEVIC M., VARLET-GRANCHER C. (2000): Comparison of models for daily light partitioning in multispecies canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 101 251-263. p.

SMITH R.L., SMITH T.M. (2001): Ecology and field biology. Chapter 20.: Community structure. 382-402. p.

SMITH P., FANG C.M., DAWSON J.J.C., MONCRIEFF J.B. (2008): Impact of global warming on soil organic carbon. *Advances in Agronomy*, 97 1-43. p.

SOUSSANA J.F., ALLARD V., PILEGAARD K., AMBUS P., AMMAN C., CAMPBELL C., CESCHIA E., CLIFTON-BROWN J., CZOBEL S., DOMINGUES R., FLECHARD C., FUHRER J., HENSEN A., HORVATH L., JONES M., KASPER G., MARTIN C., NAGY Z., NEFTEL A., RASCHI A. (2007): Full accounting of the greenhouse gas (CO_2, N_2O, CH_4) budget of nine European grassland sites. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121 121-134. p.

STEDUTO P., ÇETINKÖKÜ Ö., ALBRIZIO R., KANBER R. (2002): Automated closed-system canopy-chamber for continuous field-crop monitoring of CO_2 and H_2O fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology,* 111 171-186. p.

STULL R.B. (1988): An Introduction to Boundary Layer Meteorology. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht

SUBKE J.-A., INGLIMA I., PERESSOTTI A., VEDOVE G.D., COTRUFO M.F. (2004): A new technique to measure soil CO_2 efflux at constant CO_2 concentration. *Soil Biology & Biochemistry,* 36 1013–1015. p.

SUGIYAMA S., BAZZAZ F.A. (1998): Size dependence of reproductive allocation: the influence of resource availability, competition and genetic identity. *Functional Ecology*, 12 280-288. p.

SUYKER A. E., 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. p.

SUYKER A.E., VERMA S.B., BURBA G.G. (2003): Interannual variability in net CO_2 exchange of a native tallgrass prairie. *Global Change Biology,* 9 255-265. p.

SZERDAHELYI T., FÓTI SZ., CZÓBEL SZ., BALOGH J., NAGY Z., TUBA Z. (2004): Species composition and CO_2 exchange of a temperate loess grassland (*Salvio-Festucetum rupicolae*) at present-day and expected future air CO_2 concentrations, *Ekologia Bratislava*, 23 137-146. p.

SZERDAHELYI T., NAGY J., FÓTI SZ., CZÓBEL SZ., BALOGH J., JUHÁSZ A., TUBA Z. (2004b): Botanical composition and selected CO_2 exchange characteristics of temperate semi-desert sand grassland in Hungary under present-day and elevated air CO_2 concentrations. *Ekologia Bratislava*, 23 124-136. p.

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.

TAPPEINER U., CERNUSCA A. (1998): Model simulation of spatial distribution of photosynthesis in structurally differing communities in the Central Caucasus. *Ecological Modelling,* 113 201-223. p.

TILMAN D. (1999): Diversity and production in European grasslands. *Science,* 286 1099-1100. p.

TILMAN D., HILL J., LEHMAN C. (2006): Carbon-negative biofuels from low-input high-diversity grassland biomass. *Science,* 314 1598-1600. p.

TUBA Z., CSINTALAN ZS., NAGY Z., SZENTE K., KEMÉNY G., TAKÁCS Z., KOCH J., BADACSONYI A., MURAKEÖZY P., PALICZ G., KÓBOR SZ., ÖTVÖS E., BARTHA S. (1998): Szünfiziológia: alapozó gondolatok és exploratív vizsgálatok egy születõ (növény)ökológiai tudományterülethez. Scientia Kiadó, Budapest.pp. 171-196. p.

TUBA Z., BALOGH J., FÓTI SZ., NAGY Z. (2007): Bevezetés a funkcionális növényökológiába. 629-760. p. In: TUBA Z., SZERDAHELYI T., ENGLONER A., NAGY J. (szerk.): Botanika I-III., Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest

TUBA Z. (2005): Ecological Responses and Adaptations of Crops to Rising Atmospheric Carbon Dioxide. Haworth Press, New York 414 p. (ISBN:978-1-56022-120-3)

URSINO N., CONTARINI S. (2006): Stability of banded vegetation patterns under seasonal rainfall and limited soil moisture storage capacity. *Advances in Water Resources*, 29 1556-1564. p.

VERMA S.B. (1990): Micrometeorological methods for measuring surface fluxes of mass and energy. *Remote Sens. Rev.* 5 99-115. p.

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.

WALLACE C.S.A., WATTS J.M., YOOL S.R. (2000): Characterising the spatial structure of vegetation communities in the Mojave Desert using geostatistical techniques. *Computers & Geosciences,* 26 397-410. 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 CO_2 flux system. *Journal of Forest Research*, 10 57-60. p.

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 CO_2, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology,* 13 2411-2424. p.

WERNER C., RYEL R.J., CORREIA O., BEYSCHLAG W. (2001): Structural and functional variability within the canopy and its relevance for carbon gain and stress avoidance. *Acta Oecologica*, 22 129-138. p.

WHITE M.A., THORNTON P.E., RUNNING S.W., NEMANI R.R. (2000): Parameterization and Sensitivity Analysis of the BIOME–BGC Terrestrial Ecosystem Model: Net Primary Production Controls. *Earth Interactions,* 4 1–85. p.

WILSON J.M., GRIFFIN D.M. (1975): Water potential and a respiration of microorganisms in the soil. *Soil Biology and Biochemstry* 7 373-378. p.

WOHLFAHRT G., BAHN M., TAPPEINER U., CERNUSCA A. (2001): A multi-component, multi-species model of vegetation-atmosphere CO_2 and energy exchange for mountain grasslands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 106 261-287. p.

WOHLFAHRT G., BAHN M., HASLWANTER A., NEWESELY C., CERNUSCA A. (2005): Estimation of daytime ecosystem respiration to determine gross primary production of a mountain meadow. *Agricultural and Forest Meteorology,* 130 13-25. p.

WOHLFAHRT G., ANFANG C., BAHN M., HASLWANTER A., NEWESELY C., SCHMITT M., DRÖSLER M., PFADENHAUER J., CERNUSCA A. (2005b): Quantifying nighttime ecosystem respiration of a meadow using eddy covariance, chambers and modeling. *Agricultural and Forest Meteorology,* 128 141–162. p.

WOODLAND F.I. (2002): Potential impacts of global elevated CO_2 concentrations on plants. *Current Opinion in Plant Biology,* 5:207-211. p.

ZAMOLODCHIKOV D.V., KARELIN D.V. (2001): An empirical model of carbon fluxes in Russian tundra. *Global Change Biology*, 7 147-161. p.

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 M., QI Y. (2001): Soil-surface CO_2 efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biology*, 7 667-677. p.

1. táblázat: A vizsgálati helyszínek főbb jellemzői

	Bílý Kříž (Csehország)	**Bugac**	**Gödöllő, Botanikus Kert**	**Isaszeg**	**Szurdok-püspöki**	**Vácrátót Tece-legelő**
Évi átlagos csapadék (mm)	1100-1400	500	560	550-600	600	500
Évi átlag-hőmérséklet (°C)	5,5	10,5	11	9,1	10,5	10,5
Tengerszint feletti magasság (m)	854	140	220	230	300	180
Hely	49°29´N, 18°32	46,69É, 19,6K	47.36N, 19.26E	47,34É, 19,2K	47,50É, 19,43K	47,16'É, 19,16K
Talaj	köves agyagos homokos podzol	csernozjom típusú homok	barna erdőtalaj	humusz- és tápanyag-gazdag vályogos csernozjom	agyagos, enyhén savas barna erdőtalaj	homok váztalaj
Növényközösség típusa	nedves hegyi kaszáló	homoki legelő	cseres-tölgyes	löszpusztagyep	száraz hegyi legelő és kaszáló	homokpusztagyep
Domináns fajok	*Festuca rubra*	*Festuca psudovina*	*Quercus robur, Acer campestre*	*Festuca rupicola, Chamae-cytisus austriacus*	*Arrhenatherum elatius* (kaszáló), *Festuca rupicola* (legelő)	*Festuca vaginata, Stipa borysthenica,* jelentős moha-zuzmó borítás
Kezelés	extenzív kaszálás	extenzív legeltetés 20 éve folyamatosan	nincs	legeltetésből felhagyott	intenzíven kezelt kaszáló és extenzív művelésű legelő	50 éve felhagyott legelő
Vegetáció dinamikai állapota	Beállt	beállt, lassú homogenizálódás	beállt	avarosodik, cserjésedik, lassú szukcesszió	beállt	beállt, regenerálódott

2. táblázat: Az elvégzett mérések helyszín- és időbeli bontása. Színek: zöld: zárt kamrás gázcseremérések, kék: nyílt kamrás gázcseremérések, narancs: eddy-kovariancia mérések, barna: zárt rendszerű talajlégzés mérések, sárga: nyílt rendszerű talajlégzés-mérések, fekete: gyökérlégzés mérések.

		2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
NEE	Tece								
	Lösz								
	Bugac								
	Mátra								
	Bílý Kříž								
Rs	Tece								
	Lösz								
	Bugac								
	Mátra								
	Erdőtalaj								
	Bílý Kříž								
Rr	Bugac								

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenek előtt köszönetem fejezem ki témavezetőmnek, Tuba Zoltán professzornak, aki kutatásaimat, pályámat elindította, ösztönözte, valamint megteremtette a vizsgálatok anyagi és eszközbeli hátterét, szakmai tanácsaival, ötleteivel támogatott. Sajnos az elkészült dolgozatot már nem láthatta.

Köszönöm témavezetőmnek, Dr. Nagy Zoltánnak, hogy kutatómunkámat folyamatosan nyomon követte, abban szakmailag és barátilag is segített. Köszönöm mindkettejüknek azt, hogy a közös publikációk tervezésében, elkészítésében, ellenőrzésében a segítségemre voltak.

Köszönöm feleségemnek (és kollégámnak), Dr. Fóti Szilviának a szakmai és lelki támogatást, nélküle sem az adatgyűjtés sok munkája, sem a dolgozat nem készült volna el.

Köszönöm a Növénytani és Ökofiziológiai Intézet valamennyi munkatársának és doktoranduszának önzetlen segítségét, néhányukat kiemelve: Pintér Krisztinának, Péli Evelinnek, Ürmös Zsoltnak, Molnár Anikónak, Dr. Czóbel Szilárdnak, Juhász Anitának, Sóvári Attilának, Balogh Barnabásnak. Köszönöm cseh kollégáinknak, elsősorban Dr. Manuel Acosta-nak, Marian Pavelka-nak és Dr. Michal Marek-nak az ottani mérések elvégzéséhez nyújtott támogatást.

Köszönöm Édesanyámnak és családomnak a kitartást, a lelki támaszt, gyermekeimnek a türelmet, a megértést.

Jelen munka az OTKA-32586, a GVOP-3.2.1-2004-04-0202/3.0 és GVOP-3.2.1-2004-04-0251/3.0, a GreenGrass és a CarboMont EU 5. Keretprogramok (EVK2-CT-2002-00105, EVK2-CT-2001-00125), a Carboeurope IP (GOCE-CT-2003-505572), a Nitroeurope IP (017810-2), a MERCI Projekt (HPRI-CT-2002-000197) és az OTKA K-75638 támogatásával készült, melyet e helyen is megköszönünk.