Szent István Egyetem

Syntrichia ruralis szénmérlege, ökofiziológiai és növekedési sajátosságai száraz homokpusztagyepben, és kriptogám fajok válaszreakciói a növekvő légköri CO_2 szintre

Doktori értekezés

Bodorné Juhász Anita

Gödöllő

2010.

A doktori iskola

megnevezése: Biológia Tudományi Doktori Iskola

tudományága: Biológia tudomány

vezetője: Prof. Dr. Bakonyi Gábor
Intézetvezető egyetemi tanár, az MTA doktora
Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Állattudományi Alapok Intézete

Témavezető: Dr. Csintalan Zsolt
egyetemi docens, PhD
SZIE MKK, Növénytani és Ökofiziológiai Intézet

†Prof. Dr. Tuba Zoltán
Intézetvezető egyetemi tanár, az MTA doktora
SZIE MKK, Növénytani és Ökofiziológiai Intézet

....

Az iskolavezető jóváhagyása A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE ... 4
1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK ... 5
1.1. A téma aktualitása, jelentősége ... 5
1.2. A kutatás célkitűzései ... 7
2. A KUTATÁS IRODALMI HÁTTERE, MEGALAPOZOTTSÁGA ... 9
2.1. A mohák ökofiziológiai sajátosságai ... 9
2.1.1 Adaptív stratégiák: növekedési forma és életforma ... 9
2.1.2 Mohák vízviszonyainak alakulása ... 15
2.1.3 Kiszáradás okozta belső változások ... 24
2.1.4 A fény, mint környezeti tényező ... 29
2.1.5 Hőmérséklet hatása ... 35
2.1.6 Fotoszintézis ... 45
2.1.7 Produkció ... 52
2.2. A megemelkedett légköri CO_2 szint hatása ... 56
3. ANYAG ÉS MÓDSZER ... 61
3.1. Napi CO_2 gázcsere méréseken alapuló, *Syntrichia ruralis* éves C-elnyelésének becslése ... 61
3.1.1 Vizsgálati helyszín ... 61
3.1.2 Vizsgált faj ... 61
3.1.3 A vizsgálat időtartama és módszere ... 62
3.2. Az emelt CO_2 hatásának vizsgálata 'Open Top Chamber' (OTC) alkalmazásával ... 63
3.2.1 Vizsgálati helyszín ... 63
3.2.2 Vizsgált fajok és expozíciós idő ... 64
3.3. Természetes CO_2 források környezete ... 64
3.3.1 Lajatico ... 64
3.3.2 Gornja Radgona ... 66
3.4. Mérőműszerek, eszközök ... 67
3.5. Alkalmazott statisztikai módszerek ... 67
4. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK ... 69
4.1. Napi CO_2 gázcsere méréseken alapuló *Syntrichia ruralis* éves C-elnyelésének becslése félsivatagi homokpusztagyepben ... 69
4.1.1 *Syntrichia ruralis* mohapárna elkülönített zöld és barna részeinek CO_2 gázcseréje újranedvesedés során ... 78
4.1.2 Eltérő fényviszonyoknak kitett *Syntrichia ruralis* produkció különbségének meghatározása hosszmérés alapján ... 79
4.1.3 Tece-legelő nyílt állományában a gap-kitöltő fekete foltok produkciójának vizsgálata ... 81
4.1.4 A *Syntrichia ruralis* víztartalmának napi változása ... 82
4.1.5 A *Syntrichia (Tortula) ruralis* fotoszintézis – és produkció-ökológiai vizsgálatának összefoglalása, eredményeinek megvitatása ... 88
4.2. Emelt pCO_2 szint hatása erdős vegetációk mohafajainak ökofiziológiájára és beltartalmi mutatóira ... 89
4.2.1 OTC kamrában elhelyezett fekete erdei mohák élettani válaszreakciói ~ 5 hónapos expozíció után ... 89
4.2.2 Emelt légköri CO_2 szint hatása természetes CO_2 forrás környezetében fejlődött kriptogám fajokra ... 96
4.2.3 Az emelkedő légköri CO_2 szint hatásának összefoglalása az erdők gyakori mohafajainak fotoszintetikus sajátosságaira és beltartalmi mutatóira, az eredmények megvitatása ... 107
5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK ... 111
6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK ... 113
7. ÖSSZEFOGLALÁS ... 115
8. SUMMARY ... 117
MELLÉKLETEK ... 119

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

A fluoreszcencia-indukciós görbéből meghatározott adatok:

- **F_o** a sötétadaptálás után mért konstans fluoreszcencia, a fluoreszcencia kiindulási szintje
- **F_m** a sötétadaptálás után mért fluoreszcencia intenzitás maximális értéke,
- **F_v** a sötétadaptálás után meghatározott változó fluoreszcencia Fv=Fm-Fo,
- **$F_{m'}$** a fluoreszcencia-indukció során mért maximális fluoreszcencia,
- **F_s** a lassú fluoreszcencia-indukciós görbe egyensúlyi (steady state) fluoreszcencia szintje.
- **$F_{o'}$** az 5 perces kinetika görbék végén, az aktinikus fény lekapcsolásakor mért fluoreszcencia

A fentiekből számított paraméterek:

- **F_v/F_m** a PSII reakciócentrumok maximális kvantum hatásfoka
- **RFd** fluoreszcencia csökkenési arány
- **F PSII** a fényadaptált PSII aktuális kvantum hatásfoka
- **q_p** a fotokémiai koefficiens
- **q_N** a nem-fotokémiai koefficiens
- **NPQ** nem-fotokémiai energia disszipáció Stern-Volmer analízis alapján számolt értéke

- **E** evaporáció
- **ETR** a fotoszintetikus elektrontranszport sebessége
- **FACE** 'Free Air Carbon Enrichment'
- **LAI** levélfelület-index (m^2 m^{-2})
- **LHCP** fénybegyűjtő fehérjekomplex
- **NEE** nettó ökoszisztéma gázcsere
- **OTC** 'Open Top Chamber'
- **PAR** fotoszintetikusan aktív radiáció (µmol foton m^{-2} s^{-1})
- **pCO_2** a CO_2 parciális nyomása
- **PPFD** fotoszintetikus foton áram sűrűség
- **RUBISCO** Ribulóz-1,5-bifoszfát-karboxiláz/oxigenáz
- **RUBP** Ribulóz-1,5-bifoszfát
- **sz.t.** száraztömeg
- **Td** harmatpont hőmérséklet
- **TPU** trióz-foszfát felhasználás
- **trade-off** egy képesség elvesztése egy másik tulajdonság megszerzése érdekében
- **VPD** vízgőznyomás deficit

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK

1.1. A téma aktualitása, jelentősége

A Föld népességének növekedésével együtt az emberiség egyre nagyobb és egyre csillapíthatatlanabb energiaéhsége és élelmiszerszükséglete napjainkban is feltartóztathatatlanul növeli több olyan légköri összetevő koncentrációját, melyek elsőrendű felelősei a jelenleg is már egyértelműen megmutatkozó globális mértékű klímaváltozásnak. Ezen üvegházhatású gázok – nevezetesen a CO_2, a CH_4 és a N_2O – feldúsulása az elmúlt kb. 100 év alatt átlagosan 0.74 ± 0.18 °C fokkal emelte meg a földfelszín hőmérsékletét, a különböző klímamodellek pedig a 21. század végéig további 1.1 - 6.4 °C fok felszíni hőmérsékletemelkedést valószínűsítenek! A várható következmények legoptimálisabb megítélése is kutatók és kutatócsoportok nagy számát ösztönözte arra, hogy a lehető legnagyobb részletességgel nekiálljanak feltárni az üvegházhatású gázok koncentrációinak változásaiért felelős természetes és antropogén források és elnyelők mibenlétét, természetét és tulajdonságait. E kutatások eredményeképpen mára szinte már majd minden természetes és ember által befolyásolt ökoszisztémát górcső alá vettek a trópusoktól a sarkvidékekig azokra a kérdésekre keresve a választ, hogy azok CO_2 forrásként vagy elnyelőkként viselkednek, hogy milyen befolyással van rájuk a növekvő üvegházhatású gázemisszió és a felmelegedés, és hogy van-e lehetőség megvédeni, vagy akár megnövelni szénelnyelő képességüket a következmények enyhítése érdekében (Keeling és Whorf, 2005, Prentice et al. 2001).

A földi ökoszisztémák nemcsak passzív szemlélői és elszenvedői az éghajlat felmelegedésének, hanem igen komoly szerepet játszanak a Föld klímarendszerében. Szignifikáns mennyiségű CO_2-ot elnyelve jelentős mértékben lassítják az atmoszféra CO_2 szintjének emelkedését, következésképpen igen komoly mértékben mérséklik a klímaváltozás sebességét. Akárcsak világszerte, úgy Európában is több nemzetközi kutatás célja a különböző ökoszisztémák légköri üvegházgáz-mérlegre gyakorolt hatásának megismerése. A legnagyobb számú kutatási eredmény azonban még mindig a fás vegetációval borított területekről származik, amely részben érthető, hisz a Föld természetes növényzetében a biomassza, a szénmennyiség és alapterület alapján is az erdők állnak az első helyen. Ám nem szabad figyelmen kívül hagyni azt a tényt, hogy e tekintetben az erdőket a füves vegetációk követik (Coupland, 1992). A Földi bioszféra teljes szénraktárához kb. 12%-ban járulnak hozzá, ezért a szénciklus változások szignifikáns közreműködői (Campbell és Smith 2000). Európa területének kb. 20%-át borítja mérsékelt övi füves vegetáció, ennek fényében nem meglepő, hogy számos olyan Európai Unió által támogatott nemzetközi kutatási program van, amely a gyepterületek nettó ökoszisztéma kicserélődési (NEE) sajátosságait vizsgálja (pl. Carbomont, Carboeurope IP, Nitroeurope IP). Az eddig publikált eredmények alapján már tudjuk, hogy a gyepek NEE értékei az európai erdőterületek NEE értékeihez közeli tartományban találhatók (Valentini et al. 2000), sőt a legmagasabb aktivitású gyepek közel azonos értékűek az örökzöld erdőkkel.

Hazánk gyeppel borított területeinek nagy hányadát alkotják félsivatagi homokpusztagyep társulások. A globális klímaváltozás következtében várhatóan Magyarországon is változik az éves csapadék összege és annak eloszlása, valamint emelkedik a napi középhőmérséklet (Pálvölgyi, 2000). A száraz ökoszisztémákra a csapadékviszonyok kismértékű változása is jelentős ökológiai hatással lehet (Chapin et al. 2002). A homokpusztagyepekben ezen felül az emelt CO_2 szint már néhány éven belül is a fajok egymáshoz viszonyított arányában átrendeződést eredményezhet, aminek hátterében a fajok eltérő fiziológiai akklimatizációs folyamatai állnak.

A hazai NEE vizsgálatok is arra derítettek fényt, hogy a gyepek zömében nettó szénelnyelőkként működnek, de szénforrás vagy szénelnyelő voltuk évszakosan változik, az éghajlati tényezők alakulása pedig jelentős befolyással bír működésükre (Nagy et al. 2005). A napi szénmérleg kamrás vizsgálatai azt mutatták ki, hogy a hosszabb száraz periódusok CO_2 elnyelőből könnyen kibocsátóvá változtathatják a gyepet (Balogh et al. 2002a). A gyepekkel kapcsolatosan elvégzett eddigi vizsgálatok az éghajlat, talaj, állomány és földhasználati módok hatásaira, a NEE tér- és

időbeli variabilitására, a NEE összetevőinek részletesebb ökofiziológiai vizsgálata pedig a virágos fajokra és a talajlégzésre (fotoszintetikus CO_2-asszimiláció, fotoszintetizáló és nem fotoszintetizáló szervek sötét- és fénylégzése, valamint a talaj autotróf és heterotróf légzése) terjedtek ki.

Ugyanakkor, az ezeket a gyepeket domináló kriptogám fajok produkcióját, fotoszintetikus szénanyagcseréjük éves változását, mértékét és a társulás egészének szénforgalmához való hozzájárulását alig ismerjük. A nagy területet kitevő fekete foltokat alkotó mohák poikilohidrikus voltuk miatt a nyári időszakban, a gyep fő vegetációs időszakában a nap java részét kiszáradt állapotban, inaktívan töltik, de még ekkor is, a kora reggeli órákban aktívak lehetnek, míg ősztől tavaszig akár egész napon át nedvesek és aktívak. Így jelentős mértékben hozzájárulhatnak az általuk dominált ökoszisztémák éves nettó produkciójához. A homokpusztagyepek nagyobb kiterjedésű mohafoltjainak nettó ökoszisztéma gázcseréjét, és CO_2 forrás/elnyelő tulajdonságát, annak szezonális vagy éves alakulását eddig még nem ismertük.

A mohafajok számos ökoszisztémában elsődleges szénraktározókként jelennek meg. Számos mohavegetációban több szén raktározódhat, mint más edényes vagy nem-edényes nemzetség képviselőiben (Clymo és Hayward, 1982). Mivel a mohák jelentős borítással bírnak a Földi erdős és gyepvegetáció típusokban, ezért fontos szénelnyelők lehetnek (O´Neill, 2000). A mohaborítás ugyanakkor hat az ökoszisztéma folyamatokra, befolyásolja a gyökérzóna vízraktározását, a talaj hőmérsékletét és pH-ját, a szén és tápanyag visszatartást és azok ciklusait (Bisbee et al. 2001). Ugyanakkor a gyökér és a mikrobiális populációk tevékenységéből jelentős szénmennyiség távozik az atmoszférába. Egy fenyőerdőben például ez a légzési kibocsátás akár 50-70%-a is lehet a bruttó primer produkciónak (Hamilton et al. 2002). A talajfelszíni moharéteg fotoszintetikus aktivitásával jelentős mennyiséget képes ebből a kibocsátott CO_2 mennyiségből visszatartani és ezáltal potenciálisan növeli az ökoszisztéma produkcióját. Az északi, hűvösebb területeken az erdők mohaprodukciója felülmúlja a fák produkcióját (Vasander, 1982; Oechel & Van Cleave, 1986). Mivel a mohák produktivitása szoros kapcsolatban áll a vízkészlettel, ezért az ökoszisztémák produkciójához hozzájáruló mohák érzékenyebben reagálnak az időszakosan fellépő vízdeficitek mértékére és időtartamára és ezzel együtt a globális felmelegedésre (Weltzin et al. 2001). Ugyanakkor egyszerű felépítésük miatt, a bőrszövet és a gázcserenyílások hiánya következtében a virágos növényeknél már részleteiben alaposan megismert válaszok nem egyértelműen interpretálhatóak e fajokra. A napjainkban jellemző klímaváltozásra és légköri széndioxidszint növekedésre e fajok eltérő módon reagálhatnak, így jövőbeli szerepük, hozzájárulásuk és közreműködésük a szénelnyelésben ennek függvénye.

A dolgozat eredményei kiegészítik a félsivatagi homokpusztagyepek működéséről már meglévő ismereteinket, rávilágítva a vegetációt alkotó fajok eltérő fotoszintetikus aktivitására, különös tekintettel a *S. ruralis* működésére. A dolgozat képet ad a *S. ruralis* éves növekedési üteméről, szénmérlegéről, és új ismeretekkel egészíti ki a mohapárnán belüli vízmozgás sajátosságait. A kapott összefüggések lehetőséget biztosítanak, hogy a későbbiekben a víztartalom és a mikroklimatikus tényezők ismeretében matematikai modellek segítségével megbecsülhessük a mohák fotoszintetikus aktivitását.

Munkánk hozzájárul a fás vegetációk emelt CO_2 szintre adott akklimatizációs válaszainak jobb megismeréséhez is azáltal, hogy több különböző szempont alapján is elemzi a vizsgált erdőkben nagy mennyiségben jelen levő mohafajok fiziológiai változásait.

1.2. A kutatás célkitűzései

A fentiek figyelembevételével vizsgálataink célkitűzései két témakörre különíthetők. Az első a Vácrátót közelében található, kriptogám fajok által dominált félsivatagi homokpusztagyepben tömegesen előforduló talajlakó mohafaj, a *Syntrichia (Tortula) ruralis* fotoszintézis – és produkció-ökológiai vizsgálata, a másik az emelkedő légköri CO_2 szint hatásának a megismerése erdők gyakori mohafajainak a bevonásával.
Az első témakörrel kapcsolatosan céljaink a következők voltak:

- egész mohapárnák CO_2 gázcseréjének napimenet vizsgálata legalább havi rendszerességgel az adott időszakra leginkább jellemző terepi körülmények között, és ez alapján a napi szénmérleg kiszámítása, továbbá az évszakos szénmérleg megbecslése arra keresve a választ, hogy a mohafaj számára az év mely időszaka a fő szénelnyelési periódus, és ez mennyiben különbözik a gyepétől;
- a téli és a nyári időszakban a legfontosabb limitáló tényezők szénmérleget befolyásoló hatásának a megismerése, nevezetesen télen a fagy és a hótakaró, nyáron a tartósan kiszáradt állapot és az emiatt elhúzódó regeneráció okozta hatások megállapítása;
- késő ősszel, valamint nyárelején a telepnedvesség-tartalom napi változásának, és az azt meghatározó tényezőknek a megismerése;
- a párna alkotó mohaszálak hossznövekedésének a vizsgálata, a szálon belüli zöld, aktív hajtásrész, és az alsó, barna rész hányadának a meghatározása, az arány időbeli változásának és növekedési fényviszonyoktól való függésének a meghatározása;
- valamint az eltérő hajtásrészek elkülönítésével azok CO_2 gázcsere sajátosságainak és szénmérleget befolyásoló hatásaink a megismerése.

A másik témakörön belül célunk volt számos erdei mohafajt a vizsgálatokba bevonva kideríteni, hogy a produkciójukat alapvetően meghatározó fotoszintetikus sajátosságaikban milyen változásokat eredményez a tartósan magas CO_2 szint, és hogy a fajok válaszai közt mutatkozik-e eltérés. Ennek érdekében:

- egyrészt kontrollált CO_2 viszonyok közt, OTC kamrákban 2-5 hónapig exponált fekete-erdei mohapárnák válaszait vizsgáltuk;
- másrészt természetes körülmények között, természetes CO_2 források környezetében ténylegesen hosszú időtartamnak tekinthető CO_2 dús kezelés hatását tanulmányoztuk Olaszországban és Szlovéniában a mohafajok fotoszintézis sajátosságainak és beltartalmi jellemzőinek (pigment-tartalom, szén- és nitrogéntartalom, C/N arány) meghatározásával (kontroll mintaként a mohafajok CO_2 forrástól kellően távol megtalálható egyedeit használtuk).

2. A KUTATÁS IRODALMI HÁTTERE, MEGALAPOZOTTSÁGA

2.1. A mohák ökofiziológiai sajátosságai

2.1.1 Adaptív stratégiák: növekedési forma és életforma

Míg a növekedési forma tisztán a növények morfológiai megjelenésével összefüggő kifejezés, addig az életforma sokkal átfogóbb, az életkörülmények eredményeképp kialakuló alkalmazkodási formát írja le, mely magában foglalja a növekedési formát is, a környezet befolyásoló hatásait, és az egyedek állománnyá szerveződését (Warming 1896; Mägdefrau 1982). Az életformában megmutatkozik egy adott fajra kihatással lévő összes szelekciós nyomás.

A mohák jelentős mértékben függnek környezetük átmeneti vízellátottságától, az egyes mohafajoknál megjelenő életforma eképpen elsődlegesen az evaporációs vízveszteség minimalizálásának és a fotoszintetikus szénasszimiláció maximalizálásának a végeredménye. Bates (1998) éppen ezért hangsúlyozza a moha ökológiában az életforma jelentőségét.

Minthogy a legtöbb moha vagy klonális vagy koloniális szerveződésű, az egyedi hajtások nem tekinthetők önálló egységeknek, hanem a belőlük létrejövő összetett forma funkcionális egységeinek.

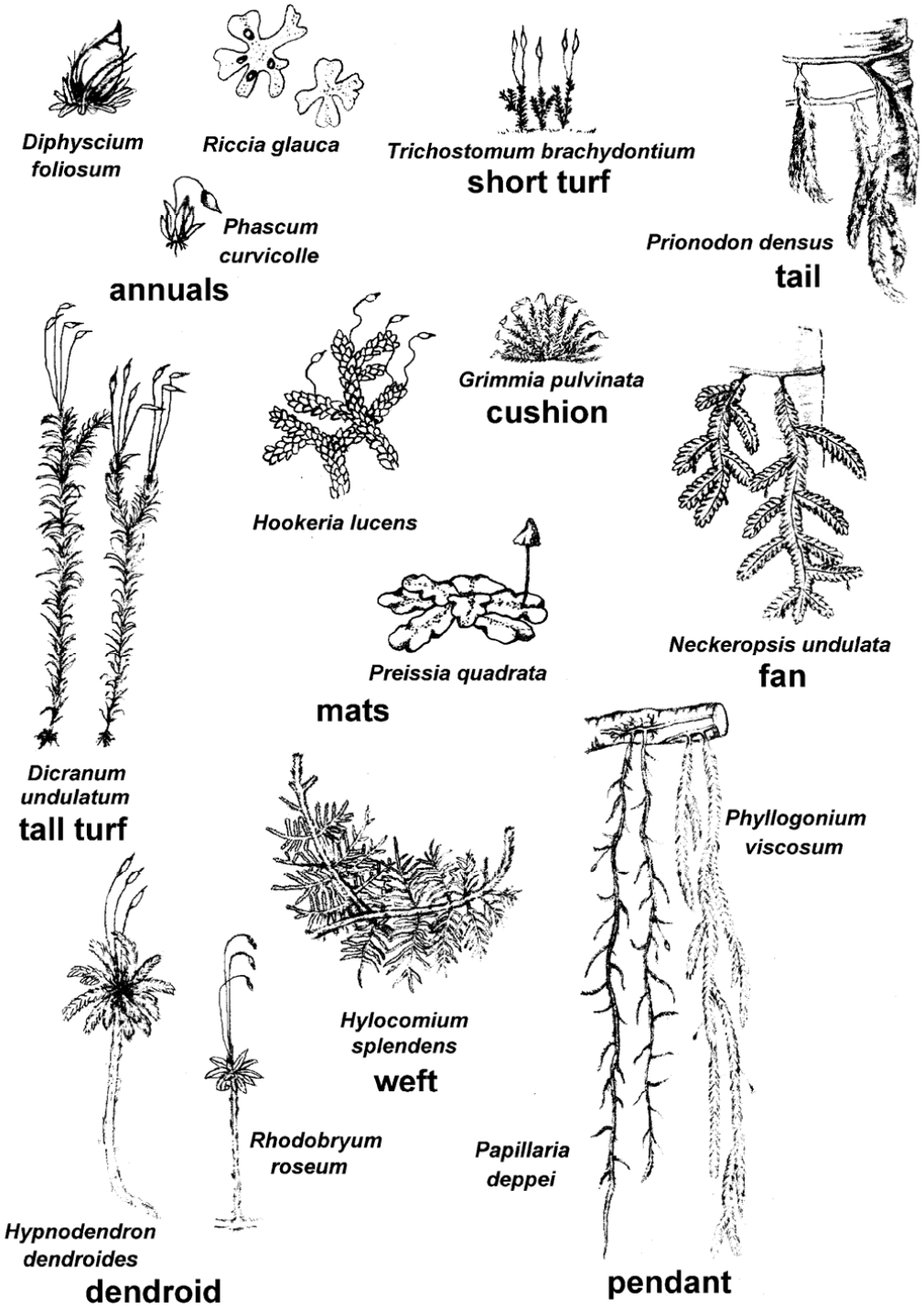
Az életformát az életstratégiával összefüggésben kell értelmeznünk. A növekedési forma azonban a növény genetikai állománya által kontrollált jellemvonás, amely meghatározza az alakot. A mohák esetében a következő növekedési formák különíthetők el: akrokarp hajtás végi perichaetium-al, pleurokarp laterális perichaetium-al, kladokarp perichaetiaum-al a laterális ágakon.

Ezt a genetikailag meghatározott strukturális szerkezetet a környezet befolyásolja és így formailag az életforma és a növekedési forma összeolvad (Tangney 1998). Mindemellett az életforma gyakran elmosódott a növekedési formától, mivel a növény megtart bizonyos növekedési formát a szomszéd egyedek és a környezetétől függetlenül, ami az életformájának egy részeként marad meg. Ebben az értelemben Mägdefrau (1982) tíz moha életformát adott meg, amelyhez hozzákapcsolható még a mozgó vízi életforma.

Életforma típusok:

- Egyévesek (annuals): nem marad vegetatív hajtás a második évben (*Buxbaumia*, *Diphyscium*, *Ephemerum*, *Riccia*);
- Rövid (moha) pázsit (short turf): nyílt ásványi talajon, sziklákon, regeneratív hajtásokkal, a szétterülő pázsit néhány évig marad fenn (*Barbula*, *Ceratodon*);
- Hosszú (moha) pázsit (tall turf): mérsékelt övi erdőkben, belső vízvezetéssel rendelkeznek, nagyon magasak, regeneratív hajtásokkal maradnak fenn (*Dicranaceae*, *Polytrichaceae*, *Sphagnum*);
- Párna (cushion): sziklákon, fatörzseken élnek az arctik, antarktik, alpin régiókban, magas fényviszonyokon, felfelé és oldalra növekednek, félgömb alakú párnát képeznek és több éven át fennmaradnak (*Andreaea*, *Grimmia*, *Leucobryum*);
- Szőnyeg fonadék (mats): sziklákon, fatörzseken, több éven keresztül fennmaradnak (*Marchantiaceae*, *Plagiothecium*);
- Szövedék (weft): mérsékelt övi erdőkben, nagy mennyiségű kapilláris vizet tartanak, lazán nőnek, könnyű a talajról elmozdítani, minden évben új réteget növeszt (*Brachytheciaceae*, *Hylocomiaceae*, *Bazzania*);
- Lecsüngő, függő (pendant): epifiták, főként a trópusi esőerdőkben, hosszú fő szárral és rövid oldalelágazással (*Meteoriaceae*, *Phyllogoniaceae*);
- Kúszó, felálló ágvégekkel (tail): fákon, sziklákon, árnyékos helyen élnek, sugár irányú levélkékkel, kúszók, de a hajtás feláll a talajtól (*Cyathophorum*, *Leucodon*);

- Legyező (fan): függőleges aljzaton fordulnak elő, ahol általában sok az eső, kúszók, lapos, sima levelű ágakkal (*Neckeraceae*, *Plagiochila*, *Pterobryaceae*);
- Faalakú, faszerű (dendroid): általában nedves talajon, a fő ág csúcsán ágak bokrétája (*Climacium*, *Hypnodendron*, *Pleuroziopsis*);
- Mozgó vízi forrásmoha (streamer): hosszú, lebegő szárakkal, folyókban, tavakban (*Fontinalis*).



1. illusztráció: Mohák és májmohák életformája (Mägdefrau 1969).

A környezet jelentős hatással bír az életformára. A növekedési forma és az életforma együttese elősegíti a moha növény vízvisszatartását azáltal, hogy csökkenti a légellenállást, növeli a felületi határréteg vastagságot, kapilláris tereket biztosít, és a hajtások egymást védik. A legerősebben a fény és a vízviszonyok befolyásolják az életformát (Mägdefrau 1982). Tömött hajtások sűrű

levélkékkel elősegítik a vízmozgást és annak megtartását, ha az megfelelő mennyiségben áll rendelkezésre a talajban. Ennek megfelelően kedvező a magas pázsit, a szőnyeg fonadék, a szövedék, a kúszó, a legyező életforma. A vízmegtartás nagy mértékben a kapilláris helyek függvénye, amely lehetővé teszi a fotoszintetikusan aktív periódus megnyújtását. A lecsüngő típusú mohák, mint szárítókötélen a mosott ruhák, igen hajlamosak a kiszáradásra, éppen ezért olyan területen élnek, ahol tetemes esőzések, köd fordul elő. A párna életformájú mohák erősen adaptálódtak a vízraktározáshoz. Proctor (1980) kimutatta, hogy a mohapárnán keresztüli lamináris áramlási minta megegyezik a felület mérhető vízvesztésével, amely annak egyenetlenségi fokával változik. A vízvesztés gyorsan nő a kritikus szélsebesség felett, ahol a mohapárna felületi szabálytalansága határozza meg a felületi határréteg vastagságát. A felületi határréteg vastagsága meghatározza a vízvesztést, a vastag réteg csökkenti az evaporációt.

A lamináris áramlás a párnák felett turbulenssé válik (Rice et al. 2001), és minél mélyebben behatol a moha szárak közé a levegő, annál turbulensebb áram keletkezik, ami növeli az evaporációt. A növekedési formákat összehasonlítva a párnák esetében a legkisebb a turbulencia, míg a szövedék és pázsitformáknál nagyobb. A felület szabálytalansága növeli a vezetőképességet (Rice et al. 2001). A levélvégi szőrszálak a párna felületéből kiemelkedve csökkentik a felületi határréteg vezetőképességét, a *Syntrichia intermedia* és *Grimmia pulvinata* esetében például 20-35 %-kal, ennél fogva a vízvesztés csökkentésére történő adaptációnak tekinthető (Proctor 1980). Rice (2001) szélcsatorna kísérletekre alapozva magyarázta a szerkezeti jellemzők hatását a felületi határréteg vastagságra és a mohákban bekövetkező vízegyensúly viszonyokat. Még az egyenletes párna felület is inkább turbulens, mint sem lamináris áramlású felületi határréteget eredményez. A vezetőképesség nőtt a felület szabálytalanságával, azon fajok pedig, amelyek erősebb szabálytalansággal rendelkeztek, minden szélsebesség mellett magasabb konduktanciát mutattak. A vízmegtartó kapacitás éppen ezért sokszor fontosabb, mint a felvett víz mennyisége. *Bryum algens* esetében a sűrű rhizoidok hozzájárulnak a jelentős víztároló kapacitáshoz (Lewis Smith 1988a). A *Schistidium antarcticum* pázsitformája esetében nagy volt a víztározó kapacitás, míg a sűrű párnaforma kevés vizet tartalmazott a száraztömegéhez viszonyítva, annak ellenére, hogy a vízvesztési ráta sokkal nagyobb a pázsitforma tekintetében. Azonban Lewis Smith ellentétes összefüggést kapott, ha a vízvesztést a kezdeti víztartalomra vonatkoztatta és nem száraztömegre.

A párna növekedési formája azáltal, hogy redukálja a légáram turbulenciáját, fontos szerepet játszik a vízvesztés csökkentésében. Alacsony és mérsékelt szélsebesség mellett az evaporatív vízveszteség hasonló mind sík, mind gömbölyű felület esetén (Proctor 1984). A párnaalak olyan felületi határréteg kialakulását teszi lehetővé, amely mellett a moha ellenáll a vízvesztésnek, és a szél minimális befolyással tud keresztülhatolni a párnán. Proctor (1979a, 1980, 1982) kimutatta, hogy esőzéseket követően a vízvesztéssel szembeni nagyobb ellenállás meghosszabbítja a metabolikusan aktív periódus hosszát. Nobuhara (1979) *Bryum argenteum* esetében azt találta, hogy a víztároló kapacitás nő a térfogat növekedésével, 100 feletti mohaszál nagyon kis mértékűre csökkenti a vízvesztést. A szél tehát szintén szerepet játszik a párna alakjának formálásában. A párna fölé növekedő szál jobban szárad, így a szélmozgás lassítja annak növekedését és károsíthatja a hajtáscsúcsot, így a többiek előbb-utóbb utolérik növekedésben. A párna alakjával kapcsolatosan Proctor (1980) azt igazolta, hogy a szabálytalan alakú párna vízvesztése nagy sebességű szél mellett intenzívebbé válik.

Az életforma alakításához más faktorok is hozzájárulnak. *Fontinalis squamosa*-val végzett kísérletek azt igazolták, hogy a mohák esetében a növényi hormonok közül jelentős szerepe van az etilénnek, ami egyrészt akadályozza a sejtosztódást, ugyanakkor lehetővé teszi, sőt talán előmozdítja a sejtmegnyúlást (Glime és Rohwer 1983). Ha a növekedési csúcsok egyike túlnő a párna felületén, vagy egy szikla biztosította szélárnyékból kilép, védtelen lesz a légmozgással szemben és kiszárad. De már ezt megelőzően is a növekvő csúcs körül csökken az etilénkoncentráció és ennek következtében lassul annak növekedése, míg a társai utol nem érik. A magasabb etilénkoncentráció csapdában marad a párnán belül, és ismét előmozdítja a sejtmegnyúlást. Ha ez az út működik, akkor hatékony és érzékeny kontroll mechanizmus tarthatja fenn a párna növekedési formáját a maximális nedvességmegtartás sikerességének érdekében.

A párnán belüli és az azt környező eltérő légnedvességi viszonyok is alátámasztják az életforma konduktanciát és vízvisszatartást befolyásoló szerepét. Ha a légnedvesség csak 50%-os a mohapárna felett néhány cm-re, a párnán belül akkor is előfordulhat 90%-os páratartalom. Nagyobb térfogat nagyobb mennyiségű vizet képes megtartani és a térfogat sokkal gyorsabban növekszik, mint a felület. Nagyobb térfogatban nagyobb mennyiségű víz marad felületegységre nézve és kisebb az evaporációs veszteség, mint egy kisebb térfogatú párnában, vékonyabb felületi határréteg/ nagyobb felület aránnyal (Proctor 2000a). Zotz et al. (2000) *Grimmia pulvinata* vizsgálatával kimutatta, hogy a nagyobb párna ellenállóbb a vízvesztéssel szemben. A párnaméretnek azonban nincs hatása a száraztömegre viszonyított víztároló kapacitásra, de e két faktor kombinációja meghatározó a nedves periódus hosszának befolyásolásában.

Lewis Smith (1988a) összehasonlításában leírja, hogy a sűrű pázsitszerű *Schistidium antarcticum* sziklák mélyedéseiben jelentősebb mennyiségű vizet képes megtartani, mint a szárazabb viszonyoknak kitett, kevésbé tömött párnájú párja.

Gimingham és Birse (1957) egyszerű diagrammal írta le az élőhely nedvességtartalma és a növekedési formák közötti összefüggést:

magas nedvességtartalmú környezet
faszerű és szőnyeg fonadék
egyenetlen felszínű szőnyeg fonadék
egyenletes felszínű szőnyeg fonadék
alacsony pázsit és párna
alacsony nedvességtartalmú környezet

Nakatsubo (1994) Japán szubalpin régiójában a növekedési formákat összehasonlítva azt találta, hogy a xerofiton fajok valóban gyakrabban jelennek meg terjedelmes párnákban és tömött szőnyeg fonadékban. Az erdei mezofita fajokra pedig inkább az egyenletes szőnyeg fonadék, szövedék, vagy magas pázsitforma a jellemző. A száraztömegre viszonyított evaporációs ráta kisebb volt a xerofiton fajok esetében. Természetesen a növekedési forma, az életforma és a víztartalom közötti kapcsolat nem ennyire egyszerű minden esetben. Hanslin et al. (2001) kimutatta, hogy a növekvő hajtássűrűségnek negatív hatása van a relatív növekedési rátára és a zöld biomassza tömegre *Dicranum majus* és *Rhytidiadelphus loreus* esetében. Az optimális relatív növekedési rátát és zöld biomassza tömeget közepes sűrűség mellett érték el, alacsony relatív páratartalom mellett. Ezen fajokban nagy hajtássűrűség esetén trade-off mechanizmus működik a rendelkezésre álló fénymennyiség és a kedvezőbb nedvességtartalmi viszonyok tekintetében. Az ektohidrikus vízvezetésű fajok számára kedvezőbb a sűrű párna (During 1990; Økland és Økland 1996), míg az endohidrikus fajok növekedésére, elágazás képzésére kifejezetten kedvezőtlen hatással lehet a hajtások sűrű elhelyezkedése, mint például a *Sphagnum* (Clymo 1970), *Rhytidiadelphus triquetrus* (Bates 1988), vagy a *Polytrichaceae* (Watson 1979) esetében.

A mohák életciklus stratégiája is nyilvánvalóan fontos a környezeti feltételekhez történő alkalmazkodásban. Éppen a rövid életciklusuk következtében, továbbá hogy spórák formájában képesek túlélni és nagy távolságokra eljutni, gyorsan képesek reagálni az éghajlati változásokra. Míg más növények elpusztulnak egy éghajlati katasztrófa következtében, addig a mohák képesek túlélni azt spórák vagy propagulumok formájában, és ebben a formában mindaddig fennmaradhatnak, míg a környezeti feltételek ismét kedvezőbbé nem válnak, és végül ismét beborítják a felszínt (Frahm és Klaus et al. 2001). Az életciklus stratégia különösen extrém élőhelyen lehet fontos, de úgy tűnik, hogy a növekedési- és életforma fontosabb a környezeti viszonyokhoz (pl. mikrohabitat) történő alkalmazkodás tekintetében. During és Lloret (1996) azt találta Spanyolország egy sajátos élőhelyén, hogy a fajok ugyanazt az életstratégia mintát mutatták eltérő fekvések mellett, növekedési formájuk viszont jelentősen eltért.

Az életciklus ugyanakkor a fajok túlélésének is általános alapja. Az egyéves fajok általában spórák formájában vészelik át a telet, míg a többéves fajoknak más módot kell választaniuk a téli hideg vagy a nyári szárazság időszakának túléléséhez. A változatos szezonális stresszhatások különböző életstratégiákhoz vezetnek. Ennek megfelelően elsőként Ramensky (1938) három

életstratégiát különböztetett meg. Erőszakos, avagy agresszív fajok (violents), hosszantűrő, avagy toleráns fajok (patients), továbbá a száműzött, avagy nem-kompetitív fajok (explerents), amelyek más fajok közti teret töltik ki. Ezt a felosztást Rabotnov (1975) egészítette ki pionír fajokkal (pioneer), amelyek azon szubsztráton telepednek meg, amely más fajok számára még nem megfelelő élettér.

MacArthur és Wilson (1967) vezették be az 'r' és 'K' stratégia fogalmát. Az r stratégiájú fajok jellemvonása a gyors növekedés, a korai reprodukció, a nagyszámú, apró szaporító képlet (pl. spóra vagy mag), és a magas erőforrás felhasználás. Ezek a fajok rövid tartózkodási idővel a zavart élőhelyhez adaptálódtak, ahol gyors növekedésre, és kifejlődésre van szükség mielőtt még az élőhely megváltozna. Velük ellentétben a K stratégista fajokat alacsony növekedési ráta, késői reprodukció, kevés számú, nagy szaporító képlet, valamint hatékony erőforrás felhasználás jellemzi. A K stratégák a környezet eltartóképességéhez igazodó populációsűrűséget hoznak létre. Stabil, állandó élőhelyen tekintélyes borítást kialakítva tartósan fennmaradnak. A K stratégisták inkább vegetatív úton szaporodnak, és több évig fennmaradnak, míg az r stratégák inkább a spórákkal történő szaporodást választják és egyéves fajok. Az r stratégista fajok a kiszámíthatatlan, állandóan változó, vagy csak rövid ideig létező élőhelyeken sikeres pionírok, esetleg kompetítorok, míg a K stratégista fajok a stabil, megjósolható változásokkal bíró élőhelyen sikeresebbek, mint toleráns, esetleg agresszív fajok. Grime (1977) az r stratégákat ruderálisoknak tekinti, a K stratégákat stressz-toleránsoknak, amelyek képesek túlélni a száraz vagy hideg időszakot teljes növényként. E kettő közé helyezi a kompetítor fajokat.

Természetesen léteznek fajok, amelyek nem sorolhatóak tökéletesen egyik típusba sem, ezek az úgynevezett „bed hedger" vagy esélylatolgató fajok. Mindkét kritériumnak megfelelnek és trade-off mechanizmussal válaszolnak a környezeti viszonyokra, az r vagy K életstratégia közül azt választják, amely számukra a kedvezőbb alkalmazkodást biztosítja.

A mohákat igen nehéz besorolni konkrétan egyik vagy másik életciklus stratégiába, hiszen nem követik következetesen a spóra – juvenilis – éretlen egyed – reproduktív egyed fejlődési sémát, ugyanis vegetatív úton, letört fragmentumból is képesek növekedni, új telepeket létrehozni, köszönhetően annak, hogy sejtjeik képesek visszaalakulni a kezdetleges embrionális, differenciálatlan állapotukba újra protonémákat hozva létre. Bár a mohák többsége nagyszámú, apró spórát hoz, de a legtöbbjük képes rizómával, indákkal, elágazásokkal is növekedni. Több faj kompromisszumos megoldásként helyezi előtérbe azt a stratégiát, amely az adott környezeti feltételek mellett számára a túlélést biztosítja, a mohák közt tehát nagy számban találunk inkább latolgatónak nevezhető fajt (Stearns 1989). Esetükben az ivaros és a vegetatív szaporodás közötti energiaráfordítást oly módon kell egyensúlyba hozni, ami lehetővé teszi számukra a fennmaradást.

Az életciklus stratégiákra a környezet fejti ki a legnagyobb szelekciós nyomást. A környezet változékonysága alapján Stearns (1976) a környezetet három fő típusba sorolta:

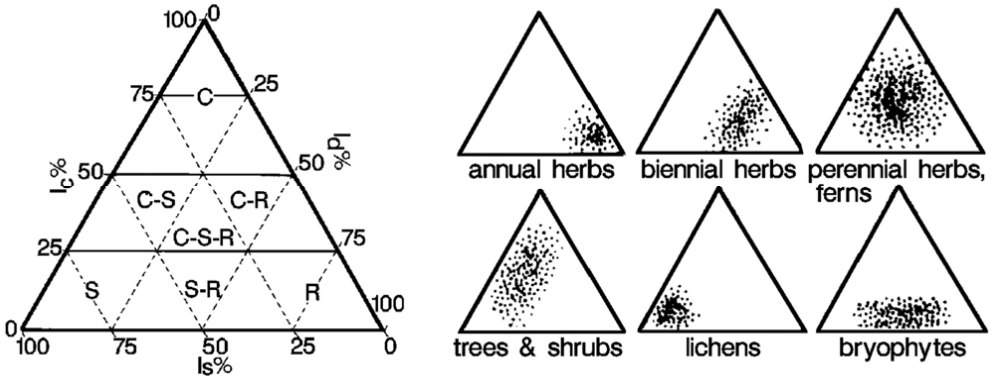
1. hosszú ciklusú ingadozással jellemezhető, amelyben a kedvező időszak a generációs periódusnál lényegesen hosszabb idejű (pl. tűzvész);
2. rövid idejű változással bíró, amelyben a változatlan időszak éppen olyan hosszú vagy rövidebb, mint a generációs idő (pl. évszakok);
    - a ciklus erősen megjósolható;
    - a ciklus kezdete nem megjósolható;
    - a ciklus kezdete megjósolható, de a növekedési periódus feltételei ismeretlenek;
    - a ciklus kezdete megjósolható, de a feltételek csak részlegesen ismertek;
3. random változással rendelkező, tehát nem megjósolható (pl. árvíz)

During (1979) részletesen vizsgálta a mohák életciklus stratégiáit a környezeti feltételek viszonylatában. Úgy találta, hogy a mohák három jelentősebb trade-off mechanizmust alkalmaznak: 1) kevés nagyméretű spóra *versus* sok kis spóra, 2) a kedvezőtlen időszakot spóra formájában átvészelők (elkerülők) szemben a gametofitonként túlélőkkel (toleránsak), 3) és az élettartam szemben a vele negatívan korreláló reproduktív eréllyel (csak a toleránsak közt) (During 1992).

2.1.1.1 Korlátozó tényezők és a tolerancia határai

A mohák egyedülálló fiziológiai sajátosságokkal rendelkeznek, nevezetesen hogy bármely más jelentősebb növénycsoporttal szemben összehasonlíthatatlanul sikeresebben képesek túlélni a hideget és a kiszáradást is. Épp ez a fiziológiai képesség teszi lehetővé számukra, hogy akár olyan különös élőhelyet is birtokba vegyenek, mint például egy vaskályha, sötét barlang, geotermikus forrás, és csak egy májmoha volt képes egy holdkőzet mintán is megélni. A mohák széles körű elterjedése ugyanakkor nem jelenti azt, hogy egységesen ugyanazzal a fiziológiai mechanizmussal rendelkeznének a víz és ásványi anyagok felvétele, megtartás, és elveszítése tekintetében. Épp ellenkezőleg, ez a legváltozékonyabb jellemvonásuk a különböző populációk és fajok között. Míg az edényes növények evolúcióját a környezeti viszonyokhoz történő morfológiai adaptáció jellemezte, addig a mohák inkább a fiziológiai és biokémiai stratégiáik sokaságának tökéletesítésére fordították.

Grime (1977) a stressztényezőket a növényi biomassza produkciót korlátozó külső faktorokként értelmezte, különválasztva a stessztényezőket és a zavarást. A stressztényezőket azokkal a környezeti feltételekkel azonosította, amelyek teljesen vagy részlegesen korlátozzák a vegetáció produkcióját, mint például az alacsony fényintenzitás, az elégtelen víz és tápanyag ellátás, az alacsony vagy a magas hőmérséklet. A zavarás ezzel szemben részlegesen vagy teljesen megsemmisíti a növényi biomasszát. Ilyenek a növényevők, a patogének, az emberi beavatkozás, a szélkár, a fagy, az erróziós és tűzkárok. A korlátozó tényezőkre a növények a már ismertetett életstratégiákkal, életciklus stratégiákkal válaszolnak. Grime (1990) úgy véli, a mohák között nincs kompetitív stratégiával rendelkező, inkább stersztoleránsak, mivel valódi víz- és tápanyag szállítórendszer hiányában nem képesek az erőforrások kizárólagos birtoklására, és egy nem zavart vegetációban dominánssá válni. Kizárólag vízi élőhelyen, különösen folyókban, mocsarakban képesek az edényes növényekkel felvenni a versenyt. Mindemellett a kompetitív életciklus stratégia csírázó növényekkel szemben is létezik, amikor a sűrű mohaszövedék megakadályozza számukra, hogy gyökeret eresszenek a talajba, vagy hogy elérjék a megfelelő energiát biztosító fényintenzitást. Ezenkívül ritkán a mohák között is dokumentált a kompetíció.



2. illusztráció: Balra: egyensúlyi modell a növények között a kompetíció, stressz és zavarás viszonylatában (Ic, Is, Id). Stratégiák között kompetítor (C), stressz-toleráns (S), és ruderális (R). Jobbra: különböző növényi csoportok stratégia tartománya, összehasonlítva a kompetítorok, stressz-toleránsak és ruderálisok eloszlását (Grime 1977).

A stressztoleráns fajok hosszú élettartammal, alacsony reproduktív eréllyel, alacsony relatív növekedési rátával, csekély, de állandó avarral rendelkeznek, és alacsony a morfológiai plasztcitásuk. A moháknak megvan az az előnyük, hogy leváló fragmentek révén képesek a vegetatív szaporodásra olyan körülmények között is, amikor a korlátozó tényezők túl erősek ahhoz, hogy azt gaméta, embrió vagy sporangium formájában átvészeljék.

Alacsony szintű stressz tagadhatatlanul minden élőhelyen előfordul és szerepe csupán a növekedési ráta és kompetíciós viszonyok módosításában van. A kritikus stressznek, mint pl. a tél, azonnali hatása van a szervezet túlélésére (Grime et al. 1977). De nem csupán a kritikus stressznek

van a fajokra közvetlen, élőhelyről elimináló hatása, hanem közvetetten a fajok lecsökkent versenyképességének is. A stressztoleránsabb fajok megnehezítik a kevésbé toleráns fajok visszatértét az élőhelyre. A fajok sikerességének legalkalmasabb mérőszáma a relatív növekedési ráta (RGR). Furnes és Grime (1982) vizsgálatai során azt találta, hogy a rövid életű ruderális *Funaria hygrometrica* növekedési rátája kb. 50 mg $g^{-1}nap^{-1}$, a kompetitív *Brachythecium rutabulumé* 70 mg $g^{-1}nap^{-1}$. Ezzel szemben a stresszelt körülmények közt, például sziklán élő moháknak alacsonyabb a produkciójuk, az RGR 5-20 mg $g^{-1}nap^{-1}$ közötti. Grime (1977) négy típusát különítette el a kritikus stressztényezőkkel rendelkező környezetnek. A sarkvidéki-alpin régiót és az arid, száraz élőhelyeket, ahol egyaránt alacsony a produkció, és elsődlegesen a környezeti feltételek szabják a korlátokat. Az árnyékos élőhelyet, ahol a stressztényezőt a növények idézik elő, itt a kevésbé toleráns edényes növényekkel szemben a mohák élveznek előnyt. Végül pedig a tápanyag hiányos területet, ahol szintén a mohák kerülnek előnyös pozícióba a szállítórendszer hiánya miatt. De nyugodtan ezek mellé sorolható még a magas ásványi anyag tartalmú, az alacsony vagy magas pH-jú, a magas hőmérsékletű, valamint a szennyezett élőhelyek is. A mohák széleskörű elterjedését ez a séma is jól szemlélteti.

A növények tűrőképessége három faktortól függ. Ezek a genetikai háttér, az aktuálisan egymásra ható faktorok, és a múltbeli események. A legjelentősebb mechanizmus - ami gyors választ tesz lehetővé a stresszel szemben - az indukálható fehérjék képződése, amelyek csak bizonyos feltételek mellett termelődnek. Ez genetikailag kontrollált folyamat, de potenciálisan a múlt eseményeinek eredménye is. Az indukálható enzimek válaszként a környezetben bekövetkező változásra – mint például toxikus fém, vagy só jelenléte, anaerob körülmények, extrém hőmérséklet, patogének megjelenése, tápanyag ellátottság – lecsökkentik a produkciót. A felsorolt három faktor tehát együttműködve vagy külön-külön is elősegítik a fajok stressztényezőkre adott válaszreakciójának kiváltását.

2.1.2 Mohák vízviszonyainak alakulása

2.1.2.1 Konduktancia szerkezetek

Mind a természetes, mind a szintetikus szivacsok képesek vizet magukba szívni és megtartani apró kis üregeik és kapilláris tereik segítségével. A mohák nagy többsége kisméretű és vékony levelű, a mohaszálak és levélkék természetes elrendezésével azonban olyan üregszerű és kapilláris szerkezeteket alakítanak ki, ami hasonlóképp szivacsként viselkedik. Ez a sajátosság rendkívül kedvező saját vízszükségletüket tekintve, és számos esetben erős hatással van magára az ökoszisztémára is a társulás és az élőhely egymásra hatásával. A mohák túléléséhez a vízvesztés és a hosszabb száraz időszak károsodásmentes átvészelése vagy a kisebb károk gyors helyreállításának a képessége szükséges. Azzal, hogy 450 millió éves evolúciós történetük során tolerancia mechanizmusaikat ez irányban tökéletesítették, messze maguk mögött hagyták az edényes növényeket (Oliver et al. 2000). Ez alapján talán nem meglepő, hogy a növényfiziológusok miért épp a mohákat használják a kiszáradás-tolerancia tanulmányok modellrendszereként.

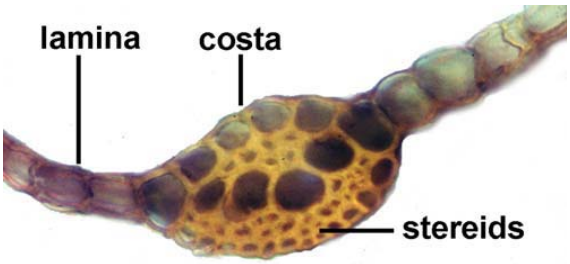
Bár a mohákat az edénynyalábbal nem rendelkező növények csoportjába sorolják, mégis a kondukció nagy szerepet játszik a filogenetikus történetükben. Az ökológiai folyamatokat nem érthetjük meg anélkül, hogy ne ismernénk a mohák szerepét és vízviszonyaikat. A mohák fő vízforrása a harmat és az eső, nem pedig a talaj víztartalma, ami az edényes növények számára létfontosságú (Anderson és Bourdeau 1955). A legtöbb botanikai könyv olyan szervezetekként említi a mohákat, amelyeknek nincs vízszállító rendszerük. Valójában számos mohafajnak van lignin, valódi xilém elemek, és trachea nélküli szállítóedénye olyan egyedi sejtekkel, amelyek a valódi edényes növényektől eltérő módon, de részt vesznek a vízvezetésben. Ennek megfelelően helyesen tehát úgy kell fogalmaznunk, hogy nincs fejlett vízszállító rendszerük, ami új perspektívába helyezi az ökoszisztémában betöltött szerepüket.

Ha a mohákról van szó, leginkább üde, nedves élőhelyek jutnak az eszünkbe, üde zöld párnákkal borított erdők, mohák tömkelegének otthont adó lápok. És valóban, ez a legáltalánosabban megszokott élőhelyük. De ne felejtsük a sziklák köveit, a dűnék homokját, vagy a félsivatagok száraz élőhelyeit. Valójában nincs is olyan hely, ahol az edényes fajok mellett ne lehetne megtalálni a mohákat is. Viszont a mohák akár olyan helyen is megélnek, ahol napi rendszerességgel vannak kitéve hatalmas nedvesség- és hőmérsékletingadozásnak, ahol az edényes növények képtelenek túlélni vagy csak kis fajgazdagságban vannak jelen. A mohák olyan stratégiát fejlesztettek ki, amit még csak most kezdünk megismerni, mint például a külső felületi vízszállítás, a sejtről-sejtre történő vízszállítás, vagy a kiszáradt állapot túlélése. Proctor (2000a) szavaival élve, a mohák úgy fejlesztették ki szárazságtűrő képességüket és a szárazföldi élethez történő adaptáció alternatív stratégiáit, hogy ha csak a legcsekélyebb mennyiségű nedvesség is a rendelkezésükre áll, fotoszintetizálnak és növekednek, ellenben ha hiányzik a víz, felfüggesztik az anyagcseréjüket. A mohák fajszámban a második legnagyobb csoportja a zöld növényeknek.

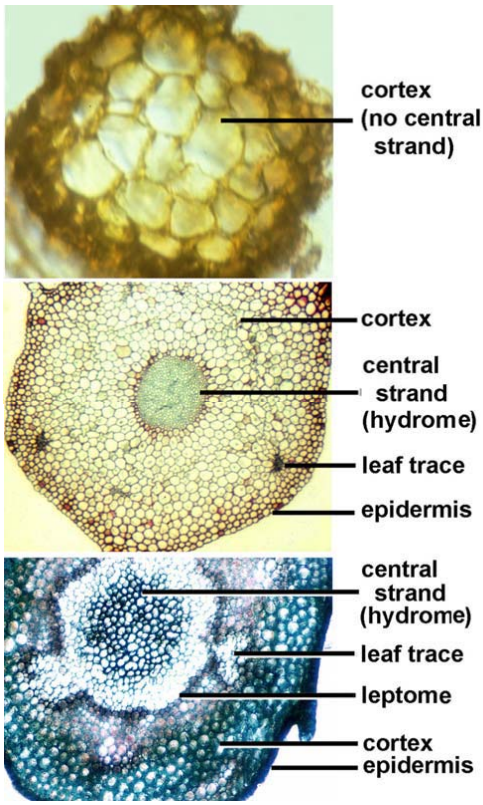
A mohák két úton képesek a víz mozgatására, és gyakran egy növényen belül is létezik ez a két rendszer. Az egyik a belső vezetés egy központi hengeren keresztül, ez az endohidrikus út, a másik a külső vezetés a levélfelszín mentén, ami az ektohidrikus út (Buch et al. 1938). A nem leveles májmohák, és a *Polytrichaceae*, a *Mniaceae* képviselik az endohidrikus típust (Buch 1945, 1947; Proctor 2000b). Az ektohidrikus mohák úgy tartják fenn a víztartalmukat, hogy szükség szerint a külső kapilláris terekből abszorbeálják a vizet (Proctor 2000b). Mind a két mód saját szerkezeti adaptációt igényel. Hébant (1977) olyan sejtek jelenlétét figyelte meg *Dendroceros*-ban, amely floem rostasejtekre hasonlít, és már 1901-ből ismert *Pallavicinia lyellii* májmohában vízvezető rostszál (Tansley és Chick 1901). Ezen fajnak az edényesekhez hasonlóan hosszú vízvezető sejtjei vannak, ferde végekkel, amelyek az éréssel elhalnak. A *Takakia* és számos *Calobryales*, *Pallaviciniaceae* (*Metzgeriales*) családba tartozó májmohának léteznek vízvezető sejtjei, amelyek a plazmodezmákból származtatható pólusok által átlyuggatottak, bár ezek nem szerveződnek központi hengerbe (Ligrone et al. 2000). Kawai (1991a) moha szárban edényes fajokra emlékeztető struktúrát írt le (pl. *Trichodon cylindricus*), ahol a cortex (kéreg) sejteket epidermisz réteg veszi körül, de nincs központi henger. Ezen alapstruktúra azon pleurokarp mohákra jellemző, amelyek az oldott anyagokat leginkább horizontális irányban szállítják.

Akrokarp mohák közt számos olyan faj létezik, amely sokkal komplexebb szárral rendelkezik. Megkülönböztetünk leptómát, amelyet floemszerű sejtek (leptoidok) alkotnak. Keresztmetszeti képen nehéz megkülönböztetni a kéreg sejtektől, hosszmetszeti képen floem rostasejtekhez hasonló és a hidrómát veszi körül. A hidróma tracheida szerű sejtek (hidroid) összessége, melyek közt nincs horizontális kapcsolat. A szteróma vékony, megnyúlt, vastag falú rostához hasonló sejtek (sztereid) összessége, amelyek a hidrómával együtt a központi hengerben vagy a levél bordában (középső erezethez hasonló) vannak jelen (Zamski és Trachtenberg 1976). A megnyúlt vízvezető hidroidok jellegzetesen 2-3-as csoportban találhatóak a mohák szárában (Hébant 1970), hasonlóak a tracheidákhoz, de lignint nem tartalmaznak és hiányzik a másodlagos sejtfalvastagodás és a csavart jelleg (Taylor 1988, Zamski és Trachtenberg 1976). Az érés során a hidroidok elhalnak, üressé válnak – akár a xilém – és ferde végekkel érintkeznek egymással (Richardson 1981). *Polytrichum commune* esetében kimutatták, hogy ezen sejtvégek ferde fala jelentős áteresztőképességgel bír, míg az anyagok áramlása laterális irányban akadályozott (Scheirer és Goldklang 1977). Bár a hidroidok nem tartalmaznak lignint, polifenol sejtfalalkotókat azonban igen. Ezen vegyületek a ligninhez hasonlóan megvédik a sejtfalat a hidrolitikus lebontástól, és elősegítik a belső vízvezetést. Valódi levélerezet, amely összekapcsolja a levélbordát a hidrómával, szintén megtalálható számos *Polytrichaceae* fajban, a *Mniaceae* félékben azonban nem valódi erezetet találtak, amely nem teremt kapcsolatot a borda és a hidróma közt. A leptóma a *Polytrichaceae* fajok ismert jellegzetessége, de találtak *Sphagnum*, *Hookeriaceae*, *Neckeraceae*, és *Orthotrichaceae* fajokban is (Ligrone és Duckett 1994, 1998; Duckett és Ligrone 2003). A leptoidokban a riboszómák szétesnek, a sejtmag kisebb lesz és inaktiválódik, akár csak a floem rostasejtekben (Richardson 1981). A *Polytrichaceae* félékben leptoidok végei nem kapcsolódnak pórusokon keresztül, de számos plazmodezmával igen. A leptoidokkal szomszédos parenchima sejtek kloroplasztjai keményítőt

raktároznak, és ahogy az edényes növények esetén, itt a leptoidokon keresztül szénhidrátok és egyéb anyagcseretermékek szállítódnak az asszimiláló csúcsokból. A rizómák – akárcsak a magasabb rendű növényeknél – a moha talajhoz történő rögzítését szolgálják, de nem vesznek részt a vízfelvételben.



3. illusztráció: Moha levéllemezének keresztmetszeti képe a levélbordát körülvevő sztereid sejtekkel (Janice Glime).



4. illusztráció: Szár keresztmetszetek, amelyek a központi henger hiányát, a központi henger (rost) meglétét szemlélteti a környező hidroid és leptoid sejtekkel **fent:** *Trichodon cylindricus*. (Janice Glime), **középen:** *Plagiomnium*. (Janice Glime), **alul**: *Polytrichum*. (Isawa Kawai).

2.1.2.2 Vízmozgás

Ahogyan az edényes növényeknél, úgy a mohák esetében is az endohidrikus és ektohidrikus vízmozgást a tenziós erők biztosítják (Zamski és Trachtenberg 1976). Az elsődleges vízkészletet igen gyakran nem a talaj biztosítja a mohák számára, hanem a szárcsúcsot, levelet érő eső, köd és harmat. Már korai megfigyelések során bebizonyosodott, hogy a külső vízvezetés gyorsabb, mint a belső (Bowen 1933a, b, c; Clee 1939). Ez a szűk belső utak magasabb ellenállásával függ össze. A tapasztalatok azt mutatják, hogy a belső vízvezetés használata egy egyeden belül a részek korával is változik. *Entodon rubicundus* szárának idősebb szakaszán megszűnik a belső szállító mechanizmus, míg a fiatalabb szárrészben kimutatható a központi hengerben. A külső szállító utak mind az idősebb, mind a fiatalabb régióban megmaradnak, ahol 1 centiméternyi szállítás 12 óra alatt történik meg (Mizushima 1980).

Az ektohidrikus mohák számára valóban a külső vízszállítás az elsődleges, vízabszorpció a moha teljes felületén történik.

5. illusztráció: Kapilláris víz megtartása a *Bryum* levelei közt (John Hribljan).

Az ebbe a csoportba tartozó moháknak nincs külső vízlepergető rétegük, vagy csak a levélcsúcs végi papillákon van. Az ilyen levelek könnyen veszik fel a vizet a felületükön (Proctor 1982, 1984). A vízmozgás és a kapilláris terek közti összefüggés igen bonyolult. Ahogy a moha nedvesedik, úgy változnak a kapillárisok a levelek szétterülésével. Előnyt jelent számukra a térfogatukhoz viszonyított hatalmas felület, amelyet az apró levélkék sokasága, a rajtuk található papillák (felületi sejtfalak kisebb-nagyobb, olykor tüskeszerű kiemelkedései), tomentumok (nemezszerű, apró szőrszálak szövedéke) biztosítanak (Proctor 1984). A vízlepergető réteg hiányában a mohák perceken belül elérik a teljesen hidratált állapotukat. Gyakorlatilag minden pleurokarp, számos akrokarp és sok lombos májmoha kész újranedvesedni az esőzés első pár percében. Az ektohidrikus megjelenési forma jelentős mértékben függ attól, hogyan jut át a víz a levélfelületen keresztül ködös, harmatos körülmények között. Tehát a növekedési- és életformát tekintve a pázsitformájú akrokarp mohák nagy része endohidrikus, a legtöbb szövedék és szőnyegformájú pleurokarp moha ektohidrikus (Richardson 1981).

Az ektohidrikus mohák esetén a felső leveleknek és a hajtáscsúcsoknak a leggyorsabb a vízvezetésük, így gyakran az alsó levelek jutnak utoljára vízhez (Zacherl 1956). Ennek akkor van jelentősége, ha kevés víz áll rendelkezésre, és ha csak a csúcsi leveleket éri a fotoszintézishez elegendő fény, az apikális vízmozgás ugyanis elősegíti a vízvisszatartást. Ugyanakkor ezek a levelek képesek a ködöt vagy harmatot is hasznosítani. A kezdeti vízmozgás tisztán ektohidrikus a legtöbb száraz moha esetén. Az endohidrikus mohák esetlegesen képesek ektohidrikus vízszállításra. Bayfield (1973) azt tapasztalta, hogy a *Polytrichum commune* ektohidrikus jellemzőket mutat közepes nedvességviszonyok mellett, azonban erős vízgőzdeficit mellett túlnyomórészt endohidrikus.

Az endohidrikus mohák többnyire vízálló kutikulával rendelkeznek, amely megakadályozza a vízfelvételt a leveleiken keresztül (Lorch 1931; Buch 1945; Bayfield 1973; Proctor 1979a). Néhány fajnál a kutikulát még viaszréteg is borítja (Proctor 1979b; Haas 1982), ám ez a viaszos réteg valójában csak kismértékben növeli meg a vízdiffúziós ellenállást, inkább vízlepergető funkciója van, amely nagyobb CO_2 diffúziót biztosít a levél belseje felé (Proctor 1984). Az endohidrikus mohák – pl. *Polytrichum* és *Marchantiales* fajok – számára fél óra vagy még annál is több idő szükséges a víz felvételéhez (Proctor 1984). Ezen típusú mohák a víz és szénhidrát szállítást a hidróma és leptóma rendszerükön keresztül valósítják meg. Az egyetlen lehetőség a külső vízvezetésre a növény csúcsi részén adott, ahol az elsődleges vízabszorpció meg is történik (Brown 1982). Endohidrikus moháknál, mint pl. a *Polytrichum* fajoknál is, ezt az apikális abszorpciót elősegíti, hogy az alsó, érett levelek kutikulája megakadályozza azok vízabszorpcióját.

A túlnyomórészt endohidrikus mohák, mint a *Polytrichum, Dawsonia, és Climacium*, képesek rhizoidjaik segítségével vizet felvenni a talajból és a csúcsi rész felé szállítani az úgynevezett központi hengeren keresztül. A *Polytrichum* fajoknál létezik összeköttetés a központi henger és a

levélbordák között (Zacherl 1956). A legtöbb mohafaj még központi hengert sem tartalmaz, vagy nincs kapcsolat a központi henger és a levélbordák között, pl. *Climacium americanum*, *C. dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, és *Rhytidium rugosum* (Colbert 1979). Összeköttetés hiányában a levélbordák kiterjednek a szár kérgi részébe és lehetővé teszik a tökéletes belső transzportot. Ebben az esetben a diffúziós gradiens biztosítja a folyadékszállítást a kérgen keresztül. A kriptogámok, ezen belül a mohák teljesen hidratált állapotban szignifikáns mennyiségben tartalmaznak intercelluláris vizet. Ez az extracelluláris út teszi lehetővé a vízmozgást a levélfelülettől a szár felé.

A mixohidrikus mohákban mind az endohidrikus, mind az ektohidrikus mód egyaránt fontos. Ezen mohák kis mérettel rendelkeznek, túlnyomórészt az agyagos talajon élő akrokarp mohák tartoznak ebbe a csoportba. Valójában a legtöbb moha, vagy talán mind, akár mixohidrikusnak is tekinthető, hiszen bizonyos mértékben mindegyik esetében megtalálható a külső és a belső vízszállítási mód.

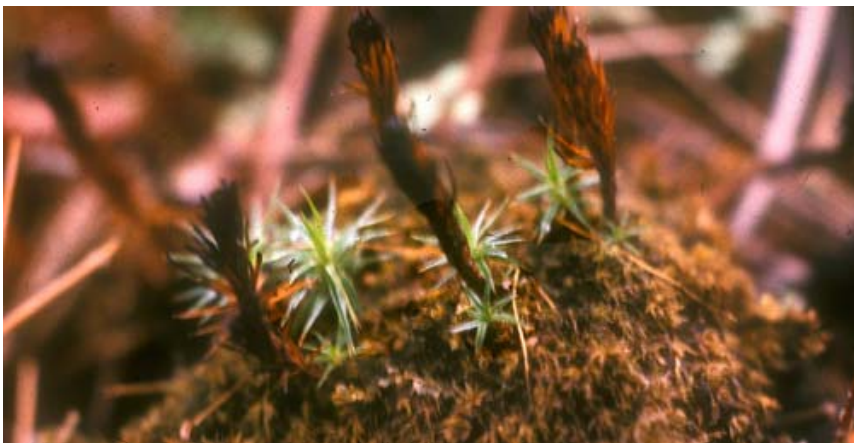
Sok moha számára az éjszaka az egyetlen rehidratációs időszak. Ez különösen igaz a sivatagi mohákra, mint például a *Syntrichia (Tortula) ruralis*-ra. A *S. ruralis* az éjszaka folyamán elegendő mennyiségű vizet képes felvenni a harmatból, és virradat után már másfél óra elteltével eléri a fotoszintetikus aktivitásának maximumát. A kora reggeli periódus elég számára a kiszáradás okozta károk kijavítására (Csintalan et al. 2000). Éppen ez a képesség teszi lehetővé a napi kiszáradás-újranedvesedés ciklusainak elviselését. A boreális erdőkben élő mohák vízfelvétele és vízszállítása sem egyszerűen a talajfelszín felől történik. Amikor az erdő aljnövényzetének mikroklíma hőmérséklete csökken éjszaka, a mohák felületén kondenzációs víz jelenik meg a kicsapódás következtében, amely a csúcsok felületéről vízfelvételt és ezzel együtt tömeggyarapodást eredményez. A csökkenő hőmérséklet és a magas relatív páratartalom biztosítja, hogy a mohaszálak csúcsai elérjék a harmatpontot. Ez legkifejezőbb késő nyáron, amikor az aljnövényzet mikroklímája a legmelegebb, ehhez képest viszont igen alacsony éjszaka a növények levélfelületének hőmérséklete, előidézve ezzel a kondenzációt (Carleton és Dunham 2003).

A magasabb rendű növényekhez hasonlóan a vízmozgás mozgató rugója mohák esetén is a környező levegő vízgőzdeficitje (Bopp és Stehle 1957). A transzspirációs vízvesztés azonban sztómák hiányában a teljes viaszréteg-mentes levélfelületen történik. Bowen (1933a,b,c) kimutatta, hogy a rendelkezésre álló víz nagy része a mohaszárak és levelek között kapilláris filmként emelkedik a főszár és elágazások csúcsai felé, ahol a fiatal, vékonyfalú sejtek abszorbeálják. Innen laterális irányban diffundál a szövetek belsejébe. *Polytrichum* fajok tisztán belső vízszállításuk segítségével tartják meg turgorukat 90% relatív páratartalom mellett, míg 70% RH esetén a belső és külső vezetés is szükséges ehhez (Mägdefrau 1935).

2.1.2.3 Növényi stratégiák az élőhely vízviszonyainak megfelelően

Kiszáradt állapotban a legtöbb moha élettelennek tűnik, és ez a nedvesebb élőhelyeket kedvelő fajoknál tényleg így is van, de sok közülük még ekkor is képes új csúcsi és oldalhajtásokat képezve újraéledni, ráadásul akár még perzselő tüzet követően is!

A xerofiton mohák levél és szárszövetei akár 19 év időtartamú herbáriumi kiszáradás után is képesek regenerálódni (Alpert 1982, Volk 1984). Megelőző vizsgálatainkban a *Syntrichia ruralis* több mint háromévnyi herbáriumi kiszáradt állapot után képesnek bizonyult a frissen gyűjtött kontroll egyedek fotoszintetikus aktivitását megközelíteni (Benkő et al. 2002). A *Plagiochasma appendiculatum* optimális növekedését 60%-os nedvességtartalom mellett éri el, ugyanakkor 10-100% nedvességtartalomnál is képes csúcsi növekedésre és elágazás létrehozására (Vishvakarma és Kaul 1988). Azon mohák, amelyek páradús környezetben élnek, gyorsabb fejlődést mutatnak több szárelágazással, nagyszámú rhizoiddal, kisebb levelekkel, kevesebb és kisebb sejtekkel és nagyobb kloroplasztokkal (Davy 1927). Azon mohák, amelyek alacsony vízellátottságú mikroklímában élnek, a maximális nettó fotoszintetikus nyereségüket is alacsonyabb víztartalom mellett érik el, és eredményesebben regenerálódnak hosszabb kiszáradt állapotú periódus után (Alpert és Oechel 1987).



6. illusztráció: *Polytrichum*-on friss zöld hajtások jelennek meg egy héttel az erdei tűz után (Janice Glime).

A mohák száraztömegre vonatkoztatott maximális víztartalma teljes turgorállapotban (amikor a felületükön már épp nem tartalmaznak vizet) igen széles határok közt mozog. Az optimum 200-1500% között található. Számos mohának előnyös a magas víztartalom, de a felületen lévő víz akadályozza a CO_2 diffúziót, valamint a belső terekben található túlzott vízmennyiség is megzavarhatja az élettani folyamatokat (Proctor 2000, Dilks és Proctor 1979). Richardson (1981) a mohákat három vízstratégia csoportra osztotta: az akvatikus és a mezofiton típusúak folyamatosan nedves környezetben élnek, továbbá a poikilohidrikus típusúak, amelyek kiszáradnak, majd visszanyerik normális anyagcsere aktivitásukat, amint újranedvesednek. A poikilohidrikus mohafajok víztartalma szorosan összefügg a környezeti viszonyokkal. Víztartalmukat a belső szerkezet és a morfológiai szerkezet is befolyásolja, bár gyengébben, mint a környezet. A szárazságtűrő *Barbula aurea* képes az alacsony vízkészletét ellensúlyozni azzal, hogy fotoszintézisének fénykompenzációs és fénytelítési pontja is viszonylag alacsony (Rundel és Lange 1980). Ez teszi számukra lehetővé a kora reggeli fotoszintézist harmat felvételét követően, még mielőtt jelentkezne a magas evaporációs stressz.

A mohák az élőhelyek vízviszonyaihoz történő alkalmazkodás során a strukturális adaptációk igen sok típusát aknázzák ki. *Polytrichum commune* esetében négy szintet különböztetett meg Sarafis (1971) a vízvesztés szabályozásában:

1. társulás szintjén
2. egyed szinten – levélsűrűség és méret, növénymagasság
3. levél szintjén – levélmozgás, pöndörödés
4. molekuláris szinten – viaszréteg a levélfelületen.

De ezeken felül igen fontos a belső szerkezeti és a sejtszintű fiziológiai adaptáció is, mint például a szár központi hengere, a levélorientáció, felületi bordák és sejtfalbarázdák, szárnyas sejtek, papillák, pseudopapillák. Levélszőrök *Schistidium apocarpum*–on nem is jelennek meg nedves élőhelyen (Hébant 1977). Ugyanígy, egy-egy fajon belül a rhizoidok kevésbé fejlettek vagy hiányoznak nedves körülmények között (Smith 1988). Az *Andreaea blyttii* növekvő páratartalom mellett hosszabb, szélesebb levelekkel, hosszabb sejtekkel, szélesebb levélbordákkal, hosszabb szárral rendelkezik, viszont a levelek száma kevesebb egy szárra nézve (Heegaard 1997).

Li et al. (1992) *Sphagnum magellanicum* és *S. papillosum* szerkezeti és fiziológiai adaptációját vizsgálta a vízfelszíntől távolodva. A szárak hossza csökkent szárazabb környezetben. A száraztömeg a nedvesebb élőhelyen nagyobb volt a több új elágazás eredményeként, különösen *S. papillosum* esetén. Szárazabb viszonyok közt a szárak vastagodtak, a vastagabb hyalinréteg eredményeképp. Ennek következtében nőtt az abszorpciós és víztároló kapacitás. A központi henger hidroidjainak a száma változik a *Polytrichum commune*-ban a nedvesség-gradiens mentén. Pseudoalpin gyeptársulás egyedeiben 900, mocsaras területen 400, mesterséges lápon 280, víz alatti élőhelyen 70 db volt a központi henger hidroid sejtjeinek a száma (Hébant 1977). Sűrű rhizoiddal vagy tomentummal rendelkező mohák kapillárisaikon jobban vezetik és tartják meg a vizet. *Bryum algens* sűrű rhizoid tomentumaival szignifikánsan több vizet tárol, mint ritkás rhizoiddal rendelkező

társai (Smith 1988). Meglepő módon a *Polytrichum juniperinum* rhizoidjai viaszos kutikulával rendelkeznek, így a vízfelvételben kevésbé vagy egyáltalán nincs szerepük, inkább a vízvesztés megakadályozásában, és a víztárolásban fontosak. Egyes fajok a szár csúcsi régiójában nyálkát választanak ki differenciálódott szőrökön keresztül (Berthier et al. 1974). Ezen nyálka a vízvisszatartásban betöltött szerepe lévén megvédi a növekvő csúcsi sejteket.

Számos vízmegtartó adaptáció létezik, úgymint porózus levélsejt, barázda, hajlat, hüvelyes levélalap, rhizoidok, tomentum, amelyek nagyobb kapilláris helyeket biztosítanak a vízvisszatartáshoz (Proctor 1979a). A kis harmat mennyiség, amelyet a mohák csúcsi része, főként a növekvő régió akkumulálni tud, meghatározó a túlélésben (Lange 1969; Kappen et al. 1979). A növekvő, fotoszintetikusan aktív csúcsi levelek védelmére szolgálnak a levélvégeken megjelenő szőrszerű képződmények azáltal, hogy az egymást részlegesen fedő levelek esetén visszaverik a fénysugarakat, valamint csökkentik az evaporációs veszteséget a légáram elterelésével. *Grimmia pulvinata* és *Syntrichia intermedia* szőröcskéinek eltávolításával kimutatható, hogy azok jelenlétében a vízvesztés 35%-ban csökken (Proctor 1980).

2.1.2.4 Levélstratégiák

Polytrichum commune víztartalmának csökkenésével a levelek elrendeződése változik. Ahogy a víztartalom csökken, a levelek a szár körül összepöndörödnek, ezzel nő a vízvisszatartás (Bayfield 1973). A *Hedwigia ciliata* száraz állapotban csaknem felismerhetetlen. Bayfield szerint ez a változás kiszáradás alatt a vízvesztés szabályozásában játszik szerepet azzal, hogy kapilláris helyeket biztosít az egymást átfedő levelek és a szár közt. Proctor (1979a) azt találta, hogy sok ektohidrikus rendbe tartozó mohafajnak konkáv levelei vannak. Nedves körülmények között ezen homorulatok megtelnek vízzel. A konkáv levélforma feloldja a gázcsere és a víztelítettség ellentmondását. A levél egyik felülete az atmoszférával, a másik pedig vízzel áll kapcsolatban. A kiszáradás alatt összepöndörödő levelekkel, mint a *Syntrichia ruralis* sokkal sötétebbnek, akár barnának látszik és lényegesen kisebb levélfelület áll kapcsolatban az atmoszférával. Amikor a nedves sejt megváltoztatja az optikai tulajdonságait, a sejtfal áttetszőbbé válik. A levelek gyorsan szétterülnek újranedvesedés alatt. *Sphagnum* sp., *Ptilium crista-castrensis, Pleurozium schreberi*, és *Dicranum polysetum* csúcsi levelei 1.5-2 másodperc alatt szétterülnek, amint víz éri őket. Sok xerofiton májmohának sisak (*Frullania*) vagy zacskó (*Radula*) szerű lebenykéi vannak, amelyek vízraktározásban játszanak szerepet. Sok mohafaj levelének alapi részén szárny alakú megnyúlt sejtek találhatók, amelyek vékony sejtfallal rendelkeznek. Ezen sejtek fala összehúzódik a kiszáradás alatt felkészülve arra, hogy vizet vegyenek fel a kapilláris helyek felől. A levélalapi sejtek citoplazmája szintén összehúzódik kiszáradás folyamán és a sejtben gázbuborékok képződnek. Újranedvesedés alatt a gázzsebek mérete csökken, majd 20-30 másodperc múltán eltűnnek, és a citoplazma újra teljesen kitölti a sejtet. Ez magyarázza a levelek igen gyors szétterülését újranedvesedés alatt (Tucker et al. 1975).

Amint már fentebb említettem, igen sok száraz élőhelyen előforduló moha levele szőrözött (*Grimmia*, *Schistidium*, *Campylopus*, *Hedwigia, Syntrichia*). A szőrök feladata a napsugárzás visszaverése, ezzel csökkentik az energia abszorpciót, a felületi hőmérsékletet és az evaporációt. Csökkentik a felületi határréteg vezetőképességét is, az így kialakuló vastagabb felületi határréteggel pedig távolabb tartják a levélfelületet a környező levegőtől és csökkentik a diffúziós gradienst. Ugyanakkor kondenzációs felületet biztosítanak ködös, párás körülmények közt, amely sok esetben az egyetlen víz és tápanyagforrást jelenti (a köd több mint 50% tápelemtartalmú lehet) (Chang et al. 2002). A felületi sejtfalak kisebb-nagyobb kidudorodásai, tüskeszerű kiemelkedései a papillák, amelyek megtalálhatók a nedves élőhelyek fajainál is, mégis fontos szerepet töltenek be a száraz élőhelyen előforduló mohákban. *Tortula muralis*-ban a papillák kapilláris vezetőrendszert alkotva lehetővé teszik a gyors vízmozgást (Proctor 1984). A levélbordák a levelek szilárdítását szolgálják, de számos mohában vízszállító szerepet is betöltenek (Frahm 1985). A levélborda megjelenésében az élőhely is szerepet játszik, de inkább genetikailag meghatározott. Vízi habitusú

mohákban a borda rövidebb, vékonyabb, vagy meg sem jelenik. A levélráncok, hajlatok szintén csökkentik a kitett levélfelületet, ezzel az evaporációs veszteséget. A kiszáradás alatt kialakuló rendezett ráncok hozzájárulnak a konkáv felület kialakításához.

A xerofiton moháknál a lamellák borda feletti elágazó filamentumokként jelennek meg, amely nedvdús megjelenést kölcsönöz, mint pl. az *Aloina brevirostris* esetében. A *Polytrichaceae* családban a *Polytrichum* és a *Dawsonia* nemzetségbe tartozó endohidrikus fajoknál vertikális lamellák találhatók a levéllemezeken. A lamellák kapilláris és holt légtereket biztosítanak, amelyek csökkentik a vízvesztést ezeken a terjedelmes felületű leveleken keresztül. Számos fajnak (*Polytrichum hyperboreum*, *P. piliferum, P. juniperinum*) a levéllemez szélén olyan elvékonyodott, lapos rész található, amely nem tartalmaz bordát és a lamellák fölé hajlik. Az így kialakuló belső struktúra hasonlít a magasabb rendű növények paliszander mezofillum szerkezetéhez. A lamellával ellátott levelek szintén képesek a szár köré összepöndörödve felcsavarodni. Ez a szerkezeti megoldás és tulajdonság lassítja a vízvesztést, a kiszáradt periódus alatt árnyékolással védi a klorofill molekulákat, ugyanakkor maximális fénykihasználást tesz lehetővé a nedves körülmények között. A lamellák sajátos tulajdonsága, hogy záró sejtjeit viaszréteg borítja, amely víztaszító tulajdonságával megakadályozza a víz bejutását a lamellák közé. Mindezt figyelembe véve a lamellák tehát a növekvő gázcseréhez alkalmazkodtak és a vízfelvétellel ellentétben inkább a vízvisszatartásban, és a vízlepergetésben fontosabbak. A sztereidek a levélben ereket formáznak a borda egyik vagy mindkét oldalán és valószínűleg a kiszáradás elleni védekezésben is szerepük van (Frahm 1985).

A mohalevelek sejtstruktúrája is igen sokrétű alkalmazkodást mutat. A xerofiton moháknak, úgymint a *Syntrichia*, *Encalypta*, és *Anomodon viticulosus* meglehetősen vékony sejtfaluk van és externális vízszállításúak, ami azt sejteti, hogy a belső vízvezetéssel rendelkező mohák sejtfalai vastagok (Proctor 1982). Ugyanakkor számos száraz élőhelyen megtalálható moha sejtfala vastag. A *Rhacocarpus purpurascens* egyedi eszközzel rendelkezik a köd, harmat, és/vagy eső víztartalmának felvételére. A négyrétegű sejtfal sajátos felépítésű, üregeket, hézagokat tartalmaz (Barthlott és Schultze-Motel 1981; Edelmann et al. 1998). A sejtfal flexibilitása elősegíti a túlélést. Kiszáradás alatt ez teszi lehetővé a sejt 50-70%-os összehúzódását anélkül, hogy levegő lépne be a száradó sejtbe (Moore et al. 1982).

Több taxon esetében megfigyelhető, hogy a levelek élét hosszú, megnyúlt sejtek határolják, melyek vízszállításra képesek, és elősegítik a víz felvételét, tehát fontos szerepük van a levél nedves-száraz állapotának átmenetében (Lowell 1998). Amikor az *Atrichum undulatum* levelei nedvesek, a megnyúlt határoló sejtek szinte egy tökéletesen sima felszínné feszítik ki a levéllemezt. Amikor a levél szárad, a száradó levélsejtek ellentétes erői és a határoló sejtek eredményeként a levelek felcsavarodnak.

A színtelen hyalinsejtek a *Sphagnum* és *Hedwigia* fajok leveleinek jellegzetességei, de számos xerofiton moha levélszálkájának alkotói is. A *Sphagnum* fajokat xerofiton vízinövényeknek tekintik. Mivel többnyire nedves mocsarakban élnek, hiányzik a belső vízszállító rendszerük. Amikor a víztábla alacsony nyáron, szembe kell nézniük a kiszáradás veszélyével. A *Sphagnum* fajok gyengén tűrik a szárazságot, de viszonylag jó szárazság elkerülők (Li et al. 1992). Az elhalt hyalinsejtek mint víztározók veszik körül a fotoszintetizáló sejteket és biztosítják számukra a vízkészletet. A hyalinsejtek vízfelvétele 25-szöröse a saját tömegüknek (Andrus 1986). Az így tárolt víz segítségével a *Sphagnum* fajok olyan körülmények között is képesek fotoszintézisüket hosszabb időn át fenntartani, amikor más fajok már a vízhiány miatt kiszáradtak (Rice és Giles 1996).

2.1.2.5 Fiziológiai adaptáció

A szárazság-toleráns mohák többé-kevésbé megtartják normál anyagcseréjüket csökkent térfogatú sejtjeikben alacsony vízpotenciál érték mellett is, mialatt képesek elviselni a citoplazma és a környezetük megemelkedett ionkoncentrációját (Proctor 2000b). *Hedwigia ciliata* és *Grimmia pulvinata* öt egymást követő száraz napot is képesek voltak elviselni anélkül, hogy a száradás jelét mutatták volna, nem csökkent le fotoszintézisük fotokémiai hatékonysága és követték a normál

diurnális ciklust (Schroeter et al. 1999). A szárazság elviselése két úton valósul meg: a kiszáradástűrés és a kiszáradás elkerülése alapján. A kiszáradás elkerülése a moha nyugalmi fejlődési stádiumával történik, azaz spóra vagy diaspóra állapotban. A moháknak nincs ugyan valódi gyökerük vagy valódi földalatti raktározó szervük, azonban sok fajnak van földalatti gümője, amely szignifikáns mennyiségben tartalmaz lipideket és keményítőt (Duckett és Pressel 2003). Ez egyfajta adaptáció a szárazság elkerülésére (El-Saadawi és Zanaty 1990). A kiszáradástoleráns vegetatív növény víztartalmának elvesztése során teljesen inaktív, nyugalmi állapotba kerül, anyagcsere aktivitása alig észrevehető szintre csökken, ugyanakkor víztartalmának helyreállása után képes regenerálódni és visszanyeri normál fotoszintetikus aktivitását, növekedését. A fejlődési szerkezetük nem engedi meg a levelek lehullását, mivel nem találhatóak rügyek minden levélhónaljban. Csodálatra méltó képességük, hogy a nem valódi száraik képesek a szükséges energiát tárolni és támogatni az új levelek növekedését minden előzetes energia input hiányában. A levelek beköndörödése és felcsavarodása kis légréseket eredményeznek, amelyek csökkentik a légmozgást a levélfelület közelében. Azzal, hogy a levéllemezek közelebb kerülnek a szárhoz, valamint az egymásra boruló levelek megvédik a levélfelületet, főképp a levél fonákját az erős sugárzástól. Specializált energiaraktározó szervek hiányában a megfelelő életciklus kiválasztása jelent egyfajta lehetőséget a túlélésre.

Bryum bicolor földalatti rhizoidális gumóival és szárgumóival képes a száraz időszakot nyugalmi állapotban elkerülni, ugyanakkor ismert esetében a protonéma, a fő szár és a szárcsúcs szárazságtoleranciája is (El-Saadawi és Zanaty 1990). *Funaria hygrometrica* csupán elkerülő mechanizmussal bír hagymaszerű, levélhónalji vegetatív propagulumai segítségével.

Mivel a mohák kiszáradása összhangban van a környezetükkel, ezért a kiszáradás-tolerancia is fajonként eltérő időszakra esik. Egyik csoport télen mutat csekély mértékű kiszáradástűrést, a másik csoport nyáron képes elviselni a száraz állapotot, de természetesen vannak fajok, amelyek nem mutatnak szezonális eltérést a kiszáradás toleranciájukban.

A mohák fiziológiai állapota, és ennél fogva a kiszáradás-toleranciájuk is évszakonként változik. A legtöbb moha ősszel és kora télen a legérzékenyebb, mivel legtöbbjük növekedése ekkor a legintenzívebb (Dilks és Proctor 1976a). A toleranciájuk tavasztól kezd erősödni és kora nyáron éri el maximumát, amikor a legtöbb faj nyugalmi állapotba kerül. Bizonyos fokú akklimatizáció megjelenik, amint a nyár közeledik (Richardson 1981). *Dicranum japonicum* hosszabb szárazságot képes túlélni, ha aktív hajtásait januárban hozza, mintha kora szeptemberben vagy áprilisban. *Polytrichum attenuatum* esetében kedvezőbb a szeptemberi aktív hajtásnövekedés. A szezonális stratégia az ozmotikus értékek évszakonkénti változásában is megmutatkozik. Ez három típusú lehet: magasabb értékek nyáron, alacsonyabbak télen; magasabb értékek télen és alacsonyabbak nyáron; nincs szezonális változás (nedves élőhelyen). Az antarktiszi mohák fotoszintetikus rátája a kiszáradás–újranedvesedés ciklusát követve csökken tavasztól őszig.

Bowen (1931, 1933a,b,c) élőhely vonatkozásában (vízi, nedves, száraz) hasonlította össze a mohák szármenti vízszállítását. Az externális vízszállításhoz történő adaptáció szorosan korrelál az élőhellyel. A vízi életmódú mohák csekély vezetési képességgel bírnak mind a külső, mind a belső vízvezetés tekintetében. A központi hengernek kis szerepe van a vízvezetésben, kivéve azon fajokat, ahol jól fejlett központi henger jelenik meg (pl. *Mniaceae*). A morfológiai adaptáció meghatározó a vízszállítás típusában. *Mnium hornum* jó külső vízvezetéssel rendelkezik az erősen egymást átfedő levelei, és a kis levéltapadási helyek következtében. A gyapjas levélfelületű *Rhizomnium magnifolium* jó externális vezetéssel bír a szárat átölelő, egymásra lapuló levelei segítségével, de a belső vízszállítás sokkal jobb *Mnium hornum* esetében. *Plagiomnium undulatum* elvékonyodó levélnyéllel és egymást nem átfedő levelekkel rendelkezik, az externális vízszállítás emiatt szinte teljesen hiányzik. Ezt támasztja alá az is, hogy vastag sejtfala és kutikuláris bevonata van. A központi henger pedig a szár átmérőjének 2/3-át teszi ki. Hasonlóan a *Polytrichum commune* belső vízszállítása meghatározóbb, mivel jelentős hidroiddal rendelkezik, valamint viaszos réteg borítja a leveleit. Az alaszkai fekete lucfenyő erdőben ez az endohidrikus faj jobb szárazságtűrőnek bizonyult nyáron, mint a *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum subsecundum* (Skré et al. 1983a). Bár a kapillárisokon keresztüli külső vízszállítás gyorsabb, még sem lehet teljes

biztonsággal kijelenteni, hogy a szárazságtűrő mohafajok nagy része csupán ezzel a vízszállítási típussal rendelkezik. A központi henger megléte nincs korrelációban a belső vízszállítás mértékével, viszont az élőhellyel annál inkább. A száraz élőhelyű moháknak jelentékeny belső és gyorsabb külső vízszállítása van. Lehetséges, hogy a központi henger inkább víztároló funkciót tölt be számos taxonnál.

A szárazságtűrő mohák képesek normális fotoszintetikus aktivitásukat visszanyerni forró nyári napok után is, amikor a vízpotenciál értékeik -1000 bar körülire esnek (Dilks és Proctor 1979). Az erdei, félárnyékos fajok, mint *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Tomenthypnum nitens* nettó fotoszintézisüket képesek fenntartani míg a vízpotenciáljuk -55 – -100 bar körülire esik vissza (Busby és Whitfield 1978). A vízmegtartáshoz történő adaptáció egyik módja a sejt ozmotikus értékeinek növelése. Ochi (1952) összehasonlító vizsgálatai szerint a legmagasabb ozmotikus értékek a száraz élőhelyhez alkalmazkodott mohákban jelentek meg. A legmagasabb értékeket (0.90-0.62) fatörzsön és napos sziklákon élő mohák esetén tapasztalta: *Hedwigia ciliata*, *Thamnobryum sandei* var. *cymbifolium*, *Myuroclada maximowiczii*, *Thuidium cymbifolium*, *Neckera yezoana*, *Anomodon giraldii*. Közepes értékek (0.70-0.30) jellemezték a talajlakó mohákat: *Dicranum japonicum*, *Pogonatum inflexum*, *Plagiomnium maximowiczii*, és *Plagiomnium cuspidatum* var. *trichomanes*. Árnyékos, nedves erdei területen volt a legalacsonyabb (0.26): *Plagiomnium rostratum* ssp. *vesicatum és Hookeria acutifolia*. Ez az érték az idősebb, érettebb részekben magasabb volt, mint a fiatal hajtásokban. A teljes turgorhoz tartozó víztartalom évszakonként változik, de a legmagasabb turgorérték az új növekedésű részekben jelenik meg (Proctor 1999). A sejtfal a telepes májmohákban és a szárazságtűrő fajokban a legrugalmasabb, mint a *Syntrichia ruralis* var. *arenicola* és *Racomitrium lanuginosum* esetén. A mohák vízkapacitása (nedves tömeg a száraztömeg százalékában) 650-1700% közé esik (During 1992), kivételt képeznek az endohidrikus típusúak 190-577% (Coufalová 1951). Proctor (2001) szerint a -100 – -200 MPa vízgőznyomás értékek a legkedvezőbbek a száraz állapotban történő túléléshez.

2.1.3 Kiszáradás okozta belső változások

A mohák kloroplasztja ultrastrukturális változásokon megy keresztül kiszáradás alatt: kisebb és gömbölyűbb lesz (Noailles 1978). A megszokott lemezes struktúra szétesik, a thilakoidok felbomlanak, a keményítőszemcsék eltűnnek. Ez hasonló a fagytűrés során abszcizinsav által előidézett válaszreakcióra (Nagao et al. 2005). *Syntrichia ruralis* sztrómájában elhelyezkedő plasztoglobulusainak mérete és száma nő (Tucker et al. 1975). A klorofill leválik az őt membránhoz kapcsoló fehérjéjéről (Tuba 1984). A klorofill-a és -b mennyisége változatlanul megmarad a napi kiszáradási ciklus alatt. A neoxantin megtartja hidrofill jellegét, ez kapcsolja a fénybegyűjtő pigment-protein komplexet a PSII magjához és ezzel stabilizálja azt (Tuba 1985). Egy másik tényező, ami a klorofillt megvédi a kiszáradás alatt a fény károsító hatásával szemben az, hogy a zeaxanthin a thilakoid membránok klorofill tartalmú fehérjéihez kötődik (Deltoro et al. 1998a; Heber et al. 2001). Az a tény viszont, hogy a kiszáradás során a klorofill fluoreszcencia megszűnik azt sugallja, hogy a kiszáradt mohában az energia disszipáció független a zeaxanthin hozzáférhetőségétől.

A mitokondrium is deformálódik vízvesztése során, szintén kisebb és gömbölyűbb lesz. A belső membrán alkotta krisztá nagyrészt redukálódnak vagy el is tűnnek. A sejtmagok megtartják méretüket (Noailles 1978), a vakuólumok ugyanakkor kisebb vezikulumokra esnek szét. A sejtszervecskék zsugorodása következtében a foszfolipid membránok (thilakoid, kriszta, endoplazmatikus retikulum, diktioszóma) általában szintén károsodást szenvednek kiszáradás alatt, de számos taxonnál bebizonyosodott, hogy képesek membránjaikat megvédeni az oxidatív károsodásoktól.

2.1.3.1 Újranedvesedés és javítómechanizmusok

A kiszáradástűrő mohák általában nagyon gyorsan visszanyerik fotoszintetikus aktivitásukat újranedvesedés után (Csintalan et al. 1999). Két általános stratégia létezik a kiszáradástűrő növények között, amely lehetővé teszi a kiszáradás túlélését: a sejt védelme és a sejtszintű javító mechanizmusok. A sejtszintű javító mechanizmusok közül nagy szerepe van az mRNS megnövekedett mennyiségének, amely kedvez az intenzív transzlációnak kiszáradás alatt. A *Syntrichia ruralis* elveszti 25 hidratációs fehérjéjét, míg 74 rehidratációs fehérje keletkezik. Ez a rendszer előkészíti a mohákat a helyreállítási fázisra. Mivel egy sejtrétegű levelekkel rendelkeznek, nagyon gyorsan képesek kiszáradni, mielőtt még vízstressz érné, felfüggesztik anyagcseréjüket (Proctor 2000b). *Riccia makrokarpa* telepes májmoha 25 év száraz herbáriumi állapot után újranedvesítve 9 napon keresztül életképes volt (Breuil-Sée 1994). Az újraéledést citológiailag alátámasztja a sejtmagvacska megnagyobbodása és a fehérjeszintézis. A kiszáradt májmohában kevés mitokondrium volt és a kloroplasztja elveszítette a keményítőtartalmát. A szárazságra történő felkészülést bizonyítja a citoplazma szemcsézettsége, ezek a lipidtartalmú ozmiofill globulusok különösen a sejtfal mentén jelennek meg. A *Riccia makrokarpa* számos szembetűnő változást mutatott az anyagcsere-folyamatok újranedvesedés alatti reaktiválása során:

1. a sejtmagvacska megnagyobbodása,
2. a sejtmag módosulása,
3. az endoplazmatikus reticulum, Golgi-apparátus, kloroplaszt, mitokondrium, vakuólum megnagyobbodása,
4. a lipidtartalékok eltűnése,
5. keményítő szintézise a kloroplasztban,
6. a citoplazma sűrűsödése.

2.1.3.2 A fotoszintézisre gyakorolt hatása

Az újranedvesedés kezdeti szakaszában intenzív légzés figyelhető meg (Dilks és Proctor 1976b), de ez a sejtek közötti terekbe szorult CO_2 hirtelen felszabadulásának eredménye is lehet. A mérsékelt és északi területen élő mohák esetén ezt a gyors légzési szakaszt a fotoszintézis folyamatos helyreállása követi, ami 1-6 órán keresztül eltarthat. A kiszáradástűrő mohafajok, úgy mint a *Anomodon viticulosus*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidiadelphus loreus* újranedvesedés után hamar visszanyerik fotoszintetikus aktivitásukat (Proctor és Smirnoff 2000). *Anomodon viticulosus* újranedvesedés után pár perccel eléri a kompenzációs pontját, *Rhytidiadelphus loreus*-nál ez 4 óra. A gyors helyreállás már meglévő fehérjéket követel meg, a *de novo* fehérjeszintézis általában jelentősen korlátozott (Proctor 2001).

2.1.3.3 Membrán kijavító mechanizmusok

A száraz mohák lényegében inaktívak. Az újranedvesedés során a kevésbé toleráns mohák több időt töltenek a kezdeti szakaszban a membránkárok kijavítására. Akár 4-24 órát is igénybe vehet, míg elérik a normális fotoszintetikus és légzési aktivitást (Peterson és Mayo 1975; Dilks és Proctor 1976b; Proctor 1981). A kijavító mechanizmusok megjelenését megelőzően a membránok oldott szerves- és ásványi anyag áteresztő képessége is igen magas, különösen a víz hozzáadását követő első egy-két percben (Bewley 1974; Gupta 1977). Akár csak az edényes növényeknél, a jól oldódó K^+ ion gyorsan szivárog a kiszáradás alatt (Minibayeva és Beckett 2001), de a mohák esetében a sejtfal kation kicserélő helyei visszatartják a nagy részét és a sejt újra abszorbeálja. A táptalajba szivárgott anyagokat egy órán belül képesek újra felvenni a sejtbe (Bewley és Krochko 1982). A *Syntrichia ruralis* lassú kiszáradás alatt feleannyi elektrolitot veszt, mint gyors kiszáradás során (Bewley és Krochko 1982). Membránja reverzibilis károkat szenved kiszáradás alatt, de ezek

a változások nem teljesek, ha gyors a száradás. Újranedvesedés során néhány percen belül helyreáll a membrán eredeti integritása. Ez a mechanizmus nem működik a kiszáradást nem tűrő fajokban, mint pl. *Cratoneuron filicinum.* A mechanikai sérülések az elsődleges okai a kiszáradás alatti sejtkárosodásoknak. *Syntrichia ruralis*-ban a vezikulumok biztosítanak membrán összetevőket az azonnali javító mechanizmusokhoz (Oliver és Bewley 1984).

A szivárgási problémák okozzák a legtöbb moha sérülékenységét gyakori újranedvesedési-kiszáradási esemény alatt. Minden újranedvesedés során helyre kell állítani a sejtmembránokat, ami energiát követel. Gyakori kiszáradás-újranedvesedés és elégtelen nyereséges fotoszintetikus szakasz kimeríti a sejt erőforrásait. Mivel az újranedvesedés jelentős mértékű javító mechanizmust igényel, kritikussá válik a száraz moha ATP szintézisének megtartása az újranedvesedés alatt. A *Syntrichia ruralis*-ban az eredeti ATP szint visszaállítása 30 percet vesz csupán igénybe. Dhindsa (1985) úgy véli, hogy a NADH azonnal rendelkezésre áll az újranedvesedés során és transzhidrogénezéseket idéz elő a CO_2 fixáció során. Ezáltal a NADH fontos tényező lehet a sejtszintű károk javításában azáltal, hogy hozzájárul a membrán komponensek és sejtalkotók reduktív bioszintéziséhez. A membrán helyreállásának első lépései egybeesnek az intenzív légzés szakaszával, ami alatt a sejtorganellumok visszanyerik eredeti alakjukat (Noailles 1978). Ezen szakaszban abbamarad a szivárgás (Farrar és Smith 1976; Richardson és Nieboer 1980), azonnal elkezdődik a fehérjeszintézis, minthogy a kiszáradástűrő mohák megőrzik a poliriboszómáikat (Dhindsa és Bewley 1978). Ezzel a membránjavítási elképzeléssel ellentétben Singh et al. (1984) azt a következtetést vonta le, hogy a *Syntrichia ruralis* membránstruktúrája sértetlenül megmarad a kiszáradás során, legalább 75% relatív páratartalomig (-400 bar). A sejt membránjai megtartják foszfolipid kettősrétegüket, a kiszáradás alatt a citoplazmatikus vezikulumok membrán réteget képeznek a plazmalemma alatt és összeolvadnak a felszíni membránnal. A sejtmembránok tehát sértetlenül megmaradnak a kiszáradás alatt és készek a kiterjedésre újranedvesedés során. A NADP-kapcsolt glicerinaldehid-foszfát dehidrogenáz hatással van a kiszáradásra (Stewart és Lee 1972). Éppen a xerofiton rendbe tartozó mohák, mint a *Syntrichia ruralis* gyors kiszáradása látható károkat okoz, csökkenti a teljes klorofill tartalmat, a klorofill a:b arányt, megnövekszik az elektrolit veszteség és ebből következőleg gátolt a bruttó fotoszintézis (Schonbeck és Bewley 1981a). Egy-két órányi enyhe kiszáradás a gyors kiszáradás előtt kiküszöböli ezt, ami azt sugallja, hogy a helyreálláshoz idő szükséges.

2.1.3.4 Fény okozta károsodás

A kiszáradás jól ismert következménye a fotoinhibíció, mivel a fénykioltás csökken vagy hiányzik. Alacsony víztartalom mellett csupán a kiszáradástűrő mohák mutatnak fénykioltást. Elégtelen vízellátás mellett a túlzott gerjesztési energiát hő formájában képesek kibocsátani, ezzel elősegítik az újranedvesedés alatti gyors helyreállást.

A *Syntrichia ruralis* sokrétű szerkezeti változáson megy keresztül, melyek a felület visszaverő képességét is befolyásolják. Hamerlynck et al. (2000) szigmoid összefüggést tapasztalt a relatív páratartalom és a mohapárna hőmérsékletének harmatponttól való eltérése közt. Kezdetben lassú, majd gyors és ezt követően ismét lassú változást figyelt meg a hőmérsékletben, amely a vízvesztéssel párhuzamos változás volt. Ez összefügghet azzal a képességgel, hogy a felesleges gerjesztési energiát hő formájában vezeti el, ezzel védve a klorofillokat a kiszáradás során fellépő potenciális sérülésektől. A magasabb fényintenzitáson nőtt *Syntrichia ruralis* erősebb kiszáradástűréssel rendelkezik, mint az árnyékban nőtt társa, bár igaz, hogy az árnyékban nőtt mohának előnye származhat a hosszabb metabolikusan aktív periódusból és az erőforrások jobb kihasználásából ahhoz, hogy megfelelően alkalmazkodjon a lombozat nyitódásához vagy más zavarási tényezőhöz (Hamerlynck et al. 2002). Még a kiszáradás intoleráns mohák sem pusztulnak el teljes mértékben a tökéletes kiszáradás következtében. A látszólag élettelen mohák valószínűleg rendelkeznek élő sejtekkel, amelyek képesesek új növekedést megindítani. *Fontinalis*-sal végzet kísérletek is ezt bizonyítják: amikor a teljes vízmennyiségét elpárologtatták, a látszólag élettelen moha hóolvadás

után képes volt új hajtásokat hozni. A kiszáradt szövetek valószínűleg nem képesek helyreállni, de néhány sejt igen, amelyek új hajtások képzésével biztosítani tudják a populáció fennmaradását.

2.1.3.5 Kloroplaszt helyreállítása

A *Syntrichia ruralis* kloroplasztiszainak gyors helyreállításában jelentős szerepe van a génexpresszióban a kiszáradás és az újranedvesedés során bekövetkező specifikus változásoknak, amelyek új fehérjék szintézisét eredményezik. Lassú, fokozatos vízvesztés során hírvivő ribonukloprotein partikulumok (mRNP-k) keletkeznek a kiszáradó növényben, amelyek nagy számban kötnek meg rehidrineket kódoló mRNS-eket. Újranedvesedéskor a felszabaduló mRNS-ek transzlációja azonnal megkezdődhet, és a létrejövő rehidrinek között található az is, amelyik az újranedvesedés szakaszában az antioxidánsok képződéséért felelős (Oliver et al. 1997). Épp a kiszáradás alatti mRNP képzés miatt fontos a lassú kiszáradás a gyors helyreálláshoz (Oliver 1996). Gyors kiszáradás esetén az mRNP képzésre csak az újranedvesedés alatt van lehetőség. Wood et al. (1999) is alátámasztotta ezt. Olyan polipeptidek csoportját mutatták ki, amelyek csak újranedvesedés alatt vannak jelen. 71%-uk ismeretlen más növényi törzsben. Ezek legtöbbje nagyon hasonlít a Zeng és Wood (2000) által felfedezett cDNS *Rp115*-höz, amely mRNS-ként raktározott a kiszáradt gametofitonban. Létezik még két kiegészítő cDNS egység (*Elipa* és *Elipb*), amelyek jelentős mértékben hasonlítanak a korai fényindukálta fehérjékhez (Early Light-Inducible Proteins, ELIP; Zeng et al. 2002). Az ELIP csoport több mint 100 stressz-indukálható fehérjét tartalmaz (Heddad és Adamska 2002). Fénystresszre adott válasz során keletkeznek és a fotoszintetikus membránban akkumulálódnak, ahol fotoprotektív funkciót töltenek be. Erős rokonságban állnak a PSI és PSII LHCP-t kötő antenna fehérjéivel (fénybegyűjtő klorofill a/b antenna fehérje komplex). Az *Elipa* gének reagálnak a lassú kiszáradásra, a gyors kiszáradás-újranedvesedés ciklusra, sótartalomra, abszcizinsavra, intenzív fényen történő újranedvesedésre. Az *Elipb* gének az abszcizinsavra vagy az erős fényen történő újranedvesedésre reagálnak. Tehát az *Elipa* és *Elipb* adaptív választ nyújt a kiszáradás alatt a kloroplasztban jelentkező, fény okozta sérülésekre, így fontos szerepet játszanak a fotoszintetikus rendszer védelmében és/vagy helyreállításában (Zeng et al. 2002).

2.1.3.6 A kiszáradás-újranedvesedés gyakorisága

Újranedvesedés során a membránkárok helyreállítása és az energiaveszteség pótlása időt igényel. Számos mohánál az újranedvesedés első 24 órája javító mechanizmusokkal telik, csak ezt a szakaszt követően érnek el fotoszintetikus nyereséget. Ebből következően a gyakori, rövid, egymást követő kiszáradás végzetes lehet a legtöbb faj számára, még ha ugyanaz a moha képes elviselni a hosszú idejű kiszáradást. A kiszáradás gyakorisága sokkal fontosabb, meghatározóbb, mint annak hossza. Egy tizennyolc hetes kísérlet is ezt támasztja alá. A kísérletben résztvevő mohákat 6 nap nedves – 1 nap száraz, 1 nap nedves – 6 nap száraz, 1 nap nedves – 1 nap száraz, 7 nap nedves – 7 nap száraz időszakoknak vetették alá. A *Hylocomium splendens* ugyanolyan jól növekedett folyamatosan nedves körülmények közt és a 6 nap nedves – 1 nap száraz periódus alatt. A többi kezelés alatt kicsit, vagy alig növekedett. *Rhytidiadelphus loreus* jobban növekedett folyamatosan nedves állapotban, mint 6 nap nedves – 1 nap száraz és 7 nap nedves – 7 nap száraz periódus alatt. A többi kezelés alatt alapjában véve nem volt növekedés (Dilks és Proctor 1976b). A *Syntrichia ruralis* var. *arenicola* (syn. *Tortula ruraliformis*) adatai olyan változóak voltak, hogy nem tudták értelmezni, de bizonyították, hogy 63 nedves-száraz ciklus sem volt ártalmas. *Rhytidiadelphus loreus* azonban edződést mutatott, míg a *Syntrichia ruralis* var. *arenicola* mindig készen állt a kiszáradásra, így érthetően edződés sem volt megfigyelhető. A *Syntrichia ruralis* edződése azonban jól ismert, hiszen a napi kiszáradás-újranedvesedés eseménye erősebb kiszáradástűrést eredményez (Schonbeck és Bewley 1981b). A boreális erdők mohafajai számára a nedves-száraz periódus kevésbé fontos. *Dicranum majus* és a *Rhytidiadelphus loreus* különböző vízellátási rezsimnek

kitéve igen változatosan reagált, következetes minta nélkül. A relatív növekedési ráta nőtt a nedves-száraz ciklus hosszának megnyúlásával, ami azt sugallja, hogy képtelenek az éjszakai harmatot kihasználni az azt követő nap száraz időszakához. E fajok a boreális erdőkre jellemzően a heti vagy hónaponkénti nedves-száraz ciklusokhoz adaptálódtak. Az antarktiszi nedves élőhelyen előforduló mohák érzékenyek a gyakori nedves-száraz ciklus okozta sérülésekkel szemben.

A fotoszintetikus ráta jelentős csökkenése mutatkozott a kiszáradt periódus hosszának növekedésével. A szárazabb élőhelyről származó mohák adaptálódtak a rövid időtartamú újranedvesedéshez (Davey 1997). Ez összeegyeztethető más száraz élőhelyekkel is, ahol a késő esti-kora reggeli harmat a rendelkezésre álló víz legjelentősebb forrása. A félsivatagi gyepben élő *Syntrichia ruralis* éjszakai harmatból nyert vízmennyisége elegendő ahhoz, hogy pirkadatot követő másfél óra után nettó fotoszintetikus nyereséget érjen el. Bár ez a nyereség több napon keresztül még nem elég a szárazabb órák szénveszteségének ellensúlyozására. A szénnyereség valószínűleg nem napi, hanem éves skálán jelentkezik, ami magába foglalja a nedvesebb időszakok fotoszintetikus gyarapodását is (Csintalan et al. 2000).

2.1.3.7 Biokémiai adaptáció

A szárazsághoz történő edzés alatt a sejtnek meg kell óvnia magát az oxidatív károktól és a makromolekulák konformáció változásától, ez a védelem pedig a kiszáradás intenzitásától és időtartamától függ (Proctor 1990 és Alpert 2000). Seel et al. (1992a) vizsgálták a szuperoxid-dizmutáz aktivitását (reaktív oxigéngyököket alakítja át hidrogénperoxiddá és oxigénné) *Syntrichia ruralis* var. *arenicola* kiszáradástűrő, és *Dicranella palustris* folyóvízi mohában, amely korlátozott kiszáradástűrő. Ezen enzim aktivitása növeli a membránintegritást (Dhindsa és Matowe 1981; Dhindsa et al. 1981; Gong et al. 1997). A *Syntrichia ruralis* var. *arenicola*-ban magasabb volt a szuperoxid-dizmutáz aktivitása mind nedves, mind kiszáradt állapotban, mint a *Dicranella palustris*-ban. A peroxidáz és az aszkorbát-peroxidáz (peroxidok vízzé és oxigénné alakítása) aktivitása nem volt összefüggésben a nedvességi állapottal. Ennek ellenére mindkét faj kimerítette az antioxidáns aszkorbinsav szintjét kiszáradás alatt. Ebből arra következtettek, hogy az antioxidánsok fontosabbak, mint a kloroplasztiszbeli peroxidok eltávolítása. A *D. palustris*-ban nagyobb lipidperoxidációt találtak, mint a *Syntrichia ruralis* var. *arenicola*-ban (Seel et al. 1992b). A szuperoxid-dizmutáz aktivitásának növelésében a Ca^{2+} is jelentős szerepet játszik, ennek következtében nő a membránintegritás (Gong et al. 1997).

2.1.3.8 Az abszcizinsav szerepe

A májmohákban lunulársav jelenik meg, mint nyugalmi hormon, míg más növényekben ezt a szerepet az abszcizinsav tölti be. A lunulársav felkészíti a májmohákat a kiszáradásra (Schwabe 1990). Ugyanakkor a májmohák nagyon érzékenyen reagálnak az abszcizinsavra. A *Riccia fluitan* és *Marchantia polymorpha* esetében megakadályozza a kiszáradás okozta károsodást (Pence 1998). Az abszcizinsav kezelés növeli a mezofiton *Atrichum undulatum* kiszáradástűrését. Az abszcizinsav előkezelés csökkenti az energiaátvitelt a fénybegyűjtő klorofill II komplex és a PSII között. Ez a PSII oldalon csökkenti a reaktív oxigén képződését és ezzel edzi a mohát a kiszáradás stresszel szemben (Beckett et al. 2000). A kiszáradás egyik következménye a membránintegritás elvesztése, ami által áteresztőbbé válik a membrán (Bewley 1979). *Atrichum androgynum* abszcizinsav kezelése csökkenti a K^+ vesztést hasonló módon, mint a kiszáradást megelőző dehidratációs kezelés (Beckett 1999). Ez a faj, és talán több is, a száraz időszak előrehaladtával edződést mutat. Ezt bizonyítja az is, hogy a száraz időszak kezdetén az intercelluláris K^+ tartalmuk 80%-át elvesztik, de az évszak végére ez a veszteség 25%-ra esik vissza (Beckett és Hoddinott 1997).

A szárazságstressz változásokat okoz a membrán foszfolipid összetételében. Redukálja a thilakoid zsírsavakat, ezzel klorofill károsodást eredményez, mindennek következménye a

fotoszintézis elvesztése. Az abszcizinsav kezelés csökkenti a membrán lipidkárosodásának kiterjedését (Guschina et al. 2002). A *Frullania atrata* szimulált nedves-száraz ciklus alatt lényeges mennyiségű glükózt, erithritolt, glicerint és szacharózt termelt (Coxson et al. 1992). Mindez azt mutatja, hogy a cukrok magasabb koncentrációja segíthet a májmohák kiszáradás alatti túlélésében. Robinson et al. (2000) *Bryum pseudotriquetrum*-ban sztachiózt talált, amely a magok kiszáradástűrésében szerepet játszó ismert oligoszacharid. De ezt nem találta meg a *Ceratodon purpureus* (toleránsabb) vagy *Schistidium antarcticum* (kevésbé toleráns) esetében. Mindez jól mutatja, hogy a kiszáradáshoz nem minden mohának ugyanaz az adaptációs háttere.

2.1.4 A fény, mint környezeti tényező

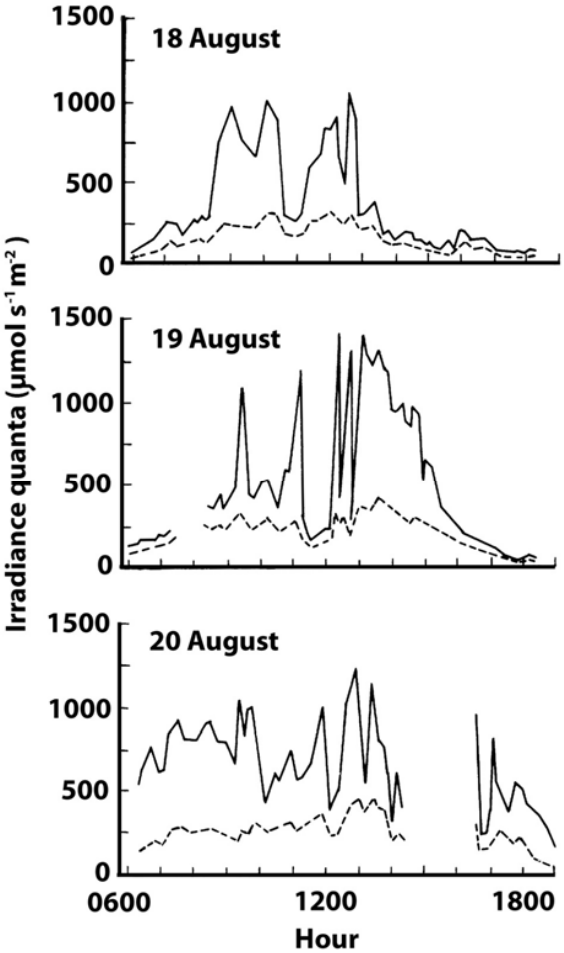
2.1.4.1 Árnyéknövények

A fotoszintetikusan aktív besugárzás mérésére ma már számos eszköz áll rendelkezésünkre, de ezek mégsem nyújtanak pontos ismeretet arról az energiáról, amely aktiválja adott pillanatban a fotoszintetikus folyamatokat. Az erdei aljnövényzet vagy a víz alatti élővilág a napsugárzás teljes spektrumából nem egyenlő arányban osztozik. Ugyanakkor a levélbe belépő fény nem csupán a klorofillokkal találkozik, hanem az antenna pigmentek változatos keverékével. A sejt alakja szintén meghatározó. A sejtfal struktúrájától függően képes elhajlítani, fókuszálni vagy éppen szórni a beeső fénysugarakat.

Vajon mi az oka a mohák sikerességének alacsony fényintenzitás mellett? Az egyik tényező minden bizonnyal az egyszerű struktúra, a másik sok esetben az egy sejtréteg, amely a fotoszintetikus sejtjeik közvetlen megvilágítását teszi lehetővé. A legtöbb moha azonban élettanilag is jelentős árnyékadaptációt mutat, amit az alacsony klorofill a:b arány is tükröz. Árnyékadaptált mohák esetében ez 1.0-2.5:1 (Mishler és Oliver 1991), míg fénykedvelő edényes növényeké C_3 = 3:1, C_4 = 4:1 (Larcher 1983). A klorofill-tartalom értékek típusosan árnyékadaptált jellegre utaltak 39 moha- és 16 májmoha faj vizsgálatakor (Marschall és Proctor 2004). A teljes klorofill tartalom átlagértéke mohafajokban 1.64 mg g^{-1}, májmohákban 3.76 mg g^{-1} volt. A klorofill a:b arány az előbbiben 2.29, míg az utóbbiban 1.99 volt, ami a májmohák erősebb árnyékadaptációját mutatja. A kisebb klorofill a:b arány megnövekedett klorofill-b szintet jelent, amely az árnyékadaptáció velejárója. Ez több foton elnyelését teszi lehetővé, amelyet a klorofill-a felé továbbít. A mohák 583 µmol $m^{-2}s^{-1}$ PPFD (fotoszintetikus foton áram sűrűség) mellett, a májmohák 214 µmol $m^{-2}s^{-1}$ PPFD mellett érték el a fotoszintézisük 95%-os telítettségét, ami szintén alátámasztja, hogy a májmohák az alacsonyabb fényintenzitás viszonyokhoz jobban alkalmazkodtak. Nem meglepő, hogy a mohák között a *Polytrichum* fajok fotoszintézise magasabb PPFD érték mellett telítődött. Számukra a lamella rendszerük biztosít jelentős felületet a gázcsere számára, amely megnövekedett fotoszintetikus kapacitást tesz lehetővé (Marschall és Proctor 2004).

A poikilohidrikus mohák belső víztartalom-szabályozása jelentősen függ a légtér nedvességtartalmától. Fotoszintézisük maximumát a kora reggeli órákban érik el, amikor a lecsapódó harmat biztosít sejtjeik számára elegendő vízmennyiséget vagy éppen felhős, esős időszakban aktívak. Ezen növények azon időszakot, mikor magas fényintenzitás érné őket, kiszáradt állapotban töltik, így fotoszintetikus rendszerük sem találkozik magas PPFD értékekkel (Tuba 1987). Ésszerű, hogy a klorofill tartalmuk és a fénykompenzációs pontjuk is az alacsony fényintenzitás viszonyokkal áll összhangban. A fénytelítettségi pontjuk alacsonyabb a virágos növényekéhez viszonyítva, de a fénykompenzációs pontjuk magasabb, mint az árnyék adaptált virágos növényeké, ami azt sugallja, hogy a mohák képesek az un. sunfleck-ek (fényfolt mozgása vagy a lombozat hézagai által biztosított rövid, közvetlen megvilágítás) hasznosítására (Larcher 1983). Mivel a mohák nagy része nem rendelkezik gázcserenyílásokkal, így a sztóma nyitódás sebessége nem korlátozza a CO_2 gázcserét, mint az edényes növényeknél. Mohaszinten a légkörihez képest esetlegesen fellépő magasabb CO_2 koncentráció lehetővé teszi a fénytelítési pont megemelését, ezzel nagyobb

fotoszintetikus nyereség elérését, ha a mohát hirtelen magasabb fényintenzitás éri, például fénypászta formájában. A mohák tehát sztómák hiányában azonnal képesek kihasználni a rövid ideig hirtelen fellépő intenzív megvilágítást. A fénypászta által megvilágított moharészek eredményesebben fotoszintetizálnak és a képződött szénhidrátot képesek megosztani az árnyékban tartózkodó részekkel (Skré et al. 1983a). A függőlegesen felfelé növő mohák esetén, mint a *Polytrichum* fajoknál is ismert, hogy az egymással kapcsolódó klón tagok képesek a fotoszintetikus termékeket transzlokációval egymásnak átadni.

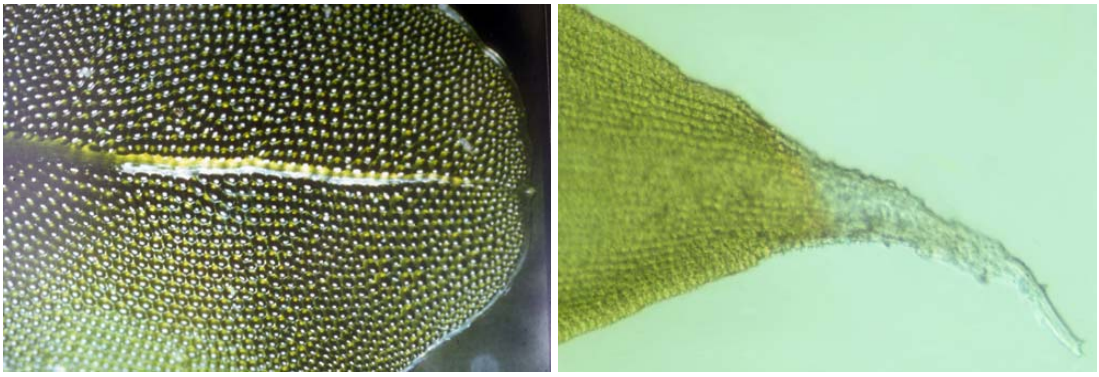


7. illusztráció: A moha felületét érő (szaggatott vonal), és a teljes besugárzás (összefüggő vonal) 3 egymást követő nap alaszkai fekete fenyőerdőben (Skré et al. 1983a)

A levél szerkezete érdekes módokon képes adaptálódni a fényviszonyokhoz, a minél több fény kihasználásához. A hajtásos növényeknél írták le először gömbölyded epidermisz sejteket (lencsesejtek), melyek a fényt a levél belsejébe fókuszálják. Árnyékadaptált leveleknél ezek a lencsesejtek gömbölyűek, míg fénykedvelőknél elliptikus alakúak (DeLucia et al. 1996). A mohákban is találtak un. mamillákat (felületi sejtfalak kitüremkedő része, duzzadt sejt), amelyek hasonlóak a lencsesejtekhez, de a fény fókuszálásában betöltött szerepük még nem teljesen ismert. Az egymást átfedő levelek esetében a fedő levelek sejtjei szolgálhatnak lencsesejtekként. A sejtek kloroplasztiszai a sejtek perifériájára, a sejtfalakhoz közel rendeződnek, így lehetővé teszik, hogy a sejt fókuszálni tudja a fényt megnövelve ezzel a fénykihasználást. A lejjebb elhelyezkedő levelek belsőbb pozíciójuk révén nedvesebbek és a felettük elhelyezkedő lencsesejtek fókuszáló képességükkel kedvezőbb fényviszonyokat teremtenek.

A különböző mohák eltérő felületi fényvisszaverő sajátossággal rendelkeznek, de ez a különbség nem korrelál a pigment-koncentrációval. Ez arra utal, hogy a felület alakjának és a víztartalomnak nagyobb szerepe van a felület fényvisszaverő tulajdonságainak alakításában. A

levelek formája is befolyásolja a kloroplasztjaik kitettségét. A konkáv levelek megtartják a vizet, míg a konvex levelek kiszáradnak és sejtjeik nagyobb része megvilágított (Proctor 1982). A papillával rendelkező mohák esetén, mint a *Thuidium* és *Hedwigia* fajoknál, míg a levélfelület nedves marad, a papilla vékony csatornaként úgy működik, mint az optikai szál. A fény a palillákon keresztül fókuszálódik a kloroplasztokba. Amikor a levél kiszárad, a papillák viaszos bevonatuknak köszönhetően visszaverik, szórják a beeső fényt.



8. illusztráció: Balra a *Plagiomnium tuomikoski* mammilla sejtjei, amelyek fókuszálják a fényt a sejtekbe. Jobbra a *Hedwigia ciliata papilla* sejtjei (Janice Glime).

Simon (1987) két kiszáradástűrő moha és egy mezikus (kevésbé toleráns) mohafaj LAI értékeit hasonlította össze. A *Syntrichia ruralis* 44, a *Ceratodon purpureus* 129, a *Hypnum cupressiforme* 103 LAI értékekkel rendelkeztek. Ezek az értékek a többi növényhez képest óriásiak. A virágos növényeké 4-6, a fűféléké 8-10 (Larcher 1995). Az edényes növények levelei a maximális megvilágítás elérése végett minimális átfedéssel helyezkednek el. A mohák esetében a tömötten elhelyezkedő, átfedő levelek önárnyékolást eredményeznek. A levelek erősen függőleges orientációja minimális közvetlen megvilágítást eredményez, melynek következtében az elegendő fényenergia begyűjtéséhez több levélre van szükség. A nagy levélfelület lehetővé teszi a talajközeli magas CO_2 szint megkötését. A másik előnyt a függőleges növekedés és a tömött párna adja, amelyben a csúcsi levélcsoportokat éri maximális megvilágítás. Másrészről tulajdonképpen a teljes mohaszál viselkedik úgy, mint a hajtásos növények levele. A levelek átfedései védik a klorofillokat az UV sugárzás okozta károktól és segítenek megőrizni a nedvességet a belső terekben (Simon 1987).

A besugárzás csökken a mohapárna belseje felé hatolva. A veszteség a 675 nm körüli hullámhossz tartományban nagyobb, mint 450 nm körül a klorofillok fényelnyelése következtében. A fényintenzitás csökkenés mértéke fajonként változó, függ a szárak sűrűségétől, a levelek méretétől és elhelyezkedésétől, a pigment-tartalomtól. A moha nedvességvesztése során a csúcsi illetve átfedő felsőbb levelek összeponddörödnek, ennek következtében a fény mélyebb rétegeket ér el a mohapárnában, amelyben a levélkék még nedvesek, fotoszintézisre képesek, így a szárazabb csúcsi rész fotoszintetikus veszteségét kismértékben kompenzálni tudják (Davey és Ellis-Evans 1996). Bates (1988) vizsgálta a szárak egymástól való távolságának hatását a csúcsi növekedésre és elágazás fejlesztésére. 5, 10, 20, és 50 mm szártávolságokat vizsgálva azt tapasztalta, hogy a főtengely növekedését a csökkenő térköz előmozdította. Bár a legsűrűbb párnában előfordult etioláció, de „önritkítás” nem jelentkezett, a teljes növekedés a sűrűbb, kisebb térközű párnákban volt optimális. A produktivitás a legsűrűbb kolóniákban volt a legnagyobb (1000 hajtás/m^2). Mivel a növekedés a csúcsi részen jelentkezett, az 5 mm térköz mellett a fényveszteség hatása csekély és a víztartalom megtartása jelentős. A sűrűbb párnában a vízmegtartás előnye jelentősebb hatású, mint a levelek megvilágításában bekövetkező csökkenés. Hoeven és During (1997) három pleurokarp moha (*Calliergonella cuspidata*, *Ctenidium molluscum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*) hajtás sűrűségének hatását vizsgálta. Abban az esetben, amikor a hajtás sűrűséget 50%-ra ritkították, a *Calliergonella cuspidata*, *Rhytidiadelphus squarrosus* esetében az eredeti párnasűrűség gyorsan visszaállt. Ebből azt következtették, hogy a hajtások sűrűségét belső mechanizmusok szabályozzák. A *Ctenidium molluscum* hajtásainak 50%-os ritkítása mind a növekedésben, mind a fotoszintézisben növekedést

eredményezett. Ez valószínűleg az eltérő morfológiájával magyarázható, az átfedő levelekkel jobban ki tudja használni a ritkább párna adta előnyöket (van der Hoeven 1999). A mohafajok változatosságából adódóan a nedvesség/fény trade-off mechanizmusa igen eltérő, sok esetben a fényért történő versengés erősebben meghatározza a párnasűrűségét, mint az alacsony vízkészlet. Alacsony fényintenzitás mellett ritkább hajtássűrűség kedvez a produkciónak (Pedersen et al. 2001, Bergamini et al. 2001, Scandrett és Gimingham 1989). A ritkább hajtássűrűségű párnában az elágazások száma szintén nő (Rydgren et al. 1998, Pedersen et al. 2001). A különbségeket és a változatos nedvesség/fény trade-off mechanizmusokat alátámasztják a természetes mohapárna 3 cm mélységében mért PAR adatok is. *Hylocomium splendens* párnában ~17%; *Pleurozium schreberi* párnában ~8%; *Pleurozium schreberi* és *Polytrichum commune* kevert párnájában ~12%; *Sphagnum subsecundum* párnában csupán 1% csökkenés mérhető (Skré et al. 1983a).

A S*yntrichia ruralis* klorofill a:b aránya 1.0-2.5 (Mishler és Oliver 1991), a magasabb klorofill koncentráció intenzív megvilágítás mellett tapasztalható (Hamerlynck et al. 2002). A fényen nőtt S*yntrichia ruralis* klorofill a:b aránya az árnyékadaptált edényes növények értékeihez közelít, míg a karotinoid:klorofill aránya a fényadaptált edényesekéhez. Ez az akklimatizációs válasz megváltozik reciprok transzplantációs kísérletben, ami arra utal, hogy ez a faj képes rövid időn belüli korrekciókra. Mindemellett azonban az áthelyezett fényadaptált növények nem teljesítettek olyan jól árnyékban, mint az eredendően árnyékban nőtt növények. Hamerlynck et al. mindebből arra következtettek, hogy az eredetileg fényadaptált növények jó ideig képesek megtartani a kialakult fotoprotektív működésüket, azt csak igen lassan veszítik el, míg az árnyékadaptált növények – az eredetileg magasabb nedvességtartalmuknak köszönhetően – a hosszabb ideig tartó aktivitásukat őrizték meg egy ideig, ami számukra a megváltozott körülményekhez való gyorsabb alkalmazkodást tette lehetővé. Ez az alkalmazkodási képesség az, ami a szemi-arid füves élőhelyeken való fennmaradásukat biztosíthatja. Tuba (1987), ahogy azt már korábban említettem, erre egy ettől eltérő magyarázatot ad. Szerinte ez az alacsony a/b arány a poikilohidrikus fajok számára azért lényeges, mert víztartalmuk mindenkor a levegő nedvességtartalmának függvénye, ami legfőképp alacsony megvilágítási körülmények között, viharok vagy a kora reggeli viszonyok idején kedvező. Minthogy ezek a növények rendszerint már kiszáradnak, mire a fényintenzitás megnő, teljesen logikus, hogy klorofill-tartalmuk az alacsonyabb megvilágítási körülményekhez alkalmazkodik, ugyanakkor az árnyékadaptált virágos fajoknál valamivel magasabb fénykompenzációs pontjuk az alkalomszerűen előforduló fénypásztákban jobb kihasználását biztosítja.

Rincòn (1993) hat mohafajt vizsgált hét különböző fényintenzitáson. Alacsony fényviszonyokon az összklorofill tartalom magasabb volt, míg a klorofill a:b arány nem változott szignifikánsan a kezelések közt. Ellenben az antarktiszi *Ceratodon purpureus* populáció klorofill a:b aránya csökkent a fényintenzitás emelkedésével (Post 1990). A fényviszonyok változásával a klorofill tartalomban bekövetkező változások nem minden mohafajnál adnak hasonló válaszreakciót, ez fajonként eltér és függ az élőhely környezeti viszonyaitól. A karotinoid tartalom nő alacsony fényintenzitáson, mivel a fénybegyűjtő antenna rendszerben fontos szerepet töltenek be, hasonlóan a klorofill-b-hez. Más pigmentek koncentrációja azonban intenzív megvilágításon emelkedik, mint például a lutein és a xantofill ciklus pigmentjei, mindez várható, hisz a túlzott gerjesztési energia elvezetésében játszanak nélkülözhetetlen szerepet. A fényintenzitástól függően tehát a pigmentek koncentrációja együtt változik. A teljes klorofill tartalom általában erősen korrelál a teljes karotinoid tartalommal, a lutein és a xantofill ciklus pigmentjei szintén erős pozitív korrelációban változnak. Az antociánok kevésbé erősen korrelálnak a klorofillokkal. A fotoprotektív pigmentek (zeaxanthin, anteraxanthin) negatív korrelációban állnak az összklorofill tartalommal (Lovelock és Robinson 2002). A hidratált mohák az edényes növényektől eltérően csupán kevés számú zeaxanthint igényelnek reakciócentrumonként a fényenergia elosztás érdekében (Bukhov et al. 2001; Heber et al. 2005). A kiszáradásfüggő fluoreszcencia kioltás független a zeaxanthintól, inkább a PSII reakciócentrum jellegzetessége, mint az antenna pigmenteké.

Számos mohafaj sejtjében képesek a kloroplasztok a fény irányában elmozdulni, így maximalizálni fényenergia elnyelésüket. A *Physcomitrella patens* előtelepében a klorofillok elrendeződésének fontos meghatározója a fény beesési szöge, intenzitása, hullámhossza. Ha a

fénysugár merőleges a protonema tengelyére, a kloroplasztok a kereszt sejtfalakhoz közel akkumulálódnak. Ha párhuzamos az előtelep tengelyével, azaz merőleges a keresztfalakra, nem történik kloroplaszt akkumuláció. Az alacsony fényintenzitás szintén klorofill vándorlást idéz elő a sejtfalak irányába, míg magas fényintenzitás nem (Kadota et al. 2000). Ezt a válaszreakciót a fitokróm rendszer közvetíti. Ez a válasz mechanikai ingerre is kialakul. A kloroplaszt kevesebb, mint harminc perc alatt a sejt azon oldalára vándorol, ahol az inger érte. Talán lehet ez egy magas fénnyel szembeni adaptáció, a kloroplaszt a fényforrástól távolabb az aljzathoz közelebb helyezkedik el, kihasználva a citoplazma szűrő funkcióját, ezzel védve magát az UV sugárzástól.

A *Sphagnum fimbriatum*-ban az alacsony fényintenzitáson az összlipid készlet nő, bár sötétben ez csökken. Ha az alacsony fényintenzitás alacsony hőmérséklettel párosul, a mohában több palmitin-, sztearin-, linolén- és arachidonsav raktározódik a kloroplaszt zsírsavaiban (MGDG, monogalaktozil-diglicerin), ugyanakkor az olaj- és a-linolénsav koncentrációja csökken. A MGDG zsírsavak fontosak a moha hidegedzésében, módosítják az anyagcserét az alacsony hőmérsékletnek megfelelően (Koskimies-Soininen és Nyberg 1991). Az arachidonsav fagyáspontja -49.5 ºC (Gellerman et al. 1972), ezzel megtartja a membrán fluiditását minden hőmérsékleten, ahogy ezt *Sphagnum fimbriatum*-ban természetes körülmények közt tapasztalták.

2.1.4.2 Magas fényintenzitás hatása

A mohák lehetőségei a fényintenzitás-skála mindkét végén korlátozottak. Alacsony fényintenzitás mellett nem jutnak elegendő energiához, hogy pótolják a légzésből származó veszteséget, a másik végén a skálának, erős megvilágítás esetén klorofill károsodást, fénygátlást szenvednek.

Számos mohafaj rendelkezik bizonyos morfológiai szűrővel, amely megvédi őket a magas fényintenzitástól. A *Polytrichum* fajoknál ilyen a levél lamelláit körülzáró levéllemez megnyúlása, az un. lamina. Más fajok levelei filamentumokkal (*Crossidium*), hyalin csúcsokkal (*Hedwigia ciliata, Bryum argenteum*), szálkákkal (*Syntrichia ruralis*) rendelkeznek. Ezen képződmények és a levelek átfedése segítik elterelni a fénysugarakat mielőtt azok bejutnának a sejt belsejébe. Kiszáradás alatt számos faj a leveleit összepöndöríti, a szár köré göngyöli, vagy erősen egymásra préseli, így védi a szár tengelyéhez közelebb fekvő leveleket. A papillák struktúrája biztosítja, hogy nedves állapotban fényáteresztőbbek: fényáteresztő képességük mintegy megkétszereződik. A pázsit növekedési formájú mohák önárnyékolással védik az alsóbb leveleiket az intenzív fénytől (Schofield 1985).

Az egyik lehetőség a klorofill és a DNS védelmére a színes pigmentek, melyek szűrőkként abszorbeálják a fényt. Ezt a pigment produkciót fiziológiai mechanizmusok segítik elő. Az etilén gátolja a karotinoidok és klorofillok szintézisét, de stimulálja a piros pigmentek termelődését (Kang és Burg 1972). A piros pigmentek képződését a vörös fény gátolja. Az etilén termelését a CO_2 gátolja, képződéséhez O_2-re van szükség. A vörös pigmentek főleg alacsony hőmérsékleten általánosak a mohákban. Intenzív fényen és hidegben magas a fotoszintézis/fotorespiráció aránya, mivel a fénylégzés intenzitása alacsony hőmérsékleten alacsony, és a fotoszintetikus aktivitás bár csökken ezen a hőmérsékleten, de kisebb mértékben, mint a fotorespiráció. Ez a magas arány nagy O_2/CO_2 arányt eredményez, ami az etilén termelés fokozódásához vezet. Az etilén megemelkedett koncentrációja gátló hatást fejt ki a karotinoidok és klorofillok termelődésére és stimulálja az antocián képződést. Az eredő pigmentáció másképp fogja visszaverni, szórni és áteresztení a vörös fényt. Minthogy a vörös fény (a fitokróm rendszer közvetítésén keresztül) az etilén termelés inhibitora, ez a rendszer önszabályozásra képes azáltal, hogy a felhalmozódó vörös pigment lecsökkenti vagy akár ki is kapcsolja az etilén szintézist, és emellett még meg is védi a klorofillokat a felesleges mértékű gerjesztéstől.

Maseyk et al. (1999) megvizsgálta a *Sphagnum cristatum* különböző színű mintáit, hogy meghatározza a pigmentáció fotoszintetikus válaszra gyakorolt hatását. A barna moharészek nagyobb fényintenzitást igényeltek, mint a zöld részek, amelyeknek alacsonyabb volt a kvantum hasznosításuk és magasabb a fénykompenzációs pontjuk. Mindez azt sugallja, hogy a pigmenteknek

szerepük van a fény kiszűrésében. Adalékként érdekes korreláció emellé, hogy a barna mintáknak magasabb volt az optimális víztartalom tartománya (1400-3000%), mint a zöld mintáknak. A *Sphagnum* fajok jellegzetes vörös pigmentje a sphagnorubin, melynek koncentrációja a nyitottabb élőhelyen a legnagyobb. A sphagnorubin mennyisége nem korrelál a klorofill tartalommal, sem a növekedési rátával (Gerdol 1996). A sphagnorubin rokonságban áll az antocianidokkal (Rudolph et al. 1977) és *Sphagnum magellanicum*-ban a szintézise összefüggésben van a klorofill koncentráció gyors változásával (Schmidt-Stohn 1977). Sphagnorubin éjszakai hideg (5 C) és nappali intenzív megvilágítás mellett képződik, nem képződik abban az esetben, amikor mindkét napszak meleg (18 C) (Rudolph et al. 1977, Gerdol et al. 1998).

Az antenna pigmentek közül a karotinoidok a magas intenzitású UV fény okozta károktól is védik a klorofillokat. Ezek közül is a xanthofill pigmentek koncentrációja emelkedik meg például antarktikus kitett élőhelyen. A violaxanthinnak fotoprotektív szerepe van, ezért mennyisége jelzi, ha a moha folyamatos magas szintű fotoinhibíciós stressznek van kitéve (Lovelock és Robinson 2002).

A magas fényintenzitású viszonyok gyakran kapcsolódnak száraz körülményekhez. A száraz viszonyok közt élő mohák mégis igen ritkán szenvednek fénykárokat kiszáradási időszak alatt és a fotoszintetikus aktivitását szinte azonnal képes helyreállítani újranedvesedés után, mindehhez nem igényelnek új klorofill szintézist (Di Nola et al. 1983). A kiszáradástűrő *Syntrichia ruralis* kiszáradás alatt is megtartja pigmentjeit, így azok fotoszintetikus funkciója gyorsan visszatér újranedvesedés után (Hamerlynck et al. 2002). *Hedwigia ciliata*, *Hypnum cupressiforme*, *Leucodon sciuroides*, *Orthotrichum cupulatum*, *Pleurochaete squarrosa*, *Porella platyphylla*, és *Syntrichia ruralis* kiszáradástűrő mohafajok képesek fotoszintetikus aktivitásukat gyorsan helyreállítani kiszáradás után, míg a nem kiszáradástűrő *Barbula ehrenbergii*, *Cinclidotus aquaticus*, *Conocephalum conicum*, *Lunularia cruciata*, *Palustriella commutata*, *Philonotis calcarea*, és *Rhynchostegium riparioides* képtelenek voltak fotoszintetikus aktivitásukat visszanyerni (Deltoro et al. 1998b). A kiszáradás-toleráns mohafajokban a fehérje protonálódása összefügg a zeaxanthin szint emelkedésével, amely alkalmas a túlzott mértékű abszorbeált fényenergia hőenergia formájában történő kisugárzására (Heber et al. 2001). A kiszáradás-toleráns leveles májmoha *Frullania dilatata* xanthofill koncentrációját vizsgálva a kiszáradásra adott válaszreakcióként emelkedik a de-epoxidált xanthofillok mennyisége. Mindez nem következik be a nem kiszáradástűrő *Pellia endiviifolia*-ban, amelynek kisebb a fényenergia disszipációs képessége kiszáradás alatt. Újranedvesedés után a *Frullania dilatata* gyorsan visszaszerzi teljes fotoszintetikus képességét, míg a *Pellia endiviifolia* visszafordíthatatlan károkat szenved a PSII-ben. A *Frullania dilatata* kiszáradás indukálta zeaxanthin termeléssel rendelkezik. A *Pellia endiviifolia* esetében nem lehet kizárni, hogy a károsodott membránon keresztül K^+ vesztés is bekövetkezik (Deltoro et al. 1998a). Bartoskova et al. (1999) *Rhizomnium punctatum* leveleit vizsgálva kiszáradás alatt 50%-os csökkenést tapasztalt a klorofill fluoreszcencia spektrum F685/F735 arányában, a F475/F436 arányban viszont nem történt változás. Az energiatranszfer szintjében nem talált olyan funkcionális változást, melyet a kiszáradás okozott volna. Ebből inkább arra gondolt, hogy a fluoreszcencia arányban bekövetkezett változás a kloroplaszt átcsoportosításának eredménye, amely a kloroplaszt reabszorbciójának hatását növeli.

Alpin területen, ahol az UV sugárzás intenzívebb, a mohák szintén ki vannak téve a kiszáradás viszontagságainak. Kiszáradás és újranedvesedés alatti fluoreszcenciájuk eltér az azonos helyen élő hajtásos növényekétől. Kiszáradt állapotban a *Grimmia alpestris* nagyon alacsony fluoreszcenciát mutatott, ami az edényesek esetén nagy volt. Ezzel szemben az újranedvesedés során a mohák és zuzmók klorofill fluoreszcenciájában emelkedés tapasztalható, míg a hajtásos növények esetén csökkenés. Ez a különbség abból adódik, hogy a kriptogámok nem szenvednek fénykárosodást a kiszáradt állapotban. Bár mindkét növénycsoportnál adott a fluoreszcencia kioltás lehetősége a megfelelő kioltók képződése révén, de csupán a kiszáradt mohák és zuzmók válaszolnak az elnyelt fényenergia elvezetéseként a fluoreszcencia intenzitás csökkenésével. A vizsgált alpin fajok közül csak a *Grimmia alpestris* rendelkezik olyan deaktivációs úttal, amely a kiszáradás és az újranedvesedés alatt egyaránt lehetőséget biztosít a megvilágítás hatására fellépő károsodás elkerülésére (Heber et al. 2000).

Beckett et al. (2005) *Atrichum androgynum* edződését figyelte meg lassú kiszáradás alatt. Az a moha, amely a teljes kiszárítást megelőzően egy lassú, mérsékelt kiszáradásnak volt kitéve, jobban helyreállt az újranedvesedés után, mint az, amelyet teljesen nedves állapotból azonnal kiszárítottak. Az edződés eredményeképpen jelentősen megnőtt a nem-fotokémiai kioltás az újranedvesedés első pár órájában, amikor a fotofoszforiláció már végbemegy, de szénmegkötés még nem, így ekkor a fénykárok elleni védekezés igen nagy fontosságú. Annak érdekében, hogy az újranedvesedés alatt hatékony védelem álljon rendelkezésre, már a fokozatos kiszáradás során kialakul ennek a feltétele, amit az edződés alatt megfigyelt lecsökkent fotokémiai hatékonyság jelez.

A legtöbb moha mechanikai változásokkal is válaszol a kiszáradásra, amelyek segítik a fény káros hatásával szembeni védekezésben. A *Hedwigia ciliata* a szárához préseli leveleit és az elágazások csúcsai felfelé kunkorodnak, csökkentve ezzel a kitettséget. A *Syntrichia ruralis* levelei összepöndörödnek és függőlegesebb irányultságúak lesznek. Hamerlynk et al. (2000) szerint a *Syntrichia ruralis* a szerkezeti és fiziológiai sajátosságok jól összehangolt készletével rendelkezik a fotoszintetikus integritás fenntartása érdekében. Ez nem csupán a levélpozíció változtatásának képességét jelenti, hanem azt is, hogy meg tudja változtatni a levélfelület visszaverő képességét. E módosítás eredményeképp a száraz levélfelületről több fény verődik vissza, mint a nedvesről.

Elkerülési lehetőséget jelent a sziklák, kövek alatti növekedés. Ilyen élőhelyen a mohákat csak az esetlegesen átszűrődő vagy a felszínről visszaverődő fény éri. A *Syntrichia inermis* sivatagi körülmények közt az erős besugárzást és szárazságot fényáteresztő kövek alatt éli túl (Werger és During 1989). Kvarckavicsok között sok esetben a látható fény 5 cm-es mélységbe is behatol. A kvarc hővisszaverő képességével is kedvez, alatta akár 7 C-kal is alacsonyabb lehet a hőmérséklet, mint fekete vulkanikus kőzet alatt. Homokdűnéken vagy vulkanikus tufán általános az akrokarp mohafajok megtelepedése. A szél által eltemetett egyedek a felszín alatt is képesek felfelé növekedni és idővel felbukkannak a napfényre, de eltemetve is fotoszintetizálhatnak, mert a homok a beeső fény nagy részét levezeti a fénytörés és fényvisszaverődések révén.

2.1.5 Hőmérséklet hatása

Az a hőmérséklettartomány, amelyen a mohák természetes körülmények között előfordulnak, igen széles, az állandóan fagyos pólusoktól a rendkívül forró geotermikus hőforrásokig terjed. De meglepően szélesek hasonlóképp a mohapárnák felszíni hőmérsékletingadozásának napi értékei is. Direkt napsugárzás hatására a még nedves mohapárnák felszíni hőmérséklete akár 10-14 C-al is meghaladhatja a léghőmérsékletet, száraz állapotban pedig az 55-60 C-ot is elérheti. A hőmérséklet természetesen lényeges hatással van a mohák növekedési rátájára (Gabriel 2000), azonban egy meghatározott napi középhőmérséklethez alkalmazkodott moha nem feltétlenül tudja pozitívan kihasználni az átlaghőmérséklet pár fokos megemelkedését (Jägerbrand et al. 2003).

Magas hőmérsékleten a legtöbb moha nyugalmi állapotba kerül, de ha a PSII károsodásából eredendően a fotoszintézis irreverzibilisen sérül, akkor el is pusztulhatnak (Weis et al. 1986).

A hőmérséklet és az évszakok változása jelentős szerepet játszik a mohák előfordulásában. Dilks és Proctor (1975) kimutatta, hogy a legtöbb mohának aránylag szűk a hőmérsékleti optimum tartománya, amelyen nettó fotoszintetikus nyereséget érnek el. Ha a hőmérséklet kicsit is eltér az optimumtól, éles csökkenés tapasztalható a fotoszintézisben. Valójában a legtöbb moha hőmérsékleti optimuma 20 C körül található és sok mohának még ennél is alacsonyabb.

Az erdők alján élő mohák a fák árnyékának védelmében hosszan nedvesen maradnak, de ahogy a nap pozíciója változik napközben, vagy a felerősödő szél hatására a lombozat intenzíven mozog, fénypászták cikáznak végig az erdő alján, és az addig nedves, árnyékban hűsölő mohákat hirtelen a nap melege kezdi ostromolni. A mohák képesek a csúcsi, növekedő rész hűtésére azáltal, hogy az alsó részekből kapillárisaikon vizet szállítanak a csúcsi részekhez, ahonnan az elpárolog. Megakadályozhatják a napsugarak abszorpcióját fehér, visszatükröző felületükkel. *Sphagnum* és *Leucobryum* fajok a fényvisszaverését a hyalociszta segítségével valósítják meg, *Racomitrium*,

Tortula, és *Polytrichum piliferum* a levél fehér szőrcsúcsaival éri ezt el. Épp a papillák fényvisszaverő tulajdonsága kölcsönzi a mohának a matt, tompa fényű megjelenést.

De a mohák képesek túlélni a nulla fok alatti léghőmérsékletet, mivel képesek saját hőmérsékletük módosítására. A déli-sarki *Schistidium antarcticum* felületi hőmérséklete egy januári napon -9.2°C és 42.8°C között képes változni (Lewis Smith 1988b). A *Schistidium* jellegzetesen közel fekete színű, úgy működik, mint egy fekete test, nappal abszorbeálja a hőt, éjszaka pedig kisugározza azt. Jó példa a hőmérsékletkülönbségre dél-kelet Ausztrália havas hegyei, ahol nyári időszak közepén a lég- és levélhőmérséklet közötti legmagasabb különbség fajonként igen eltérő volt: a fák esetén 7°C, a cserjéknél 13°C, a törpe cserjéknél 21°C, a fűcsomóknál 24°C, míg az elkülönülten álló mohapárnáknál 30°C volt (Körner és Cochrane 1983). A moha nedvességi állapota jelentősen befolyásolja a hőmérsékletét. Mivel a víz hőmérséklete lassabban változik, mint a levegő hőmérséklete, ezért nem meglepő, hogy a száraz mohának a legmagasabb a levélfelület hőmérséklete, mint ahogy ezt *Sphagnum* fajoknál mérte Rydin (1984).

A mohák szintén fontosak a talajhőmérséklet módosításában. Fekete testhez hasonlóan működve, képesek hozzájárulni a talaj felmelegítéséhez. Más esetben viszont képesek abszorbeálni vagy visszaverni a beeső sugárzást, ezzel megakadályozva, hogy az eljusson a talajfelszínig. A tundrán a mohák meggátolják a talaj felmelegedését. Az örök fagy területén a mohaborítás hozzájárul a fagyott állapot megtartásához a talaj felső rétegében, összehasonlítva a csupasz felszínnel. Az örvös lúd és a rénszarvas legelése és taposása csökkenti a mohák növekedését és a párnák vastagságát, ami viszont a talaj hőmérsékletének emelkedéséhez vezet (Van Der Wal és Brooker 2004). Az állatok zavaró hatásának megakadályozása hozzájárult a mohaszőnyeg vastagodásához, ami a talaj hőmérsékletét csaknem hét éven belül 0,9°C-al csökkentette. Ez a hűlés azonban a *Poa arctica* és a *Cardamine nymanii* biomasszájában 50%-os csökkenést eredményezett (Van der Wal et al. 2001). A moha borítás tehát szigetelő hatással bír. Az Olimpia hegység (Washington állam) havasi tundra medencéinek kriptobiotikus kérge alatt a talajfelszín és a közvetlen felszín alatti hőmérséklet 5-8°C-al hidegebb a déli órákban, mint ahol ez a moha-dominálta kéreg hiányzott (Gold et al. 2001). Bár a zuzmóknak erősebb a hűtő hatása, 10-11°C-al csökkentették a talaj hőmérsékletét, a csupasz felszínhez képest. A havasi területeken ez az alacsonyabb talajhőmérséklet megfosztja a gyökereket a szükséges hőtől, de a prériken, sivatagokban a kriptogám kéreg megjelenése nélkülözhetetlennek bizonyul a gyökerek túléléséhez. Dél-Afrikában a kriptobiotikus kéreg jelenléte igen fontos, lehetővé teszi a nitrogén fixáló szervezetek túlélését magas hőmérsékleten és hosszú szárazság alatt. Mindezzel nagyobb stabilitást és rugalmasabb alkalmazkodást biztosít az ökoszisztémának (Aranibar et al. 2003). Az antarktiszi mohák jellegzetesen több mint 10°C-al magasabb hőmérsékletet tartanak fenn, mint a környezet hőmérséklete. Ez gyakran akár a 20°C-ot is eléri a nap közepe táján, így biztosítják a megfelelő hőmérsékletet a cianobaktériumok nitrogén-fixáló aktivitásához (Huntley 1971). A nitrogén-fixáló baktériumok jobban működnek a tőzegláp mélyebb rétegeiben (20-30 cm), mint a zöld hajtások szintjén, de képesek a fixációt folytatni 5-35 °C-os tartományban (Kravchenko és Doroshenko 2003).

A mohák a talajközeli mikroklímát befolyásolják, puffer hatásukkal nagyon eltérő környezetet létesítenek, ezért képesek védelmet nyújtani az adott terület egyes növény- vagy állatfajainak. Így például Kanadában a pettyes teknős (*Clemmys guttata*) a telet *Sphagnum* kiemelkedés alatt tölti, ahol a testhőmérséklete 0.3-3.9ºC marad akár -35ºC léghőmérséklet mellett (Litzgus et al. 1999). A mohák különféle növényfajok magjainak csírázásához is képesek megfelelő mikroklímát biztosítani. Különösen azon fajok számára fontos a mohapárna jelenléte, amelyek kora tavasszal, hideg időjárási viszonyok mellett csíráznak (Delach és Kimmerer 2002). Csírázás időszakában a mohák fekete testként viselkedve megvédik a növényeket a késői fagyoktól vagy épp a nappali túlmelegedéstől.

A mohák életciklusának minden stádiumában fontos szerepet tölt be a környezet hőmérséklete. Többféle módon hat a fiziológiájukra, befolyásolja a fotoszintézis és a légzés intenzitását, a reprodukció idejét, a növekedést, fejlődést, és produktivitást. Mindezek együttesen hatnak a túlélőképességére. Az extrém meleg és hideg időszakokhoz mind szerkezetileg, mind élettanilag, mind az életciklus megváltoztatásával adaptálódniuk kell. Másrészről a hőmérséklet változása az életciklus

stádiumváltásokhoz is jelként szolgál (Grime et al. 1990). A *Physcomitrella patens* a sporogóniumok legnagyobb számát 15ºC-on produkálja, 25ºC-on számuk jelentősen esik. A vegetatív növekedésük viszont 25ºC-on a legintenzívebb (Hohe et al. 2002). A hőmérséklet az életciklust közvetett módon is befolyásolja, mint például amikor a mohák nyugalmi állapotának kezdetét határozza meg. A telepes májmoha *Lunularia cruciata* nyugalmi állapotát 24ºC-os hőmérséklet és folyamatos megvilágítás, tehát magas hőmérséklet és hosszú nappalos körülmény idézi elő. Ezen környezeti feltételek együttes megléte mintegy előrevetíti a közeledő szárazságot, vagy már szárazsággal is párosul, és szolgál ezáltal a nyugalmi állapotra való felkészülés indító jeléül.

A legtöbb moha növekedésének hőmérsékleti optimum tartománya 15-25ºC, néhányuk számára ez az optimum 10ºC alá esik (Furness és Grime 1982b). A mohák képesek lekűzdeni vagy éppen előnyösen kihasználni a rövid idejű magas hőmérsékleti hatást. A *Plagiomnium acutum*, *P. maximoviczii*, *Thuidium cymbifolium*, *Chrysocladium retrorsum* optimális fotoszintetikus termelést 25-30ºC-on képesek fenntartani, tényleges pozitív nettó fotoszintézist mutattak már -15ºC-on, míg 10-30 percen keresztül nettó fotoszintetikus nyereséget tartottak fenn még 40-45ºC-on, de egyik faj sem élte túl az 50ºC feletti hőmérsékletet (Liu 2000).

A legtöbb moha 20-25ºC-on éri el a hőmérsékleti kompenzációs pontját. A felső határon túl csak a sajátos élőhelyekhez adaptálódott mohafajok képesek nettó nyereséget elérni huzamosabban, ilyenek például a sivatagi és geotermikus területek fajai, de a sarkvidéki mohák is túlélik a magas hőmérsékletet. A sarki *Bryum sandbergii* fotoszintézis:légzés aránya 11-27:1, 4-24ºC között, alacsonyabbra esik vissza 34ºC-on (Rastorfer és Higginbotham 1968). Az alsó hőmérsékleti kompenzációs pont jelentős mértékben változik. Két, szinte állandó hóborítás alatt élő moha alsó hőmérsékleti kompenzációs pontja kevéssel fagypont alatt található. Az *Anthelia juratzkana* ezt -4ºC-on, a *Polytrichum* faj -5ºC-on éri el. A felső kompenzációs határ mindkettőnél 30-32ºC volt, amely a hó izolációs hatásának köszönhető (Loesch et al. 1983). A *Plagiomnium affine* és *P. undulatum* produktivitásának alsó határa nyáron -10 és -15ºC (Rütten és Santarius 1993a). *Racomitrium lanuginosum* fotoszintézis optimuma magas fényintenzitáson 5ºC, minimum nettó nyereséget -8 és -10ºC-on, valamint rövid időtartamú 25-30ºC-os kezelés alatt éri el. Bár -30ºC-on nem produktív, de a felmelegítés három óráján belül gyorsan aktiválódik, és eredeti aktivitásának 60%-át eléri (Kallio és Heinonen 1973).

Ahogy a hőmérséklet emelkedik, úgy lesz egyre magasabb a CO_2-, fény kompenzációs és telítési pont is. *Sanionia uncinata* 5ºC, 15ºC, és 25ºC-on 32, 50, és 82 ppm (mg L^{-1}) CO_2 kompenzációs pontot mutatott (Rastorfer 1971). A hőmérséklettel párhuzamosan emelkedő CO_2 igény azért lép fel, mert a fotorespiráció mértéke gyorsabban emelkedik, mint a fotoszintetikus aktivitás. A fénylégzés veszteségének ellensúlyozása és a nyereség fenntartása intenzívebb CO_2 megkötést igényel.

Rütten és Santarius (1993a) úgy definiálta a fagytoleranciát, mint azon alacsony hőmérséklet, amelynél nem fagyott növényre vonatkoztatva a nettó fotoszintetikus aktivitás 50%-ban károsodik. *Plagiomnium affine és P. undulatum* esetén a produktivitás optimális hőmérsékleti tartományát 10-20ºC között állapította meg, nyáron az alsó határ -10 és -15ºC. Ősszel fokozatosan erősödik a hidegedződése, míg télen az alsó határ -35ºC alá süllyed. A mohák magas hőmérséklethez történő alkalmazkodó képessége korlátozott a produktivitás szempontjából. *Dicranum fuscescens* (szubarktikus Kanada) fotoszintézisének hőmérséklet optimuma a június eleji 0-10ºC-ról 10-20ºC-ra emelkedett július elejére, a nettó produkció drasztikusan csökkent július végére, bár a sötétlégzése nem mutatott nyilvánvaló akklimatizációt. A szöveti hőmérséklet ezen időszakban 3-26ºC között fluktuált. A produktivitás feltűnő csökkenése az időszak végén jelzi, hogy nem tudja ellensúlyozni a magas hőmérsékleten jelentkező intenzív légzést, végül elveszti a nettó produktivitását. Más részről az időszak elején fellépő magasabb hőmérséklet is hasonló trendet mutat. Június 5-én a nettó produktivitás negatív volt a hőmérséklet 15ºC fölé emelkedésével (Hicklenton és Oechel 1976). A fotoszintézis optimális hőmérséklete jellegzetesen alacsonyabb télen, mint nyáron, és ténylegesen emelkedik, mielőtt a környezet hőmérséklete emelkedne, tehát az akklimatizáció beindításáért nem a hőmérséklet az egyetlen felelős.

2.1.5.1 Hideg, fagy hatása

Ochi (1952) 18 fajt vizsgálva azt találta, hogy a legtöbb moha elviseli a -20ºC-ot, ezek közül hét a -27ºC-ot is eltűri. Az ozmotikus értékek, áteresztőképesség, a szezonális fluktuáció összefüggésében nem talált semmilyen trendet. Előbb már említettem, a sarkvidéki mohák túlélik a magas hőmérsékletet, azaz az alacsony hőmérséklet túlélése egybekapcsolódik a magas hőmérséklet túlélésével. Kilenc arktikus májmoha közül három (*Lophozia hatcheri, Chandonanthus setiformis* és a *Aulacomnium turgidum*) túlélte a -16ºC-ot, míg a maradék csak -6ºC-ot volt képes elviselni nyári periódus alatt. A *Lophozia hatcheri, Chandonanthus setiformis* fél órán keresztül túlélte a 42ºC-ot, de tizenkét órás kitettség túlnyomó részeit elpusztította. *Aulacomnium turgidum* 48ºC-ot viselt el fél órán keresztül, és 40ºC-ot tizenkét órán át. A többi hét moha 38ºC-on károsodott (Biebl 1968). Fordított esetet vizsgálva a trópusi mohák, mint a *Homaliodendron flabellatum* és a *Leucoloma amoenervis* -14ºC-ot, a *Schistochila commutata* -11ºC-ot élt túl. *Plagiochila*, *Metzgeria* és a *Bryum* fajok csak -4ºC-ot viseltek el huszonnégy órán keresztül (Biebl 1967).

A hótakaró védelmet nyújt a tél pusztítása ellen, bár igen nagy kiterjedésű sarki és északi vegetációs terület található enélkül. Flock (1978) Colorado havasi területén, ahol a mohák igen nagy fajszámot értek el, érdekes megoszlást figyelt meg az akrokarp és pleurokarp mohák előfordulásában. Az akrokarp mohák abundanciája nagyobb a szárazabb, enyhe hóborítású területen. A pleurokarp mohák visszaszorultak a nedvesebb, vastagabb hóborítású területre, ahol borításukban felülmúlták az akrokarp fajokat. A pleurokarp mohák közül csupán a *Hypnum vaucheri*, *H. revolutum*, és a *Abietinella abietinum* kockáztatta meg a behatolást a kisebb hóborítású, száraz területre. A zuzmók a sziklákon domináltak, májmoha pedig igen ritkán fordult elő. Másrészről a hóborítás hátrányos lehet, ha a növekedési időszak rövid, mert akadályozhatja az életciklus befejezéséhez szükséges produktivitást. Az antarktikus területen a hóréteg valóban szigetel, de a hosszabb ideig megmaradó hótakaró a talaj közelben tovább megtartotta a téli hideget, így a mohákat még jóval azután is inaktív állapotban tartotta, hogy a léghőmérséklet már eléggé felmelegedett a mohák aktiválásához (Pannewitz et al. 2003).

A mérsékelt és északi zónákban a téli hideg és a hó minősége nagy szerepet játszik az ökoszisztéma működésében. A hóborítás nélkülözhetetlen tényező a zord hideg és a szél elleni védelemben és sok esetben egyenletes víz és tápanyag utánpótlással látja el a talajt. Megdöbbentő, hogy eddig figyelmen kívül hagytuk a tél ökológiájának hatását a növényvilágra, és csak most kezdünk tudatára ébredni, hogy a klímaváltozás rövidíti a téli időszakot és ritkítja, csökkenti a hóborítást. Ennek viszont jelentős befolyása lehet a növények teljes életciklusának befejezésére (Campbell et al. 2005)

A talaj tápanyag utánpótlása és vesztesége változó, de a folyamatok lassúak. A hóolvadás felszabadítja a tápanyagokat a hó által megkötött porból. Januártól márciusig a nitrát kivétel nő (0-ról 1 kg ha^{-1}-re) a hőmérséklet emelkedésével (-10 ºC-tól -3ºC-ig) (Park et al. 2004, Campbell et al. 2005). A tápanyag áramlási folyamatok valószínűleg hatnak a mohákra, mivel ezek a talaj és a hóréteg között helyezkednek el.

Trynoski és Glime (1982) vizsgálta az északi mérsékelt égövi (Michigen, USA) fatörzseken élő mohák mikrokörnyezetét. Tapasztalataik alapján a tél lehetővé teszi számukra, hogy nedves és megvilágított viszonyok között, a téli szél ellen védve növekedjenek. Feltevésük szerint az 1m vagy annál magasabb hótakaró menedéket biztosít a fatörzsön élő moháknak. A hóborítás nem öleli körül teljes mértékben a fákat, hanem a fatörzs és a hóborítás között keskeny légcsatorna létesül. Ebben a csatornában enyhe légmozgás alakul ki, és a léghőmérséklet a fatörzs hőkisugárzásából következően olvadáspont körüli, azaz ~0ºC. A törzs déli részén a hőmérséklet magasabb, a levegő az olvadó, majd elpárolgó hó következtében több órán keresztül nedves. A hórétegen elegendő fény képes áthatolni és a csatornán keresztül elérni a moha felületét, így ezen körülmények között feltételezhető, hogy a moha 4-5 hónapon keresztül képes lassú, de állandó növekedésre. Ezek alapján elképzelhető, hogy hasonló feltételek alakulnak ki sziklák és a talaj felületén. Nem túl vastag hóborítás alatt a viszonylag egyenletes nedvességellátás, elegendő fény és 0ºC körüli hőmérséklet a hidegadaptált

moháknak lehetővé teszi a sikeres fotoszintézist és valamilyen szintű növekedést, csekély légzési veszteség mellett.

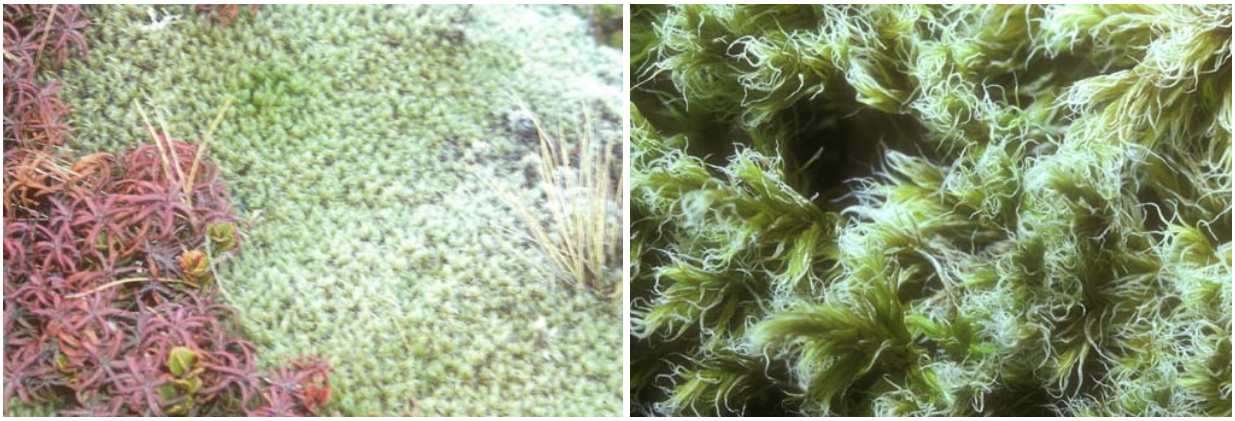
Marchand (1993) tanulmányai alapján betekintést nyerhetünk abba, hogy a pocok a hóolvadás következtében érzékeli a fényintenzitás növekedését a hótakaró alatt, és 10 héttel az olvadás előttre „hangolja" szaporodási aktivitását. Ezt egyszerű fényintenzitás mérésével végzi. Minél sűrűbb a hó adott mélységben – vastag hótakaró alatt –, annál kevesebb fényt enged át, viszont ahogy a hó olvad, megtölti a hókristályok közötti teret és a fényáteresztése nő. Ahogy a pocok a fényintenzitást indikátorként használja, úgy a mohák is aktivizálják a fotoszintetikus rendszerüket, a növekedésüket, valamint a fejlődésüket, mielőtt még a hótakaró távozna tavasszal. Minden mélység:sűrűség arány kombináció, ami 200-nál nagyobb értéket ad, maximális hővédelmet biztosít, és 0ºC körüli hőmérsékletet eredményez. Így 20cm vastag, 0.1 g cm^{-3} sűrűségű hótakaró (nagyon friss havazás) tökéletesen kiegyenlíti a hőmérséklet ingadozás nagy részét. Ha a sűrűség 0.2 g cm^{-3}-re nő, kétszer annyi hó szükséges ugyanahhoz a hővédelemhez, ami azt jelenti, hogy további hóesés javítja az öregebb hó tömörödéséből eredő sűrűség növekedésének hőmérséklet csökkentő hatását. A vastag hótakarón a spektrumnak csak kis hányada, elsősorban a kék és a kékzöld tartomány tud áthatolni. A 3-4mm-es kristályos hóborításon a nem-infravörös sugárzás képes átjutni (Gates 1962). A fotoszintézis a vörös tartományban a legintenzívebb, kisebb második csúccsal a kék tartományban. Ha a hó sűrűsége eléri a 0.3 – 0.4 g cm^{-3}-t, ami a késő téli hótakaró alsó rétegére jellemző, 15 cm-es mélységben a fény a hófelszínre beesőnek csak a 2-3%-át éri el. Amikor Marchand és csoportja 0.5 g cm^{-3}-re tömörítette a hótakarót, a fényáteresztés teljesen megszűnt, de az olvadás hatására újra megnövekedett. A fény inkább megtörik, szóródik, miután áthaladt a vékony jégszemcséken, majd a nagyobb, összeolvadt jégszemeken halad keresztül, amelyeken erősebben szóródik és jobban abszorbeálódik. Decembertől kora áprilisig a beeső fény kevesebb mint 0.1%-a éri el a talajt, ha a hótakaró 40 cm-nél vastagabb és a sűrűsége nagyobb, mint 0.25 g cm^{-3}, a késői hóréteg nagyobb felületet ad az olvadásból származó víznek, növelve a fény transzmisszióját.

Az edényes növények levelének szőrözöttsége, a vastag kutikula és az epidermisz a belső levélsejtek szigetelésére szolgál a hőmérséklet gyors változásaival szemben. A mohák leveleinek eme adottsága hiányzik. A fagyás számos problémát jelent a sejt számára. A jégkristályok keletkezése fizikai sérüléseket okoz, mivel kilyukasztja a sejtmembránokat vagy eltorzítja a sejtet úgy, hogy az oldott anyagok sokkal könnyebben kiszivárognak. Antarktikus mohákban a fagyás-olvadás ciklusok 2-3-szoros nagyságrenddel növelik a szacharóz elszivárgását a sejtből, mint ahol a fagyás-olvadás ciklusok nem jelentkeznek. A *Bryum pseudotriquetrum* szacharóztartalmának 65%-át elveszti 16 fagyás-olvadás ciklust követően, míg más mohák csak 28%-át. A szövet fagyáspont hőmérsékletében azonban nem jelenik meg változás e cukorveszteség után, noha a szöveti fagyáspont -3.5 – -8.3ºC között változik (Melick és Seppelt 1992).

Ahogy egyes mohák (*Syntrichia ruralis*) sokkal ellenállóbbak a magas hőmérséklettel szemben kiszáradt állapotban, úgy a fagyot is sokkal valószínűbb, hogy túlélik, ha kiszáradnak (Bewley és Thorpe 1974). Azon mohák, melyek nedves állapotban fagytak meg, alacsonyabb légzési rátával rendelkeztek, és fagykárok jeleit mutatták újranedvesedés során. Mindazonáltal a kiszáradt mohának a légzésintenzitása, valamint a kiszáradt és folyékony nitrogénbe merített mohának (fagyott) a légzése magasabb volt a helyreállás során, mint azon kontrollnak a légzése, amely nedves állapotban szobahőmérsékleten maradt. A kiszáradástűrés tehát egy olyan sajátosság, amely segít a mohának a fagyot túlélni. Mivel a levelek általában csak egy sejt vastagságúak, és a legtöbb más szövet is csak néhány sejt vastagságú, úgy a víz visszavonása a szövetekből is egyszerűbb a természetben előforduló lassú hűtés során. Mindez növeli az oldatok koncentrációját és csökkenti a fagyáspontot, ebből eredően intracelluláris fagyás nem következik be. Tény, hogy egyes mohák képesek fotoszintetizálni 0ºC alatt (Smith 1982a). Az arktikus *Racomitrium lanuginosum* optimum hőmérséklete 5ºC-on található intenzív megvilágításon, de fenntartja fotoszintézisét -10ºC-ig. Ahogy már említettem, épp ez a moha képes az aktivitásának 60%-át gyorsan visszanyerni -30ºC-os fagyhatás után (Kallio és Heinonen 1973).

A magas fényintenzitás, alacsony hőmérséklet szintén extrém módon károsíthatja azokat a mohákat, amelyek csak egy sejtréteggel rendelkeznek. Mindemellett számos mohának, talán a legtöbbnek van valamilyen mechanizmusa, amely megvédi őt ettől. A Déli-sarkon, ahol ez általános környezeti feltétel, a fagyás alatti reverzibilis gátlás megjelenése arra utal, hogy a moháknak, mint a *Grimmia antarctici*-nak van egyfajta védekező mechanizmusa, amely a fotoinhibíciós károktól megóvja, így nem igényel javító folyamatokat, amelyben a résztvevő enzimek aktivitása kedvezőbb hőmérsékletet kívánna (Lovelock et al. 1995a). Ezen mohák abban az esetben, ha eltávolítanák róluk a hóréteget, szenvednének inkább fénygátlást, amely a hőmérséklet felmelegedésével megszűnik (Lovelock et al. 1995b). Mindazonáltal sikeres helyreállás alacsony fényintenzitáson jelenik meg. A fagyás alatti fénygátlás egy védekezési mechanizmus, amely alulszabályozza a PSII-t, ha a fotoszintézis nem tud lépést tartani a fény stimulálta elektrongerjesztéssel. Pannewitz et al. (2003) hasonló védekezést mutatott ki *Hennediella heimii*-ben Kanadában. Nyáron az olvadékvíz folyamatosan nedves állapotban tartja a mohát fagyhoz közeli hőmérsékleten, miközben a fényintenzitás gyakran magas. Itt sem fénytelítésnek, sem fénygátlásnak nem volt jele. Inkább az elektrontranszport ráta válaszolt lineárisan a fényre minden hőmérsékleten. Úgy vélik, a moha a nem-fotokémiai kioltó rendszerének kiépítésével alkalmazkodik. Mediterrán epifita *Leucodon sciuroides*-t vizsgálva Deltoro et al. (1999) azt találta, hogy a fagy-olvadás ciklust azon képességével túl tudja élni, melyben a megkötött fényenergiát kibocsátja a nem-fotokémiai kioltás xanthofill ciklushoz kötött folyamatainak erősítésével, ami pedig a CO_2 megkötést csökkenti. Mindezzel védi a fotoszintetikus rendszert a túlzott gerjesztéstől. A CO_2 megkötés átmeneti csökkenése gyorsan visszatér eredeti szintjére, mihelyt a fagy megszűnik. Rütten és Santarius (1992a) azt tapasztalta, hogy érett szövetben a fotoszintetikus rendszer fagytoleránsabb, mint a fiatalabb vagy idősebb leveleké. Ahogy a fagystressz erősödik, a fluoreszcencia csökken és a PSII-höz kapcsolt elektron-transzport-rendszer inaktiválódik. Ami a fotoszintézis fotokémiai reakciója felé az elektronátadását gátolja, ez kissé különbözik az edényes növények módszerétől. Letális fagystressz eredményeképpen a gerjesztési energia átadása kissé csökken a PSII reakciócentrum felé az antenna pigmenteken keresztül.

A kalcium a membránranszport szabályozó szerepével részt vesz a fagytűrés kialakításában. A *Physcomitrella patens* a hideg sokkra (0-10ºC) a sejt kalcium tartalmának növekedésével válaszol (Russell et al. 1996). Valószínűleg nem maga a kalcium közvetlenül, hanem a membrán-permeábilitására gyakorolt hatása és más egyéb sejtbéli folyamatok jelentik az aktuális védelmet.



9. illusztráció: *Racomitrium lanuginosum* fehér, hosszú „szőrszálai”, amelyek megvédik száraz állapotban vagy alacsony hőmérsékleten a magas fényintenzitástól (Janice Glime).

Rütten és Santarius (1992b) a hidegtolerancia erősödését figyelte meg a nyári melegtől a téli hideg időszakig *Polytrichastrum formosum*, *Atrichum undulatum*, *Plagiomnium undulatum*, *P. affine*, *Mnium hornum*, és a telepes májmoha *Pellia epiphylla* esetén. Ezzel párhuzamosan a szacharóz tartalom emelkedett a *Mnium hornum* kivételével. A fagynak nagymértékben ellenálló mohák összcukortartalma 90-140mM, melynek 80%-a szacharóz. A *Brachythecium rutabulum és*

Hypnum cupressiforme nyáron erősen fagytűrő, és ebben az időben a szacharóz szintje is magasabb. Ahogy a szacharóz szint csökken a hőmérséklet emelkedésével, úgy a hideggel szembeni ellenálló képesség is gyengül. A szacharóz, glükóz, fruktóz koncentrációjának különbsége sejtszinten nincs hatással a *Plagiomnium undulatum* és a *P. affine* leveleinek fagytűrésére (Rütten és Santarius 1993a). Úgy látszik, a szacharóz bizonyos tekintetben hozzájárul a nyártól télig erősödő toleranciához, mialatt a hőmérsékleti határ -10ºC-tól -35ºC alá csökken, de a fagyellenállás és a hajtások cukortartalmának emelkedése közt nem volt erős korreláció. Ezek alapján arra a következtetésre jutottak, hogy más tényező is szükséges a fagytolerancia növekedéséhez. A membrán áteresztőképességének vizsgálata azt sugallja, hogy a cukorfelvétele és felszabadítása a téli időszakra történő felkészülés során változik (Rütten és Santarius 1993b). Úgy tűnik, hogy a membrán áteresztőképességének növekedése elleni védelem a hidegedzés egyik fontos lépése. Másrészről a visszafordítható plazmolízis a bekövetkező vízvesztéssel megóvja a sejtet és megelőzi a jégkristályok okozta sérüléseket.

Nemcsak maga az alacsony hőmérséklet, hanem a jégkristályok képződése is helyreállíthatatlanul károsítja a sejtet. A sejten kívüli kristályok képződése kiszáradást és toxikus hatást eredményez, míg a sejten belüli kristályképződés fizikailag rongálja meg a sejtmembránokat (Schmitt et al. 1985). Néhány növény számára más lehetőség is létezik a hideg túléléséhez, a folyamatot üvegképződésnek nevezik (Marchand 1991). Az üvegképződést az üvegesedés (vitrifikáció) eredményezi, amikor a víz anélkül szilárdul meg, hogy jégkristályokba rendeződne. Ez a folyamat megy végbe akkor is, amikor egy élő szövetet folyékony nitrogénbe merítünk, ami lehetővé teszi, hogy a szövetet megóvjuk a jégkristályok roncsoló hatásától. Az antarktikus cianobaktériumokban, algákban, mohákban makromolekuláris vegyületek képződnek, ún. jégblokkolók, melyek módosítják a jégkristályok növekedését, specifikusan gátolják a jégmagképződést, így a víz kristályképződés nélkül kerül jégfázisba (amorf jég) (Raymond és Fritsen 2000). Az antarktikus *Bryum* a makromolekuláris jégblokkolókat használva módosítja a növekvő kristályok alakját, és e makromolekulákkal megakadályozza az újrakristályosodást is (Raymond és Fritsen 2001).

10. illusztráció *Racomitrium heterostichum* nagyobb része jégbe ágyazva, míg néhány ág szabad és fotoszintézisre képes (Michael Lüth).

A nedvességi állapot fontos tényező a mohák hőmérséklet toleranciájának kialakításában. Jól ismert, hogy kiszáradt állapotban sokkal magasabb hőmérsékletet képesek eltűrni, és éppúgy jobban tűrik az alacsonyabb hőmérsékletet is kiszáradt állapotban. Ez megjósolható, hiszen a víz veszélye a jégkristályok képződése, melyek károsíthatják a membránokat. Dilks és Proctor (1975) kilenc mohát és egy telepes májmohát kezelt 0ºC alatti hőmérsékleten desszikátorban 32%-os relatív páratartalom mellett. Mindegyik túlélte a -30ºC –ot, kivéve a *Leucobryum glaucum* és a

Plagiochila asplenioides var. *major*. Ez a két moha azonban elpusztult a szárítószekrényben hideghatás nélkül is. *Hylocomium splendens, Racomitrium aquaticum*, *R. lanuginosum*, és a *Scorpiurium circinatum* -10ºC-ot élt túl nedves állapotban. A *Hookeria lucens*, *Leucobryum glaucum*, *Mnium hornum* és a *Plagiopus oederianus* majdnem vagy teljesen elpusztultak -5ºC-on nedves állapotban.

Ahogy esik a hőmérséklet a plazmamembránok lipid mátrixa kristályosodik, a kristályosodás mértéke a zsírsavak típusától, azaz telített, illetve telítetlenségi fokától függ. Gellerman et al. (1972) a lipidek nagyfokú telítetlenségéről számolt be számos moha nemzetségnél. *Bryum bicolor* hidegedzésének meghatározásakor Al-Hasan et al. (1989) azt találta, hogy 5ºC-on inkubálva a lipidösszetevők között nagyobb arányban tartalmazott digalaktozil-diacilglicerolokat és szulfokinovozil-diacilglicerolokat, mint 25ºC-nak kitéve.

Egyes szervezetek képesek megváltoztatni a zsírsav komponenseiket, ami elősegíti a dermedési pontjuk csökkenését. A lemming például azáltal képes megváltoztatni a mancspárnájának zsírsavait, hogy olyan mohát fogyaszt, amely nagy mennyiségű arachidon savat tartalmaz. Így a lemming talpszövetének sejtmembránjai jelentős rugalmasságot nyernek alacsony hőmérsékleten (Prins 1981). A gyakori elterjedésű *Ceratodon purpureus* előtelepe a télre való felkészülés során megváltoztatja a membrán zsírsavainak összetételét a telítetlenségi szintjük növelésével (Aro és Karunen 1988). A galaktolipidek jellegzetesen nagy mennyiségben találhatók a kloroplaszt membránjában, ezen foszfolipidek száma csaknem megkétszereződik, ha a növény 4ºC-hoz akklimatizálódik, mint 20ºC-hoz, bár úgy tűnik, ennek kis hatása van a hidegedzésre.

Erdőkben a nitrogénellátottság többnyire csökken a növekedési szezon előrehaladtával, ez a csökkenés lehetséges jelként szolgál a mohák számára ahhoz, hogy több telítetlen zsírsavat raktározzanak.

A kiszáradástűrő *Syntrichia ruralis*-nál a hőmérséklet 2ºC-ra történő lecsökkentésével felszaporodnak a poliriboszómák, és ezzel együtt lecsökken a szabad riboszómák száma (Malek és Bewley 1978). A lassan kiszáradó moha nem tartalmaz poliriboszómákat, azok az újranedvesedés során alakulnak ki. Alacsony hőmérsékleten (2ºC) vagy téli mintákban azonban úgy tűnik, hogy nem történik változás a fehérjeszintézis mértékében, a változás így inkább egyfajta pre-akklimatizációnak tekinthető. Malek és Bewley szerint ez a moha semmilyen évszakos hidegedződésen nem megy keresztül, már eredendően éves szinten akklimatizálódik, avagy adaptálódik a fagyhoz.

Hudson és Brustkern (1965) szerint a mohák idős és fiatal levelei különböznek a 0ºC alatti hőmérsékletre adott válaszreakciójukban. A *Plagiomnium undulatum* kifejlett leveleiben sejten kívüli fagyást tapasztaltak lassú hűtés hatására, ami megelőzi a sejten belüli fagyást. A fiatal hajtások azonban nem képesek tolerálni a 12ºC alatti hőmérsékletet. Ha fagyhatásnak tették ki, a fiatal levelekben nem tapasztaltak extracelluláris jégképződést, az intracelluláris jégképződés sokkal valószínűbb. Rütten és Santarius (1992a) azt találta, hogy nemcsak a fiatal levelek, hanem az idősebbek is kevésbé fagytűrőek a kifejlettekhez képest.

2.1.5.2 Magas hőmérséklet, hőstressz és hőrezisztencia

Ha a léghőmérséklet csupán 20°C, a *Mnium hornum* levélfelület hőmérséklete elérheti (fénypásztában!) a 39°C-ot is. *Sphagnum* hőmérséklete 10°C-al is magasabb lehet, mint a léghőmérséklet (Longton 1979). Már ismert, ha a hőmérséklet eléri a 40ºC-ot, a mohák sérüléseket szenvednek (Larcher 1995), a 42-51°C hőmérséklet általánosan letális (Meyer és Santarius 1998; Proctor és Pence 2002). A *Grimmia* 38°C-on növekedve kevesebb előtelepet és hajtást hoz, és több moha már 27°C-on növekedve barnává válik (Keever 1957). A legtöbb moha hőtűrése azonban 39-45ºC között van (Nörr 1974). Ha állandóan nedvesek, alacsonyabb a tűrési küszöbük folyamatosan meleg hőmérsékleten, a vízben élő *Fontinalis* például, elveszti a vitalitását és klorofillját hosszan tartó 20ºC hőmérsékleten (Dilks és Proctor 1975; Glime 1987a,b). Ahhoz, hogy esetenként fellépő (adott élőhelyen extrémnek számító) hőstresszt túl tudjanak élni a mohák, meghatározott mértékű fiziológiai toleranciát és a forró időszakot elkerülő mechanizmusokon alapuló növényi adaptációt igényel. A mohák ez utóbbit egyrészt spórákkal vagy vegetatív diaspórákkal valósítják meg,

amelyek a föld alatt élik túl a meleget, másrész a felszínen inaktív szövet darabokkal, telep töredékekkel. Ez a fajta éves stratégia azonban a mohák nagy többségének – lassú növekedésük miatt – nem kedvező, így sokkal jellegzetesebb, hogy kiszáradt (dormans) állapotban élnek túl, amelyben a hőmérséklettűrésük jóval nagyobb (Hearnshaw és Proctor 1982).

Geotermikus területen élő moháknak el kell viselniük a tartósan magas hőmérsékletet (Given 1980; Hearnshaw és Proctor 1982). Néhányuk ezt magasabb hőtűrést biztosító kiszáradt állapotban teszi. Esőzés vagy gyakori harmatképződés időszaka alatt a párolgás hűtő hatása segíthet a tolerálhatóbb hőmérséklet megtartásában, és lehetővé teszi a fotoszintetikus aktivitást. *Bryum japanense*-t találtak 40°C-on nőni, valamint *Philonotis laxiretis*-t és *Bryum cyclophyllum*-t 38°C-on (Watanabe 1957), míg *Campylopus*-t 53°C-on (Glime és Iwatsuki 1994).

Hőstressz hatása magába foglalja a membránintegritás elvesztését (Liu et al. 2003), színváltozást (barnulást), hajtáskárosodásokat (Liu et al. 2004), továbbá enzim és pigment destrukciót (Larcher 1995; Meyer és Santarius 1998; Liu et al. 2004). *Plagiomnium acutum* jól elviseli a 35-40ºC-ot különösebb károk nélkül, de 45ºC-on mind nedves, mind száraz állapotban károsodnak a sejtjei (Liu et al. 2004). Különbséget sem a levelek kora szerint, sem aszerint nem találtak, hogy azok a száron hol helyezkednek el. A membrán áteresztőképessége változik a hőmérséklettel, még a szokásos napi hőmérséklet-fluktuáció hatására is. *Thuidium cymbifolium* és *Plagiomnium acutum* 94 órára víz alá merített telepein kimutatható volt időleges változás a sejtmembrán áteresztő képességében. A membrán áteresztőképessége szinte tökéletesen nyomon követte a hőmérséklet változását (Liu et al. 2003).

Néhány moha a magas hőmérsékletre vagy az intenzív megvilágításra izoprén vegyületek termelésével válaszol, ami a megkötött szén jelentős hányadának felhasználásával jár, 30ºC felett mennyisége a 2%-ot is meghaladhatja (Harley et al. 1999). Ez az eredmény azt feltételezi, hogy az izopréneknek szerepük van a magas hőmérsékleti stressz okozta sérülések enyhítésében, kijavításában. Magas fényintenzitás és hőmérsékleti viszonyokon az izoprének termelése a védelmi funkciójukat támasztja alá. Az izoprén termelés gyakori és általános a moháknál és páfrányoknál, teljesen hiányzik a májmohákban és a hínárokban, valamint kevésbé meghatározható az edényes növényekben (Hanson et al. 1999)

Physcomitrella patens génjeinek és génműködésének vizsgálata legalább két hősokk-protein gén létezését mutatta ki (Machuka et al. 1999). Ez is azt mutatja, hogy a hősokk-proteinek a törzsfejlődés során már igen korán, a mohákban is megjelentek.

A mohák sötétben és fényen eltérő módon válaszolnak a magas hőmérsékletre, *Plagiomnium acutum*-ban a sejtkárosodások és sejthalál megjelenéséhez sötétben több időre van szükség, vélhetően a fénykárok és a fénylégzés mértékének fényen történő felerősödése miatt (Liu et al. 2004).

Néhány tanulmány kimutatta, hogy a moháknak csekély alkalmazkodó képességük van a letálishoz közeli magas hőmérséklethez, a magas hőmérséklethez történő edződés ténylegesen hiányzik is a mohák esetén. Valószínűleg ennek az lehet az oka, hogy a felmelegedés során a mohák rendszerint kiszáradnak és az extrém magas hőmérséklettel már száraz állapotukban találkoznak. A hőmérsékleti hatás mértéke és az időtartama egyaránt befolyással bír az alkalmazkodás minőségére.

A nedvességi állapot igen fontos a mohák hőtoleranciájának és alkalmazkodási képességének kialakításában. *Homalothecium lutescens* víztartalmának csökkenése felelős a hőtoleranciájának növekedéséért (Dulai et al. 2002). Harminc perc időtartamú ozmotikus kezelés a letális hőmérsékletet a magasabb értékek irányába tolta el. A mintákat sötétben tartva a görbe azonban nem tolódott el a felső értékek felé olyan mértékben, mint amikor a vízhiány növekedett, mindez azt feltételezi, hogy a PSII hőstabilitása csupán az energizált fotoszintetikus membránokban jelenik meg. Két *Polytrichum* faj-ban (*Atrichum undulatum és Polytrichum formosum*) néhány órán belül a nedves hajtások rövid idejű akklimatizációja jelenik meg, ami a sejtmembránok és a fotoszintetikus rendszer stabilitását bár kis mértékben, de szignifikánsan növeli (Meyer és Santarius 1998), ezzel szemben a szövetek megedződéséhez néhány napra van szükség. A nedves szövetek minimális rezisztenciájával ellentétben, a hőtűrés emelkedése a kiszáradt szövetekben drámai volt, így fordított összefüggés áll fenn a nedvességi állapot és a hőtolerancia közt. Ahogy ez előre várható volt, a vízhasznosítási együttható (WUE) szerepet játszik a mohák hőtűrésében. *Herpetineuron*

toccoae-ban az evaporáció rendszerint alacsonyabb és a WUE magasabb, mint a *Plagiomnium acutum* esetén ugyanazon az élőhelyen (Li és et al. 1999). Ez nagyobb teljesítményt tesz lehetővé a *H. toccoae*-ban száraz élőhelyen.

Nem csupán az aktuális hőmérséklet fontos, hanem az időtartama is meghatározó. A mohák képesek elviselni rövid idejű hőimpulzusokat, amely fénypászta hatására éri őket.

A szövetek hőmérséklet-tűrésében a kor néhány esetben meghatározó tényező, ahogy ezt két *Plagiomnium* faj alacsony hőmérsékletre adott válaszreakciója mutatja, az érett szövet sokkal tűrőképesebb, mint a fiatal vagy az idősödő szövetek (Rütten és Santarius 1992,1993). Mégis úgy tűnik, a kornak nincs hatása a letálisan magas hőmérséklet elviselésére *Plagiomnium acutum* hőmérséklet-kezelése esetén, amikor nedves állapotban négy órán át 30-60°C-on tartották (Liu et al. 2004).

2.1.5.3 Fajok és ökoszisztémák, a klíma fontossága a fajok előfordulásában

Csaknem minden tanulmány azt bizonyítja, hogy a legtöbb régióban a vízkészlet igen jelentős korlátozó tényező a mohák növekedése számára. A hőmérséklet megszabja az előfordulásuk határait, de a vízkészlet határozza meg a növekedési rátájukat a számukra megfelelő hőmérsékleti tartományban. A növekedés sokkal erősebben korrelált a csapadékkal és kevésbé a hőmérséklettel kilenc moha vizsgálata során (*Racomitrium lanuginosum*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum austinii*, *S. fuscum*, *S. rubellum*, *S. papillosum*, *S. lindbergii*, *S. tenellum*, és *S. pacificum*) (Asada et al. 2003). *Hylocomium splendens* sarkvidék körüli populációinak vizsgálata alapján növekedése erősen korrelált mind a kora nyár hőmérsékletével, mind a növekedési szezon hosszával (Callaghan et al. 1997). A legenyhébb szubarktikus területek biztosították a legnagyobb éves szegmens tömeggyarapodást, növekedési sebességet és lebontási rátát, míg a legalacsonyabbat a magasan fekvő sarki területek. Ezzel szemben az élettartam együtt növekedett, ahogy a klíma egyre zordabbá vált az északi területek felé haladva. A két különböző élőhelyen az évek közötti növekedés jelentős összefüggést mutatott a júniusi és júliusi hőmérséklettel. Azonban nem minden arktikus rendszer reagál azonos módon. Még a *Hylocomium splendens* is negatívan válaszol a klimatikus viszonyok hírtelen változásaira szubarktikus területen, vélhetően az alacsonyabb légnedvesség tartalom miatt (Callaghan et al. 1999).

A mohák fontos szerepet játszanak az ökoszisztémákban azáltal, hogy képesek a talajhőmérséklet módosítására. Szigetelő rétegként szolgálnak, a talajt hidegebben tartják nyáron és melegebben télen. A sötét talajfelszín igen jó hőelnyelőként funkcionál, de mohaszőnyeggel borítva már nem éri a direkt besugárzás és a moha levélfelület hőmérséklete emelkedik meg, nem a talajhőmérséklet. A mohaborítás tehát puffer hatással bír a talajhőmérsékletre. Különösen hideg klimatikus viszonyok közt, északon, a mohák hathatósan járulnak hozzá a talajhőmérséklet módosításához és a tápanyag-körforgás lelassításához, úgymond az ökoszisztémák mérnökeiként szolgálnak (Eckstein 2000). Ráadásul nemcsak lecsökkentik szigetelő hatásuk révén a tápanyag-körforgás sebességét, hanem vissza is tartják a tápelemeket azáltal, hogy szerves sav kibocsátásuk és alacsony tápanyag tartalmuk révén korlátozzák a lebontó mikroorganizmusok növekedését. A mohák maguk nagyon ellenállóak a lebomlással szemben, jóllehet a fűfélék ellenállása a legmagasabb (Hobbie 1996). Ezért bármely klimatikus változás, amely a mohák növekedésének kedvez, a tárolt tápanyag készletet csökkenteni fogja, ellenben ami csökkenti a növekedésüket, gyorsítja a tápanyag körforgalmat és több szenet szabadít fel az atmoszférába.

Gyepek általában nem tartalmaznak sok mohafajt, de néhány taxon viszonylag tömeges itt. Néhány fűféle kiegyensúlyozza a hőmérsékletet és megtartja a nedvességet, mivel a levélsátra a talajközelében helyezkedik el. Bates et al. (2006) meszes talajon kialakult gyeptársulásban élő mohákat 3°C-os hőmérséklet emelésnek tett ki télen. A válasz viszonylag jelentéktelen volt. A szárazság volt a nagyobb probléma, amire a *Calliergonella cuspidata* és a *Rhytidiadelphus squarrosus* negatívan válaszolt, a *Fissidens dubius* viszont képes volt növekedni a szárazságnak kitett plotban. A téli hőmérséklet növelés a *R. squarrosus és Lophocolea bidentata* mennyiségének csökkenését eredményezte a teljes fajgazdagság csökkenésével együtt, viszont a *Campyliadelphus chrysophyllus* növekedett.

Trópusi ökoszisztémában a hőmérsékleti értéktartományok kevésbé extrémek, mint a Föld legtöbb más régiójában. Itt a hőmérséklet homogenitása következtében a víz és a fény hozzáférhetősége a legtöbb faj elterjedésének a legfontosabb meghatározója, de az állandóan magas hőmérsékleten a légzésből származó energiaveszteség is kritikus lehet. Azokon a vízi élőhelyeken, ahol a mohák nedvesek maradnak a magas hőmérséklet ellenére, ott kevés mérsékelt égövi taxon képes túlélni. Nagyobb hőmérséklet különbség akkor mutatkozik, ha az alacsonyan és a magasan fekvő, hegyvidéki élőhelyeket hasonlítjuk össze. Brazília trópusi területein a szubmontán erdőket sokkal jobban kedvelik a mohák, mint a síkvidék erdeit (Cavalcanti Porto 1992). Ezt a tengerszint feletti magasság emelkedéséből adódó alacsonyabb hőmérsékletnek tulajdoníthatjuk, valamint a kapcsolódó többlet nedvességtartalomnak, ami a kondenzációból ered a ténylegesen alacsonyabb csapadékmennyiség ellenére is. Ez a hűvösebb, nedvesebb környezeti körülmény kedvez a mohák jelentősen nagyobb diverzitásának, a síkvidéken tapasztalható sokféleséggel szemben.

A sarkvidéki és az alpin régiók az állandóan hideg hőmérsékletükkel kedvezőbbek a C_3-as hajtásos növények és a mohák számára is a növekedési szezon egész ideje alatt. Még a túlzottan meleg napokon is, ami már nem annyira kedvező a nettó asszimiláció számára, a nap legnagyobb része kellően hideg ahhoz, hogy a szénnyereség meghaladja a légzési veszteséget. Azon hőmérsékleti feltételek, amelyek elegendő nedvességgel párosulnak, kifejezetten kedvezőek a mohák növekedéséhez. Jonasson et al. (1999) azt jósolja, hogy a sarkvidékeken a felmelegedési tendencia az edényes növények pozitív válaszát fogja kiváltani, mind az emelt hőmérséklet és a magasabb tápanyagtartalom mellett, ezzel a mohák visszaszorulását okozva. Déli sarkvidéken végzett inkubációs kísérlet során, ahol a talajhőmérséklet 2-25°C között változott, az algák, mohák, zuzmók gyors fejlődését figyelték meg (Kennedy 1996). A délvidék állandó domináns és növekvő mohaborítását a talaj bank moha propagulum tartalma tartja fenn és az edényes propagulum forrás csaknem hiányzik. Johnson et al. (1996) úgy véli, hogy a hőmérséklet emelkedése egyedül még nem növeli a raktározott szén mennyiségét, mert a légzési veszteség kompenzálja a fotoszintetikus felvétel nyereségét.

A klíma, a hőmérséklet és a vízkészlet határozza meg elsődlegesen a mohák elterjedését. A hőmérséklet jellegzetesen meghatározza az előfordulásuk határait, de a vízkészlet szabja meg a növekedésüket és eloszlásukat ezen határokon belül. A fajok ellenálló képessége ezen két meghatározó paraméterrel szemben nagy mértékben megszabja a fajok niche nagyságát, valamint meghatározza a különbséget a fajok között, és azok eredményességét a fiziológiai versenyben. A globális felmelegedés lehetséges hatását vizsgálva azt feltételezik, hogy a mohaborítás növekszik elegendő vízkészlet mellett, de csökken, ahol a környezeti feltételek az edényes növényeknek kedveznek. A nem sarkvidéki régiókban a mohák tömege valószínűleg növekedni fog, ellenben a melegebb térségekben csökkenésre lehet majd számítani.

2.1.6 Fotoszintézis

A mohák általánosan egy sejtréteg vastag levelekkel rendelkeznek, nincs epidermiszük, a felületet borító viaszréteg egész vékony vagy egyáltalában nincs, és legtöbbjüknek nincs sztómája sem, ezért a fotoszintetizáló sejteket közvetlen megvilágítás éri és közvetlen kapcsolatban állnak az atmoszférikus gázokkal. Ezenkívül nincs lignifikált szállítóedényekkel rendelkező levélerük sem. A vizet többnyire közvetlenül a teljes levélfelületükön keresztül veszik fel, ami azt jelenti, hogy a harmatot, ködöt, vagy a rövid, gyenge esőket azonnal hasznosítani tudják, a talaj kiegyenlítettebb vízkészletének megszerzésére azonban erősen korlátozott lehetőségekkel rendelkeznek, hogy az elpárologtatott vizet folyamatosan pótolni tudják. Ugyanakkor számos mohánál találunk a levelek középvonalában egy vékony bordát, ami a középső levélér mohaváltozata, és ami néhány mohánál a víz és valószínűleg egyéb más anyagok korlátozott mértékű szállítására is képes.

A *Marchantia* májmoha belső felépítését tekintve igen jól adaptálódott a fotoszintézishez. A telep belseje hasonló szerveződésű, mint a hajtásos növények leveleinek szivacsos mezofilluma, gazdag légkamrákban, a gázcserenyílásoknak megfelelő pórusokat olyan sejtréteg veszi körül,

melynek működése hasonló a zárósejtekéhez, epidermisze pedig kutikularizált (Green és Snelgar 1982).

Egyes mohák levele apró lamellák révén megnövelt belső légtérrel rendelkezik, ami lényegesen nagyobb felületet biztosít az eredményesebb gázcsere érdekében. A *Polytrichum commune*-ban a levéllamellák 2.4-szeresére növelik a teljes felületet (Thomas et al. 1996). Emellett a levelek viaszos kutikulával is rendelkeznek a vízvesztés megakadályozásának céljára, valamint a felületi víztaszítás érdekében, ugyanis a felszíni folyadékfilm korlátozná a CO_2 mozgását a levélbe. Proctor (2005) bebizonyította, hogy a lamellák ezen elrendeződése megóvja a mohát az erős megvilágítás fénygátlást okozó hatásától, és emellett eredményesen hozzájárulnak a felületnövelés révén a CO_2-al szembeni diffúziós ellenállás csökkentéséhez is. Kimutatta ugyanis, hogy az egysejtrétegű levelek fotoszintetikus teljesítményét a CO_2-al szembeni diffúziós ellenállás korlátozza legfőképp, különösen a fénygátlásnak és a fénylégzésnek egyaránt kedvező magasabb fényintenzitásokon. Néhány *Polytrichum* fajnál a levél szegélye színtelen lemezt képez, amely a lamellák fölé hajlik. A *Polytrichum juniperinum* alpesi populációiban ez a szegély szélesebb az erdei populációkhoz képest. Bazzaz et al. (1970) szerint ez egyfajta adaptáció az alpesi élőhelyhez. Ez a magyarázat összeegyeztethető az alpesi populáció magasabb telítési fényintenzitásával (10,000 lux, közelítőleg 175 μmol $m^{-2}s^{-1}$ PPFD), összehasonlítva az erdei populációval (5000 lux, kb. 85 μmol $m^{-2}s^{-1}$).

Kis méretük ellenére a mohák jobban reagálnak a fényre, mint az edényes növények. A fény spektrális változásaira válaszként a mohák ténylegesen meg tudják változtatni a kloroplaszt szerkezetüket. *Funaria hygrometrica* kloroplasztja a vörös fényre válaszolva növeli felületét, miközben csökkenti a vastagságát, a térfogatbeli zsugorodás közel 10%-os (Zurzycki 1974). A kék fény alacsony intenzitása hasonlóan hat, de ugyanennek a hullámhossznak az erősödése jelentősen, mintegy 35%-al csökkenti a felületet. Mindkét hatás visszafordítható. A fényintenzitás változásaira válaszként klorofill tartalmuk nő, ahogy a fényintenzitás csökken, és növekszik az átlag levélfelületük a fényintenzitás növekedésével (Sluka 1983).

A fotoszintetikus apparátuson belül szintén rendelkeznek a mohák számos egyedülálló sajátossággal. Aro (1982a) különbséget igazolt *Ceratodon purpureus*, *Pleurozium schreberi*, és *Marchantia polymorpha* esetén is a fotokémiai rendszerekhez (PSI és PSII) kapcsolódó fehérjekomplexekben. Ez jelentősen közrejátszhat abban, hogy a mohák plasztiszai a kiszáradást és a fagyhatást is sokkal könnyebben képesek elviselni és túlélni, mint az edényes növények plasztiszai (Tuba 1985). Genetikai bizonyítékok szintén alátámasztják a mohák klorofillokhoz kötődő fehérjéinek eltérő voltát. Aro (1982b) két mohafaj, békalencse és uborka pigment-protein összetételét vetette össze. A két mohában (*Ceratodon purpureus* és a telepes májmoha, *Marchantia polymorpha*) több klorofill kapcsolódott a fénybegyűjtő fehérjekomplexhez (LHCP-hez) és kevesebb a reakciócentrumhoz, mint az edényes növényekben. Harrer (2003) *Marchantia polymorpha* vizsgálata során – a fentieket alátámasztva – azt mutatta ki, hogy a PSII partikulumoknak több mint az 50%-ában 1-2 további csoport is kapcsolódik a fehérjekomplexekhez. A moháknál tehát a fotoszintetikus pigmentekhez kapcsolódó fehérjék mind típusuk, mind mennyiségük és kapcsolódásuk módja tekintetében is eltérőek, specifikus védelmet nyújtva klorofilljaiknak.

A 20 szénatomos, többszörösen telítetlen zsírsavak mennyiségének növekedése a mohák egyfajta adaptációja az extrém környezeti feltételekhez (Valanne 1984 és Gellerman et al. 1975). Az árnyékos élőhelyen előforduló taxonok nagyobb méretű gránumokkal rendelkeznek, thilakoid membránjaikban pedig magasabb a telítetlen zsírsav mennyisége, mint a fényadaptált fajokban (Karunen és Aro 1979). A telítetlen zsírsavak szerepet játszanak a szerkezet megtartásában és a kloroplaszt membránjainak hőstabilitásában (Hugly et al. 1989).

Általában a mohák alacsonyabb fotoszintetikus kapacitással rendelkeznek, mint az edényes növények (Martin és Adamson 2001). Rao et al. (1979) kimutatta három *Marchantia* fajban, hogy a Hill-reakció alacsonyabb intenzitású, mint a magvas növényekben. Martin és Adamson (2001) azonban azt találták, hogyha az intenzitást száraz tömegre vonatkoztatták, a nettó CO_2 felvétel valóban jelentősen alacsonyabb volt mohákban, mint hat edényes növényben, de a különbség elveszett, ha a klorofill tartalomra vonatkoztatták. Azt tapasztalták, hogy a mohák fotoszintetikus kapacitása telítési fényintenzitáson és normál CO_2 szinten ugyanolyan magas, mint az edényes

növényeké. Fénytelítési pontjuk alacsonyabb, mint a teljes napfény és képesek nettó fotoszintetikus nyereségre nagyon alacsony fényintenzitás mellett (barlangokban és mély vízben).

A leggyakoribb antenna pigmentek mohákban α- és β-karotinok, lutein, zeaxanthin, violaxanthin, és neoxanthin (Huneck 1983; Farmer et al. 1988; Boston et al. 1991), így a klorofill-a molekulákat gerjesztő vörös hullámhossztartomány mellett a mohák hatékonyan képesek elnyelni a látható tartomány széles spektrumát. Mindez azon élőhelyeken előnyös, ahol a vörös hullámhosszú fény kevés. A zeaxanthin a nedves mohákban is jelentős szerepet játszik a fölös gerjesztési energia diszipációjában, Heber et al. (2005) azonban azt mutatta ki, hogy mohákban erre akár néhány molekula zeaxanthin is elégséges. A kiszáradt állapotra jellemző lecsökkent fluoreszcencia intenzitást előidéző kioltás viszont már nem igényli a zeaxanthint, ez a kettes fotokémiai rendszer reakciócentrumának a sajátos jellemvonása.

Számos tanulmány próbált már mohákban a C_3-astól eltérő CO_2 megkötési módot kimutatni, elsősorban a különleges életmódú fajokban, mint például vízi vagy xerofiton taxonokban (James 1981), ez idáig azonban nincs meggyőző bizonyíték bármiféle folyamatra, ami eltérne a C_3-as úttól. A mohákban minden C_3-as növényekre jellemző bélyeg megtalálható, ugyanúgy magas CO_2 kompenzációs pontjuk van, mint a C_3-as edényes növényeknek (Rudolph 1990). Mivel a C_3-as növények képtelenek az asszimiláló sejteken belüli CO_2 szint megnövelésére és csak a RUBISCO segítségével képesek azt a fotoszintézis folyamatában megkötni, magasabb CO_2 koncentrációt igényelnek, mint a C_4 vagy CAM típusú növények.

Bár a mohákat kétségkívül C_3-as növényeknek tekinthetjük, mégis vannak különböző variációk közöttük. *Fissidens cf. mahatonensis* és a *Fontinalis antipyretica* fajokban megfigyelhető egyfajta CO_2 koncentráló mechanizmus (Salvucci és Bowes 1981; Raven et al. 1998), ami valamelyest magasabb mennyiségű CO_2 megkötését biztosítja, mint amit az adott körülmények a tipikus C_3-as fajok számára lehetővé tesz. Ez különösen vízi élőhelyen előforduló növények számára fontos, ahol a pH érték olyan tartományba esik, ami a CO_2 egyensúlyt a bikarbonát vagy karbonát irányába tolja el. Raven (1991) ökológiai vonatkozásban értékelve a növényekben előforduló CO_2 koncentráló mechanizmusokat, azt találta, hogy ezek negatív összefüggésben állnak azon területekkel, ahol a talajban/aljzaton élő baktériumok és más szervezetek légzése következtében a mohaszintben megemelkedett CO_2 koncentráció tapasztalható. Úgy tűnik, kisebb mértékű a korreláció ott, ahol a növekedési szezon időtartama alatt alacsony a hőmérséklet, alacsony a külső pH érték, vagy gyors a vízmozgás a növény környezetében, ami képes pótolni a fotoszintézis által felhasznált CO_2-ot. Maga a CO_2 koncentráló képesség vagy egy C_4-es szerű mechanizmus révén alakít ki a mohát körülvevő közegéhez képest magasabb CO_2 koncentrációt a RUBISCO környezetében, vagy a szervetlen szén membránon keresztüli aktív transzportja révén.

Fényen a RUBISCO enzim nemcsak a fotoszintézist katalizálja, hanem a fénylégzést is. Ez a fotorespirációs folyamat okozza a C_3-as növények nettó fotoszintetikus nyereségének alacsony hőmérsékleti optimumát. A hőmérséklet emelkedésével a fénylégzés sokkal intenzívebben erősödik, mint a fotoszintézis mértéke. A sarkvidéki *Sanionia uncinata* populációban a fajok fotoszintézise közel fénytelítettségen a 7-23ºC tartományban szinte állandó marad, a Q10 értéke megközelíti az 1.0-et, de a fénylégzés Q10 értéke ebben a hőmérsékleti tartományban 3.0 (Uchida et al. 2002). A legtöbb moha, amennyiben képes azt túlélni, a hőmérséklet emelkedésével, kiszáradva, nyugalmi állapotba kerül, ezzel megszüntetve mindkét folyamatot.

A sötétlégzés, bár általában csak 1/2-1/3-a fotorespirációnak, szintén szignifikáns szénveszteséget képes eredményezi. Trópusi mohákat tanulmányozva Zotz et al. (1997) azt találta, hogy a mohák nappal, a fotoszintézis által megkötött szénmennyiségük több mint felét elvesztik az éjszaka folyamán légzési veszteség formájában. Ez éves szinten összességében körülbelül 45%-nyi szénnyereséget hagy meg a moháknak a teljes megkötött szénmennyiségből.

Erős napi mintázat figyelhető meg a mohák fotoszintetikus aktivitásában. Nyáron, szubalpin régióban a *Pohlia wahlenbergii* a legmagasabb fénytelített fotoszintetikus felvételét kora reggel éri el (8 mg CO_2 g^{-1} h^{-1}), amely késő délutánra ~5 mg CO_2 g^{-1} hr^{-1} értékre csökken (Coxson és Mackey 1990). A növények teljes helyreállása késő estére és éjszakára következik be. A szerzők úgy vélik, ez az oszcilláció a visszatérő fotodestrukció és pigmentkomplexek helyreállításának

eredménye, ami megszokott növényi válasz a magas fényintenzitású élőhelyeken. De lehet ez a napi endogén fotoszintetikus ritmus eredője is, mint ahogy az ismert néhány fitoplankton populációnál. Mindez azokban az órákban teszi lehetővé a mohák számára a CO_2 nyereség elérését, amikor az edényes növények fotoszintetikus aktivitása csökken a gyengébb megvilágítás és az alacsonyabb hőmérséklet következtében. A reggeli és az esti növekedés lehet azonban egyszerűen az atmoszféra növekvő nedvességtartalmának következménye. Ahogy azt már láttuk is, számos területen a harmat és a köd az egyetlen vízforrása a moháknak. Mindent összevetve a szárítószekrényből kivett mohák sokkal hamarabb érnek el tömeggyarapodást, ahogy a levegő nedvességtartalmát megkötik. A mohák egyszerű megjelenése lehetővé teszi számukra, hogy alacsony fotoszintetikus nyereséget érjenek el a kora reggeli órák és a sötétedés alacsony fényintenzitási feltételei mellett, amikor nagyobb a levegőben az abszorbeálható vízkészlet.

A mohák által előállított legfontosabb cukrok a szacharóz, glükóz, fruktóz, mannóz (Valanne 1984). A zsírok is fontos termékei a fotoszintézisnek. A sarkvidékeken élő mohahajtások jellegzetesen több zsírmolekulát tartalmaznak, mint szénhidrátot. (Rastorfer 1972). Koskimies-Soininen és Nyberg (1991) azt találta, hogy a képződő zsírok típusa függ a hőmérséklettől és a fénytől.

A mohák és májmohák különböznek a fotoszintetikus termékeik raktározásának módjában. A májmohákban a cukoralkoholok fontosak (Suleiman et al. 1979), a lombosmohákban az oldható termékek, elsősorban a szacharóz (Margaris és Kalaitzakis 1974; Suire 1975). A mohák földfeletti részében a szénhidrátok nagyobb része oldható cukor, a földalatti rész tipikusan keményítőben gazdagabb (Hicklenton és Oechel 1977a; Sveinbjörnsson és Oechel 1981). A *Polytrichum* fajok zöld, fotoszintetizáló hajtásaiban a nem-struktúrális szénhidrátok mennyisége nagyobb, a szárban a legkevesebb (Sveinbjörnsson és Oechel 1981). A földfeletti részből a napi szénnyereség több mint 30%-a átszállítódhat a földalatti rizómába. Az öregedő részek képesek szénhidrátok tárolására (Skré et al. 1983b). *Dicranum elongatum* öregedő részeiben a jelölt szén a lipidekhez kapcsolódott (Hakala és Sewón 1992). Hakala és Sewón arra következtetett, hogy a mohák anyagszállítási képessége, mind lefelé és felfelé, lehetővé teszi az öregedő részek raktározó funkciójának érvényesülését. Sötét napszak alatt mind az idős, mind az aktív fotoszintetikus rész elveszti a raktározott termékeit. Az etanol, oldható cukrok és zsírok mennyisége csökkent *Racomitrium barbuloides* zöld részeiben sötét időszak alatt, ami azt jelenti, hogy raktározott anyagként használja fel (Sakai et al. 2001). Ennek ellenére a cukrok és zsírok mennyisége a barna, öregedő részekben nem csökkent és a keményítő tartalom állandó maradt mindkét részben.

2.1.6.1 A fotoszintézis korlátozó tényezői

A produktivitás legjelentősebb korlátozó tényezője a vízkészlet, és kevésbé a fény (Uchida et al. 2002). A növekedési szezon nedvesség eloszlása sokkal fontosabb, mint az átlagérték. Hanslin et al. (2001) megvizsgálta két boreális erdei moha esetén (*Dicranum majus*, *Rhytidiadelphus loreus*) a növénysűrűség hatását a növekedési ráta és a vízviszonyok kapcsolatára. Növekvő sűrűség negatív hatással volt a relatív növekedési rátára és a zöld biomassza tömegre mindkét mohánál. Közepes sűrűség és alacsony páratartalom mellett eredményezték az egyes öntözési kezelések a legjobb relatív növekedési rátát és zöld biomassza gyarapodást. A nedves-száraz ciklus hossza pozitívan hatott a relatív növekedési rátára, ha a nedves-száraz napok száma azonos volt. Hosszabb ciklus több időt biztosít a károk kijavítása után a pozitív produkcióhoz. Ebben az esetben tehát úgy tűnik, hogy nem a kiszáradt állapot hossza meghatározó, hanem a kijavításhoz és a szénnyereség eléréséhez szükséges idő. Kalifornia száraz élőhelyén többféle mohafaj szignifikánsan eltérő választ adott a víztartalomra, kiszáradásra és fényviszonyokra. Ezen fajok a csekély vízkészletű mikrohabitátokban alacsonyabb víztartalom mellett érik el maximális fotoszintézisüket, és jobb képességgel rendelkeznek a hosszabb kiszáradási időszak utáni helyreállásra. A száraz élőhelyhez adaptálódott mohák hihetetlenül rövid időperiódus alatt visszanyerik a fotoszintézisüket. A vízvesztés nem csak a fotoszintézisre, hanem a meglévő fotoszintetikus rendszerre is hat. Azoknak a mohafajoknak, amelyek hatékony nem-fotokémiai kioltással rendelkeznek, nagyobb az esélyük a túlélésre. Két

sziklán lakó moha nem-fotokémiai kioltásában éles maximum észlelhető újranedvesedés alatt (*Grimmia pulvinata és Anomodon viticulosus*), míg a kioltás csak lassan áll helyre a kevésbé kiszáradástűrő *Rhytidiadelphus loreus* esetében (Csintalan et al. 1999). Másrészről Deltoro et al. (1998b) azt vetették fel, hogy a membránintegritás elvesztése és az ebből következő kálium veszteség együttesen magyarázatul szolgál a fotoszintetikus aktivitás helyreállítása képességének hiányára.

A fotoszintézis vízszükséglete tág határok között változik (Silvola 1991). *Polytrichum commune* kivételével egy felső határ mutatkozott, ami felett a fotoszintézis csökkenni kezd, a többlet víz, illetve a felületen megjelenő vízréteg ugyanis korlátozza a CO_2 abszorbciót. A *Polytrichum commune* levélszerkezetéből adódóan képes a fotoszintetizáló lamellák között légtereket fenntartani. A *Thuidium cymbifolium* és a *Chrysocladium retrorsum* fotoszintézise 20-70%-os víztartalmi tartományban növekedett (Liu et al. 2001b), az optimum víztartalmuk 70-80% között volt, és csökkent a fotoszintézisük 80-95% mellett. A *Plagiomnium acutum*-ban ez szélesebb határok között változott, a fotoszintézis 20-80% között növekedett, a legintenzívebb fotoszintézisét 80-95%-os határok közt tartotta fenn. Jauhianen et al. (1998) *Sphagnum* fajokat vizsgálva azt tapasztalta, hogy a magas víztartalom fotoszintézisre gyakorolt negatív hatása megszűnik magas CO_2 koncentráció mellett. A víztartalom optimális tartománya megemelkedik a CO_2 szint növekedésével. 3000ppm mellett (ami a normál CO_2 tartalomnak csaknem 10-szerese) a *S. fuscum* víztartalmának növekedésével a fotoszintézis intenzitásában nem következik be csökkenés (Silvola 1990).

Boreális fenyőerdőben az evapotranszspiráció alacsonyabb volt tavasszal, amikor a talaj még fagyott volt, a legmagasabb nyáron volt, és az őszi fagyok után ismét csökkent. Az evaporáció magasabb, ha a felszín nedves, míg nyáron minden hőmérsékleten lecsökken a fényintenzitás növekedtével az erdő transzspirációs ellenállásának következtében (a gázcserenyílások záródnak). A mohák szintén nagy szerepet játszanak a víz elpárologtatásában. A vegetáció vízvesztéssel szembeni ellenállását a nedves mohák csökkentik, nedvesen tartják a talajt. A fajok páratartalomra adott válaszai azonban eltérőek. A *Plagiomnium acutum* legmagasabb fotoszintetikus rátáját felhős és esős napokon éri el. *Herpetineuron toccoae* aktivitása kisebb csökkenéssel ugyan, de fennmarad napsütéses időben is (Li et al. 1999). A *Herpetineuron toccoae* alacsonyabb transzspirációs rátával és magasabb vízhasznosítási együtthatóval rendelkezik, mint a *P. acutum*, ami magasabb fotoszintetikus rátát tesz lehetővé számára, ennek következtében magasabb hőmérséklet-tűréssel is rendelkezik. Érdekes módon mindkét faj sötétlégzése csökken emelkedő hőmérséklet és csökkenő relatív páratartalom mellett.

A mohák számára az éjszaka fontos időszak lehet a vízfelvételük szempontjából. A harmatponton történő kondenzáció a kisméretű növények felületén nedvesség megjelenését eredményezi, és a nap folyamán bekövetkezett kiszáradásból újranedvesíti őket. Az újranedvesedés csak közvetlenül pirkadat előtt éri el maximumát és előkészíti őket az alacsonyabb hőmérséklet előnyeinek kihasználására a kora reggeli fényviszonyokon. Csintalan et al. (2000) ezt a jelenséget figyelte meg a félsivatagi *Syntrichia ruralis* esetén. Ez a moha az éjszaka nagy része alatt folyamatosan vizet abszorbeál. Ez biztosít számára elegendő vízkészletet azonnali pozitív nettó fotoszintézishez már másfél órával pirkadat után. Bár a kummulatív szénmérleg a mért napok folyamán negatív volt, de azokon a napokon, amikor a harmat több volt, a szénmérleg is pozitív volt. Azt feltételezik, hogy ez a rövid időtartam elegendő számukra a hosszú idejű kiszáradást követően fellépő károk kijavítására.

A szárazföldi növények körüli CO_2 környezet eltérő lehet a szabad légkörben tapasztalható viszonyokhoz képest. A talajlakó mohák számára előnyös a talajban történő lebontás által kibocsátott CO_2 nagyobb mennyisége. Például Új-Zéland esőerdeiben található mohatakaró éves nettó szénfelvétele 103 g m^{-2}, az erdő aljnövényzetében élő mohák szénkibocsátása a talajlégzéssel együtt 1010 g m^{-2} (Delucia et al. 2003). Ez azt mutatja, hogy a mohák csak 10%-át használják ki a talajmikrobák működéséből származó CO_2 mennyiségnek. A boreális erdőkben a mohák hozzájárulása a szénmegkötéshez nagyobb. Silvola (1985) kimutatta, hogy a mohák természetes élőhelyén a CO_2 meghatározó tényező lehet. 70-500 µmol $m^{-2}s^{-1}$ fényintenzitás mellett a CO_2 koncentráció emelkedése 320 ppm-ről 640 ppm-re 1.6-2.6-szeresére emelte a nettó napi CO_2 gázcserét. De a rövid időtartamú laboratóriumi és szabadföldi tanulmányok félrevezetőek lehetnek. Van der Heijden et al. (2000) azt találták, hogy *Sphagnum fallax* (*Sphagnum recurvum* var. *mucronatum*)

fotoszintézisét kezdetben stimulálta az emelt CO_2 szint (700 ppm), de három nap után visszaállt a kontroll szintjére. Alacsony nitrogénellátottság (6 g m^{-2} $év^{-1}$) és emelt CO_2 szint mellett a növények hat hónap alatt 17%-al nagyobb biomasszát produkáltak, de a magas nitrogén ellátottságnak csak kis hatása volt a biomassza tömeg növekedésére. A magas CO_2 szint elnyomta a sötétlégzést, ennek eredményeként a csúcsi részekben megnőtt az akkumulált oldható cukortartalom. A CO_2 mennyiségének megkétszereződése a csúcsok nitrogén tartalmának csökkenését okozta, de a szárban ez nem következett be, talán a növekvő cukortartalomnak köszönhetően. Ez a csökkenés látható volt a redukált aminosav tartalomban is, viszont a fehérje tartalomban nem. A mohaszintben a CO_2 viszonyok eltérnek a szabad légkörre jellemző koncentrációtól. Egy boreális fenyőerdő talajának CO_2 kibocsátása 7 mol m^{-2} s^{-1} körüli *Sphagnum* fajok és *Hylocomium splendens* alatt. A *Hylocomium splendens* felső rétegében a CO_2 koncentráció akár 400-450 ppm is lehet a fotoszintetizáló párnákban (Swanson és Flanagan 2001), ez a normál atmoszférikus értéknél magasabb CO_2 szint pedig intenzívebb fotoszintézist tesz lehetővé. Ahogy már említettem, az emelt CO_2 szint kompenzálja a túlzott víztartalom CO_2 diffúziójával szemben mutatott ellenállását (Silvola 1990).

Sphagnum fajok egy különös alternatív szénforrással is rendelkeznek. Endofita metanotróf baktériumokkal fenntartott szimbionta kapcsolatból ezen fajok többlet szénhez juthatnak. A baktériumok a moha szár és levél hyalinsejtjeiben élnek, és a metánt oxidálják CO_2-á, amit aztán a *Sphagnum* gazda használ fel. Ez a mennyiség 10-15%-a is lehet a *Sphagnum* által felvett szénnek. A tőzegmohalápok ezzel a folyamattal képesek újrahasznosítani a metánt, így az atmoszférába kevesebb metán jut.

A mohák általában árnyékadaptáltak és alacsony fénykompenzációs ponttal és alacsony fénytelítési szinttel rendelkeznek. Az Azori-szigetek örökzöld babérerdeinek mohafajai igen erősen árnyékadaptáltak, fénytelítettséget akár már 30 µmol $m^{-2}s^{-1}$ fényintenzitáson is elérnek. Az *Andoa bertheloteana* mohafajnak a legalacsonyabb a fénykompenzációs pontja, 20 µmol $m^{-2}s^{-1}$, a legmagasabb a *Myurium hochstetteri*-é, 68 µmol $m^{-2}s^{-1}$. A mély árnyék fajok, mint a *Fissidens serrulatus,* extrém alacsony fénykompenzációs ponttal rendelkeznek. Mivel a lombsátor egész évben megmarad, a téli alacsony fényszint gyakran korlátozza a mohák fotoszintetikus aktivitását (Gabriel és Bates 2003). Ellentétben ezekkel az örökzöld erdei fajokkal, a fán csüngő *Pilotrichella ampullacea* esetén a telítési fényintenzitás 400 µmol $m^{-2}s^{-1}$ (Proctor 2002).

A mohák a fénytelítési és fénykompenzációs pontjukat is képesek szabályozni mind a fényviszonyokhoz, mind a hőmérséklethez alkalmazkodva. *Plagiomnium acutum* és *P. maximoviczii* fénykompenzációs pontja 20-40 µmol $m^{-2}s^{-1}$ és telítési pontja 200-400 µmol $m^{-2}s^{-1}$, az alacsonyabb érték télen, a magasabb nyáron jellemző (Liu et al. 2001a). Alaszka dombvidékein a *Sphagnum angustifolium* fénykompenzációs pontja 37 µmol $m^{-2}s^{-1}$ és fénytelítése 250-500 µmol $m^{-2}s^{-1}$ 10°C-on (Harley et al. 1989). 20°C-on ezek az értékek felfelé tolódnak el, a fénykompenzációs pont 127 µmol $m^{-2}s^{-1}$ értékre, a fénytelítési pont 500 µmol $m^{-2}s^{-1}$ értékre nő.

Annak ellenére, hogy a mohák fénytelítési értékei igen alacsonynak tűnhetnek, a legtöbb moha a növekedési időszak legnagyobb részében ennél alacsonyabb értékek mellett fotoszintetizál. Szubarktikus területen a *Hylocomium splendens* kompenzációs pontja 30 µmol $m^{-2}s^{-1}$ és telítési pontja 100 µmol $m^{-2}s^{-1}$ a növekedési szezon alatt, de a fénytelítési szintnek megfelelő fényintenzitással a megvilágított időszaknak csak a 65%-ában találkozik júliusban, 76%-ában augusztusban, és 96%-ában szeptemberben (Sonesson et al. 1992).

A korlátozó tényezők nem egymagukban hatnak. A *Fontinalis antipyretica* fotoszintézise a CO_2 szint emelkedésével nő, de az elért szint függ a hőmérséklettől (Maberly 1985). Ahogy a hőmérséklet emelkedik, a felületi határréteg ellenállás csökken, így több CO_2 jut be a növénybe.

Bár a mohák kevéssé tudják élettanilag szabályozni a hőmérsékletüket, de képesek színváltoztatással válaszolni, amit a napok hossza, a fényintenzitás vagy épp maga a hőmérséklet indukál. A mohák fotoszintézisük optimum hőmérsékletének változtatásával képesek alkalmazkodni a hőmérséklethez, ami a fénytelítési szint eltolásával jár együtt, ezzel egy időben a légzés akklimatizációja azonban nem szükségszerűen következik be.

A fénytelítési szint tavasztól nyár közepéig emelkedik, majd ősz felé haladva csökken, míg a sötétlégzés nem, vagy alig változik. A mohák az optimális hőmérsékleti tartományban előforduló

hirtelen meleget nehezebben viselik, míg ugyanez a legtöbb hajtásos növénynek kedvez. Ezzel van összefüggésben például, hogy a mérsékelt égövi pleurokarp *Brachythecium rutabulum* növekedési rátája visszaesik 15 C fölött (Furness és Grime 1982a), a maximális növekedési rátájának már csak a 40%-át éri el 19 C-on. Furness és Grime a hőmérséklet jelentékeny szezonális hatását mutatta ki, amely segít megmagyarázni a mohák fenológiai sajátosságait. Ez összhangban áll azzal, hogy a növekedésükben tavasszal és ősszel jelentkeznek csúcsok, ami lehetőséget biztosít számukra, hogy egy adott területen a hajtásos növényekkel konkurálhassanak.

Dilks és Proctor (1975) 27 moha fajt vizsgálva a magas hőmérsékleti kompenzációs pontot 35-40 C-ban határozta meg. A kompenzációs pontot azonban befolyásolja a fényintenzitás és a CO_2 koncentráció (Rastorfer 1971).

Az alacsony hőmérséklet indukálja az abszorbeált fényenergia nem-fotokémiai kioltását *Leucodon sciuroides*-ban (Deltoro et al. 1999), ami védelmet biztosít a fotoszintetikus apparátus számára a fölös gerjesztési energiával szemben. Ez az energiadisszipáció és a fotoszintézis helyreállása teszi lehetővé a mohák számára, hogy túléljék a magas fényintenzitást jelentősen alacsony hőmérsékleten. A kiszáradástűrő *Syntrichia ruralis* Fv/Fm, NPQ, F PSII (fényadaptált PSII aktuális kvantum hatásfoka) paramétereiben növekedés tapasztalható fényadaptált párnák árnyékba történő transzplantációja során, míg ezek csökkennek az árnyékhoz szokott párnák fényre helyezésekor (Hamerlynck et al. 2002). Az árnyékba helyezett fényen nőtt minta fotoszintézis intenzitása alacsonyabb volt, mint az eredendően árnyékban nőtt növényé, ami azt feltételezi, hogy ezen faj "emlékezik" az eredeti élőhelyére. Azon képessége, hogy összhangba hozza a fotoszintetikus apparátusát a változó fényviszonyokkal, lehetővé teszi számára olyan élőhelyek kihasználását, ahol az edényes fajok alkotta lombsátor időről-időre változik, változtatva ezzel a mohák megvilágítási viszonyait. Szezonális alapon is megjelenik a változás a fénykompenzációs pontban és a telítési fényintenzitásban. A fentebb már említett *Plagiomnium acutum* és *P. maximoviczii* fénykompenzációs és telítettségi minimum és maximum értékei a hőmérsékleti optimum alsó és felső határaihoz kapcsolódnak (télen 20 C, nyáron 35 C) (Liu et al. 2001a).

2.1.6.2 Kloroplaszt elhelyezkedése és a pigment-tartalom

Kloroplaszt elhelyezkedésének a szerepe a sejtben alacsony fényen nemcsak a fényelnyelés maximalizálásában van, mint például a *Schistostega pennata* esetén, hanem a kiszáradás alatti klorofill fluoreszcencia minimalizálásában is. A vízvesztés során a plasztiszok aggregálódnak, ami növekedést idézhet elő a klorofillok általi reabszorpció mértékében, jelentős csökkenést okozva a klorofill fluoreszcencia spektrum F685/F735 arányában. Ilyen jellegű változást figyeltek meg a *Rhizomnium punctatum* száradó leveleinél (Bartosková et al. 1999).

Az árnyékban és fényen nőtt mohák klorofill és plasztisz struktúrája eltér egymástól, de ezzel nem feltétlenül jár együtt fotoszintézisbeli különbség (Aro et al. 1981). *Marchantia polymorpha* plasztisz struktúrája jellegzetesen árnyékadaptált és a *Ceratodon purpureus* tipikusan fénykedvelő, ugyanakkor mindkét faj fotoszintézis kinetikája árnyékadaptált jellegzetességekkel bír.

A mohák klorofill koncentrációja tipikusan árnyékadaptált értékeket mutat. Deora és Chaudhary (1991) számos indiai moha klorofill koncentrációját tanulmányozta és a következő tartományokat állapította meg: a klorofill-a 0.402(±0.052) – 2.002(±0.700) mg g^{-1}, a klorofill-b 0.265 (±0.067) – 1.634 (±0.070) mg g^{-1} értéktartományon belül változott száraztömegre vonatkoztatva. A legmagasabb klorofill értékeket a *Cyathodium tuberosum* (3.636 mg g^{-1} száraztömeg), a legalacsonyabbat a *Entodon prorepens* (0.667 mg g^{-1} száraztömeg) mutatta. Eredményeik azt igazolták, hogy – akárcsak az edényes növényeknél – az intenzív napsugárzás alacsony klorofill tartalommal és magas klorofill a:b aránnyal társul. Martínez Abaigar és Núñez Olivera (1998) számos tanulmány eredményét összevetve azt állapították meg, hogy a mohák mind tömegre, mind területre vonatkoztatott klorofill koncentrációja alacsonyabb, mint az edényes növényeké. Marschall és Proctor (2004) arra a következtetésre jutottak, hogy a mohák nem kötelezően árnyéknövények, vannak köztük fénykedvelők is. Például a *Polytrichum* fajok lamellái többlet felületet biztosítanak a

gázcsere számára, lehetővé téve ezzel a nagyobb CO_2 felvételt. Ezen mohák nőnek azokon a területeken, ahol a legmagasabb fotoszintetikus fotonáram sűrűség (PPFD) éri a növényeket. *Polytrichum commune* jól fejlett lamelláival magasabb fénytelítési fotoszintézis tartományt (3.67-5.62 mg CO_2 g^{-1} sz.t. h^{-1}) és magasabb fotoszintézis/klorofill koncentráció értéket (0.53 mg CO_2 $Chl^{-1}h^{-1}$) ér el, mint a kevésbé fejlett lamellákkal rendelkező *Atrichum undulatum* (3.41 mg CO_2 g^{-1}sz.t. h^{-1}), vagy a lamellákkal nem rendelkező *Hypnum cupressiforme* (2.56 mg CO_2 g^{-1}sz.t. h^{-1}) (Masarovičová és Eliás 1987). Marschall és Proctor azt találta, hogy a mohákban a klorofill koncentráció, a klorofill a:b arány, a klorofill:karotinoid arány szignifikánsan korrelál a PPFD értékkel 95%-os fénytelítettség mellett. Marschall és Proctor az alacsonyabb fénytelítési értéket a CO_2 sejtekig történő diffúziójának nehézségeivel magyarázzák.

A klorofill a:b arány jelentősen változik, függ a rendelkezésre álló fénymennyiségtől, az évszaktól és a moha adaptációjától. Tieszen és Johnson (1968) rámutatott a mohák jelentőségére a tundra ökoszisztémákban számos társulás klorofill eloszlásának vizsgálatát elvégezve. A legalacsonyabb klorofill tartalommal rendelkező társulásokban a társulás klorofill tartalmának nagyobb mennyisége a mohákban és az Erika-félékben koncentrálódott. Száraz tundrán a moha komponensek 1/3 részben járultak hozzá a társulás összklorofilljához, nedves tundrán viszont a társulás klorofill mennyiségének csupán a 2%-át tartalmazták a mohafajok. A legalacsonyabb klorofill a:b aránya a mohaszintnek volt, ez az arány az összes növényt figyelembe véve 1.5-2.5 értéktartományban mozgott. Ez az alacsony klorofill a:b arány mindenhol összhangban állt a sarkvidéki alacsonyabb fényintenzitással.

2.1.6.3 Szezonális különbségek

Ahogy a fényintenzitás változik, úgy az antenna pigmentek, citoplazmatikus vízoldható pigmentek, és a sejtfal pigmentek is változnak. Mindez azt eredményezi, hogy a mohák színe évszakosan változik. Az erdei mohák összklorofill tartalma kora tavasztól, mielőtt a lombozat záródna, folyamatosan nő (1.45 mg g^{-1} száraztömegre), amíg a lombozat teljesen össze nem záródik (4.36 mg g^{-1} száraztömegre) (Martin és Churchill 1982). Ez is jól mutatja a klorofill tartalom széles tartományon belüli plaszticitását az erdő aljnövényzetének moháiban. Kershaw és Webber (1986) hasonló összefüggést talált *Brachythecium rutabulum* esetében. A klorofill koncentráció 1.70 mg g^{-1} értékről 11.1 mg g^{-1} értékre emelkedett májustól októberig. Ezalatt az idő alatt a fénytelítés 200 µmol m^{-2} s^{-1} értékről 30 µmol m^{-2} s^{-1} értékre csökkent július elejére, a fénykompenzációs pont úgyszintén esett (65 µmol $m^{-2}s^{-1}$-ról 4 µmol m^{-2} s^{-1}-ra). Az erdei mohákban tehát a sűrű lombozat alatt emelkedik a klorofill tartalom tavasztól nyárig, ez bizonyos mértékben folytatódik őszig, míg más fajokban ezzel ellentétesen csökken. Ebből is látszik, hogy a mohafajok jelentős kapacitással rendelkeznek a változó megvilágítási szintekhez történő alkalmazkodás tekintetében. Az állandó vízborítás alatt nőtt mohák mutatják a legkisebb szezonális pigment-tartalom változást.

2.1.7 Produkció

A produktivitást számos módon meghatározhatjuk, mint például az invázív képesség, lineáris növekedés, biomassza növekedés, CO_2 felvétel, O_2 termelés, ^{14}C jelölés, klorofill tartalom, vagy a felület kiterjedése alapján.

Produktivitás tekintetében a mohákat gyakran az ökoszisztéma jelentéktelen komponenseinek tartják. A mohák fotoszintetikus kapacitását többnyire alacsonyabbnak tekintik az edényes növényekéhez képest (Martin és Adamson 2001). Véleményük szerint ez a nettó CO_2 megkötésen alapuló számítási módszer félrevezető következtetéséből ered. Jobban szemlélteti a mohák produktivitását, ha azt klorofill tartalomra vonatkoztatva számítják, mert ebben az esetben a különbségek eltűnnek. A mohák produktivitása csak akkor mutat az edényeseknél kisebb értéket, ha azt száraztömegre számítják.

Az összehasonlítás szempontjából egy másik lényeges szempont, amit szintén figyelembe kell venni, hogy szöveteik mekkora hányadát használják raktározásra, illetve fotoszintézisre. E tekintetben a mohák testük csaknem a teljes, akár 95%-nyi hányadát fotoszintézisre használják, azaz rendkívül kicsi az a növényi tömeghányad, amit a fotoszintetizáló részeknek kell eltartania, szemben a hajtásos növényekkel, ahol a gyökérzet és a szár szövetei is csupán fogyasztók. A moháknál épp ezért a száraztömegre számított fotoszintézis intenzitás a növény egészére vonatkoztatott értéknek tekinthető, amit ha a hajtásos növényeknél is kiszámítanánk, az – a fotoszintézis szempontjából tetemes holttömeg miatt – lényegesen alacsonyabbnak adódna a mohákénál.

2.1.7.1 Növekedés

A növekedés a produktivitás egyik mértéke, de két összetevőből áll: a biomassza gyarapodásból és a hosszbeli növekedésből (beleértve az elágazásokat is). Egy fajon belül az egyenetlen növekedési ütem a környezeti, és a produktivitástól független egyéb tényezőkből (mint például genetikai különbségekből, eltérő élőhelyi adottságokból, vagy eltérő kompetíciós – akár intra-, akár interspecifikus – viszonyokból) adódhat.

Több szerző szerint az elvégzett hosszmérések pontatlan képet adnak a valós produktivitásról (Rincòn és Grime 1989; Zechmeister 1995; Stark et al. 2001). Ugyanis a biomassza akkumuláció és a hajtások megnyúlása bizonyos mértékben egymástól független események, ha elágazások is előfordulnak, így a biomassza mindenképp pontosabb jellemzője a produktivitásnak, mint a megnyúlás (Stark 2002).

A mohák növekedésének mérése bonyolult, mert lassú növekedésűek és a növekmény igen kicsi. Számos nemzetségnél az éves növekedés mm-ben mérhető.

A mohák gyarapodásának meghatározására használt mérési módszerek igen különbözőek, de mindegyiknek megvan a maga sajátos célja az adott növekedési forma esetében. Nagyobb termetű évelő mohák növekedését saját természetes markereik segítségével lehet meghatározni (Russell 1988). Egyszerű szalaggal történő jelölések mellett a következő fenológiai sajátosságok segíthetik az új növekmény becslését: a természetes markerek (spóratartó, elágazások) megjelenése a csúcs alatt; kisebb vagy nagyobb levelek, amik a megelőző növekedési időszak végét jelzik; a levelek közötti nagyobb térköz megjelenése minden új növekedési szezon elején. Számos moha esetén a színbeli eltérés is jelzi az aktuális szezon növekedését, bár nehéz észrevenni a különbséget több évre visszamenően. Az új növekedés a legtöbb esetben észrevehetően világosabb zöld.

Russell (1988) nyolc mérési technikát ír le a természetes markereket is beleértve. A jelzőkarral ellátott fémszál *Sphagnum* fajok esetén általánosan használt, de tömörítheti a mohaszőnyeget, különösen hóborítás esetén, így alábecsülheti a növekedést, főleg ha több évről van szó, minthogy a hosszbeli növekedést egy fémszálra rögzített "csúszka" jelzi. Címkét használhatunk egy speciális pont jelzésére a mohán a mérések kiindulási pontjaként, de ez esetben szársérülés vagy a vízmozgás akadályozása léphet fel. Háló elhelyezése a csúcsok fölött megadja a kiindulópontot a méréshez, de ez szintén tömörödést okozhat, bár leggyakrabban csak az idősebb részek tömörödnek. Nem vízoldékony vitális festés jelként szolgálhat (fluoreszkáló festék vagy por), viszont kerülni kell a fotoszintézissel interferáló vagy tápanyag koncentrációt megváltoztató anyagokat. Átlátszó hálószerű tasakban elhelyezett kezdeti minta tasakon kívüli növekményének mérése. A fényképezés kolónia fejlődését követheti nyomon, de nem szolgál részletes adatokkal a növekedésről és csak horizontális terjedést észlel, vertikális változást nem becsül. Ehhez hasonló, amikor átlátszó leplet helyezünk a mohafoltra és körberajzoljuk a körvonalait, ami referenciaként szolgál a későbbi összehasonlításhoz.

A friss, nedves tömegre vonatkoztatott biomassza mérés mohák esetén a leggyakrabban értelmetlen, nem alkalmazható, hiszen igen nagy mennyiségű vizet képesek felvenni és felületi kapillárisaikban tárolni. *Sphagnum* fajok nedves tömege akár 20-szorosa is lehet a száraz tömegének, összehasonlításra semmiképp sem alkalmas.

Az akrokarp mohák lassabb hosszbeli növekedési rátát mutatnak, mint a pleurokarp mohák. Pleurokarp mohák új elágazások révén is hozzájárulnak a biomassza növekedéséhez, ezzel növeke-

dési rátájuk exponenciális jelleget mutat. Mohák esetén a magasság és hossz növekedése nem jól korrelál a biomassza gyarapodással. Önárnyékolás vagy más tényező által előidézett megnyúlással, például, nem jár együtt biomassza nyereség. Ugyanakkor a hosszbeli növekedés sincs összhangban az elágazások képzésével. A főtengely növekedési rátája csökken, ahogy az elágazások gyarapodnak. Gaberscik és Martincic (1987) vizsgálatai alapján a nettó fotoszintézis sem korrelál a növekedéssel. Augusztusban, amikor a fotoszintézis maximális volt, a biomassza akkumuláció voltaképpen csökkent. A klorofill tartalom a magas nettó fotoszintetikus periódussal állt pozitív összefüggésben, ennélfogva nem korrelált a növekedéssel. A növekedési időszak kezdetén az intenzív száraztömeg gyarapodás volt jellemző. Télen mind a fotoszintézis, mind a növekedés csökkent.

2.1.7.2 Szezonális eltérések

Ahogy már említettem, a legtöbb mérsékelt övi moha maximum növekedési rátáját tavasszal éri el, amikor a nedvesség rendszerint bőséges, a hőmérséklet pedig hűvös. Al-Mufti et al. (1977) alátámasztja ezt a hipotézist, a vizsgált mohák hozamában a tetőpont májusban jelent meg a tavaszi növekedés betetőzéseként, majd megismétlődött decemberben, az őszi nedvesebb és hűvösebb időjárást követően. Alacsonyabb biomassza augusztusban volt tapasztalható a nyári hőség miatt bekövetkező magas légzési veszteség miatt. Zotz és Rottenberger (2001) ugyanezt tapasztalták három mohafaj esetében (*Grimmia pulvinata*, *Schistidium apocarpum*, *Syntrichia ruralis*) erős besugárzásnak kitett mészkőfalon (mérsékelt égövön, Európában). A fajok erős szezonalitást mutattak, a legmagasabb szénmegkötést ősszel, nullához közelit nyáron érték el. Kershaw és Webber (1986) az éves viselkedést különböző szempontból közelítette meg. Erdei *Brachythecium rutabulum* klorofill tartalma nyáron volt a legmagasabb, amikor a mohát érő fényintenzitás a legkisebb. A gyenge besugárzás magas hőmérséklettel párosult, ami hozzájárult az alacsony nyári produktivitáshoz. Félsivatagi homokpuszta gyepben, ahol a társulásban *Juniperus communis* cserjék jelentek meg, a nyitott területen élő mohák fotoszintetikus hatékonysága csökkent a párás tavasztól a forró, száraz nyárig. Alacsonyabb fotokémiai hatékonyságot (Fv/Fm) mutattak, mint azok a mohák amelyek a cserjék árnyékában nőttek (Kalapos és Mázsa 2001). De nem minden élőhely mutat ennyire kifejezett szezonális eltérést. A szubarktikus *Dicranum fuscescens*, például, nem mutat nyilvánvaló évszakos eltérést a napi CO_2 felvételben, és nem jelent meg különbség a tengerszint feletti magassággal sem (alföld versus hegyvidék) (Hicklenton és Oechel 1977b). Melick és Seppelt (1994) nem talált évszakos eltérést a szénhidrát tartalomban a kontinentális déli-sarkvidéki területek mohafajainál, bár a klorofill szint csökkent a tél folyamán. Az alaszkai tajgán élő *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, és *Sphagnum subsecundum* fajok fiatal, fotoszinteikusan aktív szöveteinek a növekedési szezon végéhez közeli jelentős gyarapodása az augusztusban jelentkező legmagasabb maximum nettó fotoszintézisre vezethető vissza (Skré és Oechel 1981). A *Sphagnum* fajok növekedése télen jelentősebb, alacsonyabb produktivitással a tőzegmohalápok kiemelkedésein, mint az alacsonyabb fekvésű, egyenletesebb vízellátottságú mélyedésiben, ami ismét a vízkészlet fontosságára hívja fel a figyelmet (Asada et al. 2003).

A sötétlégzés a nettó fotoszintézisnek, és így az összgyarapodásnak is meghatározó értéke, intenzitása többnyire nem mutat markáns szezonális változást. Ugyanakkor a változás mértéke erősen fajfüggő. *Plagiomnium acutum* és *P. maximoviczii* esetében a sötétlégzés intenzitása nyáron emelkedik (Liu et al. 2001a). Sarkvidéki *Brachythecium* faj sötétlégzése magasabb nyáron és alacsonyabb télen, míg ugyanott a *Chorisodontium* és az *Andreaea* fajoké alig változik (Davey és Rothery 1996).

2.1.7.3 Produktivitás és kor

A legtöbb moha esetében az aktuális év új növekedésű szövetei jelentik a fotoszintézis elsődleges helyét. Collins és Oechel (1974) azt tapasztalta, hogy a szezon elején az alaszkai mohák

fotoszintézisében a megelőző évben, vagy a megelőző két évben nőtt növényi részeknek is jelentős szerepe van, bár azok fotoszintetikus rátája alacsonyabb, mint az aktuális évben nőtt legfiatalabb részeké (75% és 40%-nyi az egy, illetve két éves részekben). Callaghan et al. (1978) nagyobb különbséget tapasztalt svéd lappföldi mohákban. A *Hylocomium splendens* egy évvel idősebb szövetei 55%-al, a *Polytrichum commune* öregebb szövetei 58%-al alacsonyabb fotoszintetikus intenzitást mutattak, mint az aktuális évben nőtt szövetek.

Ulychna (1963) a *Polytrichum commune* átlag életkorát 3-4 évre becsüli, míg a holt, alsó részek akár 15-17 évesek is lehetnek. A *Hylocomium splendens* egy-egy leveles szártagját két éven át fejleszti, majd ezután új szegmenst hoz létre, így az elágazáson alapuló kormeghatározás az ő esetében félrevezető (Callaghan et al. 1978). De félrevezető eredményre vezethet a növekedési markeren alapuló kormeghatározás is, ugyanis míg egyes fajok a száraz időszakokban is tovább növekednek, addig mások, mint például a *Hylocomium splendens* növekedése szünetel. A *Hylocomium splendens* esetében az újonnan növesztett hajtásrész helyettesíti a lebomló, csúcstól távolabbi részeket, viszont ha a fiatal szegmens megsérül, a teljes hajtás elpusztul. A *Polytrichum commune* esetében ezzel szemben az egyes hajtások életideje véges, földrajzi előfordulás helyétől függő élettartammal. Azonban a felszín alatti részeken képes új hajtásokat létrehozni, melyek helyettesíteni fogják a kieső ágakat és az elhaló felszín feletti részeket.

2.1.7.4 Levél produkció és LAI

Vitt (1990) *Drummondia prorepens* párnában 1cm^2-en 90 db mohaszárat talált, a szárak mindegyike átlagosan 65 levelet tartalmazott, így a cm^2-re eső levélszám 6000 körüli. A fotoszintetikusan aktív levelek felületének összesítése alapján egy cm^2-en kb. 15cm^2 fotoszitetizáló mohafelület található.

A levélfelület-index, mint biofizikai állapotjelző a teljes növényfelület fényelnyelésének kifejezője (Smith 1990). Ez az arány az állomány teljes levélfelületének és az állomány alapterületének a viszonyát fejezi ki. Az egynél alacsonyabb LAI érték a beeső napfény egy hányadának az elvesztegetését jelzi. Egyes LAI értéknél a fénykihasználás teljes, egynél nagyobb érték pedig lehetőséget biztosít a különféle szögekből érkező direkt és indirekt fény maximális kihasználására. A moha leveleket többnyire nem merőlegesen érik a napsugarak, tehát magasabb LAI érték szükséges számukra ugyanazon fénymennyiség befogásához. Simon (1987) egy cm^2-nyi mohapárnában a *Syntrichia ruralis*-nál 2030 levelet, a *Ceratodon purpureus*-nál 27966 levelet talált. Az összfelület megbecslésével a levélfelület indexre az előbbi fajnál 44, az utóbbinál 129 adódott. Vitt (1990) a boreális biom moháinak átlagos levélterületét 1960 mm^2 cm^{-2}-re becsülte, ami 19.6 LAI értéknek felel meg.

2.1.7.5 Élőhelyi és földrajzi összehasonlítás sajátosságai

Különböző biomokban eltérő a produktivitás a növekedési szezon hossza, a növekedési szezon alatti hőmérséklet, a nappal hosszúsága, a rendelkezésre álló vízkészlet és más földrajzi és klímatikus tényezők következtében. Bár a víz jó indikátora az élőhely produktivitásának (Whittaker et al. 1974; Larcher 1983), az élőhely általános vízkészlete egyáltalán nem jó mutatója a produkciónak azon időszak alatt, amikor a víz könnyen hozzáférhető. Csak ezt figyelembe véve az összefüggés fordítottnak látszik. A legnagyobb produktivitást a száraz élőhelyeken a körülményekhez legjobban adaptálódott mohák mutatják. Másrészről Suba et al. (1982) azt találta bükktársulásban, hogy a hidrofita és mezofita mohák nagyobb fotoszintetikus intenzitással rendelkeznek, mint a sziklalakó xerofiton társaik.

Boreális erdőben a *Pleurozium schreberi* fényhasznosítási efficienciája (102 mmol CO_2 mol^{-1}) jobb, mint az ott élő más növényeké (70-80 mmol CO_2 mol^{-1}), de a produktivitása

alacsonyabb marad (1.9 μmol $m^{-2}s^{-1}$) (Whitehead és Gower 2001). Az aljnövényzet cserjéinek és lágyszárúainak produktivitása jórészt 9 és 11 μmol $m^{-2}s^{-1}$ között van.

2.2. A megemelkedett légköri CO_2 szint hatása

Napjainkig megszámlálhatatlan tanulmányt végeztek a növekvő légköri CO_2 szint (pCO_2) növényzetre gyakorolt hatásának vizsgálatára. A kezdeti fotoszintézis ökológiai kísérletek (pl. Hättenschwiler és Korner, 1996, Penuelas és Estiarte, 1998, Tuba et al. 1996b) után mára már részletes vizsgálatok történtek a CO_2 dúsulás növényállományok egészére kifejtett hatásaival kapcsolatosan (C és N körforgalom, talaj légzés, talaj CO_2 emisszió, avar lebomlás, állomány C mérleg) (Bradley és Pregitzer, 2007, de Graaff et al. 2006, Freeman et al. 2004, Hyvonen et al. 2007, Jones és Donnelly, 2004, Norby et al. 2001).

A vizsgálatok szinte kizárólag virágos fajokra irányultak, ugyanakkor a virágtalan fajok sajátosságairól alig tudunk valamit. Ennek egyik oka, hogy poikilohidrikus jellegük miatt a leggyakrabban alkalmazott módszer, az 'Open Top Chamber' (OTC) technika alkalmazható ugyan, de számos problémát vet fel, amely az adatkiértékelésre erős hatással lehet: úgymint a CO_2 homogenitását biztosító erős, szárító hatású szél/légkeverés és a hőmérsékletet emelő kamrahatás, ami megakadályozhatja az egyik legfőbb nedvességforrás, a hajnali harmat kamrán belüli képződését. Csintalan et al. (1995) OTC technika alkalmazásával 467 μmol mol^{-1}, 583 és 700 μmol mol^{-1} CO_2 koncentráción nőt *Polytrichum formosum* válaszreakcióit vizsgálta. Tapasztalatai szerint az emelt CO_2 szint "downward" szabályozást eredményezett mind CO_2 asszimiláció, mind a fotoszintézis fényhasznosítása szempontjából. A 'Free Air Carbon Enrichment' (FACE) rendszer mindenképp használhatóbb, de példa még nincs ilyen vizsgálatra. Egy egyszerű lehetőséget kínálnak ugyanakkor a CO_2 források, ott, ahol dús és fajgazdag a mohavegetáció, elsősorban fás/erdős vegetációkban. A kezelés pedig ténylegesen hosszú időtartamúnak tekinthető, azaz nem csak akklimatizációs, hanem valódi adaptációs folyamatok tanulmányozására is lehetőség nyílik.

De a CO_2 forrásoknak is vannak hátrányai. Egyrészt az ingadozó CO_2 tartalom, másrészt az, hogy a forrásból a CO_2-vel együtt H_2S is szabadba kerül, ami toxikus hatású lehet, ha koncentrációja meghaladja a 0.03 μmol mol^{-1} értéket (De Kok et al. 1998, Riemenschneider et al. 2005). A forrás által kibocsátott H_2S nagy része azonban amint az atmoszférával kapcsolatba lép, gyorsan elemi kénné oxidálódik, a visszamaradó része pedig felhígul a levegővel (Miglietta et al. 1993). Minthogy a poikilohidrikus növények számára a talaj tápanyagkészlete nem hozzáférhető (a tápelemeket teljes testfelületükön keresztül veszik fel a levegőből és a felületükre kiülepedő porból), így (korábbi példák alapján) a H_2S akár kedvező kénforrás is lehet számukra (Buchner et al. 2004, Herschbach et al. 2000).

A tartósan magas (kétszeres) CO_2 szint hatásának vizsgálata virágos fajok esetében kimutatta, hogy a magasabb pCO_2 sztómarés szűkületéhez vezet, jelentősen megnövelve a sztomatikus ellenállását (Drake et al. 1997, Field et al. 1995). Ugyanakkor a fotoszintézis intenzitása nő, mert az intercelluláris CO_2 koncentráció így is nagyobb, mint alacsonyabb pCO_2 mellett, ami egyrészt gátolja a fotorespirációt (Urban, 2003), másrészt kedvező a karboxiláció tekintetében is, minthogy a RUBISCO a jelenlegi pCO_2 mellett nem telített CO_2-ra (Makino és Mae, 1999, Moore et al. 1999). A CO_2 asszimiláció intenzitásának növekedése kedvező és rossz N ellátottság mellett is megnyilvánul. Azonban a jelenleginél magasabb pCO_2-n fejlődött növények fotoszintézis intenzitása a jelenlegi alacsonyabb pCO_2-n mérve általában alacsonyabb, mint a kontroll növényeké (downward reguláció), függetlenül a nitrogén ellátottságtól (Woodward, 2002). A csökkenés kb. 10-15%. Ennek oka az aktív RUBISCO mennyiségének jelentős csökkenése, ami megnyilvánul a levelek N tartalmának jelentős (15-20%-os) csökkenésében is (Nowak et al. 2004). A RUBISCO mennyiségének csökkenése erősen hőmérséklet függő, azaz szezonálisan változó (Drake et al. 1997). Alacsony hőmérsékleten magasabb pCO_2 mellett több aktív RUBISCO kell az eredeti fotoszintézis intenzitás szintjének fenntartásához (dupla pCO_2 és 5°C mellett kb 90%-nyi a kontrollhoz

képest), mint magasabb hőmérsékleten (dupla pCO_2 és 25°C mellett kb 70%-nyi a kontrollhoz képest).

A magas pCO_2 fotokémiai folyamatokra kifejtett hatása már nem ennyire egyöntetű, az abszorbeált fényenergia fotokémiai folyamatokban történő hasznosítását a tartósan magas pCO_2 ugyanis csökkentheti és növelheti is. A változás irányát a szénanyagcsere limitációjának jellege határozza meg.

Melegben, a növények intenzív növekedésének időszakában, kedvező körülmények között (tavasztól őszig, jó vízellátottság mellett), amikor a CO_2 asszimilációt az aktív RUBISCO mennyisége limitálja, a magas pCO_2 jelentős mértékben növeli meg a PSII-n keresztüli teljes elektrontranszport sebességét, és ezáltal az abszorbeált fényenergiának a fotokémia reakcióban felhasznált hányadát is (változatlan Fv/Fm mellett magasabb ETR_{max} és q_P a kontroll növényekéhez képest).

Hideg időben, amikor a korlátozott növekedés miatt lecsökken az asszimilátumok felhasználása, és emiatt lelassul a cukorfoszfát (triózfoszfát) molekulákból a fotoszintetikus ATP szintézishez (fotofoszforilációhoz) szükséges foszfát-ionok felszabadítása (azaz a fotoszintézist a foszfát (Pi) regeneráció, vagy másképp a triózfoszfát felhasználás (TPU) limitálja), a pCO_2 növekedése az elektrontranszport sebességének csökkenését eredményezi. Ugyanakkor megnő az abszorbeált fényenergia fel nem használt hányada, valamint a fényindukált kioltó folyamatok aránya, ami növekvő fotoinhibícióra utal (lecsökkent Fv/Fm, ETR_{max} és q_P, valamint megnövekedett NPQ a kontroll növényekéhez képest) (Hymus et al. 1999). A pCO_2 emelkedése tehát szezonálisan egészen eltérő módon befolyásolja a fotokémiai folyamatokat.

Az eddig leírtak szinte kizárólag fényadaptált növények fénytelítettségi fotoszintézisére érvényesek, a magas pCO_2-ra adott növényi válaszreakciók ugyanis jelentősen függenek attól, hogy a vizsgált növény milyen megvilágítás viszonyokhoz alkalmazkodott. Árnyékadaptált növények esetében, például facsemetéknél (DeLucia és Thomas, 2000) vagy erdők aljnövényzeténél (Osborne et al. 1997, Würth et al. 1998a), a magas pCO_2 relatív növekedést serkentő hatása lényegesen nagyobb, mint fényadaptált növényeknél (Bazzaz és Miao, 1993, Curtis és Wang, 1998, Kerstiens, 2001, Würth et al. 1998b), és a fotoszintézis kedvező/pozitív irányú akklimatizációja is jelentősen nagyobb.

Árnyéknövényeknél a magas pCO_2 serkentő hatású mind a CO_2 asszimiláció folyamatára, mind a thilakoid membránhoz kötött fotokémiai reakciókra. Alacsony fényintenzitáson a nettó asszimiláció korlátozó tényezője a ribulóz-1,5-bifoszfát (RUBP) regenerációja, aminek kapacitása emelt CO_2 szinthez való alkalmazkodás során megnő a magas pCO_2 által indukált ETR növekedés eredményeképp (DeLucia és Thomas, 2000, Kalina et al. 2001, Marek et al. 2001). Az ETR növekedése mellett megnő a q_P és a fotokémiai reakció kvantumhozama is, míg a nem-fotokémiai kioltás mértéke változatlan marad. Fényadaptált leveleknél jelentős eltérés, hogy alacsony fényintenzitás mellett az emelt pCO_2 egyáltalán nem fokozza a PSII-n keresztüli elektrontranszport sebességét (Marek et al. 2001, Osborne et al. 1997).

Fénylimitált körülmények között a fotorespiráció intenzitásának fotoszintézishez viszonyított csökkenése emelt pCO_2 hatására szintén nagyobb, közvetlenül arányos a pO_2/pCO_2 arány változásával. A fotorespiráció csökkenése a fotoszintézis látszólagos (apparent) kvantumhozamának növekedéséhez és ezáltal a fotoszintézis fénykompenzációs pontjának a csökkenéséhez vezet (Osborne et al. 1997, (refs in Würth et al. 1998b).

A nettó fotoszintézis intenzitása a növekedési (árnyékadaptált) körülményekre jellemző alacsonyabb, valamint telítettségi fényintenzitáson is magasabb az emelt CO_2 szinten növekedett növényeknél. Ráadásul a nettó fotoszintézis intenzitása a jelenlegi CO_2 szinten mérve is a legtöbb esetben meghaladja a kontroll növényekét (kivétel pl. Osborne et al. 1997). Az árnyékadaptált növényeknél tehát általában nem lép fel downward reguláció (leszabályozás) (DeLucia és Thomas, 2000, Kerstiens, 1998) annak ellenére, hogy az emelt CO_2 szint hatására az árnyékadaptált levelekben is lecsökken a RUBISCO és a nitrogén tartalom, és – szezonálisan eltérő mértékben – lecsökken a RUBISCO karboxilációs aktivitása (V_{cmax}) is.

Az emelt pCO_2 elősegíti a napfényfoltok, fénypászták (sunflecks) hatékonyabb kihasználását is az elektrontranszport serkentése, valamint a PSII kvantum hozamának és a fénytelítettségi

fotoszintézis intenzitásának (A_{max}) a növelése révén. Végeredményben a fénylimitált fotoszintézis hatékonyságának jelentős növekedése emelt CO_2 szinten pozitív nettó fotoszintetikus szén felvételt tesz lehetővé erdők alján már olyan megvilágítás viszonyok mellett is, mely a jelenlegi légköri pCO_2 mellett elégtelen a pozitív nettó fotoszintézis eléréséhez.

Fénylimitált körülmények között az emelt CO_2 szint hatását ezidáig főként csak fás szárú és néhány lágyszárú faj esetében vizsgálták, a talajlakó erdei mohafajok emelt CO_2 szintre adott válaszreakciói részleteiben egyáltalán nem ismertek annak ellenére, hogy e fajok számos vegetáció-típusnak meghatározó, a növényállományok egészének C-mérlegét sok esetben jelentős mértékben befolyásoló résztvevői. DeLucia et al. (2003) mérsékelt esőerdőben Új-Zélandon vizsgálta az aljnövényzetben jelentős borítással bíró moha és májmoha fajok hozzájárulását a társulás széncseréjéhez. Vizsgálatai során vertikákis eltérést tapasztalt a CO_2 koncentráció szintjében. A rizoszférában mérte a legmagasabb CO_2 parciális nyomást ~66 Pa (660 µmol mol^{-1}) értékkel. Közvetlenül a moha takaró alatt ez ~46.6 Pa (466 µmol mol^{-1}), a moha takó felett 10mm-en ~40 Pa (400 µmol mol^{-1}) és a hajtások felett 100mm-en 37.6 Pa (376 µmol mol^{-1}) CO_2 koncentrációt tapasztalt. Ez a megemelkedett CO_2 szint azt feltételezi, hogy a moha társulás a szénmennyiségének nagyobb részét a talajlégzésből nyeri (gyökerek+lebontó mikroorganizmusok). A moha levelek környezetében tapasztalható nagyobb CO_2 parciális nyomás kompenzálhatja a fotoszintézis víz és fény limitáltságát, ezzel nagyobb szénnyereséget tesz lehetővé, mint nyitott területen. Ezen területen az erdő bruttó primer produkciójához a moha komponensek 5%-ban járultak hozzá. Coxson és Wilson (2004) hasonló eltéréseket talált szub-alpin fenyőerdő talaj közeli CO_2 szintjében. A mohapárna közepén 700 µmol mol^{-1} CO_2 koncentrációt mért, míg a szőnyeg felületén a CO_2 dúsulás 430 µmol mol^{-1} volt. Botting és Fredeen (2006) szub-boreális fenyőerdei vegetációban a CO_2 dúsulás pozitív hatását tapasztalta az ott élő domináns mohafajok fotoszintézisére. *Rhytidiadelphus triquetrus* fotoszintézise 700 µmol mol^{-1} CO_2 koncentráción 10%-os intenzitásbeli növekedést mutatott a 430 µmol mol^{-1} CO_2 szinten mérthez képest. Ez a megemelkedett aktivitás 14%-os növekedést eredményezett a nettó szénnyereségben. Van Der Heijden et al. (2000) *Sphagnum* faj szárazanyag produkciójában 17%-os növekedést észlelt hat hónap hosszú 700 µmol mol^{-1} CO_2 koncentrációjú expozíció után. Ez alapján feltételezhetjük, hogy a legtöbb erdő aljnövényzetében élő moha a légkörinél magasabb CO_2 szinttel szembesül, ami azt sejteti, ahogy az edényes növények, úgy a mohák is képesek alkalmazkodni a tartósan CO_2 dús környezethez és válaszolni arra magasabb fotoszintetikus rátával és tápanyag kihasználással. A talaj mohaborítása hatással van annak hő és nedvesség rezsimjére, befolyásolják a tápanyag visszatartást és a mineralizációt, ezért érthető, hogy mind élettani, mind fenológiai válaszreakcióik nem elhanyagolhatóak az őket tartalmazó ökoszisztéma viselkedésére nézve.

A kriptogám és a hajtásos növények közötti jelentős testfelépítési és élettani különbségek miatt nem lehetséges a hajtásos növényeknél már megismert akklimatizációs válaszreakciók alapján egyértelműen megbecsülni, hogy a tartósan magas CO_2 szintnek milyen hatása lesz a mohákra és a zuzmókra.

Ezek a növények például, még nem rendelkeznek valódi szövetekkel, nincsen bőrszövetük, és nincsenek gázcserenyílásaik sem. A hajtásos növényeknél az egyik általános akklimatizációs válaszreakció a sztómarés szűkülése emelt pCO_2 hatására, melynek mértéke általában épp akkora, hogy állandó értéken tartsa az intercelluláris (C_i) és a külső (C_a) pCO_2 arányát (C_i/C_a, ami általában 0.7 körüli). A kriptogám növényeknél a sztómák hiánya miatt a C_i megfelelő telepnedvesség tartalom mellett mindig magasabb, mint azonos körülmények között a hajtásos növények leveleiben. Emiatt a RUBISCO karboxilációs kapacitásának növekedése fokozottabb mértékű, így azonos körülmények között fokozottabb mértékben lép fel a Pi és a RUBP regeneráció limitáló hatása. A mohák és zuzmók gázcserenyílások hiányában szabályozott vízgazdálkodással sem rendelkeznek. A vizet teljes felületükön veszik fel, ami olykor igen nagy mennyiség lehet. A szupraoptimális víztartalom a levélfelületen vékony vízfilmréteget képez, így mind a túlzott belső és felületi víztartalom alacsony diffúziós konduktanciát eredményez, amely csökkenti a CO_2 gázcserét. A CO_2 dúsulás azonban ellensúlyozhatja a felületi vízréteg ellenállását. Poikilohidrikus jellegük miatt számukra a fő növekedési időszak nem a meleg (nyári), hanem az egyenletes telepnedvesség

tartalmat biztosító hűvösebb, hidegebb (őszi, téli és tavaszi) időszakokra esik, amikor a CO_2 asszimilációt amúgy is jelentősebb mértékben limitálja a TPU és a RUBP regeneráció lecsökkent kapacitása. A kriptogám növényeknél a CO_2 feldúsulás tehát jóval nagyobb kiegyensúlyozatlanságot idéz elő a fotoszintetikus apparátusban, ami a CO_2 asszimilációnak a hajtásos növényeknél tapasztaltakhoz képest fokozottabb leszabályozását, downward regulációját indukálhatja.

Egy további módosító hatás – elsősorban melegebb időszakokban – a poikilohidrikus jelleg miatt állandóan változó telepnedvesség tartalom. Napközben az emelkedő léghőmérséklettel együtt növekvő vízgőzdeficit hatására a kriptogám növények víztartalma folyamatosan csökken, ami egy meghatározott értéktől kezdve egyre fokozódó mértékben gátolja a fotoszintézist. A gátlás azonban (körülbelül 80%-os relatív víztartalom (RWC) értéktől kezdve) kezdetben csak a C asszimiláció biokémiai folyamatait érinti (turgor loss limitation). A fotokémiai folyamatok hatékonyságának csökkenése csak lényegesen jelentősebb vízvesztés (az RWC kb. 50-60%-os csökkenése) után következik be (Tuba et al. 1996a). A biokémiai és a fotokémiai folyamatok közti egyensúly ilyen jelentős felborulása a felesleges mértékben abszorbeált fényenergia miatt oxidatív stresszt eredményez. Ha a víztartalom gyakran és tartósan az optimális érték alá csökken, akkor a PSII állandó károsodása – a fotoinhibícióhoz hasonlóan – a fotokémiai folyamatok és a CO_2 asszimiláció tartós, optimális körülmények között is csak lassan regenerálódó gátlásához vezet (Fv/Fm lecsökken, NPQ növekszik).

Meleg, száraz időben az sem kizárt, hogy az RWC akár 10-15% alá is lecsökken és a növények kiszáradnak. Az ilyen mértékű vízvesztést viszont már csak a kiszáradás tűrő fajok képesek elviselni. A poikilohidrikus fajok közt ez a képesség széles körben elterjedt, mértéke azonban (azaz, hogy milyen fokú és időtartamú víztartalom csökkenést képesek elviselni) fajonként erősen eltérő. A kiszáradás ugyanis további jelentős oxidatív károsodással, elsősorban a biológiai membránok lipidperoxidációjával jár a kiszáradt állapotban és az azt követő újranedvesedés alatt is (Smirnoff, 1993).

Az emelt CO_2 szint és a vízvesztéssel járó oxidatív stressz közötti interakcióról egyelőre semmit sem tudunk, és az sem ismert, hogy a kiszáradással szembeni tűrőképesség mértéke befolyásoló hatással van-e a CO_2 dúsulás indukálta akklimatizáció jellegére és/vagy intenzitására.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. Napi CO_2 gázcsere méréseken alapuló, *Syntrichia ruralis* éves C-elnyelésének becslése

3.1.1 Vizsgálati helyszín

Vácrátót, Tece-legelő

A vizsgálat egy félsivatagi pannon homokpusztagyepben, Vácrátót mellett történt (É47°16', K19°16', tengerszint feletti magasság 180 m).

Ez a *Festucetum vaginatae danubiale* homokpusztagyep, laza, meszes, rossz vízgazdálkodású, tápanyagszegény homoktalajon kifejlődött társulás, amely edafikus okok miatt mérsékeltövi félsivatagi sajátosságokkal is bír és erdőssztyepp maradvány (Fekete et al. 1988). A területet - ahogy neve is mutatja - korábban legeltetésre hasznosították (~50 éve), ma azonban védett. A közösség domináns fajai szárazságtűrő zsombékoló füvek: *Festuca vaginata* és *Stipa borysthenica*. Ugyanakkor a zsombékoló füvek mellett a társulás jelentős komponensei még a kistermetű évelők, mint a *Poa bulbosa, Potentilla arenaria*, *Euphorbia segueriana,* valamint a tavaszi egyévesek, mint a *Medicago minima*. Az edényes növényfajok átlagos borítása 30-40%. A társulásban limitáló stresszfaktor a korlátozott vízellátottság (évi átlagos csapadék 500 mm), melyhez nyáron magas, télen alacsony hőmérséklet, valamint gyakori erős szélbefúvás társul. Az egyedek közti gap-ek direkt napsugárzásnak vannak kitéve, a homokfelszín hőmérséklete így délben rendszeresen a 60°C-ot is elérheti. E zord mikro-élettereket kriptogám növények népesítik be, amelyek közül legnagyobb borítással a *Syntrichia (Tortula) ruralis* mohafaj és *Cladonia* (*C. convoluta, C. furcata*) zuzmófajok rendelkeznek. A *S. ruralis* dominálta foltok (a nyáron látható "fekete foltok" a kiszáradt mohaszőnyeget jelzik), helyenként akár 20-80%-os borítással jelennek meg. Ezen társulás két állományában végeztünk vizsgálatokat. A nyílt homokpusztagyep állományban a vizsgált mohafaj ~67%-os relatív dominanciával (faj borítása/összes borítás) jelentkezett a jellemző *F. vaginata* (~29% rel.dominancia) zsombékjai között. A *Stipa*-s állományban ~51%-os relatív dominanciát mutató mohafaj a *F. vaginata* (~39% rel. dom.) és a *S. borysthenica* (~6,5% rel. dom.) zsombékok között jelent meg.

3.1.2 Vizsgált faj

Syntrichia ruralis (Hedw.) Weber & D. Mohr (Syn: *Tortula ruralis* (Hedw.) Geartn. et al., *ssp ruralis*) Európa nagy részén elterjedt, főleg homoktalajon előforduló, ektohidrikus, talajlakó lombosmoha.

A 10–16 mm hosszú hajtáskák a levélkékben gazdag zöld felső (kb. 4–6 mm), és kevés számú, barnás, legalul már elhalt levélkéket tartalmazó alsó részekre (kb. 6–10 mm) oszthatók. A szabálytalan alakú mohapárnák mérete nagyon változó, átmérőjük átlagosan 10–14 cm.

E kriptogám faj gyakori a Magyar Alföld egyéb gyeptársulásaiban is. *A S. ruralis* biomassza tömege megközelíti, sőt a homokpusztagyepek egy-egy állományában akár meg is haladja a virágosokét. A bioindikációs értéke magyarországi elterjedésük miatt jelentősen megnőtt, és ezt növeli az a tény, hogy a kontinens más területein is gyakori, illetve előfordul.

A *S. ruralis* fotoszintetikus pigmentkompozíciója alapján árnyéknövénynek tekinthető. Ennek oka, hogy a növény csak a kis fényintenzitással jellemezhető kora reggeli órákban, vagy borús, csapadékos időben aktív, egyébként kiszáradt állapotban vészeli át a magas fényintenzitású periódusokat.

11. illusztráció: A Tece-legelőn végzett CO_2 gázcseremérésekhez használt mérőkamra.

3.1.3 A vizsgálat időtartama és módszere

Egy éven át 20 alkalommal végeztünk terepi CO_2-gázcsere (nettó fotoszintézis és sötétlégzés) méréseket 2000. novemberétől 2001. novemberéig. Ezzel párhuzamosan történt a vizsgált minta víztartalmának meghatározása, állománylombozat felszíni hőmérsékletének és a léghőmérsékletnek mérése, a mohafoltot érő besugárzás detektálása, valamint a talajlégzés meghatározása.

A minták sötétlégzését kora reggel, napfelkelte előtt vagy az alacsony fényintenzitású reggeli és esti órákban végeztük, fekete kendővel letakart mérőkamrában.

A mohapárnák és a talaj gázcseréjének nyomonkövetésére egy 2 dm^3 térfogatú plexi félgömb kamrát alkalmaztunk. A kamra méretet az állományokban vizsgálható legnagyobb mohapárna méret határozta meg. 1,5-2 óránként végeztünk gázcsere-méréseket, 5-5 hasonló mikroklímájú mohafolton 3-3 ismétléssel, míg talajlégzés-mérést további 3 üres folton 3 ismétléssel.

A talajlégzést a mohapárnák napi menet mérése mellett rendszeresen mértük, a párnák bolygatását elkerülendően mindig a mért párnák melletti szabad talajfelszínen. A talajlégzés mérését minden egyes 5-5 mohapárnán történő gázcseremérés ciklus után elvégeztük és ezzel az értékkel korrigáltuk a párna gázcseréjét. A mohapárna eltávolítását és közvetlenül az alatta lévő talaj vizsgálatát elsődlegesen azért kerültük, mert a mohapárna mozgatása egy-két alkalom után teljesen tönkreteszi a mohapárna szerkezetét, tömöttségét, de megszakítja a *S. ruralis* gyökérszerű szőreinek talajjal alkotott kapcsolatát is, ami együttesen a mohapárna és az alatta lévő talaj gázcsere sajátosságait is kedvezőtlenül befolyásolja. Minthogy a *S ruralis* párnákat nem törik át füvek, a párnák alatti talajt csak minimális mértékben szőhetik át gyökerek, így a talaj légzése inkább hasonlít a csupasz felszínek légzéséhez, mint az eredetileg füvekkel borított, és tarra vágott talajfelszínek légzéséhez.

A *S. ruralis* víztartalmának napi változását a vizsgált területről származó, 11,6 cm átmérőjű petricsészébe vékony homokrétegen elhelyezett összefüggő párnarészlet segítségével vizsgáltuk a SZIE Botanikus kertjében. Az előkészített mohapárnát egy számítógéppel összekötött digitális laboratóriumi mérlegre helyeztük úgy, hogy magát a mérleget a talajba süllyesztettük, így a párna felszíne a talajszint magasságába került, annak érdekében, hogy se a párna feletti légáramlás jellegét, se a felületi határréteg vezetőképességét ne változtassuk meg. A mohapárna tömegváltozását a mérleghez kapcsolt számítógép folyamatosan detektálta.

A vizsgálatokat 2000-ben késő ősszel, október végén és november elején, valamint 2001. nyár végén, augusztus hónapban végeztük el. A mérésekkel együtt a botanikus kertben üzemelő meteorológiai állomás segítségével a mikroklíma viszonyokat is rögzítettük: 2 méter magasságban és a talaj közelében a léghőmérsékletet, a légnedvesség tartalmat, valamint a beeső fényintenzitást. Az augusztusi mérés során a meteorológiai állomás adatrögzítőjének meghibásodása miatt az összes rögzített mikroklíma adat elveszett.

A produkcióméréseket 5-5 tipikus mohapárnákból kiemelt, egymás mellett elhelyezkedő, 30-30db mohaszálon végeztem. A zöld és barna részek hosszát mértem milliméter papíron decemberben és májusban. A decemberi hosszmérés után a 30db mohaszálat műanyag gyűrűvel jelöltem, majd a kezdeti adatfelvétel után visszahelyeztem a párnába, és májusban ugyanezen szálak hosszát mértem. A fény- és árnyékadaptált mohapárnák összehasonlítását 100-100 mohaszál hosszmérésével végeztem.

3.2. Az emelt CO_2 hatásának vizsgálata 'Open Top Chamber' (OTC) alkalmazásával

3.2.1 Vizsgálati helyszín

Gödöllő, SZIE, Botanikus kert

A Botanikus kertre (É47^{o}36', K19^{o}26', tengerszint feletti magasság 220 m, évi átlagos csapadék 560mm) jellemző meszes, homokos talajon elhelyezett OTC kamrákban történt a kriptogám fajok CO_2 dús környezetnek kitett expozíciója (Globális Klímaváltozás és Növényzet Kutatóállomáson). A felül nyitott fumigációs kamrák átmérője és magassága egyaránt 130 cm, faluk UV-B szűrővel ellátott átlátszó műanyag. A számítógép által kontrollált CO_2 koncentráció 500-700 µmol mol^{-1} értékek között fluktuált az emelt CO_2 szintet biztosító kamrákban. A szabad levegőével megegyező CO_2 koncentrációjú kontroll kamrákban ugyanolyan légkeverést alkalmaztunk, mint a CO_2 dús kamrákban. Az expozíció 2001 decemberéről 2002 májusáig tartott. A Fekete-erdőből, Németországból származó mohák természetes élőhelyének fényviszonyait imitálva az őket tartalmazó kamrákat sötétítő műanyaghálóval fedtük. Az aktív állapotban történő akklimatizáció érdekében automatikusan irányított permetező berendezés a kora reggeli órákban rendszeresen benedvesítette a mohákat.

12. illusztráció: A botanikus kertben elhelyezett OTC kísérleti kamrák.

3.2.2 Vizsgált fajok és expozíciós idő

A Fekete erdő területéről begyűjtött fajok (Dr. Tuba Zoltán gyűjtése):

1. *Climatium dendroides* (Hedw.) Web & Mohr, Climaciaceae Kindb.
2. *Conocephalum conicum* (L.) Lindb., Conocephalaceae K. Müll.
3. *Dicranum majus* (Hedw.) Dicranaceae C. Müll.,
4. *Hypnum cupressiforme* (Hedw.) , Hypnaceae Fleisch.,
5. *Plagiothecium undulatum*(Hedw.) T. Kop., Plagiotheciaceae (Broth.) M. Fleisch.
6. *Polytrichum formosum* (Hedw.) G. L. Smith Polytrichastrum G. L. Smith,
7. *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst,
8. *Sphagnum angustifolium* (C. Jens. ex Russow) C. Jens., Sphagnaceae Dum.

Az expozíciós idő a *Sphagnum angustifolium* esetében 74 nap volt, a többi faj esetében 165 nap.

3.3. Természetes CO_2 források környezete

3.3.1 Lajatico

13. illusztráció: Olaszországban található természetes CO_2 forrás

Az olaszországi vizsgálatokat a Lajatico körzetében elhelyezkedő természetes CO_2 forrás völgyében végeztük (Toscana, Italy); amely Firenzétől nyugatra 85 km-re található, neve "Mofeta di Borboi", kiterjedése 0.7 ha (É43°26', K10°42'). A területen sarjadzó állapotú *Quercus ilex* dominál, de a flórához nagy borításban hozzájárul még a *Q. pubescens* , *Arbutus unedo* L. (valamint számos más fafaj néhány egyeddel pl. *Quercus cerris* L., *Fraxinus ornus* L.), a cserje szint pedig *Erica arborea* L., *Juniperus communis* L., *Myrtus communis* L., *Smilax aspera* L., *Cytisus scoparius* L., *Cistus salviifolius* L., *Genista* sp., *Ligustrum vulgare* L., *Pistacia lentiscus* L. *Phyllirea latifolia* L. fajokból áll. A forrás egy 20%-os északi lejtővel rendelkező domb völgyében fekszik 300 m tengerszint feletti magasságban. A forrás völgyében, ahol időszakosan kis vízfolyás jelenik meg, csaknem mindenhol gyenge CO_2 emisszió érzékelhető. A CO_2 koncentráció a völgytől fölfelé haladva csökkenő tendenciát mutat. A szén-dioxid mellett gyenge H_2S-t is bocsát ki a forrás, de ennek koncentrációja sohasem haladja meg a 0.04 μmol mol^{-1}, amely nem tekinthető veszélyesnek. A forrás körzetében élő növények naponta 500-1000 μmol mol^{-1} CO_2 koncentrációnak vannak kitéve, mindez attól függ, milyen a szélsebesség és a konvektív turbulencia. A CO_2 koncentráció enyhén változik a hajtások közötti légtérben különböző magasságokban (Raschi et al. 1997).

3.3.1.1 Vizsgált fajok

2001- és 2002-ben *in situ* vizsgált moha fajok:

- *Fissidens cristatus* (Wils.), Fissidentaceae Schimp.
- *Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt., Hypnaceae Fleisch.
- *Pleurochaete squarrosa* (Brid.) Lindb., Trichostomaceae B.S.G.
- *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch., (Syn.: *Scleropodium purum* Limpr.), Brachytheciaceae B.S.G.
- *Hypnum cupressiforme* (Hedw.), Hypnaceae Fleisch.
- *Platygyrium repens* (Brid.) B.S.G., Hypnaceae Fleisch.

Magyarországról 2002-ben a CO_2 forráshoz és a kontroll területre egyaránt áttelepített mohafajok:

- *Syntrichia ruralis* (Hedw.) Weber & D. Mohr., Pottiaceae Schimp.
- *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) Kop., (Syn.: *Mnium cuspidatum* Hedw)., Mniaceae Schwägr.

A CO_2 forráshoz 2002-ben transzplantált őshonos, normál légköri CO_2 szinten élő zuzmófajok:

- *Cladonia convoluta* (Lam.) P. Cout.
- *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad. Ssp. Furcata

3.3.1.2 Helyválasztás, vizsgált fajok eredete és mérési körülmények

Az *in situ* terepi méréseket két különböző évszakban végeztük, ősszel és tavasszal. Az első évben (2001. November) négy mohafajon mértünk klorofill-fluoreszcencia és CO_2 asszimilació paramétereket (*Fissidens cristatus, Ctenidium molluscum, Pleurochaete squarrosa, Pseudoscleropodium purum*) mind a CO_2 forrásnál és a kontroll helyen. Ez utóbbi a forrástól 500 m-re található és a völgyhöz hasonló mikroklimatikus viszonyokkal és tulajdonságokkal rendelkezik (pl. légpára-tartalom, hőmérséklet, megvilágítás; magasság, kitettség, vegetációtípus, erdei aljnövényzet).

A következő év tavaszán (2002. május) az említett mohafajok mellett két másik mohafajt, valamint a transzplantált fajokat is vizsgáltunk (*Hypnum cupressiforme, Platygyrium repens*; *Cladonia convoluta, Cladonia furcata*, *Syntrichia ruralis, Plagiomnium cuspidatum*). A *S. ruralis* eredeti élőhelye félsivatagi homokpusztagyep, *Festucetum vaginatae danubiale* társulás Vácrátóton, a *P. cuspidatum* erdei fajé a Szent István Egyetem Botanikus Kertje. A telepített két őshonos zuzmófajt a CO_2 forrást tartalmazó völgy közelében normál szén-dioxid koncentrációjú területről gyűjtöttük. Minden fajon végeztünk *in vivo* klorofill-fluoreszcencia, *in situ* CO_2 gázcsere, laboratóriumi víz- és beltartalmi (szén-, nitrogén- és pigment-tartalom) vizsgálatokat. A kontroll területet a forrástól 1 km-re választottuk. A gázcsere mérésekhez a mintákat fajra jellemző, optimális víztartalmon tartottuk, a mintázáshoz a mohák fotoszintetikusan aktív csúcsi részét használtuk és helyeztük a zárt mérőkamrába. Az *in situ* CO_2 gázcsere méréseket a fák lombozata által átengedett fényintenzitáson, illetve a sötétlégzést fekete kendővel letakart mérőkamrában mértük. Minden mérés 3-as ismétlésszámban történt.

A vizsgálat idején 2001. novemberében esős idő és 19-21°C volt, míg 2002. májusában az időjárás száraz volt, 20°C körüli hőmérséklettel. A fotoszintetikusan aktív besugárzás (PAR) értéke 10-100µmol $m^{-2}s^{-1}$ között változott, jellemzően egy erdei aljnövényzet mikroklímájára.

3.3.2 Gornja Radgona

14. illusztráció: Szlovéniában található természetes CO_2 források

A szlovéniai terepi vizsgálatok területe a Gornja Radgona mellett elhelyezkedő természetes CO_2 forrás (É46°66', K16°01'), mely "Slovenske gorice" néven ismert. Maga a forrás széleslevelű erdőben található, némi lucfenyő betelepítéssel. Az aljzatot két gyors folyású patak és 2-3 CO_2 forrás töri meg. A vízforrások állandóak, sohasem száradnak ki. A vegetáció fiatal erdőnek tekinthető, melyben a domináns *Quercus robur* L. és *Alnus glutilosa* (L.) Gaertn. közé *Picea abies* (L.) Karsten. fajt telepítettek. A lombkorona záródása csaknem teljes, ezért az erdő belseje aránylag sötét, aljnövényzetében javarészt mohák és árnyéktűrő fajok jelennek meg. A mohatakaró zömében *Polytrichum formosum* Hedw. és *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. fajokból áll, elvétve tarkítja más moha- és edényes növény faj. A CO_2 forrás közelében csupán *Rubus hirtus* W. & K. és *Carex brizoides* Juslen. edényes fajok élnek. A forrás közvetlen környezetében élő növények naponta 1000-1400 µmol mol^{-1} CO_2 koncentrációnak vannak kitéve, de az erdő aljnövényzetének nagy területén állandóan magas CO_2 szintet tapasztaltunk (~500-700 µmol mol^{-1}). Az aljzat szintjén a CO_2 szint állandó rövid idejű változása érvényesül, amely a szélsebességtől és a konvektív turbulenciától függ. A szlovéniai CO_2 forrás úgymond „tiszta" forrás, kénhidrogént nem tartalmaz, szemben az olaszországi „piszkos"-nak is mondott forrással.

3.3.2.1 Vizsgált fajok

- *Polytrichum formosum* Hedw. G. L. Smith, Polytrichaceae Schwägr.
- *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Hylocomiaceae Fleisch. (P.s.)
- *Dicranum majus* (Hedw.) Dicranaceae C. Müll. (D.ma.)
- *Dicranum montanum*(Hedw.) Dicranaceae C. Müll. (D.mo.)
- *Hypnum cupressiforme* (Hedw.) Hypnaceae Fleisch. (H.c.)

3.3.2.2 Vizsgálati körülmények

A vizsgálatokat 2003. októberében végeztük, így a forráshoz közel eső nyílt terület fényviszonyai is alacsonyak, az erdő aljnövényzete által tapasztalthoz közeli PAR értéktartományban mozgott. A kontroll mintákat a homogén mintaterület 500 méterrel távolabbi, magasabban fekvő pontjairól gyűjtöttük, ahol a mikroklimatikus tényezők hasonlóak voltak. Az *in situ* gázcsere mérések a mérőműszer zárt kamrájában biztosított jelen légköri CO_2 koncentráción (350-370 µmol mol^{-1}) és emelt CO_2 szinten (900-1200 µmol mol^{-1}) történtek természetes megvilágítás mellett,

valamint sötétben, fekete kendővel letakarva (sötétlégzés). A gázcsere mérésekkel párhuzamosan detektáltuk a fotoszintetikusan aktív radiációt, a vizsgálatok után meghatároztuk a minták víz-, pigment-, C- és N-tartalmát. Eredeti élőhelyükön *in situ* mértük az optimálishoz közeli víztartalmú mohák klorofill fluoreszcencia kinetikáját. Laboratóriumi körülmények közt a két domináns mohafaj CO_2 gázcseréjének fényfüggését is megvizsgáltuk. A gázcsere mérésekhez a mohák fotoszintetikusan aktív zöld, csúcsi hajtásait használtuk, melyeket mérőedénybe helyezés után benedvesítettünk úgy, hogy a fölösleges vízmennyiséget szűrőpapír segítségével teljesen felitattuk. A mérések tehát minden esetben az adott faj optimális víztartalom tartománya közelében történtek, 3-3 ismétlésszámban.

Az elvégzett vizsgálatok ismétlésszámát az adott terület fajainak védelme érdekében, a minél kisebb zavarási hatás megvalósításával határoztuk meg (n=3).

3.4. Mérőműszerek, eszközök

A gázcsere méréseket hordozható, zárt rendszerű LI-COR 6200 infravörös gázanalizátorral (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA) végeztük, az olaszországi vizsgálatok kivételével. A CO_2 gázcsere értékeket Lajatico-ban CIRAS típusú, hordozható, nyílt rendszerű, infravörös gázanalizátorral állapítottuk meg (CIRAS-1, PP System, Hitchin, UK). A mérőkamrák szenzorai párhuzamosan a léghőmérsékletet, a relatív légnedvesség-tartalmat és a fotoszintetikusan aktív sugárzást is rögzítették. Az utóbbit (PAR) a pontosabb mérés érdekében ceptométerrel (Decagon, USA) is mértük, az állománylombozat felszíni hőmérsékletének mérésére pedig egy infravörös termométert használtunk (Raytek MX4).

A klorofill fluoreszcencia indukciót PEA hordozható fluorométerrel mértük (PEA: Plant Effitiency Analyser, Hansatech Ltd., UK). A fluoreszcencia méréseket mindenkor 30 perc sötétadaptáció előzte meg. A laboratóriumi fény-fotoszintézis görbe vizsgálatokhoz a megfelelő megvilágítást egy PAM Hansatech MFMS/25 típusú modulált fluorométer aktinikus fényforrása biztosította. A fotoszintetikus pigment-tartalom meghatározása 80%-s acetonos extraktumból 3 különbözõ hullámhosszon (662.0 nm, 644.0 nm, 440.5 nm) meghatározott (SHIMADZU UV-1601) extinkciós koefficiensek alapján történt (Lichtenthaler, 1987) A minták nedvességtartalmát gravimetriás módszerrel állapítottuk meg, a mintákat szárítószekrényben 105 C-on tömegállandóságig szárítottuk.

3.5. Alkalmazott statisztikai módszerek

Statisztikai összehasonlító vizsgálatokat F-próba, Student-féle t-teszt, egy- illetve kétutas varianciaanalízis felhasználásával végeztünk, változók közti interakciót általános lineáris modell, kettőnél több sokaság közt az igazolható eltéréseket pedig Tukey-féle páronkénti összehasonlítás segítségével ellenőriztük.

4. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

4.1. Napi CO_2 gázcsere méréseken alapuló *Syntrichia ruralis* éves C-elnyelésének becslése félsivatagi homokpusztagyepben

A hazai homokpusztagyepekben meghatározó alkotóként jelenlevő mohafaj, a *S. ruralis* szén-elnyelésben betöltött szerepét kívántuk megbecsülni CO_2 gázcseréjük napi menet mérésével évszakos szinten.

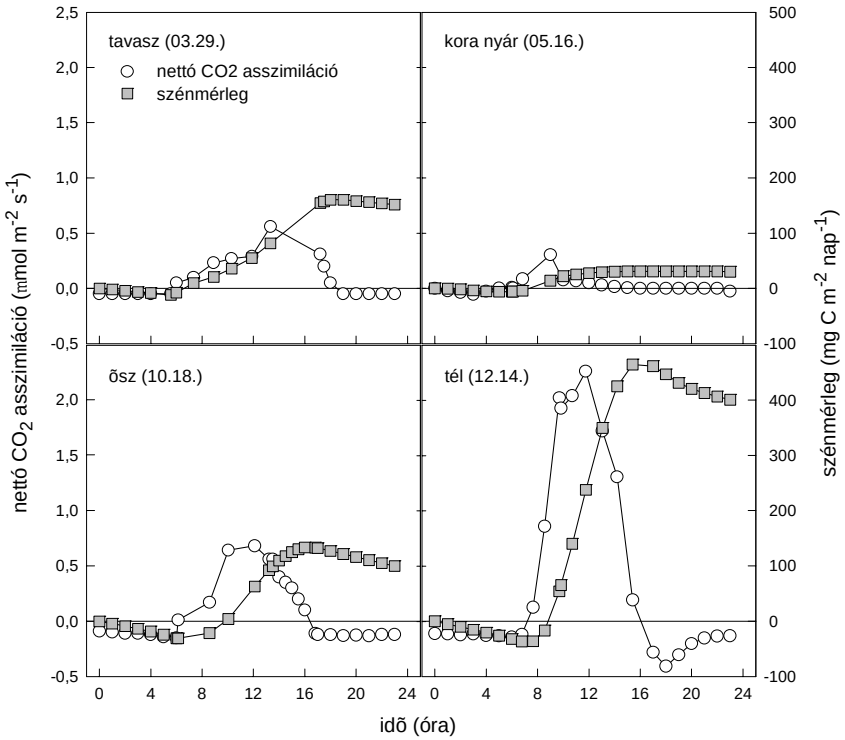
A téli hideg időszakban a társulás szén-elnyelésének jelentős részét, az ilyenkor szinte állandóan zöld, fotoszintetikusan aktív mohafoltok adják. A maximális besugárzás ebben az évszakban 10 és 13 óra között tetőzik, és átlagosan 600-700 µmol $m^{-2}s^{-1}$ intenzitást ér el. A vizsgálati időpontok közül az évszakra leginkább jellemző napot kiragadva (2000.12.14.), a párnák nap folyamán elért nettó fotoszintézisének maximum értéke 2,341 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ volt, amit 10 óra körül 440 µmol $m^{-2}s^{-1}$ PAR érték, és 9.32°C felszíni telephőmérséklet mellett ért el. A mohafoltok esti mérések alapján meghatározott sötétlégzése átlagosan -0.606 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ volt. A nap folyamán a reggeli óráktól estig a mohapárnák száraztömegre vonatkoztatott víztartalma átlagosan 2.16 g g^{-1} értékről fokozatosan 1.11 g g^{-1} -ra csökkent.

A nappal hossza az évszaknak megfelelően rövid: 10 óra 20 perc. Az alacsony fényintenzitás és a rövid megvilágított időszak ellenére mégis igen jelentős a mohapárnák napi, 24 órás szénmérlege: 351.54 mg C/m^2 (1. ábra, 2. ábra).

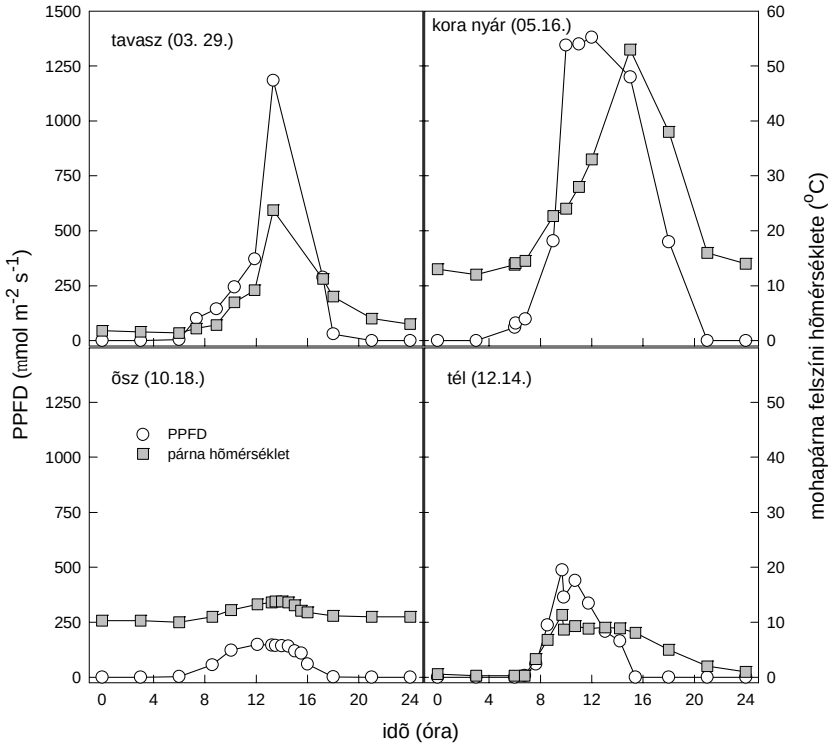
A kora tavaszi, a moha számára állomány szinten intenzívnek bizonyult növekedési időszakban – a 2001.03.29-i mérési időpont adatai alapján – a maximális radiáció 13 óra körül már eléri a 1184 µmol $m^{-2}s^{-1}$ PAR értéket, amelyen a maximális CO_2 asszimiláció értéke 0.558 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$, 0.91 g g^{-1} víztartalom mellett. Ekkor a párna felszíni hőmérséklete már eléri a 23.7 ºC-ot, 18.7 ºC léghőmérséklet mellett. A párnák sötétlégzés intenzitása -0.054 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ kora reggel mérve. Bár a nappalok hossza nő (a napi megvilágítás hossza 13 óra 20 perc), a napi szénmérlege: 148.73 mg C/m^2 (1. ábra, 2. ábra).

A tavasz végi időszakból kiragadott napon (2001.05.16) a napi maximum besugárzás megközelíti az 1400 µmol $m^{-2}s^{-1}$-t, de ezzel a fényintenzitással a *S. ruralis* már nem találkozik, mivel délre teljesen kiszárad. Valószínűleg az előző napi kiszáradt állapotból hajnalban újranedvesedve, kora reggeli megvilágítás mellett (7 óra, 280 µmol $m^{-2}s^{-1}$ PAR) éri el maximális fotoszintetikus teljesítményét: 0.178 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$, 0.55 g g^{-1} nedvességtartalomnál, amely a nap folyamán fokozatosan, de gyorsan csökken. Annak ellenére, hogy a legmagasabb párnahőmérséklet ezen a napon csupán 22.7ºC (a még nedves, aktív párnát mérve), és a megvilágított órák száma 15, a napi szénmérleg jelentősen lecsökkent: 18.40 mg C/m^2. A napi szénelnyelés visszaesését a jelentősen megrövidült aktív időszak mellett valószínűleg a megelőző hetek kiszáradás-újranedvesedés eseményeinek gyakorisága is okozta, amelyet alátámaszt a 2001.04.25-én és 2001.05.09-én mért párnahőmérséklet (30.0 ºC, 24.1 ºC léghőmérsékleten; 35.6 ºC, 27.7 ºC léghőmérsékleten, már 10 órakor). A sötétlégzés -0.148 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ a reggeli órákban mérve (1. ábra, 2. ábra).

A nyári nyugalmi időszak után a *S. ruralis* mohapárnák folyamatos regenerálódása következik be (2001.10.18.), amelyet a napi elnyelt szén mennyiségének növekedése is alátámaszt: 83.82 mg C/m^2. Bár a megvilágított időszak hossza rövidül (10 óra 41 perc), és a gyakori borús napok miatt a besugárzás maximum értékei is alacsonyabbak (október 18-án például 161.7 µmol $m^{-2}s^{-1}$ volt), de a kiegyenlítettebb csapadékeloszlásnak, illetve rendszeres hajnali harmatképződésnek köszönhetően a fotoszintetikus teljesítmény növekszik. A napi maximális CO_2 asszimiláció 0.676 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ (12 órakor éri el), 1.50 g g^{-1} víztartalom mellett. A sötétlégzés a reggeli órákban mérve ismét alacsonyabb: -0.135 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ (1. ábra, 2. ábra).

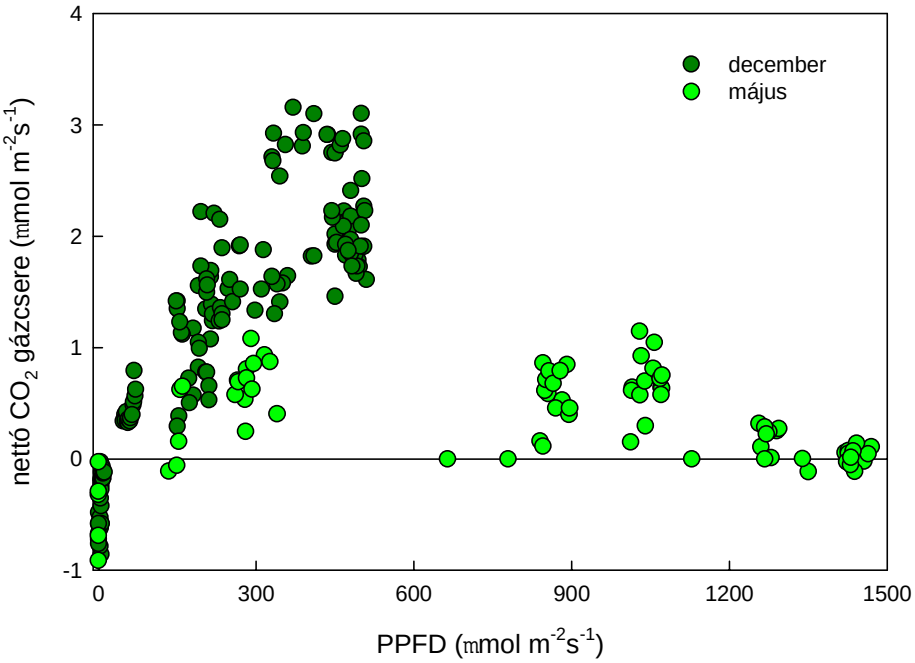


1. ábra. A *Syntrichia ruralis* mohapárnák nettó CO_2 asszimilációjának és szénmérlegének alakulása a 2000-2001-es méréssorozatból kiragadott négy, évszakra jellemző meteorológiai viszonyokkal rendelkező napon Tece-legelőn.



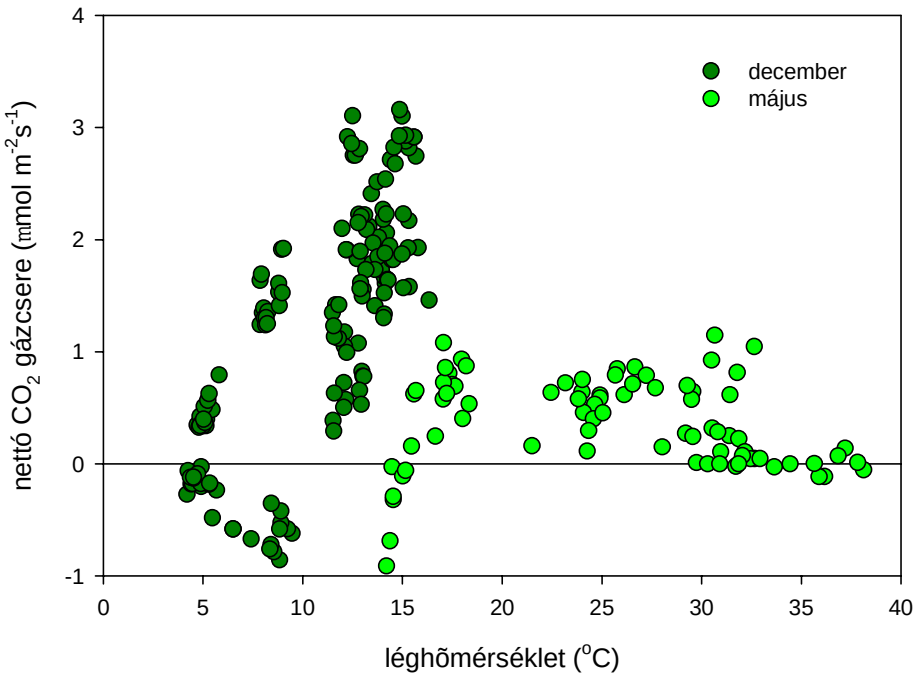
2. ábra. A *Syntrichia ruralis* mohapárnát érő napi besugárzás és mohapárna felszíni hőmérséklete a 2000-2001-es méréssorozatból kiragadott, bemutatott napokon Tece-legelőn.

A *S. ruralis* poikilohidrikus sajátosságaiból adódóan a magasabb besugárzási körülmények között gyakran kiszáradt állapotú, így csupán alacsonyabb fényintenzitású viszonyokon aktív. Árnyékadaptált sajátosságait pigment kompozíciója is alátámasztja. A vizsgált időszak két szélsőséges környezeti viszonyokkal rendelkező periódusában (télen és nyáron) a mohapárnák nettó CO_2 asszimilációja hasonló besugárzás mellett telítődött (300-400 µmol $m^{-2}s^{-1}$), télen hatékonyabb fotoszintetikus aktivitással, mint nyáron (3. ábra). Bár a terepi fényviszonyok függvényében ábrázolt CO_2 gázcsere nem tipikus fényfüggésgörbe, hiszen *in situ* a hőmérséklet is befolyásoló tényező, mégis jól tükröződik a *S. ruralis* akklimatizációs képessége. Télen a folyamatosan nedves párnák fotoszintézise már igen alacsony fényviszonyok mellett (50 µmol $m^{-2}s^{-1}$) képes a légzésből származó veszteséget kompenzálni. Nyáron fénykompenzációs pontja magasabb besugárzási értékek felé tolódik (153 µmol $m^{-2}s^{-1}$), mivel az időszakra jellemző magasabb hőmérséklet következtében gyakran délutánra kiszáradnak, az éjszakai, hajnali magasabb relatív légnedvességből újranedvesedve több időt vehet igénybe a regeneráció is. A mohapárnák a területen igen heterogének, még a szemre hasonlónak tűnő párnák is eltérő ütemben vesztik el nedvességtartalmukat. A kevesebb víztartalommal rendelkező párnák is még jelentős fotoszintetikus aktivitással bírnak télen, addig nyáron már hamarabb, alacsonyabb fényintenzitáson kiszáradnak és metabolikusan inaktívvá válnak. Nyáron a nagyobb nedvességtartalmú párnák is csökkenő fotoszintetikus aktivitást mutatnak, ahogy a fotoszintetikusan aktív besugárzás túllépi az 1000 µmol $m^{-2}s^{-1}$értéket, és fokozatosan kiszáradnak az emelkedő radiáció mellett.



3. ábra. A *Syntrichia ruralis* mohapárnák CO_2 gázcseréje terepi fényviszonyoktól függően, a vizsgált év két szélsőséges meteorológiai viszonyokkal rendelkező periódusából kiragadott napon (2000. 12. 14., 2001. 05. 16.)

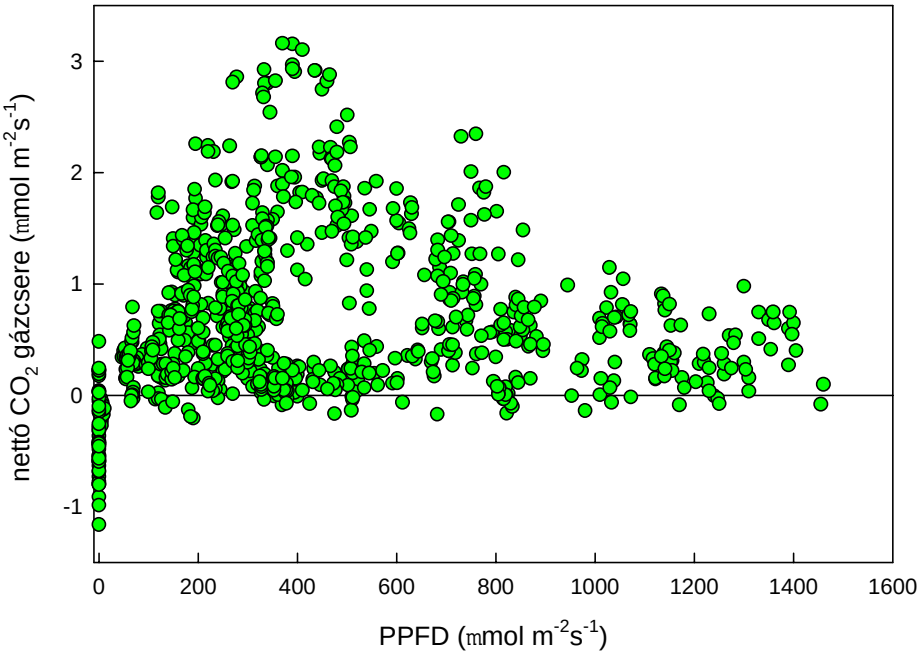
Télen a fokról-fokra emelkedő hőmérsékletet a nedves párna a fotoszintetikus aktivitásának intenzív emelkedésével kihasználja, és a korábbi tanulmányaimban bizonyított téli optimum hőmérsékleten (15 C) igen magas maximum értéket ér el (4. ábra). Mivel terepi mérésről van szó, a hőmérséklet mellett a változó besugárzás is befolyásolja a CO_2 asszimilációt. A téli, magasabb hőmérsékleten elért alacsonyabb asszimiláció a délutáni, alacsonyabb fényintenzitású órákhoz köthető, amely naplemente után légzésre vált. A télen állandóan nedves párnák ezt a ciklust követik nap mint nap. A nyári napokon az optimum hőmérséklet 20-25 C közé tehető. Mivel az éjszakai, hajnali órákban újranedvesedő párnák délre rendszerint kiszáradnak, így ezt a félbehagyott ciklust kell újrakezdeniük a következő nap, amennyiben biztosított az alacsonyabb hőmérsékleten az újranedvesedés.



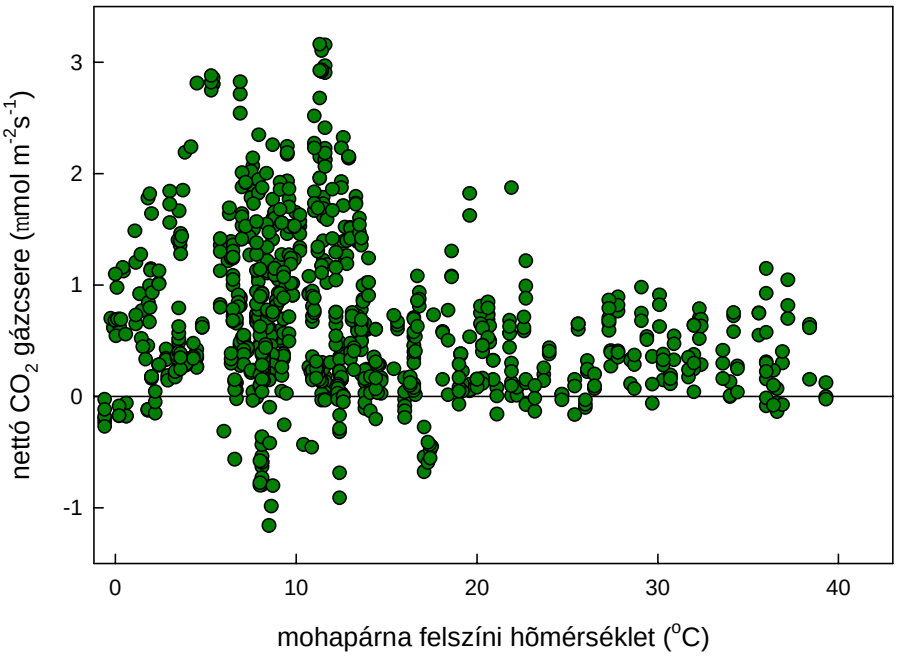
4. ábra. A *Syntrichia ruralis* mohapárnák CO_2 gázcseréje a léghőmérséklettől függően, a vizsgált év két szélsőséges meteorológiai viszonyokkal rendelkező periódusából kiragadott napon (2000. 12. 14., 2001. 05. 16.)

Kis méretével, vékony levélkéivel, vízlepergető réteg hiányában és kapilláris helyeinek elrendezésével a *S. ruralis* olyan párnaszerkezetet alakít ki, ami képes szivacsként viselkedni. A társulásban elért nagy relatív dominanciája is jól mutatja, hogy alacsony, fűszerű életformájával igen jól képes adaptálódni az extrém száraz körülményekhez. A napi menet mérések négy évszakban mutatott fotoszintetikus teljesítményét reprezentálják. A kapott eredmények a várakozásnak megfelelően évszakos szinten eltérőek. Zotz és Rottenberger (2001) ugyanezt tapasztalták három mohafaj esetében (*Grimmia pulvinata*, *Schistidium apocarpum*, *Tortula* (*Syntrichia*) *ruralis*) erős besugárzásnak kitett mészkőfalon (mérsékelt égövön, Európában). A fajok erős szezonális eltérést mutattak, a legmagasabb szénmegkötést ősszel, nullához közelit nyáron érték el.

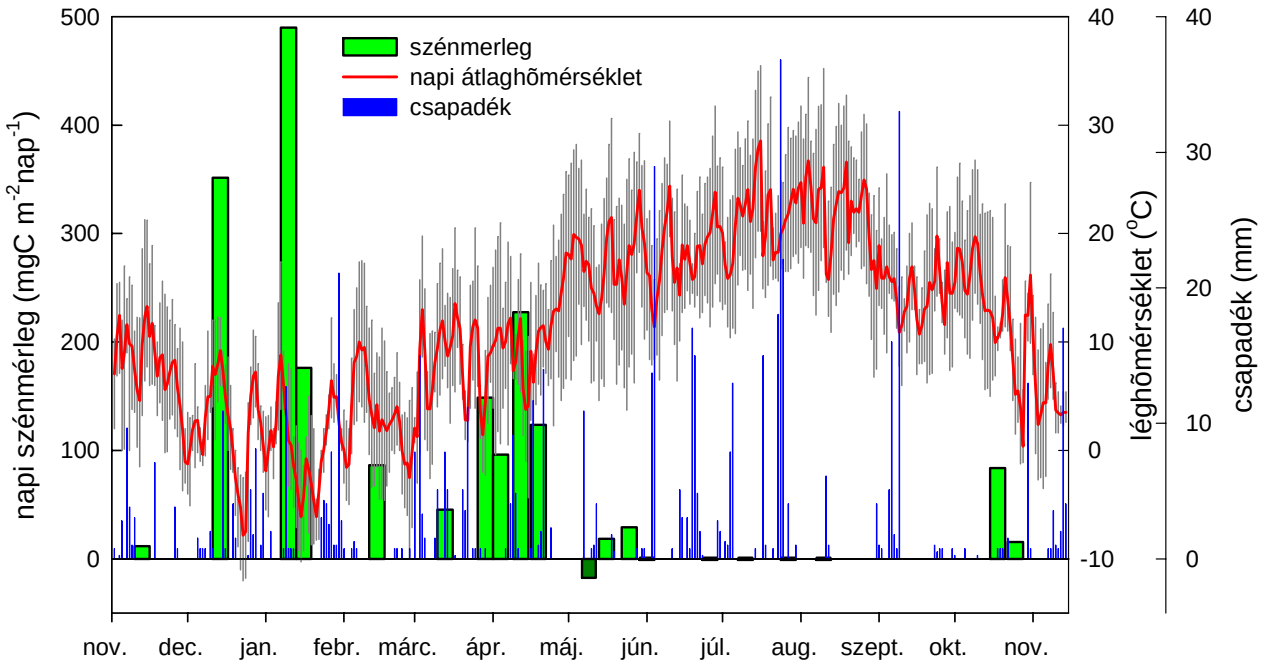
A mohafoltokon mért napi CO_2 gázcsere menetek jól mutatják, hogy a talajfelszínt borító poikilohidrikus *S. ruralis* párnák napi aktivitása jelentősen függ a mikroklimatikus viszonyoktól, így a párna felszínét érő radiációtól, lég- és párnafelület hőmérséklettől és ebből következően a környező levegő vízgőzdeficitjétől (1-6. ábrák). Meghatározó szerepe van még az adott mérési nap és az azt megelőző napok csapadékviszonyainak, hiszen a *S. ruralis* levélvégi papilláinak segítségével – kondenzációs felületet biztosítva – képes az éjszakai vagy hajnali páralecsapódást kihasználva újranedvesedni. Mérési eredményeink is alátámasztják, hogy ezen élőhelyen a mohapárnák jelentős nedvesség és hőmérsékletváltozásnak vannak kitéve. A vizsgált homokpusztagyepet legfőképp nyáron igen erős besugárzás éri, melynek következtében a terület uralkodó zsombékoló füvei közt kialakult gap-ek intenzív napsugárzásnak vannak kitéve, így a talajfelszín hőmérséklete délben rendszeresen a 60 C-ot is elérheti. A *S. ruralis* épp ezen szabad talajfelszíneket borítja, ezért a párnahőmérséklete a direkt napsugárzás hatására fokozatosan emelkedik, amely csapadék hiányában a kiszáradásához vezet, így felületi hőmérséklete megközelíti a szabad talajfelszín hőmérsékletét. A *S. ruralis* fotoszintetikus teljesítményének ezért a legkedvezőbb azon periódus, amikor a fotoszintetikusan aktív radiáció 200 – 800 µmol $m^{-2}s^{-1}$ értéktartományba, a felületi párnahőmérséklete 5 – 15 C közé esik (5. és 6. ábra). Egyedülálló stressztoleranciáját az is jól példázza, hogy tavasszal a kedvező nedvességviszonyok mellett még 40 C körül is képes nettó CO_2 asszimilációra (6. ábra).



5. ábra. A *Syntrichia ruralis* 2000. 11. – 2001. 11-es vizsgált időszakban mért CO_2 gázcsere értékei a terepi fényviszonyoktól függően.



6. ábra. A *Syntrichia ruralis* 2000. 11. – 2001. 11-es vizsgált időszakban mért CO_2 gázcsere értékei a felületi párnahőmérséklet függvényében.



7. ábra. A *Syntrichia ruralis* mohapárnák napi szénmérlege Tece-legelőn a 2000-2001-es időszakban, a területen jellemző napi átlaghőmérsékleti értékekkel és csapadék mennyiséggel.

A CO_2 gázcsere mértékét évszakos bontásban vizsgálva elmondható, hogy a késő őszi, téli és kora tavaszi hónapok kiegyenlítettebb csapadékeloszlása, magasabb relatív páratartalma, alacsonyabb napi fényintenzitás viszonyai intenzívebb fotoszintetikus aktivitást biztosítanak. A legintenzívebb CO_2 megkötést késő őszi, téli hónapokban tapasztaltuk (7. ábra). A téli hónapok jelentős szén-elnyelése valószínűleg a tartósan magas telepnedvesség tartalomnak, az alacsony hőmérsékletnek és a kb. 60% alá ritkán csökkenő relatív páratartalomnak köszönhető, mely biztosítja a környező levegő alacsony vízgőzdeficit szintjét, így a moha a teljes nap folyamán nedves állapotban maradhat, ennek megfelelően a kiszáradás-újranedvesedési ciklusok száma is kicsi, illetve hosszabb nedves aktív fázist követ egy-egy ritkán fellépő kiszáradási esemény. Ezek mellett meg kell említenünk még az alacsony hőmérsékletből adódó alacsony légzésintenzitást is. A moha C_3-as típusú fotoszintézise alapján logikusnak tűnik, hogy a kisebb sötétlégzés értékhez, alacsonyabb intenzitású fénylégzés kapcsolódik, amelyet a fotoszintetikus CO_2 megkötés eredményesebben képes kompenzálni. Így a napok sorát követve, ritkább stressz eseménynek kitéve, nagyobb széntartalékkal indulhat a következő napokban. Ugyanakkor alacsony fénykompenzációs pontját tekintve a szén-elnyelés maximumát a nap folyamán igen korán eléri és magasabb értéken tudja tartani késő délutánig. Mindemellett a mérési napokon tapasztalt napi maximum megvilágítási értékek (600-700 µmol $m^{-2}s^{-1}$) nem okoztak a fotoszintetikus rendszerben fénygátlást. A hazai éghajlati viszonyok mellett a tél nagy része inkább borúsabb, de az esetleges tiszta, felhőtlen napokon sem éri a *S. ruralis*t olyan fényintenzitás, amely jelentősebb fénygátlást eredményezne. Mivel a terület intenzíven szeles, sokkal inkább valószínűsíthető, hogy a hóborítás nélküli mohapárnák kiszárításával ezen időjárási tényező okoz stresszt. Az erős szél növeli az evaporációs vízveszteséget, amelynek eredményeként a párna kiszárad. Azonban az alacsony hőmérsékletnek köszönhetően, akár már a késő esti, de a kora hajnali órákban képes a légkör vízkészletét hasznosítani, és az alacsony hőmérséklet előnyeit kihasználva a reggeli napfelkelte után igen magas fotoszintetikus aktivitást elérni. Mivel a szél szárító hatása mellé nem párosul magas hőmérséklet és intenzív besugárzás, valamint a nappali kiszáradt állapot is rövidebb időtartamú (mint nyáron), az újranedvesedés során a javító mechanizmusok energiaszükséglete sem jelentős, ami azt jelenti, hogy az újranedvesedés alatti szénveszteség is kevesebb. A károk kijavítása után a hosszabb napi aktív ciklus több időt biztosít a CO_2 asszimilációhoz, így magasabb szervesanyag produkció eléréséhez. Ebben az esetben tehát úgy tűnik, hogy nem a kiszáradt állapot hossza meghatározó,

hanem a nedves állapotban eltöltött idő hossza, amely a károk kijavítására és pozitív C-mérleg elérésére elegendő.

Ebben az évszakban ugyanakkor számolnunk kell a fagyhatással is. Ahogy egyes mohák (mint például a *S. ruralis*) sokkal ellenállóbbak a magas hőmérséklettel szemben kiszáradt állapotban, úgy a fagyot is sokkal valószínűbb, hogy túlélik, ha kiszáradnak (Bewley és Thorpe 1974). Az alacsony hőmérséklet és az intenzív megvilágítási viszonyok interakciója a nedves mohában fénygátláshoz vezethet. Ahogy a *S. ruralis* a magas hőmérsékleti stresszt kiszáradt állapotban vészeli át, a kloroplasztjait mintegy elmaszkolva (kiszáradt *S. ruralis* barna színe) védi az erős megvilágítástól, úgy a fagystresszt is hatékonyabban képes túlélni kiszáradt állapotban, és ebben az esetben a fénygátlás fellépésének esélye is csekély. A kiszáradástűrés tehát egy olyan sajátosság, amely segít a mohának a fagystresszt is túlélni. Mivel a levelek általában csak egy sejt vastagságúak, és a legtöbb más szövet is csak néhány sejt vastagságú, ezért a szövetekből a víz visszavonása is egyszerűbb a lassú lehűlés során. Mindez megnöveli az oldatok koncentrációját és csökkenti a fagyáspontot, ebből eredően nem következik be intracelluláris fagyás. Tény, hogy egyes mohák akár 0ºC alatt is képesek fotoszintetizálni (Smith 1982). Ezt tapasztaltuk egyik mérési napunk során is (2001.01.16.), amikor a mohapárna hőmérséklete délelőtt (fél 11-kor) -1,9ºC volt (0 C körüli léghőmérséklet mellett). A napi CO_2 megkötés 86,3%-át elérte alacsony napi fényintenzitás mellett (275 µmol $m^{-2}s^{-1}$). Fagy-olvadás ciklust azon képességével tudja túlélni, hogy az abszorbeált fényenergia adott részét a nem-fotokémiai kioltás xanthofill-ciklushoz kötött folyamatainak erősítésével hő formájában visszasugározza. Mindez védi a fotoszintetikus rendszert a túlzott gerjesztéstől, viszont a CO_2 asszimiláció szemszögéből nézve kedvezőtlen energiaveszteséget jelent. A CO_2 megkötés átmeneti csökkenése gyorsan visszatér eredeti szintjére, mihelyt a fagy megszűnik, a hőmérséklet emelkedik.

A hóborítás télen szintén előnyt jelenthet számukra, hiszen szigetelő rétegként védi az intenzív szél szárító hatásától, a hőmérsékletet a hótakaró és a talaj közt 0 C körül tartja. Nem túl vastag hóborítás alatt a viszonylag egyenletes nedvességellátás, az elegendő fény és 0ºC körüli hőmérséklet a hidegadaptált moháknak lehetővé teszi a sikeres fotoszintézist és valamilyen szintű növekedést, csekély légzési veszteség mellett. A hóréteg vastagságának és annak fényáteresztő képességének hatását vizsgálva azt találtuk, hogy 15 cm-es hótakaró alatt a *S. ruralis* képes fotoszintetizálni a hó felszínén mért 1000 µmol $m^{-2}s^{-1}$ fényintenzitás mellett (1998.01.16.). A hóréteg fényáteresztő képességét vizsgálva meg tudtuk állapítani azt a hótakaró vastagságot, amely alatt a moha tulajdonképpen még fotoszintetizálni tudott.

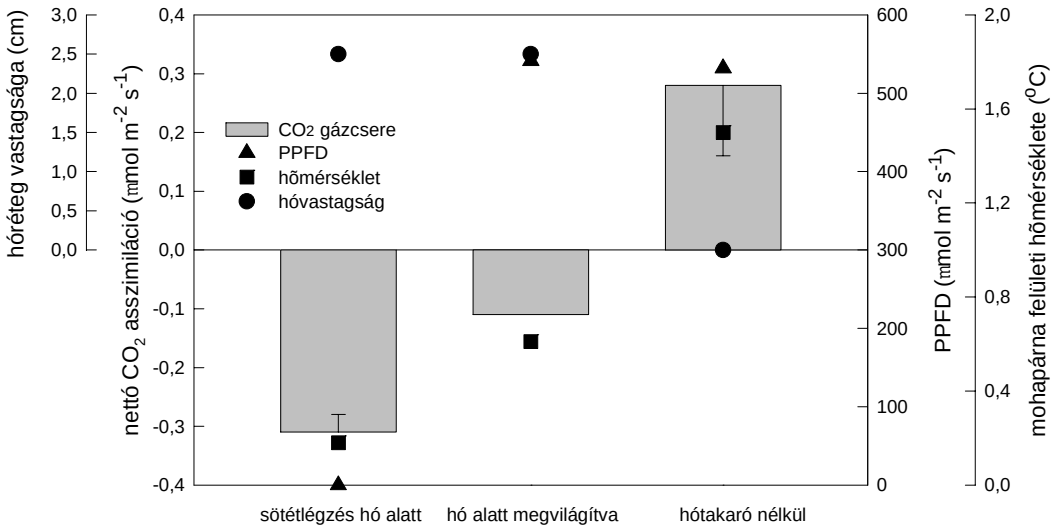
1. táblázat. A hótakaró fényáteresztő képessége.

hótakaró vastagsága (cm)	fényintenzitás (mmol $m^{-2}s^{-1}$)	SD	Q%
0	952	86.5	100
5	266	42.3	28
10	115	23.8	12
15	51	12.5	5
20	31	2.88	3
25	28	2.88	3
30	22	4.58	2

A legkedvezőbb hórétegvastagság 0 és 5cm között található (1. táblázat). Ezt a korábbi tapasztalatot megerősítette a napi menet mérések során elvégzett rövid vizsgálat is. Egy márciusi felhős napon a *S. ruralis* sötétlégzése -0,33 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ volt 2,5cm-es hóréteg alatt. Ez az érték megvilágítás mellett (a hó felszíne felett mért fényintenzitás 500 µmol $m^{-2}s^{-1}$ volt) -0,13 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ értékre csökkent, ez alapján bizonyítottan történt fotoszintetikus CO_2 megkötés, de a bruttó fotoszintézis mértéke nem tudta meghaladni a légzési intenzitást (8. ábra). A hóréteg eltávolítása után a szénasszimiláció jelentős mértékben megnőtt, abszolút értékben a sötétlégzést megközelítő

nettó fotoszintézis intenzitásra váltott. Feltételezhető, hogy a fotoszintetikus pigmentkomplex fény-elnyelése működik és ennek megfelelően a RUBISCO enzim CO_2 megkötésre képes, ugyanakkor a beeső napsugárzás a mért időpontban még alacsony volt ahhoz, hogy hóborítás alatt nettó nyereség elérését biztosíthassa (8. ábra). Valószínűleg a hótakaró eltávolítása után sok mohafaj azonnal fotoszintetikusan aktívvá válik. Ugyanakkor kevés fény már a teljes hóolvadást megelőzően is átjut a mohapárna felszínéig, ami már a kezdeti fotoszintézishez elegendő lehet (Suleiman és Lewis 1980). Minél sűrűbb a hó egy adott mélységben – vastag hótakaró alatt –, annál kevesebb fényt enged át, viszont ahogy a hó olvad, megtölti a hókristályok közötti teret és ezzel a fényáteresztése nő. Így feltételezhető, hogy a hóesést követő nappali felmelegedés során bekövetkező lassú, nem teljes olvadás az esti órákig elősegíti a pozitív nettó fotoszintézist. Ezzel párhuzamosan a hóolvadás felszabadítja a tápanyagokat a hóra kiülepedett porból, ami mindenképpen hatással lehet a mohákra (Park et al. 2004, Campbell et al. 2005). Ezek alapján várható, hogy a mohák aktívan fotoszintetizálhatnak és növekedhetnek mielőtt még a hótakaró teljesen leolvadna róluk a tavasz folyamán.

Másrészről a hóborítás hátrányos is lehet, ha a növekedési időszak rövid, ugyanis a mohákat még jóval azután is csökkent fotoszintetikus aktivitáson vagy inaktív állapotban tarthatja, amikor a léghőmérséklet már eléggé felmelegedett a mohák optimális működéséhez, ezáltal jelentős mértékben csökkentheti az életciklus befejezéséhez szükséges produktivitást.



8. ábra. A *Syntrichia ruralis* CO_2 gázcseréje és a mohapárna felületi hőmérséklete 2001. márciusában hóborítás alatt és a hóréteget eltávolítva.

A tavaszi időszak mérései alapján elmondható, hogy a mohapárna még jelentős szén-elnyelőként működik a társulásban, bár már kevesebb azon napok száma, amelyen fotoszintézis intenzitásának maximuma eléri a télen mért értéket (7. ábra). A legtöbb mérsékelt övi moha a maximum növekedési rátáját késő télen, kora tavasszal éri el, amikor a nedvesség rendszerint bőséges és a hőmérséklet még hűvös. Kora tavasszal a téli szénnyereség megfelelő alapot biztosít számukra a növekedéshez, a fotoszintetikusan aktív zöld hajtásrész megújításához, valamint ahhoz, hogy alkalmazkodni tudjon a folyamatosan növekvő fényintenzitáshoz, hőmérséklethez. A hóolvadásból származó vízmennyiség azonban hamar eltávozik a moha-talaj rendszerből. Ebben az évszakban az emelkedő napi hőmérséklet és ezzel együtt a levegő vízgőzdeficitjének növekedése válik meghatározóvá a napi elnyelt szénmennyiségére. A kora tavaszi időszakban még kellően alacsony az esti és a hajnali órák hőmérséklete ahhoz, hogy az egymást követő napokon pozitív nettó szénmérleget tartson fenn, a kondenzációból nyert vízmennyiség és az esős napok száma is még tekintélyes. A nyárhoz közeledve azonban egyre gyakoribbá válik a naponkénti kiszáradás. Ahogy a léghőmérséklet emelkedik, úgy tapasztalható a mohapárnák egyre intenzívebb felmelegedése, ami már kora délutánra azok kiszáradásához vezet. A napi fotoszintetikusan aktív időszak rövidül. A mohapárna jelentős felmelegedése már kora tavasszal tapasztalható. Márciusban csaknem 5ºC-al volt melegebb a mohapárna, mint a léghőmérséklet, amely az idő előrehaladtával

fokozódik, április végén, május elején már eléri a 27.7 ºC léghőmérséklet mellett a 35.5ºC-ot a párna hőmérséklete. A kiszáradási-újranedvesedési ciklusok gyakorisága nő, emellett pedig egyre hosszabb lesz a kiszáradt állapotban töltött időszak is, amely folyamatosan csökkenti a moha széntartalékát is azáltal, hogy az újranedvesedés alatti javítómechanizmusokat egyre több alkalommal veszi igénybe a *S. ruralis*. Ugyanakkor a légzésintenzitásban is növekedés várható mind a sötétlégzés, mind a fénylégzés szintjén. A fotorespiráció mértéke gyorsabban emelkedik, mint a fotoszintetikus aktivitás. Ennek következtében a javítómechanizmusokból, valamint az emelkedő légzésintenzitásból származó veszteséget a rövidebb napi CO_2 megkötéssel már kevésbé tudja kompenzálni. Kalapos és Mázsa (2001) félsivatagi homokpusztagyepben végzett vizsgálatai is alátámasztják ezt. Nyitott területen élő mohák fotoszintetikus hatékonysága csökkent a párás, nedves tavasztól a forró, száraz nyárig.

Bár késő tavasszal és nyár elején az éjszakai kisugárzás még biztosítja a mohák harmatképződésből történő újranedvesedését és reaktiválódását, de a reggeli gyors kiszáradás miatt rövid a CO_2 asszimilációs időszak, amivel már nem képes kompenzálni az éjszakai szénveszteséget, így előfordul negatív C-mérleg (7. ábra). A mohák fiziológiai állapota, ennél fogva a kiszáradás toleranciájuk is évszakonként változik. A toleranciájuk tavasztól kezd erősödni és kora nyáron éri el maximumát, amikor a legtöbb faj nyugalmi állapotba kerül (Dilks és Proctor 1976a). Ezt tapasztaltuk mi is a nyári méréssorozat során. A nyári napok magas napi középhőmérséklet értékei miatt egyre gyakoribb azon napok száma, amelyeken a mohapárna metabolikusan inaktív a megvilágított időszak nagyobb részében. Majd a júniusi, júliusi, augusztusi időszakában a *S ruralis* mohapárnái nappal és éjszaka is kiszáradt állapotban maradtak több napon keresztül. Ebből az időszakból ezért nincs értékelhető napi CO_2 gázcsere adat, mert nem volt mérhető CO_2 asszimiláció (7. ábra). Ebben az állapotban az esetlegesen fellépő nyári zápor sem biztosít pozitív nettó fotoszintézist, a hosszantartó kiszáradt állapot miatt ugyanis az újranedvesedés alatt a fotoszintetikus rendszer eredményes reaktiválása egyre hosszabb időt vesz igénybe. Ezt jól alátámasztja egy hajnali méréssorozat is terepen. Július közepén három egymást követő napon újranedvesítettem ugyanazon párnákat és három órán keresztül feljegyeztem azok CO_2 gázcsere értékeit, amelyet hat nap múlva megismételtem. A mohapárnák alacsony hajnali fényintenzitás mellett is CO_2 kibocsátást mutattak. Légzésük -0.23 és -3.43 $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$ között változott július 10.,11., 12-én. Hat nap múlva, ötnapi rendszeres esőzés ellenére is csupán alacsony légzésintenzitás volt mérhető. Későbbi fluoreszcencia vizsgálatok is megerősítik azt, hogy a nyári időszak hosszabb kiszáradt állapotából lassabb a *S. ruralis* regenerálódása. 2003. júniusában végzett fluoreszcencia vizsgálat alapján elmondható, hogy a tartós kiszáradt, inaktív állapotot megszakító újranedvesedést követően a teljes helyreállás legalább négy napot vesz igénybe. A nyári kiszáradt állapot hatása még szeptemberben is érzékelhető. Szeptember 5-ei és 20-ai mérési napon a *S. ruralis* párnák ugyancsak szén-leadóként működtek.

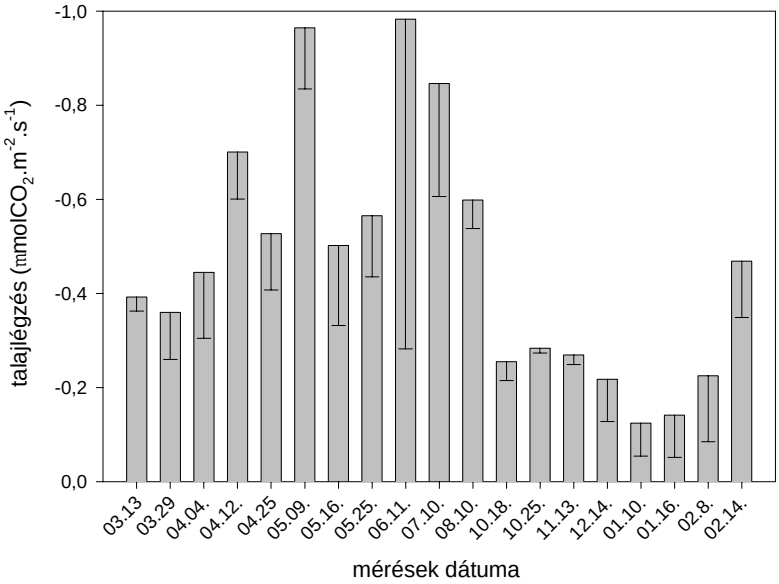
Az őszi lehűlés, egyenletesebb csapadékeloszlás ismét kedvez a napi pozitív nettó fotoszintézis elérésének. A napi maximum fotoszintézis értékek megközelítik a kora tavasziakat, de a fotoszintetikusan aktív napi időtartam, valamint a feltételezhetően intenzívebb légzés alacsonyabb szénelnyelést eredményez. A C-mérleg csak októbertől kezd ismét emelkedni (7. ábra).

A *S. ruralis* egy éves terepi vizsgálatából az látszik, hogy napi szénmérlegei az év nagyobb részében pozitívak. A negatív C-mérleg aránya igen kicsi, a nyár jelentős részében pedig metabolikusan inaktív (7. ábra). Ez azt mutatja – mivel előfordulása akár feketefoltként, akár fűcsomók tövében vagy kis szigetekben igen tetemes –, hogy a félsivatagi homokpusztagyep állományszintű C-mérlegéhez jelentősen hozzájárul az év nagy részében. Mindez azokban az órákban teszi lehetővé a mohák számára a CO_2 nyereség elérését, amikor az edényes növények fotoszintetikus aktivitása csökken az alacsonyabb megvilágítás és alacsonyabb hőmérséklet következtében. Az elvégzett egyéves méréssorozat alapinformációként szolgál a poikilohidrikus mohapárna vegetáció homokpusztagyepben betöltött ökofiziológiai szerepéhez.

A gyeptársulás mohapárnáinak gázcsere mérése mellett folyamatosan detektáltuk a csupasz talajfelszín által kibocsátott CO_2 mennyiséget (9. ábra). Jól látható, hogy a talaj légzés igen erősen függ annak nedvességi állapotától. Az őszi, téli időszakban a kiegyenlítettebb nedvességi viszonyok

egyenletesebb légzés értékekkel járnak együtt. Az alacsony hőmérséklet pedig alacsony szinten tartja a talaj CO_2 kibocsátását. Tavasztól őszig azonban a légzésintenzitás folyamatosan emelkedik, és emellett értékei napi szinten egyre erősebben variálnak.

A mohapárna befolyásolja az általa borított talaj hőmérsékletét és nedvesség tartalmát is mind napi, mind szezonális szinten. Éjszaka, valamint télen melegen tartja, így a talajlégzést fokozza, nappal, valamint nyáron hűvösebben tartja, így a talajlégzést mérsékli a csupasz felszínekéhez képest. Ha a talaj nedves, a mohapárna csökkenti a vízleadás mértékét, ezáltal megnyújtja az intenzívebb talajlégzési periódust, ezzel szemben a száraz talajt megakadályozza a vízfelvételben, a mohapárna ugyanis nem enged át nedvességet, ha a csapadék mennyisége csupán 1-2 mm. Ahhoz, hogy a talaj is több cm mélyen átnedvesedjen, kiadós, 15-20 mm feletti csapadék szükséges. A fenti sajátosság nyáron csökkenti a moha által borított talaj légzését. Így összességében a mohapárna napi, avagy éves hatása is kiegyenlítődhet a talajlégzésre, de az ökoszisztéma szénmérlege tekintetében ennél lényegesen fontosabb az, hogy a *S. ruralis* a talajlégzésből származó CO_2 nagy részét megköti, ezáltal lényeges mértékben lecsökkenti a talajlégzésből származó szénveszteséget.



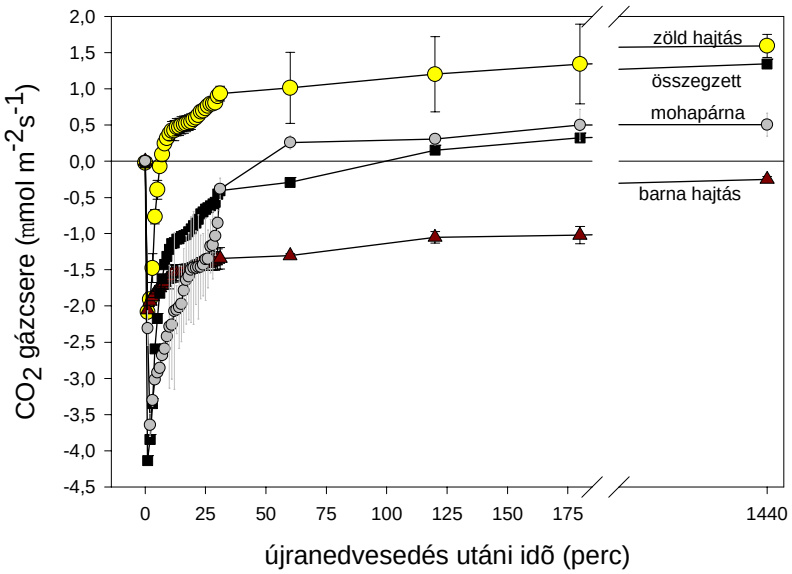
9. ábra. Tiszta, növényi résztől mentes talaj légzése 2000-2001-es méréssorozat alatt Tece-legelőn.

4.1.1 *Syntrichia ruralis* mohapárna elkülönített zöld és barna részeinek CO_2 gázcseréje újranedvesedés során

Egy kedvező környezeti feltételeket biztosító őszi időszakból vett mohapárnát vizsgáltam (2002. 10.17.). A homokszemcsék gondos eltávolítása után nedves állapotban szétválasztottam a föld feletti fotoszintetikusan aktív zöld, és klorofillt nem tartalmazó barna hajtásrészeket. A szétválasztás után lassú kiszáradásnak vetettem alá a mintákat, újranedvesítésük után pedig folyamatosan mértem CO_2 gázcseréjüket.

Az újranedvesedés első perceiben jól látszik, mind a zöld, mind a barna részek azonos mennyiségű CO_2-t bocsátanak ki. Ez a CO_2 felszabadulás a kiszáradás során a szövetek közé rekedt CO_2 mennyiségből ered, csupán ezután, a helyreállító mechanizmusok beindulásával kezdődik a zöld részek intenzív szénmegkötése (10. ábra). A hajtásrészek közötti gázcsere eltérés egyre fokozottabb lesz. A zöld hajtásrész már a 7. percben eléri a pozitív fotoszintézis értéket. A CO_2 megkötésének fokozódása az újranedvesítés 30. percéig tart, majd a továbbiakban intenzitása csupán kis mértékben emelkedik. A barna, idősebb rész légzésintenzitása a zöld rész görbéjéhez hasonló kezdeti meredekséggel csökken a 30. percig, majd nagyon lassú változással megközelíti a nullát, de azt nem éri el. A mohapárna szintjén mért újranedvesedési CO_2 gázcsere görbéje jól

szemlélteti, hogy a zöld rész fotoszintetikus aktívitása és mennyiségi aránya kellően magas a mohaszálak egészéből eredő légzési veszteség kompenzálásához és a pozitív nettó szénnyereség eléréséhez.



10. ábra. A *Syntrichia ruralis* zöld, és barna hajtásrészeinek CO_2 gázcseréje külön-külön, és együttesen, valamint egy intakt mohapárna gázcseréje újranedvesítés után.

4.1.2 Eltérő fényviszonyoknak kitett *Syntrichia ruralis* produkció különbségének meghatározása hosszmérés alapján

A Tece-legelőn végzett szén-elnyelés vizsgálatokat követően 2003-ban két eltérő megvilágítási (fény, illetve árnyékos) körülmény mellett fejlődött mohapárna mohaszáljainak hosszát elemeztem zöld, barna hajtásrészek felbontásában.

Az intenzív napi besugárzásnak kitett párnák a társulás nyílt állományából származtak, míg az árnyékosabb területet a domináns *Festuca* fűcsomók tövei jelentették, gyengén záródó cserjeszint alatt. Ismert, hogy magas fényintenzitás viszonyok gyakran kapcsolódnak száraz körülményekhez, ami alapján várható, hogy a nyílt terület mintái jobban alkalmazkodnak a rendszeresen előforduló napi kiszáradás-újranedvesedés eseményéhez. A területen jelenlévő zsombékoló füvek azonban kiegyensúlyozottabbá teszik a tövükbe behúzódó mohapárnák hőmérséklet és nedvességi viszonyait azáltal, hogy megvédik azokat az intenzív besugárzástól, és a szél szárító hatásától.

15. illusztráció: *Syntrichia ruralis* mohaszálak márciusi gyűjtésből.

A két eltérő megvilágítási körülményhez való alkalmazkodás megléte jól látszik a mohaszálak hosszbeli növekedésében. A különbség a fotoszintetikusan aktív részben jelenik meg. Az árnyékadaptált minták zöld hajtásai csaknem 2 milliméterrel voltak hosszabbak a fényadaptált mintánál (p=0.007), ami tekintélyesnek mondható, figyelembe véve a faj lassú növekedési rátáját. A barna öregedő rész hosszában alig volt észrevehető eltérés, ami azt sugallja, hogy az öregedés folyamata azonos mértékű a két különböző mikroklímájú környezetben (2. táblázat). A zöld rész megnyúlása köszönhető a kiegyenlítettebb mikroklimatikus feltételeknek. Mivel tapasztalataink szerint az intenzív besugárzáson nőtt párnák 400-500 µmol $m^{-2}s^{-1}$ fényintenzitás felett igen gyakran kiszáradnak, valamint a szél szárító hatásának kitéve e feletti PAR értékekkel ritkán találkoznak metabolikusan aktív állapotban, ezért ezen mohák napi szén-elnyelése is alacsonyabb lehet, mint az árnyékon nőtt társaiké. Az árnyékban nőtt párnák a zsombékoló füvek levélsátra alatt a számukra még a maximális fotoszintézist lehetővé tevő fényintenzitás értékek mellett hosszabb ideig nedvesek maradnak, így nagyobb szénnyereségre tehetnek szert, lehetővé téve az intenzívebb hossznövekedést.

2. táblázat. A Tece-legelő nyílt területein, valamint árnyékolt körülmények között (kisebb mélyedések alján, füvek, kisebb bokrok árnyékában) fejlődött, 2003. márciusában gyűjtött *S. ruralis* mohapárnák hajtásainak hosszmérete (mm). Zárójelben az átlagértékek szórása (SD) szerepel, a '*' p < 5%-os, a '**' p < 1%-os szignifikáns eltérést jelez az eltérő fényklímán nőtt mohapárnák értékei közt (n=100).

	fényadaptált	**árnyékadaptált**
felső, zöld rész	2.4 (0.7)	3.1** (0.5)
alsó, barna rész	22.8 (6.7)	25.0* (5.5)
teljes mohaszál	25.2 (6.6)	28.2** (5.5)

Száraz homokpusztagyepben, ahol a társulásban *Juniperus communis* cserjék jelentek meg, a nyitott területen élő mohák fotoszintetikus hatékonysága csökkenő tendenciát mutatott a párás tavasztól a forró, száraz nyárig terjedő időszakban., és mindvégig alacsonyabb maximális fotokémiai hatékonyságot (Fv/Fm) mutattak, mint a cserjék árnyékában nőtt mohapárnák (Kalapos és Mázsa 2001)

A magasabb fényintenzitáson nőtt *S. ruralis* erősebb kiszáradástűréssel rendelkezik, mint az árnyékban nőtt társa, bár igaz, hogy az árnyékban nőtt mohának előnye származhat a hosszabb metabolikusan aktív periódusból és az erőforrások jobb kihasználásából ahhoz, hogy megfelelően alkalmazkodjon például a lombozat nyitódásához vagy más zavarási tényezőhöz. A kitett körülményekhez alkalmazkodott *S. ruralis* Fv/Fm, NPQ, F PSII (a fényadaptált PSII aktuális kvantum hatásfoka) paramétereiben növekedés tapasztalható árnyékba történő transzplantációt követően, míg ezek csökkennek az árnyékos körülményekhez szokott minta napos helyre történő áthelyezésekor (Hamerlynck et al. 2002). Az árnyékba helyezett fényen nőtt minta fotoszintézis intenzitása alacsonyabb volt, mint az eredendően árnyékban nőtt növényé, ami azt feltételezi, hogy ezen faj "emlékezik" az eredeti élőhelyére. Azzal, hogy az *S. ruralis* képes fotoszintetikus apparátusát a mindenkori fényviszonyokhoz hozzáigazítani, lehetővé teszi számára olyan élőhelyek kihasználását is, ahol a hajtásos növények lombsátrának változásai miatt a mohák megvilágítási viszonyaiban jelentős változások következhetnek be. Ezeket a megfigyeléseket alátámasztják saját produkcióvizsgálati eredményeink is.

4.1.3 Tece-legelő nyílt állományában a gap-kitöltő fekete foltok produkciójának vizsgálata

A mohapárnák éves szénmérleg meghatározásának időszakában, a növekedési periódus alatt fejlődött, fotoszintetikusan aktív apikális hajtásrész hosszát vizsgáltam az elöregedő, barna résszel összevetve decemberben és májusban, ugyanazon mohaszálakon. A tavaszi időszakot a homokpusztagyepen egy kiegyenlítettebb csapadékeloszlású, kevésbé stresszelt periódus előzi meg (ősz, tél), amely a mohafaj szén-elnyelését tekintve is kedvező körülményeket biztosít a száraz, nyári időszak után a fotoszintetikusan legaktívabb csúcsi részek megújulásához. A nyári száraz periódusban, mikor a párnák hosszú ideig metabolikusan inaktív állapotban maradnak, az apikális csúcsi rész is redukálódik, és csupán pár levélkéből áll (saját megfigyelés). A csúcsi részek növekedése a kedvezőbb csapadékviszonyokkal, és alacsonyabb hőmérséklettel bíró őszi periódusban indul, majd legnagyobb méretét télen éri el. A két időpontban meghatározott felső, zöld részek hossza közti szignifikáns különbség alapján jól látható, hogy a kedvezőbb időjárási körülmények között a *S. ruralis* növekedése sokkal intenzívebb. Bár a mohaszálak teljes hossza májusban nagyobb volt, a zöld apikális rész ebben az időszakban rövidebb, csaknem a fele volt a téli zöld rész hosszának. Decemberben a zöld hajtásrészek hossza egyes plotokban megközelítette a 4 mm-t is, az átlagérték 3.3 mm volt, ami épp a duplája a nyár elején mért átlag 1.7 mm-es hossznak (3. táblázat).

3. táblázat. A tecei *S. ruralis* mohapárnákon belüli mohaszálak hosszmérete (mm), száraztömege (mg), a specifikus szálhossz (mm mg^{-1} sz.t.) és a specifikus száltömeg (mg mm^{-1}) decemberben és a rákövetkező év májusában. Zárójelben az átlagértékek szórása (SD) szerepel, a '*' $p < 5\%$-os, a '**' $p < 1\%$-os szignifikáns eltérést jelez a decemberi és a májusi értékek közt (n=ugyanazon 5-5 mohapárnából 30-30 mohaszál).

	december	**május**
felső, zöld rész (mm)	3.3 (0.5)	1.7 (0.2)**
alsó, barna rész (mm)	12.4 (2.6)	**15.4** (3.2)**
teljes mohaszál (mm)	**15.7** (2.7)	17.1 (3.1)*
teljes mohaszál (mg)	7.351 (1.476)	7.738 (1.258)
specifikus szálhossz (mm mg^{-1})	2.23 (0.65)	2.29 (0.70)
specifikus száltömeg (mg mm^{-1})	0.484 (0.156)	0.470 (0.140)

Egy igen meglepő eredményt hozott ez a mérés a tekintetben, hogy a decemberi mohaszálak teljes hossza szinte teljesen megegyezik az ezt követően májusban újra megmért mohaszálak barna, alsó szálhosszával. Ebből arra következtethetünk, hogy a téli, alacsony hőmérséklethez, alacsony fényintenzitáshoz, és kiegyenlített vízviszonyokhoz alkalmazkodott apikális részek nem képesek alkalmazkodni a tavasztól kezdődően egyre gyakrabban bekövetkező kiszáradás okozta stressz körülményekhez, és nagy része elbarnul, elhal. Ez egyben azt is jelenti, hogy a zöld hajtásrészek hossza szinte teljes egészében az adott időszak növekményének tekinthető.

A mohaszálak átlagos száraztömeg adatait összevetve a két időpont között szignifikáns változás nem igazolható, de a májusi időpontban a hossznövekedésnek megfelelően a száraztömeg is növekedett. A mohákra jellemző produktivitás mellett (éves szinten a nem nagytermetű mohák esetében ez néhány milliméter) a szárazanyag tartalomban bekövetkező gyarapodás nem túl nagy, ami például a *S. ruralis* esetében a specifikus száltömeg értékekben is szemléletesen megmutatkozik. Ez az érték az egy milliméter szálhosszra eső száraztömeg, ami a decemberi minták esetében 0.484 mg/mm volt, májusban pedig 0.470 mg/mm, azaz pár milliméternyi növekedés csupán milligrammnyi tömeggyarapodást jelent. Mohák esetében éppen emiatt a produkció vizsgálat elsődlegesen hossznövekedés vizsgálatot jelent, a tömegvizsgálat a fenti okokból kifolyólag lényegesen ritkább, már csak azért is, mert a téli és nyári növekmény esetében eltérő a specifikus száltömeg, így míg a hossznövekedésben szignifikáns eltérések igazolhatók, addig a tömeggyarapodásban már nem feltétlenül.

Ez a csekély mértékűnek tűnő száraztömeg gyarapodás azonban egy-egy teljes mohapárnára kivetítve már lényegesen nagyobb értéket ad. Egy négyzetdeciméternyi felületen a *S. ruralis* mohapárnákban átlagosan 334 (35.1 SD, n=20) darab mohaszál található, ami száraztömeg gyarapodásban decembertől májusig 129.0 mg dm^{-2} értéket tesz ki. Egy négyzetméternyi mohapárnával borított homokfelszínen a Tece-legelőn decemberben a mohapárnák teljes száraztömege kb. 245.3 g, májusban kb. 258.2 g volt.

Feltételezve, hogy a téli teljes mohaszálhossz nyáron – a csúcsi rész szinte teljes hosszának elbarnulása következtében – a barna részhez adódik, így a nyáron mérhető zöld rész akár teljes egészében új növekménynek tekinthető, a szálankénti száraztömeg különbség és az átlagos szálhossz különbség alapján kiszámolható ezen új rész esetében a specifikus száltömeg. Ez az érték 0.278 mg/mm a nyári felső, zöld részre számítva, ami a kiindulási téli teljes szálra számított 0.484 mg/mm értéknek csupán az 57 %-a (ennek következménye a nyári alacsonyabb specifikus száltömeg). Ez az érték is jellemzően bizonyítja, hogy a nyári növekmény a levelek számát, méretét, denzitását és összfelületét tekintve is messze elmarad a mohaszál átlagos jellemzőitől. Ahogy a mérsékelt égöv áttelelő hajtásos növényei is eltérő levélzetet fejlesztenek télre, mint nyárra, a moháknál is ugyanez tapasztalható azzal a különbséggel, hogy a hajtásos növények tavasszal, nyár elején hozzák a nagyobb fotoszintetikus teljesítménnyel rendelkező részeket, és télen a sérülékenyebb, gyengébb teljesítményűeket, addig a mohák épp fordítva.

Dicranum elongatum öregedő részeiben a jelölt szén a lipidekhez kapcsolódott (Hakala és Sewón 1992). Hakala és Sewón arra következtetett, hogy a mohák anyagszállítási képessége, mind lefelé, mind felfelé lehetővé teszi az öregedő részek raktározó funkciójának érvényesülését. Ez a korábbi tapasztalat alátámasztja azon feltételezést, hogy a *S. ruralis* a következő évszak körülményeihez úgy képes alkalmazkodni, hogy a télen felhalmozott tartalékokból új, a megváltozott körülményekhez alkalmazkodni képes zöld hajtásrészt fejleszt, ami a kedvezőtlenebb körülmények között is még pozitív nettó szénmérleget tud fenntartani. Mindebből feltételezhető, hogy a *S. ruralis* is, mint a területen jelenlevő fűfélék, az évszakok eltérő meteorológiai körülményeihez új, belső szerkezetükben eltérő leveles hajtások fejlesztésével alkalmazkodik.

4.1.4 A *Syntrichia ruralis* víztartalmának napi változása

Jól ismert és sokat hangoztatott tény, hogy a mohák anatómiai felépítésük következtében nem képesek a víztartalmuk szabályozására, poikilohidrikus növények, azaz vízviszonyaik – aktív szabályozás híján – mindenkor környezetük vízviszonyaitól függenek (Walter, 1931).

Ugyanakkor, hogy ez a valóságban pontosan mit is jelent, azaz, hogy milyen mértékű és ütemű a mohapárnák külső körülményektől függő víztartalom változása, a külső tényezők közül melyeknek van a nedvességtartalmon kívül döntő, meghatározó szerepe, arról egyáltalán nincs semmiféle információnk.

Egy igen egyszerű vizsgálattal próbáltunk ezekre a kérdésekre választ kapni. Egy számítógéppel összekötött digitális laboratóriumi mérleg segítségével szabadban, természetes körülmények között mértük egy nagyátmérőjű (d = 11.6 cm) petricsészébe vékony homokréteggel együtt elhelyezett mohapárna tömegváltozását napokon keresztül percnyi időfelbontásban. A vizsgálatokat késő ősszel, októberben és november elején, valamint nyár végén, augusztus hónapban végeztük el. Az első alkalommal lehetőségünk volt arra is, hogy a tömegméréssel együtt a mikroklíma viszonyokat is rögzítsük, 2 méter magasságban és a talaj közelében a léghőmérsékletet, a légnedvesség tartalmat, valamint a beeső fotoszintetikusan aktív sugárzást. A második mérési periódusban a meteorológiai állomás adatrögzítőjének meghibásodása miatt ezek az adatok nem állnak rendelkezésre.

A tömegmérés alapján a száraztömegre vonatkoztatott víztartalom adatokat (g g^{-1} dw) és az evaporáció mértékt (mm h^{-1}) számítottuk ki, a meteorológia adatokból pedig a két legfontosabb paramétert, a harmatpont hőmérsékletet (°C) és a vízgőznyomás deficitet. A víztartalom változás és az evaporáció időbeli lefutását a mért és ezen két számított paraméterrel együtt ábrázoltuk (11-14. ábrák).

Őszi időszakban a kondenzációból származó éjszakai vízfelvétel mértékéke átlag 0.0233 mm óránként, a legmagasabb érték (ami még nem harmatképződés vagy szemerkélő eső eredménye) a vizsgált időszakban 0.0428 mm h^{-1} volt. Ehhez képest a nappali párolgás mértéke ennél intenzívebb, átlagosan 0.0300 mm óránként, a legnagyobb érték pedig 0.1250 mm h^{-1}. Egyensúlyt a napi vízmérlegben az biztosít, hogy a vízfelvételre elméletileg rendelkezésre álló idő jóval hosszabb, mint a vízleadással, párolgással járó periódus.

A mérési eredményekből kitűnik az is, hogy a mohapárnák vízleadása ősszel – és hasonlóképpen télen és kora tavasszal is – nyomban leáll, amint a léghőmérséklet tartósan csökkenni kezd, illetve a kondenzáció leáll, és a párolgás azon nyomban megkezdődik, amint a hőmérséklet emelkedni kezd, azaz a vízleadás és a vízfelvétel tekintetében is rendkívül fontos, meghatározó tényező a besugárzás, illetve kisugárzás. Egy átlagosnak tekinthető őszi napon, október végén, november elején, ez azt jelenti, hogy a kondenzáció körülbelül három óra tájt kezdődik, és egészen reggel hatig tart, időtartama tehát 15 óra, a vízleadás időtartama viszont csak 9 óra. Az éjszakai átlagos vízfelvétel ezekben a napokban 0.354 mm volt, míg a párolgással elveszített víz mennyisége 0.269 mm, a telepek nedvességtartalma összességében tehát növekedett október 28-a és november 1-je között (11. ábra).

A nyári időszakban, augusztusban, a lecsapódás átlagos mértéke 0.0164 mm óránként, ami 29 %-kal alacsonyabb, mint amit az ősz végén, tél elején mértünk. Ez a nyári magasabb légköri vízgőzhiánynak és léghőmérsékletnek a következménye, amit valamelyest kompenzál a mohatelepek igen alacsony nedvességtartalmából adódó magasabb nedvszívó képessége. Az őszi átlagos 1.114 g g^{-1} víztartalommal szemben a nyári átlagérték 61%-kal alacsonyabb, csupán 0.431 g g^{-1} volt (14. ábra).

A magasabb nedvszívó képesség hatása megmutatkozik a legmagasabb kondenzációs vízfelvételi sebesség értékben, ami 0.0550 mm h^{-1} értékével meghaladja az őszit.

A nappali vízvesztés üteme a fentiek, és a nyárra jellemző magas besugárzás miatt lényegesen meghaladja az októberi, novemberi értékeket, az átlagérték 0.0449 mm h^{-1}, másfélszerese a hideg időszakának, a legnagyobb érték pedig 0.5710 mm h^{-1}, ami majd az ötszöröse az őszinek.

Nyáron, ha a mohapárnák bármiféle módon plusz nedvességre tesznek szert, azt igen rövid idő alatt elveszítik (pl. augusztus 15-16. és 28., 13. ábra) a hosszú nappali evaporációs periódus eredményeképp, és a telepnedvesség tartalom egy igen alacsony, az augusztus második felében mért görbék alapján 0.15 és 0.36 g g^{-1} dw értékek között váltakozik. Ekkor a kondenzációból származó teljes vízfelvétel mértéke (átlagosan 0.243 mm) szinte teljesen megegyezik a napközbeni vízvesztéssel (átlagos értéke 0.272 mm), így a napi átlag víztartalom alig változik. Figyelemreméltó, hogy a napi leadott víz mennyisége egészen eltérő víztartalmak és környezeti viszonyok mellett a két vizsgált időszakban ugyanakkora (mindkét évszakban 4-4 megegyező napi víztartalom változás adat átlagértékei alapján!).

Az éjszakai vízfelvétel azonban nem törvényszerű. Több olyan nap is volt, amikor a víztartalom folyamatosan csökkent, épp csak az üteme mérséklődött a hűvösebb éjszakai hőmérséklet miatt (pl. 2000. november 6-a és 8-a között, vagy 2000. augusztus 15-én, 12-13. ábrák). Ilyen esemény akkor alakul ki, amikor a mohapárna nedvességtartalma nem kerül egyensúlyba a levegő nedvesség tartamával, a párolgási felszín és a környező légtér közti vízgőznyomás-különbség nem csökken nullára (és így nem is vált előjelet a kondenzáció biztosítására). Ennek az egyik oka az lehet, ha az éjszaka folyamán a relatív páratartalom növekedése nem éri el azt a szintet, ami egyensúlyba kerülne a mohapárnával, például akár azért is, mert a megelőző időszakban csapadékból vagy intenzív harmatképződésből a párnák nedvességtartalma jelentősen megnőtt. A másik eset az, amikor az éjszakai hőmérséklet a nappalihoz képest nem csökken, vagy akár meg is emelkedik, mint például melegfronti időjárás változás esetén. Egyensúly ez esetben sem alakul ki, így a mohapárnák nedvességtartalma tovább csökken.

Augusztus 15-én éjszaka alakult ki olyan különleges helyzet, amikor egy, a nyári körülmények között magasnak tekinthető telepnedvesség-tartalom szinte semmit sem változott, azaz több órán keresztül sem párolgás, sem kondenzáció nem következett be, így megállapítható lett

volna az a léghőmérséklet és vízgőznyomás deficit kombináció, amivel az adott víztartalmú mohapárna egyensúlyba kerül, de a meteorológiai állomás épp ebben az időszakban nem működött (13. ábra).

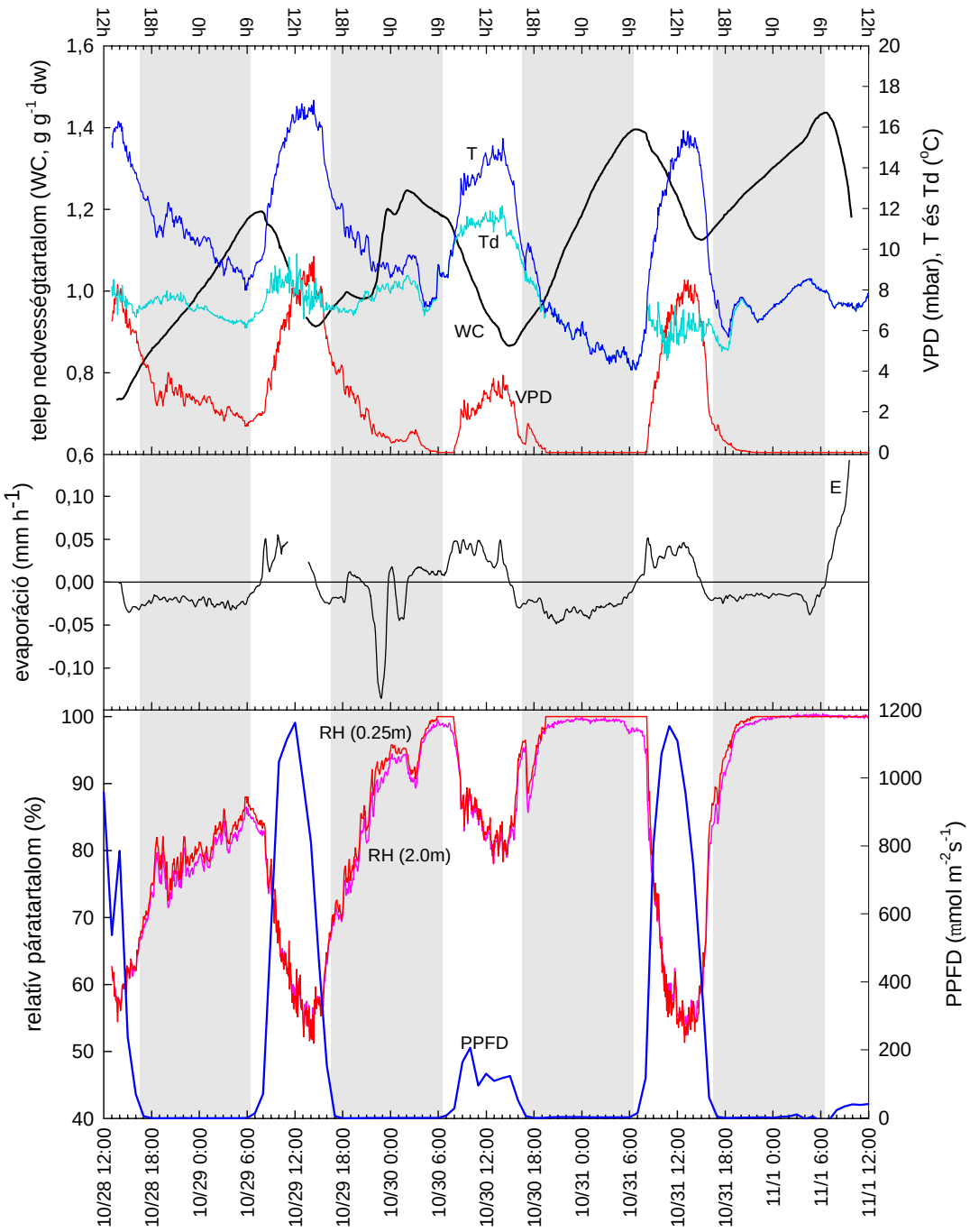
Amint azt már írtam, a kondenzációból származó vízfelvétel szinte csak akkor következik be, ha közben a léghőmérséklet folyamatosan és tartósan csökken. A kondenzáció ugyanis a kondenzációs hő felszabadulásával jár, ami a környezethez képest megemeli a mohapárna hőmérsékletét a lecsapódási felszínen, azaz a levegővel érintkező mohapárna felületén. Ez a hő ezzel együtt megemeli a felületi határréteg hőmérsékletét is, amitől a felületi határrétegben relatíve tovább csökken a kondenzáció miatt amúgy is lecsökkent légnedvesség tartalom. A további lecsapódás alapfeltétele, hogy a felületi határrétegben a vízgőz folyamatosan telített legyen, amihez egyrészről megfelelő vízgőzcserére van szükség a felületi határréteg és a környező szabad levegő között, de még ennél is fontosabb a képződött kondenzációs hő gyors elvezetése. Ez pedig csak akkor lehetséges, ha a levegő hőmérséklete – ha csekély mértékben is – legalább 10 perces időtartományra nézve folyamatosan és tartósan csökken, ez ugyanis tartós negatív totál radiációt jelez, ami alapfeltétele a hatékony hőleadásnak.

Mindez azt jelenti, hogy még ha a levegő telített is vízgőzre, még nem elégséges a mohapárnák vízfelvételéhez. Állandó hőmérsékleten, illetve változatlan körülmények között csupán egyszerű egyensúly alakul ki a mohapárna nedvességtartalma és a levegő között. A mohapárnák és a levegő közti vízgőz fluxus irányát és mértékét is tehát elsődlegesen a totál radiáció előjele és mértéke határozza meg.

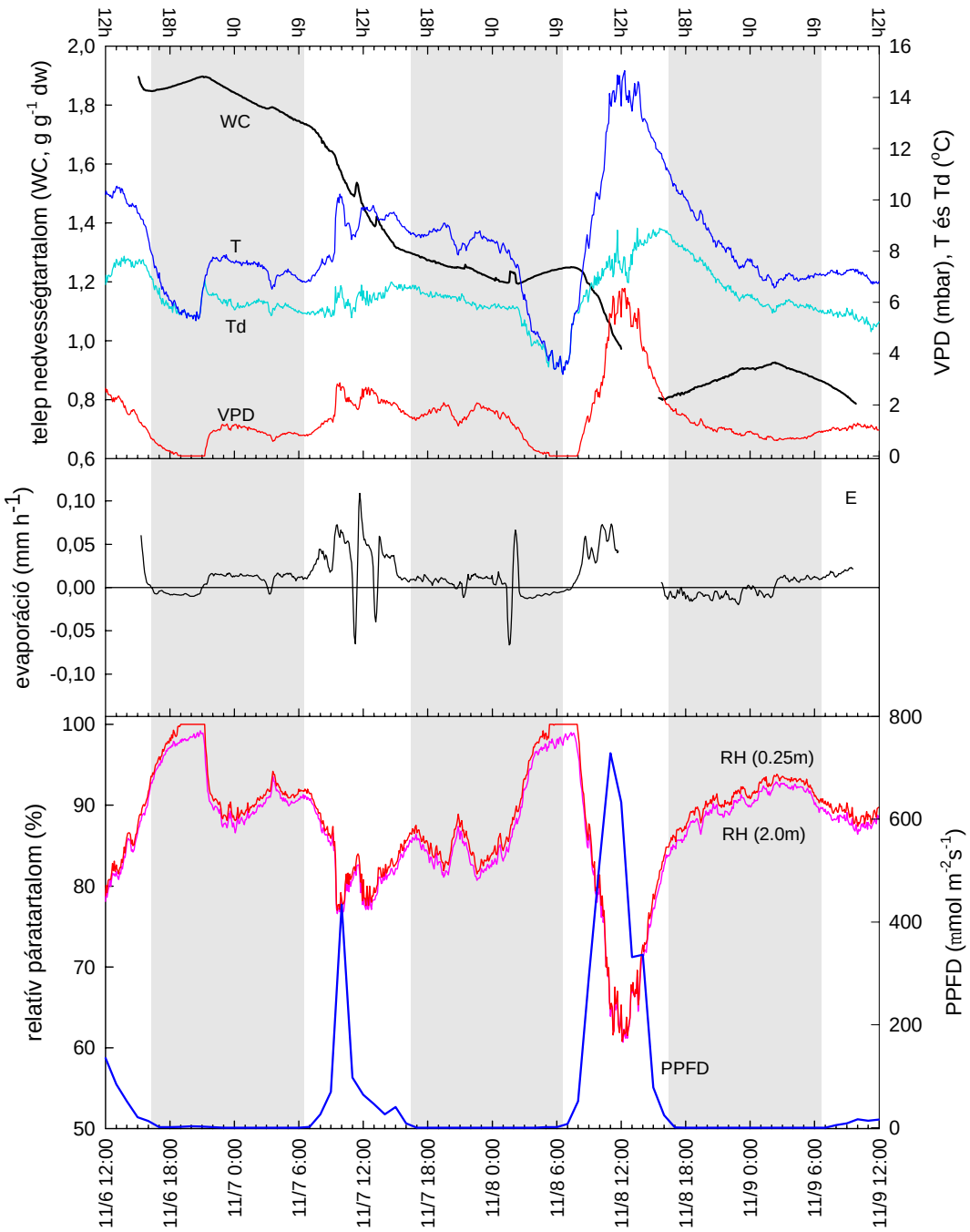
Derült, nyugodt, szélcsendes éjszakán a totál radiáció elméleti értéke -100 W m^{-2}, ami körülbelül 0.1 mm h^{-1} maximális kondenzációs sebességet eredményezhet. Ezzel szemben a nappali napsugárzás hatására a totál radiáció mértéke jóval meghaladhatja a 100 W m^{-2} értéket, azaz a párolgás sebessége messze meghaladhatja a lecsapódás sebességét.

Az elméleti kondenzációs sebességhez képest ősszel, koratélen (és valószínűleg télen és kora tavasszal is) a mohapárnák éjszakai vízgőz kondenzációból adódó vízfelvétel sebesség maximumának 0.03-0.04 mm h^{-1} adódott, a nappali evaporáció sebessége ugyanakkor többször is meghaladta a 0.1 mm h^{-1} értéket.

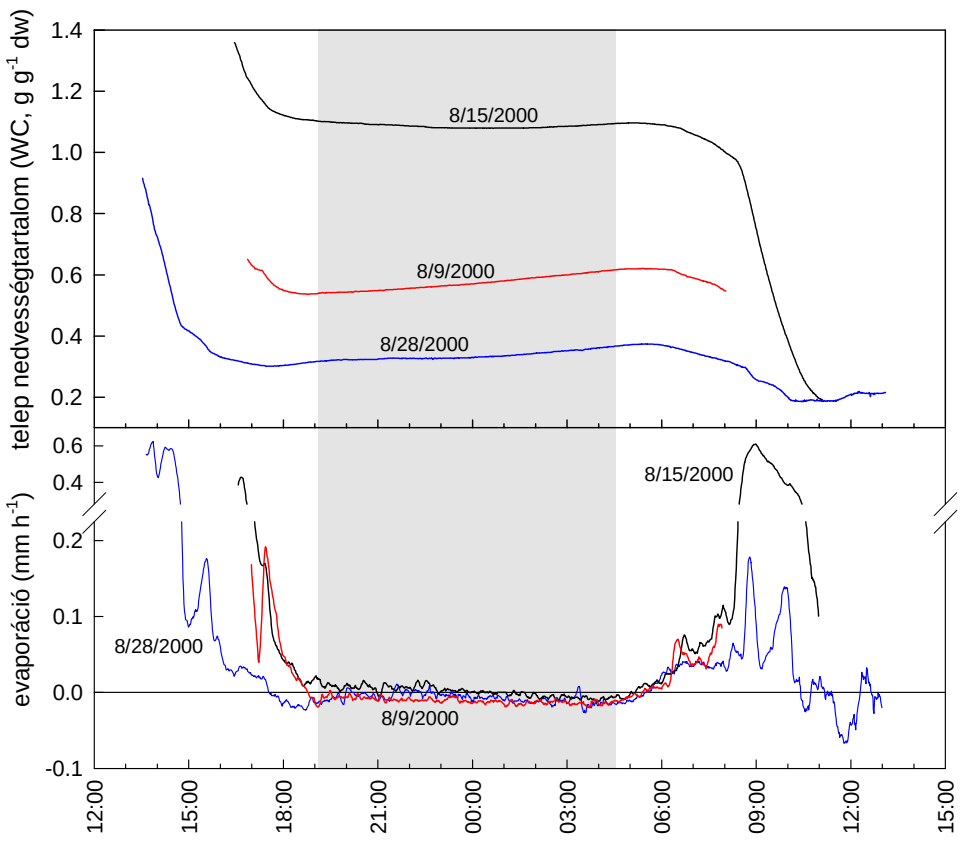
Télen a totál radiáció időbeli változása hajnalban és sötétedéskor az alacsony napmagasság miatt lassabb és kisebb mértékű, mint nyáron, amikor a nap gyorsan emelkedik a horizont fölé, illetve süllyed alá. Ez megmutatkozik a reggeli és esti kondenzáció – párolgás átmenetekben is. Télen az átmenet lassú, és fokozatos, nyáron ugyanakkor gyors és éles.



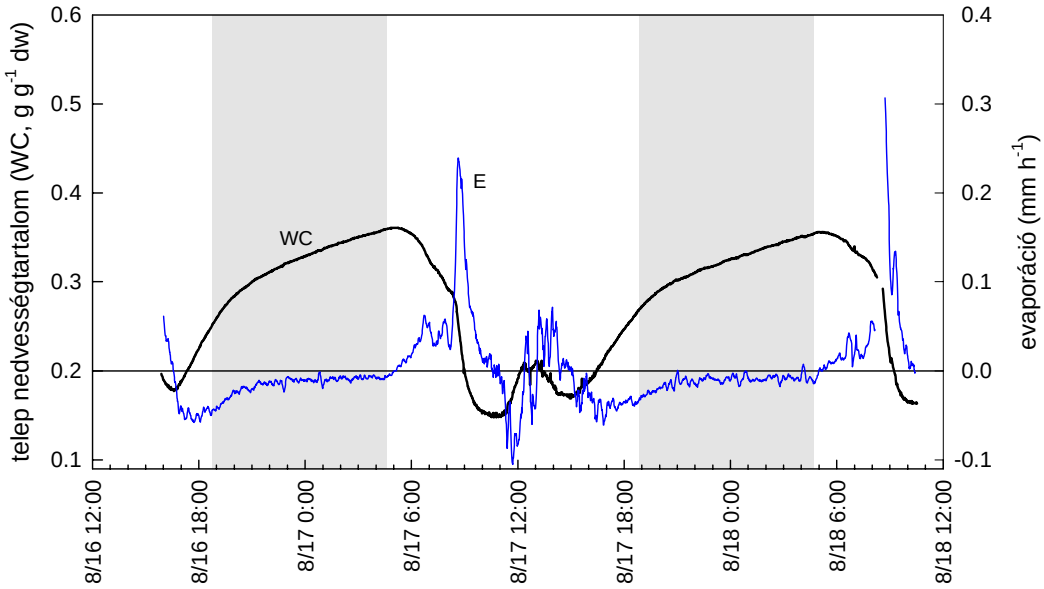
11. ábra. A *S. ruralis* víztartalmának (WC g g^{-1}dw) napi változása 5 egymást követő napon keresztül (2000. okt. 28, 29, 30, 31, nov. 01.), párhuzamosan mért változók: relatív páratartalom (RH%), fotoszintetikus foton áram sűrűség (PPFD µmol $m^{-2}s^{-1}$), léghőmérséklet (T C). Számított paraméterek: evaporáció (E mm h^{-1}), vízgőznyomás deficit (VPD mbar), harmatpont hőmérséklet (Td C).



12. ábra. A *S. ruralis* víztartalmának (WC g g^{-1}dw) napi változása 3 egymást követő napon keresztül (2000. nov. 06., 07., 08., 09.), párhuzamosan mért változók: relatív páratartalom (RH%), fotoszintetikus foton áram sűrűség (PPFD µmol $m^{-2}s^{-1}$), léghőmérséklet (T C). Számított paraméterek: evaporáció (E mm h^{-1}), vízgőznyomás deficit (VPD mbar), harmatpont hőmérséklet (Td C).



13. ábra. A *S. ruralis* víztartalmának (WC g g^{-1}dw) és az evaporáció (E mm h^{-1}) napi változása 2000. augusztusában három olyan napon (aug. 09., 15., 28.), amikor éjszaka nem volt, vagy csak nagyon csekély mértékű vízfelvétel.



14. ábra. A *S. ruralis* víztartalmának (WC g g^{-1}dw) és az evaporáció (E mm h^{-1}) napi változása 2001. augusztus 16-a és 18-a között.

4.1.5 A *Syntrichia (Tortula) ruralis* fotoszintézis – és produkció-ökológiai vizsgálatának összefoglalása, eredményeinek megvitatása

A félsivatagi homokpusztagyep vegetációjának komponensei szorosan együttműködve és egymást kiegészítve járulnak hozzá a társulás teljesítményéhez. A gyepen domináns zsombékoló füvek állományának szénelnyelése nyáron a maximális, tavasszal jelentősen alacsonyabb, ősszel és télen szénkibocsátóként működik (Balogh et al. 2002b). Ha csupán a domináns fűfajok oldaláról vizsgáljuk a gyep CO_2 asszimilációját, akkor a gyep éves szinten szénforrásként jelentkezett a 2000. 11. – 2001. 11. közti időszakban (Balogh et al. 2002a). Ezt az eredményt várhatóan a terület mozaikosságához erősen hozzájáruló *S. ruralis* szénmegkötése befolyásolhatja, tekintettel arra, hogy olykor a társulásban tetemes méretű fekete foltok vannak jelen, szinte kizárólagos mohaborítással. A becsült szénmérlegek és a 3 év alatt tapasztalt hossznövekedés is alátámasztja azt a tényt, hogy a *S. ruralis* 2000 – 2003 időszakában pozitív szénmérlegeket ért el éves szinten. A mohapárnák szénelnyelését inkább a kedvező időszak hossza határozza meg, mivel a száraz periódust metabolikusan inaktív állapotban töltik. A mohapárnák éppen akkor jelentkeznek erős szénelnyelőkként, amikor a társulás edényes növényei inkább intenzívebb légzést mutatnak. Martin és Adamson (2001) véleménye szerint a mohák produktivitását jobban szemlélteti, ha azt klorofillra vonatkoztatva számítják, mert ebben az esetben a virágos fajok és a mohák közötti különbségek eltűnnek. A mohák produktivitása csak abban az esetben mutat az edényeseknél kisebb értéket, ha azt száraztömegre számítják. Ebből kiindulva fotoszintetikus teljesítményük konkrét, számszerű összehasonlítását akkor végezhetnénk el, ha a CO_2 asszimilációs értékeiket nem a növényi szövetek mennyiségére (terület alapú), hanem klorofill-tartalomra vonatkoztatva értékelnénk ki.

Az aktív, zöld növényi részek produkciójában is eltér a moha a terület edényes növényeitől. Míg a domináns fajok intenzív növekedési periódusa a késő tavaszra, nyár elejére tehető, addig a *S. ruralis* nagyobb méretű fotoszintetikusan aktív hajtásrésszel a téli időszakban rendelkezik, a tavaszi intenzív szénelnyelés a szélsőségesebb környezeti feltételekhez történő alkalmazkodásra szolgál.

Az apikális fotoszintetikus zöld hajtásnak jelentős szerepe van a vízfelvételben és vízmegtartásban, levélszőrei segítségével a fényvisszaverésben és a harmat hasznosításában. A *S. ruralis* teljesítményéhez ugyanakkor hozzájárulnak az újranedvesedés alatt beinduló, gyors javító mechanizmusai (zöld szövetekben), amelyek lehetővé teszik számára, hogy a napfelkeltével szinte azonos időpontban pozitív nettó fotoszintézist érjen el. Bár a barna alsó részek aránya lényegesen nagyobb a zöld apikális csúcsok méretéhez képest, mégis a zöld aktív hajtás képes a barna rész légzéséből származó veszteséget fölülmúlni. Egészen apró, pár levélkéből álló csúcsi rész is képes pozitív nettó szénmérleget fenntartani. Mivel az aktív fotoszintézisért felelős hajtáscsúcsi levélkék teljesítményének felül kell múlnia az elöregedő barna rész légzésintenzitását, így párhuzamba állítható az őszi-téli évszak jelentős pozitív nettó nyeresége és a zöld szövetek nagyobb mennyisége. Ebben az időszakban elért jó teljesítményét alátámasztja Mishler és Oliver (1991) megfigyelése is, miszerint a kiszáradástűrő *S. ruralis* száraztömegre viszonyított összklorofill tartalma késő nyáron és télen magasabb volt, mint kora tavasszal. A klorofill a/b arány viszonylag alacsony volt, összehasonlítva az edényes növényekkel.

Ugyanakkor a nagyobb lombozattal bíró fűfélék kiegyensúlyozzák a tövükben nőtt mohapárnák nedvességi viszonyait, valamint egyenletesen alacsony fényintenzitást biztosítanak számukra, amely kedvező a kriptogámok produkciós teljesítményéhez. Ugyanakkor a mohapárnák a talajt szigetelő hatásuknak köszönhetően kedvezően befolyásolják a talajlégzést, és ezáltal az állomány egészének szénmérlegét – saját szénmegkötésükön túl – ebből a szempontból is.

Ezen ökológiai rendszer tagjai tehát erősen, és kölcsönösen hatnak egymásra. Mind biomasszabeli, mind fotoszintetikus teljesítményük tekintetében szezonális szinten komplementerei egymásnak.

A *S. ruralis* napi víztartalom változásának tömegméréséből kitűnik, hogy a mohapárnák víztartalma az egész év folyamán, a körülmények által meghatározott szélső értékek között állandó jelleggel variál. Ez mindenképp új megvilágításba kell, hogy helyezze a mohák vízszállító sajátosságairól eddig kialakított képet, hisz az endohidrikus és ektohidrikus megközelítés teljes egészében

figyelmen kívül hagyja azt a tényt, hogy a napközbeni vízleadás a mohán belül lentről felfelé, az éjszakai vízfelvétel pedig fentről, a levélkék felszíne felől egy lefelé irányuló, napi rendszerességgel bekövetkező diffúziót indukál. Ez pedig vitathatatlanul egy rendkívül fontos tényező mind a mohapárnák felületén megkötött tápanyagok és a napközben létrejött asszimilátumok, továbbá a mohapárnák alsó, elhalt részeiben felhalmozott és elraktározott anyagok elosztása és újraelosztása tekintetében.

Minthogy a napi víztartalom ingadozás mértéke még kedvezőtlen vízellátottságú időszakban is körülbelül kiteszi a moha száraztömegének egyharmadát, az indukált vízmozgás mértékét kellően nagymértékűnek tekinthetjük, hogy a szállító szövetrendszerrel nem rendelkező poikilohidrikus növényekben az anyagszállítás megfelelő mértékű és hatékonyságú legyen.

A mérési eredményeknek ezenfelül van még egy nem elhanyagolható jelentősége. A tömegmérés tulajdonképpen egy olyan lehetőséget biztosít a mohapárnák esetében, ami a hajtásos növényeknél sehogy sem megoldható. Míg az ökoszisztéma szintű evaporáció, evapo-transzspiráció mértékét csak számítani lehet számos mért paraméter alapján, és ebben a hajtásos növények vagy a talaj részesedését is csak megbecsülni, addig a mohák (és zuzmók) részesedése az általuk dominált társulásokban rendkívül nagy pontossággal mérhető. Elméleti vonatkozásban ez azt jelenti, hogy a mért evaporációs adatok alapján lehetőség van a matematikai modellek ellenőrzésére és tesztelésére, továbbá olyan paraméterek nagypontosságú kiszámítására, mint például a felületi határréteg ellenállás.

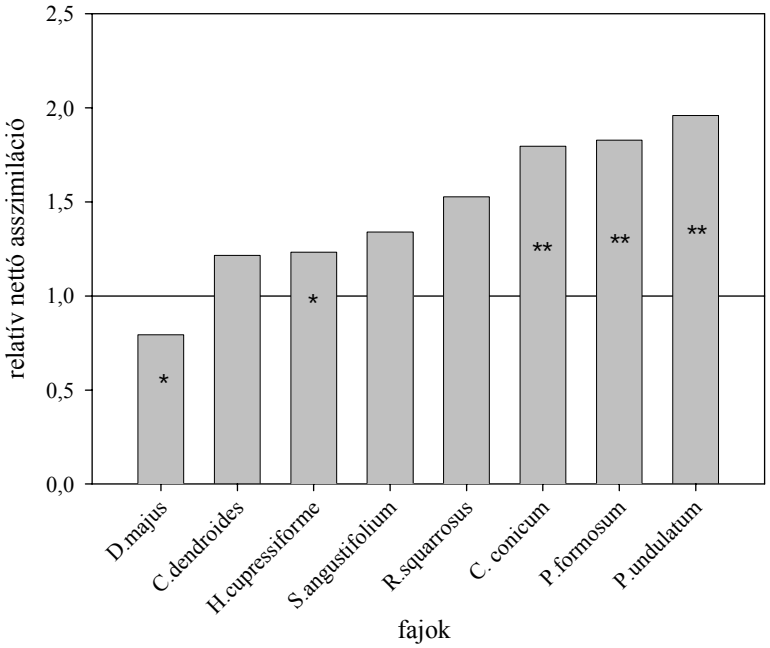
4.2. Emelt pCO_2 szint hatása erdős vegetációk mohafajainak ökofiziológiájára és beltartalmi mutatóira

4.2.1 OTC kamrában elhelyezett fekete erdei mohák élettani válaszreakciói ~ 5 hónapos expozíció után

A németországi Fekete erdőben gyűjtött nyolc mohafajt helyeztünk OTC kamrákba, ahol a jelenlegivel megegyező, valamint kb. 700 ppm-re kiegészített CO_2 koncentrációjú kezelést kaptak 5 hónapon keresztül, illetve két és fél hónapig a *Sphagnum* faj esetében. Az eredeti élőhely körülményeit a kamrákban igyekeztünk minél jobban megközelíteni, ennek megfelelően ritkás hálóval fedtük a kamrákat és reggeli rendszeres spriccelés biztosította a megfelelő nedvességtartalmat a kamrákon belül. A betelepített fajok jól viselték a transzplantációt, bár a 2001. tél eleji behelyezést követően növekedésük lassult, de a tavasz beköszöntével sikeresen regenerálódtak, új hajtásszegmenseket fejlesztettek.

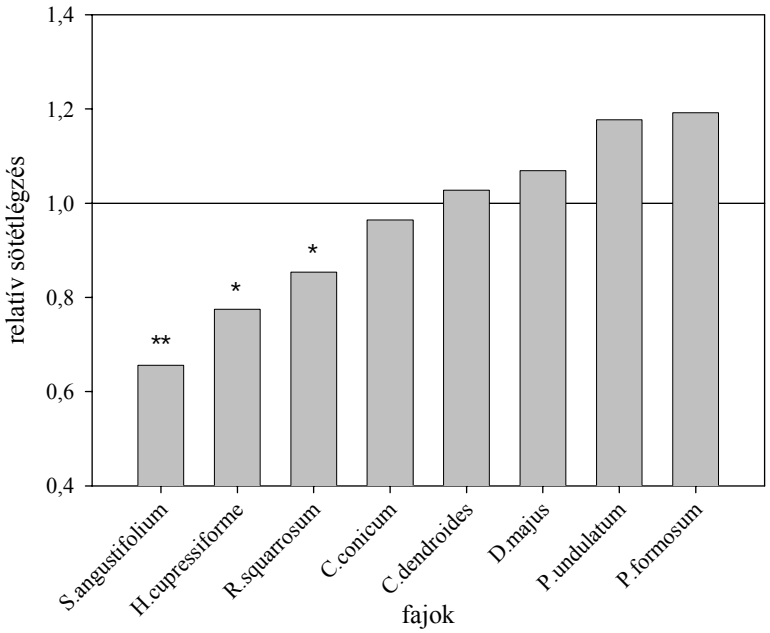
Vizsgáltuk a mohafajok CO_2 asszimilációjának, sötétlégzésének, fluoreszcencia paramétereinek (jelenlegi légköri pCO_2 szinten), pigment-tartalmának, C- és N-tartalmának alakulását az expozíció után.

A CO_2 asszimilációt tekintve elmondható, hogy egy faj kivételével (*D. majus*) minden faj, még a legrövidebb ideig exponált *Sphagnum* faj is intenzívebb szénasszimilációt mutatott a kontroll mintákhoz képest, bár a T-próbával elvégzett szignifikancia teszt alapján öt fajra mondható, hogy az emelt pCO_2 szint kedvező hatással volt a CO_2 asszimilációjukra (15. ábra). A CO_2 megkötés mértéke még fajok között is erősen variált. A legjobb asszimilációs értéket az emelt pCO_2 szinten nőtt minták között a *H. cupressiforme* (2.590 $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$) érte el, míg a kontroll minták közül a *H. cupressiforme* (2.102) és a *C. dendroides* (1.175) adta. Legkisebb teljesítményt mindkét kamrából a *D. majus* (0.182, 0.144) mutatta, bár a kontroll kamrákból begyűjtött minták a *H. cupressiforme* (2.102) kivételével igen alacsony asszimilációs intenzitással (1.175- 0.864) rendelkeztek (mellékletek 1. táblázat).



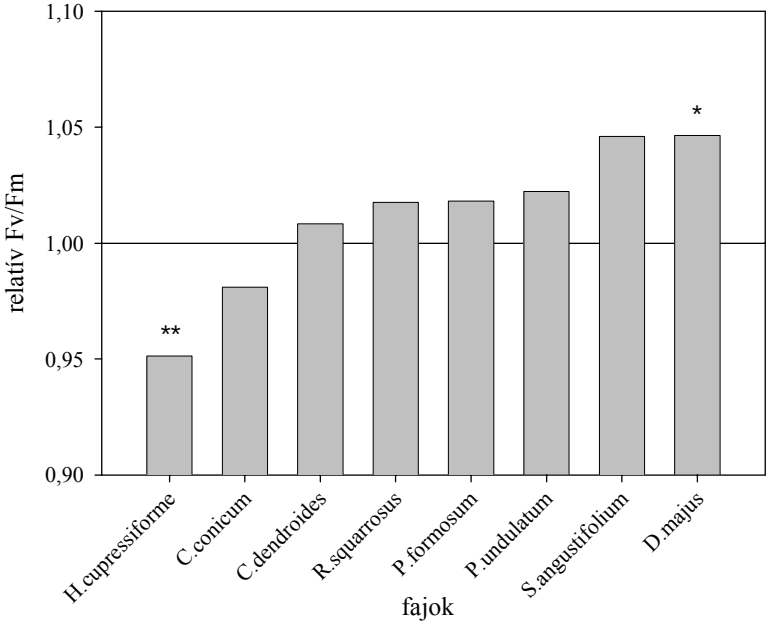
15. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák CO_2 asszimilációja a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

Az emelt pCO_2 szinten fejlődött mohafajok többségének sötétlégzése csupán csekély mértékben tér el a kontroll fajok légzésétől. Három faj (*S. angustifolium*, *R. squarrosus*, *H. cupressiforme*) sötétlégzése csökkent szignifikánsan. Mivel a *D. majus* kivételével minden faj asszimilációja kisebb vagy nagyobb mértékben nőtt, és sötétlégzésük vagy megközelítette a kontrollt, vagy kisebb volt annál, feltételezhető, hogy nagyobb lett a szénnyereségük is (16. ábra, mellékletek 1. táblázat).



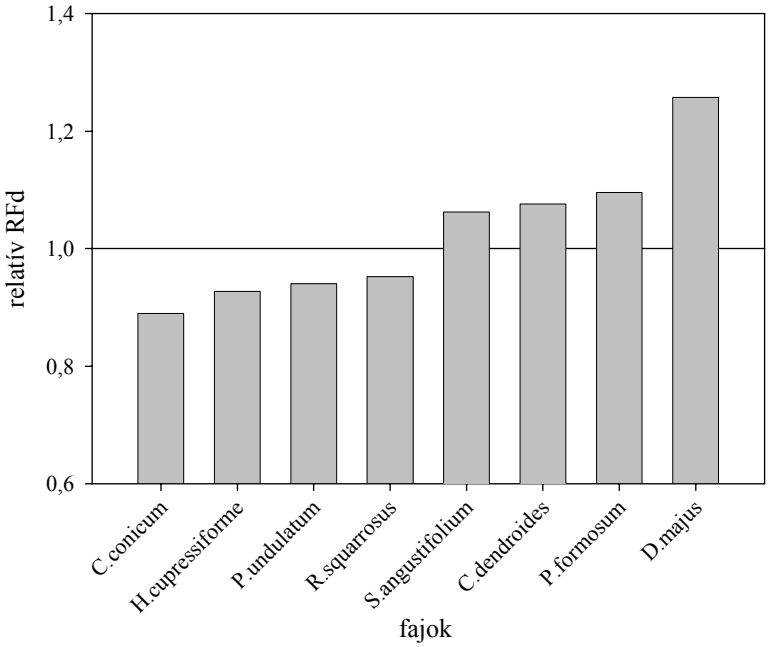
16. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák sötétlégzése a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

A fajok Fv/Fm értékei jelentősen különböztek egymástól, mind a kontroll, mind az exponált minták esetén. A legalacsonyabb paramétereket a *S. angustifolium*, a *H. cupressiforme* és a *C. dendroides* mutatta, függetlenül a pCO_2 szinttől, az értékek 0.667 és 0.729 között variálnak. A legnagyobb értékekkel (0.795 és 0.780) a májmoha, *C. conicum* rendelkezett. Kontrollhoz viszonyítva két fajban tapasztalható szignifikáns eltérés. A *H. cupressiforme* Fv/Fm értéke csökken, a *D. majus*-é nő (17. ábra, mellékletek 1. táblázat).



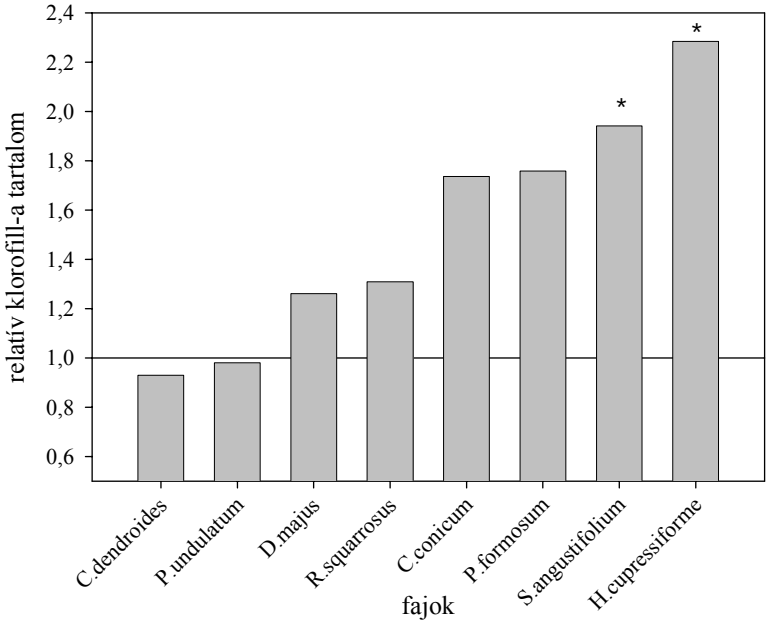
17. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák Fv/Fm paraméterei a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

A fajok közötti eltérés bár kisebb mértékben, de az RFd értékekben is megmutatkozott, azonban nem találtunk szignifikáns különbséget a kontroll fajokhoz viszonyítva. A minimum értéket a *S. angustifolium* (2.115 és 2.247), a maximum értéket pedig a *P. undulatum* (3.544 és 3.335) esetében mértük (18. ábra, mellékletek 1. táblázat).

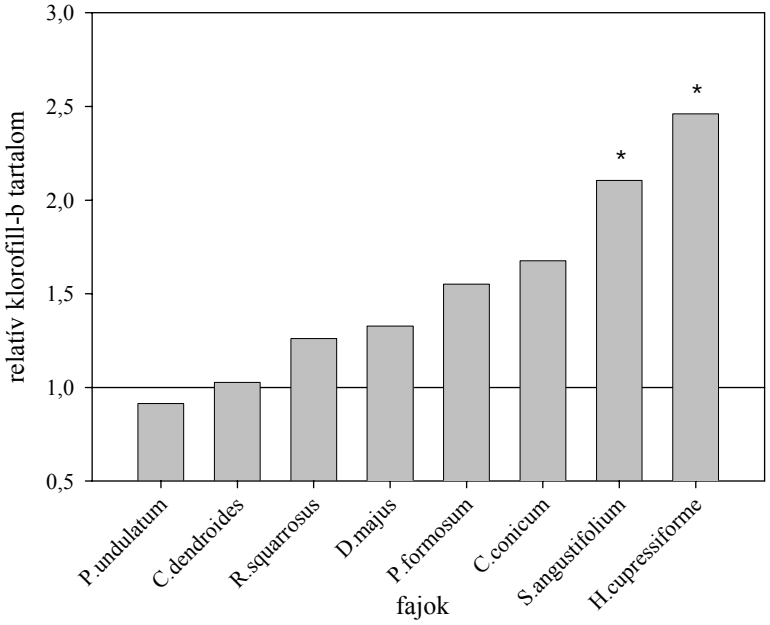


18. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák RFd paraméterei a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

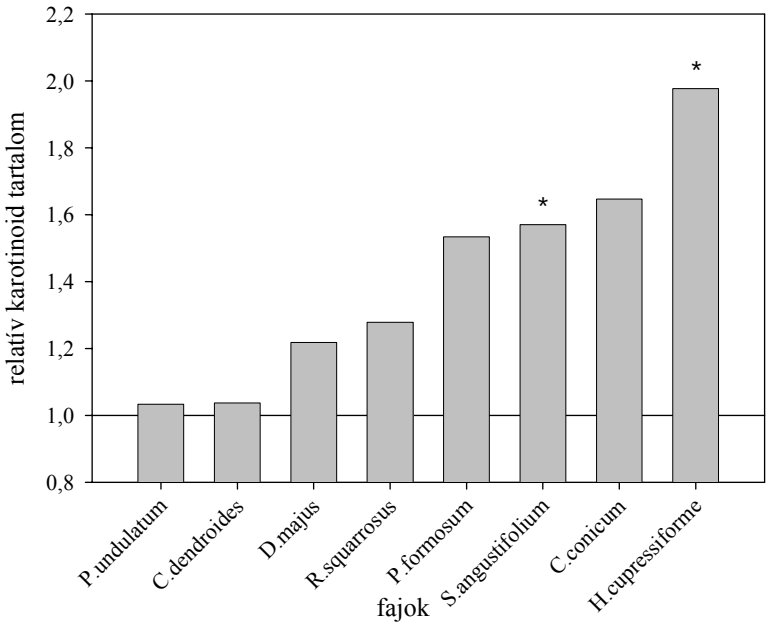
A klorofill-a, klorofill-b és karotinoidok (ennek megfelelően az összpigment-tartalom) változása fajra jellemző, tehát erősen fajfüggő volt. A változás mértéke ennek megfelelően a fajok között jelentősen variál. Két faj (*C. dendroides*, *P. undulatum*) pigment-tartalma nem változott az expozíció után. A többi faj esetében ugyan növekedett, szignifikáns növekedést azonban csak a *S. angustifolium*, *H. cupressiforme* fajoknál tapasztaltunk (19-21. ábra, mellékletek 2., 3. táblázat).



19. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák klorofill-a tartalma a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

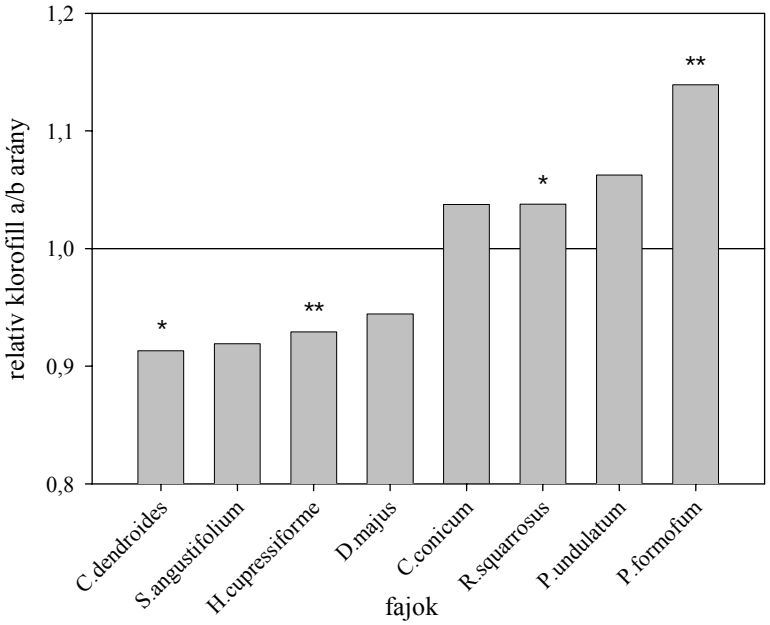


20. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák klorofill-b tartalma a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.



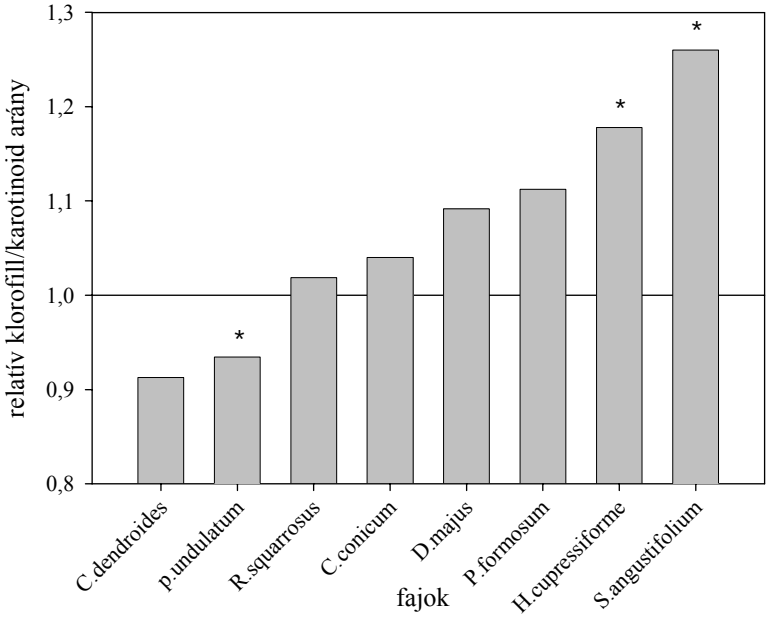
21. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák karotinoid tartalma a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

A klorofill-a/b arány két faj esetében csökkent (*C. dendroides*, *H. cupressiforme*), míg két fajban (*R. squarrosus*, *P. formosum*) nőtt, a többiekben alig a változott a kontrollhoz képest (22. ábra, mellékletek 3. táblázat).



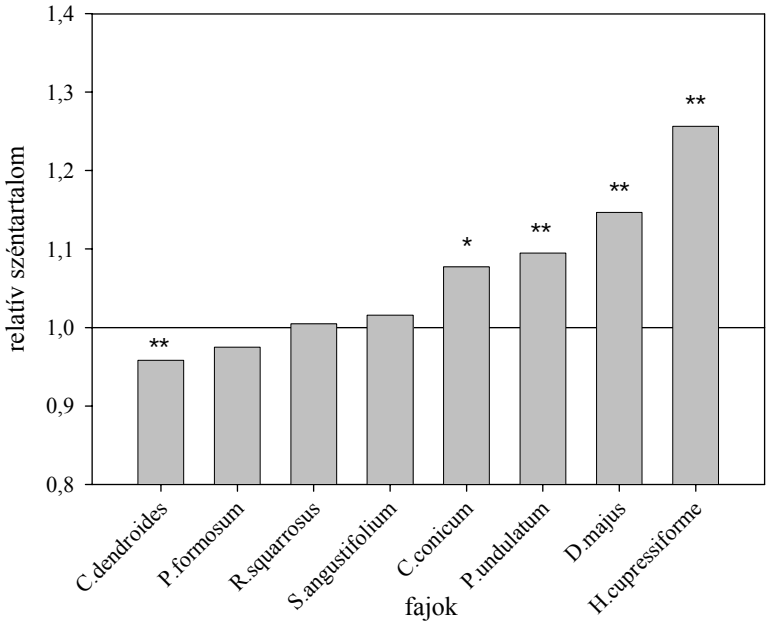
22. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák klorofill-a/b aránya a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

A klorofill/karotinoid arány szintén fajonként nagyon eltérően változott, de egy fajnál (*P. undulatum*) állítható csak biztosan, hogy ez az arány csökkent, és két fajnál (*H. cupressiforme, S. angustifolium*), hogy nőtt (23. ábra, mellékletek 3. táblázat).



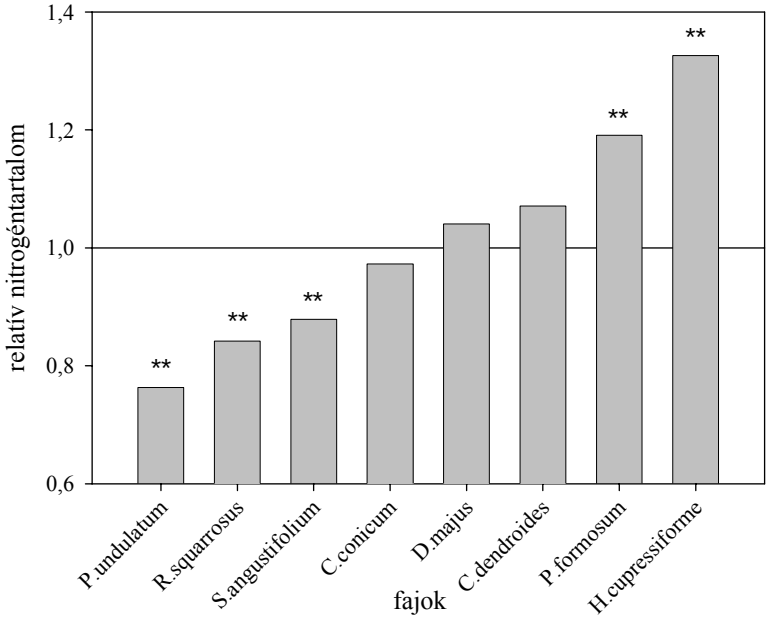
23. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák klorofill/karotinoid aránya a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

Az emelt pCO_2 hatására a beépített szén mennyisége a legtöbb fajban nőtt, mind az aktív zöld, mind az öregedő barna hajtásrészekben. A *C. dendroides* és a *P. formosum* széntartalma szignifikánsan csökkent (24. ábra, mellékletek 4., 5. táblázat).



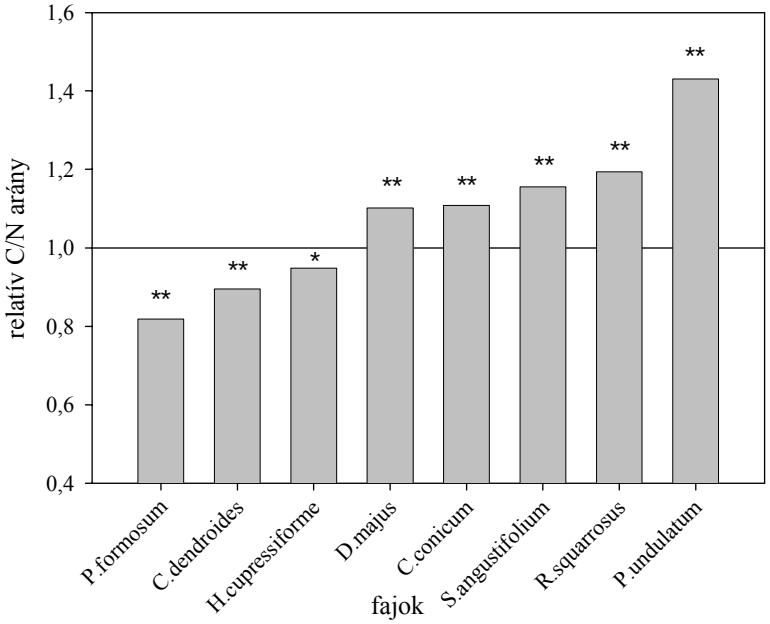
24. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák széntartalma a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

A nitrogéntartalom változása nagyon különböző volt a fajokban. Ha külön vizsgáljuk a fotoszintetikusan aktív részek és elöregedő barna hajtások nitrogéntartalmát, akkor a fajok közötti különbség a zöld részekben jelentkezik élesebben, míg az exponált fajok barna részeiben a nitrogéntartalom egyöntetűen nő, kivételt csak a *S. angustifolium* képez. A *P. undulatum*-ban, *R. squarrosa*-ban és *S. angustifolium*-ban eltérő mértékben csökken, a *P. formosum*-ban, a *H. cupressiforme*-ban nő, míg a többi fajban nem változik jelentős mértékben (25. ábra, mellékletek 4., 5. táblázat).



25. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák nitrogéntartalma a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

Az emelt pCO_2 hatása minden faj esetében szignifikáns változást eredményezett. A fajok közti jelentős különbség a C/N arány tekintetében is megmutatkozik. Két faj (*C. denderoides*, *P. formosum*) aktív zöld és barna hajtásában a C/N arány egyaránt szignifikánsan csökkent. A *H. cupressiforme* C/N tartalma csak a zöld részekben csökkent. Az arány a többi faj mindkét hajtásrészében szignifikánsan nőtt (26. ábra, mellékletek 4., 5. táblázat).



26. ábra. OTC kamrában emelt pCO_2 expozíciónak kitett mohák C/N aránya a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

4.2.2 Emelt légköri CO_2 szint hatása természetes CO_2 forrás környezetében fejlődött kriptogám fajokra

4.2.2.1 Lajatico térségében mért paraméterek változatosságának, szezonalitásának bemutatása

2001. novemberében 4 mohafajt vizsgáltunk a CO_2 forrás és a kontroll területen egyaránt, 2 további mohafajt pedig csak a CO_2 forrás mellől. 2002 májusában az utóbbi két faj esetében is sikerült megfelelő kontroll egyedeket találni. Ezen túlmenően 2 talajlakó zuzmófajt transzplantáltunk a CO_2 forrás mellé egy közeli, nem CO_2 dús levegőjű kontroll területről (így összesen 8 fajt mértünk mindkét területről).

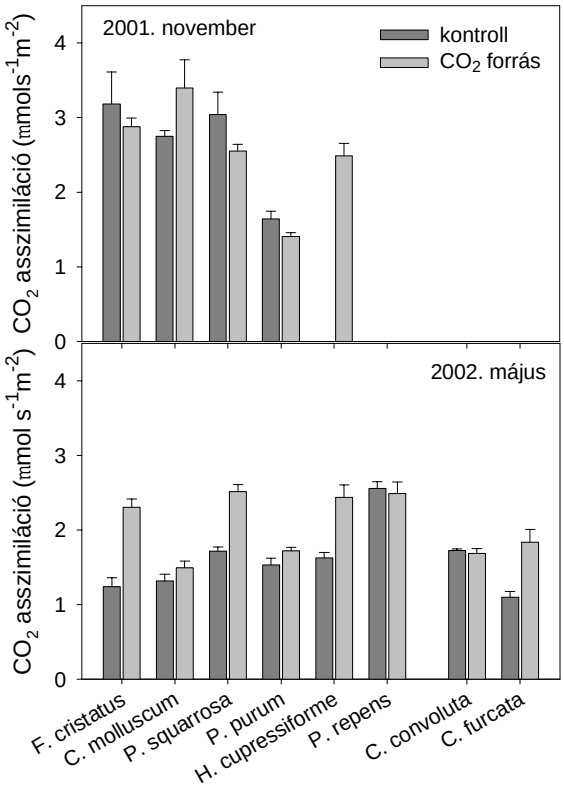
Az emelt pCO_2 kriptogám fajokra gyakorolt hatásának szezonális függését a két évszakban a kontroll és a CO_2 forrás körzetében mért 4 közös mohafaj Fv/Fm, RFd, nettó asszimiláció, C-, N-tartalom és C/N arány, és pigment-tartalom adatai alapján vizsgáltuk.

Míg 2001. novemberében kizárólag a fajok közt mutatkozott szignifikáns eltérés a mért paraméterek közül az RFd, nettó asszimiláció, C-, N-tartalom és C/N arány tekintetében, addig 2002. májusában nem csak a fajok között volt jelentékeny eltérés már minden vizsgált paraméter esetében, hanem a CO_2 szint szerint is a nettó asszimiláció, C-, N-tartalom és C/N arány, valamint a klorofill-a, karotinoid és az összes fotoszintetikus pigment-tartalom esetében. A fajok közti különbség pedig – a pigment-tartalom értékek kivételével minden más paraméter esetében, beleértve a klorofill/karotinoid arányt is – szignifikáns mértékben pCO_2 függő volt (szignifikáns fajok × pCO_2 interakció). (2001-ben C, N, és C/N csak a CO_2 forrás mohamintáiból lett meghatározva.)

Lényeges megjegyezni, hogy a pCO_2 faktor szerinti szignifikáns hatás nem jelenti azt, hogy az egyes fajok kontroll és CO_2 forrás mintái között bizonyosan találni szignifikáns eltérést, csupán azt, hogy biztosan akad jelentős különbség valamely kontroll és valamely CO_2 forrás adat közt, még ha azok különböző fajokhoz tartoznak is. De ez igaz fordítva is. Nem biztos, hogy valóban nincs valamely faj esetében szignifikáns különbség a kontroll és a CO_2 forrás mintái között, ha a pCO_2 faktor szerinti összehasonlítás nem igazol szignifikáns hatást. Egy fajon belüli különbség mértékét a Tukey-féle páronkénti összehasonlítás eredményei alapján ellenőriztük. Előfordult azonban, hogy T-tesztet kellett használnunk, mégpedig akkor, ha egy adott paraméter esetében a minimum és a maximum értékek között igen jelentős (5-10-szeres) különbség volt, azaz ha a fajok között rendkívül nagy eltérés volt. Ilyen esetben ugyanis az alacsony átlagértékű fajok esetében a kezelések közti ténylegesen szignifikáns, de a legmagasabb átlagértékekhez képest csekély mértékű eltéréseket a Tukey-féle páronkénti összehasonlítás sem mutatja szignifikánsnak (ha egy faj esetében a kezelések közti szignifikáns eltérés lényegesen kisebb, mint az összes adat összes varianciája, akkor a Tukey-féle páronkénti összehasonlítás nem használható).

A két zuzmófaj az általunk vizsgált paraméterek közül elsősorban a fotoszintetikus pigment-tartalom és pigment-arányok tekintetében tér el alapvetően a mohafajoktól, emellett a két faj közül a *Cladonia furcata* RFd értékei alacsonyabbak még szembetűnően a moháknál mért értékeknél. A fotoszintetikus pigment-tartalom értékek a két zuzmófajnál – e fajok szimbionta jellege miatt (a gomba komponens úgymond felhígítja a száraztömegre vonatkoztatott értékeket) – lényegesen alacsonyabbak, mint a moháké. A pigment-arányok tekintetében – ami nyilvánvalóan már nem zuzmó, hanem alga sajátosságokat tükröz – a klorofill a/b lényegesen magasabb, a klorofill/karotinoid pedig lényegesen alacsonyabb, mint a moháknál kapott értékek.

A nettó asszimiláció a növekedési körülményeknek megfelelő CO_2 szinten mérve minden fajnál novemberben és májusban is szignifikánsan magasabb volt a CO_2 forrás egyedeinél. A CO_2 forrás egyedeit is a jelenlegi CO_2 szinten mérve (a virágos fajoknál rendszerint ekkor a magas pCO_2 mellett fejlődött egyedek nettó asszimilációja alacsonyabb, mint a kontroll egyedeké – downward reguláció) novemberben nem tapasztaltunk eltérést egy faj esetében sem. A *P. squarrosa*-nál megfigyelt 16%-os csökkenés a CO_2 forrás egyedeinél nem szignifikáns. Szignifikáns különbség kizárólag a fajok között mutatkozott, a *P. purum* fotoszintézis intenzitása ugyanis csak fele akkora volt, mint a többi fajé (27. ábra).



27. ábra. Olaszország természetes CO_2 forrása mellett és a kontroll területen élő kriptogám fajok CO_2 asszimilációja két vizsgálati időpontban. fent 2001. november, lent 2002. május.

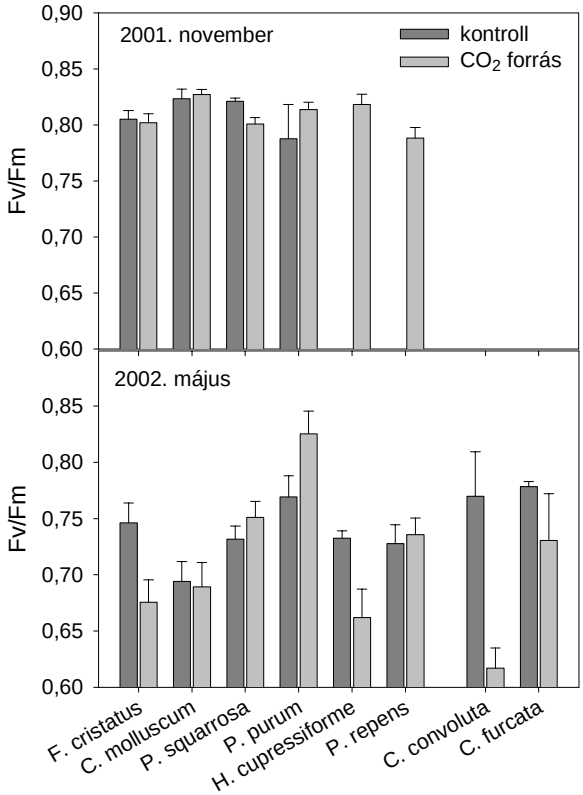
Májusban a mohafajok jelenlegi CO_2 szinten mért nettó fotoszintézis intenzitása vagy megegyezett a kontroll és a CO_2 forrás területén, vagy jelentősen magasabb volt a CO_2 forrásnál. A *F. cristatus* esetében a CO_2 forrás mellől gyűjtött minták fotoszintézis intenzitása a jelenlegi CO_2 szinten mérve 86%-kal (Tukey's féle összehasonlítás alapján p=0.0001), a *P. squarrosa* esetében 47%-kal (p=0.0005), a *H. cupressiforme* esetében 50%-kal (p=0.0004) haladta meg a kontroll egyedekét (27. ábra).

Májusban szintén jelentős eltérés mutatkozott a fajok között. A kontroll területen a *P. repens* nettó fotoszintézis intenzitás magasabb a többinél, a CO_2 forrásnál a *C. molluscum* és a *P. purum* nettó fotoszintézis aktivitása lényegesen alacsonyabb a többinél (27. ábra).

A két zuzmófajnál 350 ppm CO_2 szinten vizsgálva a nettó asszimilációt a *C. convoluta* esetében az áthelyezés egyáltalán nem okozott változást, a *C. furcata* esetében viszont jelentős, 67%-os (p=0.0015) növekedést eredményezett. A két zuzmó kontroll egyedeinek aktivitása jelentősen eltér egymástól (27. ábra).

Májusban a nettó asszimiláció jóval alatta maradt a novemberi értékeknek, ami sokkal kifejezettebb volt a kontroll egyedeknél, 4 fajból 3 esetben – *F. cristatus*, *C. molluscum*, *P. squarrosa* – csökkent le az aktivitás 40-55%-kal, míg a CO_2 forrásnál csak egy fajnál – *C. molluscum* – 54%-kal. A *C. molluscum* esetében tehát mindkét területen – a CO_2 szinttől független – csökkenés következett be. A novemberben is alacsony intenzitású *P. purum* esetében nincs változás májusra (27. ábra).

Az évszakos változás az egyes fajoknál nem azonos mértékű, emiatt a fajok közötti eltérés is jelentősen megváltozik (szignifikáns fajok × évszak interakció). Úgyszintén jelentősen változik évszakosan a különböző CO_2 szintre adott fajonkénti nettó fotoszintézis intenzitás változás (szignifikáns pCO_2 × évszak interakció).

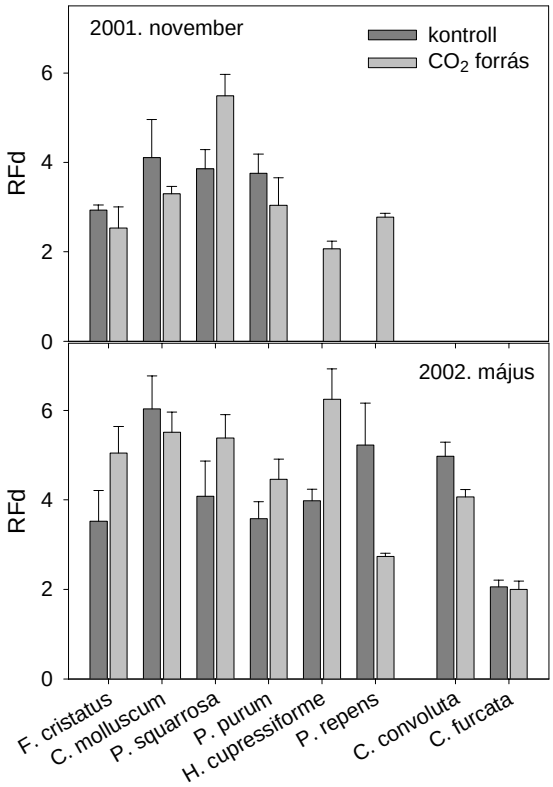


28. ábra. Olaszország természetes CO_2 forrása mellett és a kontroll területen élő kriptogám fajok Fv/Fm paraméterei két vizsgálati időpontban. fent 2001. november, lent 2002. május.

Az Fv/Fm tekintetében a two-way ANOVA 2001. novemberében sem a fajok között, sem a CO_2 szint szerint nem igazolt szignifikáns különbséget/eltérést (bár a kétmintás T-teszt a *Pleurochaete squarrosa* esetén p=0.033 valószínűségi szinten a kontrollhoz képest alacsonyabb értéket talál a CO_2 forrásnál nőtt egyedeknél). Az Fv/Fm értékek a kontroll területen 0.839 és 0.728, a CO_2 forrás mellett 0.836 és 0.778 között variálnak, hasonló értéktartományban, mint hasonló körülmények közt a nem stresszelt virágos fajoké (28. ábra). Valamennyi adat figyelembe vételével számított együttes átlagérték mindkét területen 0.808. 2002. májusában az értéktartomány sokkal szélesebb, a kontroll egyedeknél 0.840 és 0.659, a CO_2 forrás egyedeinél 0.865 és 0.593 közé esik, míg az együttes átlagérték a kontroll területen 0.744, a CO_2 forrásnál pedig 0.711. Mindkét érték lényegesen alacsonyabb, mint általában a magasabb rendű növényeké az év hasonló időszakában. Fajszinten a legalacsonyabb és a legmagasabb átlagértéket is a CO_2 forrás környezetében nőtt fajoknál találtuk, a legmagasabbat a *Pseudoscleropodium purum*, a legalacsonyabbat a *Hypnum cupressiforme* esetében (28. ábra).

A két zuzmófajnál a CO_2 forrás mellé transzplantált egyedeknél az Fv/Fm érték lecsökkent a kontrollhoz képest, de a változás csak a *Cladonia convoluta* esetében bizonyult szignifikánsnak (28. ábra).

A két időszakban mért Fv/Fm értékek egymástól majd minden esetben szignifikáns mértékben különböznek, az eltérés azonban fajonként változó. A *P. purum* esetében például nincs különbség sem az idő, sem a CO_2 szint függvényében, a virágos fajokhoz hasonlóan a novemberi és a májusi értékek is egyformán 0.8 körüliek, illetve a felettiek. Ugyanakkor a *Ctenidium molluscum* esetében évszakos eltérés mutatkozik a kontroll és a CO_2 forrás értékei között is, mindkét esetben $p<0.001$ szignifikancia szinten (de egy azon időszakban a CO_2 szint alapján nincs eltérés). A *F. cristatus* és *H. cupressiforme* esetében csak a CO_2 forrás értékeiben ($p<0.001$, ill. $p=0.019$), a *P. squarrosa* esetében pedig csak a kontroll értékekben mutatkozott jelentős ($p=0.020$) évszakos változás (a *H. cupressiforme* esetében mindkét évből csak a CO_2 forrás mellől vannak adatok) (28. ábra).



29. ábra. Olaszország természetes CO_2 forrása mellett és a kontroll területen élő kriptogám fajok Rfd paraméterei két vizsgálati időpontban. fent 2001. november, lent 2002. május.

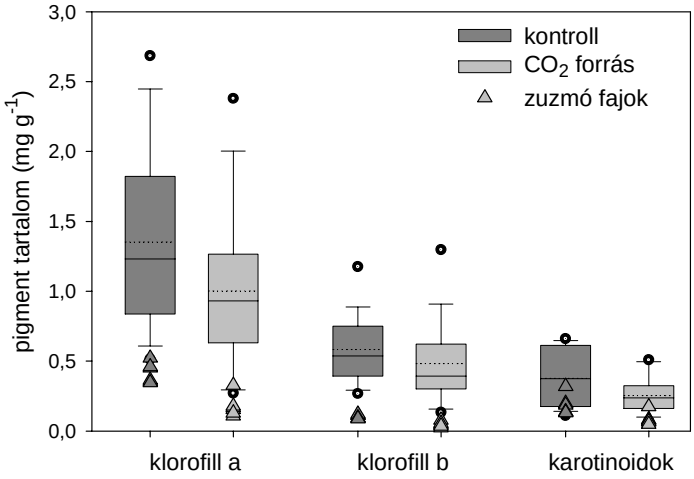
A mohafajok RFd értékei a kontroll, valamint a CO_2 forrás területén novemberben 2.80 és 5.71, illetve 1.63 és 6.39 között, májusban 1.85 és 7.42, illetve 1.74 és 7.38 között variált, azaz mindkét időszakban, de főként késő tavasszal, igen széles értéktartományban (29. ábra**)**. Az együttes átlagérték a kontroll területen novemberben 3.66, májusban 4.40, a CO_2 forrásnál novemberben 3.20, májusban 4.90 volt. A fajok között jelentős eltérés az RFd tekintetében kizárólag a CO_2 forrás környezetében, magas CO_2 szint mellett mutatkozott, a kontroll egyedek között nem. Ősszel a *P. squarrosa* RFd értéke (5.48) bizonyult az összes többi – egymástól lényegesen nem különböző – értéknél szignifikánsan magasabbnak, míg késő tavasszal a legmagasabb (*H. cupressiforme*) és a legalacsonyabb (*Platygyrium repens*) RFd értékek (6.35, ill. 2.74) közti eltérés. Egy-egy adott fajnál az eltérő CO_2 szint nem eredményezett p=0.01 szinten vagy az alatt statisztikailag is igazolható szignifikáns eltérést, bár több faj esetében is 40-60 % körüli növekedést tapasztaltunk, míg egy esetben 50 % körüli csökkenést. Novemberben *P. squarrosa* esetében a növekedés 42 %-os (kétmintás T-teszt alapján p=0.065), májusban *F. cristatus* esetében 43 %-os (p=0.17), a *H. cupressiforme* estében pedig 57%-os (p=0.035). Szintén májusban a *P. repens* esetében pedig 48 %-os csökkenés mutatkozott (p=0.057).

A transzplantált zuzmófajok esetében szignifikáns eltérést az eltérő pCO_2 nem okozott, a *C. convoluta* esetében a CO_2 forrás mintáinál a 18%-kal alacsonyabb átlagérték a T-test alapján csupán p=0.062 szinten fogadható el a kontrollhoz viszonyított valós különbségnek. A *C. furcata* esetében mértük a legalacsonyabb, a legtöbb mohafajtól jelentősen különböző, RFd értéket (29. ábra).
A két időszakban mért értékeket egybevetve májusban mindkét területen megnőtt az RFd, a változás azonban csak a CO_2 forrásnál szignifikáns (p=0.0025) (29. ábra).

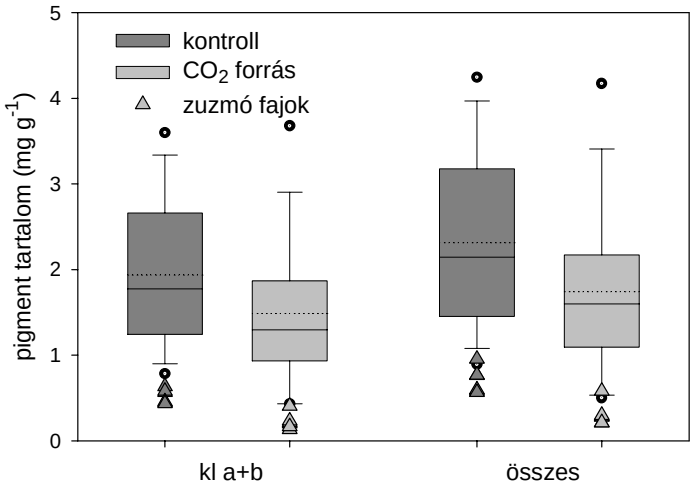
Pigment tartalom vizsgálathoz mintákat 2002. májusában gyűjtöttünk. A minták klorofill-a, klorofill-b és karotinoid tartalmát határoztuk meg és számítottuk az összes klorofill, az összes fotoszintetikus pigment tartalom, valamint a klorofill a/b és klorofill/karotinoid arányt.
A mért és számított paraméterek nagy számát tekintve először is leellenőriztük, hogy találni-e közöttük szignifikáns korrelációt. A vizsgálat egyrészt szoros lineáris összefüggést mutatott ki a pigmentfajták között, másrészt szintén szignifikáns, de fordítottan arányos korrelációt a klorofill a/b és a klorofill/karotinoid arányok közt.

A pCO_2 szerint $p<0.01$ szignifikancia szinten eltérés az egyes pigment típusok között – a *P. squarrosa* karotinoid tartalmát kivéve – egyetlen faj esetében sem mutatkozott, viszont a valamennyi mohafaj adatából számított együttes átlagérték a klorofill-a és a karotinoidok esetében is szignifikánsan alacsonyabb volt a CO_2 forrás mellől gyűjtött mintákban a kontrollhoz képest (30. ábra), és hasonlóképp a klorofill a+b és az összes pigment-tartalom is (31. ábra). A *P. squarrosa* magas CO_2 szinten fejlődött egyedeiben a karotinoid tartalom 47.3%-kal alacsonyabb ($p=0.006$) a kontroll egyedekhez viszonyítva. A *C. molluscum* esetében találtunk még 2.5% körüli szignifikancia szinten alacsonyabb klorofill-a, korofill-b és a karotinoid tartalmat a CO_2 forrás egyedeiben.

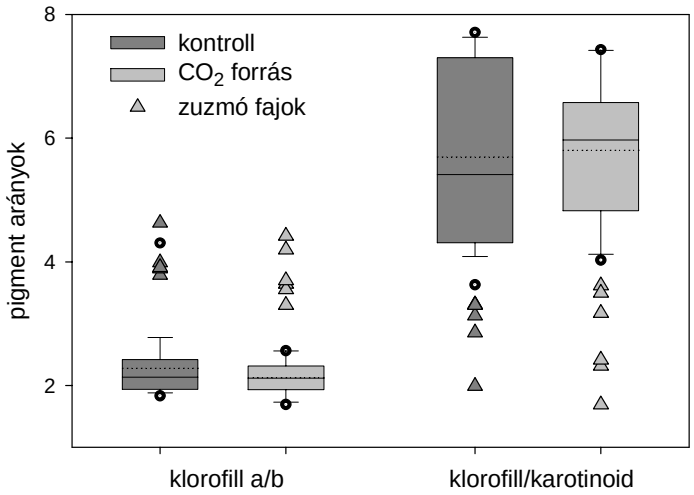
A fajok között ugyanakkor jelentős különbségek vannak, a klorofillok esetében elsősorban a kontroll, a karotinoidok esetében pedig mindkét területen. A *P. squarrosa* és a *H. cupressiforme* klorofill-a tartalma a kontroll területen lényegesen magasabb, mint a többi moháé. A klorofill-b tartalom a kontroll területen a *H. cupressiforme*, a CO_2 forrásnál a *P. repens* esetében magasabb, a karotinoid tartalom pedig a kontroll területen a *P. squarrosa*, a *H. cupressiforme* és a *P. repens*, a CO_2 forrásnál a *H. cupressiforme* és a *P. repens* esetében magasabb jelentősen a többiénél.



30. ábra. Olaszország természetes CO_2 forrása mellett és a kontroll területen élő kriptogám fajok pigment-tartalma (klorofill-a, klorofill-b és karotinoidok).



31. ábra. Olaszország természetes CO_2 forrása mellett és a kontroll területen élő kriptogám fajok pigment-tartalma (klorofill a+b és összpigment).



32. ábra. Olaszország természetes CO_2 forrása mellett és a kontroll területen élő kriptogám fajok klorofill-a/b és klorofill/karotinoid aránya.

A klorofill a/b arány tekintetében a mohafajok közti különbség eltűnik és az arány a pCO_2 függvényében sem változik. A klorofill/karotinoid aránynál viszont szintén találni a fajok között és a CO_2 szinttel összefüggésben is szignifikáns különbségeket. A kontroll területen a *C. molluscum* és a *P. purum* aránya magasabb a többi mohafajéhoz képest, a CO_2 forrásnál a *P. purum* és a *P. repens* esetében magasabb az arány a *C. molluscum*, *P. squarrosa* és *H. cupressiforme* fajokéhoz képest (32. ábra).

A zuzmófajok esetében egyöntetű csökkenést tapasztaltunk a transzplantált egyedeknél a klorofill és a karotinoid tartalomban is, mely a *C. convoluta* esetében a klorofill-a és klorofill-b tartalom tekintetében, a *C. furcata* esetében a karotinoid tartalom tekintetében is szignifikáns volt. A pigment arányok ezzel szemben nem változtak.

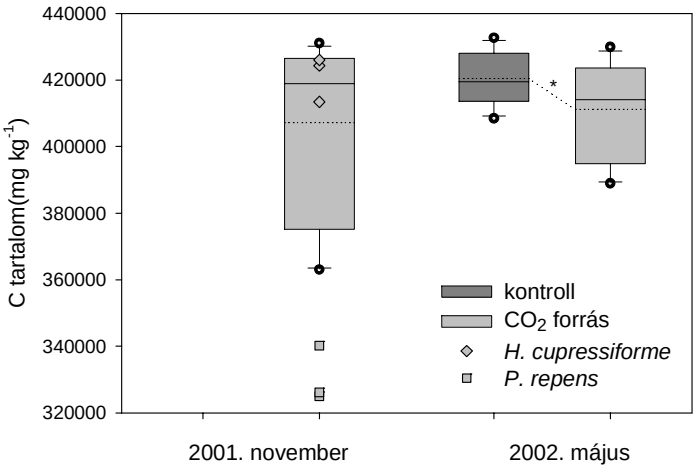
A mohafajok pigment adataival összehasonlítva a zuzmófajok klorofill és karotinoid tartalma egyaránt alacsonyabb, a különbség több esetben is szignifikáns. Hasonló a helyzet a pigment arányok tekintetében is. A klorofill a/b mindkét zuzmófajnál szignifikánsan magasabb, a klorofill/karotinoid arány pedig szignifikánsan alacsonyabb valamennyi mohafajéhoz képest (30-32. ábra).

Szén-, és N-tartalom vizsgálatot mindkét időszakban végeztünk, technikai okok miatt azonban 2001. novemberéből csak a CO_2 forrás mellől gyűjtött fajok adatai vannak meg. Emiatt ekkor csak a fajok közti összehasonlítást tudtuk elvégezni, és a szezonálitás vizsgálatot is csak a CO_2 forrás mintáival.

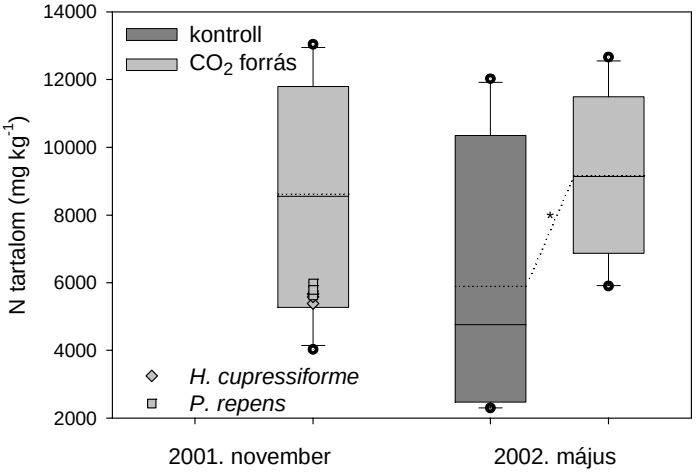
Novemberben 3 faj (*P. squarrosa*, *P. purum* és *H. cupressiforme*) C-tartalma a virágos fajok hajtására általában jellemző értéknek megfelelő volt, száraztömegre vonatkoztatva 42.5% körüli. Ehhez hasonló volt, bár statiszitkailag igazolhatóan kisebb értékkel, a *C. molluscum* C-tartalma (41.1%), míg lényegesen alacsonyabb a *F cristatus* esetében (36.4%), és még ennél is alacsonyabb/meglepően alacsony a *P. repens* esetében (33.0%) (33. ábra).

Májusban szintén jelentős, de nem ilyen nagy eltérést találtunk a fajok között a kontroll és a CO_2 forrás területén is. A kontroll területen a *F. cristatus* és a *P. purum* C-tartalma szignifikánsan magasabbnak bizonyult, mint a *C. molluscum* és a *P. squarrosa* egymáshoz hasonló értékei. A CO_2 forrásnál az utóbbi két faj közötti 4.4%-os különbség is szignifikáns eltérésnek bizonyult (33. ábra).

A pCO_2 függvényében jelentős eltérés csak a *P. squarrosa* esetében mutatkozott, a CO_2 forrás mellett a C-tartalom 6.0 %-kal alacsonyabb volt a kontroll értékhez képest.
Szezonális változást két faj esetében figyeltünk meg, a *F. cristatus* esetében májusban 15.9 %-kal magasabb, a *P. squarrosa* esetében 9.0 %-kal alacsonyabb volt a C-tartalom a CO_2 forrás mellett (33. ábra).



33. ábra. Olaszország természetes CO_2 forrása mellett és a kontroll területen élő mohafajok széntartalma.



34. ábra. Olaszország természetes CO_2 forrása mellett és a kontroll területen élő mohafajok nitrogéntartalma.

A fajok N-tartalmában lényegesen nagyobb eltérés mutatkozott, mint a C-tartalomban (33., 34. ábra). Novemberben (csak CO_2 forrás minták) minden faj szignifikáns mértékben különbözött a többi fajtól. Májusban a kontroll területen csak a *C. molluscum* és a *P. purum* közt nem volt különbség, a CO_2 forrásnál pedig a *P. squarrosa* és a *P. purum* között.

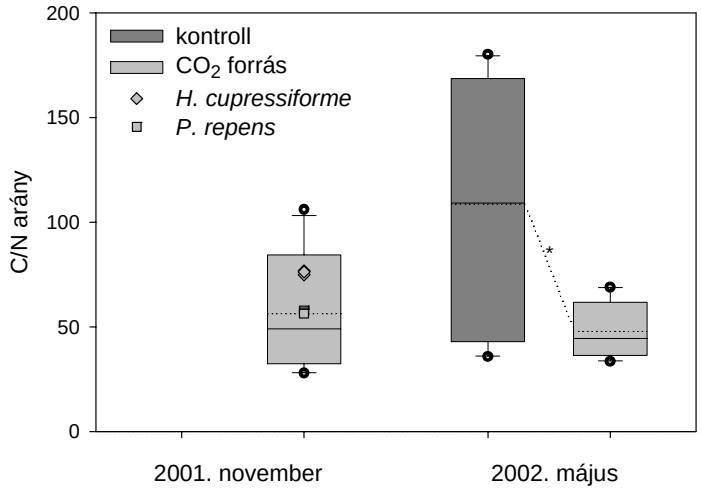
A N-tartalom tartomány a nem pillangós virágos fajok hajtására jellemző 1.27% körüli értéktől az igen alacsonynak ítélhető 0.44%-os értékig variált novemberben a CO_2 forrás mellett, illetve 1.17% és 0.23% között a kontroll, 1.24% és 0.60% között a CO_2 forrás területén májusban.

Májusban (meglepő mód) valamennyi faj esetében a CO_2 forrás mellől gyűjtött minták N-tartalma volt szignifikáns mértékben magasabb a kontrollhoz képest, ami a mohatelepek magasabb szabad aminosav vagy fehérjetartalmára utal, teljesen ellenkező módon, mint a virágos fajoknál (34. ábra).

Szezonalitás 4 fajból háromnál mutatkozott. A novemberi értékekhez képest a *C. molluscum* és a *P. purum* esetében jelentős mértékű csökkenés, míg a *P. squarrosa* esetében 112.3%-os növekedést tapasztaltunk.

A fajok közti jelentős különbség a C/N arány tekintetében is megmutatkozik. Novemberben az arány 28.7 és 98.6 között variált és 6 fajból csak kettőnél (*C. molluscum*, *P. repens*) találtunk egyezést (35. ábra). Májusban a CO_2 forrásnál a jelentős mértékben megnövekedett N-tartalom mellett a C/N arány minden fajnál lényegesebben alacsonyabbnak adódott, mint a kontroll területen. A CO_2 forrásnál 39.0 és 67.9 között variált, szemben a kontroll terület mintáival, ahol ez az érték 36.6 és 175.2 között változott (35. ábra). A kontroll területen minden faj eltért a többitől, a CO_2 forrásnál jelentős különbséget a *C. molluscum* és a többi faj közt, valamint a *F. cristatus* és a *P.*

purum közt találtunk. A novemberi és a májusi értékeket összevetve jelentős eltérés két fajnál volt, a *C. molluscum* esetében a novemberi értékhez képest májusban magasabb, a *P. sqarrosa* esetében alacsonyabb volt az arány.



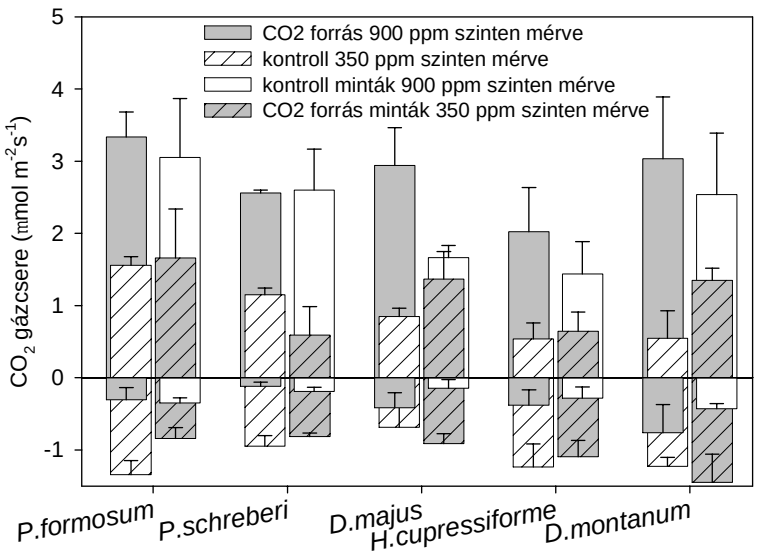
35. ábra. Olaszország természetes CO_2 forrása mellett és a kontroll területen élő mohafajok C/N aránya.

4.2.2.2 Szlovéniai CO_2 forrás mellett fejlődött mohafajok válaszreakciói

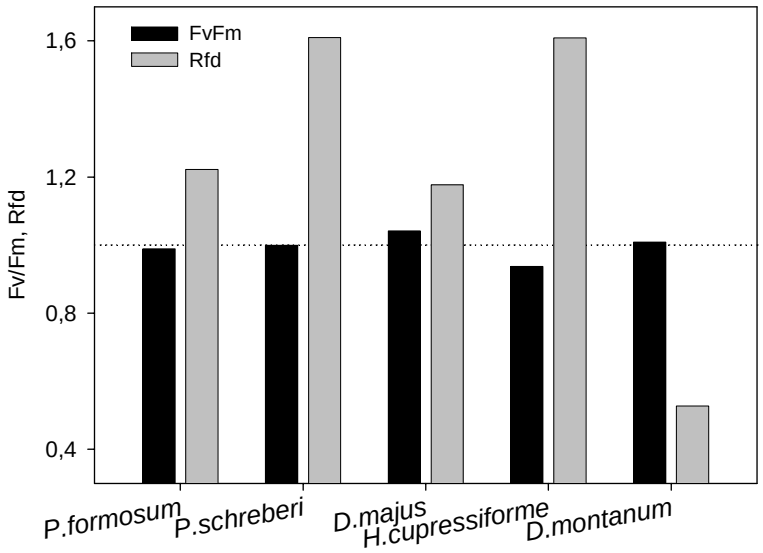
2003. októberében vizsgáltuk öt endemikus erdei mohafaj emelt légköri pCO_2 szintre adott fotoszintetikus válaszreakcióit kontroll mintával összehasonlítva, fluoreszcencia paraméterek, nettó CO_2 asszimiláció *in situ* mérésével. Laboratóriumi körülmények között meghatároztuk a két domináns mohafaj CO_2 asszimilációjának fényfüggését a növekedési feltételeinek megfelelő pCO_2 szintjén. A mért öt mohafaj mintáiból meghatároztuk azok pigment-tartalmát, C-, N-tartalmát, és C/N arányt.

A vizsgált fajok CO_2 asszimilációja felfelé irányuló szabályozást mutattak a forrás mellett fejlődött egyedek esetében. A forrás mellet élő és kontroll területen előforduló fajok asszimilációjának mértékét összehasonlítottuk a jelenleginek megfelelő (350-370 µmol mol^{-1}) és kiegészített (900-1200 µmol mol^{-1}) pCO_2 szinten. A forrás mellett élő fajok CO_2 megkötése jelentősen intenzívebb volt, mint a kontroll terület fajaié, és ez a különbség erősödött a kiegészített koncentráción mérve (36. ábra). A kontroll minták növekvő fotoszintetikus rátája a magasabb pCO_2 szinten nem érte el a forrás mintáinak asszimilációs szintjét, bár a jelenleginek megfelelő koncentráción mért értékei meghaladták a forrás mellett nőtt fajok ezen koncentráción elért teljesítményét. Az erdei társulás két domináns mohafajának kontroll mintái esetén a sötét légzés magasabb volt (*P. formosum* és *P. schreberi*), ellentétben a három további vizsgált fajjal (*D. majus, H. cupressiforme, D. montanum*), amelyeknek forrás mintái szignifikánsan intenzívebb sötétlégzést mutattak. Minden minta kevésbé intenzíven lélegzett a kiegészített pCO_2 szinten, amelynek oka a diffúziós ellenállások megváltozásában keresendő (36. ábra).

A fluoreszcencia vizsgálatokat tekintve csupán egy faj (*D. majus*) Fv/Fm paramétere volt szignifikánsan magasabb a forrás mellett (37. ábra). A gyors fluoreszcencia paraméterek (Fv/Fm, F PSII) a többi vizsgált faj esetén hasonlóak voltak mind fajszinten, mind a két vizsgálati hely mintáit összevetve. Bár erős szignifikáns különbség nem mutatható ki a mohafajok között, a PSII aktuális kvantum hatásfoka a *P. schreberi* kivételével minden faj esetében magasabbnak mutatkozott a kontroll helyen nőtt mohafajoknál. A fajok között a lassú fluoreszcencia paraméterekben (RFd, NPQ) jelentős eltérés mutatkozott. A forrás moháiban felfelé irányuló szabályozást tapasztaltunk, kivételt csupán a *D. montanum* képezett mindkét paraméterben (37. ábra).

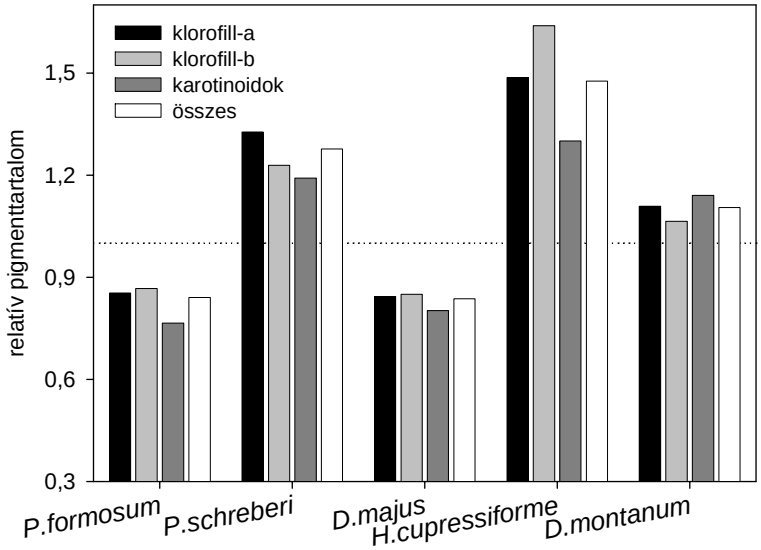


36. ábra. Szlovénia természetes CO_2 forrása mellett és a kontroll területen élő mohafajok CO_2 asszimilációja és sötétlégzése két vizsgálati pCO_2 szinten.

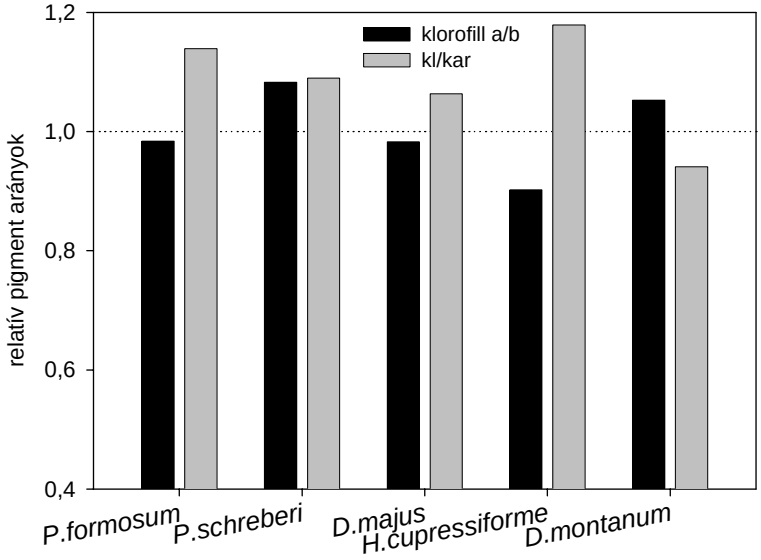


37. ábra. Szlovénia természetes CO_2 forrása mellett élő mohafajok Fv/Fm és RFd paraméterei a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

A fotoszintetikus pigment-tartalom (klorofillok és karotinoidok) csupán néhány mohában különbözött szignifikánsan (*H. cupressiforme* és *P. formosum*), de a vizsgált fajok többségénél értéke nagyobb volt a forrás mellett gyűjtött mintákban (38. ábra). A *P. formosum* kontroll mintáiban azonban szignifikánsan magasabb pigment-tartalmat tapasztaltunk. A klorofill/karotinoid arány nőtt minden vizsgált faj CO_2 forrás moháiban, kivételt egyedül a *D. montanum* képezett (39. ábra).

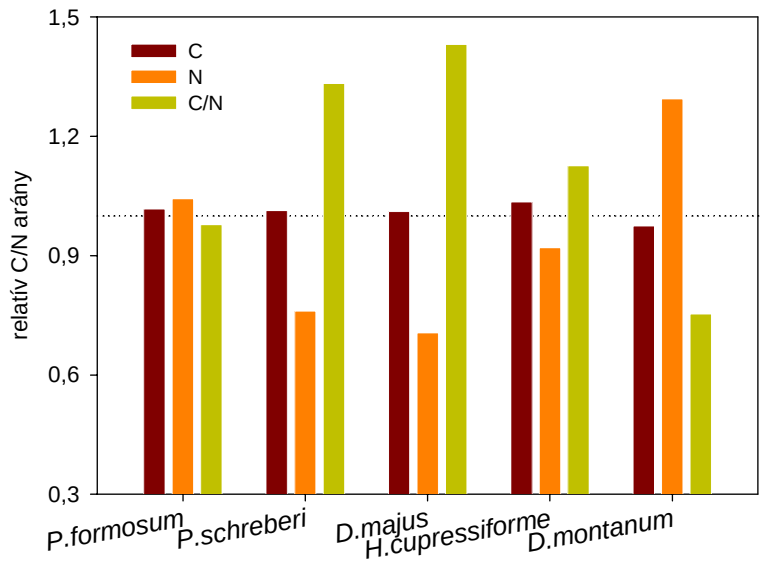


38. ábra. Szlovénia természetes CO_2 forrása mellett élő mohafajok pigment-tartalma a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

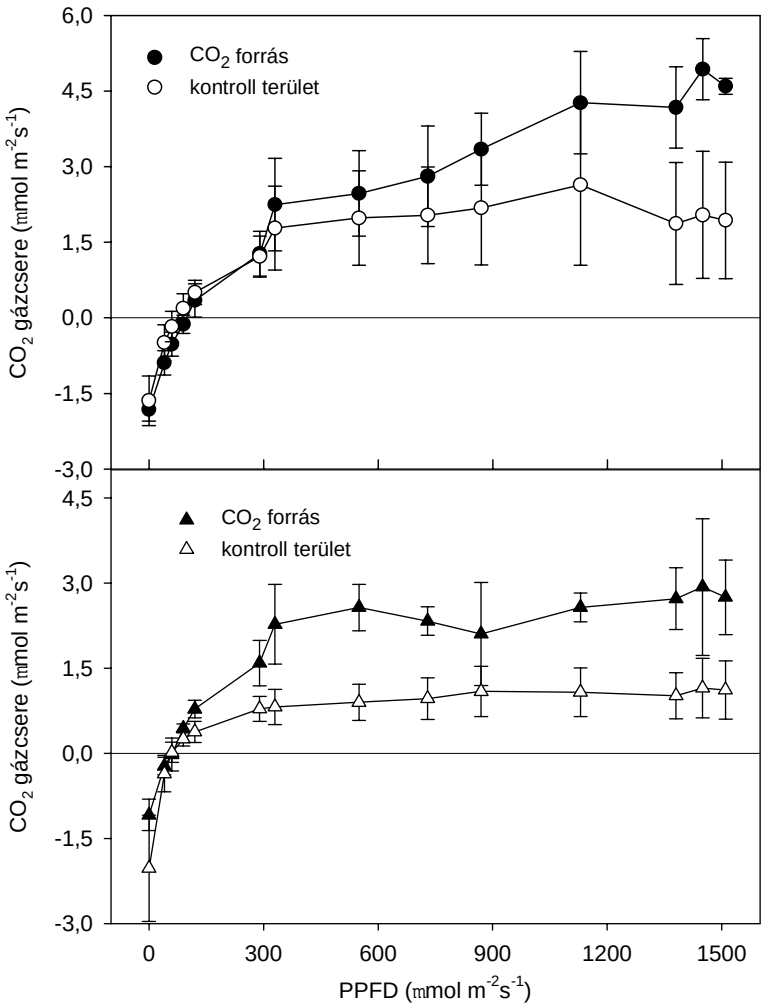


39. ábra. Szlovénia természetes CO_2 forrása mellett élő mohafajok klorofill-a/b és klorofill/karotinoid aránya a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.

A beépített szén mennyisége szintén a *D. montanum* kivételével volt nagyobb az emelt pCO_2 szint moháiban (40. ábra). A széntartalom emelkedés kontrollhoz viszonyítva nem tűnik jelentősnek, mégis szignifikánsan magasabb az értéke a CO_2 forrásnál nőtt mohákban, kivételt ezalól a *P. formosum* képez. A nitrogéntartalom három CO_2 forrásnál élő mohában csökkent, a *P. formosum-ban* nem változott szignifikánsan, a *D. montanumban* pedig jelentősen megemelkedett. A C/N arány ugyancsak magasabb volt három emelt koncentráción nőtt mohában, a *D. montanum* esetében azonban itt kisebb értéket ért el, mint a kontrollban, a *P. formosum*-ban pedig mindkét helyről származó mintában hasonló arányt tapasztaltunk. Ezen eredmények az sugallják, hogy a CO_2 forrás közelében nőtt mohafajok sokkal intenzívebb CO_2 asszimilációra képesek.



40. ábra. Szlovénia természetes CO_2 forrása mellett élő mohafajok szén-, nitrogéntartalma, és C/N aránya a kontroll mohák értékeihez viszonyítva.



41. ábra. Szlovénia természetes CO_2 forrása mellett és a kontroll területen élő két domináns mohafaj CO_2 asszimilációjának fényfüggése. Fent a *Polytrichum formosum*, lent a *Pleurosium schreberi*.

Az erdei vegetáció két domináns fajának fényválasz görbéjének kezdeti meredekségében nem látható különbség a vizsgálati helyek összehasonlításában (41. ábra), és a CO_2 asszimiláció

fénykompenzációs pontja sem különbözött a forrás és kontroll helyről gyűjtött mintáknál. A görbék futását tekintve a CO_2 forrás mellett nőtt *P. formosum* nem mutatott tipikus telítődést, ami alapján úgy tűnik, hogy levélszerkezeti sajátosságai (lammellái) elősegítik a magasabb pCO_2 szint intenzív asszimilációban kifejeződő kedvező hatását intenzívebb megvilágítási viszonyok között is. A *P. schreberi* mindkét mintájának CO_2 asszimilációja hasonló PPFD értékeken telítődést mutatott, de a forrás mellől származó minták fotoszintetikus szénmegkötése hatékonyabbnak bizonyult.

4.2.3 Az emelkedő légköri CO_2 szint hatásának összefoglalása az erdők gyakori moha-fajainak fotoszintetikus sajátosságaira és beltartalmi mutatóira, az eredmények megvitatása

Virágos fajoknál magas pCO_2 hatására általános válaszreakció a sztomatikus vezetőképesség csökkenése, ami a transzspiráció csökkenését eredményezi (Drake et al. 1997, Field et al. 1995). Ez a levélhőmérséklet, és ezáltal, végeredményben, a növényállomány hőmérsékletének 1-2 fokos növekedéséhez vezet, elsődlegesen a vegetációs időszak kedvező vízellátottságú szakaszaiban, azaz tavasszal, kora nyáron és ősszel (Drake és Leadley, 1991). Ilyen hőmérséklet-emelkedést tapasztaltak például a bossoletoi CO_2 forrás körüli, a lajaticoival megegyező tölgyes erdőállomány esetében májusban a (csak a pCO_2 tekintetben eltérő) kontroll területhez képest (Tognetti et al. 1998). Az OTC kamrákban elvárhatnánk, hogy virágos fajok hiányában ez a hőmérsékletnövekedés ne következzen be, de a kamra fala szintén hőmérsékletemelő hatású. A CO_2 homogenitását biztosító erős, szárító hatású szél/légkeverés és a hőmérsékletet emelő kamrahatás megakadályozza az egyik legfőbb nedvességforrás, a hajnali harmat kamrán belüli képződését. Az OTC kamrák tekintetében ez a kedvezőtlen kamrahatás mind az exponált, mind a kontroll fajokat éri.

Ennek a néhány fokos léghőmérséklet emelkedésnek a hatása a homoiohidrikus fajoknál kevésbé, a mohák és zuzmók esetében viszont, poikilohidrikus jellegük miatt, rendkívül jelentős. E növények víztartalma ugyanis a csapadékos időszakoktól eltekintve a levegő relatív páratartalmától függ, ami magasabb léghőmérsékleten alacsonyabb.

A virágos fajok transzspirációjának csökkenése a hőmérséklet emelkedés mellett a talaj víztartalmának a lassabb csökkenését is eredményezi, ugyanis a LAI nem változik számottevően magas pCO_2 hatására (Poorter és Navas, 2003). Ezt jól tükrözi, hogy a CO_2 forrásnál a nyári szárazság hatása valamivel később jelentkezik az edényes fajoknál, mint a kontroll területen (Tognetti et al. 1998). A kriptogám fajok megfelelő képletek hiányában ezt a plusz vízforrást azonban nem tudják kihasználni. Mindezek miatt a virágos fajok változatlan vagy növekvő levél-víztartalmával szemben a kriptogám fajoknál víztartalom csökkenés várható a kontroll terület telepeihez képest, ami alacsonyabb aktivitást, jelentősebb vízvesztés esetén rövidebb aktív periódust eredményez hosszabb inaktív, kiszáradt periódusokkal, és ugyanez várható az OTC kamrákban a légkeverés következtében, bár ezt rendszeres spricceléssel próbáltuk kiküszöbölni. A telepnedvesség-tartalom tartós csökkenését, az ezáltal bekövetkező kedvezőtlen hatásokat pedig a különböző kriptogám fajok eltérőképpen tolerálják. Így ez a hatás a fotoszintézis paraméterek fajok közti, illetve CO_2 szint szerinti különbségeiben is megmutatkozik.

A PSII-ben végbemenő fotokémiai folyamatok maximális kvantumhasznosítási efficienciájára jellemző Fv/Fm esetében például az olaszországi vizsgálat során novemberben gyakorlatilag egyáltalán nincs különbség a két terület mintái között és a fajok közti eltérés is rendkívül csekély (2-3 %), az értékek pedig megegyeznek a virágos fajoknál stresszmentes körülmények közt mérhető értékekkel. Hasonlót tapasztaltunk a szlovéniai vizsgálat során októberben, az Fv/Fm értékek sem fajok közötti különbségei, sem pCO_2 szintek közötti különbségei nem voltak számottevőek. Ezek alapján a mohák számára az ősz kedvező időszaknak tekinthető. Ezzel szemben mind az olasz vizsgálat, mind az OTC kamrás expozíció esetében, májusban az Fv/Fm egyrészt a kontroll és a magas pCO_2 szinten is lényegesen alacsonyabb, másrészt jelentős különbségek mutatkoznak a fajok között, ami a CO_2 forrásnál jóval kifejezettebb. A mohákhoz hasonlóan a hideg téli időszakban is aktív, áttelelő örökzöld edényes fajoknál január-február hónapokban legalacsonyabb az Fv/Fm, a májusi értékek viszont hasonlóan magasak, mint a

novemberiek (Hymus et al. 1999). A poikilohidrikus fajok számára tehát a májusi időszak kétséget kizáróan kedvezőtlenebb, ha nem is minden faj számára azonos mértékben.

A másik fluoreszcencia paraméter, az RFd, igen jó közelítéssel a nem-fotokémiai kioltás mértékét adja meg. Nem modulált fluorométerek esetében a maximális fluoreszcencia intenzitás pontos meghatározásához a gerjesztő aktinikus fény intenzitása lényegesen magasabb, mint modulált fluorométerek esetében. Emiatt a kinetika görbe mérésekor a már fényadaptált mintáknál ha telítési felvillanást alkalmaznánk sem kapnánk az aktuális fluoreszcencia intenzitást meghaladó növekedést, merthogy az erős aktinikus fény miatt a Q_A gyakorlatilag folyamatosan 100%-ban redukált állapotban van. Ez azt jelenti, hogy ilyen körülmények között az Fm' gyakorlatilag megegyezik az egyensúlyi fluoreszcenciával (Fs), így az RFd rendkívül jó – legalább 95%-os – közelítéssel egyezik a nem-fotokémiai kioltás egyik mérőszámával, az NPQ-val (merthogy RFd=(Fm-Fs)/Fs, NPQ=(Fm-Fm')/Fm' és ha Fm'~Fs, akkor NPQ~(Fm-Fs)/Fs). Azaz a nem modulált fluorométerekkel mért Fs alapján – pl. összehasonlítás céljára – rendkívül jól becsülhető a nem-fotokémiai kioltás mértéke.

Az olasz vizsgálat esetében az RFd értékek novemberihez képest a kontroll és a CO_2 forrás környékén nőtt mohák esetében is magasabbak voltak májusban. A növekedés magas pCO_2 mellett valamelyest nagyobb volt. A szlovén mérések során lényegesen alacsonyabb RFd értékeket kaptunk mindkét területen az olasz és OTC kamrában elhelyezett fajokhoz képest. Az OTC kamrákban exponált minták RFd értékei a közel azonos mintavételi időpont ellenére sem érték el a Lajaticoban mérteket.

Erdők talajlakó moháinál fotoinhibíció kialakulása nem túl valószínű, a hasonló tünetek oka más, kiváltója nem a fényintenzitás nem kívánatos mértékű megnövekedése, hanem a mohatelepek nedvességtartalmának tartós csökkenése (Csintalan et al. 1999), mely a fotoinhibícióhoz hasonlóan oxidatív stresszt indukál a fotoszintetikus rendszerben (Smirnoff, 1993). A víztartalom csökkenés ugyanis a fotoszintézis teljesítményének csökkenését okozza, ami végeredményben még változatlan fényintenzitás mellett is oda vezet, hogy az abszorbeált fényenergia nagy része ebben az esetben is feleslegessé válik (Hymus et al. 1999). Ez pedig aktív oxigén részecskék képződését váltja ki, ami a fotoszintetikus rendszerben – fajonként eltérő, a CO_2 forrás övezetében pedig a néhány fokos magasabb hőmérséklet miatt fokozottabb mértékben – a fotoinhibícióhoz hasonló károsodást, védekezési reakciókat és tüneteket eredményez (Smirnoff, 1993). Az olaszországi mohafajokon májusban tapasztalt RFd értékek növekedése arra vezethető vissza, hogy tavasszal a felmelegedés intenzív, így a mohafajok nedvességtartalma gyakrabban csökkent az optimális érték alá, amely a fotoszintetikus szénasszimiláció gátlása révén stressztényezőként jelentkezett, de a stressz erőssége és hossza eredményeink alapján nem ért el kritikus mértéket.

A fentieket támasztja alá, hogy a nettó CO_2 asszimiláció intenzitása az olasz fajok esetében májusban valóban alacsonyabb volt, mint novemberben. A fajok közti különbség ez esetben is a kontroll területen volt a kisebb, de a csökkenés mértéke nem a CO_2 forrás, hanem a kontroll terület növényeinél volt jelentősebb. A szlovéniai területen a relatív páratartalom viszonylag magas a területet behálózó, ki nem száradó két patak, az egyenletesen alacsony őszi középhőmérséklet és kiegyenlített csapadék következtében, így még kisebb mértékű víztartalom csökkenés is csak ritkábban jelentkezik. Így érthető a terület fajainak alacsony RFd értéke. A fajok közötti jelentős különbség abból adódhat, hogy az esetleges kiszáradást a fajok eltérő adottságaikból (növekedési forma, párnasűrűség, levélszerkezet, biokémia) adódóan különbözőképpen tolerálják. Az OTC-ben exponált minták RFd értékeinek kiegyenlítettsége a rendszeres reggeli vízutánpótlásnak volt köszönhető.

Az Fv/Fm, az RFd és a nettó asszimiláció eltérő mértékű szezonális változásai a kontroll és a CO_2 forrás területén, továbbá a fajok közötti jelentősebb eltérés magas pCO_2 mellett arra utal, hogy a magas pCO_2 – fajonként eltérő mértékben – a telepnedvesség-tartalom csökkenésével járó oxidatív stresszel szembeni tűrőképességére is hatással van.

Fontos megjegyezni, hogy a méréseket mindenkor olyan mintákon végeztük, melyeket előzetesen alaposan benedvesítettünk és 24 órán át nedvesen tartottunk, majd a mérések előtt a felületükön maradt vízfelesleget nedves szűrőpapírral leitatattuk. Így a méréseket optimálisnak

tekinthető víztartalom mellett végeztük el, azaz a tapasztalt változások, illetve eltérések a növényeket ért hosszabb időtartamú megelőző hatásokat jelzik.

A CO_2 forrásnál mért állandóan magasabb fotoszintézis intenzitás oka egyrészt a légtér és a mohák belseje közti magasabb pCO_2 gradiens, ami bizonyos mértékig kompenzálhatja a lecsökkent Fv/Fm és megemelkedett RFd kedvezőtlen hatását, másrészt az árnyéknövényeknél már megfigyelt egyéb kedvező változások, úgymint az ETR fokozódása (DeLucia és Thomas, 2000, Marek et al. 2001) vagy a fénykompenzációs pont csökkenése a fénylégzés gátlása következtében (Osborne et al. 1997).

A hajtásos növényekkel összevetve, az atmoszférikus pCO_2 növekedés nettó asszimiláció intenzitást fokozó hatása a szövetekkel és sztómákkal nem rendelkező mohák és zuzmók esetében relatíve kedvezőbb hatású lehet a CO_2 diffúziójával szembeni alacsonyabb ellenállás, valamint a diffúzió leszabályozásának, korlátozásának teljes hiánya következtében.

A magas pCO_2 mellett fejlődött moha egyedeknél a magasabb nettó asszimiláció intenzitás további kedvező hatása, hogy a CO_2 forrás környezetében alacsonyabb telepnedvesség-tartalom mellett is pozitív C-mérleg tartható fenn, azaz csökken a fotoszintézis vízkompenzációs pontja, ami száraz időszakokban a napi aktív periódus időtartamának növekedését eredményezi, illetve kompenzálhatja az átlaghőmérséklet emelkedés telepnedvesség-tartalomra gyakorolt kedvezőtlen hatását.

A CO_2 forrás egyedeit is a kontroll CO_2 koncentráción mérve, a nettó CO_2 asszimiláció intenzitása azonos vagy jelentősen magasabb volt mindkét CO_2 forrás mintáinál. A hajtásos fajoknál ezzel szemben kisebb-nagyobb mértékű csökkenés tapasztalható, amit elsődlegesen a RUBISCO mennyiségének csökkenése okoz, ami a levelek alacsonyabb N-tartalmában is megnyilvánul. Ugyanakkor az olaszországi moháknál nincs N-tartalom csökkenés, sőt, szignifikáns mértékű növekedés van! Erre magyarázatot a CO_2 forrás körüli magasabb pH_2S adhat, amit alátámaszt az is, hogy ahol a magas pCO2 nem kapcsolódott magasabb pH_2S szinttel, mint Szlovéniában és az OTC kamrákban, ott a nitrogéntartalomban több fajnál szignifikáns csökkenéseket tapasztaltunk.

A növények által abszorbeált kénhidrogén oldódva jelentősen befolyásolja a kén metabolizmust. Hatása már a levegő 0.03 ppm H_2S tartalma esetén is kimutatható, a növények fotoszintézisére viszont csak 0.25ppm-nél magasabb koncentrációban és hosszú idejű kezelés esetében hat (De Kok et al. 1998). Ilyen magas pH_2S azonban a lajaticoi CO_2 forrás környezetében nem fordul elő, koncentrációja általában 0.05ppm alatt marad.

A hajtásokban a H_2S koncentrációjától és a hőmérséklettől függően mind a vízoldható, nem-protein SH vegyületek, mind a szulfát (De Kok et al. 1997) mennyisége megnő. Ez a hatás a CO_2 forrás poikilohidrikus fajainál fokozottabb mértékű egyrészt talaj közeli előfordulásuk miatt, másrészt azért, mert a hajtásos növényeknél a magas pCO_2 hatására lecsökken a sztóma vezetőképesség, és ezáltal a H_2S felvétel is.

Az adszorbeált kén közömbösítése, megkötése növényekben elsődlegesen glutationban (GSH) történik (Riemenschneider et al. 2005). A GSH jelentős résztvevője az antioxidáns rendszernek, így felhalmozódása a poikilohidrikus fajokban kifejezetten előnyös (Smirnoff, 1993). A GSH akkumulációja mellett kisebb, de szintén jelentősnek mondható mennyiségben cisztein is keletkezik, mennyisége akár 1400%-kal is emelkedik (Herschbach et al. 2000).

A növények átlagos 1% körüli N tartalmával szemben a GSH N-tartalma 13.7%, a ciszteiné pedig 11.6%, felhalmozódásuk tehát magyarázatot adhat arra, hogy az olasz CO_2 forrás egyedeinél a kontrollhoz képest miért nem csökken le a N-tartalom. A fotoszintézis több esetben is megfigyelt upward regulációja miatt természetesen az sem zárható ki, hogy e fajoknál nem csökken le a RUBISCO mennyisége sem a magas pCO_2 hatására. Minthogy sem a GSH, sem a RUBISCO mennyiségének meghatározására itt nem került sor, a fenti hipotézis igazolása további vizsgálatok elvégzését igényli.

A kapott eredmények azt mutatják, hogy a mohafajok megemelkedett légköri pCO_2 szinthez történő hosszútávú alkalmazkodása és fotoszintetikus teljesítményük módosítása különbözik még a hasonló sajátosságokkal rendelkező, és ugyanazon környezeti feltételeknek kitett fajok esetében is,

tehát lényegesen fajfüggő a válasz. Eredményeinkből az látszik, hogy a fotoszintézis fotokémiai reakciója kevésbé játszik szerepet a poikilohidrikus növények magasabb pCO_2 szintre adott akklimatizációjában, bár a fotoszintetikus apparátus alkalmazkodása folyamán fontosnak tűnik a fluoreszcencia-kioltó mechanizmusok változása. A CO_2 asszimiláció sokkal érzékenyebben válaszol, és upward regulációt mutat növekvő pCO_2 szintre, amelyet a CO_2 forrás mintáinak magasabb széntartalma is alátámaszt. Összességében kijelenthető, hogy a poikilohidrikus kriptogám fajok számára szinte kivétel nélkül kedvező hatású a magas pCO_2. Hatására a legtöbb fajnál a fotoszintézis upward regulációja következik be, downward regulációt a vizsgált fajok egyikénél sem tapasztaltunk. A magas pCO_2 hatására megnövekedett nettó asszimiláció a fény- és a víztartalom kompenzációs pontok csökkentése révén meleg, száraz körülmények között számottevően megnöveli a napi aktív C-megkötést biztosító időszakot, ami a CO_2 forrás körül élő egyedek C-mérlegét jelentős mértékben javítja, illetve kompenzálhatja az átlaghőmérséklet emelkedés negatív, kedvezőtlen hatását. Eredményeink alapján tehát ez a növénycsoport általánosságban nyertesei lehetnek a légköri CO_2 szint napjainkban tartó folyamatos emelkedésének.

5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

- Megállapítottuk homokpusztagyepeink jellemző, domináns mohafaja, a *S. ruralis* szénmérlegének szezonális változását, az éves szénmérlegben a szénelnyelő és szén kibocsátó fő időszakokat. Eredményeink szerint jelentős szénmegkötéssel a mohapárnák éppen akkor rendelkeznek, amikor a gyep virágos fajai alig, vagy egyáltalán nem fotoszintetizálnak
- A téli mérések során bebizonyosodott, hogy a *S. ruralis* számára körülbelül 10 cm-es vastagságig kedvező a téli hóborítás. Megfelelően erős besugárzás mellett, 5cm-es hóborítás alatt még jelentős a fotoszintetikus aktivitás.
- A produkciómérések alapján az derült ki, hogy a tavasz-nyár átmenet idején az őszi és téli időszak szervesanyag nyereségét biztosító, alacsony hőmérséklethez és csak nagyritkán fellépő kiszáradási eseményhez alkalmazkodott hajtásrész fokozatosan elhal, és helyére a nyári, száraz körülményeket, a rendszeres kiszáradt állapotot elviselni képes levélkék fejlődnek. A felső, zöld rész fotoszintézise télen is, és tartósan aktív időszakokban nyáron is képes felülmúlni az alsó rész légzésből származó szénveszteségét.
- A *S. ruralis* napi víztartalom változásának tömegméréséből megállapítottuk, hogy a mohapárnák víztartalma az egész év folyamán, a körülmények által meghatározott szélső értékek között állandó jelleggel variál. Ez új megvilágításba helyezi a mohák vízszállító sajátosságairól kialakított képet, hisz az endohidrikus és ektohidrikus megközelítés teljes egészében figyelmen kívül hagyja azt a tényt, hogy a napközbeni vízleadás a mohán belül lentről felfelé, az éjszakai vízfelvétel pedig fentről, a levélkék felszíne felöl egy lefelé irányuló, napi rendszerességgel bekövetkező diffúziót indukál. Meglepő eredmény volt, hogy a napi fel-le irányuló ingázásban résztvevő víz mennyisége – bár eltérő nedvességtartalom mellett, de – ősszel és a nyár elején is ugyanakkora volt, a mohapárna száraztömegének 25-26 %-a!
- Az erdei mohafajok emelt pCO_2 szintre adott akklimatizációs válaszreakciói alapján megállapítottuk, hogy azok adaptációs készsége több tekintetben is eltér a virágos fajokétól. Ugyanakkor a mohafajok között is jelentős a különbség, így a virágosoktól eltérő viselkedés fajonként különböző mértékű, de – a legtöbb esetben – azonos jellegű. A válaszreakció ezenkívül szezonálisan is változik, ráadásul ez is fajonként eltérő mértékben, így az év különböző időszakaiban az összehasonlítás más és más eredményre vezet. Eredményeinkből az is kitűnik, hogy a fotoszintézis fotokémiai reakciója kevésbé játszik szerepet a poikilohidrikus növények magasabb pCO_2 szintre adott akklimatizációjában, bár a fotoszintetikus apparátus alkalmazkodása folyamán fontosnak tűnik a fluoreszcencia-kioltó mechanizmusok változása. A CO_2 asszimiláció sokkal érzékenyebben válaszol, és upward regulációt mutat növekvő pCO_2 szintre.
- Bebizonyosodott, hogy a CO_2 forrás körüli magasabb pH_2S hozzájárul az ott élő mohák nitrogéntartalmának növekedéséhez, mivel az adszorbeált kén közömbösítése, megkötése elsődlegesen glutationban történik. A GSH jelentős résztvevője az antioxidáns rendszernek, így felhalmozódása a poikilohidrikus fajokban kifejezetten előnyös.

6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A vácrátóti Tece-legelőn elvégzett éves méréssorozat eredményeképp betekintést nyerhettünk a területen kialakult száraz homokpusztagyep domináns talajlakó mohafaja, a *Syntrichia ruralis* szénmérlegének időbeli változásaiba, megismertük a szénmérleget meghatározó széndioxid és vízgőzcsere napi menetének legalapvetőbb sajátosságait, és a szénmérleg évszakonkénti jellemző értékeit. A nyert adatok alapján az éves szénmérleg megállapítása azonban közelítő jellegű a kamrás mérési technika idő- és térbeli felbontásának korlátai következtében. Míg az évszakonkénti változások jellege, tendenciái jól, pontosan meghatározhatóak, addig – ahogy az más állományszintű szénmérleg-vizsgálatokra is jellemző – az éves szénmérleg megállapításához a kamrás mérések kisfelbontású eredményei csak közelítő jelleggel fogadhatók el.

Nagy kiterjedésű növényállományok nagy időfelbontású, folyamatos vizsgálatát teszi lehetővé az Eddy-kovariancián alapuló CO_2- és vízgőz-fluxus vizsgálata, ehhez a mérési technikához azonban egy rendkívül drága eszköz szükséges, és emellett a módszer a fluxusok partícionálására sem ad lehetőséget, azaz nem állapítható meg, hogy az állomány egyes komponensei milyen mértékben járulnak hozzá a teljes, eredő fluxushoz, és ez alapján a nettó ökoszisztéma gázkicserélődéshez.

A mohamérések időbeli felbontásának növeléséhez is, és az egyes mérések közti időszakok szénmérlegének pontosabb, megbízhatóbb becsléséhez járulhat hozzá a mohapárnák közvetlen környezetében a mikroklimatikus viszonyok automatizált folyamatos nyomon követése. Eredményeink alapján ehhez a léghőmérséklet, a relatív páratartalom, a fényintenzitás, a mohapárna felszíni hőmérséklete és a mohapárna alatti talajnedvesség és talajhőmérséklet mérését tartom minimálisan szükségesnek.

A fenti javasolt kiegészítő mérés ugyanakkor még mindig nem elégséges egy további lényeges tényező, az általunk is megfigyelt jelentős térbeli heterogenitás megállapítására, amit mindenképp figyelembe kell venni a szénmérleg állományszintű becslése esetében. Ennek meghatározására, esetleg folyamatos monitorozására adhat lehetőséget, amennyiben összefüggést lehetne megállapítani a mohapárnák felszíni optikai sajátossága és nedvességtartalma között. Ismert, hogy a kiszáradástűrő mohafajoknál a kiszáradás alatt a virágos fajokétól eltérő módon fokozatosan lecsökken a fluoreszcencia intenzitása egyfajta védekezési mechanizmusképp az összegyűrődő sejtekben a klorofil molekulák elfedése, leárnyékolás révén. Ez tehát azt jelenti, hogy a kiszáradás során jól értékelhető változás következik be a rövidebb hullámhosszú vörös fény elnyelésében és a hosszabb hullámhosszú sötétvörös, fluoreszcens fény kibocsátásában. A kiszáradó mohapárnáknak ugyanakkor a hőelnyelése is fokozódik, azaz a nedvességtartalom függvényében folyamatos változás következik be a vörös, sötétvörös és a közeli infravörös hullámhossz tartományok elnyelésében, visszaverésében, és egymáshoz viszonyított arányaiban. Ennek vizsgálatára a reflektancia-mérést tartom lehetségesnek, amit elterjedten alkalmaznak a vegetáció denzitásának, illetve fotoszintetikus teljesítőképességének nem-destruktív becslési módszereként. A mérés során a közeli infravörös (NIR) tartományban (0.7-1.1 μm) és a látható fény vörös (R) tartományában (0.66 μm) visszavert fény mennyiségét mérik egy kamerával, és ebből a (NIR-R)/(NIR+R) képlet alapján számítják pl. a vegetációs index (NDVI) értékét. A víztartalom vizsgálatokkal párhuzamosan meghatározott NDVI értékek alapján könnyen kideríthető, hogy ez a vizsgálati módszer alkalmazható-e a fent említett összefüggés megállapítására.

A mohapárnák víztartalom napi változásának adatfeldolgozása és kiértékelése viszont felhívta a figyelmünket arra, hogy nedvességtartalommal egyidejűleg történő relatív páratartalom, léghőmérséklet és fényintenzitás mérése nem elégséges a változás ütemének, mértékének és irányának megmagyarázásra. Bár a víztartalom változása jól követte a léghőmérséklet és a RH változásait, de a számított evaporáció mértékével egyik környezeti paraméter sem mutatott szoros korrelációt. Az evaporáció intenzitását tehát további (kényszerítő) feltételek is jelentősen befolyásolják, mint pl. a mohapárna és a levegő közötti vízmozgás energetikai feltételét meghatározó besugárzás, vagy a felületi határréteg vezetőképességét befolyásoló szélerősség (mint

ahogy e két paraméter a vízgőznyomás deficit mellett szintén meghatározó paramétere az evaporáció mértékét leíró egyenletnek). Ez alapján a víztartalom változásának pontosabb értelmezéséhez a léghőmérséklet, páratartalom és fényintenzitás mellett a mohapárna felszíni hőmérséklete, a szélsebesség és a totál radiáció mérését tartom még mindenképpen szükségesnek. Ezek folyamatos rögzítésével pontosabb képet alkothatunk a mohák evaporációjáról, az egymással állandóan váltakozó vízleadásból és vízfelvételből adódó folyamatos víztartalom változásról, ami a poikilohidrikus vízgazdálkodás ez idáig feltáratlan részleteinek a jobb és behatóbb megismeréséhez, megértéséhez, és akár újszerű értelmezéséhez is hozzájárulhat.

A légköri növekvő széndioxid szint hatásának vizsgálatával kapcsolatosan – az általunk megállapított fajok közti jelentős variabilitás, és a válaszreakció jelentékeny szezonalitása alapján – célzottan a különböző életformatípusok válaszainak megismerését tartom fontosnak. Bár már eddig is nagyszámú mohafaj vizsgálatát végeztük el, de három, a megnövelt CO_2 szint kivételével néhány apróbb, de nem elhanyagolható tényezőben egymástól mégis csak eltérő kísérleti körülmény mellett (pl.: OTC - erős szárító hatás és magasabb kamrán belüli hőmérséklet, Lajatico - H_2S jelenléte a CO_2 mellett). Emiatt vizsgálatonként nem tekinthettük kellően reprezentatívnak a képviselt életformatípusokat, így ilyen típusú következtetéseket nem is próbáltunk meg levonni.

A poikilohidrikus fajok emelt CO_2 szintre adott válaszainak vizsgálatára alkalmasnak bizonyult az OTC rendszer, de a már az előbb is említett, a CO_2 szint kamrán belüli megfelelő homogenitását biztosító erős, szárító légkeverés miatt fokozottan ügyelni kellett a mohatelepek nedvességtartalmára, ami mindenképp a természetesnél gyakoribb és így adott időn belül nagyobb mennyiségű vízzel történő öntözést tett szükségessé. Ezt a részben kisebb méretű (térfogatú), másrészt felül kisebb mértékben nyitott, speciálisan a kriptogám fajok számára kialakított kamrák alkalmazásával minimalizálni tudtuk, de ennek ellenére is a fent javasolt életformatípusok összehasonlítására egy, a természeteshez közelebb álló kísérleti rendszer alkalmazását ajánljuk, nevezetesen a mini-FACE rendszer mohaszintre optimalizált verzióját. Ez a rendszer már teljes mértékben közvetlenül a talajfelszín felett alakítható ki, ahol a szélnyírás következtében mérsékelt szélsebesség miatt kisebb CO_2 fogyasztás mellett, kisebb fenntartási költségekkel üzemeltethető, a kamrahatás pedig teljesen kiküszöbölhető.

Az életformatípusok közé pedig mindenképp javaslom a tőzegmohák kifejezetten nagyobb fajszámban történő bevonását, fajokat egyaránt választva a tőzegmohalápok alacsonyabb fekvésű, a víztáblához közelebb lévő mélyedéseinek (hollow) kevésbé kiszáradástűrő, és a magasabb fekvésű kiemelkedések (hummock) kiszáradással szemben ellenállóbb fajai közül. A Föld szénkészletének ugyanis rendkívül jelentős hányada található a tőzegmohalápokban, a globális klímaváltozás emiatt rendkívül jelentős hatással lehet az ott meglehetősen hosszú időre elraktározott szerves széntartalomra. Rendkívül fontos kérdés tehát, hogy a szárazodás és a melegedés együttesen milyen hatást gyakorol a *Sphagnum* fajokra, milyen hatással lesz a régi széntartalomból származó CO_2 felszabadulására, és ehhez viszonyítva a fotoszintetikusan aktív növényi részek CO_2 megkötésére.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

A *S. ruralis* egy éves terepi vizsgálatából (2000-2001) az látszik, hogy napi szénmérlege az év nagyobb részében pozitív, a legnagyobb szénelnyelés késő ősszel és télen tapasztalható. A negatív C-mérleg aránya igen kicsi, a nyár jelentős részében pedig metabolikusan inaktív. Ez azt mutatja - mivel előfordulása akár monodomináns feketefoltként, akár a nyilt gyepállományokban a fűcsomók közt tetemes -, hogy a félsivatagi homokpusztagyep vegetációjának C-megkötő képességéhez jelentős mértékben hozzájárul az év nagy részében. A gyepben domináns, zsombékoló füvek állományának szén-elnyelése nyáron a maximális, tavasszal jelentősen alacsonyabb, ősszel és télen szénkibocsátóként működik. Ha csupán a domináns fűfajok oldaláról vizsgáljuk a gyep CO_2 asszimilációját, akkor a gyep éves szinten szénforrásként jelentkezik. Ezt az eredményt várhatóan a terület mozaikosságához erősen hozzájáruló *S. ruralis* szénmegkötése befolyásolhatja. A félsivatagi homokpusztagyep vegetációjának komponensei szorosan együttműködve és egymást kiegészítve járulnak hozzá a társulás teljesítményéhez.

A vizsgált mohafaj produkciójában is eltér a terület edényes növényeitől. Míg a domináns fajok intenzív növekedési periódusa a késő tavaszra, nyár elejére tehető, addig a *S. ruralis* jelentősebb mennyiségű fotoszintetikusan aktív hajtásrésszel az őszi/téli időszakban rendelkezik, a tavaszi szénnyereség a rákövetkező nyári idöszak szigorúbb környezeti feltételekhez történő alkalmazkodásra szolgál. A zöld, fotoszintetikusan aktív hajtásrész fiziológiai állapota és mérete egyaránt hozzájárul a mohaszál egészéből eredő légzési veszteség felülmúlásához, és a pozitív nettó szénnyereség eléréséhez az év minden szakában.

A *S. ruralis* napi víztartalom változásának tömegméréséből kitűnik, hogy a mohapárnák víztartalma az egész év folyamán, a körülmények által meghatározott szélső értékek között állandó jelleggel variál. Ez új megvilágításba helyezi a mohák vízszállító sajátosságairól eddig kialakított képet, a napközbeni vízleadás a mohán belül lentről felfelé, az éjszakai vízfelvétel pedig fentről, a levélkék felszíne felől egy lefelé irányuló, napi rendszerességgel bekövetkező diffúziót indukál. Ez pedig egy rendkívül fontos tényező mind a mohapárnák felületén megkötött tápanyagok és a napközben létrejött asszimilátumok, továbbá a mohapárnák alsó, elhalt részeiben felhalmozott és elraktározott anyagok elosztása és újraelosztása tekintetében. Minthogy a napi víztartalom ingadozás mértéke a mohapárna száraztömegének több mint a negyedét kiteszi, az indukált vízmozgás mértékét kellően nagymértékűnek tekinthetjük, hogy a szállító szövetrendszerrel nem rendelkező poikilohidrikus növényekben az anyagszállítás megfelelő mértékű és hatékonyságú legyen. A vizsgálat során megfigyeltük, hogy ha a levegő telített is vízgőzre, még nem elégséges a mohapárnák vízfelvételéhez. Állandó hőmérsékleten, illetve változatlan körülmények között csupán egyszerű egyensúly alakul ki a mohapárna nedvességtartalma és a levegő között. A mohapárnák és a levegő közti vízgőz fluxus irányát és mértékét is tehát elsődlegesen a total radiáció előjele és mértéke határozza meg.

Az erdős vegetációk mohafajainak emelt pCO_2 szintre adott akklimatizációs válaszreakciói azt mutatják, hogy a mohafajok megemelkedett légköri pCO_2 szinthez történő hosszútávú alkalmazkodása és fotoszintetikus teljesítményük módosítása különbözik még a hasonló sajátosságokkal rendelkező, és ugyanazon környezeti feltételeknek kitett fajok esetében is, tehát lényegesen fajfüggő a válasz. Eredményeinkből az látszik, hogy a fotoszintézis fotokémiai reakciója kevésbé játszik szerepet a poikilohidrikus növények magasabb pCO_2 szintre adott akklimatizációjában, bár a fotoszintetikus apparátus alkalmazkodása folyamán fontosnak tűnik a fluoreszcencia-kioltó mechanizmusok változása. A CO_2 asszimiláció sokkal érzékenyebben válaszol, és upward regulációt mutat növekvő pCO_2 szintre, amelyet a CO_2 forrás mintáinak magasabb széntartalma is alátámaszt. Összességében kijelenthető, hogy a poikilohidrikus kriptogám fajok számára szinte kivétel nélkül kedvező hatású a magas pCO_2. Hatására a legtöbb fajnál a fotoszintézis upward regulációja következik be, downward regulációt a vizsgált fajok egyikénél sem tapasztaltunk. A magas pCO_2 hatására megnövekedett nettó asszimiláció a fény- és a víztartalom kompenzációs pontok csökkentése révén meleg, száraz körülmények között számottevően

megnöveli a napi aktív C-megkötést biztosító időszakot, ami a CO_2 forrás körül élő egyedek C-mérlegét jelentős mértékben javítja, illetve kompenzálhatja az átlaghőmérséklet emelkedés negatív, kedvezőtlen hatását. Eredményeink alapján tehát ez a növénycsoport általánosságban nyertesei lehetnek a légköri CO_2 szint napjainkban tartó folyamatos emelkedésének.

8. SUMMARY

The results of the one-year field investigation (2000-2001) of *Syntrichia ruralis* show that the daily carbon balance is positive for the greatest part of the year with the largest sink activity during the late autumn and winter. In summer this moss is mostly inactive and the period with negative daily carbon balance (source activity) is relatively short. Because its occurrence is substantial either mono-dominantly in the so called "black spots" or among the scattered tufts in open stands, *S. ruralis* can significantly contribute to the carbon sequestration of the semi-arid sandy grassland in the large part of the year. The sink activity of the most abundant vascular species is maximal in the early summer, it is remarkably lower in spring, and they prove to be source in autumn and winter. If we are only examining CO_2 assimilation of the grassland from side of the dominant grasses, the grassland looks to be source at yearly level. However the sink activity of *S. ruralis* which strongly contributes to the spatial heterogeneity of the stand could affect this result. The components of semi-arid grass vegetation contribute together in close co-operation and supplementing each other to the assimilatory capacity of the community.

The investigated moss species also differs from the vascular plants in respect of production. While the intense growing period of dominant flowering plants takes place in spring and early summer, the photosynthetically active shots of *S. ruralis* is developed in larger volume in the autumnal/winter term. The notable carbon gain during the spring rather serves for the adaptive changes to bear the subsequent severe conditions of the summer. The green photosynthesizing part of the shoot-tips is big enough both in size and activity to surpass the overall respiratory carbon loss of the whole shoot, and maintain positive net carbon balance at any seasons.

The time-course investigation of daily change in water content shows that the water content of moss cushions is incessantly changing between end values determined by the given circumstances, which generates a periodically alternating diurnal solute movement inside the shoots throughout the year. This unceasing movement could put the water and solute transport features of poikilohydric plants in a new light because both the evaporation and water absorption can induce a remarkable liquid diffusion in both directions between the soot-tips and the lower storing parts of the cushions. Considering the provided possibility of allocation of assimilates and deposited nutrients from the upper part, and reallocation of accumulated and stored materials from lower part this is a factor of the greatest importance. Since the amount of exchanging water between the moss and the air may exceed the fourth part of the dry mass either under wet or dry conditions, the extent of induced internal water movement can be considered high enough for effective and sufficient solute transport in poikilohydric plants. We observed that solely the water vapor deficit calculated by the air temperature and relative humidity is insufficient to explain the measured rate of water vapor exchange. In unchanging conditions a simple equilibrium is formed between the moisture content of cushions and the air relative humidity. Both the direction and the extent of water vapor flux are primarily determined by the sign and extent of total radiation.

Acclimation responses to elevated pCO_2 of woodland mosses shows that the long-term acclimation of moss species and the adjustment of the photosynthetic capacity to the enhanced atmospheric CO_2 level are different even in case of mosses owning similar characteristics and exposed to the same environmental conditions, consequently the responses are strongly species dependent. It appears from our results that the photochemical reactions of the photosynthesis play a minor role in the acclimation of poikilohydric plants to elevated pCO_2, however the alteration in fluorescence-quenching mechanism seems to be essential in the adaptation of the photosynthetic apparatus. The CO_2 assimilation is highly responsive to permanent CO_2 treatment and generally shows upward regulation. This is supported by the increased carbon content of the CO_2 spring samples, too. In conclusion it can declare that the long-lasting high pCO_2 has beneficial effect on poikilohydric cryptogam species almost without exception. Its effect results in upward regulation of photosynthesis in vast majority of mosses, downward regulation was not formed at any investigated species. The high pCO_2 induced increase in net assimilation extends the period for daily CO_2 uptake

under warm and dry conditions through the reduction of light and moisture compensation points, which can effectively improve the carbon gain or at least compensate the adverse effect of increased mean temperature around the CO_2 springs. According to the result in general this group of plants can be beneficiary of the current gradual increase in atmospheric CO_2 level.

MELLÉKLETEK

Irodalomjegyzék

AL-HASAN, R. H., EL-SAADAWI, W. E., ALI, A. M., RADWAN, S. S. (1989): Arachidonic and eicosapentaeonic acids in lipids of *Bryum bicolor* Dicks. Effects of controlled temperature and illumination. *Bryologist* 92: 178-182.

AL-MUFTI, M. M., SYDES, C. L., FURNESS, S. B., GRIME, J. P., BAND, S. R. (1977): A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 65: 759-92.

ALPERT, P. (1982): Poikilohydry and desiccation tolerance in some xerophytic mosses. Ph. D. Dissertation, Harvard University, Cambridge, pp. 19-31.

ALPERT, P. (2000): The discovery, scope, and puzzle of desiccation tolerance in plants. *Plant Ecol.* 151: 5-17.

ALPERT, P., OECHEL, W. C. (1987): Comparative patterns of net photosynthesis in an assemblage of mosses with contrasting microdistributions. *Amer. J. Bot.* 74: 1787-1796.

ANDERSON, L. E., BOURDEAU, P. F. (1955): Water relations in two species of terrestrial mosses. *Ecology* 36: 206-212.

ANDRUS, R. E. (1986): Some aspects of *Sphagnum* ecology. *Can. J. Bot.* 64: 416-426.

ARANIBAR, J. N., ANDERSON, I. C., RINGROSE, S., MACKO, S. A. (2003): Importance of nitrogen fixation in soil crusts of southern African arid ecosystems: Acetylene reduction and stable isotope studies. *J. Arid Environ*. 54: 345-358.

ARO, E.-M. (1982a): Polypeptide patterns of the thylakoid membranes of bryophytes. *Plant Sci. Lett.* 24: 335-345.

ARO, E.-M. (1982b): A comparison of the chlorophyll-protein composition and chloroplast ultrastructure in two bryophytes and two higher plants. *Zeits. Pflanzenphysiol*. 108: 97-105.

ARO, E.-M., KARUNEN, P. (1988): Effects of hardening and freezing stress on membrane lipids and CO_2 fixation of *Ceratodon purpureus* protonemata. *Physiol. Plant.* 74: 45- 52.

ARO, E.-M., NIEMI, H., VALANNE, N. (1981): Photosynthetic studies on two ecologically different bryophytes. In: Akoyunoglou, G. (ed.). Photosynthesis III. Structure and Molecular Organization of the Photosynthetic Apparatus. Balaban International Science Services, Philadelphia, pp. 327-335.

ASADA, T., WARNER, B. G., BANNER, A. (2003): Growth of mosses in relation to climate factors in a hypermaritime coastal peatland in British Columbia, Canada. *Bryologist* 106: 516-527.

BALOGH J., FÓTI SZ., CZÓBEL SZ., JUHÁSZ A., TUBA Z. (2002a): Seasonal carbon sequestration of a semi-desert temperate grassland ecosystem over a year period. *Acta Biologica Szegediensis* 46 (3-4): 221-222.

BALOGH, J., CZÓBEL, SZ., JUHÁSZ, A., FÓTI, SZ., NAGY, Z., TUBA, Z. (2002b): Daily and seasonal carbon-balance of a pannonian semi-desert temperate grassland. In: *Poster Abstracts*, 3rd Slovenian Symposium on Plant Physiology with international participation, Ljubljana/Slovenia 25-27 September 2002, p. 73.

BARTHLOTT, W., SCHULTZE-MOTEL, W. (1981): Zur Feinstruktur der Blattoberflächen und Systematischen Stellung der Laubmoosgattung *Rhacocarpus* und anderer Hedwigiaceae. *Willdenowia* 11: 3-11.

BARTOSKOVA, H., NAUS, J., VYKRUTA, M. (1999): The arrangement of chloroplasts in cells influences the reabsorption of chlorophyll fluorescence emission. The effect of desiccation on the chlorophyll fluorescence spectra of *Rhizomnium punctatum* leaves. *Photosyn. Res.* 62(2-3): 251- 260.

BATES, J. W. (1988): The effect of shoot spacing on the growth and branch development of the moss *Rhytidiadelphus triquetris*. *New Phytol.* 109: 499-504.

BATES, J. W. (1998): Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos* 82: 223-237.

BATES, J. W., THOMPSON, K., GRIME, J. P. (2006): Effects of simulated long-term climatic change on the bryophytes of a limestone grassland community. *Global Change Biol.* 11: 757-769.

BAYFIELD, N. G. (1973): Notes on water relations of *Polytrichum commune* Hedw. *J. Bryol.* 7: 607-617.

BAZZAZ F.A., MIAO S.L. (1993): Successional status, seed size, and responses of tree seedlings to CO_2, light, and nutrients. *Ecology* 74 (1) 104-112.

BAZZAZ, F. A., PAOLILLO, D. J. JR., JAGELS, R. H. (1970): Photosynthesis and respiration of forest and alpine populations of *Polytrichum juniperinum*. *Bryologist* 73: 579-585.

BECKETT, R. P. (1999): Partial dehydration and ABA induce tolerance to desiccation-induced ion leakage in the moss *Atrichum androgynum*. *S. Afr. J. Bot.* 65(3): 212-217.

BECKETT, R. P., CSINTALAN, Z., TUBA, Z. (2000): ABA treatment increases both the desiccation tolerance of photosynthesis, and nonphotochemical quenching in the moss *Atrichum undulatum*. *Plant Ecol.* 151: 65-71.

BECKETT, R. P., HODDINOTT, N. (1997): Seasonal variations in tolerance to ion leakage following desiccation in the moss *Atrichum androgynum* from a KwaZulu-Natal Afromontane forest. *J. S. Afr. Bot.* 63(5): 276-279.

BECKETT, R. P., MARSCHALL, M., LAUFER, Z. (2005): Hardening enhances photoprotection in the moss *Atrichum androgynum* during rehydration by increasing fast- rather than slowrelaxing quenching. *J. Bryol*. 27: 7-12.

BENKŐ, ZS., JUHÁSZ, A., PÓCS, T. AND TUBA, Z. (2002): Desiccation survival times in different desiccation-tolerant plants. *Acta Biologica Szegediensis*, 46:231-233.

BERGAMINI, A., PAULI, D., PEINTINGER, M., SCHMID, B. (2001): Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. *J. Ecol.* 89: 920-929.

BERTHIER, J., BONNOT, E.-J., FABRE, M.-C, HÉBANT, C. (1974): L'appare sécréteur des Bryales: données morphologiques, ultrastructurales et cytochimiques. *Bull. Soc. Bot. France* 121(Suppl. Coll. Bryol.): 97-100.

BEWLEY, J. D. (1974): Protein synthesis and polyribosome stability upon desiccation of the aquatic moss *Hygrohypnum luridum*. *Can. J. Bot.* 52: 423-427.

BEWLEY, J. D. (1979): Physiological aspects of desiccation tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30: 195-238.

BEWLEY, J. D., KROCHKO, J. E. (1982): Desiccation-tolerance. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., and Ziegler, H. (eds.). Physiological Plant Ecology. II. Water Relations and Carbon Assimilation. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, vol. 12 B, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 325-378.

BEWLEY, J. D., THORPE, T. A. (1974): On the metabolism of *Tortula ruralis* following desiccation and freezing: Respiration and carbohydrate oxidation. *Physiol. Plant.* 32: 147-153.

BIEBL, R. (1967): Temperaturresistenz tropischer Urwaldmoose. *Flora* 157: 25-30.

BIEBL, R. (1968): Über Wärmehaushalt und Temperaturresistenz arktischer Pflanzen in Westgrönland. *Flora Abt.* B 157: 327- 354.

BISBEE, K.E., GOWER, S.T., NORMAN, J.M., NORDHEIM, E.V. (2001): Environmental controls on ground cover species composition and productivity in a boreal black spruce forest. *Oecologia* 129: 261-270.

BOPP, M., STEHLE, E. (1957): Zur Frage der Wasserleitung in Gametophyten und Sporophyten der Laubmoose. *Z. Bot.* 45: 161-174.

BOSTON, H. L., FARMER, A. M., MADSEN, J. D., ADAMS, M. S., HURLEY, J. P. (1991): Light-harvesting carotenoids in two deep-water bryophytes. *Photosynthetica* 25: 61-66.

BOTTING R.S., FREDEEN A.L. (2006): Net ecosystem CO_2 exchange for moss and lichen dominated forest floors of old-growth sub-boreal spruce forests in central British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 235 (1-3) 240-251.

BOWEN, E. J. (1931): Water conduction in *Polytrichum commune*. *Ann. Bot.* 45: 175-200.

BOWEN, E. J. (1933a): The mechanism of water conduction in the Musci considered in relation to habitat. I. Mosses growing in wet environments. *Ann. Bot.* 47: 401-423.

BOWEN, E. J. (1933b): The mechanism of water conduction in the Musci considered in relation to habitat. II. Mosses growing in damp situations. *Ann. Bot.* 47: 635-661.

BOWEN, E. J. (1933c): The mechanism of water conduction in the Musci considered in relation to habitat. III. Mosses growing in dry environments. *Ann. Bot.* 47: 889-912.

BRADLEY K.L., PREGITZER K.S. (2007): Ecosystem assembly and terrestrial carbon balance under elevated CO_2. *Trends in Ecology & Evolution* 22 (10) 538-547.

BREUIL-SÉE, A. (1994): Reviviscence d' un bryophyte en anhydrobiose depuis un quart de siècle: critères cytologiques d' aptitude à la reviviscence de thallus de *Riccia macrocarpa* Lev. [Reviviscence of a bryophyte in anhydrobiosis for a quarter of a century: cytological criteria of reviviscence ability in *Riccia macrocarpa* Lev. thalli.]. Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris) Ser. III Sci. Vie 317: 245-252.

BROWN, D. H. (1982): Mineral nutrition. In Smith, A. J. E. Bryophyte Ecology, Chapman & Hall, London. Pp. 383-444.

BUCH, H. (1945): Über die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose (Part 1). *Soc. Sci. Fenn., Comment. Biol.* 9(16): 1-44.

BUCH, H. (1947): Über die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose. (Part 2). *Soc. Sci. Fenn., Comment. Biol.* 9(20): 1-61.

BUCH, H., EVANS, A. W., VERDOORN, F. (1938): A preliminary check list of the Hepaticae of Europe and America (North of Mexico). *Ann. Bryol.* 10: 3-8.

BUCHNER P., STUIVER C.E.E., WESTERMAN S., WIRTZ M., HELL R., HAWKESFORD M.J., DE KOK L.J. (2004): Regulation of sulfate uptake and expression of sulfate transporter genes in Brassica oleracea as affected by atmospheric H_2S and pedospheric sulfate nutrition. *Plant Physiology* 136 (2) 3396-3408.

BUKHOV, N. G., KOPECKY, J., PFÜNDEL, E. E., KLUGHAMMER, C., HEBER, U. (2001): A few molecules of zeaxanthin per reaction centre of photosystem II permit effective thermal dissipation of light energy in photosystem II of a poikilohydric moss. *Planta* 212: 739-748.

BUSBY, J. R., WHITFIELD, D. W. A. (1978): Water potential, water content, and net assimilation of some boreal forest mosses. Can. *J. Bot.* 56: 1551-1558.

CALLAGHAN, T. V., CARLSSON, B. A., SONESSON, M., TEMESVÁRY, A. (1997): Between-year variation in climate-related growth of circumarctic populations of the moss *Hylocomium splendens*. *Funct. Ecol.* 11: 157-165.

CALLAGHAN, T. V., COLLINS, N. J., CALLAGHAN, C. H. (1978): Photosynthesis, growth, and reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland. *Oikos* 31: 73-88.

CALLAGHAN, T. V., PRESS, M. C., LEE, J. A., ROBINSON, D. L., ANDERSON, C. W. (1999): Spatial and temporal variability in the responses of Arctic terrestrial ecosystems to environmental change. *Polar Res.* 18: 191-197.

CAMPBELL, B.D., SMITH, D.M.S. (2000): A synthesis of recent global change research on pasture and rangeland production: reduced uncertainties and their management implications. *Agric Ecosyst Environ.* 82: 39-55.

CAMPBELL, J. L., MITCHELL, M. J., GROFFMAN, P. M., CHRISTENSON, L. M., HARDY, J. P. (2005): Winter in northeastern North America: a critical period for ecological processes. *Front. Ecol. Environ.* 3: 314-322.

CARLETON, T. J., DUNHAM, K. M. M. (2003): Distillation in a boreal mossy forest floor. *Can. J. Forest Res.* 33: 663-671.

CAVALCANTI PORTO, K. (1992): [Bryoflora of a lowland forest and submontane forest in Pernambuco state, Brazil. 2. Comparative ecological analysis of the forests. *]. Cryptogamie, Bryol. Lichenol.* 13: 187-219.

CHANG, S.C., LAI, I-L., WU, J.-T. (2002): Estimation of fog deposition on epiphytic bryophytes in a subtropical montane forest ecosystem in northeastern Taiwan. *Atmospheric Res.* 64: 159-167.

CHAPIN III, F.S., MATSON, P.A., MOONEY, H.A. (2002): Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer-Verlag, p. 436.

CLEE, D. A. (1939): The morphology and anatomy of *Pellia epiphylla* considered in relation to the mechanism of absorption and conduction of water. *Ann. Bot.* 3(9): 105- 111.

CLYMO, R. S. (1970): The growth of *Sphagnum*: Methods and measurement. *J. Ecol.* 58: 13-49.

CLYMO, R.S., HAYWARD, P.M. (1982): The ecology of Sphagnum. In: A.J.E. SMITH (Szerk.): *Bryophyte Ecology*. London: Chapman & Hall, pp. 229-289.

COLBERT, J. T. (1979): Spatial relations of stem hydroids to branch hydroids in four pleurocarpous mosses. *Proc. Iowa Acad. Sci.* 86(4): 145-148.

COLLINS, N. J., OECHEL, W. C. (1974): The pattern of growth and translocation of photosynthate in a tundra moss, *Polytrichum alpinum*. *Can. J. Bot.* 52: 355-363.

COUFALOVÁ, E. (1951). Maximální vodní jímavost mechových polštářů a její hydrologický význam. *Biologia (Bratislava)* 12: 255-265.

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

COXSON D.S., WILSON J.A. (2004): Carbon gain in Cladina mitis from mixed feather moss mats in a sub-alpine spruce-fir forest: The role of soil respiratory carbon dioxide release. *Symbiosis* 37 (1-3) 307-321.

COXSON, D. S., MACKEY, R. L. (1990): Diel periodicity of photosynthetic response in the subalpine moss *Pohlia wahlenbergii*. *Bryologist* 93: 417-422.

COXSON, D. S., MCINTYRE, D. D., VOGEL, H. J. (1992): Pulse release of sugars and polyols from canopy bryophytes in tropical montane rain forest (Guadeloupe, French West Indies). *Biotropica* 24(2a): 121-133.

CURTIS P.S., WANG X.Z. (1998): A meta-analysis of elevated CO_2 effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* 113 (3) 299-313.

CSINTALAN Z., PROCTOR M.C.F., TUBA Z. (1999): Chlorophyll fluorescence during drying and rehydration in the moss *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl. and *Grimmia pulvinata* (Hedw,) Sm. *Annals of Botany* 84 235-244.

CSINTALAN Z., TUBA Z., LAITAT E. (1995): Slow chlorophyll fluorescence, net CO_2 assimilation and carbohydrate responses in *Polytrichum formosum* to elevated CO_2 concentrations. 925-928. p. In: P. MATHIS (ed) Photosynthesis: from Light to Biosphere. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, 925-928

CSINTALAN, Z., PROCTOR, M. C. F., TUBA, Z. (1999): Chlorophyll fluorescence during drying and rehydration in the mosses *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl. and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. *Ann. Bot.* 84: 235-244.

CSINTALAN, Z., TAKÁCS, Z., PROCTOR, M. C. F., NAGY, Z., TUBA, Z. (2000): Early morning photosynthesis of the moss *Tortula ruralis* following summer dew fall in a Hungarian temperate dry sandy grassland. *Plant Ecol.* 151: 51-54.

DAVEY, M. C. (1997): Effects of continuous and repeated dehydration on carbon fixation by bryophytes from the maritime Antarctic. *Oecologia* 110: 25-31.

DAVEY, M. C., ELLIS-EVANS, J. C. (1996): The influence of water content on the light climate within Antarctic mosses characterized using an optical microprobe. *J. Bryol.* 19: 235- 242.

DAVEY, M. C., ROTHERY, P. (1996): Seasonal variation in respiratory and photosynthetic parameters in three mosses from the maritime Antarctic. *Ann. Bot.* 78: 719-728.

DAVY, V. A. DE. (1927): L'action du Milieu sur les Mousses. *Rev. Gen. de Bot.* 39: 711-726.

DE GRAAFF M.A., VAN GROENIGEN K.J., SIX J., HUNGATE B., VAN KESSEL C. (2006): Interactions between plant growth and soil nutrient cycling under elevated CO_2: a meta-analysis. *Global Change Biology* 12 (11) 2077-2091.

DE KOK L.J., STUIVER C.E.E., RUBINIGG M., WESTERMAN S., GRILL D. (1997): Impact of atmospheric sulfur deposition on sulfur metabolism in plants: H_2S as sulfur source for sulfur deprived Brassica oleracea L. *Botanica Acta* 110 (5) 411-419.

DE KOK L.J., STUIVER C.E.E., STULEN I. (1998): The impact of elevated levels of atmospheric H_2S on plants. 51-63. p. In: L.J.D. KOK and I. STULEN (eds) Responses of Plant Metabolism to Air Pollution and Global Change. Backhuys Publishers, Leiden, 51-63

DELACH, A., KIMMERER, R. W. (2002): The effect of *Polytrichum piliferum* on seed germination and establishment on iron mine tailings in New York. *Bryologist* 105: 249-255.

DELTORO, V. I., CALATAYUD, A., GIMENO, C., ABADIA, A., BARRENO, E. (1998a): Changes in chlorophyll a fluorescence, photosynthetic CO_2 assimilation and xanthophyll cycle interconversions during dehydration in desiccation-tolerant and intolerant liverworts. *Planta* 207: 224-228.

DELTORO, V. I., CALATAYUD, A., GIMENO, C., BARRENO, E. (1998b): Water relations, chlorophyll fluorescence, and membrane permeability during desiccation in bryophytes from xeric, mesic, and hydric environments. *Can. J. Bot.* 76: 1923-1929.

DELTORO, V. I., CALATAYUD, A., MORALES, F., ABADIA, A., BARRENO, E. (1999): Changes in net photosynthesis, chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle interconversions during freeze-thaw cycles in the Mediterranean moss *Leucodon sciuroides*. *Oecologia* 120: 499-505.

DELUCIA E.H., THOMAS R.B. (2000): Photosynthetic responses to CO_2 enrichment of four hardwood species in a forest understory. *Oecologia* 122 11-19.

DELUCIA E.H., TURNBULL M.H., WALCROFT A.S., GRIFFIN K.L., TISSUE D.T., GLENNY D., MCSEVENY T.M., WHITEHEAD D. (2003): The contribution of bryophytes to the carbon exchange for a temperate rainforest. *Global Change Biology* 9 (8) 1158-1170.

DELUCIA, E. H., NELSON, K., VOGELMANN, T. C., SMITH, W. K. (1996): Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. *Plant Cell Environ.* 19: 159- 170.

DELUCIA, E. H., TURNBULL, M. H., WALCROFT, A. S., GRIFFIN, K. L., TISSUE, D. T., GLENNY, D., MCSEVENY, T. M., WHITEHEAD, D. (2003): The contribution of bryophytes to the carbon exchange for a temperate rainforest. *Global Change Biol.* 9: 1158-1170.

DEORA, G. S., CHAUDHARY, B. L. (1991): Chlorophyll content in some bryophytes. *Indian Bot. Contract.* 8: 95-97.

DHINDSA, R. S. (1985): Non-autotrophic CO_2 fixation and drought tolerance in mosses. *J. Exper. Bot.* 36: 980-988.

DHINDSA, R. S., BEWLEY, J. D. (1978): Messenger RNA is conserved during drying of the drought-tolerant moss *Tortula ruralis*. Proc. *Nat. Acad. Sci.* USA 75: 842-846.

DHINDSA, R. S., MATOWE, W. (1981): Drought tolerance in two mosses: correlated with enzymatic defence against lipid peroxidation. *J. Exper. Bot.* 32: 79-91.

DHINDSA, R. S., PLUMB-DHINDSA, P., THORPE, T. A. (1981): Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *J. Exper. Bot.* 32: 93- 101.

DI NOLA, L., MAYER, A. M., HEYN, C. C. (1983): Respiration, photosynthesis and drought tolerance in mosses from various habitats in Israel. *Israel J. Bot.* 32(4): 189-202.

DILKS, T. J. K., PROCTOR, M. C. F. (1975): Comparative experiments on temperature responses of bryophytes: Assimilation, respiration and freezing damage. *J. Bryol.* 8: 317-336.

DILKS, T. J. K., PROCTOR, M. C. F. (1976a): Seasonal variation in desiccation tolerance in some British bryophytes. *J. Bryol.*9: 239-247.

DILKS, T. J. K., PROCTOR, M. C. F. (1976b): Effects of intermittent desiccation on bryophytes. *J. Bryol.* 9: 249-264.

DILKS, T. J. K., PROCTOR, M. C. F. (1979): Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes. *New Phytol.* 82: 97-114.

DRAKE B.G., GONZALEZMELER M.A., LONG S.P. (1997): More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO_2? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48 609-639.

DRAKE B.G., LEADLEY P.W. (1991): Canopy photosynthesis of crops and native plant-communities exposed to long-term elevated CO_2. *Plant Cell and Environment* 14 (8) 853-860.

DUCKETT, J. G., LIGRONE, R. (2003): What we couldn't have done if we'd stayed in Europe: Selection and serendipity in the Southern Hemisphere!. *Bull. Brit. Bryol.* Soc. 80: 19-21.

DUCKETT, J. G., PRESSEL, S. (2003): Studies of protonemal morphogenesis in mosses. IX. *Discelium nudum*, exquisite pioneer of unstable clay banks. *J. Bryol.* 25: 241-246.

DULAI, S., HORVÁTH, F., ORBÁN, S., DARKÓ, É., CSIZI, K., MOLNÁR, I. (2002): Water deficit under continuous light enhances the thermal stability of photosystem II in Homalothecium lutescens moss. Acta Biol. Szeged. 46(3-4): 159-160.

DURING, H. J. (1979): Life strategies of bryophytes: A preliminary review. *Lindbergia* 5: 2-18.

DURING, H. J. (1990): Clonal growth patterns among bryophytes. In: Groenendael, J. van and Kroon, H. de (eds.). Clonal Growth in Plants: Regulation and Function. SPB Academic Publishing, the Hague, pp. 153-176.

DURING, H. J. (1992): Ecological classifications of bryophytes and lichens. In: Bates, J. W. and Farmer, A. M. (eds.): Bryophytes and Lichens in a Changing Environment, Clarendon Press, Oxford, pp. 1-31.

DURING, H. J., LLORET, F. (1996): Permanent grid studies in bryophyte communities 1. Pattern and dynamics of individual species. *J. Hattori Bot. Lab.* 79: 1-41.

ECKSTEIN, R. L. (2000): Nitrogen retention by *Hylocomium splendens* in a subarctic birch woodland. *J. Ecol.* 88: 506- 515.

EDELMANN, H. G., NEINHUIS, C., JARVIS, M., EVANS, B., FISCHER, E., BARTHLOTT, W. (1998): Ultrastructure and chemistry of the cell wall of the moss *Rhacocarpus purpurascens* (Rhacocarpaceae): A puzzling architecture among plants. *Planta* 206: 315-321.

EL-SAADAWI, W., ZANATY, M. S. (1990): *Bryum bicolor* Dicks.and *Funaria hygrometrica* Hedw. develop remarkable persisting structures in extreme environment. *J. Hattori Bot. Lab.* 68: 285-291.

FARMER, A. M., BOSTON, H. L., ADAMS, M. S. (1988): Photosynthetic characters of a deepwater bryophyte from a clear, oligotrophic lake in Wisconsin, *U.S.A. Internat. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.* 23: 1912-1915.

FARRAR, J. F., SMITH, D. C. (1976): Ecological physiology of the lichen *Hypogymnia physodes.* III. The importance of the rewetting phase. *New Phytol.* 77: 93-103.

FEKETE, G., TUBA, Z., MELKÓ, E. (1988): Background processes at the population level during succession in grasslands on sand. *Vegetatio* 77: 33-41.

FIELD C.B., JACKSON R.B., MOONEY H.A. (1995): Stomatal responses to increased CO_2 - implications from the plant to the global-scale. *Plant Cell and Environment* 18 (10) 1214-1225.

FLOCK, J. A. W. (1978): Lichen-bryophyte distribution along a snow-cover-soil-moisture gradient, Niwot Ridge, Colorado. *Arct. Alp. Res.* 10: 31-47.

FORMAN, R. T. T. (1969): Comparison of coverage, biomass and energy as measures of standing crop of bryophytes on various ecosystems. *Bull. Torrey Bot. Club* 96: 582-591.

FRAHM, J. P., KLAUS, D. (2001): Bryophytes as indicators of recent climate fluctuations in Central Europe. *Lindbergia* 26: 97-104.

FRAHM, J.-P. (1985): The ecological significance of the costal anatomy in the genus *Campylopus*. *Abst. Bot.* 9, suppl. 2: 159-169.

FREEMAN C., KIM S.Y., LEE S.H., KANG H. (2004): Effects of elevated atmospheric CO_2 concentrations on soil microorganisms. *Journal of Microbiology* 42 (4) 267-277.

FURNESS, S. B., GRIME, J. P. (1982a): Growth rate and temperature responses in bryophytes. I. An investigation of *Brachythecium rutabulum*. *J. Ecol.* 70: 513-523.

FURNESS, S. B., GRIME, J. P. (1982b): Growth rate and temperature responses in bryophytes II. A comparative study of species of contrasted ecology. *J. Ecol.* 70: 525-536.

GABERSCIK, A., MARTINCIC, A. (1987): Seasonal dynamics of net photosynthesis and productivity of *Sphagnum papillosum*. *Lindbergia* 13: 105-110.

GABRIEL, R. M. DE ALMEIDA. (2000): Ecophysiology of Azorean Forest Bryophytes. Ph.D. thesis, Department of Biology, Imperial College of Science, Technology and Medicine, Silwood Park, England, 308 pp.

GABRIEL, R., BATES, J. W. (2003): Responses of photosynthesis to irradiance in bryophytes of the Azores laurel forest. *J. Bryol.* 25: 101-105.

GATES, D. M. (1962): Yellowstone field research seminar II, report. In: Schaefer, V. J. (ed.). Final report, second Yellowstone field research seminar, Publication No. 5, Atmospheric Sciences Research Center, State University of New York, Albany, pp. 32-33.

GELLERMAN, J. L., ANDERSON, W. H., RICHARDSON, F. G., SCHLENK, H. (1975): Distribution of arachidonic and eicosapentaenoic acids in the lipids of mosses. *Biochim. Biophys. Acta* 338: 277-290.

GELLERMAN, J. L., ANDERSON, W. H., SCHLENK, H. (1972): Highly unsaturated lipids of *Mnium, Polytrichum, Marchantia*, and *Matteuccia*. *Bryologist* 75: 550-557.

GERDOL, R. (1996): The seasonal growth pattern of *Sphagnum magellanicum* Brid. in different microhabitats on a mire in the southern Alps (Italy). *Oecol. Mont.* 5(1): 13-20.

GERDOL, R., BONORA, A., MARCHESINI, R., GUALANDRI, R., PANCALDI, S. (1998): Growth response of *Sphagnum capillifolium* to nighttime temperature and nutrient level: Mechanisms and implications for global change. *Arct. Alp. Res.* 30: 388-395.

GIMINGHAM, C. H., BIRSE, E. M. (1957): Ecological studies on growth-form in bryophytes. I. orrelations between growth-form and habitat. *J. Ecol.* 45: 533-545.

GIVEN, D. R. (1980): Vegetation on heated soils at Karapiti, central North Island, New Zealand, and its relation to ground temperature. *N. Z. J. Bot.* 18: 1-13.

GLIME, J. M. (1987a): Growth model for *Fontinalis duriaei* based on temperature and flow conditions. *J. Hattori Bot. Lab.* 62: 101-109.

GLIME, J. M. (1987b): Temperature optima of *Fontinalis novaeangliae*: Implications for its distribution. *Symp. Biol. Hung.* 35: 569-576.

GLIME, J. M., IWATSUKI, Z. (1994): Geothermal communities of Ponponyama, Hokkaido, Japan. *J. Hattori Bot. Lab.* 75: 133- 147.

GLIME, J. M., ROHWER, F. (1983): The comparative effects of ethylene and 1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid on two species of *Fontinalis*. *J. Bryol.* 12: 611-616.

GOLD, W. G., GLEW, K. A., DICKSON, L. G. (2001): Functional influences of cryptobiotic surface crusts in an alpine tundra basin of the Olympic Mountains, Washington, *U.S.A. Northw. Sci.* 75: 315-326.

GONG, M., CHEN, S.-N., SONG, Y.-Q., LI, Z.-G. (1997): Effect of calcium and calmodulin on intrinsic heat tolerance in relation to antioxidant systems in maize seedlings. *Austral. J. Plant Physiol.* 23: 371-379.

GREEN, T. G. A., SNELGAR, W. P. (1982): A comparison of photosynthesis in two thalloid liverworts. *Oecologia* 54: 275-280.

GRIME, J. P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Nat.* 111: 1169-1195.

GRIME, J. P., RINCON, E. R., WICKERSON, B. E. (1990): Bryophytes and plant strategy theory. *J. Linn. Soc. Bot.* 104: 175-186.

GUPTA, R. K. (1977): A study of photosynthesis and leakage of solutes in relation to the desiccation effects in bryophytes. *Can. J. Bot.* 55: 1186-1194.

GUSCHINA, I. A., HARWOOD, J. L., SMITH, M., BECKETT, R. P. (2002): Abscisic acid modifies the changes in lipids brought about by water stress in the moss *Atrichum androgynum*. *New Phytol.* 156: 255-264.

HAAS, K. (1982): The surface lipids of *Saelania* moss gametophytes: A comparison with cuticular wax of higher plants. In: Cutler D. F., Alvin, K. L., and Price, C. E. (eds.) The Plant Cuticle. Academic Press, New York. pp. 225- 230.

HAKALA, K., SEWÓN, P. (1992): Reserve lipid accumulation and translocation of C14 in the photosynthetically active and senescent shoot parts of *Dicranum elongatum*. *Physiol. Plant.* 85: 111-119.

HAMERLYNCK, E. I., CSINTALAN, Z., NAGY, Z., TUBA, Z., GOODIN, D, HENEBRY, G. I. (2002): Ecophysiological consequences of contrasting microenvironments on the desiccation tolerant moss *Tortula ruralis*. *Oecologia* 131: 498-505.

HAMERLYNCK, E., TUBA, Z., CSINTALAN, Z., NAGY, Z., HENEBRY, G., GOODIN, D. (2000): Diurnal variation in photochemical dynamics and surface reflectance of the desiccation-tolerant moss, *Tortula ruralis*. *Plant Ecol.* 151: 55-63.

HAMILTON, J.G., DELUCIA, E.H., GEORGE, K., NAIDU, S.L., FINZI, AC, SCHLESINGER, W.H. (2002): Forest carbon balance under elevated CO_2. *Oecologia*, 131: 250-260.

HANSLIN, H. M., BAKKEN, S., PEDERSEN, B. (2001): The impact of watering regime and ambient relative humidity on the effect of density on growth in two boreal forest mosses, *Dicranum majus* and *Rhytidiadelphus loreus*. *J. Bryol.* 23: 43-54.

HANSON, D. T., SWANSON, S., GRAHAM, L. E., SHARKEY, T. D. (1999): Evolutionary significance of isoprene emission from mosses. *Amer. J. Bot.* 86: 634-639.

HARLEY, P. C., MONSON, R. K., LERSAU, M. T. (1999): Ecological and evolutionary aspects of isoprene emission from plants. *Oecologia* 118: 109-123.

HARLEY, P. C., TENHUNEN, J. D., MURRAY, K. J., BEYERS, J. (1989): Irradiance and temperature effects on photosynthesis of tussock tundra *Sphagnum* mosses from the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska. *Oecologia* 79: 251-259.

HARRER, R. (2003): Associations between light-harvesting complexes and Photosystem II from *Marchantia polymorpha* L. determined by two- and three-dimensional electron microscopy. *Photosyn. Res.* 75(3): 249-258.

HÄTTENSCHWILER S., KORNER C. (1996): Effects of elevated CO_2 and increased nitrogen deposition on photosynthesis and growth of understory plants in spruce model ecosystems. *Oecologia* 106 (2) 172-180.

HEARNSHAW G. F., PROCTOR, M. C. F. (1982): The effect of temperature on the survival of dry bryophytes. *New Phytol.* 90: 221-228.

HÉBANT, C. (1970): A new look at the conducting tissues of mosses (Bryopsida): Their structure, distribution and significance. *Phytomorphology* 20: 390-410.

HÉBANT, C. (1977): The Conducting Tissues of Bryophytes. J. Cramer, Lehre, Germany, 157 pp. + 80 Plates.

HEBER, U., BILGER, W., BLIGNY, R., LANGE, O. L. (2000): Phototolerance of lichens, mosses and higher plants in an alpine environment: Analysis of photoreactions. *Planta* 211: 770-780.

HEBER, U., BUKHOV, N. G., SHUVALOV, V. A., KOBAYASHI, Y., LANGE, O. L. (2001): Protection of the photosynthetic apparatus against damage by excessive illumination in homoiohydric leaves and poikilohydric mosses and lichens. *J. Exper. Bot.* 52: 1999-2006.

HEBER, U., HEDRICH, R., SHUVALOV, V. A. (2005): Mechanisms of phototolerance in higher plants and poikilohydric organisms. Accessed 12 July 2005 at <http://www.biozentrum.uniwuerzburg. de/fileadmin/REPORT/BOT1/bot1004.htm>.

HEDDAD, M., ADAMSKA, I. (2002): The evolution of light stress proteins in photosynthetic organisms. *Compar. Funct. Genomics* 3: 504-510.

HEEGAARD, E. (1997): Morphological variation within *Andreaea blyttii* in relation to the environment on Hardangervidda, western Norway: A quantitative analysis. *Bryologist* 100: 308-323.

HEIJDEN, E. VAN DER, VERBEEK, S. K., KUIPER, P. J. C. (2000): Elevated atmospheric CO_2 and increased nitrogen deposition: effects on C and N metabolism and growth of the peat moss *Sphagnum recurvum* P. Beauv. var. *mucronatum* (Russ.) Warnst. *Global Change Biol.* 6: 201-212.

HERSCHBACH C., VAN DER ZALM E., SCHNEIDER A., JOUANIN L., DE KOK L.J., RENNENBERG H. (2000): Regulation of sulfur nutrition in wild-type and transgenic poplar

over-expressing gamma-glutamylcysteine synthetase in the cytosol as affected by atmospheric H_2S. *Plant Physiology* 124 (1) 461-473.

HICKLENTON, P. R., OECHEL, W. C. (1976): Physiological aspects of the ecology of *Dicranum fuscescens* in the subarctic. I. Acclimation and acclimation potential of CO_2 exchange in relation to habitat, light, and temperature. *Can. J. Bot.* 54: 1109-1119.

HICKLENTON, P. R., OECHEL, W. C. (1977a): Physiological aspects of the ecology of *Dicranum fuscescens* in the sub-arctic. II. Seasonal patterns of organic nutrient content. *Can. J. Bot.* 55: 2168-2177.

HICKLENTON, P. R., OECHEL, W. C. (1977b): The influence of light intensity and temperature on the field carbon dioxide exchange of *Dicranum fuscescens* in the subarctic. *Arct. Alp. Res.* 9: 407-419.

HOBBIE, S. E. (1996): Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecol. Monogr.* 66: 503-522.

HOEVEN, E. C. VAN DER, DURING, H. J. (1997): The effect of density on size frequency distributions in chalk grassland bryophyte populations. *Oikos* 80: 533-539.

HOEVEN, E. C. VAN DER. (1999): Reciprocal transplantations of three chalk grassland bryophytes in the field. *Lindbergia* 24: 23- 28.

HOHE, A., RENSING, S. A., MILDNER, M., LANG, D., RESKI, R. (2002): Day length and temperature strongly influence sexual reproduction and expression of a novel MADS-box gene in the moss *Physcomitrella patens*. *Plant Biol.* 4: 595-602.

HUDSON, M. A., BRUSTKERN, P. (1965): Resistance of young and mature leaves of *Mnium undulatum* (L.) to frost. *Planta* 66: 135-155.

HUGLY, S., KUNST, L., BROWSE, J., SOMERVILLE, C. (1989): Enhanced thermal tolerance of photosynthesis and altered chloroplast ultrastructure in a mutant of *Arabidopsis* deficient in lipid desaturation. *Plant Physiol*. 90: 1134- 1142.

HUNECK, S. (1983): Chemistry and biochemistry of bryophytes. In: Schuster, R. M. (ed.). New Manual of Bryology. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, pp. 1-116.

HUNTLEY, B. J. (1971): Vegetation. In: Zindern Bakker, E. M. van, Winterbottom, J. M., and Dyer, R. A. (eds.). Marion and Prince Edward Islands; Report on the South African Biological and Geological Expedition, 1965-1966. A. A. Balkema, Capetown.

HYMUS G.J., ELLSWORTH D.S., BAKER N.R., LONG S.P. (1999): Does free-air carbon dioxide enrichment affect photochemical energy use by evergreen trees in different seasons? A chlorophyll fluorescence study of mature loblolly pine. *Plant Physiology* 120 1183-1191.

HYVONEN R., AGREN G.I., LINDER S., PERSSON T., COTRUFO M.F., EKBLAD A., FREEMAN M., GRELLE A., JANSSENS I.A., JARVIS P.G., KELLOMAKI S., LINDROTH A., LOUSTAU D., LUNDMARK T., NORBY R.J., OREN R., PILEGAARD K., RYAN M.G., SIGURDSSON B.D., STROMGREN M., VAN OIJEN M., WALLIN G. (2007): The likely impact of elevated CO_2 , nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytologist* 173 (3) 463-480.

JÄGERBRAND, A. K., MOLAU, U., ALATALO, J. M. (2003): Responses of bryophytes to simulated environmental change at Latnjajaure, northern Sweden. *J. Bryol.* 25: 163-168.

JAMES, T. A. (1981): Stable carbon isotope analysis of mosses and lichens growing in xeric and moist habitat. *Bryologist* 84: 79-81.

JAUHIAINEN, J., SILVOLA, J., VASANDER, H. (1998): Effects of increased carbon dioxide and nitrogen supply on mosses. In: Bates, J. W., Ashton, N. W., and Duckett, J. G. (eds.). Bryology for the Twenty-first Century. Maney Publishing and the British Bryological Society, UK, pp. 343-360.

JOHNSON, L. C., SHAVER, G. R., GIBLIN, A. E., NADELHOFFER, K. J., RASTETTER, E. R., LAUNDRE, J. A., MURRAY, G. L. (1996): Effects of drainage and temperature on carbon balance of tussock tundra microcosms. *Oecologia* 108: 737-748.

JONASSON, S., MICHELSEN, A., SCHMIDT, I. K., NIELSEN, E. V. (1999): Responses in microbes and plants to changed temperature, nutrient, and light regimes in the arctic. *Ecology* 80: 1828-1843.

JONES M.B., DONNELLY A. (2004): Carbon sequestration in temperate grassland ecosystems and the influence of management, climate and elevated CO_2. *New Phytologist* 164 (3) 423-439.

KADOTA, A., SATO, Y., WADA, M. (2000): Intracellular chloroplast photorelocation in the moss *Physcomitrella patens* is mediated by phytochrome as well as by a blue-light receptor. *Planta* 210: 932-937.

KALAPOS, T., MÁZSA, K. (2001): Juniper shade enables terricolous lichens and mosses to maintain high photochemical efficiency in a semiarid temperate sand grassland. *Photosynthetica* (Prague) 39: 263-268.

KALINA J., URBAN O., CAJANEK M., KURASOVA I., SPUNDA V., MAREK M.V. (2001): Different responses of Norway spruce needles from shaded and exposed crown layers to the prolonged exposure to elevated CO_2 studied by various chlorophyll a fluorescence techniques. *Photosynthetica* 39 (3) 369-376.

KALLIO, P., HEINONEN, S. (1973): Ecology of *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) *Brid. Rept. Kevo Subarct. Res. Stat.* 10: 43-54.

KANG, B. G., BURG, S. P. (1972): Involvement of ethylene in phytochrome-mediated carotenoid synthesis. *Plant Physiol*. 49: 631-633.

KAPPEN, L., LANGE, O. L., SCHULZE, E. D., EVENARI, M., BUSCHBOM, U. (1979): Ecophysiological investigations on lichens of the Negev desert. 6. Annual course of photosynthetic production of *Ramalina maciformis* (Del.) *Bory. Flora Jena* 168: 85-108.

KARUNEN, P., ARO, E. M. (1979): Fatty acid composition of polar lipids in *Ceratodon purpureus* and *Pleurozium schreberi*. *Physiol. Plant.* 45: 265-269.

KAWAI, I. (1991a): Systematic studies on the conducting tissue of the gametophyte in Musci (18). On the relationship between the stem and the rhizome. *Ann. Rept. Bot. Gard.*, Fac. Sci. Kanazawa Univ. 14: 17-25.

KEELING, C.D., WHORF, T.P. (2005): Atmospheric CO_2 records from sites in the SIO air sampling network. In: *Trends: A Compendium of Data on Global Change, Carbon Dioxide Information Analysis Center*, Oak Ridge, USA.

KEEVER, C. (1957): Establishment of *Grimmia laevigata* on bare granite. *Ecology* 38: 422-429.

KENNEDY, A. D. (1996): Antarctic fellfield response to climate change: A tripartite synthesis of experimental data. *Oecologia* 107: 141-150.

KERSHAW, K. A., WEBBER, M. R. (1986): Seasonal changes in the chlorophyll content and quantum efficiency of the moss *Brachythecium rutabulum*. *J. Bryol.* 14: 151-158.

KERSTIENS G. (1998): Shade-tolerance as a predictor of responses to elevated CO_2 in trees. *Physiologia Plantarum* 102 (3) 472-480.

KERSTIENS G. (2001): Meta-analysis of the interaction between shade-tolerance, light environment and growth response of woody species to elevated CO_2. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 22 (1) 61-69.

KOSKIMIES-SOININEN, K., NYBERG, H. (1991): Effects of temperature and light on the glycolipids of *Sphagnum fimbriatum*. *Phytochemistry* 30: 2529-2536.

KÖRNER, C., COCHRANE, P. (1983): Influence of plant physiognomy on leaf temperature on clear midsummer days in the Snowy Mountains, south-eastern Australia. *Acta Oecol., Oecol. Plant.* 4: 117-124.

KRAVCHENKO, I. K., DOROSHENKO, E. V. (2003): Nitrogen-fixing activity in peat soils from a raised bog. *Microbiology/Mikrobiologiya* 72(1): 111-116.

LANGE, O. L. (1969): CO_2-Gaswechsel von Moosen nach Wasserdampfaufnahme aus dem Luftraum. *Planta* (Berlin) 89: 90-94.

LARCHER, W. (1983): Physiological Plant Ecology, corrected printing of the second printing. Springer-Verlag, New York, 303 pp.

LARCHER, W. (1995): Physiological Plant Ecology. Springer, Berlin, 506 pp.

LEWIS SMITH, R. I. (1988a): Aspects of cryptogam water relations at a continental Antarctic site. *Polarforschung* 58: 139-153.

LEWIS SMITH, R. I. (1988b): Recording bryophyte microclimate in remote and severe environments. In: Glime, J. M. (ed.). Methods in Bryology, Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Miyazaki, Japan, pp. 275-284.

LI, J., LIU, Y., CAO, T., WU, Y., SHI, J. (1999): A comparative study on ecophysiological characteristics of the two overwintering host mosses of gallaphids. *Nova Hedw.* 68: 233-240.

LI, Y., GLIME, J. M., LIAO, C. (1992): Responses of two interacting *Sphagnum* species to water level. *J. Bryol.* 17: 59-70.

LICHTENTHALER, H.K. (1987): Chlorophylls and carotenoids, the pigments of photosynthetic membranes. *Methods Enzymol.* 148: 350-382.

LIGRONE, R., DUCKETT, J. G. (1994): Cytoplasmic polarity and endoplasmic microtubules associated with the nucleus and organelles are ubiquitous features of food conducting cells in bryalean mosses (Bryophyta). *New Phytol.* 127: 601-614.

LIGRONE, R., DUCKETT, J. G. (1998): The leafy stems of Sphagnum (Bryophyta) contain highly differentiated polarized cells with axial arrays of endoplasmic microtubules. *New Phytol.* 140: 567-579.

LIGRONE, R., DUCKETT, J. G., RENZAGLIA, K. S. (2000): Conducting tissues and phyletic relationships of bryophytes. Philosoph. Trans. Roy. Soc. London B 355(1398): 795-813.

LITZGUS, J. D., COSTANZO, J. P., BROOKS, R. J., LEE, R. E. J. (1999): Phenology and ecology of hibernation in spotted turtles (*Clemmys guttata*) near the northern limit of their range. *Can. J. Zool.* 77: 1348-1357.

LIU, Y., CAO, T., GLIME, J. M. (2003): The changes of membrane permeability of mosses under high temperature stress. *Bryologist* 106: 53-60.

LIU, Y., CHEN, J., ZHANG, L. (2001a): Photosynthetic characteristics of two *Plagiomnium* mosses in summer and winter. *Chin. J. Appl. Ecol.* 12(1): 39-42.

LIU, Y., LI, Z.-Y., CAO, T., GLIME, J. M. (2004): The influences of high temperature stress on cell damage and shoot survival rates of *Plagiomnium acutum*. *J. Bryol.* 26: 265-271.

LIU, Y.-D. (2000): Studies on physioecology of the winter host mosses for Chinese gall aphids. Unpublished Ph.D. thesis, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang, China, 157 pp.

LIU, Y.-D., ZHU, J.-Y., CHEN, J., TONG, C. (2001b): Relationships of water content to photosynthesis, respiration and water potential in three species of mosses. *J. Wuhan. Bot. Res.* 19(2): 135-142.

LOESCH, R., KAPPEN, L., WOLF, A. (1983): Productivity and temperature biology of two snowbed bryophytes. *Polar Biol.* 1: 243-248.

LONGTON, R. E. (1979): Climatic adaptation of bryophytes in relation to systematics. In: Bryophyte Systematics. Systematics Association Special Vol. No. 14, Academic Press, New York, pp. 511-531.

LORCH, W. (1931): Anatomie der Laubmoose. In: Linsbauer, K. (ed.). Handbuch der Pflanzenanatomie VII/I. Gebrüder Borntrager, Berlin, 358 pp.

LOVELOCK, C. E., JACKSON, A. E., MELICK, D. R., SEPPELT, R. D. (1995a): Reversible photoinhibition in Antarctic moss during freezing and thawing. *Plant Physiol.* 109: 955-961.

LOVELOCK, C. E., OSMOND, C. B., SEPPELT, R. D. (1995b): Photoinhibition in the Antarctic moss *Grimmia antarctici* Card. when exposed to cycles of freezing and thawing. *Plant Cell Environ.* 18: 1395-1402.

LOVELOCK, C. E., ROBINSON, S. A. (2002): Surface reflectance properties of Antarctic moss and their relationship to plant species, pigment composition and photosynthetic function. *Plant Cell Environ.* 25: 1239-1250.

LOWELL, J. (1998): Drought-adaptation in the leaf-border of *Atrichum undulatum*. *J. Bryol.* 20: 227-230.

MABERLY, S. C. (1985): Photosynthesis by *Fontinalis antipyretica*. 1. Interaction between photon irradiance, concentration of carbon dioxide and temperature. *New Phytol.* 100: 127-140.

MACARTHUR, R. H., WILSON, E. O. (1967): Theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.

MACHUKA, J., BASHIARDES, S., RUBEN, E., SPOONER, K., CUMING, A., KNIGHT, C., COVE, D. (1999): Sequence analysis of expressed sequence tags from an ABA-treated cDNA library identifies stress response genes in the moss *Physcomitrella patens*. *Plant Cell Physiol*. 40: 378-387.

MÄGDEFRAU, K. (1935): Untersuchungen über die Wasserversorgung des Gametophyten und Sporophyten der Laubmoose. *Zeitschr. Bot.* 29: 337-375.

MÄGDEFRAU, K. (1969): Die Lebensformen der Laubmoose. Vegetatio 16: 285-297.

MÄGDEFRAU, K. (1982): Life-forms of bryophytes. In: Smith, A. J. E. Bryophyte Ecology. Chapman and Hall, London, pp. 45-58.

MAKINO A., MAE T. (1999): Photosynthesis and plant growth at elevated levels of CO_2. *Plant and Cell Physiology* 40 (10) 999-1006.

MALEK, L., BEWLEY, J. D. (1978): Protein synthesis related to cold temperature stress in the desiccation-tolerant moss *Tortula ruralis*. *Physiol. Plant.* 43: 313-319.

MARCHAND, P. J. (1991): Life in the Cold. An introduction to winter ecology. University Press of New England, Hanover, 239 pp.

MARCHAND, P. J. (1993): The underside of winter. *Nat. Hist.* 2: 51- 56.

MAREK M.V., SPRTOVA M., URBAN O., SPUNDA V. (2001): Chlorophyll a fluorescence response of Norway spruce needles to the long-term effect of elevated CO_2 in relation to their position within the canopy. *Photosynthetica* 39 (3) 437-445.

MARGARIS, N. G., KALAITZAKIS, J. (1974): Soluble sugars from some Greek mosses. *Bryologist* 77: 470-472.

MARSCHALL, M., PROCTOR, M. C. (2004): Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and total carotenoids. *Ann. Bot.* 94: 593-603.

MARTIN, C. E., ADAMSON, V. J. (2001): Photosynthetic capacity of mosses relative to vascular plants. *J. Bryol.* 23: 319-323.

MARTIN, C. E., CHURCHILL, S. P. (1982): Chlorophyll concentrations and *a*/*b* ratios in mosses collected from exposed and shaded habitats in Kansas. *J. Bryol.* 12: 297- 304.

MARTÍNEZ ABAIGAR, J., NÚÑEZ OLIVERA, E. (1998): Ecophysiology of photosynthetic pigments in aquatic bryophytes. In: Bates, J. W., Ashton, N. W., and Duckett, J. G. (eds.). Bryology for the Twenty-first Century. Maney Publishing and the British Bryological Society, UK, pp. 277-292.

MASAROVIČOVÁ E. ELIÁS, P. (1987): Some ecophysiological features in woodland mosses in SW Slovakia 2. *Chlorophyll content and photosynthesis. Symp. Biol. Hung*. 35: 113-123.

MASEYK, K. S., GREEN, T. G. A., KLINAC, D. (1999): Photosynthetic responses of New Zealand *Sphagnum* species. *N. Z. J. Bot.* 37: 155-165.

MELICK, D. R., SEPPELT, R. D. (1992): Loss of soluble carbohydrates and changes in freezing point of Antarctic bryophytes after leaching and repeated freeze-thaw cycles. *Antarct. Sci.* 4: 399-404.

MELICK, D. R., SEPPELT, R. D. (1994): Seasonal investigations of soluble carbohydrates and pigment levels in Antarctic bryophytes and lichens. *Bryologist* 97: 13-19.

MEYER, H., SANTARIUS, K. A. (1998): Short-term thermal acclimation and heat tolerance of gametophytes of mosses. *Oecologia* 115: 1-8.

MIGLIETTA F., RASCHI A., BETTARINI I., RESTI R., SELVI F. (1993): Natural CO_2 springs in Italy: a resource for examining long-term response of vegetation to rising atmospheric CO_2 concentrations. *Plant Cell and Environment* 16 (7) 873-878.

MINIBAYEVA, F., BECKETT, R. P. (2001): High rates of extracellular superoxide production in bryophytes and lichens, and an oxidative burst in response to rehydration following desiccation. *New Phytol.* 152: 333-341.

MISHLER, B. D., OLIVER, M. J. (1991): Gametophytic phenology of *Tortula ruralis*, a desiccation-tolerant moss, in the Organ Mountains of southern New Mexico. *Bryologist* 94: 143- 153.

MIZUSHIMA, U. (1980): Water relations in *Entodon rubicundis* (Mitt.) Jaeg. *Proc. Bryol. Soc. Japan* 2(9): 124-126.

MOORE B.D., CHENG S.H., SIMS D., SEEMANN J.R. (1999): The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO_2. *Plant Cell and Environment* 22 (6) 567-582.

MOORE, C. J., LUFF, S. E., HALLAM, N. D. (1982): Fine structure and physiology of the desiccation-tolerant mosses, *Barbula torquata* Tayl. and *Triquetrella papillata* (Hook. F. and Wils.) Broth., during desiccation and rehydration. *Bot. Gaz.* 143: 358-367.

NAGAO, M., MINAMI, A., ARAKAWA, K., FUJIKAWA, S., TAKEZAWA, D. (2005): Rapid degradation of starch in chloroplasts and concomitant accumulation of soluble sugars associated with ABA-induced freezing tolerance in the moss *Physcomitrella patens*. J. *Plant Physiol*. 162: 169-180.

NAGY Z., CZÓBEL S., BALOGH J., HORVÁTH L., FÓTI S., PINTÉR K., WEIDINGER T., CSINTALAN Z., TUBA Z. (2005): Carbon balance of Hungarian grasslands in years with contrasting weather conditions. *Acta Biologica Szegediensis* 49 (1-2) 131-132.

NAKATSUBO, T. (1994): The effect of growth form on the evaporation in some subalpine mosses. *Ecol. Res.* 9(3): 245-250.

NASH, T. H. III, WHITE, S. L., MARSH, J. E. (1977): Lichen and moss distribution and biomass in hot desert ecosystems. *Bryologist* 80: 470-479.

NOAILLES, M. (1978): Etude ultrastructurale de la récupération hydrique aprè une période de sècheresse chez une hypnobryale: *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt. Ann. Sci. Nat. Bot. Paris 12e Ser. 19(4): 249-265.

NOBUHARA, H. (1979): Relationship between the number of shoots in a cushion and transpiration in *Bryum argenteum*. *Proc. Bryol. Soc. Japan* 2(7): 91-92.

NORBY R.J., COTRUFO M.F., INESON P., O'NEILL E.G., CANADELL J.G. (2001): Elevated CO_2, litter chemistry, and decomposition: a synthesis. *Oecologia* 127 (2) 153-165.

NOWAK R.S., ELLSWORTH D.S., SMITH S.D. (2004): Functional responses of plants to elevated atmospheric CO_2 - do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist* 162 (2) 253-280.

NÖRR, M. (1974): Hitzeresistenz bei Moosen. [Heat resistance of mosses.]. *Flora* 163: 388-397.

O'NEILL, K.P. (2000): Bryophytes in the global carbon budget. In: A.J. SHAW, B. GOFFINET (Szerk.) *Bryophyte Biology*, Cambridge: Cambridge University Press, pp. 344-368.

OCHI, H. (1952): The preliminary report on the osmotic value, permeability, drought and cold resistance of mosses. *Bot. Mag. Tokyo* 65: 763-764.

OECHEL W.C. & VAN CLEVE K. (1986) The role of Bryophytes in Nutrient Cycling in the Taiga. In: K. VAN CLEVE, F.S. CHAPIN III, P.W. FLANAGAN, L.A. VIERECK, C.T. DYRNESS (Szerk): *Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga, Ecological Studies 57*, New York: Springer Verlag, pp. 121-137.

ØKLAND, R. H., ØKLAND, T. (1996): Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. II. Effects of density. *J. Ecol.* 4: 63-69.

OLIVER, M. J. (1996): Desiccation tolerance in vegetative plant cells. *Physiol. Plant.* 97: 779-787.

OLIVER, M. J., BEWLEY, J. D. (1984): Desiccation and ultrastructure in bryophytes. *Advances in Bryology* 2: 91- 131.

OLIVER, M. J., TUBA, Z., MISHLER, B. D. (2000): The evolution of vegetative desiccation tolerance in land plants. *Plant Ecol.* 151: 85-100.

OLIVER, M. J., WOOD, A. J., O'MAHONY, P. (1997): How some plants recover from vegetative desiccation: A repair based strategy. Acta *Physiol. Plant.* 19: 419-425.

OSBORNE C.P., DRAKE B.G., LAROCHE J., LONG S.P. (1997): Does long-term elevation of CO_2 concentration lncrease photosynthesis in forest floor vegetation? Indiana strawberry in a Maryland forest. *Plant Physiology* 114 337-344.

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

PANNEWITZ, S., GREEN, T. G. A., SCHEIDEGGER, C., SCHLENSOG, M., SCHROETER, B. (2003): Activity pattern of the moss *Hennediella heimii* (Hedw.) Zand. in the Dry Valleys, Southern Victoria Land, Antarctica during the mid-austral summer. *Polar Biol.* 26: 545-551.

PARK, J., MITCHELL, M. J., MCHALE, P. J., *ET AL*. (2004): Impacts of changing climate and atmospheric deposition on N and S losses from a forested watershed of the Adirondack Mountains, New York State. *Global Change Biol.* 9: 1602- 1619.

PEDERSEN, B., HANSLIN, H. M., BAKKEN, S. (2001): Testing for positive density-dependent performance in four bryophyte species. *Ecology* 82: 70-88.

PENCE, V. C. (1998): Cryopreservation of bryophytes: the effects of abscisic acid and encapsulation dehydration. *Bryologist* 101: 278-281.

PENUELAS J., ESTIARTE M. (1998): Can elevated CO_2 affect secondary metabolism and ecosystem function? *Trends in Ecology & Evolution* 13 (1) 20-24.

PETERSON, W. L., MAYO, J. M. (1975): Moisture stress and its effect on photosynthesis in *Dicranum polysetum*. *Can. J. Bot.* 53: 2897-2900.

PÓCS, T. (1982): Tropical forest bryophytes. In: Smith, A. J. E. (ed.). *Bryophyte Ecology*. Chapman & Hall, London. Chapt. 3, pp. 59-104.

POORTER H., NAVAS M.L. (2003): Plant growth and competition at elevated CO_2: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist* 157 (2) 175-198.

POST, A. (1990): Photoprotective pigment as adaptive strategy in the Antarctic moss *Ceratodon purpureus*. *Polar Biol.* 10: 241-245.

PRENTICE, I.C., FARQUHAR, G.D., FASHAM, M.J.R., GOULDEN, M.L., HEIMANN, M., JARAMILLO, V.J., KHESGHI, H.S., LE QUERE, C., SCHOLES, R.J., WALLACE, D.W.R. (2001): The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: J.T. HOUGHTON, Y. DING, D.J. GRIGGS, M. NOGUER, P.J. VAN DER LINDEN, X. DAI, K. MASKELL, C.A. JOHNSON (Szerk.): *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge, Cambridge University Press.

PRINS, H. H. T. (1981): Why are mosses eaten in cold environments only? *Oikos* 38: 374-380.

PROCTOR, M. C. (2002): Ecophysiological measurements on two pendulous forest mosses from Uganda, *Pilotrichella ampullacea* and *Floribundaria floribunda*. *J. Bryol.* 24: 223- 232.

PROCTOR, M. C. F. (1979a): Structure and eco-physiological adaptations in bryophytes. In: Clarke, G. C. S. and Duckett, J. G. (eds.). Bryophyte Systematics. Systematic Association special volume 14. Academic Press, London, pp. 479-509.

PROCTOR, M. C. F. (1979b): Surface wax on the leaves of some mosses. *J. Bryol.* 10: 531-538.

PROCTOR, M. C. F. (1980): Diffusion resistances in bryophytes. In: Grace, J., Ford, E. D., and Jarvis, P. G. (eds.). Plants and their Atmospheric Environments, 21st Symp. Brit. Ecol. Soc., Edinburgh, pp. 219-229. Chapter 4-5: Adaptive Strategies: Growth and Life Forms 53

PROCTOR, M. C. F. (1981): Physiological ecology of bryophytes. *Adv. Bryol.* 1: 79-166.

PROCTOR, M. C. F. (1982): Physiological ecology: Water relations, light and temperature responses, carbon balance. In: Smith, A. J. E. (ed.). Bryophyte Ecology. Chapman and Hall, London, pp. 333-381.

PROCTOR, M. C. F. (1984): Structure and ecological adaptation. In: Dyer, A. F. and Duckett, J. G. (eds.). The Experimental Biology of Bryophytes. Academic Press, London, pp. 9-37.

PROCTOR, M. C. F. (1990): The physiological basis of bryophyte production. International Symposium on Bryophyte Ecology, Edinburgh, UK.

PROCTOR, M. C. F. (1999): Water-relations parameters of some bryophytes evaluated by thermocouple psychrometry. *J. Bryol.* 21: 263-270.
PROCTOR, M. C. F. (2000a): Mosses and alternative adaptation to life on land. *New Phytol.* 148: 1-6.
PROCTOR, M. C. F. (2000b): The bryophyte paradox: Tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecol.* 151: 41-49.
PROCTOR, M. C. F. (2001): Patterns of desiccation tolerance and recovery in bryophytes. *Plant Growth Reg.* 35(2): 147-156.
PROCTOR, M. C. F. (2005): Why do Polytrichaceae have lamellae? *J. Bryol.* 27: 221-229.
PROCTOR, M. C. F., PENCE, V. C. (2002): Vegetative tissues: bryophytes, vascular 'resurrection plants' and vegetative propagules. In: Pritchard, H. & Black, M. (eds.). Desiccation and Plant Survival. CABI Publishing, Wallingford, pp. 207-237.
PROCTOR, M. C., SMIRNOFF, N. (2000): Rapid recovery of photosystems on rewetting desiccation-tolerant mosses: Chlorophyll fluorescence and inhibitor experiments. *J. Exper. Bot.* 51: 1695-1704.
RABOTNOV, T. A. (1975): On phytocoenotypes. *Phytocoenologia* 2: 66-72.
RAMENSKY, L. G. (1938): [Introduction to the geobotanical study of complex vegetations]. Selkhozgiz, Moscow.
RAO, K. R., KUMAR, N. R., REDDY, A. N. (1979): Studies of photosynthesis in some liverworts. *Bryologist* 82: 286-288.
RASCHI A., MIGLIETTA F., TOGNETTI R., VAN GARDINGEN P.R. (1997): Plant responses to elevated CO_2: evidence from natural springs. Cambridge: Cambridge University Press, p. 272.
RASTORFER, J. R. (1971): Effects of temperature on carbon dioxide compensation points of the moss *Drepanocladus uncinatus*. *Antarct. J. U. S.* 6(5): 162-163.
RASTORFER, J. R. (1972): Comparative physiology of four west Antarctic mosses. *Antarct. Res. Ser.* 20: 143-161.
RASTORFER, J. R., HIGGINBOTHAM, N. (1968): Rates of photosynthesis and respiration of the moss *Bryum sandbergii* as influenced by light intensity and temperature. *Amer. J. Bot.* 55: 1225-1229.
RAVEN, J. A. (1991): Implications of inorganic carbon utilization: Ecology, evolution, and geochemistry. *Can. J. Bot.* 69: 908- 924.
RAVEN, J. A., GRIFFITHS, H., SMITH, E. C., VAUGHN, K. C. (1998): New perspectives in the biophysics and physiology of bryophytes. In: Bates, J. W., Ashton, N. W., and Duckett, J. G. (eds.). Bryology in the Twenty-first Century. Maney Publishing and the British Bryological Society, UK, pp. 261- 275.
RAYMOND, J. A., FRITSEN, C. H. (2000): Ice-active substances associated with Antarctic freshwater and terrestrial photosynthetic organisms. *Antarct. Sci.* 12: 418-424.
RAYMOND, J. A., FRITSEN, C. H. (2001): Semipurification and ice recrystallization inhibition activity of ice-active substances associated with Antarctic photosynthetic organisms. *Cryobiology* 43(1): 63-70.
RICE, S. K., COLLINS, D., ANDERSON, A. M. (2001): Functional significance of variation in bryophyte canopy structure. *Amer. J. Bot.* 88: 1568-1576.
RICE, S. K. GILES, L. (1996): The influence of water content and leaf anatomy on carbon isotope discrimination and photosynthesis in *Sphagnum*. *Plant Cell Environ.* 19: 118-124.
RICHARDSON, D. H. S. (1981): The Biology of Mosses. John Wiley & Sons, Inc., N. Y., 220 pp.
RICHARDSON, D. H. S., NIEBOER, J. E. (1980): Surface binding and accumulation of metals in lichens. In: Cook, C. B., Pappas, P. W., and Rudolph, E. D. (eds.): Cellular Interactions in Symbiotic and Parasitic Associations. 5th Ann. Colloq. Coll. Biol. Sci., Ohio State Univ. Press, pp. 75- 94.
RIELEY, J. O., RICHARDS, P. W., BEBBINGTON, A. D. L. (1979): The ecological role of bryophytes in a North Wales woodland. *J. Ecol.* 67: 497-527.

RIEMENSCHNEIDER A., NIKIFOROVA V., HOEFGEN R., DE KOK L.J., PAPENBROCK J. (2005): Impact of elevated H_2S on metabolite levels, activity of enzymes and expression of genes involved in cysteine metabolism. *Plant Physiology and Biochemistry* 43 (5) 473-483.

RINCÒN, E. (1993): Growth responses of six bryophyte species to different light intensities. *Can. J. Bot.* 71: 661-665.

RINCÒN, E., GRIME, J. P. (1989): An analysis of seasonal patterns of bryophyte growth in a natural habitat. *J. Ecol.* 77: 447-455.

ROBINSON, S. A., WASLEY, J., POPP, M., LOVELOCK, C. E. (2000): Desiccation tolerance of three moss species from continental Antarctica. Austral. J. *Plant Physiol*. 27: 379-388.

RUDOLPH, H. (1990): Biochemical and physiological aspects of bryophytes. In: Zinsmeister, H. D. and Mues, R. (eds.). Bryophytes, Their Chemistry and Chemical Taxonomy, Proceedings of the Phytochemical Society of Europe 29, Oxford University Press, Oxford, pp. 227-252.

RUDOLPH, H., KABSCH, U., SCHMIDT-STOHN, G. (1977): Aenderungen des Chloroplastenpigment-spiegels bei *Sphagnum magellanicum* im Verlauf der Synthese von Sphagnorubin und anderer Membranochromer Pigmente. *Zeits. Pflanzenphysiol.* 82: 107-116.

RUNDEL, P. W., LANGE, O. L. (1980): Water relations and photosynthetic response of a desert moss. *Flora* 169: 329- 335.

RUSSELL, A. J., KNIGHT, M. R., COVE, D. J., KNIGHT, C. D., TREWAVAS, A. J., WANG, T. L. (1996): The moss, *Physcomitrella patens*, transformed with apoaequorin cDNA responds to cold shock, mechanical perturbation and *p*H with transient increases in cytoplasmic calcium. *Transgen. Res.* 5(3): 167-170.

RUSSELL, S. (1988): Measurement of bryophyte growth. 1. Biomass (harvest) techniques. In: J.M. Glime (Szerk.):. *Methods in Bryology. Proceedings of the Bryological Methods Workshop*, Mainz, Germany, Hattori Bot. Lab., Nichinan, Japan, pp. 249-257.

RÜTTEN, D., SANTARIUS, K. A. (1992a): Age related differences in frost sensitivity of the photosynthetic apparatus of two *Plagiomnium* species. *Planta* 187: 224-229.

RÜTTEN, D., SANTARIUS, K. A. (1992b): Relationship between frost tolerance and sugar concentration of various bryophytes in summer and winter. *Oecologia* 91: 260-265.

RÜTTEN, D., SANTARIUS, K. A. (1993a): Seasonal variation in frost tolerance and sugar content of two *Plagiomnium* species. *Bryologist* 96: 564-568.

RÜTTEN, D., SANTARIUS, K. A. (1993b): Cryoprotection of *Plagiomnium affine* induced by various natural and artificial substances. *Can. J. Bot.* 71: 793-798.

RYDGREN, K., ØKLAND, R. H., ØKLAND, T. (1998): Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. 4. Effects of experimental fine-scale disturbance. *Oikos* 82: 5-19.

RYDIN, H. (1984): Some factors affecting temperature in *Sphagnum* vegetation: An experimental analysis. Cryptog. Bryol. Lichénol. 5: 361-372.

SAKAI, N., NAKATSUBO, T., KANDA, H., MASUZAWA, T. (2001): Carbon storage and photosynthetic capacity of the moss *Racomitrium barbuloides* Card. under various light conditions. *Hikobia* 13: 327-334.

SALVUCCI, M. E., BOWES, G. (1981): Induction of reduced photorespiration activity in submersed and amphibious aquatic macrophytes. *Plant Physiol*. 67: 335-340.

SARAFIS, V. (1971): A biological account of *Polytrichum commune*. N. Zeal. J. Bot. 9: 711-724.

SCANDRETT, A., GIMINGHAM, C. H. (1989): Experimental investigation of bryophyte interactions on a dry heathland. *J. Ecol.* 77: 838-852.

SCHEIRER, D. C., GOLDKLANG, I. J. (1977): Pathway of water movement in hydroids of *Polytrichum commune* Hedw. (Bryopsida). *Amer. J. Bot.* 64: 1046-1047.

SCHMIDT-STOHN, G. (1977): Aenderungen der plastidenpigmente bei *Sphagnum magellanicum* Brid. in Abhaengigkeit von Standort, *Verfaerbungsgrad und Alter. Z. Pflanzenphysiol.* 81: 289-303.

SCHMITT, J. M., SCHRAMM, M. J., PFANZ, H., COUGHLAN, S., HEBER, U. (1985): Damage to chloroplast membranes during dehydration and freezing. *Cryobiology* 22: 93-104.

SCHOFIELD, W. B. (1985): Introduction to Bryology. Macmillan Publishing Co., New York, 431 pp.

SCHONBECK, M. W., BEWLEY, J. D. (1981a): Responses of the moss *Tortula ruralis* to desiccation treatments. I. Effects of minimum water content and rates of dehydration and rehydration. *Can. J. Bot.* 59: 2698-2706.

SCHONBECK, M. W., BEWLEY, J. D. (1981b): Responses of the moss Tortula ruralis to desiccation treatments. II. Variations in desiccation tolerance. *Can. J. Bot.* 59: 2707-2712.

SCHROETER, B., SANCHO, L. G., VALLADARES, F. (1999): In situ comparison of daily photosynthetic activity patterns of saxicolous lichens and mosses in Sierra de Guadarrama, central Spain. *Bryologist* 102: 623-633.

SCHWABE, W. W. (1990): Lunularic acid in growth and dormancy of liverworts. In: Chopra, R. N. and Bhatla, S. C. (eds.). Bryophyte Development: Physiology and Biochemistry, CRC Press, Ann Arbor, pp. 245-257.

SEEL, W. E., HENDRY, G. A. F., LEE, J. A. (1992a): Effects of desiccation on some activated oxygen processing enzymes and anti-oxidants in mosses. *J. Exper. Bot.* 43: 1031-1037.

SEEL, W. E., HENDRY, G. A. F., LEE, J. A. (1992b): The combined effects of desiccation and irradiance on mosses from xeric and hydric habitats. *J. Exper. Bot.* 43: 1023-1030.

SILVOLA, J. (1985): CO_2 dependence of photosynthesis in certain forest and peat mosses and simulated photosynthesis at various actual and hypothetical CO_2 concentrations. *Lindbergia* 11: 86-93.

SILVOLA, J. (1990): Combined effects of varying water content and CO_2 concentration on photosynthesis in *Sphagnum fuscum*. *Holarct. Ecol.* 13: 224-228.

SILVOLA, J. (1991): Moisture dependence of CO_2 exchange and its recovery after drying in certain boreal forest and peat mosses. *Lindbergia* 17: 5-10.

SIMON, T. (1987): The leaf-area index of three moss species (*Tortula ruralis*, *Ceratodon purpureus*, and *Hypnum cupressiforme*). *Symp. Biol. Hung.* 35: 699-706.

SINGH, J., BLACKWELL, B., MILLER, R., BEWLEY, D. (1984): Membrane organization of the desiccation tolerant moss *Tortula ruralis* in several dehydrated states. Abstracts, Annual Meeting of the American Society of Plant Physiologists, 12-17 Aug., 1984): Univ. Calif. – Davis, p. 31.

SKRÉ, O., OECHEL, W. C. (1981): Moss functioning in different taiga ecosystems in interior Alaska. I. Seasonal, phenotypic, and drought effects on photosynthesis and response patterns. *Oecologia* 48: 50-59.

SKRÉ, O., OECHEL, W. C., MILLER, P. M. (1983a): Moss leaf water content and solar radiation at the moss surface in a mature black spruce forest in central Alaska. *Can. J. Forest Res.* 13: 860-868.

SKRÉ, O., OECHEL, W. C., MILLER, P. M. (1983b): Patterns of translocation of carbon in four common moss species in a black spruce (*Picea mariana*) dominated forest in interior Alaska. *Can. J. Forest Res.* 13: 869-878.

SLUKA, Z. A. (1983): The dependence of the chlorophyll content and the leaf-area of mosses on the ecological conditions. Vest. Mosk. Univ. Ser. XVI Biol. 37(3): 24-29.

SMIRNOFF N. (1993): The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist* 125 (1) 27-58.

SMITH, A. J. E. (ed.). (1982a): Bryophyte Ecology. Chapman & Hall, New York, 511 pp.

SMITH, A. J. E. (1982b): Epiphytes and epiliths. In: Smith, A. J. E. (ed.). Bryophyte Ecology, Chapman & Hall, New York, pp. 191-228.

SMITH, R. I. L. (1988): Aspects of cryptogam water relations at a continental Antarctic site. *Polarforschung* 58: 139-153.

SMITH, R. L. (1990): Ecology and Field Biology. Harper and Row, Publishers, New York. Chapt. 3.

SONESSON, M., GEHRKE, C., TJUS, M. (1992): CO_2 environment, microclimate and photosynthetic characteristics of the moss *Hylocomium splendens* in a subarctic habitat. *Oecologia* 92: 23-29.

STARK, L. R. (2002): Invited Essay, New Frontiers in Bryology and Lichenology: Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses. *Bryologist* 105: 204-218.

STARK, L. R., MCLETCHIE, D. N., MISHLER, B. D. (2001): Sex expression and sex dimorphism in sporophytic populations of the desert moss *Syntrichia caninervis*. *Plant Ecol.* 157: 183- 196.

STEARNS, S. C. (1976): Life history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51: 3-47.

STEARNS, S. C. (1989): Trade-offs in life-history evolution. *Funct. Ecol.* 3: 259-268.

STEWART, G. R., LEE, J. R. (1972): Desiccation injury in mosses. II. The effects of moisture stress on enzyme levels. *New Phytol.* 71: 461-466.

SUBA, J., KISZELY-VAMOSI, A., LEGRADY, GY., ORBÁN, S. (1982): Examination of the photosynthetic fixation 14 CO_2 on bryophyte and lichen species. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 28(1,2): 181-191.

SUIRE, C. (1975): Les donnees actuelles sur la chimie des bryophytes. *Rev. Bryol. Lichenol.* 41: 105-256.

SULEIMAN, A. A. A., BACON, J., CHRISTIE, A., LEWIS, D. H. (1979): The carbohydrates of the leafy liverwort *Plagiochila asplenioides* (L.) Dum. *New Phytol.* 82: 439-448.

SULEIMAN, A. A. A., LEWIS, D. H. (1980): Carbohydrate metabolism in the leafy liverwort, *Plagiochila asplenioides* (L.) Dum. var. *major* Nees. *New Phytol.* 84: 45-58.

SVEINBJÖRNSSON, B., OECHEL, W. C. (1981): Controls on carbon dioxide exchange in two *Polytrichum* moss species, 2. The implications of belowground plant parts on the whole plant carbon balance. *Oikos* 36: 348-354.

SWANSON, R. V., FLANAGAN, L. B. (2001): Environmental regulation of carbon dioxide exchange at the forest floor in a boreal black spruce ecosystem. *Agric. Forest Meteorol.* 108(3): 165-181.

TANGNEY, R. S. (1998): The architecture of the Lembophyllaceae (Musci). *J. Hattori Bot. Lab.* 84: 37-47.

TANSLEY, A. G., CHICK, E. (1901): Notes on the conducting tissue system in the Bryophyta. *Ann. Bot.* 15: 1-39.

TAYLOR, T. N. (1988): The origin of land plants: Some answers, more questions. *Taxon* 37: 805-833.

THOMAS, R. J., RYDER, S. H., GARDNER, M. I., SHEETZ, J. P., NICHOLS, S. D. (1996): Photosynthetic function of leaf lamellae in *Polytrichum commune*. *Bryologist* 99: 6-11.

TIESZEN, L. L., JOHNSON, P. L. (1968): Pigment structure of some arctic tundra communities. *Ecology* 49: 370-373.

TOGNETTI R., LONGOBUCCO A., MIGLIETTA F., RASCHI A. (1998): Transpiration and stomatal behaviour of Quercus ilex plants during the summer in a Mediterranean carbon dioxide spring. *Plant Cell and Environment* 21 (6) 613-622.

TRYNOSKI, S. E., GLIME, J. M. (1982): Direction and height of bryophytes on four species of northern trees. *Bryologist* 85: 281-300.

TUBA Z., CSINTALAN Z., PROCTOR M.C.F. (1996a): Photosynthetic responses of a moss, Tortula ruralis, ssp ruralis, and the lichens Cladonia convoluta and C-furcata to water deficit and short periods of desiccation, and their ecophysiological significance: A baseline study at present-day CO_2 concentration. *New Phytologist* 133 (2) 353-361.

TUBA Z., SZENTE K., NAGY Z., CSINTALAN Z., KOCH J. (1996b): Responses of CO_2 assimilation, transpiration and water use efficiency to long-term elevated CO_2 in perennial C_3 xeric loess steppe species. *Journal of Plant Physiology* 148 356-361.

TUBA, Z. (1984): Changes in the photosynthetic pigment system of the drought tolerant *Tortula ruralis* during daily desiccation. In: Vana, J. (ed.). Proceedings of the Third Meeting of *Bryologist*s from Central and East Europe, Univerzita Karlova, Praha, pp. 343-352.

TUBA, Z. (1985): Photosynthetic pigment responses in *Tortula ruralis* during daily desiccation. *Abstr. Bot.* 9, Suppl. 2: 231-239.

TUBA, Z. (1987): Light, temperature and desiccation responses of CO_2-exchange in the desiccation-tolerant moss, *Tortula ruralis*. *Symp. Biol. Hung.* 35: 137-149.

TUCKER, E. B., COSTERTON, J. W., BEWLEY, J. D. (1975): The ultrastructure of the moss *Tortula ruralis* on recovery from desiccation. *Can. J. Bot.* 53: 94-101.

UCHIDA, M., MURAOKA, H., NAKATSUBO, T., BEKKU, Y., UENO, T., KANDA, H., KOIZUMI, H. (2002): Net photosynthesis, respiration, and production of the moss *Sanionia uncinata* on a glacier foreland in the High Arctic, Ny-Ålesund, Svalbard. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 34: 287-292.

ULYCHNA, K. O. (1963): Age of the gametophytes of *Polytrichum commune* Hedw. and *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. Eur. in the plant groupings (communities) of Chomogora. Ukrajins'k. *Bot. Zurn.* 20(5): 61-67.

URBAN O. (2003): Physiological impacts of elevated CO_2 concentration ranging from molecular to whole plant responses. *Photosynthetica* 41 (1) 9-20.

VALANNE, N. (1984): Photosynthesis and photosynthetic products in mosses. In: Dyer, A. F. and Duckett, J. G. (eds.). The Experimental Biology of Bryophytes, Academic Press, New York, pp. 257-274.

VALENTINI, R., MATTEUCCI, G., DOLMAN, A.J. (2000): Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 404: 861–865.

VAN DER HEIJDEN E., VERBEEK S.K., KUIPER P.J.C. (2000): Elevated atmospheric CO_2 and increased nitrogen deposition: effects on C and N metabolism and growth of the peat moss Sphagnum recurvum P. Beauv. var. mucronatum (Russ.) Warnst. *Global Change Biology* 6 (2) 201-212.

VASANDER, H. (1982): Plant biomass and production in virgin, drained and fertilized sites in a raised bog in southern Finland. *Annals of Botany Fennici*, 33: 39-44.

VISHVAKARMA, K. S., KAUL, A. (1988): Influence of moisture levels on growth of *Plagiochasma appendiculatum* Lehm. et Lindb. and *Reboulia hemisphaerica* (L.) Raddi on a comparative basis. Cryptog. Bryol. *Lichénol.* 9: 337-341.

VITT, D. H. (1990): Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients. *J. Linn. Soc. Bot*. 104: 35-59.

VOLK, O. H. (1984): Beiträge zur Kenntnis der Marchantiales in Suedwest-Afrika/Namibia. IV. Zur Biologie einiger Hepaticae mit besonderer Beruecksichtigung der Gattung *Riccia*. [Contribution to the knowledge of the Marchantiales in Southwest Africa/Namibia. IV. The biology of some Hepaticae with particular consideration of the genus *Riccia*.]. *Nova Hedw.* 39: 117-144.

WAL, R. VAN DER, BROOKER, R. (2004): Mosses mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems. *Funct. Ecol.* 18: 77-86.

WAL, R. VAN DER, LIESHOUT, S. M. J. VAN, LOONEN, M. J. J. E. (2001): Herbivore impact on moss depth, soil temperature and arctic plant growth. *Polar Biol.* 24: 29-32.

Warming, E. 1896): Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Bornträger, Berlin.

WATANABE, R. (1957): On some mosses growing in hotspring water. *Misc. Bryol. Lichenol.* 13: 2.

WATSON, M. A. (1979): Age structure and mortality within a group of closely related mosses. *Ecology* 60: 988-997.

WEIS, E., WAMPER, D., SANTARIUS, K. A. (1986): Heat sensitivity and thermal adaptation of photosynthesis in liverwort thalli. *Oecologia* 69: 134-139.

WELTZIN, J.F., HARTH, C., BRIDGHAM, S.D., PASTOR, J,. VONDERHARR, M. (2001): Production and microtopography of boy bryophytes: response to warming and water-table manipulations. *Oecologia*, 128: 557–565.

WERGER, M. J. A., DURING, H. J. (1989): A subterranean moss greenhouse in the Californian desert. *Bryologist* 92: 411- 412.

WHITEHEAD, D., GOWER, S. T. (2001): Photosynthesis and lightuse efficiency by plants in a Canadian boreal forest ecosystem. *Tree Physiol.* 21: 925-929.

WHITTAKER, R. H., BORMANN, F. H., LIKENS, G. E., SICCAMA, T. G. (1974): The Hubbard Brook Study: Forest biomass and production. *Ecol. Monogr.* 44: 233-254.

WOOD, A. J., DUFF, R. J., OLIVER, M. J. (1999): Expressed sequence tags (ESTs) from desiccated *Tortula ruralis* identify a large number of novel plant genes. *Plant Cell Physiol.* 40: 361-368.

WOODWARD F.I. (2002): Potential impacts of global elevated CO_2 concentrations on plants. *Current Opinion in Plant Biology* 5 (3) 207-211.

WÜRTH M.K.R., WINTER K., KÖRNER C. (1998a): *In situ* responses to elevated CO_2 in tropical forest understorey plants. *Functional Ecology* 12 (6) 886-895.

WÜRTH M.K.R., WINTER K., KÖRNER C. (1998b): Leaf carbohydrate responses to CO_2 enrichment at the top of a tropical forest. *Oecologia* 116 (1-2) 18-25.

ZACHERL, H. (1956): Physiologische und Okologische Untersuchungen über die innere Wasserleitung bei Laubmoosen. *Z. Bot.* 44: 409-436.

ZAMSKI, E., TRACHTENBERG, S. (1976): Water movement through hydroids of a moss gametophyte. *Israel J. Bot.* 25: 168-173.

ZECHMEISTER, H. G. (1995): Growth rates of five pleurocarpous moss species under various climatic conditions. *J. Bryol*. 18: 455-468.

ZENG, Q., CHEN, X., WOOD, A. J. (2002): Two early lightinducible protein (ELIP) cDNAs from the resurrection plant *Tortula ruralis* are differentially expressed in response to desiccation, rehydration, salinity, and high light. *J. Exper. Bot.* 53: 1197-1205.

ZENG, Q., WOOD, A. J. (2000): A cDNA encoding ribosomal protein RPL15 from the desiccation-tolerant bryophyte *Tortula ruralis*: mRNA transcripts are stably maintained in desiccated and rehydrated gametophytes. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 64: 2221-2224.

ZOTZ, G., BÜDEL, B., MEYER, A., ZELLNER, H., LANGE, O. L. (1997): Water relations and CO_2 exchange of tropical bryophytes in a lower montane rain forest in Panama. *Bot. Acta* 110: 9-17.

ZOTZ, G., ROTTENBERGER, S. (2001): Seasonal changes in diel CO_2 exchange of three central European moss species: A one-year field study. *Plant Biol.* 3: 661-669.

ZOTZ, G., SCHWEIKERT, A., JETZ, W., WESTERMAN, H. (2000): Water relations and carbon gain are closely related to cushion size in the moss *Grimmia pulvinata*. *New Phytol.* 148: 59-67

ZURZYCKI, J. (1974): The effect of blue and red radiation on the volume changes of *Funaria* chloroplasts in vivo. *Photosynthetica* 8: 338-343.

1. táblázat. A Fekete-erdőből származó mohafajok Fv/Fm, RFd, nettó asszimiláció (A) és sötétlégzés (Rd) értékei legalább 2 és fél hónapos emelt pCO_2 kezelés után. A CO_2 gázcsere adatok mértékegysége µmol $m^{-2}s^{-1}$. Zárójelben az átlagértékek szórása (SD) szerepel, a '*' $p < 5\%$-os, a '**' $p < 1\%$-os szignifikáns eltérést jelez a kontroll és a CO_2 kezelt átlagértékek között, (n>=3).

	Fv/Fm		**RFd**		**A**		**Rd**	
Fajok	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**
C. conicum	0.795 (0.017)	0.780 (0.021)	2.772 (0.1271)	2.467 (0.3371)	0.763 (0.069)	1.371** (0.201)	-0.533 (0.033)	-0.514 (0.024)
R. squarrosus	0.747 (0.007)	0.760 (0.007)	3.284 (0.2635)	3.127 (0.2006)	0.864 (0.358)	1.318 (0.024)	-1.668 (0.180)	-1.424* (0.082)
D. majus	0.752 (0.021)	0.787 (0.007)	2.628 (0.6024)	3.304 (0.4945)	0.182 (0.020)	0.144* (0.010)	-0.697 (0.043)	-0.745 (0.037)
H. cupressiforme	0.701 (0.021)	0.667* (0.020)	2.428 (0.4181)	2.251 (0.2735)	2.102 (0.732)	2.590* (0.492)	-1.766 (0.626)	-1.369* (0.343)
C. dendroides	0.723 (0.009)	0.729 (0.011)	2.881 (0.1414)	3.101 (0.0952)	1.175 (0.074)	1.427 (0.244)	-0.761 (0.155)	-0.782 (0.108)
P. undulatum	0.763 (0.016)	0.780 (0.001)	3.544 (0.4332)	3.335 (0.4238)	0.637 (0.121)	1.249* (0.277)	-1.077 (0.408)	-1.267 (0.086)
P. formosum	0.780 (0.018)	0.794 (0.017)	2.945 (0.2234)	3.228 (0.4052)	0.773 (0.089)	1.412* (0.227)	-0.717 (0.209)	-0.855 (0.023)
S. angustifolium	0.691 (0.031)	0.722 (0.025)	2.115 (0.2471)	2.247 (0.1755)	0.176 (0.035)	0.235 (0.016)	-1.139 (0.135)	-0.747** (0.046)

2. táblázat. A Fekete-erdőből származó mohafajok fotoszintetikus pigment-tartalom értékei (mg g^{-1} sz.t.) legalább 2 és fél hónapos emelt pCO_2 kezelés után. Zárójelben az átlagértékek szórása (SD) szerepel, a '*' $p < 5\%$-os szignifikáns eltérést jelez a kontroll és a CO_2 kezelt átlagértékek között, (n=3).

	klorofill-a		klorofill-b		klorofill a+b		karotinoidok	
Fajok	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**
C. conicum	2.674 (0.639)	4.643 (1.344)	0.988 (0.240)	1.655 (0.5012)	3.662 (0.875)	6.298 (1.845)	0.822 (0.172)	1.354 (0.327)
R. squarrosus	2.234 (0.529)	2.924 (0.449)	0.899 (0.220)	1.134 (0.1818)	3.133 (0.748)	4.058 (0.630)	0.808 (0.174)	1.032 (0.171)
D. majus	0.820 (0.299)	1.035 (0.269)	0.354 (0.133)	0.470 (0.1147)	1.174 (0.432)	1.505 (0.382)	0.244 (0.063)	0.297 (0.095)
H. cupressiforme	0.639 (0.192)	1.459* (0.446)	0.243 (0.075)	0.599* (0.1909)	0.882 (0.267)	2.058* (0.637)	0.312 (0.087)	0.617* (0.161)
C. dendroides	2.308 (0.354)	2.146 (0.598)	0.818 (0.112)	0.839 (0.2484)	3.126 (0.465)	2.985 (0.844)	0.760 (0.126)	0.789 (0.185)
P. undulatum	3.343 (1.147)	3.278 (0.878)	1.209 (0.427)	1.106 (0.2356)	4.551 (1.574)	4.384 (1.113)	1.013 (0.344)	1.047 (0.268)
P. formosum	1.511 (0.359)	2.658 (1.095)	0.545 (0.129)	0.846 (0.3667)	2.057 (0.488)	3.504 (1.462)	0.516 (0.093)	0.792 (0.313)
S. angustifolium	0.861 (0.184)	1.672* (0.433)	0.301 (0.084)	0.634* (0.1876)	1.162 (0.268)	2.305* (0.620)	0.366 (0.036)	0.575* (0.115)

3. táblázat. A Fekete-erdőből származó mohafajok össz fotoszintetikus pigment-tartalma (mg g^{-1} sz.t.) és klorofill a/b, valamint össz klorofill/karotinois aránya legalább 2 és fél hónapos emelt pCO_2 kezelés után. Zárójelben az átlagértékek szórása (SD) szerepel, a '*' $p < 5\%$-os, a '**' $p < 1\%$-os szignifikáns eltérést jelez a kontroll és a CO_2 kezelt átlagértékek között, (n=3).

	összes pigment		klorofill a/b		klorofill/karotinoid	
Fajok	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**
C. conicum	4.484 (1.045)	7.652 (2.172)	2.711 (0.109)	2.813 (0.0434)	4.433 (0.198)	4.610 (0.252)
R. squarrosus	3.941 (0.922)	5.090 (0.801)	2.487 (0.041)	2.581* (0.0337)	3.864 (0.103)	3.936 (0.077)
D. majus	1.418 (0.495)	1.802 (0.473)	2.324 (0.038)	2.195 (0.1070)	4.735 (0.471)	5.168 (0.571)
H. cupressiforme	1.195 (0.354)	2.676* (0.796)	2.630 (0.032)	2.444** (0.0469)	2.811 (0.110)	3.311* (0.267)
C. dendroides	3.886 (0.590)	3.774 (1.023)	2.817 (0.079)	2.571* (0.1301)	4.119 (0.083)	3.759 (0.320)
P. undulatum	5.564 (1.916)	5.430 (1.380)	2.772 (0.029)	2.945 (0.1617)	4.485 (0.176)	4.190 (0.137)
P. formosum	2.573 (0.581)	4.296 (1.775)	2.772 (0.045)	3.158** (0.0631)	3.958 (0.226)	4.402* (0.105)
S. angustifolium	1.528 (0.301)	2.880* (0.736)	2.892 (0.199)	2.658 (0.1107)	3.151 (0.439)	3.970 (0.298)

4. táblázat. A Fekete-erdőből származó mohafajok felső, zöld, fotoszintetikusan aktív részeinek szén- és nitrogéntartalma (mg kg^{-1} sz.t.), valamint szén/nitrogén aránya legalább 2 és fél hónapos emelt pCO_2 kezelés után. Zárójelben az átlagértékek szórása (SD) szerepel, a '*' $p < 5\%$-os, a '**' $p < 1\%$-os szignifikáns eltérést jelez a kontroll és a CO_2 kezelt átlagértékek között, (n=3).

(felső, zöld rész)	C		N		C/N	
Fajok	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**
C. conicum	270419 (9717.3)	291341* (6634.1)	16840 (981.2)	16374 (790.2)	16.07 (0.420)	17.81** (0.482)
R. squarrosus	317612 (7169.0)	319187 (4183.3)	16394 (593.3)	13804** (538.7)	19.38 (0.277)	23.14** (0.820)
D. majus	329244 (9624.5)	377502** (1207.8)	10542 (109.5)	10970** (101.2)	31.23 (0.911)	34.41** (0.270)
H. cupressiforme	256653 (12346.3)	322456** (3724.0)	10256 (381.1)	13598** (373.0)	25.02 (0.401)	23.72* (0.446)
C. dendroides	355158 (3686.7)	340351** (2979.7)	10156 (331.2)	10875 (459.4)	34.99 (0.819)	31.33** (1.060)
P. undulatum	342279 (3839.5)	374787** (3358.5)	17635 (1029.1)	13460** (46.61)	19.46 (1.366)	27.84** (0.170)
P. formosum	394728 (2585.4)	384752* (4282.8)	14851 (48.09)	17687** (306.7)	26.58 (0.197)	21.75** (0.138)
S. angustifolium	352796 (3008.3)	358344 (1843.7)	11130 (376.6)	9777** (228.0)	31.72 (0.825)	36.66** (0.712)

5. táblázat. A Fekete-erdőből származó mohafajok alsó, barna részeinek szén- és nitrogéntartalma (mg kg^{-1} sz.t.), valamint szén/nitrogén aránya legalább 2 és fél hónapos emelt pCO_2 kezelés után. Zárójelben az átlagértékek szórása (SD) szerepel, a '*' $p < 5\%$-os, a '**' $p < 1\%$-os szignifikáns eltérést jelez a kontroll és a CO_2 kezelt átlagértékek között, (n=3).

(alsó, barna rész)	C		N		C/N	
Fajok	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**	**kontroll**	**CO_2**
C. conicum	204622 (1197.2)	259484** (2086.1)	10956 (394.0)	12217** (246.6)	18.69 (0.578)	21.24** (0.400)
R. squarrosus	327928 (5666.7)	339884* (1431.9)	9384 (241.8)	10601** (84.88)	34.95 (0.753)	32.06** (0.124)
D. majus	304823 (3017.5)	331785** (2409.5)	8264 (122.7)	8958** (38.80)	36.89 (0.262)	37.04 (0.288)
H. cupressiforme	279123 (12139.9)	317112** (5242.0)	8045 (491.0)	8207 (474.7)	34.73 (1.306)	38.71* (1.770)
C. dendroides	332480 (2119.5)	322354** (1645.9)	7934 (139.3)	8726** (146.0)	41.91 (0.472)	36.95** (0.460)
P. undulatum	211503 (8209.7)	330092** (11337.7)	7554 (303.8)	10254** (320.1)	28.00 (0.123)	32.20** (1.087)
P. formosum	401680 (481.7)	391490** (1778.8)	11520 (146.3)	14450** (235.6)	34.87 (0.472)	27.10** (0.324)
S. angustifolium	340772 (3519.7)	349007* (1219.4)	8734 (45.00)	8596 (101.5)	39.02 (0.575)	40.61* (0.338)

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretném hálás köszönetemet kifejezni Prof. Dr. Tuba Zoltánnak, hogy megteremtette a vizsgálatok anyagi és eszközbeli hátterét, szakmai tanácsaival, ötleteivel támogatott, lehetővé tette az olaszországi, szlovéniai természetes CO_2 források melletti kutatómunkát.

Külön köszönettel tartozom témavezetőmnek, Dr. Csintalan Zsoltnak, hogy kutatómunkámat folyamatosan nyomon követte, a terepi mérésektől az adatfeldolgozásig. Az új ötleteim megvalósításában szakmai segítséget nyújtott. Az eredményekben rejlő lehetőségekre felhívta figyelmemet, ötleteivel, észrevételeivel támogatott. Gyermekeim születése után barátként és munkatársként tartotta velem és családommal a kapcsolatot és szakmai beszélgetésekkel ösztönzött. Hálás vagyok a fokozatszerzésem megszervezéséért.

Köszönöm férjemnek Bodor Lászlónak és Szüleinek a lelki támogatást, és a végtelen türelmet, amellyel lehetővé tették a dolgozat összeállítását.

Kiemelt köszönettel tartozom a Növénytani és Ökofiziológiai Intézet azon munkatársainak, akik közvetlenül segítettek a vizsgálatok megvalósításában: Molnár Anikónak a laboratóriumi vizsgálatokban nyújtott segítségét, Sóvári Attilának és Dr. Nagy Zoltánnak a Botanikus kerti adatgyűjtés technikai felügyeletét, Dr. Balogh Jánosnak a Tece-legelőn végzett mérésekben nyújtott segítségét, Benkő Zsuzsának közreműködését az olaszországi vizsgálatokban.

Köszönöm a Növénytani és Ökofiziológiai Intézet minden munkatársának a közös publikációs tevékenységét és a kellemes munkakörülményeket: Dr. Fóti Szilviának, Péli Evelinnek, Ürmös Zsoltnak, Dr. Szerdahelyi Tibornak, Dr. Nagy Jánosnak, Dr. Czóbel Szilárdnak, Dr. Szirmai Orsolyának, Pintér Krisztinának, Horváthné Angyal Piroskának, Pintér Lászlónénak (Maja néni) és a Botanikus kert valamennyi dolgozójának.

Köszönöm olasz és szlovén kollégáinknak az ottani mérések elvégzéséhez nyújtott támogatást: Antonio Raschi-nak és Mitja Kaligaric-nak.

Még egyszer köszönöm családomnak a kitartást, a lelki támaszt, gyermekeimnek a türelmet, a megértést, valamint Édesanyámnak és Édesapámnak a támogatását és Húgaimnak a segítségét.