

AZ EMELKEDŐ LÉGKÖRI CO₂-KONCENTRÁCIÓ HATÁSA NÖVÉNYKÖZÖSSÉGEK ÖSSZETÉTELÉRE, SZERKEZETÉRE ÉS PRODUKCIÓJÁRA*

TUBA ZOLTÁN

MTA-SZIE Növényökológiai Tanszéki Kutatócsoportja, Növénytani és Növényélettani Tanszék,
Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar, Szent István Egyetem
2103 Gödöllő, Páter Károly utca 1.

Elfogadva: 2005. november 2.

Kulcsszavak: klímaváltozás, cönológia, akklimatizáció, kompetíció, pillangósok, egyszikűek, kétszikűek, C₃-as és C₄-es növények, gyepék

Összefoglalás: Munkánkban az emelkedő légköri CO₂-koncentráció növényközösségek botanikai összetételére, szerkezetére és termelésére kifejtett hatását tekintetjük át az eddig ismertté vált fontosabb kutatási eredmények alapján. Egyik leglényegesebb következtetésként elmondhatjuk, hogy az emelt légköri CO₂-koncentráció növényközösségekre kifejtett ökológiai hatásai csak hosszú időtartamú (ún. long-term), sokéves, szabadföldi kísérletsorozatból ismerhetők meg, melyekben a CO₂-koncentráció hatása a térség adott klimatikus sajátosságaihoz együtt jelenik meg. A jelenlegi limitáló mennyiségű CO₂-koncentráció duplára növelése kezdetben és rövid/ebb távon előnyös, például növekedést és termelést fokozó hatású. Hosszabb és hosszú távon azonban igen árnyalt és legtöbbször nem előnyös jellegű válaszokat láthatunk a vizsgált vegetációk növényközösségeiben. Így a szárazanyag-termelés mennyisége akár csökkenhet is, emelkedés pedig csak többlet nitrogénbevitel mellett tapasztalható, amely a természetes vegetációban nem jellemző helyzet. Megváltozik a vegetáció botanikai szerkezete. Ez főként az egyszikűek, kétszikűek és a pillangósok eltérő ökofiziológiai akklimatizációjával és a megemelkedett C/N arány melletti nitrogénlimitációval hozható összefüggésbe. A hátrányos válaszú fajok egyedeiben a legtöbb esetben a szénhidráttartalom növekedése mellett csökken a fehérjénitrogéntartalom és gyengül a reprodukció. Mindez módosítja az átrendezi az egyes fajok növényközösségen belüli tömegviszonyait, a faj-egyeddiverzitást, utóbbiak pedig megváltoztatják az állományok fizionómiáját, a lomszerkezetet és állománymikroklímát, sőt a növény-állatközösségek kölcsönhatását is (VETELI et al. 2002).

A légköri CO₂-koncentráció emelkedésének ökológiai fontossága

A klímaváltozás következményeire vonatkozó becslésekben sok a bizonytalanság. Az éghajlattal összefüggő globális léptékű változások közül csupán egyetlen dolog tekinthető biztosnak: a légköri CO₂-koncentráció emelkedése. Az elmúlt kilencven év alatt a légkör CO₂-koncentrációja 280 ppm-ről 362 ppm-re nőtt, s várhatóan ez a növekedés tovább folytatódik, és évenként mintegy 1,5 ppm-nyi növekedésre lehet számítani. Ennek következtében az a század végére legalább a duplájára vagy azt megközelítő értékűre (600–700 μmol mol⁻¹) nő (HOUGHTON et al. 1990; WOODWARD 2002). Ha majd a további növekedés meg is szűnne, az addig duplájára emelkedett CO₂-koncentráció hatásával még hosszú ideig számolni kell. A CO₂-koncentráció növekedé-

* A VAHAVA project keretében készített tanulmány

sének és megduplázódásának klímaváltozást okozó hatásán kívül kiemelt szerepe van a növények életében is: ez növekedésük alapanyaga (LARCHER 1980). Megváltoztatja – többek között – a növények működését, produkcióját és összetételét, szaporodását, elterjedését. Az élet alapját képező növényi élet megváltoztatásán keresztül befolyásolja és átalakítja az egész földi életet, a hatás jellege és mértéke azonban földrajzi régióként más és más. Ezért a folyamat (növény)ökológiai hatásait minden klimatikus régióban meg kell ismerni (KÖRNER 1993a, TUBA 2005). Ezen ismeretek nélkülözhetetlenek a környezet- és természetvédelmi gyakorlat számára is, a nyilvánvaló mezőgazdasági (pl. gyepes és gyomfajok) vonatkozásokról nem is beszélve.

A földi összbiomassza szénmennyiségének 99%-a a természetes növényzetben található, míg a fennmaradó 1% esik csupán a termesztett növényekre (GOUDRIAAN 1995). A Föld ökoszisztémái a CO₂-kibocsátás szempontjából vagy széndioxidforrásként vagy -elnyelőként viselkednek, és ennek évenkénti variabilitása igen tekintélyes lehet. Ezért a globális léptékű légkörösszetételbeli és éghajlati változások okai és ezeknek a földi élet közelebbi és távoli jövőjére kiható következményei a természetes vegetáció szerepének ismerete nélkül nem deríthetők fel, és megalapozott gyakorlati lépések sem tehetők (MOONEY et al. 1999). Sőt, a földi ökoszisztémák szénkörforgalmának és évenkénti szénegyenlegének a megismerése teljesen átírhatja akár a jelenleg érvényes széndioxid-kibocsátásra vonatkozó nemzetközi egyezmények tartalmát is. A termesztett növényeknek az emberiség táplálékellátásában játszott szerepe pedig megkérdőjelezhetetlenné teszi azok jövőbeli légköri CO₂-koncentráció melletti produkciójára (mennyiségi, minőségi) vonatkozó ismeretek szükségességét (TUBA et al. 2003, TUBA 2005). Ugyancsak előzőek miatt értékelődnek fel a gyomok jövőbeli légköri összetétel melletti viselkedésére vonatkozó ismereteink.

A légköri CO₂-koncentráció emelkedésének kérdése kapcsán szinte alig említenek két igen lényeges ökológiai tényet. Az egyik, hogy a légköri CO₂-koncentráció növekedése azért lényeges ökológiai tényező, mert a jelenlegi CO₂-koncentráció (kb. 360 μmol mol⁻¹) a fotoszintézis folyamatát limitáló mennyiségű a növények számára. A másik: a földtörténeti korok során a légköri CO₂-koncentráció sokszor és a jelenleginél és a kb. 80–100 év múlva várhatónál nagyobb mértékben is változott. A lényeges különbség a múltbeli és a mostani légköri CO₂-koncentráció változásának időléptéke között van (TUBA et al., 1999 és az abban idézettek). Ugyanis a múltbeli változások a jelenlegieknél nagyságrendekkel lassabban történtek, és a növényeknek volt elegendő idejük az új, megváltozott légköri CO₂-koncentrációhoz való alkalmazkodásra. Manapság azonban a növényeknek akár a jelenlegi, akár a még várható változásokhoz egy korábban evolucionálisan nem tapasztalt, szokatlanul rövid időtartam alatt kell alkalmazkodniuk.

Az emelt CO₂-koncentrációnak a növényzetre kifejtett hatása csak tartós, hosszú időtartamú (ún. long-term), szabadföldi kísérletsorozatból ismerhető meg, melyben a CO₂-koncentráció hatása a térség adott klimatikus sajátosságaival együtt jelenik meg. Erre a célra kifejlesztett sajátos technika az ún. felül nyitott kamrarendszer (OTC) és a FACE (Free Air Carbon dioxide Enrichment) rendszer. Rendkívül hasznosak a természetes geológiai CO₂-források körüli „természetes vegetációkísérletek”-ből rögzíthető megállapítások. Szükséges azonban hangsúlyozni, hogy a zárt terekben (üvegházak, fóliasátrak, fóliaalagutak, szolárdomok, fitotronok) a jövőben várhatónál rendszerint magasabb CO₂-

koncentrációval végzett rövid időtartamú ún. „CO₂-trágyázási” kísérletek nem alkalmasak a földi globális légköri CO₂-koncentráció növekedés természetes vegetációra gyakorolt hatásának a tanulmányozására, ezért azokból nem vonhatók le erre vonatkozóan megalapozott következtetések, azonban igen hasznosak lehetnek a termesztett növények viselkedésével kapcsolatban. Az említett globális klímaváltozási kísérleti rendszerekben a növények a térség adott klimatikus viszonyai és a jövőben várható (600–700 μmol mol⁻¹) CO₂-koncentráció (WOODWARD 2002), valamint az ehhez társuló, a többlet CO₂ jelenlétéből származó, átlagban mintegy 1,5–3 °C-kal magasabb léghőmérséklet mellett nőnek (NAGY et al. 1997).

A légköri CO₂-koncentráció emelkedése a fotoszintézisre gyakorolt hatáson keresztül befolyásolja a növények életfolyamatait (LONG 1991, CEULEMANS és MOUSSEAU 1994). A növények megváltozott, például duplájára nőtt CO₂-koncentráció melletti viselkedése az új CO₂-koncentrációhoz való akklimatizációjuk függvénye. Az akklimatizációban kiemelt szerepe van a fotoszintézis emelt CO₂-koncentrációhoz való akklimatizációjának (JARVIS 1993). Az akklimatizáció lehet stimuláló jellegű, ún. „upward”, a legtöbb esetben azonban a visszafogott jellegű, ún. „downward” típusú tapasztalható. Ez utóbbi esetben a tartósan emelt CO₂-koncentráció mellett élő növényekben a CO₂ asszimilációs kapacitás – sokszor jelentősen – csökken. A „downward” akklimatizáció hátterében a Calvin-ciklus elsődleges CO₂-megkötő enzimjének, a Rubisconak a kapacitáscsökkenése áll. Az ilyen növények levelei többnyire magasabb keményítőtartalmúak, ami nitrogéntartalom csökkenéssel is együtt járhat (JARVIS 1993). A hosszú ideje emelt CO₂-koncentráción élő növények légzésintenzitása sokszor csökken, de a legkülönbözőbb jellegű hatások is előfordulnak, ráadásul a hatás ugyanazon növényfaj esetében is időben ellentétesen is változhat (BUNCE 1994). Az emelt CO₂-koncentráció hosszútávon általában csökkenti a sztómarés nyitottságát és a sztómakonduktanciát, amivel szorosan összefügg a fotoszintézis vízhasznosítási hatékonyságának (WUE) emelése (JARVIS 1993). Azonban egyre több példát ismerünk a változatlan, avagy egyenesen a megnőtt transzspiráció-intenzitásra is (pl. SZENTE et al. 1998).

Ma már egyre részletesebb ismeretekkel rendelkezünk az emelt CO₂-koncentráció és az egyéb környezeti tényezők kölcsönhatásairól. Így ismert, hogy az emelt CO₂-koncentráció enyhíti a különféle stressztényezők, pl. a vízhiány (pl. ROGERS és DAHLMAN 1993, ARP et al. 1998, TUBA et al. 1999) és nehézfémek (TAKÁCS et al. 2004) hatását.

A már jelenleg is tetemes számú munka zöme termesztett növényekre és állományokra vonatkozik, kevesebb, de biztatóan növekvő mennyiségű adat áll rendelkezésünkre a természetes vegetáció, elsősorban a fátlan vegetáció (CAMPBELL et al. 2000; TUBA et al. 1997, 1998a, 2005) hosszú távú emelt CO₂-koncentrációra adott válaszairól (KÖRNER 1993b). Ezzel szemben azonban a természetes vegetációk botanikai szerkezetére, fajdiverzitására és állományarchitektúrájára vonatkozó adatok messze elmaradnak a működésre, elsősorban a C-forgalmukra és produkció-élettanukra vonatkozó ismeretektől. Úgy vélem, hogy az eddigi ilyen jellegű ismeretek alábbi összefoglalásával hozzájárulunk az ezirányú vizsgálatok előrelépéséhez.

Az emelt légköri CO₂-koncentráció és a hozzá társuló légköri hőmérsékletemelkedés

Az elmúlt harminc évben a CO₂-koncentrációval párhuzamosan a léghőmérséklet is megemelkedett. Ebben az évszázadban a légköri CO₂-mennyiség megduplázódásával a léghőmérséklet 2–5 °C -os megemelkedése várható (VELETI et al. 2002).

Mindez azért lényeges, mert az emelt CO₂-koncentráció az éghajlati tényezők, mint például a hőmérséklet és csapadékmennyiség megváltoztatásán keresztül indirekt módon is képes befolyásolni a növények életfolyamatait, főként növekedését és termelését. Tehát a növényökológiai hatások megismerésénél egyaránt figyelembe kell venni az emelt CO₂-koncentráció direkt és indirekt hatásait, valamint ezek kölcsönhatásait is (TUBA et al. 1997).

Az emelt CO₂-koncentráció mellett bekövetkező akklimatizációs jellegű fiziológiai változások elősegítik a növények magasabb hőmérsékletre való alkalmazkodását is. Mindez a magasabb CO₂-koncentráció stressztoleranciát, így a hőstressztoleranciát is fokozó hatásának az eredménye (lásd fentebb is). Ezért az emelkedő hőmérsékletnek és CO₂-koncentrációnak az együttes hatása valószínűsíthetően megnöveli majd számos növényfaj elterjedési területét, amely többek között akár csökkentheti a növényfajok kihalásának a mértékét is (SCHWARTZ 2003).

Emelt CO₂-koncentráció mellett a hőmérséklet 2 °C-kal való növelése nyáron, amikor a léghőmérséklet meghaladta a 30 °C-ot, 10%-kal csökkentette a szénfelvételt, míg tavasszal és ősszel, amikor a hőmérséklet 30 °C alatt volt, megnövelte azt. A megemelkedett légköri CO₂-koncentráció és a megemelkedett léghőmérséklet a rizoszféra légzését, valamint az avar lebomlásának mértékét egyaránt fokozta. Jóllehet jónéhány tanulmány említi a talaj CO₂-kibocsátásának emelt CO₂-koncentráció melletti fokozódását, mégis kevés adat van a talajlégzés három fő összetevőjének (a rizoszféra respirációja = gyökérlégzés és a gyökér által termelt anyagok oxidációja, az avarlebomlás, a talaj szervesanyagainak oxidációja) külön-külön bekövetkező változásaira vonatkozóan (LIN et al. 1999).

Sokat tanulhatunk a távolabbi és közelebbi geológiai korok során lezajlott légköri CO₂-koncentráció-változások hatásainak a megismeréséből is. A glaciálisok óta eltelt időben a légköri CO₂-mennyiség növekedése a változások széles skáláját eredményezte az élővilágban, így a növényzetben is (JOHNSON et al. 1993, EHLERINGER et al. 1997, STREET-PERROTT et al. 1997). Így például az erdők termelésének növekedését okozta, felgyorsította a fák életciklusait (PHILLIP és GENTRY 1994), valamint növelte a talajban a C-felhalmozódás mértékét (GILL et al. 2002). Emelt CO₂-koncentráció hatására a növénytársulásokban az egyes fajok aránya a társulás biomasszájában jelentősen megváltozhat. Emelt CO₂-koncentráción a biomassza változásai mellett a reprodukciós folyamatok megváltozása is valószínűsíthető, ami további eltolódásokat okozhat a növényállományok fajösszetételében, mivel hosszútávon egyes fajok magszámának növekedése és a magvak életképességének megváltozása várható, ami a növényállomány összetételére alapvető hatással lehet (THÜRIG et al. 2003).

Az emelt légköri CO₂-koncentráció hatásai a növényközösségek összetételére, szerkezetére

A meszes alapkőzeten élő, nem trágyázott gyepek *Carex* fajainak működését az emelt CO₂-koncentráció a várnál jóval nagyobb mértékben befolyásolja (GRIME 1988, DIAZ et al. 1998), ami gyökerük ún. dauciform jellegéből adódik. Az ilyen gyökerek lehetővé teszik a foszfor felvételét és mobilizációját olyan körülmények között is, amikor a legtöbb növény a foszforhiány miatt képtelen a légkör emelt CO₂-koncentrációjára pozitív válaszokkal reagálni.

A fajok jelentős különbségeket mutattak az emelt CO₂-koncentrációra adott föld feletti és föld alatti szárazanyagproduktions válaszaik alapján. Az állomány egyes fajainak és funkcionális ökológiai csoportjainak az emelt CO₂-koncentrációra adott igen eltérő válasza, melyek nem ritkán negatívak (downward jellegűek), alakítják ki az állományszintű válaszokat. A növénytársulások pillangós növényeinek emelt CO₂-koncentrációra adott nagymértékű pozitív válasza sok esetben csökkentették vagy esetenként meg is akadályozták a fűfélék és nem pillangós kétszikűek előretörését. Ezen pillangós fajoknak a válasza fogják tehát a kevésbé érzékenyen reagáló fajokat elnyomva befolyásolni a társulás struktúráját és fajdiverzitását (STÖCKLIN és KÖRNER 1999).

A szárazföld 20%-át elfoglaló arid ökoszisztémák a legérzékenyebbek a globális klímaváltozásra és a légkör növekvő CO₂-koncentrációjára. SMITH és mtsai (2000) szerint az emelt CO₂-koncentráció növeli a produktivitást és elősegíti az invazív fajok térnyerését az arid ökoszisztémákban. Az évelő invazív fajok föld feletti produkciója, valamint maghozama emelt CO₂-koncentráció hatására sokkal jobban megnövekszik, mint az őshonos fajoké. Ennek következtében az emelt CO₂-koncentráció segítheti ezen invazív fajok még szélesebb elterjedését, illetve jövőbeni dominanciáját. A Mojave-sivatagban található ökoszisztémában a légköri CO₂-koncentráció FACE rendszer segítségével történő kísérletes emelése a domináns évelő fajnál az új hajtások számának 50%-os növekedését eredményezte egy csapadékos év során. Viszont száraz években az emelt CO₂-koncentrációnak nem volt ilyen hatása. Az emelt CO₂-koncentráció a klímaváltozást kiváltó hatásán keresztül felgyorsíthatja az évenkénti tüzek utóhatásait, ezzel csökkentve a diverzitást és megváltoztatva az ökoszisztémák működését, például a dél-amerikai sivatagokban. Ezen felül az emelt CO₂-koncentráció elősegítheti a fás növények betelepedését a gyepekbe (POLLEY et al. 2002). A légkör CO₂-koncentrációjának emelkedésével valószínűleg a fűfélék vízigénye csökkenni fog. Ez a jelenség megnöveli a talaj víztartalmát, ezzel elősegítve a fás növényfajok (mint pl. Dél-Amerikában a mesquitfa, *Prosopis glandulosa*) csírázását és a csemeték túlélését az érintett területeken. TEYSSONNEYRE és mtsai (2002), akik az emelt CO₂-koncentráció és a vágási gyakoriság fajspecifikus hatásait vizsgálták gyeponolitokon, a botanikai összetétel szignifikáns megváltozását tapasztalták. A kétszikű fajok (nem pillangós és pillangós) aránya megnövekedett, míg az egyszikűeké csökkent emelt CO₂-koncentráció hatására. Gyakori vágás esetén a pillangósok, míg ritkább vágásnál a nem pillangós kétszikűek aránya növekszik jobban. Több tanulmány említi, hogy a nem pillangós kétszikűeknek az egyszikűeknél nagyobb előnye származik a légkör CO₂-koncentrációjának emelkedéséből (POTVIN és VASSEUR 1997; LEADLEY et al. 1999; OWENSBY et al. 1999). Ennek az emelt CO₂-koncentráció hatására bekövetkező, a nem pillangós kétszikűek számára nyíló kom-

petitív előnynek az okai azonban még tisztázatlanok. KÖRNER (1993b) szerint nem biztos, hogy a morfortípus hatása a döntő a növények emelt CO₂-koncentrációra adott válaszaiban.

STEWART és POTVIN (1996) kísérletükben azt tapasztalták, hogy a légköri CO₂-koncentráció emelése növeli a növények közötti kölcsönhatások számát és erősségét. Mind a kompetíció, mind az invazív fajok előretörése megnőtt emelt CO₂-koncentráció hatására. Nyitott tetejű kamrákban (OTC) végzett vizsgálatok eredményei szerint az emelt CO₂-koncentráción a *Poa* fajok dominanciájának csökkenését és a *Trifolium* előretörését utóbbi borításának 18%-ról 28%-ra történő növekedése jelezte.

Egy amerikai tanulmány szerint a légkör CO₂-koncentrációjának megduplázódása a természetes növénytársulások fajainak számát jelentősen csökkentette. A gyepterületek három éven át tartó emelt CO₂-koncentrációval való kezelése a fajok számának 20%-os csökkenését okozta, a fajdiverzitásban pedig 8%-os csökkenés következett be. Nagyobb N mennyiség kijuttatására, illetve a klímaváltozás során várható egyéb hatásokra a fajdiverzitás még tovább csökkent.

Az emelt CO₂-koncentráció melletti 6 éves növekedés során a *Salvio-Festucetum rupicolae* löszgyep állományok összborítás-értéke mintegy 25%-kal emelkedett. Ezen belül az egyszikűek borítása csökkent, a kétszikűek összborítása viszont nőtt. Szembe-tűnő a pillangósok borítási értékének növekedése. Az emelt légköri CO₂-koncentráció a generalisták eltűnését, a természetes pionírok arányának csökkenését, valamint a diszturbancia-toleráns, gyom- és kompetítorfajok arányának növekedését idézte elő. Magas CO₂-koncentráció mellett a löszgyepben megváltozott a növényfajok egyedeinek egymáshoz viszonyított aránya is (SZERDAHELYI et al. 2004a). Mindez a fajszerkezet-változás előzetes – még közöletlen – eredményeink alapján a gyeptelvi faj/egyed diverzitás csökkenéséhez vezethet.

A mérsékelt övi félsivatagi homokpusztagyepben (*Festucetum vaginatae danubiale*) a négyéves emelt CO₂-os kezelést követően az egyszikűek borítási százaléka mintegy 15%-kal csökkent, míg a kétszikűeké 10%-os növekedést mutatott (KÓBOR et al. 2000, SZERDAHELYI et al. 2004b). Ezek az eredmények a fajösszetétel átrendeződését, valamint a gyepterület növényállományának textúrájában és vertikális struktúrájában bekövetkezett változásokat mutatják.

A fentiekben említett mindkét gyeptársulás össz fajszáma az emelt CO₂-koncentráció hatására csökkent (SZERDAHELYI et al. 2004a, 2004b). A fajok előretörésének, illetve visszaszorulásának hátterében eltérő fiziológiai akklimatizációs folyamataik állnak, melyek végül a gyeptársulás szerkezetének megváltozásához vezetnek. A két gyeptípus eltérő fotoszintetikus akklimatizációt mutatnak: stimuláló és visszafogott jellegű akklimatizáció, illetve ezek átmenetei egyaránt előfordulnak (TUBA et al. 1996). Különösen szembe-tűnő a homokpusztagyep fajainak későbbi, ún. non-responsive (vagyis változatlan) akklimatizációs jellege. Ez az egyik legelső bizonyíték arra, hogy egyazon növénytársulásban a fajok eltérő akklimatizációval alkalmazkodnak a tartósan emelt CO₂-koncentrációhoz. Az egyes fajok fotoszintetikus akklimatizációjának jellege az évek során megmaradt, viszont mértékük csökkent (NAGY et al. 1997).

Hazai miniFACE rendszerben végzett gyeptípus kísérlet (TUBA et al. 2000, NAGY et al. 2002) során három éven át télen-nyáron emelt CO₂-koncentráción nőtt löszgyep-diverzitás fázisgörbéi nem mutattak térbeli léptékfüggést. A dominanciastruktúrát a nagy

átlagos fajszám mellett a nagy borítású fajok kis száma jellemzi. A két domináns egyszikű gyepfaj megtartotta a kezdeti állapotban jellemző dominanciáját, míg a kodomináns fajok relatív borítási rangsora nagymértékben megváltozott. A N₂-nel és N₂+CO₂-dal kezelt állományokban az egyszikűek dominanciája vált jellemzővé, és a fajszám legnagyobb fluktuációja szintén az N₂+CO₂ kezelésben következett be. Ugyanakkor a CO₂ kezelés önmagában a kétszikűek – egyszikűek rovására bekövetkező – arányának növekedését eredményezte.

Kompetíciós hatások és társulásszerkezet

Nem szorul magyarázatra, hogy a faji összetétel, a faj-egyedszám, végső soron a fajdiverzitás, de a társulásarchitektúra kialakulásában is jelentős szerepe van a limitált forrásokért folyó versengésnek, és a versengés végkimenetelének, magának a kompetíciónak. A légköri emelt CO₂-koncentráció pedig fokozza többek között a fényért, a vízerért és a tápanyagokért folytatott versengést (BAZZAZ és MCCONNAUGHAY 1992). Ennek ellenére viszonylag kevés irodalmi adat áll rendelkezésre a intraspecifikus kompetíció emelt CO₂-koncentrációra adott válaszairól. Egy angolperjével (*Lolium perenne*) folytatott kísérletben, melyben a faj egyedeit öt különböző sűrűségű állományban nevelték, az intraspecifikus kompetíció jelentősen befolyásolta az állomány emelt CO₂-koncentrációra adott válaszait (SCHENK et al. 1995). Míg a *L. perenne* föld feletti biomassa termelése átlagosan 17%-kal növekedett a növényállomány sűrűségétől függően, a föld alatti biomassa-termelés változása -4 és +10% között mozgott (SCHENK et al. 1995). Több vizsgálatban kimutatták, hogy az emelt CO₂-koncentráció a C₃-as növények dominanciáját erősíti a C₄-esekkel szemben (BAZZAZ és CARLSON 1984, PATTERSON et al 1984, ARP et al. 1993). Azonban elég keveset tudunk emelt CO₂-koncentráción a gyepfajok kompetíciójáról olyan mérsékelt övi gyepekben, amelyekben a C₄-es fajok egyébként is ritkák.

MORGAN et al. (2001) szerint a rövidfűvű sztyeppjellegű ökoszisztémák esetében az emelt CO₂-koncentráció a faji összetételt és fajdiverzitást várhatóan nem fogja befolyásolni. A légköri CO₂-koncentráció emelkedésével bizonyos szikes talajon élő fajok eltérő válaszokat adnak monokultúrában, mint más fajokkal elegyes állományokban. Azonos hőmérsékleten a *Puccinella* fajok (C₃) emelt CO₂-koncentráción más környezeti tényezők limitáló hatása mellett erős kompetíció esetén is előnyösebb növekedési válaszokat mutatnak, mint a *Spartina* fajok (C₄) (GRAY és MOGG 2001). Jelenlegi légköri CO₂-koncentráción a pillangós fajok lombjának gyarapodása monokultúrában csökkent, míg emelt CO₂-koncentráción a pillangós növények minden kompetíciós helyzetben pozitív növekedéssel válaszoltak. Elegyes állományban nevelve viszont a *Phalaris* fajok mellett kompetícióban a pillangós *Trifolium* fajok borítása nem növekedett, tehát az emelt CO₂-koncentráció nem növelte a nitrogénfixáló fajok arányát kevert gyepekben (LILLEY et al. 2001).

Hazai kompetíciós tanulmányok (SZENTE et al. 1996, PALICZ et al. 2000) eredményei: Az intraspecifikus gyökérkompetíció nem volt szignifikáns hatással a vizsgált paraméterek egyikére sem. Az interspecifikus kompetíció vizsgálata azt mutatta, hogy a különböző gyomfajok emelt CO₂-koncentrációra adott válaszait jelentősen befolyásolta maga a kompetítor természetű növény. Az *Ambrosia elatior* és a *Chenopodium album* nem

mutatott semmiféle akklimatizációs jelet a kukoricával való kompetícióban, mely utóbbinak az akklimatizációja downward jellegű. Ezzel szemben az *upward* akklimatizációjú napraforgó mellett ugyanezen gyomfajok upward jellegű akklimatizációt mutattak. A *P. lapathifolium* és az *E. crus-galli* minden esetben növekvő akklimatizációt mutattak, függetlenül a kompetítor növény akklimatizációjának jellegétől.

A C₄-es gyom- és C₄-es termesztett növény (*A. chlorostachys* és kukorica) emelt CO₂-koncentráció melletti hajtás- és gyökérkompetíciójában egyaránt a szervallokációs mintázat (hajtás/gyökér arány) bizonyult döntőnek. A hajtáskompetíció emelt CO₂-koncentráció mellett a C₄-es haszonnövényben erős gyökérbe irányuló transzlokációt alakított ki, ugyanakkor gyökérkompetícióban annak gyökérbe történő transzlokációja romlott (PALICZ et al. 2000).

Egy természetes geológiai CO₂-forrás körüli vegetáció a taposott növényzetre jellemző képet mutatott a *Polygonum aviculare* igen erős kompetíciós dominanciájával, ahol a sok évtizedes/évszázados emelt CO₂-koncentráció a mechanikai diszturbanciához hasonló hatást fejtett ki (KALIGARIC 2001). A fluktuáló magas CO₂-koncentrációban az *Echinochloa crus-galli* a legmagasabb CO₂-koncentrációjú időszakban csírázik, és a vegetációs periódus végén virágzik. Az *Agrostis* fajok (például. *A. stolonifera*, *monte-luccii*) erős dominanciájú, állandó jelenléte a természetes geológiai CO₂-forrás körüli vegetációkban (KALIGARIC 2001, SELVI és BETTARINI 1999) e fajok ökológiailag specializált populációinak a közelmúltbeli kialakulását jelzi, amit a genomjaik sajátosságaira épülő szokatlanul gyors szelekció tesz lehetővé (SELVI és BETTARINI 1999).

A társulások lombozat-architektúrája

Jóllehet a társulásarchitektúrának a lombozat mellett a gyökérszerkezet az előzővel azonos fontosságú része, a gyökérszerkezetre vonatkozó vizsgálatok még a jelenlegi légköri összetétel melletti alaphelyzet megismerésében is csak a kezdeti módszertani tapogatózás szakaszában tartanak. Ebben hoz feltehetően nemsokára áttörést például a videokamerás automatikus gyökérnövekedésmérő műszer és az átlátható (transzparens) mesterséges talajok alkalmazása. Fentiek miatt az emelt CO₂-koncentráció melletti társulás-architektúra-vizsgálatok döntően a lombozatra, a föld feletti szerkezetre vonatkoznak.

Mivel a növényközösségek levélfelületi indexe (LAI) az alkotó fajok levélnövekedésének, illetve lombhullatásának jellegétől függően évszakonként változik, ezért az emelt CO₂-koncentráció levelek növekedésére és hullatására gyakorolt fajspecifikus hatása megváltoztathatja az állomány LAI évszakos ritmusát. A sok fajból álló növényközösségekben tehát az emelt CO₂-koncentráció a LAI változását, ezen keresztül pedig a lombozat szerkezetének, állomány-mikroklímájának és működésének a változásait okozhatja. Az emelt CO₂-koncentráció gyeptársulások LAI-jára gyakorolt hatása eltérő lehet. Egy prérigyepben az emelt CO₂-os kezelés növelte az éves, maximális LAI-t mindhárom száraz évben, viszont a csapadékos évek közül csak az egyikben (OWENSBY et al. 1999, HYMUS et al. 2002).

Emelt CO₂-koncentráción megváltozik a löszgyepállományok architektúrája, és vertikális fiziognómiája is tagoltabbá válik. Ezáltal az állomány alsó részébe jutó fotoszintetikusán aktív sugárzás mennyisége csökken. Ez pedig az alacsony termetű, eredetileg nem árnyéktoleráns növényfajokat érintheti hátrányosan (SZERDAHELYI et al. 2004a).

Az emelt CO₂-koncentrációval kezelt homokpusztagyep-állományok levélfelületi indexe (LAI) minden esetben magasabb volt, mint a kontroll állományoké, azonban a különbségek nem voltak statisztikailag szignifikánsak (KÓBOR et al. 2000).

A fajok leveleinek növekedését az emelt CO₂-koncentráció sokkal erősebben befolyásolja a növekedési időszak korai szakaszában, mint idősebb korban. Mindez hozzájárul a LAI a lombszerkezet és lombozatmikroklíma emelt CO₂-koncentráció melletti módosulásaihoz. Továbbá ez megmagyarázhatja azt, hogy a levelek növekedésének emelt CO₂-koncentrációra és magasabb léghőmérsékletre adott válasza miatt csökkennek az idő előrehaladtával, valamint azt is, hogy ezek a hatások miért kifejezettebbek a nagyobb méretű, például *Dactylis* fajok, mint a kisebb méretű, például az alpesi *Poa* fajok esetében (STIRLING et al. 1997). Az emelt CO₂-koncentráció egyik legkifejezettebb hatása a levelek méretének csökkenésében mutatkozik, viszont a levelek száma nem csökken szignifikánsan.

Az érthető kísérleti metodikai nehézségek miatt jelenleg kevés adat áll rendelkezésre az emelt légköri CO₂-koncentráció fás társulásokra gyakorolt hatásairól. Az emelt CO₂-koncentráció erdőkre gyakorolt hosszú távú hatásainak megismerésében ezért a modellezés még a lágyszárú társulásokénál is jelentősebb szerepet kap. Bár a produktivitási modellek az állomány fényelnyelésén alapulnak, mégis nagyon kevés kísérleti adat van zárt erdőállományokra vonatkozóan. Pedig az állományon belülré jutó fény mennyiségét, a lombfelületet, az állományszerkezetet és az állomány-mikroklímát az emelt CO₂-koncentráció akár lényegesen is befolyásolhatja, ezzel módosítva az állomány működését, például C-körforgalmát is. GIELEN et al. (2003) nagy sűrűségű nyárfaültetvényben (*Populus* spp.) FACE-rendszerben tanulmányozták az emelt CO₂-koncentráció fényelnyelésére, a fotoszintetikusan aktív sugárzásra, a távérzékeléses produkciómérésben kiemelten fontos vörös/infravörös (R/FR) fény arányára, továbbá a LAI-ra, a levelek szögállására, a levelek klorofill- és nitrogéntartalmára és a specifikus levélfelületre (SLA) gyakorolt hatásait. A kétéves mérés során a foton fluxus sűrűség (Qp) átlagos csökkenést mutatott, és az állomány zártságában csak nagyon kis különbségek mutatkoztak. Az eredmények azzal magyarázhatók, hogy a LAI változatlan marad zárt állományokban, mivel a CO₂-kezelés stimuláló hatása nem érvényesül a koronaszintben. A levelek szögállása és a fényelnyelési extinkciós koefficiense szintén hasonló volt a kontroll és a kezelt állományokban. Sem a vörös és az infravörös fény arányát, sem pedig a levelek egyéb tulajdonságait nem befolyásolta a CO₂-kezelés jelentős mértékben, kivéve a levelek nitrogéntartalmát, amely viszont N₂-limitációra utalt. Egészében a FACE kezelésnek kezdeti növekedést stimuláló hatása volt, ebből adódnak az állományprofilok közti különbségek. Noha a *P. euramericana* faj emelt CO₂-koncentrációra adott válasza kissé különböztek a *P. alba* és a *P. nigra* válaszaitól, azonban a fajok közt így sem voltak szignifikáns különbségek.

A növényközösségek emelt CO₂-koncentrációra adott reakcióválaszai

A szárazföldi C₃-as növényeknek emelt CO₂-koncentráció hatására várhatóan megnövekszik a fotoszintetikus aktivitása és a szárazanyagproduktója. Az 1982 óta gyűjtött klimatikus és műholdas adatok szerint a Földön a növények globális produktivitása 6%-kal nőtt, a legnagyobb emelkedést a trópusi ökoszisztémák mutatják. A növényi bio-

massza növekedésének az egyik oka a felhőrétegek csökkenése, ami a trópuson erősebb fotoszintetikusan aktív sugárzást eredményezett. Mivel a nagyobb növényi produktivához nagyobb CO_2 -felvétel szükséges az atmoszférából, a szénelnyelő ökoszisztémák, mint például a nagy erdőségek, képesek lehetnek bizonyos mértékben ellensúlyozni vagy késleltetni a légköri CO_2 -koncentráció emelkedését.

Az emelkedő CO_2 -koncentráció és léghőmérséklet a globális klímaváltozás legfontosabb tényezői, melyeket figyelembe kell venni a globális klímaváltozás növényzetre és annak elterjedésére gyakorolt hatásainak a vizsgálatakor. Ezek hatásaként elsősorban a C_3 -as növények esetében várható a fotoszintézis intenzitásának növekedése és a fokozottabb szárazanyagprodukciónak. KIMBALL (1983), valamint CURE és ACOCK (1986) különböző növényekkel, különböző körülmények között végzett kísérletet ismertettek, melyek szerint a C_3 -as növényeknél a légköri CO_2 -koncentráció megduplázása átlagosan mintegy 33%-os produktívbeli növekedést eredményezhet. Ha ezeket a megfigyeléseket szántóföldi körülményekre vonatkoztatjuk, akkor mindez azt jelenti, hogy az egyéves C_3 -as növények szárazanyagprodukciónak az iparosodás kezdete óta mintegy 7,5–9%-kal növekedett.

Noha a modellezés a növényközösségek produktív-előrejelzésében nélkülözhetetlen, ennek ellenére a jelenlegi modellek még nem tudják jól kezelni a vegetáció összetételében emelt CO_2 -koncentráció hatására bekövetkező változásokat. Az ismert kísérleti eredmények azt mutatják, hogy a faji összetétel megváltozása igen fontos mechanizmus, mert módosítja az állomány produktívóját és táplálkozási értékét. Ez a változás különösen fontos a gyeptársulásokban, közülük is a szárazabb éghajlatú területek gyeppállományában (POLLEY et al. 2000). A légköri CO_2 -mennyiség és a vízellátottság együttes növekedése gyepekben várhatóan a fás cserjék előretörését és a fűfajok cserjék általi háttérbe szorítását, ezen keresztül pedig a társulás táplálkozási/beltartalmi értékének csökkenését fogja eredményezni (STAFFORD SMITH et al. 1995, POLLEY et al. 2000).

Intenzíven hasznosított gyepekben az emelt CO_2 -kezelés hatására megnövekszik a pillangós növények száma. Ez a növekedés 10% körüli, és 8500–18000 kg szárazanyag/ha évenkénti föld feletti biomasszaprodukciónak jelent (CAMPBELL et al. 2000).

A modellek és kísérleti eredmények alapján (pl., HOWDEN et al. 1999, VODNIK et al. 2005) úgy tűnik, hogy a C_3 -as növények emelt CO_2 -koncentráció hatására várható előnye a C_4 -esekkel szemben nem feltétlenül következik be. Amennyiben a növények vízellátottsága korlátozza a növekedést, mint a C_4 -es fajokat tartalmazó gyepekben az általános, akkor a C_4 -esek a C_3 -asokhoz hasonló módon viselkednek és válaszolnak majd a légköri CO_2 -koncentráció emelkedésére (SAMARAKOON és GIFFORD 1996).

Annak érdekében, hogy jobban megérthessük a lejátszódó folyamatokat, tekintetbe kell venni, hogy a legtöbb növény számára a növekedéséhez optimális hőmérséklet már eddig is nagymértékben emelkedett a légköri CO_2 -koncentráció növekedésével párhuzamosan (MCMURTRIE és WANG 1993, MCMURTRIE et al. 1992, STUHLFAUTH és FOCK 1990, BERRY és BJORKMAN 1980). LONG (1991) szerint a légkör CO_2 -koncentrációjának 300 ppm-nyi növekedése a C_3 -as növények esetében az optimum hőmérséklet körülbelül 5 °C-os emelkedését okozza. Ezek alapján a fotoszintézis intenzitásának növekedése várható, amint azt egyes kísérletek is bizonyították (IDSO és IDSO 1994). Az emelt CO_2 -koncentráció és hőmérséklet együttes hatásaként gyepekben a kisebb hozamú fűfélék válaszainak a mértéke nő meg, ha viszont a területet időnként vágják vagy legeltetik, akkor a nagyobb hozamú fajok produktív-növekedési válaszainak a mértéke nő erősebben (HUNT et al. 1997).

Svájcban egy kétéves kísérletben alacsony tápanyagellátottságú gyepeket neveltek üvegházban 360 ppm és 600 ppm légköri CO₂-koncentráció mellett. Ennél a tápanyagban szegény gyeptársulásnál is az emelt CO₂-koncentráció átlagban 23%-kal növelte a gyepek biomassza-termelését (STOCKLIN és KÖRNER 1999). Egy másik, szintén kétéves kísérletben, mely során meszes talajon élő gyepeket vizsgáltak 600 ppm emelt CO₂-koncentráción, a teljes biomassza-termelésük 25%-os növekedését tapasztalták a 350 ppm CO₂-koncentráción nevelt kontrollal összehasonlítva (NIKLAUS et al. 1998).

NAVAS és munkatársai (1999) kísérletében két fűféléből és két pillangósból álló gyepeket vizsgáltak különböző nitrogénellátottság mellett jelenlegi légköri (357 ppm) és emelt (712 ppm) CO₂-koncentráción két hónapon keresztül. Bár a talaj N₂-tartalma sokkal nagyobb befolyással volt a társulás produktivására, mint az emelt CO₂-koncentráció, az emelt CO₂-koncentráció mellett nevelt állományok biomassza-termelésük nagyobb volt a kontroll állományokénál. JONGEN és JONES (1998) vizsgálataiban az Írsíkságon egy ún. „féltermészetes” neutrális gyeppályaon nyolc hónapos emelt CO₂-koncentráció (a jelenleginek kétszerese, 700 ppm) mellett 26%-kal nőtt az állomány biomassza-termelésük.

Egy C₃-as fűfélé, a *Danthonia richardsonii* kisebb állományainak üvegházban történő, négy éves 360 ppm és 720 ppm légköri szinten való nevelését követően a teljes biomassza-termelésük átlagban 24%-os növekedését mutatták ki a kezelt állományokban (LUTZE és GIFFORD 1998). Egy fajgazdag svájci gyeptársulás szintén négy évig tartó, nyitott tetejű kamrákban (OTC) történő vizsgálatát követően az emelt (600 ppm) CO₂-koncentráción nevelt állományban 29%-os biomassza-termelési növekedés volt mérhető. Sőt, az ez ideig ismert és publikált egyik leghosszabbtávú, az emelt CO₂-koncentráció hatásait gyepeken kutató nyolcéves kísérletben (Kansas) a jelenlegi légköri CO₂-koncentráció kétszeresével kezelve a magasfűvű prériállományokat – is hasonló növekedéseket tapasztaltak, de csak a szárazabb időjárású években (OWENSBY et al. 1999).

Két egymással összefüggő kísérletben az angolperje (*Lolium perenne*) emelt CO₂-koncentrációra adott válaszait vizsgálták rövidtávú (három hónapos, illetve 115 napos) kezelést követően. Az eredmények szerint az emelt CO₂-koncentráción (700 ppm) nevelt növények föld feletti biomassza-termelésük 28%-kal (VAN GINKEL és GORISSEN 1998), gyökérbiomassza-termelésük pedig 4%-kal (VAN GINKEL et al. 2000) nőtt. Szintén *L. perenne*-vel végeztek kísérletet HODGE és munkatársai (1998), és a mindössze 21 napig 720 ppm CO₂-dal kezelt növények teljes biomassza-termelésük nagyfokú, 175%-os növekedését tapasztalták. Mindez kiválóan szemlélteti a rövid időtartamú kísérletek ökológiailag irreleváns voltát.

Agrostis curtisii tíz állományát emelt (700 ppm) és jelenlegi légköri CO₂-koncentráción és jelenlegi, valamint emelt (jelenlegi +3 °C) hőmérsékleteken nevelve egy év után sem az emelt CO₂-koncentrációnak, sem pedig a magasabb hőmérsékletnek nem lehetett szignifikáns hatását kimutatni, habár a biomassza-termelésük a kombináltan kezelt (emelt CO₂-koncentráció és hőmérséklet) állományban nagyobb volt. Egy másik kísérletben viszont, ahol öt gyeppajt neveltek egy hónapon keresztül jelenlegi légköri (350 ppm) és emelt (700 ppm) CO₂-koncentráción és 18 és 28 °C -os hőmérséklettel, az emelt CO₂-koncentráció által kiváltott biomassza-termelési növekedés 18 °C-on 8%, míg 28 °C -on 95% volt (GREER et al. 2000).

Külön kérdés a nagyon alacsony fényintenzitás mellett emelt CO₂-koncentrációra

adott válaszok mértéke. HATTENSCHWILER (2001) öt mérsékelt övi erdei faj csemetéivel végzett kísérletében, melyben a jelenlegi légkörinél 200 ppm-mel magasabb CO₂-koncentrációt alkalmazott és a fényintenzitás a teljes napsugárzásnak csak mintegy 1,3–3,4%-a volt, a kezelt állomány CO₂ által okozott biomassza-növekedése 17%-tól 74%-ig terjedt. Egy másik kísérletben a CO₂-koncentráció 200 ppm-es növelése mintegy kétszeresére fokozta négy keményfajú fajból háromnak a C-felvételét, pedig a fényintenzitás csak mindössze 3%-a volt a teljes sugárzásnak (NAUMBURG et al. 2001).

Egy FACE rendszerbeli kísérletben a levegő CO₂-koncentrációjának 200 ppm-mel való emelése az ámbrafa (*Liquidambar styraciflua* L.) esetében a fotoszintetikus rátát júniusban a fényleveleknél 92%-kal, az árnyékleveleknél pedig 54%-kal növelte, míg ugyanazon év augusztusában a fényleveleknél 166%-os, az árnyékleveleknél pedig 68%-os növekedés volt tapasztalható (HERRICK és THOMAS 1999). Hasonlóan növekedést észleltek négy keményfajú fafaj csemetéi esetében, ahol a jelenleginél 200 ppm-mel magasabb légköri CO₂-koncentráció a fotoszintetikus ráták fényintenzitástól függően átlagban 40–60%-os növekedését eredményezte (NAUMBURG és ELLSWORTH 2000). A fotoszintetikus ráták növekedése emelt CO₂-koncentráció hatására az árnyéklevelekben jelentősen kisebb, mint a fénylevelekben.

Erősen nitrogénhiányos talajon élő tulipánfák (*Liriodendron tulipifera*) esetében az emelt CO₂-koncentráció hatására két évvel a kísérlet kezdetét követően egyetlen föld feletti részében sem volt szignifikáns biomassza-növekedés. Ugyanakkor a főgyökérben 37%-os, a mellékgyökerekben pedig 119%-os biomassza-növekedést mutattak ki (NORBY et al. 1992). OREN és mtsai (2001), illetve MATAMALA és SCHLESINGER (2000) tömjénfenyő (*Pinus taeda*) növények hajszálgököreikben a légköri CO₂-koncentráció 200 ppm-mel való dúsítására 86%-os biomassza-növekedést mutattak ki, ez hasonlóan magas, mint a *L. tulipifera* esetében.

A föld feletti állományprodukción (szárazanyag-tömeg) az emelt CO₂-koncentráció hatására a tápanyagdús pannon mérsékelt övi, eredetihez közeli löszgyepállományoknál nőtt, de itt sem minden esetben volt statisztikailag szignifikáns a különbség. Ugyanakkor a tápanyagszegény, degradált löszgyep föld feletti produkciója nem nőtt szignifikánsan az emelt CO₂ melletti gyepállományokban (TUBA et al. 1998b). Tehát hosszú távon emelt CO₂-koncentráción csak a bővebb nitrogénellátottságú állományok produkciója fokozódik. A kezelt homokpusztagyep-állományok föld feletti szárazanyag-produkciója ugyan magasabb volt a kontroll állományokénál, azonban ez sem bizonyult statisztikailag szignifikánsnak (KÓBOR et al. 2000).

Magyarországi mini FACE kísérletből származó eredmények szerint (TUBA et al. 2000, NAGY et al. 2002) a löszgyep éves föld feletti produkcióhozama emelt CO₂-koncentráció mellett kisebb volt, mint jelenlegi CO₂-koncentráción. Az emelt légköri CO₂-koncentráció csökkentette a gyepállományok levélfelület-indexét, és 1,5–2 °C-kal statisztikailag szignifikánsan növelte annak lombfelszíni hőmérsékletét. Mindennek messzemenő következményei lehetnek a növényállományok jövőbeli légkörösszetétel melletti hő- és energiamérlegére. Emelt CO₂-koncentráción az egyszikű fajok relatív növekedési rátái (RGR) a kontroll növényekéhez képest lecsökkentek, a kétszikűek átlagos RGR-értékei pedig ugyanakkor a legtöbb esetben emelkedtek. Ennek hátterében a növényfajok fotoszintézisének eltérő („upward” vagy „downward”) jellegű akklimatizációja állhat. Valószínűsíthető, hogy a kétszikűek „upward” jellegű akklimatizációja az-

zal van összefüggésben, hogy gyökerekben – az egyszikűekkel ellentétben – a hajtás telítődése után még képesek további szénhidrátokat tárolni.

Az erdők hazánkban is kitüntetett szerepet játszanak a szénkörforgalomban. Ezért is fontos a hazai erdők szénmegkötő képességének és klímaváltozásra adott válaszáinak az ismerete (FÜHRER és MÁTYÁS 2005, MÁTYÁS és VÍG 2004).

Minden eddig tanulmányozott esetben kivétel nélkül nőtt, mégpedig jelentősen a fotoszintézis levélszintű vízhasznosítási efficienciája, amely elvileg növelheti majd a természetett növényekéhez hasonlóan (ROGERS és DAHLMAN 1993) a természetes vegetáció fajainak a szárazságtűrését is levélszinten. A vegetáció társulásaiban azonban ez a hatás a talajból felvehető víz mennyisége mellett elsősorban a gyökér és lombzat mennyiségi arányának a függvénye, amely a megnőtt gyökérmennyiség mellett vízhasznosítási szempontból akár hátrányosan is alakulhat.

Köszönetnyilvánítás

Szerző köszönetét fejezi ki alábbi kutatási projektjei pénzügyi támogatásáért: MEGARICH (Managing European Grasslands as a Sustainable Resource in a Changing Climate) IV. keretprogrambeli EU projekt, GREENGRASS (Sources and sinks of greenhouse gases from managed European grasslands and mitigation strategies) V. keretprogrambeli EU projekt, CARBOMONT (Effects of land-use changes on sources, sinks and fluxes of carbon in European mountain areas) V. keretprogrambeli EU projekt, OTKA C0294, FKFP 0472/1997, EU COST ACTION 627 (Carbon storage in European grasslands) projekt, Agroökológia OM-3B/0057/2002 (Agroökoszisztémák környezeti összefüggései és szabályozásának lehetőségei) és a KVVM-MTA/3 projekt.

IRODALOM – REFERENCES

- ARP W. J., DRAKE B. G., POCKMAN W. T., CURTIS P. S., WHIGHAM D. F. 1993: Interactions between C₃ and C₄ salt marsh plant species during four years of exposure to elevated atmospheric CO₂. *Vegetatio* 104/105: 133–143.
- ARP W. J., VAN MIERLO J. E. M., BERENDSE F., SNIJDERS W. 1998: Interactions between elevated CO₂ concentration, nitrogen and water: effects on growth and water use of six perennial plant species. *Plant, Cell and Environment* 21: 1–11.
- BAZZAZ F. A., CARLSON R. W. 1984: The response of plants to elevated CO₂. I. Competition among an assemblage of annuals at two levels of soil moisture. *Oecologia* 62: 196–198.
- BAZZAZ F. A., MCCONNAUGHAY K. D. M. 1992: Plant-plant interactions in elevated CO₂ environments. *Australian Journal of Botany* 40: 547–563.
- BERRY J., BJORKMAN O. 1980: Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31: 491–543.
- BUNCE J. A. 1994: Responses of respiration to increasing atmospheric carbon dioxide concentrations. *Physiologia Plantarum* 90: 427–430.
- CAMPBELL B. D., STAFFORD SMITH. D. M. 2000: A synthesis of recent global change research on pasture and rangeland production: reduced uncertainties and their management implications. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 82: 39–55.
- CEULEMANS R., MOUSSEAU M. 1994: Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytologist* 127: 425–446.
- CURE J. D., ACOCK B. 1986: Crop responses to carbon dioxide doubling: a literature survey. *Agriculture and Forest Meteorology* 38: 127–145.
- DIAZ S., FRASER L. H., GRIME J. P., FALCZUK V. 1998: The impact of elevated CO₂ on plant-herbivore interactions: experimental evidence of moderating effects at the community level. *Oecologia* 117: 177–186.

- EHLERINGER JR., CERLING T. E., HELLIKER B. R. 1997: C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate. *Oecologia* 112: 285–299.
- FÜHRER E., MÁTYÁS Cs. 2005: A klímaváltozás hatása a hazai erdők szénmegkötő képességére és stabilitására. *Magyar Tudomány* 2005/7: 836–841.
- GIELEN B., LIBERLOO M., BOGAERT J., CALFAPIETRA C., DE ANGALIS P., MIGLIETTA F., SCARASCIA- MUGNOZZA G., CEULEMANS R. 2003: Three years of free-air CO₂ enrichment (POPFACE) only slightly affect profiles of light and leaf characteristics in closed canopies of *Populus*. *Global Change Biology* 9: 1022–1029.
- GILL R.A., POLLEZ H.W., JOHNSON H.B., ANDERSON L.J., MAHERALI H., JACKSON R.B. 2002: Nonlinear grassland responses to past and future atmospheric CO₂. *Nature* 417: 279–282.
- GOUDRIAAN J. 1995: Global carbon cycle and carbon sequestration. In: *Carbon sequestration in the biosphere* (Ed.: BERAN A. M.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg. NATO ASI Series 133, pp. 3–18
- GRAY A. J., MOGG R. J. 2001: Climate impacts on pioneer salt marsh plants. *Climate Research* 18: 105–112.
- GREER D. H., LAING W. A., CAMPBELL B. D., HALLIGAN E. A. 2000: The effect of perturbations in temperature and photon flux density on the growth and photosynthetic responses of five pasture species. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 301–310.
- GRIME J. P. 1988: The role of phosphorus in mediating plant responses to global change. In: *Phosphorus in Plant Biology* (Eds.: LYNCH J. P., DEIKMAN J.). American Society of Plant Physiologists, pp. 3–16.
- HATTENSCHWILER S. 2001: Tree seedling growth in natural deep shade: functional traits related to interspecific variation in response to elevated CO₂. *Oecologia* 129: 31–42.
- HERRICK J. D., THOMAS R. B. 1999: Effects of CO₂ enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiology* 19: 779–786.
- HODGE A., PATERSON E., GRAYSTON S. J., CAMPBELL C. D., ORD B. G., KILLHAM K. 1998: Characterization and microbial utilisation of exudate material from the rhizosphere of *Lolium perenne* grown under CO₂ enrichment. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1033–1043.
- HOUGHTON J. T., JENKINS G. J., EPHRAMUS J. J. 1990: *Climate Change: The IPCC Scientific Assessment*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- HOWDEN S. M., MCKEON G. M., CARTER J. O., BESWICK A. 1999: Potential global change impacts on C₃–C₄ grass distribution in eastern Australian rangelands. In: Proceedings of the Sixth International Rangelands Congress, pp. 41–43.
- HUNT R., GRIME J. P., DIAZ S., SPRING G. M., CORNELISSEN J. H. C., COLASANTI R L. 1997: Effects of elevated carbon dioxide on British native grassland species and communities. *Abstracta Botanica* 21: 275–288.
- HYMUS G. J., PONTAILLER J. Y., LI J., STILING P., HINKLE C. R., DRAKE B. G. 2002: Seasonal variability in the effect of elevated CO₂ on ecosystem leaf area index in a scrub-oak ecosystem. *Global Change Biology* 8: 931–940.
- IDSO K. E., IDSO S. B. 1994: Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment in the face of environmental constraints: A review of the past 10 years' research. *Agricultural and Forest Meteorology* 69: 153–203.
- JARVIS P. J. 1993: Global change and plant water relations. In: *Water Transport in Plants under Climatic Stress* (Eds.: BORGHETTI M., GRACE J., RASCHI A.). Cambridge University Press, pp. 1–13.
- JOHNSON H. B., POLLEY H. W., MAYEUX H. S. 1993: Increasing CO₂ and Plant-Plant interactions: effects on natural vegetation. *Vegetatio* 104/105: 157–170.
- JONGEN M., JONES M. B. 1998: Effects of elevated carbon dioxide on plant biomass production and competition in a simulated neutral grassland community. *Annals of Botany* 82: 111–123.
- KALIGARIC M. 2001: Vegetation patterns and response to elevated CO₂ from natural CO₂ springs at Strmec (Radenci, Slovenia). *Acta Biologica Slovenica* 44: 31–38.
- KIMBALL B. A. 1983: Carbon dioxide and agricultural yield: an assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agronomy Journal* 75: 779–788.
- KÖRNER C. 1993a: CO₂ fertilization: the great uncertainty in future vegetation development. In: *Vegetation Dynamics and Global Change* (Eds.: SOLOMAN A. M., STUGART H. H.). Chapman & Hall, New York, pp. 53–70.
- KÖRNER C. 1993b: Scaling from species to vegetation: The usefulness of functional groups. In: *Biodiversity and ecosystem function* (Eds.: SCHULZE E. D., MOONEY H. A.). Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 117–140.

- KÓBOR SZ., TUBA Z., PALICZ G. 2000: Temperate semi-desert sand grassland ecophysiology under elevated air CO₂ concentration over a four years exposure period. *Plant Physiology and Biochemistry* 38: 262.
- LARCHER W. 1980: *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- LEADLEY P. W., NIKLAUS P. A., STOCKER R., KÖRNER C. 1999: A field study of the effects of elevated CO₂ on plant biomass and community structure in a calcareous grassland. *Oecologia* 118: 39–49.
- LILLEY J. M., BOLGER T. P., GIFFORD R. M. 2001: Productivity of *Trifolium subterraneum* and *Phalaris aquatica* under warmer, higher CO₂ conditions. *New Phytologist* 150: 371–383.
- LIN G., EHLERINGER J. R., PAUL T. R., JOHNSON M. G., TINGEY D. T. 1999: Elevated CO₂ and temperature impacts on different components of soil CO₂ efflux in Douglas-fir terracosms. *Global Change Biology* 5: 157–159.
- LONG S. P. 1991: Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: Has its importance been underestimated? *Plant, Cell and Environment* 14: 729–739.
- LUTZE J. L., GIFFORD R. M. 1998: Carbon accumulation, distribution and water use of *Danthonia richardsonii* swards in response to CO₂ and nitrogen supply over four years of growth. *Global Change Biology* 4: 851–861.
- MATAMALA R., SCHLESINGER W. H. 2000: Effects of elevated atmospheric CO₂ on fine root production and activity in an intact temperate forest ecosystem. *Global Change Biology* 6: 967–979.
- MÁTYÁS CS., VIG P. 2004: *Erdő és klíma*. (IV.) Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron, 328 pp.
- McMURTRIE R. E., WANG Y. P. 1993: Mathematical models of the photosynthetic response of tree stands to rising CO₂ concentrations and temperatures. *Plant, Cell and Environment* 16: 1–13.
- McMURTRIE R. E., COMINS H. N., KIRSCHBAUM M. U. F., WANG Y. P. 1992: Modifying existing forest growth models to take account of effects of elevated CO₂. *Australian Journal of Botany* 40: 657–677.
- MOONEY H. A., CANADELL J., CHAPIN E. S., EHLERINGER J., KÖRNER C. H., McMURTRIE R., PARTON W. J., PIRELKA L., SCHULZE E. D. 1999: Ecosystem physiology to global change. In: *The terrestrial Biosphere and Global Change: Implications for Natural and Managed Ecosystems* (Eds.: WALKER B. H., STEFFEN W. L., CANADELL J., INGRAM J. S. I.). IGBP Book Series, No. 4., Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 141–189.
- MORGAN J. A., LECAIN D. R., MOSIER A. R., MILCHUNAS D. G. 2001: Elevated CO₂ enhances water relations and productivity and affects gas exchange in C₃ and C₄ grasses of the Colorado shortgrass steppe. *Global Change Biology* 7: 451–466.
- NAGY Z., RASCHI A., JONES M. B., TUBA Z. 1997: Elevated air CO₂ and grasslands: a brief overview. *Abstracta Botanica* 21: 329–336.
- NAGY Z., TUBA Z., CZÓBEL SZ., ENGLONER A., PALICZ G., BENKŐ ZS., HELYES L. 2002: Ecophysiological responses by loess grassland vegetation to elevated air CO₂ concentration in a mini FACE system. *Acta Biologica Szegediensis* 46: 215–217.
- NAUMBURG E., ELLSWORTH D. S. 2000: Photosynthetic sunfleck utilization potential of understory saplings growing under elevated CO₂ in FACE. *Oecologia* 122: 163–174.
- NAUMBURG E., ELLSWORTH D. S., KATUL G. G. 2001: Modelling dynamic understory photosynthesis of contrasting species in ambient and elevated carbon dioxide. *Oecologia* 126: 487–499.
- NAVAS M. L., GARNIER E., AUSTIN M. P., GIFFORD R. M. 1999: Effect of competition on the responses of grasses and legumes to elevated atmospheric CO₂ along a nitrogen gradient: differences between isolated plants, monocultures and multi-species mixtures. *New Phytologist* 143: 323–331.
- NIKLAUS P. A., LEADLEY P. W., STOCKLIN J., KÖRNER C. 1998: Nutrient relations in calcareous grassland under elevated CO₂. *Oecologia* 116: 67–75.
- NORBY R. J., GUNDERSON C. A., WULLSCHLEGER S. D., O'NEILL E. G., MCCracken M. K. 1992: Productivity and compensatory responses of yellow-poplar trees in elevated CO₂. *Nature* 357: 322–324.
- OREN R., ELLSWORTH D. S., JOHNSEN K. H., PHILLIPS N., EWERS B. E., MAIER C., SCHAFFER K. V. R., MCCARTHY H., HENDREY G., McNULTY S. G., KATUL G. G. 2001: Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature* 411: 469–472.
- OWENBY C. E., HAM J. M., KNAPP A. K. et al. 1999: Biomass production and species composition change in a tallgrass prairie ecosystem after long-term exposure to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology* 5:497–506.

- PALICZ G., TUBA Z., KÓBOR SZ. 2000: Production ecological responses of seven weed species under elevated CO₂ concentration. *Plant Physiology and Biochemistry* 38: 263.
- PATTERSON D. T., FLINT E. P., BEYERS J. L. 1984: Effects of CO₂ enrichment on competition between a C₄ weed and a C₃ crop. *Weed Science* 32: 101–105.
- PHILLIPS O. L., GENTRY A. H. 1994: Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* 263: 954–958.
- POLLEY H. W., JOHNSON H. B., TISCHLER C. R. 2002: Woody invasion of grasslands: evidence that CO₂ enrichment indirectly promotes establishment of *Prosopis glandulosa*. *Plant Ecology* 164: 85–94.
- POLLEY H. W., MORGAN J. A., STAFFORD SMITH D. M., CAMPBELL B. D. 2000: Crop Ecosystem Responses to Climate Change: rangelands. In: *Climate Change and Global Crop Productivity* (Eds.: REDDY K. R., HODGES H. F.). CABI Publishing, Wallingford, pp. 293–314.
- POTVIN C., VASSEUR L. 1997: Long-term CO₂ enrichment of a pasture community: Species richness, dominance, and succession. *Ecology* 78: 666–677.
- ROGERS H. H., DAHLMAN R. C. 1993: Crop responses to CO₂ enrichment. *Vegetatio* 104/105: 117–131.
- SAMARAKOON A. B., GIFFORD R. M. 1996: Elevated CO₂ effects on water use and growth of maize in wet and drying soils. *Aust. J. Plant Physiol.* 23: 63–74.
- SCHENK U., MANDERSCHIED R., HUGEN J., WEIGEL H. J. 1995: Effects of CO₂ enrichment and intraspecific competition on biomass partitioning, nitrogen content and microbial biomass in soil of perennial ryegrass and white clover. *Journal of Experimental Botany* 46: 987–993.
- SELVI F., BETTARINI I. 1999: Geothermal biotopes in Central-Western Italy from a botanical viewpoint. In: *Ecosystem response to CO₂: The MAPLE project results* (Eds.: RASCHI A., VACCARI F. P., MIGLIETTA F.). European Communities, pp. 1–12.
- SCHWARTZ M. 2003: Plant diversity threatened by climate change and buildup of greenhouse gas, study reveals. PNAS Online Publication (June 16, 2003), Stanford News Service.
- SMITH S. D., HUXMAN T. E., ZITZER S. F., CHARLET T. N., HOUSMAN D. C., COLEMAN J. S., FENSTERMAKER L. K., SEEMANN J. R., NOWAK R. S. 2000: Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature* 408: 79–82.
- STAFFORD SMITH D. M., CAMPBELL B. D., ARCHER S., STEFFEN W. 1995: GCTE Focus 3- Pastures and Rangelands network: an implementation plan. Global Change and Terrestrial Ecosystems Report No. 3. CSIRO, Canberra, Australia.
- STEWART J., POTVIN C. 1996: Effects of elevated CO₂ on an artificial grassland community: competition, invasion and neighbourhood growth. *Functional Ecology* 10: 157–166.
- STIRLING C. M., WILLIAMS T. G., JONES M. L., ASHENDEN T. W. 1997: Plant canopy development and turnover in a range of British native species grown at elevated CO₂ and temperature. *Abstracta Botanica* 21: 265–274.
- STÓKLIN J., KÖRNER C. 1999: Interactive effects of elevated CO₂, P availability and legume presence on calcareous grassland: results of a glasshouse experiment. *Functional Ecology*. 13: 200–209.
- STREET-PERROTT F. A., HUANG Y., PERROTT R. A., EGLINTON G., BARKER P., KHELIFA L. B., HARKNESS D. D., OLAGO D. O. 1997: Impact of lower atmospheric carbon dioxide on tropical mountain ecosystems. *Science* 278:1422–1426.
- STUHLFAUTH T., FOCK H. P. 1990: Effect of whole season CO₂ enrichment on the cultivation of a medicinal plant, *Digitalis lanata*. *Journal of Agronomy and Crop Science* 164: 168–173.
- SZENTE K., NAGY Z., TUBA Z. 1998: Enhanced water use efficiency in dry loess grassland species grown at elevated air CO₂ concentration. *Photosynthetica* 35: 637–640.
- SZENTE K., TUBA Z., SZENTE J., NAGY Z. 1996: The long-term effect of high CO₂ level on competition between *Zea mays* and *Amaranthus chlorostachys*. In: Proceedings of the 10th International Conference on Weed Biology, Dijon, France, pp. 151–155.
- SZERDAHELYI T., NAGY J., FÓTI SZ., CZÓBEL SZ., BALOGH J., TUBA Z. 2004a: Species composition and CO₂ exchange of a temperate loess grassland (*Salvia-Festucetum rupicolae*) at present-day and the expected future air CO₂ concentrations. *Ekologia* (Bratislava) 22: 137–146.
- SZERDAHELYI T., NAGY J., FÓTI SZ., CZÓBEL SZ., BALOGH J., TUBA Z. 2004b: Botanical composition and some CO₂ exchange characteristics of temperate semi-desert sand grassland in Hungary under present-day and elevated air CO₂ concentrations. *Ekologia* (Bratislava) 22: 124–136.

- TAKÁCS Z., ÖTVÖS E., LICHTENTHALER H. K., TUBA Z. 2004: Chlorophyll fluorescence and CO₂ exchange of the heavy metal-treated moss, *Tortula ruralis* under elevated CO₂ concentration. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 10: 291–296.
- TEYSSONNEYRE F., PICON-COCHARD R., FALCIMAGNE R. SOUSSANA J.F. 2002: Effects of elevated CO₂ and cutting frequency on plant community structure in temperate grassland. *Global Change Biology* 8: 1034–1046.
- THÜRIG B., KÖRNER C., STÖCKLIN J. 2003: Seed production and seed quality in a calcareous grassland in elevated CO₂. *Global Change Biology* 9: 873–884.
- TUBA Z. (ed.) 2005: *Ecological Responses and Adaptations of Crops to Rising Atmospheric Carbon Dioxide*. Haworth Press Inc, New York, 414 pp.
- TUBA Z., SZENTE K., NAGY Z. 1997: European stress physiology and climate experiments/Grasses. SPACE/GRASS EU Environment R&D Project, Final report, Gödöllő.
- TUBA Z., C. F. PROCTOR M., TAKÁCS Z. 1999: Desiccation-tolerant plants under elevated air CO₂: a review. *Zeitschrift für Naturforschung* 54: 788–796.
- TUBA Z., SZENTE K., NAGY Z. 2000: Managing European grasslands under changing climate. MEGARICH 4th EU Environment R&D Project, Final report, Gödöllő.
- TUBA Z., SZENTE K., NAGY Z., CSINTALAN ZS., KOCH J. 1996: Responses of CO₂ assimilation, transpiration and water use efficiency to long-term elevated CO₂ in perennial C₃ xeric loess steppe species. *Journal of Plant Physiology* 148: 356–361.
- TUBA Z., CSINTALAN ZS., SZENTE K., NAGY Z., GRACE J. 1998a: Carbon gains by desiccation tolerant plants at elevated CO₂. *Functional Ecology* 12: 39–44.
- TUBA Z., JONES M. B., SZENTE K., NAGY Z., GARVEY L., BAXTER R. 1998b: Some ecophysiological and production responses of grasslands to longterm elevated CO₂ under continental and atlantic climates. *Ann. New York Acad. Sci.* 851: 241–250.
- TUBA Z., RASCHI A., LANNINI G. M., NAGY Z., HELYES L., VODNIK D., DI TOPPI L. S. 2003: Vegetations with various environmental constraints under elevated atmospheric CO₂ concentrations, In: *Abiotic Stresses in Plants* (Eds.: DI TOPPI L. S., PAWLIK-SKOWRONSKA B.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 157–204.
- VAN GINKEL J. H., GORISSEN A., POLCI D. 2000: Elevated atmospheric carbon dioxide concentration: effects of increased carbon input in a *Lolium perenne* soil on microorganisms and decomposition. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 449–456.
- VAN GINKEL J. H., GORISSEN A. 1998: In situ decomposition of grass roots as affected by elevated atmospheric carbon dioxide. *Soil Science Society of America Journal* 62: 951–958.
- VETELI T. O., KUOKKANEN K., JULKUNEN-TIITTO R., ROININEN H., TAHVANAINEN J. 2002: Effects of elevated CO₂ and temperature on plant growth and herbivore defensive chemistry. *Global Change Biology* 8: 1240–1252.
- VODNIK D., MACEK I., SIRCELJ H., PFANZ H., KASTELEC D., BATIC F. 2005: The effects of natural CO₂ enrichment on the growth of maize. *Journal of Crop Improvement* 13: 193–212.
- WOODWARD F. I. 2002: Potential impacts of global elevated CO₂ concentrations on plants. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 207–211.

THE EFFECTS OF ELEVATED AIR CO₂ ON THE BOTANICAL COMPOSITION, STAND
STRUCTURE AND BIOMASS PRODUCTION OF PLANT COMMUNITIES

Z. Tuba

Plant Ecology Departmental Research Group of Hungarian Academy of Sciences and the Department of
Botany and Plant Physiology, Szent István University, Gödöllő, Páter Károly u.. 1, H-2103, Hungary

Accepted: 2 November 2005

Keywords: climate change, coenology, acclimation, competition, legumes, dicots, monocots, C₃ and C₄ plants, grasslands

The concentration of atmospheric CO₂ has risen from 280 to 362 ppm in the last nine decades and is predicted to continue to rise by on average 1.5 ppm per year. By modifying climate characteristics such as temperature and precipitation, elevated CO₂ enrichment could directly influence plant growth and production and plant productivity depends on physiological processes. Rising atmospheric carbon dioxide concentration will affect ecosystem processes directly through changes of plant productivity and plant community structure. Further, rising atmospheric CO₂ concentration influences and modifies physiological processes of plants through changing their photosynthetic activity. Under doubled air CO₂ concentrations mechanisms of plants depends on their acclimation to the elevated air CO₂ concentration. In the whole acclimation process physiological and photosynthetic acclimation are of great importance. Commonly, plants respond to elevated CO₂ by fixing more carbon, leading to increased plant biomass and below ground carbon allocation. However, the plant responses to elevated air CO₂ concentrations are very diverse and species specific. The different species can show marked differences in their responses to increasing CO₂ concentrations. Along with species-specific physiological and biomass responses, reproduction is likely to change as well with increasing CO₂ and might further accelerate shifts in species composition because species specific increases in seed number and changes in seed quality will exert substantial cumulative effects on community composition in the long run. It is probable that CO₂ enrichment will affect the productivity and physiological functioning of natural ecosystems in ways that are more difficult to assess than for agricultural cropping systems and forests. A major complexity arises from the large number of plant species which may interact in the primary production system. This may result in major alterations in the community structure of natural ecosystems in the future with possible shifts in ecosystem boundaries. Changes in plant community structure and productivity under elevated CO₂ are important because of the potential for modifying biological diversity.