

TUDOMÁNYTERÜLETI ÁTTEKINTÉSEK

HAZAI GYEPÁLLOMÁNYOK ÖKOLÓGIAI ÉS ÖKOFIZIOLÓGIAI KUTATÁSI EREDMÉNYEINEK, TOVÁBBÁ MÉRSÉKELTÖVI GYEPEK SZÉNMEÉRLEGÉHEZ KAPCSOLÓDÓ NEMZETKÖZI KUTATÁSOK ÁTTEKINTÉSE

CZÓBEL SZILÁRD¹ és TUBA ZOLTÁN^{1,2}

¹Szent István Egyetem, Növénytani és Ökofiziológiai Intézet, 2103 Gödöllő, Páter K. u. 1.

Czobel.Szilard@mkk.szie.hu

²MTA-SZIE Növényökológiai Kutatócsoport, 2103 Gödöllő, Páter K. u. 1.

Elfogadva: 2009. november 6.

Kulcsszavak: CO₂-fluxus, gyepek, ökofiziológia, szénmérleg, szűnfiziológia

Összefoglalás: A gyepek ökológiai és ökofiziológiai vizsgálatával több tucat hazai és számos (több ezer) és egyben exponenciálisan növekvő számú nemzetközi publikáció foglalkozik. Ebben az áttekintő munkában a hazai gyepekben eddig végzett ökológiai és manipulációs vizsgálatokat, valamint a szűnfiziológiai kutatások előzményeit és első eredményeit, továbbá a mérsékeltövi gyepevegetációk állományszintű CO₂-fluxus mérésének és szénmérlegének eredményeit foglaljuk össze.

Hazai gyepek ökológiai és ökofiziológiai kutatások

A hazai növénytársulások *in situ* ökofiziológiai vizsgálatainak döntő többsége levél-szintű (autökofiziológiai) jellegű volt, melyek közül FEKETE (1972), FEKETE és TUBA (1977), DRASKOVICS (1979), SUBA és LÉGRÁDY (1985), MÉSZÁROS (1984, 1988), BÉRES et al. (1998) vizsgálatai a hazai erdőállományok működésének jobb megértéséhez járultak hozzá. A hazai gyepek ökofiziológiai kutatások FEKETE GÁBOR és PRÉCSÉNYI ISTVÁN vezetésével (pl. FEKETE et al. 1976, FEKETE et al. 1980) a múlt század 70-es éveiben kezdődtek a Vácrátót külterületén található, extenzíven legeltetett, nyílt homokpusztagyepben (Tece). A korai kutatások nemcsak az ökofiziológia (FEKETE és TUBA 1982), hanem a produktíobiológia (pl. KOVÁCS-LÁNG és SZABÓ 1973, MOLNÁR és NOSEK 1979), a niche-ökológia (FEKETE et al. 1976, FEKETE et al. 1980) és a vegetációdinamika (VIRÁGH 1987a, MATUS és TÓTHMÉRÉSZ 1987) területén is új eredményekkel szolgáltak. Gyepállományok közül löszpusztagyepben (köztük az általunk is vizsgált *Salvia nemorosae-Festucetum rupicolae* löszpuszta-területén), valamint homokpusztagyepben végzett munkákból a teljesség igénye nélkül VERSEGHY és KOVÁCS-LÁNG (1971), KOVÁCS-LÁNG (1975) et al. (1989), NAGY és HORÁNSZKY (1980), TUBA (1984), TUBA et al. (1996) ALMÁDI et al. (1986), KALAPOS (1989, 1994), NAGY et al. (1994), FEKETE et al. (1995) és MARSHALL (1998) publikációit említjük meg. Az általunk is kutatót bugacpusztai legelő közelében KALAPOS (1994) és munkatársai (KALAPOS et al. 1997) az egyes fajok vízgazdálkodási jellegzetességeit és fotoszintetikus teljesítményét vizsgálták és határozták meg. A 1990-es évek közepétől PRÉCSÉNYI ISTVÁN vezetésével a

Kossuth Lajos Tudományegyetem (most Debreceni Egyetem) kutatói tanulmányozták a nyírségi homoki gyepök ökológiai és ökofiziológiai folyamatait (PRÉCSÉNYI et al. 1990, PRÉCSÉNYI és MÉSZÁROS 1997). Ezen kutatások a – bugacpusztai legelőhöz hasonló textúrájú és struktúrájú – *Potentillo-Festucetum pseudovinae* homokpusztagyep társulás különböző mértékben záródó, illetve degradált állományaiiban folytak (MÉSZÁROS és VERES 2006). Az ökológiai kutatások közül MATUS et al. (2003) a homoki növényzet másodlagos szukcesszióját, valamint a talaj magbank készletét tanulmányozták egy korábban legeltetett, de már felhagyott homokdűne különböző térszínein. Az akác által nem fertőzött homoki vegetáció fajkompozíciója közepes mértékben változott meg a felhagyás óta. Két magas termetű pázsitfűfaj (*Elymus hispidus*, *Poa angustifolia*) jelentősen megnövelte a borítását az egyéves és az alacsony termetű évelő taxonok rovására. Az akác által kolonizált területekről a homoki legelő legtöbb faja eltűnt és helyüket nitrofil taxonok foglalták el. A vizsgált dűne alacsonyabb térszínein valamivel nagyobb fajszámot és magbank sűrűséget tapasztaltak, mint a magasabb területeken. Egy másik, 7 éves kutatás (MATUS et al. 2005) a *Cynodonti-Festucetum pseudovinae* társulás házi lúdak által túllegeltetett, illetve szárnyasok által nem (de szarvasmarhák által elvéve) legelt, ún. kontroll területét hasonlította össze a vegetációdinamikai folyamatok és a talaj magbank készletének változása szempontjából. A növényfajokat és a talaj magkészletét tekintve egyaránt szignifikánsan szegényebb kontroll állományban tavaszi egyévesek és évelők domináltak. Utóbbi csoport növekvő tényrerése és egyben dominanciája a túllegeltetett gyepben is megfigyelhető volt, akárcsak a nyári egyéves taxonok tömegessége. Az intenzíven legelt állományban a fajszám csökkenése is megfigyelhető volt, akárcsak a fajszám nagyobb szezonális és évek közötti eltérése a kontrollhoz képest. A kutatók a növényzet regenerációja kapcsán az évelő fűfélék lassú terjeszkedését tapasztalták, míg a túllegeltetett terület sűrűbb és gazdagabb magbankját egyrészt a növényzet ismétlődő zavarásokhoz történő adaptációjával, másrészt a libák intenzív propagulum-szórásával magyarázták. A felvehető tápanyagok mennyiségét vizsgálva sem időbeli, sem pedig – meglepő módon – a vizsgált állományok közötti eltérést nem tapasztaltak. Az ökofiziológiai vizsgálatok fő cékitűzése a szélsőséges termőhelyi feltételek fluktuációjával összefüggő növény-ökofiziológiai viselkedések és alkalmazkodások megismerése volt, elsősorban a fotoszintetikus apparátus összetételét és aktivitását jellemző paraméterek vizsgálatán keresztül (MÉSZÁROS et al. 1996, MÉSZÁROS és VERES 2006, VERES et al. 2006). A kutatások eredményeként megállapították, hogy a homokpusztagyepben eltérő dominanciával jelenlévő és morfológiailag is különböző fajoknál a levelek szárazanyagra vonatkoztatott klorofill és össz-karotinoid tartalma a vegetációs időszakban széles intervallumban változott és jelentős interspecifikus eltéréseket mutatott. A levelek klorofill tartalma csökkent a növekedési szezon előrehaladtával, de a veszteség mértéke összefüggött az időjárás viszonyok évek közötti eltéréseivel. A vizsgált taxonok leveleinek összkarotinoid tartalma tavasszal magasabb volt az egyszikűeknél, mint a kétszikű fajoknál. A vizsgált fajoknál a karotinoid összetétel rendkívül plasztikusan követte a fellépő abiotikus faktorok erősségét és fontos szerepe volt a fotoszintetikus apparátus fényvédelmében. Az abiotikus stressztényezők erősödésével a xantofill ciklus védelmi szerepe – szezonálisan és napszakosan egyaránt – mindegyik fajnál fokozatosan előtérbe került, ami hosszabb távon érintette a xantofill ciklus teljes pigment készletének a nagyságát, illetve az egyes komponensek részarányát is (MÉSZÁROS és VERES 2006, VERES et al. 2006).

Hazai gyom és természetű növényállományokon, illetve ezek kevert állományain NAGY et al. (1993), és SZENTE et al. (1993a, 1993b) végzett már részben egyed, illetve állományszintet is érintő vizsgálatokat, míg vízi vegetációban CZÓBEL et al. (2005a) az általa kifejlesztett úszó sziget segítségével, nyílt rendszerű kamrás technikát alkalmazva kezdte el az állományszintű szünfiziológiai vizsgálatokat. A kiskunsági nyílt homokpusztagyep hosszabb távú, levélszintű fluxus és állományszintű produkció vizsgálatai révén a gödöllői kutatócsoport (TUBA et al. 1998) már számos, a szünfiziológiai regulációra utaló megállapítást tett közzé. A hazai szünfiziológiai kutatások gyökerei azonban az előbb említett vizsgálatnál több évtizeddel korábbra nyúlnak vissza. A korai IBP és MAB projektekhez kapcsolódó levélszintű vizsgálatok közül néhány már a társulásszintű, szünfiziológiai működés első megállapításaihoz járult hozzá. FEKETE és TUBA (1977) erdőtársulásban kísérletesen bizonyította a szupraindividuális fotoszintetikus pigment-homeosztázist, mely szerint a fajokban és egyedekben igencsak variabilis fotoszintetikus pigmentkoncentráció társulásszinten lerögzített, uniform. Vegetációdinamikai szempontból is lényeges felismerés volt, hogy a társulás fiziológiai működésének, pl. a fotoszintetikus CO₂-asszimilációjának szupraindividuális szintű lerögzítettsége és szabályozottsága a szukcesszió előrehaladtával fokozódik (FEKETE et al. 1988).

Az első hazai állományszintű szünfiziológiai vizsgálatokat (magába foglalva a különböző méretű növényzettel borított állományfoltok CO₂-fluxus és vízgőzcsera mérését) korábbi kutatásaikra alapozva TUBA ZOLTÁN és munkatársai 1999-ben kezdték el a Szent István Egyetem Növényteni és Ökofiziológiai Intézetében (korábban GATE, majd SZIE Növényteni- és Növényélettani Tanszék), a „Szünfiziológiai folyamatok léptékfüggése fátlan növénytársulásokban” elnevezésű, négyéves OTKA pályázat keretében. Kutatásuk fő motivációja annak a ténynek a felismerése volt, hogy az infraindividuális (levél/egyed) és tájlepték közötti térbeli tartományba eső társulásfiziológiai folyamatokról meglepően kevés ismerettel rendelkezünk (EHLERINGER és FIELD 1993). Mindezek mögött mérés technikai, módszertani okok álltak, mely tényezőknek messzemenő hatása és következménye volt a növényi társulásfiziológia egészének a fejlődésére és több évtizedes stagnálására (MOONEY 1991, BAZZAZ 1996). A gödöllői kutatócsoport szemléletében és technikájában egyaránt új, szünfenetikai léptékeket lefedő, térbeli léptékfüggő mérésekre alkalmas kamrasort (7,5 és 240 cm közötti átmérővel) fejlesztett ki (CZÓBEL et al. 2005b). Ezen, a szünfiziológiai minimum area megállapítására is alkalmas kamrákkal vizsgálták az állományfiziológiai válaszok térbeli léptékfüggését, továbbá lösz-, homokpusztagyep, és gyomvegetációban az egyes állományfoltok döntően térbeli-, részben időbeli heterogenitását. Mindhárom gyep-társulás vizsgált foltjaiban mérték az állományok szénmérlegét, vízgőzcseréjét, fotoszintetikus aktivitását és légzését, a mikrometeorológiai adatok rögzítésével, valamint a LAI becslésekkel párhuzamosan. Az eltérő fajkészletű, textúrájú, fiziognómiájú és diverzitású lösz-, és homokpusztagyepre, illetve gyomvegetációra kiterjesztett állományszintű, szünfiziológiai munka többek között bebizonyította, hogy ezen növényközösségek CO₂-asszimilációjának variabilitása egyértelműen térbeli léptékfüggést mutat, amely egyfajta jellegzetes léptékű szünfiziológiai minimi-area léte utal. Időbeli variabilitásra vonatkozó kutatásuk egyben az első eredményeket szolgáltatva a hazai és egyben mérsékeltövi lösz- és homoki gyepek napi, szezonális és évek közötti CO₂-fluxusairól és szénmérlegeiről (CZÓBEL et al. 2004, 2005b; SZERDAHELYI et al. 2004a, 2004b; BALOGH et al. 2005).

Több hektáros, növényzettel fedett felszín vízgőz, hő, CO₂ és egyéb gázok momentán fluxusainak vizsgálatát hazánkban először HASZPRA LÁSZLÓ és munkatársai kezdték el 1994 szeptemberében (HASZPRA és BARCZA 2005). Az őrségi Hegyhátsál közelében elhelyezkedő TV-adótornyon eddy kovariancia technikával történő mérések 1997-től folyamatosan rögzítik a meglehetősen mozaikos – kaszált gyepek, telepített erdők és mezőgazdasági kultúrák által dominált – vegetáció NEE-jét. Az eddig eltelt időszak éves szinten negatív NEE értékei (-34 – -84 gC m⁻²) azt jelzik, hogy a vegetáció saját kibocsátásánál több széndioxidot vesz fel, azaz magába építi a fosszilis tüzelőanyagok égetése során a levegőbe kerülő szén-dioxid egy részét is. Ugyanakkor a folyamat nagyon érzékeny az éghajlati viszonyokra, melyet az is jelez, hogy a 2003-as meleg és száraz esztendőben a vegetáció + talaj rendszer nettó szén-dioxid forrássá vált /+68 gC m⁻²/ (HASZPRA 1995, HASZPRA és BARCZA 2005). Bugacpusztán a homoki legelőn 2002 júliusától (NAGY et al. 2007b), míg a Mátrában Szurdokpüspöki közelében egy cseres tölgyessel határolt felhagyott legelőn, illetve részben felülvetett gyeppen 2003 májusától (TUBA et al. 2004, PINTÉR et al. 2007) történik folyamatos EC mérés a SZIE Növénytan és Ökofiziológiai Intézetének munkatársai révén, nemzetközi (pl. CarboEurope-IP, NitroEurope-IP) és hazai projektek finanszírozásával. A bugaci gyepek éves NEE összege 2003-ban +17 gC m⁻², 2004-ben -270 gC m⁻² (NAGY et al., 2007b) volt, míg a mátrai fűfelszíné 2004-ben -35 gC m⁻² lett (PINTÉR et al. 2007). Mindkét vegetációban általában március közepétől október közepéig a fűfelszín szén-dioxid cseréjének napi összegei negatívak voltak, tehát széndioxidot vettek fel a légkörből. A szén-dioxid megkötés intenzitása azonban évek közti változékonyságot mutatott. 2003-ban, az extrém meleg és száraz évben napi szinten fele annyi szén-dioxidot vett fel, mint a többi vizsgált esztendőben. A mátrai gyepek a bugacnál kisebb mennyiségű szén-dioxidot vesz fel, annak ellenére, hogy a csapadékviszonyok a mátrai mérőhely esetében a kedvezőbbek. A bugaci és mátrai vegetációk viselkedése közötti másik nagy különbség, a nyár közepén történő kiszáradás, valamint az azt követő regeneráció megléte vagy elmaradása. Ezen folyamatokat, az átlaghőmérsékleten és a lehullott csapadék mennyiségén kívül a mérőhelyek talajviszonyai és a vegetációt alkotó gyeppajok szárazságtűrése is befolyásolja. A bugaci homokos talajon már kevesebb csapadék is jelentősen növelte a növényzet számára felvehető vízkészletet, míg a mátrai agyagos talajon ehhez ennél lényegesen nagyobb mennyiségű csapadéokra volt szükség. A vegetációs időszakban csapadék hullás után megnőtt a respiráció, aminek következtében akár a legintenzívebb szénfelvételi időszak közepén is előfordult, hogy egyes napok nettó szénmérlege pozitív volt, vagyis jelentős mennyiségű szénleadás történt. Ez a folyamat mindkét állomány esetében megfigyelhető, akárcsak az, hogy az NEE éjszakai hőmérséklet- és nappali fényfüggését negatívan befolyásolta a szárazságstressz (PINTÉR et al. 2007).

Hazai gyepekben végzett manipulációs kísérletek

Hazánkban is több manipulációs kísérletet végeztek eddig gyeptársulásokban. A szünbiológiai vizsgálatok közül VIRÁGH (1982, 1992a,b) egy fajgazdag löszgyeptársulásban többek között egyszikűekre és kétszikűekre szelektív levélherbicideket alkalmazott, hogy tanulmányozza a gyeppen a zavarások hatására történő fajkompozíciós, texturális és strukturális változásokat és a vegetációdinamikai folyamatokat (VIRÁGH *s. a.*). Az uralkodó

és tömeges egyszikűek kiirtását követően nagy üres földfelszínnek váltak szabaddá, amelyeket először a túlélő kétszikűek közül néhány vegetatívan gyorsan terjeszkedő, főként ruderalis faj foglalt el. Az évelő füvek csak lassú visszatelepedésre voltak képesek. A szubordinált kétszikű fajok kiirtása után a sűrű állományban viszonylag kisebb szabad földterületek keletkeztek. Ezeket az egyszikűek gyorsan betöltötték, akadályozva ezzel a kétszikűek gyors visszatelepedését (VIRÁGH 1994). A folyamat sebességét elsősorban az határozta meg, hogy a) a túlélő egyedek milyen gyors és milyen mértékű terjeszkedésre voltak képesek, illetve b) a magról szaporodó, valamint a szomszédos területekről benyomuló fajok milyen gyorsan tudták betölteni a felszabadult üres, nyílt foltokat. Az egyszikűek dominanciájával jellemezhető négyzetek sokkal rezisztensebbek voltak a természetes diszturbációkkal (aszály) szemben, és kisebb volt a visszaállás képességük, mint a kétszikűek uralta négyzeteké. A sterilizált talajon végbemenő primer szukcesszió alatt a visszaállás folyamata gyorsabb volt, mint a tipikus lokális másodlagos szukcesszió (a növényzet teljes elpusztítása) esetében. Annak ellenére, hogy a szukcesszió módja és sebessége az egyes kezeléseknél eltérő volt, a vizsgált kis kiterjedésű területen 9–10 év alatt a zavart állomány a beavatkozások minőségétől, erősségétől és gyakoriságától függetlenül képes volt újra elérni az eredetihez hasonló cönológiai állapotát (VIRÁGH 1989a, 1991, 2000). A dombvidéki sztyepptársulás (*Pulsatillo-Festuca rupicolae*) 9 évi dinamizmusának vizsgálata rámutatott a háborítatlan, kontroll asszociáció erőteljesen kifejezett nyári – őszi szezonális dinamikájára, s az évek közötti jelentős populációdinamikai fluktuációra (VIRÁGH 1989b, 1992b). A változásokat döntő mértékben az eltérő időjárású évek heterogenitása befolyásolta. A társulás az erős aszályval szemben rezisztensnek bizonyult. A dinamikus stabil állapotát jól jelezte az időbeli cönológiai hasonlósági értékek (VIRÁGH 1986, 1987a, 1987b) és a vizsgált jellemzők (a növényzet összorborítása, fajgazdagsága, a diverzitás és evenness értékek, a fajok dominancia-sorrendje) viszonylag szűk tartományon belüli ingadozása. Bekerítés hatására, a gyepráma fontos természetes, lokális zavarások megszüntetésével, a kontroll négyzetekben egyrészt egy fokozódó elfüvesedési tendencia, másrészt az egyszikű fajok populációinak előregedése volt tapasztalható. A kontroll négyzetekben 9 év múlva kis mértékben megnőtt a *Festuca pseudovina* mennyisége a *Festuca rupicola* kárára, melynek oka az előbbi taxon sokkal magasabb netto fotoszintézis és lényegesen jobb vízhasznosítása volt. Ez a fiziológiai különbség az aszályos évek hatására megváltozott biotikus körülmények között is nagyobb életképességet jelentett a *Festuca pseudovina* számára (VIRÁGH 2000). A kísérlet eredményei arra is felhívták a figyelmet, hogy mennyire fontos a zavarásokat követő vegetációdinamikai változások és a visszaállás mértékének jellemzésében a kontroll állapot dinamizmusának ismerete, illetve annak referenciaként való használata az összehasonlító terepkísérletekben. Másrészt jelezték a természetes zavaró hatások szükségességét a cönológiai és dinamikai állapotok fenntartásához (VIRÁGH *s. a.*). VIRÁGH és BARTHA (1996) terepkísérletekkel bizonyították, hogy míg a közel természetes cönológiai állapotú, évtizedeken keresztül alig legelt, dinamikus stabil állapotú löszgyeppársulásban a bekerítés 9–10 éve alatt is csak csekély mértékű florisztikai és szerkezeti változásokat idéz elő, a korábban folyamatosan legeltetett, degradált állományban a bekerítés, és ezáltal a legelés kizárása (zavarás) már 3 év alatt drasztikus fajszám-, borítás- és fitomassza csökkenést és jelentős cönológiai eltéréseket okozott. A legelés hiányában itt a fitomassza felszaporodása 3 év alatt a nagytömegű avar miatt negatív visszacsatolás révén csökkenti önmagát, és idézett elő szignifikáns fitomassza csökkenést.

Az újralegettetéses kísérletek alapján világossá vált, hogy a társulások fajgazdagságának és fajkompozíciójának hosszú távú fenntartásához és folytonos megújuló képességének biztosításához a viszonylag érintetlen, cönológiailag stabil állományban a normális természetes zavarások, míg a korábban folyamatosan, szabályos intenzitással legettetett állományban a további mérsékelt legettetés biztosítása szükséges (VIRÁGH és BARTHA 1996). Az elmúlt évtizedekben természetvédelmi szempontból is egyre fontosabbá váltak a gypállományok leromlására (degradáció) irányuló vizsgálatok. Degradáció a normális természetes zavarásoknál erősebb diszturbációkra következik be és a fiziognómiai struktúra megváltozása, a fajkompozíció jelentős átalakulása (pl. az uralkodó pázsítfűvek dominancia sorrendjének átrendeződése, a szubordinált fajok csökkenése, a ritka fajok eltűnése és a zavarásokkal szemben kevésbé érzékeny fajok elszaporodása), esetenként a koegzisztenciális szerkezet teljes összeomlása jellemzi. A degradáció sebességét egy állomány cönológiai és dinamikai állapota, szervezethez, a táji vegetációs mintázat, illetve az elérhető propagulumkészlet határozza meg (VIRÁGH s. a., VIRÁGH és FEKETE 1984). ZÓLYOMI és FEKETE (1994) kimutatták, hogy a leromlási sor minősége és hossza a zonalitási helyzetnek és a vizsgált vegetációtípus szomszédsági viszonyainak függvénye, a leromlás rezisztencia képessége minősíti. A degradálódás hátterében a termőhely leromlásai, döntően a talaj egyre rosszabb vízgazdálkodása áll (KOVÁCS-LÁNG et al. 1989, ZÓLYOMI és FEKETE 1994, KOVÁCS-LÁNG et al. 2003). A cönológiai degradáció jelentős ökofiziológiai módosulást is jelent. Megváltozik a gyepekben uralkodó fotoszintézis típus (C_3 -ről C_4 -re), a szénasszimiláció intenzitása és időbeli ritmusa, valamint a fotoszintetikus vízhasznosítás hatékonysága is (NAGY et al. 1994, SZENTE et al. 1996). A lőszgyepekben zavarás (hosszan tartó, intenzív legettetés) hatására tömegessé válik a *Bothriochloa ischaemum*, mely belső invádorként jelentős strukturális változásokat okoz. A leromlott abiotikus körülmények között a *Bothriochloa ischaemum* számára a C_4 -es fotoszintézis mechanizmusából adódó jobb vízhasznosítása jelent kompetitív előnyt a *Festuca rupicola*-val szemben (VIRÁGH et al. 1995).

Az elmúlt évek hazai szünbotanikai vizsgálatai új léptékben (mikroskála) is megerősítették, és egyben gazdagították a vegetáció zavarás hatására adott válaszairól eddig rendelkezésre álló ismereteinket. BARTHA (2004) terepi adatok és JUHÁSZ-NAGY (1980) által a biológiai komplexitás reprezentálására alkalmas információelméleti modellek felhasználásával vizsgálta a gyepek florális diverzitását és kis térléptékű szerkezetét. Feltételezte, ha egy növényközösséget zavarás ér, akkor először a finom térléptékű együttélések szerkezete bomlik fel, a vegetáció mozaikossá válik. A modellezés eredményeként kiderült, hogy degradáció során a fajkombinációk diverzitásának csökkenése és a maximális diverzitáshoz tartozó karakterisztikus skála nagyobb térléptékek felé való eltolódása következik be. Egy szukcessziós folyamatban, amikor a társulás regenerálódik a degradációval ellentétes irányú folyamat játszódik le. A növekvő emberi zavarás és növekvő ariditás hatására nemcsak a florális diverzitás, hanem a társulások koordináltsága is csökken, ami közvetve jelzi a szabályozási, öfenntartó és önreprodukáló mechanizmusok gyengülését (BARTHA 2004).

A VULCAN elnevezésű, klímaváltozás hatását kísérletesen vizsgáló EU 5-ös projekt keretében a vácrátóti ÖBKI munkatársai egy kiskunsági cserjés ökoszisztémában takarással szimulálták a melegedés és csapadékkizárással a szárazodás hatását. A kezeléseket többek között a növényzetben, a talajban és a talajoldatban bekövetkezett változások

rendszeres monitorozásával követték nyomon 2000 és 2004 között. Magyarországon az erdőssztyepp két komponense eltérően reagált a kezelésekre. A *Populus alba* cserjés borításában és biomasszájában nem volt megfigyelhető különbség, ám a taxon hőkezelésre korábbi rügyfakadással és későbbi lombohullással reagált, míg szárazságkezelés hatására csökkent a levelek foszfor tartalma. A *Festuca vaginata* esetében a szárazságkezelt parcellákban és a 2003-as rendkívül aszályos évben kisebb tömegességet, jelentős mortalitást és csökkent regenerációs képességet tapasztaltak, valamint az egyes töveken belül megnőtt a holt részek aránya, jelentősen növelve a tűzveszélyt (KOVÁCS-LÁNG et al. 2003, KALAPOS et al. 2005).

A TUBA ZOLTÁN vezette gödöllői kutatócsoport több EU-s pályázat keretében OTC és MiniFace kamrákba transzplantált homok- és löszvegetációban folyó kutatások eredményeiből prognosztizálta az emelt légköri CO₂-koncentráció (700 ppm) várható hatásait gyepekre (pl. TUBA 2005, NAGY et al. 2007a). Rövid expozíciók esetén (a fajtól függően néhány hónapos, egy-két éves) általában a pozitív válasz volt jellemző a levélszinten vizsgált növényfajok túlnyomó többségében, az emelt CO₂-koncentráción nevelt növények fotoszintézis-[CO₂] görbéje magasabbra futott, mint a kontroll növények esetében. Ez a növekedés és egyben a produkció fokozódásával járt együtt. Hosszabb expozíció után (öt éves) azonban a fajok egy részénél lefelé módosult (leszabályozás) a válasz, azaz a kezelt és a kontroll növények hasonló lefutású görbét mutattak, más részüknél viszont a fenntartott pozitív akklimatizációs visszacsatolás volt jellemző. A szárazanyag produkció-mennyisége akár csökkenhet is, emelkedés pedig csak többlet N-bevitel mellett tapasztalható (TUBA 2005). A homok- és löszpusztagyepi fajoknál a kapott eredmények nem különböztek, azaz függetlenek voltak a gyep típusától, ellenben eltértek attól függően, hogy a vizsgált taxon mely funkcionális csoportba tartozott. Az egyszikűek ugyanis a fotoszintézis leszabályozását, a kétszikűek pedig a hosszabb időtartamon át is fenntartott pozitív akklimatizációt mutattak. Miután a két talaj tápanyagellátottsága erősen különbözik, a válaszok hasonlósága a két gyep esetében inkább köthető a megemelt szénhidrát-szint általi visszacsatolás jelentkezéséhez (füfélék) vagy annak elmaradásához (kétszikűek), mint a P-hiányhoz. Azaz a kétszikű fajok esetében a raktárak (pl. a gyökérrendszer) nagyobb kapacitásuk révén hosszú expozíció után is alkalmasak voltak a többlet szénhidrát-tartalom hasznosítására, míg a fűfajok esetében nem. A kétszikű fajok a levél, illetve a hajtás növekedése szintjén is kedvezőbben reagáltak, mint az egyszikűek, mivel a vizsgált taxonok összetett levélszerkezete plasztikusabb válasz lehetőségét biztosította. A termesztett növények esetében általánosan tapasztalhatóan jó csapadékellátású évben az emelt CO₂-szint a sokfajú gyepvegetáció esetében is növelte az egységnyi földterületre eső biomassza mennyiségét, bár nem szignifikáns mértékben. Szárazságstressz alatt nem volt különbség a kezeléseik között (NAGY et al. 2007a).

Növényállományok CO₂-fluxus méréséhez, valamint mérsékeltövi gyepvegetációk szénmérlegéhez kapcsolódó nemzetközi kutatások

A vegetációkutatásban napjainkban elterjedt makroléptékű vizsgálatok, több km-es vagy ennél is sokkal nagyobb térléptékű szint fiziológiai működésének vizsgálatára használható technikák eredetileg más tudományágak, így a légkörfizika és meteorológia részére lettek kifejlesztve. Ezért elsősorban – jellegüknél fogva – a növénytársulások

legnagyobb térbeli léptékében zajló fiziológiai folyamatainak a vizsgálatára alkalmasak csupán (SCHIMEL 1993). Ilyen módszer a vízgőz, hő, CO₂ és egyéb nyomgázok momentán fluxusainak, illetve turbulens kicserélődésének „eddy (örvénylő) kovarianciával” (EC) hosszú időtartamon keresztüli mérése a társulás és a légtér határán, mely az egész ökoszisztéma fiziológiáját, azaz a növényzet, a talaj és az állatok közös válaszeredőjét méri (MONTEITH és UNSWORTH 1995). Hátránya, hogy nagyon költséges, nem használható kisléptékű, heterogén növényzeti foltok/állományok egzakt vizsgálatára, valamint egyes időjárási (pl. szélcsend) és topográfiai (jelentős relief különbség) körülmények között. A társulások, sőt tájak és régiók produkciójának mérésére használható modern, távérzékeléses (pl. GIS, NDVI) módszerek (LOVELAND et al. 1991, DAVIS et al. 1992) eredményei kapcsolatba hozhatók a szümfiziológiai működéssel, de mivel azok többnyire csak a fiziológiai működés végeredményét, a produkciót mérik, ezért a szümfiziológiában csak korlátozottan alkalmazhatók. Ráadásul ezen módszerek térbeli léptéktartománya nem szűkíthető, ezért az egyed és makro társuláseggyüttes közötti térbeli tartományokban nem használhatók.

Az EC rendszer kiépítésénél és üzemeltetésénél lényegesen olcsóbb, zárt vagy nyílt rendszerben működtethető kamrás technikák egyaránt és egyedül alkalmasak a térbeli variabilitás és CO₂-gázcsere dinamikájának kis térléptékű vizsgálatára (ANGELL et al. 2001). Ennek oka a botanikai kompozíció, ezen belül is a különböző méretű foltok mozaikos elrendeződésű mintázata, mely a legtöbb gyepevetációra jellemző (CZÓBEL et al. 2005b). Az infravörös-gázanalizátorral együtt használt kamrás metodika nemcsak egyszerű és gyors méréseket tesz lehetővé, de a mikrometeorológiai módszerekhez (mint pl. EC és grádiens technika) hasonló eredményeket is szolgáltat (pl. BALOGH et al. 2007). A megfelelő paraméterekkel felvértezett és a szükséges technikai és egyéb kritériumoknak eleget tevő kamrák (ŠESTÁK et al. 1971) alkalmasak állományszintű CO₂-gázcsere mérésre, a módszer néhány közismert hátránya ellenére [pl. kamra hatás (l. pl. WELLES et al. 2001), többnyire nem alkalmasak fás vegetáció vizsgálatára, a kamrák többségénél nem folyamatos a mérés]. Napjainkban növekvő számú és sokféle CO₂-mérőkamrát alkalmaznak állományszintű vizsgálatokra, az egyszerű plexi kamráktól (ZAMOLODCHIKOV és KARELIN 2001) a jóval komplikáltabb, ventillált kamrákig (pl. CZÓBEL et al. 2005b).

Különböző formációkhoz tartozó, eltérő textúrájú, struktúrájú és diverzitású mérsékeltövi gyepek éves szénmérlegéről az elmúlt években egyre növekvő számú publikáció lát napvilágot (pl. FLANAGAN et al. 2002, SOUSSANA et al. 2007, NAGY et al. 2007b). A magyarországival közel azonos földrajzi szélességen, C₃-as taxonok által dominált, valamint juhokkal legeltetett mongol sztyeppén LI et al. (2005) -41 gC m⁻² éves szénmérleget mértek 2003 és 2004 márciusa között. Az éves NEE C₄-es taxonok dominálta magasfüvű prérin -46 és -274 gC m⁻² év⁻¹ (DUGAS et al. 1999, SUYKER és VERMA 2001, SUYKER et al. 2003) között változott, míg kevertfüvű legelt (FRANK 2002) és nem legelt (FRANK és DUGAS 2001) prérin -36 gC m⁻² év⁻¹, illetve -45 gC m⁻² év⁻¹ volt. Szerpentin kőzeten kialakult kaliforniai gyepevetációban -133 gC m⁻² év⁻¹ (VALENTINI et al. 1995) szénmérleget kaptak. A többéves mérések lehetővé tették a szénmérleg – döntően az éves csapadékösszeg és csapadékeloszlás eltéréseiből adódó – évek közötti eltéréseinek meghatározását is. FLANAGAN et al. (2002) Kanadában, mérsékelt övi gyepevetáció felett folytatott eddykovariancia mérései alapján kiderült, hogy az 1999-es csapadékosabb év szénmérlege -21 gC m⁻² volt (szénfelvétel), míg az azt követő csapadékszegényebb és melegebb évben éves szinten 18 gC m⁻² szénleadás történt. Mediterrán területeken szintén előfordult, hogy

a csapadékhiány miatt a gyep éves szinten szénforrás lett. Egy kaliforniai (mediterrán klímájú) egyéves taxonok dominálta gyepállomány éves szénmérlege -132 gC m^{-2} illetve $+29 \text{ gC m}^{-2}$ volt, a csapadék évközi eloszlásának függvényében (XU és BALDOCCHI, 2004). Az eddigi EC-fluxus mérések eredményei azt igazolják, hogy a mérsékeltövi, kisebb mértékben stresszelt és degradált gyepok textúrától és struktúrától függetlenül csapadékhiányos – különösen extrém száraz – éveket leszámítva szénmegkötőnek tekinthetők.

IRODALOM – REFERENCES

- ALMÁDI L., KOVÁCS-LÁNG E., MÉSZÁROS-DRASKOVITS R., KALÁPOS T. 1986: The relationship between the transpiration and photosynthesis of xerophitic grasses. *Abstracta Botanica* 10: 1–16.
- ANGELL R. F., SVEJCAR T., BATES J., SALIENDRA N. Z., JOHNSON D. A. 2001: Bowen ratio and closed chamber carbon dioxide flux measurements over sagebrush steppe vegetation. *Agr. Forest Meteorol.* 108: 153–161.
- ARCHIBOLD O. W. 1995: *Ecology of World Vegetation*. Chapman and Hall, London, 510 pp.
- BALOGH J., FÓTI SZ., JUHÁSZ A., CZÓBEL SZ., NAGY Z., TUBA Z. 2005: Seasonal CO_2 -exchange variations of a temperate semi-desert grassland in Hungary. *Photosynthetica* 43: 107–110.
- BARTHA S. 2004: Paradigmaváltás és módszertani forradalom a vegetáció vizsgálatában. *Magyar Tudomány* 49: 12–26.
- BAZZAZ F. A. 1996: *Plants in Changing Environments. Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 320 pp.
- BÉRES CS., FENYVESI A., RASCHI A., RIDDER H. W. 1998: Field experiment on water transport of oak trees studying by computer tomograph and magnetic resonance imaging. *Chemosphere* 36: 925–930.
- CZÓBEL SZ., BALOGH J., FÓTI SZ., PÉLI E. R., SZERDAHELYI T., SZIRMAI O., NAGY Z., TUBA Z. 2004: Long-term effects of irrigation and fertilization on stand CO_2 fluxes and soil biochemical processes in a Hungarian loess grassland. In: *Proceedings of the III. Alps-Adria Scientific Workshop (Dubrovnik, Croatia)* (Eds.: HIDVÉGI SZ., GYURICZA CS.). Akaprint, Budapest, pp. 130–134.
- CZÓBEL SZ., BALOGH J., SZIRMAI O., TUBA Z. 2005a: Floating chamber a potential tool for measuring CO_2 fluxes of aquatic plant communities. *Cereal Research Communications* 33: 165–168.
- CZÓBEL SZ., FÓTI SZ., BALOGH J., NAGY Z., BARTHA S., TUBA Z. 2005b: Scale analysis in grassland vegetation. A novel approach. *Photosynthetica* 43: 267–272.
- DAVIS F. W., SCHIMEL D. S., FRIEDL M. A., MICHAELSEN J. C., KITTEL T. G. F., DUBAYAH R., DOZIER J. 1992: Covariance of biophysical data with digital topographic and land use maps over the FIFE site. *J. geophys. Res.* 97: 19009–19021.
- DRASKOVICS R. M. 1979: Light and pigment investigations on species in a Hungarian beechwood. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 25: 309–324.
- DUGAS W. A., HEUER M. L., MAYEUX H. S. 1999: Carbon dioxide fluxes over bermudagrass, native prairie, and sorghum. *Agr. Forest Meteorol.* 93: 121–139.
- EHLERINGER J. R., FIELD C. B. (eds.) 1993: *Scaling Physiological Processes*. Academic Press, San Diego, 367 pp.
- FEKETE G. 1972: A növénytársulás fizionómiai struktúrája, a fény és a víz, mint produkcióökológiai tényezők. *MTA Biol. Oszt. Közl.* 15: 137–158.
- FEKETE G., PRÉCSÉNYI I., MOLNÁR E., MELKÓ E. 1976: Niche studies on some plant species of a grassland community. I. Comparison of various measurements. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 22: 321–354.
- FEKETE G., TUBA Z. 1977: Supraindividual versus individual homogeneity of photosynthetic pigments: a study on community structure. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 23: 319–331.
- FEKETE G., TUBA Z. 1982: Photosynthetic activity in the stages of sandy succession. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 28: 291–296.
- FEKETE G., TUBA Z., MELKÓ E. 1988: Background processes at the population level during succession in grasslands on sand. *Vegetatio* 77: 33–41.
- FEKETE G., TUBA Z., PRÉCSÉNYI I. 1980: Niche studies on some plant species of a grassland community. VII. Quantity and seasonality of photosynthetic pigments. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 26: 289–297.
- FEKETE G., TUBA Z., PRÉCSÉNYI I. 1995: Application of three approaches to evaluate abundance and rarity in a sand grassland community. *Coenoses* 10: 29–38.

- FLANAGAN L. B., WEVER L. A., CARLSON P. J. 2002: Seasonal and interannual variation in carbon dioxide exchange and carbon balance in a northern temperate grassland. *Global Change Biology* 7: 599–615.
- FRANK A. B. 2002: Carbon dioxide fluxes over a grazed and seeded pasture in the Northern Great Plains. *Environmental Pollution* 116: 397–403.
- FRANK A. B., DUGAS W. A. 2001: Carbon dioxide fluxes over a northern, semiarid, mixed-grass prairie. *Agr. Forest Meteorol.* 108: 317–326.
- HASZPRA L. 1995: Carbon dioxide concentration measurements at a rural site in Hungary. *Tellus* 47: 17–22.
- HASZPRA L., BARCZA Z. 2005: A magyarországi légköri szén-dioxid mérések szerepe az éghajlati modellek megalapozásában. *AGRO 21 Füzetek* 38: 13–26.
- JUHÁSZ-NAGY P. 1980: *A cönológia koegzisztenciális szerkezeteinek modellezése*. Akadémiai doktori értekezés, Budapest, 106 pp.
- KALAPOS T. 1989: Drought adaptive plant strategies in a semiarid sandy grassland. *Abstrata Botanica* 13: 1–15.
- KALAPOS T. 1994: Leaf water potential – leaf water deficit relationship for ten species of a semiarid grassland community. *Plant and Soil* 160: 105–112.
- KALAPOS T., BALOGHNÉ-NYAKAS A., CSONTOS P. 1997: Occurrence and ecological characteristics of C₄ dicot and Cyperaceae species in the Hungarian flora. *Photosynthetica* 33: 227–240.
- KALAPOS T., MOJZES A., KOVÁCS E., KOVÁCS-LÁNG E. 2005: Ecophysiological responses of three different plant functional types to experimental climate change manipulation (nocturnal warming or drought) in a semiarid forest-steppe habitat. In: *Book of Abstracts of XVII International Botanical Congress (Vienna, Austria)*, Rodibrück, Vienna, p. 516.
- KOVÁCS-LÁNG E. 1975: Distribution and dynamics of phosphorus, nitrogen and potassium in perennial open sandy steppe – meadow (*Festucetum vaginatae danubiale*). *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 21: 77–90.
- KOVÁCS-LÁNG E., KALAPOS T., MÉSZÁROS-DRASKOVITS R. 1989: Comparison of photosynthesis and transpiration in four species of a semiarid grassland community. *Ekológia Trávného Porastu* 3: 67–76.
- KOVÁCS-LÁNG E., KRÖEL-DULAY Gy., LHOTSKY B., GARADNAI J., BARABÁS S., KOVÁCS E. 2003: Hő- és szárazság-kezelés ökológiai hatásainak terepi kísérletes vizsgálata: az EU FW5 VULCAN Projekt bemutatása. In: *6. Magyar Ökológus Kongresszus (Gödöllő) – Előadások és poszterek összefoglalói*. Bessenyei Kiadó, Gödöllő, p. 155.
- KOVÁCS-LÁNG E., SZABÓ M. 1973: Effect of environmental factors on the phytomass production of sandy meadows. *Ann. Univ. Sci. Budapest Sect. Biol.* 15: 81–89.
- LI S. G., ASANUMA J., EUGSTER W., KOTANI A., LIU J. J., URANO T., OIKAWA T., DAVAA G., OYUNBAATAR D., SUGITA M. 2005: Net ecosystem carbon dioxide exchange over grazed steppe in central Mongolia. *Global Change Biology* 11: 1941–1955.
- LOVELAND T. R., MERCHANT J. W., OHLEN D. O., BROWN J. F. 1991: Development of a land-cover characteristics database for the conterminous U. S. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 57: 1453–1463.
- MARSCHALL M. 1998: Nitrate reductase activity during desiccation and rehydration of the desiccation tolerant moss *Tortula ruralis* (HEDW.) GAERTN et.al. and the leafy liverwort *Porella platyphylla* (L.) PFEIFF. *Journal of Bryology* 20: 273–285.
- MATUS G., PAPP M., TÓTHMÉRÉSZ B. 2005: Impact of management on vegetation dynamics and seed bank formation of inland dune grassland in Hungary. *Flora* 200: 296–306.
- MATUS G., TÓTHMÉRÉSZ B. 1987: The effect of grazing on the structure of a sandy grassland. In: *Spatial processes in plant communities* (Eds.: KRAHULEC F., AGNEW A. D. Q., WILLIAMS J. H.). SPB. Academic Publ., The Hague, pp. 23–30.
- MATUS G., TÓTHMÉRÉSZ B., PAPP M. 2003: Restoration prospects of abandoned species-rich sandy grassland in Hungary. *Appl. Veg. Sci.* 6: 169–178.
- MÉSZÁROS I. 1984: Concentrations of photosynthetic pigments in a turkey-oak forest and its edge. *Acta Bot. Hung.* 31: 209–216.
- MÉSZÁROS I. 1988: *Strukturális és ökofiziológiai jellemzők másodlagos erdőszegélyekben*. Kandidátusi értekezés, Debrecen, 120 pp.
- MÉSZÁROS I., VERES Sz. 2006: Növényökofiziológiai vizsgálatok nyírségi homokpusztagyepben: a fotoszintetikus pigmentösszetétel változékonysága. In: *Kutatás, oktatás, értékteremtés. A 80 éves Prékányi István köszöntése* (szerk.: MOLNÁR E.). MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 151–167.
- MÉSZÁROS I., VERES Sz., TÓTH R. V. 1996: *Relationship between the operation of violaxanthin cycle and the PSII quantum yield in sandy grassland species*. Plant Physiology and Biochemistry Special Issue: p. 327.
- MOLNÁR E. N., NOSEK N. J. 1979: Spatial processes in a grassland community. I. Number of individuals, biomass and cover at community level. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 25: 339–348.
- MONTEITH J. L., UNSWORTH M. H. 1995: *Principles of Environmental Physics*. Edward Arnold, London – New York – Melbourne – Auckland, 287 pp.

- MOONEY H. A. 1991: Plant physiological ecology – determinants of progress. *Functional Ecology* 5: 127–135.
- NAGY A. H., HORÁNSZKY A. 1980: Productivity and photosynthetic flexibility in some species of a grassland community. *Acta Bot. Hung.* 26: 443–449.
- NAGY Z., CSINTALAN Z., TUBA Z. 2007a: Gyepvegetáció akklimatizációja emelt légköri szén-dioxid koncentrációhoz: hosszú időtartamú kísérletek eredményei. *Magyar Tudomány* 10: 1258–1265.
- NAGY Z., PINTÉR K., CZÖBEL SZ., BALOGH J., HORVÁTH L., FÓTI SZ., BARCZA Z., WEIDINGER T., CSINTALA ZS., DINH N.Q., GROSZ B., TUBA Z. 2007b: The carbon budget of a semiarid grassland in a wet and a dry year in Hungary. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 121: 21–29.
- NAGY Z., TUBA Z., CSINTALAN ZS. 1993: Ecophysiological responses of different density maize stands under drought stress and during recovery. *Photosynthetica* 28: 351–359.
- NAGY Z., TUBA Z., SZENTE K., UZVÖLGYI J., FEKETE G. 1994: Photosynthesis and water use efficiency during degradation of a semiarid loess steppe. *Photosynthetica* 30: 307–311.
- PINTÉR K., WEIDINGER T., BARCZA Z., BALOGH J., CZÖBEL SZ., FÓTI SZ., NAGY Z., TUBA Z. 2007: Az ökoszisztéma léptékű fotoszintetikus CO₂ asszimiláció és légzés sajátosságai mérsékeltvívi gyepekben. *Magyar Tudomány* 10: 1280–1287.
- PRÉCSÉNYI I., MÉSZÁROS I. 1997: The responses of a *Potentilla arenaria* BORKH. subpopulation to some soil factors in sandy grassland. *Acta Bot. Hung.* 40: 193–201.
- PRÉCSÉNYI I., PAPP M., NAGY M. 1990: Comparative Analysis of *Potentilla-Festucetum pseudovinea* and *Festuco vaginatae-Corynephoetum* communities. In: *Acta Biologica Debrecina Supplementum* (szerk.: PRÉCSÉNYI I.). Egyetemi Nyomda, Debrecen, pp. 35–51.
- ŠESTÁK Z., ČATSÝK J., JARVIS P.G. (eds.) 1971: *Plant Photosynthetic Production, Manual of Methods*. Dr W. Junk Publ., The Hague, 825 pp.
- SCHIMMEL D. S. 1993: New Technologies for Physiological Ecology. In: *Scaling Physiological Processes* (Eds.: EHLERINGER J. R., FIELD C. B.). Academic Press, San Diego, pp. 359–365.
- SOUSSANA J. F., ALLARD V., PILEGAARD K., AMBUS P., AMMAN C., CAMPBELL C., CESCHIA E., CLIFTON-BROWN J., CZÖBEL SZ., DOMINGUES R., FLECHARD C., FUHRER J., HENSEN A., HORVATH L., JONES M., KASPER G., MARTIN C., NAGY Z., NEFTEL A., RASCHI A., BARONTI S., REES R. M., SKIBA U., STEFANI P., MANCA G., SUTTON M., TUBA Z., VALENTINI R. 2007: Full accounting of the greenhouse gas (CO₂, N₂O, CH₄) budget of nine European grassland sites. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 121: 121–134.
- SUBA J., LÉGRÁDY G. 1985: Characteristics of photosynthetic intensity and efficiency in species of a Turkey Oak-Oak phytocenosis. *Acta Bot. Hung.* 31: 283–299.
- SUYKER A. E., VERMA S. B. 2001: Year round observations of the net ecosystem exchange of carbon dioxide in a native tallgrass prairie. *Global Change Biology* 7: 279–289.
- SUYKER A. E., VERMA S. B., BURBA G. G. 2003: Interannual variability in net CO₂-exchange of a native tallgrass prairie. *Global Change Biology* 9: 255–265.
- SZENTE K., TUBA Z., NAGY Z., CSINTALAN ZS. 1993a: Competition between *Chenopodium album* and *Helianthus annuus* as reflected in photosynthesis and transpiration. *Photosynthetica* 28: 465–472.
- SZENTE K., TUBA Z., NAGY Z., CSINTALAN ZS. 1993b: Ecophysiological approach of competition between *Amaranthus chlorostachys* and *Helianthus annuus* under drought stress. *Weed Research* 33: 121–129.
- SZENTE K., NAGY Z., TUBA Z., FEKETE G. 1996: Photosynthesis of *Festuca rupicola* and *Bothriochloa ischaemum* under degradation and cutting pressure in a semiarid loess grassland. *Photosynthetica* 32: 399–407.
- SZERDAHELYI T., NAGY J., FÓTI SZ., CZÖBEL SZ., BALOGH J., TUBA Z. 2004a: Botanical composition and selected CO₂ exchange characteristics of temperate semi-desert sand grassland in Hungary under present-day and elevated air CO₂ concentrations. *Ekologia, Bratislava* 23: 124–136.
- SZERDAHELYI T., FÓTI SZ., NAGY J., CZÖBEL SZ., BALOGH J., TUBA Z. 2004b: 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* 23: 137–146.
- TUBA Z. 1984: Rearrangement of photosynthetic pigment composition in C₄, C₃ and CAM species during drought and recovery. *J. Plant Physiol.* 115: 331–338.
- TUBA Z. 2005: Az emelkedő légköri CO₂-koncentráció hatása növényközösségek összetételére, szerkezetére és produkciójára. *Bot. Közlem.* 92: 189–206.
- TUBA Z., CSINTALAN ZS., PROCTOR M. C. F. 1996: Photosynthetic responses of a moss, *Tortula ruralis* (HEDW.) GAERTN. et al. ssp. *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* (LAM.) P. Cout. and *C. furcata* (HUDS.) SCHRAD. to water deficit and short periods of desiccation, and their eco-physiological significance: a baseline study at present-day CO₂ concentration. *New Phytol.* 133: 353–361.

- TUBA Z., CSINTALAN ZS., NAGY Z., SZENTE K., KEMÉNY G., TAKÁCS Z., KOCH J., BADACSONYI A., MURAKEÖZY P., PALICZ G., KÖBOR SZ., ÓTVÓS E., BARTHA S. 1998: Szűnfiziológia: alapozó gondolatok és exploratív vizsgálatok egy születő növényökológiai tudományterülethez. In: *A közösségi ökológia frontvonalai* (szerk.: FEKETE G.). Scientia Kiadó, Budapest, pp. 171–196.
- TUBA Z., NAGY Z., CZÓBEL SZ., BALOGH J., CSINTALAN ZS., FÓTI SZ., JUHÁSZ A., PÉLI E., SZENTE K., PALICZ G., HORVÁTH L., WEIDINGER T., PINTÉR K., VIRÁGH K., VIRÁGH K., SZERDAHELYI T., ENGLONER A., SZIRMAI O., BARTHA S. 2004: Hazai gyep-társulások funkcionális ökológiai válaszlai, C-körforgalma és üvegházhatású gázainak mérlege jelenlegi és jövőbeni várható éghajlati viszonyok, illetve eltérő használati módok mellett. *AGRO 21 Füzetek* 37: 123–138.
- VALENTINI R., GAMON J. A., FIELD C. B. 1995: Ecosystem gas exchange in a California grassland: seasonal patterns and implications for scaling. *Ecology* 76: 1940–1952.
- VERES SZ., TÓTH V. R., LÁPOSI R., OLÁH V., LAKATOS G., MÉSZÁROS I. 2006: Carotenoid composition and photochemical activity of four sandy grassland species. *Photosynthetica* 44: 255–261.
- VERSEGHY K., KOVÁCS-LÁNG E. 1971: Investigations on production of grassland communities of sandy soil in the IBP area near Csévharaszt (Hungary) I. Production of lichens. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.* 22: 393–411.
- VIRÁGH K. 1982: Vegetation dynamics induced by some herbicides in a perennial grassland community. *Acta Bot. Hung.* 28: 424–447.
- VIRÁGH K. 1986: The effect of herbicides on vegetation dynamics; A multivariate study. *Abstracta Botanica* 10: 317–340.
- VIRÁGH K. 1987a: The effects of herbicides on vegetation dynamics; A 5-year study of temporal variation of species composition in permanent grassland plots. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 22: 385–405.
- VIRÁGH K. 1987b: The effect of herbicides on vegetation dynamics; Comparision of classifications. *Abstracta Botanica* 11: 53–70.
- VIRÁGH K. 1989b: The effect of selective herbicides on temporal population patterns in an old perennial grassland community. *Acta Bot. Hung.* 35: 127–143.
- VIRÁGH K. 1991: Diversity and resilience after herbicide disturbances in a Hungarian perennial grassland community. In: *Biological Diversity* (Eds.: PINEDA F. D., CASADO M. A. et al.). Fundación Ramon Akeres, Madrid, pp. 223–227.
- VIRÁGH K. 1992a: Regenerative microsuccessions induced by herbicide-disturbance in a perennial grassland community. *Bulletin de Museum D'Histoire Naturelle de Marseille* 52: 21.
- VIRÁGH K. 1992b: *Disztribúciót követő vegetációdinamizmus egy sztyepteársulásban*. Kandidátusi értekezés, Vácrátót, 125 pp.
- VIRÁGH K. 1994: Spatial aspects of vegetation dynamics induced by herbicide disturbances in a Hungarian loess grassland community. *Tiscia* 28: 3–13.
- VIRÁGH K. 2000: Vegetációdinamika és szukcesszió kutatás az utóbbi 15 évben. In: *Vegetáció és dinamizmus* (szerk.: VIRÁGH K., KUN A.). MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézet, Vácrátót, pp. 53–79.
- VIRÁGH K., BARTHA S. 1996: The effect of current dynamical state of a loess steppe community on its responses to disturbances. *Tiscia* 3: 3–13.
- VIRÁGH K., FEKETE G. 1984: Degradation stages in a xeroseries: composition, similarity, grouping, coordination. *Acta Bot. Hung.* 30: 427–459.
- VIRÁGH K., HORVÁTH F., BOKROS SZ. 1995: Modelling the regeneration dynamics of a Hungarian loess steppe community. In: *'Ecological processes: Current status and Perspectives'*. Abstracts of EURECO'95, 7th European Ecological Congress (Eds.: DEMETER A., PEREGOVI TS L.). Budapest, August 20–25, 1995. Hungary, p. 214.
- WELLES J. M., DEMETRIADES-SHAH T. H., McDERMITT D. K. 2001: Considerations for measuring ground CO₂ effluxes with chambers. *Chemical Geology* 177: 3–13.
- XU L., BALDOCCHI D. D. 2004: Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology* 123: 79–96.
- ZAMOLODCHIKOV D. G., KARELIN D. V. 2001: An empirical model of carbon fluxes in Russian tundra. *Global Change Biology* 7: 147–161.
- ZÓLYOMI B., FEKETE G. 1994: The Pannonian loess steppe: Differentiation in space and time. *Abstracta Botanica* 18: 29–41.

Elektronikus hivatkozás:

VIRÁGH K. (s.a.): *Vegetációdinamikai kutatások*. <http://www.obki.hu/kutatas/kutnom/vegdin50.rtf>

REVIEW OF ECOLOGICAL AND ECOPHYSIOLOGICAL STUDIES OF HUNGARIAN GRASS STANDS
IN ADDITION, WITH INTERNATIONAL PAPERS RELATED TO THE CARBON BALANCE
OF TEMPERATE GRASSLANDS

Sz. Czóbel¹ and Z. Tuba^{1,2}

¹Institute of Botany and Ecophysiology, Szent István University
Gödöllő; Páter K. u.1.; H-2103, Hungary
e-mail: Czobel.Szilard@mkk.szie.hu

²Plant Ecological Research Group of the Hungarian Academy of Sciences-Szent István University,
Gödöllő; Páter K. u. 1.; H-2103, Hungary

Accepted: 6 November 2009

Keywords: carbon balance, CO₂-flux, ecophysiology, grass, synphysiology

Ecological and ecophysiological characteristics of grasslands are the objects of exponentially growing number of national and international research. This work has summarized the ecological and manipulative investigations, as well as the background and first results of synphysiological studies of Hungarian grasslands. In addition, this paper gives a brief overview of the foregoing research related to stand level CO₂ flux measurements and carbon balance of temperate grasslands.