



Szent István Egyetem

***Syntrichia ruralis* szénmérlege, ökofiziológiai és növekedési sajátosságai száraz homokpusztagyepben, és kriptogám fajok válaszreakciói a növekvő légköri CO₂ szintre**

Doktori értekezés tézisei

Bodorné Juhász Anita

Gödöllő
2010.

A doktori iskola

megnevezése: Biológia Tudományi Doktori Iskola

tudományága: Biológia tudomány

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

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

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

Az iskolavezető jóváhagyása

A témavezető jóváhagyása

BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK

A földi ökoszisztémák nemcsak passzív szemlélői és elszenvedői az éghajlat felmelegedésének, hanem igen komoly szerepet játszanak a Föld klímarendszerében. Szignifikáns mennyiségű CO₂-ot elnyelve jelentős mértékben lassítják az atmoszféra CO₂ szintjének emelkedését, következésképpen igen komoly mértékben mérséklék a klímaváltozás sebességét. Akárcsak világszerte, úgy Európában is több nemzetközi kutatás célja a különböző ökoszisztémák légköri üvegházgáz-mérlegre gyakorolt hatásának megismerése. A legnagyobb számú kutatási eredmény azonban még mindig a fás vegetációval borított területekről származik, amely részben érthető, hisz a Föld természetes növényzetében a biomassza, a szénmennyiség és alapterület alapján is az erdők állnak az első helyen. Ám nem szabad figyelmen kívül hagyni azt a tényt, hogy e tekintetben az erdőket a füves vegetációk követik. A földi bioszféra teljes szénraktárához kb. 12%-ban járulnak hozzá, ezért a szén-ciklus változások szignifikáns közreműködői. Európa területének kb. 20%-át borítja mérsékelt övi füves vegetáció, ennek fényében nem meglepő, hogy számos olyan Európai Unió által támogatott nemzetközi kutatási program van, amely a gyepterületek nettó ökoszisztéma kicserélődési (NEE) sajátosságait vizsgálja (pl. Carboeurope IP, Nitroeuropa IP).

Hazánk gyepvel borított területeinek nagy hányadát alkotják fűsivatagi homokpusztagyep társulások. A globális klímaváltozás következtében várhatóan Magyarországon is változik az éves csapadék összege és annak eloszlása, valamint emelkedik a napi középhőmérséklet. A száraz ökoszisztémákra a csapadékviszonyok kismértékű változása is jelentős ökológiai hatással lehet. A homokpusztagyepben ezen felül az emelt CO₂ szint már néhány éven belül is a fajok egymáshoz viszonyított arányában átrendeződést eredményezhet, aminek hátterében a fajok eltérő fiziológiai akklimatizációs folyamatai állnak.

A hazai NEE vizsgálatok is arra derítették fényt, hogy a gyepek zömében nettó szénelnyelőkként működnek, de szénforrás vagy szénelnyelő voltuk évszakosan változik, az éghajlati tényezők alakulása pedig jelentős befolyással bír működésükre. A napi szénmérleg kamrás vizsgálatai azt mutatták ki, hogy a hosszabb száraz periódusok CO₂ elnyeléből könnyen kibocsátóvá változtathatják a gyepet. A gyepekkel kapcsolatosan elvégzett eddigi vizsgálatok az éghajlat, talaj, állomány és földhasználati módok hatásaira, a NEE tér- és időbeli variabilitására, a NEE összetevőinek részletesebb ökofiziológiai vizsgálata pedig a virágos fajokra és a talajlégzésre (fotoszintetikus CO₂-asszimiláció, fotoszintetizáló és nem fotoszintetizáló szövetek sötét- és fénylégzése, valamint a talaj autotróf és heterotróf légi) terjedtek ki.

Ugyanakkor, az ezeket a gyepeket domináló kriptogám fajok produkcióját, fotoszintetikus szénanyagcseréjük éves változását, mértékét és a társulás egészének szénforgalmához való hozzájárulását alig ismerjük. A nagy területet kitevő fekete foltokat alkotó mohák poikilohidrikusak voltak miatt a nyári időszakban, a gyepek fő vegetációs időszakában a nap java részét kiszáradt állapotban, inaktívan töltik, de még ekkor is, a kora reggeli órákban aktívak lehetnek, míg ősztől tavaszig akár egész napon át nedvesek és aktívak. Így jelentős mértékben hozzájárul-

hatnak az általuk dominált ökoszisztémák éves nettó produkciójához. A homokpusztagyep nagy kiterjedésű mohafoltjainak nettó ökoszisztéma gázcseréjét, és CO₂ forrás/elnyelő tulajdonságát, annak szezonális vagy éves alakulását eddig még nem ismertük.

A mohafajok számos ökoszisztémában elsődleges szénraktározóként jelennek meg. Számos mohavegetációban több szén raktározódhat, mint más edényes vagy nem-edényes nemzetség képviselőiben. Mivel a mohák jelentős borítással bírnak a földi erdős és gyepvegetáció típusokban, ezért fontos szénelnyelők lehetnek. A mohaborítás ugyanakkor hat az ökoszisztéma folyamatokra, befolyásolja a gyökérszóna vízraktározását, a talaj hőmérsékletét és pH-ját, a szén és tápanyag visszatartást és azok ciklusait. Ugyanakkor a gyökér és a mikrobiális populációk tevékenységéből jelentős szénmennyiség távozik az atmoszférába. Egy fenyőerdőben például ez a légzési kibocsátás akár 50-70%-a is lehet a bruttó primer produkciónak. A talajfelszíni moharéteg fotoszintetikus aktivitásával jelentős mennyiséget képes ebből a kibocsátott CO₂ mennyiségből visszatartani és ezáltal potenciálisan növeli az ökoszisztéma produkcióját. Az északi, hűvösebb területeken az erdők mohaprodukciója felülmúlja a fák produkcióját. Mivel a mohák produktivitása szoros kapcsolatban áll a vízkészlettel, ezért az ökoszisztémák produkciójához hozzájáruló mohák érzékenyebben reagálnak az időszakos fellépő vízdeficit mértékére és időtartamára és ezzel összefüggésben a globális felmelegedésre. Ugyanakkor egyszerű felépítésük miatt, a virágos növényeknél már részleteiben alaposan megismert válaszok nem egyértelműen interpretálhatóak e fajokra. A napjainkban jellemző klímaváltozásra és légköri széndioxid szint növekedésre e fajok eltérő módon reagálhatnak, így jövőbeli szerepük, hozzájárulásuk és közreműködésük a szénelnyelésben ennek függvénye.

A kutatás célkitűzései

1. A Vácrátót közelében található, kriptogám fajok által dominált fűsivatagi homokpusztagyepben tömegesen előforduló talajlakó mohafaj, a *Syntrichia (Tortula) ruralis* fotoszintézis – és produkció-ökológiai vizsgálata:
 - egész mohapárnák CO₂ gázcseréjének napimenet vizsgálata legalább havi rendszerességgel, és az évszakos szénmérleg megbecslése arra keresve a választ, hogy a mohafaj számára az év mely időszaka a fő szénelnyelési periódus, és ez mennyiben különbözik a gypétől;
 - a téli és a nyári időszakban a legfontosabb limitáló tényezők szénmérleget befolyásoló hatásának a megismerése;
 - késő ősszel, valamint nyárelején a telepnedvesség-tartalom napi változásának, és az azt meghatározó tényezőknek a megismerése;
 - a párna alkotó mohaszálak hossznövekedésének a vizsgálata, a szálon belüli zöld, aktív hajtásrész, és az alsó, barna rész hányadának a meghatározása, az arány időbeli változásának és növekedési fényviszonyoktól való függésének a meghatározása;
 - valamint az eltérő hajtásrészek elkülönítésével azok CO₂ gázcsere sajátosságainak és szénmérleget befolyásoló hatásainak a megismerése.

2. Az emelkedő légköri CO₂ szint hatásának a megismerése erdők gyakori mohafajainak a bevonásával.
 - egyrészt kontrollált CO₂ viszonyok közt, OTC kamrákban exponált fekete-erdei mohapárnák válaszainak vizsgálata;
 - másrészt természetes CO₂ források környezetében ténylegesen hosszú időtartamnak tekinthető CO₂ dús kezelés hatásának tanulmányozása Olaszországban és Szlovéniában a mohafajok fotoszintézis sajátosságainak és beltartalmi jellemzőinek (pigment-tartalom, szén- és nitrogéntartalom, C/N arány) meghatározásával.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A *Syntrichia ruralis* napi CO₂ gázcsere méréseken alapuló éves szénfelvételének becslése

Vizsgálati helyszín

A vizsgálat egy félsivatagi pannon homokpusztagyepben, Vácrátót mellett történt (É47°16', K19°16', tengerszint feletti magasság 180m). A *Festucetum vaginatae danubiale* homokpusztagyep, laza, meszes, rossz vízgazdálkodású, tápanyagszegény homoktalajon kifejlődött társulás, amely edafikus okok miatt mérsékeltvívi félsivatagi sajátosságokkal is bír. Domináns fajai szárazságtűrő zombékoló fűvek: *Festuca vaginata* és *Stipa borysthénica*. Az edényes növényfajok átlagos borítása 30-40%.

A társulásban limitáló stresszfaktor a korlátozott vízellátottság (évi átlagos csapadék 500mm), melyhez nyáron magas, télen alacsony hőmérséklet, valamint gyakori erős szélbefúvás társul. Az egyedek közti gap-ek direkt napsugárzásnak vannak kitéve, a homokfelszín hőmérséklete így délben rendszeresen a 60°C-ot is elérheti. E zord mikro-élettereket kriptogám növények népesítik be, amelyek közül legnagyobb borítással a *Syntrichia (Tortula) ruralis* mohafaj és *Cladonia (C. convoluta, C. furcata)* zúzmófajok rendelkeznek. A *S. ruralis* dominálta foltok (a nyáron látható "fekete foltok" a kiszáradt mohaszőnyeget jelzik) helyenként akár 20-80%-os borítással jelennek meg.

Vizsgált faj

Syntrichia ruralis (Hedw.) Weber & D. Mohr (Syn: *Tortula ruralis* (Hedw.) Geartn. et al., *ssp ruralis*) Európa nagy részén elterjedt, főleg homoktalajon előforduló, ektohidrikus, talajlakó lombosmoha. A 10–16 mm hosszú hajtáskák a levélkében gazdag zöld felső (kb. 4–6 mm), és kevés számú, barnás, legalul már elhalt levélkéket tartalmazó alsó részekre (kb. 6–10 mm) oszthatók. A szabálytalan alakú mohapárnák mérete nagyon változó, átmérőjük átlagosan 10–14 cm.

A vizsgálat időtartama, az elvégzett mérések

Egy éven át 20 alkalommal végeztem terepi CO₂-gázcsere (nettó fotoszintézis és sötétlégzés) méréseket 2000. novemberétől 2001. novemberéig. Ezzel

párhuzamosan történt a vizsgált minta víztartalmának meghatározása, a mohapárna felületi hőmérsékletének és a léghőmérsékletnek a mérése, a fotoszintetikusan aktív sugárzás detektálása, valamint a talajlégzés meghatározása.

A mohapárnák és a talaj gázcserejének nyomon követése egy 2 dm³ térfogatú plexi félgömb kamrát alkalmaztam. A kamra méretet az állományokban vizsgálható legnagyobb mohapárna méret határozta meg. 1,5-2 óránként végeztem gázcsere-méréseket, 5-5 hasonló mikroklimájú mohafolton 3-3 ismétléssel, míg talajlégzés-mérést további 3 üres folton 3 ismétléssel.

A *S. ruralis* víztartalmának napi változását a vizsgált területről származó, 11,6 cm átmérőjű petricsészébe vékony homokrétegen elhelyezett összefüggő párnarészlet segítségével vizsgáltam a SZIE Botanikus kertjében egy számítógéppel összekötött digitális laboratóriumi mérleg segítségével. A mérésekkel együtt a botanikus kertben üzemelő meteorológiai állomás segítségével a mikroklima viszonyokat is rögzítettük: 2 méter magasságban és a talaj közelében a léghőmérsékletet, a légnedvesség tartalmát, valamint a beeső fényintenzitást.

A termelési méréseket 5-5 tipikus mohapárnákból kiemelt, egymás mellett elhelyezkedő, 30-30db mohaszálon végeztem.

Az emelt CO₂ hatásának vizsgálata 'Open Top Chamber' alkalmazásával

Vizsgálati helyszín

A kamrás mérések helyszíne Gödöllőn, a SZIE Botanikus kertjében felállított kutatóállomás volt (Globális Klímaváltozás és Növényzet Kutatóállomás). A CO₂ koncentráció 500-700 μmol mol⁻¹ értékek között fluktuált az emelt CO₂ szintet biztosító kamrákban. A kontroll kamrákban a légköri CO₂ koncentráció mellett, a CO₂ dús kamrákban fellépő ventiláció működött.

Vizsgált fajok és expozíciós idő

- *Climacium dendroides* (Hedw.) Climaciaceae Web & Mohr
- *Conocephalum conicum* (L.) Conocephalaceae Lindb.,
- *Dicranum majus* (Hedw.) Dicranaceae C. Müll.,
- *Hypnum cupressiforme* (Hedw.) , Hypnaceae Fleisch.,
- *Plagiothecium undulatum* (Hedw.) T. Kop.,
- *Polytrichum formosum* (Hedw.) G. L. Smith Polytrichastrum G. L. Smith,
- *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst,
- *Sphagnum angustifolium* (C. Jens. ex Russow) C. Jens., Sphagnaceae Dum.

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

Természetes CO₂ források környezete

Olaszország

Az olaszországi vizsgálatokat a Lajatico körzetében elhelyezkedő természetes CO₂ forrás völgyében végeztem (Toscana, Italy); amely Firenzétől nyugatra 85 km-re található, neve "Mofeta di Borboi", kiterjedése 0.7 ha (É43°26',

K10°42'). A területen szubmediterrán melegkedvelő, molyhos tölgyes társulás található, mely mohafajokban igen gazdag.

A forrás egy 20%-os északi lejtővel rendelkező domb völgyében fekszik 300m tengerszint feletti magasságban. A CO₂ koncentráció a völgytől fölfelé haladva csökkenő tendenciát mutat. A szén-dioxid mellett gyenge H₂S-t is bocsát ki a forrás, ennek koncentrációja sohasem haladja meg a 0.04 μmol mol⁻¹. A forrás körzetében élő növények naponta 500-1000 μmol mol⁻¹ CO₂ koncentrációnak vannak kitéve. A CO₂ koncentráció enyhén változik a hajtások közötti légtérben különböző magasságokban.

Vizsgált fajok

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

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

Magyarországról 2002-ben a CO₂ forráshoz és a kontroll területre egyaránt áttelepített mohafajok:

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

A CO₂ forráshoz 2002-ben transzplantált őshonos, normál légköri CO₂ szinten élő zuzmófajok:

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

Szlovénia

A szlovéniai terepi vizsgálatok területe a Gornja Radgona mellett elhelyezkedő természetes CO₂ forrás (É46°66', K16°01'), mely "Slovenske gorice" néven ismert. Maga a forrás széleslevelű erdőben található, némi lucfenyő betelepítéssel. Az erdő alját két gyors folyású patak és 2-3 CO₂ forrás töri meg. A vízforrások állandóak, sohasem száradnak ki.

A vegetáció fiatal erdő, melyben a domináns *Quercus robur* L. és *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. közé *Picea abies* (L.) Karsten. fajt telepítettek. A lombkorona záródása csaknem teljes, ezért az erdő belseje aránylag sötét, aljnövényzetében javarészt mohák és árnyéktűrő fajok jelennek meg.

A mohatakaró zömében *Polytrichum formosum* Hedw. és *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. fajokból áll, elvéve tarkítja más moha és edényes növény faj. A CO₂ forrás közelében csupán *Rubus hirtus* W. & K. és *Carex brizoides* Juslen. edényes fajok élnek.

A forrás közvetlen környezetében élő növények naponta 1000-1400 μmol mol⁻¹ CO₂ koncentrációnak vannak kitéve, de az erdő aljnövényzetének nagy terü-

letén állandóan magas CO₂ szintet tapasztaltunk (~500-700 μmol mol⁻¹). A talaj szintjén a CO₂ szint állandó rövid idejű változása érvényesül.

Vizsgált fajok

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

Elvégzett mérések

A kutatóállomáson és a CO₂ források helyszínén terepi körülmények között a mohapárnák CO₂ gázcserejét mértem infravörös gázanalizátorral nyílt, illetve zárt rendszerben, 3-3 ismétlésben, jelenlegi, valamint kiegészített CO₂ szinteken, továbbá a klorofill-a fluoreszcencia indukciót vizsgáltam. Laboratóriumi vizsgálatok keretében a terepen gyűjtött minták pigment-tartalom, szén- és nitrogén-tartalom, valamint gravimetriás módszerrel a víztartalom meghatározását végeztem el.

Az OTC kamrás és a terepi méréseket mindenkor olyan mintákon végeztem, melyeket előzetesen alaposan benedvesítettem és 24 órán át nedvesen tartottam, majd a mérések előtt a felületükön maradt vízfelesleget nedves szűrőpapírral leitatattam, így a méréseket optimálisnak tekinthető víztartalom mellett végeztem el, azaz a tapasztalt változások, illetve eltérések a növényeket ért hosszabb időtartamú megelőző hatásokat jelzik.

EREDMÉNYEK

A *Syntrichia ruralis* fotoszintézis- és produkció-ökológiai sajátosságai

A félsivatagi homokpusztagyep vegetációjának komponensei szorosan együttműködve és egymást kiegészítve járulnak hozzá a társulás teljesítményéhez. A gyepon domináns zombékoló füvek állományának szénelnyelése nyáron a maximális, tavasszal jelentősen alacsonyabb, ősszel és télen szénkibocsátóként működik. Ha a domináns fajok túlsúlyában vizsgáljuk a gyepe CO₂ asszimilációját, akkor a gyepe éves szinten szénforrásként jelentkezett a 2000. 11. – 2001. 11. közti időszakban. Ezt az eredményt a terület mozaikosságához erősen hozzájáruló *S. ruralis* szénmegkötése erősen befolyásolja, minthogy a társulásban tetemes méretű fekete foltok vannak jelen, szinte kizárólagos mohaborítással. A CO₂ gázcsere mértékét évszakos bontásban vizsgálva elmondható, hogy a késő őszi, téli és korai tavaszi hónapok kiegyenlítettebb csapadékeloszlása, magasabb relatív páratartalma, alacsonyabb napi fényintenzitás viszonyai intenzívebb fotoszintetikus aktivitást biztosítanak. A legintenzívebb CO₂ megkötést késő őszi, téli hónapokban tapasztaltam. A becsült szénmérlegek és a 3 év alatt tapasztalt hosszsnövekedés is alátámasztja azt a tényt, hogy a *S. ruralis* 2000 – 2003 időszakában pozitív szénmérlegeket ért el éves szinten. A mohapárnák szénelnyelését inkább a kedvező időszak hossza

határozza meg, mivel a száraz periódust metabolikusan inaktív állapotban töltik. A mohapárnák éppen akkor jelentkeznek erős szén-elnyelőkként, amikor a társulás edényes növényei inkább intenzívebb légzést mutatnak. A mohák produktivitását jobban szemlélteti, ha azt klorofillra vonatkoztatva számítják, mert ebben az esetben a virágos fajok és a mohák közötti különbségek eltűnnek.

Az aktív, zöld növényi részek termelésében is eltér a moha a terület edényes növényeitől. Míg a domináns fűfajok intenzív növekedési periódusa késő tavaszra, nyár elejére tehető, addig a *S. ruralis* nagyobb méretű fotoszintetikus aktív hajtásrészrel a téli időszakban rendelkezik, mely párhuzamba állítható a téli elnyelt szén nagyobb mennyiségével. A téli kedvezőbb körülményekhez alkalmazkodott apikális részek nem képesek alkalmazkodni a tavasztól kezdődően egyre gyakrabban bekövetkező kiszáradás okozta stressz körülményekhez és elbarnulnak. A kedvezőtlenebb körülményekhez úgy képes alkalmazkodni, hogy a télen felhalmozott tartalékokból új, a megváltozott körülményekhez alkalmazkodni képes zöld hajtásrészt fejleszt.

Az apikális fotoszintetikus zöld hajtásnak jelentős szerepe van a vízfelvételeben és vízmegtartásban, levélszörei segítségével a fényvisszaverésben és a hármat hasznosításában. A *S. ruralis* teljesítményéhez ugyanakkor hozzájárulnak az újranedvesedés alatt beinduló, gyors javító mechanizmusai (zöld szövetekben), amelyek lehetővé teszik számára, hogy a napfélkeltével szinte azonos időpontban pozitív nettó fotoszintézist érjen el. Bár a barna alsó részek aránya lényegesen nagyobb a zöld apikális csúcsok méretéhez képest, mégis a zöld aktív hajtás képes a barna rész légzéséből származó veszteséget fölülmúlni. Egészen apró, pár levélkéből álló csúcsi rész is képes pozitív nettó szénmérleget fenntartani. Ebben az időszakban elért jó teljesítményét alátámasztja az is, hogy a kiszáradástűrő *S. ruralis* száraztömegre viszonyított összklorofill tartalma késő nyáron és télen magasabb, mint kora tavasszal. A klorofill a:b arány viszonylag alacsony, összehasonlítva az edényes növényekkel.

A nagyobb lombozattal bíró fűfélék kiegyensúlyozzák a tövükben nőtt mohapárnák nedvességi viszonyait, valamint egyenesen alacsony fényintenzitást biztosítanak számukra, amely kedvező a kriptogámok termeléséhez. Ugyanakkor a mohapárnák a talajt szigetelő hatásuknak köszönhetően kedvezően befolyásolják a talajlégzést, és ezáltal az állomány egészének szénmérlegét – saját szénmegkötésükön túl – ebből a szempontból is. Ezen ökológiai rendszer tagjai tehát erősen, és kölcsönösen hatnak egymásra. Mind biomasszabeli, mind fotoszintetikus teljesítményük tekintetében szezonális szinten komplementerei egymásnak.

A *S. ruralis* napi víztartalom változásának tömegméréséből kitűnik, hogy a mohapárnák víztartalma az egész év folyamán, a körülmények által meghatározott szélső értékek között állandó jelleggel variál. Ez mindenképp új megvilágításba kell, hogy helyezze a mohák vízszállító sajátosságairól eddig kialakított képet, hisz az endohidrikus és ektohidrikus megközelítés teljes egészében figyelmen kívül hagyja azt a tényt, hogy a napközbeni vízleadás a mohán belül letről felfelé, az éjszakai vízfelvétel pedig fentről, a levélkék felszíne felől egy lefelé irányuló, napi rendszerességgel bekövetkező diffúziót indukál. Ez pedig vitathatatlanul egy rendkívül fontos tényező mind a mohapárnák felületén megkötött tápanyagok és a nap-

közben létrejött asszimilátumok, továbbá a mohapárnák alsó, elhalt részeiben felhalmozott és elraktározott anyagok elosztása és újraelosztása tekintetében.

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

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

Az emelkedő légköri CO₂ szint hatása erdők gyakori mohafajainak fotoszintetikus sajátosságaira és beltartalmi mutatóira

Virágos fajoknál magas pCO₂ hatására általános válaszreakció a sztomatikus vezetőképeség és a transzspiráció csökkenése, ami a természetes CO₂ források környezetében a növényállományok hőmérsékletének 1-2 fokos növekedéséhez vezet. De az OTC kamrákban is a kamra üvegházhatása miatt 1-2 fokkal melegebb van. Ennek a néhány fokos léghőmérséklet emelkedésnek a hatása a homiohidrikus fajoknál kevésbé, a mohák és zuzmók esetében viszont, poikilohidrikus jellegük miatt, rendkívül jelentős, minthogy emiatt a kriptogám fajoknál víztartalom csökkenés következik be a kontroll terület telepeihez képest, ami alacsonyabb aktivitást, jelentősebb vízvesztés esetén rövidebb aktív periódust eredményez hosszabb inaktív, kiszáradt időszakokkal. Ugyanez várható az OTC kamrákban a léggerés következtében is, bár ezt rendszeres spricceléssel próbáltuk kiküszöbölni. A telepedvesség-tartalom tartós csökkenését, az ezáltal bekövetkező kedvezőtlen hatásokat a különböző kriptogám fajok eltérőképpen tolerálják, és ez a hatás a fajok közti, illetve CO₂ szint szerinti különbségekben is megmutatkozik.

A PSII-ben végbemenő fotokémiai folyamatok maximális kvantumhasznosítási efficienciájára jellemző Fv/Fm esetében például az olaszországi vizsgálat során novemberben gyakorlatilag egyáltalán nincs különbség a két terület mintái között és a fajok közti eltérés is rendkívül csekély (2-3 %), az értékek pedig megegyeznek a virágos fajoknál stresszmentes körülmények közt mérhető értékekkel. Hasonlót tapasztaltunk a szlovéniai vizsgálat során októberben, az Fv/Fm értékek sem fajok közötti különbségei, sem pCO₂ szintek közötti különbségei nem voltak számottevőek. A mohák számára az őszi kedvező időszaknak tekinthető. Ezzel szemben mind az olasz vizsgálat, mind az OTC kamrák expozíció esetében, májusban az Fv/Fm egyrészt a kontroll és a magas pCO₂ szinten is lényegesen alacsonyabb, másrészt jelentős különbségek mutatkoznak a fajok között, ami a CO₂ for-

rásnál jóval kifejezettebb. A mohákhoz hasonlóan a hideg téli időszakban is aktív, áttelelő örökzöld edényes fajoknál január-február hónapokban legalacsonyabb az Fv/Fm, a májusi értékek viszont hasonlóan magasak, mint a novemberiek. A poikilohidrikus fajok számára tehát a májusi időszak kétséget kizáróan kedvezőtlenebb, ha nem is minden faj számára azonos mértékben.

A másik fluoreszcencia paraméter, az Rfd, ami igen jó közelítéssel a nem-fotokémiai kioltás mértékét adja meg, az olasz vizsgálat esetében a kontroll és a CO₂ forrás környékén nőtt moháknál is magasabbak voltak májusban a novemberihez képest, a növekedés magas pCO₂ mellett valamelyest nagyobb volt. A szlovén mérések során lényegesen alacsonyabb Rfd értékeket kaptunk mindkét területen az olasz és OTC kamrában elhelyezett fajokhoz képest. Az OTC kamrákban exponált minták Rfd értékei a közel azonos mintavételi időpont ellenére sem érték el a Lajaticóban mértéket.

Erdők talajlakó moháinál fotoinhibíció kialakulása nem túl valószínű, a hasonló tünetek oka más, kiváltója nem a fényintenzitás nem kívánatos mértékű megnövekedése, hanem a mohatelepek nedvességtartalmának tartós csökkenése, mely a fotoinhibícióhoz hasonlóan oxidatív stresszt indukál a fotoszintetikus rendszerben. A víztartalom csökkenés ugyanis a fotoszintézis teljesítményének csökkenését okozza, ami végeredményben még változatlan fényintenzitás mellett is oda vezet, hogy az abszorbeált fényenergia nagy része ebben az esetben is feleslegessé válik. Ez pedig aktív oxigén részecskék képződését váltja ki, ami a fotoszintetikus rendszerben – fajonként eltérő, a CO₂ forrás övezetében pedig a néhány fokok magasabb hőmérséklet miatt fokozottabb mértékben – a fotoinhibícióhoz hasonló károsodást, védekezési reakciókat és tüneteket eredményez. A májusban tapasztalt Rfd értékek növekedése arra vezethető vissza, hogy tavasszal a felmelegedés intenzív, így a mohafajok nedvességtartalma gyakrabban csökkent az optimális érték alá, amely a fotoszintetikus szénasszimiláció gátlása révén stressztényezőként jelentkezett, de a stressz erőssége és hossza eredményeink alapján nem ért el kritikus mértéket.

A nettó CO₂ asszimiláció intenzitása az olaszországi mohafajoknál májusban valóban alacsonyabb volt, mint novemberben. A fajok közti különbség ez esetben is a kontroll területen volt kisebb, de a csökkenés mértéke nem a CO₂ forrás, hanem a kontroll terület növényeinél volt jelentősebb. A szlovéniai területen a relatív páratartalom viszonylag magas a területet átszelő két patak, az egyenesen alacsony őszi középhőmérséklet, és a kiegyenlített csapadék viszonyok következtében, így még kisebb mértékű víztartalom csökkenés is csak ritkán jelentkezik. Ez magyarázatot adhat a terület fajainak alacsony Rfd értéke. A fajok közötti jelentős különbség abból adódhat, hogy az esetleges kiszáradást a fajok eltérő adottságaikból (növekedési forma, párnasűrűség, levélszerkezet, biokémia) adódóan különböző képen tolerálják. Az OTC-ben exponált minták Rfd értékeinek kiegyenlítetttségét a rendszeres reggeli vízutánpótlás eredményezheti.

Az Fv/Fm, az Rfd és a nettó asszimiláció eltérő mértékű szezonális változásai a kontroll és a CO₂ forrás területén, továbbá a fajok közötti jelentősebb eltérés magas pCO₂ mellett arra utal, hogy a magas CO₂ szint – fajonként eltérő mér-

tékben – a telepedvesség-tartalom csökkenésével járó oxidatív stresszel szembeni tűrőképességére is hatással van.

A CO₂ forrásnál mért állandóan magasabb fotoszintézis intenzitás oka egyrészt a légtér és a mohák belseje közti magasabb pCO₂ gradiens, ami bizonyos mértékig kompenzálhatja a lecsökkent Fv/Fm és megemelkedett Rfd kedvezőtlen hatását, másrészt az árnyéknövényeknél már megfigyelt egyéb kedvező változások, úgymint az ETR fokozódása vagy a fénykompenzációs pont csökkenése a fénylégtér gátlása következtében.

A hajtásos növényekkel összevetve, az atmoszférikus pCO₂ növekedés nettó asszimiláció intenzitást fokozó hatása a valódi szövetekkel és sztómákkal nem rendelkező mohák és zuzmók esetében relatíve kedvezőbb hatású a CO₂ diffúziójával szembeni alacsonyabb ellenállás, valamint a diffúzió leszabályozásának, korlátozásának teljes hiánya következtében.

A magas pCO₂ mellett fejlődött moha egyedeknél a magasabb nettó asszimiláció intenzitás további kedvező hatása, hogy a CO₂ forrás környezetében alacsonyabb telepedvesség-tartalom mellett is pozitív C-mérlég tartható fenn, azaz csökken a fotoszintézis vízkompenzációs pontja, ami száraz időszakokban a napi aktív periódus időtartamának növekedését eredményezi, illetve kompenzálhatja az átlaghőmérséklet emelkedés telepedvesség-tartalomra gyakorolt kedvezőtlen hatását.

A CO₂ forrás egyedeit is a kontroll CO₂ koncentráción mérve, a nettó CO₂ asszimiláció intenzitása azonos vagy jelentősen magasabb volt mindkét CO₂ forrás mintáinál. A hajtásos fajoknál ezzel szemben kisebb-nagyobb mértékű csökkenés tapasztalható, amit elsődlegesen a RUBISCO mennyiségének csökkenése okoz, ami a levelek alacsonyabb N-tartalmában is megnyilvánul. Ugyanakkor az olaszországi moháknál nincs N-tartalom csökkenés, sőt, szignifikáns mértékű növekedés van! Erre magyarázatot a CO₂ forrás körüli magasabb pH₂S adhat, amit alátámaszt az is, hogy ahol a magas pCO₂ nem kapcsolódott magasabb H₂S szinttel, mint Szlovéniában és az OTC kamrákban, ott a nitrogéntartalomban több fajnál szignifikáns csökkenést tapasztaltunk.

A növények által abszorbeált kénhidrogén oldódva jelentősen befolyásolja a kén metabolizmust. Hatása már a levegő 0.03 ppm H₂S tartalma esetén is kimutatható, a növények fotoszintézisére viszont csak 0.25ppm-nél magasabb koncentrációban és hosszú idejű kezelés esetében hat kedvezőtlenül. Ilyen magas pH₂S azonban a lajaticoi CO₂ forrás környezetében nem fordul elő, koncentrációja általában 0.05ppm alatt marad.

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

A növények átlagos 1% körüli N tartalmával szemben a GSH N-tartalma 13.7%, a cisztein pedig 11.6%, felhalmozódásuk tehát magyarázatot adhat arra, hogy az olasz CO₂ forrás egyedeinél a kontrollhoz képest miért nem csökken le a N-tartalom. A fotoszintézis több esetben is megfigyelt upward regulációja miatt

természetesen az sem zárható ki, hogy e fajoknál nem csökken le a RUBISCO mennyisége sem a magas pCO₂ hatására. Minthogy sem a GSH, sem a RUBISCO mennyiségének meghatározására itt nem került sor, a fenti hipotézis igazolása további vizsgálatok elvégzését igényli.

A mohafajok megemelkedett légköri pCO₂ szinthez történő hosszútávú alkalmazkodása és fotoszintetikus teljesítményük módosítása különbözik még a hasonló sajátosságokkal rendelkező, és ugyanazon környezeti feltételeknek kitett fajok esetében is, tehát lényegesen fajfüggő a válasz. Összességében kijelenthető, hogy a poikilohidrikus kriptogám fajok számára szinte kivétel nélkül kedvező hatású a magas pCO₂. Hatására a legtöbb fajnál a fotoszintézis upward regulációja következik be, downward regulációt a vizsgált fajok egyikénél sem tapasztaltunk. A magas pCO₂ hatására megnövekedett nettó asszimiláció a fény- és a víztartalom kompenzációs pontok csökkentése révén meleg, száraz körülmények között számottevően megnöveli a napi aktív C-megkötést biztosító időszakot, ami a CO₂ forrás körül élő egyedek C-mérlegét jelentős mértékben javítja, illetve kompenzálhatja az átlaghőmérséklet emelkedés negatív, kedvezőtlen hatását. Eredményeink alapján tehát ez a növénycsoport általánosságban nyertesei lehetnek a légköri CO₂ szint napjainkban tartó folyamatos emelkedésének.

Új tudományos eredmények

1. Megállapítottuk homokpusztagyepeink jellemző, domináns mohafaja, a *S. ruralis* szénmérlegének szezonális változását, az éves szénmérlegben a szénelnyelő és szén kibocsátó fő időszakokat. Eredményeink szerint jelentős szénmegkötéssel a mohapárnák éppen akkor rendelkeznek, amikor a gyepek virágos fajtái alig, vagy egyáltalán nem fotoszintetizálnak.
2. A téli mérések során bebizonyosodott, hogy a *S. ruralis* számára körülbelül 10 cm-es vastagságig kedvező a téli hóborítás. Megfelelően erős besugárzás mellett, 5cm-es hóborítás alatt még jelentős a fotoszintetikus aktivitás.
3. A produktómérések alapján az derült ki, hogy a tavasz-nyár átmenet idején az őszi és téli időszak szervesanyag nyereségét biztosító, alacsony hőmérséklethez és csak nagyritkán fellépő kiszáradási eseményhez alkalmazkodott hajtásrész fokozatosan elhal, és helyére a nyári, száraz körülményeket, a rendszeres kiszáradt állapotot elviselni képes levélkéik fejlődnek. A felső, zöld rész fotoszintetizál télen is, és tartósan aktív időszakokban nyáron is képes felülmúlni az alsó rész légzésből származó szénvesztését.
4. A *S. ruralis* napi víztartalom változásának tömegméréséből megállapítottuk, hogy a mohapárnák víztartalma az egész év folyamán, a körülmények által meghatározott szélső értékek között állandó jelleggel variál. Ez új megvilágításba helyezi a mohák vízszállító sajátosságairól kialakított képet, hisz az endohidrikus és ektohidrikus megközelítés teljes egészében figyelmen kívül hagyja azt a tényt, hogy a napközbeni vízleadás a mohán belül lentől felfelé, az éjszakai vízfelvétel pedig fentről, a levélkéik felszíne felől egy lefelé irányuló, napi rendszerességgel bekövetkező diffúziót indukál. Meglepő eredmény volt, hogy a napi fel-le irányuló ingázásban résztvevő víz mennyisége – bár eltérő

nedvességtartalom mellett, de – ősszel és a nyár elején is ugyanakkora volt, a mohapárna száraztömegének 25-26 %-a!

5. Az erdei mohafajok emelt pCO₂ szintre adott akklimatizációs válaszreakciói alapján megállapítottuk, hogy azok adaptációs készsége több tekintetben is eltér a virágos fajokétól. Ugyanakkor a mohafajok között is jelentős a különbség, így a virágosoktól eltérő viselkedés fajoként különböző mértékű, de – a legtöbb esetben – azonos jellegű. A válaszreakció ezenkívül szezonálisan is változik, ráadásul ez is fajoként eltérő mértékben, így az év különböző időszakaiban az összehasonlítás más és más eredményre vezet. Eredményeinkből az is kitűnik, hogy a fotoszintézis fotokémiai reakciója kevésbé játszik szerepet a poikilohidrikus növények magasabb pCO₂ szintre adott akklimatizációjában, bár a fotoszintetikus apparátus alkalmazkodása folyamán fontosnak tűnik a fluoreszcencia-kioldó mechanizmus változása. A CO₂ asszimiláció sokkal érzékenyebben válaszol, és upward regulációt mutat növekvő pCO₂ szintre.
6. Bebizonyosodott, hogy a CO₂ forrás körüli magasabb pH₂S hozzájárul az ott élő mohák nitrogéntartalmának növekedéséhez, mivel az adszorbeált kén közömbösítése, megkötése elsődlegesen glutationban történik. A GSH jelentős résztvevője az antioxidáns rendszernek, így felhalmozódása a poikilohidrikus fajokban kifejezetten előnyös

KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

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

Nagy kiterjedésű növényállományok nagy időfelbontású, folyamatos vizsgálatát teszi lehetővé az Eddy-kovariancián alapuló CO₂- és vízgőz-fluxus vizsgálata, ehhez a mérési technikához azonban egy rendkívül drága eszköz szükséges, és emellett a módszer a fluxusok particionálására sem ad lehetőséget, azaz nem állapítható meg, hogy az állomány egyes komponensei milyen mértékben járulnak hozzá a teljes, eredő fluxushoz, és ez alapján a nettó ökoszisztéma gázki-cserélődéshez.

A mohamérések időbeli felbontásának növeléséhez is, és az egyes mérések közötti időszakok szénmérlegének pontosabb, megbízhatóbb becsüléséhez járulhat hozzá a mohapárnák közvetlen környezetében a mikroklimatikus viszonyok automatizált folyamatos nyomon követése. Eredményeink alapján ehhez a léghőmérséklet, a relatív páratartalom, a fényintenzitás, a mohapárna felszíni hőmérséklete

és a mohapárna alatti talajnedvesség és talajhőmérséklet mérését tartom minimálisan szükségesnek.

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

A mohapárnák víztartalom napi változásának adatfeldolgozása és kiértékelése viszont felhívta a figyelmünket arra, hogy nedvességtartalommal egyidejűleg történő relatív páratartalom, léghőmérséklet és fényintenzitás mérése nem elégséges a változás ütemének, mértékének és irányának megmagyarázásra. Bár a víztartalom változása jól követte a léghőmérséklet és a RH változásait, de a számított evaporáció mértékével egyik környezeti paraméter sem mutatott szoros korrelációt. Az evaporáció intenzitását tehát további (kényszerítő) feltételek is jelentősen befolyásolják, mint pl. a mohapárna és a levegő közötti vízmozgás energetikai feltételét meghatározó besugárzás, vagy a felületi határreteg vezetőképességét befolyásoló szél erősség (mint ahogy e két paraméter a vízgőznyomás deficit mellett szintén meghatározó paramétere az evaporáció mértékét leíró egyenletnek). Ez alapján a víztartalom változásának pontosabb értelmezéséhez a léghőmérséklet, páratartalom és fényintenzitás mellett a mohapárna felszíni hőmérséklete, a szélsébség és a totál radiáció mérését tartom még mindenképpen szükségesnek. Ezek folyamatos rögzítésével pontosabb képet alkothatunk a mohák evaporációjáról, az egymással állandóan váltakozó vízleadásból és vízfelvételből adódó folyamatos víztartalom változásról, ami a poikilohidrikus vízgazdálkodás ez idáig feltáratlan részleteinek a jobb és behatóbb megismeréséhez, megértéséhez, és akár újszerű értelmezéséhez is hozzájárulhat.

A légköri növekvő széndioxid szint hatásának vizsgálatával kapcsolatosan – az általunk megállapított fajok közti jelentős variabilitás, és a válaszreakció jelentékeny szezonalitása alapján – célzottan a különböző életformátípusok válaszainak megismerését tartom fontosnak. Bár már eddig is nagyszámú mohafaj vizsgálatát végeztük el, de három, a megnövelt CO₂ szint kivételével néhány apróbb, de nem elhanyagolható tényezőben egymástól mégis csak eltérő kísérleti körülmény mellett (pl.: OTC - erős szárító hatás és magasabb kamrán belüli hőmérséklet, Lajatico - H₂S jelenléte a CO₂ mellett). Emiatt vizsgálatonként nem tekinthetjük kellően reprezentatívnak a képviselt életformátípusokat, így ilyen típusú következtetéseket nem is próbáltunk meg levonni.

A poikilohidrikus fajok emelt CO₂ szintre adott válaszainak vizsgálatára alkalmasnak bizonyult az OTC rendszer, de a már az előbb is említett, a CO₂ szint kamrán belüli megfelelő homogenitását biztosító erős, szárító légkeverés miatt fokozottan ügyelni kellett a mohatelepek nedvességtartalmára, ami mindenképp a természetesnél gyakoribb és így adott időn belül nagyobb mennyiségű vízzel történő öntözést tett szükségessé. Ezt a részben kisebb méretű (térfogatú), másrészt felül kisebb mértékben nyitott, speciálisan a kriptogám fajok számára kialakított kamrák alkalmazásával minimalizálni tudtuk, de ennek ellenére is a fent javasolt életformátípusok összehasonlítására egy, a természeteshez közelebb álló kísérleti rendszer alkalmazását ajánljuk, nevezetesen a mini-FACE rendszer mohaszintre optimalizált verzióját. Ez a rendszer már teljes mértékben közvetlenül a talajfelszín felett alakítható ki, ahol a szélnyírás következtében mérsékelt szélsébség miatt kisebb CO₂ fogyasztás mellett, kisebb fenntartási költségekkel üzemeltethető, a kamrahatás pedig teljesen kiküszöbölhető.

Az életformátípusok közé pedig mindenképp javaslom a tőzegmohák kifejezetten nagyobb fajszámú történő bevonását, fajokat egyaránt választva a tőzegmohalápok alacsonyabb fekvésű, a víztáblához közelebb lévő mélyedéseinek (hollow) kevésbé kiszáradástűrő, és a magasabb fekvésű kiemelkedések (hummock) kiszáradással szemben ellenállóbb fajai közül. A Föld szénkészletének ugyanis rendkívül jelentős hányada található a tőzegmohalápokban, a globális klímaváltozás emiatt rendkívül jelentős hatással lehet az ott meglehetősen hosszú időre elraktározott szerves széntartalomra. Rendkívül fontos kérdés tehát, hogy a szárazodás és a melegedés együttesen milyen hatást gyakorol a *Sphagnum* fajokra, milyen hatással lesz a régi széntartalomból származó CO₂ felszabadulására, és ehhez viszonyítva a fotoszintetikus aktív növényi részek CO₂ megkötésére.

AZ ÉRTEKEZÉS TÉMKÖRÉHEZ KAPCSOLÓDÓ KÖZLEMÉNYEK

Tudományos folyóiratcikkek:

- Balogh, J., Fóti, Sz., Juhász, A., Czóbel, S, Nagy, Z., Tuba, Z. (2005): Seasonal CO₂-exchange variations of a temperate semi-desert grassland in Hungary. **Photosynthetica**, 43(1):107-110 (IF: 0.810)
- Juhász, A., Balogh, J., Csintalan, Z., Tuba, Z (2002): Carbon sequestration of the poikilohydric moss carpet vegetation in semidesert sandy grassland ecosystem. **Acta Biologica Szegediensis**, 46:223-225.
- Balogh, J., Czóbel, Sz., Juhász, A., Fóti, Sz., Nagy, Z. and Tuba, Z (2002): Seasonal Carbon-balance of a semi-desert temperate grassland ecosystem over a year period. **Acta Biologica Szegediensis**, 46:221-222.
- Benkő, Zs., Juhász, A., Pócs, T. and Tuba, Z. (2002): Desiccation survival times in different desiccation-tolerant plants. **Acta Biologica Szegediensis**, 46:231-233.

Magyar nyelvű tudományos közlemények

- 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., Nagy, J., Szerdahelyi, T., Engloner, A., Szirmai, O., Bartha, S. (2004): Hazai gyep-társulások funkcionális ökológiai válszai, C-körforgalma és üvegházhatású gázainak mérlege jelenlegi és jövőbeni várható éghajlati viszonyok, illetve eltérő használati módok mellett. **AGRO 21 Füzetek**, 37:123-138.
- Juhász A., Balogh J., Czóbel Sz., Fóti Sz., Nagy Z. és Tuba Z. (2002): Egy pannon homokpusztagyep CO₂-gázcserejének egyéves vizsgálata eltérő (mikro)meteorológiai viszonyok között. **ELTE Egyetemi Meteorológiai Füzetek** 17:132-139.

Konferencia kiadvány (proceeding):

Nemzetközi

- Juhász, A., Péli, E.R., Benkő, Zs. (2008): Some photosynthetic features of desiccation-tolerant terricolous lichen and moss species transplanted to a natural CO₂ vents: preliminary communication. **Cereal Research Communications** Volume 36: 2015-2018.
- Péli, E.R., Ötvös, E., Juhász, A., Benkő, Zs. (2008): Effects of elevated air CO₂ concentrations on heavy metal content of terricolous mosses and lichens: a preliminary study of bioindication under doubled air CO₂ concentration. **Cereal Research Communications** Volume 36: 2011-2014.
- Juhász, A., Balogh, J., Csintalan, Z., Tuba, Z. (2005): The influence of the water content on the photosynthetic features and carbon balance of the poikilohydric moss carpet vegetation, **Cereal Research Communications** 33:235-237.
- Csintalan, Z., Juhász, A., Benkő, Zs., Raschi, A., Tuba, Z. (2005): Photosynthetic responses of forest-floor moss species to elevated CO₂ level by a natural CO₂ vents, **Cereal Research Communications** 33:177-180.

Fóti, Sz., Czóbel, Sz., Balogh, J., Nagy, J., Juhász, A., Nagy, Z., Bartha, S., Tuba, Z. (2005): Correlation between stand photosynthesis and composition at micro-scale in loess grassland, **Cereal Research Communications** 33:197-199.

Singh, M.K., Juhász, A., Csintalan, Z., Kaligalic, M., Marek, M.V, Urban, O., Tuba, Z. (2005): Preliminary estimation of bryophyte biomass and carbon pool from three contrasting different vegetation types, **Cereal Research Communications** 33:267-270.

Juhász, A., Balogh, J., Csintalan, Z., Tuba, Z. (2004): The influence of the seasonal water-regime change on the photosynthetic features and carbon-balance of the poikilohydric moss carpet vegetation. **Proceedings of the III. Alps-Adria Scientific Workshop**, pp. 107-111.

Balogh, J., Nagy Z., Fóti, Sz., Juhász, A., Czóbel, Sz., Tuba Z. (2004): Soil respiration and stand CO₂ exchange in a Central-European semi-desert sand grassland under different water regimes, In: **Proceedings of the III. Alps-Adria Scientific Workshop**, Dubrovnik, Croatia, March 2004., p.:368-372.

Ötvös, E., Juhász, A., Benkő Zs., Raschi, A., Kaligalic, M., Tuba, Z. (2003): Effects of elevated air CO₂ level on heavy metal contents of mosses: a baseline study of bioindication under doubled air CO₂ concentration, In.: Book of Abstracts, **3rd International Workshop on Biomonitoring of Atmospheric Pollution**, pp.21-25

Magyar

Juhász A. (1999). *Tortula ruralis* bioindikátor mohafaj fotoszintézis sajátosságai téli időszakban. **V. Nemzetközi Környezetvédelmi Szakmai Diákkonferencia**, Mezőtúr, 1999. június 30 - július 2. p.22 (német nyelvű összefoglalóval)

Tudományos könyv, könyvfejezet, könyvszerkesztés:

Nemzetközi kiadó által kiadott idegen nyelvű könyvfejezet:

Tuba, Z, Takács, Z., Juhász, A., Lichtenthaler, H.K. (2004): Pentose-phosphate pathway as the possible background of resaturation respiration in the desiccation-tolerant lichen *Cladonia convoluta*, *Acta Acad.Paed Agriensis, Sectio Biologiae* XXV:153-157.

Előadás, poszter bemutatás:

Nemzetközi

- Csintalan, Zs. Juhász, A., Tuba, Z. (2007): Photosynthetic responses of forest-floor moss species to elevated CO₂ level by a natural CO₂ vents. **Indo-hungarian scientific workshop**, Biology of Inselberg plants, Ecology and mechanism of desiccation tolerant plants and vegetation in tropical inselberg. 16-24 March., Bareilly Collage, Bareilly, India.
- Juhász, A., Kaligalic, M., Csintalan, Z., Proctor, M. C. F., Tuba, Z. (2005): Photosynthetic features of desiccation tolerant moss species native of CO₂

- spring. In: Book of Abstract of the **XVII International Botanical Congress** (IBC), Vienna, Austria, 17-23 July 2005. p.54.
- Nagy, Z., Csintalan, Zs., Pinter, K., Balogh, J., Czóbel, Sz., Fóti, Sz., Juhász, A., Weidinger, T., Tuba, Z. (2005): Net ecosystem dynamics of grasslands on different soils in Hungary. Book of Abstract of **XVII International Botanical Congress**, Vienna, Austria, 17-23. July 2005.
- Fóti, Sz., Nagy, Z., Balogh, J., Csintalan, Zs., Juhász, A., Péli, E.R., Bartha, S., Acosta, M., Tuba, Z. (2004): Small scale spatial variability and pattern of net ecosystem exchange and soil respiration. **Carbomont Final Workshop**, Innsbruck, 25-26 October.
- Czóbel, Sz., Juhász, A., Benkő, Zs., Raschi, A., Tuba, Z. (2003): Photosynthetic features of desiccation-tolerant moss and lichen species native to natural CO₂ spring in Italy, In: Book of Abstracts, **Desiccation Tolerance and Sensitivity of Seeds and Vegetative Plant Tissues, 4th International Workshop**, Blouwaterbaai, South Africa, August 2003, p.:8.
- Fóti, Sz., Juhász, A., Balogh, J., Csintalan, Zs. and Tuba, Z. (2002): Seasonal carbon balance of a temperate semidesert moss vegetation, In: Poster Abstracts, **3rd Slovenian Symposium on Plant Physiology** with international participation, Ljubljana/Slovenia 25-27 September 2002, p.72.
- Balogh, J., Czóbel, Sz., Juhász, A., Fóti, Sz., Nagy, Z. and Tuba, Z. (2002): Daily and seasonal carbon-balance of a pannonian semi-desert temperate grassland, In: Poster Abstracts, **3rd Slovenian Symposium on Plant Physiology** with international participation, Ljubljana/Slovenia 25-27 September 2002, p.73.

Magyar

- Juhász, A., Balogh, J., Csintalan, Z., Tuba, Z. (2003): Mérsékeltövi félsivatagi homokpusztagyep *Tortula ruralis* mohaszőnyegek éves szénmérlege. **VI. Magyar Ökológus Kongresszus**, Gödöllő, 2003. augusztus 27-29., Előadások és Poszterek összefoglalói, p.103.
- Balogh, J., Nagy, Z., Fóti, Sz., Juhász, A., Czóbel, Sz., Tuba, Z. (2003): Állományszintű CO₂-gázcseré és szénmérleg-modell *Festucetum vaginatae danubiale* társulásban, **VI. Magyar Ökológus Kongresszus**, Gödöllő, 2003. augusztus 27-29., Előadások és Poszterek összefoglalói, p.14.
- Tuba, Z., Nagy, Z., Weidinger, T., Csintalan, Z., Horváth, L., Szerdahelyi, T., Nagy, J., Engloner, A., Juhász, A., Balogh, J., Pintér, K., Fóti, Sz., Péli, E. (2003): Az 5. EU&D keretprogrambeli gödöllői gyepökölógiai kutatásokról. **VI. Magyar Ökológus Kongresszus**, Gödöllő, 2003. augusztus 27-29., Előadások és Poszterek összefoglalói, p.246.
- Péli, E.R., Balogh, J., Juhász, A., Czóbel, Sz., Fóti, Sz., Nagy, Z., Tuba, Z. (2003): A *Festucetum vaginatae danubiale* társulás szénmérlegének hosszávú vizsgálata. **V. Magyarországi Fotoszintézis Konferencia** és Fotoszintézis Iskola, Noszvaj. 2003. szeptember 15-16. Absztrakt.

- Juhász, A., Balogh J., Csintalan Zs., Tuba Z.. (2002.) Carbon sequestration of the poikilohydric moss carpet vegetation in semidesert sandy grassland ecosystem. **VII. Magyar Növényélettani Kongresszus**, Szeged, 2002, június 24-27.
- Tuba Z., Czóbel Sz., Balogh J., Fóti Sz., Juhász, A., Benkő Zs., Nagy J., Nagy Z., Lakner G. (2001): Hazai fátlan növénytársulások állomány térléptékű fotoszintézise, C-mérlege és kapcsolata a földi szén-körforgással néhány hazai fátlan növénytársulás példáján. **IV. Magyarországi Fotoszintézis Találkozó**, Szeged, MTA Szegedi Biológiai Központ, 2001. május 7-8.
- Juhász, A., Benkő, Zs., Csintalan, Z., Tuba, Z. (2000): A *Tortula ruralis* fotoszintézis-ökológiai sajátosságainak szezonális változásai. **V. Magyar Ökológus Kongresszus**, Debrecen, 2000. október 25-27., **Acta Biol. Debr.**, Suppl. Oecol. Hung. Fasc. 11/1, 2000, p. 239.