



Szent István Egyetem

A talajlégzés komponenseinek azonosítása

Doktori (PhD) értekezés

PAPP MARIANNA

Gödöllő

2020

A doktori iskola

megnevezése: Biológiai Tudományi Doktori Iskola

Tudományága: Biológiai tudomány

Vezetője: Dr. Nagy Zoltán

Intézetvezető, egyetemi tanár, az MTA doktora

Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar

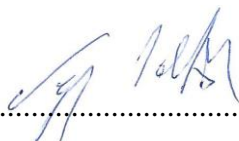
Biológiai Tudományi Intézet

Témavezető: Dr. Balogh János

Egyetemi docens


Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar

Biológiai Tudományi Intézet



.....

Az iskolavezető jóváhagyása



.....

A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE.....	5
1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK.....	7
1.1 A téma aktualitása, jelentősége	7
1.2 A kutatás célkitűzései	8
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	9
2.1 Globális klímaváltozás	9
2.2 Üvegházhatás.....	10
2.3 Klímaváltozás jelentősége a Kárpát-medencében	12
2.4 A globális szén ciklus, az ökoszisztémák szén-forgalma és a növények szén-mérlege ..	14
2.5 Talajlégzés	17
2.6 Talajlégzés komponenseinek bemutatása.....	19
2.6.1 A heterotróf komponens	22
2.6.2 Autotróf komponens (gyökerek)	24
2.6.3 Mikorrhiza gomba komponens.....	27
2.7 Környezeti tényezők hatása a talajlégzés-komponensek légzési aktivitására	30
2.8 Talajlégzés mérési és particionálási módszerei	35
2.9 Összegzés.....	40
3. MÓDSZEREK	42
3.1 Kutatási terület.....	42
3.2 Gyökérkizárásos módszer és a kísérleti elrendezés	43
3.3 A mérésekhez használt műszerek	45
3.3.1 Az eddy-kovariancia rendszer	45
3.3.2 LiCOR-6400 infravörös gázanalizátor	46
3.3.3 Az automata talajlégzés-mérő rendszer.....	46
3.4 A kutatás során végzett kiegészítő vizsgálatok	49
3.4.1 Talaj vizsgálat	49
3.4.2 Mikorrhiza elemzés	50
3.4.3 Biomassza-vágás hatásának vizsgálata	50
3.5 Az adatok kiértékelése és a talajlégzés komponenseinek kiszámítása	51
3.5.1 Talajlégzés modellek.....	51
3.5.2 SWC normalizálás.....	53
3.5.3 Mozgóablakos modell-illesztés	54
3.5.4 A komponensek légzésének számítása.....	54

4. EREDMÉNYEK.....	56
4.1 Kiegészítő vizsgálatok.....	56
4.1.1 Mérőműszer kalibrálás	56
4.1.2 LICOR-6400-as talajlégzés-mérő rendszer és az ASRS összehasonlítása.....	57
4.1.3 A biomassa vágás talajlégzésre gyakorolt hatása	60
4.2 A talajlégzés komponensek vizsgálata	61
4.2.1 Talaj jellemzők és mikorrhiza elemzés	61
4.2.2 Környezeti tényezők és a teljes talajlégzés	63
4.2.3 A talajlégzés komponensek teljes talajlégzésen belüli arányának becslése	66
5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK	76
6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	77
7. ÖSSZEGZÉS	79
8. SUMMARY.....	81
MELLÉKLETEK	83
M1. Irodalomjegyzék.....	83
M2. A modell illesztések paraméterei	100
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	101

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

AM: arbuskuláris mikorrhiza

ASRS: automata talajlégzés mérő rendszer (automated soil respiration system)

BD: térfogatsűrűség (bulk density)

EC: eddy-kovariancia (eddy covariance)

Exc: kontroll (control (no exclusion) treatment)

Exr: gyökérkizárt kezelés (root-exclusion treatment)

Exrm: gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelés (root- and mycorrhiza exclusion treatment)

GPP: bruttó primer produkció (gross primary production) ($\text{g C m}^{-2} \text{év}^{-1}$)

NDVI: normalizált vegetációs index (normalized difference vegetation index)

PAR: fotoszintetikusán aktív sugárzás (photosynthetically active radiation) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

R_s : teljes talajlégzés (total soil respiration) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

R_a : autotróf légzés ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

R_h : heterotróf légzés ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

R_{TR} : gyökérkizárt kezelésben mért CO_2 kibocsátás (measured CO_2 efflux of the root-exclusion treatment) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

R_{TRM} : gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelésben mért CO_2 kibocsátás (measured CO_2 efflux of the root-and mycorrhiza exclusion treatment) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

R_{het*} : gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelésben becsült CO_2 kibocsátás (simulated CO_2 efflux of the root-and mycorrhiza exclusion treatment) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

$R_{(het+myc)*}$: gyökérkizárt kezelésben becsült CO_2 kibocsátás (simulated CO_2 efflux of the root-exclusion treatment) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

SOM: talaj szervesanyag tartalma (soil organic matter)

SWC: talaj nedvességtartalom (soil water content) (térfogat%)

SWC_n: normalizált SWC (normalized SWC) (térfogat%)

T_s: talajhőmérséklet (soil temperature) (°C)

TOC: a talaj összes szerves széntartalma (total soil organic carbon)

TN: a talaj összes nitrogén tartalma (total soil nitrogen)

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK

1.1 A téma aktualitása, jelentősége

A talajból kibocsátott szén-dioxid (CO_2), a talajlégzés (R_s), az ökológiai rendszerek szénforgalmának egyik legnagyobb részarányú komponense, így meghatározó a rendszerek CO_2 -mérlegének alakításában is (Nagy et al., 2011). A talajlégzés folyamatos, változó mértékű CO_2 -áramot jelent a talaj felől az atmoszféra felé, mely eltérő komponensekre választható szét. A talajból kibocsátott CO_2 forrásainak meghatározása különböző szempontok szerint történhet (Kuzyakov, 2006). A kibocsátó szervezetek anyag- és energia biztosításának módja alapján megkülönböztetünk autotróf és heterotróf komponenseket. A különböző abiotikus és biotikus környezeti tényezők a talajlégzés különböző komponenseire eltérő módon hatnak (Heinemeyer et al., 2012a; Moyano et al., 2007; Wang et al., 2014; Zhang et al., 2016), azonban a talajlégzés folyamatos mérésével olyan részletes adatsor nyerhető, amelynek időbeli felbontása nem is hasonlítható az alkalomszerű mérésekéhez. Ilyen mérési adatok elemzésével jobban értelmezhetővé válik az R_s és különböző komponenseinek (autotróf és heterotróf) környezeti változókra adott válasza, illetve csökkenthető annak bizonytalansága (Savage et al., 2013). A nagyobb időbeli felbontású mérések szükségességét (Ruehr et al., 2009) a talaj CO_2 -kibocsátásának napi változékonysága, a ható tényezőkre adott esetenkénti gyors válaszok (pl. csapadékeseményeket követő változások) is indokolják (Darenova et al., 2014). A talajok CO_2 -kibocsátása többféle módszerrel is mérhető (Lelleiné, 2008; Luo és Zhou, 2006). Ezek közül főként a dinamikus gázcsere mérő kamrák és a gradiens rendszerek a legelterjedtebbek. A dinamikus (nyílt és zárt) kamrák előnye, hogy a kibocsátást közvetlenül a talaj felszínén mérik, s ez a gradiens rendszerek módszertanához képest kevesebb becslési bizonytalansággal jár. A kereskedelmi forgalomban kapható kamrás rendszerek egyik hátránya, hogy beszerzésük nagyon költséges. Másrészt, a gázcsere mérő kamrák viszonylag nagy mérete miatt (belső átmérőjük 10 cm, vagy annál nagyobb, pl. LI-8100, EGM-4) nehezen alkalmazhatók zárt gyepekben, mivel a növényzet föld feletti részeit rendszeresen vágni kell ahhoz, hogy légzési aktivitásuk ne zavarja a talajból eredő CO_2 -áram elkülönítését. A zöld növényi részek eltávolítása nemcsak nehézkes, hanem zavarást is okoz, ami a mérési eredményekben is jelentkezhet. További nehézség lehet a működésbiztonság kérdése, hiszen zárt rendszerű eszközök esetében a kamrák zárását, nyitását mozgó alkatrészek biztosítják (Pavelka et al., 2004). Ezek szabadföldi körülmények közötti meghibásodása (pl. akadály gátolja a fedél mozgását) észrevétlenül hibás mérést eredményezhet. Éppen ezért, többek között célul tűztük ki egy olyan, szabadföldi körülmények között is megbízhatóan működő, automata mérőrendszer (ASRS = automated soil respiration system)

kifejlesztését, ami a lehetséges legkisebb zavarás mellett képes méréseket végezni gyepekben. A saját rendszer megbízhatóságát, illetve mérési pontosságát laboratóriumi körülmények közötti kalibrálással, valamint szabadföldi körülmények közötti méréssel teszteltük. A szabadföldi tesztelés során adatainkat az R_s mérésre általánosan használt rendszer (LI-6400) eredményeivel vetettük össze. Az összevetés azért volt szükséges, hogy a kifejlesztett rendszer működésének megbízhatóságáról a jellemzően többhetes karbantartás nélküli periódusokban is meggyőződhesünk.

1.2 A kutatás célkitűzései

A kutatómunka célkitűzései között a következők szerepeltek:

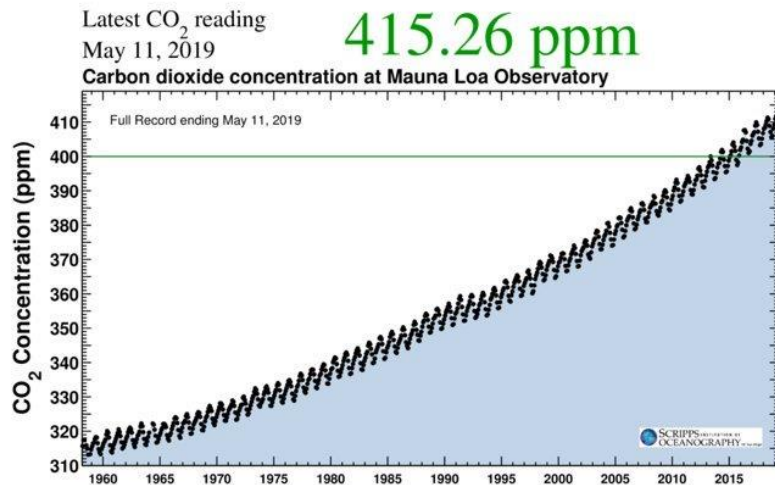
1. Automata mérőrendszer (ASRS = automated soil respiration system) kifejlesztése, mely szabadföldi körülmények mellett is megbízhatóan működik, és amelynek használata gyepekben a lehetséges legkisebb zavarás mellett megvalósítható.
2. A talajlégzés komponensek és a legfőbb környezeti tényezők, mint talajhőmérséklet (T_s), talajnedvesség-tartalom (SWC), valamint a biotikus változók, mint az ún. “normalizált vegetációs index” (normalized difference vegetation index; NDVI) és a bruttó primer produkció (gross primary production; GPP) közötti összefüggések vizsgálata.
3. A szén-allokáció és a talajlégzés közötti időbeli kapcsolat pontosítása, mértékének meghatározása.
4. Rhizoszférikus, mikorrhiza és heterotróf komponensek teljes talajlégzésen belüli arányának becslése száraz, homoki gyepon, automatizált nyílt kamrás talajlégzés-mérő rendszerrel végzett *in situ* 3 éves mérési ciklusra alapozva.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1 Globális klímaváltozás

Az éghajlatváltozás, a globális felmelegedés napjainkra már tudományosan bizonyított ténynek számít. A folyamat hátterében nagy valószínűséggel az emberiség áll, elsősorban az ún. üvegházgázok mértéktelen, és a különböző nemzetközi egyezmények és fogadkozások ellenére sem csökkenő kibocsátásával. Ez a megállapítás viszonylag újszerű, mivel az éghajlatváltozással foglalkozó legnagyobb nemzetközi szervezet, az Éghajlatváltozási Kormányközi Testület, az IPCC csak a harmadik jelentésében foglalt úgy állást, hogy a melegedés oka az antropogén hatás. A Föld növekvő energia-bevétele, a megemelkedett sugárzási kényszer elsődleges következménye a melegedés. Az elfogadott konszenzus szerint, ha ennek mértéke felszíni globális átlagban meghaladja a 2 °C-os emelkedést az ipari forradalom előtti átlaghoz képest, akkor a Földön olyan visszafordíthatatlan folyamatok fognak végbemenni, ami jelenlegi civilizációnk fenntarthatóságát alapjaiban kérdőjelezi meg (IPCC et al., 2018). Az éghajlati rendszerben azonban szép számmal láthatóak olyan változások, illetve fordulnak elő olyan, elsősorban időjárási események, amelyek már most aggodalomra adnak okot (Avery et al., 2017; Dunkel et al., 2018). Számos tanulmány felhívja a figyelmet az éghajlatváltozás nyomán követésének fontosságára, ugyanis a hőmérséklet és a csapadékmennyiség változása veszélyeztetheti a természetes ökoszisztémákat, a mezőgazdasági termelést és az emberi településszerkezetet egyaránt (Koncz et al., 2017; Lawrence és Vandecar, 2015; Lipper et al., 2014; Moser és Pálmai, 1992).

Az Éghajlatváltozási Kormányközi Testület 2018-as jelentése szerint az emberi tevékenység 1 °C-os globális felmelegedést idézett elő az iparosodás előtti szinthez képest, mely 2030 és 2052 között valószínűleg az 1,5 °C-os emelkedést is eléri, ha a jelenlegi ütemben növekszik (IPCC et al., 2018). Az iparosodás kezdetétől az üvegházgázok légköri koncentrációjának folyamatos növekedése tapasztalható. Az üvegházhatású gázok közül kiemelt figyelmet érdemel a szén-dioxid (CO₂), melynek globális légköri koncentráció változásait az 1. ábrán is megfigyelhetjük. A CO₂ az öt elsődleges üvegházhatású gáz közül a legfontosabb mind a légkörben lévő mennyiségét, mind koncentrációjának növekedését illetően. Amikor a 1958-ban először elemezték a Mauna Loa állomás műszerei által gyűjtött mintákat, megállapították, hogy a CO₂-koncentráció az iparosodás előtti 280 ppm-ről 35 ppm-mel nőtt. Az elmúlt több, mint 60 évben további 100 ppm volt a növekedés, és a CO₂-koncentráció 2019-ben elérte a 415 ppm-et (NOAA, 2019). Egyes klímaforgatókönyvek szerint ez az érték 2100-ra elérheti az 700-800 ppm körüli értéket, míg más előrejelzések szerint az 1000 ppm-es légköri CO₂-koncentráció is elképzelhető (IPCC et al., 2014).



1. ábra: A CO₂- koncentráció alakulása 1960-tól 2019-ig a Mauna Loa mérőállomás által rögzített adatok alapján (NOAA, 2019).

Az IPCC jelentéseiben található tanulmányok csak 2100-ig vázolják fel a várható változásokat, azonban a CO₂ és más üvegházhatású gázok hosszabb ideig a légkörben tartózkodhatnak, így a felmelegedés tovább fokozódhat, attól függetlenül, hogy az üvegházhatású gázok további kibocsátása esetlegesen megszűnik (IPCC et al., 2018).

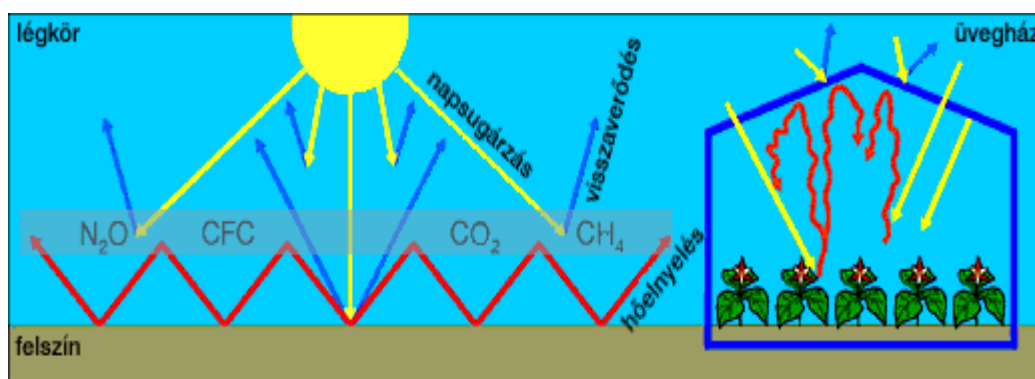
A globális felmelegedés következményeként természeti és társadalmi változásokkal egyaránt számolni kell, mint például a csapadék térbeli eloszlásának és mennyiségének változása, természetes vizek kiszáradása, tartós aszályok, ezáltal a mezőgazdasági területek termőképességének változása, a szárazság miatt gyakrabban kialakuló tüzek, rovarinváziók, valamint az óceán vizének savasodása, felgyorsulhatnak bizonyos Európában elfeledett betegségek, mint például a malária terjedése (Barcza et al., 2013; Donat et al., 2016; Fry, 2008; IPCC et al., 2018). A negatív hatásokat tovább erősíthetik más, nem direkt módon a globális melegedést előidéző emberi tevékenységek is, mint például a földhasználat változása, a környezetszennyezés, az erőforrások túlságosan nagymértékű kiaknázása (Paustian et al., 2016). Mindezek komoly környezeti, éghajlatváltozásból eredő károkat idézhetnek elő. A 21. században a szárazföldi ökológiai rendszerek nettó szénfelvételének maximális értékét nagy valószínűséggel a század ötvenes éveitől fogja elérni, melynek következtében a szénfelvétel mértéke gyengül, ami a további melegedést fokozhatja (Dunkel et al., 2018).

2.2 Üvegházhatás

A Napból eredő széles spektrumú elektromágneses sugárzásból a látható fény tartományába tartozó sugarak érik el többnyire a Föld felszínét. A Föld légkörébe bejutott fénycsugárzást a

növényzet, a szárazföldek és óceánok elnyelik, majd frekvenciáját megváltoztatva, egy részét hőenergia formájában (infravörös tartomány) visszaverik. A légkörben található üvegházhatású gázok a Föld felszínéről visszaverődő infravörös sugárzás egy részét megakadályozzák abban, hogy távozzanak a légkörből, ezáltal a légkör felmelegszik. A jelenség az üvegházakban lezajló hasonló elven működő folyamatról kapta a nevét (Anderson et al., 2016). Az említett folyamatot szemlélteti a 2. ábra.

A rövidebb hullámhosszú fénysugárzás akadály nélkül hatol át az üvegen, azonban a zárt térben keletkezett hő távozását megakadályozza, ezáltal a belső meleg levegő nem keveredik a külső, hidegebb légtömeggel, így az üvegház belseje felmelegszik (Moser és Pálmai, 1992).



2. ábra: Az üvegházhatás folyamata (Végi, 2005).

A természetes üvegházhatás nélkül a Föld légkörének hőmérséklete akár 30 °C-kal alacsonyabb is lehetne, mely nagymértékben megnehezítené az életet a Földön (Végi, 2005). A 19. század során már felismerték, hogy a légköri CO₂ üvegházhatást okoz (Moser és Pálmai, 1992). A probléma viszont abból fakad, hogy az emberi tevékenységek során egyes üvegházgázok légköri koncentrációja, például a CO₂ mennyisége, jelentős mértékben megnövekedett, így a légkör hő visszatartása fokozódik, ami felmelegedést okoz. A különböző gázok légköri élettartamának hossza jelentős mértékben meghatározza az adott gázok üvegházhatás kialakításában játszott szerepét (Lashof és Ahuja, 1990). Az üvegházgázok felmelegedést okozó relatív hatásainak számszerűsítésére használják a globális melegítő potenciált (GWP-Global Warming Potential), adott időhorizonton (20, 50, 100 évre vetítve), a CO₂-hoz viszonyítva, azaz, hogy egységnyi tömeg (1 tonna) az adott üvegházhatású gázból hány tonna CO₂-dal egyenértékű az üvegházhatást tekintve (IPCC et al., 2014). A CO₂ globális felmelegedés potenciálja a legkisebb, mégis a legjelentősebb üvegházgázként kell kezelni, ugyanis légköri koncentrációja jelentős mértékben meghaladja a többi üvegházgáz koncentrációját. (NOAA, 2019).

2.3 Klímaváltozás jelentősége a Kárpát-medencében

A Kárpát-medence a nedves óceáni, a száraz kontinentális, valamint a nyáron száraz, télen nedves mediterrán éghajlati határzónában található. A globális felmelegedés Kárpát-medencére vonatkozó hatásainak prognosztizálásakor mindezt fontos szem előtt tartani (Barcza et al., 2013; Bartholy et al., 2005). A jövőre vonatkozó előrejelzéseket a különböző klímamodellek eredményei mutatják be. A globális modellek gyakran kontinensnyi és évszakos léptékűek, ezért a helyi éghajlatváltozás következményeinek megállapításához és az esetleges stratégiák kidolgozásához nem elégségesek. A jövőben nélkülözhetetlenné válik finomabb léptékű térbeli és időbeli adatok felhasználása. A klímamodellek segítségével lehetőség nyílik - kisebb-nagyobb eltérésekkel - a jövő éghajlatára vonatkozó tendenciák előrejelzésére. Az ismert klímamodellek közül a regionális és az országos léptékű éghajlati modellek eredményei a leginkább relevánsak, melyek kisebb területre vonatkoztatva biztosítanak előrejelzéseket a globális modellek eredményeit határfeltételekként felhasználva. Bartholy és munkatársai (2005) a globális éghajlati modellek hiányosságának pótlásaként olyan módszerek kidolgozását szorgalmazták, melyekkel lehetővé válik a regionális éghajlati átlagok jövőbeli alakulásának előrejelzése. A globális klímamodellekből nyert közvetlen információk felhasználásával, a nagytérségű légkörzés alapján statisztikai módszerekkel, fizikai modellezés és a múltbeli hasonlóság alapján elvégzett vizsgálatokat követően prognosztizálható a helyi éghajlat (Bartholy et al., 2005). A globális felmelegedés hatása hazánkban az 1980-as évektől követhető nyomon. Az évszakos változások tekintetében a tavaszok (százados trend $1,1\text{ }^{\circ}\text{C}$) és a nyarak (százados trend $1,2\text{ }^{\circ}\text{C}$) intenzívebben melegednek. Ősszel ($0,7\text{ }^{\circ}\text{C}$) és télen ($0,6\text{ }^{\circ}\text{C}$) a hőmérséklet kisebb mértékű növekedést mutat. Magyarországon a napi maximum- és a napi minimumhőmérséklet is előreláthatóan a nyári időszakban növekszik majd a legnagyobb mértékben. A mediterrán ciklonok gyakorisága csökkenő tendenciájú a Földközi-tenger medencéje fölött, elmaradásuk hozzájárul az aszályos időszakok fokozódásához (Horváth és Nagy, 2012).

A globális eredményekhez (IPCC et al., 2018) hasonlóan a magyar regionális klímamodellek (Barcza et al., 2013) előrejelzései szerint a 21. században az átlaghőmérséklet emelkedése várható a Kárpát-medencében, mégpedig minden évszakban szignifikáns módon. A növekedés a 2071–2100 közötti vizsgált időszakban nagyobb mértékűnek mutatkozik (átlagosan $3,5\text{ }^{\circ}\text{C}$), mint 2021–2050 között (amikor az átlagos melegedés $1,7\text{ }^{\circ}\text{C}$). A 2021–2050 közötti periódusban a legnagyobb változások a nyári időszak során jelentkeznek. A modell alapján $1,4\text{--}2,6\text{ }^{\circ}\text{C}$, míg az évszázad utolsó évtizedeiben a nyári időszak során $4,1\text{--}4,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ -os melegedésre számíthatunk. A hőmérséklet-emelkedés területi eloszlását vizsgálva az eredmények

egybehangzóan azt mutatják, hogy a nagyobb mértékű melegedésre az ország keleti és déli területein számíthatunk. Becslések szerint éghajlatunk összességében melegszik és szárazabbá válik, meleg és csapadékos telek várhatóak, növelve az árvízveszélyt, valamint nyári felmelegedéssel és egyben csapadék csökkenéssel kell számolni, ami viszont az aszály kockázatának növeléséhez járul hozzá (Dunkel et al., 2018). Az éghajlati rendszer bonyolult működésének és jövőbeli viselkedésének a bemutatására a klímamodellek a numerikus modellezést alkalmazzák, mint objektív módszert. A globális numerikus éghajlati modellek az egyes komponensek (a légkör, az óceán, a szárazföld, a jégtakaró és az élővilág) fizikai folyamatait mutatják be, továbbá a közöttük lévő kölcsönhatásokat és visszacsatolásokat jellemzik. Segítségükkel leírhatóvá válik az éghajlati rendszer válasza egy feltételezett jövőbeli kényszerre. Példaként említhető a REMO (REgional MOdel) regionális éghajlati modell, melynek eredményei a Kárpát-medence hőmérsékletének tekintetében mind éves, mind évszakos szinten az átlaghőmérséklet növekedését prognosztizálják. A következő évtizedekben 1 °C-os, míg az évszázad végére 3 °C-nál is magasabb melegedést jelez. A modell alapján a legjelentősebb változások nyáron várhatóak. 2021–2050-re 1,5-2 °C-szal, 2071–2100-ra pedig 4-5 °C-szal emelkedhet a hőmérséklet (Szépszó, 2014).

Az ALADIN-Climate-modell (Aire Limitée Adaptation Dynamique Développement INternational) szimulációi alapján a Kárpát-medence területén a hőmérséklet éves átlaga északnyugatról délkelet felé haladva egyre inkább növekszik majd. Évszakos átlagokat tekintve a legnagyobb hőmérséklet-változás a nyári időszakban várható. Az átmeneti évszakokban csapadéknövekedésre, míg télen és nyáron csapadékcsökkenésre lehet számítani (Zsebeházi, 2011).

A PRECIS (Providing REgional Climates for Impacts Studies) regionális klímamodell eredményei szerint a legnagyobb mértékű változást a nyári átlaghőmérsékletek emelkedése jelenti. A modell a jövőben éves szinten a csapadékos napok számának csökkenését prognosztizálja, valamint a leghosszabb csapadékmentes időszak hosszának növekedését jelzi, melynek értelmében az aszályhajlam felerősödik és a szárazodás fokozódik (Pieccka, 2012).

A RegCM (Regional Climate Model) regionális skálájú éghajlati modell előrejelzése alapján a felmelegedés a 21. század végén válik jelentőssé, amikor is 3 °C-os éves középhőmérséklet-emelkedés várható a Kárpát-medence térségében (Torma, 2011).

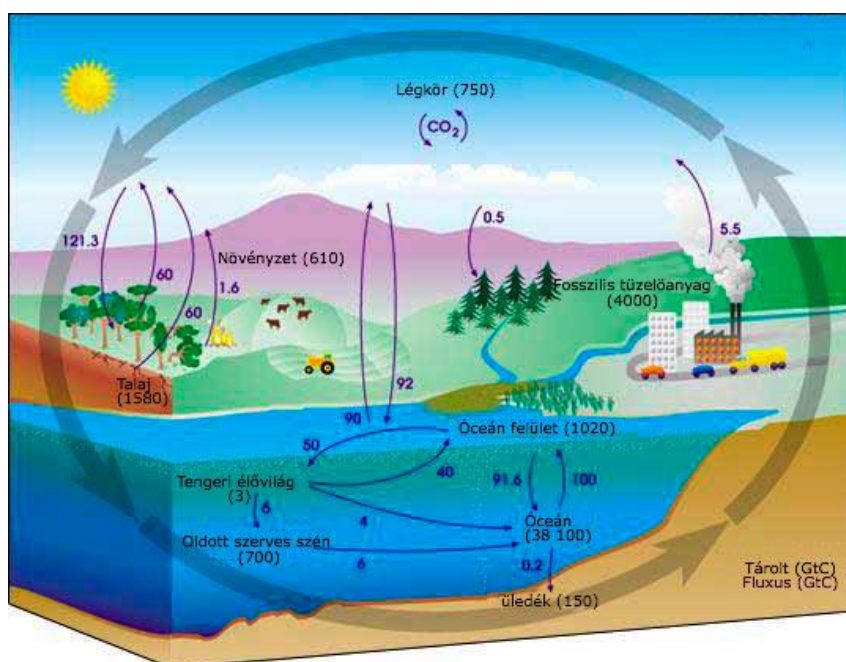
Az aszály problémaköre a történelmi Magyarországon sokáig figyelmen kívül maradt, inkább a nagy tiszai és dunai árvizek foglalkoztatták a döntéshozókat. A közelmúltban jelentkező aszálykárokat követő intézkedések is a kezdeti lelkesedés után alábbhagytak. A témával foglalkozó szakemberek feltételezik, hogy a jövőben várható kisebb, helyi jellegű belvizek kevesebb problémát jelentenek majd Magyarországon, mint a szárazság, a csapadékhiány, a nagy

területekre kiterjedő aszály és annak következményei. Amennyiben az emberi szükségletek kielégítésére a természeti környezetet igénybe vesszük, akkor erőforrásként kell tekintenünk rá, ezért is fontos, hogy a felmelegedés, a csapadékhiány, az aszálykárok okozta hosszabb távú következményekkel minél részletesebben megismerkedjünk és figyelembe vegyünk azokat (Csete, 2005).

A globális felmelegedés, a klímaváltozás sokak által kiemelt következménye a szélsőséges időjárási események számának és intenzitásának megnövekedése. Nélkülözhetetlen a csapadék területi és időbeni eloszlásának, intenzitás változásainak minél precízebb megfigyelésére irányuló infrastruktúra (eszközök, szolgáltatások) kiépítése, ezáltal is megkönnyítve a kármérséklési és alkalmazkodási feladatok végrehajtását, a hirtelen lehulló, nagy mennyiségű csapadék következtében jelentkező villámárvizek (*flash flood*) kezelését, továbbá az aszály által előidézett károk mérséklését (Dunkel et al., 2018).

2.4 A globális szén ciklus, az ökoszisztémák szén-forgalma és a növények szén-mérlege

A szárazföldi vegetáció felszín feletti része közel annyi szenet tartalmaz, mint az atmoszféra, a talajok pedig ennek kb. a kétszeresét (3. ábra). A szárazföldi nettó primer produkció (60 Pg/év) nagyobb, mint az óceáni (40 Pg/év), a kicserélődési idő pedig sokkal hosszabb: átlagosan 11 év, míg a tengerekben átlag 2-3 hét. A talajokban ez az idő átlagosan 25 év. Ezek az átlagos kicserélődési idők azonban elfedik az egyes komponensek közti nagy különbségeket, így pl. a fotoszintézis által fixált szén néhány másodperc alatt eltávozhat fotorespiráció révén, míg a fában eltárolt szén évtizedekig, évszázadokig kötött (Chapin III et al., 2002).



3. ábra: A szén biogeokémiai körforgása, Az ábrán a tárolt szénkészletek Gt C, a kibocsátások Gt C év^{-1} mértékegységben vannak feltüntetve. (Tankönyvtár, 2010).

A fotoszintézis által közel 120 milliárd tonna szén épül be a szárazföldi bioszférába (az ún. bruttó produktivitás), melynek több mint fele a növényi légzés, illetve a növényevő szervezetek aktivitása folytán visszakerül a légkörbe. A növényi maradványokban tárolt közel 60 milliárd tonna szén gyorsan visszakerül a légkörbe a mikroorganizmusok révén (42 milliárd tonna/év sebességgel), míg belőle évente 10 milliárd tonna a talaj humusztartalmát gazdagítja. A fosszilis tüzelőanyagok égetése és a cementgyártás során a légkörbe kerülő szén mennyisége évente 8,5 milliárd tonnára tehető. A vulkáni tevékenység éves becsült kibocsátása szénegyenértékben legfeljebb 100–120 millió tonnát tesz ki, nagyságrendileg megegyezik a mélyóceáni üledékekben eltemetődő szén mennyiségével (Tankönyvtár, 2010).

A szárazföldi bioszféra a globális szén-ciklus kulcsfontosságú eleme. Az erdők szén-forgalomban betöltött szerepével és szén elnyelő képességével számos kutatás foglalkozik (Anderegg et al., 2015; Luysaert et al., 2008; Pan et al., 2011) A globális szénmérleg vonatkozásában azonban a fás társulások mellett a gyepterületek is elterjedésük és CO_2 felvevő vagy leadó képességük miatt egyre több figyelmet kapnak úgy a nemzetközi, mint a hazai tudományos életben. A klíma, mint korlátozó környezeti tényező jelentős mértékben befolyásolhatja egy-egy gyeperő vagy nyelő aktivitását. A füves területek tekintetében ez az aktivitás szezonális és éves változékonyságot is mutat (Nagy et al., 2007; Reichstein et al., 2013).

A korlátozó környezeti hatások következményeként zavar léphet fel a növények fejlődésének, növekedésének ütemében, így a növények szénmérlegében. Egy növény

gyarapodása ugyanis csak akkor biztosított, ha szénmérlege pozitív. Ez azt jelenti, hogy a fotoszintetikus úton újonnan beépített szén mennyisége egy időegység alatt meghaladja a növény különböző légzéseiből származó szénveszteséget, képlettel:

$$\text{C-mérleg} = \text{felvett C-mennyiség} - \text{leadott C-mennyiség}$$
$$\text{C-mérleg} = \text{bruttó fotoszintézis} - (\text{mitokondriális légzés} + \text{fénylégzés})$$

A növény szénmérlege eredendően pozitív, mely korlátozó környezeti hatások mellett csökken, majd elérheti az ún. produkciós kompenzációs-pontot (Tuba et al., 1998). Ez esetben a légzések következtében jelentkező szénveszteség éppen egyenlő a fotoszintetikus újonnan beépített szén mennyiségével, vagy akár negatív is lehet. A produkciós kompenzációs pont elérésekor a növény növekedése csupán leáll, azonban negatív szénmérleg esetén már a növény leépülése tapasztalható. A növény növekedését biztosító egyenletben is megadott szénmérleg a növény életfolyamatai egészének eredője. Az ökoszisztéma nettó szénvesztésének, szénmérlegének vizsgálatakor más megközelítést alkalmazunk, de a szénmérleg lényege nem változik. Itt, mivel rendszerként értelmezzük, külön egységként kezeljük a föld feletti vegetáció CO_2 -asszimilációját (nyelő aktivitás), valamint légzését (sötétlégzés, R_d), és a talajlégzést (R_s), amely magában foglalja az autotróf és heterotróf komponenseket is. A légzések összessége az ökoszisztéma forrás aktivitása.

Egyenlettel kifejezve:

$$\text{Nettó gázcseré} = \text{fotoszintézis} - (\text{sötétlégzés} + \text{talajlégzés}).$$

Az éghajlati szélsőségek, például az aszályok vagy viharok, a regionális ökoszisztéma szénkészletek csökkenését eredményezhetik (Reichstein et al., 2013). Az ökoszisztéma negatív szén mérlegéről akkor beszélhetünk, ha a talaj- és a föld feletti növényi részek légzésének összege meghaladja a fotoszintézis által fixált szén mennyiségét. Ez a tény a talajlégzés kiemelt jelentőségét támasztja alá. A talaj CO_2 kibocsátása folyamatos, függetlenül attól, hogy a környezeti hatások kedveznek-e a fotoszintézis számára, vagy sem, így kedvezőtlen időszak esetén, mikor a fotoszintézis gátolt vagy egyáltalán nem funkcionál, a folyamat döntő fontosságú az ökoszisztémák forrás vagy nyelő aktivitásának kialakításában (Balogh, 2009; Le Quéré et al., 2009).

A talajban található szerves anyagok (humuszanyagok) több szempontból is hatást gyakorolnak az ökoszisztéma működési szabályozási folyamataira a talaj szerkezetén, hő és vízháztartásán, a felvehető tápanyagok mennyiségén, a talajlégzésen keresztül (Arnone III et al., 2008). Rendkívül fontos kihangsúlyozni a talaj szerves anyagainak szerepét a talajlégzésben. A talaj szerves anyagaiban globálisan kb. $2,5 \times 10^{18}$ g szerves kötésű szén található (Paustian et al., 2016), amely

2-3-szorosa a vegetáció szén tartalmának, valamint a talajlégzés során a légkörbe jutó CO₂ mennyisége 10-szer nagyobb a fosszilis tüzelőanyagok elégetésekor keletkező CO₂ mennyiségénél, függetlenül attól, hogy a fosszilis tüzelőanyagokból származó kibocsátás továbbra is növekszik (Le Quéré et al., 2009).

A fentiek ismeretében elengedhetetlen, hogy minél több figyelmet szenteljünk minden változást előidéző folyamatnak, mely a talaj szerves anyag forgalmát érinti, hiszen nagymértékben befolyásolhatja a légkörbe jutó CO₂ mennyiségét, az üvegházhatáson keresztül Földünk hőmérsékletének, klímájának alakulását is.

2.5 Talajlégzés

Talajlégzésnek (R_s) nevezzük a talajból a légkör felé irányuló CO₂-áramot, mely a gyökerek, mikorrhizák, és a talajfauna, valamint a mikroorganizmusok (pl. baktériumok, algák, protozoák) lebontó és fenntartó életfolyamataiból, továbbá az avar és a talaj szervesanyagának lebomlásából származik (Lou és Zhou, 2006). Megnevezésére használják még a „talaj CO₂ kibocsátása” és a „talaj respiráció” kifejezést is. A CO₂-áram mértékét jelentős mértékben befolyásolják különböző abiotikus tényezők, mint például talajhőmérséklet (T_s) (Lellei-Kovács et al., 2011), talajnedvesség (SWC) (Moyano et al., 2012; Zhang et al., 2016), oxigén-ellátottság (Chen et al., 2011; Reichstein et al., 2003), pH (Chen et al., 2016; Tian et al., 2008), talajtextúra (Balogh et al., 2011). Jellemző tendencia, hogy a T_s és SWC növekedése az R_s fokozódását eredményezi (Lellei-Kovács et al., 2016; Lou és Zhou, 2006). Az optimumtól eltérő hőmérséklet és talajnedvesség tartalom - mely talajtípusonként változó - egyaránt gátolja a talajlégzést a gyökerekbe jutó szénhidrát transzport korlátozottsága, illetve a gyökerek limitált oxigén hozzáférése révén, mely nem csak a gyökerek, hanem a mikrobiális légzés csökkenését is előidézi (Balogh et al., 2011; Burri et al., 2014; Lou és Zhou, 2006; Moyano et al., 2013). A fent említett környezeti tényezőkön kívül biotikus tényezők is hatást gyakorolnak a talaj CO₂ kibocsátására. A kutatások egyre inkább kiemelik a fotoszintézis meghatározó szerepét a talajlégzés tekintetében (Bahn et al., 2009; Balogh et al., 2011), ugyanis a fotoszintézis során keletkezett szénhidrátok hozzájárulnak a felszín alatti biomassza légzéséhez (Högberg et al., 2001; Högberg and Read, 2006). Egy boreális erdőben a rhizoszféra légzés és a bruttó primer produkció (Gross Primary Production, GPP) között 18 napos időeltolódásról (time lag) számoltak be (Pumpanen et al., 2015), míg egy vizes élőhelyen csupán néhány órányi eltolódást figyeltek meg (Han et al., 2014). Gyepterületeken lehetséges a talajlégzés növényi CO₂ felvételre adott gyors válasza, mely szabadföldi vizsgálatok alapján 22 óra (Kuzyakov és

Gavrishkova, 2010), azonban ez az átlag időtartam gyorsabb és lassabb válasz mechanizmusokat is tartalmazhat (Gavrishkova és Kuzyakov, 2017).

A föld feletti biomassza eltávolítása (legeltetés vagy kaszálás útján) rövidtávon az R_s gyors és jelentős csökkenését eredményezheti, mely feltehetően az asszimilátum-ellátás mérséklődésének következménye (Bahn et al., 2008). Hosszú távú legeltetés során azonban a biomassza produkció stimulálása révén intenzívebb gyökérnövekedés, ezáltal erőteljesebb gyökérlégzés, valamint magasabb talajlégzés feltételezhető (Lou és Zhou, 2006). A kaszálás és legeltetés talajlégzésre gyakorolt hatását vizsgáló kutatásban megállapítást nyert, hogy a kaszált terület talajának CO_2 fluxusa magasabb a legeltetett területéhez képest a kaszált terület nagyobb biomassza mennyiségének következtében (Koncz et al., 2017).

Az EU-25 területének 22%-át, mintegy 80 millió ha-t gyepterület borít (EEA, 2005). Európában a legtöbb gyepterület a háziállatok takarmányozását látja el, akár közvetlen legeltetés formájában, vagy széna, illetve szilázs előállítás útján (Soussana et al., 2007). A gyepek is részt vesznek a bioszféra-légkör közti nyomgáz cserében, melyek szoros kapcsolatban állnak a gazdálkodási gyakorlattal. A gyepek vonatkozásában szóba jövő három üvegházhatású gáz közül a CO_2 cseréje a talajon és a vegetáción keresztül valósul meg, a N_2O kibocsátás a talajból származik, míg a CH_4 kibocsátása az állatok legeltetése során, a trágyából és a magas víztartalmú talajból a talaj szerves anyagának anaerob bomlás következtében történhet. A talaj metanotróf baktériumainak hatására a gyepterület akár metán nyelőként is működhet (Horváth et al., 2010).

A túl alacsony talajnedvesség ($SWC < 5\%$) vízhiány sztreesszt jelent a metanotróf baktériumok számára, ilyenkor a metán elnyelés gátolt. Magas talajnedvesség tartalom mellett ($SWC > 50\%$) pedig a talaj metán kibocsátása figyelhető meg. Ez a jelenség többnyire lápok esetében, illetve bizonyos típusú gazdálkodási módoknál (pl. rizsföldeknél) jellemző. Kimutatták, hogy a vízzel nem telített talajok, melyeken mezőgazdasági tevékenységet nem folytatnak a légköri metán elnyelésének 5-10%-áért felelősek globális szinten (Cicerone és Oremland, 1988; Hanson és Hanson, 1996).

A szén felhalmozódása a füves ökoszisztémákban többnyire föld alatti. Az alkalmazott mezőgazdasági eljárások (Tóth et al., 2018), csakúgy, mint a múltbeli és jelenlegi földhasználat változásai (például a szántóföld legelővé történő átalakítása), a különböző talajművelési módok (Tóth et al., 2011) hatása, valamint a gyepeken történő mezőgazdasági célú gazdálkodás befolyásolja a föld alatti szénraktárakat (Paustian et al., 2016; Soussana et al., 2004), ezért a gyepek szén-forgalomban betöltött szerepének tanulmányozása jelentős gazdasági érdekeket is képviselhet.

2.6 Talajlégzés komponenseinek bemutatása

A talajlégzés eltérő komponensekre választható szét (Gavrichkova et al., 2010; Heinemeyer et al., 2012b; Jia et al., 2006; Millard et al., 2008; Moyano et al., 2007; Suleau et al., 2011), melyeket gyakorta tanulmányoztak fáknál, főként rövid távú (6 hónaptól 1 évig terjedő, vagy akár rövidebb periódusokban is) kísérletekben (Jassal és Black, 2006; Ngao et al., 2007; Sulzman et al., 2005; Tomè et al., 2016; Yu et al., 2015).

A talajból kibocsátott CO₂ forrásainak meghatározása különböző szempontok szerint történhet (Kuzyakov, 2006):

- a talajbéli és talajfelszíni C raktárak szerinti forrásként elkülöníthető a talaj szervesanyaga (SOM), a felszín feletti és alatti elhalt növényi maradványok (avar), illetve az élő gyökerek által termelt szerves anyagok (gyökérváladékok-exudátumok, szekrétumok, leváló gyökérsejtek).
- a kibocsátó szervezetek anyag- és energia biztosításának módja alapján az organizmusok két nagy csoportja különíthető el: autotróf és heterotróf szervezetek, ezáltal autotróf és heterotróf eredetű légzést különböztethetünk meg. A talajban található heterotróf szervezetek további csoportosításával külön választhatóak a talaj mikroorganizmusok (baktériumok, gombák, actinomycetes, protozoák) és a talaj makrofaunája (makroszkópikus gerinctelenek és kis emlősök). A talaj makrofaunájának CO₂ kibocsátásban játszott szerepe csak néhány százaléknyi, jelentősebb rész származik a talaj más heterotróf szervezeteinek (baktériumok, nem mikorrhizás-, mikorrhizás gombák és actinomyceták) légzéséből. A talajok CO₂ fluxusának ezen összetevőjét mikrobiális légzésnek nevezik.
- a CO₂ termelés helyszíne alapján megkülönböztethető források: a gyökérmentes talaj, a gyökérrel átszőtt talaj (rhizoszféra), valamint az avarszint. A növekvő gyökerek jelenléte, csakúgy, mint az avarszint rendkívül fontos szerepet játszik a talaj CO₂ kibocsátásának szempontjából.
- a szén raktárakból kiáramló CO₂ kicserélődési ütemének (turnover rate) és az átlagos tartózkodási időnek (mean residence time) a figyelembevételével is elkülöníthetőek a források, valamint,

- a talajban található egyes szén-források légköri CO₂-szint tartós változásához történő hozzájárulása alapján (pl. hosszú tartózkodási idejű szénforrások, úgymint a tőzeglápok talajai, kőszén, sarki jég alatti fagyott talajok).

A fent említett csoportosítási lehetőségek alapján a talaj össz CO₂ kibocsátásának elsődleges forrásai a következők (1. táblázat):

1. gyökérlégzésből származó CO₂,
2. az élő gyökerekből származó gyökértermékek (rhizodepozitok) mikrobiális lebontása során felszabaduló CO₂, mely „rhizomikrobiális légzésnek” nevezhető,
3. az elhalt növényi maradványok mikrobiális lebontása következtében jelentkező CO₂,
4. a SOM mikrobiális lebontásából származó CO₂ gyökérrel érintett vagy növényi maradványokat tartalmazó talajban (rhizoszférikus „priming” hatás megjelenése),
5. a SOM mikrobiális lebontásából eredő CO₂ gyökérmentes, lebontatlan növényi maradványokat nem tartalmazó talajban. Ezt nevezik „alap légzésnek” (basal respiration).

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

Talaj összes CO ₂ kibocsátása				
Autotrófok légzése		Heterotrófok légzése (mikrobiális légzés)		
Rhizoszfériből származó légzés				
Növényi működéstől függő légzés		Talaj szervesanyagából (SOM) származó légzés		
Gyökérműködéstől függő légzés				
Gyökérlégzés	Rhizoszférikus légzés	Elhalt növényi maradványok mikrobiális lebontása	Pótlólagos szubsztrát hatás „priming effect”	Bázis légzés (basal respiration)

A felsorolt öt CO₂ forrás közötti jelentős különbség a C raktárak kicserélődési ütemében (turnover rate = TR) jelentkezik, ahol TR a szén (vagy bármely más elem vagy anyag) kicserélődési ciklusának sebességét jelöli. A különböző ütemű kicserélődés következtében a szén nagymértékben eltérő átlagos tartózkodási idővel (MRT, 2. táblázat) rendelkezik egyes C raktárak tekintetében. Az MRT a TR inverzeként jellemezhető (MRT= 1/TR) és a C átlagos tartózkodási idejét jelöli a talajban vagy a talaj szerves-anyagában.

2. táblázat: A szén kicserélődési üteme (TR) és átlagos tartózkodási ideje (MRT) a talaj-növény rendszer különböző C forrásai alapján (Kuzyakov 2006 nyomán)

<i>C forrás</i>	<i>CO₂-kibocsátás folyamata</i>	<i>MRT (1/TR)</i>
Növényi asszimilátumok	Gyökérlégzés	Percek-órák
Rhizodepozitok	Rhizomikrobiális légzés	Órák-napok (hetek)
Növényi maradványok	Mikrobiális lebontás	Hetek-hónapok
SOM a rhizoszférában	„Priming” hatás	Hónapok-évek-évtizedek
SOM a gyökérmentes talajban	Bázis légzés	Évtizedek-évszázadok

A növényeken kívül még az autotróf szervezetek közé tartoznak az algák, a kemolitotrófok, melyek légzésük során hozzájárulnak a talaj CO₂ kibocsátásához. Az algák jellemzően a talajfelszín felső 2-3 mm-es rétegében fordulnak elő, a víztelített talajokat preferálják, így aktivitásuk ott jellemzőbb, míg a kemolitotrófok megjelenése a jól átszellőzött talajokban figyelhető meg. A talajbeli CO₂ kibocsátás szempontjából jelentőségük csekélyebb mértékű a növények gyökérlégzéséhez képest (Kuzyakov, 2006).

Szükséges megemlíteni, hogy a biogén tényezők mellett az abiotikus elemek, mint például a talajokban előforduló mész (CaCO₃) is hozzájárulhat a CO₂ kibocsátáshoz. Ellentétben a biotikus CO₂ forrásokkal, az abiotikusnak számító Ca(CO₃)₂-ből származó CO₂ egyirányú: ha az oldott formában található mész nem kristályosodik újra a biogén forrásokból származó CO₂-vel, Ca²⁺ vagy Ca(HCO₃)₂ formájában kilúgozódhat.

Kuzyakov (2006) által bemutatott felosztást a határok elmosódása miatt többen is módosították, újrafogalmazták (Heinemeyer et al., 2007; Högberg et al., 2009; Matteucci et al., 2015; Moyano et al., 2013). A kutatás során a szakirodalmi ajánlásoknak megfelelően és azok

figyelembevételével alkottuk meg a vizsgálni kívánt komponensek besorolását, mely a következőképpen alakult:

- bázis (heterotróf) légzés vizsgálata,
- rhizoszférikus légzés, valamint
- gyökérkapcsolt mikorrhiza légzés.

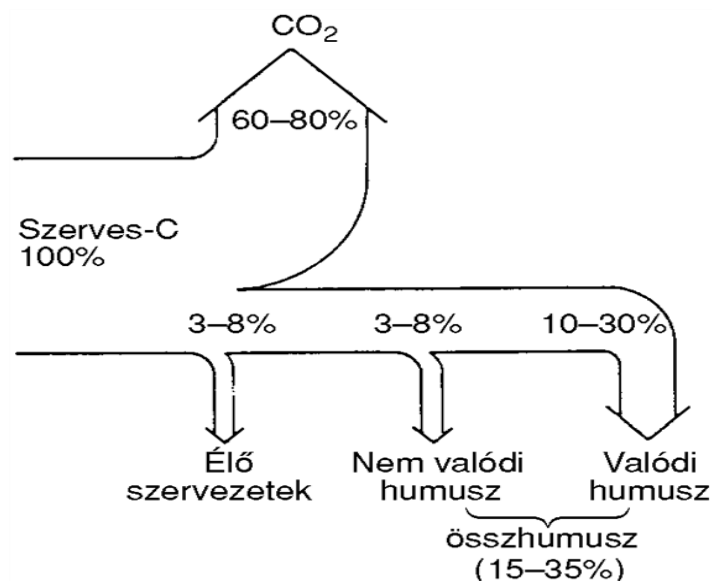
Részletesebb ismertetésükre a következő alfejezetben kerül majd sor.

A felsorolt mérési eljárások és particionálási technikák közül a célkitűzésünk megvalósítása érdekében a szabadföldi adottságok, a meglévő infrastruktúra, valamint finanszírozási lehetőségek figyelembevételével választottuk a gyökérkizárás módszerét, melynek kivitelezését és adaptálását a Módszerek című fejezetben részletesebben mutatok be.

2.6.1 A heterotróf komponens

A SOM az elhalt növényi és állati maradványok bomlása során felszabaduló és újraképződő szerves vegyületeket, azaz a humuszanyagokat foglalja magába. A humuszanyagok a szén körforgásából kikerülő, a szervesanyag mineralizáció (ásványosodás) köztes termékeiként jelentkező, nagy molekulájú, sötét színű, viszonylag stabil vegyületek, melyek a természet legelterjedtebb nem élő szerves anyagai. Megtalálhatók a talajokban, tőzegben, felszíni és felszín alatti vizekben, fiatalabb szenekben és a légköri aeroszolokban is (Gelencsér, 2004). A talajban található szerves anyagok folyamatosan átalakulnak. Az összhumusztartalmat és a különféle humuszanyagok (valódi humuszanyagok: fulvosavak, huminsavak, humin és nem valódi humuszanyagok, azaz nem humifikálódott szerves vegyületek: fehérjék, szénhidrátok, lignin, viasz) egymáshoz viszonyított arányát a humifikáció és a mineralizáció mértéke határozza meg. A körülmények változása (pl. a talaj levegőzöttsége, a vegetáció, klimatikus viszonyok) a szerves anyagok felhalmozódási és lebontási folyamatait, ezáltal a talaj humusztartalmát befolyásolják (Portillo-Estrada et al., 2016). Közel állandó körülmények között az évente elbomló humusz mennyisége megközelítőleg azonos az újjonnan képződő humusz mennyiségével. Mérsékelt égövben évente átlagosan 3%-a újul meg a humuszkészletnek, a változás azonban csak a könnyebben bomló hányadot érinti, a stabil humuszanyagok évszázadokig is megmaradnak. A talajba bekerülő növényi maradványok szerves C-tartalmának sorsát illetően – melyet lebontó, átalakító és a szintetizáló folyamatok határoznak meg –, ismeretes, hogy a szerves C-tartalom döntő többsége (mintegy 2/3-a) CO₂-dá oxidálódik és visszakerül a levegőbe, 1/3-a pedig a

talajban marad túlnyomórészt humuszanyagok formájában, kisebb részben pedig a mikroorganizmusok szervezetébe beépülve (4. ábra).



4. ábra: A talajban lévő szerves maradványok C-tartalmának megoszlása az átalakulási folyamatok során (Stefanovits et al., 1999).

A mikrobiális aktivitást jelentősen befolyásolja a hőmérséklet. A bomlásban résztvevő mikroszervezetek működése szempontjából a 25 és 40 °C közötti hőmérséklet az optimális. A bomlás sebessége 25 °C alatt a hőmérséklet csökkenésével fokozatosan kisebb lesz. A mikrobák zavartalan működéséhez elengedhetetlen a megfelelő talajnedvesség-tartalom. A szélsőséges értékek egyaránt csökkentik a mikrobiális aktivitást, csak úgy, mint az erősen savanyú, vagy az erősen lúgos közeg. A mikrobák többsége 6–8 pH-tartományban szaporodik a leginkább. A mineralizációnak és a humifikációnak köszönhetően a talaj szerves anyagaira állandó dinamikus változás jellemző. Az aerob körülmények a mineralizációnak, az anaerob viszonyok pedig a szerves anyag felhalmozódásának biztosítanak kedvező feltételeket (Davidson et al., 2012; Davidson és Janssens, 2006; Stefanovits et al., 1999).

Összeségében elmondható, hogy a talaj teljes CO₂-kibocsátásának egyik jelentős összetevője a heterotróf légzés (R_h), mely a SOM és az avarnak a lebontásából származik (Moyano et al., 2009). Az erdőkből a heterotróf légzés becsült aránya 40-50% között változik (Subke és munkatársai, 2006), de ez az érték 10% és 90% között változhat szezonálisan (Hanson et al., 2000; Yu et al., 2015). A mérsékeltövi gyepterületeken a heterotróf komponens hozzájárulása a teljes talajlégzéshez mintegy 60%-ra tehető éves szinten (Heinemeyer et al., 2012a). Az aszályok negatív hatásai az autotróf légzésben (R_a) jobban kifejeződtek, mint az R_h-ban (Balogh et al., 2016; Huang et al., 2018). Fenyőerdőben végzett avardekompozíciós kísérlet során, megállapítást nyert, hogy a

biológiailag kifejezetten aktív időszakban bekövetkező korai aszály szignifikánsan növeli a mikrobiális légzést, az avar tömegének csökkenését idézi elő, ezáltal befolyásolja a dekompozíciót, valamint a talaj szén-tárolását (Tsiafouli et al., 2018).

2.6.2 Autotróf komponens (gyökerek)

A talaj komplex közegnek számít, mivel szemcsemérete és kation kicserélő képessége jelentősen befolyásolja a növények víz- és tápanyaggazdálkodását, pH-értéke pedig a tápelemek hozzáférhetőségét határozza meg. A tápanyagok felvételét a növény kiterjedt gyökérzetének segítségével valósítja meg. A gyökér általi tápanyagfelvétel gyors és folyamatos, mely a növény gyökérzetét további növekedésre ösztönzi távolabbi talajrészek irányába (Taiz és Zeiger, 2010). A talajban végbemenő fizikai, kémiai folyamatok hatást gyakorolnak a növények tápanyagfelvételére, azonban a növények gyökérzetének tulajdonságai, morfológiája és szerkezete ugyancsak jelentős szerepet játszik e folyamatban. Az élő gyökereken keresztül befolyásolt talajzónát rhizoszférának nevezzük, mely a talaj ökoszisztéma azon része, ahol a növények gyökerei, a talaj és a talajlakó élőlények kölcsönhatásban állnak egymással. Ezek a kapcsolatok a növények számára gyakorta előnyösek, javítják a talaj termékenységét. A rhizodepozíció (lebontás) kulcsfontosságú energiaforrást jelent a rhizoszféra élőlényei számára. Az interakcióban lévő biotikus közösséget mikroorganizmusok, protozoák és a talajfauna alkotja. A rhizoszféra aktivitását meghatározó legfontosabb fizikai tényezők a hőmérséklet, a víz hozzáférhetősége, az oxigén, a pH és a talaj szerkezete. A rhizoszféra jelentős hatást gyakorolhat a mezőgazdaságra a növénytermesztés optimalizálása révén, valamint a szennyezett és leromlott területek bioremediációjára (Lynch és de Leij, 2012).

A növények erőteljesen befolyásolják a rhizoszféra baktériumközösségének kialakulását, mely hatás valószínűleg összefüggésben áll a gyökérváladékok összetételével, amit a növényfaj, a növény kora, a gyökérzet elhelyezkedése és a talaj típusa ugyancsak determinál (Haichar et al., 2008). Kutatási eredmények bizonyítják, hogy bizonyos genotípusok a gyökérváladékokat asszimilálják, míg mások számára a SOM jelent tápanyagforrást. Ezek az eredmények a rhizoszféra SOM forgalmára gyakorolt közvetett hatását hangsúlyozzák, ugyanis bizonyos növények gyökerei exoenzimeket és szerves savakat szabadítanak fel, amelyek hozzájárulnak a SOM degradációjához. Ebből adódóan a jól fejlett és elágazó gyökérhálózattal rendelkező növények felgyorsíthatják a SOM lebomlását (Kuzyakov, 2002), és ennek következtében szervesanyagokat biztosíthatnak a mikroba közösségek számára (Haichar et al., 2008). Az egyszikűeket bojtos gyökérzet, a kétszikűeket fő- és mellégyökérzet jellemzi. Növényfajonként

eltérő, hogy milyen távolságra és mélységbe jutnak el a gyökerek. A felvételi zónában az epidermiszsejtek differenciálódásával jönnek létre a gyökérszőrök, melyek jelentős mértékben növelik a gyökérzet összfelületét (fáknál négyzetkilométeres nagyságrendnyi is kialakulhat). Rajtuk keresztül történik a víz- és tápanyagfelvétel jelentős része. A tápanyagutánpótlás a talajoldatból diffúzióval, tömegáramlással és gyökér-intercepció révén is megvalósulhat (Bratek et al., 2013).

A gyökerek különböző anyagokat állítanak elő és továbbítanak környezetükbe, mellyel hatást gyakorolnak a tápanyagok oldhatóságára és felvételére, valamint a rhizoszféra pH-jára, mint pl. a H^+ és a HCO_3^- , a szerves savak, (pl. citromsav, mely meszes talajokban foszfátot szabadít fel), foszfatázok, aminosavak, cukrok, fenolok és nyálkaanyagok. A sejtekből kijutó kis moltömegű vegyületek előbb az apoplastba, majd az epidermiszsejtfalakon át a talajba kerülnek. A tápanyagok hiánya többnyire fokozza a különböző anyagok gyökérből történő leadását. A növények gyökérzete a növény teljes tömegének leggyakrabban 20-50%-át teszi ki, azonban víz- vagy N-hiányos közegben akár a 90%-ot is elérheti. A növények gyökérzetének kialakulása genetikai úton szabályozott, kevésbé függ a környezeti tényezőktől, azonban fejlődésére a talaj szerkezete, annak víz- és tápanyag-ellátottsága jelentős hatást gyakorol. A gyökér hengeres alakja biztosítja számára a szilárdságot, fonalas formájának köszönhetően viszont nagy talajtömeg behálózására alkalmas (Taiz és Zeiger, 2010). Az epidermisz sejtek módosulásával kialakuló gyökérszőrök hossza néhány milliméterre tehető, melyek a megnyúlási zónában a gyökércsúcs melletti egy centiméteres szakaszon nőnek. Szárazabb talajok esetében mennyiségük megnövekszik, azonban, ha túl száraz a talaj, akkor kiszáradnak és elpusztulnak. A növények tápanyagfelvételük zavartalan biztosítása érdekében ezért gyakran kapcsolatba lépnek a környezetükben élő gombákkal.

A növények antimikrobiális, rovarirtó és nematocid vegyületeket állítanak elő a kórokozók és betolakodók visszaszorítására. Határsejteket hoznak létre, amelyek elválnak a gyökerektől, ezáltal biológiai és fizikai akadályt jelentenek az agresszorok számára. A gyökérváladékok antimikrobiális vegyületeket tartalmaznak, hogy megbirkózzanak a kórokozókkal. A növények gyökérváladékaikon keresztül szabályozni képesek a talaj gombaközösségének összetételét. A növények és a mikrobák közötti kölcsönhatásokat jelentősen befolyásolják a különböző másodlagos metabolizmusból származó gyökérváladékok, melyek a „növény-mikroorganizmusok” közötti kölcsönhatások kialakításához szükséges jelző molekulákat is tartalmaznak. A flavonoidok és a sztrigolaktonok jelmolekulákként szolgálnak a szimbiózis létrehozásakor. A határsejtek megóvják a gyökércsúcsot a kórokozóktól és a parazita fonálférgektől. A gyökérváladék tápanyagait a gyökérkapcsolt baktériumok asszimilálják (Broeckling et al., 2008; Haichar et al., 2014). Labilis C források megjelenésének következtében

a SOM lebontásában jelentkező változást, a lebontás folyamatának felgyorsulását „priming effect”-nek nevezzük, mely leginkább alacsony talaj N ellátottság mellett jelentkezik (Hoang et al., 2017; Vestergård et al., 2016). A gyökérváladékok közvetlenül befolyásolhatják a szén és a nitrogén körforgását mivel „priming hatásként” jelennek meg a SOM lebontói számára és gátolhatják a nitrifikációs folyamatot a nitrifikáló mikroorganizmusokon keresztül. A gyökérváladékok összetétele tehát széles körű, antimikrobiális és jelátviteli molekulák is jellemzik (Haichar et al., 2014). A mikorrhiza gombák, a gyökerek és a gyökérváladékok rhizoszférikus priming hatásban (rhizospheric priming effect, RPE) betöltött szerepének tanulmányozása során azt a megállapítást tették, hogy a gyökérváladékok az RPE 58–96%-áért felelősek, míg a fennmaradó részt a gyökerek lebomlása befolyásolja. A gyökérváladékok esetében 3-7-szeres volt az RPE hatékonysága a gyökerekmadványok hatásához képest. A gyökérváladékok magasabb fokú RPE hatása azzal magyarázható, hogy a mikrobák inkább a minerallizáció növelésére, mint növekedésre fordítják az abból felvett könnyen bontható szénforrást (Shahzad et al., 2015). A gyökérmorfológia szerepe az RPE szabályozásában többnyire ismeretlen, ezért hatásának tanulmányozása nem elhanyagolható. A gyökérszőrök, a gyökérmorfológia és a rhizoszférikus priming effektus tanulmányozása céljából üvegházban vad- és gyökérszőrök nélküli mutáns árpat neveltek összehasonlítás céljából. A fejlődés korai szakaszában, amikor a növények tápanyagellátottsága kielégítő volt, a gyökérszőr nélküli árpa-mutáns több hajtási biomasszát produkált. Ezzel ellentétben valószínűleg a gyökérszőrképzés magas C igénye csökkentette az árpa vad típusának növekedését. A gyökérszőrök nélküli árpa-mutáns 28%-kal gátolta (negatív priming effektus), míg a vad típusa 70%-kal felgyorsította (pozitív priming effektus) a SOM lebontását. A kalász fejlődés szakaszában, a szűkös tápanyagellátottság idején a mutáns növényi biomassza-termelése csökkent, valószínűleg a gyökérszőrök hiányában megjelenő nem megfelelő hatékonyságú tápanyagfelvétel miatt. Ebben a szakaszban mindkét árpatípus pozitív rhizoszférikus priming hatást váltott ki. A kalász kifejlődésekor a gyökérszőrök nélküli árpa-mutáns 209%-kal gyorsította fel a SOM-bomlást, míg a vad típusnál ez 72%-nak bizonyult. A pozitív rhizoszférikus „priming”-ot megnövekedett kitináz és β -xilozidáz aktivitások kísérték. A stabil SOM lebomlásáért felelős extracelluláris enzimek nagyobb aktivitást mutattak pozitív primer hatások esetén. Összességében megállapítást nyert, hogy a gyökérszőrök fontos szerepet játszottak a rhizoszféra „priming” szabályozásában (Pausch et al., 2016).

2.6.3 Mikorrhiza gomba komponens

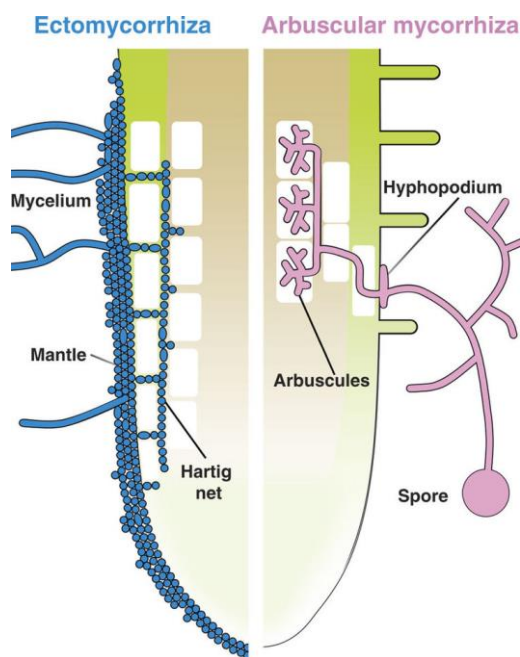
A nem patogén, gyökérkolonizáló gombák közül legismertebbek a mikorrhizaképző gombák (Smith és Read, 2008). A mikorrhiza görög eredetű szó. A „mykes” (gomba) és „rhiza” (gyökér) szóösszetétel jelentése: „gombagyökér”, melyet Frank (1885) alkalmazott elsőként a növények gyökere és gombák között kialakult speciális szimbiotikus kapcsolat természetének leírására.

A talajban előforduló hasznos mikroszervezetek közül a mikorrhiza gombák jelentős szerepet játszanak a talajok fizikai-kémiai és biológiai tulajdonságainak a javításában, ugyanis a mikroorganizmusok segítségével az időjárás kedvezőtlen hatásai, a hibás talajművelésből eredő károk mértéke csökkenthető (Mayer et al., 2019a; Posta, 2013). A rhizoszféra megfelelő irányú, tudatos befolyásolása mezőgazdasági és környezetvédelmi szempontból is igen fontos (Bíró és Simon, 2005). A mikorrhiza gombák mikroszkópos méretű, talajlakó mikroszervezetek, amelyek mindkét fél számára hasznos szimbiózis kialakítására képesek. A nem patogén gyökéraszociált gombák jelenlétét tünetmentesség jellemzi, így a szimbiózisra utaló elváltozások nem tapasztalhatóak a gazdanövényen. A száraz, félszáraz területeken, ahol az abiotikus stressz gyakori jelenség, a nem patogén gyökérkolonizáló gombáknak fontos szerep jut a növények fejlődésének támogatásában, a szárazságtűrésük növelésében. A szárazföldi életközösségekben gyakran kialakuló szimbiotikus kapcsolat a zárvatermő növényfajok 85%-ra, a nyitvatermők 100%-ra, a harasztok 52%-ra jellemző (Wang és Qiu, 2006). Morfológiai tulajdonságaik és a kapcsolatot kialakító gomba- és növényfajok alapján hét kategóriába sorolták a mikorrhizákat (Finlay, 2008), mely szerint megkülönböztetjük az arbuszkuláris mikorrhizákat (korábbi elnevezése: vezikuláris-arbuszkuláris endomikorrhiza), ekto- és ektendomikorrhizákat, valamint arbutroid, monotropoid, erikoid és orchidea mikorrhizákat, melyek közül mezőgazdasági jelentősége miatt az arbuszkuláris mikorrhiza a legkiemelkedőbb (Posta, 2013). Az externális micélium hálózat minden típusnál megtalálható, melynek a szimbiózis előnyei tekintetében fontos szerepe van. A kiterjedt micélium-hálózat segítségével fokozza a gomba a növény víz- és ásványianyag-felvételét, ezért a növény a fotoszintézisből származó cukrokkal, szerves anyagokkal látja el. A mikorrhizagomba befolyással bír a növény só-, szárazság- és fémtűrő-képességére, valamint növeli a növény kártevőkkel, kórokozókkal szembeni védekezőképességét (van der Heijden et al., 2015), cserébe a növények viszont biztosítják a gombák számára a szükséges szén, ami a növény által megkötött teljes C mennyiség 20%-át is elérheti (Leake et al., 2004; Taiz és Zeiger, 2010; van der Heijden et al., 2008).

A növény intercelluláris tereit kolonizáló mikorrhiza gombákat ektomikorrhizáknak (ECM) nevezzük. A résztvevők között az anyagáramlást az intercellulárisokban kialakuló Hartig-háló biztosítja (5. ábra). Az említett kapcsolat inkább fásszárú növények esetében alakul ki,

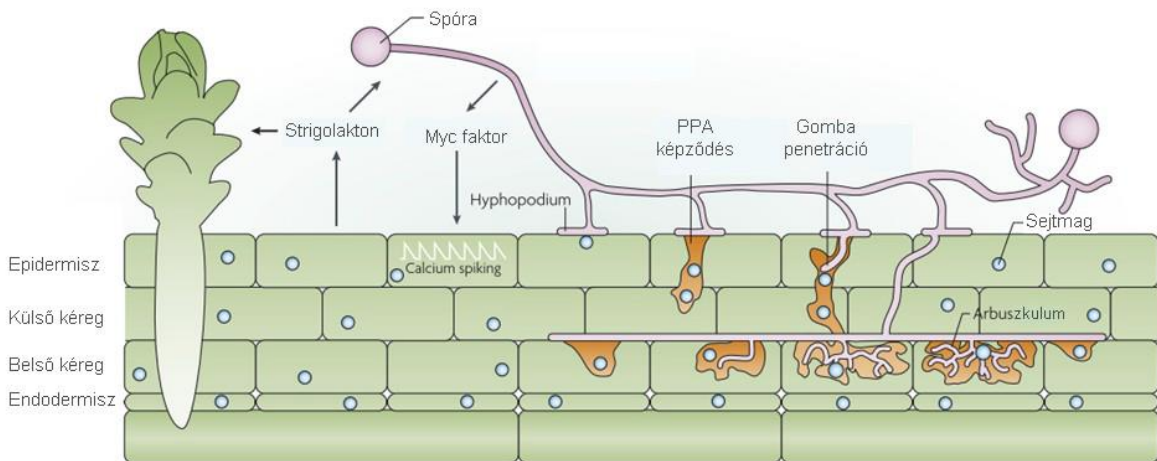
azonban csak a fajok 2%-ánál fordul elő ilyen típusú szimbiózis a gombapartnerrel (Smith és Read, 2008; Wang és Qiu, 2006).

A legelterjedtebb szárazföldi szimbiózisként számontartott mikorrhiza gomba az obligát biotróf arbuskuláris mikorrhiza (AM), mely az endomikorrhizákhoz sorolandó. Nevét az intracelluláris képleteiről, fácskaszerűen elágazó arbuskulumokról kapta, ugyanis jellegzetes arbuskulumokat, olykor vezikulumokat hoz létre miután behatolt a gazdanövény gyökérszövetének endodermiszébe (5. ábra).



5. ábra: A gazdanövény és a mikorrhiza kapcsolat. Balról az ektomikorrhizákra, jobbról az arbuskuláris mikorrhizákra jellemző kolonizáció látható (Bonfante és Genre, 2010).

A szimbiózis létesítésekor egy a gomba által kibocsátott jelmolekula, a Myc faktor (6. ábra) hatására aktiválódik a növényben a szimbiózis program kialakításáért felelős gének transzkripciója (Smith és Read, 2008). A Myc faktor a rhizóbiumok és a pillangósvirágú növények közötti szimbiózis kialakulásáért felelős Nod faktorhoz hasonlóan egy lipo-kito-oligoszacharid (LCO) molekula. A kémiai és fizikai ingerek hatására a gyökér sejtjei ún. pre-penetrációs apparátust (PPA) hoznak létre, amelybe a gyökér felületén megtapadó gomba hifák ún. apresszóriumon vagy más néven hyphopodiumon keresztül hatolnak be (Sasvári, 2012).



6. ábra: Az AM szimbiózis kialakulásának folyamata. PPA= pre-penetrációs apparátus (Sasvári, 2012).

A különböző agrotechnikai eljárások az intenzív művelési módok, a peszticidek alkalmazása bizonyítottan hatást gyakorolnak a talaj természetes arbuszkuláris mikorrhiza populációjának összetételére, csökkentik a talajban fellelhető gomba populáció diverzitását, melynek következményeként a növények stressztűrő képessége is csökkenhet (Mayer et al., 2019; Posta, 2013). Az AM kapcsolatokat általában a foszfát, míg az ECM kapcsolatokat többnyire a nitrogén mobilizációval jellemzik (Smith és Read, 2008). A kolonizáció két jellegzetes formáját különböztetik meg, az Arum-típusút, mely során az intercellulárisokban létrejövő hífákról leágazások alakulnak ki a sejtekben megjelenő nagyméretű arbuszkulumokkal, valamint a Paris-típusút, amikor is az intracellulárisokon végigvonuló hifák a sejtekben hifahurkokat alakítanak ki, kisméretű arbuszkulumokkal (Kovács, 2017).

A jelenleg beazonosított AM gombafajok száma csupán 230, holott a szárazföldi növényfajok 80-90%-ával szimbiotikus kapcsolatot létesítenek, mely során a növény által biztosított hexózból kialakuló glicin jelenti számukra a megfelelő szénforrást (Smith és Read, 2008). Externális hifáik átlagos átmérője 2-20 μm , melynek köszönhetően olyan talajszemcsék közé is bejutnak, ahová a hajszálgökök nem képesek, ezáltal is segítve a növények tápelemekhez való hozzáférését. Hosszúságuk elérheti a 40 métert is 1 gramm talajban (Drew et al., 2003). Az AM gombák vegetatív úton létrejövő klamidiospórák segítségével szaporodnak, melyek színe és sejtfalösszetétele, csakúgy, mint mérete fajonként eltérő (30-700 μm között változhat az átmérőjük). A mikorrhizák azonosítása szempontjából nagy jelentőséggel bírtak spóráik morfológia jellegzetességei, határozóbélyegként tekintettek rájuk egészen a molekuláris, PCR-alapú (polimeráz-lánreakció, *polymerase chain reaction*) fajmeghatározás megjelenéséig (Posta, 2013). Az AM gombák spóráinak száma talajtípustól függően 1 és 200 db között is változhat 1 g talajban (Abbott és Robson, 1977). A tápanyagszere által megvalósuló pozitív hatáson kívül a

mikorrhizák hifahálózatuknak, valamint az általuk kiválasztott poliszacharid tartalmú glomalinnak köszönhetően elősegíthetik a talajszerkezet javulását (Kovács, 2017). A légköri CO₂ koncentráció emelkedése közvetve a mikorrhiza hifa növekedését is serkenti, mely újabb CO₂ megkötését eredményezi, ezért a mikorrhiza kapcsolat ennek kapcsán is figyelmet érdemel (Posta, 2013). A talaj mikrobiális életét tekintve a mikorrhiza gombák kulcsfontosságúak a fenntartható talaj-növény rendszer szempontjából, különösen a száraz ökoszisztémákban (van der Heijden et al., 2015). A mikorrhiza légzés autotrófnak tekinthető (Högberg et al., 2001), amely fontos útvonalat jelent a szén-fluxus szempontjából. A mikorrhiza légzés mellett a gyökerek és más gyökérkapcsolt mikrobák (rhizoszférikus komponens) is hozzájárulnak az autotróf légzéshez (R_a). Az AM gombák és az extraradikális mikorrhiza hifáik (EMH) a talaj mikrobiális biomasszájának 20-30%-át alkotják (Leake et al., 2004; Zhang et al., 2016), míg a teljes talajlégzéshez történő hozzájárulásuk 6% és 25% között mozoghat (Heinemeyer et al., 2007; Moyano et al., 2007; Nottingham et al., 2010).

Az R_s komponensek teljes talajlégzésen belüli arányának tanulmányozása, valamint a komponensek és a környezeti tényezők hosszabb ideig tartó vizsgálata jelentős mértékben hozzájárulhat a talaj CO₂-kibocsátásának jobb megértéséhez.

2.7 Környezeti tényezők hatása a talajlégzés-komponensek légzési aktivitására

Gyakran ellentétes eredményekről olvashatunk a talajlégzés különböző komponenseinek környezeti tényezőktől való függését vizsgáló kutatásokban. Egyes vizsgálatokban azt tapasztalták, hogy a heterotróf és autotróf komponensek nem különböztek a hőmérséklet-érzékenységükben (Graham et al., 2014; Irvine et al., 2005; Sulzman et al., 2005), míg más szerzők jelentős eltéréseket figyeltek meg (Balogh et al., 2016; Gomez-Casnovas et al., 2012; Matteucci et al., 2015; Moyano et al., 2007; Papp et al., 2018; Wang et al., 2013). A talaj CO₂-kibocsátása szempontjából a talajnedvesség a másik fontos környezeti tényező, mely a talajlégzés különböző komponenseire eltérő módon hathat (Balogh et al., 2011; Zhang et al., 2016). A heterotróf légzés elsősorban a hőmérsékletre és a talaj nedvességére reagált, míg a mikorrhiza légzés közvetett módon inkább a fotoszintetikusán aktív sugárzásra (photosynthetically active radiation, PAR) érzékeny juh legeltetés alatt álló gyepekben végzett kutatási eredmények szerint (Heinemeyer et al., 2012a).

Észak-Japán területén egy lombhullató erdőben végzett több éves kutatás eredményeként megállapították, hogy a talaj hőmérsékletének évente 5 °C-szal történő emelkedése 32-45%-kal emelte a talajlégzés mértékét éves szinten (Noh et al., 2016), de a növekedés nagysága különbözött a komponensek között: az R_h 39-41%-kal, míg az R_a 17-18% -kal emelkedett. Az R_h és az R_a

kevésbé érzékenyen reagált a hőmérséklet növekedésére nyáron, mint tavasszal és ősszel, amikor a hőmérséklet alacsonyabb, mint a többi vegetációs időszakban, és a nedvességszint magasabb. Az R_a változékonysága követte a levél fenológiai állapotának szezonális változásait, mely ezáltal a gyökerek számára eltérő mértékű fotoszintézist ellátottságot biztosított. A kontrollhoz képest szignifikánsan magasabb R_h értékeket figyeltek meg a felmelegített parcellákban minden évszakban. A talaj felmelegedése szignifikánsan növelte az R_h teljes talajlégzéshez történő hozzájárulását.

Hosszú időtartamon keresztül melegített talajokban azt találták, hogy a teljes C-tartalom alacsonyabb volt, mint a kontrollban. Mivel ezen különbség nem szignifikáns, így további vizsgálatokat igényel, azonban mindez a labilis C-raktárak csökkenését jelentené hosszú távú felmelegedés során, ami feltehetően az R_h növekedésének eredménye. Az árkolt (trenching) területeken mért R_h nem azonos a kontroll foltokban jelen lévő R_h értékkel, ugyanis az árkolás következtében megszűnik a rhizoszférikus "priming effect", mely során a gyökér exudátumok stimulálhatják az R_h -t. Ha a hosszú távú melegítés csökkenti a gyökér aktivitást, beleértve a finom gyökerek képződését és a gyökérszövet N koncentrációját, akkor a felmelegedés hatása erősebb lehet R_a , mint R_h esetén (Noh et al., 2016).

A talajlégzés és a talajnedvesség-tartalmának kapcsolata

A talajnedvesség jelentős mértékben meghatározza a SOM forgalmát, ezért a talaj szén tartalékainak előrejelzésével foglalkozó modellekben fontos környezeti változóként szerepel (Hidy, 2016). A nettó primer produkció fő mozgatórugói közé tartozik a hőmérséklet és a fény hozzáférhetősége mellett a talaj nedvességtartalma is. A talajban lévő nedvesség elengedhetetlen mind a növények növekedése, mind a talaj mikrobiális aktivitása szempontjából (Zhang et al., 2016). Hatást gyakorol a szén-bevitelre, az avar- és a talaj szerves anyagának bomlására, ezáltal a heterotrofikus légzés és a szén-kibocsátás meghatározó eleme. Globális léptékben a talaj szénkészletei az átlagos éves csapadékkal pozitív, míg az átlagos éves hőmérséklettel negatív korrelációt mutatnak. A talajnedvesség-tartalom és a mikrobiális aktivitás közötti kapcsolat általánosságban egy görbével írható le, melynek minimum értékei a szélsőséges nedvességtartalmak mellett, míg maximum értéke adott víztartalomnál figyelhető meg, ahol a víz- és az oxigén hozzáférhetőség optimális egyensúlyban van. Több tanulmányban is olvasható (Balogh, 2009; Balogh et al., 2011; Moyano et al., 2013, 2012) a textúra és a talajnedvesség-tartalom heterotróf légzésre gyakorolt hatása. Az agyagtartalom arányának növekedésével a talaj képes több vizet visszatartani, viszont a szűkebb pórusok miatt romolhat az oxigén-ellátottság, emiatt az agyag tartalom bizonyos talajnedvesség-értéknél csökkentheti a talajlégzést. A talaj

hipoxiás állapota során a talaj-légkör közötti gázcsere folyamatok gátlódnak. Az oxigén diffúziós folyamatai befolyásolják a gyökérlégzést is. Az alacsony oxigénellátottság csökkenti a talajlégzés komponenseinek légzését (Reichstein et al., 2003), ezáltal csökkentve a transzspiráció mértékét, lassítva a növény növekedését is. Termesztett növények talajának levegőztetését vizsgáló kutatás során megállapították, hogy a növelt O₂ ellátottságú talajokban növekedett a talajlégzés is (Chen et al., 2011).

A talaj heterotróf légzésének hőmérsékleti érzékenysége (Q₁₀) fontos ökológiai modell paraméter, amely a hőmérséklet és a nedvesség függvényében változhat (Pavelka et al., 2007). A Q₁₀ általában csökken a hőmérséklet emelkedésével, azonban a nedvesség Q₁₀-re gyakorolt hatásai ellentmondásosak. Ugyanazon hőmérséklet-emelkedés mellett a nedvesebb talajok a heterotróf légzés révén több CO₂-t bocsáthatnak ki a légkörbe. Szubtrópusi erdőtalajon végzett inkubációs laborkísérlet során megfigyelték, hogy a beállított víztartalmak közül az R_h értéke a közepes nedvesség-tartományban (60%-os WHC = water holding capacity) volt a legnagyobb, míg száraz talaj (20%-os WHC) esetén a legkisebb (Zhou et al., 2014). Erdőben végzett vizsgálatnál az autotróf légzést elsődlegesen a fotoszintézis befolyásolta és csak a nedves időszakokban mutatott magas hőmérsékleti érzékenységet (Q₁₀), a heterotróf légzést nedves és hideg hónapokban ugyancsak a talajhőmérséklet, míg a meleg és száraz időszakokban a talaj nedvességtartalma határozta meg (Matteucci et al., 2015).

Az SWC nem csak, mint a talajlégzést befolyásoló abiotikus környezeti tényező fontos, ugyanis a változó víztartalommal nőhet vagy csökkenhet a térbeli variabilitás, emiatt a szükséges mintaszám is változik. Fóti és munkatársai (2014) gyepvegetációban azt állapították meg, hogy a talajlégzés-mérések száma optimalizálható és az egyes mérések közötti minimális távolság térben meghatározható az aktuális SWC értékek alapján.

Az éghajlat melegedése és szárazabbá válása következtében csökken a nettó primer produkció, ugyanis a víz limitáló tényezője a növényi növekedésnek, ezáltal csökken a növényzet által felvett CO₂ mennyisége. A melegedő klíma jobban csökkenti a NPP-t, mint a respirációt, így a talaj CO₂ kibocsátása hangsúlyosabbá válhat, ezáltal a szárazság a talaj szénvesztését idézi elő. Forrás időszakokban (pl. aszály) az ökoszisztéma légzés (R_{eco}) meghaladhatja a GPP értékét, így a nettó ökoszisztéma gázcsere (Net Ecosystem Exchange, NEE) pozitív lesz, azaz emisszió jelentkezik (Pintér et al., 2008; van der Molen et al., 2011). Számos tanulmányban beszámoltak már az aszály jelentős hatásairól, melyet a talajlégzés komponenseire gyakorol (Rey et al., 2002; Risk et al., 2012), bár a megfigyelések ugyancsak ellentmondásosak voltak. A vizsgált ökoszisztéma típusa jelentős mértékben befolyásolhatja a különböző komponensek teljes talajlégzésen belüli részarányát. Az erdőben található, mélyre hatoló gyökerek aszály idején is fenntarthatják az autotróf légzést (Casals et al., 2011), míg a gyepterületeken a gyökerek túlnyomó

része a felszín közelében helyezkedik el (Balogh et al., 2014), ebből kifolyólag száraz gyepekben az autotróf komponens várhatóan érzékenyebben reagál a környezeti tényezők hatására (Nagy et al., 2011).

Néhány szerző véleménye szerint a talaj CO₂-kibocsátás heterotróf komponense érzékenyebb a szárazság stresszre, mint az autotróf komponens (Casals et al., 2011; Scott-Denton et al., 2006; Suseela et al., 2012), míg más vizsgálatok azt mutatták, hogy az aszály stressz-időszaka többnyire csökkentette a gyökér- és mikorrhizális légzés arányát a mikrobiális légzésből származó heterotróf komponenshez képest (Balogh et al., 2016; Sanaullah et al., 2012; Carbone et al., 2011; Fenn et al., 2010; Lavigne et al., 2004). Ennek az ellentmondásos megállapításnak az oka a vizsgálati terület és növényzet típusainak funkcionális különbsége lehet (Nagy et al., 2011).

A fotoszintézis hatása a talajlégzésre

Az abiotikus tényezők mellett a biotikus tényezők is relevánsak (Bahn et al., 2009; Smith és Fang, 2010), mivel a biotikus hatások módosíthatják az abiotikus tényezőkre adott reakciókat (Subke et al., 2006). Ráadásul a biotikus tényezők nagymértékben befolyásolhatják a talaj CO₂-kibocsátását különböző időléptékben (napi és évszakos skálán is) (Balogh et al., 2019; Gavrichkova és Kuzyakov, 2017), ezért hatásukat a hosszú távú becsléseknél figyelembe kell venni. Mindebből kifolyólag a biotikus tényezők hatását tisztázni szükséges, ugyanis az eltérő komponensek különböző módon reagálhatnak. Az autotróf és heterotróf komponens két különböző válaszreakciót mutatott szántóföldi területeken a GPP és a hőmérséklet változásaira (Suleau et al., 2011), ahol az autotróf komponens inkább a GPP változásaira reagál és a hőmérséklettől többnyire független, míg a heterotróf komponens főként hőmérséklet függő.

Az R_s-változékonyság jelentős része a fotoszintetikus aktivitással magyarázható, mivel a fotoszintézis könnyen hozzáférhető szubsztrátokat biztosít a gyökerek és mikroorganizmusok számára (Kuzyakov és Gavrichkova, 2010). A lombkorona szén-dioxid-felvétele és a talajból történő CO₂-kiáramlás között adott időbeli eltérés (time lag) van (Balogh et al., 2011).

Kuzyakov és Gavrichkova (2010) megállapította, hogy az idős fák esetében a fotoszintézis és a talaj CO₂-kibocsátása közötti időtartam 4-5 nap, valamint, hogy a folyamat sebességét az asszimilátumok floémbeli szállítása korlátozhatja, ami viszont a növénymagasság függvénye.

Fás vegetációban végzett vizsgálat során arra az eredményre jutottak, hogy az R_a erősen függ a fotoszintézisből származó szubsztrát-ellátottságtól és erős aszimptotikus kapcsolatot mutat a közelmúltban asszimilált szénnel, míg az R_h variabilitását a GPP 28%-ban magyarázta (Matteucci et al., 2015). Fenyőerdőben a hánccs eltávolítását követő kutatások eredményei azt igazolták, hogy a gyökérlégzés szempontjából a talajbeli C-allokáció jelentősebb hatással bír, mint a

talajhőmérséklet, ezért a szén-allokáció szezonális változásait figyelembe kell venni (Högberg et al., 2001).

A közvetlen floém transzport esetében a fotoszintézis és a gyökérlégzés közötti időeltolódást (time lag) az asszimilátum felszín alá kerüléséhez szükséges idő határozza meg, míg a nyomás/koncentráció hullám elmélet szerint az asszimilációs terhelés pillanatában a floémekben jelen lévő szén gyorsabban szállítódik magas ozmotikus nyomás mellett, így a rhizoszférikus folyamatok fotoszintézisre adott rendkívül gyors válaszát válthatják ki (Gavrishkova és Kuzyakov, 2017).

A szén-eloszlást a fotoszintézisből származó asszimilátumokkal való ellátottság szabályozza, de attól is függ, hogy a különböző szervek képesek-e kihasználni a rendelkezésre álló forrást. Tanulmányok igazolják, hogy a floém tulajdonságai (hossza, fajlagos vezetőképessége és a nyomáskülönbségei) és a szállítási sebességek kulcsfontosságúak a lombkorona fotoszintézise és a föld alatti folyamatok közötti kapcsolat magyarázatához. Brüggemann és munkatársai (2011) munkájukban részletesen beszámolnak arról is, hogy bizonyos tanulmányokban a föld alatti C eloszlás szezonális változásai nem befolyásolták az asszimiláció és az asszimilátumok föld alatti légzésben történő felhasználása közötti időbeli eltolódást, ami arra utal, hogy a C átviteli sebességének fő tényezői a floém út hossza és annak szerkezeti különbségei, míg más tanulmányok ezzel ellentétben, ugyanazon fákon végzett vizsgálatok során az időbeli eltolódás jelentős eltéréseiről számoltak be a növekedési időszak alatt. A megfigyelések arra utalnak, hogy a jövőben különbséget kell tenni a nyitvatermő- és a zárvatermő fafajok között a floém szerkezeti különbségei miatt.

A gyepekben végzett időeltolódás-vizsgálatok külön figyelmet érdemelnek, ugyanis - a fafajokkal ellentétben - az időbeli késések a növénymagasság növekedésével csökkenhetnek, amint azt a *Lolium perenne* esetében kimutatták (Kuzyakov és Gavrishkova, 2010). Egyes tanulmányok szerint R_a szoros összefüggést mutat a fotoszintézis-ellátottsággal, míg más vizsgálatok szerint ez csak kevésbé befolyásolja, ugyanis a gyökerekben tárolt szén légzési szubsztrátként szolgálhat, hacsak ideiglenesen is, az R_a számára. Ezen eredmények alapján a rhizoszférában található mikrobák légzését a szénhidrát tartalékok nem pufferozzák, ezért az asszimilátum ellátás megszakítása után a mikrobák légzése gyorsabban csökkenhet.

Kimutatták, hogy az aszály okozta stressz csökkenti a szén-asszimilációt, ezáltal növelve a közelmúltban asszimilált szén tartózkodási idejét a levél-biomasszában. Gyepekben árnyékolást alkalmazó kísérlet során bebizonyosodott, hogy csökkent a fotoszintézis és a talajlégzés közötti kapcsolat sebessége (Bahn et al., 2009; Brüggemann et al., 2011), valamint megállapították, hogy a talaj légzési folyamataihoz használt növényi eredetű szubsztrátok a nap folyamán változnak, az előző napi fotoszintézis az éjszakai és kora reggeli légzés során kerülnek felhasználásra, míg az

újjonan asszimilált szén gyorsan a felszín alá szállítódik és légzési folyamatokra fordítódik, ezáltal a fotoszintézis fontos és azonnali C forrást jelent.

Ezek az eredmények a növény-talaj rendszer szoros kapcsolatát, valamint a növényi anyagcsere fontosságát hangsúlyozzák a talaj CO₂-fluxusai szempontjából (Bahn et al., 2009; Balogh et al., 2019). A további vizsgálatok egyik ígéretes területe a rhizoszféra szén-áramlásának manipulálása lehetne, ezáltal elősegítve a fenntartható mezőgazdasági termelési rendszerek megvalósítását. A biokontroll-ágensek aktivitásának ösztönzése és megőrzése a rhizoszférában hozzájárulhat a peszticidekkel szembeni függőség csökkentéséhez (Jones et al., 2009).

2.8 Talajlégzés mérési és particionálási módszerei

A talajlégzés-komponensek környezeti tényezőkre adott eltérő válaszai miatt szükség van a komponensek minél megbízhatóbb elkülönítésére a mérések során. A nagy térbeli és időbeli kiterjedésű, globális szénforgalom-vizsgálatok segítségével lehetőség nyílik a bioszféra-atmoszféra közötti kölcsönhatások megismerésére, szénmérlegek készítésére (társulások, biomok szintjén, illetve globális léptékben), melyek elengedhetetlenek a globális klímaváltozás-modell megalkotása során (Lelleiné Kovács, 2011). További kihívásnak számít a talajban zajló folyamatok feltérképezése, a talajélet minél szerteágazóbb vizsgálata, jellemzőinek megismerése, ezáltal a talajlégzés behatóbb tanulmányozása, a talaj CO₂ kibocsátásáért felelős különböző komponensek beazonosítása és elkülönítése, valamint az egyes összetevők részarányának meghatározása (Kuzyakov, 2006). A talajlégzés kérdéskörével foglalkozó kutatások szempontjából a meghatározó környezeti tényezők (talajhőmérséklet, talajnedvesség, talaj szervesanyag-tartalma, talajoldat pH-értéke stb.), valamint a talajlégzés mérési módszertanának kidolgozása ugyanacsak fontos kérdésnek számítanak (Nagy et al., 2011; Pumpanen et al., 2004).

A talaj CO₂ kibocsátásának mennyiségi meghatározására eltérő módszereket alkalmaznak, azonban mindegyik módszernek megvan a saját előnye és hátránya. A kutatás során megfogalmazott célok, a vizsgálat léptéke és a rendelkezésre álló infrastruktúra alapján három területet különböztethetünk meg, úgymint a laboratóriumi talajlégzés-vizsgálatokat, a mikrokozmosz kísérleteket, valamint a szabadföldi talajlégzés-vizsgálatokat. A talajok laboratóriumi vizsgálata módszertani tekintetben a legegyszerűbb megközelítésnek tekinthető, mely során kontrollált körülmények között nyílik lehetőség a vizsgálni kívánt talajok CO₂ kibocsátási aktivitásának hőmérséklet-, talajnedvesség- és egyéb változásoktól való függésének mérésére. A mikro- vagy mezokozmosz kísérletek zárt rendszerben, ellenőrzött körülmények között, talaj-levegő-növényzet jelenléte mellett, akár állományszintű léptékben elvégzett vizsgálatokat foglal magába. A szabadföldi talajlégzés-vizsgálatok alkalmával viszonylag

természetes vegetációban, faültetvényen vagy mezőgazdasági területen, többnyire hosszabb ideig tartó méréssorozatok valósulnak meg.

A szabadföldi és laboratóriumi mérési módszerek közé tartozik:

- a gázelektrodos mérési technika (oxigénelektróddal),
- alkáli abszorpciós technika statikus kamra csatlakoztatásával,
- gázkromatográfia statikus kamrával,
- infravörös gázanalizátor (IRGA) statikus vagy dinamikus zárt rendszerű kamrával, infravörös gázanalizátor (IRGA) nyílt rendszerű kamrával,
- CO₂-profil technika a talajban,

valamint távérzékeléses mérési módszerként használatos az

- eddy-kovariancia technika és a
- termális távérzékelés (Lelleiné Kovács, 2011).

Az eddy-kovariancia technika egy elterjedt, mikrometeorológiai módszer a vízgőz, a CO₂ és egyéb gázok, továbbá a hő- és impulzusáram “eddy-kovarianciával” hosszú időtartamon keresztüli mérésére a társulás és a légkör határán. Nagy időbeli felbontással (nagy frekvencián, 10 Hz) történik a szélesség komponensek, a CO₂ és vízgőz koncentrációjának mérése, ezt követően pedig meghatározhatóak a CO₂ fluxusok (adott anyag egységnyi vízszintes felületen egységnyi idő alatt áthaladó mennyisége) a felszín és a légkör között.

Az eddy technika részletesebb bemutatására a Módszerek fejezetben kerül sor. A SZIE Növénytan és Ökofiziológiai Intézete 2002-ben kezdte alkalmazni, azóta több helyszínen is működtet eddy-kovariancia mérőállomást. Ezt a makroléptékű, akár hektáros térléptékű szint fiziológiai működésének vizsgálatára használható technikát eredetileg a meteorológia részére fejlesztették ki. A módszer nagy előnye a folyamatos adatgyűjtés, azonban az ökoszisztéma és az atmoszféra közötti gázcsere eredőjét adja meg (NEE – nettó ökoszisztéma gázcsere), a keletkezett CO₂ egyes forrásainak azonosítására nem alkalmas. Ezért a módszer kiegészítéseként szükség van kamrás gázcseremérésekre, különösen talajlégzés-mérésekre (Balogh, 2009).

Az automatizált talajlégzés mérő rendszerek módszertani előrelépései lehetővé tették a nagy gyakoriságú (fél óránkénti) mérések elvégzését (Suleau et al., 2011), melynek köszönhetően különböző időskálákon nyerhetünk betekintést a talaj CO₂-kibocsátásának változásaiba (Martin et al., 2012). A kérdésre, hogy miért is van szükség a talajlégzés komponensekre bontására, több tanulmány is rávilágít. A talajból származó globális CO₂-kibocsátás becslések szerint 64–72 Gt C évente, ezáltal az éghajlatváltozás, valamint a nettó ökoszisztéma C egyensúlyának fontos

meghatározója. A közelmúltban megvalósuló módszertani fejlesztések ellenére keveset tudunk a légzést alkotó összetevőkről, főként az autotróf és heterotróf komponensek elválasztásának nehézségei miatt. A megnövekedett gyökér- és rhizoszféra légzés növelheti a talajba bekerülő szén mennyiséget a fotoszintézis révén, a specifikus gyökér aktivitás, a gyökér biomassza, a megnövekedett heterotróf légzés csökkentheti a talajbeli szén-tárolást (Baggs, 2006; Högberg et al., 2001). A különböző összetevők környezeti tényezőkre adott eltérő válaszreakciói eltérő mértékű visszacsatolást jelentenek a klímaváltozás szempontjából, ezért elkülönítésük és a teljes talajlégzéshez történő hozzájárulásuk meghatározása hiánypótló feladat.

A talajlégzés particionálásának módszerei között a következőket különböztethetjük meg:

- Kiásott gyökerek légzésének mérése (a jelentős zavarás miatt csak részlegesen alkalmas a gyökérlégzés mérésére) (Balogh et al., 2005).
- Gap analízis (hiány elemzés) módszerét erdőkben alkalmazzák, ahol tarvágással eltávolítják a felszíni vegetációt (Hanson et al., 2000).
- Regressziós módszer, mely lineáris regresszió alapján történő kapcsolat keresését foglalja magában a gyökér-, rhizoszféra légzés és a gyökér biomassza között (Comeau et al., 2018).
- Gyökér-kizárásos módszer, mely során a gyökereket kiássák és kizárják a talaj monolitból (Hanson et al., 2000; Moyano et al., 2007; Papp et al., 2018). A kizárás talajba ázott műanyag lapok segítségével valósul meg, az elkülönített talaj monolitot a kísérlet végéig növénymentesen tartják. Ennek segítségével a gyökér és az ahhoz kapcsolt mikroorganizmusok légzését vonják ki, az eredményeket kontrollhoz hasonlítják.
- Árnyékolás, melynek célja a növényzettel borított foltok árnyékolása, ezáltal az újonnan asszimilált C-ből származó légzés mértékének meghatározása (Bahn et al., 2009).
- Háncs eltávolítása a törzs körül (girdling) a gyökér-mikrobák-talaj rendszer fizikai zavarása nélkül megvalósuló eljárás fás vegetáció esetében. A módszer a kéreg és a külső szállítószövet (floém) eltávolításán alapul, hogy megállítsák a fotoszintetizátumok gyökérbe áramlását (Högberg et al., 2001).
- Izotópos technikák:
 - Egyszeri jelölés, melynek segítségével meghatározható a jelölt C növényen belüli mennyiségi eloszlása, valamint a föld feletti és alatti növényi részek által időegység alatt kibocsátott mennyiség.

- Ismételt jelölés az egyszeri jelölés változata, mely során az izotóposan jelölt CO₂ növénybe juttatása a növekedési szakasz különböző időpontjaiban valósul meg.
- A folyamatos jelölést alkalmazó technikák előnye, hogy a növényi C raktárak homogénebb jelölését teszik lehetővé, hátránya viszont, hogy rosszabb időfelbontással rendelkeznek, ezért a C dinamikai vizsgálataira nem alkalmasak (Hanson et al., 2000).
- Természetes izotóp-arányon alapuló elkülönítés (Balogh et al., 2016).

A fenti felsorolásból is jól látható, hogy számos módszert alkalmaznak a teljes talajlégzés komponenseinek elkülönítésére. A folyamatos megfigyelés hatalmas mennyiségű adatot biztosít, melyek segítenek jobban megérteni a komponensek biotikus és abiotikus tényezőkre adott válaszait. Manipulációs vizsgálatok segítségével a komponensek CO₂-kibocsátásának becslése tovább pontosítható. Erdőkben az árkolás és a hánccs eltávolítása (trenching és girdling), mint a levelektől a gyökerekig irányuló floém transzport megszakítására irányuló eljárás elfogadott (Högberg et al., 2001). A vágás és árnyékolás (clipping and shading methods) módszereit elsősorban gyepterületeken és cserjékben alkalmazták (Bahn et al., 2009). A talaj CO₂-kibocsátásának izotópos módszerekkel történő particionálása (részekre bontása) (Millard et al., 2008) nagyfokú bizonytalanságot okozhat a szubsztrátok összetettsége miatt (Werth és Kuzyakov, 2010). A gyökér-kizárásos módszer alkalmazása (membrane mesh-collar technique) szintén hasznos adatokat szolgáltat az említett területen végzett vizsgálatok során (Heinemeyer et al., 2007; Heinemeyer et al., 2012b; Moyano et al., 2007). A különböző módszerek előnyeit és hátrányait részletesen Hanson et al. (2000) és Kuzyakov (2006, 2011) munkáiban olvashatjuk, melyeket az alábbiakban részletesebben ismertetek.

A gyökérlégzés meghatározása céljából alkalmazott módszerek három nagy kategóriába sorolhatóak: a) a komponensek integrálása, b) a gyökérikizárás és c) az izotópos megközelítés.

a) Az alkotóelemek integrálása alatt a talaj alkotóelemeinek elválasztását értjük, mint pl. a gyökerek, az átszítált talaj és az avarréteg, amelyek hozzájárulnak a CO₂-kiáramlásához, továbbá az egyes alkotóelemekből származó CO₂-kiáramlás mérését. Ezen módszer alkalmazása során a komponensek tömegükkel szorzott értékeinek összege adja az integrált teljes talajlégzés értékét.

Ideális esetben a komponens integráció magában foglalja a teljes talajlégzés *in situ* mérését is az összehasonlítás céljából. A komponens integrációs megközelítés potenciális korlátja az, hogy a gyökér-specifikus légzési sebességet *in vitro* mérik, további hátránya a talaj alkotóelemeinek (avar, gyökerek, ásványi talaj) fizikai elválasztása, az avar eltávolítás következtében megváltozhat a talajnedvesség-állapot a talajfelszínén. Az eljárás hatást gyakorolhat a heterotróf komponensek működésére, valamint felmerül a kérdés, hogy a zavarás milyen mértékben befolyásolja a

rhizoszférában zajló folyamatokat, továbbá az izolált gyökerek légzés-intenzitásának mérése kizárólag a talajlevegőre jellemző O_2 és CO_2 szint mellett végezhető el (Hanson et al., 2000).

b) A gyökérkizárás módszere bármely olyan eljárás, amely közvetett módon becsüli meg a gyökérlégzést a talajlégzés mérésén keresztül gyökerekkel átszőtt, illetve gyökér-mentes talajon. Ebben az esetben a csupasz gyökérszövet közvetlen mérésére nem kerül sor.

A gyökérkizárási technikák három átfogó csoportja a gyökerek eltávolítása, a trenching (árkolás) és a gap (lék) analízis. Gyökér eltávolítás alkalmazásánál azt a megállapítást tették, hogy a gyökér kizárási zóna talaja nedvesebb volt, mint a kontroll talaja, mivel a gyökér kizárást követően a transzspiráció elhanyagolhatóvá vált. A gyökerek eltávolítása előnyösebb az árkoláshoz képest, hiszen itt az elhalt gyökerek CO_2 -termeléshez való hozzájárulásával nem kell számolni. Az árkolásnál a gyökérbomlás laterális hatását is érdemes figyelembe venni. A gap analízis hasonló hátrányokkal jár, mint az árkolás, a levágott területnek ellég nagynak kell lennie ahhoz, hogy a gyökerek ne hatoljonak be a mérési területre, azonban túl nagy sem lehet, hogy a talaj fizikai környezete ne változzon meg.

Mivel a talaj hőmérséklete erősen befolyásolja a talaj és a gyökér légzését, minden olyan módszernél, amely megváltoztathatja a talaj hőmérsékletét (pl. gap-analízis), megfelelő eljárásokat kell alkalmazni a hőmérsékleti különbségek elkerülésére vagy korrekciókat végezni a gondosan megállapított Q_{10} összefüggések felhasználásával. A gyökérkizárásos módszereknél ugyancsak figyelembe kell venni a megváltozott talajnedvesség-tartalmakat, mely a bomlás és a légzés mértékét szintén meghatározza (Hanson et al., 2000).

c) A gyökérlégzésből és a rhizomikrobiális légzésből származó CO_2 kibocsátás elkülönítésére különböző izotópos eljárásokat is alkalmaznak. Lényege, hogy jelölt CO_2 -ot juttatnak a növény környezetébe és ennek nyomon követésével határozzák meg a különböző komponensek arányát a talajlégzésben.

Radioaktív (^{14}C) vagy stabil (^{13}C) szén-izotóp egyaránt felhasználható a vizsgálathoz. Többségük szabadföldön és laboratóriumban egyaránt alkalmazható (Balogh et al., 2016). Az izotópos technikák ütemezésének két kritikus pontja van: (1) a jelölés és a tényleges mérés között eltelt időszak és (2) a növény növekedési állapota. Az előző módszerekhez képest nagy előnyük, hogy pontos meghatározást tesznek lehetővé, azonban az infrastruktúra igényük, valamint a radioaktív vagy stabil C izotópok analitikai mérésének összetettsége miatt költséges eljárásnak számítanak (Hanson et al., 2000; Kuzyakov, 2006).

A particionálási vizsgálatokat általában erdei ökoszisztémákban végezték (Grossiord et al., 2012; Heinemeyer et al., 2012a; Hopkins et al., 2013; Kutsch et al., 2010; Li et al., 2013; Yu et al., 2015). Az autotróf komponens teljes talajlégzésen belüli részarányát átlagosan 50-60%-ra

becsülik (Subke et al., 2006), azonban ez szezonálisan 10-90% között változhat (Hanson et al., 2000; Subke et al., 2006; Yu et al., 2015). Mérsékelt gyepterületeken az autotróf komponens aránya 38%, a heterotróf komponens aránya pedig 62% éves szinten (Heinemeyer et al., 2012a).

Szükséges szem előtt tartani a particionálási módszerek hátrányait, mint pl. gyökérikizárásos technika során a gyökerek és ektomikorrhizális hifák kizárása, ami megakadályozza az avar felhalmozódását, ezáltal a heterotróf légzés alulbecslését eredményezheti (Heinemeyer et al., 2012b), valamint megváltoztathatja a talajnedvesség-tartalmát a kezeléseken (Epron, 2009; Kuzyakov, 2006; Luo és Zhou, 2006; Moyano et al., 2007; Subke et al., 2006). Fontos kihangsúlyozni, hogy a kísérleti technikák miatt a környezeti tényezőkben megjelenő szignifikáns változásokat figyelembe kell venni, mivel a talajnedvesség-tartalom változása erősen módosíthatja a teljes talajlégzést (Moyano et al., 2013; Prolingheuer et al., 2014).

2.9 Összegzés

Napjainkban sokakat foglalkoztató kutatási terület a globális klímaváltozás, hatásainak előrejelzése, a különböző ökológiai rendszerek globális szénforgalomban betöltött szerepének vizsgálata. A szárazföldi ökoszisztémákon belül a gyepterületek nagy kiterjedésük és szénraktározó képességük miatt fontosak. Szárazság idején azonban szén forrásként működhetnek (Nagy et al., 2007), amennyiben a felvett szén mennyisége kisebb, mint a kibocsátott szén mennyisége, melynek következménye a légköri szén-dioxid koncentráció emelkedése. Jelentős feladat a talajból származó szénvesztesség forrásának beazonosítása. Fontos kérdés, hogy az autotróf komponens (újjonnan asszimilált szén) és a heterotróf komponens milyen arányban és mértékben járul hozzá a talajból származó CO₂ kibocsátáshoz.

Az eddy-kovariancia technika (EC) egy elterjedt, mikrometeorológiai módszer, melynek előnye, hogy folyamatos adatgyűjtést biztosít állomány szinten, azonban a GPP és R_{eco} különbségét adja meg, a keletkezett CO₂ egyes komponenseinek azonosítására alkalmatlan. A komponensek azonosítása céljából, valamint az EC módszer mérési bizonytalanságának csökkentésére, a módszer kiegészítéseként hiánypótló jelentőségűek a kamrás gázcseremérések, különösen a talajlégzés-mérések (Balogh, 2009).

Az R_s a szárazföldi szénmérleg egyik legnagyobb összetevője, ezért erősen befolyásolja az ökoszisztémák nyelő / forrás jellegét. A vizsgálandó talajok CO₂ kibocsátásának hőmérséklet-, talajnedvesség- és egyéb változásoktól való függése laboratóriumban kontrollált körülmények között valósítható meg. A szabadföldi talajlégzés-mérések során azonban viszonylag természetes vegetációban, faültetvényen vagy mezőgazdasági területen vizsgálható a CO₂ kibocsátás abiotikus és biotikus környezeti tényezőktől való függése, melynek megértéséhez többnyire hosszabb ideig

tartó és gyakori méréssorozatok megvalósítására van szükség (Martin et al., 2012; Suleau et al., 2011).

Az utóbbi időben megjelent az igény a nagyobb időbeli felbontású automata mérőrendszerekre. A kereskedelemben kapható, automatizált talajlégzés-mérő rendszereket úgy fejlesztették ki, hogy gyakori R_s méréseket végezzenek, melynek köszönhetően lehetőség van a talajlégzés folyamatos rögzítésére, így a talajlégzés napi és éves variabilitásának vizsgálatára.

A talajlégzés autotróf és heterotróf összetevői a különböző abiotikus és biotikus környezeti tényezőkre eltérően reagálnak és időszakosan változó mértékben járulnak hozzá a talajok teljes szén-forgalmához, így eltérő mértékű visszacsatolást jelentenek a klímaváltozás tekintetében, ezért elkülönítésük és a teljes talajlégzéshez történő hozzájárulásuk meghatározása elengedhetetlen. Számos módszert alkalmaznak a talajlégzés autotróf és heterotróf komponenseinek elkülönítésére (Hanson et al., 2000; Kuzyakov, 2006). Minden eljárás előnyökkel is és hátrányokkal is rendelkezik egyaránt. Az egyes módszerek lehetséges problémáit, mint pl. megváltozott talajnedvesség-tartalom a kezelésekből (Luo és Zhou, 2006; Moyano et al., 2007), az adatfeldolgozás során feltétlenül figyelembe kell venni.

Függetlenül az alkalmazni kívánt módszertől, fontos felismerni, hogy becsléseink csakis akkor lesznek elfogadhatóak, ha pontos és kidolgozott mérési technikákon alapulnak, egyébként az egyensúlyi feltételek zavarása folytán átmenetileg megváltoztathatják a talajlégzés mértékét, mely eltérhet (alacsonyabb vagy magasabb értékeket mutathat) a talaj tényleges CO_2 termelésétől. Becslések során elengedhetetlen követelmény tehát, hogy már a mérési folyamat során a talajbeli produkció a lehető legpontosabb módon legyen rögzítve (Hanson et al., 2000), valamint hogy számításaink során elvégezzük a szükséges korrekciókat.

3. MÓDSZEREK

3.1 Kutatási terület

Bugac

Vizsgálatainkat 2010. augusztusa és 2014. májusa közötti időszakban végeztük a Kiskunsági Nemzeti Park területén található bugaci homokpusztagyepen (1. kép, é. sz. 46°41'28", k. h. 19°36'42", tszf: 114 m). Az 550 ha-os legelő talaja csernozjom jellegű humuszos homok, nagy szerves-szén-tartalommal (Balogh et al., 2011). A tíz éves átlagot (2004-2013) tekintve az évi átlaghőmérséklet 10,4 °C, az éves átlag csapadékmennyiség pedig 575 mm. A területen több mint 80 különböző növényfaj található, melyek közül domináns a *Carex stenophylla*, *Cynodon dactylon* és a *Festuca pseudovina*, *Poa spp.* (Koncz et al., 2014). Az elmúlt húsz évben a homokpusztagyepet szürkemarha gulya extenzív legelőjeként használják alacsony legelési nyomással. Az állománysűrűség 0,23-0,58 állat ha⁻¹ volt 2004 és 2012 között. A mikrometeorológiai állomással történő folyamatos mérések és az alkalmankénti talajlégzés-mérések egyaránt 2002-ben kezdődtek el (Balogh et al., 2011; Nagy et al., 2007).



1. kép: A kutatás helyszíne, Bugac.

A bugaci méréseket megelőzően 2009 őszén 50 cm mély bugaci talajmonolitokat telepítettünk (2. kép) a SZIE Botanikus kertjébe, ahol elkülönítettünk egy kontroll és egy átszitált, gyökerektől mentes talajfoltot, melyen LICOR-6400 típusú infravörös gázanalizátorral és a hozzá tartozó talajlégzés-mérő kamrával (4.b kép) mértük a CO₂ kibocsátást, valamint HOBO segítségével

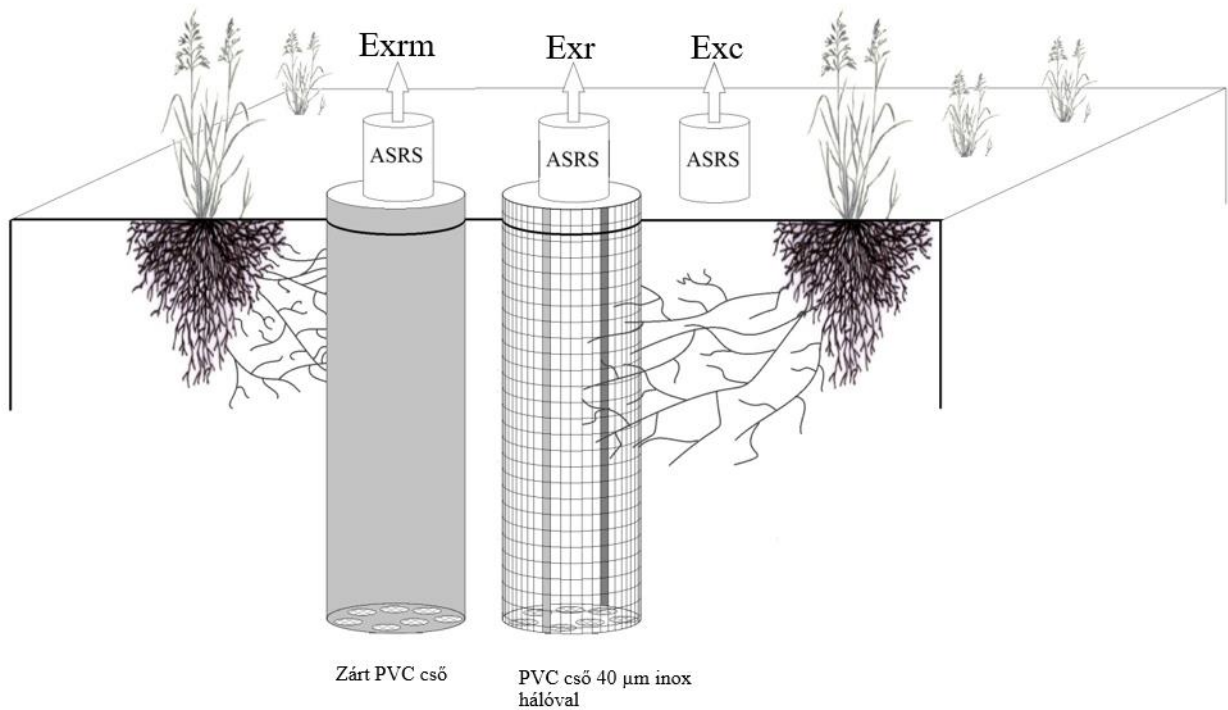
rögzítettük a meteorológiai adatokat. Az itt gyűjtött adatok a két mérőműszer (LICOR-6400 és ASRS, lásd később) összevetése során kerültek felhasználásra.



2. kép: Bugaci talajmonolitok kiásása. Bal oldalon a talajmonolitok mélysége (50 cm), jobb oldalon pedig a kiásásra váró gyepmonolit látható.

3.2 Gyökérekizárásos módszer és a kísérleti elrendezés

A vizsgálatokhoz 2010 szeptemberében három különböző kezelést állítottunk be (7. ábra). Tíz talajhenger (80 cm mély és 15 cm belső átmérőjű) került kiásásra, ezt követően szitálással eltávolítottuk a gyökereket, majd a gyökérmentes talajt rétegenként visszatöltöttük a következő kezeléseket szerint: (1) 5 db teljesen zárt, függőlegesen elhelyezett PVC cső biztosította a gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelést (Exrm, 3.a kép), (2) ablakokkal és 40 μm -es mikropórusú inox hálóval borított 5 db függőlegesen elhelyezett PVC csővel valósítottuk meg a gyökérekizárt kezelést (Exr, 3.b kép), valamint (3) a fűcsomók között bolygatatlan talajjal és vegetációval rendelkező kontroll foltokat (Exc) jelöltünk ki. A PVC csövek alján a víz átjárhatósága végett lyukakkal ellátott kupakokat helyeztünk el. Az inox háló segítségével a csövekből kizártuk a gyökereket, azonban a mikorrhiza fonalak számára továbbra is megmaradt a lehetőség a cső belsejébe való bejutásra. Heinemeyer et al. (2007) particionálással foglalkozó tanulmányában a mikorrhiza hifák légzése a gyűrű elhelyezését követő első hónapban növekedett, majd ezután rendkívül stabil maradt.



7. ábra: A kísérleti elrendezés sematikusan. Jelmagyarázat: ASRS: automata talajlégzés-mérő rendszer, Exrm: gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelés, Exr: gyökérkizárt kezelés, Exc: kontroll foltok.

A csöveket az eddy-kovariancia állomás mérőtornyától 5 m távolságra ástuk be déli irányban, míg a kontroll foltok a csövek közelében kerültek elhelyezésre 2 m távolságon belül. A csövek középpontja közötti távolság 50 cm volt.



3. kép: A particionáláshoz használt zárt PVC csövek (a), mikropórusú inox hálóval borított PVC csövek, (b), talajhengerek a talajba helyezést követően (c).

A kontroll foltok esetében megfigyelhető avar a talajfelszínen, míg az Exr és Exrm kezeléseknél nem helyeztünk el avar a PVC csövek felszínén, az itt található avar a környezetükben fellelhető vegetációból származott. A PVC csövekben megjelenő hajtásokat rendszeresen eltávolítottuk.

3.3 A mérésekhez használt műszerek

3.3.1 Az eddy-kovariancia rendszer

Az eddy-kovariancia módszer segítségével lehetővé válik a nettó ökoszisztéma kicserélődés NEE mérése, azonban a növényzet folyamatainak alaposabb megismeréséhez szükséges a GPP és a R_{eco} számszerűsítése is, ami modellszámítások alapján lehetséges (Reichstein et al., 2003). Turbulens örvények által valósul meg a felszín és a légkör közötti energia és nyomanyag kicserélődés. A növényzet életfolyamatai során környezetéből felvesz, vagy lead különböző gázmolekulákat, amelyeket az örvények (eddy) elszállítanak. Ez a folyamat infravörös gázanalizátorral, illetve ultraszónikus anemométerrel (szélesebesség változását méri három dimenzióban, nagy frekvenciával) mérhető, melyekből a vertikális szélesebesség és a koncentráció pillanatnyi változásának a kovariációjaként számítható a fluxus. Eddy-kovariancia módszerrel egy nagyobb forrásterületre (footprint) jellemző, térben átlagolt áramot mérhetünk. A forrásterület térbeli elhelyezkedése szempontjából az átlagos szélirányt és a mikrometeorológiai feltételeket (pl.: a felszín érdessége, hőmérsékleti rétegződés) kell figyelembe venni (Pintér, 2009). Az eddy-kovariancia mérések egyik hátránya, hogy szélszélű időben (gyenge turbulens átkeveredés miatt, főként éjszaka jelentkezik) kevésbé megbízható (Balogh, 2009). Előnyei közé tartozik, hogy relatív nagy területekről képes mintavételezésre, a műszerrendszer magasságának függvényében akár 600-1000 méter átmérőjű is lehet a mért ökoszisztéma, valamint, hogy folyamatos működésre képes, hosszabb (napi, évszakos, éves) időskálákon képes tömeg- és energiaáram mérésére.

Méréseinkhez használt eddy-kovariancia (EC) rendszer (4.a kép) egy CSAT3 (Campbell Scientific, USA) 10Hz-es szélesebesség méréseket végző ultraszónikus anemométerből és egy a vízgőz és a CO_2 koncentrációjának nagyfrekvenciás mérésére szolgáló Li-7500-as (Licor Inc, USA) nyílt utas infravörös gázanalizátorból (infra-red gas analyser = IRGA) áll, melyek SDM-en (synchronous device for measurement) keresztül egy CR5000 (Campbell Scientific, USA) adatgyűjtőhöz csatlakoznak. Kiegészítő mérések között szerepelt a csapadékmennyiség (ARG 100 rain gauge, Campbell, UK), a globálsugárzás (dual pyranometer, Schenk, Austria), a fotoszintetikusan aktív sugárzás (PAR, SKP215, Campbell, UK), a talajnedvesség (CS616, Campbell, UK) és a talajhőmérséklet (105T, Campbell, UK) mérése. Az említett mérések Nagy et al. (2007) és Pintér et al. (2010) által részletesen leírt módon történtek.



4. kép: A mérésekhez használt műszerek. Eddy-kovariancia rendszer (a), LICOR-6400-as infravörös gázanalizátor a hozzá tartozó talajlégzés-mérő kamrával és a műszerhez kapcsolt talajhőmérővel (b), az automata talajlégzés-mérő rendszer (ASRS) 10 db talajlégzés-mérő kamrával (c).

3.3.2 LiCOR-6400 infravörös gázanalizátor

A szabadföldi tesztelés során az alkalmankénti talajlégzés-méréseinkhez - melyek 2011-től kezdődően kéthetente történtek - LICOR-6400 típusú infravörös gázanalizátort és a hozzá tartozó talajlégzés-mérő kamrát (4.b kép) használtunk. A mérések alkalmával a talajba nem helyeztünk gyűrűt, hogy ezáltal is elkerüljük a talaj bolygatását (Wang et al., 2005). Az így kapott mérési eredményeket vetettük össze a folyamatos méréshez használt, az intézetünk által kifejlesztett és a későbbiekben részletesen bemutatásra kerülő, automatizált nyílt kamrás talajlégzés-mérő rendszer (4.c kép) adataival.

A T_s ($^{\circ}\text{C}$) mérését (mely a talajlégzés-méréssel egyidőben a talaj felső 5 cm-es rétegében történt) 2011-2012 között kézi digitális hőmérővel, majd 2013-tól a talajlégzés-mérő műszerhez kapcsolt hőmérővel (001 MHP-ICSS-316G, Omega Engineering Ltd., UK) valósítottuk meg. Az SWC térfogatszázalékban történő (%) mérésére (mely a talajlégzés-méréssel egyidőben a talaj felső 5 cm-es rétegében valósult meg) 2011-2012 között ML2 reflektométert (ML2, Delta-T Devices Co., Cambridge, UK), majd 2013-tól Field Scout talajnedvesség-mérőt (Field Scout TDR 300, time domain reflectometry, Spectrum Technologies, IL-USA) használtunk.

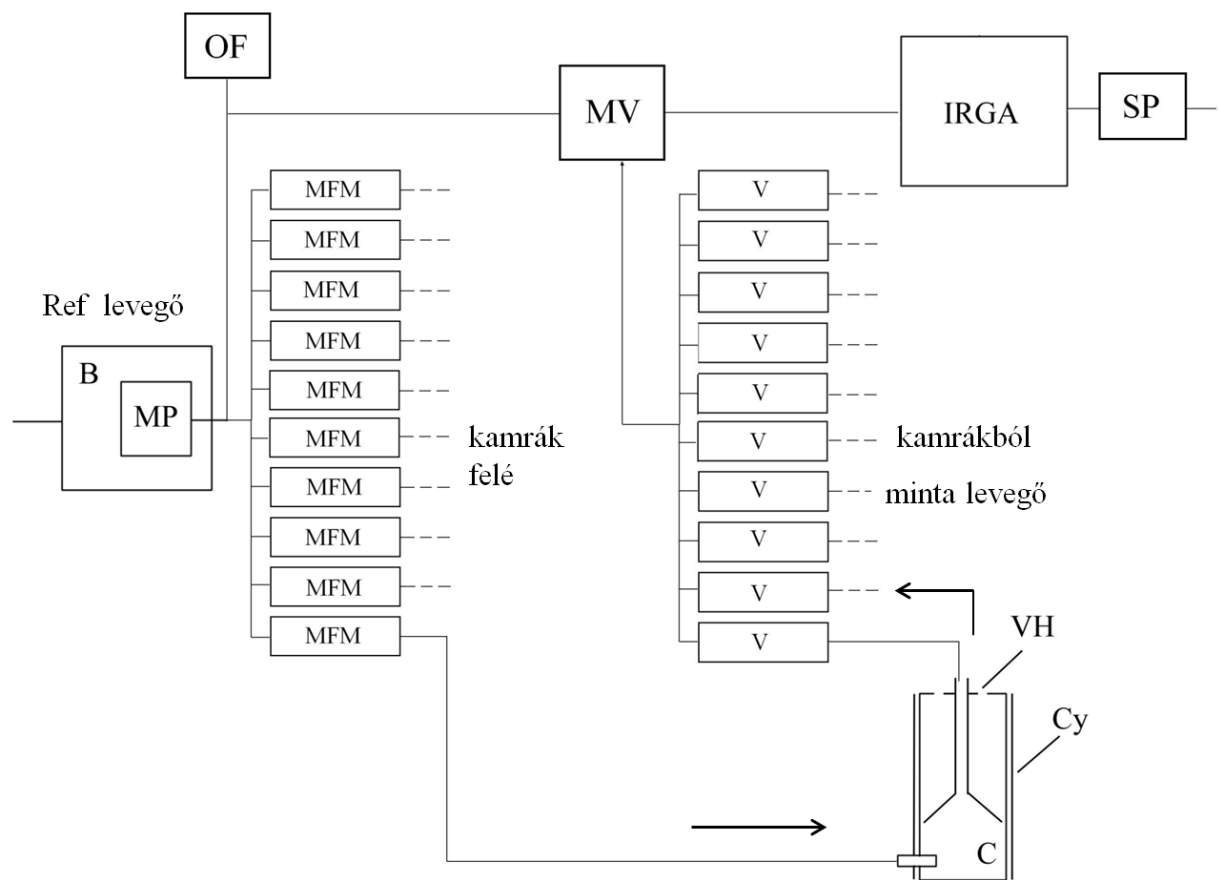
3.3.3 Az automata talajlégzés-mérő rendszer

A kifejlesztett ASRS rendszer (4.c ábra) jelenleg 10 db talajlégzés-mérő kamrával működik, ami figyelemre méltó mintavételi ismétlésszámot jelent más hasonló rendszerekhez viszonyítva. A rendszer (8. ábra) tartalmaz egy SBA-5 (PPSystems, Egyesült Királyság) típusú infravörös gázanalizátort (IRGA), két pumpát (MP, P), tömegáramlás-mérőket (MFM, D6F-01A1-110 típus, Omron Co., Japán), szelepeket (V1-10) és 10 db talajlégzés-mérő kamrát. A fő pumpa (MP: Eheim

400, Eheim, Németország) egy 2 literes puffer tartályban van elhelyezve. A kamrák magassága 10,4 cm, átmérője 5 cm és alapterületük 19,6 cm². A kamrák stabilizálása és a direkt sugárzástól való védelem érdekében a műanyag kamrák (C) fehér fémhenger-borítást kaptak 2 mm-es légréssel. A kamrák tetején 4 db szellőzőnyílás van, melyek összes felülete 0,95 cm². A szellőzőnyílásokon keresztül a csapadék is bejut a kamrákba. A fő pumpából a referencia levegő két irányba ágazik: az egyik közvetlenül az IRGA-hoz jut, a másik a tömegáramlás-mérőkön keresztül a kamrákba kerül 220–240 mlmin⁻¹ áramlással. A kamrákba beáramló referencia levegő a talaj felszíne felett 1 cm-rel érkezik be. A kamrákból a pumpa 160–180 mlmin⁻¹ áramlással mintázza a levegőt, mely az IRGA-hoz jut. A műszer nyílt rendszerű (open steady-state system). A 10 kamrás rendszer kifejlesztésére a talajlégzés már kis térléptékben is megnyilvánuló nagyfokú variabilitása miatt volt szükség (Fóti et al., 2014, 2008). A vizsgálatok során meg tapasztalható térbeli heterogenitás mértéke egyszerre több tényező (a vizsgálat léptéke, a mintavételi egység nagysága, a mintaelemszám) függvénye (Davidson et al., 2002; Rossi et al., 1992; Stein és Ettema, 2003). Hasonló léptékben, kicsit nagyobb mintavételi egységgel végzett mérések szerint az optimális mintaelemszám 7 és 36 közötti, az aktuális talajnedvesség-tartalom függvényében (Fóti et al., 2014). A szükséges ismétlésszámot adott esetben a 10 kamra már biztosítja is. Máskor, ha nem is lenne elegendő, a kamrák rendszeres áthelyezése révén az időbeli ismétlések során meg tudjuk közelíteni azt, így térben is reprezentatív átlagot nyerhetünk a néhány m² kiterjedésű vizsgált területre nézve.

A kamrákat gyűrűk használata nélkül, közvetlenül a talajfelszínre helyezzük el kb. 3–5 mm-es mélységig (avarszint), ezáltal a talaj mélyebb rétegeinek zavarása kikerülhető (Wang et al., 2005). A mérőrendszer egy intézeti fejlesztésű szoftver segítségével működik (CRBasic, Campbell Sci., Egyesült Királyság), ami a CR5000 (Campbell Sci., Egyesült Királyság) adatgyűjtőt vezérli, ellenőrzi az egyes kamrákra eső mérési időt, vált a kamrák között, méri a tömegáramlás-mérőkről, IRGA-ról és egyéb szenzorokról (talajhőmérséklet és -nedvességtartalom, 5TM, Decagon Devices, Egyesült Királyság) érkező jeleket, továbbá tárolja az adatokat. A kamrák és a környezeti levegő közötti nyomáskülönbség mérését nyomásszenzor biztosítja (SDP1000-L05, Eddy Sensirion AG, Staefa, Svájc), emellett az adatgyűjtőre kapcsolt lég- és talajhőmérséklet-mérő szenzorok, talajnedvesség-mérő (thermocouples CS616, Campbell Sci., Egyesült Királyság) működnek a műszer együttesben. A rendszeren belüli kis légsebesség, a kis térfogatú kamrák, a kamra kivitelezése (kis átmérő és térfogat, a kamra tetején kialakított szellőzőnyílások, a belső mintatölcsér alkalmazása) kicsi (0,05–0,12 Pa) értéken stabilizálják a túlnyomást, ezzel elkerülve a fluxusok alulbecslését, ami a túlnyomásos rendszerek hibája lehet (Fang és Moncrieff, 1996; Luo és Zhou, 2006). A mérőrendszer részeit (adatgyűjtő, IRGA, szelepek, légáramlás-mérők, pumpák

stb.) a szabadföldi alkalmazáshoz zárt, időjárásálló dobozban helyeztük el. A szabadföldi mérések során a mérési és szünet periódusok időtartama programozással állítható.



8. ábra: Automata talajlégzés-mérő rendszer (ASRS) sematikus rajza.

Jelmagyarázat: B: puffer térfogat, MP: fő pumpa, SP: mintavevő pumpa, OF: túlfolyó, MFM1-10: tömegáramlás-mérők, MV: fő szelep, V1-10: szelepek, VH: szellőzőnyílások, C: kamra mintavevő tölcserrel, Cy: fém cilinder, IRGA: gázanalizátor

Kalibrálás

Az új műszer kalibrálása kalibráló tartályon történt (Pumpanen et al., 2004) Brno-ban 2011-ben (CzechGlobe Kutatóközpont, Cseh Tudományos Akadémia, Brno). A henger alakú kalibráló tartály belső átmérője 1,13 m, belső magassága 1,08 m volt. A tartály belső térfogata 1,08 m³ 1,00 m²-es kalibráló területtel, melynek perforált felső részére 0,12 m rétegben tiszta kvarchomokot helyeztek. A tartályból a mintalevegő egy pumpa segítségével jutott az infravörös gázanalizátorba (LI-820, LI-COR, USA, 0–20000 ppm tartomány) és onnan vissza a tartályba. Az adatgyűjtést DL-3000 (Delta-T Devices, Egyesült Királyság) adatgyűjtő végezte. A tartály CO₂-

koncentrációját 15 percenként mértük. A tartályon belüli CO₂-koncentráció időbeli változásából számítottuk a homokrétegen keresztül eltávozó CO₂-mennyiséget (Pumpanen et al., 2004).

Szabadszíri mérésék

A kisméretű kamráknak köszönhetően az ASRS sikerrel alkalmazható gyepekben anélkül, hogy a levelek levágására szükség lenne, ezáltal elkerülve a növényi szárban és gyökerekben zajló transzport folyamatok (floém és xylem) megzavarását. Alkalmass a talaj CO₂-kibocsátásának folyamatos, hosszú távú és felügyelet nélküli mérésére (Balogh et al., 2014; Nagy et al., 2011). A mérőrendszer 2011 júliusában kezdte meg működését a területen, mely ezt követően a teljes vizsgálati időszakban – kisebb megszakításokkal – folyamatos volt. Üzembe helyezésére néhány hónappal később került sor, mint ahogyan a PVC csövek kihelyezése megtörtént, ezáltal elkerülve a talaj bolygatása miatt megnövekedett áramokat, valamint lehetőséget és kellő időt hagyva a mikorrhiza fonalak számára, hogy a hálóval borított csövekbe behatolhassanak. A mérőrendszer kétóránként kapcsolt be és mért egy-egy órát, így az egyes kezelésekből kétóránként történt adatgyűjtés. Egy kamrán egy mérés átlagosan 3 percet vett igénybe. A szabadszíri méréséket egy 5 m×5 m-es területen végeztük, amelyen belül a mérőrendszer kamráit kb. kétheti gyakorisággal áthelyeztük a kezeléseék között, ezáltal nagyobb térbeli lefedettséget biztosítva. A kamrák közül 2 az Exrm kezelésben, 2-3 kamra az Exr és 5-6 kamra az Exc kezelésben volt elhelyezve.

Az Exc, Exr és Exrm kezelésekből 6444, 4645 és 4766 kamránkénti mérésátlag áll rendelkezésre, mely 579, 456 és 408 mérési napból (napi átlagok) adódik. A későbbiekben R_s, R_{TR} és R_{TRM} néven szerepelnek majd. A T_s és SWC szenzorok esetenkénti meghibásodása okozta az adatok közötti mennyiségbeli eltérést. A különböző kamrák által azonos kezeléseékben mért adatokat a további elemzést megelőzően átlagoltuk. Az adatsorból kiszűrtük az átlag ± az interkvartilis tartományon kívül eső egyedi méréséket. A szűréshez 21 pontos mozgóablakos módszert használtunk, ahol a középső pont, mindig a vizsgált mérés volt. Az ilyen módon lefedett időbeli tartomány néhány órási időtartamot jelent, azaz tartalmazza a légzésintenzitás időbeli változásait. Ebből a tartományból kilógó adatok kerültek törlésre.

3.4 A kutatás során végzett kiegészítő vizsgálatok

3.4.1 Talaj vizsgálat

A talaj típusát tekintve csernozjom jellegű humuszos homok, magas szervesszén- (TOC=5,8%) és nitrogén (TN=0,47%) tartalommal (Horváth et al., 2010). A talajmintákat négy mélységből (0-10 cm, 10-30 cm, 30-50 cm és 50-80 cm) gyűjtöttük össze 2-2 ismétlésben a gyökérkizárt, valamint

a gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelésekből a vizsgálat kezdetén. A talaj jellemző tulajdonságait a 4. táblázat mutatja be (lásd Eredmények fejezetben).

A talajtextúra meghatározása az Arany-féle kötöttség meghatározásával történt (Buzás, 1993), a talajminták TN tartalma a Kjeldahl módszerrel (NF ISO 11261), míg a TOC szulfokrómos oxidációval (NF ISO 14235) került meghatározásra. A talaj pH értékének kimutatása KCl módszerrel történt. A gyökér biomassza szitálást és szárítást követően került lemérésre (Nelson, D.W. , Sommers, L.E., 1982). A talaj térfogatsűrűsége térfogat-tömeg arány alapján bolygatatlan talajminta-vétellel száraz talajmintán lett meghatározva.

3.4.2 Mikorrhiza elemzés

A mikrobiológiai elemzésekhez szükséges talajmintavétel a vizsgálati időszak végén, 2014 májusában zajlott le, ezáltal elkerülve a mintavétel által okozott zavarást. A mintavétel 5 mélységből történt (0-10; 10-20; 20-30; 30-40; 40-50 cm) 2 ismétlésben mindegyik cső esetében (beleértve a PVC csövek szélső és középső részét egyaránt). A talajminták teljes mikrobiális aktivitásának elemzése fluoreszcein-diacetát (FDA) hidrolízis vizsgálattal került elvégzésre (Adam és Duncan, 2001).

Az AM gomba hifa hosszúságok a talajban nedves szitálással és centrifugálásos szétválasztással lettek kimutatva (Bááth és Söderström, 1979). A szétválasztott gombák hifái 0,05%-os trypan blue-t tartalmazó agar oldattal (0,75%) lettek megfestve, majd 24 órán át 70 °C-on szárítva. A hifa hosszúsága a szárított agar filmen metszéspont módszerrel (intersection method) került meghatározásra (Tennant, 1975) binokuláris mikroszkóp alatt.

3.4.3 Biomassza-vágás hatásának vizsgálata

A talajlégzés méréséhez a már korábban bemutatott automatizált, 10 kamrával rendelkező talajlégzés-mérő műszert (ASRS) használtuk ennél a vizsgálatnál is. A biomassza-vágás hatásának vizsgálatához kapcsolódó szabadföldi méréseink szintén Bugacon, legelés előtt elzárt területen zajlottak, azonban más foltokon, mint a korábbi vizsgálatok, 2014 májusában és júniusában. A kamrák 3 különböző kezelést mértek.



5. kép: K: kontroll folt (**balra**), V: teljesen levágott biomassza (**jobbra**).

Az adatgyűjtés félóránként történt minden kamrából a biomassza vágását megelőző 6 napban. A vágást követően 1.) kontroll folton (K), 2.) félig vágott (FV) és 3.) teljesen levágott foltokon (V) történtek mérések szintén 6 napon keresztül (5. kép). A levágott biomasszát a felszínre terítettük, hogy megelőzzük a talaj túlzott felmelegedését és vízvesztését.

3.5 Az adatok kiértékelése és a talajlégzés komponenseinek kiszámítása

3.5.1 Talajlégzés modellek

A talajlégzés biotikus és abiotikus tényezőktől való függésének megállapításához 4 modellt alkalmaztunk.

A felhasznált talajlégzés modellek a következők voltak:

1. A talajlégzés hőmérséklet-függésének leírására a Lloyd-Taylor modellt használtuk (Modell 1) (Lloyd és Taylor, 1994):

$$Resp = R_{10} * e \left[E_0 * \left(\frac{1}{56,02} - \frac{1}{T_s - 227,13} \right) \right] \quad (1)$$

ahol *Resp* a talajlégzés. Két paramétert (R_{10} és E_0) illesztettünk. R_{10} a 10 °C-on vett talajlégzési ráta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), E_0 az aktivációs energiához kapcsolódó paraméter Kelvinben kifejezve, T_s a talaj felső 5 centiméterében mért talajhőmérséklet (K).

2. A talajlégzés modellezésére használt Lloyd-Taylor modell továbbfejlesztett változata a talajlégzés térfogatszázalékban megadott talajnedvességtől (SWC, %) való függését is magában foglalja (Modell 2) (Balogh et al., 2011):

$$Resp = R_{10} * e \left[E_0 * \left(\frac{1}{56,02} - \frac{1}{T_s - 227,13} \right) \right] + \left[-0,5 * \left[\ln \left(\frac{SWC}{SWC_{opt}} \right) \right]^2 \right] \quad (2)$$

ahol SWC_{opt} a talajlégzés szempontjából optimális talajnedvesség tartalom (%). Három paraméter került illesztésre (R_{10} , E_0 és SWC_{opt}).

3. Modell 3 magában foglalja a normalizált differenciájú vegetációs indexet is (NDVI) (Balogh et al., 2014).

A szélessávú normalizált differenciájú vegetációs index (NDVI) értékek számításához a beérkező és visszavert globál- és fotoszintetikusán aktív sugárzás értékeket használtuk fel Wang et al. (2004) alapján.

A napi maximum sugárzásból napi NDVI értékeket, majd mozgó átlagos (1 hetes ablak mérettel) napi NDVI értékeket számítottunk és ezeket használtuk a további elemzésekhez.

$$Resp = R_{10} * e^{d * NDVI + E_0 * \left[\frac{1}{56,02} - \frac{1}{T_s - 227,13} \right]} + \left[-0,5 * \left[\ln \left(\frac{SWC}{SWC_{opt}} \right) \right]^2 \right] \quad (3)$$

ahol d egy hozzáadott modell paraméter. Négy paraméter illesztésére került sor (R_{10} , E_0 , SWC_{opt} és d).

4. A talajlégzés talajnedvességgel adott kapcsolatát a következő modell segítségével írtuk le (Modell 4) (Balogh et al., 2011):

$$Resp = R_{opt} * e^{\left[-0,5 * \left[\ln \left(\frac{SWC}{SWC_{opt}} \right) \right]^2 \right]} \quad (4)$$

ahol R_{opt} a talajlégzés optimális talajnedvesség tartalom mellett. Két paraméter (R_{opt} és SWC_{opt}) illesztését végeztük el.

Megvizsgáltuk a különböző kezelésekben mért talajlégzés értékek napi átlagai és az SWC közötti összefüggést 2013 nyarának aszályos időszakában. A 10%-os (5%-ról 15%-ra történő) SWC növekedés kezelésekben tapasztalható talajlégzésre gyakorolt hatásának elemzését lineáris regressziós koefficiens értékek felhasználásával végeztük el. A talajlégzés abiotikus tényezőktől való függése mellett a biotikus tényezők befolyására is kíváncsiak voltunk. Nem elhanyagolható a mikorrhizák talajlégzéshez történő hozzájárulása, ezért a talajlégzés modellekben használt paramétereken túl a bruttó primer produkció (GPP), mint biotikus környezeti tényező mikorrhiza légzésre (R_M) gyakorolt hatását is megvizsgáltuk. Az azonos módon (kiástuk a talajt, átszitáltuk, a talajrétegeknek megfelelő sorrendben visszatöltöttük a különböző PVC csövekbe) létrehozott

kezelésekben (gyökérkizárt= R_{TR} , valamint gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelésekben= R_{TRM}) mért légzés értékek lehetővé teszik a mikorrhiza légzés meghatározását.

Az R_M értéke a különböző kezelésekben mért légzésértékek különbségeként számítható ki az alábbiak szerint:

$$R_M = R_{TR} - R_{TRM} \quad (5)$$

Az eddy-kovariancia mérések felhasználásával a fluxus particionálásból számított napi GPP összegeket összevetettük a mikorrhiza légzés napi átlagaival, Pearson korrelációs koefficienseket számítva az R program ccf funkciójának segítségével különböző time lag-ek mellett (R Core Team, 2014).

3.5.2 SWC normalizálás

Köztudott, hogy a hálós technikával történő gyökérkizárásos módszer hátránya a talaj struktúrájának, szerkezetének bolygatása (Kuzyakov, 2006; Luo és Zhou, 2006; Moyano et al., 2007; Subke et al., 2006). Bár a méréseket ugyanazon a talajon végeztük, azonban a kísérlet beállításának következményeként (lásd részletesen fentebb) a talajszerkezet kissé megváltozott és a talajba helyezett PVC csövek talaja nem tartalmazott gyökereket. A talajszerkezet a talaj nedvességtartalmát is befolyásolja. Az említett hatások eredményeként az Exr és Exrm kezelésekben magasabb SWC értékeket tapasztaltunk az Exc kezeléshez képest. A kísérlet előkészítése során a talaj bolygatásából eredő eltérés korrekciójaként a kezelések CO_2 kibocsátás értékeit a 3.5.3 fejezetben részletesen leírt módon becsültük, továbbá a talajnedvesség értékekben tapasztalt különbségek megszüntetése céljából az SWC értékeket azonos skálára emeltük, mégpedig úgy, hogy a kezelésekben (Exc, Exr és Exrm) mért maximum SWC értékkel normalizáltuk a mért SWC értékek órás átlagait. A normalizálást az alábbi egyenlet alapján végeztük el:

$$SWC_n = \frac{SWC_{mean}}{SWC_{max}} \quad (6)$$

ahol SWC_n a normalizált talajnedvesség-érték kezelésenként SWC_{mean} az adott kezelésben mért (Exc, Exr vagy Exrm) órás átlag talajnedvesség érték, míg az SWC_{max} az említett kezelésekben mért maximum talajnedvesség érték.

3.5.3 Mozgóablakos modell-illesztés

A komponensek óránkénti légzés értékeinek becslését megelőzően a megfelelő modell paraméterek kiválasztásához mozgóablakos modell-illesztést végeztünk.

A becslést megelőző adatfeldolgozás a következő lépésekből állt:

- Modell 3-at illesztettük az R_{TR} és R_{TRM} kezelések mérésátlagaira. Az adatelemzés során első lépésben 5 napos mozgó ablakokat alkalmaztunk.
- Pozitív korreláció hiánya esetében 10 napos mozgó ablakokat használtunk. Sikertelen illesztés esetén, azaz ha az r^2 vagy a paraméterek ekkor sem különböztek szignifikánsan nullától, akkor 30 napra növeltük a mozgó ablak intervallumot.
- Ha a környezeti tényezőktől való függés az 5, 10, 30 napos mozgó ablakos illesztések egyikénél sem mutatott korrelációt, akkor a vizsgálati periódus teljes időtartamára (3 év) illesztettük a Modell 3-at (az eljárással kapott modell paraméterek a Mellékletben található linken érhetőek el).
- Minden esetben az első szignifikáns és a legmagasabb r^2 -tel rendelkező modell paraméterek kerültek leválogatásra és felhasználásra a későbbi adatfeldolgozás során.

3.5.4 A komponensek légzésének számítása

Mivel a csövek behelyezése során megváltozott a talajszerkezet és a víztartalom, a komponensek teljes talajlégzésen belüli arányának meghatározásához nem használhattuk direkt módon a mért értékeket. Ezért a következő lépésben a fenti módon leválogatott paraméterek és az Exc kezelésben mért, ASRS által gyűjtött T_s és SWC értékek felhasználásával becsültük az Exr és Exrm kezelések CO_2 -kibocsátás értékeit. A becslésre a már korábban is említett, particionálásból fakadó, kezeléseknél jelentkező talajnedvesség-tartalom változás miatt volt szükség. Az Exr kezelés (gyökérkizárt-kezelés) becsült értékei a heterotróf és mikorrhiza légzésnek feleltethetőek meg ($R_{(het+myc)*}$), míg az Exrm (gyökér- és mikorrhiza kizárt) kezelés becsült értékei a heterotróf légzést (R_{het*}) képviselik.

A különböző talajlégzés komponensek teljes talajlégzésen belüli részarányának meghatározása a becsült Exr ($R_{(het+myc)*}$) és a becsült Exrm (R_{het*}), valamint az Exc (R_s) kezelésben mért értékek felhasználásával történt a (7) és (8) egyenletek szerint.

A becsült mikorrhiza légzés (R_{myc^*}) értékét a becsült gyökérikizárt kezelés légzés értékének és a becsült gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelés légzésértékének különbségeként határoztuk meg:

$$R_{myc^*} = R_{(het+myc)^*} - R_{het^*} \quad (7)$$

A becsült rhizoszférikus légzés (R_{rhizo^*}) értéke a mért teljes talajlégzés érték és a becsült gyökérikizárt kezelés légzésértékének különbségeként került meghatározásra a következő egyenlet alapján:

$$R_{rhizo^*} = R_s - R_{(het+myc)^*} \quad (8)$$

A 3. táblázatban összefoglaltuk a kísérlet során alkalmazott légzésintenzitások megkülönböztetésére használt kezelésenkénti jelöléseket.

3. táblázat: Légzésintenzitások megkülönböztetésére használt jelölések.

A kezelésekben mért értékek	Becsült értékek (a kezelésekben mért értékek alapján)	Számítással levezetett értékek
R_s	-	-
R_{TR}	$R_{(het+myc)^*}$	R_{myc^*}
R_{TRM}	R_{het^*}	R_{rhizo^*}

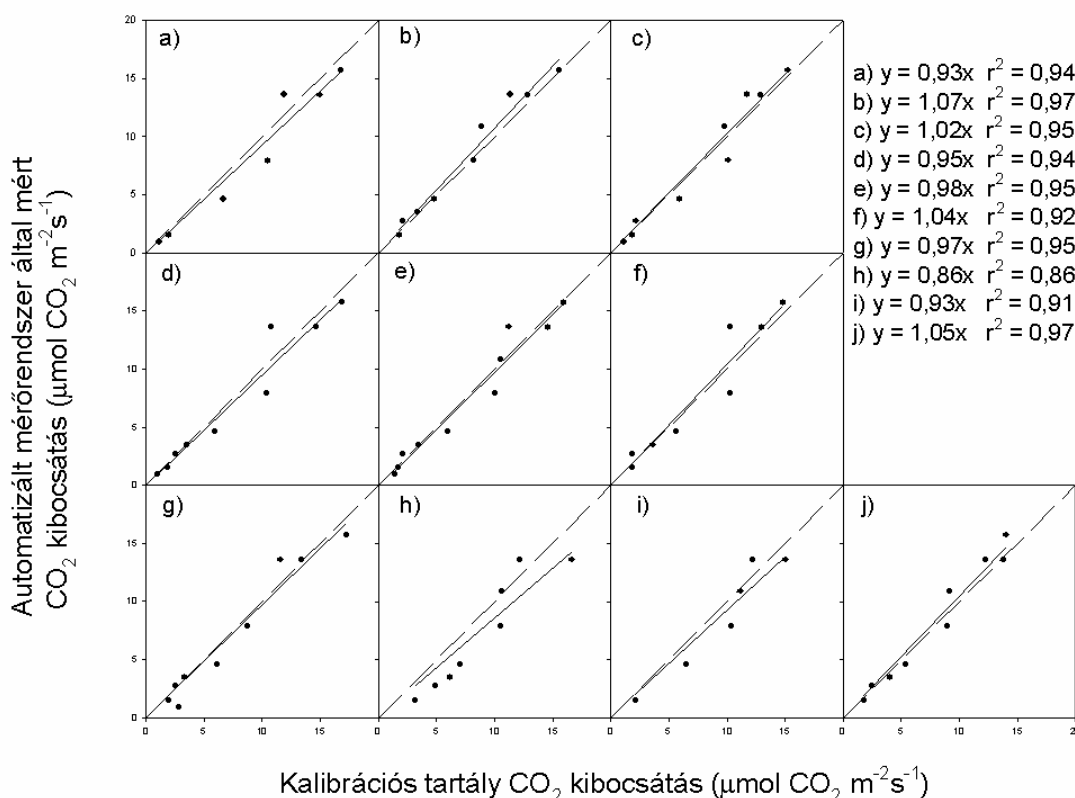
Az adatfeldolgozás, a számítások és modell illesztések mind az R program alkalmazásával valósultak meg (Elzhov et al., 2013; Lemmaron, 2006; R Core Team, 2014; Sarkar, 2008).

4. EREDMÉNYEK

4.1 Kiegészítő vizsgálatok

4.1.1 Mérőműszer kalibrálás

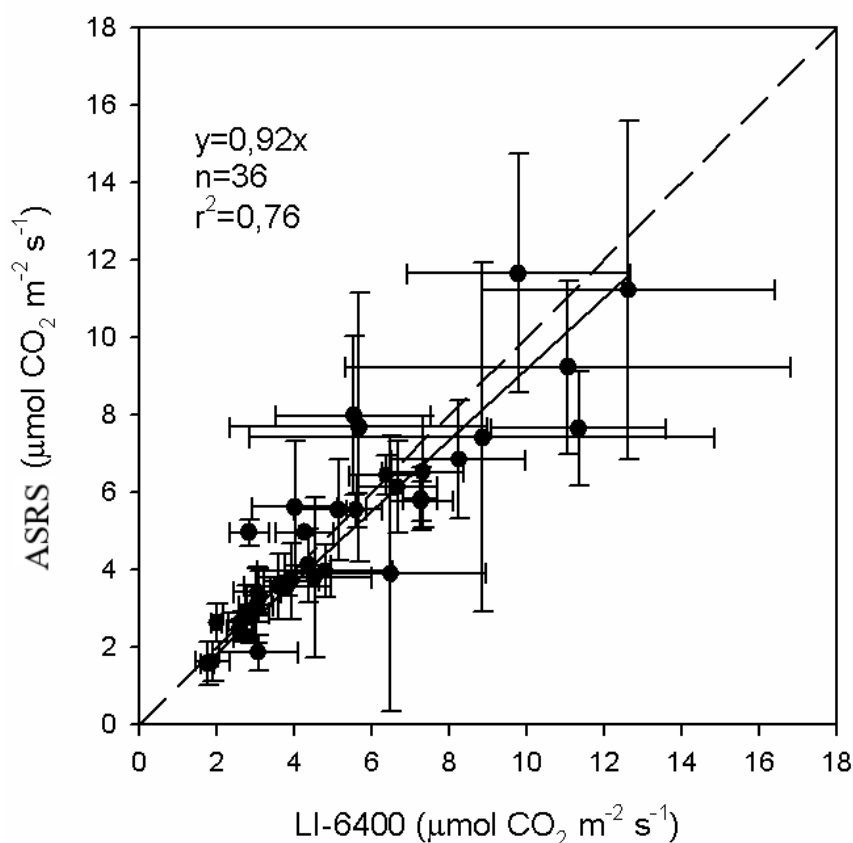
A kalibráló tartályon végzett kalibrálás eredményei kamránként elkülönítve (1–10 db) a 9. ábrán láthatóak. A kalibrációt az egyes kamrák esetében (1–10 kamra) külön-külön végeztük el. A kamránkénti mérésekre történt illesztések eredményei alapján elmondható, hogy az ASRS által mért CO₂-kibocsátás és a kalibrációs tartály CO₂-kibocsátása szoros korrelációt mutatott. Az összefüggés determinációs együttható értékei (r²) 0,86 és 0,97 között változtak, ezzel is igazolva az ASRS mérések megbízhatóságát. A lineáris regresszió tengelymetszete nullára volt állítva. A regressziós együttható értéke átlagosan 0,022-vel (±0,067) tért el az 1-től, ennek alapján a mért CO₂-kibocsátás értékekre egyéb (kamránkénti) korrekciót nem alkalmaztunk.



9. ábra: Az új mérőrendszerrel mért CO₂-kibocsátás adatok a kalibráló tartály CO₂-kibocsátása függvényében, kamránként (1–10). Függőleges tengely: új mérőrendszerrel mért CO₂-kibocsátás ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Vízszintes tengely: kalibrációs tartály CO₂-kibocsátása ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

4.1.2 LICOR-6400-as talajlégzés-mérő rendszer és az ASRS összehasonlítása

A LICOR-6400-as infravörös gázanalizátorral mért szabadföldi talajlégzés-értékek és az automata rendszer által rögzített fluxusok összevetését a 2012–2013-as vizsgálati időszakban összesen 36 mérési alkalom adatai alapján végeztük el, mind a négy évszakot lefedően. Az 10. ábrán az összehasonlításban résztvevő, egyes mérési ciklusokból származó adatok átlaga (LICOR $n = 5$, ASRS $n = 5$) és szórása látható. Páros t-próba alapján az egyes mintavételi időpontokhoz tartozó LICOR és ASRS adatok között nincs szignifikáns különbség ($p = 0,26$). A mérésátlagokra történő lineáris illesztés során kapott determinációs együttható ($r^2 = 0,76$; $p < 0,05$) is a két független rendszer általi becslés közötti szoros összefüggésre utal, illetve az újonnan kifejlesztett mérőműszer megbízhatóságát bizonyítja.

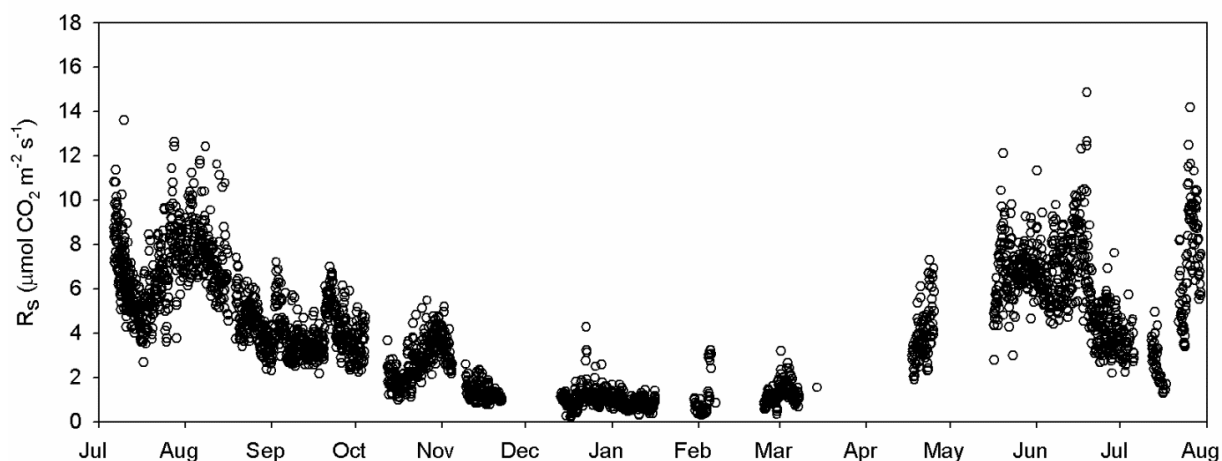


10. ábra: Az új automata mérőrendszer (ASRS) (y-tengely) és a LICOR-6400 által mért (x-tengely) átlagos CO_2 -kibocsátás értékeinek ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) összefüggése, 2012-2013, Bugac.

Az ábrán feltüntetett 36 adat egyes mérési alkalmak átlagát (LICOR $n = 5$, ASRS $n = 5$) és szórását jelöli.

A kapott meredekség (0,92) azt mutatja, hogy az ASRS a LICOR-6400-as rendszerhez képest némileg alulbecsli a CO₂-kiáramlást. A magasabb értéket a LICOR rendszer esetében a kamra talajra helyezésekor a fizikai zavarás eredményezheti (az ASRS-nél a kamrák hozzátétőlegesen két hétig azonos helyen vannak, zavarás nélkül), az enyhe túlnyomás, továbbá a talajlégzés számottevő térbeli variabilitása (Fóti et al., 2014) is okozhatja. Az eltérés kis mértéke is mutatja a kifejlesztett rendszer megbízhatóságát, ami kiegészítve a kvázi folyamatos mérés előnyeivel (éjszakai mérések, eső alatti és utáni mérések) a manuálisan működtetett eszközökhöz képest még inkább indokolja az ASRS használatát.

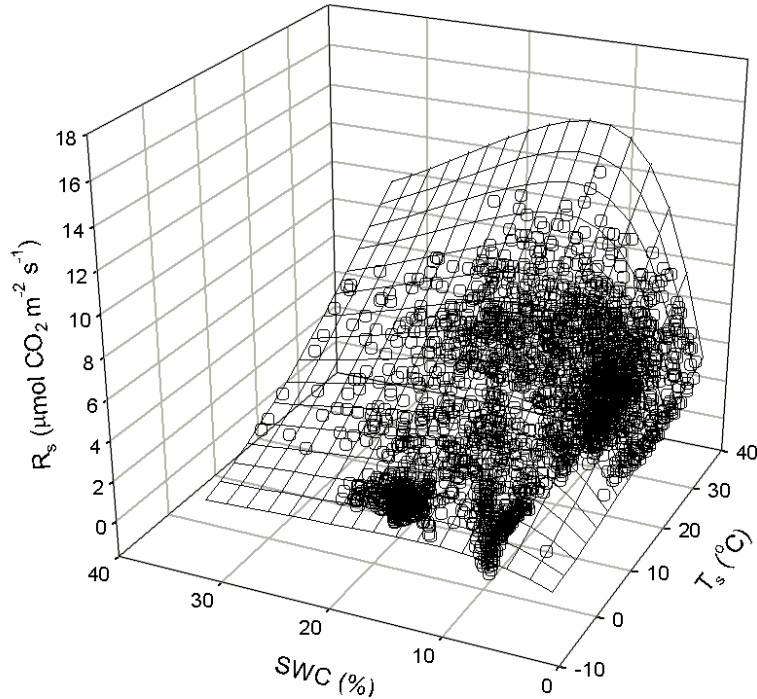
Az ASRS által mért talajlégzés értékekből számított mérésátlagok éves menete (11. ábra) jól tükrözi a talajlégzés szezonális dinamikáját. A mérések során a legmagasabb CO₂-kibocsátás értékeket a nyári időszakban (2012 júliusában, 14,8 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) tapasztaltuk csapadékesemények után. A legalacsonyabb értékek a téli időszakban (2011 december, 0,21 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) fordultak elő. A 2011-2012 mérési időszakban az átlagos R_s értéke 4,12±2,5 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹ volt.



11. ábra: Az automata mérőrendszerrel mért talajlégzés éves menete Bugacon (2011–2012). Egy kör az egy mérési ciklusban mért értékek átlaga.

A 11. ábrán látható adathiányos időszakok a mérőműszer karbantartási folyamatainak, illetve technikai okoknak (pl. hosszabb áramszünet a mérőhelyen) a következményei.

A 12. ábra mutatja be a talajlégzés abiotikus környezeti tényezőktől (T_s, SWC) való függését.

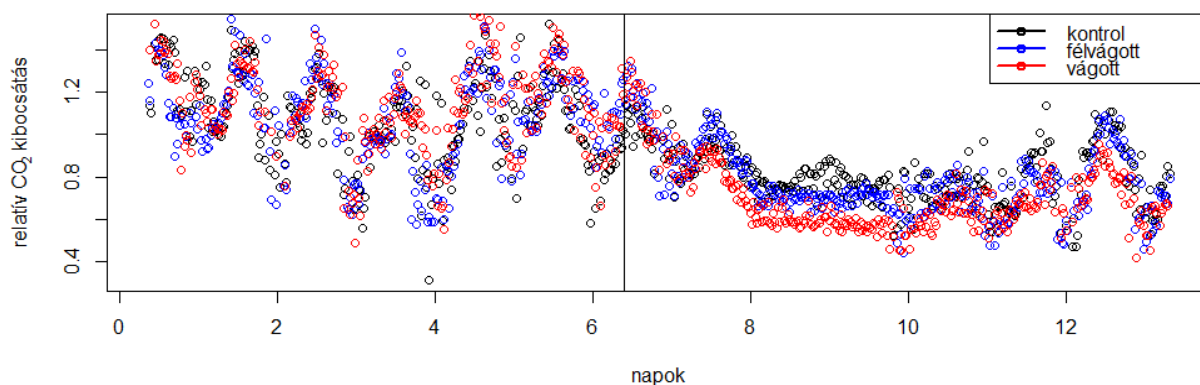


12. ábra: A talajlégzés (R_s) abiotikus hatótényezőktől (T_s : talajhőmérséklet, SWC: talajnedvességtartalom) való függése (1) egyenlet, 2011–2012 adatsor, Bugac). Egy kör az egy mérési ciklusban mért értékek átlaga.

Az ASRS által mért talajlégzés-értékeket a területen korábban a LICOR-6400-as műszerrel manuálisan végzett, többféle időszakból és nagyobb adatmennyiségből származó mérési eredményekkel (Balogh et al., 2011) is összehasonlítottuk. Az összehasonlítás során figyelembe vett paraméterek a következők voltak: 10 °C-on mért talajlégzés érték (R_{10} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), az aktivációs energiához kapcsolódó paraméter (E_0 , Kelvinben kifejezve), az optimális talajnedvesség-tartalom értéke (SWC_{opt} , térfogatszázalékban meghatározva). A korábbi talajlégzés-mérések talajnedvesség-tartalom- és hőmérséklet-függésének vizsgálata során kapott illesztés paramétereit ($r^2 = 0,47$; $R_{10} = 3,47$; $E_0 = 215,223$; $SWC_{opt} = 14,19$) összevetettük az ASRS által mért talajlégzés-értékekre történő ugyanazon illesztés paramétereivel. Elmondható, hogy nincs közöttük jelentős különbség, ezzel is igazolva az ASRS mérések megbízhatóságát. A 10 °C-on mért talajlégzés érték (R_{10}) 2,99, az aktivációs energiához kapcsolódó paraméter (E_0) 208,1, az optimális talajnedvesség-tartalom értéke (SWC_{opt}) pedig 12,43. A nagyszámú adatnak köszönhetően viszont a determinációs koefficiens értéke a korábbihoz képest javult ($r^2 = 0,56$). Az illesztés minden paramétere szignifikáns ($p < 0,001$) volt.

4.1.3 A biomassza vágás talajlégzésre gyakorolt hatása

A 13. ábrán látható a Bugacon végzett biomassza vágás talajlégzésre (K=kontroll, FV=félig vágott, V=teljesen vágott) gyakorolt hatása különböző kezelésekben.



13. ábra: Különböző kezelések relatív CO₂ kibocsátása a biomassza vágást megelőző és a vágást követő időszakban. Jelmagyarázat: fekete a kontroll foltokon mért CO₂ kibocsátás értékeinek átlaga, kék a félig vágott kezelésben mért CO₂ kibocsátás légzésértékeinek átlaga, piros a teljesen levágott biomasszát tartalmazó kezelésben mért CO₂ kibocsátás légzésértékeinek átlaga.

Az ábrán a májusi és júniusi mérésorozat során a különböző kezelésekben rögzített CO₂ kibocsátás félóránkénti átlagai vannak feltüntetve a vágási eseményt megelőző és a biomassza vágást követő időszakban (6-6 nap). A második (júniusi) mérésorozat CO₂ kibocsátás értékei átlagban alacsonyabbak voltak, a szárazabb időszak miatt, azonban ettől függetlenül, átlagoltuk az azonos időponthoz tartozó légzésértékeket, mivel jelen esetben csak a vágás, mint beavatkozás hatására a CO₂ kibocsátásban fellépő változás nyomonkövetését tűztük ki célul. A sebzési légzés következtében megnövekedett légzési intenzitás befolyását elkerülendő (Biró, 2009) a vágást követő nap talajlégzés értékeit nem vettük figyelembe a mért talajlégzés értékek kiértékelése során. Minden kezelés esetében a vágást követően rögzített CO₂ kibocsátás értékeket a vágás előtti időszak átlagához hasonlítottuk. A vágást követően a CO₂ kibocsátás csökkenése figyelhető meg. A félig vágott (FV) biomasszát tartalmazó kezelés légzése 94%-ra, míg a teljesen levágott biomasszát (V) tartalmazó kezelés légzése 84%-ra csökkent a kontrollhoz (K) képest.

A talajlégzés intenzitását az abiotikus és biotikus környezeti tényezők mellett a különféle gazdálkodási módok (pl. legeltetés vagy kaszálás) is eltérő mértékben befolyásolhatják (Li et al., 2011; Shahzad et al., 2012). Gyepekben végzett kísérlet során megállapították, hogy a biomassza vágás hatására a rhizoszférikus „priming effect” és az R_s (SOM mineralizáció) 48 órán belül lecsökkent és a *Lolium perenne* esetében ez a csökkentett SOM-mineralizáció a levágás után egy

hónapig fennmaradt (Shahzad et al., 2012). A legeltetés talaj szerves szén (SOC) tartalmára gyakorolt pozitív és negatív hatását is kimutatták. A növekvő legeltetési intenzitás 6–7%-kal növelte a SOC-ot a C₄ és C₄–C₃ vegyes gyepeknél, de a SOC átlagosan 18%-kal csökkent a C₃-as növények által uralt gyepek esetében, melynek lehetséges magyarázata a C₄-es növények magasabb gyökér-hajtás aránya a C₃-asokhoz képest, mely előnyt jelent a szén allokációban, gyökérváladékok képzésében, valamint a mikorrhiza kapcsolatok mennyiségében egyaránt (McSherry és Ritchie, 2013). Egyes tanulmányok a legeltetést, illetve a kaszálást követő talajlégzés csökkenésről számoltak be rövidtávon, melyet a lecsökkent mennyiségű fotoszintézisből származó szubsztrát ellátottság csökkenésével magyaráztak (Bahn et al., 2008). Hosszú távú vizsgálatokban megfigyelték a legeltetés okozta talajlégzés növekedését is, melyet gyökérnövekedésből adódó intenzívebb gyökérlégzéssel hoztak összefüggésbe (Lou és Zhou, 2006), míg mások a kaszálást követően jelentkező talajlégzés növekedést állapították meg, melyet feltehetően a kaszált területen található magasabb biomassza mennyiség is befolyásolt (Koncz et al., 2015).

4.2 A talajlégzés komponensek vizsgálata

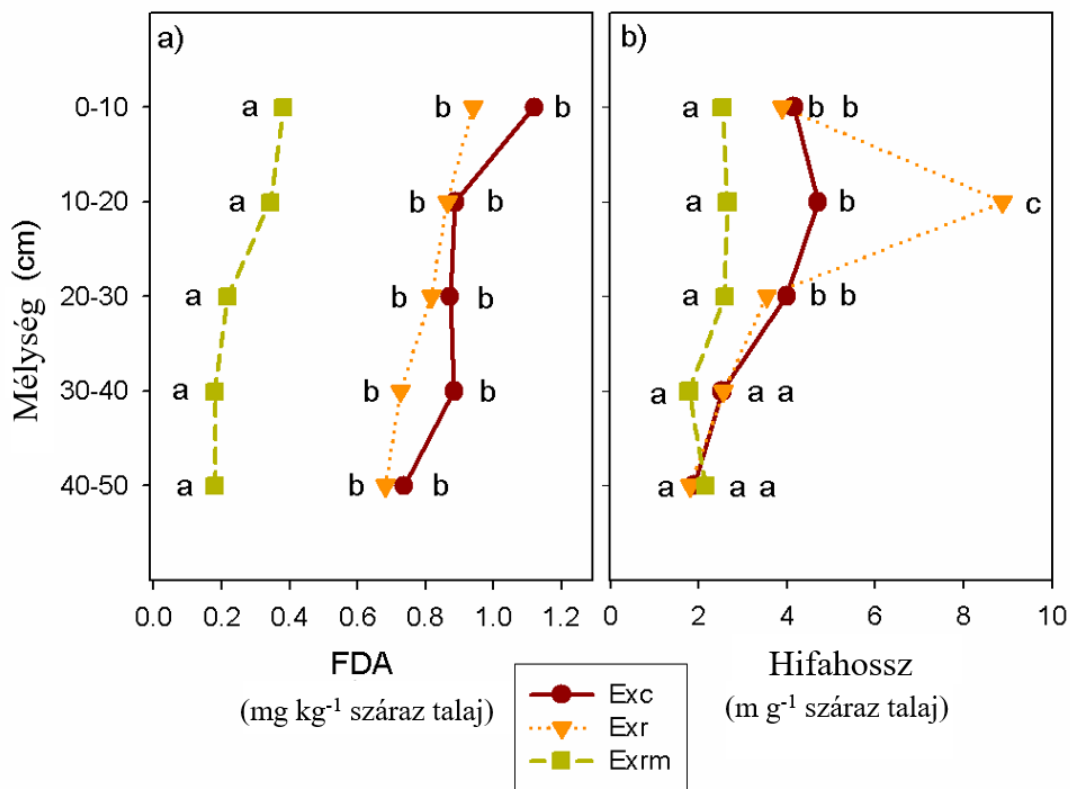
4.2.1 Talaj jellemzők és mikorrhiza elemzés

A vegetációs szezon végén 2011. szeptember 26-án 4 ismétlésben 4 mélységből 15 cm átmérőjű talajmintát vettünk. A talajoldat pH-értéke minden talajrétegben 7 és 9 között változott, és a talajmélység növekedésével párhuzamosan - a térfogatsűrűséghez hasonlóan – növekedett (4. táblázat), míg a TN, TOC és a gyökérbiomassza értéke a talajmélység növekedésével csökkenést mutatott.

4. táblázat: A talaj jellemző tulajdonságai, talajtextúra (homok, vályog, agyag), TN: teljes nitrogén, TOC: teljes szervesszén, pH, gyökérbiomassza, BD: térfogatsűrűség.

Mélység (cm)	Homok (%)	Vályog (%)	Agyag (%)	TN (%)	TOC (%)	pH (KCl)	Gyökér biomassza (kg m ⁻³)	BD (g cm ⁻³)
0-10	81,18	10,79	8,03	0,19	3,04	7,22	15,15	0,998
10-30	81,11	9,62	9,27	0,11	1,79	7,39	9,27	1,55
30-50	83,24	7,51	9,24	0,03	0,47	7,92	3,86	1,59
50-80	81,42	10,25	8,32	0,01	0,19	8,15	1,51	1,66

A mikrobiológiai vizsgálatok eredményei azt mutatták, hogy az Exrm esetében az FDA értékek az összes vizsgált talajmélységben szignifikánsan alacsonyabbak voltak az Exc értékeihez képest (14.a ábra), azonban sem az Exr és Exc, sem az Exr és az Exrm nem különböztek egymástól.



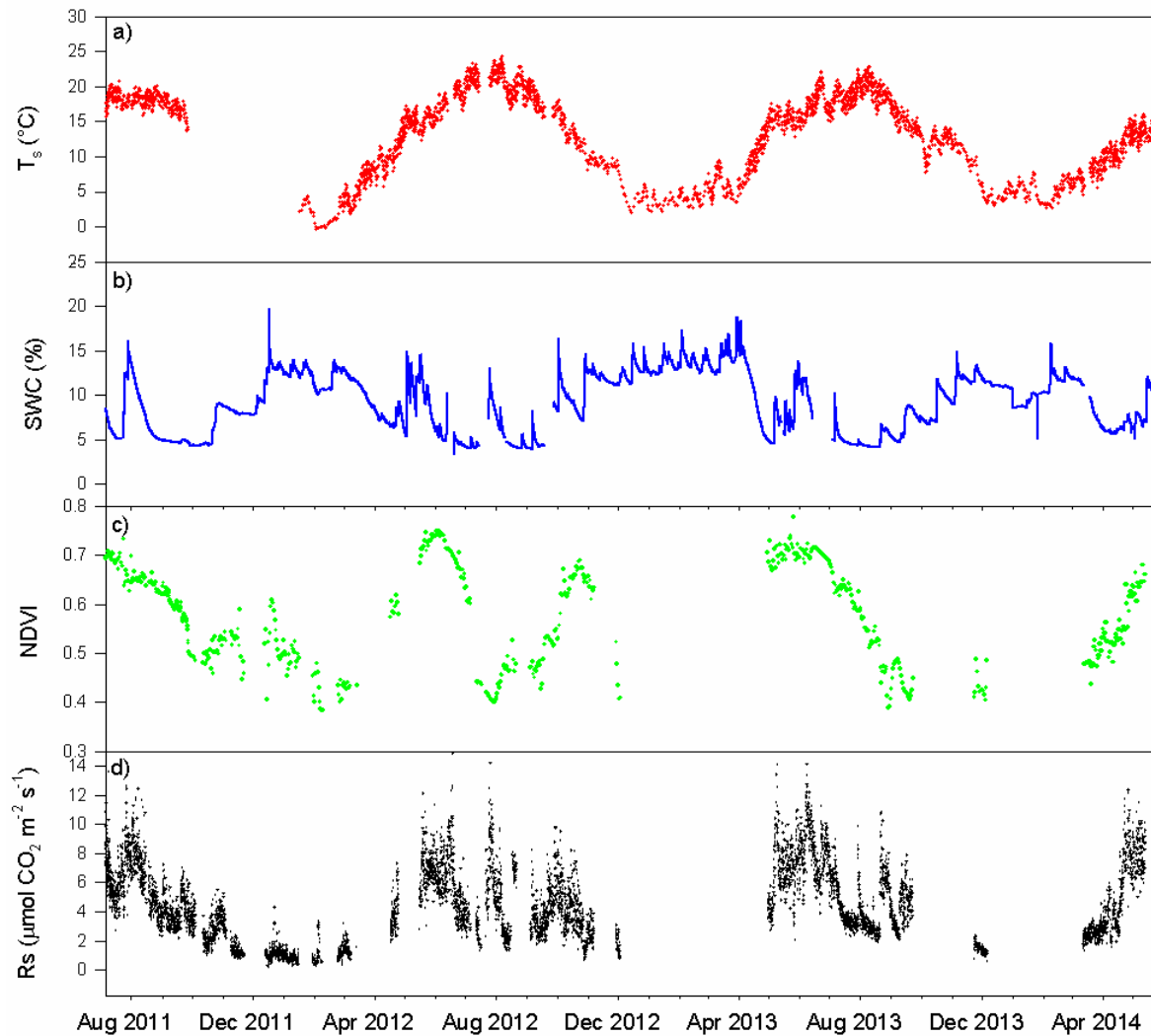
14. ábra: A fluoreszcein-diacetát (FDA) hidrolízis vizsgálat (a) és hifahossz meghatározás (b) eredményei kontroll foltok (Exc), gyökérkizárt kezelés (Exr), gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelés (Exrm) esetében különböző talajmélységekben. A rétegek közötti szignifikáns különbséget ($p < 0,05$) eltérő betű jelöli.

A hifahossz vizsgálat esetében (14.b ábra) az Exc és Exr hasonló értékeket mutat minden talajmélységben, kivéve a 10-20 cm-es réteget, ahol a hifa hosszúság az Exr-ben szignifikánsan nagyobb volt, mint az Exc kezelésben mért érték. A hifahossz az Exrm esetében szignifikánsan kisebb volt a felső talajrétegekben (0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm) az Exc kezelés értékeihez képest. Az Exr kezelésben az Exc kezeléshez viszonyított magasabb hifa sűrűség lehetséges magyarázata az, hogy a 10-20 cm-es talajréteg kevésbé van kitéve a napi kiszáradásnak-újranedvesedésnek, így vízellátottsága, valamint a gyökerek hiánya kedvező körülményeket teremtett a mikorrhiza filamentumok számára, ezáltal lehetőséget nyújtva az elterjedésre és a tápanyag források jelentősebb mértékű felhasználására. Az Exr és a Exc mikrobiológiai

enzimaktivitása hasonló értékeket mutatott, mely feltehetően a gombák által a mikrobák számára biztosított hasonló exudátum mennyiség miatt tapasztalható. A szakirodalomban közölt AM hifa hosszúságok például Mummey és Rillig (2008) hasonlóak a jelen vizsgálat eredményeivel (1,9-8,8 m g⁻¹ talaj).

4.2.2 Környezeti tényezők és a teljes talajlégzés

A vizsgálati időszak során mért környezeti változók eredményei a 15. ábrán láthatóak. A talaj 5 cm-es mélységében félóránként mért T_s értékek (15.a ábra) -0,4 és 24,6 °C között és a felső 5 cm-en mért félórás térfogatszázalékban kifejezett SWC értékek (15.b ábra) 3,4 és 19,7% között mozogtak. 2012-ben és 2013-ban – amikor teljes évnvi mérési adatok állnak rendelkezésünkre – a T_s éves átlaga 12,3 °C és 11,4 °C, míg az SWC 9,1% és 9,9% volt. Az éves csapadékösszeg 2011-ben 436 mm, 2012-ben 431 mm volt, mely értékek alacsonyabbak a területen mért tízéves átlaghoz képest (575 mm), míg 2013-ban és 2014-ben az éves csapadékösszeg 590 mm és 806 mm volt. A bugaci csernozjom jellegű humuszos homoktalajon található gyep tekintetében a szénmérleg éves változékonyságát az éves csapadékösszeg önmagában befolyásolja, így az említett gyep könnyen forrássá válhat még akkor is, ha egy adott évben kisebb csapadék hiány jelentkezik. A 2010-es év bőséges csapadékmennyiségének köszönhetően (961 mm). 2011-ben a gyep szén elnyelőként funkcionált (-135 g C m⁻² év⁻¹). 2012-ben szén forrásként (38 g C m⁻² év⁻¹) működött, 2013-ban és 2014-ben pedig enyhe nyelő aktivitást mutatott (-64 g C m⁻² év⁻¹ és -35 g C m⁻² év⁻¹) (Koncz et al., 2015). A nettó ökoszisztéma gázcsere (NEE) és a csapadék összeg között szoros összefüggés van, azonban ez talajtípusonként eltérő (Pintér et al., 2008).

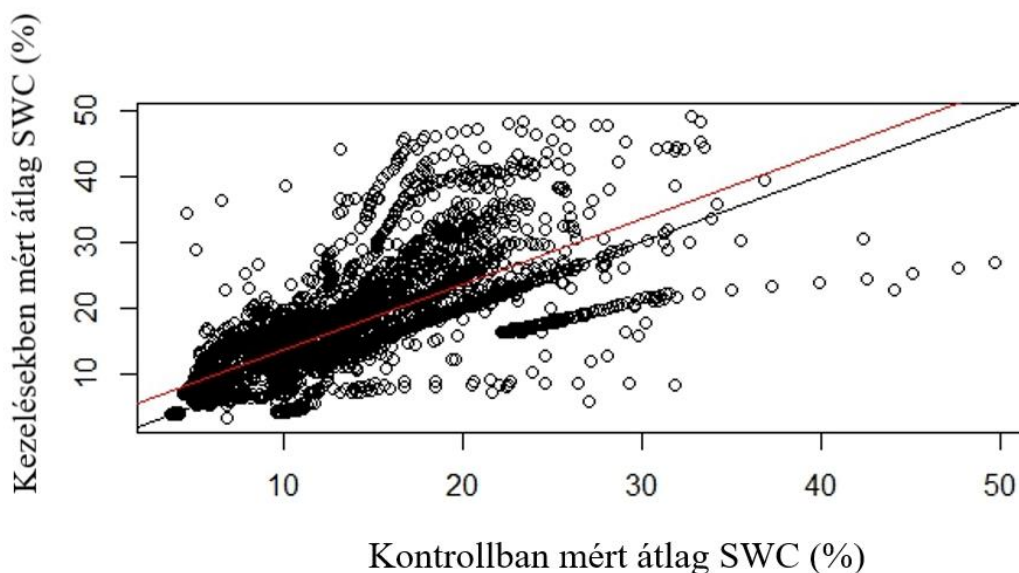


15. ábra: Az 5 cm-en mért félórás talajhőmérséklet értékek (T_s , °C) – piros vonallal (a), a talaj felső 5 cm-én mért félórás talajnedvesség tartalom (SWC, %) értékei – kék vonallal (b), napi NDVI értékek – zöld vonallal (c), kontroll foltokon mért talajlégzés mérésátlagai ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) – fekete pontokkal (d) jelölve a mérési időszakra vonatkozóan (2011-2014, Bugac).

A maximális T_s érték (24,6 °C) 2012 júniusában és a legmagasabb SWC érték (19,7%) 2011 decemberében volt tapasztalható az Exc kezelésben. A minimum T_s értéket (-0,4 °C) 2012 februárjában és a legalacsonyabb SWC értéket (3,4%) 2012 júniusában mértük. A vegetációs indexek segítségével, mint pl. az NDVI, lehetőség nyílik a biomassza relatív mennyiségének becslésére. A vegetációs indexek pozitívan korrelálnak a zöld biomassza mennyiségével, így alkalmasak a növényzet növekedésének nyomon követésére (Koncz, 2016). Az NDVI értéke (15.c ábra) a vizsgálati időszakban 0,38 és 0,78 között változott, mely a 2012-es nyári szárazságot

követően kifejezett másodlagos növekedést mutat. A kontroll foltokban mért talajlégzés értékek 2011-ben (15.d ábra) a vegetációs periódus alatt érik el maximum értéküket, majd júliustól csökkenést mutatnak. A következő évek őszi időszakában egy másodlagos aktív periódus látható. A kontroll kezelés minimum CO₂-kibocsátása (0,21 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) 2011 decemberére tehető, maximális értéke pedig (15,38 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) 2013 májusában figyelhető meg. A teljes vizsgálati időszakban a talaj átlagos CO₂-kibocsátása 4,49±2,74 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹ az R_s, 3,55±2,28 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹ az R_{TR} és 2,84±1,76 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹ volt az R_{TRM} esetében. Az R_s, R_{TR} és R_{TRM} értékek szignifikánsan különböztek egymástól (p < 0,001), de bizonyos esetekben - az aszályos időszakokat követő csapadék esemény után - a talaj CO₂-kibocsátása magasabb volt az R_{TR} és R_{TRM} esetében a mért R_s értékekhez képest. A talajszerkezet és a növényzettel való borítottság is befolyásolja a talajlégzés mértékét. A tapasztalt eltérés a kezelések kialakításakor jelentkező bolygatás (kiásás, szitálás) során megváltozott talajszerkezet, valamint a kezelésekből hiányzó, transzspiráló növényi részek miatt tapasztalható, mely befolyásolja a kezelések válaszreakcióinak dinamikáját (Cable et al., 2008; Heinemeyer et al., 2012a).

Az SWC-t a három kezelés mindegyikében (Exc, Exr, Exrm) mértük. Az Exr és Exrm kezeléseknél rögzített SWC értékek nem különböztek egymástól szignifikánsan, viszont az Exc kezelésben mért SWC szignifikánsan különbözött (t-próba, p < 0,001) az Exr és Exrm kezelésektől. A 16. ábrán a kontroll foltokon mért átlag SWC értékek (térfogatszázalékban) és a kezeléseknél mért átlag SWC értékek (térfogatszázalékban) közötti kapcsolat látható.



16. ábra: A kontroll foltokon mért átlag SWC értékek és a kezeléseknél mért átlag SWC értékek (térfogatszázalékban) közötti kapcsolat. Az illesztés meredeksége 0,99 (p < 0,001). Feketével az 1:1 vonalat, pirossal a lineáris regressziót tüntettük fel.

A 16. ábrán jól megfigyelhető a különböző kezelések (gyökérkizárt kezelés, gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelés) és a kontroll foltokon mért SWC értékek közötti eltérés, mely a gyökérkizárásos módszer alkalmazásának következménye. Az Exr és Exrm kezelésekben az SWC értékek szignifikánsan (5%-kal) magasabbak voltak, mint a kontroll kezelésben rögzített értékek. A Módszerek fejezetben leírt módon korrigáltuk ezt az eltérést.

4.2.3 A talajlégzés komponensek teljes talajlégzésen belüli arányának becslése

Modell-illesztések

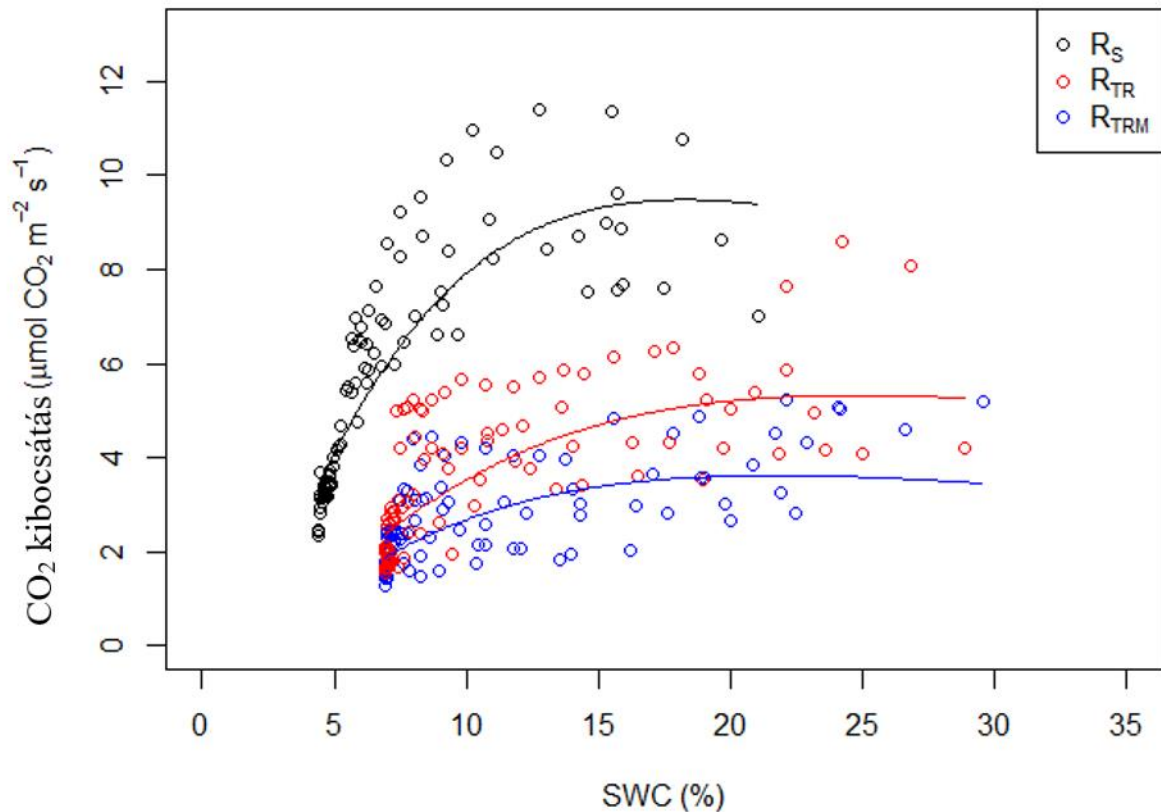
A három alkalmazott modell illesztését követően kapott paraméterek (5. táblázat) azt mutatták, hogy a Modell 3 (3. egyenlet), ahol a talajhőmérséklet, a talajnedvesség-tartalom és a vegetációs index (NDVI) független változóként volt jelen, jobbnak bizonyult a másik két modellhez képest. Az említett modell a különböző kezelésekben tapasztalható talajlégzésbeli variancia 66%-át (R_s esetében), 52%-át (R_{TR} esetében), és 56%-át (R_{TRM} esetében) magyarázta, mely mindhárom esetben magasabb a többi modellhez viszonyítva, ami az autotróf komponens CO_2 felvétel (fotoszintézis) és szén-allokáció iránti érzékenységét hangsúlyozza (Hopkins et al., 2013).

5. táblázat: A vizsgálati időszakból származó talajlégzés adatokra illesztett modell paraméterek ($p < 0,001$). A modellek a kontroll foltok CO_2 -kibocsátásának mérésátlagaira (R_s), a gyökérkizárt kezelésben mért légzés (R_{TR}) mérésátlagaira, a gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelésben mért légzés (R_{TRM}) mérésátlagaira lettek illesztve. R_{10} a $10\text{ }^\circ\text{C}$ -on vett talajlégzési ráta ($\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$), E_0 az aktivációs energiához kapcsolódó paraméter Kelvinben kifejezve, SWC_{opt} a talajlégzés szempontjából optimális talajnedvesség tartalom (%), d egy hozzáadott modell paraméter. AIC = A legjobb modell kiválasztásához használt "Akaike Information Criterion".

		r^2	R_{10}	E_0	SWC_{opt}	d	AIC
Modell 1	R_s	0,43	2,67	159,04	-	-	54 057 752
	R_{TR}	0,29	2,16	156,81	-	-	23 562 059
	R_{TRM}	0,31	1,64	176,42	-	-	19 613 612
Modell 2	R_s	0,56	3,15	221,14	14,89	-	54 056 595
	R_{TR}	0,39	2,53	224,07	21,57	-	23 561 888
	R_{TRM}	0,37	1,92	251,05	23,56	-	19 613 614
Modell 3	R_s	0,66	0,99	195,87	14,66	2,10	54 054 889
	R_{TR}	0,52	0,70	183,15	21,83	2,40	23 560 732
	R_{TRM}	0,56	0,47	202,18	22,64	2,62	19 611 695

Az AIC és az r^2 eredmények alapján a Modell 3-at használtuk az Exr és Exrm kezelések CO_2 -kibocsátás értékeinek becslése során (5. táblázat).

A Modell 4 a talajlégzés SWC függésének kezelésenkénti bemutatására szolgál. A 2013 nyarának aszályos időszakára vonatkozó napi SWC és a napi átlag légzés értékek (R_s , R_{TR} és R_{TRM}) közötti összefüggés a 17. ábrán látható.



17. ábra: A napi átlag talajlégzés értékek a napi átlag talajnedvesség értékek (SWC, %) függvényében 2013 nyarán.

Jelmagyarázat: fekete pontok (R_S) a kontroll foltokon mért napi átlag talajlégzés; piros pontok (R_{TR}) a gyökérkizárt kezelésben mért napi átlag légzés értékek; kék pontok (R_{TRM}) a gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelésben mért napi átlag talajlégzés értékek.

A görbék a Modell 4 illesztést ábrázolják.

Az illesztett modell kezdeti meredeksége nagyobb az R_S esetében, mint R_{TR} vagy R_{TRM} esetében (17. ábra), mely azt igazolja, hogy a talajlégzés SWC érzékenysége komponensenként eltérő (Moyano et al., 2013, 2012; Wang et al., 2013). Az illesztés paraméterei és az illesztés r² értéke a 6. táblázatban kerül bemutatásra.

6. táblázat: A Modell 4 illesztését követően kapott r^2 értékek és az illesztés paraméterei. Az illesztés a 2013 nyarán mért R_s , R_{TR} és R_{TRM} napi átlagaira történt. Az együtthatók és a modell illesztés szignifikancia szintje minden esetben $p < 0,0001$.

	r^2	R_{opt}	SWC_{opt}
R_s	0,81	9,48	18,3
R_{TR}	0,55	5,32	24,8
R_{TRM}	0,37	3,62	21,7

Az illesztés paramétereinek segítségével került meghatározásra a kezelések talajlégzésének talajnedvesség tartalomtól való függése. Az SWC érték minimumról optimális talajnedvesség értékre történő növekedése (SWC_{opt} a Modell 4-nél) az R_s esetében 175%-os, R_{TR} -nél 127%-os, míg R_{TRM} esetében 93%-os növekedést eredményezett, mely az autotróf komponens talajnedvességgel szembeni nagyobb érzékenységre utal.

Carbone és munkatársai (2011) fenyőerdei ökoszisztémában azt találták, hogy a mikrobiális légzés gyorsabban követi a csapadék eseményeket, mint a gyökérlégzés. Egy CO_2 allokációs tanulmányban (Sanullah et al., 2012) azt is megállapították, hogy a fűfélék gyökérlégzése a szárazságra adott válaszként csökkenést mutatott, míg a mikrobiális légzésre a szárazság kevésbé gyakorolt hatást.

A fotoszintetikus aktivitás és szén-allokáció mikorrhiza légzésre gyakorolt hatása

Feltételeztük, hogy a CO_2 asszimiláció R_s -re és R_{TR} -re gyakorolt hatása a mikorrhiza légzés és a fotoszintetikus aktivitás közötti kapcsolatot jelzi (Bahn et al., 2006; Moyano et al., 2007). A következő lépésben a napi GPP összeg és az R_M (5. egyenlet) napi átlagai közötti korrelációt vizsgáltuk különböző time lag-ekkel, havonkénti bontásban (7. táblázat).

Pozitív korreláció figyelhető meg márciusban, áprilisban, májusban, júliusban, augusztusban, októberben, novemberben és decemberben. Az R_M és a GPP között szignifikáns a korreláció 0 és 13 napos time lag esetén, mely maximumát a nulladik napon érte el ($r_p = 0,83$; $n = 28$; $p < 0,01$; 7. táblázat). Áprilisban a 0-tól a 7. napig tartó korreláció 2. napján tapasztalható a maximum ($r_p = 0,47$; $n = 40$; $p < 0,01$), míg májusban a korreláció maximuma 0 napos késéssel jelentkezett ($r_p = 0,27$; $n = 62$; $p < 0,05$). Júliusban 0 és 12 nap között található szignifikáns korreláció a 0 time lag-nél (ugyanazon napon belül) jelentkező maximális értékkel ($r_p = 0,37$; $n = 82$; $p < 0,01$). Augusztusban szignifikáns értékek a 0 és 10 nap közötti időszakban mutatkoztak, melynek

maximuma az 1. napra tehető ($r_p=0,44$; $n=80$; $p<0,01$). Október hónapban 0 és 4 nap között figyelhető meg korreláció a nulladik napon jelentkező maximummal ($r_p=0,75$; $n=55$; $p<0,01$). Novemberben a szignifikáns korreláció a 0 és 9 nap közötti időszakban jelentkezett, maximumát a 0 time lag-nél érte el ($r_p=0,64$; $n=35$; $p<0,01$), míg decemberben a korreláció a 0 és 13 napos késések között mutatott szignifikáns összefüggést, a maximum a 0 time lag-nél ($r_p = 0,68$; $n = 28$; $p < 0,01$) volt megfigyelhető.

7. táblázat: A GPP napi összege és a mért mikorrhizális légzés napi átlaga közötti korrelációs analízis eredményei (r_p : havi maximális korrelációs együttható, * = szignifikáns $p < 0,01$, ns = nem szignifikáns, Lag: „time lag” a maximális korrelációnál napokban kifejezve).

Hónapok	r_p	Lag
Január	0,138311 ^{ns}	5
Február	0,524055 ^{ns}	5
Március	0,833256*	0
Április	0,470804*	2
Május	0,271227*	0
Június	0,190435 ^{ns}	0
Július	0,365501*	0
Augusztus	0,443226*	1
Szeptember	-0,00521 ^{ns}	4
Október	0,747715*	0
November	0,638979*	0
December	0,676881*	0

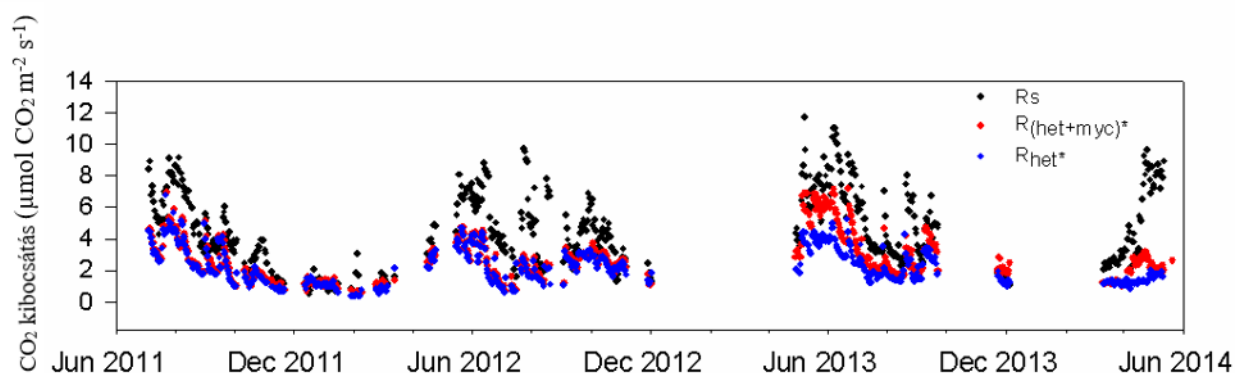
Más kutatási eredményekhez hasonlóan (Moyano et al., 2007) az aktív periódusokban a GPP és az R_M között eltelt idő 0-2 nap, ami a fotoszintézisből származó szubsztrátok gyors transzlokációjára utal. A GPP és R_M közötti szignifikáns korrelációk maximum értéke márciusban,

májusban, júliusban, októberben, novemberben és decemberben nulla napos eltolódással, augusztusban 1 napos, áprilisban pedig 2 napos eltolódással volt megfigyelhető. A legmagasabb korrelációs együttható márciusban ($r_p = 0,83$) jelentkezett, a leggyakoribb time lag pedig nulla napnak bizonyult.

A becsült talajlégzés komponensek részaránya

A kísérleti technikák következtében a környezeti tényezőkben fellépő szignifikáns változás (esetünkben a kezelésekből jelentkező talajnedvesség-tartalom növekedés) erősen módosíthatja a teljes talajlégzést (Moyano et al., 2013; Prolingheuer et al., 2014), ezért ennek figyelembe vétele szükséges az adatok értékelése során. Az alkalmazott módszerből eredő eltérés korrekciójaként a kezelésekből származó CO_2 kibocsátás értékeit a korábban részletezett módon a Modell 3 segítségével becsültük, a megfelelő modell paraméterek kiválasztásához mozgóablakos modell-illesztést használtunk.

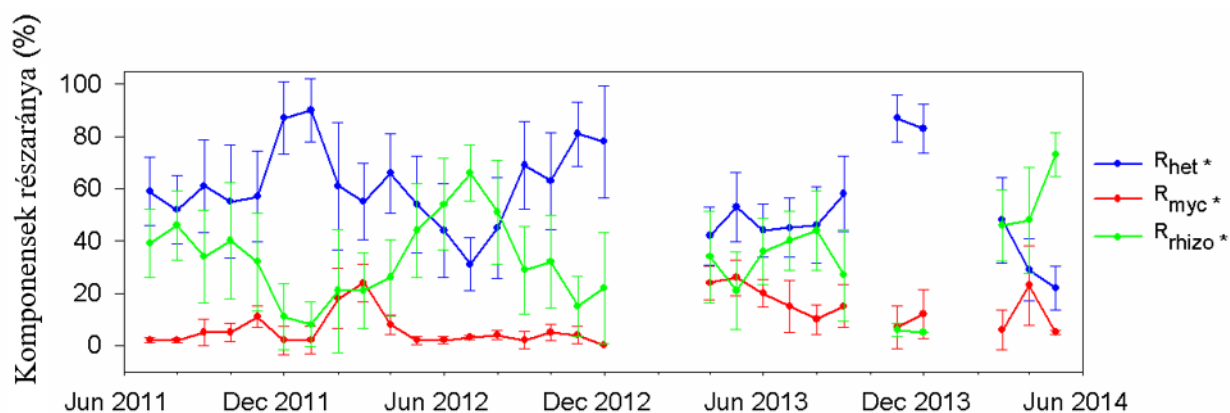
A (mért) R_s értékek és a becsült komponensek $R_{(\text{het}+\text{myc})^*}$ és R_{het^*} éves menete a 18. ábrán látható. A becsült CO_2 kibocsátás átlagértékei a 3 éves időszakra vonatkozóan $2,65 \pm 1,51 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ $R_{(\text{het}+\text{myc})^*}$ és $2,22 \pm 1,24 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ R_{het^*} esetében. A T_s és SWC különbségek miatt ezek az adatok 25% -kal alacsonyabbak voltak, mint az R_{TR} -ben mért értékek és 22% -kal alacsonyabbak, mint az R_{TRM} -ben mért értékek.



18. ábra: Kontroll foltokon mért napi átlag talajlégzés értékek (fekete pontok – R_s) és a különböző kezelésekre becsült napi átlag légzés értékek a vizsgálati időszakban. Jelmagyarázat: piros pontok ($R_{(\text{het}+\text{myc})^*}$) a gyökérkizárt kezelésben becsült CO_2 kibocsátás értékeit, kék pontok (R_{het^*}) a gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelésben becsült CO_2 kibocsátás értékeit jelölik.

A komponensek relatív részaránya (a gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelésben becsült CO_2 kibocsátás értékei (R_{het^*}), a becsült mikorrhiza légzés (R_{myc^*}) értékei, és a becsült rhizoszférikus légzés (R_{rhizo^*}) értékei) a (7) és (8) egyenlet alapján került meghatározásra. Az R_{het^*} komponens

teljes talajlégzésen belüli részaránya (19. ábra) átlagosan $55\pm 21\%$ volt a 3 éves vizsgálati időszak során. Az R_{myc*} teljes talajlégzéshez való hozzájárulása $9\pm 9\%$, míg a R_{rhizo*} aránya átlagosan $36\pm 21\%$ -ra tehető.



19. ábra: Becsült komponensek teljes talajlégzésen belüli részarányainak havi átlagaiból adódó éves menete a vizsgálati időszak során (2011-2014).

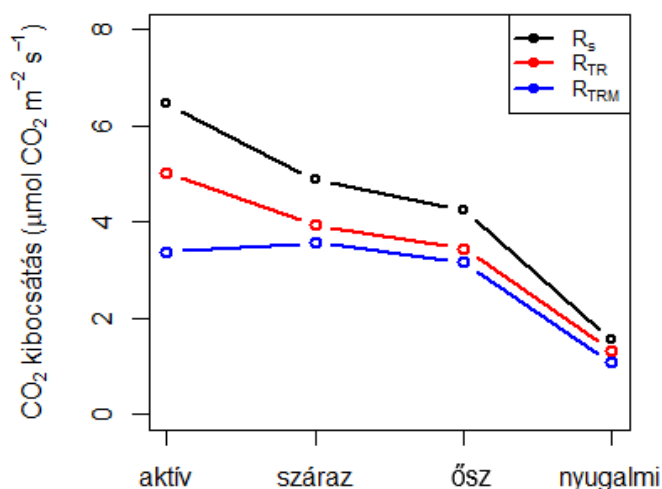
Jelmagyarázat: kék vonal (R_{het*}) a becsült heterotróf légzést, piros vonal (R_{myc*}) a becsült mikorrhiza légzést, zöld vonal (R_{rhizo*}) a becsült rhizoszférikus légzést jelöli.

Az autotóf és heterotróf komponensek részaránya eltérő volt az aktív és a nyugalmi időszak alatt, melynek elkülönítése a napi átlag T_s érték alapján történt (aktív periódus = azok a napok, melyeken az átlag $T_s > 5\text{ °C}$, nyugalmi periódus = azok a napok, melyeken az átlag $T_s \leq 5\text{ °C}$). Az R_{het*} és R_{rhizo*} komponensek átlagos részaránya a teljes talajbeli CO_2 -kibocsátáson belül $52\pm 19\%$ és $39\pm 20\%$ az aktív periódus alatt, míg az irodalmi adatokkal összehangban $70\pm 25\%$ és $21\pm 21\%$ a nyugalmi időszak során. A nyugalmi periódusban a R_{het*} részarányának növekedése, míg a R_{rhizo*} arányának csökkenése tapasztalható a növekedési periódushoz képest, ami a gyökerek fotoszintetikus ellátottságának csökkenésével és a növények nyugalmi állapotával magyarázható (Byrne és Kiely, 2006). Az R_{myc*} részaránya szintén változik az év során, azonban átlagban sokkal kiegyenlítettebb a másik két komponenshez képest, ugyanis átlagosan $9\pm 9\%$ -ot ért el mind az aktív, mind pedig a nyugalmi időszakban.

A talajlégzés komponenseinek napi variabilitása

Az évszakos változékonyság mellett az egyes komponensek CO_2 -kibocsátásának napi szintű dinamikája is megfigyelhető (Balogh, 2019). A talajlégzés napi variabilitását jelentősen befolyásolja a hőmérséklet, talajnedvesség és a szén-allokáció. A vizsgálati időszakra vonatkozóan az NEE, a levegő hőmérséklete (T), az SWC és az NDVI alapján 4 fenológiai fázist (aktív periódus,

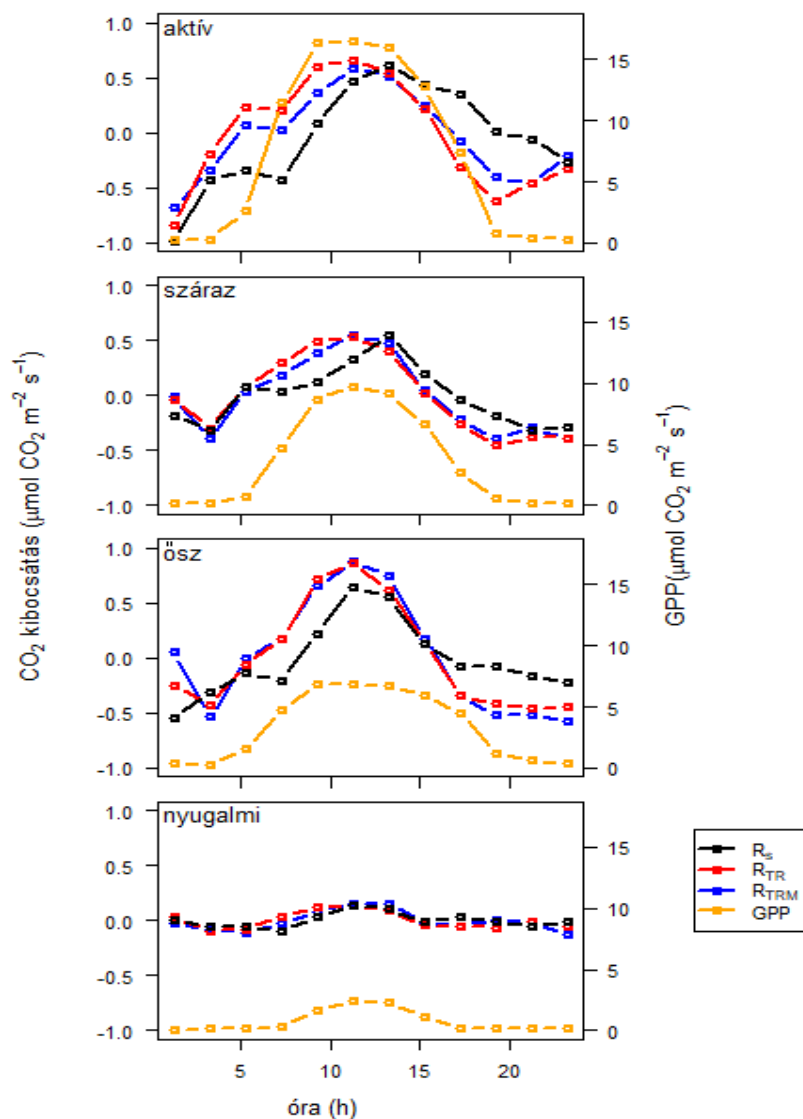
száraz időszak, őszi periódus és nyugalmi időszak) különítettünk el, melynek részletes leírása Balogh et al. (2019) munkájában olvasható. A különböző kezelésekben mért légzésérték-átlagok fenológiai fázisonkénti változása a 20. ábrán látható a teljes vizsgálati periódusra vonatkoztatva.



20. ábra: Különböző kezelésekben mért légzésérték-átlagok fenológiai fázisokra bontva. Jelmagyarázat: fekete kör (R_s) a kontroll foltokon mért talajlégzés értékek átlagait, piros kör (R_{TR}) a gyökérkizárt kezelésben mért légzésértékek átlagait, kék kör a gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelésben (R_{TRM}) mért légzésértékek átlagait jelölik különböző időszakokra bontva a teljes vizsgálati periódusra vonatkoztatva.

A 20. ábrán feltüntetett eredmények alapján megállapíthatjuk, hogy a kezelésenkénti légzésintenzitások fenológiai fázisonként változnak, azonban az is jól látható, hogy az R_{TRM} kezelés légzésintenzitását az SWC változása kevésbé befolyásolja, ahogyan azt a korábbi eredményekben is láttuk, az R_s és R_{TR} kezelések légzésintenzitásához képest. A száraz időszak (aszály) ideje alatt R_s és az R_{TR} átlagosan 36%-kal csökkent, míg R_{TRM} kevésbé érzékenyen reagált és 26%-os csökkenést mutatott.

Az éves menetben tapasztalt szórások magyarázatát keresve az egyes komponensek napi változékonyságát, azaz a napi átlaghoz viszonyított eltérésének mértékét is megvizsgáltuk a különböző fenológiai fázisokban (21. ábra).



21. ábra: Különböző kezelések légzésértékeinek napi variabilitása, az átlagtól való eltérése. Jelmagyarázat: feketével (R_s) a kontroll foltokon mért talajlégzés értékek átlagtól való eltérése, pirossal (R_{TR}) a gyökérkizárt kezelésben mért légzésértékek átlagtól való eltérése, kékkel a gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelésben (R_{TRM}) mért légzésértékek átlagtól való eltérése, sárgával pedig a bruttó primer produkció (GPP) van feltüntetve.

Az R_{TRM} a maximumát 12-14 óra között éri el minden fenológiai fázisban, míg az R_{TR} korábban, 11 és 11:30 óra között éri el a maximumát az aktív, a száraz és a nyugalmi időszakban. Az aktív periódusban R_s maximuma jóval később, 14:30 órakor jelentkezik. GPP értéke 11:15 órakor volt a legmagasabb az aktív és a száraz periódusban, az őszi és a nyugalmi időszakban pedig 12:45-kor érte el a maximum értékét. Eredményeink azt mutatják, hogy az R_{TR} átlagtól való eltérése magasabb a reggeli órákban R_s és R_{TRM} értékeihez képest minden fenológiai fázisban, azonban az aktív időszakban különösen jól megfigyelhető. Ennek magyarázata, hogy ebben az időszakban jut hozzá az előző napi fotoszintézisből származó szubsztrátokhoz. A délutáni órákban a szubsztrát-kimerültség folytán R_{TR} esetében tapasztalható a legnagyobb csökkenés is, ellentétben R_s értékeivel, ahol az aznapi fotoszintézisből származó szubsztrátokhoz való hozzáférés biztosított. A nyugalmi időszakban kevésbé mutatkozik meg ez az eltérés, kiegyenlítettebbek a légzésintenzitások, azonban itt is látható, hogy az R_{TR} értékei a reggeli órákban magasabbak,

délután pedig jobban lecsökkennek a másik két kezeléshez képest. Eredményeink rávilágítanak a fotoszintézis talajlégzésre gyakorolt hatására a szubsztrát ellátottságon keresztül, valamint kiemelik a kettő közötti időbeliség fontosságát (Kuzyakov és Gavrichkova, 2010; Savage et al., 2013; Vargas et al., 2011).

5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

A doktori munka új tudományos eredményei a következő pontokban foglalhatóak össze:

1. Bebizonyítottuk, hogy az újonnan kifejlesztett nyílt rendszerű, automata talajlégzés-mérő rendszer megbízható és alkalmas a talajlégzés folyamatos rögzítésére, így a talajlégzés napi és éves változékonyságának tanulmányozására.
2. Modell-illesztéseket követően megállapítottuk, hogy az általunk használt modellek közül az abiotikus tényezők mellett (talajhőmérséklet, talajnedvesség) a biotikus független változót (vegetációs index, NDVI) is magába foglaló modell mutat legszorosabb összefüggést a talajlégzéssel, mely az autotróf komponens CO₂-felvétel iránti érzékenységre utal.
3. A talaj-nedvességtartalom és a napi átlag légzés értékek közötti analízissel kimutattuk a különböző komponensek eltérő aszály-érzékenységét, mely alapján megállapítottuk, hogy a heterotróf légzési komponens kevésbé érzékenyen reagál a talaj szárazodásra.
4. Megvizsgáltuk a napi GPP összeg és az R_M napi átlagai közötti összefüggést és megállapítottuk, hogy a fotoszintetikus aktivitás és a mikorrhiza légzés között szignifikáns kapcsolat mutatható ki.
5. Méréseink alapján megbecsültük a rhizoszférikus, mikorrhiza és heterotróf komponensek teljes talajlégzésen belüli arányát, illetve megállapítottuk, hogy száraz, homoki gyepen az autotróf és heterotróf komponensek részaránya eltérő az aktív és a nyugalmi időszak alatt.
6. Az éves változékonyság mellett meghatároztuk az egyes komponensek CO₂-kibocsátásának napi szintű dinamikáját, valamint megállapítottuk, hogy a talajlégzés elsősorban egy napos időskálán belül kapcsolódik a szén felvételhez (asszimilátum szállításhoz).

6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A kalibrálás és a talajlégzés-mérő műszerek összevetése

A talajlégzés mérésére jelenleg alkalmazott, automata talajlégzés-mérő műszerek sok esetben zárt mérési elven működő eszközök, melyek nyitó-csukó szerkezettel ellátott kamrákkal rendelkeznek, hátrányuk, hogy nagyon drágák, továbbá, hogy a kamrák nagy mérete miatt füves vegetációban nehezen használhatóak. Az általunk kifejlesztett mérőműszer nagy előnye, hogy kis átmérőjű kamrái ($d = 5$ cm) a lehető legkisebb zavarás mellett alkalmazhatók gyepekben, hiszen méretükből adódóan a fűcsomók között könnyen elhelyezhetők – ellentétben a sok esetben tapasztalt gyakorlattal –, így minimalizálják a talaj, valamint a talaj felszínéhez közel elhelyezkedő gyökerek bolygatását. A kalibrációs tartályon végzett mérések igazolták a műszer megbízható működését, így a mérések további korrekciójára nem volt szükség.

A kampányszerű mérési alkalmakkal ellentétben a folyamatos adatgyűjtés által lehetővé válik a talajlégzés napi és éves szintű változékonyságának elemzése és okainak feltárása, ezért javasoljuk a talajlégzés vizsgálatok során az általunk kifejlesztett automatizált, nyílt rendszerű talajlégzés-mérő műszerhez hasonló eszközök használatát.

A particionálás (szétválasztás) módszere/folyamata

Kutatásunk során méréseinket a PVC csövek talajba helyezése után 9 hónap elteltével kezdtük meg, így elegendő időt hagyva a talajszerkezet stabilizálódásának, valamint hogy a hifák az acélhálón keresztül a csövek belsejébe juthassanak. A különböző légzési komponensek szétválasztására alkalmazott technika sikeresnek bizonyult, melyet a mikorrhiza mintavétel eredményei alátámasztanak. Az Exc kezelésben tapasztalt magas hifa sűrűség a hifák jelenlétének bizonyítékai, míg az Exrm kezelés számára elhelyezett csövekben megfigyelhető alacsony hifa sűrűség a mikorrhiza gombafonalak hiányát igazolja.

A gyökérkizárásos módszer egyik lehetséges problémája, hogy az SWC általában magasabb a kezeléseken a kontrollhoz képest, ami a transzspiráció hiányával magyarázható. Vizsgálatunkban az SWC értékek szignifikánsan (30%-kal) magasabbak voltak az Exr és Exrm kezeléseken az Exc foltokon mért értékekhez képest a transzspiráló növényi részek hiánya miatt. Az adatfeldolgozás során javasoljuk az említett különbségek figyelembevételét, mely az SWC értékek normalizálásával, valamint az $R_{(het+myc)*}$ és R_{het*} CO_2 -kibocsátás becslése révén megvalósítható.

Abiotikus és biotikus környezeti tényezők hatása

Az SWC és a napi átlag légzés értékek közötti korrelációs analízis az R_s , R_{TR} és R_{TRM} mérések alapján történt. Eredményeink azt mutatják, hogy a 2013 nyarának száraz periódusa eltérő hatást

gyakorolt a különböző légzési komponensekre. A heterotróf komponens és a talaj szárazodása között gyengébb kapcsolat volt tapasztalható, ezért arra következtethetünk, hogy az autotróf légzési komponens érzékenyebb az aszályra. Hasonló eredményeket találtunk az izotópos technikán alapuló particionálási vizsgálatunk során (Balogh et al., 2016).

Az abiotikus tényezők mellett a biotikus tényezők hatását is szükséges figyelembe venni. Ezt bizonyítja, hogy az NDVI-t, mint független változót tartalmazó Modell 3 alkalmazásával az illesztés javult (goodness of fit) összehasonlítva a csupán abiotikus tényezőket tartalmazó illesztésekhez képest, ezáltal kiemelve az autotróf komponens CO₂ felvétel iránti érzékenységét. Munkánk során a fotoszintetikus aktivitás és a mikorrhiza légzés közötti időeltolódás elemzéséhez korrelációs analízist alkalmaztunk, melynek eredményeként szignifikáns korrelációt találtunk. A leggyakoribb time lag nulla nap volt. Az aktív periódusokban a GPP és az R_M között eltelt idő (0-2 nap) a fotoszintetikus termékek gyors transzlokációjára utal.

Eredményeink alapján javasoljuk a talajlégzés becsléséhez az abiotikus (talajhőmérséklet, talajnedvesség) és a biotikus (vegetációs index) változókat is tartalmazó modellek alkalmazását.

A talajból származó CO₂-kibocsátás komponenseinek részaránya

Vizsgálatunkban a Modell 3 (az NDVI értékeket is tartalmazó modell) került felhasználásra a komponensek részarányának becslése során, mely az R_{TR} és R_{TRM} változásainak több, mint a felét magyarázta. Megállapítottuk, hogy a heterotróf komponens teljes talajlégzésen belüli részaránya átlagosan 55%, míg az autotróf komponens részaránya átlagosan 45% volt a vizsgálati időszakban, valamint hogy a nyugalmi- és a növekedési periódus során eltérés tapasztalható.

A komponensek fenológiai fázisonkénti, évszakos változásain túl fontos megemlíteni a talajlégzés változásának napi dinamikáját is. Az aktív periódusban tapasztalt GPP és a CO₂ kibocsátás közötti 0 napos time lag alapján megállapítható a talajlégzés fotoszintézistől való erős függése, melynek hatása egy napon belül érezhető (Balogh et al., 2019).

Összességében elmondható, hogy a prognosztizált éghajlati változások a társadalmi-gazdasági-környezeti struktúrában ugyancsak éreztetik hatásukat (pl. aszály, természhomokiesés, mezőgazdasági jövedelmek csökkenése). Az esetleges negatív hatások csökkentése céljából, illetve a várható pozitív hatások fokozása érdekében, a klímamodellekből nyert eredmények megbízhatóságának fokozása és ezen eredményekre épülő társadalmi-gazdasági adaptációs stratégiák, módszerek kidolgozása szükséges. Ehhez a munkához nélkülözhetetlen az ökológiai rendszerek szénforgalmának alapos ismerete, modellszimulációk bemeneti paramétereinek pontosítása, a különböző komponensek eltérő részarányának és dinamikájának figyelembevétele, ezért javasoljuk további ökoszisztémák (pl. agrárökoszisztémák) talajlégzés komponenseinek vizsgálatát is.

7. ÖSSZEGLZÉS

Az utóbbi évtizedben zajló kutatások bizonyították, hogy a talajok CO₂-kibocsátása jelentős napi és szezonális változékonyságot mutat, melynek kvázi folyamatos rögzítését az automatizált talajlégzés-mérő rendszerek lehetővé teszik. Az általunk kifejlesztett automatizált nyílt rendszerű talajlégzés-mérő eszközt laboratóriumi körülmények között kalibráltuk, valamint összehasonlítottuk szabadföldi mérések segítségével egy nemzetközileg is hitelesnek számító mérőrendszerrel. Eredményeink alapján alkalmasnak bizonyult a talajlégzés hosszú időtartamú automata-mérésére, a kisméretű kamrák könnyen elhelyezhetők a növények között, nyílt rendszerben nem szükséges kamranyitó-záró mechanikát építeni, és a rendszer olcsón kivitelezhető. A folyamatos mérések csökkentik az R_s abiotikus (pl. hőmérséklet, talaj víztartalma) és biotikus (pl. biomassza, fotoszintetikus szén felvétel) környezeti tényezők hatásaira adott válaszainak megfigyelési bizonytalanságát a nagyszámú mérési adatnak köszönhetően, továbbá olyan időszakokra vonatkozóan is gyűjthetőek adatok, amikor az alkalmi mérések valami oknál fogva nem teljesülnek (például éjszakai mérések vagy esős napok alatti mérések). Az R_s nagyfokú változékonysága miatt döntő fontosságú, hogy ezeket az időszakokat is bevonjuk az R_s éves mérlegének becslése során.

Az alkalmazott particionálási technika, aminek hatékonyságát a mikorrhiza-analízissel igazoltuk és a 3 évig tartó, nagy időbeli felbontással rendelkező, automata kamrás talajlégzésmérő rendszer lehetővé tették számunkra, hogy megvizsgáljuk a talajlégzés különböző komponenseinek CO₂-kibocsátását. A vizsgált ökoszisztéma típusa jelentős mértékben befolyásolhatja a különböző komponensek teljes talajlégzésen belüli részarányát. Arra a következtetésre jutottunk, hogy az autotróf és heterotróf összetevők hozzájárulása a talaj teljes CO₂-kibocsátásához átlagosan közel azonos volt az általunk vizsgált száraz gyepterületen. Mindemellett a rhizoszférikus és a gyökérkapcsolt légzés (az újonnan asszimilált szén révén) nagyobb arányú lehet (a teljes talajlégzés több, mint 60%-a) az intenzív növekedés időszakában. Az abiotikus tényezőkön túl a biotikus tényezők szerepét is figyelembe kell venni, ugyanis a biotikus hatások módosíthatják az abiotikus tényezőkre adott reakciókat. Megerősítést nyert, hogy a biotikus tényezők is jelentős mértékben befolyásolják a talajlégzést, mivel jelentős hatást gyakoroltak a mikorrhiza- és a rhizoszférikus komponens CO₂-kibocsátására. A növényi aktivitás és a mikorrhizák általi CO₂-kibocsátás között 0-2 napos időeltolódás (time lag) tapasztalható. Az év aktív időszakában a leggyakrabban jelentkező időeltolódás 0 nap volt, ami a növények fotoszintézise és a gyökérkapcsolt organizmusok légzése közötti egy napon belüli - néhány órás kapcsoltságra utal. A kapcsolat erősségén túl a komponensek napi szintű variabilitását is megfigyelhetjük.

A talajlégzés tekintetében külön figyelmet érdemel a szárazság szerepe, ugyanis a talaj szénveszteségét idézi elő, így csökken a nettó primer produkció. Az autotróf komponens érzékenyebbnek bizonyult az aszály szempontjából, ami arra utal, hogy a szárazság idején a szénveszteség többsége a heterotróf komponensből származik. Közép-Európa területén egyre gyakrabban jelentkezik a szárazság, ami ugyancsak felhívja a figyelmet az R_s komponenseinek aszály alatti eltérő érzékenységből fakadó viselkedésére, a fent említett veszélyekre, nevezetesen a korábban fixált talajbeli szén-veszteség megjelenésére, mely hosszútávon a talaj termékenységének csökkenését idézheti elő. Kutatási eredményeink is jelentős mértékben rávilágítanak a megelőzési, védekezési és alkalmazkodási stratégiák kidolgozásának fontosságára.

8. SUMMARY

Research over the past decade has shown that soils' CO₂ emissions show significant daily and seasonal variability, which can be quasi-continuously captured by automated soil respiration measuring systems. The open dynamic measuring device we have developed has been calibrated under laboratory conditions and compared with an internationally certified measuring system using field measurements. According to the obtained results, the developed measuring system is suitable for long-term automatic measurements small chambers can be easily placed between plants, no chamber opening and closing mechanism is required in an open system, and the system can be implemented cheaply. Continuous measurements reduce the uncertainty of the R_s response to the effects of abiotic (eg. temperature, soil water content) and biotic (eg. biomass, photosynthetic carbon uptake) of environmental factors due to the large number of measurement data. Continuous measurements can also be used to collect data for periods when occasional measurements are unavailable for some reason (such as night measurements or measurements during rainy days). Because of the high degree of variability of the R_s, therefore it is crucial that these periods are also included in the estimation of R_s's annual balance.

The partitioning technique used proved to be suitable for isolating the different components of soil respiration, as confirmed by mycorrhiza analysis. The high-resolution automatic chamber soil respiration measuring system operated during the 3-year study period allowed us to examine the CO₂ emissions of the different components of the soil respiration. The type of ecosystem studied may significantly influence the proportion of different components in total soil respiration. We concluded that the contribution of the autotrophic and heterotrophic components to the total CO₂ emission of the soil was approximately the same on average in the dry grassland we studied. In addition, rhizospheric and root-associated respiration (via newly assimilated carbon) may be higher (more than 60% of total soil respiration) during periods of intense growth. In addition to abiotic factors, the role of biotic factors must also be considered, as biotic effects may modify the response to abiotic factors. It has been confirmed that biotic factors also significantly influence soil respiration as they have a significant effect on the CO₂ emissions of the mycorrhizal and rhizospheric components.

There is a 0-2 day time lag between plant activity and CO₂ emissions from mycorrhizal fungi. The most common time difference during the active period of the year was 0 days, indicating a relationship (diel coupling) between plant photosynthesis and respiration of root-associated organisms. In addition to the strength of the relationship, the daily variability of the components can be observed.

It is important to emphasize the role of drought in soil respiration because it causes soil carbon loss and decreases net primary production. The autotrophic component proved to be more sensitive to drought, suggesting that most of the carbon loss during drought is from the heterotrophic component. Drought is increasingly occurring in Central Europe, which also highlights the behavior of R_s components due to their different sensitivity during drought. The aforementioned dangers, namely the appearance of previously fixed soil carbon losses, which may lead to a reduction in soil fertility in the long term. Our research also highlights the importance of developing prevention, protection and adaptation strategies.

MELLÉKLETEK

M1. Irodalomjegyzék

- Abbott, L.K., Robson, A.D., 1977. The Distribution and Abundance of Vesicular Arbuscular Endophytes in Some Western Australian Soils. *Aust. J. Bot.* 25, 515–522.
- Adam, G., Duncan, H., 2001. Development of a sensitive and rapid method for the measurement of total microbial activity using fluorescein diacetate (FDA) in a range of soils. *Soil Biol. Biochem.* 33, 943–951.
- Anderegg, W.R.L., Schwalm, C., Biondi, F., Camarero, J.J., Koch, G., Litvak, M., Ogle, K., Shaw, J.D., Shevliakova, E., Williams, A.P., Wolf, A., Ziacco, E., Pacala, S., 2015. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science* (80-.). 349, 528–532. <https://doi.org/10.1126/science.aab1833>
- Anderson, T.R., Hawkins, E., Jones, P.D., 2016. CO₂, the greenhouse effect and global warming: from the pioneering work of Arrhenius and Callendar to today's Earth System Models. *Endeavour* 40, 178–187. <https://doi.org/10.1016/j.endeavour.2016.07.002>
- Arnold III, J.A., Verburg, P.S.J., Johnson, D.W., Larsen, J.D., Jasoni, R.L., Lucchesi, A.J., Batts, C.M., von Nagy, C., Coulombe, W.G., Schorran, D.E., Buck, P.E., Braswell, B.H., Coleman, J.S., Sherry, R.A., Wallace, L.L., Luo, Y., Schimel, D.S., 2008. Prolonged suppression of ecosystem carbon dioxide uptake after an anomalously warm year. *Nature* 455, 383–386. <https://doi.org/10.1038/nature07296>
- Avery, M.A., Davis, S.M., Rosenlof, K.H., Ye, H., Dessler, A.E., 2017. Large anomalies in lower stratospheric water vapour and ice during the 2015–2016 El Niño. *Nat. Geosci.* 10, 405–409. <https://doi.org/10.1038/ngeo2961>
- Bååth, E., Söderström, B., 1979. The significance of hyphal diameter in calculation of fungal biovolume. *Oikos* 33, 11–14.
- Baggs, E.M., 2006. Partitioning the components of soil respiration: a research challenge. *Plant Soil* 284, 1–5. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-0047-7>
- Bahn, M., Knapp, M., Garajova, Z., Pfahringer, N., Cernusca, A., 2006. Root respiration in temperate mountain grasslands differing in land use. *Glob. Chang. Biol.* 12, 995–1006. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01144.x>
- Bahn, M., Rodeghiero, M., Anderson-Dunn, M., Dore, S., Gimeno, C., Drösler, M., Williams, M., Ammann, C., Berninger, F., Flechard, C., Jones, S., Balzarolo, M., Kumar, S., Newesely, C., Priwitzer, T., Raschi, A., Siegwolf, R., Susiluoto, S., Tenhunen, J., Wohlfahrt, G., Cernusca, A., 2008. Soil Respiration in European Grasslands in Relation to Climate and Assimilate Supply. *Ecosystems* 11, 1352–1367. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9198-0>

- Bahn, M., Schmitt, M., Siegwolf, R., Richter, A., Brüggemann, N., 2009. Does photosynthesis affect grassland soil-respired CO₂ and its carbon isotope composition on a diurnal timescale? *New Phytol.* 182, 451–60. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02755.x>
- Balogh, J., 2009. Gyepék szénmérleg-komponenseinek mérése és modellezése. Doktori értekezés. Szent István Egyetem. Gödöllő.
- Balogh, J., Czóbel, S., Fóti, S., Nagy, Z., Szirmai, O., Péli, E., Tuba, Z., 2005. The influence of drought on carbon balance in loess grassland.
- Balogh, J., Fóti, S., Papp, M., Pintér, K., Nagy, Z., 2019. Separating the effects of temperature and carbon allocation on the diel pattern of soil respiration in the different phenological stages in dry grasslands. *PLoS One* 14, 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223247>
- Balogh, J., Fóti, S., Pintér, K., Burri, S., Eugster, W., Papp, M., Nagy, Z., 2014. Soil CO₂ efflux and production rates as influenced by evapotranspiration in a dry grassland. *Plant Soil.* <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2314-3>
- Balogh, J., Papp, M., Pintér, K., Fóti, S., Posta, K., Eugster, W., Nagy, Z., 2016. Autotrophic component of soil respiration is repressed by drought more than the heterotrophic one in dry grasslands. *Biogeosciences* 13. <https://doi.org/10.5194/bg-13-5171-2016>
- Balogh, J., Pintér, K., Fóti, S., Cserhalmi, D., Papp, M., Nagy, Z., 2011. Dependence of soil respiration on soil moisture, clay content, soil organic matter, and CO₂ uptake in dry grasslands. *Soil Biol. Biochem.* 43, 1006–1013. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.01.017>
- Barcza, Z., Bartholy, J., Bihari, Z., Lakatos, M., Mészáros, R., Pieczka, I., Pongrácz, R., Práger, T., Radics, K., 2013. Klímaváltozás. Jegyzet. Eötvös Loránd Tudományegyetem. Budapest.
- Bartholy, J., Mika, J., Pongrácz, R., Schlanger, V., 2005. A globális felmelegedés éghajlati sajátosságai a Kárpát-medencében., in: In: Takács-Sánta A. (Szerk): *Éghajlatváltozás a Világban És Magyarországon*. Budapest, pp. 104-140. p.
- Biró, B., Simon, L., 2005. Gondolatok a Nemzetközi Rizoszféra Kongresszuson (München, 2004. szeptember 12-17.) elhangzottakhoz. *Agrokémia és Talajt.* 54, 243–250. <https://doi.org/10.1556/agrokem.54.2005.1-2.20>
- Biró, M., 2009. Gyepökoszisztémák szén-forgalmának komponensei különös tekintettel a klímavédelemre. Diplomadolgozat. Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar, Növénytan és Ökofiziológiai Intézet. Gödöllő.
- Bonfante, P., Genre, A., 2010. Mechanisms underlying beneficial plant - Fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nat. Commun.* 1, 1–11. <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>
- Bratek, Z., Fodor, F., Király, I., Nyitrai, P., Parádi, I., Rácz, I., Al., E., 2013. A növényi anyagcsere élettana. http://www.eltereader.hu/media/2014/04/A_novenyi_anyagcsere_elettana_READER.pdf.

Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: üvegházhatás, szén körforgása. Lekérdezés időpontja: 2019.12.26. Eötvös Loránd Tudományegyetem.

- Broeckling, C.D., Broz, A.K., Bergelson, J., Manter, D.K., Vivanco, J.M., 2008. Root Exudates Regulate Soil Fungal Community Composition and Diversity 74, 738–744. <https://doi.org/10.1128/AEM.02188-07>
- Brüggemann, N., Gessler, A., Kayler, Z., Keel, S.G., Badeck, F., Barthel, M., Boeckx, P., Buchmann, N., Brugnoli, E., Esperschütz, J., Gavrichkova, O., Ghashghaie, J., Gomez-Casanovas, N., Keitel, C., Knohl, A., Kuptz, D., Palacio, S., Salmon, Y., Uchida, Y., Bahn, M., 2011. Carbon allocation and carbon isotope fluxes in the plant-soil-atmosphere continuum: a review. *Biogeosciences* 8, 3457–3489. <https://doi.org/10.5194/bg-8-3457-2011>
- Burri, S., Sturm, P., Prechsl, U.E., Knohl, A., Buchmann, N., 2014. The impact of extreme summer drought on the short-term carbon coupling of photosynthesis to soil CO₂ efflux in a temperate grassland. *Biogeosciences* 11, 961–975. <https://doi.org/10.5194/bg-11-961-2014>
- Buzás, I., 1993. Talaj- és agrokémiai vizsgálati módszerekönyv. 1. (köt.) A talaj fizikai, vízgazdálkodási és ásványtani vizsgálata. Szerk. Buzás István Soil and agrochemical methods part 1.
- Byrne, K.A., Kiely, G., 2006. Partitioning of Respiration in an Intensively Managed Grassland. *Plant Soil* 282, 281–289. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-6065-z>
- Cable, J.M., Ogle, K., Williams, D.G., Weltzin, J.F., Huxman, T.E., 2008. Soil texture drives responses of soil respiration to precipitation pulses in the sonoran desert: Implications for climate change. *Ecosystems* 11, 961–979. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9172-x>
- Carbone, M.S., Still, C.J., Ambrose, A.R., Dawson, T.E., Williams, a P., Boot, C.M., Schaeffer, S.M., Schimel, J.P., 2011. Seasonal and episodic moisture controls on plant and microbial contributions to soil respiration. *Oecologia* 167, 265–78. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1975-3>
- Casals, P., Lopez-Sangil, L., Carrara, A., Gimeno, C., Nogués, S., 2011. Autotrophic and heterotrophic contributions to short-term soil CO₂ efflux following simulated summer precipitation pulses in a Mediterranean dehesa. *Global Biogeochem. Cycles* 25, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2010GB003973>
- Chapin III, F.S., Matson, P.A., Mooney, H.A., Mooney, H.A., 2002. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York.
- Chen, D., Li, J., Lan, Z., Hu, S., Bai, Y., 2016. Soil acidification exerts a greater control on soil respiration than soil nitrogen availability in grasslands subjected to long-term nitrogen enrichment. *Funct. Ecol.* 30, 658–669. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12525>
- Chen, X., Dhungel, J., Bhattarai, S.P., Torabi, M., Pendergast, L., Midmore, D.J., 2011. Impact of

- oxygation on soil respiration, yield and water use efficiency of three crop species. *J. Plant Ecol.* 4, 236–248. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtq030>
- Cicerone, R.J., Oremland, R.S., 1988. Biogeochemical aspects of atmospheric methane. *Global Biogeochem. Cycles* 2, 299–327. <https://doi.org/10.1029/GB002i004p00299>
- Comeau, L., Lai, D.Y.F., Cui, J.J., Farmer, J., 2018. Separation of soil respiration ; a site-specific comparison of partition methods 1–24.
- Csete, L., 2005. Az éghajlatváltozás és a magyar mezőgazdaság. In: Takács-Sánta A. (szerk): *Éghajlatváltozás a világban és Magyarországon*. pp. 141–157.
- Darenova, E., Pavelka, M., Acosta, M., 2014. Diurnal deviations in the relationship between CO₂ efflux and temperature: A case study. *Catena* 123, 263–269. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.08.008>
- Davidson, E.A., Savage, K., Verchot, L., Navarro, R., 2002. Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration. *Agric. For. Meteorol.* 113, 21–37. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(02\)00100-4](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(02)00100-4)
- Davidson, E.A., Janssens, I.A., 2006. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 440, 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
- Davidson, E.A., Samanta, S., Caramori, S.S., Savage, K., 2012. The Dual Arrhenius and Michaelis-Menten kinetics model for decomposition of soil organic matter at hourly to seasonal time scales. *Glob. Chang. Biol.* 18, 371–384. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02546.x>
- Donat, M.G., Lowry, A.L., Alexander, L. V, O’Gorman, P.A., Maher, N., 2016. More extreme precipitation in the world’s dry and wet regions. *Nat. Clim. Chang.* 6, 508–513. <https://doi.org/10.1038/nclimate2941>
- Drew, E.A., Murray, R.S., Smith, S.E., Jakobsen, I., 2003. Beyond the rhizosphere : growth and function of arbuscular mycorrhizal external hyphae in sands of varying pore sizes 105–106.
- Dunkel, Z., Bozó, L., Geresdi, I., 2018. Az éghajlatváltozás hatására fellépő környezeti változások és természeti veszélyek. *Földrajzi Közlemények* 261-271., 4.pp. <https://doi.org/10.32643/fk.142.4.1>
- EEA, 2005. National Oceanic Atmospheric Administration: The European Environment. Global carbon dioxide growth in 2018 reached 4th highest on record.
- Elzhov, T. V., Mullen, K.M., Spiess, A.-N., Bolker, B., 2013. Minpack.lm: R interface to the Levenberg-Marquardt nonlinear least-squares algorithm found in MINPACK, plus support for bounds, in: *R Package Version 1*. pp. 1-8.
- Epron, D., 2009. Separating autotrophic and heterotrophic components of soil respiration: lessons learned from trenching and related root exclusion experiments, in: Bahn, M., Heinemeyer,

- A., Kutsch, W. (Eds.), *Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology*. Cambridge University Press, pp. 289–310.
- Fang, C., Moncrieff, J.B., 1996. An improved dynamic chamber technique for measuring CO₂ efflux from the surface of soil. *Funct. Ecol.* 297–305.
- Fenn, K.M., Malhi, Y., Morecroft, M.D., 2010. Soil CO₂ efflux in a temperate deciduous forest: Environmental drivers and component contributions. *Soil Biol. Biochem.* 42, 1685–1693. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.05.028>
- Finlay, R.D., 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis : with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium 59, 1115–1126. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern059>
- Fóti, S., Balogh, J., Nagy, Z., Ürmös, Z., Bartha, S., Tuba, Z., 2008. Temporal and spatial variability and pattern of soil respiration in loess grassland. *Community Ecol.* 9, 57–64. <https://doi.org/10.1556/ComEc.9.2008.S.9>
- Fóti, S., Balogh, J., Nagy, Z., Herbst, M., Pintér, K., Péli, E., Koncz, P., Bartha, S., 2014. Soil moisture induced changes on fine-scale spatial pattern of soil respiration in a semi-arid sandy grassland. *Geoderma* 213, 245–254. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.08.009>
- Frank, B.F., 1885. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 3, 128-145.
- Fry, C., 2008. *A klímaváltozás : A XXI. század legnagyobb kihívása*. Totem Plusz Könyvkiadó, Budapest.
- Gavrichkova, O., Moscatelli, M.C., Kuzyakov, Y., Grego, S., Valentini, R., 2010. Influence of defoliation on CO₂ efflux from soil and microbial activity in a Mediterranean grassland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 136, 87–96. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.11.015>
- Gavrichkova, O., Kuzyakov, Y., 2017. The above-belowground coupling of the C cycle: fast and slow mechanisms of C transfer for root and rhizomicrobial respiration. *Plant Soil* 410, 73–85. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2982-2>
- Gelencsér, A., 2004. *Carbonaceous Aerosol*. Springer Netherlands. IX, 352. doi 10.1007/978-1-4020-2887-8
- Gomez-Casanovas, N., Matamala, R., Cook, D.R., Gonzalez-Meler, M. a., 2012. Net ecosystem exchange modifies the relationship between the autotrophic and heterotrophic components of soil respiration with abiotic factors in prairie grasslands. *Glob. Chang. Biol.* 18, 2532–2545. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02721.x>
- Graham, S.L., Hunt, J.E., Millard, P., McSeveny, T., Tylianakis, J.M., Whitehead, D., 2014. Effects of soil warming and nitrogen addition on soil respiration in a New Zealand tussock grassland. *PLoS One* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091204>

- Grossiord, C., Mareschal, L., Epron, D., 2012. Transpiration alters the contribution of autotrophic and heterotrophic components of soil CO₂ efflux. *New Phytol.* 194, 647–53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04102.x>
- Haichar, F. el Z., Santaella, C., Heulin, T., Achouak, W., 2014. Root exudates mediated interactions belowground. *Soil Biol. Biochem.* 77, 69–80. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2014.06.017>
- Haichar, Z., Marol, C., Berge, O., Rangel-castro, J.I., 2008. Plant host habitat and root exudates shape soil bacterial community structure 1221–1230. <https://doi.org/10.1038/ismej.2008.80>
- Han, G., Luo, Y., Li, D., Xia, J., Xing, Q., Yu, J., 2014. Ecosystem photosynthesis regulates soil respiration on a diurnal scale with a short-term time lag in a coastal wetland. *Soil Biol. Biochem.* 68, 85–94. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.09.024>
- Hanson, R.S., Hanson, T.E., 1996. Methanotrophic bacteria. *Microbiol. Rev.* 60, 439–471. <https://doi.org/10.1128/membr.60.2.439-471.1996>
- Hanson, P.J., Edwards, N.T., Garten, C.T., Andrews, J.A., 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration : A review of methods and observations 115–146.
- Heinemeyer, A., Haartley, I.P., Evans, S.A.M.P., Carreira De La Fuente, J.A., Ineson, P., 2007. Forest soil CO₂ flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas. *Glob. Chang. Biol.* 13, 1786–1797. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01383.x>
- Heinemeyer, A., Tortorella, D., Petrovičová, B., Gelsomino, A., 2012a. Partitioning of soil CO₂ flux components in a temperate grassland ecosystem. *Eur. J. Soil Sci.* 63, 249–260. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2012.01433.x>
- Heinemeyer, A., Wilkinson, M., Vargas, R., Subke, J. -a., Casella, E., Morison, J.I.L., Ineson, P., 2012b. Exploring the “overflow tap” theory: linking forest soil CO₂ fluxes and individual mycorrhizosphere components to photosynthesis. *Biogeosciences* 9, 79–95. <https://doi.org/10.5194/bg-9-79-2012>
- Hidy, D., 2016. Terrestrial ecosystem process model Biome- BGCMuSo v4 . 0: summary of improvements and new modeling possibilities. *Geosci. Model Dev.*, 9, 4405–4437, 2016. www.geosci-model-dev.net/9/4405/2016/doi:10.5194/gmd-9-4405-2016
- Hoang, D.T.T., Bauke, S.L., Kuzyakov, Y., Pausch, J., 2017. Rolling in the deep: Priming effects in earthworm biopores in topsoil and subsoil. *Soil Biol. Biochem.* 114, 59–71. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2017.06.021>
- Högberg, P., Nordgren, a, Buchmann, N., Taylor, a F., Ekblad, a, Högberg, M.N., Nyberg, G., Ottosson-Löfvenius, M., Read, D.J., 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411, 789–92. <https://doi.org/10.1038/35081058>

- Högberg, P., Read, D.J., 2006. Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *Trends Ecol. Evol.* 21, 548–54. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.004>
- Högberg, P., Bhupinderpal-Singh, Löfvenius, M.O., Nordgren, A., 2009. Partitioning of soil respiration into its autotrophic and heterotrophic components by means of tree-girdling in old boreal spruce forest. *For. Ecol. Manage.* <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.036>
- Hopkins, F., Gonzalez-Meler, M. a, Flower, C.E., Lynch, D.J., Czimczik, C., Tang, J., Subke, J.-A., 2013. Ecosystem-level controls on root-rhizosphere respiration. *New Phytol.* 199, 339–51.
- Horváth, Á., Nagy, A., 2012. 2011–2012 rendkívüli aszályai. *Természet Világa* 143. 12. pp. 544–547.
- Horváth, L., Grosz, B., Machon, A., Tuba, Z., Nagy, Z., Czóbel, S., Balogh, J., Péli, E., Fóti, S., Weidinger, T., Pintér, K., Führer, E., 2010. Estimation of nitrous oxide emission from Hungarian semi-arid sandy and loess grasslands; effect of soil parameters, grazing, irrigation and use of fertilizer. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 255–263. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.08.011>
- Huang, S., Ye, G., Lin, J., Chen, K., Xu, X., Ruan, H., Tan, F., Chen, H.Y.H., 2018. Autotrophic and heterotrophic soil respiration responds asymmetrically to drought in a subtropical forest in the Southeast China. *Soil Biol. Biochem.* 123, 242–249. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.04.029>
- IPCC (Core Writing Team R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)), 2014. Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergov. Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland, 151 pp. <https://www.ipcc.ch/report/ar5/syr/>. Keresőp:Google. Kulcssz.: IPCC. Letöltés: 2020.01.07.
- IPCC, Masson-Delmotte, V., Zha, P. et al., 2018. Summary for Policymakers. In: *Global Warming of 1.5°C*. World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland, 32 pp. <https://www.ipcc.ch/sr15/chapter/spm/>. Keresőp.: Google. Kulcssz.: IPCC. Letöltés: 2020.01.03.
- Irvine, J., Law, B.E., Kurpius, M.R., 2005. Coupling of canopy gas exchange with root and rhizosphere respiration in a semi-arid forest. *Biogeochemistry* 73, 271–282. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-2564-x>
- Jassal, R.S., Black, T.A., 2006. Estimating heterotrophic and autotrophic soil respiration using small-area trenched plot technique: Theory and practice. *Agric. For. Meteorol.* 140, 193–202. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.12.012>
- Jia, B., Zhou, G., Wang, F., Wang, Y., Yuan, W., Zhou, L., 2006. Partitioning root and microbial contributions to soil respiration in *Leymus chinensis* populations. *Soil Biol. Biochem.* 38,

- 653–660. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.06.027>
- Jones, D.L., Nguyen, C., Finlay, R.D., 2009. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil–root interface. *Plant Soil* 321, 5–33. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>
- Koncz, P., Besnyői, V., Csathó, A.I., Nagy, J., Szerdahelyi, T., Tóth, Z., Pintér, K., Balogh, J., Nagy, Z., Bartha, S., 2014. Effect of grazing and mowing on the microcoenological composition of a semi-arid grassland in Hungary. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 12, 563–575.
- Koncz, P., Balogh, J., Papp, M., Hidy, D., Pintér, K., Fóti, S., Klumpp, K., Nagy, Z., 2015. Higher soil respiration under mowing than under grazing explained by biomass differences. *Nutr. Cycl. Agroecosystems* 103. <https://doi.org/10.1007/s10705-015-9732-3>
- Koncz, P.B., 2016. Farm szintű üvegházgáz - mérleg. Doktori értekezés. Szent István Egyetem, Gödöllő.
- Koncz, P., Pintér, K., Balogh, J., Papp, M., Hidy, D., Csintalan, Z., Molnár, E., Szaniszló, A., Kampfl, G., Horváth, L., Nagy, Z., 2017. Extensive grazing in contrast to mowing is climate-friendly based on the farm-scale greenhouse gas balance. *Agric. Ecosyst. Environ.* 240. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.02.022>
- Kovács, M.G., 2017. Gyökérkolonizáló nem patogén gombák: változatosság, taxonómia és vizsgálati módszereik. Akadémiai doktori értekezés.
- Kutsch, W.L., Persson, T., Schrumpf, M., Moyano, F.E., Mund, M., Andersson, S., Schulze, E.-D., 2010. Heterotrophic soil respiration and soil carbon dynamics in the deciduous Hainich forest obtained by three approaches. *Biogeochemistry* 100, 167–183. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9414-9>
- Kuzyakov, Y., 2002. Review : Factors affecting rhizosphere priming effects. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 165. 382–396.
- Kuzyakov, Y., 2006. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biol. Biochem.* 38, 425–448. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.08.020>
- Kuzyakov, Y., Gavrichkova, O., 2010. Review: Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: A review of mechanisms and controls. *Glob. Chang. Biol.* 16, 3386–3406. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02179.x>
- Kuzyakov, Y., 2011. How to link soil C pools with CO₂ fluxes? *Biogeosciences* 8, 1523–1537. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1523-2011>
- Lashof, D.A., Ahuja, D.R., 1990. Relative contributions of greenhouse gas emissions to global warming. *Nature* 344, 529–531. <https://doi.org/10.1038/344529a0>
- Lavigne, M.B., Foster, R.J., Goodine, G., 2004. Seasonal and annual changes in soil respiration in relation to soil temperature , water potential and trenching 415–424.
- Lawrence, D., Vandecar, K., 2015. Effects of tropical deforestation on climate and agriculture.

- Nat. Clim. Chang. 5, 27–36. <https://doi.org/10.1038/nclimate2430>
- Le Quéré, C., Raupach, M.R., Canadell, J.G., Marland, G., Bopp, L., Ciais, P., Conway, T.J., Doney, S.C., Feely, R.A., Foster, P., Friedlingstein, P., Gurney, K., Houghton, R.A., House, J.I., Huntingford, C., Levy, P.E., Lomas, M.R., Majkut, J., Metz, N., Ometto, J.P., Peters, G.P., Prentice, I.C., Randerson, J.T., Running, S.W., Sarmiento, J.L., Schuster, U., Sitch, S., Takahashi, T., Viovy, N., van der Werf, G.R., Woodward, F.I., 2009. Trends in the sources and sinks of carbon dioxide. *Nat. Geosci.* 2, 831–836. <https://doi.org/10.1038/ngeo689>
- Leake, J., Johnson, D., Donnelly, D., Muckle, G., Boddy, L., Read, D., 2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Can. J. Bot.* 82, 1016–1045. <https://doi.org/10.1139/b04-060>
- Lelleiné, K.E., 2008. Főbb kérdések és megoldások a talajlégzés vizsgálatának témakörében, in: Kröel-Dulay, G., Kalapos, T., Mojzes, A. (Eds.), *Talaj-Vegetáció-Klíma Kölcsönhatások*. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 135–146.
- Lelleiné Kovács, E., 2011. Talajlégzés vizsgálata a kiskunsági homoki erdősztyepp ökoszisztémában. Doktori értekezés. ELTE. Budapest.
- Lellei-Kovács, E., Kovács-Láng, E., Botta-Dukát, Z., Kalapos, T., Emmett, B., Beier, C., 2011. Thresholds and interactive effects of soil moisture on the temperature response of soil respiration. *European Journal of Soil Biology*. *Eur. J. Soil Biol.* 47, 247–255. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.05.004>
- Lellei-Kovács, E., Estiarte, M., Guidolotti, G., Kopittke, G.R., Larsen, K.S., Smith, A.R., Sowerby, A., Tietema, A., Schmidt, I.K., 2016. Temperature Dependence of Soil Respiration Modulated by Thresholds in Soil Water Availability Across European Shrubland Ecosystems 1460–1477. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0016-9>
- Lemon, J., 2006. Plotrix: a package in the red light district of R. *R-News* 6, 8–12.
- Li, P., Yang, Y., Fang, J., 2013. Variations of root and heterotrophic respiration along environmental gradients in China's forests. *J. Plant Ecol.* 6, 358–367. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt009>
- Li, W., Huang, H., Zhang, Z., Wu, G., 2011. Effects of grazing on the soil properties and C and N storage in relation to biomass allocation in an alpine meadow. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 11, 27–39.
- Lipper, L., Thornton, P., Campbell, B.M., Baedeker, T., Braimoh, A., Bwalya, M., Caron, P., Cattaneo, A., Garrity, D., Henry, K., Hottle, R., Jackson, L., Jarvis, A., Kossam, F., Mann, W., McCarthy, N., Meybeck, A., Neufeldt, H., Remington, T., Sen, P.T., Sessa, R., Shula, R., Tibu, A., Torquebiau, E.F., 2014. Climate-smart agriculture for food security. *Nat. Clim. Chang.* 4, 1068–1072. <https://doi.org/10.1038/nclimate2437>

- Lloyd, J., Taylor, J., 1994. On the temperature dependence of soil respiration. *Funct. Ecol.* 8, 315–323.
- Lou, Y. and Zhou, X., 2006. *Soil Respiration and the environment*. Academic Press. Elsevier, 316 pp.
- Luyssaert, S., Schulze, E.-D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B.E., Ciais, P., Grace, J., 2008. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455, 213–215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>
- Lynch, J.M., de Leij, F., 2012. Rhizosphere, in: *ELS*. American Cancer Society. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0000403.pub2>
- Martin, J.G., Phillips, C.L., Schmidt, A., Irvine, J., Law, B.E., 2012. High-frequency analysis of the complex linkage between soil CO₂ fluxes, photosynthesis and environmental variables. *Tree Physiol.* 32, 49–64. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr134>
- Matteucci, M., Gruening, C., Ballarin, I.G., Seufert, G., Cescatti, A., 2015. Components, drivers and temporal dynamics of ecosystem respiration in a Mediterranean pine forest. *Soil Biol. Biochem.* 88, 224–235. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.05.017>
- Mayer, Z., Juhász, Á., Vo Trung, A., Posta, K., 2019a. Impact of arbuscular mycorrhizal fungi on some defense enzyme activities at an early stage of maize (*Zea mays* L.) under different abiotic stresses. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 17, 6241–6253.
- Mayer, Z., Sasvári, Z., Szentpéteri, V., Pethőné Rétháti, B., Vajna, B., Posta, K., 2019b. Effect of Long-Term Cropping Systems on the Diversity of the Soil Bacterial Communities. *Agronomy* 1–10.
- McSherry, M.E., Ritchie, M.E., 2013. Effects of grazing on grassland soil carbon: a global review. *Glob. Chang. Biol.* 19, 1347–1357. <https://doi.org/10.1111/gcb.12144>
- Millard, P., Midwood, A.J., Hunt, J.E., Whitehead, D., Boutton, T.W., 2008. Partitioning soil surface CO₂ efflux into autotrophic and heterotrophic components, using natural gradients in soil δ¹³C in an undisturbed savannah soil. *Soil Biol. Biochem.* 40, 1575–1582. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.01.011>
- Moser, M., Pálmai, Gy., 1992. *A környezetvédelem alapjai*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Moyano, F., Atkin, O., Bahn, M., Bruhn, D., Burton, A., Heinemeyer, A., WL, K., Wieser, G., 2009. Respiration from roots and the mycorrhizosphere, in: Bahn, M., Heinemeyer, A., Kutsch, W.L. (Eds.), *Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology*. Cambridge University Press, pp. 234–288.
- Moyano, F., Kutsch, W., Schulze, E., 2007. Response of mycorrhizal, rhizosphere and soil basal respiration to temperature and photosynthesis in a barley field. *Soil Biol. Biochem.* 39, 843–853. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.10.001>

- Moyano, F.E., Vasilyeva, N., Bouckaert, L., Cook, F., Craine, J., Curiel Yuste, J., Don, A., Epron, D., Formanek, P., Franzluebbers, A., Ilstedt, U., Kätterer, T., Orchard, V., Reichstein, M., Rey, A., Ruamps, L., Subke, J.A., Thomsen, I.K., Chenu, C., 2012. The moisture response of soil heterotrophic respiration: Interaction with soil properties. *Biogeosciences* 9, 1173–1182. <https://doi.org/10.5194/bg-9-1173-2012>
- Moyano, F.E., Manzoni, S., Chenu, C., 2013. Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: An exploration of processes and models. *Soil Biol. Biochem.* 59, 72–85. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.01.002>
- Mummey, D.L., Rillig, M.C., 2008. Spatial characterization of arbuscular mycorrhizal fungal molecular diversity at the submetre scale in a temperate grassland. *FEMS Microbiol. Ecol.* 64, 260–270. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2008.00475.x>
- Nagy, Z., Pintér, K., Czóbel, S., Balogh, J., Horváth, L., Fóti, S., Barcza, Z., Weidinger, T., Csintalan, Z., Dinh, N.Q., Grosz, B., Tuba, Z., 2007. The carbon budget of semi-arid grassland in a wet and a dry year in Hungary. *Agric. Ecosyst. Environ.* 121, 21–29. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.003>
- Nagy, Z., Pintér, K., Pavelka, M., Darenová, E., Balogh, J., 2011. Carbon fluxes of surfaces vs. ecosystems: advantages of measuring eddy covariance and soil respiration simultaneously in dry grassland ecosystems. *Biogeosciences* 8, 2523–2534. <https://doi.org/10.5194/bg-8-2523-2011>
- Nelson, D.W. , Sommers, L.E., 1982. *Methods of Soil Analysis Part 2 - Chemical and Microbiological Properties* 2nd Edition. Madison Wisconsin USA.
- Ngao, J., Longdoz, B., Granier, a., Epron, D., 2007. Estimation of autotrophic and heterotrophic components of soil respiration by trenching is sensitive to corrections for root decomposition and changes in soil water content. *Plant Soil* 301, 99–110. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9425-z>
- NOAA (National Oceanic Atmospheric Administration), 2019. Global carbon dioxide growth in 2018 reached 4th highest on record. <https://www.noaa.gov/news/global-carbon-dioxide-growth-in-2018-reached-4th-highest-on-record>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: global carbon dioxide, Mauna Loa. Letöltés:2020.01.03. [WWW Document].
- Noh, N.J., Kuribayashi, M., Saitoh, T.M., Nakaji, T., Nakamura, M., Hiura, T., Muraoka, H., 2016. Responses of Soil, Heterotrophic, and Autotrophic Respiration to Experimental Open-Field Soil Warming in a Cool-Temperate Deciduous Forest. *Ecosystems* 19, 504–520. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9948-8>
- Nottingham, A.T., Turner, B.L., Winter, K., Heijden, M.G.A. Van Der, Tanner, E.V.J., 2010. Arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a moist tropical forest 957–967.

- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* (80-). 333, 988–993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Papp, M., Fóti, S., Nagy, Z., Pintér, K., Posta, K., Fekete, S., Csintalan, Z., Balogh, J., 2018. Rhizospheric, mycorrhizal and heterotrophic respiration in dry grasslands. *Eur. J. Soil Biol.* 85. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2018.01.005>
- Pausch, J., Loepmann, S., Kühnel, A., Forbush, K., Kuzyakov, Y., Cheng, W., 2016. Rhizosphere priming of barley with and without root hairs. *Soil Biol. Biochem.* 100, 74–82. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2016.05.009>
- Paustian, K., Lehmann, J., Ogle, S., Reay, D., Robertson, G.P., Smith, P., 2016. Perspective Climate-smart soils. *Nature* 532, 49–57. <https://doi.org/10.1038/nature17174>
- Pavelka, M., Acosta, M., Janouš, D., 2004. A new device for continuous CO₂ flux measurement in forest stand. *Ekol.* 23, 88–100.
- Pavelka, M., Acosta, M., Marek, M. V., Kutsch, W., Janous, D., 2007. Dependence of the Q₁₀ values on the depth of the soil temperature measuring point. *Plant Soil* 292, 171–179. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9213-9>
- Pieczka, I., 2012. A Kárpát-medence térségére vonatkozó éghajlati scenáriók elemzése a PRECIS finom felbontású regionális klímamodell felhasználásával. Doktori értekezés. ELTE, Budapest.
- Pintér, K., Barcza, Z., Balogh, J., Czóbel, S., Csintalan, Z., Tuba, Z., Nagy, Z., 2008. Interannual variability of grasslands' carbon balance depends on soil type. *Community Ecol.* 9, 43–48. <https://doi.org/10.1556/ComEc.9.2008.S.7>
- Pintér, K., 2009. Fátlan természetes vegetáció szénmérlegének meghatározása eddy-kovariancia módszerrel éves skálán. Doktori értekezés. Szent István Egytem. Gödöllő.
- Pintér, K., Balogh, J., Nagy, Z., 2010. Ecosystem scale carbon dioxide balance of two grasslands in Hungary under different weather conditions. *Acta Biol. Hung.* 61 Suppl, 130–5. <https://doi.org/10.1556/ABiol.61.2010.Suppl.13>
- Portillo-Estrada, M., Pihlatie, M., Korhonen, J.F.J., Levula, J., Frumau, A.K.F., Ibrom, A., Lembrechts, J.J., Morillas, L., Horváth, L., Jones, S.K., Niinemets, Ü., 2016. Climatic controls on leaf litter decomposition across European forests and grasslands revealed by reciprocal litter transplantation experiments. *Biogeosciences* 13, 1621–1633. <https://doi.org/10.5194/bg-13-1621-2016>
- Posta, K., 2013. Termesztés-technológiai beavatkozások hatása arbuszkuláris mikorrhiza gombaközösségekre szántóföldi és kertészeti kultúrákban,. Akadémiai Doktori Értekezés.

- Prolingheuer, N., Scharnagl, B., Graf, a., Vereecken, H., Herbst, M., 2014. On the spatial variation of soil rhizospheric and heterotrophic respiration in a winter wheat stand. *Agric. For. Meteorol.* 195–196, 24–31. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.04.016>
- Pumpanen, J., Kolari, P., Ilvesniemi, H., Minkkinen, K., Vesala, T., Niinistö, S., Lohila, A., Larmola, T., Morero, M., Pihlatie, M., Janssens, I., Yuste, J.C., Grünzweig, J.M., Reth, S., Subke, J.-A., Savage, K., Kutsch, W., Østreg, G., Ziegler, W., Anthoni, P., Lindroth, A., Hari, P., 2004. Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux. *Agric. For. Meteorol.* 123, 159–176. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2003.12.001>
- Pumpanen, J., Kulmala, L., Lindén, A., Kolari, P., Nikinmaa, E., Hari, P., 2015. Seasonal dynamics of autotrophic respiration in boreal forest soil estimated by continuous chamber measurements. *Boreal Environ. Res.* 20, 637–650.
- R Core Team, 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reichstein, M., Rey, A., Freibauer, A., Tenhunen, J., Valentini, R., Banza, J., Casals, P., Cheng, Y., Gru, J.M., Irvine, J., Joffre, R., Law, B.E., Loustau, D., Miglietta, F., Oechel, W., Ourcival, J., Pereira, J.S., Peressotti, A., Ponti, F., Qi, Y., Rambal, S., Rayment, M., Romanya, J., Rossi, F., 2003. Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability , temperature and vegetation productivity indices 17. <https://doi.org/10.1029/2003GB002035>
- Reichstein, M., Bahn, M., Ciais, P., Frank, D., Mahecha, M.D., Seneviratne, S.I., Zscheischler, J., Beer, C., Buchmann, N., Frank, D.C., Papale, D., Rammig, A., Smith, P., Thonicke, K., van der Velde, M., Vicca, S., Walz, A., Wattenbach, M., 2013. Climate extremes and the carbon cycle. *Nature* 500, 287–295. <https://doi.org/10.1038/nature12350>
- Rey, A., Pegoraro, E., Tedeschi, V., De Parri, I., Jarvis, P.G., Valentini, R., 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Glob. Chang. Biol.* 8, 851–866. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00521.x>
- Risk, D., Nickerson, N., Phillips, C.L., Kellman, L., Moroni, M., 2012. Drought alters respired $\delta^{13}\text{CO}_2$ from autotrophic, but not heterotrophic soil respiration. *Soil Biol. Biochem.* 50, 26–32. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.025>
- Rossi, R.E., Mulla, D.J., Journel, A.G., Franz, E.H., 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecol. Monogr.* 62, 277–314.
- Ruehr, N.K., Knohl, A., Buchmann, N., 2009. Environmental variables controlling soil respiration on diurnal, seasonal and annual time-scales in a mixed mountain forest in Switzerland. *Biogeochemistry* 98, 153–170. <https://doi.org/10.1007/s10533-009-9383-z>
- Sanaullah, M., Chabbi, A., Rumpel, C., Kuzyakov, Y., 2012. Carbon allocation in grassland

- communities under drought stress followed by ¹⁴C pulse labeling. *Soil Biol. Biochem.* 55, 132–139. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.06.004>
- Sarkar, D., 2008. *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer, New York.
- Sasvári, Z., 2012. *Arbuszkuláris mikorrhiza gombák diverzitás - vizsgálata tartamkísérletekben*. Doktori értekezés. Szent István Egyetem. Gödöllő.
- Savage, K., Davidson, E. a., Tang, J., 2013. Diel patterns of autotrophic and heterotrophic respiration among phenological stages. *Glob. Chang. Biol.* 19, 1151–1159. <https://doi.org/10.1111/gcb.12108>
- Scott-Denton, L.E., Rosenstiel, T.N., Monson, R.K., 2006. Differential controls by climate and substrate over the heterotrophic and rhizospheric components of soil respiration. *Glob. Chang. Biol.* 12, 205–216. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01064.x>
- Shahzad, T., Chenu, C., Repinçay, C., Mougín, C., Ollier, J.-L., Fontaine, S., 2012. Plant clipping decelerates the mineralization of recalcitrant soil organic matter under multiple grassland species. *Soil Biol. Biochem.* 51, 73–80. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.014>
- Shahzad, T., Chenu, C., Genet, P., Barot, S., Perveen, N., Mougín, C., Fontaine, S., 2015. Contribution of exudates, arbuscular mycorrhizal fungi and litter depositions to the rhizosphere priming effect induced by grassland species. *Soil Biol. Biochem.* 80, 146–155. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.09.023>
- Smith, S., Read, D., 2008. Growth and carbon economy of arbuscular mycorrhizal symbionts, in: *Mycorrhizal Symbiosis*. Elsevier Ltd., pp. 117–144.
- Smith, P., Fang, C., 2010. 100 YEArS AGO. *Nature.* 464, 24–25.
- Soussana, J., Loiseau, P., Vuichard, N., Ceschia, E., Balesdent, J., 2004. Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. <https://doi.org/10.1079/SUM2003234>
- Soussana, J.F., Allard, V., Pilegaard, K., Ambus, P., Amman, C., Campbell, C., Raschi, A., Baronti, S., Rees, R.M., Skiba, U., Stefani, P., Manca, G., 2007. Full accounting of the greenhouse gas (CO₂, N₂O, CH₄) budget of nine European grassland sites 121, 121–134. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.022>
- Stefanovits, P., Filep, G., Füleky, G., 1999. Talajtan. <https://docplayer.hu/12691633-Talajtan-stefanovits-pal-filep-gyorgy-fuleky-gyorgy.html>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: talajtan, szén körforgása. Lekérdezés időpontja: 2020.02.17.
- Stein, A., Ettema, C., 2003. An overview of spatial sampling procedures and experimental design of spatial studies for ecosystem comparisons 94, 31–47.
- Subke, J.-A., Inglima, I., Francesca Cotrufo, M., 2006. Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: A metaanalytical review. *Glob. Chang. Biol.* 12, 921–943.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01117.x>

- Suleau, M., Moureaux, C., Dufranne, D., Buysse, P., Bodson, B., Destain, J.-P., Heinesch, B., Debacq, A., Aubinet, M., 2011. Respiration of three Belgian crops: Partitioning of total ecosystem respiration in its heterotrophic, above- and below-ground autotrophic components. *Agric. For. Meteorol.* 151, 633–643. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.01.012>
- Sulzman, E.W., Brant, J.B., Bowden, R.D., Lajtha, K., 2005. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest. *Biogeochemistry* 73, 231–256. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-7314-6>
- Suseela, V., Conant, R.T., Wallenstein, M.D., Dukes, J.S., 2012. Effects of soil moisture on the temperature sensitivity of heterotrophic respiration vary seasonally in an old-field climate change experiment. *Glob. Chang. Biol.* 18, 336–348. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02516.x>
- Szépszó, G., 2014. A REMO regionális éghajlati modellen alapuló klímadinamikai vizsgálatok a Kárpát-medence éghajlatának jellemzésére. Doktori értekezés. ELTE, Budapest.
- Taiz, L., Zeiger, E., 2010. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc.; Fifth edition.
- Tankönyvtár, 2010. A szén biogeokémiai körforgása. https://www.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop412A/2010-0012_eghajlatvaltozas/ch03s02.html. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: üvegházhatás, szén körforgása. Lekérdezés időpontja: 2020.01.06. [WWW Document].
- Tennant, D., 1975. A test of a modified line intersect method of estimating root length. *J. Ecol.* 63, 995–1001.
- Tian, Y., Haibara, K., Toda, H., Ding, F., Liu, Y., Choi, D., 2008. Microbial biomass and activity along a natural pH gradient in forest soils in a karst region of the upper Yangtze River, China. *J. For. Res.* 13, 205–214. <https://doi.org/10.1007/s10310-008-0073-9>
- Tomè, E., Ventura, M., Folegot, S., Zanutelli, D., Montagnani, L., Mimmo, T., Tonon, G., Tagliavini, M., Scandellari, F., 2016. Mycorrhizal contribution to soil respiration in an apple orchard. *Appl. Soil Ecol.* 101, 165–173. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.01.016>
- Torma, C.Z., 2011. Átlagos és szélső éghajlati és csapadék viszonyok modellezése a Kárpát-medencére a XXI. századra a RegCM regionális klímamodell alkalmazásával. Doktori értekezés. ELTE, Budapest.
- Tóth, E., Barcza, Z., Birkás, M., Gelybó, G., Zsembeli, J., Bottlik, L., Davis, K.J., Haszpra, L., Kern, A., Kljun, N., Koós, S., Kovács, G., Stingli, A., Farkas, C., 2011. Arable Lands, in: Haszpra, L. (Ed.), *Atmospheric Greenhouse Gases: The Hungarian Perspective*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 157–197. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9950-1_8

- Tóth, E., Gelybó, G., Dencsó, M., Kása, I., Birkás, M., Horel, Á., 2018. Chapter 19 - Soil CO₂ Emissions in a Long-Term Tillage Treatment Experiment, in: Muñoz, M.Á., Zornoza, R. (Eds.), Soil Management and Climate Change. Academic Press, pp. 293–307. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-812128-3.00019-7>
- Tsiafouli, M.A., Monokrousos, N., Sgardelis, S.P., 2018. Drought in spring increases microbial carbon loss through respiration in a Mediterranean pine forest. *Soil Biol. Biochem.* 119, 59–62. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2018.01.010>
- Tuba, Z., Csintalan, Z., Nagy, Z., Szente, K., Kemény, G., Takács, Z., Koch, J., Badacsonyi, A., Murakeöz, P., Palicz, G., Kóbor, S., Ötvös, E., Bartha, S., 1998. Szünfiziológia: alapozó gondolatok és exploratív vizsgálatok egy születő (növény)ökológiai tudományterülethez. Scientia Kiadó, Budapest.pp.
- van der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D., van Straalen, N.M., 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 11, 296–310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>
- van der Heijden, M.G.A., Martin, F.M., Selosse, M.-A., Sanders, I.R., 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytol.* 205, 1406–1423. <https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- van der Molen, M.K., Dolman, a. J., Ciais, P., Eglin, T., Gobron, N., Law, B.E., Meir, P., Peters, W., Phillips, O.L., Reichstein, M., Chen, T., Dekker, S.C., Doubková, M., Friedl, M. a., Jung, M., van den Hurk, B.J.J.M., de Jeu, R. a. M., Kruijt, B., Ohta, T., Rebel, K.T., Plummer, S., Seneviratne, S.I., Sitch, S., Teuling, a. J., van der Werf, G.R., Wang, G., 2011. Drought and ecosystem carbon cycling. *Agric. For. Meteorol.* 151, 765–773. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.01.018>
- Vargas, R., Baldocchi, D.D., Bahn, M., Hanson, P.J., Hosman, K.P., Kulmala, L., Pumpanen, J., Yang, B., 2011. On the multi-temporal correlation between photosynthesis and soil CO₂ efflux: Reconciling lags and observations. *New Phytol.* 191, 1006–1017. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03771.x>
- Végi, A., 2005. Műholdak felhasználási területe. Szakdolgozat. (Internetes oktatóanyag: Az üvegházhatás és a globális felmelegedés) <http://astro.u-szeged.hu/szakdolg/vegiandras/felhasznalas/uevegahzhatas.html>. Keresőprogram: Google. Kulcsszavak: üvegházhatás. Lekérdezés i. 2020.01.15.
- Vestergård, M., Reinsch, S., Bengtson, P., Ambus, P., Christensen, S., 2016. Enhanced priming of old, not new soil carbon at elevated atmospheric CO₂. *Soil Biol. Biochem.* 100, 140–148. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2016.06.010>
- Wang, B., Qiu, Y.-L., 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants.

- Mycorrhiza 16, 299–363. <https://doi.org/10.1007/s00572-005-0033-6>
- Wang, Q., Tenhunen, J., Dinh, N.Q., Reichstein, M., Vesala, T., Keronen, P., 2004. Similarities in ground- and satellite-based NDVI time series and their relationship to physiological activity of a Scots pine forest in Finland. *Remote Sens. Environ.* 93, 225–237. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.07.006>
- Wang, W.J., Zu, Y.G., Wang, H.M., Hirano, T., Takagi, K., Sasa, K., Koike, T., 2005. Effect of collar insertion on soil respiration in a larch forest measured with a LI-6400 soil CO₂ flux system. *J. For. Res.* 10, 57–60. <https://doi.org/10.1007/s10310-004-0102-2>
- Wang, X., Liu, L., Piao, S., Janssens, I.A., Tang, J., Liu, W., Chi, Y., Wang, J., Xu, S., 2014. Soil respiration under climate warming: differential response of heterotrophic and autotrophic respiration. *Glob. Chang. Biol.* 20, 3229–3237. <https://doi.org/10.1111/gcb.12620>
- Wang, Y., Hao, Y., Cui, X.Y., Zhao, H., Xu, C., Zhou, X., Xu, Z., 2013. Responses of soil respiration and its components to drought stress. *J. Soils Sediments* 14, 99–109. <https://doi.org/10.1007/s11368-013-0799-7>
- Werth, M., Kuzyakov, Y., 2010. ¹³C fractionation at the root–microorganisms–soil interface: A review and outlook for partitioning studies. *Soil Biol. Biochem.* 42, 1372–1384. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.009>
- Yu, L., Wang, Yujie, Wang, Yunqi, Sun, S., Liu, L., 2015. Quantifying Components of Soil Respiration and Their Response to Abiotic Factors in Two Typical Subtropical Forest Stands, Southwest China. *PLoS One* 10, 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117490>
- Zhang, B., Li, S., Chen, S., Ren, T., Yang, Z., Zhao, H., Liang, Y., Han, X., 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi regulate soil respiration and its response to precipitation change in a semiarid steppe. *Sci. Rep.* 6, 1–10. <https://doi.org/10.1038/srep19990>
- Zhou, W., Hui, D., Shen, W., 2014. Effects of soil moisture on the temperature sensitivity of soil heterotrophic respiration: a laboratory incubation study. *PLoS One* 9, e92531. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092531>
- Zsebeházi, G., 2011. Magyarország agyarszág éghajlatának jellemzése az ENSEMBLES projektbeli és a hazai regionális modelleredmények együttes vizsgálatával. Szakdolgozat. ELTE, Budapest.

M2. A modell illesztések paraméterei

1. Az R_{TR} kezelés mérésátlagaira történt Modell 3 illesztés paraméterei a következő linken érhetőek el:

<https://drive.google.com/file/d/17O2S9IbXhotkODixomoZWRvp95ri4WT4/view?usp=sharing>

Jelmagyarázat: timecsh a dátumot, acsh, bcsh, ccsh, dcsh a különböző paramétereket, asercsh, bsercsh, csercsh, dsercsh a paraméterekhez tartozó szórást, r2csh a r^2 értékét, napcsh pedig a mozgóablak méretét jelöli a gyökérkizárt kezelés esetében.

2. Az R_{TRM} kezelés mérésátlagaira történt Modell 3 illesztés paraméterei a következő linken érhetőek el:

https://drive.google.com/file/d/1Rr7NUwKGfNIytp_h015Fn8kvvgpbBg_Z/view?usp=sharing

Jelmagyarázat: timemk a dátumot, amk, bmk, cmk, dmek a különböző paramétereket, asermk, bsermk, csermk, dsermk a paraméterekhez tartozó szórást, r2mk a r^2 értékét, napmk pedig a mozgóablak méretét jelöli a gyökér- és mikorrhiza kizárt kezelés esetében.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozom Dr. Nagy Zoltán professzor úrnak a Biológiai Tudományi Intézet vezetőjének, aki évekkor elelőtt lehetővé tette számomra, hogy bekapcsolódjak az intézet életébe és munkájába egyaránt. Köszönöm a kutatáshoz biztosított feltételek megteremtését, a szakmai javaslatokat és infrastruktúrát, valamint, hogy végig nyomon követte kutatómunkámat.

Külön szeretném megköszönni témavezetőm Dr. Balogh János mentorálását, azt, hogy megismertette velem a kutatómunka szépségeit és kihívásait, mindvégig támogatott a kritikus és nehéz pillanatokban is, valamint azt, hogy a kutatás első mozzanatától a dolgozat befejezéséig, a szabadföldi mérésektől, az adatok feldolgozásán keresztül, a publikációk elkészítéséig türelemmel és fáradhatatlanul segítségemre volt szakmai és baráti tanácsaival, észrevételeivel.

Köszönet illeti Dr. Pintér Krisztinát, hogy a szükséges meteorológiai adatokat biztosította számomra.

Köszönöm a Biológiai Tudományi Intézet egykori és jelenlegi munkatársainak a dolgozat elkészüléséhez nyújtott segítséget, támogatást néhányukat megemlítve: Dr. Fóti Szilviának, Dr. Koncz Péternek, Cserhalmi Dórának, Balogh Zoltánnak, Molnár Anikónak, Lajkó Melindának, Balogh Barnabásnak, Dr. Csintalan Zsoltnak.

Legfőképpen szeretnék köszönetet mondani férjemnek, Papp Attilának, aki kezdetektől fogva támogatott, bátorított, mindvégig társam és lelki támaszom volt, valamint köszönöm gyermekeinknek, hogy türelmükkel és megértésükkel lehetővé tették a dolgozat elkészítését.

Köszönöm az ÚNKP-19-3-III pályázati kódszámú „Új Nemzeti Kiválóság Program” elnevezésű nemzeti felsőoktatási kiválóság ösztöndíj Doktorjelölti Kutatói Ösztöndíj támogatását.