

# **DOKTORI ÉRTEKEZÉS**

**Mojzes Andrea**

**2010**

# **Ökofiziológiai sajátosságok a növényi invázió és a klímaváltozásra adott növényi válaszok háttérében**

Doktori (Ph.D.) értekezés

Mojzes Andrea

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Biológiai Intézet, Természettudományi Kar  
Biológia Doktori Iskola, Ökológia, Konzervációbiológia és Szisztematika Program

A Doktori Iskola vezetője: Prof. Dr. Erdei Anna, akadémikus, egyetemi tanár

Programvezető: Prof. Dr. Podani János, egyetemi tanár

Témavezető: Dr. Kalapos Tibor, egyetemi docens, a biológia tudomány kandidátusa

**Eötvös Loránd Tudományegyetem, Biológiai Intézet, Természettudományi Kar  
Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék**  
Budapest

**Magyar Tudományos Akadémia, Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete**  
Vácrátót

2010

*„A bölcsességet nem úgy kapjuk,  
magunknak kell azt felfedezni, oly út után,  
amelyet senki se tehet meg helyettünk,  
senki se tud tőle megkímélni...”*

(Marcel Proust)

## TARTALOMJEGYZÉK

A dolgozatban leggyakrabban használt jelek és rövidítések	1
<b>I. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS</b>	<b>2</b>
I.1. Az ökofiziológiai tűrőképesség és környezeti válaszáának jelentősége	2
I.2. A globális változások két fontos eleme: a növényi inváziók és a klímaváltozás	3
I.2.1. A téma- és objektumválasztás indoklása	3
I.2.2. A növényi invázióról röviden	5
I.2.3. A klímaváltozás és várható hatásai a növénytakaróra	7
I.3. A háttérben álló növényi ökofiziológiai tolerancia-sajátságok	13
I.4. Megválaszolendő kérdések és vizsgált hipotézisek	18
<b>II. ÖKOFIZIOLÓGIAI TOLERANCIA-SAJÁTSÁGOK PÁZSITFŰFAJOK TÖMEGES TERJEDÉSE HÁTTERÉBEN: ÜVEGHÁZI KÍSÉRLETEK</b>	
<b>II.1. Anyag és módszer</b>	<b>20</b>
II.1.1. A tanulmányozott fajkészlet	20
II.1.2. A növények nevelésének körülményei	21
II.1.3. A levelek gázcseréjének vizsgálata	23
II.1.3.1. A mérés kivitelezése	23
II.1.3.2. A mért adatok feldolgozása	24
II.1.4. A levelek morfológiájának és belső szerkezetének elemzése	27
II.1.4.1. Mintavétel	27
II.1.4.2. A levelek morfológiáját és durva szerkezetét leíró változók	28
II.1.4.3. A levelek fénymikroszkópos anatómiájának elemzése	28
II.1.4.4. Az adatok statisztikai feldolgozása	29
II.1.5. A csírázás hőmérsékleti válaszáának tanulmányozása	30
II.1.5.1. A kísérlet menete	30
II.1.5.2. Az adatok feldolgozása	31
<b>II.2. Eredmények és értékelésük</b>	<b>33</b>
II.2.1. A levelek gázcseréjének válasza a fénykörnyezet gyors megváltozásaira két inváziós és két nem inváziós C <sub>4</sub> -es fűfajnál	33
II.2.2. A levelek morfológiájának és szöveti szerkezetének különbségei két kontrasztos környezetben	43
II.2.3. A hőmérséklet napi ingadozásának hatása a csírázásra	54

III. TEREPKÍSÉRLETBEN SZIMULÁLT KLÍMAVÁLTOZÁSRA ADOTT NÖVÉNYI VÁLASZOK KISKUNSAÍGI HOMOKI ERDŐSPUSZTÁN	
III.1. <b>Anyag és módszer</b>	61
III.1.2. A vizsgálati objektum leírása	61
III.1.2.1. A mintaterület jellemzése	61
III.1.2.2. A kiskunsági homoki vegetáció bemutatása	61
III.1.2.3. A vizsgált fajok bemutatása	64
III.1.2.4. A klímaszimulációs terepkísérlet	68
III.1.3. Az alkalmazott mérési módszerek	70
III.1.3.1. A levelek morfológiájának leírása	71
III.1.3.2. A levélszerkezet jellemzése	71
III.1.3.3. A levelek fotokémiai működésének mérése	72
III.1.3.4. Mintavétel	76
III.1.3.5. Mikroklimatikus háttérváltozók nyomon követése	77
III.1.3.6. A vizsgált évek (2003-2008) időjárásának jellemzése	78
III.1.4. Az adatok statisztikai feldolgozása	81
III.2. <b>Eredmények és értékelésük</b>	85
III.2.1. A varianciaforrások megoszlása az időjárás változékonysága és a kísérleti kezelések hatásai között. Az ismétléses variancia-analízis (Repeated Measures ANOVA) eredményei	85
III.2.2. A levelek vizsgált sajátosságainak módosulása az időjárás és a kísérleti kezelések együttes változásával. A kevert modellű többváltozós regressziók eredményei	100
IV. KÖVETKEZTETÉSEK	121
V. ÖSSZEFOGLALÁS	124
VI. SUMMARY	125
VII. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	126
VIII. IRODALOMJEGYZÉK	127
FÜGGELÉK	

## A dolgozatban leggyakrabban használt jelek és rövidítések

A dolgozatban, lehetőség szerint törekedtem a vizsgált mennyiségi változók magyar nevének használatára, rövidítésüket azonban a nemzetközi gyakorlat szerint adom meg. Az áttekinthetőség érdekében jelen lista nem tartalmazza a II.1.3.2. fejezetben definiált, csak a II.2.1. fejezetben használt nagyszámú, specifikus rövidítést. A FÜGGELÉKben elhelyezett ábrákat és táblázatokat a sorszámukat megelőző F betűvel különböztettem meg a főszövegben szereplőktől.

A	Nettó fotoszintézis üteme ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
C <sub>i</sub>	Mezofillum intercelluláris légterének CO <sub>2</sub> koncentrációja (vpm)
D	Disszipáció (hő formájában eltávozó gerjesztett energiahányad)
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	PSII maximális fotokémiai hatékonysága
F <sub>v</sub> /F <sub>m<sub>depr</sub></sub>	F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub> nappali csökkenése (%) hajnalról a déli órákra
F <sub>v</sub> /F <sub>m<sub>dél</sub></sub>	F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub> a déli órákban
F <sub>v</sub> /F <sub>m<sub>hajnal</sub></sub>	F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub> napfelkelte előtt
F <sub>v</sub> '/F <sub>m</sub> '	PSII antennák fényenergia befogási hatékonysága
g <sub>s</sub>	Sztómás vízpárazetetés ( $\text{mmol víz m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
LD	Átlagos levélszöveti sűrűség ( $\text{g cm}^{-3}$ )
LMA	Fajlagos levéltömeg ( $\text{g m}^{-2}$ )
LT	Levélvastagság (mm)
NPQ	Nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás
PPFD	Foton áramlássűrűség ( $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
PSII	Kettes fotokémiai rendszer
PWUE	Pillanatnyi fotoszintetikus vízhasznosítási hatékonyság ( $\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ víz}$ )
qP	Fotokémiai fluoreszcencia kioltás
R	Parciális korreláció értéke
SE	Átlag hibaszórása (Standard Error)
T <sub>max</sub>	Napi maximumhőmérséklet (°C)
T <sub>min</sub>	Napi minimumhőmérséklet (°C)
VAZ ciklus	Violaxantin- anteraxantin-zeaxantin (xantofill) ciklus
ΦPSII	PSII aktuális fotokémiai hatékonysága

# I. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

## I.1. Az ökofiziológiai tűrőképesség és környezeti válaszáának jelentősége

Fajok megtelepedését és sikeres fennmaradását egy adott élőhelyen számos tényező befolyásolja. A termőhelyi adottságok (pl. domborzat, mikroklíma, talaj) mellett, a növény oldaláról ilyen tényezők a fajok életmenet tulajdonságai, ökofiziológiai tűrőképessége, a populációk belüli és populációk közötti kölcsönhatások (pl. kompetíció, allelopátia, herbivorok és predátorok; Bazzaz 1996, Pickett et al. 1987). Az élő vagy az élettelen környezet megváltozásakor különösen fontos szerep juthat az ökofiziológiai tolerancia-sajátságoknak, valamint az e sajátságokban mutatkozó variációnak. Az ökofiziológiai tulajdonságok tágabb értelemben magukban foglalják a növény élettani működését és az ahhoz szorosan kapcsolódó morfológiai, strukturális és csírázásbiológiai jellemzőket. A fenotípuson leolvasható változatosság egyik komponensét az aktuális környezettől független, genetikai (allélok által meghatározott) variancia, a másik részét az adott környezet indukálta fenotípusos különbségek adják. A genetikai sokféleség megváltozhat a populációban már jelen lévő, különböző allélok gyakorisági megoszlásának módosulásával (pl. a szelekciós nyomás megváltozása, vagy genetikai sodródás nyomán), vagy új (pl. inter- vagy intraspecifikus hibridizációval keletkezett), a megváltozott környezethez jobban adaptálódott genotípusok megjelenése és elterjedése révén. Számos példa van fajok egyes tulajdonságainak – különösen a fajok közötti kölcsönhatásokhoz kötődő sajátságok – viszonylag gyors (< 150 év) evolúciós átalakulására, és annak a társulás szerkezetét és dinamikáját befolyásoló szerepére (Bossdorf et al. 2005, Hierro et al. 2009, Mitchell et al. 2006, Thompson 1998). Az alkalmazkodás lehetőségét rövid időskálán, napjaink gyors és gyakran rendszertelen környezeti változásaihoz (lásd az I.2. fejezetben) azonban, elsősorban a fenotípusos módosulások (azonnali válasz, akklimáció, fenotípusos plasztikusság; Bazzaz 1996, Lambers et al. 1998) teremtik meg. Mindezek révén mérséklődhet a növény anyagcsere-működését korlátozó környezeti tényező hatása, és ezáltal a növény, ill. populációja képes tartósabban fenntartani működését szélsőséges környezetben, vagy kedvező feltételek mellett hatékonyabb forráshasznosításra tehet szert. Az azonnali környezeti válasz a növény rövid távú, reverzibilis illeszkedése a környezet gyors változásaihoz (pl. a gázcsereenyíltások nyitottságának módosulása a levegő páratartalmának vagy a fényintenzitás változásával). A fenotípusos plasztikusság ugyanabból a genotípusból más-más fenotípus kifejlődését, az akklimáció pedig egy már kifejlődött tulajdonság megváltozását jelenti eltérő környezetben (Bazzaz 1996, Richards et al. 2006). Mértékük (azaz a környezeti tényező skáláján mutatkozó fenotípusos variáció nagysága) eltérő lehet növényi sajátságokként (vagyis

nem magának a növényegyednek vagy a fajnak a jellemzője), függ az életkortól, és különbözhet más-más abiotikus tényező változásával szemben is (Bazzaz 1996, Dong & de Kroon 1994, Lehmann & Rebele 2005, Richards et al. 2006, Yamashita et al. 2002). Több kutatási eredmény, közöttük hazaiak is utalnak arra, hogy a növényi élettani jellemzők, és a hozzájuk kapcsolódó morfológiai struktúrák fenotípusos rugalmassága hozzájárulhat ahhoz, hogy egyes fajok sikeresen népesítsenek be térben heterogén vagy időben változékony élőhelyeket (pl. Abrams & Mostoller 1995, Bazzaz 1996, Fekete 1974, Fekete & Szujkó-Lacza 1973, Kalapos & Csontos 2003, Mojzes et al. 2003, 2005, Sage & McKown 2006, Sims & Pearcy 1992, Yamashita et al. 2000, 2002).

Vizsgálatom célja egyes növényi ökofiziológiai tolerancia-sajátságok, és azok fenotípuson leolvasható válaszainak megismerése volt, kétféle környezeti változás nyomán: 1) egyes növényfajok tömeges terjedésében új, térben változatos vagy időben változékony élőhelyi környezetben, és 2) egy adott élőhelyen a növénytakaró szimulált klímaváltozásra adott válasznak hátterében.

## **I.2. A globális változások két fontos eleme: a növényi inváziók és a klímaváltozás**

### **I.2.1. A téma- és objektumválasztás indoklása**

Az elmúlt évszázad globális környezeti változásai jelentős hatást gyakoroltak az ökológiai rendszerekre, így a növényközösségekre is, és az elkövetkező néhány évtizedben e hatások további, sőt sok esetben fokozottabb érvényesülése várható (Dukes & Mooney 1999, Hughes 2000, Millennium Ecosystem Assessment 2005). A változások fontos alkotóelemei többek között a klíma és az ózonkoncentráció módosulása és az életközösségek bolygatásának fokozódása. Ez utóbbi – kiterjedésétől és intenzitásától függően – az élőhelyek megfogyatkozását, feldarabolódását (fragmentációját) és izolálódását okozhatja, vagy táji léptékű átalakulását eredményezheti (pl. a szántóföldi és kertkultúrák terjeszkedése, vízrendezések, tarvágásos erdőművelés, tüzek alkalmazása a tájgazdálkodásban). Globális veszélyt jelent továbbá az inváziós növény- és állatfajok terjedése, a természeti erőforrások túlfogyasztása és a tápanyagok (elsősorban a N és P) feldúsulása (eutrofizáció). Közülük kutatásaimban a növényi invázió, és a klímaváltozás növénytakaróra gyakorolt hatása szerepelt. Választásukat egyrészt az indokolta, hogy a hazánk területének jelentős részére kiterjedő átmeneti, erdőssztyepp zónában (Mátyás & Czímber 2004, Zólyomi & Fekete 1994) mindkét jelenség lényeges problémaként jelentkezik. Másrészt, számos ökofiziológiai tolerancia-sajátság (lásd az I.3. fejezetben) elősegítheti özönnövények tömeges terjedését, ill. húzódnak meg annak hátterében, hogy várhatóan



mely növényfajok jutnak előnyhöz az adott régióban jósolt klímaváltozás hatására. A lehetséges mechanizmusok közül – a teljesség igénye nélkül, egy vagy néhány konkrét kísérlettel – mindkét ökológiai megközelítésben a levél egyes ökofiziológiai jellemzőit (fotoszintetikus működés, morfológia, szöveti szerkezet) tanulmányoztam. Emellett vizsgáltam a csírázás hőmérsékleti választát egyes fajok inváziós hajlama háttérében. A növény anyagcsere-folyamatai közül ugyanis a levél fotoszintézisének üteme az egyik fontos meghatározója annak, hogy adott környezeti feltételek mellett a növény milyen növekedést képes elérni (pl. Baruch & Goldstein 1999, Kalapos 1994, Kalapos et al. 1996, Knapp et al. 2002, McDowell 2002, Morse et al. 2002, Pattison et al. 1998), míg regenerációs sikere jelentős részben csírázási sajátosságaitól függ (pl. Burke & Grime 1996, Ernst & Tolsma 1988, Grubb 1988, Hierro et al. 2009, Radford & Cousens 2000, Tamás 1999, White et al. 2001). Mindezek pedig döntően befolyásolhatják a fajok közötti tömegességi viszonyokat.

Mindkét kutatási témában, vizsgálataimat elsősorban olyan pázsitfűfajokon (*Poaceae*) végeztem, amelyek élőhelyét az antropogén hatások által legveszélyeztetettebb hazai vegetációtípus, a homoki és lösz erdőssztyepek (Molnár et al. 2008a) vagy szegélyeik képezik. Mellettük, a klímaváltozás homoki erdőssztyepp ökoszisztémára gyakorolt hatásainak vizsgálatába bevontam e növényzeti típus fűszárú domináns alkotóját, a fehér nyárat (*Populus alba*) is. A fűvek mint vizsgálati objektum választása a fenti két globális probléma tanulmányozására több okból is indokolt volt. A hazánkban is nagy fajszámmal képviselt *Poaceae* család tagjai közül kerülnek ki a domináns alkotói a gyeptársulásoknak, amelyek – kiterjedésükből és sokféleségükből adódóan – a Föld növénytakarójának egyik legjelentősebb formációtípusát képviselik (Tuba & Kaligarič 2008). A növényi inváziók által egyik legveszélyeztetettebb élőhelyek éppen a mérsékelt övi gyepek (D’Antonio & Vitousek 1992, Grace et al. 2001, Molnár et al. 2008a), hazánkban különösen a nyílt homokpusztagyepek (Botta-Dukát 2008, Török et al. 2003). A klímaváltozás hatásai a gyepekre a mérsékelt övben várhatóan rohamosan növekedni fognak az elkövetkező évtizedekben (Millennium Ecosystem Assessment 2005, Tuba & Kaligarič 2008, Weltzin et al. 2003), s az ökoszisztéma működések szempontjából e hatások elsősorban a legnagyobb tömegességű, uralkodó fajokra lesznek meghatározók. Egyes pázsitfűfajok tömeges terjedése ugyanakkor arra mutat rá, hogy a fűvek – az abundancia-viszonyok megváltozása révén – gyökeresen átalakíthatják az ökoszisztéma funkciókat (pl. az ásványi tápanyagforgalmat, a tüzek okozta bolygatási rezsimet; D’Antonio & Vitousek 1992, Grace et al. 2001, Rout & Chrzanowski 2009, Sage & Kubien 2003). Inváziós szempontból a fűvek azért is jelentősek, mert idegenhonos fűfajokat gyakran szándékosan telepítenek be állati takarmány termesztésére, a talajerózió mérséklésére, vagy kultúrgyepek, energiafű ültetvények

létesítése céljából (Barney & Ditomaso 2008, D'Antonio & Vitousek 1992, Grace et al. 2001, Holm et al. 1977), és kiszabadulásuk veszélyt jelenthet. Vizsgálataim során különös figyelmet fordítottam a C<sub>4</sub>-es fotoszintézis típusú fűfajok környezeti válaszára az alábbiak miatt. (A vizsgálatokba bevont konkrét fajkészletet lásd a II.1.1. és a III.1.2.3. fejezetben.) A C<sub>4</sub>-es pázsitfűfélék a mérsékelt övben érik el elterjedésük földrajzi szélesség szerinti felső határát (~45-50°, ahol a legmelegebb hónap napi minimumhőmérsékleteinek átlaga 8-10 °C felett van; Long 1983, Sage & Kubien 2003, Sage & Monson 1999). Adott térségben az ilyen, földrajzi elterjedésük szegélyét megközelítő fajoknál az ökofiziológiai toleranciának nagyobb jelentősége lehet, hiszen a klimatikus tényezők gyakrabban elérhetik szervezetük tűrőképességének határait, mint az ugyanabban a régióban áréájuk belsejét elfoglaló fajokét (pl. Burke & Grime 1996, Kalapos & Csontos 2003, Risser 1995, Valkama & Kozlov 2001). Sage & McKown (2006) áttekintő munkája alapján ugyanakkor, a C<sub>4</sub>-es anyagcsereút korlátozottabb fenotípusos módosulásra ad lehetőséget a megváltozott környezetben, mint a C<sub>3</sub>-as. Ennek háttérben strukturális és funkcionális kényszerek állnak (pl. a kloroplasztiszok helyhez kötött térbeli elhelyezkedése, a fotoszintézis C<sub>4</sub>-es és C<sub>3</sub>-as részfolyamatainak összehangolt működése). A szerzők szerint részben ez magyarázhatja például, hogy a C<sub>4</sub>-es növények ritkán fordulnak elő mélyárnyékos élőhelyeken (pl. zárt lombkoronájú erdők aljnövényzetében), és elsősorban a magas besugárzású, fátlan vegetációban tömegesek (Sage & Monson 1999). Számos hazánkban is előforduló C<sub>4</sub>-es pázsitfű kozmopolita gyom és/vagy inváziós hajlamú (Czimer 1992, Kalapos 1991, 1994, Mihály & Botta-Dukát 2004). Czimer (1992) a C<sub>4</sub>-es gyomok nagy tömegességi arányát mutatta ki több magyarországi gyomközösségben (különösen kukorica- és cukorrépa-területeken). Továbbá, a jelenleg zajló és a jövőben várható globális változások összetett jellege, és különösen az emberi bolygatások fokozódása a C<sub>4</sub>-es fűvek tömegességének növekedését valószínűsíti a mérsékelt övi gyepekben (Kalapos & Mojzes 2008, Sage & Kubien 2003).

### 1.2.2. A növényi invázióról röviden

Új területen már invázióssá vált faj terjedésének korlátozása, valamint jövőbeni inváziók kockázatának becslése (pl. Barney & Ditomaso 2008, Botta-Dukát 2007) szükségessé teszi a biológiai invázió, így az özönnövények terjedése háttérének behatóbb tanulmányozását. Az emberi tevékenység fajok véletlen vagy szándékos behurcolásával közvetlenül elősegíti egyes fajok gyors terjedését. A természetes izoláció ilyen csökkentésének hosszú távú globális veszélye egyrészt a lokális flórák és faunák közötti különbségek elmosódása, másrészt – a fajkeletkezés folyamatának lassítása révén – a földi biodiverzitás csökkenése (Lövei 1997).

Emellett közvetve, a globális környezeti változások mindegyik eleme várhatóan kedvezni fog az inváziós jelenségeknek (Dukes & Mooney 1999).

Igazodva a nemzetközi invázióbiológiai szakirodalom egységesített fogalomrendszeréhez (Richardson et al. 2000), szigorú értelemben inváziósnak olyan idegenhonos fajokat nevezünk, amelyek elterjedési területe és populációmérete folyamatosan növekszik a számára megfelelő élőhelyeken (Mihály & Botta-Dukát 2004). Az inváziós jelenség egy többlépcsős folyamat, amelynek során a jövevény faj az egyes fázisokban más-más akadályokat (barriereket) lép át. Ennek eredményeképpen az új földrajzi területen önfenntartó méretű populációt hoz létre (meghonosodik), majd távolabbi, új állományokat képez. Hasonló terjedési hajlammal egyes őshonos fajok is bírhatnak (pl. a *Phragmites australis*, Hunyadi 1988; a *Calamagrostis epigeios*, Rebele & Lehmann 2001, Soó 1973). Ám a terjedés térbeli skálája és a leküzdött akadályok eltérő volta miatt az ilyen fajokat megkülönböztetik a valódi özönnövényektől, és az ún. terjedő őshonos faj (expanding native species) elnevezéssel illetik. Az inváziós növények tömeges terjedésükkel nem csekély káros hatást gyakorolhatnak a természetes vagy ember által fenntartott ökoszisztémákra. Kiszoríthatják a közösség őshonos, természetes alkotóit, és markánsan átalakíthatják a termőhelyi környezetet és az eredeti életközösség szerkezetét, működését (pl. szukcessziós folyamatait, az ökoszisztéma tápanyagforgalmát; D'Antonio & Vitousek 1992, Rout & Chrzanowski 2009). Richardson et al. (2000) hangsúlyozzák azonban, hogy egy faj inváziós jellege független annak környezetre gyakorolt hatásától. Ezért fontos az inváziós faj és a gyom fogalmának megkülönböztetése is. Gyomnak idegen- vagy őshonos fajok azon populációit nevezzük, amelyek jelenléte ökológiai vagy gazdasági szempontból nem kívánatos (Hunyadi 1988, Mihály & Botta-Dukát 2004). Ugyanakkor az inváziós fajok többsége (50-80%-a) gyom is egyben (Richardson et al. 2000).

Egy inváziós esemény sikerességét mindig két tényező, a jövevény faj biológiai tulajdonságai és az őt befogadó közösség élő és élettelen környezeti jellemzői együttesen határozzák meg (Alpert et al. 2000, Burke & Grime 1996, Radford & Cousens 2000, Tamás 1999). Ennek megfelelően az invázióval kapcsolatos kutatások négy fő területen zajlanak: 1. fajok inváziós képességért (invasiveness) felelős sajátosságok; 2. egy közösség előzőnölhetőségét (invasibility), ill. ellenállóképességét (resistance) meghatározó tulajdonságok; 3. az özönfajoknak a meghódított közösségre kifejtett hatása (impact) és 4. az invázióval szembeni védekezés (control) lehetőségei (Mihály & Botta-Dukát 2004). Több tanulmány hangsúlyozza, hogy – amennyiben az élőhely klimatikus és edafikus feltételei alkalmasak a megtelepedésre, és az ehhez szükséges propagulum-forrás is biztosított – egy élőhely invázióval szembeni érzékenységét fokozza a felvehető tápanyagok megnövekedése, valamint az intenzív vagy az

eredetétől eltérő zavarási rendszer (Alpert et al. 2000, Burke & Grime 1996, Dukes & Mooney 1999, Mihály & Botta-Dukát 2004, Tamás 1999, Török et al. 2003). Ezt a két tényezőt integrálja Davis et al. (2000) elmélete, amely szerint egy élőhely előzőnölhetősége szempontjából a limitáló források időbeli fluktuációjának, az időszakosan fellépő forrásgazdagságnak van döntő jelentősége. Ennek oka lehet a forrásfelhasználás csökkenése (pl. fokozott bolygatás, növényevő vagy élősködő elszaporodása miatt), vagy a források hozzáférhetőségének növekedése (pl. kedvezőbb csapadékjárású évben vagy eutrofizáció nyomán). A jövevény faj és a befogadó közösség tagjai közötti biotikus kölcsönhatásoknak a sikeres invázióban betöltött szerepéről jó összefoglalást ad Mitchell et al. (2006) munkája, a főbb elméletek és empirikus vizsgálatok áttekintésével. Ezek azt jósolják, hogy egy közösség sebezhetősége fokozottabb az özőnnövényekkel szemben, amennyiben hiányoznak az idegenhonos faj természetes ellenségei (pl. fogyasztói, élősködői), részben a jövevény kompetíciós képességének ebből adódó növekedése miatt. Ugyancsak nagyobb az invázió esélye akkor, ha új mutualista (pl. mikorrhiza) partnerek vagy az őshonos fajok által kihasználatlan források (üres niche) vannak jelen, vagy ha a rezidens fajok ellenállóképessége csekély az invázió allelopatikus hatásával szemben. Mindezek a mechanizmusok azon a feltételezésen alapulnak, hogy a jövevény faj, új élőhelyén egy más, az eredeti hazájában jellemzőtől eltérő fajösszetételű közösségbe lép, amelynek tagjaival nem volt hosszú koevolúciós kapcsolatban. A szerzők hangsúlyozzák azt is, hogy általában egyidejűleg több biotikus hatás érvényesül, amelyek erősíthetik vagy gyengíthetik egymást. Továbbá, e komplex interakciók kimenetelét befolyásolják a filogenetikai rokonsági viszonyok az inváziós faj és a befogadó közösség tagjai között, valamint a termőhely abiotikus tényezői is (pl. a klíma vagy az ásványi tápanyagok hozzáférhetősége). Mivel munkám egyik célja egyes hazai pázsitfűfajok inváziós hajlamának részét képező tolerancia-sajátságok feltárása volt, a felsoroltak közül a továbbiakban részletesen az 1. kérdéskört tárgyalom (lásd az I.3. fejezetben), míg a 3. és a 4. témakört nem érintem.

### I.2.3. A klímaváltozás és várható hatásai a növénytakaróra

A globális klímaváltozás egyik legfőbb eleme a CO<sub>2</sub> és más üvegházhatású gázok (pl. CH<sub>4</sub>, N<sub>2</sub>O, halogénezett szénhidrogének) légköri koncentrációjának növekedése, amely az előrejelzések szerint a földfelszín átlaghőmérsékletének 1,1-6,4 °C-os emelkedését eredményezi századunk folyamán (Meehl et al. 2007). Az éghajlati rendszer melegevé válása, amely együtt jár az óceánok hőmérsékletének és vízszintjének növekedésével, valamint a sarki jégtömegek csökkenésével, várhatóan jelentősebb lesz a magasabb földrajzi szélességeken. Ez az északi féltekén enyhébb telek és melegebb nyarak gyakoribb előfordulását, ezáltal a tenyészidőszak

meghosszabbodását valószínűsíti. Az eddigi klimatológiai adatok és előrejelzések szerint a felszíni léghőmérséklet növekedése elsősorban az éjszakai hőmérsékleti minimumok, és kevésbé a napi maximumok és átlagok emelkedéséből adódik (Alward et al. 1999, Easterling et al. 1997, Meehl et al. 2007). A földi légköri és tengeráramlási rendszerek módosulása, továbbá a hőmérséklet emelkedéséből és a vegetációs időszak hosszabbodásából eredő nagyobb evapotranspirációs igény ugyanakkor az évi csapadékmennyiség (akár 20%-os) csökkenését, a nyári aszályok nagyobb gyakoriságát vetíti előre a mérsékelt övi és a szubtrópusi területeken (Meehl et al. 2007). Ezt tovább erősíthetik más globális környezeti hatások (pl. talajerózió, élőhelyfragmentáció, a növénytakaró szerkezeti leegyszerűsödése). A melegedés és a szárazodás mellett az éghajlatváltozás harmadik lényeges jellemzője az időjárás rendszertelenebbé, szélsőségesebbé válása, amely magában foglalja az aszályok és heves zivatarok, valamint a hóhullámok intenzívebbé és gyakoribbá válását.

A Kárpát-medence térségére kidolgozott regionális éghajlati forgatókönyvek az évi átlaghőmérséklet 1,1-1,7 °C-os emelkedését és az évi csapadékmennyiség csökkenését jósolják a 21. század végére (Bartholy et al. 2004, 2006, Mika 2003). A térségen belül területenként és évszakonként azonban, jelentős különbségek várhatók a változások mértékét és irányát tekintve. Az Alföld területére a regionális klímamodellek a csapadék gyakoriságának csökkenését, ugyanakkor a csapadékhullás intenzitásának enyhe növekedését mutatják, az évi középhőmérséklet átlagos emelkedése pedig 0,7 °C-ra becsülhető (Bartholy et al. 2004). E tendenciák mellett várhatóan számolnunk kell a szélsőséges időjárási események (pl. árvizek, aszályok) nagyobb gyakoriságával. Ezt valószínűsíti az is, hogy a hőmérsékleti és csapadék extrémindexek többsége (pl. a hóhullámok hossza, meleg napok és éjszakák száma, áprilisi fagyok gyakorisága és erőssége, nagy csapadékú napok száma) általában növekedett a 20. század második felében (Bartholy & Pongrácz 2006, Kalmár & Németh 2006).

A klímaváltozás növényközösségekre gyakorolt várható ökológiai hatásainak vizsgálatára több megközelítésmód is ismeretes, amelyek a következő négy csoportba sorolhatók.

I. Adott területen végzett hosszú távú terepi megfigyelésekkel nyomon követhetők az egyirányú változások. Ilyenek például egyes fajok vagy biotopok elterjedési határainak eltolódása (Fekete & Molnár 2005, Hughes 2000), a növényzet fenológiájának, életforma- vagy funkcióstípus összetételének módosulása (Alward et al. 1999, Cleland et al. 2007). Ily módon ezek elválaszthatók az évek közötti időjárási különbségek, szélsőséges időjárási események (pl. aszályok; Kovács-Láng et al. 2005, Kröel-Dulay et al. 2006) hatásától.

II. Terepi megfigyeléseken alapuló indirekt következtetési módszer az időbeliség helyettesítése térbeliséggel (tér-idő megfeleltetés vagy „space-for-time substitution”). Ezzel a mód-

szerrel összehasonlíthatók ugyanazon vegetációtípus térben távoli állományai, amelyek az előrejelzett klímaváltozásnak megfelelő klimatikus különbségekkel jellemezhetők, s ennek alapján következtethetünk a várható összetételbeli és szerkezeti változásokra (pl. Kovács-Láng et al. 2000, 2006c).

III. Szimulációs modellekkel, a klímátényezők (esetenként emellett a globális változások más komponenseinek, pl. a földhasználat) prognózisoknak megfelelő változásait beépítve, jóslásokat tehetünk a fő formációtípusok szukcessziós dinamikájára, biodiverzitásának, szénmérlegének és földrajzi kiterjedésének változásaira nagy tér- és időléptékben (Fekete & Molnár 2005, Risser 1995, Weltzin et al. 2003). Kisebb léptékű modellekkel, a Pannon régióban prognózisokat fogalmaztak meg például a zonális alsó erdőhatár („erdőssztyepp-vonal”) elmozdulására (Mátyás & Czímber 2004), valamint a nyílt homokpusztagyeppek fajainak (a földfeletti fitomassza mennyiségével kifejezett) dinamikai változásaira (Kröel-Dulay et al. 1998) a várható regionális éghajlatváltozás nyomán. A klímaszimulációs modellezés elsősorban új hipotézisek generálásának fontos eszköze, amelyek terepi megfigyelésekkel vagy kísérletes vizsgálatokkal – a fő klímaelemeket ténylegesen módosítva (manipulálva) – tesztelhetők.

IV. A kísérletes vizsgálatok egyik típusa a klímakamrában vagy üvegházban végzett ún. mikrokozmosz vizsgálatok egyes kiválasztott fajokon (pl. Nijs & Impens 1996, Seneweera et al. 2001, Turnbull et al. 2002), vagy kis mesterséges „gyeptársulások”-ban (pl. Gielen et al. 2007). Az ilyen kutatások a környezeti változók széleskörű manipulációjával az egyes fajok válaszmechanizmusainak feltárására alkalmasak. A klímaváltozásos kísérletek másik nagy csoportját a természetes élőhelyen végzett manipulációk képezik, amelyekkel a teljes élőlényközösség válasza vizsgálható (beleértve a növény-, állat- és mikrobiális közösségét is) egy vagy két környezeti tényező módosítására. Az ilyen állományszintű terepi kísérletek első generációja, s egyben ma is nagy része a légkör összetétele, ill. a klíma várható átlagos megváltozásának hatását elemzi a mikroklima manipulálásával (Jentsch et al. 2007, Shaver et al. 2000, Tuba 2005). A leggyakoribbak a CO<sub>2</sub> koncentráció emelkedését, melegedést vagy szárazodást szimuláló kísérletek. Kimutatható ugyanakkor, hogy az időjárási szélsőségek és rendszertelenség sokszor jóval nagyobb hatással lehet az élőlényközösségekre, az ökoszisztéma működésekre és szolgáltatásokra is, mint a klimatikus átlagok mérsékelt eltolódásának hosszú időn keresztül érvényesülő hatása (Ciais et al. 2005, Jentsch et al. 2007, Kovács-Láng et al. 2005, 2006a, Kröel-Dulay et al. 2006, Peñuelas et al. 2007, Weltzin et al. 2003). A terepkísérletek új generációja ezért kombinálni igyekszik az átlagok fokozatos eltolódásának és

egy-egy szélsőséges esemény (pl. tartós szárazság) hatásának tanulmányozását (Fay et al. 2000, Jentsch et al. 2007).

Gyakori az is, hogy párhuzamosan alkalmazzák a II. és a IV. megközelítésmódot, vagyis egyidejűleg több, klimatikus gradiens vagy gradiensek mentén elhelyezkedő ökoszisztémában végeznek terepi kísérletes manipulációkat. Az ilyen kutatások során lényeges a módszerek egységes megválasztása (pl. a klímátényezők módosításának módja és mértéke, a mintavételi és mérési eljárás; Weltzin et al. 2003). Egy ilyen kombinált, állomány léptékű terepi klímaszimulációs kísérletben hat európai országban azonos módon vizsgálják cserjés ökoszisztémák válaszát a fokozatos melegedésre vagy a vegetációs periódus csúcsidőszakában előidézett tartós aszályra (FP5 VULCAN /Vulnerability assessment of shrubland ecosystems in Europe under climatic changes/ projekt; pl. Beier et al. 2004, Estiarte et al. 2008, Llorens et al. 2004, Peñuelas et al. 2007, Prieto et al. 2009). E projekt részeként hazánkban a Duna-Tisza közti Homokhátságon, Fülöpháza mellett egy fehér nyár gyökérsarjak kolonizálta évelő nyílt homokpusztagyep (*Festucetum vaginatae*) állományban zajlik klímaszimulációs terepkísérlet. Ez az átmeneti, pusztagyep- és erdőfoltok dinamikus mozaikja alkotta homoki vegetáció (részletesebb jellemzését lásd a III.1.2.2. fejezetben), földrajzi kiterjedése nyugati határán, várhatóan különösen érzékenyen reagál majd a klímaváltozásra (Gosz & Sharpe 1989, Risser 1995). Az itt beállított terepkísérletben az ökoszisztéma számos komponensének változását vizsgálják a hőmérséklet és a csapadékmennyiség módosulásának hatására. Ilyen például a növényzet fenológiája, kompozíciója és tömegessége, az uralkodó növényfajok ökofiziológiája, avarle bomlás, ásványi tápanyagforgalom, talajlégzés és a talajlakó fonálféreg együttese szerkezete (Bakonyi et al. 2007, Estiarte et al. 2008, Kalapos et al. 2008, Kovács-Láng et al. 2006a,b, Lellei-Kovács et al. 2008, Peñuelas et al. 2007, Prieto et al. 2009). Ebbe a vizgálat sorozatba kapcsolódtam be méréseimmel, amelyek a növényi anyagcsere-működés és a levélmorfológiai sajátágok válaszána megismeréséhez járulnak hozzá.

A klímaváltozás növénytakaróra gyakorolt várható, vagy jelenleg is észlelhető hatásainak sokfélesége, az egyedi és faji szintű válaszoktól a társulásszerkezet és az ökoszisztéma funkciók megváltozásáig, a témával foglalkozó szakirodalmi munkák nagy számában is tükröződik (lásd pl. Cleland et al. 2007, Fekete & Molnár 2005, Hughes 2000, Jentsch et al. 2007, Rustad et al. 2001, Shaver et al. 2000, Tuba 2005, Tuba & Kaligarić 2008, Weltzin et al. 2003 áttekintését). E változatosság forrásai között kell említenünk, hogy a növényzet az éghajlatváltozás (valamint a globális változások) több együtt ható, egymással interakcióban lévő tényezőjére reagál, és a rövid időtartamú válaszok gyakran eltérnek a hosszú távon tapasztalhatóktól. Továbbá, a levél- vagy egyedszintű válaszokat nem extrapolálhatjuk a szerveződés

magasabb szintjére (pl. populáció- vagy közösségi szintre), noha azok nélkülözhetetlenek a jelenségek magyarázatához, értelmezéséhez.

A klíma melegedésére adott egyik legmarkánsabb, terepi kísérletekkel és hosszú távú megfigyelésekkel is igazolt növényi válaszok a fenológiai változások. Például a tavaszi lombfakadás korábbra tolódása és/vagy az őszi lombhullás későbbre húzódása, amelyek összességében a tenyészidőszak meghosszabbodását eredményezik, valamint a korábban kezdődő vagy hosszabb idejű virágzás (Cleland et al. 2007, Fekete & Molnár 2005, Hughes 2000, Kovács-Láng et al. 2006a, Prieto et al. 2009, Suzuki & Kudo 1997, Tuba & Kaligarič 2008). Ezek a változások közvetve hozzájárulhatnak az ökoszisztéma más komponenseinek módosulásához is. Ilyen például a produkciónövekedés (Peñuelas et al. 2007, Rustad et al. 2001), egyes növényfajok és beporzók, ill. kártevők közötti szinkronizált populációs kapcsolatok felborulása (Cleland et al. 2007, Fekete & Molnár 2005), vagy a fajösszetétel, ill. a fajok, funkciós csoportok közötti tömegességi viszonyok megváltozása (Alward et al. 1999, Cleland et al. 2007). A globális környezeti változások más elemeire (pl. a CO<sub>2</sub> koncentráció emelkedése, csapadékellátottság módosulása) ugyanakkor nem tapasztaltak lényeges fenológiai választ, vagy azok fajspecifikusak voltak (Cleland et al. 2007, Körner et al. 1997). A globális hőmérséklet-emelkedésnek egy másik, az eddigi megfigyelések (pl. légifényképek, történeti adatok) alapján jelenleg is észlelhető következménye egyes fajok és vegetációzónák földrajzi elterjedési határainak eltolódása (Fekete & Molnár 2005, Hughes 2000). Ez akkor érvényesül, ha a fajok vándorlását nem gátolja az élőhelyek felaprózódása és elszigetelődése. Ennek példái (szub)mediterrán flóraelemek, hőigényes jövevény fajok megjelenése és terjedése hazánkban. Fajok elterjedési területének vagy tömegességi viszonyainak megváltozása bizonyos életformák gyakoribbá válását is eredményezheti a vegetációban. Ilyen jelenség például a mérsékelt övi lombhullató erdőkben egyes babérlevelű örökzöldek borításának növekedése (laurofillizáció), kúszó cserjék elszaporodása (lianizáció), vagy szárazgyepekben az egyévesek dominánssá válása az évelő fajok rovására (terofitáció) a klíma melegedése vagy ismétlődő aszályok nyomán (Fekete & Molnár 2005, Kovács-Láng et al. 2005, Kröel-Dulay et al. 2006).

Az ökoszisztéma folyamatainak (pl. biomassza produkció, ásványi tápanyagforgalom) a klímaváltozással bekövetkező módosulása háttérben gyakran a társulásban uralkodó funkciós típusok közötti átrendeződések állnak. Példaként említhető, hogy a C<sub>3</sub>-as fotoszintézisű gyepalkotók nagyobb teret nyerhetnek a C<sub>4</sub>-esek rovására a (minimum)hőmérséklet emelkedésével (Alward et al. 1999), a felvehető N tartalom megnövekedésével (Wedin & Tilman 1996), megemelt CO<sub>2</sub> koncentráció mellett egymást követő száraz évek sorozatában (Polley et al.



2003), vagy csapadéktöbblet hatására (Czöbel et al. 2008). Ugyanakkor a két fotoszintézis típus képviselői között a tömegességi arányok ellenkező irányú eltolódása várható a magas hőmérsékleti stressz fokozódásával a forró nyarú, de nem tartósan vízlimitált élőhelyeken (Sage et al. 1999), valamint a klimatikus vagy antropogén eredetű bolygatások gyakoriságának növekedésével (pl. súlyos aszály, heves zivatarok, ismétlődő tüzek vagy túllegeltetés nyomán; Fekete 1994, Hargitai 1940, Kalapos & Mojzes 2008, Sage & Kubien 2003, Virágh 2002, Zólyomi & Fekete 1994). Szélsőséges időjárási események a dominancia-viszonyok átalakulását eredményezhetik egy funkciós csoporton belül is (pl. csomós növekedésű, C<sub>3</sub>-as élőlévő pázsitfűvek). Ezt jelzi a Duna-Tisza közti élőlévő nyílt homokpusztagyepekben a gyorsabb regenerációra képes *Stipa borysthénica* egyeduralkodóvá válása a *Festuca vaginata* rovására, több egymást követő év (2000 és 2003) szokatlan időzítésű (tavaszi és kora nyári) aszály nyomán (Kovács-Láng et al. 2005, Kröel-Dulay et al. 2006). Ugyanebben a vegetációtípusban Kovács-Láng et al. (2000, 2006c), tér-idő megfeleltetéssel a gyepek fajgazdagságának és fitomassza termelésének csökkenését, továbbá az életforma- és fajösszetétel jelentős különbségét mutatták ki az ariditás fokozódásával egy ÉNy-DK irányú klímagradiens mentén. E gradiens végpontjai (Kisalföld és Kiskunság) között a jelenlegi klimatikus eltérések megfelelnek a régióban várható klímaváltozásnak (Bartholy et al. 2004, 2006, Mika 2003). A szerzők hangsúlyozzák ugyanakkor a klíma közvetett hatásainak (pl. az erdőborítottság mértékének, a talaj humusztartalmának), valamint a bolygatás okozta degradáció és regeneráció egyensúlyi dinamikájának lehetséges szerepét a tapasztalt vegetációs különbségek hátterében. Több vizsgálat utal arra, hogy az ilyen indirekt hatások, mint a talaj nedvesség- és hozzáférhető nitrogéntartalma vagy a tenyészidőszak hossza, ill. e tényezők klímaváltozással bekövetkező módosulásai gyakran lényegesebb meghatározói az ökológiai rendszerek nettó primer termelésének (NPP) és szénmérlegének, mint közvetlenül a CO<sub>2</sub> koncentráció és a hőmérséklet emelkedése. A termelési válaszok irányának és mértékének megítélését megnehezíti a változások nagy tér- és időléptéke is. Mérsékelt övi és sarkvidéki ökoszisztémákban (erdőkben, gyepekben és tundrán) végzett 2-9 éves terepkiérletek többségében például a földfeletti fitomassza növekedését tapasztalták hőmérsékletemelkedés hatására (Rustad et al. 2001). A hosszabb távú (10-100 éves) terepi vizsgálatok és modellek ugyanakkor, többnyire változatlan vagy csökkenő termelést jósolnak a klíma melegedésével ezekben a régiókban (Shaver et al. 2000). A földhasználati változásokat is számításba vevő globális modellek szerint, a Föld négy biomjában felvett nyolc hosszú transzszektből hatban nettó szénkibocsátás várható a 21. században (Fekete & Molnár 2005). A mérsékelt övben az átlaghőmérséklet fokozatos emelkedésének és a tenyészidőszak meghosszabbodásának kedvező hatását a növényi pro-

dukcióra, ellensúlyozhatja a klíma szárazodása és rendszertelenebbé válása, különösen az extrém (időzítésű és mértékű) aszályok és hóhullámok. Jól mutatja ezt a produkció drasztikus (a becslések szerint kb. 30%-os) csökkenése Európa térségében a 2003. évi rendkívüli aszály nyomán (Ciais et al. 2005). Ugyancsak erre utal az európai cserjés ökoszisztémákban beállított klímaszimulációs terepkiprlet-hálózatunk 4-5 éves adatsorainak összehasonlítása az egyes állomások között. Ezek alapján a fitomassza növekedése az átlaghőmérséklet kb. 1 °C-os emelése hatására egyre mérsékelt volt a mintaterületek ariditásának fokozódásával, a 2003-as év forró és aszályos időjárása pedig a NPP jelentős és általános visszaesését okozta (kivéve a legcsapadékosabb, walesi területen; Peñuelas et al. 2007). Egy pannóniai löszpusztagyep monolitokon végzett hároméves öntözéses kísérletben, az éjszaka adagolt csapadéktöbblet szignifikánsan növelte az állomány levélterület indexét (LAI) és nettó CO<sub>2</sub> megkötését az extrém száraz tavaszú 2003-ban. Az átlagosnál csapadékosabb 2004-ben ugyanakkor, a kezelés nem befolyásolta az állományszintű fiziológiai működést a nem öntözött kontrollhoz viszonyítva (Czöbel et al. 2008).

### **1.3. A háttérben álló növényi ökofiziológiai tolerancia-sajátságok**

#### Növényi invázió

Növényi inváziók okainak feltárása során az egyik legfontosabb kérdés, hogy milyen tulajdonságok tesznek egy fajt sikeres özönnövényé. Baker (1965 cit. in Newsome & Noble 1986) számos tulajdonságot felsorol, amely egy „ideális gyomnövényt” jellemez (pl. évelő, csírázása nem igényel speciális környezeti feltételeket, gyorsan növekszik, korán virágzik, sok magot hoz, önbeporzásra és vegetatív szaporodásra is képes és jó kompetitor). A szerző maga is hangsúlyozza, hogy egy ilyen általános karakter-együttessel bíró, „szuper generalista” növény természetesen nem létezik. Ugyanakkor, az inváziós képességért felelős faji bélyegek meghatározását célzó kutatások azt mutatják, hogy bizonyos tulajdonságok gyakran jelennek meg inváziós fajoknál. Az ilyen irányú vizsgálatoknak két fő megközelítésmódja ismeretes. Az új élőhelyre behatoló inváziós jövevény biológiai sajátosságait vagy az ott élő őshonos fajokéval hasonlítják össze (pl. Baruch & Goldstein 1999, McDowell 2002, Pattison et al. 1998, Radford & Cousens 2000, Yamashita et al. 2000, 2002), vagy – ritkábban – az ott meghonosodott, de nem inváziós fajokéval vetik egybe (pl. Mihály & Botta-Dukát 2004, Muth & Pigliucci 2006). Esetenként a vizsgálatokba mindhárom csoportot bevonják (pl. Smith & Knapp 2001). Több példa van ugyanazon faj őshonos, és új földrajzi régióban tömegesen terjedő populációinak összehasonlítására is (Bossdorf et al. 2005, Hierro et al. 2009, Molnár et

al. 2000). Egy inváziós esemény kimenetelét – az I.2.2. fejezetben már említett élőhelyi jellemzők mellett – az adventív fajok taxonómiai helyzete is befolyásolja (pl. Mihály & Botta-Dukát 2004, Tamás 1999). Ezért a vizsgálatokat gyakran egyazon, vagy hasonló termőhelyen előforduló, rokon fajokon végzik (pl. Baruch & Goldstein 1999, McDowell 2002, Muth & Pigliucci 2006, Radford & Cousens 2000, Rejmánek & Richardson 1996, Smith & Knapp 2001). A vizsgálatok többségében, a tanulmányozott faji bélyegek közül elsősorban a szaporodásbiológiai sajátosságok (pl. a jó diszperziós képesség rövid és hosszú távon, a gyors csírázás a környezeti tényezők széles skáláján, vagy a rövid élettartam) és a jelenlegi (széles vagy az új területhez klimatikusan hasonló) földrajzi elterjedés bizonyult meghatározónak egy jövőbeni faj inváziós sikere szempontjából (Alpert et al. 2000, Baker 1965 cit. in Newsome & Noble 1986, Botta-Dukát 2007, Burke & Grime 1996, Dukes & Mooney 1999, Mihály & Botta-Dukát 2004, Radford & Cousens 2000, Rejmánek & Richardson 1996). Mindkettő összefügg(het) a növény ökológiájával.

A gyors csírázásnak vagy a jobb csírázóképeségnek az egyik fontos eleme lehet például, hogy a növény ún. „gap-sensing” vagy „gap-detecting” mechanizmussal rendelkezik. Ennek lényege, hogy magjainak csírázását olyan külső környezeti tényezők indukálják, amelyek megtelepedésre alkalmas nyílt talajfelszín jeleznek a növény számára (pl. hőmérsékletingadozás, a vörös/távoli vörös fény megemelkedett aránya, magas nitrát koncentráció; Grubb 1988). Tömegesen terjedő idegen- vagy őshonos fűfajok megtelepedésére, természetes vagy ember által fenntartott gyepekben ugyanis gyakran az ilyen hiányfoltok teremtenek lehetőséget, amelyek keletkezését elősegítik a fokozódó emberi bolygatások (pl. a túllegettetés és talajerosztás; Fekete 1994, Hargitai 1940, Matus & Papp 2006, Nishimoto & McCarty 1997, Virágh 2002, Zólyomi & Fekete 1994), ill. a klímaváltozás (pl. gyakoribb aszályok; Kovács-Láng et al. 2005, Kröel-Dulay et al. 2006). A nyílt talajfoltokon a hőmérséklet napi fluktuációja jelentősebb mértékű, mint egy zárt növényzettel borított felszínen (Benech Arnold et al. 1988, Thompson et al. 1977). Több inváziós gyomnövényről és terjedő őshonos fajról bizonyosodott, hogy csírázásukat a hőmérséklet napi ingadozása indítja meg, ill. serkenti (Benech Arnold et al. 1988, Nishimoto & McCarty 1997, Thompson et al. 1977). Korábbi vizsgálatok arra is rámutattak, hogy a C<sub>4</sub>-es fotoszintézisű növényfajok csírázása általában nagyobb hőigényű, mint a C<sub>3</sub>-asoké (pl. White et al. 2001). Munkám során ezért, egy kísérlet-sorozat első részeként, terjedési képességét és fotoszintézis típusát tekintve eltérő öt pázsitfaj csírázását hasonlítottam össze állandó és napi ingadozó hőmérsékleten.

Széles földrajzi elterjedésű fajok sikeres özönnövénné válása hátterében, legalábbis részben, tág ökológiai tűrőképességük húzódnak meg. A sokféle élőhelyre behatolni képes invázi-

ős növények a klimatikus és edafikus tényezők széles skálájával találkoznak, amelyekkel szembeni nagy tolerancia már a Baker (1965 cit. in Newsome & Noble 1986) által kiemelt karakterek között is szerepel. A növényi élettani sajátosságok szerepe az inváziós sikerességben még viszonylag kevésbé feltárt. Egyes szerzők magasabbnak találták inváziós fajok fotoszintetikus teljesítményét a hasonló élőhelyi előfordulású és életformájú őshonos rokonaiéhoz képest (Baruch & Goldstein 1999, McDowell 2002, Pattison et al. 1998). Az általuk vizsgált özönnövények továbbá hatékonyabbnak bizonyultak a források (víz, nitrogén) hasznosításában, vagy magasabb növekedési ütemet (RGR) értek el. Smith & Knapp (2001) eredményei szerint ugyanakkor, a hosszűfűvű prérin idegenhonos (inváziós) és őshonos fajok szénasszimilációs és biomassza allokációs sajátosságai egyöntetűen nem különböztek, csupán egyes, azonos funkciók csoportba tartozó fajpárknál tértek el. Ez a különbségek fajspecifikus voltára és az egzóták fajonkénti vizsgálatának szükségességére hívja fel a figyelmet. Az eddigi kutatási eredmények arra utalnak, hogy számos özönnövény, morfológiai és fiziológiai tulajdonságait tekintve nagyobb fokú módosulási képességgel bír a termőhelyi környezet megváltozásakor, összehasonlítva a nem inváziós fajokkal, vagy ugyanazon faj őshonos populációjával (Alpert et al. 2000, Baker 1965 cit. in Newsome & Noble 1986, Bossdorf et al. 2005, Pattison et al. 1998, Richards et al. 2006, Yamashita et al. 2000, 2002). Ultrastrukturális, biokémiai és biomassza allokációs különbségek mellett, az élőhelyi alkalmazkodásnak gyakran fontos elem eltérő morfológiájú és anatómiai szerkezetű levelek kifejlődése a megváltozott környezetben (Fekete & Szujkó-Lacza 1973, Lambers et al. 1998, Mojzes et al. 2005, Oguchi et al. 2003, Sims & Percy 1992). A levélmorfológiai- és szerkezeti variáció mértékéről inváziós fajoknál, különösen fűvek esetében azonban még keveset tudunk (Dong & de Kroon 1994, Molnár et al. 2000, Smith & Knapp 2001).

Térben változatos vagy időben változékony élőhelyen a fényklíma az egyik leggyakrabban és legmarkánsabban változó környezeti tényező; a nap járása, a felhőzet változása és a lombátáron belül a levelek mozgása következtében (Percy et al. 1996). Ez megkövetelheti, hogy a levél működése, így a CO<sub>2</sub> és H<sub>2</sub>O gázcsereje is képes legyen gyorsan és hatékonyan követni a fénykörnyezet módosulását úgy, hogy biztosítsa a fotoszintézis szén-dioxid szükségletét a lehető legkisebb vízvesztés árán. Ez az illeszkedés a gázcsere nyitottságának szabályozásán keresztül valósul meg (Jones 1992, Nobel 1983). A sztómák nyitottságának jellemző mutatója a sztómás vízpárazetőképesség (konduktancia, g<sub>s</sub>), azaz a levél egységnyi felületéről egységnyi idő alatt, a mezofillum páratelt légtere és a külső légtér közötti egységnyi vízgőzgradiens hatására eltávozó vízgőzmennyiség. Jelentős variáció létezik a növényvilágban a gázcsere nyitottságának hatásának hatékonyságában, még lágyszárú növényeken

belül is (Knapp & Smith 1990, Ögren & Sundin 1996). Erdei aljnövényzetben, mély árnyékban élő fajoknál az egymást követő rövid fényperiódusok hatékony kihasználását biztosíthatja a gázcserenyílások gyors kinyílása a fényfelvillanások hatására, vagy vízpárazetető képességük viszonylag magas szinten tartása a felvillanások közötti árnyékperiódusok alatt is (Kirschbaum & Pearcy 1988, Ögren & Sundin 1996). A sztómák működésének ilyen szabályozása hozzájárulhat a fotoszintézis gyorsabb fényindukciójához. Ez a folyamat azt jelenti, hogy egy hosszabb ideig sötétben vagy alacsony fényen tartott növényt megvilágítva, a szén-asszimiláció üteme fokozatosan emelkedik, és egy hosszabb (többnyire néhány perctől egy óráig terjedő) idő alatt eléri az egyensúlyi (steady state) szintjét (Percy et al. 1996). A folyamat sebessége, a gázcserenyílások nyitottságán kívül, függ a Calvin ciklusban részt vevő ribulóz 1,5-biszfoszfát regenerációjának, a ciklus enzimei (elsősorban a Rubisco) fényaktivációjának és a szükséges metabolitkészlet felépülésének gyorsaságától. C<sub>4</sub>-es növényeknél a fényindukció további komponense lehet a C<sub>4</sub>-es ciklus enzimeinek (pl. PEP karboxiláz, piruvát-foszfát-dikináz) aktivizálódása, valamint az anyagcseretermékeknek a levél mezofilluma és a nyalábhüvely parenchima sejtek közötti szállításához szükséges, nagy energiájú metabolitkészlet felépítése (Furbank & Walker 1985, Horton & Neufeld 1998, Percy et al. 1996, Sage & McKown 2006). Sage & McKown (2006) szerint ezek a szerkezeti és működésbeli kényszerek fontos szerepet játszhatnak abban, hogy a C<sub>4</sub>-es növények általában kevésbé hatékonyak a fényfelvillanások hasznosításában árnyékos élőhelyeken, mint C<sub>3</sub>-as rokonaik. Fényben gazdag, de időszakosan nedvességlimitált élőhelyeken (pl. fűszáraz gyepekben) ezzel szemben, a fényintenzitás csökkenésekor a gázcserenyílások gyors szűkülése jelenthet előnyt, amely potenciális szénnyereség rovására ugyan, de hatékonyabb vízmegtakarítást tesz lehetővé. A pázsitfűvek családjára jellemző sztómátípus nagyobb mértékben képes nyitottságát módosítani a súlyzó alakú zárósejtek turgorának megváltozásakor, mint a vese alakú zárósejtekkel rendelkező sztómák (Hetherington & Woodward 2003). Ezért a fűvek leveleinek gázcseréje gyorsabban és hatékonyabban tudja követni a környezeti tényezők megváltozását más fajokéval összehasonlítva. Fűfajoknál elsősorban vízhiánystressz hatására vizsgálták a nettó fotoszintézis ütemének és a gázcserenyílások vízpárazetető képességének változását (pl. Colom & Vazzana 2003, Ghannoum et al. 2003, Kalapos et al. 1996, Morse et al. 2002, Pugnaire & Haase 1996, Stuart et al. 1985, Xu et al. 2006). A fényklíma módosulására adott sztómaválaszokkal ugyanakkor kevés tanulmány foglalkozik (Dias-Filho 2002, Fay & Knapp 1993, 1995, Knapp 1993). Knapp (1993) a hosszűfűvű préri változókéony fényklímáján kisebb amplitúdójú, ezért fürgébb sztómaválaszt mutatott ki a C<sub>4</sub>-es fűfajoknál a C<sub>3</sub>-asokéhoz viszonyítva, amelyet időszakosan vízlimitált élőhelyeken a C<sub>4</sub>-esek sikerességét

meghatározó egyik lényeges sajátásnak tekint. Ugyancsak hiányos a tudásunk arról, hogy vajon hozzájárulhat-e a levél gázcseréjének hatékonyabb környezeti válasza fajok inváziós hajlamához. Hamerlynck (2001) például fontos szerepet tulajdonít a sztómamozgás fénykövető dinamikájának az inváziós C<sub>3</sub>-as fűszárú *Ailanthus altissima* sikeres megtelepedésében, kontrasztos fényklímájú, ember által átalakított élőhelyeken. Vizsgálataim ezért hozzájárulhatnak a kérdéskör teljesebb megértéséhez.

Inváziós és nem inváziós fűfajokon, a levélszintű ökofiziológiai tulajdonságok környezeti válaszáának két típusát tanulmányoztam. 1. Egységes körülmények között kifejlődött levelek pillanatnyi CO<sub>2</sub> és H<sub>2</sub>O gázcseréje azonnali válaszáának hatékonyságát a fényklíma gyors időbeli változásaira, valamint 2. két kontrasztos környezetben kifejlődött levelek morfológiájának és szerkezetének változatosságát. (A 2. kísérletben a levélminták más-más növényegyedről, azaz nem feltétlenül azonos genotípusról származtak a két környezetben /lásd a II.1.2. és a II.1.4.1. fejezetben/. Ezért vizsgálataim nem a szoros értelemben vett fenotípusos plasztikusságot mérték, hanem a fenotípuson leolvasható teljes, genetikai és fenotípusos variációt.) Ezeket a sajátásokat hasonlítottam össze négy hazai tömegesen terjedő (két idegenhonos inváziós és két őshonos) és két tömegben nem terjedő pázsítfűfajnál.

### Klímaváltozás

A növénytakaró állományszintű jellemzőinek (pl. szerkezet, elsődleges produkció, tápérték stb.) a várható klímaváltozásra adott válaszában fontos szerepet játszhat a jellemző tömeges fajok, ill. fajcsoportok ökofiziológiai toleranciája, különösen az élettani és az ahhoz kapcsolódó morfológiai sajátásaik fenotípusos módosulási képessége (plasztikusság, akklimáció). Ezek révén megváltozhat növekedésük, s ezáltal a növényközösség dominancia-viszonyai és fajösszetétele. Ahogyan arra néhány klímaszimulációs terepi kísérlet eredménye rámutat, a szárazsággal vagy a magasabb hőmérséklettel szemben mutatott tűrőképességnek, vagy éppen az alacsony hőmérsékleti stressz mérséklődésére adott pozitív válasznak egyik fontos meghatározója a stabil fotoszintetikus (ill. fotokémiai) működés fenntartása (Gielen et al. 2007, Knapp et al. 2002, Llorens et al. 2003, 2004). Ebből a szempontból lényeges szerepe lehet a szénasszimilációs teljesítmény helyreállási képességének is a korlátozó hatás megszűnésével (Llorens et al. 2003, Loik et al. 2000, Swemmer et al. 2006), valamint a levélmorfológiai, -fenológiai és biomassza allokációs válaszoknak (Llorens et al. 2002, Parsons et al. 1994, Prieto et al. 2009, Swemmer et al. 2006, Valkama & Kozlov 2001). Megemelt légköri CO<sub>2</sub> koncentráció hatására, rövid időtartamú üvegházi és szabadföldi kísérletekben gyakran tapasztalták a nettó fotoszintézis-ütem és/vagy a biomassza produkció növekedését. Ennek hát-

terében állhat a fénylégzési szénveszteség csökkenése ( $C_3$ -as növényeknél), valamint a gázcserenyílások nyitottságának mérséklődése, s ezáltal a kisebb transpirációs vízveszteség és hatékonyabb vízhasznosítás (Sage & Kubien 2003, Sage et al. 1999, Tuba 2005, Tuba & Kaligarić 2008). Noha egyes növényfajoknál (pl. a magashegységi *Pinus aristata*-nál), évgyűrűvizsgálatokkal hosszú távon is kimutatták a  $CO_2$  koncentráció emelkedésének közvetlen szerepét a növekedés ütemének fokozódásában (Hughes 2000), termőhelyi körülmények között sokszor a vártnál mérsékeltebb, vagy el is marad a szénasszimilációs növekmény. Ennek egyik oka lehet, hogy más források (pl. víz, ásványi tápanyagok) mennyisége nem növekszik ezzel egyidejűleg, így ezek válnak a  $CO_2$  felvétel korlátozó tényezőjévé. Továbbá, a szélennyelő kapacitást limitálhatja a párhuzamosan növekvő hőmérséklet (Fekete & Molnár 2005), vagy a fotoszintézis végtermékgátlása (Nagy & Tuba 2008). A közösséget alkotó fajok, több évezredes evolúciójuk során adaptálódhattak az alacsony ( $< 280$  ppm)  $CO_2$  koncentrációhoz (Körner et al. 1997, Sage & Kubien 2003). A megemelkedett  $CO_2$  koncentráció ugyanakkor fokozhatja a toleranciát egyes stressztényezőkkel szemben (pl. vízhiány, nehézfémek; Nagy & Tuba 2008, Tuba 2005).

#### **1.4. Megválaszolandó kérdések és vizsgált hipotézisek**

A tömegesen terjedő és nem terjedő fűfajokkal végzett kísérleteim során az alábbi kérdéseket és hipotéziseket fogalmaztam meg.

1. A levél gázcseréjének vizsgálatánál:

Hatékonyabban válaszolnak-e az inváziós  $C_4$ -es fűfajok gázcserenyílásai a gyorsan változó fénykörülményekre, mint a nem inváziós  $C_4$ -eseké? Azt feltételeztem, hogy az inváziós  $C_4$ -es fűvek, nem inváziós rokonaikkal összehasonlítva,

(1) nagyobb fokú vízmegtakarításra képesek a fényintenzitás hirtelen csökkentését követő átmeneti vagy az új egyensúlyi állapotban, mert sztómáik gyorsabban vagy nagyobb mértékben szűkülnek;

(2) nagyobb szénnyereségre tesznek szert a fényintenzitás újra magas szintre emelésekor, mert hamarabb következik be fotoszintézisük fényindukciója. Ebben szerepe lehet a gázcserenyílások gyorsabb kinyílásának.

2. A levelek morfológiájának és struktúrájának tanulmányozásakor:

Mennyire különbözik a levél morfológiája és szöveti szerkezete az eredeti (erdős puszta gyepfoltjai vagy annak helyén kialakult) termőhelyhez képest kiegyenlítettebb környezetben (növénynevelő)? A növényházi környezet mikroklimája megfeleltethető az erdős pusztai (fél)árnyékos erdőfoltokénak, ám nem mimikálja azt. Hipotéziseim szerint:

(1) az inváziós C<sub>4</sub>-es fűvek variációja meghaladja a nem inváziós C<sub>4</sub>-esekét;

(2) a nagy tömegben terjedő (idegenhonos inváziós vagy őshonos) fűvek közül a C<sub>4</sub>-esek válaszáának amplitúdója kisebb, mint a C<sub>3</sub>-asoké.

3. A csíráztatási kísérletsorozatunkban:

A napi hőmérsékletingadozás jobban serkenti-e a tömeges terjedésre képes fűfajok csírázását a tömegesen nem terjedő rokonaikéhoz képest? Vizsgálataim során a következőket feltételeztem:

(1) A tömegben terjedő fűfajok hőmérsékletingadozás hatására gyorsabban csíráznak, vagy jobb csírázóképeséget mutatnak az állandó hőmérsékleten tartott kontrollhoz viszonyítva. Ugyanakkor a tömegesen nem terjedő fűvek csírázását a váltakozó napi hőmérséklet kevésbé befolyásolja.

(2) Ezért a hőmérséklet napi ingadozása mellett, egy fotoszintézis típuson belül (C<sub>3</sub>-as, ill. C<sub>4</sub>-es), a tömeges térnyerésre képes fűfajok csírázási sikere (sebessége vagy mértéke) nagyobb, mint a tömegben nem terjedő rokonaiké. Ezáltal a nyílt talajfelszíneken megtelepedési előnnyel indulhatnak.

A klímaszimulációs terepkísérletünkben arra a kérdésre kerestük a választ, hogy milyen a fehér nyár gyökérsarjak által kolonizált évelő nyílt homokpusztagyep három meghatározó növényfajának válasza a régióban várható klímaváltozásra. Ez a növényközösség a kiskunsági homoki erdőssztyepp egy jellegzetes strukturális elemét képezi. Feltételeztem, hogy a növénytakaró három jellemző, tömeges, különböző növényi funkciós típust képviselő fajának (*Cynodon dactylon*, *Festuca vaginata*, *Populus alba*) ökofiziológiai tulajdonságaiban tükröződnek a prognózisoknak megfelelően beállított hő- vagy szárazságkezelés hatásai. Az eltérő funkciós típusok tanulmányozása betekintést nyújt az egyedi válaszok változatosságába, amelyek alapján korlátokkal, következtetéseket vonhatunk le a fajok, ill. a funkciós csoportok tömegességi viszonyaiban várható változásokra. Nem volt célunk a vizsgált fajok kezelésválaszáának statisztikai összehasonlítása, mert ezt a kísérleti elrendezés (az egymástól független térbeli ismétlések kis száma) nem tette lehetővé. Nem volt lehetőségünk arra sem, hogy a kísérletben beállított kezeléseket, a klonális *P. alba* esetében kiterjesszük a sarjakat nevelő, velük feltehetően gyökércapcsolatban álló faegyedre („anyafa”). Kovácsné Láng Edit és munkatársai ugyanakkor kísérletesen igazolták a klonális összeköttetés jelentőségét a fehér nyár sarjak túlélésében (Kalapos et al. 2008). Erre bővebben a *P. alba*-ra vonatkozó következtetésemnél, a IV. fejezetben térek ki.



**II. ÖKOFIZIOLÓGIAI TOLERANCIA-SAJÁTSÁGOK  
PÁZSITFŰFAJOK TÖMEGES TERJEDÉSE HÁTTERÉBEN:  
ÜVEGHÁZI KÍSÉRLETEK**

## II.1. ANYAG ÉS MÓDSZER

### II.1.1. A tanulmányozott fajkészlet

A vizsgálatokat elsősorban lősz és homoki erdőpuszta, vagy annak helyén található szántóföldi gyomművelészet egyes évelő pázsitfűfajain végeztem. Ezáltal csökkentettem a termőhelyi és az életformából adódó varianciát. Az egyetlen nyári egyéves pázsitfű az utak mentén, kövezet réseiben, taposott gyomtársulásokban gyakori aszályfű (*Eleusine indica* (L.) Gärt.) volt (Holm et al. 1977, Soó 1973), amely a csírázás hőmérsékleti válaszában tanulmányozásakor a C<sub>4</sub>-es fotoszintézisű inváziós kategóriát képviselte. A levél gázcseréjének a gyorsan változó fénykörülményekre adott válaszát négy C<sub>4</sub>-es fűfajnál hasonlítottam össze. Közöttük két inváziós fű (a csillagpázsit /*Cynodon dactylon* (L.) Pers./ és a fenyércirok /*Sorghum halepense* (L.) Pers./), valamint két őshonos, regionális léptékben tömegesen nem terjedő faj (a fenyérfű /*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng/ és az élesmosófű /*Chrysopogon gryllus* (Torn.) Trin./) szerepelt. A vizsgálatokhoz választott fenti három inváziós faj a világ legveszélyesebb gyomművelészetek közé tartozik (Holm et al. 1977). A *S. halepense* eredetileg a mediterrán régióban őshonos, ám ma már világszerte, így hazánkban is tömegesen lép fel magas és sűrű állományt képező monokultúrás természetekben (pl. kukorica, szója, gyapot, cukornád; Czimmer 1992, Erdős 1976, Holm et al. 1977, Hunyadi 1988). A *C. dactylon* hazánkban elsősorban lősz- és homoki legelőkön, felhagyott szántókon és utak szélén válik uralkodóvá, amelyet az emberi kultúra is nagymértékben elősegít (Hargitai 1940, Magyar 1933, Soó 1973, Zólyomi & Fekete 1994). Külföldi szerzők által jól dokumentált mindkét fűfaj sikeres inváziója természetes, mérsékeltövi fás vagy fátlan vegetációban is. A *S. halepense* például a hosszúfűvű prérin (Rout & Chrzanowski 2009), a *C. dactylon* a tengerparti prérin, az aszályfás (*Prosopis* sp.) szavannákon és fenyőkegyes tölgyesekben (Grace et al. 2001) is terjed. A két vizsgált őshonos C<sub>4</sub>-es fű dél-eurázsiai elterjedésű (Heywood & Jury 2001, Soó 1973). Közülük a *B. ischaemum* gyakran lokálisan tömegessé válik hazai lősz- és homoki sztyepprétek túllegettetés okozta leromlása során (Hargitai 1940, Virágh 2002, Zólyomi & Fekete 1994), vagy más nyílt, a másodlagos szukcesszió korai fázisában lévő, ruderalis élőhelyeken (pl. felhagyott szántóföldeken); ún. belső invázió (Fekete 1994). A *C. dactylon* és az *E. indica* a C<sub>4</sub>-es fotoszintézis NAD-ME biokémiai altípusának képviselője, míg a másik három faj NADP-ME C<sub>4</sub>-es (Sage & Monson 1999).

A levélmorfológia és -szerkezet kontrasztos környezetre adott válaszában vizsgálatába – a gázcseréhez választott C<sub>4</sub>-es fajok mellett – egy C<sub>3</sub>-es fotoszintézisű, eurázsiai elterjedésű (Rebele & Lehmann 2001, Soó 1973), így hazánkban is őshonos fűfajpárt is bevontam.

Az egyik közülük a siskanádtippán (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth), amely tömegesen terjed sokféle, gyakran emberi tevékenység nyomát őrző élőhelyen (pl. vágásnövényzet, leégett gyepek, homoki gyepek és homoki sztyepprétek degradált foltjai; Csontos 1996, Rebele & Lehmann 2001, Soó 1973, Tamás 2001). A másik faj a hazánkban nagy tömegben nem terjedő, eredetileg felnyíló száraz tölgyesekben és szegélyükön jellemző árva rozsok (*Bromus inermis* Leyss.; Soó 1973, Szujkó-Lacza & Rajczy 1986, Zólyomi & Fekete 1994). Észak-amerikai mérsékeltövi gyepekben azonban ez a fű sikeres özönnövény (D'Antonio & Vitousek 1992, Grace et al. 2001, Grilz & Romo 1994).

A csíráztatási vizsgálatokat az alábbi fajkészleten végeztem: C<sub>4</sub>-esek: *E. indica* (inváziós), *B. ischaemum* (lokális térfoglaló), *Ch. gryllus* (nem terjedő); C<sub>3</sub>-asok: *C. epigeios* (tömegesen terjedő), *F. vaginata* (nem terjedő, részletes jellemzését lásd a III.1.2.3. fejezetben).

### **II.1.2. A növények nevelésének körülményei**

A levelek morfológiáját és belső szerkezetét két jelentősen eltérő környezetben nőtt növényegyedeken hasonlítottam össze: a fényben gazdag (max. kb. 2000  $\mu\text{mol}$  foton  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), szemi-arid klímájú természetes élőhelyükön és a kiegyenlítettebb klímájú növénynevelőben (mérsékelt, változó fényintenzitás, megfelelő víz- és tápanyagellátás). A növényneveléshez fajonként 3 egyedet gyűjtöttem be lősz alapkőzetről (Szarkaberki-völgy, Isaszeg határában) és/vagy meszes homokról (Kiskunság, Fülöpháza mellett). A növényeket föld alatti vegetatív hajtások (tarack, rhizóma) formájában, talajmonolitokkal együtt hoztam be 2002 októbere és 2004 júliusa között. A behozott növényeket, egyedenként egy-egy 4 literes műanyag cserépbe ültettem, és az ELTE TTK lágymányosi épületének növénynevelőjében egységes körülmények között neveltem (II.1. kép). A levelek gázcseréjét ugyanezekben a begyűjtött növényeken tanulmányoztam.



**II.1. kép.** Az ELTE növénynevelő szobájának egy részlete a vizsgálatok alanyaival.

A föld feletti hajtásokat, a begyűjtéskor és azt követően kb. háromhavi rendszerességgel visszavágtam 1 cm magasságban, hogy az eltérő időpontban behozott egyedek aktuálisan megmintázott hajtásai közel hasonló korúak és méretűek legyenek. A növénynevelő szoba természetes megvilágítását egy 1000 W-os halogén lámpa fénye egészítette ki áprilistól októberig napi 12 órán át, novembertől márciusig napi 9 órán keresztül. A cserepek helyét rendszeresen változtattam a nevelőasztalon, hogy csökkentssem a fényeloszlás térbeli heterogenitásának hatását. A fényintenzitás derült napokon, nyáron átlagosan  $440\text{--}810 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , télen  $135\text{--}180 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  közötti volt a levélzet magasságában. A levegő hőmérsékletét és relatív páratartalmát egy nevelőasztalra helyezett HOBO Pro RH/Temp érzékelő és adatgyűjtő (Onset Computers Inc., Bourne, MA, USA) óránként automatikusan rögzítette. A napi átlaghőmérséklet nyáron  $24,0 \pm 4,4 \text{ }^\circ\text{C}$ , télen  $18,5 \pm 2,3 \text{ }^\circ\text{C}$  volt, a relatív páratartalom kb. 20% és 80% között változott a nap folyamán. A növényeket 2-3 naponta öntöztem, és háromhetente, cserepenként 0,5 ml ásványi tápoldattal (13% N, 4,5%  $\text{P}_2\text{O}_5$ , 6,5%  $\text{K}_2\text{O}$  és mikroelemek; Vitaflora) láttam el. A növények a mérések ideje alatt vegetatív fenológiai fázisban voltak. A *Ch. gryllus*-nál, az egyik egyed (cserép) hajtásainak elpusztulása miatt a méréseket 2 egyeden végeztem.

### II.1.3. A levelek gázcseréjének vizsgálata

#### II.1.3.1. A mérés kivitelezése

A méréseket egy differenciális nyílt rendszerű infravörös gázanalizátorral (ADC LCA-4 típus PLC4-B levélkamrával, Analytical Development Co., BioScientific Ltd., Hoddesdon, Anglia) végeztem 2004. áprilisban, 2004 vagy 2005 június-júliusa folyamán. A 2004-ben behozott egyedeket csak 2005-ben mintáztam meg, vagyis a növények begyűjtése és a mérések között minden esetben legalább egy év eltelt. Mintavételi egységnek az egyedet tekintettem fajonként ( $n = 3$ , a *Ch. gryllus*-nál  $n = 2$ ). A füegyedek bokros növekedése biztosította több hajtás mintavételezését, ezért az egyedi válasz pontosabb becslése érdekében 1-4 ismételt mérést végeztem a hajtások felülről a 2. vagy 3. teljesen kifejlődött, ép levelein. Egy-egy elemi mérés során egyszerre 2-4 levelet helyeztem a levélkamrába átfedés nélkül, de minden mért levelet csak egyszer mintáztam meg. A levél gázcseréjének ütemét területegységre vonatkoztattam, ahol a kamrába helyezett levéllemezek összterületét szélességük összegének és a levélkamra hosszúságának (mindig 2,5 cm) szorzataként számoltam ki. A mérés menete az alábbi három fázisból állt. 1. fázis: a levélmintát  $1300 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  áramlássűrűségű aktinikus fehér fényvel világítottam meg a gázcsere paraméterek ( $A$ ,  $g_s$ ,  $C_i$ ) egyensúlyi (steady state) értékének eléréséig (fotoszintetikus fényindukció). A növénynevelőben, vagy közvetlenül a mérést megelőzően a laboratóriumban a termőhelyihez képest mérsékelt fényintenzitáshoz inkubálódott leveleken ez viszonylag hosszú időt (kb. 50-80 perc) vett igénybe. 2. fázis: a fényintenzitást  $270 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ra csökkentettem egy lépésben (10-15 s alatt), a fény útjába helyezett 3 db neutrális szűrővel az újabb egyensúly beállásáig (25-30 perc). A szűrők a fény spektrális összetételét nem módosították. 3. fázis: a fényintenzitást újra  $1300 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ra emeltem a szűrők eltávolításával. Így az előzőleg (az 1. fázis alatt) egységesen magas fényhez inkubált leveleken mértem a fotoszintetikus fényindukciót, amely ezáltal kb. fele annyi idő (25-30 perc) alatt bekövetkezett, mint az 1. fázisban. Az  $1300 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi nettó szénasszimilációs ütemnek ( $A$ ) a 3. fázisban mért steady state értéket tekintettem. Az alkalmazott magas és alacsony fényintenzitás ( $1300$ , ill.  $270 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) közelítőleg megfelel egy természetes lősz erdőssztyepp vegetációban, a gypállomány felett derült időben átlagosan mérhető értékeknek napfényen ( $1400$ - $1750 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), ill. a cserjék lombjának (részleges) árnyékában ( $270$ - $430 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Mojzes 2002). A gázcsere paraméterek pillanatnyi értékeit a mérőműszer – von Caemmerer & Farquhar (1981) összefüggései alapján – a mérés időtartama alatt folyamatosan számította, és 30 s-onként automatikusan rögzítette. A mérés során az ál-

landó környezetet a levélkamrában a mérőrendszer mikroklíma-szabályozó egysége (ADC LC4-LMC-002/B LMCCS, Analitical Development Co., BioScientific Ltd., Hoddesdon, Anglia) biztosította az alábbi beállítások szerint: 350 vpm külső (referencia) CO<sub>2</sub> koncentráció, 40%-os relatív páratartalom, 25 °C-os hőmérséklet. A levélkamrában a levegő 250 μmol s<sup>-1</sup> állandó sebességgel áramlott.

### II.1.3.2. A mért adatok feldolgozása

A rögzített gázcsere paraméterek közül a nettó fotoszintézis ütemét (A, μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), a gázcserenyílások vízpárovezető képességét (sztómás konduktancia, g<sub>s</sub>, mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) és a mezofillum belső légterében a CO<sub>2</sub> parciális nyomását (C<sub>i</sub>, vpm) használtam fel, amelyekből az alább felsorolt mutatókat számoltam ki.

(1) Az 1. és a 2. fázis közötti átmeneti (tranzien) állapot – azaz a fényintenzitás 1300-ról 270 μmol foton m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>-ra csökkentését követően a gázcserenyílások részleges záródásának szakasza – jellemzésére:

- t<sub>g\_csökken</sub> a gázcserenyílások részleges bezáródásához szükséges idő (s): a neutrális szűrők behelyezését követően a g<sub>s</sub> monoton csökkenésének időtartama egy lokális minimum értékig;
- V<sub>g\_csökken</sub> a sztómazáródás sebessége (mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> min<sup>-1</sup>): az eltelt idő függvényében felvett g<sub>s</sub> görbe monoton csökkenő szakaszára lineáris regresszióval illesztett egyenes meredeksége (Fay & Knapp 1993, 1995 nyomán);
- t<sub>A\_csökken</sub> a nettó szénasszimilációs ütem monoton csökkenésének időtartama (s). Meghatározása: mint a t<sub>g\_csökken</sub> változóé;
- t<sub>kés\_zár</sub> a sztómák részleges bezáródásának időkésése (s) az A visszaeséséhez képest (t<sub>g\_csökken</sub> - t<sub>A\_csökken</sub>);
- PWUE<sub>költség</sub> a sztómazáródás késéséből (az A és a g<sub>s</sub> aszinkron csökkenéséből) származó nettó vízvesztés. Az A/g<sub>s</sub> hányadossal kifejezett pillanatnyi vízhasznosítási hatékonyság (PWUE, mmol megkötött CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup> elpárologtatott víz) változásának integrált értéke: a görbe feletti terület az eltelt idő és a PWUE közötti összefüggés monoton csökkenő, majd a korábbi egyensúlyi vagy annál magasabb értékig monoton növekvő szakaszában. Értékét az alábbiak szerint számoltam, az ingadozások okozta „zaj” csökkentésére is törekedve. 1. Kiindulási egyensúlyi PWUE értéknek a neutrális szűrők behelyezését megelőző, utolsó 10-13 perc rögzített értékeinek (20-26 adat az ingadozás mértékétől függően) átlagát tekinttem. Horton & Neufeld (1998) hasonló számítást alkalmazott

$A_{\max}$  értékének megállapításakor. 2. Az átmeneti állapotban az egymást követő adatpontokból háromtagú mozgóátlagot képeztem (Quinn & Keough 2002), és az így kapott új görbe egymás utáni pontjai és az egyensúlyi  $A/g_s$  érték által meghatározott részterületeket összegeztem. 3. Az egyensúlyinál magasabb PWUE értékek eltérését az egyensúlyitól, negatív előjellel vettem figyelembe.

(2) A 3. fázis, azaz a fényintenzitás 270-ről újra 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ra emelésével kiváltott fotoszintetikus fényindukció jellemzésére:

$t_{A\_n\ddot{o}}$  az egyensúlyi  $A$  90%-ának eléréséhez szükséges idő (s). Értékét a fényintenzitás emelését követő szakaszra illesztett szigmoid (Boltzman) függvény segítségével határoztam meg. A függvény választását az indokolta, hogy a klasszikus fényindukciós válasz során a nettó fotoszintézis intenzitása szigmoid görbe szerint emelkedve éri el az egyensúlyi szintet, különösen akkor, ha a  $g_s$  kezdeti értéke alacsony (Kirschbaum & Pearcy 1988, Pearcy et al. 1991).

$t_{g\_n\ddot{o}}$  az egyensúlyi  $g_s$  90%-ának eléréséhez szükséges idő (s). Számítása: mint a  $t_{A\_n\ddot{o}}$  változóé.

$t_{k\ddot{e}s\_nyit}$  a sztómák kinyílásának időkéscése (s) az egyensúlyi  $A$  visszaállásához képest ( $t_{g\_n\ddot{o}} - t_{A\_n\ddot{o}}$ );

$S_{A/C_i}$  a sztómás limitáció mértéke a fotoszintézis fényindukciója során. Vagyis, az  $A$  és a  $C_i$  közötti összefüggésre lineáris regresszióval illesztett egyenes meredeksége abban az időszakaszban, ahol az  $A$  és a  $C_i$  egyaránt monoton emelkedik. Minél nagyobb mértékben függ ugyanis a fotoszintézis fényindukciója a gázcsereenyílások kinyílásának gyorsaságától, és kevésbé a mezofillum enzimes és metabolikészletének aktiválódási sebességétől (biokémiai limitáció), annál meredekebben emelkedik az  $A$  a mezofillum belső  $\text{CO}_2$  koncentrációjának növekedésével, és megközelítheti a steady state körülmények között felvett fotoszintézis- $\text{CO}_2$  válaszgörbe lineáris szakaszának meredekségét (Pearcy et al. 1996).

(3) Az 1300 és a 270  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi állapot jellemzésére:

$\Delta g_s$  a sztómaválasz relatív amplitúdója. Az 1300 és a 270  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi  $g_s$  érték különbsége az 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -hoz tartozó érték százalékában kifejezve (%). Az egyensúlyi  $g_s$  értékeket az utolsó 20-26 rögzített adat átlagolásával számoltam az 1. és a 2. fázisban.

- $\Delta A$  az A csökkenésének relatív amplitúdója. Az 1300 és a 270  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi A érték különbsége az 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -hoz tartozó érték százalékában kifejezve (%). A 270  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi értéket a  $g_s$ -hez hasonló módon, az 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -hoz tartozót a 3. fázisban illesztett szigmoid függvényből határoztam meg.
- PWUE<sub>270</sub> a PWUE egyensúlyi értéke 270  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitáción. Számítása: a 2. fázis utolsó 20-26 rögzített értékének átlagolásával.
- PWUE<sub>1300</sub> a PWUE egyensúlyi értéke 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitáción. Meghatározása: a PWUE<sub>270</sub>-hez hasonló módon a 3. fázisban.

Az adatok statisztikai értékelését az egy egyeden végzett 2-4 mérés átlagán, mint a legkisebb független mintán végeztem (egy mérés esetén magát az elemi mérést használva). A fenti változók átlagértékeinek különbözőségét három faj között (a *C. dactylon*, a *S. halepense* és a *B. ischaemum*) egytényezős ANOVA-val, majd annak szignifikáns volta esetén Tukey HSD post hoc teszttel vizsgáltam (Quinn & Keough 2002, Sokal & Rohlf 1981). Fajonként páros t-próbával hasonlítottam össze a  $g_s$ , az A és a PWUE egyensúlyi értékeit 270 és 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitáción, valamint az A és a  $g_s$  egyidejű vagy egymással összefüggő változásainak nagyságát, ill. időtartamát. (Azaz páronként  $t_{g\_csökken}$  és  $t_{A\_csökken}$ ,  $\Delta g_s$  és  $\Delta A$ ,  $t_{A\_nö}$  és  $t_{g\_nö}$ ,  $t_{g\_csökken}$  és  $t_{g\_nö}$ ,  $t_{kés\_zár}$  és  $t_{kés\_nyit}$ , PWUE<sub>270</sub> és PWUE<sub>1300</sub>, az egyensúlyi  $g_s$  270 és 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitáción, az egyensúlyi A 270 és 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitáción.) A *Ch. gryllus*-nál a kis mintaelemszám miatt ( $n = 2$ , lásd a II.1.2. és a II.1.4.1. fejezetet), a fenti változópárok összehasonlítását nem-paraméteres előjel-próbával végeztem (Précsényi 1995, Sokal & Rohlf 1981), a másik három fajnál kapott értékektől való eltéréseik szignifikanciáját pedig Kruskal-Wallis teszttel és megfelelő post hoc teszttel (Multiple comparisons of mean ranks for all groups) ellenőriztem. A kapott eredmények megerősítésére, a számított mutatóknál a két inváziós fű (a *C. dactylon* és a *S. halepense*) és a két nem inváziós faj (a *B. ischaemum* és a *Ch. gryllus*) egyedenkénti átlagértékeit a fenti párosítás szerint összevontam, és ezáltal a mintanagyságot is növelve (inváziós  $n = 6$ , nem inváziós  $n = 5$ ), statisztikai elemzést végeztem az így képzett fajcsoportokra is. A fajcsoportok átlagai közötti eltérések szignifikanciáját kétmintás t-próbával vizsgáltam, a normális eloszlás feltételének (Shapiro-Wilk teszt) sérülése esetén nem-parametrikus Mann-Whitney u-tesztet (Sokal & Rohlf 1981) használtam. Egy fajcsoporton belül az összetartozó változókat páros t-próbával hasonlítottam össze. Minden különbséget  $p < 0,05$  valószínűségi szinten tekintettem szignifikánsnak. A kis mintaméret miatt a  $0,05 \leq p < 0,1$  marginális szignifikanciát tendenciaként



értelmeztem. A fenti statisztikai próbákhoz, valamint a lineáris és a szigmoid függvények illesztéséhez a Statistica 8.0 programcsomagot használtam (StatSoft Inc., Tulsa, USA). Ettől csak a *Ch. gryllus*-nál a páros előjel-próbák esetén tértem el, amelyeket Précsényi (1995) munkája alapján számoltam.

#### **II.1.4. A levelek morfológiájának és belső szerkezetének elemzése**

A méréseket, valamint a fénymikroszkópos anatómiai vizsgálatokhoz a levélkeresztmetszetek készítését Li Juan Han kínai vendégkutatóval együttműködésben végeztem, aki 2004-2005-ben az ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszékén tartózkodott.

##### **II.1.4.1. Mintavétel**

A növényházban nevelt növényeken a méréseket 2004 októberében végeztük, fajonként 10 (egyedenként 2-6) hajtás felülről a második teljesen kifejlett, ép levelén. Közülük fajonként 5 (egyedenként 1-3) levél morfológiáját és szerkezetének durva mutatóit tanulmányoztuk, a másik 5 levélnek pedig fénymikroszkópos anatómiáját elemeztük. Amennyiben ugyanarról az egyedről 2-3 levelet is mértünk, a mért értékek átlagát tekintettük az egyedet reprezentáló (legkisebb független) mintának ( $n = 3$ , a *Ch. gryllus*-nál  $n = 2$ ). Az összehasonlítás szolgáló terepi mintavétel során ugyanezt az eljárást alkalmaztuk egy nagyobb mintanagysággal. A termőhelyen rendelkezésre álló nagyobb alapsokaság, ugyanakkor nagyobb egyedi variancia miatt ugyanis, a leveleket a vizsgált fajok 10-10 különböző egyedéről, azaz egymástól független hajtásokról gyűjtöttük be ( $n = 5$ ). A mintavétel 2005. júniusban történt a Gödöllőidombvidék peremén, Isaszeg határában (Budapesttől 25 km-re keletre) húzódó Szarkaberki-völgy lösz erdőssztyepp vegetációjában nőtt egyedekről. Ez alól kivételt jelentett a *S. halepense*, amelynek korábbi állománya a Szarkaberki-völgy határában a kukoricatáblával együtt megsemmisült mintavételünk idejére. Ezért a fűfajnak egy budapesti, útszéli gyomnövényzetben nőtt állományát mintáztuk meg. A leveleket páratelt légtérű nedveskamrába gyűjtöttük be, és a morfológiai és szerkezeti mutatók mérését közvetlenül a begyűjtés után, 1 napon belül elvégeztük. Az anatómiai vizsgálatokhoz a levéllemez középső darabját 96%-os alkohol, glicerin és deszillált víz 1:1:1 arányú elegyében fixáltuk a metszetek készítéséig.

#### II.1.4.2. A levelek morfológiáját és durva szerkezetét leíró változók

A levéllemez morfológiájának jellemzéséhez lemértük a hosszúságát (vonalzóval, 1 mm-es pontossággal), a szélességét (a levéllemez közepén, citoplaszt alatt mérőokulárral; 0,1 mm-es pontossággal) és a területét (LI-COR 3000A területmérő műszerrel; LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA; 0,1 cm<sup>2</sup>-es pontossággal).

Levélszerkezeten a levél durva szöveti szerkezetét (leaf coarse structure) értettük. Jellemzésére a következő három mutatót használtuk: a levélterület és száraztömeg mérésekkel meghatározható fajlagos levéltömeget (egységnyi levélterületre jutó szárazanyag-tartalom [Leaf Mass per Area], LMA, g m<sup>-2</sup>), és annak két komponensét, a levélvastagságot ([Leaf Thickness], LT, mm) és az átlagos szöveti sűrűséget (egységnyi levéltérfogat száraztömege [Leaf Density], LD, g cm<sup>-3</sup>). A levélvastagságot a levéllemez közepén, a főér és a levél széle között félúton mértük mechanikus vastagságmérő műszerrel (Dial Indicator and Magnetic Base, a division of Siechert and Wood, Inc. Pasadena, USA; 0,01 mm-es pontossággal). A leveleket szárítószekrényben 90 °C-on 3 óráig (súlyállandóságig) szárítottuk, majd analitikai mérlegen 0,1 mg-os pontossággal megmértük a száraztömegüket. A levél fajlagos tömegét száraztömegének és területének arányaként, az egységnyi levéltérfogat száraztömegét pedig a fajlagos levéltömeg és a levélvastagság hányadosaként kaptuk meg, azaz  $LD = LMA/LT$  (lásd pl. Niinemets 1999).

#### II.1.4.3. A levelek fénymikroszkópos anatómiájának elemzése

A fajoként és növekedési környezetként 5 levéllemez középső darabjából kézi metszéssel (bodzabélben zsilétpengével), beágyazás nélkül egy-egy keresztmetszetet készítettünk. A metszeteket a fixálószerrel azonos összetételű oldatban tartósítottuk, és festés nélkül, fénymikroszkóp (Nikon Eclipse E400, Nikon Inc., Yokohama, Japán) alatt, digitális kamerával (Nikon CoolPix 4500) lefényképeztük. A képeket A4-es méretben kinyomtattuk, és az alábbi kvantitatív mutatókat határoztuk meg a levél középere és a széle közötti régióban.

(1) A C<sub>3</sub>-as fotoszintézisű fajoknál 180-szoros, a C<sub>4</sub>-eseknél 435-szörös nagyítással:

- a szállítónyalábok (közepe) közötti átlagos távolság;
- az egyes szövettípusok (epidermisz, mezofillum, szállító- és szilárdító szövetek együtt) részesedése a levél keresztmetszetének területéből. Becsléséhez a kinyomtatott keresztmetszeti képeken kivágtuk a három szövettípust, analitikai mérlegen megmértük a tömegüket, majd egy ugyanolyan típusú papír tömeg/terület arányának ismeretében számítottuk a területüket. A külső, parenchimatikus nyalábhüvely területét a mezofillum részesedésébe, az

ezen belül elhelyezkedő szklerenchimatikus hüvelyét pedig (a NAD-ME C<sub>4</sub>-es *C. dactylon*-nál) a szilárdító és szállítószövetek együttes részesedésébe számítottuk bele.

(2) Minden fajnál 850-szeres nagyítású képeken:

- a parenchimatikus nyálbőhüvely vastagsága (3-4 véletlenszerűen kiválasztott parenchimasejt mérete egy-egy elsődleges nyáláb körül);
- az epidermisz és a mezofillum vastagsága (érközi zónában, 2-2 ponton). A mezofillum vastagságát csak a két C<sub>3</sub>-as fajnál mértük.

A távolság és a vastagság adatokat vonalzóval mértük 1 mm-es pontossággal, és az ugyanazon a metszeten mért értékeket átlagoltuk. A mért struktúrák tényleges méretét egy-egy ugyanakkora nagyítással lefényképezett és kinyomatott skála segítségével számoltuk ki.

#### II.1.4.4. Az adatok statisztikai feldolgozása

Hipotéziseink teszteléséhez a mért vagy számolt változók átlagértékeit a két kontrasztos környezet között hasonlítottuk össze adott fajra vonatkozóan. Elvégeztük a fajok összehasonlítását is külön a két környezetben, de a korlátozott fajkészlet miatt, ez utóbbi összevetés eredményeit csak a fotoszintézis típusok (C<sub>3</sub>-as és C<sub>4</sub>-es), ill. a C<sub>4</sub>-es fotoszintézis két altípusa (NADP-ME és NAD-ME) közötti robusztus különbségek esetén értékeltük. (A C<sub>4</sub>-es fajoknál itt nem végeztük el az inváziós és a nem inváziós fajcsoport összehasonlítását a levelek gáz-cseréjének elemzésénél leírtak szerint /II.1.3.2. fejezet/. Ennek oka, hogy a vizsgált fajok levélmorfológiai és -strukturális sajátosságai jelentősen eltérőek, esetenként fajra jellemzőek.) Az összehasonlítást a növekedési környezetek között fajonként, kétmintás t-próbával végeztük. Ha szükséges volt, figyelembe vettük a szórásnégyzetek különbözőségét is (t-próba Welch-féle korrekcióval, Quinn & Keough 2002). Amennyiben az adatokra nem teljesült a normális eloszlás (Shapiro-Wilk teszt), továbbá a *Ch. gryllus*-nál a növényházi kis mintaelemszám miatt ( $n = 2$ , lásd a II.1.2. és a II.1.4.1. fejezetet) minden változóra Mann-Whitney u-tesztet használtunk. A terepen mért adatok fajok közötti különbözőségének szignifikanciáját egytényezős ANOVA-val és Tukey HSD post hoc teszttel ellenőriztük. Az ANOVA feltételeinek (normális eloszlás és a varianciák azonossága /Hartley F-max próba, Cochran C statisztika és Bartlett-féle Chi-négyzet próba/; Quinn & Keough 2002, Sokal & Rohlf 1981) sérülése esetén nem-parametrikus Kruskal-Wallis tesztet és megfelelő post hoc tesztet (Multiple comparisons of mean ranks for all groups) alkalmaztunk. A növénynevelőben mért adatoknál, a fent említett mintanagyságbeli okok miatt, a parametrikus statisztikai próbákat (ANOVA és Tukey teszt) csak a *Ch. gryllus* kizárásával, a többi faj egymás közötti összehasonlításához használtuk. A *Ch. gryllus*-nál kapott értékeket a másik öt fajnál mértekkel pedig, a nem-paraméteres

próbákkal (Kruskal-Wallis teszt és a hozzá tartozó utóteszt) hasonlítottuk össze. A statisztikai szignifikanciaszint minden esetben  $p < 0,05$  volt. A kis mintaméretük miatt, az eredményeknél a marginálisan szignifikáns ( $0,05 \leq p < 0,1$ ) eltéréseket is feltüntettük, és trendként értelmeztük. Az elemzéseket a Statistica 8.0 programcsomaggal végeztük.

## **II.1.5. A csírázás hőmérsékleti válaszáának tanulmányozása**

### **II.1.5.1. A kísérlet menete**

A csíráztatási kísérlethez a szemterméseket (a rövidség kedvéért a továbbiakban csak magok) 2002 szeptemberében (*C. epigeios*), 2003 júliusában (*F. vaginata*, *Ch. gryllus*) és szeptemberében (*E. indica*, *B. ischaemum*) gyűjtöttem, és a vizsgálat megkezdéséig (2004. január) szárazon, hűtőszekrényben, 7 °C-on tartottam. A *C. epigeios*-nál a léhának tűnő magok, vagyis szemtermés nélküli toklászok magas részesedését tapasztaltam. Irodalmi adatok is alátámasztják, hogy ez a fűfaj minőségileg jelentősen eltérő szemterméseket hoz, amelyek aránya egy populáción belül igen változatos lehet (Lehman & Rebele 1994, Rebele & Lehman 2001). Mivel vizsgálatom célja azonos módon csíráztatott, életképes fűmagvak hőmérsékleti válaszáának összehasonlítása volt, a szemterméseket a toklászokból kireparáltam, és csak a duzzadt, egészségesnek látszó magvakat vontam be a vizsgálatba. Ugyanígy jártam el a többi fajnál is. Ez feltehetően meggyorsította a magok átnedvesedését és így a csírázást is, ezért az általam kapott csírázási százalékok minden bizonnyal magasabbak a természetben jelentkezőnél. Ilyen irányú összehasonlításra azonban nem törekedtem.

A csíráztatást kétféle hőmérsékleten végeztem: 1) kontroll:  $21 \pm 0,5$  °C-os konstans szobahőmérséklet; 2) hőingadozás: 6 napon át 8 óras  $30 \pm 3$  °C-os és 16 óras  $21 \pm 0,5$  °C-os változó hőmérsékleti kezelés. Ezt követően a hőingadozásnak kitett magokat is  $21 \pm 0,5$  °C-os, állandó szobahőmérsékleten tartottam. Mindkét csoportban 3 ismétléssel dolgoztam ( $n = 3$ ), ismétlésenként 50 db maggal. A magokat sterilizálás (50%-os etanollal 4 percig) után, 9 cm átmérőjű Petri csészékbe, 10 ml csapvízzel megnedvesített (10 rétegű) vattapapír tetejére helyeztem, és megduzzadásukig szobahőmérsékleten tartottam. A változó hőmérsékleti kezelés a C<sub>4</sub>-es fajoknál a másodiktól a hetedik, a C<sub>3</sub>-asoknál az elsőtől a hatodik napig tartott. Ez alatt a Petri csészéket vízfürdő edény tetején helyeztem el két rétegben. A kb. 30 °C-os lég-hőmérséklet minél pontosabb beállítása érdekében a Petri csészék felső rétegét hővisszaverő, átlátszó üveglappal borítottam le. Az alsó és a felső réteg közötti (3-4 °C-os) hőmérsékleti (és megvilágításbeli) különbség miatt a rétegeket a 8 óras magas hőmérsékletű periódus közepén megcseréltem. A változó hőmérsékleti kezelés ideje alatt a kontroll Petri csészéket is a ke-

zeltekhez hasonló módon (két rétegben, a rétegeket váltogatva) rendeztem el. A csírázás fény-szükségletének biztosabb eléréséhez, a napi 8 órás magas hőmérsékleti kezelés alatt a magokat a természetes fény mellett mesterséges hideg, fehér fényvel is megvilágítottam. Így azokat a kezelés ideje alatt 650-1300 lux, azt követően pedig 1700-3100 lux fényerősségű megvilágítás érte. Ez kielégíti például a fényigényes takarmány- és gyepfűmagvakra megállapított csírázási fényszükségletet (750-1250 lux, Barthodeiszky 1980). A csírázókat rendszeresen újranedvesítettem, és minden Petri csészénél naponta feljegyeztem a kicsírázott magok számát. Azokat a magokat tekintetem kicsírázottnak, amelyek gyököcskéje befürödött a vattapapírba, vagy ha látható volt, akkor legalább 2 mm-es (a *C. epigeios*-nál 1 mm-es) hosszúságot ért el. Az *E. indica* és a *B. ischaemum* magjai a 6 napos váltakozó hőmérséklet hatására is csak alacsony százalékban vagy egyáltalán nem csíráztak. Ezeknél a fajoknál, a már egyszer hőingadozásnak kitett magokon megismételtem a kb. 30/21 °C-os hőmérsékleti kezelést a 23. naptól további 5 napon keresztül. A kísérletet a 65. napon (a  $C_3$ -as fajoknál már a 28-35. napon) lezárultnak tekintetem, amikor már legalább 10 napja nem csírázott ki új mag egyik fajnál sem.

#### II.1.5.2. Az adatok feldolgozása

Az adatok értékeléséhez az alábbi három mutatót használtam fel:

(1) késlekedési szakasz hossza: a csírázóba helyezéstől (0. nap) számítva azon napok száma, amelyeken a csírázás még nem indult meg;

(2) a csírázás gyorsasága: a csírázás megindulásától számítva a kicsírázott magok 50%-ának csírázásához szükséges napok száma;

(3) végső csírázási százalék: a csírázóba helyezett magok hány %-a csírázott ki. Ezen változók értékeit a kicsírázott magok számának rendszeres rögzítésével becsülni tudtam. Ezért meghatározásukhoz nem használtam a csírázási görbék (II.7. ábra) pontjaira illeszthető matematikai függvényeket (áttekinti Brown & Mayer 1988b). Továbbá, az adott fajra vonatkozó függvény kiválasztása (is) statisztikai módszert, a determinációs együtthatók értékének összehasonlítását igényelte volna, a vizsgált fajok egymástól eltérő alakú csírázási görbéje miatt. Csírázási indexeket pedig – amelyek a csírázási esemény fenti három legfontosabb, egymástól független jellemzőjét egyetlen számértékkel próbálják meg kifejezni – több szerző nem javasolja alkalmazni (pl. Brown & Mayer 1988a, Scott et al. 1984).

Az *E. indica*-nál a csírázás sebességét a másodsorra alkalmazott hőmérsékletingadozás alapján számoltam, a késlekedési periódus hosszának becslésekor viszont figyelembe vettem, hogy két Petri csészében a csírázás már az első kezelés hatására megindult (1-1 maggal). A *Ch. gryllus* kontroll csoportjában, az 50%-os csírázáshoz két párhuzamos mintában 12, ill.

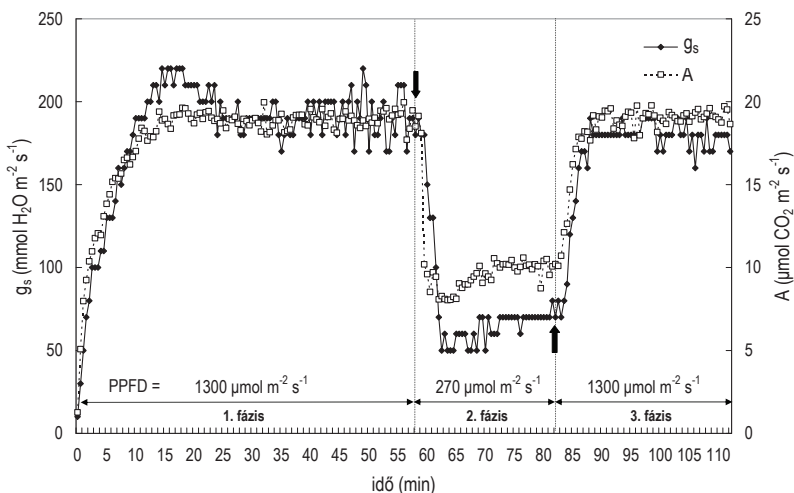
18 nap, míg a harmadik Petri csészében 43 nap volt szükséges. Ez utóbbi, kiugróan magasnak látszó érték kizárhatóságát Dixon-próbával teszteltem (Sokal & Rohlf 1981).

Amennyiben az adatok eloszlása normális volt (Shapiro-Wilk teszt), a váltakozó hőmérséklet hatásának szignifikanciáját a becsült változókra fajonként, kétmintás t-próbával ellenőriztem. Ha szükséges volt, a szórásnégyzetek különbözőségét is figyelembe vevő Welch-féle t-próbát alkalmaztam. A fajok összehasonlítását a kontroll, ill. a váltakozó hőmérsékletnek kitett csoporton belül, egytényezős ANOVA-val és Tukey HSD post hoc teszttel végeztem. A normalitás, vagy a varianciák azonosságának feltétele (Hartley F-max próba, Cochran C statisztika és Bartlett-féle Chi-négyzet próba) azonban több esetben jelentősen sérült. Különösen a késlekedési periódus hossza és a csírázás sebessége változóknál, ahol a 3 párhuzamos mintában gyakran ugyanaz az érték szerepelt (vagyis az adatoknak nulla volt a varianciája). Ilyen esetekben nem-paraméteres próbákat alkalmaztam: adott fajnál a kontroll és a kezelt csoport összehasonlítására Mann-Whitney u-tesztet, a csoportokon belül a fajok összevetésére Kruskal-Wallis tesztet és megfelelő utótesztet. Minden különbséget  $p < 0,05$  valószínűségi szinten tekintettem szignifikánsnak. A nem-paraméteres statisztikai próbák kisebb ereje miatt, az eredmények tárgyalásánál kitértem néhány olyan statisztikailag nem szignifikáns, vagy csupán marginálisan szignifikáns ( $0,05 \leq p < 0,1$ ) különbségre is, amely mértékét tekintve markáns volt. Az elemzésekhez a Statistica 8.0 programcsomagot használtam.

## II.2. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

### II.2.1. A levelek gázcserejének válasza a fénykörnyezet gyors megváltozásaira két inváziós és két nem inváziós *C<sub>4</sub>*-es fűfajnál

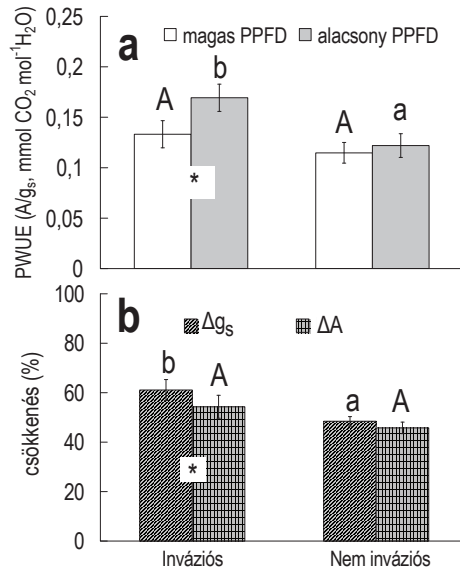
A gázcsere nyitottságának ( $g_s$ ) és a pillanatnyi nettó fotoszintézis ütemének ( $A$ ) változása mind a négy fűfajnál hasonló menet szerint, szorosan követte a fényintenzitás módosulását. Ilyen idősort mutat be a II.1. ábra a *S. halepense* példáján. Az idősorok elemzése alapján, a gázcsere nyitások részleges bezáródása (a  $g_s$  monoton csökkenése egy lokális minimumig) átlagosan 248-379 s alatt következett be a vizsgált fajoknál a fényintenzitás hirtelen csökkentésére. A fényintenzitás újbóli megnövelésekor a sztómak kinyílásához (a magas fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi  $g_s$  90%-ának eléréséhez) 189-354 s volt szükséges.



**II.1. ábra.** A gázcsere nyitások vízpárazető képességének ( $g_s$ ) és a pillanatnyi nettó fotoszintézis ütemének ( $A$ ) válasza a fényintenzitás (PPFD) hirtelen módosításaira a *Sorghum halepense*-nél (egy elemi mérés). A leveleket az 1. fázisban magas fényintenzitáshoz inkubáltam. A 2. fázisban a fényintenzitást hirtelen alacsony értékre csökkentettem, majd az új egyensúly elérése után, a 3. fázisban ismét a magas értékre emeltem. A három fázis fényintenzitás-értékei a vízszintes tengely fölött szerepelnek, változásukat a le- és felfelé mutató nyilak jelzik.

Az inváziós *C. dactylon* és *S. halepense*, valamint a nem inváziós *B. ischaemum* és *Ch. gryllus* összevonásával képzett két fajcsoportban egyaránt, a sztómak részleges záródása szignifikánsan hosszabb időt vett igénybe, mint az  $A$  visszaesése ( $t_{g\_csökken}$  >  $t_{A\_csökken}$ , az invá-

ziósoknál 80,1%-kal,  $p = 0,011$ ; a nem inváziósoknál 127%-kal,  $p = 0,029$ ). Ugyancsak mindkét csoportban, a  $g_s$  és az A egyensúlyi értéke szignifikánsan nagyobb volt a magas (1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), mint az alacsony (270  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fényintenzitáción (az inváziósoknál a  $g_s$ -re  $p = 0,005$ ; az A-ra  $p = 0,003$ ; a nem inváziósoknál a  $g_s$ -re  $p = 0,003$ ; az A-ra  $p = 0,002$ ).

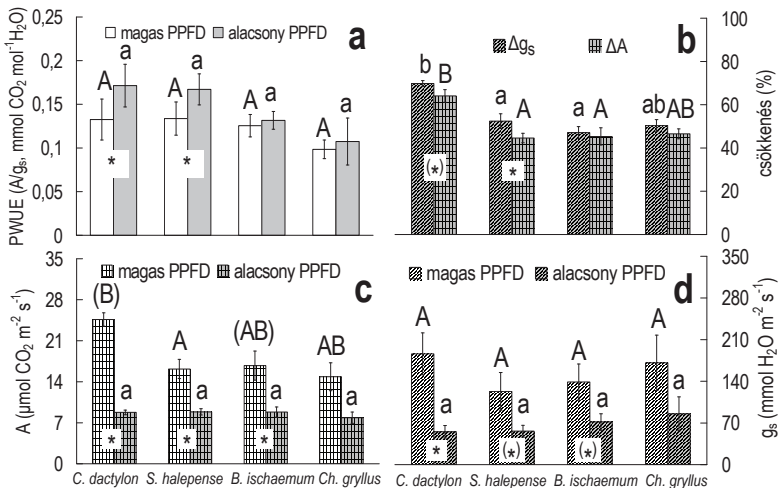


**II.2. ábra.** A levél gázcserejét leíró egyes változók két-két  $C_4$ -es pázsítfűfaj, az inváziós *C. dactylon* és *S. halepense*, ill. a nem inváziós *B. ischaemum* és *Ch. gryllus* összevonásával képzett fajcsoportokban (rendre  $n = 6$  és  $n = 5$ ). A pillanatnyi vízhasznosítási hatékonyság ( $\text{PWUE} = A/g_s$ ) magas (1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) és alacsony (270  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fényintenzitáción (a), az 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -hoz tartozó egyensúlyi érték százalékában kifejezett csökkenés mértéke (%) a sztómák nyitottságában ( $\Delta g_s$ ) és a nettó fotoszintézis ütemében ( $\Delta A$ ) a PPFD csökkentése hatására (b). A csillagok az adott fajcsoportban a két változó szignifikáns ( $p < 0,05$ ) különbségét jelzik. Az oszlopok feletti eltérő betűk (pl. „a” és „b”) a két fajcsoport közötti szignifikáns különbséget jelölik változónként. (Az azonos grafikonon szereplő egyik változónál kis-, a másikonál nagybetűket használtam.) A szórásálcárikák az átlag hibaszórást ( $\pm 1$  SE) mutatják. A II.2-4. ábrákon – az oszlopok kitéltésére vonatkozóan – a következő jelöléseket alkalmazom következetesen. Fehér háttér: magas PPFD az egyensúlyi állapotban, vagy a PPFD megemelését követő átmeneti állapotban (az egyensúlyi értékek 90%-ának eléréséig); szürke háttér: alacsony PPFD az egyensúlyi állapotban, vagy a PPFD csökkentését követő átmeneti állapotban (a  $g_s$  vagy az A monoton csökkenésig, ill. a PWUE monoton emelkedéséig); ferde csíkozás:  $g_s$ , négyzetrács: A, minta nélkül: PWUE.



### Az egyensúlyi (steady state) állapot

Első feltételezésemnek megfelelően, az alacsony fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi állapotban a két inváziós fű csoportjának pillanatnyi vízhasznosítási hatékonysága ( $PWUE = A/g_s$ ) szignifikánsan felülmúlta a nem inváziós fajok csoportját ( $p = 0,03$ ; II.2a. ábra), noha a négy faj között a  $PWUE$  nem különbözött szignifikánsan egyik fényintenzitáción sem (II.3a. ábra). A csoportok közötti különbség oka, hogy az inváziós fűveknél a sztómás konduktancia nagyobb mértékben csökkent a fényintenzitás mérséklésének hatására a magas fényen mért egyensúlyi értékéhez képest, mint a nettó fotoszintézis intenzitása ( $\Delta g_s > \Delta A$ , a *S. halepense*-nél  $p = 0,022$ ; a *C. dactylon*-nál a különbség csak marginálisan volt szignifikáns:  $p = 0,072$ ; a két inváziós fajt összevonva  $p = 0,001$ ). A nem inváziós fajoknál ugyanakkor, a  $\Delta g_s$  és a  $\Delta A$  statisztikailag hasonló volt (II.2b. és II.3b. ábra). Ez magasabb vízhasznosítási hatékonyságot eredményezett 270, mint 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fényintenzitáción a *C. dactylon*-nál ( $p = 0,01$ ) és a *S. halepense*-nél ( $p = 0,002$ ; a két fajból képzett csoportban  $p < 0,0001$ ), míg a *B. ischaemum* és a *Ch. gryllus* esetében a  $PWUE_{270}$  és a  $PWUE_{1300}$  nem különbözött szignifikánsan (II.2a. és II.3a. ábra). Mérsékelt fényen az  $A$  és a  $g_s$  is hasonló volt a négy vizsgált fajnál (II.3c-d. ábrák). Ezek az eredmények azt jelzik, hogy a két inváziós fűnél, az energetikai szempontból kevésbé hasznosítható árnyékperiódusok alatt a visszafogott szénasszimiláció kisebb vízvesztés árán folyhat, ami szemiárid élőhelyen előnyt jelenthet. Baruch & Goldstein (1999) 30 inváziós és 34 őshonos faj ökofiziológiai sajátosságait hasonlította össze a Hawaii-szigetek lávakiömléseinek nem vízlimitált élőhelyén. A szerzők ugyancsak magasabbnak találták az inváziós fajcsoport pillanatnyi vízhasznosítási hatékonyságát ( $A/g_s$ ) az őshonos fajokéhoz képest, ám vizsgálatukban ez az inváziós fajok magasabb nettó fotoszintézis-üteméből adódott.



**II.3. ábra.** A levél gázcserejének vizsgált mutatói négy  $C_4$ -es (az inváziós *C. dactylon* és *S. halepense*, és a nem inváziós *B. ischaemum* és *Ch. gryllus*) pázsitfűfajnál magas (1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) és alacsony (270  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi (steady state) állapotban ( $n = 3$ , kivéve a *Ch. gryllus*-nál, ahol  $n = 2$ ). A pillanatnyi vízhasznosítási hatékonyság ( $\text{PWUE} = A/g_s$ ; **a**), a magas fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi érték százalékában kifejezett csökkenés mértéke (%) a sztómák nyitottságában ( $\Delta g_s$ ) és a nettó fotoszintézis ütemében ( $\Delta A$ ) a PPFD csökkentése hatására (**b**), a nettó fotoszintézis üteme (A; **c**), a sztómás vízpárazvezetés ( $g_s$ ; **d**). A csillagok, adott fajnál a két változó szignifikáns ( $p < 0,05$ ) különbségét mutatják. Az oszlopok feletti azonos betűk (pl. csupa „a”) nem szignifikáns ( $p \geq 0,05$ ) különbségeket jelölnek a fajok között változónként. (Az azonos grafikonon szereplő egyik változónál kis-, a másíknál nagybetűket használtam.) A zárójellel ellátott betűk vagy csillagok marginálisan szignifikáns ( $0,05 \leq p < 0,1$ ) különbséget jeleznek a két faj vagy a két változó között. Egyéb jelölések megegyeznek a II.2. ábrán szereplőkkel.

A sztómányitottság mértékének nagyfokú módosulási képessége különösen a NAD-ME  $C_4$ -es *C. dactylon*-nál bírhat nagy jelentőséggel. Magas fényintenzitáson a fűfaj egyensúlyi nettó fotoszintézis-üteme szignifikánsan magasabb volt, mint a *S. halepense*-é ( $p = 0,04$ ), és trend jelleggel meghaladta a *Ch. gryllus*-ét és a *B. ischaemum*-ét is (ez utóbbi fajét marginálisan szignifikánsan:  $p = 0,053$ ). A három NADP-ME  $C_4$ -es fűfaj között az A tekintetében nem volt szignifikáns eltérés (II.3c. ábra). A *C. dactylon* magasabb fotoszintetikus teljesítménye azonban csak kis részben magyarázható azzal, hogy ugyanekkor a sztómás konduktanciája 8,9-51,3%-kal felülmúlta a másik három fajét, hiszen a  $g_s$  nem különbözött szignifikánsan a fajok között (II.3d. ábra). A fényintenzitás mérséklésének hatására az A valamennyi vizsgált

fajnál csökkent (II.3c. ábra). (A *Ch. gryllus*-nál is jelentős, 46,5%-os csökkenés feltehetően a kis mintanagyság  $n = 2$ , és az emiatt alkalmazott nem-paraméteres előjel-próba kisebb ereje miatt nem volt szignifikáns.) Ám a visszaesés mértéke ( $\Delta A$ ) a *C. dactylon*-nál volt a legnagyobb a négy vizsgált faj közül (64%-os; a *Ch. gryllus*-étől statisztikailag nem különbözött, II.3b. ábra). Ennek következtében a *C. dactylon*, az 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi nettó fotoszintézis-ütemének csupán 36%-át tartotta fenn alacsony fényintenzitáson. Ugyanakkor a másik három fajnál az A közel egyformán, a magas fényen mért érték 53,5-55,4%-ára esett vissza a fényintenzitás csökkentésekor. Hasonlóan, a gázcsere-nyílások szűkülése is a *C. dactylon*-nál volt a legmarkánsabb (69,8%-os) és szignifikáns ( $p = 0,034$ ). Ezzel szemben csak marginálisan volt szignifikáns a  $g_s$  mérséklődése a *S. halepense*-nél (52,4%-os;  $p = 0,092$ ) és a *B. ischaemum*-nál (47,1%-os;  $p = 0,057$ ), és nem volt szignifikáns a *Ch. gryllus*-nál (50,4%-os; II.3d. ábra). Ez utóbbi három fűfajnál, hasonlóan az A csökkenéséhez, a  $\Delta g_s$  is közel azonos értékű volt (II.3b. ábra), noha a két inváziós fű összevonásával meghaladta a nem inváziós fajokét ( $p = 0,03$ ; II.2b. ábra). A kapott eredmények arra utalnak, hogy a vizsgált fajoknál a magas szénasszimilációs ütem fenntartása a változó fényklíma néhány percig tartó árnyékperiódusai alatt, inkább összefügghet a  $C_4$ -es anyagszereűt két biokémiai altípusának eltérő hatékonyságával, mintsem a fajok különböző inváziós hajlamával. A NAD-ME  $C_4$ -eseknél ugyanis kisebb hatékonysággal működik a  $\text{CO}_2$  sűrítés a levél mezofillumából a nyalábhüvely parenchima sejtekbe, mint a NADP-ME altípus képviselőinél. Ezért a NAD-ME  $C_4$ -eseknél kisebb a fotoszintézis fényhozama is (quantum yield, mól megkötött  $\text{CO}_2$ /mól elnyelt foton; Pearcy & Ehleringer 1984). Az egyensúlyi PWUE emelkedése a fényintenzitás csökkentésekor a *C. dactylon*-nál azonban azt jelzi, hogy a nettó fotoszintézis ütemének markánsabb redukciója nem feltétlenül jelenti a NAD-ME altípusú  $C_4$ -es fajok kisebb fokú árnyéktoleranciáját a NADP-ME  $C_4$ -esekével összehasonlítva. Ez a *C. dactylon*-nál annak köszönhető, hogy az A csökkenésével egyidejűleg a gázcsere-nyílások szűkülése ( $\Delta g_s$ ) is igen jelentős volt, amely felülmúlta az ugyancsak inváziós *S. halepense*-ét és a nem inváziós *B. ischaemum*-ét ( $p \leq 0,008$ ; II.3b. ábra).

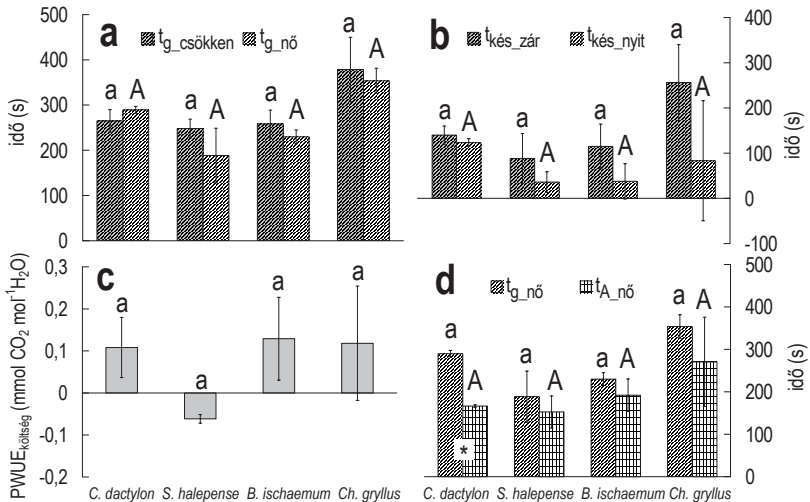
#### A fényintenzitás mérséklését követő átmeneti (tranzien) állapot

A fény mennyiség csökkentésének hatására, a részleges sztómazáródás sebessége ( $v_{g\_csökken}$ ) a *C. dactylon*-nál kb. háromszor akkora ( $35,7 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ min}^{-1}$ ) volt, mint a *Ch. gryllus*-nál ( $11,2 \text{ H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ min}^{-1}$ ). A *S. halepense*-nél és a *B. ischaemum*-nál ez a változó köztes értéket mutatott (rendre 22,2 ill. 23,2  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ min}^{-1}$ ). Noha statisztikailag hasonló volt a  $v_{g\_csökken}$  ( $p \geq 0,191$ ), valamint a gázcsere-nyílások szűküléséhez szükséges idő

( $t_{g\_csökken}$ ) is a négy fajnál (II.4a. ábra), és ezek a mutatók nem különböztek a két fajcsoport között sem (a  $v_{g\_csökken}$ -nél  $p = 0,148$ ; a  $t_{g\_csökken}$ -nél  $p = 0,247$ ). Ez azt mutatja, hogy a *C. dactylon*-nál a  $g_s$  nagy amplitúdójú csökkenése a sztómazáródás gyors ütemével párosult, amely meghaladta az irodalomban más  $C_4$ -es és  $C_3$ -as fűfajokra közölt értékeket is (12,4-26,1 mmol  $H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}\ min^{-1}$ ; Fay & Knapp 1993, 1995, Knapp 1993). Az itt vizsgált másik három fűnél ezzel szemben a  $v_{g\_csökken}$  a fenti tartománynak megfelelő, vagy azt megközelítő értékű volt.

A fényintenzitás csökkentésekor a pillanatnyi nettó fotoszintézis üteme hirtelen, 123-160 s alatt visszaesett, amelyet a sztómák részleges bezáródása 88-256 s késéssel követett (II.4b. ábra). Ezért ebben az átmeneti állapotban (a PPFD csökkentésétől a gázcsere nyílások részleges bezáródásáig tartó szakasz), a pillanatnyi vízhasznosítás hatékonysága átmenetileg egy minimum értékre csökkent, majd a sztómák fokozatos szűkülésével lassan emelkedett a korábbi egyensúlynak megfelelő, vagy egy annál magasabb értékig. Ezalatt a PWUE változásának integrált mértéke, vagyis a sztómazáródás késéséből származó nettó vízvesztesség ( $PWUE_{költség}$ ) negatív értékű volt a *S. halepense*-nél, míg pozitív előjelű a másik három vizsgált fajnál (II.4c. ábra). Statisztikailag azonban ez a mutató nem különbözött a fajok között, ill. az inváziós és a nem inváziós csoport között ( $p = 0,253$ ). Ez arra utal, hogy egyedül a *S. halepense*-nél nem következett be nettó vízhasznosítási hatékonyságvesztés a fényintenzitás csökkenését követő tranziciens szakaszban. Azt jelzi, hogy ez a fűfaj hatékony fényhasznosításra képes, mértékét tekintve elhanyagolható vízvesztés árán. Emellett, a *S. halepense*-nél a fényintenzitás újra magas szintre emelésekor a gázcsere nyílások kinyílása, vagyis az egyensúlyi  $g_s$  90%-ának elérése, 46,7%-kal rövidebb idő alatt következett be, mint a *Ch. gryllus*-nál (noha a különbség nem volt szignifikáns:  $p = 0,191$ ; II.4a. ábra). A sztómák működésének ez a szoros illeszkedése a fénykörnyezet megváltozásához, hozzájárulhat a *S. halepense* sikerességéhez változó fényklímájú élőhelyeken, más növényi sajátságok (pl. növekedési és fitomassza-termelési dinamikája /Czimer 1992/, ill. a levélmorfológia és -szerkezet II.2.2. fejezetben tárgyalt nagyfokú módosulási képessége) mellett. A fenyércirok ugyanis az egyik leggyakoribb gyomnövénye a magas állományt képező, monokultúras haszonnövényeinknek (Holm et al. 1977), hazánkban leggyakrabban a kukoricának (Czimer 1992, Erdős 1976, Hunyadi 1988). Az ilyen mezőgazdasági kultúrákban a levélzetre érkező fény mennyisége a természetben növény lombsátrának árnyékolása miatt is időről időre változhat, különösen szeles időben. Stuart et al. (1985) ugyancsak a gázcsere nyílások nyitottságának érzékeny szabályozását mutatták ki a *S. halepense*-nél, termőhelyi körülmények között, vízhiánystressz és a levél hőmérsékletének emelkedése hatására. Az érzékeny sztómaválasz hátterében lényeges szerepe lehet az ásványi

tápanyagok hatékony felvételének, a fűfaj gyökereivel és rhizómaival mutualista kapcsolatban élő, endofita mikroorganizmusok révén (Rout & Chrzanowski 2009). Kovács et al. (2002), mintaterületünkhöz hasonló élőhelyről származó levélmintákban, az ásványi tápelemek mennyiségét nagyobbak találták a *S. halepense*-nél és a *C. dactylon*-nál, mint a *Ch. gryllus*-nál és a *B. ischaemum*-nál. Ez különösen a kálium mennyiségében mutatkozott meg, amely fontos szerepet játszik a sztóma működésének szabályozásában és a fotoszintézisben (Marschner 1995).



**II.4. ábra.** A levél gázcserejének vizsgált mutatói négy  $C_4$ -es (az inváziós *C. dactylon* és *S. halepense*, és a nem inváziós *B. ischaemum* és *Ch. gryllus*) pázsitfűfajnál a fényintenzitás hirtelen módosításait követő átmeneti állapotban (a PPFD 1300-ról 270  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ra csökkentésekor a  $g_s$  vagy az A monoton csökkenés, ill. a PWUE monoton emelkedés, valamint a PPFD újra 1300  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ra emelésekor az egyensúlyi értékek 90%-ának eléréséig;  $n = 3$ , kivéve a *Ch. gryllus*-nál, ahol  $n = 2$ ). A gázcsere nyitások részleges bezáródásának időtartama a PPFD csökkentésekor ( $t_{g\_csökken}$ ) és nyitódásuk időszükséglete a PPFD növelésekor ( $t_{g\_nő}$ ; **a**), a sztóma választás időkése az A változásához képest a PPFD csökkentésekor ( $t_{kés\_zár}$ ), ill. növelésekor ( $t_{kés\_nyit}$ ; **b**), a nettó vízvesztés (a PWUE változásának integrált mértéke, PWUE<sub>költség</sub>) a PPFD csökkentésekor (**c**), a sztóma nyitódásának időszükséglete ( $t_{g\_nő}$ ) és a fotoszintézis fényindukciójának időtartama ( $t_{A\_nő}$ ) a PPFD megemelésékor (**d**). A jelölések megegyeznek a II.2-3. ábrákon szereplőkkel.

A hazai lősz- és homokpusztagepekben zavarás hatására, helyileg elszaporodni képes, őshonos *B. ischaemum* sztómaválása a fényintenzitás csökkentésére ( $v_{g\_csökken}$ ,  $t_{kés\_zár}$ ), valamint a  $PWUE_{270}$  értéke köztesnek mutatkozott a két inváziós fűé (a *C. dactylon* és/vagy a *S. halepense*) és a nem inváziós *Ch. gryllus*-é között (II.3a. és II.4b. ábra). A két inváziós fajhoz hasonlóan, a  $g_s$  és az A egyensúlyi értéke csökkent a PPFD mérséklésével (II.3c-d. ábrák), ám ez nem eredményezett hatékonyabb vízhasznosítást az alacsony fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi állapotban, csakúgy, mint a *Ch. gryllus*-nál (II.3a. ábra). Továbbá, a fényintenzitás és a nettó fotoszintézis ütemének csökkenése viszonylag jelentős nettó vízvesztéssel járt a *B. ischaemum*-nál a gázcsere nyitólások részleges bezáródásának ideje alatt (II.4c. ábra). A sztómák működésének ez a köztes sajátága összhangban áll a *B. ischaemum* társulásbeli viselkedésével. Ez a fű ugyanis gyakran válik dominánssá a termőhelyén, a gyep degradálódásakor, de tömegesen nem terjed (Fekete 1994, Hargitai 1940, Virágh 2002, Zólyomi & Fekete 1994). Xu et al. (2006), ugyancsak köztesnek találták a *B. ischaemum* sztómazáródásának érzékenységét és biomasszára vonatkoztatott vízhasznosítási hatékonyságát szárazságstressz (az öntözés megvonása) hatására, összehasonlítva két másik  $C_4$ -es fűfajjal. (Közülük a *Setaria italica* takarmányként hagyományosan termesztett növény a félszáraz Kínai-lőszfennsík, míg a *Panicum virgatum* idegenhonos, betelepített fű.)

#### A fényintenzitás magas szintre emelését követő fotoszintetikus fényindukció

A levelek alacsony fényhez inkubálását követően a fényintenzitás újra  $1300 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ra emelésekor a fotoszintézis fényindukciójához, valamint a sztómák nyitódásához (az egyensúlyi A ill.  $g_s$  90%-ának eléréséhez) szükséges idő ( $t_{A\_n0}$ , ill.  $t_{g\_n0}$ ) nem különbözött szignifikánsan a négy vizsgált faj között (II.4d. ábra). Ugyancsak nem kaptam szignifikáns eltérést e tekintetben az inváziós és a nem inváziós csoport között (a  $t_{A\_n0}$  változónál  $p = 0,179$ ; a  $t_{g\_n0}$  mutatónál  $p = 0,584$ ). Ez ellene szól a második hipotézisemnek, miszerint az inváziós  $C_4$ -es fűfajok gyorsabban képesek szénasszimilációjuk ütemét fokozni a fényintenzitás növekedésekor, mint a nem inváziós rokonaik, s ezáltal hatékonyabban kihasználhatják a kedvezőbb fényklímájú időszakokat. Az itt kapott eredményekben szerepe lehet annak, hogy a vizsgált fajok természetes élőhelyét eredetileg, vagy jelenleg is félszáraz, fényben gazdag pusztagepek és erdőpuszták képezik. Ilyen környezetben a hatékonyabb levélműködés szempontjából elsősorban a gázcsere nyitólások gyorsabb és nagyobb mértékű szűkülése jelenthet előnyt, ami az árnyékperiódusok alatt fokozottabb vízmegtakarítást tesz lehetővé. Ezzel szemben a szennyereség növelését a fotoszintézis gyorsabb fényindukciója révén, az ilyen termőhelyek

abiotikus tényezői kevésbé követelhetik meg. Több vizsgálat eredménye utal ugyanis arra, hogy a C<sub>4</sub>-es növényeknél, amelyek többnyire időszakosan vízlimitált, de fényben gazdag élőhelyeket népesítenek be, a sztómák működésének szabályozása a vízhasznosítási hatékonyság (WUE) maximalizálására irányul (Huxman & Monson 2003, Knapp 1993). A gyors fotoszintetikus fényindukció inkább a fényszegény környezethez alkalmazkodott fajoknál (pl. zárt lombkoronájú erdők aljnövényeinél) lehet megtérülő, ahogyan erre néhány kísérletes vizsgálat is rámutat (pl. Chazdon & Pearcy 1986, Horton & Neufeld 1998, Ögren & Sundin 1996, Pearcy et al. 1985).

A fényintenzitás megemelését követő átmeneti állapotban a PWUE nem mutatott markáns változást – szemben az árnyékoláskor bekövetkező erőteljes csökkenésével, majd lassú emelkedésével – hanem fokozatosan ért el egy új egyensúlyi szintet. Ebben szerepe lehetett annak, hogy a g<sub>s</sub> változása kisebb időkéssel követte a nettó asszimilációs ráta gyors módosulását a fény mennyiség növelésekor, mint annak mérséklésekor. A t<sub>kés\_nyit</sub> és a t<sub>kés\_zár</sub> azonban, a négy fajnál egyöntetűen, csupán trend jelleggel különbözött egymástól (II.4b. ábra). Ez a két változó statisztikailag hasonló volt a fajcsoportoknál is (az inváziósoknál p = 0,36; a nem inváziósoknál p = 0,235). Ugyancsak nem kaptam szignifikáns különbséget a t<sub>g\_csökken</sub> és a t<sub>g\_nő</sub> mutató között egyik fajnál sem (II.4a. ábra), ill. a két fajcsoportnál (az inváziósoknál p = 0,586; a nem inváziósoknál p = 0,535).

A gázcserenyílások kinyílásának időkézése a nettó fotoszintézis-ütem magas fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi értékének eléréséhez képest a *C. dactylon*-nál 123 s, a *Ch. gryllus*-nál 83 s, a *S. halepense*-nél és a *B. ischaemum*-nál pedig elhanyagolható volt, noha a t<sub>kés\_nyit</sub> nem tért el szignifikánsan a vizsgált fajok között (II.4b. ábra). Az inváziós fajcsoportban a sztómanyitódás szignifikánsan, 50%-kal hosszabb időt vett igénybe, mint az A új egyensúlyi szintjének elérése (p = 0,016). A nem inváziós csoportban ugyanakkor a t<sub>g\_nő</sub> és a t<sub>A\_nő</sub> statisztikailag nem különbözött (p = 0,311). Ennek alapján valószínű, hogy az inváziós fajoknál a PPF<sub>D</sub> magas szintre emelésekor (a C<sub>4</sub>-es és a C<sub>3</sub>-as ciklusban részt vevő) CO<sub>2</sub> megkötést végző enzimek fényaktivációja, valamint a mezofillum és a nyalábhüvely parenchima sejtek közötti anyagszállítást végző metabolit készlet felépítése gyorsabban bekövetkezett, mint az egyensúlyi sztómanyitottság elérése. Ez az inváziós fűvek hatékonyabb vízhasznosítására utal a fényintenzitás növekedésekor is. A mezofillum belső légterének CO<sub>2</sub> koncentrációja (C<sub>i</sub>) és a nettó fotoszintézis üteme közötti kapcsolat elemzése a fényintenzitás 1300 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>-ra növelését követő átmeneti állapotban, nagyobb betekintést adhat a sztómás limitáció szerepére a fotoszintézis fényindukciójában. Ebben a szakaszban a C<sub>i</sub> mindegyik fajnál többnyire átmenetileg lecsökkent. Ennek oka az A gyors emelkedéséhez képest lomhább sztómanyitódás, és

ezért elégtelen CO<sub>2</sub> ellátás. Ezt követően, a gázcsereenyílások fokozatos kinyílásával a C<sub>i</sub> emelkedett, és beállt egy egyensúlyi szintre. Abban az időszakban, ahol az A és a C<sub>i</sub> is monoton növekedett, a *C. dactylon*-nak és a *B. ischaemum*-nak csak 2-2 vizsgált egyedénél, a *Ch. gryllus*-nak pedig csak egy egyedénél kaptam szignifikáns ( $p < 0,05$ ), pozitív lineáris összefüggést a két változó között. Ezért az A/C<sub>i</sub> regressziós egyenes meredekségének ( $s_{A/C_i}$ ) statisztikai összehasonlítása nem volt lehetséges a vizsgált fajok között. Értékileg az  $s_{A/C_i}$  átlagosan 0,047 és 0,067 között alakult, és nem különbözött szignifikánsan az inváziós és a nem inváziós csoport között ( $p = 0,688$ ). Mindezek az eredmények a sztómás limitáció relatíve csekély szerepét jelzik a vizsgált fajok fotoszintézisének fényindukciójában, inváziós hajlamuktól függetlenül. Ebben szerepe lehet annak, hogy a C<sub>4</sub>-es növények nettó fotoszintézisének CO<sub>2</sub> válaszgörbéje már viszonylag alacsony C<sub>i</sub> mellett telítődést ér el, aminek oka, hogy a CO<sub>2</sub> elsődleges megkötését végző enzimük (a PEP karboxiláz) aktivitása magas (Furbank & Walker 1985, Osmond et al. 1982, Pearcy & Ehleringer 1984). Eredményeimmel összhangban van, hogy más vizsgálatokban C<sub>4</sub>-es növényeknél, a CO<sub>2</sub> ellátás elégtelenségét kisebb jelentőségűnek találták a nem-sztómás (pl. metabolikus) limitációhoz képest a nettó fotoszintézis ütemének visszafogottsága hátterében a fotoszintézis fényindukciója során (Furbank & Walker 1985, Horton & Neufeld 1998, Pearcy et al. 1985), vagy vízhiánystressz hatására (Ghannoum et al. 2003, Resco et al. 2008, Stuart et al. 1985).

A két inváziós és a két nem inváziós pázsitfű levélgázcserejének a fényintenzitás hirtelen megváltozásaira adott azonnali válasza tehát megerősíti az 1. feltételezésemet. Vagyis a C<sub>4</sub>-es inváziós évelő fűfajoknál hatékonyabb a sztómazáródás szabályozása a rendelkezésre álló fény mennyiség csökkenésének hatására, mint a tömegben nem terjedő rokonaiknál. A C<sub>4</sub>-es inváziós füveknél a gázcsereenyílások nagyobb mértékű szűkülése a pillanatnyi fotoszintetikus vízhasznosítási hatékonyság növekedését eredményezte az új, alacsony fényintenzitáshoz tartozó egyensúlyi állapotban. Ez fokozottabb vízmegtakarítást tesz lehetővé a térben változatos vagy időben változékony fényklímájú élőhelyeken. Ez a sajátosság egyike lehet azon mechanizmusoknak, amelyek az ilyen termőhelyeken az inváziós C<sub>4</sub>-es fűfajok kompetíciós előnyének és tömeges térnyerésének hátterében állhatnak a nem inváziós C<sub>4</sub>-es füvekkel szemben. Az itt kapott eredmények ugyanakkor nem támogatják a 2. hipotéziseket, miszerint a fényintenzitás hirtelen megemelkedésekor az inváziós C<sub>4</sub>-es fűfajok fotoszintetikus fényindukciója gyorsabban következik be, mint a nem inváziós C<sub>4</sub>-eseké. Következtetéseim megerősítéséhez azonban több faj bevonására van szükség, figyelembe véve a C<sub>4</sub>-es fotoszintézis biokémiai al-típusait is.

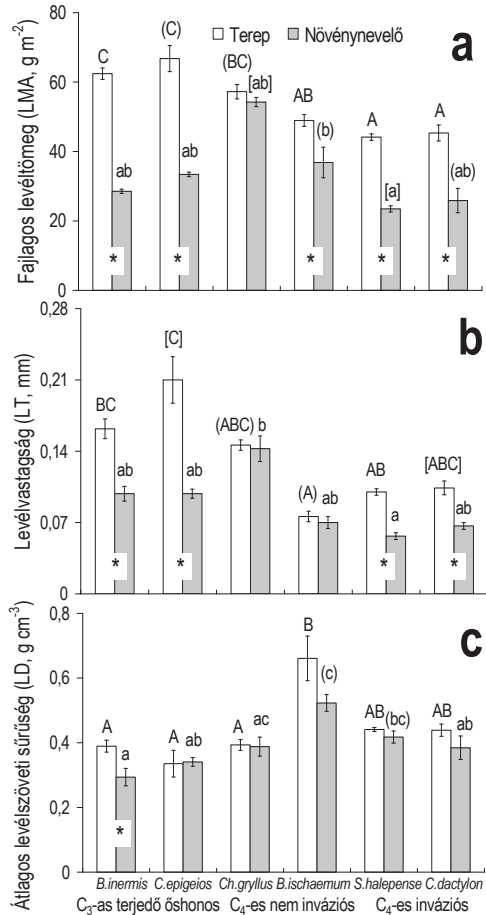


## II.2.2. A levelek morfológiájának és szöveti szerkezetének különbségei két kontrasztos környezetben

A növénynevelőben a vizsgált fajok termőhelyéhez képest jelentősen különböző környezeti feltételek uralkodtak: kisebb besugárzás és mechanikai igénybevétel, ugyanakkor kedvezőbb nedvesség- és tápanyagellátás. A levél morfológiájának és szerkezetének válasza ezekre az abiotikus tényezőkre, több sajátságot tekintve markánsan eltérő volt egy fajcsoporton belül is (inváziós és nem inváziós, ill. C<sub>3</sub>-as és C<sub>4</sub>-es élőlény pázsitfűvek). Ez azt jelzi, hogy még egyazon növényi funkciócsoportban is, a levél kifejlődése alatt annak morfológiája és struktúrája többféle mechanizmus révén képes illeszkedni a megváltozott környezethez. Megnehezíti ugyanakkor azt, hogy általános megállapításokat tegyünk a fajcsoportokra vonatkozóan.

### C<sub>4</sub>-es inváziós és nem inváziós fűfajok

Első feltételezésünknek megfelelően, a tanulmányozott C<sub>4</sub>-es fűfajok közül az inváziós *S. halepense* és *C. dactylon* nagyobb mértékű változást mutatott a levelek durva szerkezetében az eltérő környezet hatására, mint a nem inváziós *Ch. gryllus* és *B. ischaemum*. A *Ch. gryllus* levélstruktúrája feltűnő állandósággal bírt. Ennél a fajnál sem az egységnyi levélterületre jutó száraztömeg (LMA), sem annak két komponense, a levél vastagsága (LT) és átlagos szöveti sűrűsége (LD) nem különbözött szignifikánsan, és értékét tekintve is hasonló volt a két környezetben (II.5a-c. ábrák). Ezzel szemben a másik három C<sub>4</sub>-es fűnél, az LMA szignifikánsan kisebb volt a növénynevelőben, mint a termőhelyen ( $p \leq 0,022$ ; II.5a. ábra), és a különbség mértéke nagyobb volt a *S. halepense*-nél és a *C. dactylon*-nál, mint a *B. ischaemum*-nál (II.1. táblázat). A két inváziós fűnél ennek hátterében elsősorban az áll, hogy a mérsékelt besugárzás mellett szignifikánsan vékonyabb levéllemez fejlődött ki ( $p = 0,025$ ; II.5b. ábra). A levelek átlagos szöveti denzitása nem különbözött statisztikailag a termőhelyitől (II.5c. ábra). A *B. ischaemum*-nál ugyanakkor, az LMA két összetevője közül az LD mutatta a nagyobb mértékű változást, noha a nagy szórás miatt ez csupán trend jellegű volt (II.1. táblázat). Ezek az eredmények megerősítik korábbi vizsgálatok tapasztalatait, amelyek szerint a fajlagos levél-tömeg és annak környezetre adott válasza fontos szerepet játszhat egyes tömegesen terjedő fajok sikerességében (Baruch & Goldstein 1999, Gloser & Gloser 1996, Juraimi et al. 2004, McDowell 2002, Smith & Knapp 2001).

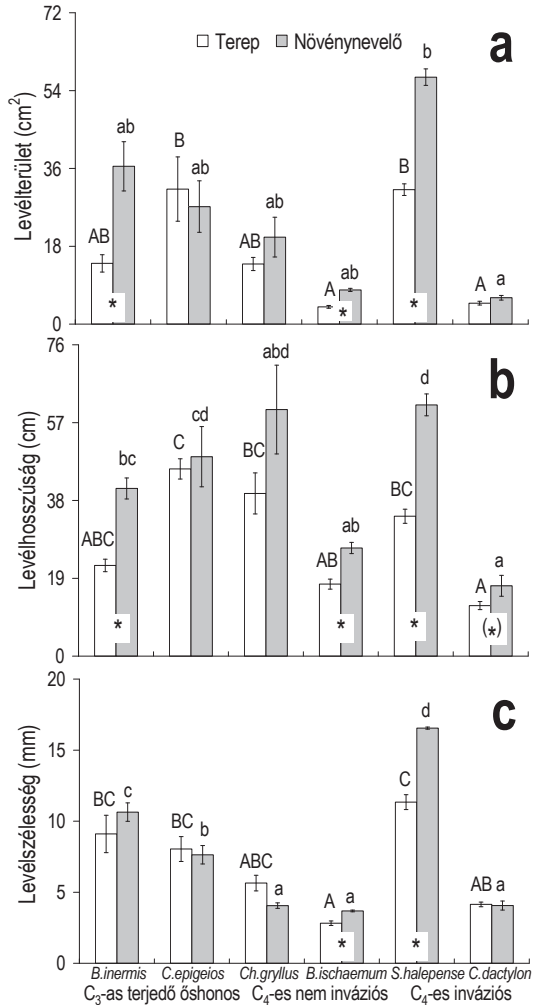


**II.5. ábra.** A levél szerkezetének jellemzői hat, fotoszintézis típusában és inváziós hajlamában eltérő pázsitfűfajnál fényben gazdag, természetes félszáraz lösz vagy homoki élőhelyen (terep, n = 5) és mérsékelt, változó fényintenzitáson, megfelelő víz- és tápanyagellátás mellett (növénynevelő, n = 3, kivéve a *Ch. gryllus*-nál, ahol n = 2). A levéllemez egységnyi területre jutó száraztömege (fajlagos levéltömeg, LMA; **a**), vastagsága (LT; **b**) és egységnyi térfogatra jutó szárazanyag-tartalma (átlagos levélszöveti sűrűség, LD; **c**). A csillagok, adott fajnál a két növekedési környezetben kapott érték (parametrikus próbák esetén átlag, nem-parametrikus teszteknl medián) szignifikáns ( $p < 0,05$ ) különbségét jelzik. Az oszlopok feletti kisbetűk a növényházi, a nagybetűk a termőhelyi környezetben mutatják a fajok közötti statisztikai összehasonlítás eredményeit. Mindkét esetben, az azonos betűt viselő értékek nem különböznek szignifikánsan ( $p < 0,05$ ). Adott változónál az azonos típusú (gömbölyű vagy szögletes) zárójellel ellátott betűk marginálisan szignifikáns ( $0,05 \leq p < 0,1$ ) különbséget jelölnek a két faj között. A szóráspálcák az átlag hibaszórását ( $\pm 1$  SE) mutatják.

		Fotoszintézis típus és terjedési hajlam					
A levél	Vizsgált jellemző	C <sub>3</sub> -as terjedő őshonos		C <sub>4</sub> -es nem inváziós		C <sub>4</sub> -es inváziós	
		<i>B. inermis</i>	<i>C. epigeios</i>	<i>Ch. gryllus</i>	<i>B. ischaemum</i>	<i>S. halepense</i>	<i>C. dactylon</i>
durva szöveti szerkezete	Fajlagos levéltömeg	119,0	99,9	5,5	32,8	88,2	75,3
	Levélvastagság	64,7	113,6	2,5	8,6	76,5	56,0
	Átlagos levélszöveti sűrűség	32,5	1,7	1,4	26,3	5,6	14,1
fénymikroszkópos anatómiája	Mezofillum	7,4	45,7	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
	Epidermisz	1,0	7,9	34,0	49,2	28,8	0,8
	Nyalábhüvely parenchima	22,4 <sup>m</sup>	14,3	13,7	25,9	1,3	32,4
	Nyalábok közötti távolság	25,4	5,2	18,3	0,4	2,9	9,5
	Mezofillum	9,7 <sup>m</sup>	5,6	5,7	1,0	1,4	8,0
	Szállító- és szilárdítószövetek	75,2	33,6	10,8	15,7	88,8	3,9
	Epidermisz	4,5	6,0	5,0	4,6	17,9	11,5
morfológiája	Levéltérület	159,9	14,9	44,8	97,7	83,7	25,9
	Levélhosszúság	84,9	6,5	51,6	50,2	79,5	39,4 <sup>m</sup>
	Levélszélesség	16,8	5,3	39,0	30,6	45,9	1,8

**II.1. táblázat.** A különbségek százalékos mértéke két kontrasztos környezetben kifejdött levelek vizsgált jellemzőinek átlagértékei között hat, fotoszintézis típusában és inváziós hajlamában eltérő pázsitfűfajnál [(nagyobb érték - kisebb érték)/kisebb érték × 100; (%)]. Az egyik környezetet a fényben gazdag, természetes félszáraz lösz vagy homoki élőhely (terep, n = 5) jelentette, a másikat pedig a növénynevelő, ahol a növények mérsékelt, változó fényintenzitácson, megfelelő víz- és tápanyagellátás mellett nőttek (n = 3, kivéve a *Ch. gryllus*-nál, ahol n = 2). A vastagon szedett számértékek szignifikáns (p < 0,05), a jobb felső indexben „m” betűt viselők marginálisan szignifikáns (0,05 ≤ p < 0,1) különbségeket jeleznek a két környezet között fajonként. N.A.: nincs adat, mert a mezofillum vastagságát a C<sub>4</sub>-es fajoknál nem vizsgáltuk.

A levelek morfológiai válaszát tekintve, a vizsgált C<sub>4</sub>-es fűfajok nem különböztek egyértelműen inváziós hajlamuk szerint. Szignifikánsan nagyobb területű levelek fejlődtek ki a növényházban, mint a terepen a *S. halepense*-nél (p < 0,0001) és a *B. ischaemum*-nál (p = 0,0002), amihez hozzájárult hosszúságuk és szélességük szignifikáns növekedése is (p ≤ 0,025; II.6a-c. ábrák). A *C. dactylon* és a *Ch. gryllus* levélméretében ugyanakkor nem tapasztaltunk szignifikáns változást (II.6a. ábra). A növénynevelőben, trend jelleggel mindkét fűfaj esetében hosszabb levelek nőttek, mint a természetes élőhelyükön (a *C. dactylon*-nál a különbség marginálisan szignifikáns: p = 0,079; II.6b. ábra). A két faj levélszélessége azonban változatlanúságot vagy ellenkező irányú tendenciát mutatott (II.6c. ábra). A *Ch. gryllus*-nál a szignifikáns különbségek hiányának részben a kis mintanagyság (a növénynevelőben n = 2), és az emiatt alkalmazott nem-parametrikus Mann-Whitney u-teszt (lásd a II.1.4.4. fejezetet) kisebb ereje is oka lehet. Ezért az itt kapott eredmények, erre a fajra vonatkozóan egy nagyobb mintaelemszámmal megerősítésre várnak, a többi fajnál nagyobb biztonsággal állíthatók.



**II.6. ábra.** A levél morfológiai jellemzői hat, fotoszintézis típusát és inváziós hajlamát tekintve eltérő pázsitfűfajnál fényben gazdag, természetes félszáraz lősz vagy homoki élőhelyen (terep, n = 5) és mérsékelt, változó fényintenzitáson, megfelelő víz- és tápanyagellátás mellett (növénynevelő, n = 3, kivéve a *Ch. gryllus*-nál, ahol n = 2). A levéllemez területe (a), hosszúsága (b) és szélessége (c). A zárójelet viselő csillag, az adott fajnál marginálisan szignifikáns ( $0,05 \leq p < 0,1$ ) különbséget mutat a növekedési környezetek között. Egyéb jelölések meggyeznek a II.5. ábrán szereplőkkel.

Mérsékelt fényintenzitáson a füveknél általában nagyobb méretű, hosszabb, de keskenyebb levéllemez fejlődik ki, mint teljes napfényen (Langer 1979). Az általunk vizsgált fűfajoknál ezzel szemben, a növénynevelő fényben szegényebb mikroklímáján a levélszélesség változatlanóságát vagy éppen növekedését tapasztaltuk (II.6c. ábra). A jelenség egy lehetséges magyarázata, hogy a fényintenzitás mellett, integrált módon más környezeti tényezők (pl. a nedvesség- és hőmérsékleti viszonyok) is hatással voltak a levél növekedésére. Ezek ellensúlyozhaták, vagy elfedhették a mérsékelt megvilágítottságnak a karcsúbb levéllemez kifejlődésére irányuló hatását. Dong & de Kroon (1994) a *C. dactylon*-nál, a vizsgálatunkban tapasztaltakhoz képest markánsabb levélmorfológiai választ, kétszer olyan hosszú levelek kifejlődését figyelte meg a fényintenzitás (kb. 80%-os) mérséklése hatására a teljes napfényen nevelt kontrollhoz viszonyítva. Ugyancsak nagymértékű, több más lágyszárú fajét felülmúló különbséget mutattak ki árnyékolás hatására a fűfaj klonális morfológiájában (pl. a kúszó száraz és internódiumaik hosszúságában; Dong & de Kroon 1994), valamint a szerves anyagok újraelosztásában a rametek között (Forde 1966). Mindezeket a sajátságokat lényegesnek tekintik az eltérő fényklímájú élőhelyfoltok kihasználásában a *C. dactylon* által elfoglalt termőhelyeken.

Vizsgálatunkban a levelek anatómiája, morfológiájukhoz és durva szöveti struktúrájukhoz képest kevésbé módosult a termőhelyitől jelentősen eltérő környezetben. A levélanatómiai variáció nem mutatkozott markánsan eltérőnek az inváziós és a nem inváziós C<sub>4</sub>-esek itt tanulmányozott képviselőinél. A *Ch. gryllus*-nál a két környezetben nőtt levelek elemzett anatómiai mutatói nem különböztek szignifikánsan egymástól (II.2. táblázat). A másik három C<sub>4</sub>-es fűnél pedig egyaránt két-két tulajdonság különbsége – ám nem ugyanazoké az anatómiai jellemzőké – volt (marginálisan) szignifikáns. Ez utóbbi három faj között a válaszok nagyságában nem volt egyértelmű különbség (II.1. táblázat). Mindezek az eredmények azt jelzik, hogy az inváziós *S. halepense* és *C. dactylon* levélanatómiai módosulási képessége csak csekély mértékben múlta felül a nem inváziós *Ch. gryllus*-ét, és összemérhető volt a *B. ischaemum*-ével. A legmarkánsabb választ a *S. halepense*-nél, a szállítónyalábok és a szklerenchima együttes területi részesedésében kaptuk, amely csaknem kétszer olyan magas volt a terepen, mint a növényházban nőtt levelekben ( $p = 0,004$ ; II.1. és II.2. táblázat). Ez arra utal, hogy ennél a fűnél a termőhelyen, a gyakoribb vagy nagyobb mértékű időszakos vízhiány és mechanikai igénybevétel miatt, nagyobb a befektetés a vízszállító és a szilárdító struktúrákba, mint a növénynevelő kiegyenlített mikroklímáján. Az általunk vizsgált másik három C<sub>4</sub>-es fűnél azonban ilyen különbséget nem tapasztaltunk. A *S. halepense*-nél a szállítónyalábok és szilárdító szövetek relatív nagyobb hányada a terepen nőtt levelekben, hozzájárulhatott nagyobb vastagságukhoz a növényházban kifejlődőkéhez képest (II.5b. ábra). Eredményeinkhez hason-

lóan Knapp & Gilliam (1985), a C<sub>4</sub>-es *Andropogon gerardii*-nál azt találta, hogy a levelekben az elsődleges szállítónyalábok és a nyalábhüvely együttesének területe és a levelek vastagsága is nagyobb volt a hosszűfűvű préri felégetett, teljes napfénynek kitett foltjain, mint a nem égetett területeken, a fűavar árnyéka alatt. Kísérletünkben, a parenchimatikus nyalábhüvely vastagabb volt a növénynevelőben a termőhelyihez képest a *C. dactylon*-nál ( $p = 0,011$ ) és a *B. ischaemum*-nál ( $p = 0,005$ ), míg a *Ch. gryllus*-nál és a *S. halepense*-nél nem különbözött szignifikánsan (II.2. táblázat). A mezofillum területi részeseződése, a C<sub>4</sub>-es fajok közül egyedül a *C. dactylon*-nál mutatott kis mértékű, marginálisan szignifikáns ( $p = 0,085$ ) eltérést: a növényházban nagyobb volt, mint a termőhelyen. Ehhez a különbséghez hozzájárulhatott a vastagabb parenchimatikus nyalábhüvely is. A vizsgált fajok közül a *C. dactylon* nyalábhüvely parenchima sejtjeit találtuk a legnagyobb méretűnek, függetlenül a növekedési körülményektől (a terepen  $p = 0,0001$ ; a növényházban  $p \leq 0,025$ ). Az epidermisz vastagsága nagyobb volt a terepen nőtt levelekben, mint a növényházban kifejlődőkben a *S. halepense*-nél ( $p = 0,025$ ) és a *B. ischaemum*-nál ( $p = 0,0009$ ), míg a *C. dactylon*-nál és a *Ch. gryllus*-nál nem különbözött szignifikánsan a két környezetben. A vastagabb epidermisz nagyobb védelmet nyújthat a termőhelyen a fokozottabb transpirációs vízvesztés, az erősebb légáramlás okozta fizikai stressz és a szél által szállított porszemcsék ellen (Mauseth 1988).

Az őshonos *B. ischaemum*-nál kimutatott különbség a kontrasztos környezetben nőtt levelek között, az itt vizsgált tulajdonságok egy részénél (pl. LMA, a nyalábhüvely parenchima vastagsága) köztesnek bizonyult a két inváziós C<sub>4</sub>-es fűé (*S. halepense* és/vagy *C. dactylon*) és a nem inváziós *Ch. gryllus*-é között. Sőt egyes sajátosságokban (pl. levélterület, az epidermisz vastagsága) mutatkozó variáció mértéke a *B. ischaemum*-nál, meghaladta a C<sub>4</sub>-es valódi invázorokét is (II.1. táblázat). A levél morfológiájának és szerkezetének ez a viszonylag jelentős módosulási képessége szerepet játszhat abban, hogy a fűfaj gyakran lokális térfoglalóként lép fel a hazai lősz- és homokpusztagyepekben bolygatás hatására (Fekete 1994, Hargitai 1940, Virágh 2002, Zólyomi & Fekete 1994).

### C<sub>3</sub>-as és C<sub>4</sub>-es tömegesen terjedők

Eredményeink szerint a C<sub>3</sub>-as tömegesen terjedő, őshonos *C. epigeios* és *B. inermis* levélstruktúrájának és -morfológiájának illeszkedése az eltérő abiotikus feltételekhez nem haladta meg egyértelműen a két C<sub>4</sub>-es inváziós fűfajét, ami ellentmond második hipotézisünknek. A két csoport között egyedül a szállítónyalábok közötti átlagos távolság módosulásában tapasztaltunk feltűnő különbséget. Ez a mutató, a C<sub>3</sub>-as fajok közül a *B. inermis*-nél szignifikánsan nagyobb volt a növénynevelő mikroklímáján a termőhelyihez képest ( $p = 0,01$ ). Ugyanakkor a *C. epigeios*-nál, valamint mind a négy C<sub>4</sub>-es fűnél egységesen, változatlan maradt az eltérő környezetben (II.2. táblázat). Ez az eredmény összhangban van a Sage & McKown (2006) tanulmányában szereplő megállapításokkal. A szerzők által áttekintett korábbi kutatások szerint, a C<sub>3</sub>-as fajoknál a fényintenzitás mérséklődése gyakran a nyalábsűrűség csökkenését eredményezi. A C<sub>4</sub>-es növényekben azonban korlátozhatja ezt a mezofillum és a nyalábhüvely parenchima sejtek közötti szoros strukturális és funkcionális kapcsolat fenntartásának igénye. A nyalábok közötti távolság növekedésével ugyanis hosszabbá válna a C<sub>4</sub>-es fotoszintézis anyagseretermékeinek diffúziós útja a két sejtípus között.

Vizsgált jellemző		Növekedési környezet		Fotoszintézis típus és terjedési hajlam				
		C <sub>3</sub> -es terjedő őshonos		C <sub>4</sub> -es nem inváziós			C <sub>4</sub> -es inváziós	
Mezofillum	vastagsága (µm)	<i>B. inermis</i>	<i>C. epigeios</i>	<i>Ch. gryllus</i>	<i>B. ischaemum</i>	<i>S. halepense</i>	<i>C. dactylo</i>	
			117,2±2,0 a	<b>103,1±13,7 a</b>	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
			109,1±4,5 A	<b>150,2±9,8 B</b>				
Epidermisz		17,6±0,5 (cd)	13,6±0,3 b	13,2±0,4 abd	<b>15,3±0,9 (bc)</b>	<b>17,8±0,3 d</b>	10,3±0,4 a	
		17,8±1,9 B	14,7±0,6 (AB)	17,7±0,9 B	<b>22,8±0,8 C</b>	<b>22,9±1,3 C</b>	10,4±0,5 (A)	
Nyalábhüvely parenchíma		(17,0±0,7) b	12,3±0,7 a	10,3±0,6 ab	<b>11,9±0,5 a</b>	14,3±0,7 ab	<b>28,8±1,6 c</b>	
		(13,9±0,8) B	14,0±0,6 B	11,7±0,6 AB	<b>9,5±0,3 A</b>	14,5±0,8 B	<b>21,7±1,2 C</b>	
Nyalábok közötti távolság (µm)		<b>276,6±17,3 c</b>	278,8±22,0 c	67,6±1,1 abc	65,6±1,1 a	111,2±8,0 b	130,8±6,6 b	
		<b>220,5±10,5 D</b>	265,0±8,6 E	80,0±3,7 AB	65,4±4,1 A	108,0±7,0 B	143,2±7,4 C	
Mezofillum		(59,7±1,5) b	56,0±1,5 ab	54,2±1,1 ab	50,6±0,5 a	59,2±1,2 b	(55,5±2,2) ab	
		(54,5±1,1) ABC	53,1±0,9 AB	57,3±0,6 BC	51,1±1,4 A	58,3±0,6 C	(51,4±0,9) A	
Szállító- és szilárdítószövetek	területi részesedése (%)	<b>8,8±0,6 (ab)</b>	<b>13,8±0,4 c</b>	18,4±3,1 [ac]	8,2±1,3 a	<b>6,8±1,2 [a]</b>	12,7±0,8 (bc)	
		<b>15,4±0,8 BC</b>	<b>18,5±1,5 C</b>	16,6±1,4 BC	9,5±0,9 A	<b>12,8±0,7 AB</b>	13,1±0,8 AB	
Epidermisz		31,5±1,6 a	30,1±1,1 a	27,4±2,1 [ab]	41,2±1,8 [(b)]	34,1±2,4 ab	31,8±3,0 (ab)	
		30,1±1,6 AB	28,4±1,0 A	26,1±1,3 A	39,4±1,0 C	28,9±0,9 A	35,4±0,5 BC	

**II.2. táblázat.** A levél fénymikroszkópos anatómiájának kvantitatív mutatói (átlag ± 1 SE) hat, fotoszintézis típusát és inváziós hajlamát tekintve eltérő pázsitfűfajnál fényben gazdag, természetes felszáraztás vagy homoki élőhelyen (terep, n = 5) és mérseklét, változó fényintenzitáson, megfelelő víz- és tápanyagellátás mellett (növénynevelő, n = 3, kivéve a *Ch. gryllus*-nál, ahol n = 2). A vastagon szedett értékek a két növekedési környezet közötti szignifikáns ( $p < 0,05$ ) különbségeket jelölik fajonként. Adott változónál a zárójelben szereplő értékek között marginálisan szignifikáns ( $0,05 \leq p < 0,1$ ) az eltérés. A fajok közötti különbségek szignifikanciáját azonos környezetben, az értékek melletti betűk jelzik a II.5. ábránál leírtak szerint. N.A.: nincs adat, mert a mezofillum vastagságát a C<sub>4</sub>-es fajknál nem vizsgáltuk.



A fajlagos levéltömegben a két C<sub>3</sub>-as fűfajnál is jelentős, a C<sub>4</sub>-es özönfajokéval összemérhető, vagy azokét is meghaladó különbséget tapasztaltunk: az LMA a növénynevelőben mintegy fele akkora volt, mint a terepen (a *C. epigeios*-nál  $p = 0,0007$ ; a *B. inermis*-nél  $p < 0,0001$ ; II.5a. ábra, II.1. táblázat). Ez abból adódott, hogy a *C. epigeios*-nál a levélvastagság ( $p = 0,007$ ), a *B. inermis*-nél pedig az LMA mindkét komponense (az LT-nél  $p = 0,004$ ; az LD-nél  $p = 0,023$ ) szignifikánsan kisebb volt a növényház mikroklímáján a termőhelyhez képest (II.5b-c. ábrák). Összhangban a kapott eredményekkel, más vizsgálatokban nem találtak egyöntetű különbséget a C<sub>3</sub>-as és C<sub>4</sub>-es fajok között abban, hogy a levelek vastagsága milyen mértékben képes illeszkedni a fényszegény környezethez (Sage & McKown 2006). Jelen vizsgálatban, az LMA két összetevője közül mind a négy tömegesen terjedő fűnél nagyobb eltérést mutatott a levéllemez vastagsága, mint az átlagos szöveti sűrűsége (II.1. táblázat).

A levelek morfológiai és anatómiai variációja a két környezet között, a C<sub>3</sub>-as *B. inermis*-nél és a C<sub>4</sub>-es *S. halepense*-nél hasonlóan nagy mértékűnek, a fotoszintézis típusok két másik tömegesen terjedő képviselőjénél (a C<sub>3</sub>-as *C. epigeios* és a C<sub>4</sub>-es *C. dactylon*) viszont közel egyformán csekélynek bizonyult. Ezekben a sajátságokban különösen a *B. inermis*-nél tapasztaltunk markáns különbségeket. A növénynevelőben nőtt levelek területe ennél a fűnél haladta meg a legnagyobb mértékben a terepiekét a vizsgált fajok közül ( $p = 0,004$ ; II.1. táblázat). Ez elsősorban nagyobb hosszúságukból adódott ( $p = 0,0005$ ), szélességük nem tért el szignifikánsan (II.6b-c. ábrák). A *C. epigeios*-nál ezzel szemben, a két környezetben nőtt levelek egyik morfológiai mutatójában sem volt statisztikailag kimutatható különbség. A szállítónyalábok és a szklerenchima relatív mennyisége mindkét C<sub>3</sub>-as fűnél szignifikánsan kisebb volt a növénynevelőben, mint a termőhelyi környezetben (a *B. inermis*-nél  $p = 0,001$ ; a *C. epigeios*-nál  $p = 0,025$ ; II.2. táblázat). Ám a különbség mértéke több mint kétszer akkora volt a *B. inermis*-nél, mint a *C. epigeios*-nál (II.1. táblázat). Ennek rovására a *B. inermis*-nél elsősorban a mezofillum területi részesedése lett magasabb (marginálisan szignifikánsan,  $p = 0,094$ ) a kisebb sugárzás-bevételű környezetben, amihez hozzájárulhatott a nyalábhüvely parenchima vastagságának ugyancsak marginálisan szignifikáns ( $p = 0,053$ ) növekedése is. Az epidermisz részaránya egyik fajnál sem változott lényegesen. A *B. inermis* levélmorfológiájának és -struktúrájának általunk tapasztalt nagyfokú illeszkedése a megváltozott környezeti feltételekhez összhangban van a fűfaj erdőssztyepp-faj cönológiai viselkedésével (Soó 1973, Szujkó-Lacza & Rajczy 1986, Zólyomi & Fekete 1994). Több vizsgálatban tapasztalták, hogy az ilyen térben heterogén vagy időben változékony élőhelyekhez alkalmazkodott (a szukcesszió korai vagy köztes stádiumában jellemző) fajok levélszerkezete és fotoszintetikus működése nagyobb mértékben képes módosulni, mint a homogénebb, stabilabb élőhelyeket

benépesítő (késői szukcessziós állapotú) fajoké (Abrams & Mostoller 1995, Bazzaz 1996, Yamashita et al. 2000, 2002). Sőt gyakori, hogy inváziós fajok éppen az őshazájukban pionír vagy köztes szukcessziós karakterű fajok közül kerülnek ki (Grace et al. 2001, Yamashita et al. 2000, 2002). A *B. inermis* leveleinek itt kimutatott, nagyfokú variációja a két jelentősen eltérő környezetben, ezért egyben hozzásegítheti a fűfajt ahhoz, hogy sikeres özönnövényvé váljon az észak-amerikai mérsékeltövi gyepekben (D'Antonio & Vitousek 1992, Grace et al. 2001, Grilz & Romo 1994). A *C. epigeios*-nál, a szállító- és szilárdító szövetek részaránya mellett csak a mezofillum vastagsága tért el szignifikánsan ( $p = 0,029$ ) a két környezetben, a vizsgált levélanatómiai mutatók közül: a növényházban nőtt levelekben kisebb volt, mint a terepen mért levelekben (II.2. táblázat). A vékonyabb mezofillum előnye a mérsékeltbb megvilágítottságú környezetben, valószínűleg a hatékonyabb fényhasznosítás a levélen belüli önárnyékolás csökkentése révén. Számos fajnál leírták az árnyékban nőtt levelek asszimiláló (elsősorban a paliszád) parenchimájának vékonyabb kifejlődését a fénylevelekéhez képest, ami a sejtek kisebb megnyúltságából és/vagy a sejtrétegek kisebb számából adódott (Fekete & Szujkó-Lacza 1973, Lambers et al. 1998, Mojzes et al. 2005, Oguchi et al. 2003, Sims & Pearcy 1992). Lehmann & Rebele (2005), egy sor növényi tulajdonságot vizsgálva, nagyfokú plasztikusságot mutatott ki a *C. epigeios* biomasszájában, a biomassza allokációjában és a vegetatív hajtások számában a talaj eltérő tápanyag-ellátottsága hatására. Ugyanakkor a hajtások morfológiája (magassága, a levéllemez hosszúsága és szélessége) ehhez képest kevésbé módosult. Ez összhangban van a *C. epigeios* levélmorfológiájának általunk tapasztalt feltűnő változatlanságával. A szerzők, fenti kísérletükben azonban arra is rámutattak, hogy a fenotípusos plasztikusság mértéke jelentősen eltérhet ugyanazon faj különböző populációinál is, termőhelytől függően.

### C<sub>3</sub>-as és C<sub>4</sub>-es fotoszintézis típus

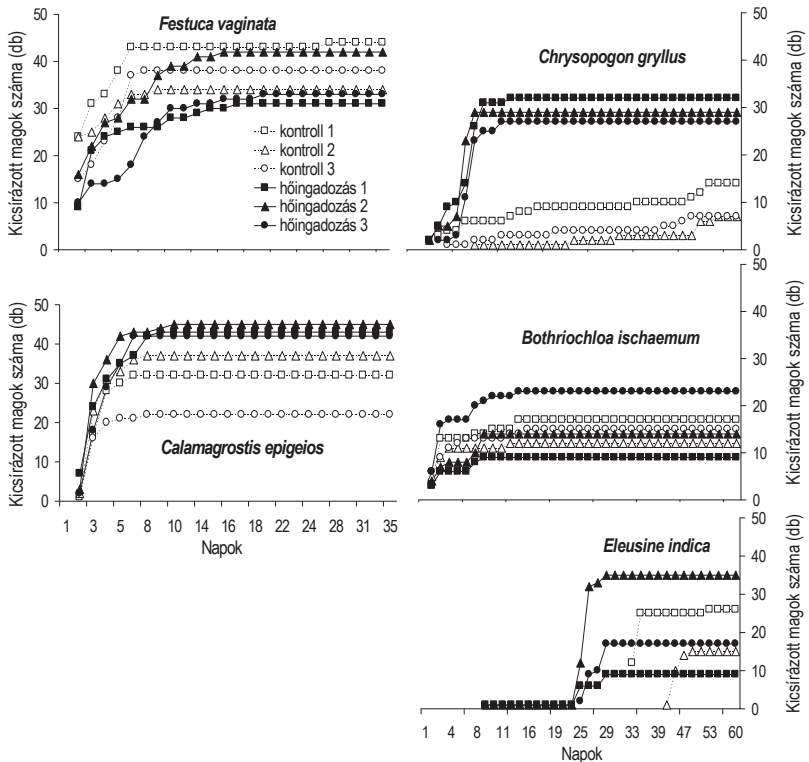
A hat fűfajt összehasonlítva fotoszintézis típusuk szerint (C<sub>3</sub>-as és C<sub>4</sub>-es), terjedési képességre tekintet nélkül, a levél itt vizsgált sajátosságai közül egyedül a szállítónyalábok átlagos távolságában volt egyöntetű, mindkét növekedési környezetben megmutatkozó különbség. Termőhelyi körülmények között ez a mutató a két C<sub>3</sub>-as fajnál szignifikánsan nagyobb volt, mint a négy C<sub>4</sub>-es fűnél ( $p = 0,0001$ ), a C<sub>4</sub>-eseken belül pedig a NAD-ME altípusba tartozó *C. dactylon*-é meghaladta a három NADP-ME C<sub>4</sub>-es fűfajét ( $p \leq 0,0002$ ; II.2. táblázat). A növényházban statisztikailag szignifikánsan ( $p = 0,0002$ ), vagy tendenciózan hasonló különbségek mutatkoztak. Ezekkel az eredményekkel egybehangzik, hogy más szerzők is a szállítónyalábok sűrűbb elhelyezkedését figyelték meg C<sub>4</sub>-es fűfajok leveleiben a C<sub>3</sub>-asokéval össze-

hasonlítva, valamint a C<sub>4</sub>-es fotoszintézis NADP-ME altípusának képviselőinél a NAD-ME C<sub>4</sub>-esekéhez képest (Dengler et al. 1994, Kawamitsu et al. 1985, Ogle 2003). Jelen vizsgálatban termőhelyi körülmények között, a levelek fajlagos tömege is nagyobb volt a két C<sub>3</sub>-as fűnél, mint a C<sub>4</sub>-es fűvek négy képviselőjénél ( $p \leq 0,003$ ; a *C. epigeios* és a *Ch. gryllus* között csak marginálisan szignifikáns különbséggel:  $p = 0,059$ ; II.5a. ábra). A növénynevelőben azonban a vizsgált C<sub>3</sub>-as fűfajok fajlagos levéltömege nem tért el szignifikánsan a C<sub>4</sub>-esekétől. Ugyancsak nem mutatkozott egyértelmű különbség fotoszintézis típus szerint az LMA két komponensében egyik környezetben sem (II.5b-c. ábrák). Ugyanakkor egy levélanatómiai vizsgálatban, amelyben összehasonlították a *Poaceae* család több mint száz képviselőjét, a C<sub>4</sub>-es fűfajok levéllemezét vékonyabbnak találták, mint a C<sub>3</sub>-asokét (Dengler et al. 1994).

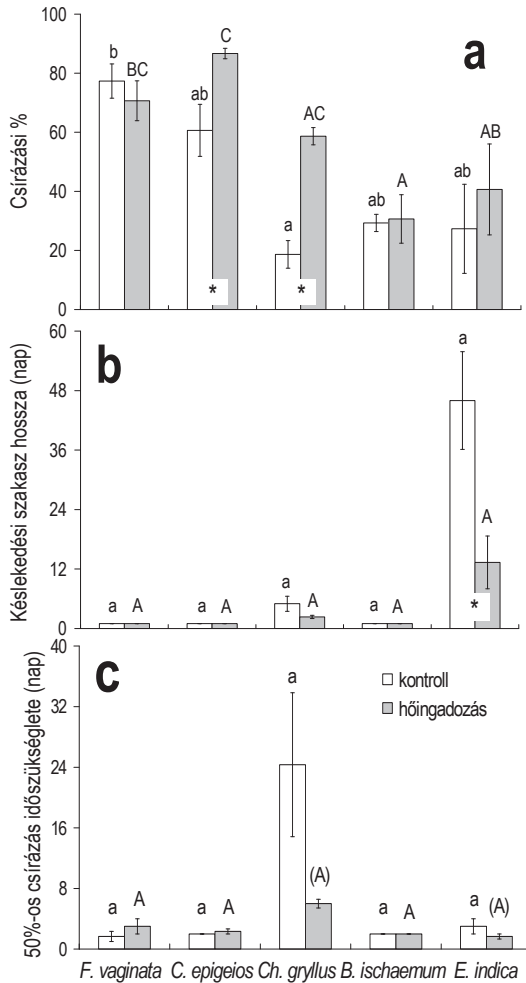
Összefoglalva tehát, eredményeink arra utalnak, hogy a pázsitfűvek családjában az inváziós C<sub>4</sub>-es fajok (*Ia*) nagyobb mértékű variációval bírnak kontrasztos környezetben a levelek szerkezetében (fajlagos tömeg és annak komponensei), mint a nem inváziós C<sub>4</sub>-esek. (*Ib*) A levelek morfológiájában és anatómiájában azonban, illeszkedésük nem haladja meg egyértelműen az őshonos, tömegben nem terjedő C<sub>4</sub>-es rokonaikét. A levélszerkezet nagyobb fokú módosulási képessége hozzájárulhat az inváziós C<sub>4</sub>-es fűfajok tömeges terjedésének sikeréhez heterogén fényklímájú élőhelyeken. Ugyanakkor, eredményeink nem támogatják a 2. hipotézisünket. Vagyis az inváziós C<sub>4</sub>-es fűvek levélalakja és -struktúrája nem bizonyult egyértelműen kevésbé válaszadónak a megváltozott környezetre, mint a térben változatos vagy időben változékony élőhelyeket nagy tömegben elfoglalni képes C<sub>3</sub>-asoké. Általánosabb következtetések levonásához azonban a fenti vizsgálatokat több faj bevonásával szükséges elvégezni. További vizsgálatokat igényel annak feltárása is, hogy az inváziós C<sub>4</sub>-es fűfajok levélszerkezetének itt kimutatott variációja mennyiben járul hozzá a szénasszimilációs teljesítmény (és a növekedés) fenntartásához eltérő környezetben.

### II.2.3. A hőmérséklet napi ingadozásának hatása a csírázásra

Az öt vizsgált fűfajnál igen eltérő lefutású csírázási görbéket (II.7. ábra) kaptam a kontroll és a váltakozó hőmérsékletnek kitett csoportokon belül is. Ebben szerepe lehetett a taxonómiai varianciának: a választott fajok ugyanis különböző (legalább három) leszármazási vonalat képviselnek a pázsitfűvek családján belül (a *F. vaginata* és a *C. epigeios* a *Pooideae*, az *E. indica* a *Chloridoideae*, míg a *B. ischaemum* és a *Ch. gryllus* a *Panicoideae* alcsaládba tartozik; Jacobs & Everett 2000, Stevens 2008).



II.7. ábra. A vizsgált fajok kicsírázott magjainak száma a csírágyba helyezés óta eltelt napok függvényében 21 °C-os állandó hőmérsékleten (kontroll) és 30/21 °C-os váltakozó hőmérséklet hatására (hőingadozás).



**II.8. ábra.** A vizsgált fajok csírázási jellemzői 21 °C-os állandó hőmérsékleten (kontroll) és 30/21 °C-os váltakozó hőmérséklet hatására (hőingadozás). Csírázási százalék (a), a csírázás megindulásáig eltelt (késlekedési) idő (b), a csírázás sebessége (a csírázás megindulásától a kicsírázott magok 50%-ának csírázásához szükséges idő; c). A csillagok a kontroll és a váltakozó hőmérsékletnek kitett csoport közötti szignifikáns ( $p < 0,05$ ) különbségeket jelzik fajonként. Az oszlopok feletti kisbetűk a kontroll, a nagybetűk a hőmérsékleti kezelésnek kitett csoportban mutatják a fajok közötti statisztikai összehasonlítás eredményeit. Mindkét esetben, az eltérő betűk szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) különböző eredményeket jelentenek. A zárójel marginálisan szignifikáns ( $p = 0,093$ ) különbséget jelöl a két faj között. A szórásápcikák az átlag hibaszórását ( $\pm 1$  SE,  $n = 3$ ) mutatják.

### C<sub>3</sub>-as és C<sub>4</sub>-es fotoszintézis típus

A fűfajokat fotoszintézis típus szerint összehasonlítva, 21 °C-os állandó hőmérsékleten a két C<sub>3</sub>-as faj 2-4-szer nagyobb csírázási százalékot ért el, mint a három C<sub>4</sub>-es, de a különbség csak a *F. vaginata* és a *Ch. gryllus* között volt szignifikáns ( $p = 0,047$ ; II.8a. ábra). A váltakozó hőmérséklet hatására ezek a különbségek nem csökkentek egyöntetűen minden C<sub>3</sub>-as és C<sub>4</sub>-es fajpár között (20-183%-osak voltak). Továbbá, a hőmérsékleti kezelést követően az *E. indica* csírázóképessége szignifikánsan alulmaradt a *C. epigeios*-énak ( $p = 0,022$ ), a *B. ischaemum*-é pedig mindkét C<sub>3</sub>-as fajénak (a *C. epigeios*-nál  $p = 0,006$ ; a *F. vaginata*-nál  $p = 0,047$ ). A csírázás sebessége és a késlekedési szakasz hossza nem különbözött szignifikánsan a fotoszintézis típusok között, kezeléstől függetlenül (II.8b-c. ábrák). Más szerzők korábbi, nagyobb számú fajjal végzett vizsgálatai szerint a C<sub>4</sub>-es fajok csírázási hőigénye magasabb, mint a C<sub>3</sub>-asoké (pl. White et al. 2001). Ezt a megállapítást az itt vizsgált szűk fajkészlet alapján kapott eredmények nem támogatják egyértelműen. Inkább az idézett szerzők által is tapasztalt nagy variabilitást erősítik meg a csírázás hőigényében egy fotoszintézis típuson belül. Ugyanezt a hőmérsékleti kezelést alkalmazva hét hazai pázsítfűfajon (a *Ch. gryllus* kivételével más fajkészleten), Gröb (2006) ugyanakkor statisztikailag szignifikáns és tendenciózus eredményekkel megerősítette a csírázási hőigény különbségét a C<sub>3</sub>-as és C<sub>4</sub>-es fűfajok között.

### C<sub>3</sub>-as tömegesen terjedő és nem terjedő fajpár

A két C<sub>3</sub>-as fű közül a *C. epigeios* szignifikánsan, 43%-kal magasabb csírázási százalékot ért el hőmérsékletingadozás hatására az állandó hőmérsékleten tartott kontrollhoz viszonyítva ( $p = 0,045$ ; II.8a. ábra). A *F. vaginata*-nál ugyanakkor, a kezelés trend jelleggel még mérsékelte is a csírázóképességet. A két C<sub>3</sub>-as faj között nem mutatkozott szignifikáns eltérés egyik csírázási jellemzőben sem (II.8a-c. ábrák). Kezeléstől függetlenül hamar, már a kísérlet megkezdése utáni 2. napon csírásásnak indultak (II.7. és II.8b. ábra), amelynek sebességét a hőmérsékletingadozás nem fokozta (II.8c. ábra). Sőt a hőmérsékleti kezelésnek kitett *F. vaginata* magok csaknem kétszer annyi idő alatt csíráztak ki, mint a kontroll, és a belőlük kikelt csíranövények gyengébbnek látszottak, gyököcskékük barnászövrösre színeződött.

A váltakozó hőmérséklet tehát növelte a tömegesen terjedő *C. epigeios* csírázóképességét, a pannóniai szubendemikus *F. vaginata* csírázását viszont kicsit vissza is vetette. A két fűfaj eltérő csírázási viselkedésében szerepe lehet annak, hogy csírázásuk más-más évszakban jellemző inkább. A *F. vaginata* csírázásához – areájának belsejében – a téli csapadékmaximum (vagyis a hűvösebb évszak) idején lehetnek kedvezőek a feltételek. Nálunk overall csírázik (Kárpáti & Kárpáti 1955), bár megfigyelték tavasi csírázását is (Matus Gábor személyes köz-

lés). A *C. epigeios* magjai, üvegházi kísérletek szerint egész évben csíráképesek, de a tavasszal (márciusban) elvetett magok többnyire nagyobb százalékban keltek ki (2-6 hét elteltével), mint az ősszel (októberben) elültetettek (Lehmann & Rebele 1994, Rebele & Lehmann 2001). Tavasszal, amikor gyakoribbak a derült napok és erősebb a nappali felmelegedés, mint ősszel (pl. novemberben), a hőmérséklet napi ingadozásának mértéke is nagyobb lehet. Ezért egy tavasszal csírázó fajnál a napi hőmérsékletingadozás csírázást serkentő hatása nagyobb előnnyel járhat, mint egy ősszel csírázónál. A *F. vaginata* itt tapasztalt csírázási válaszáának egy másik magyarázatát adhatja, hogy a kísérletben alkalmazott 30 °C körüli hőmérséklet meghaladhatta a hidegtűrő fűfaj csírázásának hőmérsékleti optimumát. Így nem zárható ki, hogy egy alacsonyabb hőmérsékleti tartományon belül a hőmérséklet napi ingadozása serkentőleg hatott volna a csírázására. Angliai legelőkön gyakran dominánssá váló fűfajok (pl. *Festuca rubra*, *Poa annua*, *P. trivialis*, *Deschampsia caespitosa*) például, 20/10 °C-os váltakozó hőmérséklet hatására nagyobb százalékban csíráztak, mint 20 °C-os állandó hőmérsékleten (Williams 1983). A fenti hipotézisek megerősítéséhez azonban további kísérletek szükségesek. A *C. epigeios*-nál a hőmérséklet napi ingadozásának csírázást fokozó hatása összhangban áll a fűfaj élőhelyi, társulásbeli szerepével. A siskanádtíppan ugyanis társulásközömbös módon, szinte minden olyan élőhelytípusban megjelenhet és eluralkodhat, ahol – gyakran emberi bolygatás következtében – a domináns gyepp- vagy erdőalkotó faj eltűnt (Csontos 1996, Rebele & Lehmann 2001, Soó 1973, Tamás 2001). Az ilyen termőhelyeken gyakran keletkeznek csupasz talajfelszínek, amelyeken a sikeres megtelepedésnek fontos eszköze lehet a magról történő jó kolonizációs képesség. A *C. epigeios*-nál ez elsősorban akkor jellemző, ha az élőhely nedvesség- és tápanyag-ellátottsága is kedvező (Rebele & Lehmann 2001). A szerzők arról is említést tesznek, hogy a siskanádtíppan csírázási hajlandósága egy populáción belül is igen variábilis lehet. Egybehangzik ezzel, hogy jelen vizsgálatban jóval alacsonyabb csírázási százalékot kaptam az egyik kontroll mintában, mint a másik két párhuzamosban (II.7. ábra).

#### C<sub>4</sub>-es inváziós és őshonos fajok

A váltakozó hőmérséklet a C<sub>4</sub>-es fajok közül a *Ch. gryllus*-nál 3-szorosára, az *E. indica*-nál 49%-kal növelte a csírázóképeséget a kontrollhoz képest. Ám a kezeléstől függetlenül nagy szórás miatt, a különbség az *E. indica*-nál nem volt szignifikáns (II.8a. ábra). A csírázás sebességét a hőmérsékletingadozás mindkét fajnál csak trend jelleggel fokozta (II.8c. ábra). Ebben a tulajdonságban is a *Ch. gryllus*-nál kaptam a nagyobb mértékű (4-szeres) különbséget. Ennél a fajnál konstans 21 °C-on nagy varianciát okozott, hogy az egyik mintában 43 napos csírázási féldiőt tapasztaltam, ami a másik két párhuzamoshoz képest (12 és 18 nap) kiugróan

hosszúnak látszott. Ennek figyelmen kívül hagyása azonban, a Dixon-próba alapján még 10%-os valószínűségi szinten sem volt indokolt ( $r_{10} = 0,806$ ; a kritikus  $r$  érték 0,886). Gröb (2006) ugyancsak nagy heterogenitást tapasztalt a *Ch. gryllus* csírázási gyorsaságában állandó hőmérsékleten, ami arra utal, hogy ez a sajátosság jellemző lehet erre a fűfajra (vagy annak általunk vizsgált populációjára). A késlekedési periódus hosszában, a jelen kísérletben szereplő fajok közül egyedül az *E. indica*-nál mutatkozott markáns, szignifikáns különbség ( $p = 0,049$ ). Állandó 21 °C-on ugyanis, a fűfaj magjai 8-34 nappal később kezdtek csírázni, mint váltakozó hőmérsékleten, sőt csírázásuk a 3. kontroll Petri csészében még a kísérlet 65 napja alatt sem indult meg (II.7. és II.8b. ábra). Az első hőmérsékleti kezelés hatására azonban, csupán 1-1 mag csírázott ki két mintában a 9. napon. Ez az eredmény megerősíti egy korábbi elővizsgálatom tapasztalatait. Ebben az előzetes kísérletben az aszályfű csírázása csak akkor indult meg, amikor a hőmérséklet 30/21 °C-os napi ingadozásának kitett magvakat a kezelés után kb. két hétig nedves állapotban tartottam, majd a hőmérsékleti kezelést másodszorra is alkalmaztam. Mindezek alapján feltételeztem, hogy az *E. indica* magjainak csírázása a hőmérsékletingadozást megelőzően egy hosszabb idejű előnedvesítést igényel. Ezért jelen vizsgálatban a váltakozó hőmérsékleti kezelést a 23. naptól további 5 napon keresztül megismételtem. Megerősítette feltételezésemet, hogy az ismételt kezelés 3. napján a magok mindhárom Petri csészében csírázásnak indultak. A kezelés befejezése után 3 nappal azonban, a csírázás mindhárom párhuzamos mintában egyszerre megállt. A váltakozó hőmérsékletnek kitett magok csírázása a *Ch. gryllus*-nál is szorosan követte a hőingadozási ciklust: a kezelés utolsó napjaiban rohamosan megindult, és néhány nap múlva (a 9-15. napon) megállt (II.7. ábra). Az állandó hőmérsékleten tartott magok csírázása ezzel szemben jóval hosszabb ideig elhúzódott: a csírázóba helyezés után 50 nap elteltével is kicsírázott 1-1 új mag. A három vizsgált C<sub>4</sub>-es fűfaj között nem kaptam szignifikáns különbséget egyik csírázási mutatóban sem, kezeléstől függetlenül (II.8a-c. ábrák). Váltakozó hőmérsékleten, az *E. indica* magjai azonban több mint 3-szor olyan gyorsan csíráztak, mint a *Ch. gryllus*-é (a különbség marginálisan szignifikáns;  $p = 0,093$ ; II.8c. ábra).

Az *E. indica* jelen vizsgálatban tapasztalt csírázási hajlandósága összhangban van Nishimoto & McCarty (1997) eredményeivel. A szerzők jóval magasabb (60-95%-os) csírázási százalékokat kaptak (35/20 °C-os) váltakozó hőmérséklet hatására a fűfaj 18, ill. 37 napon át előnedvesített magjainál, mint a friss (24 órás nedvesítésben részesült) magoknál (14-21%). Mindezek az eredmények arra utalnak, hogy az aszályfű magjai nedves állapotban egy hosszabb idejű (legalább 2-3 hetes) „utóérést” igényelnek, amelynek során a csírázás megindulásához szükséges anyagcsere-folyamatok végbemehetnek. Ez azt is jelenti, hogy az



*E. indica* csak olyan élőhelyek benépesítésére képes, ahol nemcsak a talajfelszíni hőmérséklet napi ingadozása, hanem egy azt megelőző bővebb csapadékos időszak is biztosított. Ez a tulajdonság hátrányt jelenthet más fajokkal szemben, amelyek csírázásukhoz nem igényelnek hasonló utóérést, és ez idő alatt kicsírázva kompetíciós előnyre tehetnek szert. Ezért ennek szerepe lehet abban, hogy az *E. indica* megtelepedése a fajgazdag, természetes gyepekben nem jellemző (valószínűleg nem is fenyegeti azokat tömeges elszaporodásával). Ugyanakkor, ha a csírázás már megindult, az aszályfű relatíve magas csírázási rátája – összehasonlítva nem terjedő rokonáival – hozzájárulhat ahhoz, hogy a nyílt talajfelszíneket, mint amilyen jelenlegi élőhelye is (utak széle, aszfaltterületek) gyorsabban elfoglalja. Benech Arnold et al. (1988) az ugyancsak inváziós *Sorghum halepense*-nél mutatták ki a magok téli utóérési igényét, amelynek során fokozatosan elveszítik dormanciájukat. Az *E. indica*-hoz hasonlóan más egyéves fajoknál, a csapadékkellátottság (különösen annak időbeli eloszlása, ill. variabilitása) ugyancsak meghatározónak bizonyult a csírázási sikerre (a dormans magok arányára; Ernst & Tolsma 1988, Hierro et al. 2009). Az *E. indica*-nál a váltakozó hőmérsékleti kezelés megszüntetése, eredményeimhez hasonlóan, Nishimoto & McCarty (1997) kísérletében is a csírázás megállását eredményezte. Úgy tűnik, hogy ez a fűfaj a hőmérséklet napi ingadozásán, mint környezeti tényezőn keresztül képes „pontosan” érzékelni, hogy a megtelepedéshez és a csíranövények növekedéséhez szükséges nyílt talajfelszín mettől meddig áll rendelkezésre (pl. a gyepek záródása mérsékli a hőmérsékletingadozás mértékét). A szerzők egyik következtetése, hogy az aszályfű magok egy részének csírázásához több, míg más részükéhez kevesebb hőingadozási ciklus szükséges. Kísérleteinkben ugyanis, több napig tartó váltakozó hőmérséklet hatására nagyobb csírázási százalékokat kaptak a fűfaj magjainál. Ez a sajátosság egy lehetséges magyarázatát adhatja annak, hogy jelen vizsgálatban nagy variációt tapasztaltam az *E. indica* csírázóképeségében. Fontos része lehet ez a faj túlélési stratégiájának (kockázat megosztása, „risk-spreading” stratégia; Csontos 2001, Ernst & Tolsma 1988, Grubb 1988, Hierro et al. 2009). Meglepő, hogy a hőmérséklet ingadozása az inváziós *E. indica*-éhoz hasonló csírázási választ eredményezett a tömegesen nem terjedő *Ch. gryllus*-nál is, legalábbis tendenciáját tekintve. Ebből a szempontból lényeges lehet azonban, hogy az élesmosófü dél-eurázsiai elterjedésű faj, amelynek természetes élőhelyét hazánkban elsősorban hegy- és dombvidékek meleg, déli sziklafüves lejtői és sziklagyep társulásai, valamint homoki és löszsziepprétek képezik (Soó 1973). Elképzelhető ezért, hogy a csírázását nem a hőmérséklet fluktuációja serkenti, hanem pusztán a magas hőmérséklet. Ezt a feltételezést erősítik meg Gröb (2006) eredményei, amelyek szerint a 2 napon át alkalmazott 30/21 °C-os hőmérsékleti kezelés nem befolyásolta a fűfaj csírázóképeségét, ám a hőmérséklet ugyanilyen váltakozása 6 napon keresztül több

mint 5-szörösére növelte azt. Érdeemes megemlíteni, hogy a fenti vizsgálatban az inváziós *S. halepense*-nél viszont, a hőmérséklet napi ingadozása nagyobb csírázási százalékot eredményezett függetlenül attól, hogy ez a hatás milyen hosszú ideig (2 vagy 6 napig) érvényesült.

A *B. ischaemum*-nál a hőmérsékletingadozás a csírázás egyik vizsgált jellemzőjére sem volt hatással (II.8a-c. ábrák). Magjai, kezeléstől függetlenül már a 2. napon csírázásnak indultak (II.7. és II.8b. ábra), és átlagosan kb. 30%-os csírázást mutattak, a váltakozó hőmérsékleten nagyobb szórással (II.8a. ábra). A fűfaj csírázóképessége a megismételt kezelés hatására sem növekedett tovább. Ennél a fajnál tehát, a viszonylag alacsony csírázási százalék nem magyarázható a magoknak az *E. indica*-nál tapasztalt, hosszabb idejű előnedvesedési igényével. A fent említett eredmények arra utalnak, hogy a fűfaj lokális tömegessé válása bolygatás hatására, ill. előretörő viselkedése a nyílt, ruderalis élőhelyeken nem elsősorban a napi hőmérsékletingadozás csírázást serkentő hatásával függ össze, hanem más növényi tulajdonságokkal. Ilyenek lehetnek például klonális architektúrájának, szaporodási és biomassza allokációs sajátosságainak élőhelyi variációja (Fekete 1994), valamint a levél szerkezeti és fiziológiai tulajdonságai (Nagy et al. 1994, II.2.1. és II.2.2. fejezet).

A kapott eredmények tehát nem támogatják egyértelműen hipotézisemet (1), miszerint a tömegesen terjedő idegenhonos, vagy őshonos fűfajok csírázásának sebességét vagy mértékét a hőmérséklet napi ingadozása jobban serkenti, mint a tömegben nem terjedő füvekét. Feltételezésemmel (2) ellentétben, ilyen körülmények között a tömegesen terjedők csírázási sikere nem, vagy nem jelentősen haladta meg a nagy tömegben nem terjedő rokonaikét. A feltevésekkel ellenkező eredmények egyik oka az lehet, hogy a kísérletet kis számú fajjal végeztem, amelyek a pázsitfűvek családján belül esetenként csak távolabbi rokonságban állnak egymással. Így az eredményekben tükröződ(het)nek csírázásuk fajra vagy nemzetségre jellemző sajátosságai is (pl. eltérő hőigényük, utóérési igényük). A várakozásaimtól eltérő eredményekben az is szerepet játszhatott, hogy ebben a kísérletben a magas és a váltakozó hőmérséklet hatása a csírázásra egyaránt megjelenhetett. E két hatás különválasztásával (2, ill. 6 napos hőmérsékletingadozás) elvégezve a kísérletet más hazai pázsitfűfajokon, Gröb (2006) a fenti hipotézisekkel ellenkező eredményre jutott. Hőmérsékletingadozástól függetlenül azonnali és gyors csírázást, és magas csírázási százalékot mutatott ki idegenhonos, inváziós fajoknál (pl. *Tragus racemosus*) és olyan, hazánkban őshonos, korai vagy közép szukcessziós stádiumú fajoknál, amelyek korábbi áréájukon vagy őshazájukon kívül regionális terjedésre képesek (pl. *Secale sylvestre*, Matus & Papp 2006; *Bromus inermis*, Grace et al. 2001).

### III. TEREPKÍSÉRLETBEN SZIMULÁLT KLÍMÁVÁLTOZÁSRA ADOTT NÖVÉNYI VÁLASZOK KISKUNSAÍGI HOMOKI ERDŐSPUSZTÁN



## III.1. ANYAG ÉS MÓDSZER

### III.1.2. A vizsgálati objektum leírása

#### III.1.2.1. A mintaterület jellemzése

A kísérleti terület a Duna-Tisza közti Homokhátság fülöpházi buckavidékén (Kiskunsági Nemzeti Park) helyezkedik el. Felszínét elsősorban (eolikus) durva meszes homok borítja, amelyet a szél a Duna pleisztocén kori hordalékának anyagából fúj ki, és felszínalakító tevékenysége révén több időszakban is áthalmozott (Borsy 1977, Pécsi 1967). A homokbuckák talaját nagyjából karbonátos (~11% CaCO<sub>3</sub>), gyengén humuszos (< 1% szerves anyag; Fehér 1935, Kovács-Láng 1970) futóhomok alkotja (Kovács-Láng et al. 2000, Stefanovits 1992), amely gyenge víztartó képességű, ezért könnyen kiszárad. Az ilyen talaj további jellemzője az alacsony felvehető ásványi tápanyagtartalom (különösen a N és a P; Fehér 1935, Kovács-Láng 1975) és a szélsőséges hőmérsékleti viszonyok (nyáron a homokfelszín 60-70 °C-ra is felmelegedhet; Fehér 1935, Hargitai 1940). A buckaközi mélyedésekben humuszos homoktalajok és réti talajok az uralkodók. Éghajlata meleg mérsékelt, amely erőteljesen a szubmediterrán csapadékeloszlás (májusi-júniusi és októberi-novemberi kettős csapadékmaximum), valamint a kontinentális sztyeppklíma (nyári csapadékmaximum) befolyása alatt áll (Kun 2001, Zólyomi et al. 1997). Az évi csapadékösszeg 505 mm (Kecskemét, 1961-1990 közötti átlag), júniusi maximummal (72,6 mm), amelyet gyakran nyár közepi szemiarid periódus követ. Az évi középhőmérséklet 10,4 °C, a legmelegebb hónap (július) középhőmérséklete 21,1 °C, a leghidegebb januáré -1,9 °C (Kovács-Láng et al. 2000). A területen a természetes szubmediterrán erdőssztyepp vegetáció jellemző alkotóinak sajátos mozaikja jön létre: nyílt homokpusztagyepek, buckaközi serevényfüzesek, nyáras-borókás facsoportok és nyársarjas cserjés foltok.

#### III.1.2.2. A kiskunsági homoki vegetáció bemutatása

A Duna-Tisza közének homoki növényzete, potenciális erdőssztyepp zónában (Mátyás & Czimer 2004, Soó 1931, Zólyomi & Fekete 1994) elhelyezkedő, a klímazonalíستól eltérő, edafikus vegetációtípus. Különlegességét elsősorban a durva szemcséjű, meszes homok extrém vízgazdálkodási tulajdonságainak és az (ÉNy-DK irányban erősödő) szemiarid klímának (Kun 2001, Zólyomi et al. 1997) köszönheti. Jellemzősége megmutatkozik a növénytakaró szerkezetében (pl. hierarchikus mozaikstruktúrájában; Kovács-Láng et al. 1998), florisztikai összetételében (keleti /kontinentális, pontusi/, déli /szubmediterrán, balkáni/ és endemikus

/pannóniai/ elemek gazdagságában; Kovács-Láng et al. 2000, Soó 1931) és a társulásalkotó fajok elterjedési mintázatában (pl. észak-déli irányú flóragrádiens mentén csökken a sztyepp-fajok /*Festucetalia valesiacae* Br.-Bl. & R. Tx. ex Br.-Bl. 1949/ és a generalista szárazgyepfajok száma; Fekete et al. 2002, 2008).

A homoki szukcesszió első gondolata, mint „egy növénytakaró fejlődési állomásai” már Kerner (/1863/ 2004) munkájában megjelenik. Az elsődleges szukcesszió feltételezett menete szerint egymásra következő növényzeti típusokat azóta számos szerző leírta (pl. Hargitai 1940, Magyar 1933, Zsolt 1943). Ezekhez a korábbi elképzelésekhez képest jelentős különbségeket mutatnak a jelenlegi, legújabban közölt, részletes terepi analíziseken alapuló szukcessziós sémák (Bartha 2007, Fekete 1992). Rávilágítanak a homoki vegetációfejlődés hálózatos (retikuláris) és sztochasztikus jellegére, nagy belső változatosságára (alacsony koordinátságára), gyenge kompozíciós differenciációjára, valamint az elsődleges és a másodlagos szukcesszió egymásba ágyazottságára. E sémák szerint a primer szukcesszió első állomásai az évelő nyílt mészkedvelő homokpusztagyep ( *Festucetum vaginatae* Rapaics ex Soó 1929 em. Borhidi 1996). Ezek leggyakrabban buckatetőök vagy délies kitétségű buckaoldalak csupasz homokfelszínét frissen megkötő, félsivatagi jellegű növénytársulások. Lehetnek igen laza fizionómiájúak, amelyekben uralkodik a *Festuca vaginata*, vagy idősebb, kevésbé nyílt állományok, ahol a *Stipa borysthena* vagy mindkét fűfaj domináns. Gyakran fejlett kriptogám borítás, magas életforma- és funkcionális diverzitás (pl. tavaszi és őszi egyévesek, mély karógyökerű vagy keskenylevelű évelők, C<sub>4</sub>-es fotoszintézis típus; Kalapos 1991, 1994) és jól elkülöníthető aszpektusok (Kárpáti & Kárpáti 1955) jellemzik. Az egyéves nyílt vadrozs-fedélrozsok gyep (*Secali sylvestris-Brometum tectorum* Hargitai 1940) laza szerkezetű, és alacsony termetű lágyszárúakból áll. Ez a társulás az évelő nyílt homoki gyepek sérülésekor (pl. felszaggatás, túllegettetés, taposás nyomán) meginduló másodlagos szukcesszió során lehet pionír (Bartha 2007, Biró & Molnár 1998 áttekintése). A homoki szukcessziósor extrazonális zárótársulásának a nyáras-borókások (*Junipero-Populetum albae* /Zólyomi ex Soó 1950/ Szodfridt 1969) tekinthetők (Fekete 1992). Faji összetételük és megjelenési formájuk változatos, eredetük mindmáig vitatott: a homoki tölgyesek leromlása vagy a legszárazabb homokterületek természetes szukcessziója során alakultak ki (Babos 1955, Szodfridt 1969). A Duna-Tisza köze homokjának két természetes erdőtársulása, a melegebb és szárazabb mikroklímájú, ligetes pusztai tölgyesek (*Populo canescenti-Quercetum roboris* /Hargitai 1940/ Borhidi in Borhidi & Kevey 1996) és a zárt lombkoronájú, üdebb aljnövényzetű gyöngyvirágos tölgyesek (*Polygonato latifolio-Quercetum roboris* /Hargitai 1940/ Borhidi 1996) mára csak kicsiny foltokban maradtak fenn (Biró 2008).

Ez a két fás vegetációtípus, valamint a homoki sztyepprétek (*Astragalo austriaci-Festucetum sulcatae* Soó 1957) a primer szukcesszióknak nem részei (Fekete 1992). Az utóbbi társulás a nyílt gyepekénél humuszosabb talajú és jobb vízellátottságú sík homokfelszíneken volt egykor kiterjedt (Bíró & Molnár 1998, Molnár et al. 2008b). Újabb eredmények szerint azonban, a nyílt homoki gyepek záródását megindíthatja a régióra nézve idegenhonos *Cleistogenes serotina* megjelenése és terjedése (Bagi 1999).

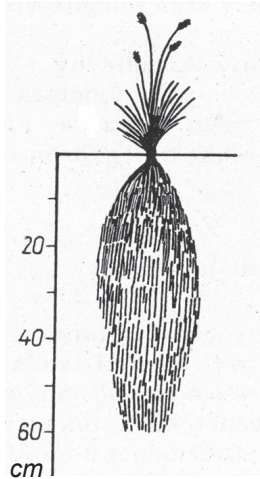
A fent említett vegetációtípusok közül az élő nyílt homokpusztagyepék a legintenzívebben tanulmányozott társulások. Az állományaikban végzett produkcióbiológiai vizsgálatok kimutatták a föld alatti fitomassza túlsúlyát a föld felettihez képest, a szervesanyag-produkció kettős (nyár eleji és őszi) maximumát, valamint a kriptogámok fitomasszájának relatíve jelentős részesedését (Kovács-Láng 1974, Körmöczy et al. 1981, Simon & Kovács-Láng 1976, Versegly & Kovács-Láng 1971). Niche-központú kutatásokban tanulmányozták az asszociáció térbeli szerkezetét, a tömeges fajok koegzisztenciáját és ezek időbeli dinamikáját. Ezek a vizsgálatok feltárták a fajok specialista vagy generalista jellegét kitüntetett niche-tengelyek (a legnagyobb gyökértömeg mélysége, ennek a talajrétegnek a nedvességtartalma, fotoszintetikus pigmentek mennyisége) mentén, rámutattak a niche-struktúra évszakos változására, valamint egyes ökofiziológiai folyamatok (fotoszintézis, reprodukív allokáció) szabályozására a szukcesszió során (Fekete et al. 1976, 1980, 1988, Précsényi et al. 1977). Az uralkodó, ill. jellemző fajok ökofiziológiai tűrőképessége, a fotoszintetikus és vízforgalmi sajátságokban mutatkozó alkalmazkodások fontos meghatározói a társulás szerkezetének, szervesanyag-produkciójának és ásványi tápanyagforgalmának (Kalapos 1989, 1994, Kovács-Láng 1991, Kovács-Láng et al. 1989, Magyar 1936, Tuba 1984a,b). Mindezek a sajátosságok lehetővé teszik a korlátozott mennyiségű források (elsősorban a nedvesség) közös hasznosítását (térbeli és időbeli felosztását).

Az újabb kutatásokban, a klimatikus és talajtani jellemzők mellett, nagy hangsúlyt kap a természetes bolygatások (pl. tűz, legelés, aszályok) hatásainak, valamint az emberi tájhasználat (pl. szántóföldi művelés, legeltetés, erdősítés) változásainak feltárása is (pl. Bíró 2008, Bíró & Molnár 1998, Kröel-Dulay et al. 2006, 2008, Molnár et al. 2008b, Ónodi 2007, Rédei et al. 2008). Ezek a tényezők ugyancsak lényegesek a kiskunsági élőhely- és társulásmozaik mintázatának és kialakulási folyamatainak megértéséhez.

### III.1.2.3. A vizsgált fajok bemutatása

A homoki erdőssztyepp mozaik három domináns, egyenként különböző funkciós típust képviselő növényfaját vizsgáltam.

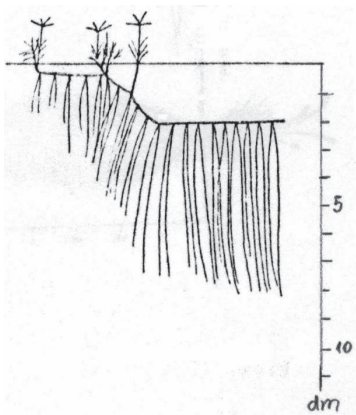
A magyar csenkesz (*Festuca vaginata* W. et K.) a pannóniai mészkedvelő nyílt homokpusztagyepek (*Festucetum vaginatae*) névadó, szubendemikus élő pázsitfűve (III.1. kép). A Bécsi-medencétől és Nyugat-Ukrajnától Dobrudzsáig elterjedt (Heywood & Jury 2001, Soó 1973). Tömöten gyepes, csomós növekedésű, C<sub>3</sub>-as fotoszintézisű xerofiton, amely egy tavaszi (április-május) nagyobb és egy őszi kisebb szénasszimilációs és fitomassza termelési maximummal bír (Almádi et al. 1986, Kalapos 1994, Kovács-Láng 1974, 1991, Kovács-Láng et al. 1989, Tuba 1984b). A rendszeres nyárközépi aszályhoz számos morfológiai és fiziológiai sajátosság révén alkalmazkodott, ám érzékeny a szokatlan időzítésű (pl. tavaszi) és/vagy tartós szárazságra (Kovács-Láng et al. 2005, Kröel-Dulay et al. 2006). Levele dereszöld viaszbevonattal borított, összehajtott élű, hengeres a párologtatás mérséklésére, és keresztmetszetében szklerenchima-gyűrű található. Sűrű, cérnavekony szálakból álló bojtos gyökérzetével gazdagon behálózza a talaj felső (5-20 cm-es) rétegét (Simon & Batanouny 1971), de legfeljebb 60 cm mélyre hatol (Hahn 2001, Magyar 1933; III.1. ábra). Mérsékelt vízforgalma lehetővé teszi, hogy a levél vízállapotát stabilan fenntartsa (Almádi et al. 1986, Kalapos 1989, 1994, Kovács-Láng et al. 1989, Tuba 1984b). Ugyancsak ennek köszönhető, hogy alacsony nettó fotoszintetikus teljesítménye ( $A_{max}$ ) ellenére viszonylag magas vízhasznosítási hatékonyságot (egységnyi elpárologtatott vízmennyiség mellett megkötött CO<sub>2</sub>, WUE) képes elérni (Kalapos 1994, Tuba 1984b). Két niche-tengely (a rizoszféra nedvességtartalma és a maximális gyökértömeg mélysége) mentén a társulás legnagyobb niche-szélességű és niche-átfedést mutató (generalista) faja (Fekete et al. 1976, Précsényi et al. 1977).



**III.1. ábra.** A *Festuca vaginata* gyökérzete Magyar (1933) munkájából.



**III.1. kép.** A *Festuca vaginata* hajtáscsomója elszáradt virággal a mintaterületen nyár közepén.



**III.2. ábra.** A *Cynodon dactylon* gyökérzete Magyar (1933) munkájából.



**III.2. kép.** A *Cynodon dactylon* leveles hajtása a mintaterületen nyár közepén.

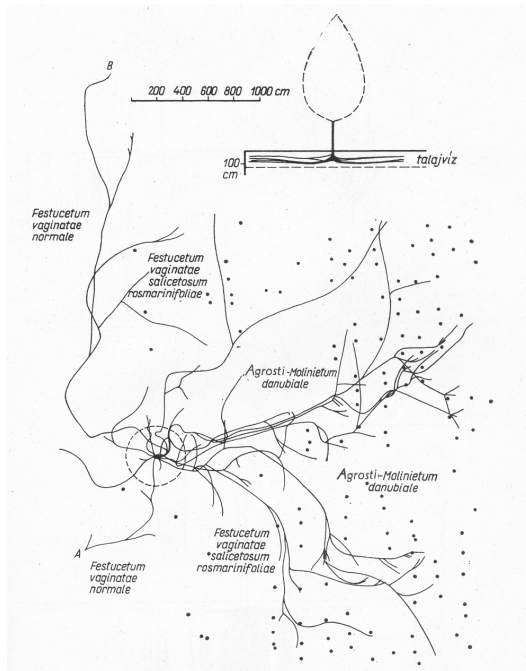


A csillagpázsit (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) Afrika trópusi területeiről származó, ma már kozmopolita élőlény (III.2. kép). Az északi félgömbön Dél-Angliáig és Ukrajna északi részéig, a déli féltekén a 45. szélességi fokig elterjedt (Heywood & Jury 2001, Holm et al. 1977). A Földön a második legveszélyesebb gyomnövény (Holm et al. 1977, Hunyadi 1988). Elsősorban a náduszokon legyökerező, kúszó szárakkal és a dúsan elágazó, drótszerű tarackjaival terjed. Ez a két homológ klonális struktúra további, egymástól eltérő funkciókat lát el. A száruk elsődleges szerepe a forrásban gazdag foltok megkeresése (foraging viselkedés). A tarack, amely a talajban legfeljebb 1 m mélyen helyezkedik el, a tápanyagokat raktározza, és a regenerációhoz szükséges rügyeket biztosítja (Dong & de Kroon 1994). C<sub>4</sub>-es fotoszintézis típusú fű, ezért a C<sub>3</sub>-as fűfajokéhoz képest nyáron magasabb fotoszintetikus teljesítmény és vízhasznosítási hatékonyság jellemzi (Kalapos 1994). Hőigényes faj, amely szénasszimilációjának és fitomassza termelésének csúcsideőszakát a C<sub>3</sub>-asokénál később (június-júliusban) éri el (Kalapos 1994, Körmöczy et al. 1981). Levelei viszonylag magas szén- és ásványi anyag tartalmúak, különösen sok káliumot halmoznak fel (Kovács et al. 2002). Széles ökológiai tűrőképességű a talaj típusával (homoktól az agyagig), vízellátottságával és kémiai jellemzőivel (sótartalom, kémhatás) szemben (Holm et al. 1977, Kalapos 1994). Bolygatott homokon (pl. felhagyott szántókon, taposott legelőkön) gyakran válik uralkodóvá (Hargitai 1940, Magyar 1933), de inváziós terjedése (lásd a II.1.1. fejezetben) az abiotikusan stresszelt nyílt homokpusztagyepjeinkben nem jellemző. Különösen a legnagyobb besugárzásnak kitett bukahátak és délies fekvésű buckaoldalak félsivatagi jellegű, gyér növényzetében társulásalkotó (pl. Magyar 1933). Gyökérzetének fő tömege a talaj 20-50 cm mély rétegében helyezkedik el, legnagyobb gyökérmélysége kb. 80 cm (III.2. ábra).

A fehér nyár (*Populus alba* L.) a nyáras-borókások (*Junipero-Populetum albae*) egyik uralkodó fásszárú faja, amely a gyepeket, a szomszédos bukkaközök nyárasaiból, cserjemeretű gyökérsarjaival kolonizálja (III.3. kép). Dél-Euráziában elterjedt (északra Angliáig és Közép-Oroszorszáig, keletre Ny-Szibériáig és a Himalájáig; Heywood & Jury 2001, Soó 1970). A legnagyobbbrészt vékony (más vizsgálatok alapján < 1 mm átmérőjű; Imada et al. 2008) gyökerekkel bíró sarjak 1-20 m távolságra jelennek meg az őket képző faegyedtől (Krizsik & Körmöczy 2000). Több 10 méteres felszínközeli klonális kapcsolathálózatot formálnak, amelyben a sarjakat képző fa gyökérzete leggyakrabban 60-100 cm mélyen (Magyar 1933), esetenként 1,5-2 m-es mélységben húzódik (Babos 1955; III.3. ábra). A klonális gyökérkapcsolaton keresztül, ezek a mélyre hatoló gyökerek biztosítják a sarjak nedvességellátását is. Az ásványi tápanyagok felvételéért ugyanakkor a sarjaknak a felső 20 cm-es talajrétegben dúsan elágazó gyökérhálózata felelős (Kovács-Láng et al. 2006b). Leveleit április második felé-

ben hozzá, amelyek – kifejeletten csak a fonáki oldalukon – fehér nemezszőrösek. A levelek szárazanyag tartalma (szárzattömeg/felület aránya) viszonylag magas (Magyar 1936), és ugyanazon termőhely más fászfárú fajaival összehasonlítva intenzív transpirációt és (C<sub>3</sub>-as) fotoszintézist folytatnak (Magyar 1936, Manzanera & Martínez-Chacón 2007).

Mindhárom faj gyökereit sűrűn kolonizálják vezikuláris-arbuskuláris mikorrhiza szimbionták (a *C. dactylon*-ét 51-75%-ban, a *P. alba*-ét és a *F. vaginata*-ét 76-100%-ban; Kovács & Szigetvári 2002). A *P. alba* gyökérzetén ektomikorrhizák is élnek (Jakucs 2001, Jakucs et al. 2005).



**III.3. ábra.** Egy gyökérsarjról nőtt 20 éves *Populus alba* fa teljes gyökérzete felülnézetben és gyökérzetének egy része oldalnézetben Magyar (1933) munkájából.



**III.3. kép.** Egy *Populus alba* gyökérsarj fiatal levelekkel a mintaterületen.

#### III.1.2.4. A klímaszimulációs terepkísérlet

A kiskunsági klímaszimulációs kísérleti állomást az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete építette ki 2001-ben, egy EU által támogatott projekt (FP5 VULCAN) keretében (Beier et al. 2004). Az állomást a Kutatóintézet 8 éve működteti egy jellemző, fehér nyár gyökérsarjak által kolonizált gyeppálmányban, amely az évelő nyílt homokpusztagyep – nyáras-borókás mozaik egy jellegzetes strukturális elemét képezi (Kovács-Láng et al. 2006a). A projekt terepi kísérletei hat országban folynak (Dánia, Egyesült Királyság, Hollandia, Olaszország, Spanyolország, Magyarország), egy európai léptékű (É-D irányú) hőmérsékleti és (ÉNy-DK irányú) csapadékgrádiens mentén. A projekt célja megbecsülni a klímaváltozás várható hatásait európai cserjés ökoszisztémák biodiverzitására, szerkezetére és funkcióira (Beier et al. 2004, Estiarte et al. 2008, Llorens et al. 2004, Peñuelas et al. 2007, Prieto et al. 2009). A magyarországi mintaterület sajátja, hogy a vizsgálatokba a cserjék mellett a homokpusztagyepet (és a domináns lágyszárú funkciós típusokat) is bevontuk, ami a biom reprezentációját teljesebbé teszi. A kísérlet során 9 db, állomány léptékű (4 × 5 m-es) parcellán hő- vagy szárazságkezelést alkalmaztunk (3 hőkezelt, 3 szárazságkezelt és 3 kontroll parcella teljes véletlen elrendezésben) a klímaváltozás regionális prognózisának megfelelően (Bartholy et al. 2004, 2006, Mika 2003). A kezeléseket fémállványzatra szerelt hővisszaverő,

ill. esőárnyékoló fóliák segítségével végeztük, amelyek működését fény- és csapadékszenzorok vezérelték. A fóliák az állomány fölé kb. 1 m magasságban automatikusan ki- és visszahúzódtak. Az egész évben működő passzív hőkezelés során a parcellák éjszakai takarásával csökkentettük a talajfelszín hőkisugárzását (III.4. kép). Ezáltal a levegő napi minimumhőmérsékletét 20 cm magasságban átlagosan 1,2 °C-kal emeltük a kontrollhoz képest április és augusztus között. Ez a napi átlaghőmérséklet 0,7 °C-os növekedését eredményezte ugyanebben az időszakban. Éjszakai csapadék idején a hővisszaverő fóliák visszahúzódtak, hogy a hőkezelt parcellákról csapadékkizárás ne történjen. A vegetációs periódus csúcsidejében, május-júniusban előidézett szárazságkezeléssel az évi csapadékmennyiség kb. 5-28%-át (20-145 mm) zártuk ki (Lellei-Kovács et al. 2008; III.5. kép). A lég- és talajhőmérséklet, ill. a talajnedvesség értékét a parcellákban elhelyezett érzékelők és adatgyűjtők óránként automatikusan rögzítették. A talajfelszínre jutó csapadék mennyiségét csapadékgyűjtő edényekben mértük.



**III.4. kép.** A fülöpházi klímaszimulációs kísérleti állomás egy részlete hajnalban. Előtérben egy szárazságkezelte, mögötte egy hőkezelt parcella kihúzódtott hővisszaverő fóliával.



**III.5. kép.** A fülöpházi klímaszimulációs kísérleti állomás egy részlete esőben, csapadékkizárás idején. Előtérben egy kontroll, mögötte egy szárazságkezelt parcella kihúzódnak esőárnyékoló fóliával. (Kalapos Tibor felvétele)

### **III.1.3. Az alkalmazott mérési módszerek**

A levél itt tanulmányozott ökofiziológiai tulajdonságainak egy része a növény pillanatnyi anyagcsere-működését tükrözi (a kettes fotokémiai rendszer hatékonysága). A mért sajtóságok másik része integrált módon mutatja az uralkodó környezeti tényezők hatását a levél növekedésére (morfológiai jellemzők és a szöveti szerkezet egyes durva mutatói) a levél kifejlődésének ideje alatt (levélfenológiai megfigyeléseim alapján kb. 1-4 hét). Mindkét típusú változóban megjelenhet ugyanakkor egy-egy hosszabb időszak (hetek, hónapok) meteorológiai tényezőinek (pl. csapadékkellátottság) elhúzódnak hatása a növényegyed fiziológiai állapotára. A mérési módszerek kiválasztásánál lényeges szempont volt, hogy azok a vizsgálati objektum minél kisebb bolygatásával és roncsolásával járjanak. Továbbá törekedtem arra, hogy a terepi mérések (kiszállási alkalmanként) 2 nap alatt elvégezhetőek legyenek. Ez utóbbira azért volt szükség, hogy az egy alkalommal végzett mérések ideje alatt közel hasonló időjárási feltételek álljanak fenn, s ezáltal a mért értékek összehasonlíthatók legyenek.

### III.1.3.1. A levelek morfológiájának leírása

A levelek méretét (a levéllemez területét) – a destruktív mintavétel elkerülésére – fajonként és mintavételi időpontonként egy-egy empirikusan meghatározott, mindig szignifikáns lineáris összefüggés ( $p < 0,05$ ;  $r^2 = 0,76-0,99$ ) alapján becsültem. A terepen a legfiatalabb teljesen kifejtett levelek hosszúságát, továbbá a *P. alba*-nál és a *C. dactylon*-nál legnagyobb szélességüket mértem (vonalzóval, 1 mm-es pontossággal) parcellánként 10 ismétlésben. Az összefüggéseket a kísérleti területtel szomszédos, ahhoz hasonló biotópból gyűjtött 50 levél hosszúságának és szélességének szorzata, és mért területük között állapítottam meg. Harminc levél adatait használtam az összefüggés felvételéhez, 20 levélét pedig a becslési átlagos hibájának számítására (Iszámított terület-mért terület/mért terület  $\times 100$ ; validálás). Ehhez a levélterületet laboratóriumban LI-COR 3000A területmérő műszerrel (LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA), 0,1 cm<sup>2</sup>-es pontossággal határoztam meg. A hosszú, hengeres levelű *F. vaginata*-nál a begöngyölt levéllemez szélességét csak a begyűjtött 50 levélen mértem meg digitális tolómérővel (Conrad Electronic GmbH, Hirschau, Version 09/00), 0,03 mm-es pontossággal, és ennek átlagértékét használtam a levélterület becsléséhez. Az alkalmazott becslési eljárás hibája a *P. alba*-nál 2,0-3,9%-os, a *F. vaginata*-nál és a *C. dactylon*-nál 4,9-10,5%-os volt. A levéllemez alakját – a *P. alba*-nál és a *C. dactylon*-nál – megnyúltságával (a hosszúság és a legnagyobb szélesség hányadosa) jellemeztem.

### III.1.3.2. A levélszerkezet jellemzése

A levelek belső struktúráját leíró mutatóknak a fajlagos levéltömeget (Leaf Mass per Area, LMA, g m<sup>-2</sup>), és annak két komponensét, a levélvastagságot (Leaf Thickness, LT, mm) és az átlagos szöveti sűrűséget (Leaf Density, LD, g cm<sup>-3</sup>) használtam. A *F. vaginata* hengeres levelének területét egy félhengerpalást felszínével közelítettem, amelyet a területmérő műszerrel mért érték és  $\pi/2$  szorzataként számítottam. A *C. dactylon*-nál és a *P. alba*-nál a levéllemez vastagságát a főér és a levél széle között félúton mértem mechanikus vastagságmérő műszerrel (Mitutoyo, Japán), 0,01 mm-es pontossággal. A leveleket ezután szárítószekrényben 90 °C-on 3 óráig (súlyállandóságig) szárítottam, majd analitikai mérlegem 0,1 mg-os pontossággal meghatároztam száraztömegüket. A fajlagos levéltömeget és az átlagos levélszöveti sűrűséget a II.1.4.2. fejezetben leírtaknak megfelelően számoltam. A *F. vaginata*-nál nem tudtam pontosan mérni a levéllemez vastagságát, mert a begöngyölt levélbe zárt légrés nagysága eltérő volt a levél víztelítettségi állapotától függően. Ezért az LMA két komponensének vizsgálata nem volt lehetséges ennél a fajnál.

### III.1.3.3. A levelek fotokémiai működésének mérése

#### *A klorofill fluoreszcencia indukció módszere*

A nettó fotoszintézis, vagyis a bruttó CO<sub>2</sub> asszimiláció és a sötét- és fénylélegzési CO<sub>2</sub> veszteség különbsége, hagyományos úton a CO<sub>2</sub> gázcsera mérésével határozható meg. Emellett, a levél szénasszimilációs teljesítményének jellemzésére ma már széles körben elterjedt a klorofill fluoreszcencia indukció módszere (Logan et al. 2007, Maxwell & Johnson 2000, Schreiber et al. 1994). Termőhelyi körülmények között ez az eljárás azonban nem a nettó CO<sub>2</sub> megkötés becslésére alkalmas. Inkább a fotoszintézis fényszakasza (a fénybefogás és elektronárammá alakítás) fényváltásának tanulmányozását, a fényszakasz egyes részfolyamatainak mélyebb feltárását célozza. Így ez a módszer képet ad a növény fotoszintetikus képességéről, egyfajta egészségi állapotáról általában. Előnye, hogy segítségével beavatkozás nélkül, azonnali információt nyerünk a kettes fotokémiai rendszer (PSII) működési hatékonyságáról, mert a fotoszintetikus elektrontranszport lánc membránfehérjei gyorsan alkalmazkodnak a megváltozott környezeti feltételekhez.

A klorofill fluoreszcencia indukció módszere abból indul ki, hogy az abszorbeált fényenergia hatására gerjesztett állapotba került klorofill pigmentek három, egymással komplementer folyamat útján térhetnek vissza alapállapotba: fotokémiai reakció, hődisszipáció és fénykibocsátás (fluoreszcencia). Ezért a klorofill fluoreszcencia intenzitásának mérésével következtethetünk a fotokémiai folyamatok hatékonyságára és a hőkibocsátás mértékére. A mérés alapja a klorofill fluoreszcencia indukció jelensége (Kautsky effektus). Ennek lényege, hogy a PSII reakciócentrumában lévő fotokémiaileg aktív klorofill forma fényenergia hatására gerjesztett állapotba kerül, és redox folyamat (töltésszétválás) révén elektront ad át elsődleges kinon akceptorának (Q<sub>A</sub>). Ezáltal a Q<sub>A</sub> redukált állapotba kerül (a reakciócentrum „záródik”), és amíg tovább nem adja elektronját az elektrontranszport lánc következő tagjának, addig nem képes újabb elektron befogadására. Ilyenkor megnő a komplementer folyamatok (pl. a fluoreszcencia) valószínűsége (Maxwell & Johnson 2000, Schreiber et al. 1994).

#### *A klorofill fluoreszcencia indukciós paraméterek mérése*

A klorofill fluoreszcencia indukciós méréseket a terepen végeztem egy Hansatech Fluorescence Monitoring System FMS2 típusú hordozható mérőműszerral (Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, Anglia). A fényinkubációs paramétereket (lásd alább) fénykettőzések, telítési impulzus módszerrel mértem, amely lehetővé teszi a fotokémiai és a nem-fotokémiai klorofill fluoreszcencia kioltó folyamatok elkülönítését (Baker 1993, Maxwell &

Johnson 2000, Schreiber et al. 1994). A mérés során az adott levélrész(ek)e)t 3 percig egy egy-  
 séges magas intenzitású ( $1000 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fényel világítottam meg, majd az egyensú-  
 lyi fluoreszcencia (Fs) beállása után a mintáknak egy 0,7 s-os telítési fényimpulzust (kb. 4000  
 foton  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) adtam. A következő fényinkubációs paramétereket mértem (számításukat  
 Schreiber et al. /1994/ terminológiája szerint adom meg):

- $\Phi\text{PSII} = (\text{Fm}' - \text{Fs}) / \text{Fm}'$ : a PSII aktuális, adott fényintenzitáshoz tartozó fényhasznosítá-  
 si hatékonysága. Megadja, hogy a PSII fénybegyűjtő antennái által abszorbeált fotonoknak  
 mekkora hányada hasznosul a PSII fotokémiai reakciói során. Két összetevője az antennaha-  
 tékonyság ( $\text{Fv}' / \text{Fm}'$ ) és a fotokémiai fluoreszcencia kioltás (qP), azaz  $\Phi\text{PSII} = \text{Fv}' / \text{Fm}' \times \text{qP}$ .

- $\text{Fv}' / \text{Fm}' = (\text{Fm}' - \text{Fo}') / \text{Fm}'$ : a PSII antennáinak fényenergia átalakítási hatékonysága  
 gerjesztett energiává. Megmutatja, hogy az abszorbeált fotonoknak hányad része alakul a PSII  
 reakciócentrumáig eljutó gerjesztett molekulaállapottá.

- $\text{qP} = (\text{Fm}' - \text{Fs}) / (\text{Fm}' - \text{Fo}')$ : a gerjesztett energiának a fotoszintetikus elektrontranszport  
 láncban hasznosulni képes hányada, amely megadja az oxidált állapotú („nyitott”) reakció-  
 centrumok arányát.

- $\text{NPQ} = (\text{Fm} - \text{Fm}') / \text{Fm}'$ : a nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás. Ezt a mutatót széles  
 körben használják a fotokémiai reakciókban nem hasznosuló, hő formájában eltávozó gerjeszt-  
 tett energiahányad számszerűsítésére. Logan et al. (2007) tanulmánya ugyanakkor arra hívja  
 fel a figyelmet, hogy amennyiben a PSII maximális (potenciális) fotokémiai hatékonysága  
 ( $\text{Fv} / \text{Fm}$ ) tartósan alacsony értékű marad a hajnali órákra is (lásd később), az NPQ gyakran  
 alulbecsüli a nem-fotokémiai kioltás mértékét. Ez a jelenség mérésorozatunkban a  
*F. vaginata*-nál és a *C. dactylon*-nál fordult elő egyes mérési időpontokban (részletesen lásd a  
 III.2.2. fejezetben). Ilyen esetben a Demmig-Adams et al. (1996) által bevezetett alternatív  
 változó, a disszipáció ( $D = 1 - \text{Fv}' / \text{Fm}'$ ) megbízhatóbb becslést ad a hőkibocsátás mértékéről.  
 Ezért az adatelemzés során ennél a két fajnál, az NPQ mellett a D mutatót is felhasználtam.

A fenti paraméterek mérése után közvetlenül, a levélmintákat 15-20 percig sötétben tartot-  
 tam (sötétinkubáció) az  $\text{Fv} / \text{Fm} = (\text{Fm} - \text{Fo}) / \text{Fm}$  megállapításához. A mérés során a  
 sötétinkubált mintát először egy gyenge ( $< 0,05 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) mérőfényel világítottam  
 meg, majd az alap fluoreszcencia (Fo) szintjének detektálása után, egy telítési fényimpulzus  
 bekapcsolásával mértem a maximális fluoreszcenciát (Fm). Az  $\text{Fv} / \text{Fm}$  az egyik leggyakrabban  
 használt klorofill fluoreszcencia indukciós mutató. Elméleti maximuma  $\sim 0,83-0,85$ , amelyet  
 optimális körülmények között számos fajnál mértek (Demmig et al. 1988, Logan et al. 2007,  
 Loik et al. 2000, Maxwell & Johnson 2000, Schreiber et al. 1994). A növényt érő környezeti  
 stresszhatások (pl. vízhiány, alacsony vagy magas hőmérséklet) gyakran elsőként az  $\text{Fv} / \text{Fm}$



optimálisnál alacsonyabb értékében nyilvánulnak meg. Ennek hátterében két jelenség állhat. Az egyik a PSII reakciócentrumok irreverzibilis fénykárosodása és az inaktívvá vált PSII-k felhalmozódása a tilakoid membránban (szigorú értelemben vett fénygátlás). Ezzel párhuzamosan is felléphet a másik, dinamikus folyamat, amely éppen a fénykárosodás kivédését szolgálja: a felesleges gerjesztett energia elvezetése nem-fotokémiai úton, hő formájában, ami elsősorban a xantofill ciklus aktivitásával függ össze (Baker 1993, Björkman & Demmig-Adams 1994, Demmig-Adams & Adams 1996). Míg azonban az NPQ a stressz megszűnésével (a levelet sötétben tartva) többnyire egy órán belül lecsökken, az irreverzibilisen sérült reakciócentrumok helyreállításának időigénye órákban mérhető. Jelen vizsgálatban e két relaxációs folyamat megvalósulásának teljességét úgy ellenőriztem, hogy a PSII maximális fotokémiai hatékonyságát két alkalommal mértem ugyanazon a levélen. Először a déli órákban (11 és 15 óra között), amely több növényfajnál az Fv/Fm (és a  $\Phi$ PSII) legnagyobb mértékű depressziójának, azaz a nap folyamán mérhető legalacsonyabb értékének időszaka (Baker 1993, Björkman & Demmig-Adams 1994, Veres 2004, Veres et al. 2006). A második mérést a következő napon napfelkelte előtt (3 óra és fél 6 között) végeztem, amikor az Fv/Fm várhatóan visszaáll a napi maximális értékére. Az Fv/Fm nappali csökkenésének százalékos mértékét a következőképpen számoltam:  $Fv/Fm_{depr} = (Fv/Fm_{hajnal} - Fv/Fm_{dei}) / Fv/Fm_{hajnal} \times 100$ .

#### Az alkalmazott mérési rutin indoklása: módszertani kitekintés

##### *A sötét- és fényinkubációs paraméterek mérési sorrendjének hatása a mért klorofill fluoreszcencia indukciós paraméterekre*

A klorofill fluoreszcencia indukciós mérések javasolt és a gyakorlatban is alkalmazott hagyományos menete a következő. Legalább 10 perces sötétinkubáció után mérik az Fv/Fm-et, majd ezt követi a fényinkubációs paraméterek meghatározása egy egységes, magas intenzitású fényhez inkubált levélen (Baker 1993, Maxwell & Johnson 2000, Schreiber et al. 1994, Veres 2004). Vizsgálataim során azonban a sötétinkubációs Fv/Fm és a fényinkubációs paraméterek mérési sorrendjét felcseréltem (az előző alfejezetben leírtaknak megfelelően). A szakirodalomban van példa az ilyen fordított mérési sorrend alkalmazására is (pl. Morse et al. 2002). Jelen vizsgálatban ezt a módosítást az indokolta, hogy a levelek a termőhelyen már eleve magas besugárzásnak voltak kitéve, így egy előzetes sötétinkubáció megnövelte volna az egyenúlyi fluoreszcencia beállításához szükséges időt, s ezáltal a mérések teljes időtartamát. Ennek következtében, egyrészt a kapott értékeket jelentősebben befolyásolta volna a klorofill fluoreszcencia indukciós paraméterek napi járásának hatása (lásd az előző alfejezetet), másrészt

kevesebb elemi mérést tudtam volna végezni, így 3 faj mérése nem lett volna kivitelezhető. Feltételezésem megerősítésére, miszerint a hagyományos mérés hosszabb fényinkubációs időt igényelt volna, összehasonlító méréseket végeztem a három vizsgált fajnál 2005 júniusában. A kísérleti parcellák szomszédságában, azokéhoz hasonló élőhelyfoltban, fajonként 5 levélen meghatároztam a klorofill fluoreszcencia indukciós paramétereket először a tényleges méréseknek megfelelő, azaz fordított sorrendben, majd ugyanazon a levélen ettől a mérési ponttól 1-2 cm távolságra, hagyományos módon. A kétféle sorrendben kapott értékek különbözőségének szignifikanciáját ( $p < 0,05$ ) páros t-próbával ellenőriztem.

Hipotézisemnek megfelelően, a *P. alba*-nál és különösen a *F. vaginata*-nál, a PSII aktuális fényhasznosítási hatékonysága ( $\Phi$ PSII) és annak mindkét komponense ( $F_v'/F_m'$  és  $qP$ ) szignifikánsan alacsonyabb volt hagyományos méréskor, mint amikor meghatározásuk sötétinkubáció előtt történt ( $p \leq 0,004$ ; F.1. ábra). Hasonló tendenciákat tapasztaltam a *C. dactylon*-nál is. A nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás mértéke (NPQ) ugyanakkor a fordított sorrend esetén bizonyult kisebbnek, de a különbség csak a *P. alba*-nál volt szignifikáns ( $p = 0,002$ ). Várakozásaimnak megfelelően, a PSII maximális fotokémiai hatékonyságát ( $F_v'/F_m$ ) a mérési sorrend nem módosította (a két fűfajnál,  $p \geq 0,241$ ), vagy csak csekély mértékben befolyásolta (a *P. alba*-nál hagyományos méréskor 1,6%-kal magasabb volt;  $p = 0,031$ ). A kapott különbségek megerősítik, hogy az egységes magas intenzitású fényhez tartozó aktuális fényhozam eléréséhez több időre van szükség hagyományos mérés esetén. A jelenség hátterében valószínűleg az áll, hogy a 15 perces sötétinkubációt követő 3 perces megvilágítás csak részleges fotoszintetikus fényindukciót (definícióját lásd az I.3. fejezetben) eredményezett, ami negatív visszacsatolással csökkenthette a fényszakasz részfolyamainak hatékonyságát. Ezzel párhuzamosan megnövekedhetett az igény a befogott fényenergia elvezetésére nem-fotokémiai úton. A *C. dactylon*-nál a szignifikáns különbségek hiánya arra utal, hogy a fotoszintézis fényindukciója rövidebb idő alatt bekövetkezett, vagy kevésbé vesztett indukciós állapotából a sötétinkubáció ideje alatt, mint a másik két fajnál. A *P. alba*-nál és a *F. vaginata*-nál tapasztalt jelentős különbségek azonban azt jelzik, hogy a fordított sorrendben felvett fényinkubációs paraméterek jobban tükrözik a termőhely abiotikus (stressz) tényezőinek hatását a növény fotokémiai működésére. Vagyis azok kevésbé terheltek maga a mérés okozta „elváltozásokkal”, mint a hagyományos sötétinkubációs → fényinkubációs sorrendben kapott fényinkubációs értékek. Ezért méréseim során mindhárom fajnál egységesen a fordított sorrendet alkalmaztam. Így ha a mért paraméterek abszolút értékében volt is eltérés, a szisztematikus „hiba” mellett az összehasonlítás lehetséges volt.

#### III.1.3.4. Mintavétel

A méréseket 2003 és 2008 között, májustól augusztusig végeztem havonta egyszer, lehetőség szerint a hónap elején (III.5. ábra), derült napokon. Így a vizsgált években a mérések következetesen a csapadékkizárás beindításának idején, a kezelés időtartama alatt, valamint annak feloldása után kb. egy hónappal történtek. (A 2003. májusban mért adatokat az első, próbaként végzett mérések pontatlansága miatt nem használtam fel. 2003. augusztusban, a tavaszi és a nyár eleji extrém aszály okozta nagymértékű levélpusztulás miatt, megfelelő ismétlésszámú mérés nem volt megvalósítható. Továbbá, klorofill fluoreszcencia indukciós méréseket nem tudtam végezni 2005 májusában a műszer meghibásodása miatt, valamint 2004 júliusában, 2006 júniusában hajnalban és 2007 májusában a borult, esős időjárás miatt.) Egy mérési időpontban ugyanazon levelek – a fűfajok esetén azok középső részének – fotokémiai működését és szerkezetét vizsgáltam. A levélszerkezeti jellemzők meghatározását a levelek begyűjtése után 2 napon belül elvégeztem. Addig a mintákat páratelt légterű nedveskamrákban, hűtőszekrényben 5 °C-on tároltam. A mérésekhez 2003-ban és 2004-ben, minden időpontban parcellánként 1, ill. minden kezelés egyik parcellájában 2 „egyedet” (*P. alba* gyökérsarj, *F. vaginata* hajtáscsomó, *C. dactylon* hajtás, a továbbiakban röviden egyed) választottam ki fajonként. Parcellánként 2 ismételt mérés esetén átlagukat tekintettem az adott parcellát becsülő értéknek, azaz a kezelés egy ismétlésének. A mérések közepes méretű *P. alba* sarjak egy felső, teljesen kifejlett, színi oldalán már nem molyhos levelén történtek, a *C. dactylon*-nál pedig a legfelső, teljesen kifejlett levélen (amelyen a levélhüvely és a levéllemez határa jól felismerhető volt). A *F. vaginata*-nál a hajtáscsomó közepén nőtt 4 levél került egy mintába, amelyek együttes mérésével a mintáról származó klorofill fluoreszcencia indukciós jel nagyobb megbízhatósággal volt érzékelhető. Az LMA meghatározásánál az egy csomóról származó 4 levél adataiból átlagot képeztem, és ezt tekintettem az egyedet reprezentáló értéknek. A levelek kiválasztásakor mindhárom fajnál törekedtem arra, hogy azok mindig tükrözzék a növény aktuális, átlagos fiziológiai állapotát. (Vagyis nem szelektíven csak a teljesen zöld, aktív leveleket választottam, ha a növény levélzetének jelentős része már elhalóban volt.) A fényinkubációs klorofill fluoreszcencia mérések időigényessége (lásd a III.1.3.3. fejezetben) nem tette lehetővé parcellánként több egyed mérését, amellyel a parcellaátlagot pontosabban tudtam volna becsülni. 2005-től, a gyorsabban mérhető sötétinkubációs Fv/Fm esetén 3, a levélszerkezeti mutatóknál 2 ismételt mérés átlagát használtam parcellánként. A *C. dactylon*-nál és a *F. vaginata*-nál azonban – egy technikai hiba következtében – csak 2007. júliustól álltak rendelkezésemre olyan, parcellánként nagyobb ismétlésszámban mért Fv/Fm adatok, amelyek

megbízhatóan tükrözik a levél valódi élettani állapotát. A két fűfajnál ugyanis, a levelekre csipethető sötétinkubációs csipeszek fémlemeze – amely a levéllemezrel közvetlenül érintkezett – a nap sugaraire merőleges szögben feküdt, és a tűző napon felforrósodott. Így a levelek egy fokozott hőmérsékleti terhelésnek lehettek kitéve a sötétinkubáció alatt. (A *P. alba* levelein a függőlegesen, azaz a nap sugaraival párhuzamosan elhelyezkedő csipeszek nem okoztak ilyen műterméket.) Ennek kiküszöbölésére a két fűfajnál, 2007. júliustól a levélcspeszeket hősugárzást visszaverő alufóliába burkoltam a sötétinkubáció idejére az ilyen nagyobb ismétlésszámban végzett mérések esetén is (ahogyan ezt a fényinkubált levélminták sötétinkubációja során már következetesen alkalmaztam). A sötétinkubáció alatti hőmérsékleti stressz szignifikáns hatását ( $p < 0,05$ ) egy ellenőrző méréssel és kétmintás t-próbával igazoltam a *C. dactylon*-nál 2007. júliusban. (Átlagosan az  $F_v/F_{m_{del}} = 0,74$  a levélcspeszeket alufóliába burkolva, míg alufólia nélkül az  $F_v/F_{m_{del}} = 0,51$ ;  $p < 0,0001$ ;  $n = 10$ .) A levelek morfológiáját 2005-től 2008-ig május és augusztus között, továbbá a *P. alba*-nál és a *F. vaginata*-nál 2008. áprilisban tanulmányoztam. Az erre vonatkozó mintavételi eljárást a III.1.3.1. fejezetben adtam meg. A 2008. áprilisi mintavételt a két  $C_3$ -as fajnál az indokolta, hogy levélképzési fenológiájuk a  $C_4$ -es *C. dactylon*-éhoz képest korábban indul (Kalapos 1994, saját terepi megfigyelés). Ennél a két fajnál a levélszerkezeti mutatókat meghatároztam ebben a mintavételi időpontban is.

Méréseimmel párhuzamosan, azonos mérési napokon, témavezetőm, Kalapos Tibor mérte ugyanezen fajoknál – részben ugyanazokon a leveleken – a pillanatnyi nettó fotoszintézis ütemét ( $A$ ) és a transpiráció intenzitását. Meghatározta továbbá egyes fotoszintetikus pigmentek (klorofill és a violaxantin-anteraxantin-zeaxantin /VAZ/ fényvédő karotinoid pigmentkészlet) relatív mennyiségét a levélről visszavert fény spektrális elemzése útján (részletesebben lásd Kalapos et al. /2008/ munkájában).

### III.1.3.5. Mikroklimatikus háttérváltozók nyomon követése

Az ökofiziológiai jellemzőkkel párhuzamosan mért mikroklimatikus tényezők közül a levegő hőmérsékletét és a talaj térfogatszázalékos nedvességtartalmát használtam fel. A léghőmérsékletet a talajfelszín felett 20 cm magasságban (a gypsintben), kísérleti parcellánként 2 db léghőmérő, a talajnedvességet a felső 20 cm-es talajrétegben, parcellánként 1 db talajnedvesség-mérő és hozzájuk tartozó adatgyűjtő regisztrálta. Az óránként rögzített értékeket, valamint a belőlük képzett napi adatokat a hazai VULCAN projektben az automatikus (mikro)meteorológiai adatgyűjtés felelőse, Barabás Sándor bocsátotta rendelkezésemre. Az automatikusan rögzített talajnedvesség adatsort a gyakori adathiány vagy hibás érték miatt nem

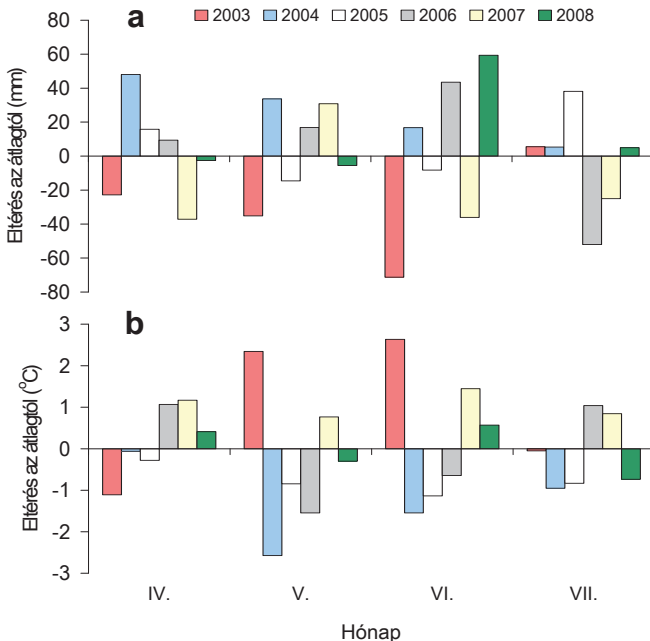
használtam fel. Helyette kézi módszerrel mért térfogatszázalékos talajnedvesség adatokkal dolgoztam. A méréseket Kalapos Tibor végezte egy Delta-T Theta Kit HH2 nedvességmérővel (Delta-T Devices, Cambridge, Anglia) a talaj felső 6 cm-es rétegében, az ökofiziológiai vizsgálatokkal azonos időpontokban. A mérések minden parcellában háromféle mérési helyen történtek, mérési helyenként 1-10 ponton: *F. vaginata* hajtáscsomók tövéénél, *C. dactylon* tövek mellett és növényzettől mentes, nyílt talajfoltokban. A csupasz talajfoltokban mért értékeket referenciának tekintettem. A differenciáltabb gyökérzetű, klonális fűszárú *P. alba* (lásd a III.1.2.3. fejezetben) sarjainak tövében nem végeztünk méréseket. A gyepek jelentős bolygatása nélkül csak ennek a legfelső talajrétegnek a nedvességtartalmát tudtuk megmintázni. Mivel a vizsgált fűfajok legnagyobb gyökértömege ennél mélyebb talajrétegekben helyezkedik el (lásd a III.1.2.3. fejezetben), a mért adatok nem adtak teljes információt az általuk hozzáférhető nedvességtartalomról sem. Ezért az adatfeldolgozás során a mért talajnedvesség értékeket nem háttér- (független), hanem válasz- (függő) változóként használtam fel (lásd a III.1.4. fejezetben). Ennek a talajrétegnek a jelentőségét a vizsgált fűfajokra nézve mégis az adja, hogy itt helyezkednek el azok a felszínközeli gyökerek, amelyek – részben mikorrhiza kapcsolatuk révén – fontos szerepet játszhatnak a kis csapadékesemények és a föld alatti harmat hasznosításában (Hahn 2008, Kovácsné Láng Edit személyes közlés), vagy egy-egy kiadós eső után fejlődnek ki (Magyar 1936).

#### III.1.3.6. A vizsgált évek (2003-2008) időjárásának jellemzése

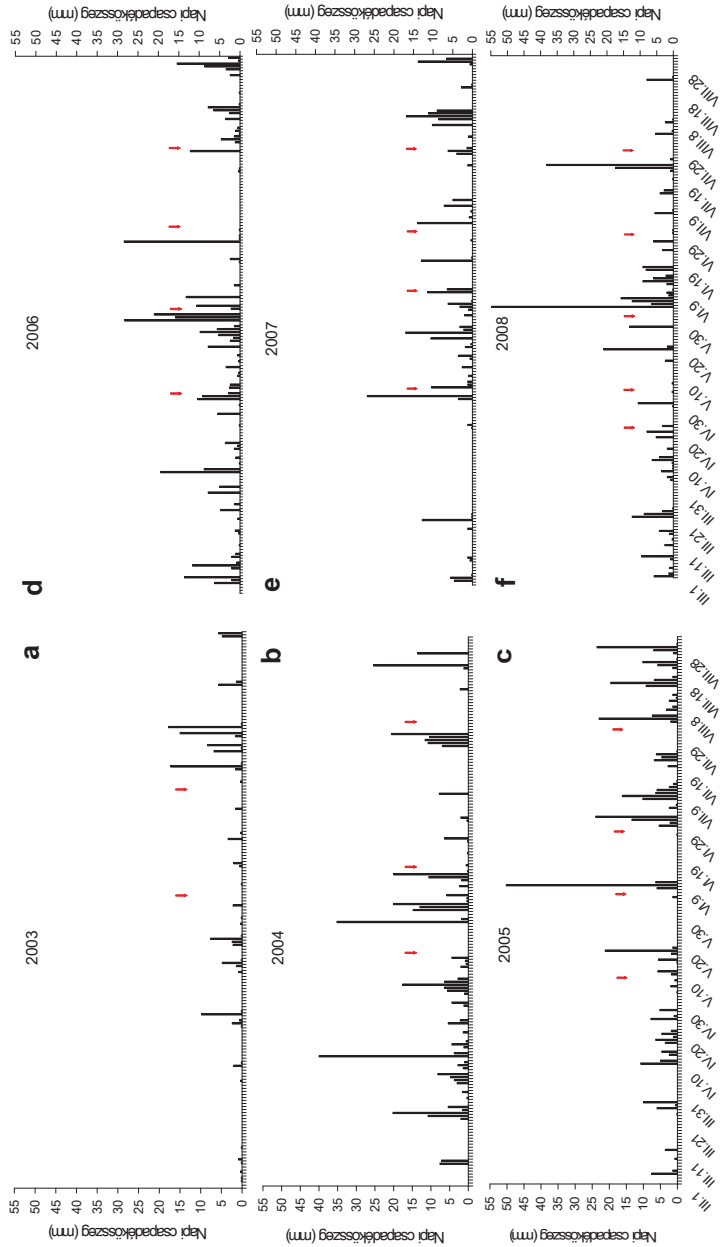
A jellemzéshez a kísérleti területtől kb. 1 km-re fekvő fülöpházi szabványos meteorológiai állomáson, 2 m magasságban 10 percenként mért léghőmérséklet értékeket, valamint a napi csapadékösszegeket használtam. Az adatok gyűjtését és a napi, ill. havi bontású feldolgozásukat Barabás Sándor végezte.

A vizsgált (2003 és 2008 közötti) tenészedőszakoknak azt a szakaszát, amely a mért változókat közvetlenül befolyásolta (április-július), jelentősen eltérő, gyakran szélsőséges hőmérsékleti viszonyok (III.4b. ábra) és csapadékjárás (III.4a. és III.5a-f. ábrák) jellemezte. 2003 és 2007 tavasza és kora nyara (április-június, a 2007. májusi bő csapadék kivételével) 59-96%-kal (23-71 mm-rel) kisebb csapadékhozamú volt, mint 2001-2008 azonos hónapjaiban átlagosan (III.4a. ábra). A május és június hónapok középhőmérséklete ugyanakkor, 2007-ben 0,8-1,4 °C-kal, 2003-ban több mint 2 °C-kal meghaladta a nyolcéves átlagot (III.4b. ábra). A 2003. július eleji mérésünket ezért egy több mint másfél hónapig tartó, összefüggő esőmentes ( $\leq 4 \text{ mm nap}^{-1}$ ) és forró periódus előzte meg (III.5a. ábra), amelynek időzítése is rendkívüli volt (a legtöbb faj növekedési csúcstevékenységének idejére esett). 2003 nyara Eu-

rópa szerte aszályos és az átlagosnál melegebb időjárást hozott, amely a vegetációra is markáns hatást gyakorolt (Ciais et al. 2005, Peñuelas et al. 2007). 2004-ben és 2006-ban ugyanakkor, a tavasz és a nyár eleje a másik irányban mutatkozott szokatlannak. Ezekben az években április és június között 21-124%-kal (9-48 mm-rel) több csapadék hullott havonta, mint a nyolc évben átlagosan (III.4a. ábra), a havi középhőmérséklet pedig májusban (2004-ben júniusban is) jelentősen (1,5-2,6 °C-kal) alatta maradt a nyolcéves átlagnak (III.4b. ábra). A méréseinket megelőző leghosszabb egybefüggő esőszünet ebben a két évben mindössze 3 napos (2004-ben) vagy 4 napos (2006-ban) volt (III.5b. és III.5d. ábra). 2005 és 2008 áprilisának és májusának időjárása, az eltérések mértéke és iránya alapján, a nyolcéves átlaghoz közeli volt. A középhőmérsékletek 0,3-0,8 °C-kal, a csapadékösszegek 7-41%-kal (3-16 mm-rel) ingadoztak a havi átlagok körül (III.4a-b. ábrák). A júniust azonban ebben a két évben is szokatlan csapadékhajlás jellemezte: 2008-ban az átlagosnál bőségesebb, 2005-ben extrém havi eloszlású volt (III.4a. és III.5c. ábra). A július 2005-ben nagyobb, 2006-ban és 2007-ben kisebb csapadékhözamú volt a nyolcéves átlagnál.



**III.4. ábra.** A fülöp házi szabványos meteorológiai állomáson a mérések éveiben (2003-2008) regisztrált havi csapadékösszegek (a) és havi középhőmérsékletek eltérései (b) az ugyanitt mért nyolcéves (2001-2008) havi átlagoktól.



**III.5. ábra.** A fülföldi szabványos meteorológiai állomáson mért napi csapadékösszeg (mm) március és augusztus között a vizsgált években: (a) 2003, (b) 2004, (c) 2005, (d) 2006, (e) 2007, (f) 2008. A piros nyilak a havi egyszeri mintavételezés időpontját (a kiszállási alkalmak első napját) mutatják.

#### III.1.4. Az adatok statisztikai feldolgozása

Minden statisztikai elemzéshez az egy parcellán, mint kísérleti egységen belüli ismételt mérések átlagát használtam (egy mérés esetén magát az elemi mérést; kezelésként  $n = 3$ ). Így biztosítottam a minták térbeli függetlenségét (azaz a pszeudoreplikáció /Hurlbert 1984/ elkerülését). A szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) kiugró értékeket Grubb teszttel (Sokal & Rohlf 1981) zártam ki, kivéve, hogyha azok biológiai tartalommal bírtak. (Például az Fv/Fm alacsony értékei a *F. vaginata*-nál 2007. júliusban a szárazságkezelt parcellákban, amelyek értelmezését lásd a III.2.2. fejezetben.)

#### A varianciaforrások megoszlásának elemzése ismétléses variancia-analízissel

A mért vagy számolt mutatók általunk magyarózott (nem a véletlen hibából adódó) összes varianciájának megoszlását a magyarózó változók (KEZELÉS, ÉV, HÓNAP) és interakcióik között fajonként, ismétléses variancia-analízissel (repeated measures ANOVA; Nemeč 1996, Quinn & Keough 2002) elemeztem. Az elemzésben a KEZELÉS rögzített térbeli csoportosító változóként (fix faktor), az ÉV és a HÓNAP ismétléses faktorként szerepelt. E statisztikai eljárás választását az indokolta, hogy nem teljesült az ugyanazon parcellában mért adatok időbeli függetlensége az egymást követő hónapokban és években. Például a mikrodomborzat (térszín) különbségei, ill. a sarjakat nevelő *P. alba* faegyed eltérő távolsága és árnyékoló hatása az adott parcellát minden mérési időpontban egységesen érintette (parcellahatás). A varianciaforrások hatásainak egzakt kimutatása megkövetelte azt, hogy a két ismétléses faktor összes lehetséges kombinációja megvalósulhasson, azaz minden hónapból egyformán szerepeljen adatsor valamennyi vizsgált évben. Ez a levélmorfológiai és -szerkezeti mutatóknál 2005-2008. május-augusztus, a fotokémiai változóknál 2005-2008. június-augusztus (az Fv/Fm<sub>depr</sub> esetében csak 2004., 2005., 2007. és 2008. június és augusztus hónapjaira), a talaj térfogatszázalékos nedvességtartalmánál pedig 2006-2008. május-augusztus között állt rendelkezésemre (lásd a III.1.3.4. fejezetben). Ezért az elemzést a fenti időszakok adatsorával végeztem változóként. Amennyiben az ANOVA előfeltételeinek valamelyike (a varianciák csoportokon belüli homogenitása /Hartley F-max próba, Cochran C statisztika és Bartlett-féle Chi-négyzet próba/, ill. a hibák normális eloszlása /Shapiro-Wilk teszt/) nem teljesült, az analízishez az adatokat arcus sinus transzformáltam (Quinn & Keough 2002, Sokal & Rohlf 1981). Ha a hibák gömbsszimmetrikus eloszlásának (sphericity) feltétele sérült ( $p < 0,05$ ), akkor a Multivariate teszttel vagy a Greenhouse-Geisser korrekcióval végzett konzervatívabb F próba (Quinn & Keough 2002) eredményeit vettem figyelembe az ismétléses faktorokra és in-



terakciókra vonatkozóan. Az adott magyarázó változó szignifikáns hatása esetén, Tukey HSD post hoc teszttel ellenőriztem a kezelések, ill. a mérési időpontok közötti különbségek szignifikanciáját páronként (a főhatásokra csak nem szignifikáns interakciónál). Amennyiben valamelyik fent említett előfeltétel – az adatok transzformációja ellenére – sérült, az összehasonlításokhoz (adott évben és hónapban, vagy kezelésre vonatkozóan) Kruskal-Wallis tesztet és megfelelő utótesztet (Multiple comparisons of mean ranks for all groups) használtam. A különbségeket minden esetben  $p < 0,05$  valószínűségi szinten tekintettem szignifikánsnak.

### Összefüggés-elemzés az időjárás tényezőkkel kevert modellű többszörös lineáris regresszióval

A mérési hónapok és tenyészidőszakok (III.1.3.6. fejezetben is említett, esetenként markánsan eltérő) időjárásának (hőmérsékleti és csapadékviszonyainak) és a kísérleti kezelések okozta mikroklimatikus különbségeknek az együttes hatását a mért változókra, kevert modellű többváltozós lineáris regresszióval vizsgáltam fajonként. A kevert modellben a meteorológiai tényezőket leíró változók (rögzített faktorok) mellett, a parcellahatás mint véletlen (random) faktor szerepelt. Ezzel csökkentettem az általunk nem magyarázott variancia (azaz a hiba vagy reziduális) mértékét. Így sikerült biztosítanom a reziduálisok függetlenségét az azonos objektumokon (parcellákon) végzett méréseimnél, ami a regresszió előfeltételét jelenti (Quinn & Keough 2002, Botta-Dukát Zoltán személyes közlés). Az időjárás tényezők leírására a következő változókat választottam:

- (1) növekedési hőösszeg (a növekedésre alkalmas hőmérsékletű napok hőösszege, Growing Degree Days, GDD), valamint
- (2) az esőmentes napok száma a mérést megelőző időszakban;
- (3) a napi minimumhőmérséklet ( $T_{\min}$ , az Fv/Fm<sub>hajnal</sub> mérésének napjain);
- (4) a napi maximumhőmérséklet ( $T_{\max}$ , a fotokémiai változók mérésének két egymást követő napján mért  $T_{\max}$  értékek átlaga).

A mérési napok hőmérsékleti szélsőértékei – a (3) és a (4) változó – minden bizonnyal nem befolyásolták lényegesen a már teljesen kifejlődött levelek morfológiáját és szöveti szerkezetét. (A  $T_{\max}$  értékét elsősorban a pillanatnyi nappali sugárzásbevitel, a  $T_{\min}$  változót pedig az aktuális éjszakai derült vagy borult időjárás határozza meg.) Ezért a levélmorfológiai és -szerkezeti mutatók kapcsolatát csak az (1) és a (2) változóval vizsgáltam meg, amelyek hosszabb távú környezeti hatást tükröznek. A hőösszegeket a napi középhőmérsékletek  $5\text{ }^{\circ}\text{C}$  feletti értékeinek összegzésével számoltam, vagyis  $\text{GDD} = \Sigma(T_m - 5)$ , ahol  $T_m$  a napi középhő-

mérséklet. Az 5 °C-os hőmérsékleti küszöbértéket Beier et al. (2004) nyomán alkalmaztam. Számításához, továbbá a  $T_{\min}$  és a  $T_{\max}$  megállapításához a kísérleti parcellákban mért léghőmérséklet adatokat használtam (kivéve a 2005. májusi mérést megelőző időszakot, amelyről nem áll rendelkezésemre folyamatos adatsor az adatgyűjtők hibája miatt). A hőösszegést – az adott fajnál minden mérési időpontot megelőzően egységesen – az egy levél kifejlődéséhez leggyakrabban szükséges időszak hosszára, mint közelítő időtartamra végeztem. 2007-ben és 2008-ban végzett levélfenológiai megfigyeléseim (nem publikált adatok) alapján ez a *C. dactylon*-nál 10 napnak, a *P. alba*-nál és a *F. vaginata*-nál 28 napnak adódott. A (2) változót a levélszerkezeti és -morfológiai mutatóknál ugyanezen időszakok alatti összes esőmentes nap adta, a fotokémiai működést leíró paramétereknél pedig az adott mérési időpontot (a két-napos mérések első napját) közvetlenül megelőző összefüggő esőszünet időtartama (napjainak száma) jelentette. A talaj térfogatszázalékos nedvességtartalmának összefüggését a csapadékelőjárás (2) változó mindkét variánsával megvizsgáltam. Esőmentesnek azokat a napokat tekintettem, amelyeken a lehullott csapadék aznapi mennyisége vagy két egymást követő napi összege nem haladta meg a 4 mm-t, továbbá a szárazságkezelt parcellákban a csapadékkizárás ideje alatt minden napot. (A szakirodalom a sivatagi és gyepek ökoszisztémákra az 5 mm-es küszöbértéket tekinti irányadónak. Ennél kisebb mennyiségű csapadék ugyanis nem nedvesíti át a talajt ahhoz, hogy a legsekélyebben gyökerező fajok /kísérletünkben a *F. vaginata*/ szénasszimilációját és vízállapotát lényegesen befolyásolja; Fay et al. 2000, Huxman et al. 2004). A számításához a fülöpházi meteorológiai állomás adatait használtam. Az összefüggés-elemzést minden mért változónál a hatéves (a levélmorfológiai mutatók esetében a négyéves) méréssorozat két-két időszakában végeztem el: külön a tavaszi (május-június vagy április-június) és a nyári (július-augusztus) adatsorra. Az évszakokra bontást az indokolta, hogy a HÓNAP, ill. a HÓNAP  $\times$  ÉV interakciója, azaz az időjárás változékonysága jelentős hatással volt a mért változókra (lásd a III.2.1. fejezetben). A kevert modellű többszörös regresszióknál, az eltérő skálán mozgó változók kapcsolatában a változások mértékének összehasonlítására a parciális korreláció értékeit használtam (amelyeket a III.2.2. fejezet szövegében R-rel jelöltem; Quinn & Keough 2002). Az R értéke -1 és +1 közötti lehet, előjele pedig a változás irányát mutatja. A változópárok közötti számos összehasonlítás miatt, az elsőfajú hiba biztosabb elkerülésére, a kevert modellű regressziós elemzésekben a  $p < 0,01$  valószínűségi szinten kapott összefüggéseket tekintettem szignifikánsnak minden fajnál és változónál egységesen. A levelek növekedését és belső struktúráját a kifejlődésük időtartamánál hosszabb időszak nedvességellátottsága is befolyásolhatja (pl. Dickson & Tomlinson 1996, lásd a III.2.2. fejezetben). Ezért megvizsgáltam a június elején mért levelek morfológiai és

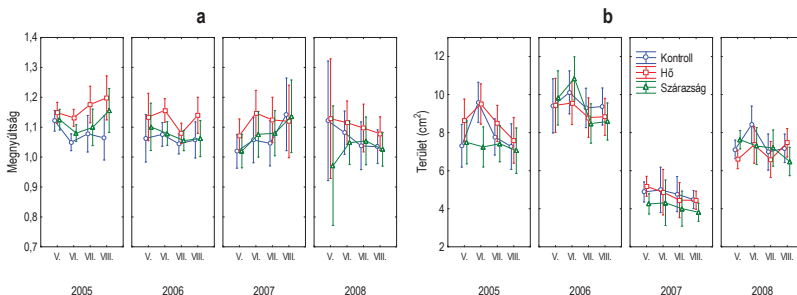
szerkezeti mutatóinak kapcsolatát a mintavételt megelőző 7 hónap (a megelőző év novemberétől az adott év májusáig) havi csapadékösszegeinek a teljes VULCAN vizsgálati időszak nyolcéves (2001-2008) havi átlagaitól számított eltéréseinek összegével is, kevert modellű regresszióval. Az összefüggés-elemzés eredményeinek egységes értékelése miatt ez esetben is a  $p < 0,01$  szignifikancia szintet használtam. Amennyiben valamely vizsgált függő változónál a reziduálisok eloszlása szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) eltért a normálistól, az adatokat logaritmikusan vagy arcus sinus transzformáltam. A statisztikai elemzésekhez a Statistica 8.0 programcsomagot (StatSoft Inc., Tulsa, USA) használtam.

## III.2. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

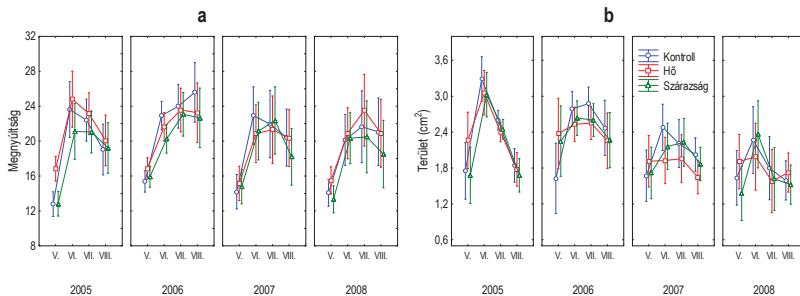
### III.2.1. A varianciaforrások megoszlása az időjárás változékonysága és a kísérleti kezeléselemek hatásai között. Az ismétléses variancia-analízis (Repeated Measures ANOVA) eredményei

#### A levelek morfológiája

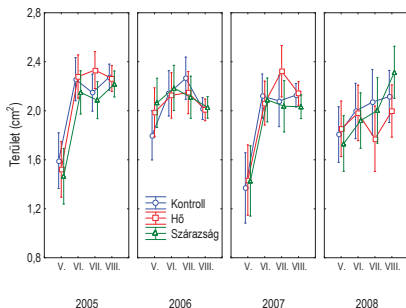
A három vizsgált faj leveleinek morfológiáját (méretét és alakját) leíró változók közül a KEZELÉS, mint főhatás egyedül a *P. alba*-nál, a levél megnyúltságára volt szignifikáns ( $p = 0,007$ ; F.1. táblázat). Ez abból adódott, hogy csaknem minden vizsgált évben és hónapban egységesen, a hőkezelt parcellákban megnyúltabb levelek nőttek, mint a kontrollban ( $p = 0,009$ ) és a szárazságkezeltekben ( $p = 0,013$ ; III.6a. ábra). A *C. dactylon* leveleinek megnyúltságát ugyanakkor a kezeléselemek nem befolyásolták lényegesen ( $p = 0,135$ ; F.1. táblázat). A levél területére a KEZELÉS hatása legfeljebb csak interakcióban a HÓNAP-pal (a *C. dactylon*-nál  $p = 0,019$ ) vagy mindkét ismétléses faktorral (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS; a *P. alba*-nál  $p = 0,022$ ) volt szignifikáns. A páronkénti post hoc összehasonlítások azonban, csak a *P. alba*-nál egy mérési időpontban, 2005. júniusban adtak szignifikáns különbséget a kontrollhoz képest ( $p = 0,02$ ). Ekkorra a szárazságkezelés (a májusi csapadék kizárása) kisebb területű levelek kifejlődését eredményezte ennél a fajnál (III.6b. ábra).



**III.6. ábra.** A legfelső teljesen kifejlett levél megnyúltsága (a) és területe (b) a vizsgált mérési időpontokban a *Populus alba*-nál (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.



**III.7. ábra.** A legfelső teljesen kifejlett levél megnyúltsága (a) és területe (b) a vizsgált mérési időpontokban a *Cynodon dactylon*-nál (ÉV × HÓNAP × KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.



**III.8. ábra.** A legfelső teljesen kifejlett levél területe a vizsgált mérési időpontokban a *Festuca vaginata*-nál (ÉV × HÓNAP × KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.

Az ÉV és a HÓNAP főhatásoknak, továbbá a két fűfajnál interakciójuknak ugyanakkor markáns, szignifikáns hatása volt a levél területére ( $p \leq 0,0007$ ), a *C. dactylon*-nál megnyúltságára is ( $p \leq 0,031$ ; F.1. táblázat). A *P. alba* leveleinek megnyúltságában ezek a hatások nem voltak kimutathatók. E két további fajnál a hónapok közötti időjárási különbségek hatása a levélméretre részben abból adódott, hogy az augusztusban mért levelek területe egyes években kisebb volt, mint a júniusra kifejlődött leveleké. Ilyet tapasztaltam a *C. dactylon*-nál 2005-ben és 2008-ban a kontroll és a kezelt parcellákban is ( $p \leq 0,002$ ), a *P. alba*-nál pedig 2005-ben a kontroll ( $p = 0,003$ ), 2006-ban a szárazságkezelte parcellákban ( $p = 0,008$ ; III.6b. és III.7b. ábra). (A *P. alba*-nál 2006-ban a szárazságkezelte csoportban, a júliusban mért levelek mérete is kisebb volt, mint a júniusiaké;  $p = 0,004$ .) A *C. dactylon*-nál ennek hátterében a tavaszról nyárra megnövekvő besugárzás állhat (pl. a hosszabb nappalok és a magasabb napállás követ-

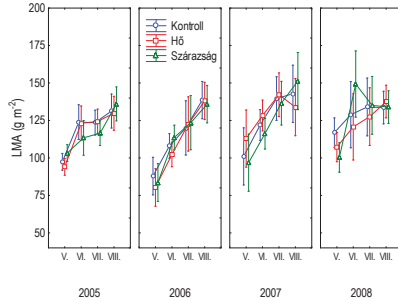
keztében), ami a növény számára fokozottabb transpirációs igényt jelent. Amennyiben ezzel a vízfelvétel és -szállítás nem mindig képes lépést tartani, számottevő reverzibilis nappali vízhiány alakulhat ki. Ez a sejtek megnyúlásos növekedéséhez elengedhetlenül szükséges turgornyomás csökkenését, ezáltal a levél visszafogott növekedését eredményezheti (Hsiao 1973). Az ilyen morfológiai válasz ugyanakkor, amely a párologtató összes levélfelület csökkentésére irányul, előnyös lehet. A *P. alba* levélterülete 2007-ben és 2008-ban nem változott lényegesen az általam vizsgált májusi-augusztusi időszak alatt ( $p \geq 0,541$ ). Ennek magyarázata az lehet, hogy a fehér nyár sarjakon többnyire nem fejlődik ki újabb levélgeneráció a nyár folyamán (saját levélfenológiai megfigyelések, Kovácsné Láng Edit személyes közlés). Az összes párologtató levélfelületet csökkentheti viszont a növény a levelek egy részének lehullatásával. Ezért a júliusban vagy augusztusban mért kisebb levélterület a júniusihoz képest – 2005-ben a kontroll, 2006-ban a szárazságkezelt csoportban – részben mintavételi okokból adódhat. A két fűfajnál a HÓNAP levélméretre gyakorolt hatása abban (is) megmutatkozott, hogy a nyáron mért levelek területe sok esetben nagyobb volt, mint a májusiaké. A *F. vaginata*-nál ilyen különbség kezelésektől függetlenül jelentkezett 2005. és 2007. június-augusztus folyamán ( $p = 0,0001$ ; III.8. ábra). A *C. dactylon*-nál ugyanez elsősorban a kontroll parcellákban mutatkozott meg: 2005., 2006. és 2007. júniusban, valamint 2005. és 2006. júliusban ( $p \leq 0,003$ ; a két kezelt csoportban csak 2008. és/vagy 2005. júniusban volt szignifikáns ( $p \leq 0,035$ ; III.7b. ábra). A *C. dactylon* nyári (júniusi-augusztusi) levelei egyben szignifikánsan vagy tendenciózusan megnyúltabbak voltak, mint a májusiak minden vizsgált évben és kezelésnél egységesen (III.7a. ábra). Mindkét fűfajnál, de különösen ennél a hőigényes C<sub>4</sub>-es fűnél, a tapasztalt évszakos különbségek hátterében a levélméret tavaszi visszafogott növekedése állhat az áprilisi és május eleji alacsony hőmérsékletek miatt (kifejtését lásd a III.2.2. fejezetben). Lehetséges, hogy ennek mechanizmusa nem teljesen azonos a két fűfajnál, hiszen fotoszintézis típusuk és évszakos növekedési ritmusuk eltérő. Az átlagosnál jelentősen szárazabb áprilisi 2007-ben (III.4a. ábra) a május elejére kifejlődött levelek növekedését emellett a szokottnál nagyobb mértékű időszakos szöveti vízhiány is korlátozhatta.

Az időjárás évek közötti variabilitásának hatása (ÉV főhatás) mindhárom faj levélmorfológiájára leginkább a szélsőséges csapadékjárású 2006-os és a többi év különbségében mutatkozott meg (elsősorban a szokatlanul száraz és meleg 2007 és/vagy a nyolcéves átlagnak többnyire megfelelő időjárású 2008; III.4a-b. ábrák). Ez a hatás különösen markánsnak bizonyult 2007-ben a *P. alba* levélterületére, amely minden mérési hónapban, kezelésektől függetlenül kisebb volt ekkor, mint más években ( $p \leq 0,017$ ; kivéve májusban a hőkezelt parcellákban, ahol a 2008. évtől nem különbözött:  $p = 0,585$ ; III.6b. ábra). Ennél a fajnál a levelek mérete

2006-ban a 2008. éveket is meghaladta ( $p \leq 0,022$ ) a kezelt és a kontroll parcellákban egyaránt, egy-egy nyári hónap kivételével. A *C. dactylon*-nál, a szokásosnál csapadékosabb tavasz és kora nyár szignifikánsan nagyobb területű levelek kifejlődését eredményezte 2006. júliusban, mint 2008-ban ugyanekkor, kezelésektől függetlenül ( $p \leq 0,002$ ; a kontrollban ilyen különbség augusztusban is kimutatható volt a két év között:  $p = 0,009$ ; III.4a. és III.7b. ábra). Hasonló eltéréseket tapasztaltam a *F. vaginata* levélméretében is júliusban, szignifikáns vagy trend jelleggel (III.8. ábra). 2006 augusztusára, az elmúlt nyolc év legszárazabb júliusa (III.4a. ábra) folyamán ugyanakkor a *C. dactylon*-nál szignifikánsan megnyúltabb levelek nőttek ( $p \leq 0,003$ ), mint a másik három év (2005, 2007, 2008) ugyanezen időszakában (III.7a. ábra). Ez a vízhasznosítási hatékonyság növelésére irányuló növényi válaszként értelmezhető (magyarázatát lásd a III.2.2. fejezetben). Ugyancsak a szélsőséges júliusi csapadékelátottsággal függhet össze, hogy a *F. vaginata*-nál az augusztusban mért levelek területe 2006-ban kisebb volt a 2005-ben nőtt levelekénél ( $p = 0,034$ ; III.4a. és III.8. ábra). A két másik fajjal összehasonlítva azonban, a *F. vaginata* levélterületi válasza az egymást követő évek időjárási különbségeire kevésbé volt egyöntetű a vizsgált hónapokban, ill. kezeléseknél. Ezt jelzi az ÉV  $\times$  HÓNAP interakció viszonylag erős (az ÉV főhatásához hasonló F értékű) hatása is (F.1. táblázat).

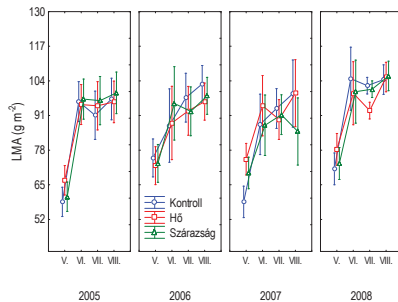
### A levelek szerkezete

A KEZELÉS, főhatásként nem volt statisztikailag kimutatható a három vizsgált faj levél-szerkezetére ( $p \geq 0,459$ ; F.2. táblázat). A *F. vaginata* fajlagos levéltömegére (LMA) a KEZELÉS-nek a HÓNAP-pal és/vagy az ÉV-vel alkotott interakciója sem volt szignifikáns ( $p \geq 0,166$ ; III.9. ábra). Ez arra utal, hogy ez utóbbi fűfaj levélstruktúráját az alkalmazott mértékű kezelések nem befolyásolták lényegesen a vizsgált mérési időpontokban. A kezelések mérsékelt hatásainak kimutatását tovább nehezítette, hogy általában nagy variancia mutatkozott egy kezeléson belül (a 3-3 parcella között), különösen az LMA komponensei (a levél vastagsága /LT/ és átlagos szöveti sűrűsége /LD/) esetében (III.11a-b. és III.13a-b. ábrák). Ez azt jelzi, hogy a termőhelyi heterogenitás jelentős hatással volt a levelek szerkezetére, ami adódhatott például a térszín magasságának különbözőségéből, valamint a *P. alba* sarjakat képző faegyed („anyafa”) eltérő távolságából.



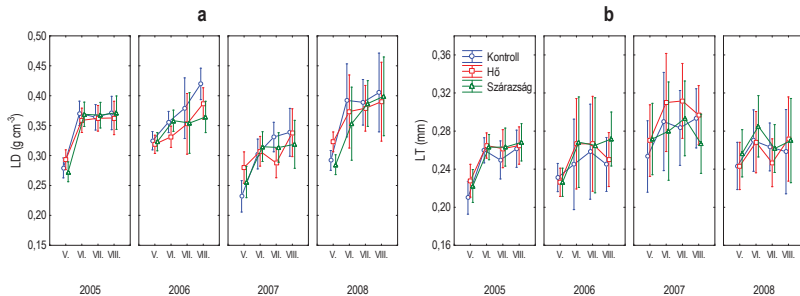
**III.9. ábra.** A legfelső teljesen kifejlett levél egységnyi területre jutó száraztömege (fajlagos levéltömeg, LMA,  $\text{g m}^{-2}$ ) a vizsgált mérési időpontokban a *Festuca vaginata*-nál (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.

A *P. alba*-nál és a *C. dactylon*-nál a kezelések hatása a fajlagos levéltömege csak a HÓNAP-pal interakcióban volt szignifikáns ( $p \leq 0,007$ ; F.2. táblázat). A *P. alba*-nál ilyen hatás egyedül 2008. júliusban volt statisztikailag kimutatható ( $p = 0,005$ ), amikor az LMA a hőkezelt parcellákban kisebb volt a kontrollhoz (és a szárazságkezelthez) képest (III.10. ábra). Az LMA két komponensét (LT és LD) ugyanakkor az alkalmazott intenzitású kezelések nem módosították lényegesen ennél a fajnál ( $p \geq 0,153$ ; F.2. táblázat, III.11a-b. ábrák). A *C. dactylon*-nál ezekre a változókra a KEZELÉS-nek a HÓNAP-pal (LT-re), ill. a két ismétléses faktorral együtt alkotott interakciója (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS; az LMA mindkét összetevőjére) szignifikáns hatással volt ( $p \leq 0,03$ ).

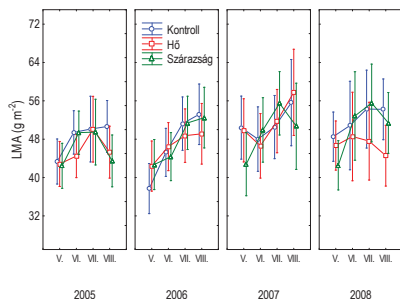


**III.10. ábra.** A legfelső teljesen kifejlett levél egységnyi területre jutó száraztömege (fajlagos levéltömeg, LMA,  $\text{g m}^{-2}$ ) a vizsgált mérési időpontokban a *Populus alba*-nál (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.

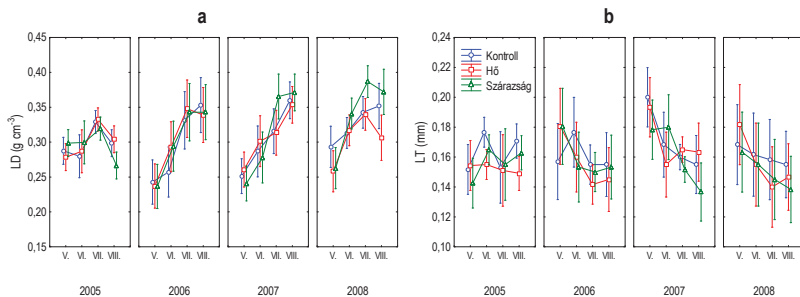




**III.11. ábra.** A legfelső teljesen kifejlett levél átlagos szöveti sűrűsége (LD,  $\text{g cm}^{-3}$ ; **a**) és vastagsága (LT, mm; **b**) a vizsgált mérési időpontokban a *Populus alba*-nál (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.



**III.12. ábra.** A legfelső teljesen kifejlett levél egységnyi területre jutó száraztömege (fajlagos levéltömeg, LMA,  $\text{g m}^{-2}$ ) a vizsgált mérési időpontokban a *Cynodon dactylon*-nál (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.



**III.13. ábra.** A legfelső teljesen kifejlett levél átlagos szöveti sűrűsége (LD,  $\text{g cm}^{-3}$ ; **a**) és vastagsága (LT, mm; **b**) a vizsgált mérési időpontokban a *Cynodon dactylon*-nál (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.

Ennél a fűnél a hőkezelés a levélvastagságot befolyásolta 2005. júniusban és augusztusban: a hőkezelt parcellákban az LT szignifikánsan kisebb volt, mint a kontrollban ( $p \leq 0,035$ ; III.13b. ábra). A szárazságkezelés hatása ugyanakkor a levelek átlagos szöveti sűrűségében jelentkezett egyes nyári mérési időpontokban ( $p \leq 0,049$ ): 2008 júliusában nagyobb, 2005 augusztusában kisebb értéket eredményezett a kontrollhoz (és a hőkezelt) képest (III.13a. ábra). Ezek a különbségek azonban a levelek fajlagos tömegében statisztikailag nem voltak kimutathatók ( $p \geq 0,133$ ; III.12. ábra). A levéldenzitásban tapasztalt eltérés 2008-ban azzal függhet össze, hogy a szárazságkezelt parcellákban a júniusi bő csapadék (III.4a. és III.5f. ábra) kizárása gyakoribb időszakos vízhiányt idézhetett elő a júliusban mért levelek kifejlődése alatt. Ez több, kevésbé megnyúlt, vastagabb falú sejt megjelenését és a szilárdító elemek nagyobb arányát eredményezhette a levelekben a kontrollhoz és a hőkezeltkéhez képest (részletesebben lásd a III.2.2. fejezetben). 2005 augusztusára pedig, a csapadékos júliust és a szárazságkezelés feloldását követően (III.4a. és III.5c. ábra), erőteljesebb (tendenciózus:  $p = 0,086$ ) csökkenés mutatkozott itt a júliushoz képest, mint a kontroll és a hőkezelt parcellákban ( $p \geq 0,965$ ; III.13a. ábra). A *F. vaginata*-nál nem tudtam pontosan mérni a begöngyölt, hengeres levél vastagságát, így a fajlagos levéltömeg két összetevőjének meghatározása nem volt lehetséges.

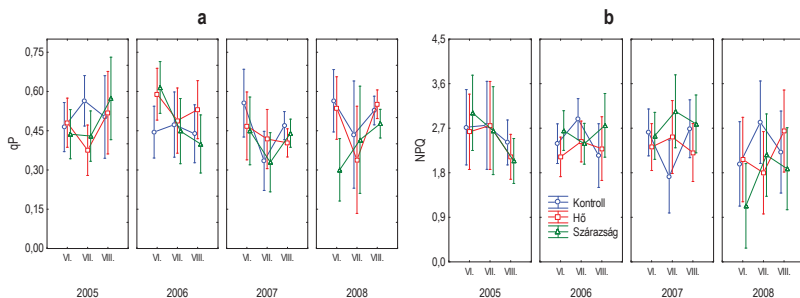
Mindhárom fajnál a hónapok közötti különbségeknek (HÓNAP főhatás) volt a legjelentősebb (legmagasabb F értékű) hatása a levelek fajlagos tömegére (a *P. alba*-nál és a *C. dactylon*-nál az LMA komponenseire is; F.2. táblázat), ami a levélszerkezet markáns évszakos variációját tükrözi. Az LMA kezelésektől függetlenül, minden vizsgált évben szignifikáns ( $p \leq 0,04$ ), vagy trend jellegű emelkedést mutatott nyárra a májusihoz képest: a *P. alba*-nál és a *F. vaginata*-nál június-augusztusra, a *C. dactylon*-nál júliusra és/vagy augusztusra (III.9-10. és III.12. ábra). A két fűfajnál egyes, nyári aszályos időszakokkal jellemezhető években (2006. július, 2007. június és július; III.4a. ábra), az LMA a júniusi értékéhez képest is gyarapodott a nyár folyamán ( $p \leq 0,058$ ). A különbségekért – a *P. alba*-nál elsősorban ( $p \leq 0,002$ ), a *C. dactylon*-nál kizárólag ( $p \leq 0,027$ ) – a levéldenzitás növekedése volt felelős májusról nyár közepére (július-augusztus, III.11a-b. és III.13a-b. ábrák). A  $C_4$ -es fűnél ez elfedte az LT ellentétes irányú változását. A levelek vastagsága a *C. dactylon*-nál ugyanis nagyobb volt májusban, mint júliusban vagy augusztusban (a száraz nyárú 2007-ben a kontroll és a szárazságkezelt parcellákban  $p \leq 0,027$ ; az átlagos májusi időjárású 2008-ban a hőkezeltékben  $p = 0,02$ ; III.4a-b. és III.13b. ábra). Ezek az eredmények tükröződnek a vizsgált fajok levélszerkezetének hőmérsékleti válaszában is, ezért magyarázatukra a III.2.2. fejezetben térek ki.

Az ÉV hatása a levelek fajlagos tömegére, főhatásként mindhárom fajnál jóval gyengébb volt a HÓNAP-énál, és a HÓNAP-pal interakcióban is szignifikáns volt ( $p \leq 0,037$ ; F.2. táblázat). Többnyire a 2007. (a *C. dactylon*-nál és a *F. vaginata*-nál) és/vagy a 2008. év (a *F. vaginata*-nál és a *P. alba*-nál) egyes hónapjaiban mért LMA haladta meg egy vagy több megelőző év ugyanazon időszakában kapott értéket (a két fűfajnál kezelésektől függetlenül  $p \leq 0,028$ ; a *P. alba*-nál a kontroll  $p \leq 0,049$ ; vagy a szárazságkezelt csoportban  $p = 0,005$ ; III.9-10. és III.12. ábra). A *P. alba*-nál és a *C. dactylon*-nál a levelek nagyobb fajlagos tömege elsősorban a nagyobb átlagos szöveti sűrűségükből adódott ( $p \leq 0,014$ ; III.11a. és III.13a. ábra). A *C. dactylon*-nál kivételt jelentett ez alól a 2006 és 2007 májusa közötti különbség, amelyet a magasabb LT eredményezett (a kontroll parcellákban:  $p = 0,047$ ; III.13b. ábra). Ezek az eredmények azt mutatják, hogy ennél a két fajnál a levelek kifejlődése idejének átlagos vagy annál szárazabb időjárása többnyire tömörebb szöveti szerkezet megjelenését eredményezte, mint egyes korábbi év(ek)ben, amikor a közel azonos mérési időpontokat szokatlanul csapadékos időszak előzte meg. A *C. dactylon*-nál emellett a kontroll vagy a szárazságkezelt parcellákban, a levelek vastagságában (májusban), ill. átlagos szöveti sűrűségében (június-augusztus folyamán) mutatkozott egy-egy szignifikáns ( $p \leq 0,047$ ) különbség a vizsgált évek között. (Többnyire a 2005-ben mért érték tért el valamelyik az azt követő év vagy évek hasonló időszakában kapott értéktől; III.13a-b. ábrák). Ezek a különbségek azonban nem eredményeztek szignifikáns eltérést az LMA-ban ugyanezen időpontok között ( $p \geq 0,248$ ; III.12. ábra).

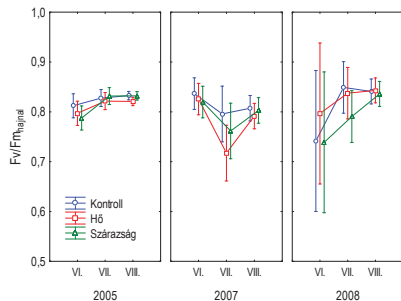
A kapott eredmények alapján a következő megállapításokat tehetjük a vizsgált fajok levélmorfológiai és -szerkezeti válaszairól, amelyek elsősorban a levél kifejlődése időszakának időjárás viszonyait tükrözik integrált módon. A levelek területe (a *C. dactylon*-nál megnyúltsága is), valamint szöveti szerkezete mindhárom fajnál érzékenyen reagált a hőmérséklet és a csapadékkellátottság éves különbségeire, és különösen a tavaszi és a nyári hónapok közötti évszakos eltérésekre. A mikroklimatikus eltérések, amelyeket az alkalmazott mértékű kísérleti kezelések okoztak, ehhez képest kisebb mértékben és többnyire szórványos jelleggel befolyásolták a levél itt vizsgált morfológiai és szerkezeti mutatóit. Hatásaik a két fűfajnál nem, vagy alig voltak kimutathatók. Az egész éven át alkalmazott hőkezelés elsősorban a *P. alba* levélalakját és fajlagos levéltömegét módosította. Egyirányú hatása – az időjárás időszakos (évek közötti és egy éven belüli), változó irányú különbségei ellenére is egységesen – karcsúbb, megnyúltabb levelek kifejlődését idézte elő. A szárazságkezelés hatása méréssorozatunk itt elemzett négy évének csupán egy-egy nem szélsőségesen aszályos időszakában jelentkezett: az alkalmazott csapadékkizárás ideje alatt, vagy annak feloldását követően kifejlődött levelek méretét (a *P. alba*-nál) vagy átlagos szöveti sűrűségét (a *C. dactylon*-nál) befolyásolta.

## A levelek fotokémiai működése

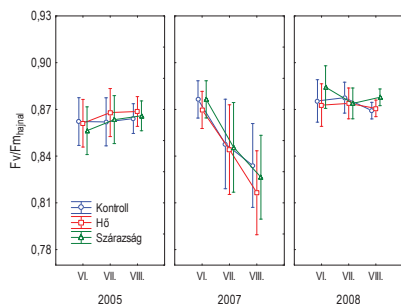
Az alkalmazott kezelések főhatásként nem voltak statisztikailag kimutathatók a három vizsgált faj pillanatnyi fotokémiai működésére (F.3. táblázat). Interakcióban az évek közötti, ill. az egy éven belüli variabilitással (ÉV  $\times$  KEZELÉS, HÓNAP  $\times$  KEZELÉS vagy ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS), mindhárom fajnál legfeljebb egy vagy két változónál okoztak szignifikáns hatást: az elnyelt fényenergia fotokémiai útra terelődő és/vagy a nem-fotokémiai úton eltávozó hányadának mutatóinál (qP, ill. NPQ). A *C. dactylon*-nál ilyen volt az ÉV  $\times$  KEZELÉS interakciója mindkét változónál ( $p \leq 0,006$ ), valamint az ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS interakciója a qP-nél ( $p = 0,021$ ). Ez abból adódott, hogy a kezeléseknak csak egyes évek június vagy július hónapjaiban mutatkozott hatása ezekre a változókra. A hőkezelés, amely feltehetően megnövelte az evapotranspirációs igényt, 2005 júliusában, a szárazságkezelés 2008. júniusban gyakorolt markáns negatív hatást a qP-re ( $p \leq 0,034$ ; III.14a. ábra). A befogott fényenergia hő formájában eltávozó hányada (NPQ) 2007. júliusban magasabb volt a szárazságkezelte parcellákban, mint a kontrollban ( $p = 0,049$ ; III.14b. ábra). Ez azt jelzi, hogy a növénynek nagyobb fényvédelemre volt szüksége a csapadékkizárás és az aszályos időjárás okozta szokatlan hosszúságú (100 napos) esőszünet nyomán. A másik két fajnál a KEZELÉS-nek csak a HÓNAP-pal interakcióban volt szignifikáns hatása: a *P. alba*-nál a qP-re ( $p = 0,035$ ), a *F. vaginata*-nál az NPQ-ra ( $p = 0,038$ ). Ám ezeknél a fajoknál és változónál a szigorú statisztikai (Tukey) teszt a páronkénti post-hoc összevetésekben nem adott ki szignifikáns különbséget a kezelt és a kontroll parcellák átlagai között. Ennek legvalószínűbb oka a kis mintaméret ( $n = 3$ ) és az egy kezeléson belüli nagy variancia.



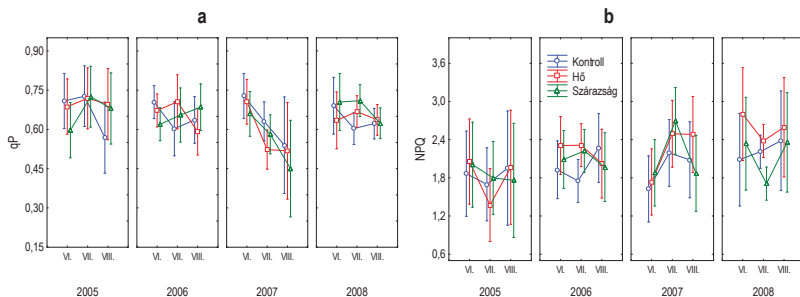
**III.14. ábra.** A gerjesztett energia fotokémiai úton hasznosuló hányada (fotokémiai fluoreszcencia kioltás, qP; **a**) és a nem-fotokémiai úton eltávozó hányada (nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás, NPQ; **b**) a *Cynodon dactylon*-nál a vizsgált mérési időpontokban (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.



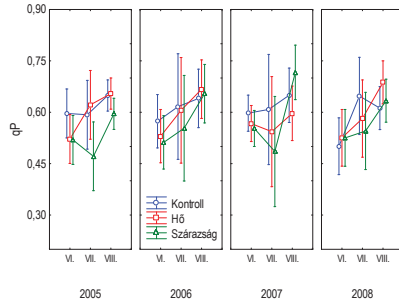
**III.15. ábra.** A PSII maximális fotokémiai hatékonysága napfelkelte előtt ( $F_v/F_{m_{hajnal}}$ ) a *Cynodon dactylon*-nál a vizsgált mérési időpontokban (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.



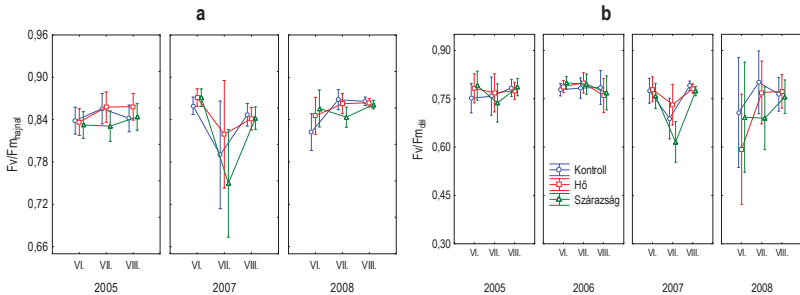
**III.16. ábra.** A PSII maximális fotokémiai hatékonysága napfelkelte előtt ( $F_v/F_{m_{hajnal}}$ ) a *Populus alba*-nál a vizsgált mérési időpontokban (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.



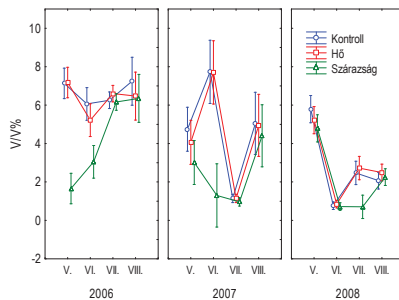
**III.17. ábra.** A gerjesztett energia fotokémiai úton hasznosuló hányada (fotokémiai fluoreszcencia kioltás, qP; **a**) és a nem-fotokémiai úton eltávozó hányada (nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás, NPQ; **b**) a *Populus alba*-nál a vizsgált mérési időpontokban (ÉV  $\times$  HÓNAP  $\times$  KEZELÉS interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.



**III.18. ábra.** A gerjesztett energia fotokémiai úton hasznosuló hányada (fotokémiai fluoreszcencia kioltás,  $qP$ ) a *Festuca vaginata*-nál a vizsgált mérési időpontokban ( $\text{ÉV} \times \text{HÓNAP} \times \text{KEZELÉS}$  interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.



**III.19. ábra.** A PSII maximális fotokémiai hatékonysága napfelkelte előtt ( $F_v/F_{m_{\text{hajnal}}}$ ; **a**) és délben ( $F_v/F_{m_{\text{dél}}}$ ; **b**) a *Festuca vaginata*-nál a vizsgált mérési időpontokban ( $\text{ÉV} \times \text{HÓNAP} \times \text{KEZELÉS}$  interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.



**III.20. ábra.** A talaj felső (0-6 cm) rétegének térfogatszázalékos nedvességtartalma (%) csupasz talajfelszín alatt a vizsgált mérési időpontokban ( $\text{ÉV} \times \text{HÓNAP} \times \text{KEZELÉS}$  interakció). A grafikonokon a mintaátlagok 95%-os konfidencia sávja szerepel.

Az ÉV, ill. a HÓNAP főhatásoknak, vagy interakciójuknak többnyire erőteljesebb hatása volt a mért fotokémiai változókra (F értéke magasabb), mint a KEZELÉS-sel alkotott interakciójuknak (F.3. táblázat). Az ÉV × HÓNAP interakció mindhárom fajnál szignifikáns volt a PSII maximális és aktuális fotokémiai hatékonyságát leíró változóknál (Fv/Fm<sub>dél</sub>, Fv/Fm<sub>hajnal</sub>, ΦPSII;  $p \leq 0,04$ ). A két ismétléses faktor interakciója szignifikánsan befolyásolta továbbá a ΦPSII két komponensét (Fv'/Fm' és qP;  $p \leq 0,008$ ) a *P. alba*-nál, valamint a qP-t ( $p = 0,032$ ) és az Fv/Fm déli depresszióját ( $p = 0,017$ ) a *C. dactylon*-nál. Ez utóbbi három változóra, a többi esetben csak főhatásként volt szignifikáns a HÓNAP (a *F. vaginata*-nál a qP-re:  $p = 0,0004$ ), az ÉV (a *C. dactylon*-nál és a *P. alba*-nál az NPQ-ra:  $p \leq 0,047$ ), vagy mindkét varianciaforrás hatása (a *F. vaginata*-nál az Fv/Fm<sub>depr</sub> és az Fv'/Fm' mutatókra:  $p \leq 0,045$ ). Ezeknek az időjárás hónapok és évek közötti változékonyságát jelző tényezőknek ugyanakkor nem volt egységesen kimutatható hatása a kezelt és a kontroll parcellákban a *F. vaginata*-nál az NPQ-ra, a *P. alba*-nál az Fv/Fm déli csökkenésének mértékére, a *C. dactylon*-nál pedig a PSII antennák fényenergia befogási hatékonyságára (Fv'/Fm';  $p \geq 0,092$ ). A HÓNAP hatása a *F. vaginata*-nál részben abból adódott, hogy az itt elemzett évek augusztusában az Fv'/Fm' és a qP többnyire meghaladta a júniusban és júliusban mért értékeket ( $p \leq 0,009$ ; III.18. ábra). Továbbá, a potenciális fotokémiai hatékonyság déli csökkenése (Fv/Fm<sub>depr</sub>) kisebb mértékű volt augusztusban, mint júniusban ( $p = 0,045$ ). Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a szárazságkezelés feloldását és a nyár közepi aszályt követő esők hatására a levél fotokémiai működése (újra) aktivizálódott a négy összevetett vizsgálati évben egységesen. Ez összhangban van a fitomassza produkció évszakos menetére vonatkozó korábbi megállapításokkal (Kovács-Láng 1974). A *F. vaginata*-nál a fotokémiai hatékonyság fokozódása augusztusra a júniusi, ill. júliusi visszafogottabb teljesítményhez képest, tükröződött más fotokémiai mutatók hónapok közötti menetében is. Több változóknál (Fv/Fm<sub>dél</sub>, Fv/Fm<sub>hajnal</sub>, Fv'/Fm';  $p \leq 0,0007$ ) azonban ez elsősorban 2007-ben volt markáns (III.19a-b. ábrák), amikor a június és július időjárása az átlagosnál szárazabb és melegebb volt (kivéve az augusztusi mérést közvetlenül megelőző napokat; III.4a-b. és III.5e. ábra). Más években ezek a mutatók kevésbé különböztek a nyári hónapok között. Az Fv/Fm hajnali és déli maximumánál leginkább ebből adódhatott az ÉV és a HÓNAP szignifikáns interakciója ennél a fajnál (F.3. táblázat). A 2007. júliusról augusztusra történő emelkedést többnyire egy júniusról júliusra bekövetkező erőteljes csökkenés előzte meg (amely augusztusra megközelítette vagy elérte a júniusi értéket, III.18. és III.19a-b. ábrák). A *C. dactylon* fotokémiai működését leíró egyes változókat (Fv/Fm<sub>hajnal</sub>, ΦPSII, qP), csak trend jelleggel ugyan, de hasonló mintázat jellemezte (III.14a. és III.15. ábra). A *P. alba* fotokémiai teljesítményének változása a nyári hónapok között, valamint az eb-

ben mutatkozó évek közötti különbség (ÉV  $\times$  HÓNAP interakció) ugyanakkor eltért a két fűfajtól. A PSII potenciális és aktuális fotokémiai hatékonysága ( $F_v/F_{m_{del}}$ ,  $F_v/F_{m_{hajnal}}$ ,  $\Phi_{PSII}$ ,  $qP$ ) jelentősen és monoton csökkent júniusról augusztusra ( $p \leq 0,049$ ), elsősorban 2007-ben ( $p \leq 0,016$ ), míg más években nem mutatott markáns egyirányú változást (III.16. és III.17a. ábra). A vizsgált fajok válaszában tapasztalt eltérések összefügghetnek azzal, hogy a két fűfaj gyökérzete elsősorban az aktuális csapadékvízből táplálkozik, míg a *P. alba* sarjak nagyobb részt a mélyebb talajrétegek vízkészletére támaszkodnak (Kovács-Láng et al. 2006b). A 2007. július végén, közvetlenül a mérésünk előtt hullott csapadék átmedvesítette a felszínközeli talajrétegeket (III.20. ábra), így elegendő lehetett ahhoz, hogy a *F. vaginata* és a *C. dactylon* anyagcseréjének regenerációját eredményezze. Kevésbé befolyásolhatta ugyanakkor a *P. alba* metabolizmusát. Hasonló mintázatot figyeltek meg a fotoszintetikus működés dinamikájában száraz és félszáraz ökoszisztémák egyes fajainál, amelyek gyökerezési mélységük alapján eltérő funkciós csoportot képviselnek (Huxman et al. 2004). Vizsgálatunkban a *P. alba*-nál, a PSII potenciális fotokémiai teljesítőképessége ( $F_v/F_{m_{del}}$ ,  $F_v/F_{m_{hajnal}}$ ), a csökkenés ellenére, 2007 augusztusában is relatíve jelentős maradt (III.16. ábra, F.6. táblázat; részletesebben lásd a III.2.2. fejezetben). A szignifikáns ÉV főhatást mindhárom fajnál gyakran az okozta, hogy 2008-ban alacsonyabb, vagy éppen magasabb értékeket mértünk, mint a korábbi vizsgált évek valamelyikében vagy mindegyikében ( $p \leq 0,011$ ). A *C. dactylon*-nál és a *P. alba*-nál ilyen tapasztaltam például az NPQ esetében (III.14b. és III.17b. ábra), a *F. vaginata*-nál pedig az  $F_v'/F_m'$  és az  $F_v/F_{m_{depr}}$  változóknál. Ennek hátterében feltehetően az áll, hogy a fotokémiai teljesítmény érzékeny volt 2008 nyarának változékony időjárására (az aszályos és forró periódusokat néhány napos lehűlések szakították meg heves zivatarokkal). Ez a hatás a három fajt esetenként eltérően érinthette. A szignifikáns ÉV  $\times$  HÓNAP interakciók elsősorban a 2007. évi alacsonyabb értékeket tükrözték más évekéhez képest ( $p \leq 0,049$ ), ami elsősorban júliusban volt jellemző (a *P. alba*-nál gyakran augusztusban is; III.16., III.17a. és III.19a-b. ábrák). Ezek a különbségek a fokozódó vízhiánystressz korlátozó hatását jelezhetik a fotokémiai működésre, ahogyan arra a fentiekben már kitértem. Emellett gyakran a 2008-ban mért érték is alulmaradt a korábbi évekének (ill. a *C. dactylon*-nál az  $F_v/F_{m_{depr}}$  esetében meghaladta azokét), a két fűfajnál leginkább júniusban ( $p \leq 0,049$ ; pl. III.19b. ábra). Ez utóbbi eltéréseknek egy lehetséges magyarázata, hogy a 2008. júniusi mérést egy öthetes száraz időszak előzte meg – 3 jelentősebb ( $> 10$  mm) csapadékeseménnyel megszakítva (III.5f. ábra) – míg 2006 és 2007 májusa az átlagosnál csapadékosabb volt (III.4a. ábra). A potenciális fotokémiai hatékonyság hajnali maximuma júniusban, a *F. vaginata*-nál és a *P. alba*-nál szignifikánsan magasabb volt 2007-ben ( $p \leq 0,042$ ; a *P. alba*-nál 2008-ban is:  $p = 0,006$ ),



mint 2005-ben (III.16. és III.19a. ábra). Ez összefügghet azzal, hogy a májusi időjárás 2007-ben meleg és csapadékos, 2005-ben viszont az átlagnál hűvösebb, és a mérést megelőző több mint két hétben aszályos volt (III.4a-b. és III.5c. ábra). A *P. alba*-nál elsősorban az alacsony hőmérséklet (különösen a napi minimumok) mérsékelte a fotokémiai teljesítőképességet, amelyre bővebben a III.2.2. fejezetben térek ki.

Összegezve, ezek az eredmények azt mutatják, hogy a klímaváltozást szimuláló adott intenzitású kezelések kevésbé befolyásolták a vizsgált fajok pillanatnyi fotokémiai működését, mint az időjárás évszakos menete és évek közötti variabilitása okozta változékonyság, hasonlóan a levelek morfológiájánál és szerkezeténél tapasztaltakhoz. A kezelések hatása csak időszakosan volt mérhető: a szárazságkezelés alkalmazásának nyomán (júniusban) és/vagy a rendszeres nyárközépi aszály ideje alatt (júliusban). Továbbá hatásuk nem volt egységesen elhúzódó (a szárazságkezelés feloldása után egy hónappal észlelhető). Egy másik lehetséges tényező, amiért az alkalmazott mértékű kezelések nem voltak statisztikailag kimutatható hatással a legtöbb változóra, hogy passzív alkalmazásukkal a hosszú távú éghajlatváltozást céloztuk meg szimulálni, ugyanakkor hatásaik mindig az aktuális időjárást módosították. Így megvalósulásuk nem lehetett egységes, az egyes évek eltérő csapadékjárása következtében (III.5a-f. ábrák). A csapadékhányos időszakban a kontroll és hőkezelt parcellák is valamelykor mértékű vízhiánystressznek voltak kitéve, hasonlóan a szárazságkezeltekhez. Tükrözi ezt a talaj felső 6 cm-es rétegének térfogat %-os nedvességtartalma is. (Például a csapadékos május miatt 2006. és 2007. júniusban a talajnedvesség szignifikánsan  $p \leq 0,002$ / alacsonyabb volt a szárazságkezelt parcellákban, mint a kontrollban /III.4a. és III.20. ábra/. Az átlagoshoz közeli májusi csapadékösszegű 2008-ban ugyanakkor, júniusban nem volt kimutatható a csapadékkizárás hatása;  $p = 0,889$ ). Az időjárasi variabilitás ilyen hatása megnehezíti a kezelések megfelelő időzítésének és mértékének megválasztását a klímanipulációs terepi kísérletekben (Weltzin et al. 2003). Az aktuális időjárás befolyásoló hatásának becslésére, ill. kiküszöbölésére ezért a legújabb terekísérletekben egy második kontrollt alkalmaznak, amelyen mesterségesen tartanak fenn a sokéves átlagnak megfelelő klimatikus feltételeket (Jentsch et al. 2007). A kezelések hatásának „zajos” jellegéhez kisebb részben mintavételi okok is hozzájárulhattak. Egyrészt az egyes években eltérő volt, hogy a havi egyszeri mintavételezésünk a változékonyság csapadékjáráshoz képest mikor történt (III.5a-f. ábrák). Továbbá az egyes években különböző hosszúságú idő telt el a szárazságkezelés beindítása és a méréseink között májusban, s e tekintetben egy-két napos különbség is lényeges lehetett. (Például 2006-ban a szárazságkezelésnek már májusban szignifikáns hatása mutatkozott a felső talajréteg nedvesség-

tartalmára a mérés előtt 10 nappal beindított csapadékkizárás eredményeképpen:  $p = 0,0003$ ; III.20. ábra). Végül a kezeléshatások statisztikai kimutathatóságát az is korlátozhatta, hogy egyes évek kimaradtak a varianciaforrások megoszlásának vizsgálatából, valamely hónap adatsorának hiánya miatt. (Például 2003, amelynek környezeti feltételei minden bizonnyal markánsan befolyásolták a vizsgált fajok anyagcseréjét.) Mindez nagyban indokolta a mért adatok további elemzését többváltozós regresszióval. A regressziós elemzésben a növényi válaszok jellemzésére választott mutatók minden mért értékéhez a hőmérsékletet és a csapadékellettséget leíró változók pontosan számszerűsített értéke tartozott. Ezek a környezeti változók magukban foglalták a kísérleti kezelések és az időjárási változékonyság okozta különbségeket is (lásd a III.2.2. fejezetet).

Más európai cserjés ökoszisztémák klímaszimulációs kísérleteiben, a hasonló módon és mértékben alkalmazott kezelések hatása ugyancsak mérsékeltnek bizonyult. Többnyire csak egyik vagy másik vizsgált évben – annak aktuális időjárásától függően – befolyásolta a domináns örökzöld cserjefajok hajtásfenológiáját, levélmorfológiáját és fotokémiai működését (Llorens et al. 2002, 2003, Prieto et al. 2009). A növényi válaszokban jelentős variációt tapasztaltak a vizsgált ökoszisztémától, ill. fajtól függően is. A hőmérséklet kísérletes emelése az esetek többségében a fenológia korábbi indulását eredményezte tavasszal (Prieto et al. 2009). A hőkezelés csökkentette, a szárazságkezelés növelte a levél területi aszimmetriáját a *Vaccinium myrtillus*-nál, míg méretét nem módosította (Llorens et al. 2002). A kísérleti kezelések a levél aktuális fotokémiai teljesítményét ( $\Phi$ PSII) többnyire nem befolyásolták – összhangban az általam kapott eredményekkel – csak a PSII potenciális hatékonyságát ( $F_v/F_{m_{del}}$  vagy  $F_v/F_{m_{hajnai}}$ ) mérsékeltek (pl. a csapadékkizárás a *Globularia alypum*-nál) vagy fokozták (Llorens et al. 2003, 2004).

### III.2.2. A levél vizsgált sajátságainak módosulása az időjárás és a kísérleti kezelések együttes változásával. A kevert modellű többváltozós regressziók eredményei

#### *A levelek morfológiájának és szerkezetének összefüggése a meteorológiai tényezőkkel*

Általánosságban a következőket állapíthatjuk meg a levelek morfológiájának és szerkezetének a meteorológiai tényezőkkel mutatott kapcsolatáról a kevert modellű többváltozós regressziós elemzésekben. A három vizsgált faj válasza viszonylag egyöntetű volt a változások számát és irányát tekintve (III.1. táblázat). A növekedési hőösszeg, amely a levél kifejlődése időszakának hőmérsékleti viszonyait tükrözte, mindhárom fajnál valamennyi vizsgált mutatóra hatással volt. Ez azonban a *P. alba*-nál és a *F. vaginata*-nál elsősorban, a *C. dactylon*-nál kizárólag tavasszal érvényesült. A csapadékellátottság (az esőmentes napok száma vagy a havi csapadék megelőző 7 hónapra összegzett eltérése az átlagostól) ugyanakkor, tavasszal és nyáron is közel egyformán, 1-3 változóval mutatott szignifikáns összefüggést. Ez azt jelzi, hogy a tavasszal kifejlődő levelek morfológiája és szerkezete erős hőmérsékleti kontroll alatt áll, ám kisebb vagy nagyobb mértékben módosíthatja ezt a csapadékellátottság (rövid, ill. hosszú távú) hatása.

#### A levelek morfológiája

#### Összefüggések a növekedési hőösszeggel

A tavasszal (a *P. alba*-nál csak az áprilisban és május elején) mért levelek területe mindhárom fajnál szignifikánsan növekedett a megelőző (10 vagy 28 napos) időszak növekedési hőösszegének emelkedésével ( $p \leq 0,001$ ; III.1. táblázat). A *P. alba* és a *F. vaginata* hőmérsékleti válasza nagyobb amplitúdójú volt ( $R \geq 0,65$ ), mint a *C. dactylon*-é ( $R = 0,42$ ), noha a *P. alba*-nál a június elején mért levelek bevonásával az összefüggés nem volt szignifikáns. A hőösszeggel a tavasszal kifejlődött levelek megnyúltsága is pozitívan korrelált a *P. alba*-nál ( $R = 0,54$ ), és különösen a *C. dactylon*-nál ( $R = 0,75$ ;  $p < 0,0001$ ).

### *Cynodon dactylon*

Változó	Hőösszeg		Esőmentes időszak	
	Tavaszi	Nyári	Tavaszi	Nyári
Terület	<b>0,42**</b>	0,17	-0,19	<b>0,48***</b>
Megnyúltság	<b>0,75***</b>	0,27	<b>-0,51***</b>	<b>0,50***</b>
LMA	<b>0,53***</b>	0,11	0,11	0,09
LT	<b>-0,33**</b>	-0,03	0,14	0,16
LD	<b>0,66***</b>	0,18	-0,13	-0,11
V/V%	<b>-0,41***</b>	<b>0,52***</b>	<b>-0,57***</b>	<b>-0,44***</b>

### *Festuca vaginata*

Változó	Hőösszeg		Esőmentes időszak	
	Tavaszi	Nyári	Tavaszi	Nyári
Terület	<b>0,70***</b>	-0,17	<b>-0,49***</b>	0,05
Megnyúltság	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
LMA	<b>0,59***</b>	<b>0,35**</b>	0,05	<b>-0,34**</b>
LT	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
LD	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
V/V%	<b>-0,47***</b>	0,27	<b>-0,74***</b>	0,03

### *Populus alba*

Változó	Hőösszeg		Esőmentes időszak	
	Tavaszi	Nyári	Tavaszi	Nyári
Terület	0,16	<b>-0,45***</b>	-0,24	<b>0,42***</b>
Megnyúltság	<b>0,54***</b>	0,06	-0,14	0,00
LMA	<b>0,76***</b>	-0,05	-0,24	-0,15
LT	<b>0,29**</b>	<b>0,34**</b>	-0,15	0,02
LD	<b>0,65***</b>	-0,28	-0,12	-0,09
V/V%	<b>-0,53***</b>	<b>0,31**</b>	<b>-0,73***</b>	-0,05

**III.1. táblázat.** A kevert modellű többszörös regressziók parciális korreláció értékei (R) a levél morfológiáját és szerkezetét leíró mutatók, valamint a talaj felső 6 cm-es rétegének térfogatszázalékos nedvességtartalma (V/V%) és a hőösszeg, ill. az esőmentes időszak között a vizsgálati években (2003-2008) tavasszal és nyáron. Terület: a levéllemez területe (cm<sup>2</sup>) és Megnyúltság: hosszúságának és legnagyobb szélességének hányadosa. LMA: az egységnyi levélterületre jutó száraztömeg (Leaf Mass per Area, g m<sup>-2</sup>) és két komponense, LT: a levéllemez vastagsága (Leaf Thickness, mm) és LD: átlagos szöveti sűrűsége (Leaf Density, LD = LMA/LT, g cm<sup>-3</sup>). Hőösszeg: a mérést megelőző 28 nap (*Festuca vaginata*, *Populus alba*), ill. 10 nap (*Cynodon dactylon*) napi középhőmérséklet értékei 5 °C feletti részének összege (°C) és Esőmentes időszak: ugyanezen időszakok esőmentes (≤ 4 mm nap<sup>-1</sup>) napjainak száma. N.A.: nincs adat, mert a begöngyölt, hengeres levelű *F. vaginata*-nál az adott változó pontos meghatározása nem volt lehetséges. Tavasz: a *C. dactylon*-nál május-június, a *F. vaginata*-nál és a *P. alba*-nál április-június (a Terület celláinak felső sorában, valamint a többi mért változónál) és április-május (a Terület celláinak alsó sorában); Nyár: július-augusztus időszaka. Az időjárási változók eltérő időtartamokra számítását, továbbá a különböző tavaszi időszakok választását a vizsgált fajok eltérő levélképzési fenológiája indokolta (részletesebben lásd a III.1.3.4. és a III.1.4. fejezetben). A *F. vaginata*-nál és a *C. dactylon*-nál feltüntetett talajnedvesség értékek a fűfajok töve mellett, a *P. alba*-nál szereplők növényzet-től mentes talajfoltra vonatkoznak. A félkövéren szedett és csillaggal ellátott parciális korreláció értékek szignifikáns összefüggéseket jeleznek (\*\* p < 0,01 vagy \*\*\* p < 0,001).

A kapott összefüggések magyarázata az lehet, hogy a vegetációs időszak elején az alacsony hőmérséklet, különösen az éjszakai és hajnali hidegek, sőt fagyok (pl. 2005. áprilisban) korlátozhatták a levélszöveti sejtek megnyúlásos növekedését. Ez az élettani sajátosság erősen hőmérsékletfüggő, magas  $Q_{10}$  értékkel jellemezhető folyamat. (A  $Q_{10}$  azt fejezi ki, hogy  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  hőmérsékletemelkedés hatására hányszorosára növekszik a levél növekedési üteme, pl. méréselt övi füveknél  $5\text{ és }20\text{ }^{\circ}\text{C}$  között  $Q_{10} = 1,8-8,6$ ;  $5\text{ }^{\circ}\text{C}$  alatt  $Q_{10} = 5,5-307,1$  /Pollock et al. 1983, Thomas & Stoddart 1984, 1995./) A tavaszi hőösszeg növekedésével megnyúltabb, karsúbb levelek kifejlődése a *C. dactylon*-nál és a *P. alba*-nál annak lehet a következménye, hogy a maximális levélhosszúság elérésének hőmérsékleti optimuma általában magasabb, mint a levél legnagyobb szélességéé, ahogyan ezt több fűfajnál leírták (Langer 1979). Így alacsony hőösszegnél szélesebb, de rövid levelek jellemzőek.

A klímaváltozással fokozatosan melegebbé váló tavaszi időszakokban ezért, elsősorban az éjszakai minimumhőmérséklet emelkedése nyomán, a vizsgált fajoknál nagyobb méretű levelek képzése várható. A nagyobb levélterület nagyobb szénasszimiláló felületet, ám egyben párologtató felszínt is jelent. Így feltehetően az időszakos nappali vízhiány fokozódása is szerepet játszott a *P. alba*-nál a nyár elejére (június) kifejlődött levelek növekedésében, és abban, hogy a teljes tavaszi időszakra vonatkozóan nem volt kimutatható pozitív kapcsolat a levélméret és a hőösszeg között. A levélmorfológia markáns hőmérsékleti válasza alapján valószínűsíthető, hogy a vizsgált fajok fenológiája (pl. a teljes asszimiláló lombfelület kibomlása) is korábbra tolódik a melegebbé váló tavaszokkal. Ezt a feltételezést erősíti meg a *P. alba*-nál, hogy ugyanebben a terepkísérletben a fehér nyár sarjak korábbi rügyfakadását észlelték a hőkezelt parcellákban a kontrollhoz képest (Kovács-Láng et al. 2006a, Prieto et al. 2009). A nagyobb levélterület kifejlését azonban korlátozhatják szélsőséges időjárású események. Ilyenek lehetnek például az áprilisi fagyok, amelyek gyakorisága és erőssége növekedett az utóbbi 10-15 évben a Kárpát-medencében (Kalmár & Németh 2006), vagy a rendkívüli tavaszi aszályok. Ez utóbbira példa méréseink során 2007. márciusban és áprilisban volt (III.4a. és III.5e. ábra), amelynek nyomán a *P. alba*-nál (21,5-60,2%-kal) kisebb területű levelek fejlődtek ki májusban és júniusban – a kezelt és a kontroll parcellákban egyaránt – mint a többi vizsgált évben ugyanekkor (III.6b. ábra).

Nyáron (júliusban és augusztusban) a levelek morfológiáját leíró változók és a hőösszeg között az egyedüli szignifikáns kapcsolatot a *P. alba* levélterületében mutatkozott a vizsgált fajoknál, amely csökkent a hőösszeg emelkedésével ( $R = -0,45$ ;  $p = 0,0002$ ; III.1. táblázat). Ennek az összefüggésnek egy feltételezett oka a nyári magasabb hőmérséklet és besugárzási terhelés, ami fokozottabb párologtatási igényt jelenthetett. Ennek nyomán feltehetően elsősorban

a nagyobb területű levelek hullottak le, amelyeknél a nedvességellátás napi késlekedése hamarabb okozhatott letális vízhiányt, mint egy kisebb méretű – ezért időegység alatt kevesebb vizet párologtató – levél esetében. Magyar (1936) mérései szerint a fehér nyár (sarj is) igen intenzív párologtatást folytat, felülmúlva az alföldi homoktalajokon növő más fafajokat. Ebben fontos szerepe lehet a *P. alba* klonális gyökérkapcsolat-rendszerének.

Terepkísérletünkben a három vizsgált fajnál tehát, a hőellátottságnak tavasszal kimutatható pozitív hatása volt a levelek morfológiájára.

### Kapcsolat a csapadékellátottsággal

Tavasszal, a megelőző időszak esőmentes napjainak száma és a levélterület között szoros negatív összefüggést kaptam a *P. alba*-nál (csak az áprilisban és májusban mért leveleknél:  $R = -0,83$ ;  $p < 0,0001$ ) és a *F. vaginata*-nál ( $R \leq -0,49$ ;  $p \leq 0,0002$ ), míg a *C. dactylon*-nál nem volt szignifikáns kapcsolat. A levelek megnyúltsága a *P. alba*-nál nem változott a csapadégmentes napok számának emelkedésével, a *C. dactylon*-nál viszont – a várttal ellentétben – szignifikánsan csökkent ( $R = -0,51$ ;  $p < 0,0001$ ).

A júniusban mért levelek területe és a mintavételt megelőző 7 hónap (az előző év novemberétől az adott év májusáig) havi csapadékösszegeinek a teljes VULCAN vizsgálati időszak (2001-2008) havi átlagaitól számított eltéréseinek összege között (kevert modellű) lineáris összefüggés mutatkozott a *P. alba*-nál ( $R = 0,86$ ;  $p < 0,0001$ ) és a *C. dactylon*-nál ( $R = 0,54$ ;  $p = 0,003$ ). Ugyanebben a *F. vaginata*-nál nem volt szignifikáns kapcsolat ( $R = 0,17$ ;  $p = 0,401$ ). Az összefüggés alapján, a fehér nyárnál mintegy 100 mm-es téli és tavaszi csapadékhiány mellett kb. feleakkora méretű (4 cm<sup>2</sup>-es) levelek fejlődtek ki nyár elejére, mint átlagos csapadékjárás esetén az év hasonló időszakában. Ugyanilyen mértékű és időzítésű szárazság a *C. dactylon* levélterületét mindössze 22%-kal csökkentette (kb. 1,8 cm<sup>2</sup>-re). Ugyanakkor, 50 mm-rel több csapadék ebben az időszakban a *P. alba*-nál 25%-kal, a *C. dactylon*-nál 11%-kal nagyobb területű levelek kifejlődését eredményezte. A levél megnyúltsága nem mutatott szignifikáns kapcsolatot a havi átlagos csapadékmennyiségtől számított eltérések héthónapos összegével a *P. alba*-nál ( $R = 0,03$ ;  $p = 0,895$ ) és a *C. dactylon*-nál ( $R = 0,06$ ;  $p = 0,759$ ).

A júliusban és augusztusban mért levelek mérete, a megelőző 10 ill. 28 napos időszak esőmentes napjainak nagyobb számával nem változott a *F. vaginata*-nál, míg a *P. alba*-nál és a *C. dactylon*-nál meglepő módon, szignifikánsan növekedett ( $R \geq 0,42$ ;  $p \leq 0,0007$ ; III.1. táblázat). A *C. dactylon*-nál a levelek megnyúltsága is pozitív kapcsolatot mutatott a csapadék-

mentes napok számával ( $R = 0,50$ ;  $p < 0,0001$ ), a *P. alba*-nál ugyanakkor nem adott szignifikáns összefüggést.

A kapott eredmények alapján, a három faj levélmorfológiájának a nedvességellátottságra adott válasza – a hőösszeggel mutatott kapcsolatukhoz képest – nagyobb változatossággal bírt. A sekély gyökérzetű *F. vaginata*-nál a tavaszi levelek megnyúlásos növekedését a rövid távú vízhiány korlátozta. Ennek mértékét jelentős részben a levelek kifejlődése időszakának aktuális csapadékellátottsága határozza meg, és elsősorban a talaj felső rétegének szárazodásában jelentkezett. Ezt mutatja a feltalaj 6 cm-es rétegének térfogat %-os nedvességtartalma és az esőmentes napok száma közötti szoros negatív kapcsolat tavasszal ( $R \leq -0,41$ ;  $p < 0,0001$ ; III.1. táblázat). A mélyebben gyökerező *C. dactylon* leveleinek méretbeli növekedése ugyanakkor a hosszabb távú, több hónapos csapadékhiánnyal szemben mutatkozott érzékenynek. A három faj közül leginkább a *P. alba* levélterülete módosult, amelynek növekedését visszavetette mind a megelőző közel egy hónap, mind pedig egy hosszabb időszak esőhiánya. A rövid távú negatív hatás háttérben feltehetően meghatározó szerepet játszott a növény jelentős transzpirációs igénye. Ennek kielégítését tovább nehezíthette, hogy a mélyebb talajrétegekben elhelyezkedő gyökérzóna vízkészlete (is) fokozatosan kimerülhetett a tartós, több hónapos aszályok nyomán. Megnyúltabb és/vagy kisebb területű levelek képzése révén ugyanakkor, a *P. alba* és a *C. dactylon* hatékonyabb vízhasznosításra tehet szert magas besugárzásnál és hőellátásnál, ill. az aktuális vagy a kumulatív csapadékhiány fokozódásakor. Egyrészt egy kisebb levél a sarjankénti, ill. a hajtásonkénti összes párologtató felületet kisebb mértékben növeli, ezáltal mérsékelheti a növény transzpirációs vízvesztését. Emellett a transzpiráció hűtő hatására is kevésbé lehet szükség. A kisebb területű és megnyúltabb leveleknél ugyanis csekélyebb a levél felszíne és a külső légtér közötti határréteg-ellenállás a légáramlással szemben, így a hő jelentős része eltávozhat konvektív hőáramlás útján (Lambers et al. 1998, Nobel 1983). Kisebb területű levelek fejlesztése hosszabb távon azonban – a szén-asszimilációs felület csökkenésén keresztül – a növény vegetatív növekedésének és fitomassza-termelésének mérséklődését is eredményezheti. Imada et al. (2008) üvegházi kísérletükben, eltérő mélységű talajvíz mellett nevelt *P. alba* csemétéken pozitív összefüggést mutattak ki a sarjankénti levélterület és a teljes növényi biomassza között.

A várakozásaimmal ellentétes eredmények, így az esőhiány gyakoriságának növekedésével a levél nagyobb méretének (a *P. alba*-nál és a *C. dactylon*-nál nyáron) és kevésbé megnyúlt alakjának (a *C. dactylon*-nál tavasszal) magyarázata egyelőre nem világos. Ezek az összefüggések feltehetően nem tényleges közvetlen kapcsolatot tükröznek, hanem háttérükben az időjárásnak és a talaj vízforgalmának más, általam nem vizsgált változóinak hatása állhat. A há-

rom faj levélmorfológiai válasza ugyanakkor azt is jelzik, hogy a levél területi növekedésére elsősorban a tavaszi (április-május) időszak hő- és csapadékkellátottsága és/vagy az azt megelőző (késő őszi-kora tavaszi) hónapok nedvességviszonyai meghatározók. Amennyiben nyár közepére (július-augusztus) új levelek fejlődtek ki (a két fűfajnál), a megelőző hetek száraz időjárása nem korlátozta a levélnövekedést. A kapott válaszok utalnak továbbá arra is, hogy ugyanazon időjárási tényező (pl. csapadékkellátottság) hatása eltérő lehet más időléptékben.

Érdekes eredmény, hogy a *C. dactylon*-nál ebben a terepkísérletben a levél területe, és különösen alakja viszonylag jelentősen módosult a vizsgált időjárási tényezők hatására. Ezzel szemben az eltérő fotoszintézis típusú ( $C_3$ -as és  $C_4$ -es) és terjedési hajlamú pázsítűfajokat összehasonlító vizsgálatunkban, ugyanezen faj levélmorfológiájának mérsékelt variációját tapasztaltuk kontrasztos környezetben (lásd a II.2.2. fejezetben). Az ellentmondás magyarázatának része lehet, hogy a két kísérletben más-más környezeti tényező (pl. fényklíma, hőmérséklet, nedvességellátottság), ill. ezek kölcsönhatása lehetett elsődlegesen meghatározó, amelyek megváltozásának hatására a levél morfológiája eltérő mértékben képes módosulni. Az előző bekezdésben tett megállapításokat is figyelembe véve az eredményeket befolyásolhatta az is, hogy az abiotikus tényezők hatását esetenként eltérő időskálán vizsgáltuk (pl. a megelőző napok, hetek, ill. hónapok alatt). Továbbá, a morfológiai válaszokat nem azonos évszakban olvastuk le a két kísérletben (pl. tavasszal, nyáron, ill. a kiegyenlítettebb évszaki klímájú növénynevelőben).

Prieto et al. (2009) a klíma melegedését terepkísérletünkkel azonos mértékben szimulálták más európai cserjés ökoszisztémákban is. Vizsgálatukban az uralkodó mediterrán cserjefajoknál az új hajtások korábbi megjelenését észlelték tavasszal a megelőző hónapok csapadékösszegének és/vagy (minimum- ill. átlag)hőmérsékletének növekedésével. Eredményeinkhez hasonlóan a levél alakja ugyancsak módosult – nagyobb mértékű területi aszimmetriát mutatott – a növekedésre alkalmas hónap középhőmérsékletének csökkenésével a fásszárú *Betula pubescens*-nél (Valkama & Kozlov 2001), ill. a tenyészidőszak csapadékösszegének mérséklődésével a *Vaccinium myrtillus*-nál (Llorens et al. 2002). Utrillas & Alegre (1997) rövidebb és keskenyebb, azaz kisebb méretű levelek kifejlődését tapasztalta a kísérleti területükön vízhiánynak (természetes csapadékjárásnak) kitett *C. dactylon*-nál az öntözött kontrollhoz képest. A *F. vaginata*-nál, a fücsomók méretében és a fitomassza föld feletti és föld alatti megoszlásában találtak jelentős változatosságot az évelő nyílt homokpusztagyep gönyűi és fülöpházi állományai között egy ÉNy-DK irányú szemiariditási gradiens mentén (Kovács-Láng et al. 2006c, Lhotsky et al. 1999).



## A levelek szerkezete

### Összefüggések a növekedési hőösszeggel

A fajlagos levéltömeg (LMA) tavasszal mindhárom fajnál szignifikánsan emelkedett a hőösszeg növekedésével ( $p < 0,0001$ ; III.1. táblázat). Ez az emelkedés a *P. alba*-nál markánsabb volt ( $R = 0,76$ ), mint a *F. vaginata*-nál ( $R = 0,59$ ) és a *C. dactylon*-nál ( $R = 0,53$ ). A csilagpázsit fajlagos levéltömegének mérsékeltbb gyarodása háttérben az állhat, hogy ennél a fűnél az LMA két komponensének kapcsolata a hőösszeggel ellentétes irányú volt. A levéllemez átlagos szöveti sűrűsége (LD) szignifikánsan növekedett ( $R = 0,66$ ;  $p < 0,0001$ ), ennek hatását mérsékelte a levélvastagság (LT) csökkenése ( $R = -0,33$ ;  $p = 0,003$ ). A *P. alba*-nál a fajlagos levéltömeg mindkét összetevője növekedett a hőösszeggel: az LD nagyobb mértékben ( $R = 0,65$ ;  $p < 0,0001$ ), mint az LT ( $R = 0,29$ ;  $p = 0,009$ ). Vagyis az LMA gyarodása a *P. alba*-nál elsősorban, a *C. dactylon*-nál kizárólag a levelek tömörebb szöveti szerkezetéből adódott.

Nyáron a *F. vaginata* fajlagos levéltömege emelkedett a hőösszeg növekedésével; a tava-színál kisebb mértékben, ám szignifikánsan ( $R = 0,35$ ;  $p = 0,001$ ). Ezzel a környezeti változó-val a *P. alba*-nál csak a levéllemez vastagsága mutatott pozitív összefüggést ( $R = 0,34$ ;  $p = 0,002$ ). Az LMA-ban ez nem eredményezett kimutatható növekményt, az LD ellentétes irányú trendje miatt ( $R = -0,28$ ;  $p = 0,012$ ). A *C. dactylon*-nál nyáron egyik levélszerkezeti mutató sem változott a hőösszeggel.

Ezek az eredmények összhangban vannak azzal, hogy a varianciaforrások elemzése során a HÓNAP hatása erősnek bizonyult a vizsgált fajok levélszerkezetére (F.2. táblázat), és megerősítik a levélstruktúra hónapok közötti és évszakos változásait (lásd a III.2.1. fejezetben). A nagyobb fajlagos tömegű levelek kifejlődése a tavasz folyamán, ill. tavaszról nyárra gyakori jelenség hazai szárazgyepek és erdőssztyepek élő lágyszárú és fásszárú fajainál (Almádi 1985, Kalapos 1994, Mojzes et al. 2003, Veres 2004). Több fajok közötti összehasonlító vizsgálatban – az LMA két komponense közül – ugyancsak az átlagos szöveti denzitás különbségét találták elsősorban felelősnek az LMA varianciájáért (Castro-Díez et al. 2000, Garnier & Laurent 1994, van Arendonk & Poorter 1994). Van példa a levélvastagság meghatározó szerepére is a fajlagos levéltömeg különbsége háttérben fásszárú fajok között (Niinemets 1999), vagy a vizsgálatunkban szereplő tömegesen terjedő pázsitfűveknél kontrasztos környezetben (lásd a II.2.2. fejezetben). A tömörebb levélszerkezet kifejlődését több tényező okozhatta. A nagyobb besugárzás és a hosszabb nappalok lehetővé tették fejlettebb asszimiláló parenchima megjelenését (pl. a sejtek nagyobb részesedését az intercelluláris lég-

tér rovására; Jurik et al. 1982, Niinemets 1999), a nem-szerkezeti szénhidrátok (raktározott keményítő és oldható cukrok) nagyobb mennyiségét az intenzívebb szénasszimiláció következtében, vagy több N beépülését a levélbe. A *Populus tremula*-nál (Mandre et al. 1998), valamint egy 14 fűfajjal végzett interspecifikus összehasonlításban (van Arendonk & Poorter 1994) a levél fajlagos tömege pozitív összefüggést mutatott a nem-strukturális szénhidrátok mennyiségével és a levél N tartalmával. Vizsgálatunkban, a levélvastagság csökkenését a *C. dactylon*-nál az magyarázhatja, hogy a magasabb léghőmérséklet által okozott nagyobb párologtatási igény és átmeneti vízhiány csökkenthette a levélszöveti sejtek turgorát és ezáltal megnyúlásos növekedését. Ez ugyanakkor több apróbb, vastagabb falú sejt kifejlődését eredményezhette a levélben, így hozzájárulhatott nagyobb átlagos szöveti sűrűségükhöz. Utrillas & Alegre (1997) a mezofillum és a nyalábhüvely parenchima sejtek méretét kisebbnek találta, és az utóbbi sejt típusban vastagabb sejtfal képződését mutatta ki a *C. dactylon* leveleiben szárazságstressz hatására. Számos vizsgálatban találtak pozitív összefüggést a sejtfaalak részesezése és az átlagos levéldenzitás (vagy a fajlagos levéltömeg) között (Castro-Díez et al. 2000, Garnier & Laurent 1994, Niinemets 1999). Ugyanakkor a *P. alba*-nál, a tavaszi hőösszeg emelkedésével vastagabb levelek kifejlődése azzal függhet össze, hogy mérséklődhetett a sejtmeinyúlásnak, így a levél vastagságbeli növekedésének alacsony hőmérsékleti korlátja.

### Kapcsolat a csapadékellátottsággal

A tavasszal (június elejéig) kifejlődött levelek vizsgált szerkezeti mutatói (LMA, LT, LD) egyik fajnál sem adtak szignifikáns összefüggést a megelőző időszak esőmentes napjainak számával (III.1. táblázat). E mutatók közül nyáron (július-augusztus), egyedül a *F. vaginata* fajlagos levéltömege mutatott szignifikáns (negatív) kapcsolatot ezzel a környezeti változóval ( $R = -0,34$ ;  $p = 0,002$ ). A júniusban mért levelek fajlagos tömege a megelőző 7 hónap havi átlagos csapadékmennyiségeihez viszonyított kumulatív hiányának (a negatív irányú havi eltérések összegének) csökkenésével a *P. alba*-nál emelkedett ( $R = 0,50$ ;  $p = 0,0004$ ), a *C. dactylon*-nál enyhén csökkent ( $R = -0,38$ ,  $p = 0,008$ ), a *F. vaginata*-nál nem változott szignifikánsan ( $R = 0,23$ ;  $p = 0,12$ ). Az LMA két összetevője közül a *P. alba*-nál az LD szignifikánsan növekedett ( $R = 0,47$ ;  $p = 0,001$ ), a levélvastagság nem módosult lényegesen ( $R = 0,02$ ;  $p = 0,876$ ). A *C. dactylon*-nál az LMA egyik komponense sem mutatott szignifikáns összefüggést a megelőző 7 hónap csapadékellátottságát leíró változóval (az LT-nél  $R = 0,01$ ;  $p = 0,955$ ; az LD-nél  $R = -0,10$ ;  $p = 0,537$ ).

A három faj levélszerkezetének a nedvességellátottságra adott válasza eltérő volt. A sekélyen gyökerező *F. vaginata* leveleinek fajlagos tömegét elsősorban az aktuális (a megelőző kb. egyhónapos) csapadékellátottság befolyásolta. A talaj mélyebb rétegeinek vízkészletéhez hozzáférő *P. alba* és *C. dactylon* levélstruktúrájában ugyanakkor a hosszú távú (több hónapos) csapadékbevétel hatása tükröződött. E két utóbbi fajnál az LMA ellenkező irányban változott: a *C. dactylon*-nál gyarapodott, a *P. alba*-nál csökkent a vízhiány fokozódásával. A *F. vaginata*-nál az LMA csökkenése a szárazság növekedésével, részben a megtermelt vagy a levélben raktározott szénhidrátok kisebb mennyiségével függhet össze. Tartósabb időszakos vízhiány esetén ugyanis a gázcsereyilások szűkebbre záródhattak, s így a fotoszintézis visszafogottabb ütemben folyhatott. Ez kevesebb asszimilátum termelését és levélben épülését tehetné lehetővé. Az alacsonyabb LMA-hoz ennél a fűnél hozzájárulhatott a kis molekulású és mobilis szénhidrátok (pl. szacharóz, hexózok) felhalmozódása a levélben, a magasabb polimerizációs fokú szacharidok (raktározott keményítő, fruktán) rovására. Ez gyakori növényi válasz a szárazságstresszre az ozmotikus potenciál csökkentése és a szerves anyagok exportjának fenntartása érdekében (Dickson & Tomlinson 1996, Karsten & MacAdam 2001, Spollen & Nelson 1994). (Noha egyes vizsgálatokban a szénhidrátok ezzel ellentétes irányú mennyiségi változásait /fruktánok akkumulációját, mono- és oligoszacharidok csökkenését/ észlelték vízhiány hatására /Thomas & James 1999/.) Az idézett szerzők azt is hangsúlyozzák, hogy a szárazság fokozódása lassítja új levelek növekedését és kifejlődését. Ez negatív visszacsatolással csökkentheti az asszimilátumok szállítását a fiatal levelekbe a hajtás idősebb részeinek és a gyökér javára. Ilyen mechanizmus szerepet játszhatott abban, hogy kísérletünkben kisebb denzitású és/vagy fajlagos tömegű levelek fejlődtek ki a *F. vaginata*-nál, valamint egy hosszabb időszak (a megelőző 7 hónap) alatt akkumulálódó csapadékhiány hatására a *P. alba*-nál. Imada et al. (2008) vizsgálatukban azt tapasztalták, hogy a talajvíz mélysége – ezáltal a források (víz, ásványi tápanyagok) hozzáférhetősége és a talaj megfelelő átszellőzöttsége – jelentős hatással volt a *P. alba* fajlagos levéltömegére és a sarjankénti levélterületre. (A mi esetünkben a *P. alba* gyökérzete a Homokhátság alatti igen mélyre süllyedt talajvizet /3-4 m; Pálfi 2003/ nem, csupán a kapilláris vízemelés zónáját érheti el.)

Nyár közepén (júliusban és augusztusban) mindhárom faj levélszerkezete kisebb variációt mutatott a megelőző időszak hő- ill. csapadékellátottsága hatására, mint tavasszal (június elejéig). Ebben szerepe lehetett annak, hogy terepi megfigyeléseim szerint a vizsgált fajok levélképzése tavaszról nyárra lelassul, vagy meg is áll (a *P. alba*-nál, ill. pl. 2007. június elején a *F. vaginata*-nál is). Így az egymást követő levélgenerációk – kifejlődésük ideje alatt – nagyobb időjárási különbségeket élhettek meg tavasszal, mint nyáron.

Összefoglalva, a három vizsgált faj közül leginkább a *P. alba* leveleinek területe és fajlagos tömege módosult a hőmérséklet és a csapadékellátottság változásával. A levél morfológiájának és struktúrájának ez a nagyfokú fenotípusos alkalmazkodási képessége hozzájárulhat ahhoz, hogy a növény képes legyen fenntartani szénasszimilációs teljesítményét és növekedését a klimatikus tényezők tér- és időbeli heterogenitása esetén. Ezáltal hozzásegítheti a *P. alba*-t fennmaradásához a prognózisok szerint megváltozott klímán. Az aszályok gyakoriságának növekedésével kisebb területű levelek képzése ugyanakkor hosszabb távon a növényi produkció csökkenését, és a *P. alba* kompetíciós képességének visszaesését eredményezheti. A *C. dactylon*-nál, a levél mérete mellett belső szerkezete is viszonylag jelentős variációval bír, a C<sub>4</sub>-es anyagcsereút által megkövetelt anatómiai megkötöttségek (Sage & McKown 2006) ellenére is. A levél e sajátosságainak módosulási képessége, és különösen alakjának nagyfokú rugalmassága fontos eleme lehet a fenotípus morfológiai alkalmazkodásának változó környezetben. A *F. vaginata* levélmorfológiája és -szerkezete csak rövid távon, a levél kifejlődésének ideje alatt (kb. 4 hét) reagált az időjárási tényezők eltéréseire, ellentétben a másik két vizsgált fajjal. Ez leginkább a magyar csenkesz sekély gyökérzetével és kis kiterjedésű klonális kapcsolatrendszerével függhet össze.

#### A levelek fotokémiai működése

#### A potenciális fotokémiai hatékonyság napi dinamikája

Vizsgálataim során a PSII maximális fotokémiai hatékonysága (Fv/Fm) a déli órákban rendszerint átlagosan 0,7-hez közel, vagy e felett (esetenként 0,8 körül) maradt (F.4-6. táblázatok). Napfelkelte előtt ez a mutató 0,8-hez közeli, vagy annál magasabb volt kezelésektől függetlenül. Néhány esetben kaptam csak ettől eltérő értékeket. 2003. júniusban, 2007. júliusban és 2008. júniusban a két fűfaj kezelt és/vagy kontroll csoportjainál több esetben, valamint a *F. vaginata*-nál 2003. júliusban kezelésektől függetlenül 0,7 alatti (a *C. dactylon*-nál 0,60-0,67; a *F. vaginata*-nál 0,48-0,62 közötti) déli Fv/Fm értékeket mértem átlagosan (F.2. ábra). Ugyanezekben az időpontokban a hajnali Fv/Fm értékek átlaga is gyakran elmaradt a 0,8-tól, a *C. dactylon*-nál rendszerint kisebb mértékben (Fv/Fm<sub>hajnal</sub> ≥ 0,70), mint a *F. vaginata*-nál (Fv/Fm<sub>hajnal</sub> ≥ 0,58).

A kapott eredmények alapján, a *P. alba*-nál vizsgálatunk 6 évében (2003-2008), a két fűfajnál pedig – 2007 júliusát és 2008 júniusát kivéve – 2004 és 2008 között az Fv/Fm mérsékelt nappali csökkenést és hajnalra tökéletes helyreállást mutatott. Ez arra utal, hogy a fénygátlást kivédő, nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltó mechanizmusok hatékonyan tudták elve-

zetni a fotokémiai rendszert potenciálisan károsító, felesleges befogott fényenergiát hő formájában. A 2003 nyarán, továbbá 2007. júliusban és 2008. júniusban mért alacsony déli és hajnali értékek a *F. vaginata*-nál és (kisebb mértékben) a *C. dactylon*-nál, a PSII maximális fényhasznosítási hatékonyságának tartós csökkenését jelzik. Valószínű, hogy 2003-ban a rendkívüli erősségű és szokatlan időzítésű (márciustól július közepéig tartó) aszály és a kora nyári meleg időjárás korlátozta a két fűfaj – különösen a *F. vaginata* – potenciális fotokémiai teljesítményét (III.4a-b. és III.5a. ábra; a mérések napján 31,4-39,6 °C-os hőmérsékleti maximumok voltak 20 cm magasságban). Érdekes, hogy alacsony Fv/Fm értékek 2008 júniusában és 2007 júliusában is előfordultak a két fűfajnál – nemcsak a szárazságkezelt, hanem a kontroll vagy a hőkezelt csoportokban is – noha e két időpontban rendre csupán 3, ill. 10 esőmentes nap telt el egymás után a méréseket megelőzően (III.5e-f. ábrák). A napi maximumhőmérséklet azonban ezeken a napokon 36,4 °C és 40,6 °C között alakult a gyepszint magasságában. Feltételezhető ezért, hogy ezekben az időpontokban az alacsony fotokémiai hatékonyságot a jelentős párologtatási igény okozta, az erős direkt besugárzás következtében. Ennek nyomán a növényekben az időszakos vízhiány fokozottabbá, a szénanyagcsere pedig visszafogottabbá válhatott. Megerősíti ezt a feltételezést, hogy a *F. vaginata*-nál tavasszal ( $R = -0,40$ ;  $p = 0,002$ ), a *C. dactylon*-nál nyáron ( $R = -0,39$ ;  $p = 0,0005$ ) negatív összefüggéseket kaptam a PSII maximális fotokémiai hatékonyságának déli értéke és a mérési napok napi csúcshőmérséklete között (III.2. táblázat). A *F. vaginata*-nál a 2007 júliusában mért extrém alacsony napnali Fv/Fm érték a szárazságkezelt parcellákban (0,48; F.2c. ábra) ugyanakkor a magas hőmérséklet és az ezzel párosuló 100 napos összefüggő esőszünet együttes hatásának eredménye lehet. Ebben az időpontban, valamint 2003-ban a fűfaj alacsony déli Fv/Fm értékeket mutató csoportjaiban a fényinkubált levélen mért aktuális fotokémiai fényhasznosítás hatékonysága ( $\Phi_{PSII}$ ) is kisebb (0,11 és 0,17 közötti) volt, mint a többi mérési napon (0,18-0,36; F.5. táblázat). Az alacsony fotokémiai teljesítmény, valamint a déli Fv/Fm csökkenés csupán részleges helyreállása hátterében két jelenség állhat. Az egyik a szigorú értelemben vett fénygátlás (fotoinhibíció), amikor a fotokémiai rendszer irreverzibilis fénykárosodását a javító mechanizmusok nem tudták helyreállítani az éjszaka folyamán. A másik lehetőség, hogy a fénygátlás megakadályozásáért felelős védőpigmentek magas szintje tartósan fennmaradt a hajnali órákra is. Számos növényfajon végzett kísérletes vagy termőhelyi vizsgálat eredménye igazolja ugyanis, hogy a karotinoidok, és közöttük különösen a xantofill (VAZ) ciklus reverzibilis egymásba átalakulásra képes pigmentjei (violaxantin- anteraxantin-zeaxantin), fontos szerepet töltenek be a felesleges gerjesztett energia elvezetésében, azaz a klorofill fluoreszcencia nem-fotokémiai kioltó mechanizmusában. Ezáltal a fotokémiai rendszer védelmét szolgálják a ma-

gas besugárzás károsító hatásával szemben (Björkman & Demmig-Adams 1994, Demmig et al. 1988, Demmig-Adams & Adams 1996, Kubien & Sage 2004, Mészáros & Veres 2006, Veres 2004, Veres et al. 2005, 2006, Weng et al. 2006). A fényvédő karotinoidok de-epoxidált állapotú formáinak (zeaxantin és anteraxantin) tartósan magas szintjét általában több stressztényező (pl. magas fényintenzitás és szárazságstressz) együttes jelenlétében tapasztalták (Demmig et al. 1988, Demmig-Adams & Adams 1996, Björkman & Demmig-Adams 1994). A fenti két mechanizmus relatív hozzájárulása az éjszakai relaxáció hiányához azonban, csupán az Fv/Fm kinetikája alapján, nem állapítható meg (Logan et al. 2007).

#### A fotokémiai hatékonyság összefüggése a meteorológiai tényezőkkel

A kevert modellű többváltozós regressziós elemzés eredményei alapján általánosságban megállapítható, hogy a levél fotokémiai működése és a meteorológiai tényezők kapcsolatában jelentős variáció mutatkozott a három vizsgált faj között. A két C<sub>3</sub>-as faj markánsabb választ (több szignifikáns összefüggést) adott a méréseket megelőző időszakok csapadékellátottságára (a *F. vaginata*) és/vagy hőmérsékleti viszonyaira (a *F. vaginata* és a *P. alba*), mint a C<sub>4</sub>-es *C. dactylon* (III.2. táblázat).

#### Hőmérsékleti válaszok tavasszal

Tavasszal, a mért klorofill fluoreszcencia indukciós paraméterek szoros kapcsolatot mutatnak a hőmérsékleti változókkal a két C<sub>3</sub>-as fajnál. Ezek az összefüggések a *F. vaginata*-nál elsősorban magas, a *P. alba*-nál alacsony hőmérsékleti limitációt tükröztek. A PSII potenciális fotokémiai hatékonyságának hajnali maximuma (Fv/Fm<sub>hajnali</sub>) a *P. alba*-nál szignifikánsan és meredeken emelkedett a mérési napok minimumhőmérsékletének növekedésével (R = 0,51; p = 0,0001; III.2. táblázat). Az Fv/Fm<sub>hajnali</sub> 0,8 vagy ennél magasabb értékei alapján ez az eredmény azt jelzi, hogy az alacsony hajnali hőmérséklet ( $\geq 1,6$  °C) tavasszal nem korlátozta ugyan a PSII potenciális fotokémiai hatékonyságának helyreállítását az éjszaka folyamán optimális, 0,8 körüli értékére, de az optimálishoz közeli tartományon belül kis mértékben csökkentette napi maximumát ennél a hőigényes fajnál. A PSII aktuális fényhozama ( $\Phi$ PSII) a megelőző 28 nap növekedési hőösszegével mutatott hasonló mértékű, pozitív kapcsolatot (R = 0,46; p = 0,0002). A  $\Phi$ PSII két komponense – a PSII antennák fényenergia átalakítási hatékonysága gerjesztett energiává (Fv'/Fm') és a gerjesztett energia fotoszintetikus elektrontranszport láncban hasznosulni képes hányada (qP) – közül ez elsősorban az Fv'/Fm' emelkedéséből adódott (R = 0,57; p < 0,0001). A qP növekedése nem volt szignifikáns. Ezzel párhuz-

zamosan, a hő formájában eltávozó felesleges gerjesztett energiahányad (az ennek számszerűsítésére leggyakrabban használt NPQ mutató) szignifikánsan csökkent a hőösszeggel ( $R = -0,47$ ;  $p = 0,0001$ ). Ez azt mutatja, hogy magasabb hőösszegeknél a levél nagyobb hatékonysággal alakítja a befogott fényenergiát nagyenergiájú szénvegyületekké. (Az NPQ és a  $T_{\min}$  erős pozitív kapcsolatára  $R = 0,52$ ;  $p < 0,0001$ / ugyanakkor nem világos a magyarázat.) Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a hőmérséklet hajnali minimumainak és napi átlagainak a klímaváltozással várható emelkedése, a *P. alba*-nál az Fv/Fm tökéletesebb éjszakai relaxációját és az aktuális fotokémiai aktivitás fokozódását eredményezhetik tavasszal. A napi maximumhőmérséklettel ugyanakkor az Fv'/Fm' szoros negatív összefüggést mutatott ( $R = -0,46$ ;  $p = 0,0002$ ). Ennek egy feltételezett magyarázata, hogy a növény fokozottabb transpirációs igénynek és átmeneti szöveti vízhiánynak lehetett kitéve rendkívüli kánikulai napokon, amelyek többször is előfordultak mérési időszakunk tavaszain (pl. 2003-ban és 2007-ben). Ez a hatás azonban nem volt olyan jelentős, hogy a potenciális és aktuális fotokémiai hatékonyság (Fv/Fm<sub>dél</sub>, Fv/Fm<sub>hajnal</sub>, ΦPSII) szignifikáns csökkenését eredményezze.

A hidegtűrő *F. vaginata* fotokémiai teljesítményére a szokatlanul nagy napi hőség ilyen korlátozó hatása markánsabban (több mért változóban) jelentkezett, mint a hűvös hajnaloké (alacsony  $T_{\min}$ ; III.2. táblázat). Ezért a fűfaj fotokémiai működésére várhatóan nem lesz kedvező hatással a hőmérséklet klímaprognózisoknak megfelelő, mérsékelt emelkedése tavasszal. Ugyanakkor a téli időjárás enyhébbé és csapadékosabbá válásával (Bartholy et al. 2006) korábbra tolódhat a növény aktivitásának csúcsidezősaka. A napi maximumhőmérséklettel a nap-pali potenciális és az aktuális fotokémiai hatékonyság egyaránt erős negatív kapcsolatot mutatott (Fv/Fm<sub>dél</sub>:  $R = -0,40$ ;  $p = 0,002$ ; ΦPSII:  $R = -0,57$ ;  $p < 0,0001$ ). Az utóbbihoz a ΦPSII mindkét összetevője hozzájárult (Fv'/Fm':  $R = -0,56$ ;  $p < 0,0001$ ; qP:  $R = -0,44$ ;  $p = 0,0007$ ). Az Fv/Fm hajnali értéke (Fv/Fm<sub>hajnal</sub>) és déli depressziója (Fv/Fm<sub>depr</sub>) nem változott szignifikánsan a hőmérséklettel (III.2. táblázat). A nem-fotokémiai útra terelődő gerjesztett energiahányad kifejezésére Demmig-Adams et al. (1996) által bevezetett alternatív mutató, a disszipáció (D) viszont szignifikánsan emelkedett a napi csúchőmérséklet növekedésével ( $R = 0,56$ ;  $p < 0,0001$ ). Ez a fotoszintetikus apparátus fokozottabb fényvédelmét jelzi. Nem zárható ki azonban, hogy ez a védekező mechanizmus egyes esetekben nem bizonyult elégségesnek a fotokémiai rendszer irreverzibilis fénykárosodásának elkerülésére. (Az Fv'/Fm' és a D mutató ellentétes előjelű, abszolút értéküket tekintve azonos meredekségű összefüggései az időjárási változókkal a számítás módjából adódtak:  $D = 1 - Fv'/Fm'$ .) Az NPQ és a  $T_{\max}$  összefüggése ugyanakkor nem volt szignifikáns. Ez Logan et al. (2007) megállapítását erősíti meg, miszerint a D pontosabban becsüli a nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás mértékét, mint az

NPQ, amennyiben az Fv/Fm értéke az optimálisnál (~ 0,8) jelentősen alacsonyabb marad a hajnali órákra is. Tavaszi méréseim során ilyen 2003 júniusában tapasztaltam a *F. vaginata*-nál (F.2a. ábra). A forró tavaszi napok közvetett, nedvességlimitáción keresztül érvényesülő hatása mellett szól, hogy a feltalaj nedvességtartalma erős szignifikáns negatív összefüggést mutatott a napi csúcshőmérséklettel ( $R = -0,57$ ;  $p < 0,0001$ ; III.2. táblázat). A fotokémiai fluoreszcencia kioltás a megelőző közel egy hónap hőösszegével is csökkent ( $R = -0,38$ ;  $p = 0,004$ ). A napi minimumhőmérséklet növekedésével viszont ez a változó szignifikánsan emelkedett ( $R = 0,45$ ;  $p = 0,0004$ ), ami az alacsony hőmérséklet (hűvös tavaszi éjszakák) enyhe korlátozó hatásának jele lehet. A  $\Phi$ PSII ugyanakkor legfeljebb csak trend jelleggel változott a fenti két hőmérsékleti mutatóval (a hőösszeggel  $R = -0,23$ ;  $p = 0,092$ ; a  $T_{\min}$  változóval:  $R = 0,33$ ;  $p = 0,011$ ).

A *C. dactylon* fotokémiai működésének tavaszi hőmérsékleti válasza mérsékelt volt, és nem tükrözte egyértelműen sem az alacsony, sem a magas hőmérséklet negatív hatását. Szignifikáns, ám egymással ellentétes irányú összefüggést csak az Fv/Fm déli depressziója és a nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás mutatott a napi maximumhőmérséklettel: az Fv/Fm<sub>depr</sub> emelkedett ( $R = 0,34$ ;  $p = 0,009$ ), az NPQ csökkent ( $R = -0,44$ ;  $p = 0,0002$ ) a  $T_{\max}$  növekedésével. Az Fv/Fm déli és hajnali értékek kapcsolata ezzel a változóval csupán tendenciózus volt ( $p = 0,059$ ). Ez összhangban van azzal, hogy a potenciális fotokémiai fényhasznosítás hatékonysága (ill. annak éjszakai regenerációja) kisebb mértékben maradt el az optimálistól ennél a fajnál, mint a *F. vaginata*-nál (F.2a. és F.2d. ábra). Az elnyelt fényenergia hő formájában eltávozó hányadának másik mutatója (D) nem változott a hőmérséklettel (III.2. táblázat). Valószínű, hogy a *C. dactylon*-nál a D paraméter nem becsülte pontosabban a hődisszipáció mértékét az NPQ-val összehasonlítva (ellentétben a *F. vaginata*-val). Ugyancsak eltérően a *F. vaginata*-nál és a *P. alba*-nál tapasztaltaktól, meglepő, hogy ennél a hőigényes  $C_4$ -es fűnél nem volt kimutatható a tavaszi hideg hajnalok fotokémiai teljesítményt visszafogó hatása. A napi minimumhőmérséklettel ugyanis egyik mért klorofill fluoreszcencia indukciós paraméter sem mutatott szignifikáns összefüggést.

A hőmérsékleti változókkal ellentétben, az esőmentes időszak hossza és a levél fotokémiai működését leíró mutatók között nem kaptam szignifikáns összefüggést egyik vizsgált fajnál sem (III.2. táblázat). Ez arra utal, hogy a tavaszi csapadékellátottság nem korlátozta a fotokémiai teljesítményt, még a sekély gyökérzetű *F. vaginata* esetében sem. Noha a felső 6 cm-es talajréteg térfogat %-os nedvességtartalma már ebben az időszakban (és nyáron is) szignifikánsan és erőteljesen csökkent az esőszünet időtartamának elhúzódásával ( $R \leq -0,39$ ;  $p \leq 0,001$ ).



Más vizsgálatokban, hőigényes trópusi, szubtrópusi cserjefajoknál kimutatták az alacsony hőmérséklet korlátozó (ill. a hőkezelés kedvező) hatását az Fv/Fm hajnali maximumára (Flexas et al. 2001, Llorens et al. 2003, Weng et al. 2006). A potenciális és/vagy az aktuális fotokémiai hatékonyság (Fv/Fm, ill.  $\Phi$ PSII) visszaesését ugyancsak tapasztalták C<sub>3</sub>-as és C<sub>4</sub>-es kontinentális sztyeppfüveknél (Liu & Osborne 2008), valamint a C<sub>4</sub>-es *Muhlenbergia glomerata*-nál (Kubien & Sage 2004) alacsony nevelési hőmérséklet (chilling stress) hatására.

<b><i>Cynodon dactylon</i></b>								
Változó	Hősszeg		T <sub>min</sub>		T <sub>max</sub>		Esőmentes időszak	
	Tavaszi	Nyár	Tavaszi	Nyár	Tavaszi	Nyár	Tavaszi	Nyár
Fv/Fm <sub>dél</sub>	0,14	-0,13	-0,15	0,16	-0,23	<b>-0,39***</b>	-0,03	0,10
Fv/Fm <sub>hajnal</sub>	-0,24	-0,14	0,16	0,00	0,25	0,07	-0,10	-0,08
Fv/Fm <sub>depr</sub>	-0,12	0,04	0,25	-0,09	<b>0,34**</b>	<b>0,42***</b>	-0,13	-0,06
ΦPSII	-0,21	-0,21	-0,09	-0,13	0,09	0,04	-0,10	-0,16
Fv/Fm'	0,03	-0,13	-0,15	-0,17	0,00	0,00	-0,01	0,06
qP	-0,29	-0,20	-0,01	-0,12	0,13	0,07	-0,11	-0,24
NPQ	0,27	-0,07	0,10	0,00	<b>-0,44***</b>	-0,20	0,02	0,27
D	-0,03	0,13	0,15	0,17	0,00	0,00	0,01	-0,06
V/V%	-0,09	<b>0,44***</b>	0,23	<b>0,33**</b>	-0,27	<b>-0,35**</b>	<b>-0,39***</b>	<b>-0,57***</b>

<b><i>Festuca vaginata</i></b>								
Változó	Hősszeg		T <sub>min</sub>		T <sub>max</sub>		Esőmentes időszak	
	Tavaszi	Nyár	Tavaszi	Nyár	Tavaszi	Nyár	Tavaszi	Nyár
Fv/Fm <sub>dél</sub>	-0,17	-0,19	0,13	-0,09	<b>-0,40**</b>	-0,01	0,05	<b>-0,63***</b>
Fv/Fm <sub>hajnal</sub>	-0,05	<b>-0,33**</b>	0,18	0,07	-0,30	-0,06	0,17	<b>-0,48***</b>
Fv/Fm <sub>depr</sub>	-0,03	-0,03	0,15	0,17	0,16	0,00	0,12	0,14
ΦPSII	-0,23	0,04	0,33	-0,16	<b>-0,57***</b>	0,24	0,00	<b>-0,74***</b>
Fv/Fm'	0,04	-0,14	0,10	0,02	<b>-0,56***</b>	0,06	-0,05	<b>-0,55***</b>
qP	<b>-0,38**</b>	0,27	<b>0,45***</b>	<b>-0,31**</b>	<b>-0,44***</b>	<b>0,37**</b>	0,06	<b>-0,65***</b>
NPQ	0,19	-0,21	0,00	0,06	-0,24	-0,30	-0,10	0,29
D	-0,04	0,14	-0,10	-0,02	<b>0,56***</b>	-0,06	0,05	<b>0,55***</b>
V/V%	<b>0,53***</b>	-0,14	-0,24	0,27	<b>-0,57***</b>	<b>-0,29**</b>	<b>-0,40***</b>	<b>-0,40***</b>

<b><i>Populus alba</i></b>								
Változó	Hősszeg		T <sub>min</sub>		T <sub>max</sub>		Esőmentes időszak	
	Tavaszi	Nyár	Tavaszi	Nyár	Tavaszi	Nyár	Tavaszi	Nyár
Fv/Fm <sub>dél</sub>	0,07	-0,29	0,07	0,25	-0,21	-0,17	0,13	-0,10
Fv/Fm <sub>hajnal</sub>	0,00	<b>-0,48***</b>	<b>0,51***</b>	<b>0,34**</b>	0,13	-0,12	0,06	-0,11
Fv/Fm <sub>depr</sub>	-0,14	0,07	0,21	-0,13	0,31	0,11	-0,13	0,00
ΦPSII	<b>0,46***</b>	<b>-0,44***</b>	-0,20	0,01	-0,26	0,05	-0,19	-0,08
Fv/Fm'	<b>0,57***</b>	<b>-0,41***</b>	-0,24	0,01	<b>-0,46***</b>	-0,03	-0,18	-0,20
qP	0,22	<b>-0,32**</b>	-0,11	0,04	0,04	0,08	-0,15	0,03
NPQ	<b>-0,47***</b>	0,08	<b>0,52***</b>	0,25	-0,17	-0,23	0,06	0,13
V/V%	<b>0,54***</b>	-0,02	<b>-0,36**</b>	0,26	<b>-0,61***</b>	<b>-0,34**</b>	<b>-0,41***</b>	<b>-0,58***</b>

**III.2. táblázat.** A kevert modellű többszörös regressziók parciális korreláció értékei (R) a levél fotokémiai működését leíró mutatói, valamint a talaj felső 6 cm-es rétegének térfogatszázalékos nedvességtartalma (V/V%) és néhány időjárási változó (hősszeg, T<sub>min</sub>, T<sub>max</sub>, esőmentes időszak) között a vizsgálati években (2003-2008) tavasszal (május-június) és nyáron (július-augusztus). Fv/Fm<sub>dél</sub>: a PSII maximális fotokémiai hatékonysága a déli órákban; Fv/Fm<sub>hajnal</sub>: ugyanez napfelkelte előtt; Fv/Fm<sub>depr</sub>: az Fv/Fm nappali csökkenésének mértéke hajnali maximumához képest (%); ΦPSII: a PSII aktuális fényhozama; Fv/Fm': a PSII antennák fényenergia befogási hatékonysága; qP: fotokémiai fluoreszcencia kioltás; NPQ: nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás; D: disszipáció (D = 1-Fv'/Fm'). A D mutatót csak a *Festuca vaginata*-nál és a *Cynodon dactylon*-nál alkalmaztunk, amelyeknél előfordultak optimálisnál (~ 0,8) alacsonyabb Fv/Fm<sub>hajnal</sub> értékek (bővebb magyarázatát lásd a szövegben). Hősszeg: a mérést megelőző 28 nap (*F. vaginata*, *Populus alba*), ill. 10 nap (*C. dactylon*) napi középhőmérséklet értékei 5 °C feletti részének összege (°C); T<sub>min</sub> és T<sub>max</sub> a mérési napok napi minimum- ill. maximumhőmérséklete (°C); Esőmentes időszak: a mérést közvetlenül megelőző egybefüggő esőszünet (≤ 4 mm nap<sup>-1</sup>) napjainak száma. A hősszeg különböző időtartamokra számítását a vizsgált fajok eltérő levélképzési fenológiája indokolta (részletesebben lásd a III.1.3.4. és a III.1.4. fejezetben). A *F. vaginata*-nál és a *C. dactylon*-nál feltüntetett talajnedvesség értékek a fűfajok töve mellett, a *P. alba*-nál szereplők növényzettől mentes talajfoltra vonatkoznak. A féllogokkal ellátott parciális korreláció értékek szignifikáns összefüggéseket jeleznek (\*\* p < 0,01 vagy \*\*\* p < 0,001).

### Összefüggések az időjárási tényezőkkel nyáron

A három vizsgált faj fotokémiai működése jelentősen eltérő választ adott az időjárási tényezők nyári változásaira. Míg a *F. vaginata*-nál a mért klorofill fluoreszcencia indukciós változók szoros korrelációt mutattak a megelőző esőmentes periódus hosszával ( $p < 0,0001$ ), a *C. dactylon*-nál és a *P. alba*-nál ezen időszak csapadékkellátottságának nem volt szignifikáns hatása (III.2. táblázat). E két utóbbi fajnál a fotokémiai fényhasznosítás változása csak a hőmérséklettel (a *P. alba*-nál elsősorban a hőösszeggel:  $p \leq 0,004$ , a *C. dactylon*-nál a  $T_{\max}$  mutatóval:  $p \leq 0,0005$ ) függött össze.

#### *A csapadékkellátottság hatása*

A *F. vaginata*-nál a PSII potenciális és aktuális fotokémiai hatékonyságának valamennyi mutatója ( $Fv/Fm_{\text{dél}}$ ,  $Fv/Fm_{\text{hajnal}}$ ,  $\Phi\text{PSII}$ ,  $Fv'/Fm'$ ,  $qP$ ) meredeken csökkent az esőszünet időtartamának növekedésével ( $R \leq -0,48$ ). Ugyanekkor az elnyelt fényenergia fotokémiai reakciókban nem hasznosuló hányadának  $D$  mutatója szignifikánsan emelkedett ( $R = 0,55$ ;  $p < 0,0001$ ). Nem volt viszont szignifikáns kapcsolat az  $Fv/Fm_{\text{depr}}$  és a csapadék nélküli időszak hossza között. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy ennél a fajnál a csapadékvíz táplálta felszínközeli talajréteg vízkészletének fokozatos kimerülése a fotokémiai teljesítőképesség jelentős és maradandó visszaesését okozta, ahogyan a levél  $\text{CO}_2$  asszimilációja ( $A$ ) egyre visszafogottabbá vált az aszály elhúzódásával (Kalapos et al. 2008). Sőt a fotokémiai apparátus olyan mértékű sérülése is bekövetkezhetett, hogy az meghaladhatta a helyreállítás sebességét. A fénykárosodás valószínűleg egyaránt érintette a PSII működő reakcióközpontjainak számát (jellemző mutatója a  $qP$ ) és a fénygyűjtő antennák pigment-protein komplexeit (antennahatékonyság,  $Fv'/Fm'$ ). Szignifikáns negatív összefüggéseket kaptam az  $Fv/Fm$  hajnali értéke és a hőösszeg ( $R = -0,33$ ;  $p = 0,006$ ), valamint a fotokémiai reakciókban hasznosuló befogott fényenergia-hányad ( $qP$ ) és a  $T_{\min}$  között ( $R = -0,31$ ;  $p = 0,007$ ) is. Ezek azt jelzik, hogy a fotokémiai teljesítmény csökkenéséhez, a csapadékhiány mellett a magas hőmérséklet is hozzájárulhatott (a mérést megelőző tartós kánikulai meleg, ill. az aznapi magas besugárzás csekély mérséklődése az éjszaka folyamán). Váratlan hőmérsékleti hatást tükröz ugyanakkor a  $qP$  pozitív kapcsolata a napi csúcshőmérséklettel ( $R = 0,37$ ;  $p = 0,001$ ). A hőmérsékleti változókkal kapott fenti összefüggések azonban nem eredményeztek szignifikáns változást a PSII aktuális fényhozamában (III.2. táblázat).

Ellentétben a *F. vaginata*-val, a *C. dactylon* és a *P. alba* fotokémiai teljesítményében ( $Fv/Fm$  és  $\Phi\text{PSII}$ ) nem volt kimutatható visszaesés a nyári időszakos vízhiány fokozódásával,

az aszály általunk vizsgált hosszúságú tartományában. Ebben szerepet játszhatott, hogy a nettó fotoszintézis ennél a két fajnál még jelentős ütemben folytatódott (noha a *C. dactylon*-nál mérséklődött) az aszály elhúzódásával (Kalapos et al. 2008), s ez valószínűleg felhasználta az elnyelt sugárzó energia nagy részét. Így nem volt szükség a fényvédelem jelentős növelésére a fotokémiai rendszer sértetlen működésének megőrzéséhez.

Feltételezésem szerint a három, különböző funkciók típusát képviselő faj fotokémiai működésének eltérő válasza a tartós csapadékhiányra, több morfológiai és élettani sajátásnak is köszönhető. Ilyen a fajok különböző gyökerezési mélysége és gyökérszövet eltérő szerkezete, különböző növekedési formájuk és levélképzési fenológiájuk, az „egyedek” (rametek) közötti fiziológiai összeköttetés mértéke, valamint a szén-dioxid-megkötés eltérő ( $C_3$ -as, ill.  $C_4$ -es) útjából adódó ökofiziológiai különbségek. A három faj közül a *F. vaginata* támaszkodik a legkisebb talajterfogat víz- és ásványi tápanyagkészletére. Ez egyrészt sekély gyökérszövetével (Magyar 1933, Simon & Batanouny 1971), másrészt pedig – csomós növekedési formájából adódóan – kisméretű klonális kapcsolatrendszerével függ össze. A két másik vizsgált faj kiterjedt klonális kapcsolatrendszerrel bír (Dong & de Kroon 1994, Forde 1966, Krizsik & Körömöczy 2000, Magyar 1933). Az ilyen klonális összeköttetés a forrásszegény foltokban növekvő rametekkel, nagyobb asszimilátum-fogyasztó kapacitást jelenthet (Hartnett & Bazzaz 1983), így például aszály idején a fiziológiai integráció csökkentheti a fotoszintézis végetermékgátlását. A *C. dactylon*-nál részben a fűfaj intenzív klonális növekedése (Forde 1966) és levélképzése (saját terepi megfigyelés), valamint a *F. vaginata*-énál mélyebb gyökérszövet (Magyar 1933) magyarázhatja, hogy az elnyelt fényenergia fotokémiai hasznosulása és a szénasszimiláció a nyári csapadékhiány idején is jelentős maradt. Ehhez hozzájárulhatott a  $C_4$ -es fotoszintézis  $C_3$ -asénál nagyobb energiaigénye, magasabb hőmérsékleti optimuma és vízhasznosítási hatékonysága is (Osmond et al. 1982, Pearcy & Ehleringer 1984). A *P. alba* gyökérsarjak fotokémiai működésének (és nettó fotoszintézis-ütemének) stabil fennmaradása a tartós aszály ellenére is, feltehetően nagyban köszönhető annak, hogy széles horizontális gyökérkapcsolatot tartanak fent a sarjakat képző faegyedekkel (Magyar 1933). Ennek révén a sarjak a talaj mélyebb (akár 1,5-2 m-es) rétegeiben tárolt vízmennyiséghez is hozzáfuthatnak (Babos 1955, Kovács-Láng et al. 2006b). Aszályos időszakban, száraz feltalaj esetén, ezen a klonális gyökérkapcsolaton keresztül érkező anyagmennyiség biztosíthat elegendő forrást (elsősorban megfelelő nedvességet) a sarjak asszimilációjához. Klonális növényeknél a rametek közötti fiziológiai integráció, vagyis a források újraelosztása különösen forrásszegény élőhelyeken jelent nagyobb rátermettséget, és elsősorban a szélsőséges időszakok túlélésében lehet jelentős a szerepe (De Kroon & van Groenendael 1990, Forde 1966, Pennings & Callaway

2000). A *P. alba*-nál a klonális összeköttetés jelentőségét igazolja Kovácsné Láng Edit és munkatársainak eredménye. Mintaterületünk közelében, azonos növényzeti típusban beállított kísérletben megszakították a sarjak gyökérkapcsolatát az őket nevelő „anyafa” egyeddel, ami a sarjak 100%-ának pusztulását eredményezte az átvágást követő harmadik év végére (Kalapos et al. 2008). A fehér nyár sarjak jelenléte – kiegyenlítettebb mikroklímát biztosítva – egyben jótékony hatással lehet a *F. vaginata* túlélésére, s ezáltal hozzájárulhat a magyar csenkeszes gyepfoltok megőrződéséhez szélsőséges időjárási helyzetekben (pl. aszály idején; Kröel-Dulay et al. 2006).

A csapadékosabb (> 750 mm/év) észak-európai cserjés ökoszisztémákban beállított ugyanilyen klímaszimulációs kísérletekben Llorens et al. (2004), az itt kapott eredménytől eltérő összefüggést tapasztaltak a domináns *Calluna vulgaris*-nál. A potenciális fotokémiai hatékonyság hajnali maximuma csökkent a mérést megelőző időszak csapadékkellátottságának növekedése nyomán. A fent említett vizsgálatban az Fv/Fm déli értéke, valamint a  $\Phi$ PSII és a tenyészidőszak csapadékösszege között ugyanakkor nem találtak szignifikáns kapcsolatot. Üvegházi kísérletekben, szárazságstressz (az öntözés megvonása) hatására a  $\Phi$ PSII szignifikáns csökkenését mutatták ki a *Populus alba* és a *P. nigra* csemetéin (Li & Kakubari 2001), valamint C<sub>4</sub>-es évelő füveknél (Colom & Vazzana 2003, Ghannoum et al. 2003). Ezekben a vizsgálatokban a vízhiány a sötétinkubációs Fv/Fm értékét is jelentősen csökkentette (Colom & Vazzana 2003), vagy nem befolyásolta lényegesen (Ghannoum et al. 2003, Li & Kakubari 2001). Eredményeim megerősíteni látszanak a *P. alba* szárazságtoleranciáját, miszerint képes fenntartani a levél nettó fotoszintézis-ütemének relatíve jelentős hányadát fokozottabb vízhiány mellett is: melegebb és/vagy szárazabb időjárás esetén (Kalapos et al. 2008, Manzanera & Martínez-Chacón 2007), ill. az öntözés megvonása hatására (Li & Kakubari 2001). Jelen vizsgálatban a *F. vaginata* markáns fotokémiai teljesítmény-csökkenést mutatott a fokozódó aszályra. Ezzel szemben félszáraz gyepek és erdőssztyepppek más sekély gyökérfelületű, csomós növekedésű C<sub>3</sub>-as fűfajánál nem mutattak ki jelentős visszaesést a levél fotokémiai hatékonyságában ( $\Phi$ PSII és/vagy Fv/Fm) szárazság hatására (Morse et al. 2002, Pugnaire & Haase 1996). Resco et al. (2008) ugyancsak tartósan elhúzódo (kéthónapos) aszály nyomán fellépő vízhiánystressz ( $A_{\max}$  több mint 75%-os csökkenése) esetén tapasztalták, hogy az Fv/Fm éjszakai tökéletes relaxációja elmaradt a Sonora-sivatag két C<sub>4</sub>-es évelő fűfajánál. Hazai vizsgálatokban, nyírségi félszáraz homoki legelő lágyszárú növényfajánál Veres et al. (2006), a kísérletünkben kapott maximális fotokémiai hatékonysághoz hasonló, magas Fv/Fm értékeket mértek nem szélsőségesen aszályos évben. A szerzők ugyanakkor arról is beszámolnak, hogy a PSII napkelte előtt mért potenciális fotokémiai teljesítménye gyakran alacsonyabb volt a

méréssorozatokban vizsgált fűnemű egyszikű fajoknál, mint a kétszikűeknél (Veres 2004, Veres et al. 2001, 2005). Terepkísérletünk három vizsgált fajánál az Fv/Fm déli depressziója viszonylag változatlan maradt a csapadékhiányos időszak elhúzódása ellenére (III.2. táblázat). Ezzel szemben Veres (2004) nagyobb mértékű déli Fv/Fm csökkenést mért egy erősen aszályos nyáron, összehasonlítva a nem kiemelkedően száraz évben tapasztaltakkal. Eredményeimmel összecseng viszont, hogy homokpusztagyep fajokon végzett más hazai vizsgálatokban azt mutatták ki, hogy a fényvédő karotinoidok ( $\beta$ -karotin, a xantofill ciklus komponensei) mennyisége emelkedett a *Festuca vaginata*-nál (Tuba 1984a,b,c), valamint a *F. pseudovina*-nál (Veres 2004, Veres et al. 2006) a környezeti terhelés növekedése (szárazság és/vagy magasabb hőmérséklet) hatására. A *C. dactylon*-nál ugyanakkor – nagy VAZ pigmentkészlete ellenére – viszonylag alacsony violaxantin de-epoxidációs aktivitást mértek (Mészáros & Veres 2006, Veres 2004).

#### *A hőmérsékletre adott válaszok*

A *C. dactylon* fotokémiai működése a tavaszihoz hasonlóan, de annál markánsabban (nagyobb meredekséggel) változott a napi csúcshőmérséklettel. Az Fv/Fm déli értéke erőteljesen csökkent ( $R = -0,39$ ;  $p = 0,0005$ ), míg nappali depressziója hasonló mértékben, szignifikánsan emelkedett ( $R = 0,42$ ;  $p = 0,0002$ ) a  $T_{\max}$  növekedésével (III.2. táblázat). Ezek az összefüggések feltehetően a gyakoribb időszakos növényi vízhiány kedvezőtlen hatását tükrözik, amelyek a nagyobb transpirációs igényből adódhattak. A PSII aktuális fényhasznosítási hatékonyságát jellemző mutatók (a  $\Phi$ PSII és komponensei, NPQ, D) ugyanakkor nem adtak szignifikáns összefüggést a hőmérsékleti változókkal.

A *P. alba*-nál nyáron, a hőösszeg növekedésére kaptam erősen szignifikáns ( $p \leq 0,004$ ), negatív választ a hőellátottságot leíró változók közül. A PSII maximális fotokémiai hatékonyságának hajnali értéke és aktuális fényhozama (a  $\Phi$ PSII és mindkét komponense) meredeken csökkent ( $R \leq -0,32$ ). A mért fotokémiai változók a napi maximumhőmérséklettel ugyanakkor nem mutattak szignifikáns kapcsolatot. Ez arra utal, hogy ellentétben a *C. dactylon*-nal, a *P. alba*-nál egy-egy nyári kánikulai nap nem korlátozta a fotokémiai teljesítményt, ám a megelőző közel egy hónap magas besugárzási terhelésének összegződő hatása jelentősen mérsékelte azt. Noha a hőösszeggel nem változott szignifikánsan sem az NPQ, sem az Fv/Fm<sub>depr</sub>, a PSII fotokémiai hatékonyságának ez a csökkenése valószínűleg nem a fotoszintézis fényszakaszában részt vevő komponensek irreverzibilis károsodásával függ össze. Ezt jelzik az Fv/Fm egyidejűleg mért magas déli és hajnali értékei (F.2. ábra, F.6. táblázat). A napi mini-

muhőmérséklettel ugyanakkor az  $Fv/Fm_{\text{hajnal}}$  pozitívan korrelált ( $R = 0,34$ ;  $p = 0,002$ ; III.2. táblázat). Ez arra utal, hogy hűvös hajnalú nyári napokon is érvényesülhetett az alacsony hőmérséklet korlátozó hatása a fotokémiai működésre.

A *P. alba* fotokémiai hatékonyságának különösen tavasszal jelentkező, és kis mértékben nyárra is megmaradó alacsony hőmérsékleti kontrollja összefüggésben lehet a fehér nyár déli-es földrajzi elterjedésével (Heywood & Jury 2001, Soó 1970). A nyáron kapott összefüggések többsége ennél a fajnál ugyanakkor a tartósan nagy hőség kedvezőtlen hatására utal. A *F. vaginata* fotokémiai működésének változása a tavaszi hőmérséklettel, valamint visszaesése a nyári szárazság fokozódásával a fűfaj hidegtűrése és aszályérzékenysége mellett szól. Ez összhangban van szénasszimilációjának és fitomassza termelésének a hűvösebb tavaszi (április-május) és őszi időszakban jellemző maximumával (Almádi et al. 1986, Kalapos 1994, Kovács-Láng 1974, 1991, Kovács-Láng et al. 1989, Tuba 1984b). A *C. dactylon* fotokémiai teljesítménye relatíve mérsékelt variációt mutatott a hő- és nedvességellátottsággal szemben. Ebben szerepe lehet annak, hogy a  $C_4$ -es fotoszintézis a  $C_3$ -asénál korlátozottabb sejtszintű módosulásra ad lehetőséget a megváltozott környezetben (Sage & McKown 2006; lásd az I.2.1. és az I.3. fejezetben).

## IV. KÖVETKEZTETÉSEK

Vizsgálataim alapján, a tanulmányozott ökofiziológiai tolerancia-sajátságok (a levél morfológiai, szerkezeti és fiziológiai tulajdonságai, valamint a növény csírázásbiológiai jellemzői), és e sajátságok módosulási képessége az abiotikus tényezők megváltozásával fontos meghatározói lehetnek növényfajok fennmaradásának és/vagy terjedési sikerének napjaink környezeti változásai során. Noha e sikeres alkalmazkodások háttérében mikroevolúciós folyamatok is állhatnak, élő fajoknál a környezeti változások gyors üteme és rendszertelensége (nem irányított volta) miatt, az itt kimutatott fenotípusos válaszoknak várhatóan kiemelt szerep jut majd.

A kapott eredmények alapján a következőképpen felelhetünk az 1.4. fejezetben feltett kérdésekre, ill. értékelhetjük az ott megfogalmazott hipotéziseket:

I.1. *Hatékonyabban válaszolnak-e az inváziós C<sub>4</sub>-es fűfajok gázcserenyílásai a gyorsan változó fénykörnyezetre, mint a nem inváziós C<sub>4</sub>-eseké?*

*Feltételeztem, hogy (1) nagyobb fokú vízmegtakarításra képesek a fényintenzitás hirtelen csökkentését követő átmeneti vagy az új egyensúlyi állapotban, mert sztómaik gyorsabban vagy nagyobb mértékben szűkülnek, valamint (2) nagyobb szénnyereségre tesznek szert a fényintenzitás újra magas szintre emelésekor, mert hamarabb következik be fotoszintézisük fényindukciója.*

Az itt vizsgált két inváziós pázsitfű (*C. dactylon* és *S. halepense*) gázcserenyílásainak hatékonyabb szűkülése – a két nem inváziós fűéhez (*B. ischaemum* és *Ch. gryllus*) képest – vízmegtakarításuk (PWUE) fokozódását eredményezte a fényintenzitás hirtelen csökkentésekor, ami megerősíti az első feltételezésemet. Ez a mechanizmus megtérülő lehet fényben gazdag, fűszáraz élőhelyek változó fényklímáján, ezért egyik fontos elemét képezheti az inváziós C<sub>4</sub>-es fűek megtelepedési sikerének. Az ilyen élőhelyekhez alkalmazkodott fajoknál, a fényhasznosítási hatékonyság növelése a fotoszintézis gyorsabb fényindukciója által, ugyanakkor kevésbé jelenthet előnyt. Ez utóbbi sajátságban a vizsgált inváziós fűek nem múlták felül nem inváziós rokonaikat a fényintenzitás hirtelen növekedésekor, ami ellene szól a második hipotézisemnek.

I.2. *Mennyire különbözik a levél morfológiája és szöveti szerkezete az eredeti erdőpusztai termőhelyhez képest fényszegényebb, de kiegyenlítettebb növényházi környezetben?*

*Feltételeztem, hogy (1) az inváziós C<sub>4</sub>-es fűek variációja meghaladja a nem inváziós C<sub>4</sub>-esekét, továbbá (2) a nagy tömegben terjedő fűek közül a C<sub>4</sub>-esek válaszában amplitúdója kisebb, mint a C<sub>3</sub>-asoké.*



Az első hipotézisemnek megfelelően, a vizsgált inváziós C<sub>4</sub>-es fűfajoknál a levél durva szöveti szerkezete nagyobb különbségeket mutatott a kontrasztos környezetben, mint a nem inváziós C<sub>4</sub>-eseké. Ez hozzájárulhat sikeres térnyerésükhöz heterogén fényklimájú élőhelyeken. A levél morfológiai és anatómiai variációjában ugyanakkor nem volt egyértelmű különbség terjedési hajlam szerint. A levél itt vizsgált sajátságainak az inváziós C<sub>4</sub>-eseknél leolvasható módosulásai az eltérő környezetben, nem maradtak alul egyöntetűen a tömegesen terjedő C<sub>3</sub>-asokénak, ami nem támogatja a második hipotézisemet.

I.3. *A napi hőmérsékletingadozás jobban serkenti-e a tömeges terjedésre képes fűfajok csírázását a tömegesen nem terjedő rokonaikéhoz képest?*

*Feltételeztem, hogy (1) a tömegben terjedő fűfajok hőmérsékletingadozás hatására gyorsabban csíráznak, vagy jobb csírázóképeséget mutatnak, mint állandó hőmérsékleten. Ugyanakkor a tömegesen nem terjedő fűvek csírázását a váltakozó napi hőmérséklet kevésbé befolyásolja. (2) Ezért a hőmérséklet napi ingadozása mellett, egy fotoszintézis típuson belül (C<sub>3</sub>-as, ill. C<sub>4</sub>-es), a tömeges térnyerésre képes fűfajok csírázásí sikere (sebessége vagy mértéke) nagyobb, mint a tömegben nem terjedő rokonaiké. Ezáltal a nyílt talajfelszíneken megtelepedési előnnyel indulhatnak.*

Az itt elvégzett kísérlet eredményei nem támogatják egyértelműen hipotéziseimet. A hőmérséklet napi ingadozásának hatására ugyanis jobb csírázóképeséget értek el egyes itt vizsgált tömegesen terjedő és nem terjedő fűfajok is (*C. epigeios* és *Ch. gryllus*). Továbbá váltakozó napi hőmérsékleten, egyazon fotoszintézis típuson belül, a kísérletben szereplő fajok nem mutattak jelentős eltérést csírázási hajlandóságukban. Eredményeim, valamint a vizsgálataimat folytató kísérletek (Gröb 2006) alapján valószínű, hogy a pázsitfűveknél a hőmérséklet napi ingadozására adott markáns, pozitív csírázási válasz – lényeges eleme lehet ugyan egyes tömegesen terjedő fajok megtelepedési sikerének nyílt talajfelszíneken – nem általánosítható, mint az inváziós hajlamért felelős növényi sajátságok egyike.

Ám a fenti megállapítások megerősítéséhez, és ahhoz, hogy általánosabb következtetéseket vonhassunk le az itt vizsgált növényi tulajdonságok szerepéről tömegesen terjedő pusztagyepi, erdőpusztai (évelő) pázsitfűfajok térnyerése hátterében, az elvégzett vizsgálatokat több fajra szükséges kiterjeszteni.

II. *Milyen a fehér nyár gyökérsarjak által kolonizált évelő nyílt homokpusztagyep három meghatározó növényfajának válasza a régióban várható klímaváltozásra? Ez a növényközösség a kiskunsági homoki erdőssztyepp egy jellegzetes strukturális elemét képezi.*

*Feltételeztem, hogy a növénytakaró három jellemző, tömeges, különböző növényi funkcióstípust képviselő fajának (*Cynodon dactylon*, *Festuca vaginata*, *Populus alba*) ökofiziológiai*

tulajdonságai tükrözik a prognózisoknak megfelelően beállított hő- vagy szárazságkezelés hatásait. Ennek alapján korlátokkal, következtetéseket vonhatunk le a fajok, ill. a funkciós csoportok tömegességi viszonyaiban várható változásokra.

A fenti hipotézissel ellentétben, a vizsgált fajok levélmorfológiájának, -szerkezetének és fotokémiai működésének variációjában jelentősebbnek bizonyult az időjárás (évek közötti és egy éven belüli) változékonyságának hatása, mint az alkalmazott intenzitású hő- vagy szárazságkezelésé, amelyek a klimatikus átlagok hosszú távon várható elmozdulását szimulálták. Eredményeim ugyanakkor arra utalnak, hogy a klímaváltozással várható rendszertelenebb és szélsőségesebb időjárás, különösen az aszálygyakoriság fokozódása, a sekély gyökérzetű, hidegtűrő, a rendszeres nyárközépi aszályhoz alkalmazkodott C<sub>3</sub>-as csomós fűvek (vizsgálatunkban a *F. vaginata*) szénasszimilációját és ezáltal növekedését fogják legnagyobb mértékben korlátozni. Ezért a nyílt homokpusztagyep – nyáras-borókás vegetációmozaikban visszaszorulásuk jóslható. A szénanyagcsere mérséklődése várhatóan kisebb lesz a hőigényes, mélyebben gyökerező, klonális fajoknál (elemzésünkben a C<sub>4</sub>-es *C. dactylon*-nál és a fásszárú *P. alba* cserjeméretű gyökérsarjainál), így tömegességüket a klíma várható melegedése és szárazodása valószínűleg kevésbé fogja csökkenteni. Növekedési formájuk és/vagy fotoszintézisük alkalmas tolerancia-sajátságai mellett, ebben lényeges szerepet játszhat a levél morfológiájának és szerkezetének itt tapasztalt jelentős fenotípusos módosulási képessége. A *P. alba*-nál, az ebben a terepkísérletben kimutatott változások – elsősorban a levélmorfológiában és -szerkezetben jelentkezők – várhatóan nagyobb mértékűek lesznek majd egy valós, az élőhely egészére kiterjedő klímaváltozási szituációban, ahol a gyökérsarjakat képző faegyedet a sarjakéhoz hasonló terhelés éri. Jelen vizsgálat eredményei ugyanakkor mutatják a várható válaszok irányát. Fenntartásokkal azokat az – elsősorban a fotokémiai működésre vonatkozó – eredményeket illetően kell lennünk, amelyeknél a kezelésekre nem kaptunk választ. Ez nem zárja ki ugyanis, hogy egy nagy térbeli kiterjedésű környezeti stressznek, szélsőséges időjárási helyzetben, nincs hatása. A három faj, ill. az általuk képviselt funkciós csoportok tömegességi viszonyainak változásai, amelyek a klíma prognózisoknak megfelelő módosulásainak hatására jóslhatók, feltehetően befolyásolni fogják a homoki erdőössztyepp ökoszisztéma fitomassza produkcióját is. A *F. vaginata* fokozott klímaérzékenysége – elsősorban az aszályok és hőhullámok nagyobb várható gyakoriságára – minden bizonnyal a fitomassza produkció nagyobb variabilitását fogja eredményezni. Ezt mérsékelhetik (pufferolhatják) a *P. alba* és a *C. dactylon* szervesanyag-termelésének kisebb ingadozásai, amely fajok szénasszimilációja nagyobb toleranciát mutat a klímátényezők (hőmérsékleti és csapadékviszonyok) előrejelzett változásaival szemben.

## V. ÖSSZEFOGLALÁS

Napjaink környezeti változásaira adott vegetációs válasz hátterében lényeges szerep juthat a társulásképző fajok ökofiziológiai – élettani és kapcsolódó morfológiai és strukturális – tulajdonságainak. Dolgozatomban ezek módosulásait vizsgáltam mérsékeltvízi erdőspusztai fajoknál két, hazánk élővilága szempontjából fontos témakörben: a növényi invázióknál és a klímaváltozásnál.

Eltérő inváziós hajlamú (tömegesen terjedő, ill. nem terjedő) és fotoszintézis típusú (C<sub>3</sub>-as, ill. C<sub>4</sub>-es), évelő pázsitfűfajokat hasonlítottam össze növényházi kísérletekben. Vizsgáltam a levél gázcserenyílásainak hatékonyságát, a levél morfológiáját és szöveti szerkezetét, valamint a csírázás hőmérsékleti választát. Eredményeim szerint az inváziós C<sub>4</sub>-es fűvek a nem inváziós C<sub>4</sub>-esekhez képest fokozottabb vízmegtakarításra képesek a fényintenzitás hirtelen csökkentésekor, gázcserenyílásaik hatékonyabb szűkülése révén. Továbbá, nagyobb különbséget mutatnak a levél durva szöveti szerkezetében az eredeti termőhelyihez képest fénysegegyenlebb, de kiegyenlítettebb növényházi környezetben. Ezek hozzájárulhatnak sikerességükhöz heterogén fényklímájú élőhelyeken. Ezzel szemben fotoszintézisük fényindukciója a fényintenzitás növekedésekor, levélmorfológiájuk és -anatómiájuk környezeti variációja, valamint csírázásuk gyorsasága és mértéke a hőmérséklet napi ingadozása hatására nem haladta meg egyértelműen a nem inváziós C<sub>4</sub>-es rokonaikét. A tömegesen terjedők csoportjában a C<sub>4</sub>-es fajok nem maradtak el egyöntetűen a C<sub>3</sub>-asok mögött a levélmorfológiai és -szerkezeti válaszok mértékében, ami a C<sub>4</sub>-es levélanatómia megkötöttségei alapján várható lett volna. A C<sub>3</sub>-asok közül a tömegesen terjedő *Calamagrostis epigeios* csírázását a váltakozó hőmérséklet serkentette, míg a tömegben nem terjedő *Festuca vaginata*-ét nem fokozta. Általánosabb következtetésekhez a vizsgálatokat több fajra szükséges kiterjeszteni.

Egy klímaszimulációs terepkísérletben, fehér nyár (*Populus alba*) gyökérsarjak kolonizálta kiskunsági évelő nyílt homokpusztagyep három növényi funkció típusának választát tanulmányoztam a prognózisoknak megfelelő mértékű hőmérsékletemelkedésre, ill. csapadékkizárásra. A levél morfológiájára, szerkezetére és fotokémiai működésére jelentősebb volt az időjárás évek és hónapok közötti változékonyságának – sokszor szélsőségeinek – hatása, mint a kísérleti kezelésekre, amelyek a klimatikus átlagok várható eltolódását szimulálták. Nyáron a hosszabb és különösen rendszertelen aszályokkal a C<sub>3</sub>-as csomós fű, a *F. vaginata* fotokémiai teljesítménye jelentősen és tartósan visszaesett, míg a klonális C<sub>4</sub>-es fű, a *Cynodon dactylon*-é és a fás *P. alba* sarjaké kevésbé csökkent, elsősorban a magas hőmérséklet hatására. A levélméret tavaszi növekedését a hőmérséklet emelkedése serkentette, ám a gyakoribb esőszűnet visszavetette mindhárom fajnál, leginkább a *P. alba*-nál. Tavasszal a hőmérséklet növekedése enyhén fokozta a *P. alba* fotokémiai működését, mérsékelte a *F. vaginata*-ét, a *C. dactylon*-ét nem befolyásolta lényegesen. A klímaváltozással ezért a sekély gyökérzetű, C<sub>3</sub>-as csomós fűvek (a kísérletben a *F. vaginata*) visszaszorulása valószínű, míg a hőigényes, mélyebben gyökerező, klonális fajok (*C. dactylon*, *P. alba*) tömegessége vélhetően kevésbé fog csökkenni.

Ezek az ökofiziológiai válaszok várhatóan jelentős szerepet játszanak a vegetációt meghatározó növényfajok fennmaradásában, ill. terjedésében erdőspusztai élőhelyeken.

## VI. SUMMARY

Ecosystem responses to environmental change are strongly influenced by plant community composition, and in particular by the species' ecophysiological properties (i.e. physiology and associated morphology and anatomy). Such traits of temperate forest-steppe species were studied in relation to two aspects of global change with key relevance to regional biodiversity: plant invasion and climate change.

Leaf stomatal regulation, leaf morphological and structural variation, and temperature response of germination were studied in perennial grass species with different invasion potential (expanding or non-expanding) and photosynthetic pathway ( $C_3$  or  $C_4$ ) in growth room experiments. Compared to non-invasive  $C_4$  grasses, invasive  $C_4$  grasses used water more sparingly upon an abrupt drop in light intensity due to a more efficient stomatal closure, and displayed greater difference in leaf coarse structure between high-light natural and less variable, moderately illuminated growth room conditions. These responses may contribute to plant success in heterogeneous light climate. In contrast, invasive  $C_4$  species did not consistently exceed non-invasives in photosynthetic induction upon increase in light intensity, leaf morphological and anatomical variation in contrasting conditions, and germination rate or percentage under diurnal temperature fluctuation. Among plants of high capacity to spread,  $C_4$  grasses were not consistently less responsive than  $C_3$  ones in leaf morphology and structure despite constraints associated with  $C_4$  leaf anatomy. In  $C_3$  grasses, alternating temperature enhanced germination of the expanding *Calamagrostis epigeios*, but not for the non-expanding *Festuca vaginata*. For more general conclusions, a greater number of species should be studied.

In a field experiment set up in the Kiskunság in an open perennial sand grassland colonized by shrub-sized root suckers of *Populus alba*, the effects of year-round passive nighttime warming or rain exclusion during peak plant growth simulating the projected regional climate change were studied on three species representing three different plant functional types. The response of leaf morphology, coarse structure and photochemical activity were more marked to fluctuations – sometimes extremities – of weather between months and years, than to the experimental treatments simulating predicted gradual changes in climatic means. The  $C_3$  bunchgrass *F. vaginata* exhibited pronounced and chronic reduction in photochemical efficiency with increasing duration of (often irregular) summer drought, while the clonal  $C_4$  grass *Cynodon dactylon* and the woody *P. alba* root suckers showed moderate decline with warmer summers. In spring, leaf area increased with temperature rise, but decreased with higher frequency of rainless days during leaf development in each species, particularly in *P. alba*. With warmer springs, photochemical activity was slightly enhanced in *P. alba*, diminished in *F. vaginata*, and hardly changed in *C. dactylon*. These results suggest that under predicted climate change the abundance of shallow-rooted  $C_3$  bunchgrasses (*F. vaginata* in this study) will most probably decline, while thermophilous, clonal species with deeper roots (e.g. *C. dactylon*, *P. alba*) will be less constrained.

These ecophysiological responses might play an important role in persistence and/or expansion of dominant plant species in semiarid temperate forest-steppe habitats in the near future.

## VII. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönetemet fejezem ki mindenek előtt témavezetőmnek, Dr. Kalapos Tibornak, hogy pótolhatatlan szakmai irányításával és példaértékű emberi támogatásával mindvégig ösztönöz-  
te és segítette munkámat.

Köszönettel tartozom Kovácsné Dr. Láng Editnek, aki lehetőséget adott kutatási témám ki-  
szélesítésére, tevékenységemet segítette, és értékes szakmai tanácsokat fűzött dolgozatomhoz.  
Köszönetet mondok az ELTE Biológiai Intézet Növényrendszertani és Ökológiai Tanszéke,  
valamint az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete munkatársainak – mindenek előtt  
Dr. Podani János tanszékvezetőnek és doktori programvezetőnek, valamint Dr. Török Katalin  
igazgatónőnek és Dr. Kröel-Dulay Györgynek – a lehetőségért, hogy tevékenységemet a kuta-  
tóhely munkájához csatlakozva végezhettem.

Hálás vagyok Dr. Csontos Péternek a csíráztatási kísérletem megtervezéséhez nyújtott  
hasznos tanácsaiért, továbbá Dr. Botta-Dukát Zoltánnak és Dr. Ódor Péternek, akik a  
klímaszimulációs terepkísérletben mért adatok statisztikai feldolgozásához fűztek értékes ja-  
vaslatokat. Dr. Barabás Sándor mindig készséggel bocsátotta rendelkezésemre a VULCAN  
projektben automatikusan gyűjtött és általa feldolgozott (mikro)meteorológiai adatokat.  
Nagyszerű lehetőség volt együtt dolgozni dolgozatom levélanatómiai résztémáján Prof. Li  
Juan Han kínai vendégkutatóval a jilini Changchun Egyetemről. Köszönetet mondok  
Dr. Podani János Tanár Úrnak és Hahn Istvánnak a dolgozat gondos átolvasásáért és a hozzá  
fűzött hasznos javaslataikért.

E helyütt is köszönöm szüleimnek és testvéremnek a sok segítséget és bátorítást, amellyel  
hozzájárultak a dolgozat elkészüléséhez.

A vizsgálatok kivitelezéséhez az EU 5<sup>th</sup> Framework Programme (EU FP5 EVK2-CT-2000-  
00094), a Nemzeti Kutatási és Fejlesztési Program (NKFP-3B/0008/2002) és az Országos  
Tudományos Kutatási Alap (OTKA M27557, M41454, T34790, T038028, W15301) nyújtott  
anyag támogatást.

## VIII. IRODALOMJEGYZÉK

- Abrams, M.D. & Mostoller, S.A. (1995) Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiol.* 15: 361-370.
- Almádi L. (1985) Vízháztartási vizsgálatok III. *Bot. Közlem.* 72: 43-62.
- Almádi, L., Kovács-Láng, E., Mészáros-Draskovits, R. & Kalapos, T. (1986) The relationship between the transpiration and photosynthesis of xerophytic grasses. *Abstr. Bot.* 10: 1-16.
- Alpert, P., Bone, E. & Holzapfel, C. (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 3: 52-66.
- Alward, R.D., Detling, J.K. & Milchunas, D.G. (1999) Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. *Science* 283: 229-231.
- Babos I. (1955) A nyárfások homokbuckán előforduló megjelenési formái. *Erdészeti Kutatások* 1955/4: 31-86.
- Bagi I. (1999) Átalakuló homoki vegetáció a Duna-Tisza közén. *Kitaibelia* 2: 253-264.
- Baker, N.R. (1993) Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. In: Smith, J.A.C. & Griffiths, H. (eds.) *Water deficits. Plant responses from cell to community.* Bios Sci Publ., Oxford, pp. 221-235.
- Bakonyi, G., Nagy, P., Kovács-Láng, E., Barabás, S., Répási, V. & Seres, A. (2007) Soil nematode community structure as affected by temperature and moisture in a temperate semiarid shrubland. *Appl. Soil Ecol.* 37: 31-40.
- Barney, J.N. & Ditomaso, J.M. (2008) Nonnative species and bioenergy: are we cultivating the next invader? *BioScience* 58: 1-7.
- Bartha S. (2007) Másodlagos szukcesszió felhagyott homoki szántókon. In: Horváth A. & Szitár K. (szerk.): *Agrártájak növényzetének monitorozása. A hatás-monitorozás elméleti alapjai és gyakorlati lehetőségei.* MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 202-207.
- Barthodeiszky A. (1980) A vetőmag biológiai értékének meghatározása. Csírázóképeségi feltételek. In: Szabó László Gy. (szerk.) *A magbiológia alapjai.* Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 259-264.
- Bartholy J. & Pongrácz R. (2006) Szélsőséges éghajlati tendenciák alakulása a XX. Században a Kárpát-medencében. In: Láng I., Jolánkai M. & Csete L. (szerk.) *Globális klímaváltozás: hazai hatások és válaszok.* KvVM - MTA "VAHAHA" Projekt. Posztterek a projekt zárókonferenciáján. Akaprint Kft., Budapest, *Meteo1.pdf* pp. 1-6.
- Bartholy J., Pongrácz R., Matyasovszky I. & Schlanger V. (2004) A globális klímaváltozás várható tendenciái a Kárpát-medence területére. In: Mátys Cs. & Vig P. (szerk.) *Erdő és klíma.* IV. kötet, NyME, Sopron, pp. 57-68.
- Bartholy J., Pongrácz R., Torma Cs. & Hunyady A. (2006) A regionális klímaváltozás becslése a Kárpát-medence térségére. In: Láng I., Jolánkai M. & Csete L. (szerk.) *Globális klímaváltozás: hazai hatások és válaszok.* KvVM - MTA "VAHAHA" Projekt. Posztterek a projekt zárókonferenciáján. Akaprint Kft., Budapest, *meteo2.pdf* pp. 1-5.
- Baruch, Z. & Goldstein, G. (1999) Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO<sub>2</sub> assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia* 121: 183-192.
- Bazzaz, F.A. (1996) *Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 173-205.
- Beier, C., Emmett, B., Gundersen, P., Tietema, A., Peñuelas, J., Estiarte, M., Gordon, C., Gorissen, A., Llorens, L., Roda, F. & Williams, D. (2004) Novel approaches to study climate change effects on terrestrial ecosystems in the field: drought and passive nighttime warming. *Ecosystems* 7: 583-597.
- Benech Arnold, R.L., Ghersa, C.M., Sanchez, R.A. & Garcia Fernandez, A.E. (1988) The role of fluctuating temperatures in the germination and establishment of *Sorghum halepense* (L.) Pers. Regulation of germination under leaf canopies. *Funct. Ecol.* 2: 311-318.
- Biró M. (2008) A Duna-Tisza köze fászfáru vegetációjának átalakulása a 18. század óta, különös tekintettel a száraz homokterületekre. In: Kröel-Dulay Gy., Kalapos T. & Mojzes A. (szerk.): *Talaj - vegetáció - klíma kölcsönhatások. Köszöntjük a 70 éves Láng Editet.* MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 23-38.

- Biró M. & Molnár Zs. (1998) A Duna-Tisza köze homokbuckásainak tájtípusai, azok kiterjedése, növényzete és tájtörténete a 18. századtól. Történeti Földrajzi Tanulmányok 5: 1-34.
- Björkman, O. & Demmig-Adams, B. (1994) Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze, E.D. & Caldwell, M.M. (eds.): Ecophysiology of photosynthesis. Ecological Studies 100, Springer-Verlag, Berlin, pp. 17-47.
- Borsy Z. (1977) A Duna-Tisza közti hátság homokformái és a homokmozgás szakaszai. Alföldi Tanulmányok 1: 43-54.
- Bossdorf, O., Auge, H., Lafuma, L., Rogers, W.E., Siemann, E. & Prati, D. (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* 144: 1-11.
- Botta-Dukát Z. (2007) (szerk.) Biológiai inváziók. In: Czúcz B., Kröel-Dulay Gy., Rédei T., Botta-Dukát Z. & Molnár Zs. (szerk.) Klímapolitika. Éghajlatváltozás és biológiai sokféleség – elemzések az adaptációs stratégia tudományos megalapozásához. Kutatási jelentés, MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 120-126.
- Botta-Dukát, Z. (2008) Invasion of alien species to Hungarian (semi-)natural habitats. *Acta Bot. Hung.* 50(Suppl.): 219-227.
- Brown, R.F. & Mayer, D.G. (1988a) Representing cumulative germination. 1. A critical analysis of single-value germination indices. *Ann. Bot.* 61: 117-125.
- Brown, R.F. & Mayer, D.G. (1988b) Representing cumulative germination. 2. The use of the Weibull function and other empirically derived curves. *Ann. Bot.* 61: 127-138.
- Burke, M.J.W. & Grime, J.P. (1996) An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776-790.
- Castro-Diez, P., Puyravaud, J.P. & Cornelissen, J.H.C. (2000) Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 124: 476-486.
- Chazdon, R.L. & Pearcy, R.W. (1986) Photosynthetic responses to light variation in rainforest species I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia* 69: 517-523.
- Ciais, Ph., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, Chr., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grünwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Sousana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T. & Valentini, R. (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437: 529-533.
- Cleland, E.E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H.A. & Schwartz, M.D. (2007) Shifting plant phenology in response to global change. *Trends Ecol. Evol.* 22: 357-365.
- Colom, M.R. & Vazzana, C. (2003) Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants. *Environ. Exp. Bot.* 49: 135-144.
- Czímber Gy. (1992) A Szigetköz szegetális gyomvegetációja. Akadémiai doktori értekezés, PATE, Mosonmagyaróvár, kézirat, 167 pp.
- Czöbel, Sz., Szirmai, O., Nagy, J., Balogh, J., Ürmös, Zs., Péli, E. & Tuba, Z. (2008) Effects of irrigation on community composition and carbon uptake in Pannonian loess grassland monoliths. *Com. Ecol.* 9(Suppl.): 91-96.
- Csontos P. (1996) Az aljnövényzet változásai cseres-tölgyes erdők regenerációs szukcessziójában. *Synbiologia Hungarica* 2(2), Scientia Kiadó, Budapest, pp. 23-32.
- Csontos P. (2001) A természetes magbank kutatásának módszerei. *Synbiologia Hungarica* 4, Scientia Kiadó, Budapest, pp. 57-71.
- D'Antonio, C.M. & Vitousek, P.M. (1992) Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 63-87.
- Davis, M.A., Grime, J.Ph. & Thompson, K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol.* 88: 528-534.
- De Kroon, H. & van Groenendael, J. (1990) Regulation and function of clonal growth in plants: an evaluation. In: van Groenendael, J. & de Kroon, H. (eds.) Clonal growth in plants: regulation and function. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 177-186.
- Demmig, B., Winter, K., Krüger, A. & Czygan, F.C. (1988) Zeaxanthin and the heat dissipation of excess light energy in *Nerium oleander* exposed to a combination of high light and water stress. *Plant Physiol.* 87: 17-24.

- Demmig-Adams, B. & Adams III, W.W. (1996) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends Plant Sci.* 1: 21-26.
- Demmig-Adams, B., Adams III, W.W., Barker, D.H., Logan, B.A., Bowling, D.R. & Verhoeven, A.S. (1996) Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol. Plant.* 98: 253-264.
- Dengler, N.G., Dengler, R.E., Donnelly, P.M. & Hattersley, P.W. (1994) Quantitative leaf anatomy of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses (*Poaceae*): bundle sheath and mesophyll surface area relationships. *Ann. Bot.* 73: 241-255.
- Dias-Filho, M.B. (2002) Photosynthetic light response of the C<sub>4</sub> grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade. *Scientia Agricola* 59: 65-68.
- Dickson, R.E. & Tomlinson, P.T. (1996) Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. *Ann. Sci. For.* 53: 181-196.
- Dong, M. & de Kroon, H. (1994) Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos* 70: 99-106.
- Dukes, J.S. & Mooney, H.A. (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol. Evol.* 14: 135-139.
- Easterling, D.R., Horton, B., Jones, P.D., Peterson, T.C., Karl, T.R., Parker, D.E., Salinger, M.J., Razuvayev, V., Plummer, N., Jamason, P. & Folland, C.K. (1997) Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science* 277: 364-367.
- Erdős P. (1976) A fenyércirok (*Sorghum halepense* Mnch.) hazai elterjedése. *Bot. Közlem.* 63: 23-28.
- Ernst, W.H.O. & Tolsma, D.J. (1988) Dormancy and germination of semi-arid annual plant species, *Tragus berteronianus* and *Tribulus terrestris*. *Flora* 181: 243-251.
- Estiarte, M., Peñuelas, J., Sardans, J., Emmett, B.A., Sowerby, A., Beier, C., Schmidt, I.K., Tietema, A., Van Meeteren, M.J.M., Kovács-Láng, E., Máthé, P., De Angelis, P. & De Dato, G. (2008) Root-surface phosphatase activity in shrublands across a European gradient: Effects of warming. *J. Environ. Biol.* 29: 25-29.
- Fay, P.A., Carlisle, J.D., Knapp, A.K., Blair, J.M. & Collins, S.L. (2000) Altering rainfall timing and quantity in a mesic grassland ecosystem: design and performance of rainfall manipulation shelters. *Ecosystems* 3: 308-319.
- Fay, P.A. & Knapp, A.K. (1993) Photosynthetic and stomatal responses of *Avena sativa* (*Poaceae*) to a variable light environment. *Amer. J. Bot.* 80: 1369-1373.
- Fay, P.A. & Knapp, A.K. (1995) Stomatal and photosynthetic responses to shade in sorghum, soybean and eastern gammagrass. *Physiol. Plant.* 94: 613-620.
- Fehér D. (1935) Az alföldi homokos talajok biokémiai vizsgálata tekintettel a fásításra. *Erdészeti Közlemények* 37: 25-63.
- Fekete G. (1974) Áttöltési kísérletek *Polygonatum odoratum* ökotípusokkal különböző fénykörnyezetekben. I. A fény-fotoszintézis görbék módosulása. *Bot. Közlem.* 61: 199-204.
- Fekete, G. (1992) The holistic view of succession reconsidered. *Coenoses* 7: 21-29.
- Fekete, G. (1994) A „Cönológiai invázió xerotherm gyepekben” c. téma (OTKA 936. sz.) zárójelentése (1991-1994). MTA ÖBKI, Vácrátót, kézirat, 97 pp.
- Fekete G. & Molnár E. (2005) Természetes életközösségek, növénypopulációk válasza a klímaváltozásra. *Bot. Közlem.* 92: 173-187.
- Fekete, G., Molnár, Zs., Kun, A. & Botta-Dukát, Z. (2002) On the structure of the Pannonian forest steppe: grasslands on sand. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 48(Suppl.1.): 137-150.
- Fekete G., Molnár Zs., Kun A., Somodi I. & Horváth F. (2008) Szárazgyepfajok a Duna-Tisza között: elterjedési típusok és flórarádiens. In: Kröel-Dulay Gy., Kalapos T. & Mojzes A. (szerk.): Talaj - vegetáció - klíma kölcsönhatások. Köszöntjük a 70 éves Láng Editet. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 11-21.
- Fekete, G., Précésnyí, I., Molnár, E. & Melkó, E. (1976) Niche studies on some plant species of a grassland community I. Comparison of various measurements. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 22: 321-354.
- Fekete, G. & Szujkó-Lacza, J. (1973) Leaf anatomical and photosynthetic reactions of *Quercus pubescens* Willd. to environmental factors in various ecosystems. I. Leaf anatomical reactions. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 18: 59-89.



- Fekete, G., Tuba, Z. & Melkó, E. (1988) Background processes at the population level during succession in grasslands on sand. *Vegetatio* 77: 33-41.
- Fekete, G., Tuba, Z. & Précsényi, I. (1980) Niche studies on some plant species of a grassland community, VII. Quantity and seasonality of photosynthetic pigments. *Spring. Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 26: 289-297.
- Flexas, J., Gulias, J., Jonasson, S., Medrano, H. & Mus, M. (2001) Seasonal patterns and control of gas exchange in local populations of the Mediterranean evergreen shrub *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecol.* 22: 33-43.
- Forde, B.J. (1966) Translocation in grasses. I. Bermuda grass. *New Zeal. J. Bot.* 4: 479-495.
- Furbank, R.T. & Walker, D.A. (1985) Photosynthetic induction in C<sub>4</sub> leaves. *Planta* 163: 75-83.
- Garnier, E. & Laurent, G. (1994) Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytol.* 128: 725-736.
- Ghannoum, O., Conroy, J.P., Driscoll, S.P., Paul, M.J., Foyer, C.H. & Lawlor, D.W. (2003) Non-stomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C<sub>4</sub> grasses. *New Phytol.* 159: 599-608.
- Gielen, B., Naudts, K., D'Haese, D., Lemmens, C.M.H.M., De Boeck, H.J., Biebaut, E., Serneels, R., Valcke, R., Nijs, I. & Ceulemans, R. (2007) Effects of climate warming and species richness on photochemistry of grasslands. *Physiol. Plant.* 131: 251-262.
- Gloser, V. & Gloser, J. (1996) Acclimation capability of *Calamagrostis epigejos* and *C. arundinacea* to changes in radiation environment. *Photosynthetica* 32: 203-212.
- Gosz, J.R. & Sharpe, P.J.H. (1989) Broad-scale concepts for interactions of climate, topography and biota at biome transitions. *Landscape Ecol.* 3: 229-243.
- Grace, J.B., Smith, M.D., Grace, S.L., Collins, S.L. & Stohlgren, T.J. (2001) Interactions between fire and invasive plants in temperate grasslands of North America. In: Galley, K.E.M. & Wilson, T.P. (eds.): *Proceedings of the Invasive Species Workshop: the Role of Fire in the Control and Spread of Invasive Species. Fire Conference 2000: the First National Congress on Fire Ecology, Prevention and Management.* Miscellaneous Publication, No.11., Tall Timbers Research Station, Tallahassee, pp. 40-65.
- Grilz, P.L. & Romo, J.T. (1994) Water relations and growth of *Bromus inermis* Leyss. (Smooth Brome) following spring or autumn burning in a fescue prairie. *Am. Midl. Nat.* 132: 340-348.
- Grób T. (2006) Napi hőmérsékletingadozás hatása hét, eltérő inváziós hajlamú fűfajunk csírázására. Diplomamunka, ELTE, Budapest, kézirat, 45 pp.
- Grubb, P.J. (1988) The uncoupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed bank, and persistence of plant populations at the regional and local scales. *Ann. Zool. Fennici* 25: 23-36.
- Hahn I. (2001) Nyílt homoki gyepekben élő fajok aktív gyökérszónájának vizsgálata. In: Borhidi A. & Botta-Dukát Z. (szerk.) *Ökológia az ezredfordulón I. Konceptió, hosszú távú kutatások.* MTA, Budapest, pp. 165-166.
- Hahn I. (2008) Gyökérszétvizsgálatok bugaci nyílt homoki gyepekben. In: Kröel-Dulay Gy., Kalapos T. & Mojzes A. (szerk.): *Talaj - vegetáció - klíma kölcsönhatások. Köszöntjük a 70 éves Láng Editet.* MTA ÖBKI, Vácraót, pp. 125-133.
- Hamerlynck, E.P. (2001) Chlorophyll fluorescence and photosynthetic gas exchange responses of Tree of Heaven (*Ailanthus altissima*) in contrasting urban environments. *Photosynthetica* 39: 79-86.
- Hargitai Z. (1940) Nagyköros növényvilága. II. A homoki növényzövetkezetek. *Bot. Közlem.* 37: 205-240.
- Hartnett, D.C. & Bazzaz, F.A. (1983) Physiological integration among intracloonal ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology* 64: 779-788.
- Hetherington, A.M. & Woodward, F.I. (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901-908.
- Heywood, V.H. & Jury, S.L. (2001) *Flora Europea* on CD-Rom. Cambridge University Press, Jorna Assoc. Electronic Files, Software.
- Hierro, J.L., Eren, Ö., Khetsuriani, L., Diaconu, A., Török, K., Montesinos, D., Andonian, K., Kikodze, D., Janoian, L., Villarreal, D., Estanga-Mollica, M.E. & Callaway, R.M. (2009) Germination responses of an invasive species in native and non-native ranges. *Oikos* 118: 529-538.
- Holm, L.G., Plucknett, D.L., Pancho, J.V. & Herberger, J.P. (1977) *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology.* The University Press of Hawaii, Honolulu, pp. 25-61.

- Horton, J.L. & Neufeld, H.S. (1998) Photosynthetic responses of *Microstegium vimineum* (Trin.) A. Camus, a shade-tolerant, C<sub>4</sub> grass, to variable light environments. *Oecologia* 114: 11-19.
- Hsiao, T.C. (1973) Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Phys.* 24: 519-570.
- Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* 15: 56-61.
- Hunyadi K. (1988) (szerk.) Szántóföldi gyomnövények és biológiájuk. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, pp. 13-14., 232-233., 242-243., 254-256.
- Hurlbert, S.H. (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.
- Huxman, T.E. & Monson, R.K. (2003) Stomatal responses of C<sub>3</sub>, C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> and C<sub>4</sub> *Flaveria* species to light and intercellular CO<sub>2</sub> concentration: implications for the evolution of stomatal behaviour. *Plant Cell Environ.* 26: 313-322.
- Huxman, T.E., Snyder, K.A., Tissue, D., Leffler, A.J., Ogle, K., Pockman, W.T., Sandquist, D.R., Potts, D.L. & Schwinning, S. (2004) Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia* 141: 254-268.
- Imada, S., Yamanaka, N. & Tamai, S. (2008) Water table depth affects *Populus alba* fine root growth and whole plant biomass. *Funct. Ecol.* 22: 1018-1026.
- Jacobs, S.W.L. & Everett, J. (2000) (eds.) Grasses: Systematics and Evolution. CSIRO Publishing, Melbourne, pp. 61-74., 149-158., 167-179.
- Jakucs E. (2001) A *Fumana procumbens* (Dun.) Go. & Godr. ektomikorrhizái alföldi homoki gyepekben. In: Borhidi A. & Botta-Dukát Z. (szerk.) Ökológia az ezredfordulón I. Konceptió, hosszú távú kutatások. MTA, Budapest, pp. 169-171.
- Jakucs, E., Kovács, G.M., Szedlay, Gy. & Erős-Honti, Zs. (2005) Morphological and molecular diversity and abundance of tomentelloid ectomycorrhizae in broad-leaved forests of the Hungarian Plain. *Mycorrhiza* 15: 459-470.
- Jentsch, A., Kreyling, J. & Beierkuhnlein, C. (2007) A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Front. Ecol. Environ.* 5: 365-374.
- Jones, H.G. (1992) Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 285-292.
- Juraimi, A.S., Drennan, D.S.H. & Anuar, N. (2004) The effects of shading on the growth, development and partitioning of biomass in Bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.). *J. Biol. Sci.* 4: 756-762.
- Jurik, T.W., Chabot, J.F. & Chabot, B.F. (1982) Effects of light and nutrients on leaf size, CO<sub>2</sub> exchange, and anatomy in wild strawberry (*Fragaria virginiana*). *Plant Physiol.* 70: 1044-1048.
- Kalapos, T. (1989) Drought adaptive plant strategies in a semiarid sandy grassland. *Abstr. Bot.* 13: 1-15.
- Kalapos, T. (1991) C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses of Hungary: environmental requirements, phenology and role in the vegetation. *Abstr. Bot.* 15: 83-88.
- Kalapos T. (1994) Homokpusztagyepi növények fotoszintézisének és vízforgalmának vizsgálata, különös tekintettel az időszakos szárazság hatására. Kandidátusi értekezés, ELTE, Budapest, kézirat, 147 pp.
- Kalapos, T. & Csontos, P. (2003) Variation in structural and functional leaf characteristics of manna ash (*Fraxinus ornus* L.) populations growing in ecologically contrasting habitats. *Plant Biosystems* 137: 73-82.
- Kalapos T. & Mojzes A. (2008) Milyen jövő vár a C<sub>4</sub>-es pázsítfüvekre mérsékeltvívi gyepekben napjaink környezeti változásai közepette? In: Kröel-Dulay Gy., Kalapos T. & Mojzes A. (szerk.): Tálaj - vegetáció - klíma kölcsönhatások. Köszöntjük a 70 éves Láng Editet. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 111-124.
- Kalapos T., Mojzes A., Barabás S. & Kovácsné Láng E. (2008) A levél morfológiájának és gázcseréjének válasza terepkísérletben szimulált klímaváltozásra homoki erdőpuszta három növényi funkciós típusánál. *Bot. Közlem.* 95: 81-99.
- Kalapos, T., van den Boogaard, R. & Lambers, H. (1996) Effect of soil drying on growth, biomass allocation and leaf gas exchange of two annual grass species. *Plant Soil* 185: 137-149.
- Kalmár E. & Németh A. (2006) A téli és tavaszi szélsőséges hidegek alakulása Magyarországon. In: Láng I., Jolánkai M. & Csete L. (szerk.) Globális klímaváltozás: hazai hatások és válaszok.

- KvVM - MTA "VAHAVA" Projekt. Posztterek a projekt zárókonferenciáján. Akaprint Kft., Budapest, mete06.pdf pp. 1-4.
- Karsten, H.D. & MacAdam, J.W. (2001) Effect of drought on growth, carbohydrates, and soil water use by perennial ryegrass, tall fescue, and white clover. *Crop Sci.* 41: 156-166.
- Kawamitsu, Y., Hakoyama, S., Agata, W. & Takeda, T. (1985) Leaf interveinal distances corresponding to anatomical types in grasses. *Plant Cell Physiol.* 26: 589-593.
- Kárpáti, I. & Kárpáti, V. (1955) The aspects of the calciphilous turf (*Festucetum vaginatae danubiale*) in the environs of Vác-rátót in 1952. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 1: 129-157.
- Kerner A. (/1863/ ford. Madas L. 2004) A Duna menti országok növényvilága. A magyar Alföld és a Bihar-hegység. (Das Pflanzenleben der Donauländer. 1. Ungarisches Tiefland. 2. Karpathen. Das Bihar-Gebirge an der ungarisch-siebenbürgischen Grenze.) *Erdészettört. Közlem.* 62: 27-120.
- Kirschbaum, M.U.F. & Pearcy, R.W. (1988) Gas exchange analysis of the relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiol.* 86: 782-785.
- Knapp, A.K. (1993) Gas exchange dynamics in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses: consequences of differences in stomatal conductance. *Ecology* 74: 113-123.
- Knapp, A.K., Fay, P.A., Blair, J.M., Collins, S.L., Smith, M.D., Carlisle, J.D., Harper, C.W., Danner, B.T., Lett, M.S. & McCarron, J.K. (2002) Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science* 298: 2202-2205.
- Knapp, A.K. & Gilliam, F.S. (1985) Response of *Andropogon gerardii* (*Poaceae*) to fire-induced high vs. low irradiance environments in tallgrass prairie: leaf structure and photosynthetic pigments. *Am. J. Bot.* 72: 1668-1671.
- Knapp, A.K. & Smith, W.K. (1990) Stomatal and photosynthetic responses to variable sunlight. *Physiol. Plant.* 78: 160-165.
- Kovács, G.M. & Szigetvári, Cs. (2002) Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain. *Phyton* 42: 211-223.
- Kovács, M., Engloner, A., Németh, N., Szirmai, O. & Turcsányi, G. (2002) Chemical composition of Bermuda grass (*Cynodon dactylon*) in Hungary. *Acta Agron. Hung.* 50: 151-156.
- Kovács-Láng, E. (1970) Fractional humus investigation of soils under sward communities (*Festucetum vaginatae danubiale*, *Festucetum wagneri*) growing on sandy sites. *Annal. Univ. Sci. Bud., Sect. Biol.* 12: 163-170.
- Kovács-Láng, E. (1974) Examination of dynamics of organic matter in a perennial open sandy steppe-meadow (*Festucetum vaginatae danubiale*) at the Csévharaszt IBP sample area (Hungary). *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 20: 309-326.
- Kovács-Láng, E. (1975) Distribution and dynamics of phosphorus, nitrogen and potassium in perennial open sandy steppe-meadow (*Festucetum vaginatae danubiale*). *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 21: 77-90.
- Kovács-Láng, E. (1991) Фотосинтез доминантных видов ассоциации *Festucetum vaginatae*. (Seasonal and diurnal dynamics of photosynthesis. Association *Festucetum vaginatae*.) In: Simon, T. & Kefeli, V.I. (eds.) Динамика растительного вещества и современные почвенные процессы в травянистых экосистемах. (Dynamics of primary production and soil processes in grassland ecosystems.) Pushchino Research Centre, Pushchino, pp. 102-108.
- Kovács-Láng E., Fekete G. & Molnár Zs. (1998) Mintázat, folyamat, skála: hosszú távú ökológiai kutatások a Kiskunságban. In: Fekete G. (szerk.) A közösségi ökológia frontvonalai. Scientia Kiadó, Budapest, pp. 209-224.
- Kovács-Láng, E., Kalapos, T. & Mészáros-Draskovits, R. (1989) Comparison of photosynthesis and transpiration in four species of a semiarid grassland community. In: *Ökológia Travného Porastu III. (Grassland Ecology III.)*, Banská Bystrica, pp. 67-76.
- Kovács-Láng E., Kröel-Dulay Gy., Garadnai J., Barabás S., Lhotsky B. & Lellei-Kovács E. (2006a) Ökoszisztéma válaszok egy klímazimulációs ökológiai terepiskerületben a Duna-Tisza közén. In: Láng I., Jolánkai M. & Csete L. (szerk.) Globális klímaváltozás: hazai hatások és válaszok. KvVM - MTA "VAHAVA" Projekt. Posztterek a projekt zárókonferenciáján. Akaprint Kft., Budapest, oko4.pdf pp. 1-4.

- Kovács-Láng, E., Kröel-Dulay, Gy., Kertész, M., Fekete, G., Bartha, S., Mika, J., Dobi-Wantuch, I., Rédei, T., Rajkai, K. & Hahn, I. (2000) Changes in the composition of sand grasslands along a climatic gradient in Hungary and implications for climate change. *Phytocoenologia* 30: 385-407.
- Kovács-Láng E., Kröel-Dulay Gy. & Rédei T. (2005) A klímaváltozás hatása a természetközeli erdős-ztyepp ökoszisztémákra. *Magyar Tudomány* 2005/7: 812-817.
- Kovács-Láng, E., Lhotsky, B., Lellei-Kovács, E., Kröel-Dulay, Gy., Kalapos, T., Rajkai, K., Mojzes, A., Garadnai, J. & Barabás, S. (2006b) Precipitation, water availability and ecosystem functions in a sand forest steppe. Poster Abstracts of The EPRECOT Workshop, 22-25 May 2006, Helsingor, Denmark, p. 15.
- Kovács-Láng E., Rédei T., Lhotsky B., Kröel-Dulay Gy., Garadnai J. & Barabás S. (2006c) A nyílt homokpusztagyeppek diverzitásának és dinamikájának változásai egy klímagrádiens mentén. In: Kalapos T. (szerk.) *Jelez a flóra és a vegetáció. A 80 éves Simon Tibort köszöntjük.* Scientia Kiadó, Budapest, pp. 151-164.
- Körmöczy, L., Bodrogközy, Gy. & Horváth, I. (1981) Investigation of biological production and bioclimate of sandy grasslands in Bugac (Great Hungarian Plain between Danube and Tisza). *Acta Biol. Szeged.* 27: 55-69.
- Körner, C., Diemer, M., Schäppi, B., Niklaus, P. & Arnone III, J. (1997): The responses of alpine grassland to four seasons of CO<sub>2</sub> enrichment: a synthesis. *Acta Oecol.* 18: 165-175.
- Krizsik, V. & Körmöczy, L. (2000) Spatial spreading of *Robinia pseudo-acacia* and *Populus alba* clones in sandy habitats. *Tiscia* 32: 3-8.
- Kröel-Dulay Gy., Bartha S., Wantuchné Dobi I., Kovács-Láng E. & Coffin, D.P. (1998) Mechanisztikus szimulációs modellek alkalmazása száraz homoki gyepek klímaváltozással kapcsolatos dinamikájának predikciójára. In: Dunkel Z. (szerk.) *Az éghajlatváltozás és következményei.* OMSz, Budapest, pp. 275-284.
- Kröel-Dulay, Gy., Garadnai, J., Lhotsky, B. & Kovács-Láng, E. (2008) The role of disturbances in sand grassland dynamics. In: Kovács-Láng, E., Molnár, E., Kröel-Dulay, Gy. & Barabás, S. (eds.) *The KISKUN LTER: Long-term ecological research in the Kiskunság, Hungary.* Institute of Ecology and Botany, H.A.S., Vácrátót, pp. 41-43.
- Kröel-Dulay Gy., Kovács-Láng E., Rédei T., Garadnai J., Lhotsky B., Czúcz B. & Kucs P. (2006) Aszály okozta pusztulás és regeneráció homokpusztagyepekben a Duna-Tisza közén. In: Láng I., Jolánkai M. & Csete L. (szerk.) *Globális klímaváltozás: hazai hatások és válaszok.* KvVM - MTA "VAHAVA" Projekt. Poszterek a projekt zárókonferenciáján. Akaprint Kft., Budapest, oko6.pdf pp. 1-4.
- Kubien, D.S. & Sage, R.F. (2004) Dynamic photo-inhibition and carbon gain in a C<sub>3</sub> and a C<sub>4</sub> grass native to high latitudes. *Plant Cell Environ.* 27: 1424-1435.
- Kun, A. (2001) Analysis of precipitation year types and their regional frequency distributions in the Danube-Tisza Mid-Region, Hungary. *Acta Bot. Hung.* 43: 175-187.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L. (eds., 1998) *Plant Physiological Ecology.* Springer-Verlag, New York, pp. 4-6., 25-46., 214-216.
- Langer, R.H.M. (1979) *How Grasses Grow.* 2nd ed. Edward Arnold (Publishers) Limited, London, pp. 6-14.
- Lehmann, C. & Rebele, F. (1994) Zum Potential sexueller Fortpflanzung bei *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth. *Verh. Ges. Ökol.* 23: 445-450.
- Lehmann, C. & Rebele, F. (2005) Phenotypic plasticity in *Calamagrostis epigejos* (Poaceae): response capacities of genotypes from different populations of contrasting habitats to a range of soil fertility. *Acta Oecol.* 28: 127-140.
- Lellei-Kovács, E., Kovács-Láng, E., Kalapos, T., Botta-Dukát, Z., Barabás, S. & Beier, C. (2008) Experimental warming does not enhance soil respiration in a semiarid temperate forest-steppe ecosystem. *Com. Ecol.* 9: 29-37.
- Lhotsky, B., Rédei, T. & Kovács-Láng, E. (1999) Growth characteristics of the dominant grasses of the Hungarian sand-steppe. In: Ferenciková, D., Gáborcik, N., Ondrášek, L., Uhlíarová, E. & Zimková, M. (eds.) *Grassland Ecology V. Proceedings of the 5<sup>th</sup> Ecological Conference.* 23-25 November 1999, Banská Bystrica. Grassland and Mountain Agriculture Research Institute, 2000, pp. 434-443.

- Li, X-M. & Kakubari, Y. (2001) Photosynthesis and chlorophyll *a* fluorescence of two poplars under water stress. *J. For. Res.* 6: 211-215.
- Liu, M-Z. & Osborne, C.P. (2008) Leaf cold acclimation and freezing injury in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses of the Mongolian Plateau. *J. Exp. Bot.* 59: 4161-4170.
- Llorens, L., Peñuelas, J., Beier, C., Emmett, B., Estiarte, M. & Tietema, A. (2004) Effects of an experimental increase of temperature and drought on the photosynthetic performance of two ericaceous shrub species along a North-South European gradient. *Ecosystems* 7: 613-624.
- Llorens, L., Peñuelas, J. & Emmett, B. (2002) Developmental instability and gas exchange responses of a heathland shrub to experimental drought and warming. *Int. J. Plant Sci.* 163: 959-967.
- Llorens, L., Peñuelas, J. & Estiarte, M. (2003) Ecophysiological responses of two Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*, to experimentally drier and warmer conditions. *Physiol. Plant.* 119: 231-243.
- Logan, B.A., Adams III, W.W. & Demmig-Adams, B. (2007) Avoiding common pitfalls of chlorophyll fluorescence analysis under field conditions. *Funct. Plant Biol.* 34: 853-859.
- Loik, M.E., Redar, S.P. & Harte, J. (2000) Photosynthetic responses to a climate-warming manipulation for contrasting meadow species in the Rocky Mountains, Colorado, USA. *Funct. Ecol.* 14: 166-175.
- Long, S.P. (1983) C<sub>4</sub> photosynthesis at low temperature. *Plant Cell Environ.* 6: 345-363.
- Lövei, G.L. (1997) Global change through invasion. *Nature* 388: 627-628.
- Magyar P. (1933) A homokfásítás és növényzociológiai alapjai. *Erdészeti Kísérletek* 35: 139-198.
- Magyar P. (1936) Növényökológiai vizsgálatok az alföldi homokon. *Erdészeti Kísérletek* 38: 115-208.
- Mandre, M., Tullus, H. & Tamm, Ü. (1998) The partitioning of carbohydrates and the biomass of leaves in *Populus tremula* L. canopy. *Trees* 12: 160-166.
- Manzanera, J.A. & Martínez-Chacón, M.F. (2007) Ecophysiological competence of *Populus alba* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl., and *Crataegus monogyna* Jacq. used in plantations for the recovery of riparian vegetation. *Environ. Manage.* 40: 902-912.
- Marschner, H. (1995) Mineral nutrition of higher plants. 2<sup>nd</sup> ed. Academic Press, London, pp. 299-308.
- Matus G. & Papp M. (2006) A vadrozs, *Secale sylvestre* Host előfordulási körülményei a Nyírségben. *Kitaibelia* 10(1): 186-193.
- Mauseth, J.D. (1988) Epidermis. In: *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., California, pp. 167-198.
- Maxwell, K. & Johnson, G.N. (2000) Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51: 659-668.
- Mátyás Cs. & Czímber K. (2004) A zonális alsó erdőhatár klímaérzékenysége Magyarországon – előzetes eredmények. In: Mátyás Cs. & Vig P. (szerk.) *Erdős és klíma. IV. kötet*. NyME, Sopron, pp. 35-44.
- McDowell, S.C.L. (2002) Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (*Rosaceae*). *Am. J. Bot.* 89: 1431-1438.
- Meehl, G.A., Stocker, T.F., Collins, W.D., Friedlingstein, P., Gaye, A.T., Gregory, J.M., Kitoh, A., Knutti, R., Murphy, J.M., Noda, A., Raper, S.C.B., Watterson, I.G., Weaver, A.J. & Zhao, Z.-C. (2007) Global Climate Projections. In: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M. & Miller, H.L. (eds.): *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 747-845.
- Mészáros I. & Veres, Sz. (2006) Növényökológiai vizsgálatok nyírségi homokpusztagyepben: a fotoszintetikus pigmentösszetétel változékonysága. In: Molnár E. (szerk.) *Kutatás, oktatás, értéktéremtés. A 80 éves Précsényi István köszöntése*. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp 151-167.
- Mihály B. & Botta-Dukát Z. (2004) (szerk.) *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények. A KvVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei* 9. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest, pp. 35-51, 93-109.
- Mika J. (2003) Regionális éghajlati forgatókönyvek: tények és kétségek. "Agro-21" Füzetek. *Klimaváltozás - Hatások - Válaszok* 32: 11-24.

- Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC, pp. 26-38., pp. 64-70.
- Mitchell, Ch.E., Agrawal, A.A., Bever, J.D., Gilbert, G.S., Hufbauer, R.A., Klironomos, J.N., Maron, J.L., Morris, W.F., Parker, I.M., Power, A.G., Seabloom, E.W., Torchin, M.E. & Vázquez, D.P. (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecol. Lett.* 9: 726-740.
- Mojzes A. (2002) A tollas szálkaperje (*Brachypodium pinnatum*) hajtásmorfológiája és fotoszintetikus működési sajátosságai különböző mikroélelhelyi környezetben. Diplomamunka, ELTE, Budapest, kézirat, 95 pp.
- Mojzes, A., Kalapos, T. & Virágh, K. (2003) Plasticity of leaf and shoot morphology and leaf photochemistry for *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. growing in contrasting microenvironments in a semiarid loess forest-steppe vegetation mosaic. *Flora* 198: 304-320.
- Mojzes, A., Kalapos, T. & Virágh, K. (2005) Leaf anatomical plasticity of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. growing in contrasting microenvironments in a semiarid loess forest-steppe vegetation mosaic. *Com. Ecol.* 6: 49-56.
- Molnár, E., Bagi, I., Csintalan, Zs. & Nyakas, A. (2000) The invasion success of a native grassland species in the Great Hungarian Plain. In: Ferenciková, D., Gáborcik, N., Ondrášek, L., Uhlřarová, E. & Zimková, M. (eds.) Grassland Ecology V. Proceedings of the 5<sup>th</sup> Ecological Conference, 23-25 Nov 1999, Grassland and Mountain Agriculture Research Institute, Banská Bystrica, pp. 423-433.
- Molnár, Zs., Bölöni, J. & Horváth, F. (2008a) Threatening factors encountered: actual endangerment of the Hungarian (semi-)natural habitats. *Acta Bot. Hung.* 50(Suppl.): 199-217.
- Molnár Zs., Fekete G., Biró M. & Kun A. (2008b) A Duna-Tisza közti homoki sztyepprétek történeti tájökológiai jellemzése. In: Kröel-Dulay Gy., Kalapos T. & Mojzes A. (szerk.): Talaj - vegetáció - klíma kölcsönhatások. Köszöntjük a 70 éves Láng Editet. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 39-55.
- Morse, L.J., Day, T.A. & Faeth, S.H. (2002) Effect of *Neotyphodium* endophyte infection on growth and leaf gas exchange of Arizona fescue under contrasting water availability regimes. *Environ. Exp. Bot.* 48: 257-268.
- Muth, N.Z. & Pigliucci, M. (2006) Traits of invasives reconsidered: phenotypic comparisons of introduced invasive and introduced noninvasive plant species within two closely related clades. *Am. J. Bot.* 93: 188-196.
- Nagy, Z. & Tuba, Z. (2008) Effects of elevated air CO<sub>2</sub> concentration on loess grassland vegetation as investigated in a mini FACE experiment. *Com. Ecol.* 9(Suppl.): 153-160.
- Nagy, Z., Tuba, Z., Szenté, K., Uzvölgyi, J. & Fekete, G. (1994) Photosynthesis and water use efficiency during degradation of a semiarid loess steppe. *Photosynthetica* 30: 307-311.
- Nemec, A.F.L. (1996) Analysis of repeated measures and time series: an introduction with forestry examples. *Biom. Inf. Handb.* 6. Res. Br., B.C. Min. For., Victoria, B.C. Work. Pap. 15/1996, pp. 1-14., 28-40.
- Newsome, A.E. & Noble, I.R. (1986) Ecological and physiological characters of invading species. In: Graves, R.H. & Burdon, J.J. (eds.) Ecology of Biological Invasions. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 1-20.
- Niinemets, Ü. (1999) Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytol.* 144: 35-47.
- Nijs, I. & Impens, I. (1996) Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and climate-warming on photosynthesis during winter in *Lolium perenne*. *J. Exp. Bot.* 47: 915-924.
- Nishimoto, R.K. & McCarty, L.B. (1997) Fluctuating temperature and light influence seed germination of goosegrass (*Eleusine indica*). *Weed Sci.* 45: 426-429.
- Nobel, P.S. (1983) Biophysical Plant Physiology and Ecology. W. H. Freeman and Company, New York, pp. 339-386.
- Ogle, K. (2003) Implications of interveinal distance for quantum yield in C<sub>4</sub> grasses: a modelling and meta-analysis. *Oecologia* 136: 532-542.
- Oguchi, R., Hikosaka, K. & Hirose, T. (2003) Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant Cell Environ.* 26: 505-512.
- Osmond, C.B., Winter, K. & Ziegler, H. (1982) Functional significance of different pathways of CO<sub>2</sub> fixation in photosynthesis. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. (eds):

- Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. Volume 12B. Springer-Verlag, Berlin, pp. 480-547.
- Ónodi G. (2007) Legelésvizsgálatok mézskedvelő nyílt homoki gyepekben. In: Horváth A. & Szitár K. (szerk.): Agrártájékoztató növényzetének monitorozása. A hatás-monitorozás elméleti alapjai és gyakorlati lehetőségei. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 188-193.
- Ögren, E. & Sundin, U. (1996) Photosynthetic responses to variable light: a comparison of species from contrasting habitats. *Oecologia* 106: 18-27.
- Parsons, A.N., Welker, J.M., Wookey, P.A., Press, M.C., Callaghan, T.V., Lee, J.A. (1994) Growth responses of four sub-Arctic dwarf shrubs to simulated environmental change. *J. Ecol.* 82: 307-318.
- Pattison, R.R., Goldstein, G. & Ares, A. (1998) Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia* 117: 449-459.
- Pálfi I. (2003) A vízháztartás helyzete és a vízgazdálkodás fejlesztési lehetőségei a Duna-Tisza közti Homokhátságon. *Hidrológiai Közlemények* 83: 251-253.
- Pearcy, R.W. & Ehleringer, J. (1984) Comparative ecophysiology of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant Cell Environ.* 7: 1-13.
- Pearcy, R.W., Krall, J.P. & Sassenrath-Cole, G.F. (1996) Photosynthesis in fluctuating light environments. In: Baker, N.R. (ed.) *Photosynthesis and the Environment*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 321-346.
- Pearcy, R.W., Osteryoung, K. & Calkin, H.W. (1985) Photosynthetic responses to dynamic light environments by Hawaiian Trees. *Plant Physiol.* 79: 896-902.
- Pearcy, R.W., Pons, T.L. & Sassenrath, G.F. (1991) Dynamic limitations to photosynthetic gas exchange in a soybean canopy. In: *Impact of Global Climatic Changes on Photosynthesis and Plant Productivity*. Proceedings of the Indo-US Workshop, 8-12 January 1991, New Delhi, India. Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., pp. 525-538.
- Pennings, S.C. & Callaway, R.M. (2000) The advantages of clonal integration under different ecological conditions: a community-wide test. *Ecology* 81: 709-716.
- Peñuelas, J., Prieto, P., Beier, C., Cesaraccio, C., de Angelis, P., de Dato, G., Emmett, B.A., Estiarte, M., Garadnai, J., Gorissen, A., Kovács-Láng, E., Kröel-Dulay, Gy., Llorens, L., Pellizzaro, G., Riis-Nielsen, T., Schmidt, I.K., Sirca, C., Sowerby, A., Spano, D., Tietema, A. (2007) Response of plant species richness and primary productivity in shrublands along a north-south gradient in Europe to seven years of experimental warming and drought: reductions in primary productivity in the heat and drought year of 2003. *Glob. Change Biol.* 13: 2563-2581.
- Pécsi M. (1967) Duna-Tisza közti Hátság. A felszín kialakulása és mai képe. In: Pécsi M. (szerk.) *Magyarország tájféldrajza I. A dunai Alföld*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 214-221.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J. (1987) A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.
- Polley, H.W., Johnson, H.B. & Derner, J.D. (2003) Increasing CO<sub>2</sub> from subambient to superambient concentrations alters species composition and increases above-ground biomass in a C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> grassland. *New Phytol.* 160: 319-327.
- Pollock, C.J., Lloyd, E.J., Stoddart, J.L. & Thomas, H. (1983) Growth, photosynthesis and assimilate partitioning in *Lolium temulentum* exposed to chilling temperature. *Physiol. Plant.* 59: 257-262.
- Précsényi I. (1995) (szerk.) *Alapvető kutatástervezési, statisztikai és projektértékelési módszerek a szupraindividuális biológiában. Viselkedésokológiai Kutatócsoport, KLTE Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék, Debrecen*, pp. 76-77.
- Précsényi, I., Fekete, G., Melkó, E. & Molnár, E. (1977) Niche studies on some plant species of a grassland community II. Seasonal niche dynamic. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 23: 193-218.
- Prieto, P., Peñuelas, J., Niinemets, Ü., Ogaya, R., Schmidt, I.K., Beier, C., Tietema, A., Sowerby, A., Emmett, B.A., Kovács-Láng, E., Kröel-Dulay, Gy., Lhotsky, B., Cesaraccio, C., Pellizzaro, G., de Dato, G., Sirca, C. & Estiarte, M. (2009) Changes in the onset of spring growth in shrubland species in response to experimental warming along a north-south gradient in Europe. *Global Ecol. Biogeogr.* 18: 473-484.
- Pugnaire, F.I. & Haase, P. (1996) Comparative physiology and growth of two perennial tussock grass species in a semi-arid environment. *Ann. Bot.* 77: 81-86.

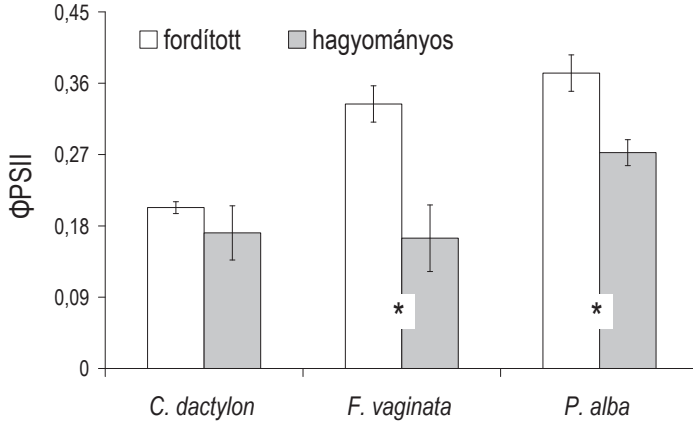
- Quinn, G.P. & Keough, M.J. (2002) Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, New York, pp. 45., 64-67., 92-94., 107., 111-125., 191-201., 280-284., 305-320.
- Radford, I.J. & Cousens, R.D. (2000) Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia* 125: 531-542.
- Rebele, F. & Lehmann, C. (2001) Biological flora of Central Europe: *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth. *Flora* 196: 325-344.
- Rejmánek, M. & Richardson, D.M. (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.
- Resco, V., Ignace, D.D., Sun, W., Huxman, T.E., Weltzin, J.F. & Williams, D.G. (2008) Chlorophyll fluorescence, predawn water potential and photosynthesis in precipitation pulse-driven ecosystems – implications for ecological studies. *Funct. Ecol.* 22: 479-483.
- Rédei, T., Kröel-Dulay, Gy., Barabás, S., Lellei-Kovács, E., Szabó, R. & Török, K. (2008) A network of long-term ecological and socio-economic research sites to study the effects of land use change. In: Kovács-Láng, E., Molnár, E., Kröel-Dulay, Gy. & Barabás, S. (eds.) *The KISKUN LTER: Long-term ecological research in the Kiskunság, Hungary*. Institute of Ecology and Botany, H.A.S., Vác, pp. 15-19.
- Richards, Ch.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J. & Pigliucci, M. (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol. Lett.* 9: 981-993.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. & West, C.J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- Risser, P.G. (1995) The status of the science examining ecotones. *BioScience* 45: 318-325.
- Rout, M.E. & Chrzanowski, T.H. (2009) The invasive *Sorghum halepense* harbors endophytic N<sub>2</sub>-fixing bacteria and alters soil biogeochemistry. *Plant Soil* 315: 163-172.
- Rustad, L.E., Campbell, J.L., Marion, G.M., Norby, R.J., Mitchell, M.J., Hartley, A.E., Cornelissen, J.H.C., Gurevitch, J. & GCTE NEWS (2001) A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126: 543-562.
- Sage, R.F. & Kubien, D.S. (2003) Quo vadis C<sub>4</sub>? An ecophysiological perspective on global change and the future of C<sub>4</sub> plants. *Photosynth. Res.* 77: 209-225.
- Sage, R.F. & McKown, A.D. (2006) Is C<sub>4</sub> photosynthesis less phenotypically plastic than C<sub>3</sub> photosynthesis? *J. Exp. Bot.* 57: 303-317.
- Sage, R.F. & Monson, R.K. (eds.) (1999) *C<sub>4</sub> Plant Biology*. Academic Press, San Diego, USA, pp. 313-373., 568-576.
- Schreiber, U., Bilger, W. & Neubauer, C. (1994) Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze, E.D. & Caldwell, M.M. (eds.): *Ecophysiology of photosynthesis*. Ecological Studies 100, Springer-Verlag, Berlin, pp. 49-70.
- Scott, S.J., Jones, R.A. & Williams, W.A. (1984) Review of data analysis methods for seed germination. *Crop Sci.* 24: 1192-1199.
- Seneweera, S., Ghannoum, O. & Conroy, J.P. (2001) Root and shoot factors contribute to the effect of drought on photosynthesis and growth of the C<sub>4</sub> grass *Panicum coloratum* at elevated CO<sub>2</sub> partial pressures. *Aust. J. Plant Physiol.* 28: 451-460.
- Shaver, G.R., Canadell, J., Chapin III, F.S., Gurevitch, J., Harte, J., Henry, G., Ineson, P., Jonasson, S., Melillo, J., Pitelka, L. & Rustad L. (2000) Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis. *BioScience* 50: 871-882.
- Simon, T. & Batanouny, K.H. (1971) Qualitative and quantitative studies on the root system of *Festucetum vaginatae*. *Annal. Univ. Sci. Bud., Sect. Biol.* 13: 155-171.
- Simon, T. & Kovács-Láng, E. (1976) Phytomass production and environmental conditions of grasslands on sand soil at Csepvaraszt (IBP Experimental Area in Hungary). *Pol. Ecol. Stud.* 2: 121-127.
- Sims, D.A. & Pearcy, R.W. (1992) Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *Am. J. Bot.* 79: 449-455.
- Smith, M.D. & Knapp, A.K. (2001) Physiological and morphological traits of exotic, invasive exotic, and native plant species in tallgrass prairie. *Int. J. Plant Sci.* 162: 785-792.



- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1981) Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 2<sup>nd</sup> ed., W. H. Freeman and Company, New York, pp. 179-270., 401-453.
- Soó R. (1931) A magyar puszta fejlődéstörténetének problémája. Földr. Közlem. 59: 1-15.
- Soó R. (1970) A Magyar flóra és vegetáció rendszertani és növényföldrajzi kézikönyve (Synopsis Systematico-Geobotanica Florae Vegetationisque Hungariae). Tomus IV. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 543-546.
- Soó R. (1973) A Magyar flóra és vegetáció rendszertani és növényföldrajzi kézikönyve (Synopsis Systematico-Geobotanica Florae Vegetationisque Hungariae). Tomus V. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 266-267., 285-287., 405-406., 429-430., 446.
- Spollen, W.G. & Nelson, C.J. (1994) Response of fructan to water deficit in growing leaves of tall fescue. *Plant Physiol.* 106: 329-336.
- Stefanovits P. (1992) Talajtan. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 4. kiadás, pp. 199-200.
- Stevens, P.F. (2008 /2001 onwards/) Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008, <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Stuart, B.L., Krieg, D.R. & Abernathy, J.R. (1985) Photosynthesis and stomatal-conductance responses of johnsongrass (*Sorghum halepense*) to water stress. *Weed Sci.* 33: 635-639.
- Suzuki, S. & Kudo, G. (1997) Short-term effects of simulated environmental change on phenology, leaf traits, and shoot growth of alpine plants on a temperate mountain, northern Japan. *Glob. Change Biol.* 3: 108-115.
- Swemmer, A.M., Knapp, A.K. & Smith, M.D. (2006) Growth responses of two dominant C<sub>4</sub> grass species to altered water availability. *Int. J. Plant Sci.* 167: 1001-1010.
- Szodfridt I. (1969) Borókás-nyárasok Bugac környékén. *Bot. Közlem.* 56: 159-165.
- Szujkó-Lacza, J. & Rajczy, M. (1986) Similarity investigations on a loess steppe fragment in a forest-steppe in Hungary. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung.* 78: 49-62.
- Tamás J. (1999) Az invazív fajok terjedésének törvényszerűségei egy magyarországi esettanulmány kapcsán – a betyárkóró. *Bot. Közlem.* 86-87: 169-181.
- Tamás J. (2001) Tűz utáni szukcesszió vizsgálata feketefenyvesekben. PhD értekezés, ELTE, Budapest (kézirat), 140 pp.
- Thomas, H. & James, A.R. (1999) Partitioning of sugars in *Lolium perenne* (perennial ryegrass) during drought and on rewatering. *New Phytol.* 142: 295-305.
- Thomas, H. & Stoddart, J.L. (1984) Kinetics of leaf growth in *Lolium temulentum* at optimal and chilling temperatures. *Ann. Bot.* 53: 341-347.
- Thomas, H. & Stoddart, J.L. (1995) Temperature sensitivities of *Festuca arundinacea* Schreb. and *Dactylis glomerata* L. ecotypes. *New Phytol.* 130: 125-134.
- Thompson, J.N. (1998) Rapid evolution as an ecological process. *Trends Ecol. Evol.* 13: 329-332.
- Thompson, K., Grime, J.P. & Mason, G. (1977) Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature* 267: 147-149.
- Török, K., Botta-Dukát, Z., Dancza, I., Németh, I., Kiss, J., Mihály, B. & Magyar, D. (2003) Invasion gateways and corridors in the Carpathian Basin: biological invasions in Hungary. *Biol. Invas.* 5: 349-356.
- Tuba, Z. (1984a) Changes of carotenoids in various drought adapted species during subsequent dry and wet periods. *Acta Bot. Hung.* 30: 217-228.
- Tuba Z. (1984b) Homokpusztagyep-fajok fotoszintézis-ökológiája. Kandidátusi értekezés, MTA ÖBKI, Vácrátót, kézirat.
- Tuba, Z. (1984c) Rearrangement of photosynthetic pigment composition in C<sub>4</sub>, C<sub>3</sub> and CAM species during drought and recovery. *J. Plant Physiol.* 115: 331-338.
- Tuba Z. (2005) Az emelkedő légköri CO<sub>2</sub>-koncentráció hatása növényközösségek összetételére, szerkezetére és produkciójára. *Bot. Közlem.* 92: 189-206.
- Tuba, Z. & Kaligarič, M. (2008) Grassland ecology in changing climate and land use. *Com. Ecol.* 9(Suppl.): 3-12.
- Turnbull, M.H., Murthy, R. & Griffin, K.L. (2002) The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*. *Plant Cell Environ.* 25: 1729-1737.
- Utrillas, M.J. & Alegre, L. (1997) Impact of water stress on leaf anatomy and ultrastructure in *Cynodon dactylon* (L.) Pers. under natural conditions. *Int. J. Plant Sci.* 158: 313-324.

- Valkama, J. & Kozlov, M.V. (2001) Impact of climatic factors on the developmental stability of mountain birch growing in a contaminated area. *J. Appl. Ecol.* 38: 665-673.
- van Arendonk, J.J.C.M. & Poorter, H. (1994) The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environ.* 17: 963-970.
- Veres Sz. (2004) A karotinoidok szerepe homokpuszta gyepek fajainak stressztoleranciájában. PhD értekezés, DE, Debrecen, kézirat, 146 pp.
- Veres, Sz., Mészáros, I., Tóth, V., Mile, O. & Lakatos, Gy. (2001) Diurnal change in potential photochemical activity of some xerophyte species in semiarid grassland under field conditions. *Acta Biologica Debrecina* 23: 56-59.
- Veres, Sz., Mile, O., Láposi, R., Lakatos, Gy. & Mészáros, I. (2005) Variation in ecophysiological traits of dominant species in open and closed stands of a semiarid sandy grassland. *Acta Biol. Szeged.* 49: 175-176.
- Veres, Sz., Tóth, V.R., Láposi, R., Oláh, V., Lakatos, Gy. & Mészáros, I. (2006) Carotenoid composition and photochemical activity of four sandy grassland species. *Photosynthetica* 44: 255-261.
- Versegly, K. & Kovács-Láng, E. (1971) Investigations on production of grassland communities of sandy soil in the IBP area near Csévharaszt (Hungary). I. Production of lichens. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.* 22: 393-411.
- Virágh K. (2002) Vegetációdinamikai kutatások. In: Fekete G. (szerk.) *A Magyar Tudományos Akadémia Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete 50 éve, 1952-2002.* MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, pp. 65-93.
- von Caemmerer, S. & Farquhar, G.D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- Wedin, D.A. & Tilman, D. (1996) Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science* 274: 1720-1723.
- Wetzelin, J.F., Loik, M.E., Schwinning, S., Williams, D.G., Fay, P.A., Haddad, B.M., Harte, J., Huxman, T.E., Knapp, A.K., Lin, G., Pockman, W.T., Shaw, M.R., Small, E.E., Smith, M.D., Smith, S.D., Tissue, D.T. & Zak, J.C. (2003) Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience* 53: 941-952.
- Weng, J.H., Chen, Y.N. & Liao, T.S. (2006) Relationships between chlorophyll fluorescence parameters and photochemical reflectance index of tree species adapted to different temperature regimes. *Funct. Plant Biol.* 33: 241-246.
- White, T.A., Campbell, B.D. & Kemp, P.D. (2001) Laboratory screening of the juvenile responses of grassland species to warm temperature pulses and water deficits to predict invasiveness. *Funct. Ecol.* 15: 103-112.
- Williams, E.D. (1983) Effects of temperature, light, nitrate and pre-chilling on seed germination of grassland plants. *Ann. Appl. Biol.* 103: 161-172.
- Xu, B., Li, F., Shan, L., Ma, Y., Ichizen, N. & Huang, J. (2006) Gas exchange, biomass partition, and water relationships of three grass seedlings under water stress. *Weed Biol. Manage.* 6: 79-88.
- Yamashita, N., Ishida, A., Kushima, H. & Tanaka, N. (2000) Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia* 125: 412-419.
- Yamashita, N., Koike, N. & Ishida, A. (2002) Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant Cell Environ.* 25: 1341-1356.
- Zólyomi, B. & Fekete, G. (1994) The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. *Abstr. Bot.* 18: 29-41.
- Zólyomi, B., Kéri, M. & Horváth, F. (1997) Spatial and temporal changes in the frequency of climatic year types in the Carpathian Basin. *Coenoses* 12: 33-41.
- Zsolt J. (1943) A Szent-Endrei sziget növénytakarója. *Index Horti Bot. Univ. Bpest.* 6: 1-18.

## FÜGGELÉK



**F.1. ábra.** A 2. fotokémiai rendszer (PSII) fényinkubált levélen mért, aktuális fotokémiai hatékonysága ( $\Phi_{PSII}$ ) a sötétinkubációs Fv/Fm mérést követő (hagyományos), ill. azt megelőző (fordított sorrendű) mérés esetén a *Cynodon dactylon*-nál, a *Festuca vaginata*-nál és a *Populus alba*-nál 2005. júniusban. A grafikonokon a mintaátlagok ( $n = 5$ ) 95%-os konfidencia sávja szerepel. A csillagok szignifikáns ( $p < 0,05$ ) különbségeket jeleznek a kétféle mérési sorrend között fajonként.

### *Cynodon dactylon*

Hatás	df	Terület		Megnyúltság	
		F	p	F	p
KEZELÉS	2;6	0,31	0,7474	2,84	0,1353
ÉV	3;18	53,90	<b>&lt;0,0001</b>	6,44	<b>0,0299</b>
ÉV x KEZELÉS	6;18	1,12	0,3917	1,10	0,3962
HÓNAP	3;18	34,48	<b>&lt;0,0001</b>	84,11	<b>&lt;0,0001</b>
HÓNAP x KEZELÉS	6;18	3,44	<b>0,0193</b>	0,84	0,5140
ÉV x HÓNAP	9;54	9,72	<b>&lt;0,0001</b>	3,59	<b>0,0306</b>
ÉV x HÓNAP x KEZELÉS	18;54	1,06	0,4156	0,67	0,6850

### *Festuca vaginata*

Hatás	df	Terület		Megnyúltság	
		F	p	F	p
KEZELÉS	2;6	0,16	0,8519	N.A.	N.A.
ÉV	3;18	11,46	<b>0,0007</b>	N.A.	N.A.
ÉV x KEZELÉS	6;18	2,63	0,0693	N.A.	N.A.
HÓNAP	3;18	86,71	<b>&lt;0,0001</b>	N.A.	N.A.
HÓNAP x KEZELÉS	6;18	0,68	0,5764	N.A.	N.A.
ÉV x HÓNAP	9;54	13,18	<b>0,0005</b>	N.A.	N.A.
ÉV x HÓNAP x KEZELÉS	18;54	1,60	0,2298	N.A.	N.A.

### *Populus alba*

Hatás	df	Terület		Megnyúltság	
		F	p	F	p
KEZELÉS	2;6	1,28	0,3452	12,95	<b>0,0067</b>
ÉV	3;18	232,38	<b>&lt;0,0001</b>	3,46	0,0938
ÉV x KEZELÉS	6;18	2,54	0,0584	0,73	0,5481
HÓNAP	3;18	25,08	<b>&lt;0,0001</b>	1,12	0,3622
HÓNAP x KEZELÉS	6;18	2,28	0,0819	0,64	0,6700
ÉV x HÓNAP	9;54	1,95	0,0647	2,58	0,1002
ÉV x HÓNAP x KEZELÉS	18;54	2,05	<b>0,0219</b>	0,89	0,5127

**F.1. táblázat.** A varianciaforrások (ÉV, HÓNAP, KEZELÉS), valamint interakcióik ismétléses variancia-analízissel (repeated measures ANOVA) elemzett hatásainak várható értéke (F) és szignifikanciája (p) a levelek morfológiáját leíró változóknál a vizsgált években (2005-2008) május és augusztus között. Terület: a levéllemez területe (cm<sup>2</sup>) és Megnyúltság: hosszúságának és legnagyobb szélességének hányadosa. N.A.: nincs adat, mert a begöngyölt, hengeres levelű *Festuca vaginata*-nál az adott változó pontos meghatározása nem volt lehetséges. A szignifikáns (p < 0,05) hatások p értéke félkövér szedéssel szerepel. A df oszlop mindkét változóra vonatkozóan a számláló és a nevező (hatás; hiba) szabadsági fokát mutatja a korrekció nélküli F próbában.

### *Cynodon dactylon*

Hatás	df	LMA		LT		LD	
		F	p	F	p	F	p
KEZELÉS	2;6	0,35	0,7178	0,59	0,5845	0,89	0,4585
ÉV	3;18	6,12	<b>0,0047</b>	3,34	<b>0,0424</b>	6,61	<b>0,0033</b>
ÉV x KEZELÉS	6;18	1,13	0,3824	0,47	0,8223	1,55	0,2179
HÓNAP	3;18	75,87	<b>&lt;0,0001</b>	27,83	<b>&lt;0,0001</b>	110,91	<b>&lt;0,0001</b>
HÓNAP x KEZELÉS	6;18	7,42	<b>0,0004</b>	3,06	<b>0,0303</b>	2,49	0,0621
ÉV x HÓNAP	9;54	2,49	<b>0,0183</b>	5,83	<b>&lt;0,0001</b>	16,98	<b>&lt;0,0001</b>
ÉV x HÓNAP x KEZELÉS	18;54	1,39	0,1745	1,97	<b>0,0282</b>	2,95	<b>0,0011</b>

### *Festuca vaginata*

Hatás	df	LMA		LT		LD	
		F	p	F	p	F	p
KEZELÉS	2;6	0,12	0,8897	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
ÉV	3;18	23,45	<b>&lt;0,0001</b>	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
ÉV x KEZELÉS	6;18	0,91	0,4932	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
HÓNAP	3;18	114,65	<b>&lt;0,0001</b>	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
HÓNAP x KEZELÉS	6;18	0,65	0,6225	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
ÉV x HÓNAP	9;54	3,61	<b>0,0370</b>	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
ÉV x HÓNAP x KEZELÉS	18;54	1,78	0,1661	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.

### *Populus alba*

Hatás	df	LMA		LT		LD	
		F	p	F	p	F	p
KEZELÉS	2;6	0,05	0,9492	0,19	0,8303	0,30	0,7489
ÉV	3;18	8,00	<b>0,0013</b>	18,84	<b>&lt;0,0001</b>	47,42	<b>&lt;0,0001</b>
ÉV x KEZELÉS	6;18	0,94	0,4897	1,13	0,3829	0,84	0,5173
HÓNAP	3;18	366,26	<b>&lt;0,0001</b>	47,61	<b>&lt;0,0001</b>	82,58	<b>&lt;0,0001</b>
HÓNAP x KEZELÉS	6;18	4,39	<b>0,0067</b>	0,18	0,9799	2,23	0,1530
ÉV x HÓNAP	9;54	3,44	<b>0,0021</b>	2,03	0,0537	4,03	<b>0,0260</b>
ÉV x HÓNAP x KEZELÉS	18;54	1,69	0,0705	1,18	0,3122	1,48	0,2461

**F.2. táblázat.** A varianciaforrások (ÉV, HÓNAP, KEZELÉS), valamint interakcióik ismétléses variancia-analízissel (repeated measures ANOVA) elemzett hatásainak várható értéke (F) és szignifikanciája (p) a levelek szerkezetét leíró változóknál 2005-2008. évben május és augusztus között. LMA: egységnyi levélterületre jutó száraztömeg (Leaf Mass per Area,  $\text{g m}^{-2}$ ) és két komponense, LT: a levéllemez vastagsága (Leaf Thickness, mm) és LD: átlagos szöveti sűrűsége (Leaf Density,  $\text{LD} = \text{LMA}/\text{LT}$ ,  $\text{g cm}^{-3}$ ). Egyéb jelölések megegyeznek az F.1. táblázatban szereplőkkel.

### Cynodon dactylon

Hatás	Fv/Fm <sub>magas</sub>			Fv/Fm <sub>depr</sub>			Fv/Fm <sub>del</sub>			ΦPSII			Fv/Fm'			qP			NPQ				
	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	
KEZELÉS	2,6	1,94	0,2244	2,6	0,23	0,7989	2,6	0,63	0,5666	1,78	0,2471	0,23	0,8046	1,54	0,2888	1,10	0,3918						
EV	2,12	5,37	0,0569	3,18	19,50	0,0001	3,18	5,61	0,0645	4,28	0,0191	0,80	0,5547	7,29	0,0021	10,50	0,0003						
EV x KEZELÉS	4,12	1,92	0,2010	6,18	1,56	0,2458	6,18	0,90	0,5391	1,81	0,1541	2,17	0,1531	4,85	0,0041	4,43	0,0064						
HONAP	2,12	5,62	0,0525	1,6	0,00	0,9937	4,12	0,26	0,7836	3,75	0,0542	2,77	0,1551	4,37	0,0374	0,79	0,4743						
HONAP x KEZELÉS	4,12	0,98	0,4595	2,6	0,00	0,9953	4,12	0,90	0,4972	0,15	0,9585	1,24	0,3549	0,47	0,7603	0,08	0,9874						
EV x HONAP	4,24	68,77	0,0028	3,18	5,17	0,0167	6,36	375,88	0,0395	2,90	0,0209	8,25	0,2604	2,63	0,0323	2,05	0,0945						
EV x HONAP x KEZELÉS	8,24	1,55	0,3056	6,18	1,12	0,3936	12,36	6,70	0,1370	1,60	0,1343	0,50	0,8244	2,40	0,0213	1,77	0,0923						

### Festuca vaginata

Hatás	Fv/Fm <sub>magas</sub>			Fv/Fm <sub>depr</sub>			Fv/Fm <sub>del</sub>			ΦPSII			Fv/Fm'			qP			NPQ				
	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	
KEZELÉS	2,6	1,92	0,2271	2,6	0,10	0,9022	2,6	0,55	0,6025	1,28	0,3436	1,51	0,2934	1,85	0,2367	2,29	0,1819						
EV	2,12	11,22	0,0142	3,18	8,33	0,0189	3,18	6,74	0,0030	5,90	0,0596	9,89	0,0254	0,28	0,8415	2,31	0,2185						
EV x KEZELÉS	4,12	0,93	0,4833	6,18	0,84	0,4913	6,18	1,19	0,3549	2,57	0,1089	0,40	0,8604	0,98	0,4670	0,77	0,6116						
HONAP	2,12	2,22	0,2046	1,6	0,34	0,0454	4,12	5,17	0,0240	25,40	0,0024	24,77	0,0025	16,55	0,0024	2,10	0,2175						
HONAP x KEZELÉS	4,12	2,35	0,1244	2,6	0,02	0,9851	4,12	3,12	0,0561	1,56	0,2587	1,54	0,2641	1,80	0,1929	3,87	0,0376						
EV x HONAP	4,24	47,59	0,0048	3,18	1,69	0,2390	6,36	7,85	<0,0001	3,69	0,19	0,132	155,58	0,0613	1,22	0,3195	16,75	0,1849					
EV x HONAP x KEZELÉS	8,24	0,57	0,7756	6,18	0,87	0,4754	12,36	1,01	0,4630	0,68	0,7314	8,91	0,1053	0,90	0,5572	2,13	0,3639						

### Populus alba

Hatás	Fv/Fm <sub>magas</sub>			Fv/Fm <sub>depr</sub>			Fv/Fm <sub>del</sub>			ΦPSII			Fv/Fm'			qP			NPQ				
	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	
KEZELÉS	2,6	0,20	0,8208	2,6	0,68	0,5428	2,6	1,74	0,2530	0,48	0,6399	1,18	0,3700	0,09	0,9187	1,13	0,3840						
EV	2,12	35,20	<0,0001	3,18	1,10	0,3712	3,18	0,79	0,1857	8,04	0,0013	9,03	0,0007	4,64	0,0142	6,87	0,0468						
EV x KEZELÉS	4,12	1,00	0,4450	6,18	0,82	0,5530	6,18	0,48	0,8137	0,79	0,5901	0,78	0,5941	0,81	0,5773	0,88	0,5508						
HONAP	2,12	8,40	0,0052	1,6	0,01	0,9150	2,12	3,60	0,0596	25,50	<0,0001	5,25	0,0230	24,40	0,0001	0,32	0,7383						
HONAP x KEZELÉS	4,12	0,10	0,9718	2,6	0,38	0,7013	4,12	0,43	0,7863	2,08	0,1473	0,12	0,9734	3,71	0,0346	0,70	0,6095						
EV x HONAP	4,24	25,30	<0,0001	3,18	2,71	0,0915	6,36	2,79	0,0250	6,65	0,0001	7,79	<0,0001	3,51	0,0078	37,79	0,1239						
EV x HONAP x KEZELÉS	8,24	0,50	0,8125	6,18	1,51	0,2464	12,36	1,08	0,4026	0,96	0,5005	1,08	0,4074	1,27	0,2802	8,21	0,1136						

**F.3. táblázat.** A varianciaforrások (EV, HÓNAP, KEZELÉS), valamint interakcióik ismétlések variancia-analízissel (repeated measures ANOVA) elemzett hatásainak várható értéke (F) és szignifikanciája (p) a levelek fotokémiai működését leíró változóknál 2005-2008. években június és augusztus között. (Az Fv/Fm<sub>depr</sub> változónál a hajnali Fv/Fm értékek hiánya/2006. júniusban/ vagy az optimálisnál +/- 0,8/ alacsonyabb értékei/2007. júliusban a *Cynodon dactylon*-nál és a *Festuca vaginata*-nál/ miatt az elemzésben 2004., 2005., 2007. és 2008. évek június és augusztus hónapjai szerepeltek.) Fv/Fm<sub>magas</sub>: a PSII maximális fotokémiai hatékonysága napfelkelte előtt; Fv/Fm<sub>depr</sub>: ugyanez a déli órákban; Fv/Fm<sub>del</sub>: az Fv/Fm nappali csökkenésének mértéke a hajnali maximumához képest (%); ΦPSII: a PSII antemák fényenergia befogási hatékonysága; qP: fotokémiai fluoreszcencia kioltás; NPQ: nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás. A df oszlop a számláló és a nevező (hatás; hiba) szabadsági fokát mutatja a korrekció nélküli F próbában változónként. A ΦPSII-re és komponenseire (Fv/Fm' és qP), valamint az NPQ változóra vonatkozó df értékek megegyeznek az Fv/Fm<sub>del</sub> oszlopában szereplőkkel. Egyéb jelölések megegyeznek az F.1. táblázatnál leírtakkal.

Cynodon dactylon

Év	Hónap	Kezelés	Fv/Fm <sub>dei</sub>	Fv/Fm <sub>hajnal</sub>	Fv/Fm <sub>depr</sub>	ΦPSII	Fv/Fm'	qP	NPQ	D
2003	VI.	kontroll	0,722 ± 0,050	0,823 ± 0,046	14,3 ± 8,3	0,210 ± 0,027	0,413 ± 0,021	0,508 ± 0,041	2,11 ± 0,32	0,588 ± 0,021
		hő	0,684 ± 0,087	0,837 ± 0,100	18,3 ± 10,6	0,220 ± 0,033	0,449 ± 0,135	0,505 ± 0,103	2,88 ± 1,29	0,551 ± 0,131
		szárazság	0,602 ± 0,170	0,767 ± 0,134	18,1 ± 8,1	0,174 ± 0,084	0,403 ± 0,078	0,421 ± 0,168	2,62 ± 2,03	0,568 ± 0,078
	VII.	kontroll	0,762 ± 0,030	0,839 ± 0,013	9,2 ± 2,9	0,202 ± 0,051	0,438 ± 0,044	0,458 ± 0,093	2,58 ± 1,16	0,562 ± 0,045
		hő	0,780 ± 0,012	0,840 ± 0,011	7,1 ± 2,6	0,192 ± 0,091	0,458 ± 0,099	0,403 ± 0,130	3,17 ± 0,73	0,542 ± 0,099
		szárazság	0,762 ± 0,030	0,839 ± 0,009	9,2 ± 3,0	0,233 ± 0,047	0,442 ± 0,047	0,525 ± 0,053	2,51 ± 0,63	0,558 ± 0,047
V.	kontroll	0,770 ± 0,021	0,867 ± 0,011	4,0 ± 2,0	0,245 ± 0,033	0,424 ± 0,037	0,584 ± 0,067	1,79 ± 0,92	0,580 ± 0,035	
	hő	0,776 ± 0,021	0,803 ± 0,022	3,4 ± 1,4	0,256 ± 0,032	0,424 ± 0,027	0,603 ± 0,054	2,65 ± 0,36	0,576 ± 0,027	
	szárazság	0,752 ± 0,023	0,781 ± 0,011	4,4 ± 6,1	0,267 ± 0,047	0,420 ± 0,055	0,533 ± 0,025	2,41 ± 0,50	0,580 ± 0,055	
2004	VI.	kontroll	0,729 ± 0,039	0,809 ± 0,051	11,0 ± 5,7	0,208 ± 0,036	0,405 ± 0,036	0,510 ± 0,052	3,23 ± 1,27	0,595 ± 0,036
		hő	0,770 ± 0,013	0,822 ± 0,017	6,4 ± 1,8	0,202 ± 0,007	0,433 ± 0,015	0,468 ± 0,001	3,35 ± 0,33	0,567 ± 0,015
		szárazság	0,717 ± 0,064	0,826 ± 0,029	13,3 ± 5,6	0,184 ± 0,107	0,383 ± 0,068	0,462 ± 0,212	3,67 ± 1,01	0,617 ± 0,068
	VIII.	kontroll	0,756 ± 0,018	0,812 ± 0,028	6,7 ± 4,6	0,201 ± 0,043	0,424 ± 0,044	0,472 ± 0,073	3,05 ± 0,73	0,576 ± 0,044
		hő	0,761 ± 0,015	0,832 ± 0,005	8,5 ± 2,0	0,254 ± 0,016	0,455 ± 0,025	0,561 ± 0,064	2,39 ± 0,26	0,546 ± 0,025
		szárazság	0,754 ± 0,042	0,832 ± 0,029	9,3 ± 5,4	0,182 ± 0,048	0,380 ± 0,070	0,474 ± 0,040	2,44 ± 0,27	0,620 ± 0,020
2005	VI.	kontroll	0,757 ± 0,024	0,812 ± 0,016	6,8 ± 3,9	0,203 ± 0,025	0,439 ± 0,021	0,464 ± 0,079	2,72 ± 0,85	0,561 ± 0,021
		hő	0,742 ± 0,042	0,798 ± 0,006	7,1 ± 4,8	0,198 ± 0,027	0,410 ± 0,022	0,485 ± 0,070	2,55 ± 0,39	0,590 ± 0,022
		szárazság	0,751 ± 0,016	0,782 ± 0,047	6,4 ± 4,4	0,172 ± 0,064	0,389 ± 0,063	0,435 ± 0,128	2,95 ± 0,62	0,611 ± 0,063
	VII.	kontroll	0,753 ± 0,028	0,829 ± 0,013	9,1 ± 2,0	0,253 ± 0,040	0,450 ± 0,050	0,564 ± 0,081	2,76 ± 0,36	0,550 ± 0,050
		hő	0,700 ± 0,120	0,818 ± 0,014	14,5 ± 13,7	0,170 ± 0,018	0,457 ± 0,093	0,379 ± 0,053	3,05 ± 1,50	0,543 ± 0,093
		szárazság	0,720 ± 0,071	0,832 ± 0,002	13,4 ± 8,6	0,178 ± 0,034	0,399 ± 0,014	0,447 ± 0,085	2,69 ± 0,35	0,601 ± 0,114
VIII.	kontroll	0,704 ± 0,078	0,831 ± 0,014	15,4 ± 8,3	0,191 ± 0,070	0,386 ± 0,065	0,482 ± 0,128	2,34 ± 0,40	0,615 ± 0,065	
	hő	0,713 ± 0,062	0,820 ± 0,005	13,1 ± 7,0	0,217 ± 0,041	0,414 ± 0,048	0,521 ± 0,061	2,03 ± 0,44	0,586 ± 0,048	
	szárazság	0,715 ± 0,071	0,831 ± 0,009	14,1 ± 7,8	0,224 ± 0,140	0,392 ± 0,131	0,529 ± 0,165	2,02 ± 1,17	0,608 ± 0,131	
2006	V.	kontroll	0,771 ± 0,023	0,810 ± 0,016	4,8 ± 2,4	0,312 ± 0,030	0,490 ± 0,034	0,641 ± 0,032	1,86 ± 0,25	0,511 ± 0,074
		hő	0,771 ± 0,031	0,820 ± 0,011	5,9 ± 3,9	0,266 ± 0,039	0,442 ± 0,049	0,600 ± 0,028	2,34 ± 0,46	0,558 ± 0,049
		szárazság	0,766 ± 0,029	0,812 ± 0,014	5,7 ± 2,6	0,280 ± 0,028	0,444 ± 0,046	0,631 ± 0,054	2,42 ± 0,53	0,556 ± 0,046
	VI.	kontroll	0,724 ± 0,040	N.A.	N.A.	0,174 ± 0,034	0,405 ± 0,037	0,430 ± 0,071	2,29 ± 0,38	0,595 ± 0,037
		hő	0,716 ± 0,016	N.A.	N.A.	0,240 ± 0,057	0,404 ± 0,048	0,590 ± 0,079	2,12 ± 0,39	0,596 ± 0,048
		szárazság	0,730 ± 0,023	N.A.	N.A.	0,252 ± 0,022	0,411 ± 0,033	0,615 ± 0,075	2,65 ± 0,21	0,589 ± 0,033
VII.	kontroll	0,750 ± 0,014	0,845 ± 0,016	11,2 ± 1,4	0,192 ± 0,049	0,386 ± 0,032	0,544 ± 0,099	2,92 ± 0,36	0,615 ± 0,032	
	hő	0,740 ± 0,006	0,846 ± 0,016	12,5 ± 1,6	0,213 ± 0,021	0,433 ± 0,021	0,492 ± 0,044	2,41 ± 0,10	0,567 ± 0,021	
	szárazság	0,693 ± 0,011	0,838 ± 0,004	17,2 ± 1,0	0,181 ± 0,060	0,379 ± 0,047	0,472 ± 0,103	2,34 ± 0,36	0,621 ± 0,047	
2007	VIII.	kontroll	0,707 ± 0,063	0,815 ± 0,015	13,3 ± 6,5	0,163 ± 0,070	0,390 ± 0,083	0,404 ± 0,121	2,17 ± 1,11	0,610 ± 0,083
		hő	0,757 ± 0,032	0,825 ± 0,009	8,3 ± 4,4	0,236 ± 0,004	0,440 ± 0,026	0,539 ± 0,038	2,28 ± 0,38	0,561 ± 0,026
		szárazság	0,733 ± 0,055	0,833 ± 0,008	12,0 ± 6,6	0,151 ± 0,046	0,371 ± 0,076	0,403 ± 0,056	2,76 ± 0,51	0,629 ± 0,076
	VI.	kontroll	0,748 ± 0,016	0,840 ± 0,019	11,0 ± 1,8	0,222 ± 0,031	0,407 ± 0,020	0,544 ± 0,051	2,52 ± 0,41	0,593 ± 0,020
		hő	0,730 ± 0,014	0,828 ± 0,010	11,8 ± 2,4	0,173 ± 0,055	0,362 ± 0,046	0,473 ± 0,110	2,31 ± 0,33	0,638 ± 0,046
		szárazság	0,723 ± 0,026	0,824 ± 0,028	12,2 ± 1,1	0,170 ± 0,024	0,390 ± 0,026	0,437 ± 0,055	2,49 ± 0,44	0,610 ± 0,026
VII.	kontroll	0,703 ± 0,035	0,793 ± 0,026	10,7 ± 1,3	0,130 ± 0,048	0,361 ± 0,062	0,355 ± 0,079	1,78 ± 0,22	0,639 ± 0,062	
	hő	0,695 ± 0,062	0,704 ± 0,099	0,0 ± 0,0	0,170 ± 0,023	0,398 ± 0,069	0,431 ± 0,050	2,45 ± 0,52	0,602 ± 0,069	
	szárazság	0,633 ± 0,074	0,774 ± 0,042	20,9 ± 6,1	0,127 ± 0,039	0,363 ± 0,049	0,348 ± 0,099	2,90 ± 0,57	0,637 ± 0,049	
2008	VIII.	kontroll	0,780 ± 0,020	0,807 ± 0,022	5,6 ± 2,5	0,221 ± 0,036	0,466 ± 0,063	0,476 ± 0,047	2,62 ± 0,41	0,534 ± 0,063
		hő	0,723 ± 0,037	0,792 ± 0,012	8,7 ± 3,3	0,169 ± 0,041	0,416 ± 0,045	0,400 ± 0,062	2,19 ± 0,08	0,584 ± 0,045
		szárazság	0,766 ± 0,032	0,803 ± 0,036	4,9 ± 1,2	0,187 ± 0,017	0,423 ± 0,012	0,441 ± 0,035	2,79 ± 0,59	0,577 ± 0,012
	V.	kontroll	0,770 ± 0,010	0,828 ± 0,012	6,9 ± 1,4	0,254 ± 0,025	0,437 ± 0,021	0,580 ± 0,051	2,63 ± 0,39	0,563 ± 0,021
		hő	0,793 ± 0,013	0,826 ± 0,011	5,1 ± 1,6	0,298 ± 0,033	0,486 ± 0,032	0,613 ± 0,029	2,02 ± 0,78	0,514 ± 0,032
		szárazság	0,782 ± 0,015	0,823 ± 0,012	6,9 ± 1,2	0,310 ± 0,023	0,471 ± 0,015	0,658 ± 0,032	1,98 ± 0,28	0,529 ± 0,015
VI.	kontroll	0,674 ± 0,045	0,742 ± 0,118	16,3 ± 4,0	0,181 ± 0,056	0,315 ± 0,093	0,579 ± 0,071	1,88 ± 0,39	0,685 ± 0,093	
	hő	0,692 ± 0,032	0,797 ± 0,088	17,0 ± 4,4	0,169 ± 0,058	0,316 ± 0,077	0,528 ± 0,054	2,11 ± 0,40	0,694 ± 0,077	
	szárazság	0,703 ± 0,067	0,739 ± 0,142	10,8 ± 4,2	0,123 ± 0,038	0,383 ± 0,088	0,326 ± 0,105	1,32 ± 1,00	0,617 ± 0,068	
VII.	kontroll	0,736 ± 0,041	0,849 ± 0,005	13,4 ± 4,6	0,185 ± 0,027	0,417 ± 0,033	0,442 ± 0,042	2,66 ± 0,82	0,583 ± 0,033	
	hő	0,686 ± 0,081	0,838 ± 0,015	18,0 ± 10,1	0,146 ± 0,071	0,434 ± 0,058	0,336 ± 0,164	1,81 ± 0,24	0,566 ± 0,056	
	szárazság	0,690 ± 0,037	0,791 ± 0,072	16,0 ± 4,5	0,158 ± 0,041	0,401 ± 0,121	0,425 ± 0,151	2,19 ± 0,35	0,600 ± 0,121	
VIII.	kontroll	0,700 ± 0,049	0,841 ± 0,017	17,1 ± 6,4	0,227 ± 0,039	0,431 ± 0,059	0,528 ± 0,075	2,25 ± 0,28	0,569 ± 0,059	
	hő	0,741 ± 0,017	0,843 ± 0,013	12,1 ± 2,1	0,250 ± 0,040	0,444 ± 0,048	0,564 ± 0,095	2,54 ± 0,44	0,566 ± 0,048	
	szárazság	0,696 ± 0,053	0,836 ± 0,017	16,8 ± 5,6	0,226 ± 0,034	0,480 ± 0,091	0,474 ± 0,033	1,68 ± 0,90	0,520 ± 0,091	

**F.4. táblázat.** A klorofill fluoreszcencia indukciós paraméterek átlaga (± 95%-os konfidencia sáv; n = 3) a kontroll, ill. a hő- és szárazságkezelte csoportokban a vizsgáltai évek (2003-2008) mérési hónapjaiban a *Cynodon dactylon*-nál. Fv/Fm<sub>dei</sub>: a PSII maximális fotokémiai hatékonysága a déli órákban; Fv/Fm<sub>hajnal</sub>: ugyanez napfelkelte előtt; Fv/Fm<sub>depr</sub>: az Fv/Fm nappali csökkenésének mértéke a hajnali maximumához képest (%); ΦPSII: a PSII aktuális fényhozama; Fv'/Fm': a PSII antennák fényenergia befogási hatékonysága; qP: fotokémiai fluoreszcencia kioltás; NPQ: nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás. D: disszipáció (D = 1-Fv'/Fm'), amely az Fv/Fm<sub>hajnal</sub> optimálisnál (~ 0,8) alacsonyabb értékén esetleg pontosabban becüli a nem-fotokémiai kioltás mértékét, mint az NPQ. Méréseim során ilyen esetek a *C. dactylon*-nál és a *Festuca vaginata*-nál fordultak elő, ezért a D mutatót csak a két fűfajnál használtam. N.A.: nincs adat. Az adatok hiányát 2003. májusban az első mérések pontatlansága, 2003. augusztusban a rendkívüli aszály miatti levélpusztulás, 2004. júliusban, 2006. júniusban hajnalban, valamint 2007. májusban a borult, esős időjárás, 2005. májusban pedig műszerhiba okozta.



**Festuca vaginata**

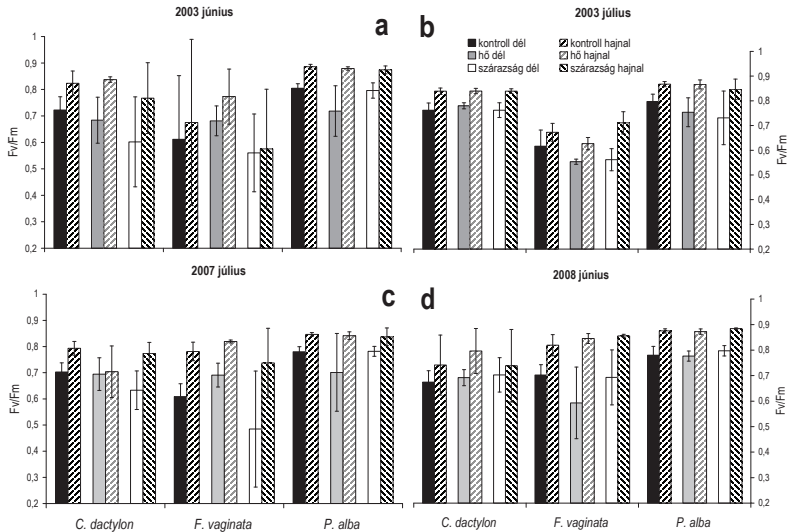
Év	Hónap	Kezelés	Fv/Fm <sub>szár</sub>	Fv/Fm <sub>szár</sub>	Fv/Fm <sub>szár</sub>	ΦPSII	Fv/Fm'	qP	NPQ	D
2003	VI.	kontroll	0,611 ± 0,241	0,675 ± 0,314	12,4 ± 6,2	0,155 ± 0,063	0,315 ± 0,153	0,506 ± 0,053	1,62 ± 1,35	0,685 ± 0,153
		hő	0,681 ± 0,056	0,773 ± 0,104	16,7 ± 9,4	0,190 ± 0,050	0,371 ± 0,078	0,510 ± 0,054	2,87 ± 1,11	0,629 ± 0,078
		szárazság	0,560 ± 0,147	0,576 ± 0,225	N.A.	0,153 ± 0,046	0,334 ± 0,075	0,453 ± 0,041	2,90 ± 0,21	0,666 ± 0,075
	VII.	kontroll	0,616 ± 0,065	0,673 ± 0,036	N.A.	0,130 ± 0,028	0,322 ± 0,063	0,402 ± 0,050	3,37 ± 1,09	0,678 ± 0,063
		hő	0,553 ± 0,011	0,627 ± 0,025	N.A.	0,169 ± 0,015	0,432 ± 0,061	0,394 ± 0,021	4,64 ± 1,84	0,569 ± 0,061
		szárazság	0,552 ± 0,045	0,711 ± 0,045	N.A.	0,149 ± 0,027	0,342 ± 0,051	0,440 ± 0,092	3,77 ± 1,43	0,658 ± 0,051
V.	kontroll	0,802 ± 0,015	0,835 ± 0,009	4,0 ± 2,7	0,309 ± 0,011	0,550 ± 0,011	0,563 ± 0,032	2,90 ± 0,25	0,445 ± 0,011	
	hő	0,797 ± 0,018	0,859 ± 0,006	7,3 ± 2,2	0,317 ± 0,039	0,553 ± 0,060	0,577 ± 0,088	2,34 ± 0,54	0,447 ± 0,060	
	szárazság	0,784 ± 0,030	0,850 ± 0,010	7,8 ± 4,3	0,343 ± 0,031	0,585 ± 0,136	0,592 ± 0,084	4,04 ± 0,57	0,416 ± 0,136	
2004	VI.	kontroll	0,750 ± 0,059	0,861 ± 0,010	12,8 ± 7,2	0,291 ± 0,020	0,461 ± 0,011	0,631 ± 0,054	3,47 ± 1,56	0,535 ± 0,011
		hő	0,810 ± 0,014	0,865 ± 0,013	6,3 ± 0,2	0,317 ± 0,043	0,535 ± 0,018	0,592 ± 0,061	2,24 ± 1,37	0,469 ± 0,018
		szárazság	0,782 ± 0,038	0,865 ± 0,006	9,6 ± 4,9	0,308 ± 0,059	0,494 ± 0,067	0,621 ± 0,035	3,61 ± 1,10	0,506 ± 0,067
	VIII.	kontroll	0,772 ± 0,018	0,853 ± 0,006	9,5 ± 2,2	0,304 ± 0,062	0,484 ± 0,074	0,627 ± 0,042	2,87 ± 0,49	0,516 ± 0,074
		hő	0,763 ± 0,041	0,851 ± 0,007	10,4 ± 4,2	0,311 ± 0,130	0,465 ± 0,114	0,653 ± 0,125	1,87 ± 0,77	0,535 ± 0,114
		szárazság	0,790 ± 0,025	0,865 ± 0,006	8,6 ± 2,3	0,299 ± 0,033	0,479 ± 0,036	0,624 ± 0,049	3,44 ± 1,25	0,521 ± 0,036
2005	VI.	kontroll	0,763 ± 0,044	0,841 ± 0,009	9,3 ± 4,4	0,254 ± 0,030	0,423 ± 0,018	0,601 ± 0,065	1,81 ± 0,81	0,578 ± 0,018
		hő	0,790 ± 0,029	0,838 ± 0,018	5,6 ± 3,9	0,257 ± 0,045	0,472 ± 0,028	0,542 ± 0,075	3,30 ± 1,18	0,528 ± 0,028
		szárazság	0,789 ± 0,010	0,835 ± 0,009	5,5 ± 2,0	0,202 ± 0,030	0,399 ± 0,070	0,511 ± 0,051	4,20 ± 1,17	0,601 ± 0,070
	VII.	kontroll	0,765 ± 0,038	0,851 ± 0,018	10,1 ± 5,1	0,272 ± 0,029	0,457 ± 0,025	0,597 ± 0,072	2,98 ± 0,98	0,544 ± 0,025
		hő	0,765 ± 0,029	0,855 ± 0,012	10,6 ± 3,2	0,267 ± 0,025	0,435 ± 0,051	0,617 ± 0,050	3,18 ± 0,73	0,566 ± 0,051
		szárazság	0,719 ± 0,070	0,828 ± 0,027	13,1 ± 8,5	0,226 ± 0,059	0,453 ± 0,049	0,495 ± 0,087	3,39 ± 0,26	0,548 ± 0,049
VIII.	kontroll	0,784 ± 0,020	0,847 ± 0,018	7,4 ± 2,5	0,327 ± 0,028	0,495 ± 0,029	0,661 ± 0,050	2,25 ± 0,69	0,505 ± 0,029	
	hő	0,781 ± 0,027	0,860 ± 0,011	9,2 ± 2,4	0,360 ± 0,020	0,551 ± 0,028	0,654 ± 0,040	2,32 ± 1,37	0,449 ± 0,028	
	szárazság	0,785 ± 0,007	0,846 ± 0,009	7,2 ± 1,6	0,337 ± 0,031	0,572 ± 0,014	0,588 ± 0,046	3,30 ± 1,34	0,428 ± 0,014	
2006	V.	kontroll	0,800 ± 0,011	0,857 ± 0,017	6,7 ± 2,0	0,323 ± 0,049	0,511 ± 0,053	0,629 ± 0,032	2,91 ± 0,49	0,489 ± 0,053
		hő	0,805 ± 0,039	0,858 ± 0,007	6,1 ± 4,4	0,333 ± 0,020	0,523 ± 0,025	0,638 ± 0,035	1,74 ± 1,24	0,477 ± 0,025
		szárazság	0,814 ± 0,031	0,849 ± 0,015	4,1 ± 3,5	0,338 ± 0,041	0,535 ± 0,017	0,632 ± 0,064	2,14 ± 0,94	0,465 ± 0,017
	VI.	kontroll	0,780 ± 0,010	N.A.	N.A.	0,279 ± 0,039	0,474 ± 0,040	0,590 ± 0,080	2,35 ± 0,34	0,528 ± 0,040
		hő	0,791 ± 0,018	N.A.	N.A.	0,254 ± 0,024	0,472 ± 0,021	0,538 ± 0,033	2,79 ± 0,52	0,528 ± 0,021
		szárazság	0,799 ± 0,012	N.A.	N.A.	0,248 ± 0,019	0,485 ± 0,016	0,512 ± 0,036	2,88 ± 0,80	0,515 ± 0,016
VII.	kontroll	0,773 ± 0,035	0,873 ± 0,013	11,5 ± 3,8	0,261 ± 0,051	0,418 ± 0,109	0,632 ± 0,087	2,72 ± 0,32	0,582 ± 0,109	
	hő	0,799 ± 0,006	0,868 ± 0,006	8,0 ± 0,9	0,285 ± 0,055	0,476 ± 0,042	0,595 ± 0,067	2,80 ± 0,21	0,525 ± 0,042	
	szárazság	0,797 ± 0,020	0,866 ± 0,016	8,0 ± 1,4	0,287 ± 0,086	0,504 ± 0,041	0,574 ± 0,171	2,53 ± 0,34	0,497 ± 0,041	
VIII.	kontroll	0,786 ± 0,010	0,869 ± 0,005	9,5 ± 1,6	0,331 ± 0,064	0,502 ± 0,054	0,656 ± 0,076	1,91 ± 0,68	0,498 ± 0,054	
	hő	0,762 ± 0,021	0,858 ± 0,006	11,2 ± 2,6	0,322 ± 0,039	0,491 ± 0,024	0,656 ± 0,070	2,06 ± 1,26	0,509 ± 0,024	
	szárazság	0,781 ± 0,057	0,867 ± 0,006	9,8 ± 6,4	0,354 ± 0,066	0,543 ± 0,031	0,650 ± 0,097	2,44 ± 0,53	0,457 ± 0,031	
2007	VI.	kontroll	0,775 ± 0,024	0,860 ± 0,014	9,9 ± 1,4	0,297 ± 0,052	0,496 ± 0,077	0,597 ± 0,013	2,50 ± 0,84	0,504 ± 0,077
		hő	0,783 ± 0,021	0,870 ± 0,006	10,0 ± 2,9	0,277 ± 0,016	0,479 ± 0,031	0,580 ± 0,056	2,91 ± 0,50	0,521 ± 0,031
		szárazság	0,751 ± 0,039	0,869 ± 0,008	13,6 ± 3,9	0,235 ± 0,027	0,418 ± 0,048	0,585 ± 0,054	2,66 ± 0,87	0,582 ± 0,048
	VII.	kontroll	0,689 ± 0,049	0,781 ± 0,036	20,9 ± 4,2	0,185 ± 0,053	0,307 ± 0,092	0,607 ± 0,033	1,69 ± 0,50	0,693 ± 0,092
		hő	0,691 ± 0,046	0,819 ± 0,006	15,7 ± 6,1	0,198 ± 0,073	0,360 ± 0,067	0,543 ± 0,128	1,78 ± 1,20	0,640 ± 0,067
		szárazság	0,485 ± 0,222	0,737 ± 0,132	20,5 ± 21,0	0,111 ± 0,022	0,259 ± 0,094	0,466 ± 0,136	2,62 ± 0,71	0,741 ± 0,094
VIII.	kontroll	0,789 ± 0,020	0,850 ± 0,011	7,2 ± 2,8	0,269 ± 0,063	0,411 ± 0,088	0,652 ± 0,015	3,35 ± 1,48	0,589 ± 0,088	
	hő	0,781 ± 0,024	0,841 ± 0,011	7,1 ± 2,5	0,237 ± 0,013	0,409 ± 0,048	0,585 ± 0,070	2,68 ± 0,34	0,591 ± 0,048	
	szárazság	0,774 ± 0,013	0,842 ± 0,012	8,1 ± 1,2	0,337 ± 0,066	0,456 ± 0,057	0,737 ± 0,071	3,06 ± 0,76	0,545 ± 0,057	
2008	V.	kontroll	0,804 ± 0,015	0,862 ± 0,003	6,8 ± 1,7	0,303 ± 0,048	0,508 ± 0,037	0,597 ± 0,069	2,34 ± 0,40	0,493 ± 0,037
		hő	0,807 ± 0,006	0,860 ± 0,001	6,1 ± 0,8	0,360 ± 0,033	0,532 ± 0,041	0,615 ± 0,023	3,08 ± 0,26	0,468 ± 0,041
		szárazság	0,827 ± 0,017	0,866 ± 0,007	4,5 ± 2,0	0,320 ± 0,025	0,522 ± 0,054	0,616 ± 0,060	2,55 ± 0,75	0,478 ± 0,054
	VI.	kontroll	0,703 ± 0,041	0,819 ± 0,041	14,9 ± 4,2	0,181 ± 0,072	0,354 ± 0,091	0,501 ± 0,087	1,65 ± 0,51	0,646 ± 0,091
		hő	0,593 ± 0,141	0,846 ± 0,019	26,8 ± 16,5	0,175 ± 0,077	0,330 ± 0,107	0,507 ± 0,096	2,11 ± 0,24	0,670 ± 0,107
		szárazság	0,693 ± 0,108	0,856 ± 0,006	19,1 ± 12,5	0,194 ± 0,041	0,376 ± 0,099	0,526 ± 0,078	2,08 ± 0,68	0,624 ± 0,099
VIII.	kontroll	0,801 ± 0,015	0,868 ± 0,005	7,8 ± 1,7	0,297 ± 0,038	0,456 ± 0,055	0,649 ± 0,027	1,88 ± 1,04	0,544 ± 0,055	
	hő	0,769 ± 0,041	0,863 ± 0,006	10,8 ± 4,7	0,282 ± 0,080	0,496 ± 0,036	0,563 ± 0,116	2,21 ± 1,58	0,504 ± 0,036	
	szárazság	0,689 ± 0,116	0,844 ± 0,011	18,4 ± 13,4	0,231 ± 0,061	0,419 ± 0,080	0,547 ± 0,060	2,85 ± 0,60	0,581 ± 0,080	
VIII.	kontroll	0,764 ± 0,035	0,866 ± 0,005	11,8 ± 3,6	0,287 ± 0,020	0,472 ± 0,026	0,608 ± 0,028	2,55 ± 0,79	0,528 ± 0,026	
	hő	0,773 ± 0,016	0,864 ± 0,005	10,5 ± 1,7	0,327 ± 0,028	0,491 ± 0,038	0,669 ± 0,074	1,72 ± 0,28	0,509 ± 0,038	
	szárazság	0,756 ± 0,046	0,861 ± 0,002	12,2 ± 5,3	0,281 ± 0,042	0,451 ± 0,065	0,626 ± 0,066	2,23 ± 0,64	0,549 ± 0,065	

**F.5. táblázat.** A klorofill fluoreszcencia indukciós paraméterek átlaga (± 95%-os konfidencia sáv; n = 3) a kontroll, ill. a hő- és szárazságkezelt csoportokból a vizsgálati évek (2003-2008) mérési hónapjaiban a *Festuca vaginata*-nál. A jelölések megegyeznek az F.4. táblázatban szereplőkkel. (2003. júniusban a szárazságkezelt, valamint júliusban a kezelt és a kontroll parcellákban az Fv/Fm nappali csökkenésének éjszakai helyreállása a 0,8-hez közeli értékre egyik mért levélén sem következett be.)

**Populus alba**

Év	Hónap	Kezelés	Fv/Fm <sub>dél</sub>	Fv/Fm <sub>hajnal</sub>	Fv/Fm <sub>depr</sub>	ΦPSII	Fv/Fm'	qP	NPQ
2003	VI.	kontroll	0,804 ± 0,017	0,886 ± 0,009	9,2 ± 2,5	0,337 ± 0,032	0,475 ± 0,054	0,711 ± 0,015	2,22 ± 0,24
		hő	0,719 ± 0,096	0,879 ± 0,006	18,3 ± 10,8	0,278 ± 0,067	0,426 ± 0,052	0,646 ± 0,099	2,15 ± 0,40
		szárazság	0,796 ± 0,029	0,874 ± 0,015	8,9 ± 4,0	0,277 ± 0,028	0,426 ± 0,045	0,652 ± 0,027	2,62 ± 0,29
	VII.	kontroll	0,797 ± 0,030	0,867 ± 0,011	8,0 ± 4,3	0,331 ± 0,058	0,509 ± 0,035	0,646 ± 0,069	2,24 ± 0,47
		hő	0,754 ± 0,058	0,866 ± 0,018	13,0 ± 5,3	0,247 ± 0,070	0,414 ± 0,083	0,588 ± 0,064	2,65 ± 0,59
		szárazság	0,731 ± 0,019	0,846 ± 0,041	14,0 ± 9,1	0,220 ± 0,093	0,402 ± 0,095	0,521 ± 0,147	2,49 ± 0,65
V.	kontroll	0,804 ± 0,018	0,831 ± 0,004	3,2 ± 2,3	0,371 ± 0,057	0,548 ± 0,035	0,676 ± 0,075	1,84 ± 0,33	
	hő	0,787 ± 0,023	0,827 ± 0,023	4,8 ± 2,1	0,336 ± 0,072	0,512 ± 0,040	0,651 ± 0,104	1,82 ± 0,55	
	szárazság	0,789 ± 0,015	0,833 ± 0,005	5,2 ± 1,6	0,331 ± 0,055	0,508 ± 0,023	0,650 ± 0,088	1,98 ± 0,09	
2004	VI.	kontroll	0,782 ± 0,077	0,870 ± 0,008	10,2 ± 8,2	0,277 ± 0,045	0,454 ± 0,065	0,610 ± 0,114	4,07 ± 0,80
		hő	0,809 ± 0,021	0,865 ± 0,014	6,5 ± 1,9	0,337 ± 0,088	0,497 ± 0,059	0,673 ± 0,093	3,39 ± 0,95
		szárazság	0,783 ± 0,029	0,868 ± 0,005	9,8 ± 3,7	0,372 ± 0,058	0,518 ± 0,046	0,716 ± 0,048	2,78 ± 0,87
	VIII.	kontroll	0,803 ± 0,034	0,870 ± 0,009	7,7 ± 3,8	0,269 ± 0,038	0,461 ± 0,077	0,589 ± 0,067	2,70 ± 0,63
		hő	0,791 ± 0,012	0,863 ± 0,009	8,3 ± 0,9	0,329 ± 0,009	0,484 ± 0,023	0,681 ± 0,038	2,34 ± 0,22
		szárazság	0,799 ± 0,024	0,853 ± 0,011	6,2 ± 3,3	0,260 ± 0,043	0,473 ± 0,030	0,556 ± 0,122	2,29 ± 0,38
VI.	kontroll	0,807 ± 0,015	0,862 ± 0,009	6,4 ± 1,3	0,351 ± 0,100	0,493 ± 0,095	0,701 ± 0,070	1,93 ± 0,37	
	hő	0,795 ± 0,017	0,861 ± 0,010	7,6 ± 1,9	0,321 ± 0,069	0,467 ± 0,076	0,683 ± 0,056	2,16 ± 0,31	
	szárazság	0,790 ± 0,022	0,856 ± 0,010	7,8 ± 2,1	0,313 ± 0,140	0,529 ± 0,055	0,575 ± 0,224	2,04 ± 0,53	
2005	VII.	kontroll	0,761 ± 0,038	0,862 ± 0,007	11,7 ± 4,7	0,420 ± 0,058	0,572 ± 0,037	0,732 ± 0,058	1,64 ± 0,48
		hő	0,758 ± 0,032	0,868 ± 0,003	12,6 ± 3,8	0,409 ± 0,065	0,556 ± 0,039	0,736 ± 0,096	1,36 ± 0,24
		szárazság	0,787 ± 0,039	0,863 ± 0,015	8,8 ± 4,7	0,369 ± 0,090	0,511 ± 0,078	0,712 ± 0,080	1,89 ± 0,67
	VIII.	kontroll	0,805 ± 0,024	0,864 ± 0,008	6,8 ± 2,7	0,296 ± 0,046	0,500 ± 0,045	0,598 ± 0,117	2,08 ± 0,51
		hő	0,748 ± 0,036	0,869 ± 0,006	13,8 ± 4,4	0,332 ± 0,059	0,482 ± 0,059	0,688 ± 0,061	1,99 ± 0,35
		szárazság	0,770 ± 0,041	0,866 ± 0,007	11,1 ± 4,6	0,342 ± 0,120	0,511 ± 0,104	0,650 ± 0,116	1,90 ± 0,85
V.	kontroll	0,802 ± 0,018	0,836 ± 0,013	4,1 ± 1,4	0,331 ± 0,028	0,495 ± 0,010	0,670 ± 0,063	2,30 ± 0,26	
	hő	0,790 ± 0,017	0,834 ± 0,009	5,3 ± 2,5	0,265 ± 0,061	0,461 ± 0,015	0,572 ± 0,114	2,79 ± 0,31	
	szárazság	0,777 ± 0,017	0,834 ± 0,011	6,8 ± 1,1	0,270 ± 0,052	0,455 ± 0,055	0,589 ± 0,051	2,59 ± 0,44	
VI.	kontroll	0,811 ± 0,005	N.A.	N.A.	0,388 ± 0,032	0,543 ± 0,010	0,715 ± 0,048	1,92 ± 0,33	
	hő	0,785 ± 0,027	N.A.	N.A.	0,350 ± 0,052	0,520 ± 0,021	0,671 ± 0,075	2,30 ± 0,35	
	szárazság	0,786 ± 0,046	N.A.	N.A.	0,327 ± 0,071	0,521 ± 0,049	0,622 ± 0,084	2,02 ± 0,38	
2006	VII.	kontroll	0,804 ± 0,016	0,870 ± 0,005	7,6 ± 1,7	0,317 ± 0,055	0,505 ± 0,025	0,627 ± 0,105	1,74 ± 0,22
		hő	0,804 ± 0,021	0,866 ± 0,005	7,2 ± 2,4	0,335 ± 0,029	0,475 ± 0,012	0,706 ± 0,055	2,31 ± 0,06
		szárazság	0,780 ± 0,029	0,867 ± 0,007	10,1 ± 3,1	0,325 ± 0,033	0,498 ± 0,054	0,653 ± 0,016	2,19 ± 0,28
	VIII.	kontroll	0,781 ± 0,022	0,866 ± 0,003	9,8 ± 2,6	0,322 ± 0,049	0,507 ± 0,053	0,634 ± 0,040	2,23 ± 0,60
		hő	0,774 ± 0,026	0,867 ± 0,006	10,6 ± 3,0	0,292 ± 0,046	0,481 ± 0,040	0,606 ± 0,069	2,04 ± 0,10
		szárazság	0,747 ± 0,028	0,855 ± 0,014	12,7 ± 2,4	0,298 ± 0,086	0,443 ± 0,067	0,660 ± 0,120	1,94 ± 0,20
VI.	kontroll	0,803 ± 0,015	0,877 ± 0,008	8,4 ± 1,8	0,395 ± 0,044	0,540 ± 0,043	0,731 ± 0,025	1,64 ± 0,48	
	hő	0,773 ± 0,018	0,870 ± 0,005	11,1 ± 2,0	0,394 ± 0,043	0,544 ± 0,025	0,723 ± 0,061	1,69 ± 0,22	
	szárazság	0,801 ± 0,018	0,876 ± 0,008	8,6 ± 1,7	0,329 ± 0,041	0,489 ± 0,014	0,674 ± 0,083	1,81 ± 0,40	
2007	VII.	kontroll	0,780 ± 0,019	0,847 ± 0,007	7,8 ± 2,7	0,262 ± 0,011	0,422 ± 0,044	0,624 ± 0,034	2,16 ± 0,14
		hő	0,701 ± 0,149	0,842 ± 0,015	16,7 ± 17,2	0,197 ± 0,039	0,371 ± 0,058	0,529 ± 0,034	2,57 ± 0,31
		szárazság	0,782 ± 0,019	0,837 ± 0,034	6,5 ± 3,4	0,195 ± 0,033	0,355 ± 0,071	0,559 ± 0,092	2,86 ± 0,70
	VIII.	kontroll	0,755 ± 0,028	0,834 ± 0,011	9,5 ± 2,6	0,238 ± 0,056	0,424 ± 0,051	0,561 ± 0,121	2,09 ± 0,16
		hő	0,751 ± 0,045	0,817 ± 0,019	8,1 ± 4,6	0,209 ± 0,042	0,414 ± 0,026	0,504 ± 0,086	2,31 ± 0,58
		szárazság	0,732 ± 0,047	0,827 ± 0,013	11,4 ± 6,3	0,217 ± 0,077	0,437 ± 0,052	0,500 ± 0,176	1,91 ± 0,37
V.	kontroll	0,779 ± 0,016	0,833 ± 0,006	6,4 ± 1,9	0,287 ± 0,023	0,440 ± 0,031	0,653 ± 0,045	2,57 ± 0,35	
	hő	0,778 ± 0,013	0,834 ± 0,007	6,7 ± 1,1	0,318 ± 0,025	0,443 ± 0,033	0,718 ± 0,028	2,46 ± 0,31	
	szárazság	0,775 ± 0,013	0,831 ± 0,005	6,7 ± 1,6	0,267 ± 0,035	0,440 ± 0,024	0,609 ± 0,077	2,82 ± 0,36	
VI.	kontroll	0,780 ± 0,034	0,875 ± 0,008	10,9 ± 3,5	0,316 ± 0,115	0,467 ± 0,104	0,662 ± 0,101	2,27 ± 0,67	
	hő	0,777 ± 0,020	0,873 ± 0,011	11,0 ± 2,7	0,274 ± 0,061	0,416 ± 0,056	0,657 ± 0,074	2,69 ± 0,42	
	szárazság	0,797 ± 0,020	0,884 ± 0,003	9,8 ± 2,3	0,331 ± 0,054	0,474 ± 0,062	0,697 ± 0,033	2,46 ± 0,42	
2008	VII.	kontroll	0,809 ± 0,024	0,878 ± 0,004	7,8 ± 2,5	0,273 ± 0,046	0,450 ± 0,084	0,609 ± 0,026	2,26 ± 0,28
		hő	0,777 ± 0,032	0,874 ± 0,007	11,1 ± 3,4	0,308 ± 0,049	0,458 ± 0,047	0,671 ± 0,045	2,38 ± 0,23
		szárazság	0,795 ± 0,015	0,874 ± 0,006	9,0 ± 1,3	0,346 ± 0,071	0,493 ± 0,066	0,697 ± 0,061	1,75 ± 0,35
	VIII.	kontroll	0,800 ± 0,024	0,869 ± 0,003	8,0 ± 2,6	0,283 ± 0,054	0,461 ± 0,050	0,609 ± 0,068	2,30 ± 0,60
		hő	0,796 ± 0,024	0,871 ± 0,003	8,6 ± 2,6	0,282 ± 0,048	0,441 ± 0,068	0,639 ± 0,016	2,54 ± 0,33
		szárazság	0,784 ± 0,018	0,878 ± 0,003	10,7 ± 2,1	0,297 ± 0,025	0,474 ± 0,023	0,626 ± 0,031	2,37 ± 0,43

**F.6. táblázat.** A klorofill fluoreszcencia indukciós paraméterek átlaga (± 95%-os konfidencia sáv; n = 3) a kontroll, ill. a hő- és szárazságkezelt csoportokban a vizsgálati évek (2003-2008) mérési hónapjaiban a *Populus alba*-nál. A jelölések megegyeznek az F.4. táblázatban szereplőkkel.



**F.2. ábra.** A PSII maximális fotokémiai hatékonysága (Fv/Fm) a déli órákban és napfelkelte előtt a kontroll, ill. a hő- és szárazságkezelte csoportokban 2003. júniusban (a) és júliusban (b), 2007. júliusban (c) és 2008. júniusban (d) a *Cynodon dactylon*-nál, a *Festuca vaginata*-nál és a *Populus alba*-nál. A grafikonokon a mintaátlagok (n = 3) 95%-os konfidencia sávja szerepel.