

Milyen jövő vár a C₄-es pázsitfűvekre mérsékeltövi gyepekben napjaink környezeti változásai közepette?

KALAIPOS TIBOR¹ ÉS MOJZES ANDREA^{1,2}

¹ ELTE TTK Biológiai Intézet, Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék,
1117 Budapest, Pázmány P. stny. 1/C, ² MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete,
2163 Vácrátót, Alkotmány u. 2-4. E-mail: kalapos@ludens.elte.hu

Összefoglalás

A FÖLDTÖRTÉNET UTÓBBI NÉHÁNY TÍZMILLIÓ ÉVÉBEN a globális környezet változása, elsősorban a légköri CO₂ koncentráció markáns csökkenése eredményezte a C₄-es fotoszintézisút evolúcióját, ami különösen jelentős a pázsitfűvek (Poaceae) körében. A C₃-as fotoszintézisű növényektől sokban eltérő toleranciasajátosságuk alapján várható, hogy napjaink antropogén környezeti változásaira is másképp válaszolnak majd. A C₄-es fűvek eddig feltárt sajátosságai és a környezeti előrejelzések együttes figyelembevételével teszünk kísérletet e növényi funkciós csoport jövőbeni sorsának prognosztizálására mérsékeltövi gyepekben. A klímaváltozással emelkedő légköri CO₂ koncentráció a C₃-as fotoszintézist előnyösebben érinti ugyan, ám mivel más források hozzáférhetősége várhatóan nem fog egyidejűleg arányosan növekedni, ez az előny valószínűleg alig tud realizálódni a növény növekedésében és a kompetíciós kölcsönhatásokban. A párhuzamos hőmérsékletemelkedés, szárazodás, valamint a klíma szélsőségesebbé és rendszertelenebbé válása ugyanakkor, a mérsékelt övben a C₄-esek számára teremt jobban tolerálható környezetet; a C₃-asokénál magasabb hőigényük, hatékonyabb vízhasznosításuk, és gyorsabb növekedésük révén jobb regenerációs képességük miatt. Az általuk benépesített élőhelyek kiterjedése jósolható a fokozódó emberi bolygatás, az intenzívebbé váló tájhasználat és a nagyobb tűzgyakoriság nyomán is. Emellett az élőhelyeket potenciálisan elfoglaló C₄-es fajok száma is várhatóan emelkedni fog, hiszen az inváziós fajok jelentős része C₄-es fű. Mindezek alapján a mérsékeltövi gyepekben a C₄-es fűvek térnyerése várható a C₃-asok rovására, ami előreláthatóan hatással lesz a növény-növényevő interakciókra, az elhalt szervesanyag lebomlására és az ökoszisztéma anyagforgalmára is.

Kulcsszavak: bolygatás, fotoszintézis típus, inváziós növények, klímaváltozás, Poaceae, tűz

Bevezetés

Az oxigéntermelő fotoszintézis mintegy 2,7 milliárd éves történetének 99%-ában C_3 -as anyagcsereúttal működött, csupán kb. 30 millió évvel ezelőtt jelent meg a C_4 -es metabolizmus válaszul a globális környezet markáns megváltozására (Osborne & Beerling 2006, Sage 2001). (A fotoszintézisutak elnevezése a CO_2 megkötés első anyagcsereterméke alapján történt, ami C_3 -asoknál három, a C_4 -eseknél négy szénatomos szerves sav.) A kevesebb mint egytizedére csökkent légköri CO_2 koncentráció a C_3 -as CO_2 kötés jelentős visszaesését eredményezte elsősorban a fénylégzés (fotorespiráció) fokozódása miatt, különösen magas hőmérsékleten és korlátozott vízellátás mellett (Ehleringer *et al.* 1997). A növényvilág válasza erre a C_4 -es anyagcsereút polifiletikus evolúciója volt, a zárwatermők körében párhuzamosan legalább 30 független alkalommal (Sage 2001), ahol egy hatékony CO_2 sűrítő anyagcsere épült a C_3 -as út elé, biztosítva az ősi légkörnek megfelelő mikromiliót a levélen belül (Hatch 1987). A földtörténeti közelmúlt klímaváltozásai (pleisztocén eljegesedések) és az ember tájhasználat (tűz alkalmazása tájtalakításra, legeltetés stb.) jelentősen hozzájárultak a C_4 -es biomok nagyfokú kiterjedéséhez (Sage *et al.* 1999). Ma a C_4 -es növények a globális szárazföldi biomassza 18%-át teszik ki és a CO_2 megkötés mintegy 20-30%-áért felelősek (Ehleringer *et al.* 1997, Lloyd & Farquhar 1994). Közülük különösen jelentősek a pázsitfűfélék (Poaceae), ahol a fajok közel fele C_4 -es, és domináns alkotókként meghatározói a Föld gyepterületeinek 43%-át kitevő trópusi és szubtrópusi füves élőhelyek (pl. savanna, llanos) produktivitásának (Collatz *et al.* 1998); sőt mérsékeltövi időszakosan száraz gyepekben (pl. préri) is jelentős lehet a hozzájárulásuk (Ehleringer *et al.* 1997, Knapp & Medina 1999, Smith & Knapp 1999). Egyes hazai vegetációtípusokban (pl. pusztagyeppek, sziklagyeppek, gyomközösségek) is jellemző nyári komponensek a C_4 -es fűvek (Kalapos 1991). A szárazföldi fotoszintetizálók nagyobb részét kitevő C_3 -as növényektől sokban eltérő toleranciasajátságai miatt feltehetően más választ adnak napjaink rohamos klímaváltozására és az ezzel együtt járó globális környezeti változásokra (bolygatás fokozódása, változó tájhasználat, szárazföldi eutrofizáció, növényi invázió stb.). Fejezetünkben azt vizsgáljuk, hogy a két fotoszintézisút eltérő ökofiziológiai sajátságai alapján milyen jövő prognosztizálható a C_4 -es fűvekre mérsékeltövi gyepekben. A terjedelem nem engedi meg, hogy kitérjünk a C_4 -es fotoszintézis különböző biokémiai altípusainak (pl. NAD-ME, NADP-ME) finom eltéréseire, ezért a C_4 -es fűveket egységes csoportként kezeljük. Hasonló okból nem foglalkozunk a számos C_4 -es fűvet tartalmazó mérsékeltövi szeptális és ruderalis gyomközösségekkel.

Ökofiziológiai különbségek a C_3 -as és a C_4 -es növények között

A C_3 -as metabolizmushoz képest a C_4 -es fotoszintézisnél a CO_2 megkötése szénhidrátokba kiegészül egy ezt megelőző anyagcsereléppel, egy CO_2 dúsító „pumpával”,

amely a legtöbb C₄-es növénynél az anatómiailag is differenciálódott levélben, a mezofillum parenchimából (M) sűrít az edénnyalábokat körülvevő nyalábhüvely parenchimába (NYH), ahol a tényleges CO₂ megkötés zajlik a C₃-as anyagcsere eszköztárával. Ennek az egyszerűnek tűnő különbségnek számos következménye van: az extra anyagcsere többlet energiát (CO₂ molekulánként további két molekula ATP-t) igényel, ám a segítségével optimális mikrokörnyezetben működő metabolizmus számos forrás (pl. víz, nitrogén) hatékonyabb hasznosítását teszi lehetővé (Long 1999, Osmond *et al.* 1982, Pearcy & Ehleringer 1984). Ezek azután jelentkezhetnek a növény növekedésében, biomassza termelésében, az interspecifikus kapcsolatokban, különösen a kompetícióban, melyeknek következtében jelentősen eltérő ökológiai sajátosságokkal bírnak a C₄-esek, mint a C₃-asok.

A metabolikus CO₂ sűrítés többlet energiaigényének következménye, hogy az egy-
ségei fényenergia felhasználásával előállítható asszimilátum mennyisége – azaz a fényhasznosítási hatékonyság – alacsonyabb a C₄-eseknél, mint a C₃-asoknál (Pearcy & Ehleringer 1984). Fénykompenzációs pontjuk (az a fényintenzitás, amelyen a fotoszintetikus CO₂ megkötés egyenlő a légzés CO₂ veszteségével) magasabb, mint a C₃-asoké, ugyanakkor a levélszövet anyagcsere kapacitása olyan jelentős, hogy fotoszintézisük a természetben mérhető legmagasabb fényintenzitás (kb. 2000 μmol foton m⁻² s⁻¹) mellett sem mutat fényteltést (Osmond *et al.* 1982). Részben ez magyarázhatja a C₄-es növények hiányát mélyárnyékos élőhelyekről (pl. szorosan záródó lombkorona alatt) és tömeges előfordulását magas besugárzású fátlan vegetációban (Sage *et al.* 1999). További tényezője lehet a C₄-esek kudarcának gyengén megvilágított erdőalji élőhelyen, hogy a lombkorona résein rövid ideig átszűrődő, magas intenzitású fényfelvillanásokat kisebb hatékonysággal tudják hasznosítani, mivel a C₄-es ciklus enzimeinek (pl. PEP-karboxiláz) aktiválása, valamint a M és a NYH metabolitkészletének pontos összehangolása időigényes, gyorsan változó környezetben nem lehetséges (Sage & Kubien 2003, Sage & McKown 2006).

A C₃-as fotoszintézis evolúciójakor és működésének nagy része során a CO₂ koncentráció a jelenleginek többszöröse, 1000 ppm-nél (milliomodrésznel) magasabb volt (Ehleringer *et al.* 1997). Az utóbbi néhány tízmillió évben a légkör alacsony CO₂ tartalma elsősorban azért jelent problémát, mert a C₃-as út elsődleges CO₂ kötő enzime, a Rubisco, CO₂ helyett nagy gyakorisággal köt O₂-t, ami az azt követő fénylégzés reakciósorában CO₂ felszabadulást eredményez, jelentősen csökkentve ezzel a növény szénasszimilációjának hatékonyságát. Mivel a fotorespiráció intenzitása 25 °C felett meredeken emelkedik a hőmérséklettel (Jordan & Ogren 1984), (szub)tropusi klímában a C₃-asok asszimilátumvesztése már tetemessé válhat (Long 1999). Ha ez párosul időszakos vízhiánnyal, amikor a gázcsere nyílások részlegesen záródnak a káros vízvesztés megelőzésére, a C₃-as fajok CO₂ éhezése különösen súlyos lesz (Sage & Kubien 2003). A fénylégzés fokozódása a hőmérséklettel csökkenti a C₃-asok fényhasznosítási hatékonyságát olyannyira, hogy – a mai légköri CO₂ koncentráción – 25 °C felett fényhozamuk már alatta marad a C₄-eseknek, melyeknél a fénylégzés elha-

nyagolhatóan alacsony szintje mellett a fényhasznosítási hatékonyság nem változik a hőmérséklettel (Collatz *et al.* 1998, Ehleringer *et al.* 1997). Alacsony hőmérsékleten (≤ 12 °C) ugyanakkor, a C_4 -es növények (különösen a trópusi fűvek) fotoszintézise gyakran nagyobb mértékben korlátozódik, mint a C_3 -asoké, amelynek lehetséges okai közül legfontosabbnak a C_4 -esek levelében a Rubisco enzim C_3 -asokéhoz képest kisebb mennyiségét és a CO_2 sűrítő C_4 -es ciklus egyes enzimeinek (pl. piruvát-P_i dikináz) hidegérzékenységét tartják (Kubien & Sage 2004, Long 1983). Mindezek a „tünetek” magyarázzák, hogy a C_4 -es növények különösen a forró és időszakosan száraz élőhelyeken (pl. szavannák, meleg mérsékelt övi füves puszták és arid sztyeppék, trópusi sivatagok, félsivatagok) sikeresek a C_3 -asokkal szemben (Percy & Ehleringer 1984, Sage *et al.* 1999). Hatékony CO_2 sűrítő mechanizmusuk révén a C_4 -esek jóval alacsonyabb CO_2 tartalommal is „beérik”: kompenzációs CO_2 koncentrációjuk (ahol a fotoszintézis és a légzés szénmérlege nulla) mindössze 5 ppm, míg a C_3 -asoké 50 ppm feletti, és a jelenlegi légköri CO_2 tartalom mellett fotoszintetikus kapacitásuk akár másfélszerese is lehet a C_3 -asokénak (Osmond *et al.* 1982). A C_4 -es növények kisebb mértékben nyitott gázcsere nyílások mellett tudják biztosítani fotoszintézisük CO_2 szükségletét, mint a C_3 -asok, így kevesebb vizet veszítenek az egyidejű transpiráció útján. Ennek eredményeként fotoszintetikus vízhasznosítási hatékonyságuk (PWUE) akár kétszerese lehet a C_3 -asokénak (Kalapos *et al.* 1996, Kovács-Láng *et al.* 1996, Osmond *et al.* 1982). Ennek következtében, olyan – magas hőklímájú – élőhelyeken, ahol a víz korlátozottan hozzáférhető, a C_4 -esek azonos vízellátottság mellett potenciálisan több asszimilátumot és biomasszát tudnak termelni, mint a C_3 -asok, és a többletből fejlesztett nagyobb gyökérzet több forrás felvételét is biztosíthatja (Long 1999). A magasabb WUE azonban nem jelenti azt, hogy a C_4 -es növények jobban tűrnék a súlyos vagy tartós szárazságot (Kalapos *et al.* 1996, Percy & Ehleringer 1984), vagy azt, hogy a vízellátás nem korlátozná őket: például pozitív összefüggés mutatható ki a C_4 -es fajok előfordulása, ill. tömegessége és a gyepek csapadékellátottsága között (Sage *et al.* 1999). A szárazságtolerancia ugyanis gyakran más, C_3 -as vagy C_4 -es fotoszintézis típustól független növényi sajátosságokkal (pl. levélmorfológia, levélszerkezet, gyökerezési mélység) függ össze (Cutler *et al.* 1977, Jones 1992, Polley *et al.* 2003).

A C_4 -esek fotoszintézisének nitrogénhasznosítási hatékonysága (PNUE, egységnyi N befektetésével előállított asszimilátum) is meghaladja a C_3 -asokét, mert a hatékonyabb CO_2 ellátás mellett kisebb mennyiségű Rubisco enzim elégséges a CO_2 megkötéséhez, továbbá a fénylégzés nem működven náluk, annak enzimeit sem jelentenek N-igényt (Sage & Kubien 2003, Sage & Percy 1987). Ennek következménye, hogy N-limitált élőhelyen – amennyiben a hőmérséklet megfelelő – a C_4 -esek egységnyi N felhasználásával több biomasszát tudnak előállítani, így tömegesebbek lehetnek, mint a C_3 -asok (kivéve a N-fixáló szimbiontákkal együttélő pillangósokat, Sage *et al.* 1999, Wedin & Tilman 1996). A C_4 -esek mérsékeltbb fotoszintetikus enzimentartalmának további következménye, hogy biomasszájuk nitrogénben szegényebb (C/N aránya magasabb), mint a C_3 -asoké (Heckathorn *et al.* 1999), így a gyepek nitrogénkészlete je-

lentősen csökken, amennyiben a domináns gypalkotóknál a C₃-asokat C₄-esek váltják fel (Wedin & Tilman 1996). Ez egyszerre jelent a növényevők számára értékeiből több takarmányt és a talaj mikrobiális közössége számára nehezebben lebontható szerves anyagot, szemben a C₃-sok N-ben gazdagabb avarjával. A C₄-es uralkodóvá válása ezáltal hozzájárulhat ahhoz, hogy a hozzáférhető N mennyisége talajban hosszabb távon is alacsony szinten maradjon (Knapp & Medina 1999).

Az eltérő tolerancia ökológiai következményei

A C₄-es növények abiotikus környezeti kontrollja két tényezőcsoportra bontható: az elsődleges korlátozó tényezők a hőmérséklet és a fény, míg másodlagosak a víz és a nitrogén ellátottság. Az elsődleges tényezők bizonyos tartománya elengedhetetlen a C₄-esek tartós fennmaradásához, míg tömegességüket ezen belül a másodlagos tényezők módosítják (Sage *et al.* 1999, Sage & Kubien 2003). Az egyik legmarkánsabb növényföldrajzi mintázat a C₄-es növények földrajzi szélesség szerint elterjedése: globális átlagban a C₄-es pázsitfűfélék ott fordulnak elő, ahol a legmelegebb hónap napi minimumhőmérsékleteinek átlaga nem süllyed 8-10 °C alá (~45-50° földrajzi szélesség alatt, Sage *et al.* 1999, Sage & Kubien 2003, Teeri & Stowe 1976), illetve ott domináns alkotói a vegetációnak, ahol a nyári minimumhőmérséklet 18-20 °C felett van (Long 1983, Sage & Kubien 2003). Trópusi hegyvidékeken a C₄-es fűvek általában 1500-3000 m tszf. magasság felett váltják fel a C₃-asok (Tieszen *et al.* 1976, Young & Young 1983).

Mérsékeltövi élőhelyeken – ha a források (pl. fény, víz) nem korlátozzák – a C₃-növények egyedfejlődésüket másfél-két hónappal korábban kezdik a tenyészidőszakban, mint a C₄-esek (Kalapos 1991, Kemp & Williams 1980, Ode *et al.* 1980, Saigusa *et al.* 1996), ami részben összefügghet azzal, hogy csírázásuk általában kisebb hőigényű, mint a C₄-eseké (Gröb *et al.* 2006, Mojzes & Kalapos 2004, White *et al.* 2001). Így a kevésbé induló, fény- és hőigényes C₄-esek a C₃-asok záródó lombátra alatt már kevésbé versenyképesek. Ilyen élőhelyeken C₄-es fajok ott fordulnak elő számottevő mennyiségben, ahol abiotikus stresszhatás vagy bolygatás késlelteti vagy megakadályozza a C₃-as lombátor kialakulását (Kalapos 1991, Long 1983, Redmann 1995, Zólyomi Fekete 1994). Mérsékeltövi fátlan vegetációban, ahol a két fotoszintézis típus együttesen gyakori a mikroélelőhelyi elkülönülés: a magasabb besugárzású, melegebb élőhelyeken jelennek meg a C₄-esek, míg a mérsékelt hőklímájúakon a C₃-asok (Barnes *et al.* 1983). Hazánkban az Észak-Mezőföld meredek lejtőkön fennmaradt löszpuszt növényzetében a C₄-es fűvek szinte kizárólag délies és nyugatias kitételtségben találhatók, míg a C₃-asok keleties vagy északias expozícióban dominánsak (Kalapos *et al.* 2002). A hazai C₄-es fűfajok vagy abiotikus stresszhatás alatt álló pusztagyepekben (szikés-, homok- és löszpuszták, sziklagyepék), vagy szegetális gyomközösségekben fordulnak elő (Kalapos 1991). Ahol a hőmérséklet megengedi a két fotoszintézis együttlétét, ott az évszakos csapadékeloszlás szerepe meghatározó: ha a hűvös é

szakban hull a több csapadék (pl. mediterráneum), akkor a C_3 -asok dominálnak, ha viszont a csapadék és a hőmérsékleti maximum egybeesik, akkor a C_4 -esek a tömegesek (Collatz *et al.* 1998, Knapp & Medina 1999, Sage *et al.* 1999). Kettős csapadék-maximum a két fotoszintézisút évszakos szegregációját eredményezheti: télen C_3 -as, nyáron C_4 -es egyévesek alkotják a növénytakarót (Forseth *et al.* 1984).

Az ember előtti bioszféra erdőkben jóval gazdagabb volt a mainál, ami a fény- és hőigényes C_4 -esek elterjedését jelentősen korlátozhatta. A számos céllal (pl. legelő- és szántóterület nyerése, faanyag hasznosítás, vadászat stb.) folytatott erdőirtás nyomán, a C_4 -esek számára alkalmas fátlan élőhelyek kiterjedése jelentősen megnőtt a trópusoktól a mérsékelt övig (Sage *et al.* 1999). A tűz – legyen az természetes vagy antropogén eredetű – különösen jelentős szerepet játszott a C_4 -es gyepek területének kiterjedésében, mindenekelőtt a trópusokon (szavanna), ám a mérsékelt övben is (préri, Bond *et al.* 2005, Sage 2001). Ebben a folyamatban maguk a füvek a katalizátorai a tűznek: a markánsan évszakos klímában nagy mennyiségű éghető anyagot termelnek, amelynek égésekor a fás szárúak elpusztulnak, míg maguk a füvek fészín alatti merisztémájukból regenerálódni képesek. A megemelkedő tűzgyakorisággal az ökoszisztéma N készlete csökken, – hiszen a tűzben a biomassza N tartalmának jelentős része elillan – ami ugyancsak a C_4 -esek sikerességének kedvez (Knapp & Medina 1999). Ezek szerint a C_4 -esek mai elterjedésében igen nagy a különféle bolygatások szerepe, különösen a mérsékelt övben. A mérsékelt övi időszakosan száraz élőhelyeken, ahol egyébként C_3 -as fajok dominálnak, sokszor emberi bolygatás nyomán alakul ki a C_4 -es füvek számára kedvező, fényben gazdag, magas hőmérsékletű élőhelyi környezet. Több hazai gyeptípusunk túllegeltetéssel járó leromlásával a C_4 -es évelő csillagpázsit (*Cynodon dactylon*) asszociációja jön létre (pl. hegyi sztyepprétek helyén hegyi száraz legelő (*Cynodonto-Festucetum pseudovinae*), egykori löszpuszták degradált származékeként löszlegelő (*Cynodonto-Poëtum angustifoliae*, Fekete *et al.* 1997, Zólyomi & Fekete 1994). Egy másik C_4 -es évelő fű, a fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum*) lösz és homoki sztyeppréteken, ill. a középhegység déli lejtőinek sziklafüves lejtősztyeppréteiben válik uralkodóvá túllegeltetéskor (Fekete *et al.* 1997, Virágh 2002, Zólyomi & Fekete 1994). A Duna-Tisza köze meszes homokpusztáin már Hargitai (1940) megállapította, hogy elsősorban talajleromlás (degradáció) nyomán jelennek meg *B. ischaemum* és *C. dactylon* asszociációi. Ugyanitt az egyéves C_4 -es *Tragus racemosus* legeltetés hatására szaporodik el az évelő nyílt homokpusztagyepben (Szodfridt 1969).

Globális változások hatása C_4 -es füvekre mérsékeltövi gyepekben

Klímaváltozás

A klímaváltozás egyik fő eleme a légköri CO_2 koncentráció emelkedése (IPCC 2007), ami épp ellentétes a földtörténeti múltban a C_4 -es fotoszintézisút kialakulását és elterjedését eredményező legfőbb környezeti kényszerrel. Ez a C_4 -es növények visszaszorulását vetíti előre, ám a környezet átalakulásának összetettsége és interakciója más,

együttható változásokkal korántsem enged ilyen egyszerű prognózist. Üvegházi és szabadföldi kísérletekben gyakran tapasztalták a C₃-as növények fotoszintézis ütemének és/vagy biomassza produkciójának növekedését megemelt légköri CO₂ koncentráció hatására a fénylégzéses szénveszteség mérséklődése következtében (Sage & Kubien 2003, Sage *et al.* 1999, Tuba 2005). Ennek alapján azt várhatjuk, hogy a C₃-as növények kompetíciós fölénybe kerülnek a C₄-esekkel szemben, amelyek fotoszintézisét ma nem limitálja a CO₂ (Sage & Kubien 2003). Termőhelyi viszonyok között azonban nem mindig realizálódik a „CO₂ trágyázás” C₃-asokra jótékony hatása. Ennek egyik oka lehet, hogy más források (pl. ásványi tápanyagok, víz) hozzáférhetősége általában nem növekszik párhuzamosan a légköri CO₂ gyarapodásával, így ezután azok szabhatnak korlátot a növény asszimilációjának (Curtis *et al.* 2000, Fay *et al.* 2002). Egyes ökoszisztémákban az asszimilátum termelés és felhasználás kapacitásának növekedését – megemelkedett CO₂ koncentráció hatására – korlátozhatja, hogy a közösséget alkotó fajok a földtörténet során, hosszú évezredek alatt adaptálódhattak az alacsony (< 280 ppm) CO₂ koncentrációhoz (Körner *et al.* 1997, Sage & Kubien 2003). Ugyanakkor a magasabb légköri CO₂ tartalom nem teljesen előnytelen a C₄-esek számára. Jóllehet nem jelent forrás-többletet fotoszintézisükhöz, ám a légköri környezetre érzékenyen válaszoló gázcserenyílásaik kisebb nyitottsága mellett képesek felvenni a CO₂-ot, így egyidejű transpirációs vízveszteségük kisebb, vízhasznosítási hatékonyságuk nagyobb lesz, mint normál légköri CO₂ koncentrációnál, ami különösen akkor előnyös, ha a víz korlátozottan hozzáférhető az élőhelyen (Sage *et al.* 1999, Seneweera *et al.* 2001). Ezt mutatta az az észak-amerikai hosszúfüvű prérin végzett kísérlet is, ahol a légköri CO₂ koncentráció emelése a C₄-es fűnél is pozitív hatással volt a szénasszimilációra és a fitomassza-növekményre a kontrollhoz képest száraz évben, ám csapadékos évben nem (Knapp *et al.* 1993). A C₃-asoknál is javul ekkor a fotoszintézis vízhasznosítási hatékonysága, ám kisebb mértékben, mint a C₄-eseknél (Sage & Kubien 2003). Nem biztos azonban, hogy minden esetben maga a fotoszintézis típusa lesz a döntő együttélő C₃-as és C₄-es fajok tömegességi viszonyainak jövőbeni alakulásában, hanem más növényi tulajdonságok. Észak-Amerika rövidfüvű prérijén például, megemelt CO₂ koncentráció mellett, egymást követő száraz évek sorozatában a sekély gyökérszerű domináns C₄-es fű, *Bothriochloa ischaemum* visszaszorult, míg a mélyen gyökerező C₃-as évelő kétszikűek fitomasszája növekedett (Polley *et al.* 2003). Tehát önmagában a CO₂ koncentráció emelkedése alapján nem várhatjuk egyértelműen a C₃-asok vagy a C₄-esek előnyhöz jutását.

Ugyancsak összetett az üvegházhatás nyomán a klíma melegedésének hatása, amely a növények élettani folyamatai mellett egyedfejlődésükön, fenológiájukon keresztül is befolyásolhatja a C₃-as és a C₄-es fajok sikerességét. A hőmérséklet emelkedése trópusi gyepekben tovább fokozza a C₃-asok fénylégzésből adódó szénveszteségét, ami a C₄-eseknél elenyésző, így ott a C₄-esek további térnyerése várható. Mivel a mérsékelt övben ma a C₄-esek elterjedésének fő korlátozója a szuboptimális hőmérséklet, a felmelegedés átlagos hatása itt is előreláthatóan pozitív lesz: a jövőben magasabb földrajzi szé-

lességeig, többféle élőhelyen, nagyobb mennyiségben várható a C_4 -esek előfordulása; domináns szerepükre azonban egyelőre valószínűleg nem kell számítani. A mérsékelt övben a két fotoszintézis típus aktivitása gyakran időbeli (pl. évszakos) elkülönülést mutat (lásd fentebb), ezért meghatározó lesz az is, hogy a hőmérsékletemelkedés mely időszakban következik be. Az eddigi klimatológiai adatok és előrejelzések szerint a klíma melegedése elsősorban az éjszakai minimumhőmérséklet emelkedését és az északi féltekén enyhébb teleket eredményez (Alward *et al.* 1999, Easterling *et al.* 1997, IPCC 2007). Ennek következtében a C_3 -as növények tavasszal korábban indulhatnak fejlődésnek, sőt az évelőknél az enyhébb teleken áttelelő asszimilációs felület (pl. hazai nyílt homokpusztagyepekben, Kárpáti & Kárpáti 1955) számottevően hozzájárulhat a következő évi produkcióhoz, amíg az új lombfelszín kialakul. Ma már kétséget kizáróan igazolt a növények fenológiájának korábbra tolódása a melegedő klímában (Cleland *et al.* 2007). Várhatóan a C_4 -esek fenológiája is a jelenleginél hamarabb kezdődhet majd, ám a C_3 -asok addigra már záródott lombásra megakadályozhatja sikerüket. A fajok eltérő hőmérsékleti válasza alapján Alward *et al.* (1999) a C_3 -asok térnyerését prognosztizálja a C_4 -es gyepalkotók rovására Észak-Amerika rövidfűvű prérijén. A melegedésnek ugyanakkor negatív hatása is lehet a mérsékelt övben a hőségnapok számának emelkedésével. Asszimilációjuk és növekedésük magasabb hőmérsékleti optima révén a C_4 -esek várhatóan jobban tolerálják majd az ilyenkor jelentkező hőstresszt olyan élőhelyeken, ahol a nyári magas hőmérséklet nem jár együtt aszályal (Sage *et al.* 1999). Új-Zélandon például az időszakonként fellépő extrém hőség erősebben korlátozta a C_3 -as, mint a C_4 -es fűvek növekedését (White *et al.* 2000). A hőmérséklet emelkedésére adott választ feltehetően módosítja majd a légköri CO_2 koncentráció emelkedése is, amely az eddigi eredmények szerint csökkenti, de nem szünteti meg a C_4 -esek jobb teljesítményét magasabb hőmérsékleten a C_3 -asokéhoz képest (Sage *et al.* 1999).

A csapadék mennyiségének és eloszlásának változása hazánkban is várhatóan a hőmérséklettel kölcsönhatásban alakítja a két fotoszintézisút mérlegét. A regionális előrejelzések a következő néhány évtizedre a szárazság fokozódását jósolják (Mika 2003, Molnár & Mika 1997), ami feltehetően a C_4 -esek számára lesz kedvezőtlenebb, amennyiben a nyár csapadékhiányos, míg a tavaszi aszály elsősorban a C_3 -asokat érinti hátrányosan. Az Alföld homokpusztáin például, 2000-ben és 2003-ban a szokatlan tavaszi és kora nyári (március-június) tartós aszály a nyárközepi vízhiányhoz alkalmazkodott xerofiton C_3 -as évelő fűveket (*Festuca vaginata*, *Stipa borysthénica*) tizedelte meg, és helyükön egyévesek és mohák-zuzmók által uralt félsivatagi jellegű növényzet alakult ki (Kovácsné Láng *et al.* 2005, Kröel-Dulay *et al.* 2006). A klíma rendszertelenebbé és szélsőségesebbé válásával – ami a klímaváltozás igen fontos, sokszor mégis elhanyagolt eleme – várhatóan emelkedni fog a klimatikus eredetű bolygatások (pl. súlyos vízhiány, szokatlanul heves esőzés) gyakorisága. Ahogyan a fent említett vizsgálatok eredményei is mutatják, ez elkerülhetetlenül kevésbé záródó növénytakarót eredményez. Valószínű, hogy gyorsabb növekedésük, hatékonyabb vízhasznosításuk és jobb hőtűrésük révén az ilyen bolygatásokat követő regenerációban a C_4 -es fűvek sikereesebbek lesznek, mint a C_3 -asok.

Szárazföldi eutrofizáció

Az ipari nitrogénkötés és mezőgazdasági műtrágyahasználat, pillangósok nagy területen termesztése, fosszilis tüzelőanyagok égetése és a nagyüzemi állattenyésztés eredményeként az utóbbi évszázadban az emberiség mintegy megduplázta a biológiailag hozzáférhető nitrogén mennyiségét a szárazföldi ökológiai rendszerekben, és a következő néhány évtizedben a N terhelés további növekedése várható (Millennium Ecosystem Assessment 2005, Vitousek *et al.* 1997). Alacsonyabb nitrogénhasznosítási hatékonyságuk miatt a C₃-as fajokat ez előnyben részesítheti a velük együttélő, a N-nel jóval hatékonyabban gazdálkodó C₄-esekkel szemben (Wedin & Tilman 1996). A felvehető N tartalom emelkedésével a növekvő légköri CO₂ koncentráció növényi produktivitást serkent hatása is jobban érvényesülhet a C₃-asoknál (Sage *et al.* 1999), az viszont nem valószínű, hogy a két forrás hozzáférhető mennyisége arányosan fog növekedni, hiszen változása nem azonos antropogén tényezőkre vezethető vissza. Ugyanakkor a C₄-es füvek között számos az inváziós egyéves, főleg (szub)tropusai eredetű, nitrofil faj (pl. *Digitaria spp.*), melyek szintén haszonélvezői lehetnek a N eutrofizációnak (Sage *et al.* 1999).

Tájhasználat átalakulása, bolygatás, inváziós fajok

Amennyiben az eddigi tendenciák folytatódnak, az antropogén tájhasználat eredményeként az erdősültség további csökkenése, a növekvő népesség ellátásához a szántó- és legelőterületek terjeszkedése várható a jövőben (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Mindezek a C₃-as lomsátor tökéletlen záródásához vezetnek, ami mérsékelt övben a C₄-eseknek kedvez. A tűz további alkalmazása a tájgazdálkodásba ugyancsak a C₄-esek számára előnyösebb, mert fátlan, N-ben szegény, a szigetelő avateltávolításával pedig magas besugárzású, relatíve szárazabb élőhelyet teremt. Észak-amerikai mérsékelt övi gyepek tavaszi felégetése például, korlátozhatja egyes C₃-a inváziós füvek (pl. *Bromus inermis*) terjedését az őshonos C₄-esek által uralt gyeper növelheti viszont számos, a tűzhöz jól adaptálódott idegenhonos C₄-es fű (pl. *Sorghum halepense*) inváziós sikerességét (Grace *et al.* 2001). Tropusai lombhullató erdőkbe: egy kisebb területet érintő bolygatás is már elegendő lehet ahhoz, hogy az erdőt fokozatosan egy C₄-es inváziós füvek által uralt gyeper váltsa fel az önmaga (nagy tömeg elszáradt fűavar) által generált, ismétlődő tüzek révén (Sage & Kubien 2003). Hazánkban, a különféle bolygatások eddig is a C₄-esek növekvő részesedését eredményezték. A Duna-Tisza köze homoki erdőpusztáján az őshonos C₄-es évelő fű, a késeiperj (*Cleistogenes serotina*) jelentős terjeszkedésének lehetünk tanúi az utóbbi negyedszázadban a nyílt homokpusztagyep C₃-as gypalkotói – elsősorban *Festuca vaginata* – rovására bolygatott (Molnár 2000) és bolygatatlan gypállományokban (Bagi 2000) egyaránt. Az észak-amerikai eredetű inváziós C₄-es egyéves fű, az átoktüske (*Cenchrus incertus*) csak bolygatott homokpusztai gyeperben telepszik meg (Szigetvári 1999).

Összefoglalva tehát, noha a jelenleg zajló és a jövőben várható globális változások egyes elemei, például a CO₂ koncentráció emelkedése és – a szárazföldi eutrofizáció következtében – az ásványi tápanyagok (elsősorban a N) jobb hozzáférhetősége ön

magában hátrányosan érintheti a C_4 -es füveket C_3 -as rokonaikkal szemben, a klímaváltozás összetett jellege és az emberi bolygatás fokozódása miatt a C_4 -esek tömegessége valószínűleg növekedni fog a mérsékelt övi gyepekben.

Ökológiai következmények

Milyen ökológiai következményei lehetnek a C_4 -es füvek várható nagyobb tömegességének pusztagyepeinkben? Jóval többről van szó, mint az ökofiziológusokat lázba hozó érdekes háttérmechanizmusról, hiszen érinti nemcsak az élőlényközösség összetételét és dinamikáját, hanem az ökoszisztéma működését is. A C_4 -es füvek egy melegebb, szárazabb és kiszámíthatatlanabb klímában, fokozott antropogén hatások alatt álló pusztai élőhelyen képesek lehetnek előállítani olyan mennyiségű növényi szervesanyagot, amelyet az adott élőhelyen jelenleg uralkodó C_3 -as füvek nem tudnának a megváltozott környezetben. Ennek jótékony hatása lehet a nagyobb növényi borítás, a több légköri szén megkötése és időleges immobilizálása, valamint a mérsékelt talajerózió. Ugyanakkor számos hátrányos következménnyel is számolnunk kell. Mivel a mérsékelt övben a C_4 -es füvek jelentős hányada inváziós idegenhonos faj, tömeges megjelenésük az őshonos flóra szegényedését eredményezheti (Sage *et al.* 1999). Azáltal, hogy a C_4 -esek biomasszája nitrogénben jóval szegényebb, mint a C_3 -asoké, a növényevők számára tápértéke és így a gyepek állattartó-képessége előreláthatóan kisebb lesz, aminek már társadalmi következményei is lehetnek. A szervesanyag magasabb C/N aránya a lebontó szervezeteket is hátrányosan érinti, így lassul a dekompozíció, az ökoszisztéma anyagforgalma. Ezzel valamelyest ellentétes hatású, hogy a gyors növekedésű inváziós fajok általában serkentik az anyagkörforgalmat szemben a lassú növekedésű, stressz-toleráns évelőkkel (Lambers *et al.* 1998). A C_4 -esek által termelt nagyobb föld feletti fitomassza és a lassuló lebontási folyamatok együttesen több éghető anyag felhalmozódását eredményezik a talajfelszínen, ami növelheti a tüzek gyakoriságát és intenzitását. A gyepek ismétlődő leégésével a fás szárúak újulata elpusztul, és a jellemzően erdőpusztai tájban a gyepek kiterjedhet az erdőfoltok rovására. Ezt felerősítheti a rendszertelenebb klíma, amelyben a gyakoribb és/vagy hosszabb száraz időszakok késleltetik a fás szárúak regenerációját (Sage & Kubien 2003), így akár ritkább tüzesetek is elégségesek lehetnek a fásszárú újulat visszaszorításához. Bizonyos szélsőséges időjárási helyzetekben (pl. aszály idején) a fás szárúak árnyékolásukkal pozitív hatással is lehetnek a gyepek lágyszárú fajaira azáltal, hogy mérséklék a magas besugárzás károsító hatását. A Kiskunsági-homokháton például, a fehér nyár cserjéméretű gyökérsarjainak tapasztalták ilyen jótékony hatását a magyar csenkesz túlélésére (Kröel-Dulay *et al.* 2006).

Mint mesterével ma is aktív munkakapcsolatot ápoló tanítvány (K.T.) és a tanítvány tanítványa (M.A.) szeretettel és tisztelettel köszöntjük Láng Edit Tanárnőt 70. születésnapján. Kutatómunkánkat a növényi ökofiziológia tudományterületén, azokon a szilárd alapokon folytatjuk, melyeket Ő rakott le akkor, amikor az ilyen kutatások még

gyerekcipőben jártak jóval szűkösebb eszköztárral, ám annál nagyobb kutatói kreativitást követelve. Közös meggyőződésünk, hogy a bioszféra napjaink globális környezeti változásaira adott válaszáának egyik lényeges meghatározó eleme a növények ökológiai toleranciája, így ennek megismerése és értékelése az ökológiai rendszerek tágabb összefüggés-rendszerében nélkülözhetetlen a megalapozott előrejelzésekhez.

Irodalom

- Alward, R.D., Detling, J.K. & Milchunas, D.G. (1999): Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. *Science* **283**: 229-231.
- Bagi I. (2000): A *Cleistogenes serotina* inváziójának dokumentumai a Kiskunsági Nemzeti Park "Fülöpházi homokbuckák" UNESCO bioszféra-rezervátum magterületein, 1975-1999. In: Virágh K. & Kun A. (szerk.): *Vegetáció és Dinamizmus. A 70 éves Fekete Gábert köszöntik tanítványai, barátai és munkatársai*. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, pp. 147-156.
- Barnes, P.W., Tieszen, L.L. & Ode, D.J. (1983): Distribution, production, and diversity of C₃- and C₄-dominated communities in a mixed prairie. *Can. J. Bot.* **61**: 741-751.
- Bond, W.J., Woodward, F.I. & Midgley, G.F. (2005): The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytol.* **165**: 525-538.
- 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.
- Collatz, J.G., Berry, J.A. & Clark, J.S. (1998): Effects of climate and atmospheric CO₂ partial pressure on the global distribution of C₄ grasses: present, past, and future. *Oecol.* **114**: 441-454.
- Curtis, P.S., Vogel, C.S., Wang, X., Pregitzer, K.S., Zak, D.R., Lussenhop, J., Kubiske, M. & Teeri, J.A. (2000): Gas exchange, leaf nitrogen, and growth efficiency of *Populus tremuloides* in a CO₂ enriched atmosphere. *Ecol. Appl.* **10**: 3-17.
- Cutler, J.M., Rains, D.W. & Loomis, R.S. (1977): The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiol. Plant.* **40**: 255-260.
- 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.
- Ehleringer, J.R., Cerling, T.E. & Helliker, B.R. (1997): C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate. *Oecol.* **112**: 285-299.
- Fay, P.A., Carlisle, J.D., Danner, B.T., Lett, M.S., McCarron, J.K., Stewart, C., Knapp, A.K., Blair, J.M. & Collins, S.L. (2002): Altered rainfall patterns, gas exchange, and growth in grasses and forbs. *Int. J. Plant Sci.* **163**: 549-557.
- Fekete G., Molnár Zs. & Horváth F. (szerk.) (1997): *A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer. Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer II*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Forseth, I.N., Ehleringer, J.R., Werk, K.S. & Cook, C.S. (1984): Field water relations of Sonoran Desert annuals. *Ecology* **65**: 1436-1444.
- 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.F.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, FL, pp. 40-65.

- Grób T., Mojzes A. & Kalapos T. (2006): A napi hőingadozás hatása néhány eltérő inváziós hajlamú fűfajunk csírázására. 7. Magyar Ökológus Kongresszus, 2006. szeptember 4-6. Budapest, Előadások és poszterek összefoglalói p. 72.
- Hargitai Z. (1940): Nagykőrös növényvilága. II. A homoki növényközösségek. *Bot. Közlem.* **37**: 205-240.
- Hatch, M.D. (1987): C₄ photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochim. Biophys. Acta* **895**: 81-106.
- Heckathorn, S.A., McNaughton, S.J. & Coleman, J.S. (1999): C₄ plants and herbivory. In: Sage, R.F. & Monson, R.K. (eds.): *C₄ Plant Biology*. Academic Press, San Diego, California, pp. 285-312.
- IPCC (2007): *Climate Change 2007. The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M. & Miller, H.L. (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom & New York, USA, pp. 511-539., pp. 785-787.
- Jones, H.G. (1992): *Plants and Microclimate. A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 264-295.
- Jordan, D.B. & Ogren, W.L. (1984): The CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. Dependence on ribulosebisphosphate concentration, pH and temperature. *Planta* **161**: 308-313.
- Kalapos, T. (1991): C₃ and C₄ grasses of Hungary: environmental requirements, phenology and role in the vegetation. *Abstracta Botanica* **15**: 83-88.
- 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.
- Kalapos, T., Mojzes, A. & Virágh, K. (2002): Plant tolerance traits behind vegetation pattern and dynamics in semiarid temperate loess grasslands in Hungary. *45th Symposium of the International Association for Vegetation Science*, 3-8 March 2002. Porto Alegre, Brazil, Abstracts p. 132.
- 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.
- Kemp, P.R. & Williams III, G.J. (1980): A physiological basis for niche separation between *Agropyron smithii* (C₃) and *Bouteloua gracilis* (C₄). *Ecology* **61**: 846-858.
- Knapp, A.K., Hamerlynck, E.P. & Owensby, C.E. (1993): Photosynthetic and water relations responses to elevated CO₂ in the C₄ grass *Andropogon gerardii*. *Int. J. Plant Sci.* **154**: 459-466.
- Knapp, A.K. & Medina, E. (1999): Success of C₄ photosynthesis in the field: lessons from communities dominated by C₄ plants. In: Sage, R.F. & Monson, R.K. (eds.): *C₄ Plant Biology*. Academic Press, San Diego, California, pp. 251-283.
- Kovács-Láng, E., Kalapos, T., Németh, L. & Hahn, I. (1996): Environmental constraints on the photosynthetic productivity of dominant grass species of loess grasslands in Hungary. In: Parente, G., Frame, J. & Orsi, S. (eds.): *Grassland and Land Use Systems. Grassland Science in Europe. Vol. I. Proceedings of the 16th General Meeting of the European Grassland Federation*, pp. 765-770.
- Kovácsné Láng E., Kröel-Dulay Gy. & Rédei T. (2005): A klímaváltozás hatása a természetközeli erdőssztyepp ökoszisztémákra. *Magyar Tudomány* **7**: 812-817.
- Körner, C., Diemer, M., Schächli, B., Niklaus, P. & Arnone III, J. (1997): The responses of alpine grassland to four seasons of CO₂ enrichment: a synthesis. *Acta Oecol.* **18**: 165-175.
- 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 I. (szerk.) *A globális klímaváltozás: hazai hatá-*

- sok és válaszok. KvVM-MTA „VAHAVA” projekt. Poszterek a projekt zárókonferenciáján. Akaprint Kft., Budapest, okof.pdf pp. 1-4.
- Kubien, D.S. & Sage, R.F. (2004): Low-temperature photosynthetic performance of a C₂ grass and a co-occurring C₃ grass native to high latitudes. *Plant Cell Environ.* 27: 907-916.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L. (1998): *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York. pp. 503-517.
- Lloyd, J. & Farquhar, G.D. (1994): ¹³C discrimination during CO₂ assimilation by the terrestrial biosphere. *Oecol.* 99: 201-215.
- Long, S.P. (1983): C₄ photosynthesis at low temperature. *Plant Cell Environ.* 6: 345-363.
- Long, S.P. (1999): Environmental responses. In: Sage, R.F. & Monson, R.K. (eds.): *C₄ Plant Biology*. Academic Press, San Diego, California, pp. 215-249.
- Mika J. (2003): Regionális éghajlati forgatókönyvek: tények és kétségek. „Agro-21” Füzetek. *Klímaváltozás - Hatások - Válaszok* 32: 11-24.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005): *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC, pp. 26-36., pp. 74-79.
- Mojzes A. & Kalapos T. (2004): Napi hőmérsékletingadozás hatása öt, eltérő inváziós képességű fűfaj csírázására. *Bot. Közlem.* 91: 25-37.
- Molnár E. (2000): Egy őshonos növényfajunk Duna-Tisza közti terjedése. In: Virágh K. & Kun A. (szerk.): *Vegetáció és Dinamizmus. A 70 éves Fekete Gábort köszöntik tanítványai, barátai és munkatársai*. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, pp. 141-146.
- Molnár, K. & Mika, J. (1997): Climate as a changing component of landscape: recent evidence and projections for Hungary. *Z. Geomorph. N. F.* 110: 185-195.
- Ode, D.J., Tieszen, L.L. & Lerman, J.C. (1980): The seasonal contribution of C₃ and C₄ plant species to primary production in a mixed prairie. *Ecology* 61: 1304-1311.
- Osborne, C.P. & Beerling, D.J. (2006): Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C₄ plants. *Phil. Trans. Roy. Soc. B* 361: 173-194.
- Osmond, C.B., Winter, K. & Ziegler, H. (1982): Functional significance of different pathways of CO₂ 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.
- Pearcy, R.W. & Ehleringer, J. (1984): Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants. *Plant Cell Environ.* 7: 1-13.
- Polley, H.W., Johnson, H.B. & Derner, J.D. (2003): Increasing CO₂ from subambient to superambient concentrations alters species composition and increases above ground biomass in a C₃/C₄ grassland. *New Phytol.* 160: 319-327.
- Redmann, R.E., Yin, L. & Wang, P. (1995): Photosynthetic pathway types in grassland plant species from Northeast China. *Photosynthetica* 31: 251-255.
- Sage, R.F. (2001): Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C₄ photosynthetic syndrome. *Plant Biol.* 3: 202-213.
- Sage, R.F. & Kubien, D.S. (2003): Quo vadis C₄? An ecophysiological perspective on global change and the future of C₃ plants. *Photosynth. Res.* 77: 209-225.
- Sage, R.F. & McKown, A.D. (2006): Is C₄ photosynthesis less phenotypically plastic than C₃ photosynthesis? *J. Exp. Bot.* 57: 303-317.
- Sage, R.F. & Pearcy, R.W. (1987): The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants. 1. Leaf nitrogen, growth and biomass partitioning in *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiol.* 84: 954-958.
- Sage, R.F., Wedin, D.A. & Li, M. (1999): The biogeography of C₄ photosynthesis: patterns and controlling factors. In: Sage, R.F. & Monson, R.K. (eds.): *C₄ Plant Biology*. Academic Press, San Diego, California, pp. 313-373.

- Saigusa, N., Liu, S., Oikawa, T. & Watanabe, T. (1996): Seasonal change in CO₂ and H₂O exchange between grassland and atmosphere. *Ann. Geophys.* **14**: 342-350.
- Seneweera, S., Ghannoum, O. & Conroy, J.P. (2001): Root and shoot factors contribute to the effect of drought on photosynthesis and growth of the C₄ grass *Panicum coloratum* at elevated CO₂ partial pressures. *Aust. J. Plant Physiol.* **28**: 451-460.
- Smith, M.D. & Knapp, A.K. (1999): Exotic plant species in a C₄-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. *Oecol.* **120**: 605-612.
- Szigetvári Cs. (1999): Az adventív átoktüske (*Cenchrus incertus* M.A. Curtis) helyzete a fülöpházi természetközeli homokgyepekben. *Kitaibelia* **4**: 341-342.
- Szodfridt I. (1969): Borókás-nyárasok Bugac környékén. *Bot. Közlem.* **56**: 159-165.
- Teeri, J.A. & Stowe, L.G. (1976): Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in North America. *Oecol.* **23**: 1-12.
- Tieszen, L.L., Senyimba, M.M., Imbamba, S.K. & Troughton, J.H. (1979): The distribution of C₃ and C₄ grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecol.* **37**: 337-350.
- Tuba Z. (2005): Az emelkedő légköri CO₂-koncentráció hatása növényközösségek összetételére, szerkezetére és produkciójára. *Bot. Közlem.* **92**: 189-206.
- 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.
- Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H. & Tilman, D. (1997): Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecol. Appl.* **7**: 737-750.
- Wedin, D.A. & Tilman, D. (1996): Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science* **274**: 1720-1723.
- 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.
- White, T.A., Campbell, B.D., Kemp, P.D. & Hunt, C.L. (2000): Sensitivity of three grassland communities to simulated extreme temperature and rainfall events. *Glob. Change Biol.* **6**: 671-684.
- Young, H.J. & Young, T.P. (1983): Local distribution of C₃ and C₄ grasses in sites of overlap on Mount Kenya. *Oecol.* **58**: 373-377.
- Zólyomi, B. & Fekete, G. (1994): The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. *Abstracta Botanica* **18**: 29-41.