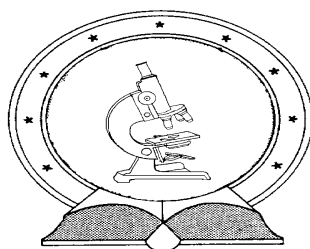


DE-TTK



1949

**A KLÍMAVÁLTOZÁS HATÁSA A SÍKFŐKÚTI CSERES-
TÖLGYES ERDŐ AVARPRODUKCIÓJÁRA ÉS
TALAJDINAMIKAI FOLYAMATAIRA**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Veres Zsuzsa

Témavezető

Dr. Tóthmérész Béla
egyetemi tanár

Debreceni Egyetem
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2015

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Kvantitatív és Teresztis Ökológia programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2015.

.....
Veres Zsuzsa

Tanúsítom, hogy Veres Zsuzsa doktorjelölt 2009-2013 között a fent megnevezett Doktori Iskola Kvantitatív és Teresztis Ökológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2015.

.....
Dr. Tóthmérész Béla
egyetemi tanár

**A KLÍMAVÁLTOZÁS HATÁSA A SÍKFŐKÚTI CSERES-
TÖLGYES ERDŐ AVARPRODUKCIÓJÁRA ÉS
TALAJDINAMIKAI FOLYAMATAIRA**

Értekezés a doktori (PhD) fokozat megszerzése érdekében
a Környezettudomány tudományágban

Írta: Veres Zsuzsa okleveles Környezetkutató.

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál Doktori Iskolája
(Kvantitatív és Teresztis Ökológia programja) keretében

Témavezető: Dr. Tóthmérés Béla

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr. Nagy Sándor Alex	
tagok: Dr. Halász Judit	
Dr. Kaszáné Dr. Kiss Magdolna	

A doktori szigorlat időpontja: 2013. április 9. 13⁰⁰

Az értekezés bírálói:

Dr.	
Dr.	
Dr.	

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.	
tagok: Dr.	
Dr.	
Dr.	
Dr.	

Az értekezés védésének időpontja: 2015.

TARTALOM

1.	Bevezetés és célkitűzés	1
2.	Irodalmi áttekintés.....	3
2.1.	A klímaváltozás hatása az erdőkre	3
2.2.	Az avar és az avarprodukció fogalma	6
2.3.	Avarlebomlás, mineralizáció és humifikáció	7
2.4.	A talaj szerves anyagai (SOM)	9
2.5.	Talajlégzés.....	11
2.6.	Talajenzimek	13
3.	A kutatási terület jellemzése, a Síkfőkút Project	16
4.	Módszerek	19
4.1.	Az avarprodukció mérése.....	19
4.2.	A DIRT Projectben alkalmazott kezelések	20
4.3.	A DIRT Projectben alkalmazott vizsgálati módszerek	22
4.3.1.	A talajhőmérséklet mérése.....	22
4.3.2.	A talajnedvesség mérése.....	23
4.3.3.	A talaj pH mérése	23
4.3.4.	Humuszminőség vizsgálata frakcionálással	24
4.3.5.	A talajlégzés mérése	25
4.3.6.	Az 1,4- β -glükózidáz enzimaktivitás mérése.....	26
4.3.7.	A fenoloxidáz enzimaktivitás mérése	29
4.3.8.	A dehidrogenáz enzimaktivitás mérése	31
4.3.9.	Alkalmazott statisztikai módszerek	33
5.	Eredmények és értékelésük	34
5.1.	Az avarprodukció hosszú távú változása	34
5.2.	A DIRT Project vizsgálati eredményei	42
5.2.1.	A talajhőmérséklet változása	42
5.2.2.	A talaj nedvességtartalmának változása	44
5.2.3.	A talaj pH változása.....	46
5.2.4.	A humuszminőség változása	48
5.2.5.	Az avarkezelések hatása a talajlégzésre	50
5.2.6.	Az 1,4- β -glükózidáz enzimaktivitás változása	54
5.2.7.	A fenoloxidáz enzimaktivitás változása	58
5.2.8.	A dehidrogenáz enzimaktivitás változása.....	59
6.	Következtetések	62
7.	Összefoglalás.....	64
8.	Köszönetnyilvánítás	66
9.	Summary	67

9.1. Introduction	67
9.2. Material and methods	67
9.2.1. The research area	67
9.2.2. Methods	68
9.3. Results and discussion.....	69
9.3.1. Long-term changes of the litter production	69
9.3.2. The effect of litter manipulation on soil parameters.....	69
9.3.3. The effect of litter manipulation on soil respiration	70
9.3.4. The effect of litter manipulation on enzyme activities	70
10. Irodalom	73

1. Bevezetés és célkitűzés

A klímaváltozás erdőkre gyakorolt hatását hosszú távú ökológiai kutatások (LTER, Long-Term Ecological Research) keretében célszerű tanulmányozni. Ha rövid távú (1-5 év) vizsgálatokat végzünk, az adatok csekély mértékű változása és nagy szórása miatt meglehetősen nehéz megalapozott véleményt kialakítani. A hosszú távú ökológiai kutatások időléptéke nem évekre, hanem évtizedekre terjed ki, így a kutatási eredmények alapján már megalapozottabb képet kaphatunk a bioszféra változásairól. A megelőző hatékony intézkedések megtétele, a károk megelőzése érdekében mindezek az információk a társadalom, a politikai döntéshozók számára ma már nélkülözhetetlenek. Hazánkban ilyen hosszú távú ökológiai kutatást a Síkfőkút Project keretében végeznek több mint 40 éve. A Síkfőkút Projectet egy hazai átlagos klímazonális cseres-tölgyes erdő hosszú távú ökológiai kutatására indították (Jakucs 1973).

A klímaváltozást a Síkfőkút Project meteorológiai mérési adatai is jelzik, az erdő klímája az elmúlt három évtized folyamán melegebbé és szárazabbá vált (Antal et al. 1997). Az IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) szerint a jelenleg kibontakozó globális éghajlatváltozás hátterében alapvetően a légkör összetételének a változása áll, amit döntő mértékben az emberi tevékenység okoz. A szén-dioxid az egyik legfontosabb antropogén üvegházhatású gáz. Globális légköri koncentrációja az iparosodás előtti 280 ppm értékről 2011-re 391 ppm-re nőtt (IPCC 2013). A földi szénkörforgásba jutó többlet egyenes következménye a légköri szén-dioxid mennyiségének megnövekedése, amely természetes állapotban is megtalálható a földi légkörben, de nagy mennyiségben keletkezik a fosszilis tüzelőanyagok elégetésekor (Archer et al. 2009). A 21. század végére a legoptimistább forgatókönyv szerint 0,4-1,6°C-os, míg a pesszimistább előrejelzések szerint 1,4-2,6°C-os globális felszíni hőmérséklet emelkedés várható (IPCC 2013). Magyarországon a 2021 és 2050 közötti időszakra vonatkozóan éves átlagban 1,1°C a várható melegedés mértéke, valamint éves átlagban mintegy 7%-os csapadékcsökkenés várható (Bartholy et al. 2010). A Síkfőkúti erdőben a '70-es és '80-as években, hasonlóan az ország más cseres-tölgyes állományaihoz, nagyarányú fapusztulás kezdődött. Ennek következtében a Síkfőkúti erdő fafaj összetétele és struktúrája is jelentős mértékben megváltozott, amelyre jellemző a nagyarányú tölgypusztulás, a relatív elcseresedés és az eljuharosodás (Kotroczó et al. 2005, Tóth et al. 2006, Kotroczó et al. 2007). Arra vonatkozóan, hogy ennek hatására hogyan változik az avarprodukció, ezáltal a talajba jutó szerves anyagok

mennyisége és minősége, ma még kevés információ áll rendelkezésünkre. Amennyiben az erdő talajának fontosabb tulajdonságai megváltoznak, az hatással lehet az erdő faji összetételére és struktúrájára is.

Vizsgálatainkat az ILTER DIRT (International Long-Term Ecological Research, Detritus Input and Removal Treatments) Project keretében végezzük. A nemzetközi hálózatban jelenleg hat amerikai kutatóhely (H. J. Andrews Experimental Forest, Bousson Experimental Forest, Harvard Forest, University of Michigan Biological Station, Wisconsin Arboretum, Santa Rita), egy kínai (Huitong Natural Research Station of Forest Ecosystems) és Európából két kutatóhely (Bayreuth Forest, Síkfőkút Project) vesz részt. A DIRT Projectet hosszú távú, több évtizedre kiterjedő vizsgálatra tervezték, az avarinput és a talaj szerves anyag képződés bonyolult biológiai és kémiai összefüggéseinek a vizsgálatára és feltárására. A projekt célja annak feltárása, hogy a növényi avarinput minőségi és mennyiségi összetételének a hosszú távú megváltoztatása különböző klimatikus viszonyok között, hogyan hat a talaj szerves anyag akkumulációjára, dinamikájára (Nadelhoffer et al. 2004). A Síkfőkút DIRT Projectben kapott eredmények önmagukban is értékelhetők, az ILTER DIRT Projectben való részvételünk azonban kutatásaink hatékonyságát jelentősen megnöveli. Az azonos módszerekkel kapott eredmények összehasonlítása alapján szélesebb érvényű általános összefüggések feltárására nyílik lehetőségünk. A Kontroll mellett kétféle avarduplázásos (Dupla Avar, Dupla Fa) és háromféle avarmegvonásos kezelést (Nincs Avar, Nincs Gyökér, Nincs Input) alkalmaztunk háromszoros ismételtsben.

A disszertáció kapcsolódva az ILTER DIRT nemzetközi projekthez az alábbi kérdéseket vizsgálja a Síkfőkút DIRT Project keretében:

1. Hogyan alakult az erdő avarprodukciója az elmúlt évek során?
2. Az avarinput mesterséges megváltoztatása hogyan hat a talaj hőmérsékletére, nedvességtartalmára és pH-jára?
3. Az avarduplázás illetve avarmegvonás hatására hogyan változik a talaj humuszkészlete?
4. Hogyan változott a talaj CO₂ kibocsátása az avarmegvonás illetve a többlet avar hatására?
5. Hogyan változott különböző talajenzimek aktivitása az avarmegvonás illetve a többlet avar hatására?
6. A klímaváltozás hatására milyen változások és tendenciák várhatók a síkfőkúti cseres-tölgyes avarprodukciójában, valamint a talajdinamikai folyamataiban?

2. Irodalmi áttekintés

2.1. A klímaváltozás hatása az erdőkre

Az IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) szerint a jelenleg kibontakozó globális éghajlatváltozás háttérében alapvetően a légkör összetételének a változása áll, amit döntő mértékben az emberi tevékenység okoz. A szén-dioxid az egyik legfontosabb antropogén üvegházhatású gáz. Globális légköri koncentrációja az iparosodás előtti 280 ppm értékről 2011-re 391 ppm-re nőtt (IPCC 2013). A földi szénkörforgásba jutó többlet következménye a légköri szén-dioxid mennyiségének megnövekedése, amely természetes állapotban is megtalálható a földi légkörben, de nagy mennyiségben keletkezik a fosszilis tüzelőanyagok elégetésekor (Archer et al. 2009). A légkörbe kerülő többlet szén-dioxid, mint üvegházhatású gáz fokozza a természetes üvegházhatást, amely a légkör fokozatos felmelegedését eredményezi.

A globális felszíni átlaghőmérséklet az 1951-2012 közötti időszakban 0,72°C–ot emelkedett. A globális és kontinentális trendekhez hasonlóan Közép-Kelet Európa regionális hőmérséklete is melegebbé vált a 20. század második felében (IPCC 2013). Hazánkban a melegedés mértéke 0,49-0,85°C között alakult a 20. században (Szalai 2004). Magyarországon a 2021 és 2050 közötti időszakra vonatkozóan éves átlagban 1,1°C a várható melegedés mértéke (Bartholy et al. 2010). Az IPCC 2013-as jelentése alapján a meleg hőmérsékleti szélsőségek gyakoriságának növekedése a jövőben is folytatódni fog. Magyarországon a hőmérsékleti- és csapadék szélsőségek intenzitásában és gyakoriságában is mutatkoznak a változó éghajlat jelei. Gyakoribbá váltak a szélsőségesen meleg időjárási helyzetek, a hideg szélsőségek ritkábban lépnek fel (Bartholy and Pongrácz 2007).

Valószínű, hogy a 21. században a Föld számos területén a nagy csapadékú események gyakorisága, illetve az ilyen eseményekből származó csapadék részaránya növekedni fog. Kevesebb a csapadékos nap, a tartós szárazsággal járó időszakok hossza megnövekedett (IPCC 2013). Az extrém csapadék intenzitása és gyakorisága növekedett, míg a teljes csapadékmennyiség csökkent a régióban (Bartholy and Pongrácz 2007). Hazánkban az éves csapadékmennyiség átlagosan 83 mm-rel csökkent az elmúlt évszázad során (Jolánkai et al. 2004). A magyarországi csapadékot tekintve éves átlagban mintegy 7%-os csapadékcsökkenés várható (Bartholy et al. 2010).

Az emberi tevékenység révén levegőbe kerülő szén-dioxid-mennyiségnek csak mintegy a fele marad ott, a többi részben beoldódik az óceánokba, részben a magasabb szén-dioxid-koncentráció által is stimulált bioszférába kerül. A vegetáció, elsősorban az északi félgömb mérsékelt égövi kontinentális területein, ma nincs egyensúlyban a légkörrel, nettó szén-dioxid elnyelőként viselkedik (Haszpra 2004). Somogyi et al. (2006) szerint is az erdők a globális szénforgalomban nagy jelentőséggel bírnak, mivel az erdők fái növekedve szén-dioxidot vonnak ki a levegőből, és az ebben lévő szenet a fatestükben és gyökereikben lekötve tartják. Fotoszintézise révén a növényzet több szenet köt meg, mint amennyit respirációjával kibocsát. A bioszféra azonban az éghajlat megváltozására különösen érzékenyen reagáló eleme a szén-dioxid körforgalomnak. A most megkötődő többletszén a jövőben visszakerülhet a légkörbe (Haszpra 2004). Nabuurs et al. (2002) modell szimulációk alapján arra a következtetésre jutott, hogy Európában a növekmény 18%-kal nőhet 2030-ig, és lassulni fog hosszabb távon. Solberg et al. (2003) növekvő faprodukciót említ Nyugat-Európában, míg Kelet-Európában csökkenő produktivitást. Tekintettel a fák növekedésére, ezek a megállapítások elképzelhetőek, a közelmúltban tapasztalt felmelegedés következtében Európában. Azonban az nem teljesen világos hogyan és milyen mértékben változhat meg a fák növekedése az éghajlatváltozás miatt (Somogyi 2008).

Somogyi (2008) vizsgálatai során kimutatta, hogy az elmúlt évtizedek magasabb hőmérséklete intenzívebb fanövekedéssel párosult, leginkább a cser növekedése gyorsult fel. Azonban a fanövekedés-gyorsulás a hőmérséklet további emelkedésével csak bizonyos korlátok között valósulhat meg (Mátyás és Nagy 2005, Mátyás et al. 2006). Az IPCC (2007) szerint a produktivitás 1-3°C további hőmérséklet-emelkedésig növekedhet tovább. Előbb-utóbb ugyanis a magasabb hőmérséklet és gyorsabb fanövekedés miatt megnő a fák vízigénye is és a jelenlegi forgatókönyvek szerint, csökken a nyári csapadék mennyisége, mivel a fák számára rendelkezésre álló víz mennyisége már eddig is közel limitáló volt, a jövőben a víz korlátozhatja a fanövekedést (Zak et al. 2003), sőt a vízhiány a fák száradásához vezethet (Somogyi 2007).

A melegedő-szárazodó klíma miatt számos, jelenleg optimum-közeli állomány kerülhet a jövőben klimatikus határhelyzetbe, ami a magyarországi dombvidékeken a kevésbé toleráns egyedek tömeges pusztulását okozhatja (Berki et al. 2007, Mátyás et al. 2007, Gálos et al. 2007). Az aszályosság jelentős mértékben befolyásolja kocsányos tölgyeseink egészségi állapotát. Kocsánytalan tölgyesekben egyetlen aszályos év általában nem okoz jelentős pusztulást, vagy leromlást. Csak

két-három egymást követő aszályos év okoz jelentősebb egészségi állapotromlást. Ha az aszályos időszakok gyakorisága és időtartama növekszik, akkor az eddigieknél is gyakoribb és nagyobb területen fellépő rovarkárra kell számítani (Csóka et al. 2007).

Hasonlóan az ország más cseres-tölgyes állományaihoz a síkfőkúti erdőben 1979-től egészen a 90-es évek közepéig nagymértékű tölgypusztulás zajlott le. A fapusztulás okaira vonatkozóan számos elmélet született (járvány, légszennyezés, savas ülepedés, stb.) ma már egyre inkább a fő kiváltó oknak a klímaváltozást tekintik (Tóth 2013a). Egy 2004-ben végzett vizsgálat szerint az 1972-es kiindulási állapothoz képest, a szárazságra érzékeny *Quercus petraea* fák 68%-a, míg a kevésbé érzékeny *Quercus cerris* 16%-a kipusztult (Kotroczó et al. 2005, Tóth et al. 2006, Kotroczó et al. 2007). A *Quercus cerris* kisebb arányú pusztulása a felmelegedő és szárazodó klímához való jobb alkalmazkodó képességével magyarázható, ami feltehetően összefügg a mediterrán elterjedésű tölgyfaj törzsében kimutatott nagy vízraktárakkal (Béres et al. 1998). A fapusztulás következtében a csaknem zárt lombkorona felnyílt, ezáltal több fényhez, talajnedvességhez és tápanyaghoz juttatta a cserjeszintet, amire az erős sűrűsödéssel válaszolt (Kárász 2001, Misik et al. 2013). A magas cserjeszintből új egyedek kerültek a lombkorona szintbe, ami az erdő fafaj összetételének a megváltozását eredményezte, az 1973-as felméréshez képest. Az erdő felritkult felső lombkorona szintje alatt dominánsan *Acer campestre* alkotta 10–13 méter magas, második lombkorona szint figyelhető meg (Kotroczó et al. 2007).

Elemforgalmi szempontból az erdők élőfa készlete átmeneti raktára a szénnek. Az erdőterületek növelése, a növedék fokozása rövidebb távon többlet szénmegkötéssel is jár, ez a szén azonban csak akkor nem jut vissza a légkörbe, ha a talaj humusztartalmát növeli, vagy ha víz alá kerül (széntelepek), valamint ha az ember vonja ki a természetes szénciklusból és nem hagyja lebomlani. Führer (1995) szerint a magyarországi erdőkben az 1990. évi állapotra vetítve összesen 350 millió tonna szén akkumulálódott. Ez 14-szerese a 22-24 millió tonnára tehető éves hazai szén kibocsátásnak. Ebből 68% a talajban, míg 32% a dendromasszában található. Nemcsak az erdőállományokban, hanem a talajban tárolt szénkészlet mennyisége is változó. Így a sötét színű barna erdőtalajok 361 tonna, míg a homokos váztalajok csak 62 tonna szenet tartalmaznak a felső 40 cm-es rétegükben hektáronként (Vigh 2005). A talaj széntartalmát, ami erdő esetében átlagosan a biomasszában tárolt szén közel duplája (Somogyi 2008), az emberi tevékenység is befolyásolhatja: a fakitermelés, a talajbolygatás hatására a talaj szerves anyagainak lebomlása jelentősen

felgyorsulhat (Varga et al. 2008, Kotroczó et al. 2008a), illetve megnőhet az erózió veszélye is. Fontos ezért azt vizsgálni, hogy az avarinput mesterséges megváltoztatása milyen módon befolyásolja a talaj hőmérsékletét, a talajban lévő szerves anyagok dinamikáját és ezen keresztül a talajlégzést, amely a talaj szénvesztésének legfontosabb meghatározója (Fekete et al. 2011a, Fekete et al. 2014).

2.2. Az avar és az avarprodukción fogalma

Az ökoszisztémákban keletkezett holt szerves anyagokat két nagy csoportra oszthatjuk: a bomlófélben lévő többé-kevésbé még formált szerves anyagokra, azaz az avarra és a már elbomlott szerves anyagokra (Soil Organic Matter=SOM). Ez utóbbi jelentős részét a humuszanyagok alkotják. Avartakarónak nevezzük az erdei növényzet alatt, a talajok felszínén összegyűlő bomlatlan vagy csak részben bomlott, gyakran több éves, holt növényi szerves maradványok (levelek, ágak, kéreghulladékok stb.) összefüggő rétegét (Szabó 1986). Terresztris ökoszisztémák, pl. erdők esetében, beszélünk föld feletti avarról (lomb, ág, rügy, virág, termésmaradványok) és föld alatti avarról (elpusztult gyökerek).

Miután az állati eredetű avar és a földalatti avar produkciójának mérése még megoldatlan, a gyakorlatban a fa- és cserjeszintből időegység alatt egységnyi területre lehullt növényi maradványok együttes tömegét teljes avarprodukciónak nevezzük, jóllehet ez a mennyiség az ökoszisztéma avarprodukciónak csak egy részét képezi. A teljes avarprodukción belül megkülönböztetjük az egyes fajok lombavar produkcióját, ágavar, termés (termésmaradványok) és törmelék produkciót.

A talajba kerülő avarinput minősége és mennyisége a különböző ökoszisztémákban nagymértékben változik (Bray and Gorham 1964, Schlesinger 1977, Raich and Nadelhoffer 1989, Incerti et al. 2011). A különféle fa- és cserje- fajok avarprodukcióna eltérő (Tama et al. 1998, Zhou et al. 2007), vannak nagy avarprodukciónú (pl. tölgy, bükk) és kis avarprodukciónú (akác, mezei juhar, gyertyán) fajok (Járó 1958). A cserjeszint lombavar produkcióját a teljes lombavar produkciónak mintegy 3-16%-át alkotja (Bray and Gorham 1964), Síkfőkúton ez az érték 9% (Tóth et al. 2007).

A teljes avarprodukción értékét befolyásolja az állomány kora is. Jensen (1974) szerint a lombkorona végleges kifejlődéséig a teljes avarprodukción általában növekszik, ettől kezdve pedig többé-kevésbé állandó értéket vesz fel. Járó (1958) eredményei alapján a teljes lombavar

produkció értéke az átlagnövedék maximumának eléréséig számos fafaj esetében nő, majd állandó értékre áll be. Ugyancsak Járó (1958) mutatta ki, hogy a bükk, a gyertyán és a fehérenyár esetében az évi lombhullás produkció megegyezik az átlagnövedéssel, ugyanakkor feltételezte, hogy ez az összefüggés a tölgyekre is igaz. Ezt a hipotézisét a Síkfőkúton végzett későbbi vizsgálatok alátámasztották (Tóth et al. 1985).

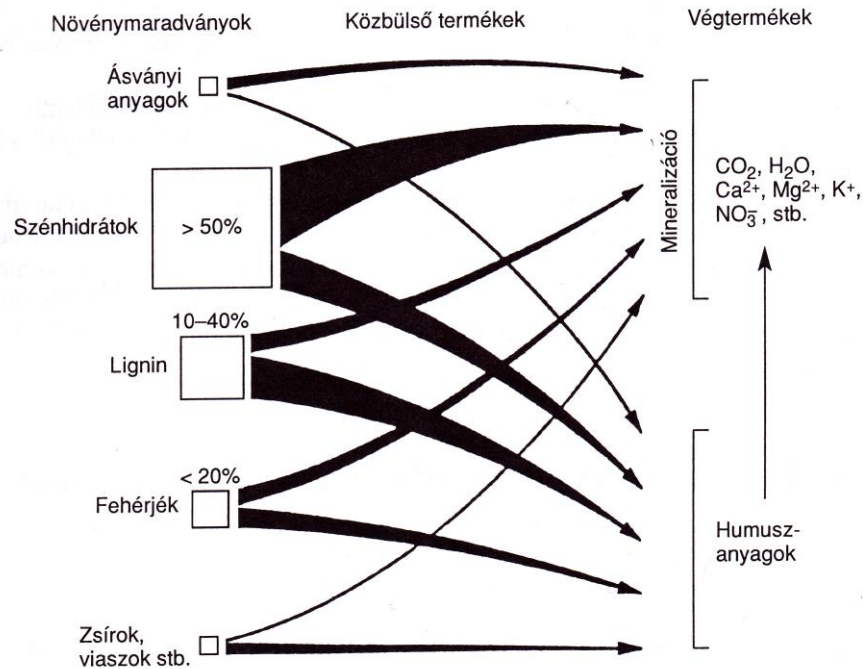
2.3. Avarlebomlás, mineralizáció és humifikáció

Az avarprodukció mérsékelt övi erdőkben $4,5-15 \text{ t ha}^{-1} \text{ év}^{-1}$, míg a trópusi esőerdőkben akár $30-40 \text{ t ha}^{-1} \text{ év}^{-1}$ mennyiséget is elérheti (Traser 1996). Ez a talaj szerves anyagának fő kiindulási anyaga, amely a lebontó táplálékláncban mineralizálódik illetve humifikálódik (1. ábra).

A mineralizáció folyamán a szerves anyag a lebontó szervezetek tevékenysége során lebomlik, végtermékként főként szén-dioxid, víz és ásványi anyag keletkezik. A szabaddá vált szén-dioxid túlnyomó többsége a mikroflóra tevékenységéből származik, míg az állatok csak kisebb arányban járulnak hozzá a lebontáshoz (Traser 1996). Globális szinten, a talajba kerülő növényi maradványok szerves szén-tartalmának túlnyomó része (mintegy 2/3-a) szén-dioxiddá oxidálódik és visszakerül a légkörbe (Millard et al. 2010), és csak közel 1/3-a marad a talajban, elősorban humuszanyagok formájában, kisebb részben pedig a mikroorganizmusok szervezetébe beépülve (Füleky és Filep 1999). Az avar nehezen bomló (lignin) és könnyen bomló (cukrok, fehérjék) szerves anyagai jelentősen befolyásolják az állati szervezetek és a mikroorganizmusok lebontó tevékenységét, ezáltal az avarbomlás sebességét (Fekete et al. 2008). A könnyen bontható szerves anyagok, optimális feltételek között, gyorsan mineralizálódnak. Míg a nehezen bontható vegyületek jelentős része a humifikáció során polimerizálódva és N-tartalmú anyagokkal összekapcsolódva, nagy molekulájú, sötét színű, viszonylag stabil új vegyületekké, humuszanyagokká alakul.

A mineralizációval párhuzamosan, azzal egyidejűleg végbemegy egy másik folyamat a humifikáció folyamata is, vagyis a humuszképződés. A humuszanyagok úgy keletkeznek, hogy az elpusztult sejtekből kiszabaduló vegyületek egymással spontán módon, abiotikus úton polimerizálódnak, kondenzálódnak, ezáltal bonyolult térhálós szerkezetű nagy molekulatömegű vegyületek jönnek létre. Ez a jelenség figyelhető meg, pl. amikor beleharapunk egy almába és a harapás nyomán az alma megbarnul, vagy amikor egy burgonyát kettészelünk és a vágási felület egy kis idő

múlva megbarnul. A humuszanyagokat a mikroorganizmusok csak nagyon nehezen és lassan bontják le. Ezért a humuszanyagokba beépült tápelemek rövidebb-hosszabb ideig kiesnek a tápanyagok körforgalmából.



1. ábra. A mineralizáció és humifikáció kapcsolata (Fülek és Filep 1999).

Az avar a talaj szervesanyag-tartalom (SOM) elsődleges forrása (Kögel-Knabner 2002), amely a szárazföldi bioszféra legnagyobb szerves szén-forrása és szerves részét képezi a globális szén-ciklusnak (Schimel 1995). Az avarinput minőségi és mennyiségi változásai hatással vannak a talaj szén-tartalom felhalmozódására vagy csökkenésére (Boone et al. 1998).

2.4. A talaj szerves anyagai (SOM)

A talaj szerves anyagainak (Soil Organic Matter=SOM) az elhalt növényi és állati maradványok, illetve a maradványok bomlása során felszabadult és újraképződött szerves vegyületek, azaz a humuszanyagok alkotják.

A humuszanyagok a természet élő szenciklusából kikerülő szerves molekulák véletlenszerű halmazából képződő, kémiai heterogén összetételű, funkciók csoportokban gazdag makromolekuláris anyagok. A környezeti rendszerekben a szervesanyag mineralizáció köztes termékeinek tekinthetők, a kémiai degradációval szemben azonban viszonylag ellenállóak, így a természet legelterjedtebb nem élő szerves anyagai, megtalálhatók a talajokban, tőzegben, felszíni és felszín alatti vizekben, fiatalabb szénekben és a legújabb kutatások szerint a légköri aeroszolokban is (Tombácz 2002).

A talajban a szerves anyagok állandó átalakulásban vannak. Az összhumusztartalmat és a különféle humuszanyagok egymáshoz viszonyított arányát az szabja meg, hogy a humifikáció és a mineralizáció milyen mértékben érvényesülhet, illetve a két folyamat között milyen egyensúlyi állapot jön létre. A körülmények változásával megváltozik a szerves anyagok felhalmozódásának és lebontásának erőssége, s így mindaddig változik a talaj humusztartalma is, míg az adott körülményeknek megfelelő, újabb egyensúlyi állapot alakul ki. Ha a körülmények (a talaj levegőzöttsége, a vegetáció stb.) nem változnak, az évente elbomló humusz mennyisége közel ugyanannyi, mint a képződő új humusz, vagyis egy-egy talajban a humusztartalom közel állandó. Mérsékelt égövben évente átlagosan 3%-a újul meg a humuszkészletnek, a változás azonban csak a könnyebben bomló hányadot érinti, a stabil humuszanyagok évszázadokig is megmaradnak (Fülek és Filep 1999).

A humuszanyagok, hacsak nem nagyfokú a szénülés folyamata, szintén bomlanak, bomlásuk azonban az avarhoz viszonyítva igen lassú. Így a humuszképződés a tápanyagok körforgalma szempontjából lényegében „mellékvágánynak” tekinthető, mivel a lassú bomlás miatt a humuszban lévő tápanyagok csak hosszú idő után jutnak vissza a tápanyag körforgalomba. A humuszképződés más szempontból előnyös, mert a humuszanyagok szerkezetessé teszik a talajt, nagy adszorpciós kapacitással rendelkeznek, jó hő- és vízháztartást biztosítanak a talajnak (Sollins et al. 1999, Six et al. 2002).

A SOM jellemzésére gyakran alkalmazzák a fajsúly alapján történő elkülönítést. A könnyű humuszfrakció (light fraction, LF) olyan szerves anyag törmelékekből áll, amelyek általában nem kapcsolódnak ásványi anyagokhoz, míg a nehezebb humuszfrakcióban (heavy fraction, HF) a szén aránya az ásványi anyagokhoz képest kicsi (Spycher et al. 1983, Strickland and Sollins 1994, Crow et al. 2007). A könnyű frakciójú SOM-ról feltételezik, hogy sokkal labilisabb és könnyebben bomlik, mint a nehezebb frakciójú, mivel még nem ment át a megfelelő mikrobiális átalakuláson, és nem kötődött adszorpcióval az ásványok felületén.

A talaj humuszanyagai jelentősen befolyásolják a talaj kémiai és biológiai tulajdonságait (He et al. 2009). A talaj szerves anyaga az ökoszisztémák működési és szabályozási folyamataiban kiemelkedően fontos szerepet játszik. A SOM az ökoszisztéma N-tartalékát képezi, részt vesz a kation cserében, a talaj pH-szabályozásban, a talajszerkezet kialakításában, a hetero-organotróf talaj-mikroorganizmusok legfontosabb szubsztrátja (Kotrocó 2009, Tóth et al. 2013b).

A humusz nem egységes anyag, hanem nagyszámú különböző kémiai összetételű és fizikai viselkedésű anyag keveréke. A talajok humusz anyagait három fő frakcióra lehet elkülöníteni: fulvosavak, huminsavak és humin (Mc Keague et al. 1986, Hargitai 1988).

A fulvosavak kis molekulatömegű vegyületek. Mind a szabad savak, mind a sóik (fulvátok) és fémkomplexeik vízben, savakban és lúgokban jól oldódnak. A vas- és alumíniumionok talajban történő mozgásában jelentős szerepük van. A humuszanyagok közül a fulvosavak savi karaktere a legerősebb. Redukáló hatású, könnyen oxidálódó anyagok. Legnagyobb mennyiségben savanyú, gyenge biológiai aktivitású talajokban képződnek.

A huminsavak sötétebb színű, nagyobb molekulatömegű vegyületek, mint a fulvosavak. Szabadon, vagy Na-, K-, Ca-, Mg-, Fe-, Al-mal kötötten található. A Na- és K- sóik jól oldódnak vízben, a Ca-, Mg-, Fe- és Al-humátok nem. Ezért a humuszfrakciók elkülönítésénél először savas előkezelést kell alkalmazni vagy ezeket az ionokat ki kell csapatni pl. oxálsavval, foszforsavval. A huminsavak alacsony pH-n oldhatatlanok és erős sav hozzáadásával lehet őket kicsapni.

A humint nem lehet kivonni sem erős lúggal, sem erős savval. Nagy molekulatömegű, nagy polimerizációs fokú, nagy C- és N-tartalmú, nagy stabilitású vegyületek. Oldhatóságuk csekély. A savas jelleg eltűnik (Andreux et al. 1990). Az egyes frakciók mennyisége és egymáshoz viszonyított aránya a talajban lejátszódó folyamatoktól és a kiindulási szerves anyagok minőségétől függ (Füleky és Filep 1999).

A SOM frakciók szétválasztására és jellemezésére számos frakcionálási eljárást fejlesztettek ki (von Lützow et al. 2007). Az aktív SOM készletet (<10 év átalakulási idővel) legjobban a talaj mikrobiális biomassza és a sűrűség szerinti frakcionálási módszerrel kapott könnyű frakció (<1,6–2 g cm⁻³) képviseli (von Lützow et al. 2007). Az 1-5 éves rövid átalakulási idő miatt (Jenkinson and Rayner 1977, Wardle 1992) a mikrobiális biomassza tekinthető a könnyen bomló készlet jelentős részének (Parton et al. 1987). Ez egy könnyen mérhető és homogén talajösszetevő (McGill 1996, Smith et al. 2002). Azonban ennél lényegesen gyorsabb mennyiségi változások is megfigyelhetők az erősen változó ökológiai feltételek hatására. A humuszanyagok a humuszosodás folyamatában stabilizálódnak és nehezen bonthatóak, így a nehezen bomló SOM készlethez tartoznak (Hayes and Clapp 2001).

A humuszanyagok különböző erővel kötődnek a talaj ásványi részeihez. Tyurin és Kononova szerint (Füleky és Filep 1999) a humuszanyagoknak a talaj ásványi részeihez való kötődése alapján szakaszos extrakcióval az alábbi négy csoportot különíthetjük el:

1. Szabad humuszanyagok. Híg lúggal közvetlenül (előkezelés nélkül) extrahálhatók. Ide tartozik a CaCO₃-hoz, agyagásványokhoz, a Fe- és Al-vegyületekhez nem kapcsolódó humuszfrakció.

2. Könnyen kioldható gyengén kötött humuszanyagok. (A Ca²⁺ által koagulált, valamint az agyagásványokhoz és a Fe₂O₃-hoz, Al₂O₃-hoz lazán kötött humusz). Az előzőleg híg lúggal kezelt talajt 2%-os HCl-dal méisztelenítjük, a CaCO₃-ot elbontjuk, majd a szerves anyagot 0,5%-os NaOH újabb részletével kioldjuk.

3. Nehezen kioldható, erősen kötött humuszfrakció. A Fe- és Al-hidroxidokhoz (oxidokhoz) erősen kötött szerves anyagok, amelyeket csak erős ásványi savval végzett hidrolízis után lehet a talajból kinyerni. Váltakozó kénsavas és lúgos kezelést alkalmazunk mindaddig, míg a humusz kioldása meg nem szűnik, a kivonat szintelen nem lesz.

4. Az előbbi kezeléssel nem mobilizálható rész (huminek).

A fentiek szerint kapott humuszcsoportokat tovább lehet frakcionálni fulvosavakra és huminsavakra.

2.5. Talajlégzés

A talajlégzés a talajból a légkörbe történő szén-dioxid áramlás, megnevezésére használják még a „talaj CO₂ efflux”, a „talaj szén-dioxid kibocsátása” és a „talaj respiráció” kifejezést is (Lellei-Kovács 2011). A

talaj szén-dioxid kibocsátásának három forrása van: a gyökérlégzés és hozzá kapcsolódóan a rhizodepozitból (exudátumok, szekrétumok, leváló gyökérsejtek) származtatott mikrobiális légzés, föld feletti avarból származó mikrobiális légzés, és a földalatti avar mikrobiális légzése (Sulzman 2005). A talajlégzés a heterotróf légzés (talaj állatok, baktériumok és gombák légzése) és az autotróf (gyökér) légzés együtteséből tevődik össze. A talajlégzés fontos folyamat az erdei ökoszisztémák szén áramlásában (Hanson et al. 2000, Kuzyakov 2006, Kotroczo et al. 2008b). Nagy mennyiségű szén szabadul fel a légkörbe szén-dioxidként a föld alatti és föld feletti forrásokból a talajba kerülő avar lebomlása közben és további szén-dioxid szabadul fel az élő gyökerek légzése során (Bowden et al. 1993, Trumbore 2000) is.

A talaj széntároló, felhalmozó képessége a szén globális körforgalmában igen jelentős. A talajban kb. $1,5 \times 10^{18}$ g szerves kötésű szén található, amely 2-3-szor nagyobb a vegetáció szén tartalmánál (Schlesinger 1990, Field and Raupach 2004). A talajból történő szén kiáramlás igen intenzív, a légzési folyamatok során a talajból felszabaduló szén mennyiségét tízszer nagyobbra becsülik, mint az emberi fosszilis tüzelőanyagok elégetéséből származó szén mennyiségét (Andrews and Schlesinger 2001). Az éghajlati feltételek kismértékű változása is megváltoztathatja a talaj egyenlegét szén-forrásról szén-elnyelővé, és fordítva (Dilly et al. 2005). Éppen ezért minden olyan változás, amely a talaj szénforgalmát érinti, jelentős hatással van a globális szén ciklusra is.

Globálisan a talajlégzés hozzávetőlegesen 80 Pg szenet juttat a légkörbe egy év alatt (Raich et al. 2002). Bizonyított, hogy a heterotróf légzés és a gyökérlégzés különböző módon reagál a hőmérséklet emelkedésére (Boone et al. 1998, Epron et al. 2001), a szárazságra (Borken et al. 2006) és az emelkedő légköri szén-dioxid koncentrációra (Edwards and Norby 1998) is. A gyökérlégzést a földfeletti légzés és növekedés erősen befolyásolja (Horwath et al. 1994, Robinson and Scrimgeour 1995). A talajlégzés heterotróf összetevőjét a hozzáférhető szubsztrátok mennyisége erősen befolyásolja (Raich and Tufekcioglu 2000, Vasconcelos et al. 2004), amely globális viszonylatban szorosan összefügg az avarhullással (Raich and Nadelhoffer 1989, Davidson et al. 2002), és ez végül a talajfeletti növekedés és produkció befolyásolásához vezet (Rey et al. 2002). Az utóbbi időben hasonló tanulmányok számolnak be arról, hogy az emelkedő avarinput az emelkedő szén-dioxid koncentráció mellett a talajban a mikrobiális respiráció fokozódását okozhatja (Liu et al. 2008) és más tanulmányok (Free-Air CO₂ Enrichment, FACE) szerint a gyökérlégzés emelkedése összefügg a gyökér biomassza növekedésével.

(Andrews et al. 1999, King et al. 2001, Pregitzer et al. 2008). A talaj makro- és mezofaunájának CO₂ kibocsátása a fentiekhez képest jóval kisebb mértékű, mindössze néhány százaléknnyira tehető (Ke et al. 2005).

2.6. Talajenzimek

Közismert, hogy az enzimek az élő szervezet anyagcseréjét és energiaáramlását szabályozó biokatalizátorok. Az viszont már nem annyira ismert, hogy a talajoknak is jól mérhető enzimatis aktivitása van. Talajenzimek alatt a talajban fellelhető összes enzim mennyiségét, enzimaktivitás alatt pedig ezen enzimek összes aktivitását értjük (Halász 2009). A talajban felhalmozódott enzimek származhatnak a már elhalt, de még intakt sejthez vagy sejtfagmenthez kötött, továbbá a gyökerekből, a mikrobákból és a faunából származó extracelluláris enzimekből, valamint az elpusztult, széteső sejtek endoenzimeiből. A talajban legnagyobb mennyiségben az oxidoreduktázok (pl.: dehidrogenáz, kataláz, stb.) és a hidrolázok (pl.: foszfatáz, szacharáz, ureáz, stb.) fordulnak elő. Az enzimek a talajokban immobilizált állapotban a degradációnak többé-kevésbé ellenállva, aktivitásuk több-kevesebb megtartásával hosszabb időn át megmaradnak (Szabó 1986).

A talajenzimek fontos szerepet játszanak a tápanyagok mineralizációjában, a szerves anyagok lebontásában (Sinsabaugh et al. 2008, Baldrian et al. 2013). Aktivitásuk jó indikátora a szervesanyag-tartalom bomlásának, mivel információt nyújt a mikrobiológiai állapotról és a talaj fizikai-kémiai körülményeiről (Aon and Colaneri 2001, Baum et al. 2003). Minden talaj, enzimek egy csoportját tartalmazza, amelyek meghatározzák a talaj anyagcsere folyamatait (McLaren 1975), melyek a talaj fizikai, kémiai, mikrobiológiai és biokémiai tulajdonságaiktól függenek (Makoi and Ndakidemi 2008).

Jelenleg nagy érdeklődés mutatkozik arra, hogy az extracelluláris enzimeket a talaj minőségének meghatározására használják. Az extracelluláris enzimek vizsgálatához viszonylag egyszerű módszerek állnak rendelkezésre. Az enzimek érzékenyek a környezeti stresszre és gyorsan reagálnak a földhasználatban történő változásokra (Yakovchenko et al. 1996, Dick 1997). A baktériumok és a gombák extracelluláris enzimeik segítségével bontják le a szerves anyagokat felvehető formákká. Ezen enzimek lehetséges aktivitásának mennyiségi meghatározásával következtetéseket lehet levonni arra vonatkozóan, hogy a

mikroorganizmusok milyen hatást fejtenek ki környezetükre, vagyis mi képezi a szén, nitrogén vagy foszfor forrásukat (Krakomperger 2010).

Az avarban és a talajban, az oxidatív enzimek, fenoloxidázok, polifenoloxidázok, lakkázok, peroxidázok részt vesznek a lignin és humusz képződésében és lebomlásában. Ezek az enzimek általában kevésbé szubsztrát specifikusak, mint a hidrolázok. A lignin és a humusz lebontási mechanizmusa kevésbé ismert a lebontók más csoportjaira (Sinsabaugh et al. 1999). Az avarbontó szervezetek egy hatékony csoportja a *Basidiomycetes* fajok, amelyek számos oxidoreduktáz és hidroláz enzimet termelnek (Colpaert and van Laere 1996, Hofrichter 2002), képesek a lignin bontására, ami a leginkább ellenálló avar-összetevő (Carlisle and Watkinson 1994, Steffen et al. 2000). Az oxidatív enzimek függetlenek a talaj szén-tartalmától, viszont más tényezőkre érzékenyek, így pl. a talaj pH-ra (Sinsabaugh et al. 2008, Tian et al. 2010). A lignintartalmú anyagok lebontása hosszú időt vesz igénybe, mivel a lignin enzimatikusan nehezen bontható (Berg et al. 1982, Berg and Ekbohm 1991). A vastagabb gyökereknek magasabb a lignin tartalma így ezek hosszú ideig szubsztrátként szolgálhatnak a fenoloxidázok számára (Silver and Miya 2001).

A glükózidázok a szén-körforgalomban résztvevő enzimek olyan csoportja, amelyek kulcsfontosságú szerepet játszanak az alacsony molekulatömegű szénhidrátok bontásában, cukrokat előállítva (Acosta-Martínez et al. 2007), így fontos szerepet játszanak a talaj energia elérhetőségében és a könnyen bontható szén-tartalmában. A talaj könnyen bomló szerves szén-tartalma azon talajok legaktívabb frakciója, amelyek (szerves) anyag forgalma gyors, és ez nagymértékben változik zavarás és kezelés hatására (Coleman et al. 1996, Haynes 2000). A β -glükózidáz felelős a növényi poliszacharidok fő komponensének, a cellulóznak a hidrolíziséből származó cellobióz fragmentumok terminális hidrolíziséért (Turner et al. 2002). A szerves vegyületek lebontásának kezdeti szakaszában van jelen, csökkenti a szerves anyagok molekuláris méretét, megkönnyítve ezzel a későbbi mikrobiális enzimaktivitást (Sardans et al. 2008). A β -glükózidáz számos különböző gombától származik, beleértve a fa-korhasztó *Basidiomycetes* fajokat (mind a fehér-és a barna-korhasztó) (Conn and Dighton 2000).

A dehidrogenáz aktivitást a teljes mikrobiális aktivitás becslésére használják a talajban (Thalmann 1968a, Chendrayan et al. 1979, McCarthy et al. 1994, Alef 1995, Wolinska and Stepniewska 2012). A dehidrogenáz aktivitás az intakt sejtek szerves részének tekinthető a talajokban (Szabó 1986, Taylor et al. 2002). A dehidrogenáz enzim oxidálja a talaj szerves

anyagait protonok és elektronok átadásával a szubsztrátokról az akceptorokra (Nannipieri et al. 2002, Makoi and Ndakidemi 2008). Ezek a folyamatok részét képezik a talaj mikroorganizmusok légzés-útjainak és szorosan kapcsolódnak a talaj típusához és a talaj víz-levegő körülményeihez (Kandeler et al. 1996). Továbbá, a dehidrogenáz enzimet gyakran használják peszticidek, nyom-elemek vagy a talaj gazdálkodási gyakorlatok által okozott zavarok mérésére (Wilke 1991, Frank and Malkomes 1993, Halász et al. 2011). Több környezeti tényező, mint a talajnedvesség, oxigén hozzáférhetőség, pH, szervesanyag-tartalom, talajmélység, hőmérséklet, évszakok, nehézfém-szennyezettség és a trágyázás vagy a peszticidek használata jelentősen befolyásolhatja a dehidrogenáz aktivitást a talajban (Dkhar and Mishra 1983, Baruah and Mishra 1984, Sinsabaugh et al. 2008, Xiang et al. 2008, Wolinska and Stepniewska 2012, Kumar et al. 2013). A dehidrogenáz aktivitás a növényzettel fedett talajban magasabb, legnagyobb mennyiségben a rhizoszférában fordul elő (Mamatha et al. 2001) és aktivitása a talajszelvényben függőlegesen lefelé haladva csökken.

3. A kutatási terület jellemzése, a Síkfőkút Project

A Síkfőkút Project interdiszciplináris hosszú távú bioszféra kutatási program a MAB (Man and the Biosphere) nemzetközi program keretében, egy hazai klímazonális cseres-tölgyes erdő (*Quercetum petraeae-cerris*) komplex kutatásának céljából alapították 1972-ben (Jakucs 1973).

A modellterület az Északi-középhegységhez tartozó Bükk déli, dombvidéki táján, Egertől 6 km távolságra északkeleti irányban található. A Síkfőkút Project földrajzi koordinátái: é.sz. 47°55'; k.h. 20°26', tengerszint feletti magasság 320-340 m. A terület részletes geológiai leírása megtalálható Hevesi (1985) és Papp (1985) munkájában.

A cseres-tölgyes erdő talaja agyagbemosódásos barna erdőtalaj (Stefanovits 1985), a FAO besorolás alapján Cambisols (IUSS WRB 2006, Fekete et al. 2007). A Síkfőkút Project talajának fizikai-kémiai paramétereit átfogóan Stefanovits (1985) tanulmányozta. Vizsgálatai szerint a Síkfőkút Project területén az agyagbemosódásos barna erdőtalaj két típusa található, amelyek főleg az alapkőzet tekintetében, továbbá az A₁ szint vastagságában és kémhatásában különböznek egymástól. Az I. sz. talajszelvény vizsgálata szerint az egyik talajtípus kétrétegű talajképző kőzeten, azaz fosszilis talajszintre települt agyagon jött létre. A kőzet anyaga fosszilis agyagos-málladék lejtős anyagmozgásokkal áthalmozva. A II. sz. talajszelvény vizsgálata szerint a másik változat vörös agyagos kőzetmálladékon alakult ki. A málladék valószínűleg riolituffából keletkezett a harmadidőszak végén, vagy a negyidőszak eleji interglaciálisokban.

A Síkfőkút Project kijelölt erdő állományát a hosszú távú zavartalan vizsgálatok biztosítása érdekében az Országos Természetvédelmi Hivatal 9/1976. OTVH számú határozatával „kutatási célú természetvédelmi területté” nyilvánította (Tanácsok Közlönye 1976, Jakucs 1985). Jelenleg a terület védettségének fenntartásáról a 144/2007. (XII. 27) KvVM rendelet rendelkezik (Tóth 2013a, 2013d). A 27 hektáros védett erdő ma a Bükki Nemzeti Park felügyelete alá tartozik. Miután az elmúlt évtizedek folyamán, a területen erdőművelési vagy egyéb roncsolással járó mintavételezési tevékenységet nem folytattak, így az erdő ma már természetközelinek tekinthető. A Síkfőkút Project bioszféra kutatásokat három nagy korszakra oszthatjuk (Tóth 2013a, 2013b, 2013c):

1. MAB-korszak (1972–1978)
2. A fapusztulással kapcsolatos kutatások (1979–1993)
3. Szerves anyag dinamikai kutatások (1993-tól napjainkig)

A kutatás fő célkitűzése kezdetben a MAB nemzetközi programmal összhangban, az erdő szerkezetének, produkciójának, működési és szabályozási folyamatainak a feltárása volt. A '80-as évek végén a területet is érintő fapusztulás miatt jelentős változások következtek be, az erdő fa- (Kotroczó et al. 2005, Kotroczó et al. 2007, Tóth et al. 2007, Mázsa et al. 2007), cserje- (Kárász et al. 1987, Kárász et al. 2001, Misik és Kárász 2008) és a lágyszárú- (Papp 2001, Papp et al. 2006, Koncz et al. 2008) szintjének faji összetételében, struktúrájában is, így az 1990-es évek végétől egyre inkább a long-term monitoring jellegű kutatások kerültek előtérbe. Ezekhez a vizsgálatokhoz alapul szolgáltak a '70-es évektől folyamatosan rögzített botanikai, zoológiai, mikrobiológiai, és mikroklimatikus viszonyokkal összefüggő adatsorok. A Síkfőkút Project több mint 40 éves vizsgálati adatsorai önmagukban is tudományos értéket jelentenek, ezek a magyarországi cseres-tölgyesre vonatkozó legrégebbi folyamatos long-term adatsorok.

A Síkfőkút LTER (Long Term Ecological Research) kutatóhely 1995 óta tagja az ILTER (International Long Term Ecological Research) és hazai LTER-HU hálózatnak (Kovács-Láng et al. 1998, 2000), 2007-től pedig az LTER Europe hálózatnak. Új lendületet adott a kutatásoknak a Síkfőkút DIRT (Detritus Input and Removal Treatments) Project, vagyis az avarmanipulációs kísérletek megindítása, amely része az USA ILTER DIRT Projectjének (2. ábra).



- | | | |
|-----------------|-------------|-------------|
| 1. H.J. Andrews | 4. Michigan | 7. Bayreuth |
| 2. Santa Rita | 5. Bousson | 8. Síkfőkút |
| 3. Wisconsin | 6. Harvard | 9. Huitong |

2. ábra. Az ILTER DIRT kutatóhelyek.

DIRT vizsgálatokat jelenleg hat amerikai kutatóhelyen (H. J. Andrews Experimental Forest, Bousson Experimental Forest, Harvard Forest, University of Michigan Biological Station, Wisconsin Arboretum, Santa Rita), egy kínai (Huitong Natural Research Station of Forest Ecosystems) és Európából két kutatóhelyen (Bayreuth Forest, Síkfőkút Project) végeznek (2. ábra).

A hosszú távú, több évtizedre tervezett avarmanipulációs szabadföldi kísérlet (Nadelhoffer et al. 2004) azt vizsgálja, hogy a klímaváltozás hatására hogyan változik az avarprodukciónak, továbbá hogy az avarinput mesterséges megváltoztatása, milyen módon befolyásolja a talaj hőmérsékletét, nedvességtartalmát, a talajban lévő szerves anyagok mennyiségét, a talaj C- és N-dinamikáját, a talajenzimek aktivitását, a mikroorganizmusok biomaszáját, a talajlégzést. A Síkfőkút DIRT Project keretében kapott eredmények önmagukban is értékelhetők, azonban az ILTER DIRT Projectbe való bekapcsolódás a kutatás hatékonyságát jelentős mértékben megnöveli, ugyanis az azonos módszerekkel kapott nemzetközi eredmények alapján általánosabb érvényű következtetések vonhatók le.

4. Módszerek

4.1. Az avarprodukción mérése

A síkfőkúti cseres-tölgyesben az avarprodukción korábban 1972-1976 között rendszeresen mérték (Tóth et al. 1985). Ezeket a vizsgálatokat 2003-tól újraindítottuk (Kamenyiczki 2011, Kotrocó et al. 2012), így a korábbi és jelenlegi adatok összehasonlításával lehetőségünk nyílt a klímaváltozás avarprodukciónra gyakorolt hosszú távú hatásának a tanulmányozására.

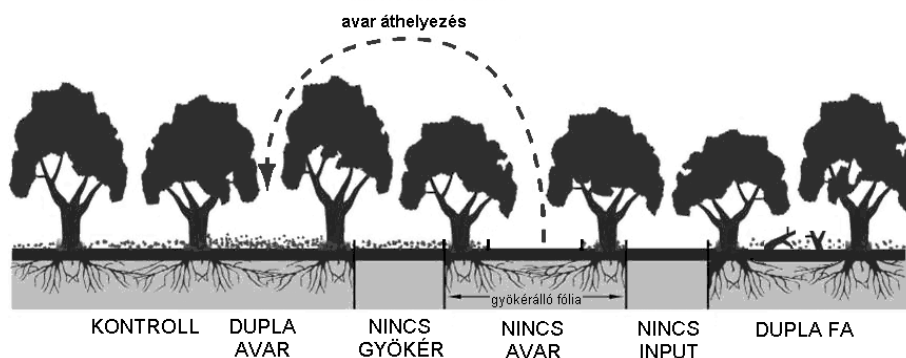
Az avarprodukción mérésére 30 db egyenként $55,5 \times 36,5$ cm, azaz $0,2 \text{ m}^2$ gyűjtőfelületű műanyag ládát használunk, melynek összes gyűjtőfelülete 6 m^2 . Az avargyűjtő ládákat random módon helyeztük el a kutatási területen. A ládákat meghatározott időközönként, általában havonta, az őszi lombhullási időszakban 2 hetente ürítettük. A begyűjtött avar a következő csoportokra válogattuk szét: lombavar (fajonkénti bontásban), ágavar, termés és törmelék. Ez utóbbi csoportba a nem azonosítható levélrészek, rügy-, virágmaradványok, stb. kerültek.

Problémát jelent a makktermésnek az avarprodukciónhoz való sorolása, mivel a makk nem felel meg teljesen az avar definíciónjának. Avarnak, a definíción szerint, az ökoszisztémában keletkezett holt, de még formált, a szöveti struktúra nyomait mutató szerves anyagokat tekintjük, a makktermésnek azonban csak a kupacsa és a héj része élettelen, a sziklevelek viszont élők. Valójában csak a termésmaradványokat kellene ide sorolni és a „termés” frakción helyett a „termésmaradványok” elnevezést kellene alkalmazni. A gyakorlatban azonban a makk élő és élettelen részeit nem lehet elkülöníteni, ugyancsak nem tudjuk elkülöníteni az élő és a csírázásra képtelen holt makkokat sem. Ezért kénytelenek vagyunk az egész makktermést az avarprodukciónba beszámítani. Ezért használjuk a „termésmaradványok” kifejezés helyett a „termés” frakción elnevezést. Kétségtelen, hogy ezzel kissé túlbecsüljük a valóságos termésmaradvány frakción.

A szétválogatott avarfrakciónkat 48 órán keresztül 85°C -on szárítottuk, majd frakciónként megmértük a tömegét (Kotrocó et al. 2012). Dolgozatunkban az avarprodukción $\text{kg ha}^{-1} \text{ év}^{-1}$ értékben adjuk meg.

4.2. A DIRT Projectben alkalmazott kezelések

A DIRT (Detritus Input and Removal Treatments) koncepciót a Wisconsin Egyetemen 1957-ben dolgozták ki az ottani füves területek és erdő ökoszisztémák hosszú távú tanulmányozására (Neilson and Hole 1963). Az avar-kezeléseket a 3. ábra és az 1. táblázat mutatja.



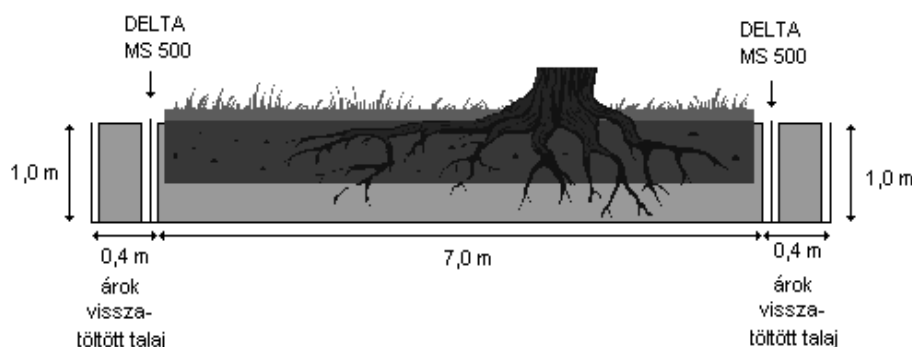
3. ábra. A DIRT Projectben alkalmazott kezelések (Nadelhoffer et al. 2004).

1. táblázat. A DIRT parcellák kezelései.

A kezelés elnevezése	Leírás
Kontroll (K)	Normál avarinput.
Nincs Avar (NA)	A talaj feletti avarinputot eltávolítjuk a parcelláról. Az avar eltávolítása gereblyézéssel történik.
Dupla Avar (DA)	A talaj feletti lombavart megduplázzuk annak az avarnak a felhasználásával, amelyet a Nincs Avar kezelésről távolítottunk el.
Dupla Fa (DF)	A talajfeletti fainputot ágdarabok hozzáadásával megduplázzuk.
Nincs Gyökér (NGY)	A gyökerek növekedését kizárjuk a parcellából. A parcellát körülárkoljuk. Az árokba olyan gyökérálló műanyag fóliát vagy műanyag lemezt helyezünk, amelyik megakadályozza, a gyökereknek a parcellába történő benövését. A gyökér-avarprodukciónak kizárására a parcella növényzetét eltávolítjuk.
Nincs Input (NI)	A föld feletti avarinputot kizárjuk, mint a Nincs Avar kezelés esetében. A föld alatti gyökéravart kizárjuk, mint a Nincs Gyökér kezelés esetében.

A síkfőkúti DIRT parcellákat 2000 novemberében állítottuk be. A parcellák kialakítása az USA DIRT Projectben alkalmazott módszerek szerint történt. A hatféle kezelés esetében három párhuzamos parcellát alakítottunk ki, így összesen $6 \times 3 = 18$ db, 7×7 m-es kísérleti parcella beállítására került sor. A hosszú távú, több évtizedre tervezett, ún. avarmanipulációs szabadföldi kísérletben, a következő kezeléseket alkalmaztuk: Kontroll (K), Nincs Avar (NA), Dupla Avar (DA), Dupla Fa (DF), Nincs Gyökér (NGY), Nincs Input (NI) (1. táblázat).

A Nincs Gyökér, illetve a Nincs Input kezelések esetében a parcellák mentén 1 m mély árkot ástunk. A kiásott árkokba gyökérálló (vízálló) 1 m széles Delta MS 500 típusú, kb. 0,6 mm vastagságú, nagysűrűségű polietilén lemezt helyeztünk, a gyökerek kívülről történő benövésének megakadályozására, majd az árkokat visszatemetjük (4. ábra). Ezeknél a parcelláknál, a gyökerek növekedésének megakadályozására a cserjeszintet eltávolítottuk.



4. ábra. A DELTA MS 500-as műanyag lemez elhelyezése a talajban a Nincs Gyökér és a Nincs Input parcellák esetében a gyökerek benövésének megakadályozására (Nadelhoffer et al. 2004 alapján).

A telepítési munkálatok megtervezése és kivitelezése során arra törekedtünk, hogy a területen egyetlen fát se kelljen kivágni. Valamint a parcellák árkolásánál a munkagép soha nem került a parcella területére, hogy a talajt minél kisebb mértékben bolygassuk.

A parcellák karbantartását folyamatosan, a mintavételek alkalmával végeztük. A Nincs Avar parcellákról az avart átvittük a Dupla Avar parcellákra, illetve a Dupla Fa parcellákra a faavar mennyiségét évente 17

kg-mal növeltük (Jakucs 1985). A Nincs Gyökér és a Nincs Input kezelésű parcellákról a növényzetet rendszeresen eltávolítottuk herbicides kezeléssel. Erre a célra a „Medallon” elnevezésű, 480 g/l glifozát-ammónium hatóanyag tartalmú gyomirtó szert alkalmaztuk, amely élő és magról kelő gyomnövények ellen hatásos, és hatóanyag tartalmát tekintve megegyezik a többi DIRT site-on alkalmazott szerekkel.

4.3. A DIRT Projectben alkalmazott vizsgálati módszerek

A Síkfőkúton alkalmazott módszerek, az eredmények összehasonlíthatósága érdekében megegyeznek az ILTER DIRT Project keretében alkalmazott módszerekkel. A módszerek kiválasztásánál az USA LTER talajtani kutatásokban alkalmazott módszerkönyvet tekintettük irányadónak (Robertson et al. 1999). A módszerek beállítása az amerikai kutatók személyes részvétele és munkája mellett Síkfőkúton, illetve a Debreceni Egyetem Ökológiai Tanszékén történt.

Talajmintákat a terepi kiszállások alkalmával gyűjtöttük, rendszerint havi gyakorisággal, de a vizsgálatoktól függően, például enzimaktivitás méréshez háromhavonta. A talaj-vizsgálatainkhoz a talajmintákat Oakfield® típusú (G-model, Oakfield Apparatus Company, USA) talajmintavevővel vettük. Egy parcelláról (az elvégzendő vizsgálatok mennyiségétől függően), általában 4-6 almintát vettünk 0-15 cm-es mélységből, véletlenszerűen. Az almintákat összekevertük, homogenizáltuk, majd ezután használtuk fel az elemzésekhez.

A mintavétel után, a minta előkészítését és az azt követő vizsgálatot azonnal elvégeztük. Ha a vizsgálatot el kellett halasztani, akkor a mintákat hidegen tartottuk, de nem lefagyasztva. A mintavételek után a talajt zacskóban, hűtőszekrényben tároltuk minden esetben, és a mintavételt követő néhány napban fel is dolgoztuk.

4.3.1. A talajhőmérséklet mérése

A különböző avarkezelésű parcellák talajhőmérsékletét 2001 óta data-loggerekkel folyamatosan mérjük. 2001- től 2009-ig a talajhőmérséklet mérésére ONSET gyártmányú StowAway®TidbiT® típusú talajhőmérsékletmérő data-loggereket használtunk. Minden parcella közepére egy-egy data-loggert helyeztünk ki 10 cm-es talajmélységben. Ez a talajmélység Stefanovits (1985) Síkfőkúton végzett vizsgálatai szerint az agyagbemosódásos barna erdőtalaj biológiailag legaktívabb A₁ szintjével

azonos. Nagy (1985) szerint a síkfőkúti erdőben a talajfelszíntől lefelé tartó napi melegedési, ill. hűlési hullám télen-nyáron egyaránt 10-15 cm-ig terjed. Miután a data-loggereket minden egyes adatletöltés alkalmából ki kellett ásni a talajból, majd letöltés után vissza kellett helyezni a talajba, ezért 2009-től fokozatosan áttértünk a korszerűbb ONSET HOBORH/Temp Data-Logger típusú talajhőmérséklet-mérők használatára. Ez azzal az előnnyel járt, hogy a data-loggert nem kell minden letöltés alkalmával kiásni majd visszahelyezni a talajba, mivel itt a data-loggernek csak az érzékelője van beásva a talajba, a mérőrésze pedig a talaj fölött fél méterre helyezkedik el, és így az adatok könnyen letölthetők. Ez utóbbi típusú data-loggerek érzékelőjét ugyancsak 10 cm mélyen helyeztük a talajba, a NA₁, NGY₁, NI₁, K₁, DA₁, DF₁ jelű parcellákban.

Mindkét típusú adatgyűjtőt úgy programoztuk be, hogy a talaj hőmérsékletét óránként rögzítsék. Az adatok letöltése meghatározott időközönként, általában félévente, évente történt. A data-loggerek indítására és letöltésére a BoxCar Pro4 programot használtuk. Az óránként mért adatokból napi és havi átlagokat számoltunk. Későbbiekben ezekkel az átlagokkal dolgoztunk. Az első vizsgálati eredményeket Tóth et al. (2007) és Kotroczó et al. (2009) közölte, jelen dolgozatban a 2001-2013 közötti mérési eredményeket ismertetjük.

4.3.2. A talajnedvesség mérése

A talaj nedvességtartalmának a meghatározását a terepen FieldScout® TDR 300 (Time Domain Reflectometer; Spectrum Technologies Inc., USA) műszerrel mértük, amely a talaj nedvességtartalmát térfogatszázalékban méri. A TDR-es mérést a talajlégzés mérésekkel megegyező időpontokban végeztük, minden terepi kiszállás alkalmával, havonta, a talajlégzés méréséhez használt vödrök kihelyezésekor és összeszedésekor is (2010-ben februártól novemberig, 2011-ben márciustól augusztusig, 2012-ben márciustól októberig). Parcellánként két-két mérést végeztünk 10 cm-es mélységben, melyek eredményeit átlagoltuk, majd a további számításokhoz ezeket használtuk.

4.3.3. A talaj pH mérése

A talaj pH-ját vizes szuszpenzióból mértük. 5 g légszáraz talajhoz 50 ml desztillált vizet adtunk. Összerázás után a szuszpenziót 30 percig állni hagytuk. A pH mérésére Testo 206 digitális pH-mérőt használtunk. A méréseket a talajmintavételek alkalmával (2010-ben januártól novemberig,

2011-ben márciustól augusztusig, 2012-ben márciustól decemberig) rendszeresen, havonta mértük laboratóriumi körülmények között.

4.3.4. Humuszminőség vizsgálata frakcionálással

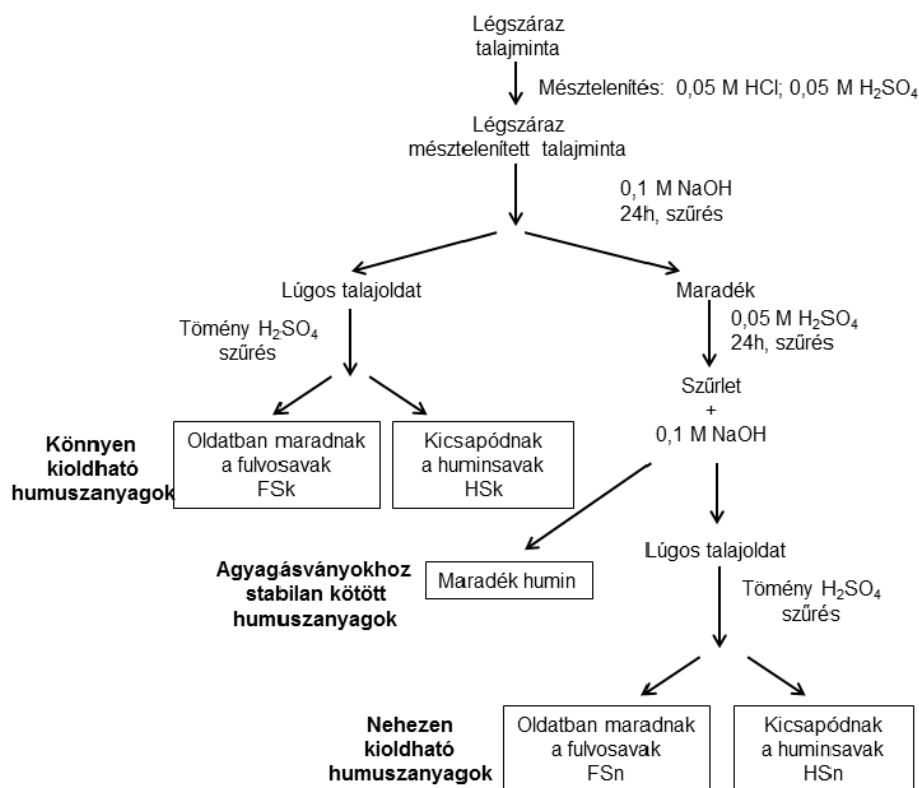
A könnyen kioldható (gyengén kötött), a nehezen kioldható (erősen kötött) és a maradék humuszfrakció (humín) meghatározását Tyurin és Kononova (1934) eredeti humuszfrakcionálási módszere szerint végeztük (Hargitai /1988/ nyomán). A talajok humusz anyagait három fő frakcióra lehet osztani: huminsavak (HS), fulvosavak (FS) és humín.

A vizsgálathoz szükséges talajmintákat 2012 májusában gyűjtöttük. Minden parcelláról 5 almintát vettünk 0-15 cm-es mélységből, véletlenszerűen. Az almintákat homogenizáltuk, majd a vizsgálatokat ebből a mintából végeztük. A légszáraz talajmintát 1 mm lyukbőségű szitán átszitáltuk és ebből mértünk be mintánként 30 g-ot. A humuszfrakcionálás menetét az 5. ábra mutatja.

A légszáraz talajmintákat mésztelenítés után nátrium-hidroxiddal kezeltük, 24 óra után sötét színű oldatot kaptunk. Ezt a lúgos oldatot savval megsavanyítottuk, így sötét színű csapadék képződött. Szűrés után (Whatman GF/C) a savas közegben is oldatban maradt humuszfrakció a könnyen kioldható (gyengén kötött) fulvosavak (FSk), a savval kicsapódott frakció a könnyen kioldható (gyengén kötött) huminsavak (HSk).

A megmaradt talajszuszpenziót savval kezeltük, állni hagytuk 24 órán át, ezután a savas oldatot leöntöttük, ebből meghatározást nem végeztünk és a megmaradt talajszuszpenziót Whatman GF/C szűrőn leszűrtük. A szűrőn lévő talajt ezután ismét nátrium-hidroxiddal kezeltük. Tömény kénsav hozzáadásával kicsaptuk a nehezen kioldható (erősen kötött) huminsavakat (HSn), oldatban maradtak a nehezen kioldható (erősen kötött) fulvosavak (FSn).

A huminsav oldatokat petricsészébe öntve 50°C-on bepároltuk, majd lemértük a pontos tömegüket. A fulvosav oldatokat hűtőben tároltuk, a műszeres mérések elvégzéséig. Az előző kezelés után megmaradt talajt kénsavval semlegesítettük (az utolsó kezelés lúgos volt) és ismert tömegű porcelántálba mosva vízfürdőn tömegállandóságig szárítottuk. Tömegmérés után a talajt porcelánmozsárban eldörzsöltük és meghatároztuk belőle a maradék humín mennyiségét.



5. ábra. A talaj humuszminőségének vizsgálata frakcionálással Tyurin és Kononova eredeti módszere szerint (Hargitai /1988/ nyomán).

Mind a hatféle kezelés talajmintáit frakcionáltuk a fentebb leírt módon, majd minden egyes frakcióban mértük a C-tartalmat Teledyne Tekmar Torch TOC/TN készülékkel. A műszeres mérés során kapott eredményekből (mg l^{-1}) kiszámítottuk minden frakció esetében az egy gramm száraz talajra vonatkoztatott mennyiségüket mg -ban. Így az egyes kezelések humuszfrakcióinak mennyiségét mg g^{-1} -ban adtuk meg.

4.3.5. A talajlégzés mérése

A talajlégzés mérésére a nátronmész (SL=Soda Lime) módszert (Raich et al. 1990, Grogan 1998) alkalmaztuk. A vizsgálatokat havonta végeztük el 2010-ben februártól novemberig, 2011-ben márciustól augusztusig, 2012-ben márciustól októberig. Minden parcellában két mérést végeztünk és három parcellánként vak mintát is vettünk. Fedővel

ellátott fém dobozokban (43db) 60-60 g nátronmeszet mértünk be és 24 órára 105°C-os szárítószekrénybe helyeztük őket. Miután kiszáradtak, megmértük a száraz tömegüket és légmentesen lezártuk őket. Minden parcellára két nyitott dobozt helyeztünk és mindegyiket leborítottuk egy levágott peremű, éles szélű műanyag vödörrel. A párhuzamos falú vödrök átmérője 29 cm és magassága 21 cm volt. A lefordított vödrök élesre vágott peremét 1-2 cm mélyen ágyasztuk a talajba, hogy megakadályozzuk a CO₂ kijutását a vödrök alól. Egy nap múlva összeszedtük a dobozokat és légmentesen lezárva a laboratóriumba szállítottuk, majd ismét kiszáradtattuk őket. Miután kiszáradtak megmértük a tömegüket.

A két szárazanyag tömegből (kihelyezés előtti és utáni) az alábbi képlet segítségével lehet kiszámítani a nátronmész által elnyelt szén-dioxid szén mennyiségét:

$$C \text{ (mg m}^{-2}\text{h}^{-1}\text{)} = ((B - A - \text{vak}) \cdot 1000 \times 1,69 \times 0,2729) / a \cdot t$$

ahol:

A = kihelyezés előtti száraztömeg (g)

B = kihelyezés utáni száraztömeg (g)

vak = vak mérések (7 db) átlaga

a = vödör által lefedett terület, itt 0,07122 m²

t = elnyelési idő (h)

A képletben szereplő faktorok és funkcióik (Grogan 1998):

1000 – a mg és a g közötti átváltásért felelős

1,69 – a nátronmészben található kristályvíz szárításkor történő veszteségét küszöböli ki

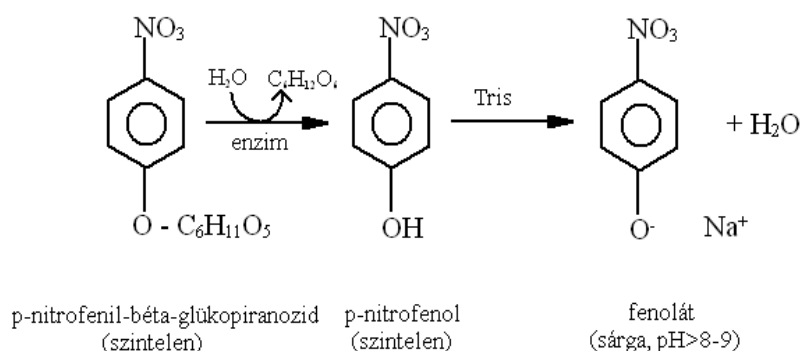
0,2729 – a szén-dioxid széntartalmának aránya

A parcellán belüli két párhuzamos mérést átlagoltuk.

4.3.6. Az 1,4-β-glükózidáz enzimaktivitás mérése

A talaj 1,4-β-glükózidáz enzimaktivitásának mérését 2010 és 2012 között, a vegetációs periódusban, háromhavonta végeztük, összesen 11 alkalommal (2010: február, május, augusztus, november; 2011: március, június, augusztus; 2012: március, június, augusztus, november). Az 1,4-β-glükózidáz aktivitásának meghatározását Sinsabaugh et al. (1999) szerint végeztük. A módszer egy szintetikus szubsztrát, a p-nitrofenil-β-glükopiranozid (pNP-β-G) enzimatisz hidrolízisekor felszabaduló p-nitrofenol meghatározásán alapul (6. ábra). A talajban lévő enzim hatására a szubsztrátból szintelen p-nitrofenol képződik. Tris hatására a pH lúgossá válik, a reakció leáll, a képződött szintelen p-nitrofenol átalakul sárga színű

fenoláttá. Ennek színintenzitása arányos a talaj 1,4-β-glükozidáz aktivitásával.



6. ábra. A p-nitrofenil-β-glükopiranozid enzimatisz hidrolízise.

A talajminta 1,4-β-glükozidáz aktivitásának meghatározását két 5-5 g -os szitált almintából (A, B) végeztük, melyekből 50 ml desztillált vízzel homogén szuszpenziót készítettünk. Mindkét almintában 2-2 mérési mintát állítottunk be (A₁, A₂, B₁, B₂). A mérési beállításokat az 2. táblázat tartalmazza.

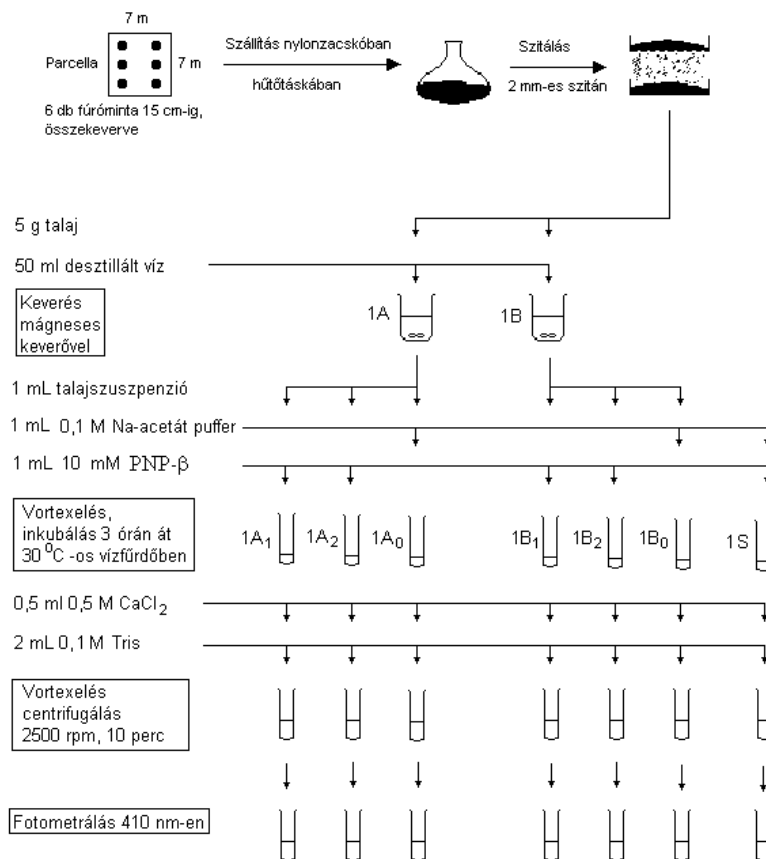
A meghatározás során kettős kontrollt alkalmaztunk. A talajoldat zavaró színhatásának kiküszöbölésére almintánként 1-1 szubsztrát nélküli kontrollal dolgoztunk (A₀, B₀). A pNP-β-G spontán bomlásából származó hiba kiküszöbölésére 3 talajmintánként 1 talajszuszpenzió nélküli kontrollt használtunk (S). Egy talajminta meghatározására tehát 4 mérési mintát (A₁, A₂, B₁, B₂), két szubsztrát nélküli (A₀, B₀) kontrollt és minden harmadik talajminta után 1 talajszuszpenzió nélküli kontrollt (S) használtunk.

2. táblázat. A glükozidáz aktivitás meghatározásához szükséges beállítások.

Oldatok	Talajminta						A szubsztát spontán lebomlása kontroll
	Alminta (A)			Alminta (B)			
	1A ₁	1A ₂	1A ₀	1B ₁	1B ₂	1B ₀	S
Talajszuszpenzió(ml)	1	1	1	1	1	1	-
Acetát puffer (ml)	-	-	1	-	-	1	1
PNP-G (ml)	1	1	-	1	1	-	1

A mintákat és a kontrollokat 3 órán át 30°C-on vízfürdős rázógépből inkubáltuk. Inkubálás után a kémcsövekhez 0,5 ml 0,5 M-os CaCl_2 -ot adtunk, hogy a fotometrást zavaró agyagkolloid részecskéket az oldatból kicsapjuk. Majd 2,0 ml 0,1 M-os TRIS-t adtunk minden oldathoz, aminek a pH-ját NaOH-dal 12-re állítottuk be, mely kettős célt szolgál: egyrészt a lúgos pH-jú közeg leállítja a reakciót, másrészt a szín előhívásához szükséges. A lúgos pH hatására a szintelen p-nitrofenolból (amit egyébként az analitikai kémiában indikátorként használnak) sárga színű fenolát keletkezik. A fel nem használt CaCl_2 , illetve a maradék NaOH egymásra hatása következtében fehér színű Ca(OH)_2 csapadék válik ki az oldatból (7. ábra).

Az oldatokat 2500-as fordulatszámon 10 percig centrifugáltuk, majd a felülúszót 410 nm-en Genesys 10 típusú készülékkel fotometráltuk. Előzetesen készítettünk egy standard görbét, melyet elmentettünk a fotométerbe és a későbbi mérésekhez ezt használtuk. A standard görbéhez a hígítási sort 10 $\mu\text{mol/ml}$ koncentrációjú pNP standard (SIGMA) törzsoldatból készítettünk. A Na-acetát pufferrel hígított törzsoldathoz adtunk még 0,5 ml 0,5 M-os CaCl_2 -ot és 2,0 ml 0,5 M-os NaOH-ot, így végül 4,5 ml oldatunk lett, ami megegyezik a minták térfogatával. Az enzim aktivitását $\mu\text{mol pNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ mértékegységben, száraz talajra vonatkoztatva fejeztük ki.

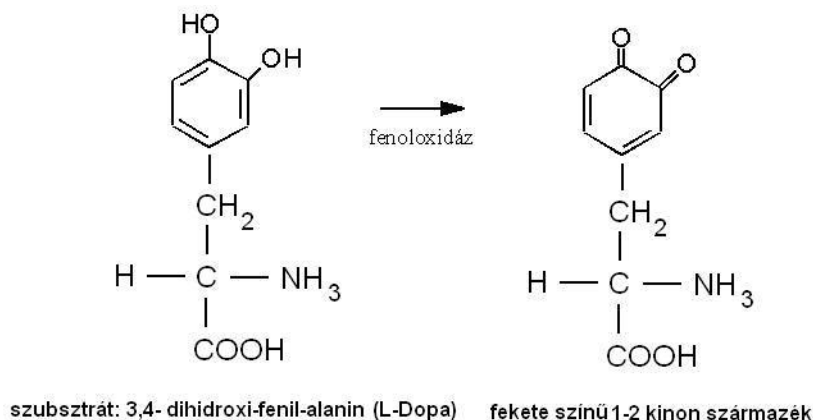


7. ábra. A talaj 1,4-β-glükózidáz-aktivitás meghatározásának menete.

4.3.7. A fenoloxidáz enzimaktivitás mérése

A talaj fenoloxidáz enzimaktivitásának mérését 2010 és 2012 között, a vegetációs periódusban, általában háromhavonta végeztük, összesen 11 alkalommal (a 4.3.6 fejezetben feltüntetett időpontokban). A méréseket Sinsabaugh et al. (1999) leírása alapján végeztük. A módszer lényege, hogy fenoloxidáz hatására a polifenolokból sötét színű kinoidális szerkezetű vegyület keletkezik (Szegi 1979). A sötét szín intenzitása arányos a fenoloxidáz aktivitással. Mesterséges szubsztrátként L-β-3,4-dihidroxi-fenilalanint (L-Dopa) használtunk, amelynek hidroxil csoportja

fenoloxidáz hatására fekete színű kinoidális szerkezetű vegyületté alakul át (8. ábra).



8. ábra. A 3,4-dihidroxi-fenilalanin (L-Dopa) enzimatisz redukciója.

Az eredetileg megadott 1-6 óra, illetve 20°C helyett 1 órási inkubációs időt és 30°C-ot alkalmaztunk. Az időtartam megfelelt a Sinsabaugh et al. (1999) által megadott leírásnak, míg a magasabb hőmérsékletet azért kellett bevezetnünk, hogy fenntarthassuk az állandó laboratóriumi körülményeket (a 20°C-ot nyaranként nem tudtuk volna stabilan biztosítani).

A talajminta fenoloxidáz aktivitásának meghatározását az előzőekben leírt glükózidáz enzimaktivitás meghatározásához hasonlóan két 5-5 g-os szitált almintából (A, B) végeztük, melyekből 50 ml desztillált vízzel homogén szuszpenziót készítettünk. Mindkét almintában 2-2 mérési mintát állítottunk be (A₁, A₂, B₁, B₂). A mérési beállításokat a 3. táblázat tartalmazza. A meghatározás során kettős kontrollt alkalmaztunk. A talajoldat zavaró színhatásának kiküszöbölésére almintánként 1-1 szubsztrát nélküli kontrollal dolgoztunk (A₀, B₀). A szubsztrát spontán átalakulásából származó hiba kiküszöbölésére talajszuszpenzió nélküli kontrollt használtunk (S). Egy talajminta meghatározására tehát 4 mérési mintát (A₁, A₂, B₁, B₂), két szubsztrát nélküli (A₀, B₀) kontrollt és minden harmadik talajminta után 1 talajszuszpenzió nélküli kontrollt (S) használtunk.

3. táblázat. A fenoloxidáz aktivitás meghatározásához szükséges beállítások.

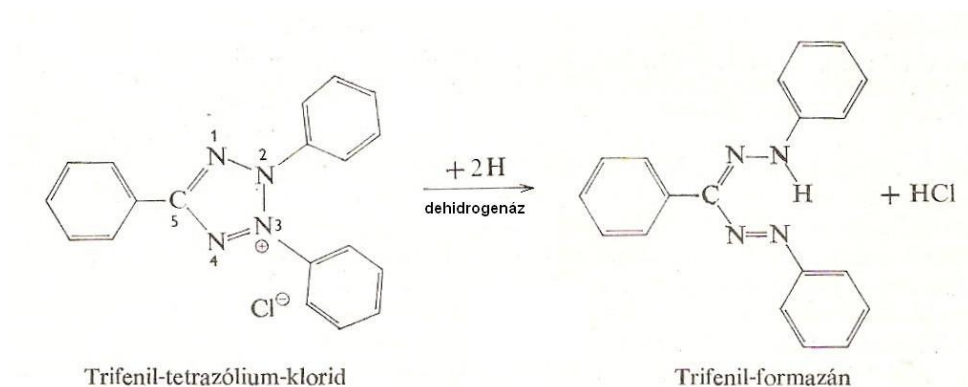
Oldatok	Talajminta						A szubsztát spontán átalakulása kontroll
	Alminta (A)			Alminta (B)			
	1A ₁	1A ₂	1A ₀	1B ₁	1B ₂	1B ₀	S
Talajszuszpenzió (ml)	2	2	2	2	2	2	-
Acetát puffer (ml)	-	-	2	-	-	2	2
L-Dopa (ml)	2	2	-	2	2	-	2

0,1 M-os Na-acetát pufferben készítettünk 5 mM-os L-Dopa oldatot. Az L-Dopa reakcióba lép az oxigénnel és az oldat színe fokozatosan megváltozik, éppen ezért az L-Dopa oldatot nem lehet sokáig tárolni, azonnal fel kell használni. 2 ml talajszuszpenziót mértünk az A és B jelű kémcsövekbe. Két kémcsőbe adtunk 2 ml szubsztát oldatot, ezekben mérjük az L-Dopa enzimatis átalakulását. A harmadik kémcsőhöz adtunk 2 ml Na-acetát puffert, ezzel mérjük a talaj háttér jelét. A negyedik kémcsőbe adtunk 2 ml Na-acetát puffert és 2 ml szubsztátot, ezzel az L-Dopa spontán átalakulását mértük.

A mintákat és a kontrollokat 30°C-on vízfürdőben 1 órán keresztül inkubáltuk. Inkubálás után a kémcsövekhez 0,5 ml Na-azidot adtunk az enzimműködés leállítására. Az oldatokat 2500-as fordulatszámon 10 percig centrifugáltuk, majd a felülúszót 460 nm-en Genesys 10 típusú készülékkel fotometráltuk. Az enzim aktivitását $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ mértékegységben, száraz talajra vonatkoztatva fejeztük ki. Kalibrációs görbét nem készítettünk, az L-Dopához megadtunk egy extinkciós koefficiens, ami az adott vizsgálati körülmények között 1,6 volt. Ennek meghatározásához 1,0 ml 1,00 $\mu\text{mol ml}^{-1}$ L-Dopát (Na-acetát pufferben) adtunk 3 ml hidrogén-peroxidázhoz, majd fotometráltuk.

4.3.8. A dehidrogenáz enzimaktivitás mérése

A talaj dehidrogenáz enzimaktivitásának mérését 2010 és 2012 között, a vegetációs periódusban háromhavonta végeztük, összesen 11 alkalommal (a 4.3.6 fejezetben feltüntetett időpontokban). A méréseket Thalmann (1968b) módosított módszere alapján végeztük. A dehidrogenáz enzimaktivitásának meghatározásakor a talajmintához adott trifenil-tetrazolium-klorid (TTC) a dehidrogenáz enzim jelenlétében redukálódik és sötét vörös trifenil-formazánná alakul át, amelyet fotometriásan mérünk (9. ábra).



9. ábra. A trifenil-tetrazólium-klorid dehidrogenáz jelentésében sötét vörös színű trifenil formazánná alakul át.

A TTC és TPF fény érzékenysége miatt az egész vizsgálatot szórt fény alatt kell végezni. A dehidrogenáz méréssel kapcsolatban szükséges még megemlíteni, hogy a Fe_2O_3 , MnO_2 , SO_4^{2-} , PO_4^{3-} és a Cl^- fokozzák, míg a NO_3^- , NO_2^- és a Fe^{3+} gátolják a talaj dehidrogenáz aktivitását, mivel ez utóbbiak alternatív terminális elektron akceptorként hatnak (Szabó 1986).

Minden parcelláról random módon vett talajmintákból zárható kémcsövekbe 2-2 g nedves talajt mértünk ki (A, B alminták) és 2 ml 1,5%-os TTC-t adtunk hozzá, vortexeltük. A kémcsöveket lezártuk és inkubáltuk 24 órán át 30°C -on.

4. táblázat. A dehidrogenáz aktivitás meghatározásához szükséges beállítások.

Oldatok	Talajminta			A szubsztrát spontán átalakulása kontroll
	1A	1B	1 ₀	S
Talaj (g)	2	2	2	-
TTC (ml)	2	2	-	2
Tris-puffer (ml)	-	-	2	2
Etanol (ml)	10	10	10	10

A mérési beállításokat a 4. táblázat tartalmazza. A meghatározás során kettős kontrollt alkalmaztunk. A talajoldat zavaró színhatásának kiküszöbölésére almintánként 1-1 szubsztrát nélküli kontrollal dolgoztunk, ami csak 2 ml tris-puffert tartalmaz (TTC nélkül) (1_0). A szubsztrát spontán bomlásából származó hiba kiküszöbölésére talajszuszpenzió nélküli kontrollt használtunk (S).

Az inkubációs idő lejárta után minden kémcsőbe 10 ml etanolt adtunk és alaposan összeráztuk, majd tovább inkubáltuk szobahőmérsékleten 2 órán át sötétben (időközönként összeráztuk a kémcsöveket). A talaj-szuszenziót leszűrtük és a tiszta felülúszót mértük blankkel szemben 546 nm-en (piros szín). Az enzim aktivitását $\mu\text{g TPF g}^{-1} 24\text{h}^{-1}$ mértékegységben, száraz talajra vonatkoztatva fejeztük ki.

Előzetesen készítettünk egy standard görbét, melyet elmentettünk a fotométerbe és a későbbi mérésekhez ezt használtuk. A TPF standard oldatból (Reanal) 0; 0,5; 1,0; 2,0; 3,0 és 4,0 ml-t pipettáztunk mérőlombikba (50 ml), majd 8,3 ml tris-puffert (pH 7,6) adtunk hozzá. 50 ml-re egészítettük ki etanollal, hogy a következő koncentrációkat kapjuk: 0, 5, 10, 20, 30 és 40 $\mu\text{g TPF ml}^{-1}$.

4.3.9. Alkalmazott statisztikai módszerek

Az avarprodukción, talajnedvesség, talaj pH, talajlégzés és talajenzim vizsgálatok során mért értékeket varianciaanalízissel értékeltük. A talajlégzés értékeit évszakonként csoportosítottuk és ezekből végeztük az elemzéseket. A vizsgálatok során elfogadható szignifikancia szintnek az 5%-ot választottuk ($p=0,05$), az ilyen, vagy ennél kisebb p -érték esetén tekintettük a vizsgált csoportokat szignifikánsan különbözőnek. A statisztikai elemzéseket SPSS Statistics v. 19 programmal végeztük.

5. Eredmények és értékelésük

5.1. Az avarprodukción hosszú távú változása

A síkfőkúti cseres-tölgyes erdőben, hasonlóan az ország más cseres-tölgyes állományaihoz, 1979-től egészen az 1990-es évek közepéig, jelentős mértékű tölgypusztulás zajlott le. Mint a 2.1. fejezetben már említettük egy 2004-es felmérés szerint az 1973-as állapothoz képest a *Quercus petraea* 68%-a, valamint a *Q. cerris* 16%-a kipusztult. Ezáltal a korábbi zárt lombkorona felnyílt, az elpusztult fák helyén kisebb-nagyobb lékek alakultak ki, amelyekben erdészeti szempontból kevésbé értékes fafajok nőttek fel, létrehozva ezzel a második lombkoronaszintet (Kotroczó et al. 2005, Tóth et al. 2006, Kotroczó et al. 2007).

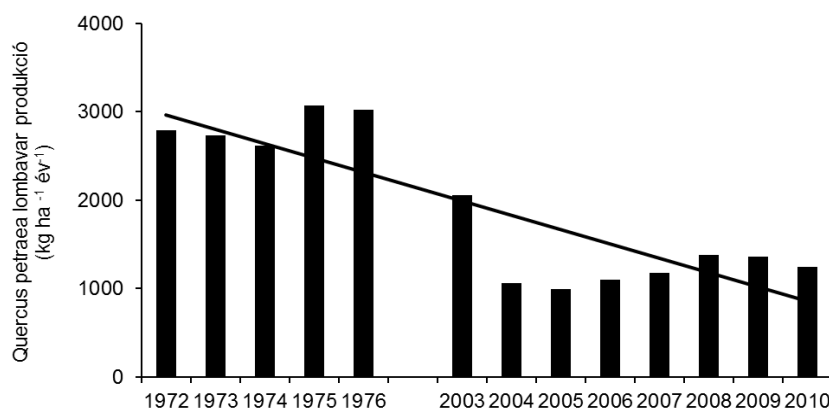
A klímaváltozást a Síkfőkút Project hosszú távú adatai is jelzik (Antal et al. 1997). 1978-1994 között a vizsgált 17 év alatt az évi átlaghőmérséklet az erdőben 1,6°C-kal növekedett (Antal et al. 1997). Az évi csapadékösszegek 1973-tól 1996-ig csökkenő tendenciájúak voltak (átlag 553 mm). A vizsgált 24 év folyamán az évi csapadékösszeg évente 9,8 mm-t, összességében 235 mm-rel csökkent. A meteorológiai mérések adatai tehát azt mutatják, hogy az erdő klímája melegebbé és szárazabbá vált. Nem kétséges, hogy mindezek a klímaváltozási folyamatok jelentős mértékben hozzájárultak a múlt század utolsó két évtizedében bekövetkezett nagyarányú tölgypusztuláshoz, valamint ahhoz, hogy a területről kipusztult *Q. petraea* egyedek helyét és az ezzel együtt járó avarprodukción kiesést más fajokhoz tartozó egyedek (*Q. cerris* és *A. campestre*) pótolni tudták az erdőben.

Az eljuharosodás jelenségét más erdőállományok esetében is megfigyelték. Wisconsinban a tölgyeket már egyre inkább olyan fafajok (elsősorban juharok) váltották fel, amelyek kevésbé érzékenyek a szárazságra és a kártevőkre (Rogers et al. 2008). Az amerikai keménylombú erdőkben a zavaró körülményeket jól toleráló cukor juhar (*A. saccharum*) elterjedése volt megfigyelhető (Galbraith and Martin 2005). Ha ez a trend folytatódik, a zavar-toleráns juharok (*A. rubrum* és *A. saccharum*) válhatnak domináns fajokká a fent említett erdőállományokban (Galbraith and Martin 2005, Nowacki and Abrams 2008), mert a tölgyek nem képesek sikeresen versenyezni ezekkel a fajokkal szemben (McDonald et al. 2002, Zaczek et al. 2002).

5. táblázat. A síkfőkúti cseres-tölgyes avarprodukciónak változása 1972-1976 és 2003-2010 között ($\text{kg ha}^{-1} \text{év}^{-1}$).

	Q. petraea	Q. cerris	A. campestre	C. mas	Egyéb cserje	Teljes lomb	Ág	Termés	Törmelék	Teljes avar
Évek	Átlag ($\text{kg ha}^{-1} \text{év}^{-1}$)									
1972-76	2846	877	110	194	37	4064	732	297	215	5308
2003-10	1299	1440	493	235	65	3532	886	842	1169	6429
változás	-1547	+563	+383	+41	+28	-532	+154	+545	+954	+1121

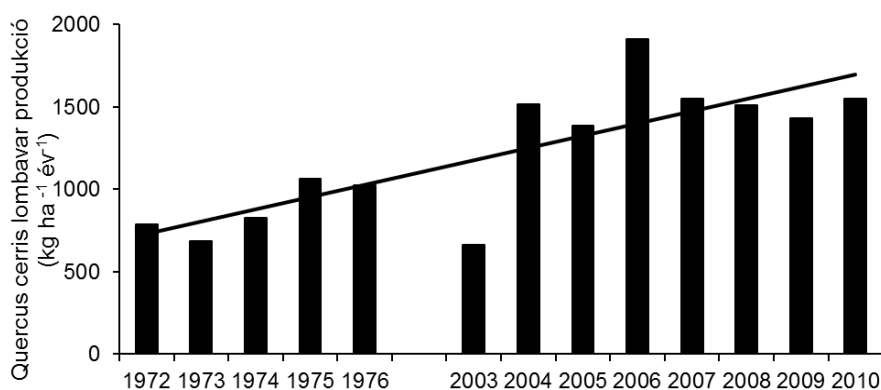
A síkfőkúti erdő fafaj összetételében bekövetkezett változás jelentős változást eredményezett az avarprodukciónak összetételében (5. táblázat). A *Q. petraea* egyedek 68%-os kipusztulása következtében a *Q. petraea* lombavar produkciója kevesebb, mint a felére csökkent ($p < 0,001$) (10. ábra). Az ezzel járó lombavar kiesést a *Q. petraea* állomány nem tudta pótolni (5. táblázat).



10. ábra. A Quercus petraea lombavar produkció változása 1972-1976 és 2003-2010 között ($\text{kg ha}^{-1} \text{év}^{-1}$).

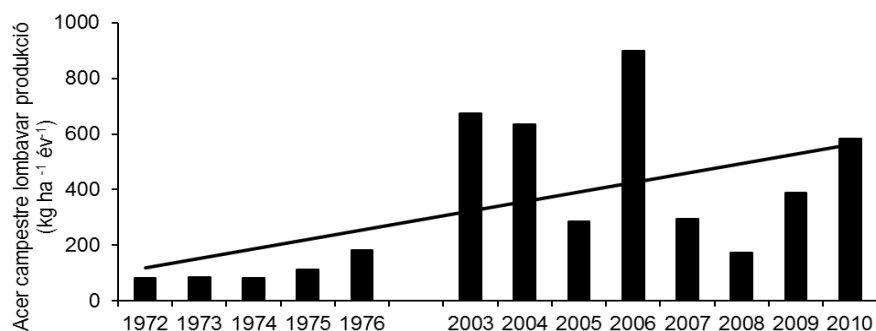
A *Q. cerris* esetében már más a helyzet. Annak ellenére, hogy a *Q. cerris* egyedek 16%-a kipusztult, ennek a fajnak a lombavar produkciója nem csökkent az 1972-76 közötti időszakhoz képest (11. ábra). A csertölgy nem csak kompenzálta, de lényegesen meghaladta a 70-es években mért lombavar produkciót (5. táblázat) a 2003-2010 közötti időszakban ($p < 0,001$). Ez a vizsgálati eredményünk alátámasztja Somogyi (2008) azon megállapítását, hogy a felmelegedés hatására a fák növekedése, különösen

a cser esetében felgyorsult. Ennek a felgyorsult növekedésnek azonban a későbbiekben határt szabhat a klímaváltozással együtt járó szárazodási folyamat (Zak et al. 2003, Mátyás és Nagy 2005, Mátyás 2006, IPCC 2007), sőt a jövőben a csapadék további csökkenése a fák kiszáradásához is vezethet (Somogyi 2007).



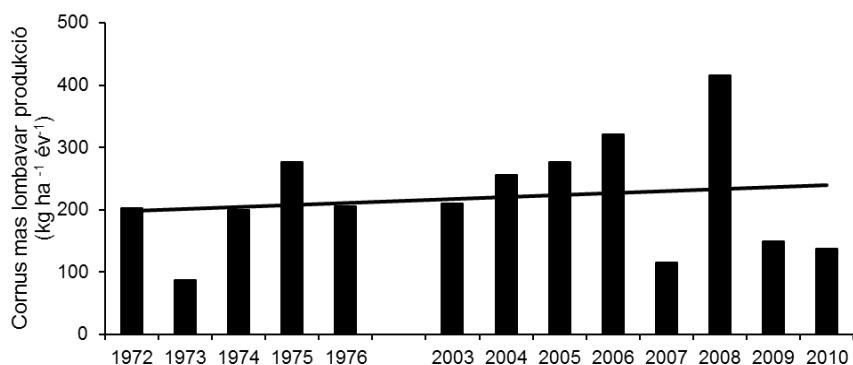
11. ábra. A *Quercus cerris* lombbavar produkció változása 1972-1976 és 2003-2010 között (kg ha⁻¹ év⁻¹).

Az *Acer campestre* lombbavar produkciója (5. táblázat, 12. ábra) közel ötszörösére emelkedett a korábbi időszakhoz képest ($p=0,006$). Ez azzal magyarázható, hogy a mezei juhar korábban még a cserjeszintben fordult elő (Jakucs 1985), míg jelenleg már jórészt a lombkorona szintben található, ahol a második leggyakoribb fafajjá vált (Kotroczó et al. 2007). Jelenlegi állományának fává nőtt egyedei ($DBH \geq 10\text{cm}$) a tölgyek lombkorona szintje alatt, a fapusztulások következtében kialakult lékeket kitöltve, a második lombkorona szintet alkotják.



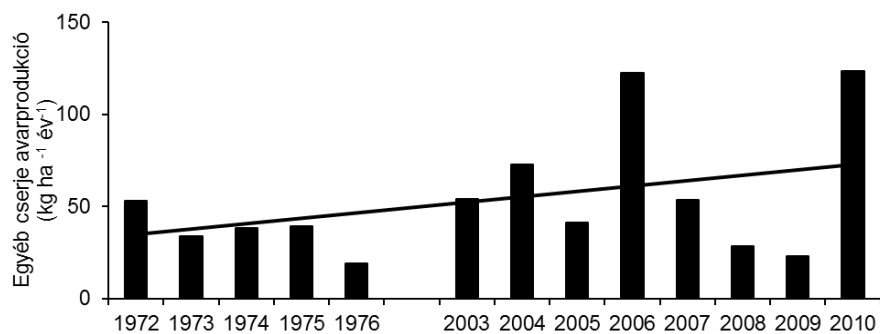
12. ábra. Az *Acer campestre* lombavar produkció változása 1972-1976 és 2003-2010 között (kg ha⁻¹ év⁻¹).

A *Cornus mas* a cseres-tölgyes erdők jellemző magas cserjéje. Az adatok szerint lombavar produkciója enyhe növekedést mutat (5. táblázat, 13. ábra), ez azonban nem szignifikáns ($p > 0,05$).



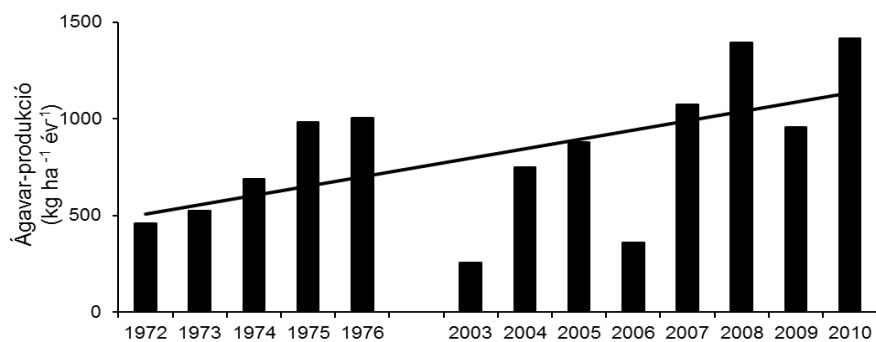
13. ábra. A *Cornus mas* lombavar produkció változása 1972-1976 és 2003-2010 között (kg ha⁻¹ év⁻¹).

Az egyéb cserjék avarprodukciójára (5. táblázat, 14. ábra) is ugyanaz vonatkozik, mint a *C. mas*-ra. Ugyan láthatunk növekedést, de arányaiban nem változott az avarprodukcióban játszott szerepe ($p > 0,05$).



14. ábra. Az egyéb cserje lombavar termelés változása 1972-1976 és 2003-2010 között (kg ha⁻¹ év⁻¹).

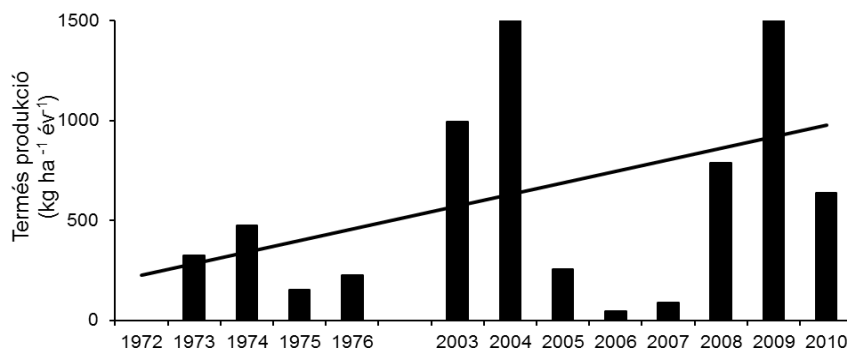
Az ágavar mennyisége kismértékű növekedést mutat, de ez nem szignifikáns ($p > 0,05$) (5. táblázat, 15. ábra).



15. ábra. Az ágavar-termelés változása 1972-1976 és 2003-2010 között (kg ha⁻¹ év⁻¹).

A termés mennyisége majdnem háromszorosára nőtt az évek alatt (16. ábra). Az adatokból kiemelkedik a 2004-es és a 2009-es év nagy termés termelés (5. táblázat), ami elsősorban a nagymennyiségű makktermésnek köszönhető. A termés mennyiségének változására jellemző

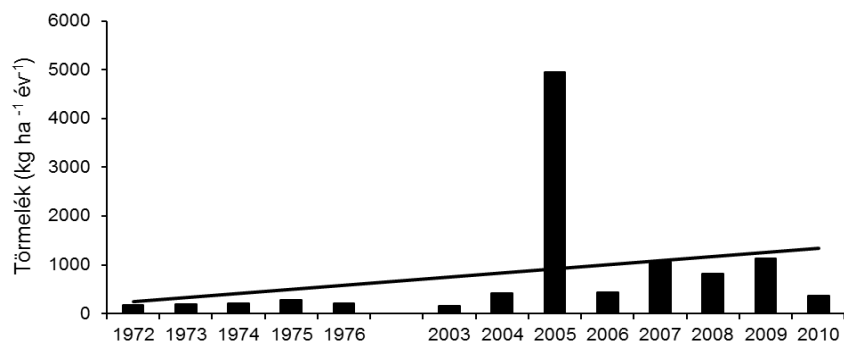
az egyes fajok terméshezama is. Általában ez évente változik, 3-4 évente kimagaslóan nagy terméshezam jellemző a tölgyekre, majd a következő 2-3 évben csekélyebb mennyiségű, kevesebb termést hoznak a fák. A talajra kerülő makktermés a vadaknak táplálékforrásként is szolgál. A nagymennyiségű makktermés nem feltétlen jelentheti az erdő felújulását, hiszen pl. az esetlegesen túlszaporodott vadállomány jelentős mértékben károsíthatja az újulatot, megakadályozhatja az erdő felújulását. Kimutattuk, hogy az elmúlt négy évtized folyamán a síkfőkúti cseres tölgyesben egyetlen egy tölgy magonc sem tudott fává fejlődni, egyetlen egy új tölgyfa sem jelent meg a területen.



16. ábra. A termés produkciójának változása 1972-1976 és 2003-2010 között (kg ha⁻¹ év⁻¹)

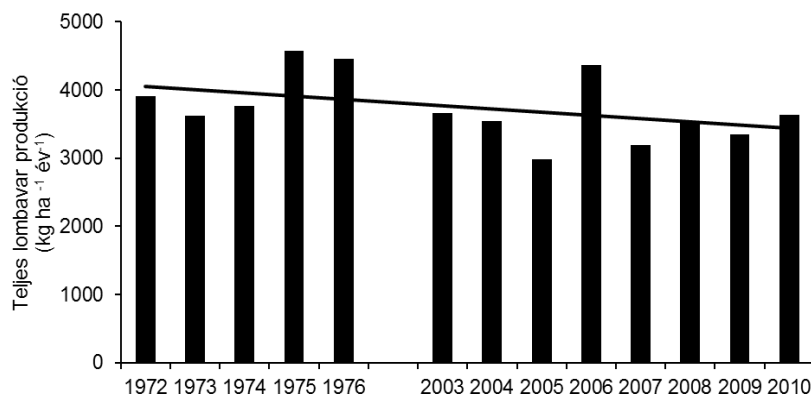
A törmelék mennyisége is szignifikánsan emelkedett a 70-es évekhez képest (5. táblázat, $p < 0,05$). A 17. ábrán feltüntetett adatokból kitűnik a 2005-ös év extrém nagy törmelék produkció értékével. A kimagaslóan nagy produkció az évben megfigyelt nagymértékű gyapjaslepke hernyó (*Lymantria dispar*) gradáció következménye. Az extrém hernyórágás következtében a fák már a tavaszi időszakban teljesen elvesztették lombzatukat és gyakorlatilag csupaszá váltak. Az akkor mért avarprodukció nagymennyiségű hernyóürüléket és apró levél fragmentumokat, törmeléket tartalmazott, ami az avarfrakciók elkülönítését, azonosítását megnehezítette. Ezeket az adatokat megfelelő óvatossággal kell kezelni. Azonban ha a 2003-2010 között mért törmelék produkcióból kihagyjuk a 2005-ben mért mennyiséget, akkor az átlag

törmelék produkció $630 \text{ kg ha}^{-1} \text{ év}^{-1}$, ez a mennyiség így is majdnem háromszorosa a 70-es években mért törmelék mennyiségnek.



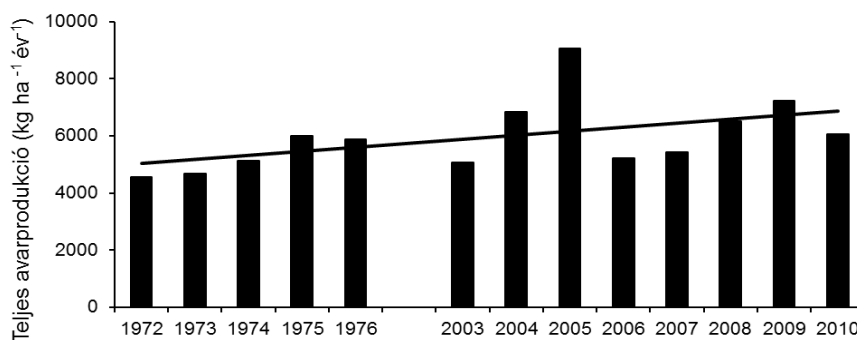
17. ábra. A törmelék produkciójának változása 1972-1976 és 2003-2010 között ($\text{kg ha}^{-1} \text{ év}^{-1}$)

A teljes lombavar produkció (*Q. petraea*, *Q. cerris*, *A. campestre*, *C. mas*, egyéb cserje) az 1972-76-os vizsgálati periódushoz képest a 2003-2010 közötti időszakban kis mértékben csökkent (532 kg ha^{-1}) (5. táblázat, 18. ábra), a csökkenés azonban nem szignifikáns ($p > 0,05$). A lombavar produkcióra vonatkozó adatok kissé alábecsültek, mivel a letöredező kisebb levéldarabokat nehéz beazonosításuk miatt a törmelék kategóriában mérjük.



18. ábra. A teljes lombavar produkció változása 1972-1976 és 2003-2010 között (kg ha⁻¹ év⁻¹)

A teljes avarprodukció értéke (teljes lombavar produkció, ág, termés és törmelék összes mennyisége) a korábbi vizsgálati periódushoz képest (1972-1976) a 2003-2010 közötti időszakban növekedett (1121 kg ha⁻¹) (5. táblázat, 19. ábra), ez a növekedés azonban nem szignifikáns ($p > 0,05$).



19. ábra. A síkfőkúti cseres-tölgyes évi átlagos teljes avarprodukciójának változása 1972-1976 és 2003-2010 között (kg ha⁻¹ év⁻¹)

A teljes avarprodukcióra vonatkozó adatok tehát azt mutatják, hogy a tölgypusztulással kapcsolatban fellépő avarprodukció kiesését az erdő az elmúlt évtizedek folyamán kompenzálni tudta, sőt kismértékben túl is haladta a fapusztulást megelőző 1972-1976-os értékeket. Ez egyrészt annak tulajdonítható, hogy a kipusztult tölgy és cser egyedek kieső

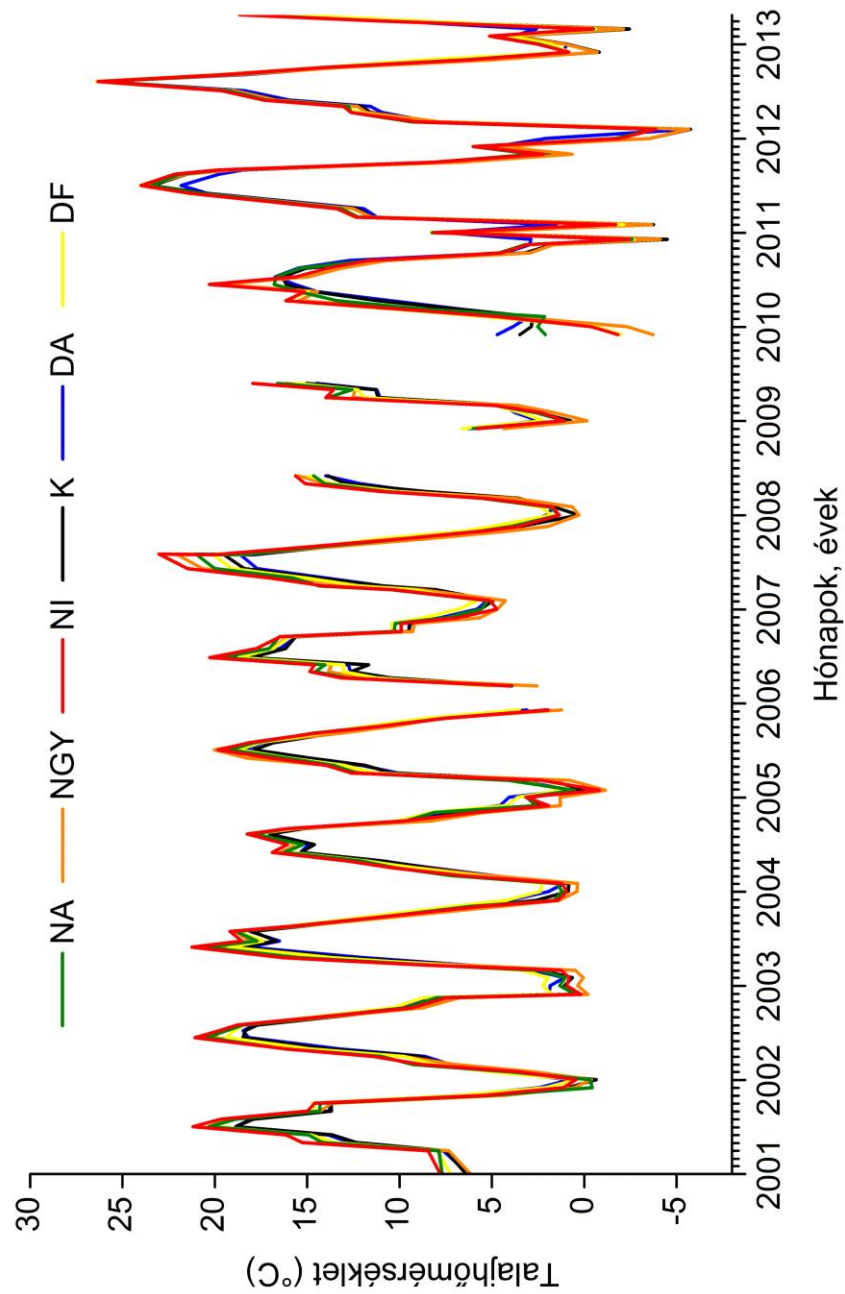
avarprodukciónak a cserjeszintből a faszintbe benövő új egyedek pótolni tudták (Kotroczó et al. 2012), másrészt a növekedéshez hozzájárult még a felmelegedés avarprodukciónak növelő hatása is, ami legkifejezettebben a cser lombavar produkciójánál figyelhető meg.

5.2. A DIRT Project vizsgálati eredményei

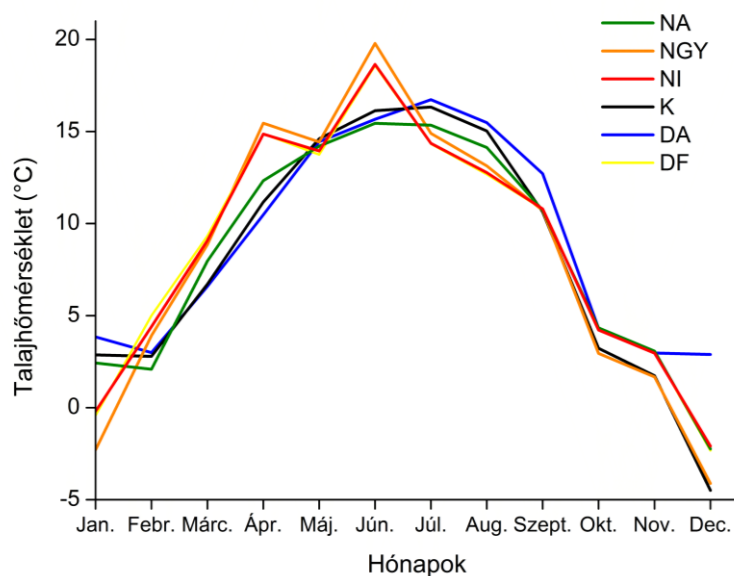
5.2.1. A talajhőmérséklet változása

A különböző avarkezelésű parcellák talajának havi átlaghőmérsékletét 2001-2013 között a 20. ábrán tüntettük fel. A 20. ábra alapján megállapítható, hogy az avarkezelések 10 cm-es talajmélységben befolyásolták a talaj hőmérsékletét. Különösen jól látszik ez a 21. ábrán ahol a 2010-es év havi átlaghőmérsékleti adatait nagyítottuk ki.

A tavaszi (felmelegedési periódusban) a legmagasabb talajhőmérsékleti értékeket az avarmegvonásos kezeléseken (NA, NGY és NI) mértük (21. ábra). Ez egyrészt azzal magyarázható, hogy a NA és NI parcellák esetében az avartakaró hiányában elmarad az avartakaró besugárzást gátló, szigetelő hatása. Másrészt a NGY és NI parcellákon hiányzik a növényzet árnyékoló hatása, így a besugárzás nagyobb, a talaj jobban felmelegszik. A tavaszi-nyári időszakban a DA kezelés esetében mértük a legalacsonyabb talajhőmérsékletet, ami a dupla avarréteg fokozottabb besugárzást gátló, hőszigetelő hatásának a következménye.



20. ábra. A talaj havi átlaghőmérsékletének alakulása 10 cm-es talajmélységben 2001-2013 között a különböző avarkezelések esetében



21. ábra. A kezelések hatása a talaj havi átlaghőmérsékletére 2010-ben.

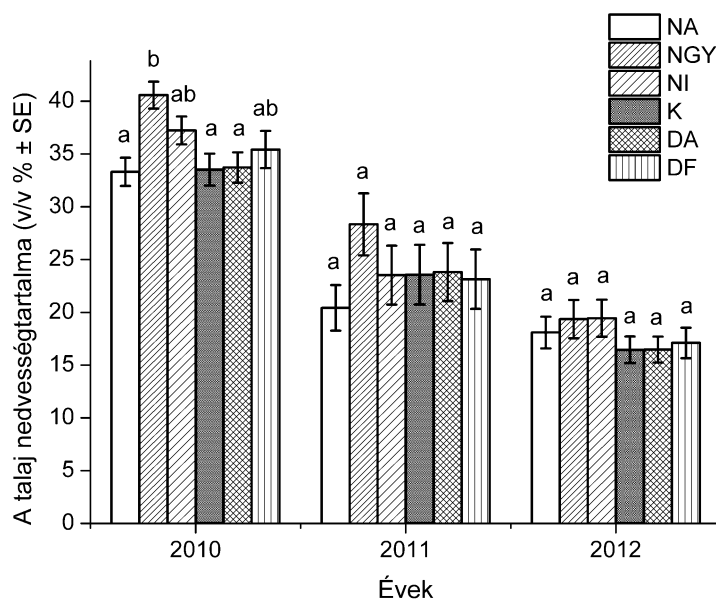
Az őszi és téli időszakban az avartakaró hőszigetelő réteget képezve, gátolja a talaj kisugárzását, lehűlését. Ennek köszönhető, hogy ebben az időszakban a legmagasabb talajhőmérsékleti értékeket a dupla avarréteggel rendelkező DA parcellákban mértük (21. ábra). Ezekben a parcellákban a talaj hőmérséklete soha sem süllyedt fagypont alá. A megduplázott avartakaró hőszigetelő hatása következtében ezen parcellák talajában volt a legalacsonyabb az éves hőmérsékleti ingás is. Avartakaró hiányában (NA, NI) a talaj kisugárzása igen nagy volt, ami a talaj erőteljes lehűlését, gyakori átfagyását eredményezte, így ezekben a parcellákban mértük a legalacsonyabb talajhőmérsékleti értékeket, és ezeken a parcellákon volt a legnagyobb az éves hőmérsékleti ingás is (Kotroczó 2009).

A talajt borító avartakaró tehát jó hőszigetelő tulajdonságokkal rendelkezik, a tavaszi-nyári időszakban gátolja a talaj felmelegedését, a besugárzást, télen viszont a talaj kihűlését, a kisugárzást, ezáltal szabályozza a talaj hőmérsékletét.

5.2.2. A talaj nedvességtartalmának változása

A talaj nedvességtartalmát 2010 és 2012 között havi rendszerességgel mértük, párhuzamosan a talajlégzés mérésekkel. A 22.

ábra alapján megállapítható, hogy a gyökérálló (vízálló) fóliával 1 m mélységig körülhatárolt parcellák (NGY, NI) talajának minden évben nagyobb volt a nedvességtartalma a kontrollhoz viszonyítva. 2010-ben ez a különbség szignifikáns volt ($p < 0,002$), 2011-ben és 2012-ben azonban nem találtunk szignifikáns különbségeket a kezelések között.



22. ábra. A talaj nedvességtartalma (v/v % ± SE).

Az eltérő betűk a kezelések közötti szignifikáns különbségeket jelölik ($p < 0,05$; ANOVA és Tukey teszt).

A legmagasabb talajnedvesség tartalmat a NGY parcellák talajában mértük, ami egyrészt a növényzet hiányának (a transpiráció elmaradásának), másrészt a parcellák gyökérálló (vízálló) fóliával történő körbehatárolásának, valamint a talajt borító avarréteg párolgást csökkentő hatásának tulajdonítható. Hasonló a helyzet a NI parcellák esetében is. A NI parcellák alacsonyabb talajnedvesség tartalma a NGY parcellákhoz viszonyítva annak köszönhető, hogy itt hiányzik a talajt borító avarréteg, emiatt a párolgás itt nagyobb.

Az éves átlag értékek alapján általában a legalacsonyabb talajnedvesség tartalmat a NA parcellák talajában mértük. Ez annak tulajdonítható, hogy a NA kezelések esetében tartósan eltávolítjuk az avartakarót a talaj felszínéről, így nincs ami megvédje a talajt az erős

besugárzástól és a gyors kiszáradástól. A NA kezelések talajnedvesség tartalma azonban egyik vizsgálati évben sem különbözött szignifikánsan a kontrolltól.

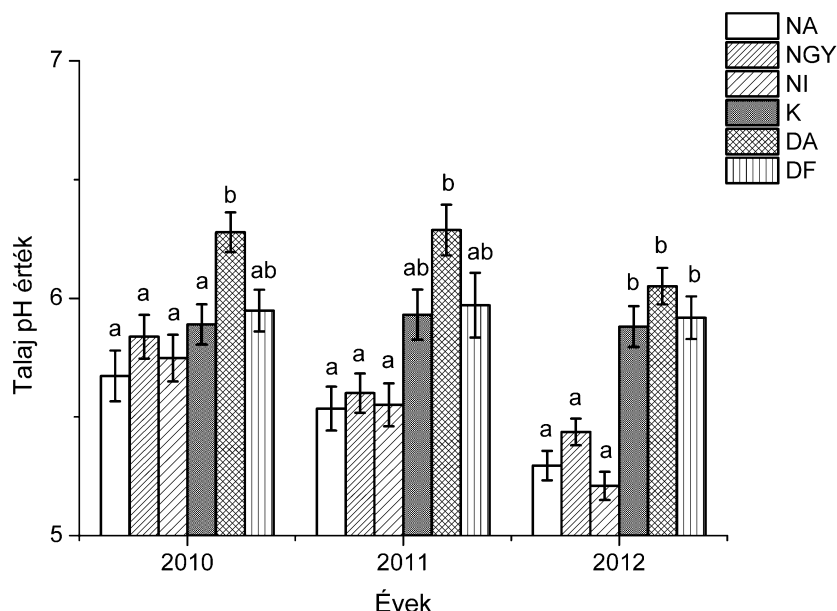
Az éves átlag értékek alapján a legalacsonyabb talajnedvességet a NA kezelésem mértük (33,3v/v%), a legmagasabbat pedig a NGY kezelésem (40,6v/v%). Összehasonlításképp a 2004-2006 közötti időszakban a NA kezeléseken 22,5v/v%, a NGY kezeléseken 33,8v/v%, míg a K parcellákon 24,8v/v%-os talajnedvesség értékeket mértek (Fekete et al. 2011b).

A talajnedvesség tartalmát jelentősen meghatározza az évi csapadék mennyisége is. A 2010-es év szélsőségesen csapadékos év volt, ennek köszönhető, hogy minden egyes kezelésnél nagyobb volt a talaj nedvességtartalma, mint 2011-ben és 2012-ben, azaz a következő két kevésbé csapadékos évben. Valószínűleg a kevesebb csapadék mennyiségnek tulajdonítható, hogy ez utóbbi két évben nem találtunk szignifikáns különbségeket a kezelések között.

5.2.3. A talaj pH változása

A talaj pH értékét 2010 és 2012 között havi rendszerességgel mértük. Mind a három évben a talaj évi átlagos pH értékében szignifikáns különbségeket találtunk a kezelések között ($p < 0,001$) (23. ábra).

2010-ben a DA kezelés különbözött szignifikánsan a K-tól ($p = 0,041$) és mind három avarmegvonásos kezeléstől (NA és NI $p < 0,001$; NGY $p = 0,012$). 2011-ben szintén a DA kezelés pH értéke különbözött szignifikánsan a megvonásos kezelések pH értékétől ($p < 0,001$). 2012-ben már a K kezelésektől is szignifikánsan különbözött a NA, NGY és NI parcellák talajának pH értéke ($p < 0,001$), valamint a DA és DF parcellák is szignifikánsan eltértek a megvonásos kezelések pH értékétől ($p < 0,001$).



23. ábra. A talaj pH értéke.

Az eltérő betűk a kezelések közötti szignifikáns különbségeket jelölik ($p < 0,05$; ANOVA és Tukey teszt).

Hasonló eredményeket kaptunk egy korábbi vizsgálatunkban vett talajminták elemzése alapján, nyolc évvel a kísérleti parcellák beállítását követően. Kimutattuk, hogy az avarmegvonásos kezelések esetében (NA, NGY, NI) a K-hoz viszonyítva csökkent a talaj pH-ja, míg a duplázásos kezelésekénél (DA, DF) nőtt. Ezzel egyidejűleg az avarmegvonásos kezelésekénél a talaj Ca^{2+} - és Mg^{2+} - tartalma csökkent, míg a duplázásos kezelésekénél nőtt. A talaj Ca^{2+} - és Mg^{2+} - tartalma és pH-ja között pozitív szignifikáns korrelációt mutattunk ki (Krakomperger 2010, Tóth et al. 2011, 2013b).

Vizsgálataink szerint az avarprodukció hosszú távú csökkenése a talaj pH csökkenését, elsavanyodását eredményezi, mivel egyrészt az avarbevitel csökkenésével vagy teljes megszűnésével az avarbomlás során keletkező savas intermedierek mennyisége is csökken illetve megszűnik. Másrészt az avarbomlás során keletkező savas intermediereket, humuszanyagokat, a csökkenő avarinput miatt a csökkenő Ca^{2+} - és Mg^{2+} - bevitel nem képes pufferni, míg a duplázásos kezelésekénél a nagyobb Ca^{2+} - és Mg^{2+} - bevitel semlegesíteni képes ezeket a savas anyagokat (Tóth et al. 2011; 2013b, Kotroczó et al. 2014). Hasonló eredményekről számolt

be Noble et al. (1996) és Noble and Randall (1999) is. A savas irányba változó pH valószínűleg eltérést fog okozni a mikrobiális közösség minőségi és mennyiségi összetételében (Killam 1994) és ez hatással lehet az enzim dinamikára is.

5.2.4. A humuszminőség változása

Várákozásainknak megfelelően a DA parcellán mértük a legmagasabb összes humusz C- tartalmat, azaz a kísérlet beállításától számított tizenkét év múlva a K-hoz viszonyítva a többlet avar bevitel hatására a talaj összes humusz C- tartalma nőtt, míg az elvonásos kezeléseknél csökkent (6. táblázat). A K-hoz viszonyítva a legalacsonyabb összes humusz C- tartalmat a föld feletti avar megvonásával járó (NA) kezelés esetében kaptuk.

6. táblázat. Az egyes humuszfrakciók C- tartalma (mg g⁻¹).

Rövidítések HSk: könnyen kioldható huminsav frakció; FSk: könnyen kioldható fulvosav frakció; HSn: nehezen kioldható huminsav frakció; FSz: nehezen kioldható fulvosav frakció; humin: agyagásványokhoz stabilan kötött humuszanyagok; összes humusz: HSk+FSk+HSn+FSz+humin.

kezelések	C- tartalom (mg g ⁻¹)					összes humusz
	HSk	FSk	HSn	FSz	humin	
NA	19,30	9,21	7,39	4,60	0,29	40,79
NGY	22,20	10,70	6,44	3,01	0,22	42,57
NI	21,50	9,47	5,90	6,55	0,25	43,67
K	31,23	15,96	10,62	6,07	0,37	64,25
DA	34,30	17,32	9,20	9,76	0,35	70,93
DF	30,30	11,73	7,08	4,23	0,24	53,58

A könnyen kioldható huminsav-C (HSk) és fulvosav-C (FSk) frakciónál a legnagyobb mennyiséget a DA parcellák talajában, míg a legalacsonyabbat a NA parcelláknál mértük, de a NGY és NI kezelésű parcellák is hasonlóan alacsony értékeket mutattak (6. táblázat). Hasonló eredményekről számolt be Slepetiene and Slepetyš (2005) is különböző mezőgazdasági művelés alatt álló talajokra vonatkozóan. Vizsgálataikban kimutatták, hogy a szabad és gyengén kötött, valamint az összes kioldható huminsav és fulvosav frakciók C-tartalma is emelkedett a több szerves anyagot kapott kísérletben.

A nehezen kioldható huminsav C- tartalom (HSn) a K parcellák talajában volt a legmagasabb, ettől valamivel alacsonyabb értéket mértünk

a DA parcellán. A DF parcellán mért nehezen kioldható huminsav C-tartalom közel azonos a NA parcellán mért értékkel. Ez alapján feltételezhető, hogy a mineralizációs-humifikációs folyamatba a faavar nehezen lebontható magas lignintartalmánál fogva még nem tudott bekapcsolódni és majd csak később kapcsolódik. A megvonásos parcellák közül, a nehezen kioldható huminsav C- tartalom a NGY és NI parcellán volt a legalacsonyabb. A NI parcellán a föld feletti és föld alatti avar megvonásával a huminsav:fulvosav aránya is megfordult és a fulvosavak mennyisége (FSn) magasabb volt, mint a huminsavak mennyisége (HSn). A fulvosavak mennyiségének növekedése a talaj minőségének romlásával jár (Andreux et al. 1990).

A humuszszódás folyamatában leginkább átalakult, a mikrobiális lebontásnak leginkább ellenálló frakció, az agyagásványokhoz stabilan kötött frakció a humin. A legmagasabb humin C-tartalmat a K és DA parcellán mértük, a legalacsonyabbat a NGY parcellán.

Azzal, hogy a huminsav frakciók aránya (főleg a könnyen kioldható huminsav) csökkent a megvonásos kezelések talajában, ez a talajminőség romlásához vezet. A talaj vízmegkötő képessége csökken, talajszerkezet romlik, levegőzöttség szempontjából kedvezőtlenebb viszonyok alakulnak ki, ami a gyökérlégzést is nehezíti. A humuszanyagok mennyiségének csökkenésével a talaj tápanyagtartalma is csökken (Andreux et al. 1990, Fülek és Filep 1999).

Andreux et al. (1990) vizsgálataiban kimutatta, hogy 5 év földművelés után a talaj C-tartalom sokkal alacsonyabb volt, továbbá a lúgban-oldható szerves anyagok, főleg a fulvosavak mennyiségének erőteljes növekedése volt megfigyelhető. Síkfőkúton a föld feletti és föld alatti avarmegvonás hatására figyelhető ez meg, vagyis a nehezen kioldható fulvosav (FSn) mennyisége növekedett a huminsavhoz (HSn) képest (6. táblázat). Azonban azt is kimutatták, hogy a talaj visszanyeri eredeti jellemzőit évek múlva, miután parlagon hagyták (Andreux et al. 1990).

Fekete et al. (2014) korábban a talaj szerves C- tartalmát vizsgálta. A parcellák kialakítását követő két évben nem volt szignifikáns különbség a kezelések talajának szerves C- tartalmában. 2004-ben már az avarmegvonásos kezeléseken (NGY, NI) szignifikánsan alacsonyabb volt a talaj szerves C- tartalom, mint a kontroll kezeléseken. A parcellák kialakítását követő nyolcadik évben (2008) az avarinput csökkenése szignifikáns csökkenést eredményezett a talaj szerves C- tartalmában, sőt a felső 5 cm-t vizsgálva a DA is szignifikánsan magasabb volt, mint a megvonásos kezelések és a kontroll (Fekete et al. 2014).

A humuszfrakciók vizsgálati eredményei azt mutatják, hogy az avar mennyiségének növekedésével emelkedik a talaj humusztartalma. Míg az avar mennyiségének csökkenésével csökken a talaj humusztartalma. A parcellák kialakítása óta eltelt 12 év azonban még nem elegendő idő ahhoz, hogy az avarkezelések hatását a lassú humuszosodási folyamatra kellőképpen vizsgálni tudjuk. Ahhoz hosszabb időnek kell eltelnie, az eddigi eredményeink inkább csak előzetes képet nyújtanak a változások várható tendenciájára vonatkozóan.

5.2.5. Az avarkezelések hatása a talajlégzésre

A talajlégzés vizsgálatokat 2002-ben kezdtük, a 2002 és 2006 közötti vizsgálati eredmények Kotroczó (2009) munkájában kerültek bemutatásra. 2010-től 2012-ig folytattam a talaj CO₂ kibocsátásának vizsgálatát, így már 10 év elteltével láthatjuk, hogy milyen változások történtek a talajlégzésben az avarkezelések hatására.

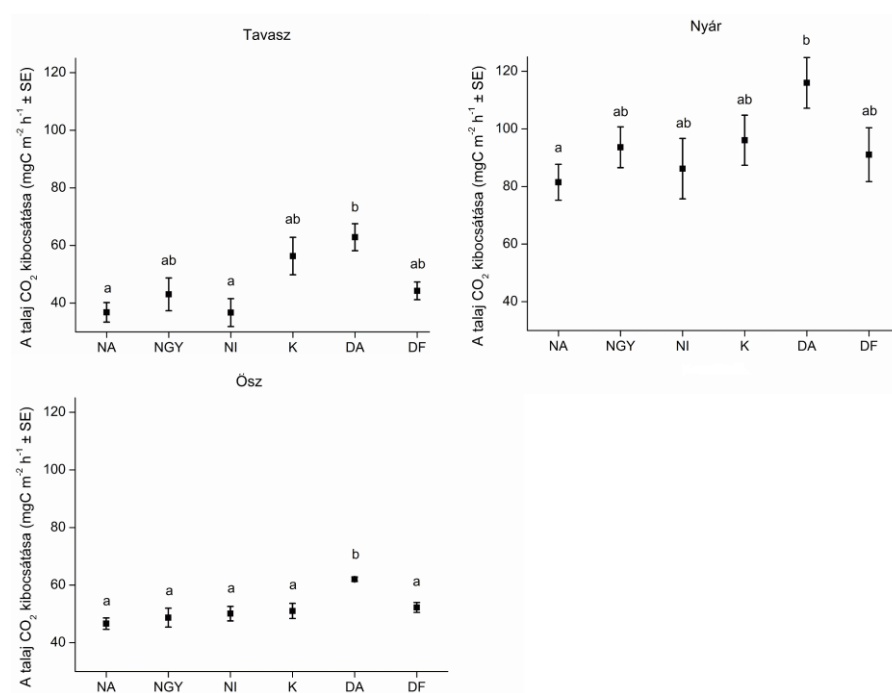
A kísérleti parcellák létrehozását követő második és harmadik évben, a NGY és a NI kezelésű parcellák szén-dioxid kibocsátása magasabb volt a Kontrollhoz viszonyítva. Ennek oka, hogy a parcellák létesítését követő években a parcellák talajában a megmaradó növényi gyökerek bomlásuk során folyamatos tápanyag utánpótlást biztosítottak a mikroorganizmusoknak, azok szén-dioxid kibocsátását fokozták. Másrészt ezen parcellák körülárkolása, valamint az eltávolított növényzet hiányából adódó, transpiráció elmaradás magasabb nedvességtartalmat eredményezett ezeknél a kezeléseknél. Ez további kedvezőbb körülményeket biztosított a lebontó mikrobák tevékenységének (Kotroczó et al. 2008b).

2005-ben már az avarmegvonásos parcellák kibocsátásának aránya csökkent a K és az avarduplázásos parcellákhoz képest (Veres et al. 2015a). A következő évben ez a tendencia folytatódott. A parcellák létrehozása utáni időszakban tapasztalt NGY és NI kezelésű parcellák nagyobb arányú CO₂-kibocsátásának fokozatos csökkenése figyelhető meg, ami a talajban található több éves avar fokozatos lebomlásával magyarázható (Kotroczó et al. 2008b, 2009).

Fekete et al. (2014) azt találta, hogy míg a kezeléseknél önmagában nem volt szignifikáns hatása a CO₂ kibocsátásra 2002-2007 között, addig az évszakoknak szignifikáns hatása volt. A téli hónapokban az avarduplázásos kezelések CO₂ kibocsátása magasabb volt, mint a megvonásos kezelések esetében, valamint a kontroll parcella kibocsátása

magasabb volt a NA és NI kezelésnél. Éves átlagban a CO₂ kibocsátás nem különbözött szignifikánsan a kezelések között.

A korábbi eredményekhez hasonlóan a 2010-2012 közötti időszakban sem tudtunk szignifikáns különbségeket kimutatni a talaj CO₂ kibocsátásában, éves átlagban. Azonban évszakonként vizsgálva az adatokat, 2010-ben szignifikáns különbségek voltak a kezelések között. Tavasszal a DA kezelésen szignifikánsan magasabb volt a CO₂ kibocsátás, mint a NA és NI kezelésen ($p < 0,001$). Nyáron szintén a DA kezelés CO₂ kibocsátása volt szignifikánsan magasabb, mint a NA kezelés ($p < 0,05$). Ősszel szintén a DA különbözött szignifikánsan nemcsak a megvonásos kezelésektől (NA, NGY, NI), hanem a DF kezeléstől és a kontrolltól is ($p < 0,001$) (24. ábra).



24. ábra. A talaj CO₂ kibocsátása 2010-ben (mgC m⁻² h⁻¹ ± SE).

Az eltérő betűk a kezelések közötti szignifikáns különbségeket jelölik ($p < 0,05$; ANOVA és Tukey teszt).

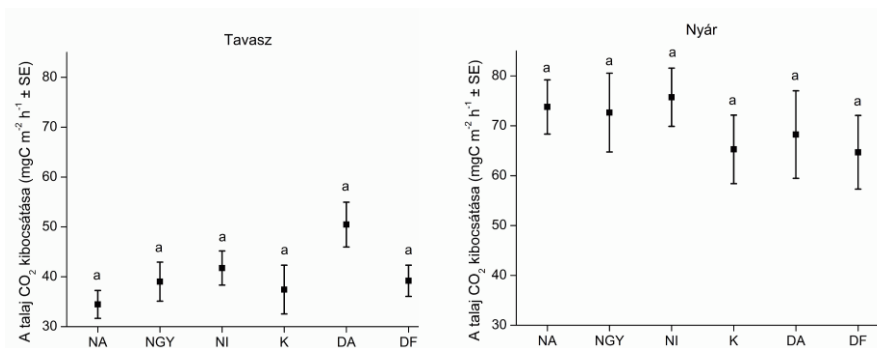
Az avarkezelések hatása a talajlégzésre leginkább a 2010-ben mért talajlégzés értékekben látható. A legalacsonyabb kibocsátásokat a megvonásos parcellákon mértük. Az avarutánpótlás megszűnése

következtében a talajban rendelkezésre álló szerves anyag mennyiség nem volt elegendő ahhoz, hogy a lebontó folyamatokat fenntartsák (Sayer 2006, Fekete et al. 2012). Sulzman et al. (2005) a H. J. Andrews DIRT területen azt találta, hogy a csökkent tápanyag források hatására a rizoszféra mikroorganizmusok tevékenysége is csökkent, nem sokkal a parcellák körülárkolását követően. Síkfőkúton 2010-ben a NA és NI parcellák talajában mértük a legalacsonyabb talajlégzés értékeket. A megvonásos kezelések talajában kevesebb a rendelkezésre álló könnyen bomló C forrás, ahogy ezt a humusz frakciók vizsgálata is mutatta, és így alacsonyabb a talajlégzés értéke is. A talaj könnyen bomló szerves C- tartalma a talaj szerves C- frakciójának legaktívabb része, és ez a könnyen bomló rész nagymértékben változik zavarás és kezelés hatására (Gu et al. 2004, Zou et al. 2005). Crow and Lajtha (2004) azt említi, hogy a lebomlás mértéke lassulhat és így a nehezen bomló C- készlet mennyisége emelkedik a körülárkolt parcellákban.

A DF kezeléseken a talajlégzés értéke közel azonos a K parcellákkal. A föld feletti faavart dupláztuk meg ezeken a parcellákon. A faavar nehezen bontható C forrást jelent, azaz lignint és hemicellulózt, ami a legellenállóbb avar alkotóelem (Steffen et al. 2007). Ezeken a parcellákon a lebomlás lassú és hosszabb időt vesz igénybe a faavar hatásának kimutatása (Harmon et al. 1986). Egy mérsékelt övi tűlevelű erdőben Yano et al. (2005) szerint az avarmanipuláció valamint a szerves anyag készletben és dinamikában bekövetkező változások megjelenése között egy bizonyos időnek kell eltelni, ami a terület jellemzőitől függ. Ezt a lebontás sebessége valamint a talajszemcsék megkötő képessége befolyásolja. A DA kezelés CO₂ kibocsátása 2010-ben mindig magasabb volt a K-hoz képest, ugyan csak ősszel volt a különbség szignifikáns, de tavasszal és nyáron is magasabb talajlégzés értékeket mértünk, hasonlóan Crow et al. (2009) H. J. Andrews DIRT területen végzett vizsgálataihoz. A legmagasabb kibocsátásokat Sulzman et al. (2005) is a megduplázott avar kezelésű parcellákon mérték. Azonban míg nálunk az avarduplázás hatása 10 év után érvényesült és nem is minden évben, addig a H. J. Andrews területen a parcellák kialakítását követően négy évvel már szignifikánsan magasabb kibocsátásokat mértek.

2011-ben és 2012-ben évszakonként vizsgálva a CO₂ kibocsátást, nem tudtunk szignifikáns különbségeket kimutatni a kezelések között (25. és 26. ábra). A 2011 és 2012-es évben nagyon száraz és meleg volt az időjárás. Ilyen körülmények között a mikrobiális aktivitás is mérséklődik, míg 2010-ben a K parcellán az éves átlagos CO₂ kibocsátás 74,75mgC m⁻² h⁻¹ volt, addig 2011-ben 55,99mgC m⁻² h⁻¹ és 2012-ben 57,16mgC m⁻² h⁻¹.

Fekete et al. (2014) korábbi talajlégzés vizsgálataihoz hasonlóan a száraz időszakban a talajnedvesség magasabb volt a gyökér megvonásos kezeléseken, mint a többi kezelésen. A talajlégzés a gyökér megvonásos kezeléseken csak heterotróf lebontásból származik, viszont a talaj CO₂ kibocsátása a száraz időszakban magasabb volt ezeken a kezeléseken, mint a többi kezelés esetében, ahol mind heterotróf és autotróf forrásból származott a talajlégzés. Ezek az eredmények hasonlóak Bowden et al. (1998), Davidson and Janssens (2006), Almagro et al. (2009) eredményeivel.

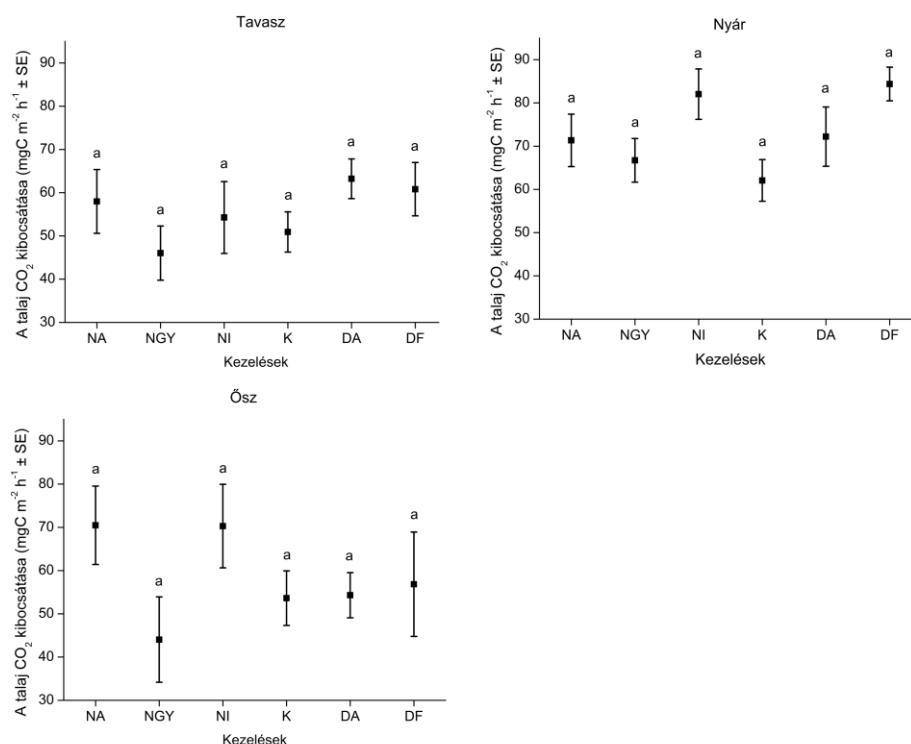


25. ábra. A talaj CO₂ kibocsátása 2011-ben (mgC m⁻² h⁻¹ ± SE).

Az eltérő betűk a kezelések közötti szignifikáns különbségeket jelölik ($p < 0,05$; ANOVA és Tukey teszt).

A magasabb talajhőmérséklet hatására emelkedik a talaj CO₂ kibocsátása, de csak abban az esetben, ha a talajnedvesség tartalom megfelelő a mikrobiális folyamatoknak (Fekete et al. 2014). A száraz időszakban a lebontó mikroorganizmusok tevékenysége, és a tápanyagszállítás is lassabb lesz, így csökkentve a talajlégzést (Sardans and Peñuelas 2005, Füzy et al. 2008, Fekete et al. 2012).

Nagy eltérések mutatkoznak a talaj CO₂ kibocsátásában az általunk vizsgált évek között is. 2010-ben szignifikánsan magasabb kibocsátásokat mértünk, a 2011 és 2012-ben mért értékekhez képest ($p < 0,05$). Ez is azt mutatja, hogy az utóbbi két évben tapasztalt meleg és száraz időjárás hatására csökkent a lebontó mikroorganizmusok tevékenysége, így a talajlégzés is. A megvonásos kezeléseken tapasztalt, a kontrollt enyhén meghaladó talajlégzés értékek valószínűleg a megvonásos kezeléseken tapasztalt magasabb nedvességtartalom következménye.



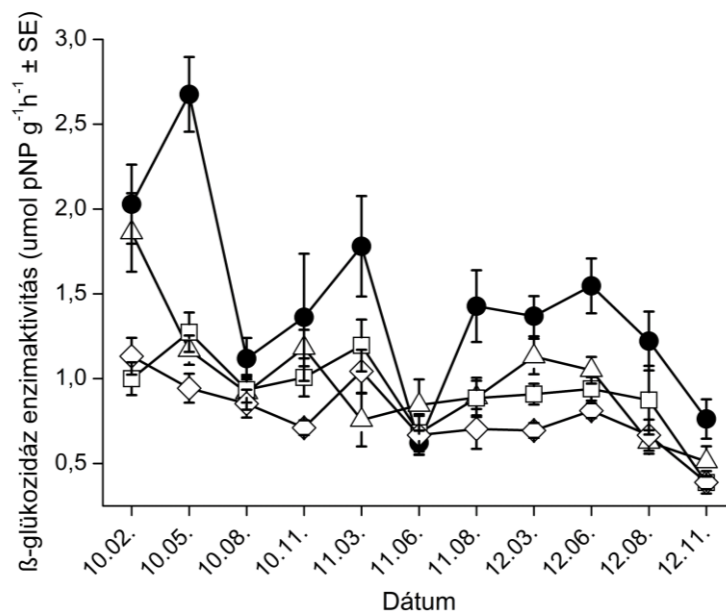
26. ábra. A talaj CO₂ kibocsátása 2012-ben (mgC m⁻² h⁻¹ ± SE).

Az eltérő betűk a kezelések közötti szignifikáns különbségeket jelölik ($p < 0,05$; ANOVA és Tukey teszt).

5.2.6. Az 1,4-β-glükózidáz enzimaktivitás változása

Az 1,4-β-glükózidáz enzimaktivitást 2010 és 2012 között mértük. A különböző kezelések β-glükózidáz enzimaktivitása szignifikánsan eltért a 2010-2012 közötti időszak átlag értékeit tekintve ($p < 0,001$). A K, DA és DF parcellákon szignifikánsan magasabb volt az aktivitás, mint a NA, NGY és NI parcellákon.

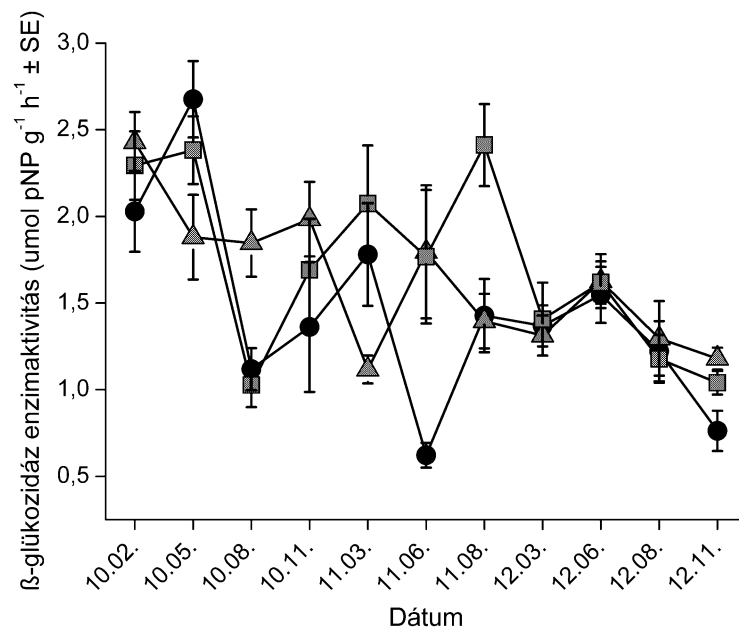
Mind három évben a legalacsonyabb aktivitásokat a megvonásos kezeléseken mértük (27. ábra). A duplázásos kezeléseken a talaj enzimaktivitása magasabb volt a kontrollnál (28. ábra), de a különbségek csak egyes hónapokban voltak szignifikánsak.



27. ábra. A β -glükózidáz enzimaktivitás ($\text{umol pNP g}^{-1} \text{h}^{-1} \pm \text{SE}$) változása a megvonásos kezeléseken 2010-2012 között.

Jelölések: ● – Kontroll, Δ – Nincs Avar, □ – Nincs Gyökér, ◇ – Nincs Input

Korábbi vizsgálataink során azt találtuk, hogy a talaj β -glükózidáz enzimaktivitása, az általunk mért más enzimaktivitásokhoz hasonlóan, a DIRT parcellák kialakítását követő másfél év múlva mutatott szignifikáns különbségeket a kezelések között (Kotroczó et al. 2014). 2002-ben még nem volt szignifikáns különbség a kezelések között, 2003-ban is csak a DF kezelés β -glükózidáz enzimaktivitása volt magasabb a NGY-től. 2004-től már a megvonásos kezelések (NA, NGY, NI) β -glükózidáz enzimaktivitása szignifikánsan alacsonyabb volt a K-tól (Krakomperger et al. 2008, Krakomperger 2010, Veres et al. 2015b).



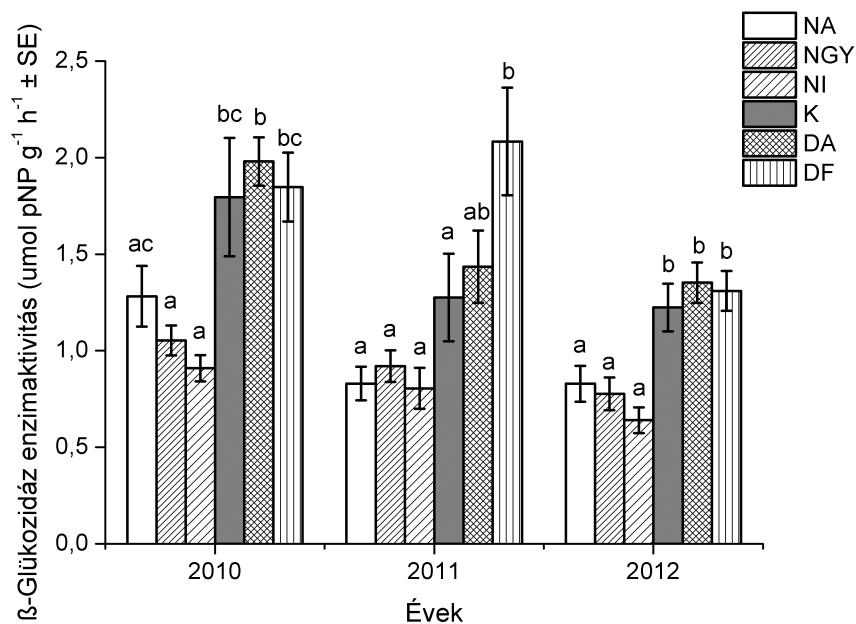
28. ábra. A β -glükózidáz enzimaktivitás ($\text{umol pNP g}^{-1} \text{ h}^{-1} \pm \text{SE}$) változása az avarduplázásos kezeléseken 2010-2012 között.

Jelölések: ● – Kontroll, ▲ – Dupla Avar, ■ – Dupla Fa

Az évek során az aktivitás nagyobb mértékben csökkent a gyökér megvonással, mint a föld feletti avarmegvonással. Ez megegyezik Brant et al. (2006) vizsgálataival, aki három DIRT kutatási területen (H. J. Andrews Experimental Forest, Bousson Experimental Forest és Síkfőkút) vizsgálta a mikrobiális biomasszát és a mikrobiális közösség szerkezetét. Vizsgálataikban kimutatták, hogy mind három kutatási területen a mikrobiális közösségeket legjobban a gyökér megvonás befolyásolta, és kevésbé a föld feletti avarmegvonás. Mind a gyökerek forgalma (turnover) és a gyökerek által kiválasztott anyagok (root exudation) különböző könnyen bomló C-vegyületeket szolgáltatnak a talajban (Gregory 2006). A fák gyökereihez kötődő mikorrhizák is termelnek extracelluláris enzimeket és ezáltal emelik a környező talaj enzimaktivitását is (Colpaert and Van Laere 1996, Smith and Read 2008). A gyökerek lebomlásával együtt a mikorrhiza gombák és rizoszféra mikrobák is eltűnnek, ami jelentős csökkenést okozhat az enzimek aktivitásában (Fekete et al. 2011b). Kotroczo et al. (2008b) korábbi vizsgálataiban a gyökér megvonásos parcellákon alacsonyabb talajlégzést mért, ami szintén azt mutatja, hogy a talaj mikrobiális aktivitása erősen függ a gyökér aktivitástól és a

kapcsolódó ektomikorrhiza-közösség szerkezetétől, amelyekről ismert, hogy fő termelői a β -glükózidáz enzimnek (Conn and Dighton 2000).

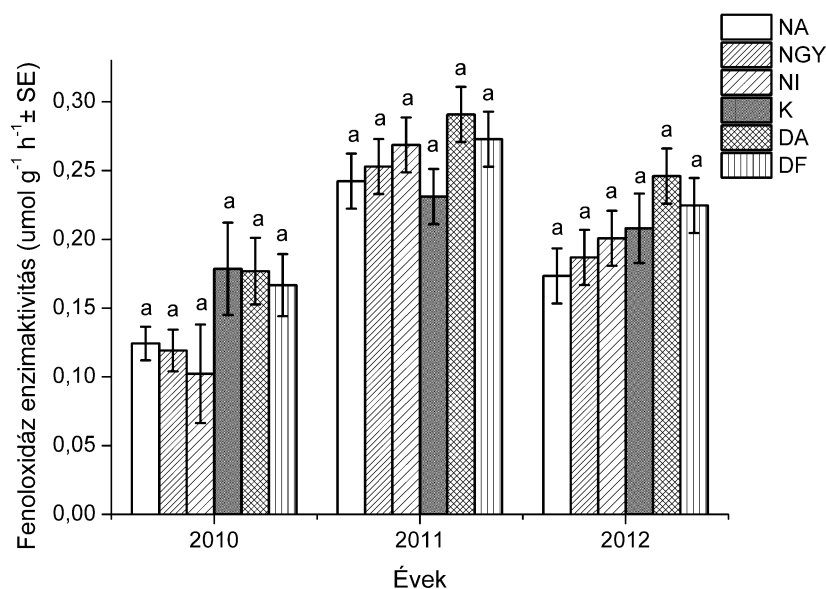
Az általam vizsgált években már mind három megvonásos kezelés β -glükózidáz enzimaktivitása alacsonyabb értékeket mutatott. Míg a duplázásos kezelések (DA, DF) β -glükózidáz enzimaktivitása továbbra sem különbözött szignifikánsan a K-tól (29. ábra). Az avarmegvonásnak tehát jóval nagyobb hatása volt az enzimaktivitásra, mint a megnövelt avarinputnak. Ezt az eredményt támasztják alá Fekete et al. (2011b) vizsgálatai is, aki szintén alacsonyabb enzimaktivitásokat (szacharáz és arilszulfatáz) mért a megvonásos kezeléseken, míg az avarduplázásos kezeléseken a mi eredményeinkkel megegyezően nem tudott szignifikánsan magasabb enzimaktivitást kimutatni.



29. ábra. A β -glükózidáz enzimaktivitás ($\text{umol pNP g}^{-1} \text{h}^{-1} \pm \text{SE}$) változása.
Az eltérő betűk a kezelések közötti szignifikáns különbségeket jelölik ($p < 0,05$; ANOVA és Tukey teszt).

5.2.7. A fenoloxidáz enzimaktivitás változása

A talaj fenoloxidáz aktivitásával kapcsolatban meglehetősen ellentmondó eredményeket kaptunk, amit nehezen lehet értelmezni. 2010-ben és 2012-ben a megvonásos kezelések (NA, NGY, NI) fenoloxidáz aktivitása kisebb, míg 2011-ben kicsivel nagyobb volt a kontrollhoz viszonyítva, a különbségek azonban nem voltak szignifikánsak (30. ábra). A különböző kezelések talaj fenoloxidáz enzimaktivitásában nem tudtunk szignifikáns különbségeket kimutatni ($p > 0,05$) a 2010-2012 közötti időszakban (30. ábra).



30. ábra. A fenoloxidáz enzimaktivitás ($\text{umol g}^{-1} \text{h}^{-1} \pm \text{SE}$) változása.
Az eltérő betűk a kezelések közötti szignifikáns különbségeket jelölik ($p < 0,05$; ANOVA és Tukey teszt).

Ugyancsak nem találtak szignifikáns különbséget a talaj fenoloxidáz aktivitásában a korábbi években sem (Fekete 2009), azaz a különböző kezelések hatására szignifikáns különbségeket nem tudtunk kimutatni még 10 év elteltével sem. Véleményünk szerint ennek az alábbi okai lehetnek:

1. A lignin degradációs termékei, a kisebb-nagyobb lignin fragmentek a humuszosodás folyamatában a humuszanyagokba

beépülhetnek, így a DA és a DF kezelések hatása nem érvényesül eléggé, mivel a bevitt lignin jelentős része beépül a humuszba.

2. A DF kezelés esetében a lignint a faágak hozzáadásával visszük be a parcellába. A faágak viszont nem kerülnek be a talajba, hanem a talaj felszínén maradnak, így a ligninbontást tulajdonképpen a faágakban lévő mikroorganizmusok, gombák végzik (Jakucs és Vajna 2003). A lignin nagy része emiatt be sem kerül a talajba, ezért a DF kezelések hatását, azaz a növekvő fenoloxidáz aktivitást nem lehet kimutatni a talajban. A DF kezelés hatékonyságát a H. J. Andrews Experimental Forest esetében úgy próbálják megnövelni, hogy a hozzáadott faanyagot kb. 5 cm-es darabokra szétaprítják és így adják a talajhoz. Ez a kezelés azonban már nyilvánvalóan nagyon eltér a természetben előforduló valóságos helyzettől.

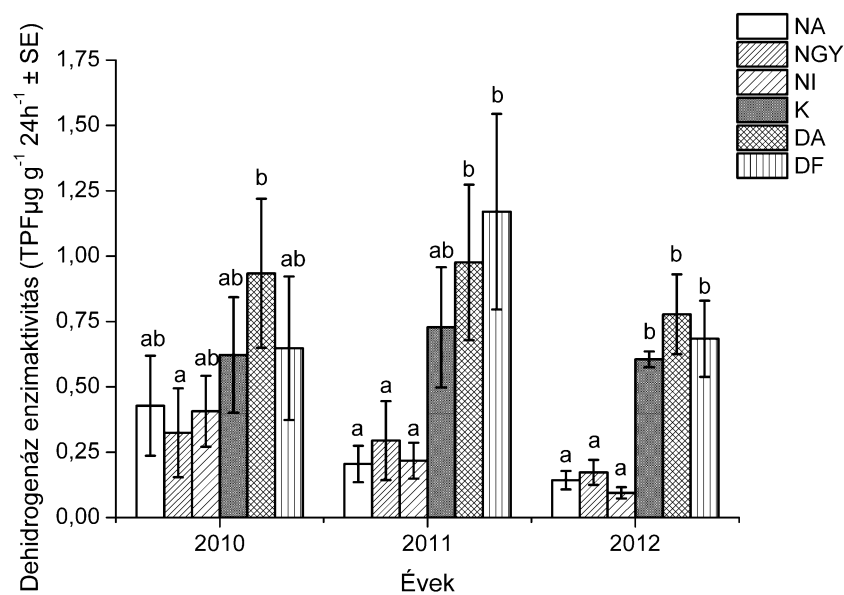
5.2.8. A dehidrogenáz enzimaktivitás változása

A dehidrogenáz enzimaktivitás mérését 2010-ben kezdtük, a parcellák kialakítása után 10 évvel. A különböző kezelések között szignifikánsan eltért ($p < 0,001$) a talaj dehidrogenáz enzimaktivitása 2010 és 2012 között (31. ábra). A K, DA és DF parcellákon szignifikánsan magasabb volt az aktivitás, mint a NA, NGY és NI parcellákon. A K parcellákon mind három évben hasonló dehidrogenáz aktivitás értékeket mértünk, összehasonlítva a kezelt parcellákkal. Időbeli trendet is meg lehet figyelni a dehidrogenáz aktivitás esetében, a megvonásos kezelések enzimaktivitása évről-évre csökkent, ami a csökkent mikrobiológiai aktivitással magyarázható.

Mind három évben a legalacsonyabb aktivitásokat a megvonásos kezeléseken mértük, míg a legmagasabb enzimaktivitások a DA és DF parcellákon voltak. 2010-ben a DA parcellák dehidrogenáz enzimaktivitása volt szignifikánsan magasabb ($p = 0,029$). 2011-ben már mindkét duplázásos kezelés dehidrogenáz enzimaktivitása is szignifikánsan magasabb volt, mint a három megvonásos kezelés enzimaktivitása (NA, NGY és NI) ($p < 0,001$). 2012-ben a duplázásos kezelések és a K mutatták szignifikánsan a legmagasabb enzimaktivitást, ellentétben a megvonásos kezelésekkal, ahol a legalacsonyabb dehidrogenáz aktivitásokat mértük ($p < 0,001$) (Veres et al. 2013). A dehidrogenáz aktivitás a duplázásos kezeléseken magasabb volt a kontrollhoz képest is, de az eredmények nem voltak szignifikánsak.

Miután dehidrogenáz aktivitást csak az élő sejtek mutatnak, így a dehidrogenáz aktivitás tulajdonképpen a talaj mikrobiális aktivitásának a legjobb mutatója. Így pozitív korrelációban áll a talaj baktérium- és

gombaszámával, valamint a talajmikroorganizmusok biomasszájával is (Alef 1995, Wolinska and Stepniewska 2012). Brant et al. (2006) három DIRT kutatási területen (H. J. Andrews Experimental Forest, Bousson Experimental Forest és Síkfőkút) vizsgálta a mikrobiális biomasszát. Síkfőkúton szignifikáns különbségeket találtak a biomasszában a kezelések között. A DF parcellákon nagyobb biomasszát mértek, mint a NGY és NI parcellákon.



31. ábra. A dehidrogenáz enzimaktivitás ($\text{TPF} \mu\text{g g}^{-1} 24\text{h}^{-1} \pm \text{SE}$) változása.
Az eltérő betűk a kezelések közötti szignifikáns különbségeket jelölik ($p < 0,05$; ANOVA és Tukey teszt).

A dehidrogenáz enzimaktivitás nem növekedett szignifikánsan a duplázásos kezeléseken a kontrollhoz képest. Ezek az eredmények megegyeznek a fentebb említett 1,4- β -glükózidáz enzimaktivitásnál mértekkel, valamint Fekete et al. (2007; 2011b) korábbi vizsgálatainak során mért aril-szulfatáz és szacharáz enzimaktivitások és avar lebomlással kapcsolatos eredményeivel is.

Błońska et al. (2013) azt mutatta ki, hogy ha emelkedik a biomassza mennyisége egy területen, akkor nő a talajba jutó szerves anyagok mennyisége is, ez pedig növeli a talaj dehidrogenáz aktivitását. Mamatha et al. (2001) vizsgálatai azt mutatták, hogy a dehidrogenáz aktivitás

magasabb volt a növényzettel borított talajban, legnagyobb mennyiségben a rhizoszférában fordult elő.

A kutatás kezdete óta eltelt 10 év után az avarmegvonásnak erősebb hatása volt a talaj dehidrogenáz enzimaktivitására, mint az avarduplázásnak. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy ha az avarprodukciónak változik ebben az erdei ökoszisztémában, az hatással van a talajban lejátszódó lebontó folyamatokra és tágabb értelemben a tápanyag körforgalomra, valamint a SOM dinamikára is. Ha az avarprodukciónak csökkenni fog, a talaj dehidrogenáz aktivitása is csökkenni fog. Ha az avarprodukciónak emelkedni fog, ez nem lesz olyan drasztikus hatással az enzimaktivitásokra (Veres et al. 2013).

6. Következtetések

A Síkfőkút DIRT parcellák létrehozása óta eltelt tizenkét év vizsgálati eredményei alapján megállapíthatjuk, hogy a talajba jutó avarinput mennyiségének és minőségének a megváltoztatása jelentős hatással van a talaj fizikai- kémiai tulajdonságaira, a talajban lejátszódó biológiai folyamatokra.

Az avarmegvonásos kezelések hatására (NA, NGY, NI) a humuszfrakciók C-tartalma, továbbá a talaj CO₂ kibocsátása, valamint a talajenzimek aktivitása csökkent. Az avarduplázásos kezelések (DA, DF) hatása nem volt olyan jelentős, mint az avarmegvonás hatása.

Ha a jövőben növekedne az erdők avarprodukciója, az nem okozna jelentősebb változást a talajban, kedvező hatása csak több év múlva jelentkezne. Ha azonban az erdők avarprodukciója csökkenne, annak káros következményei lehetnek. A talaj hőingása növekedne, nedvességtartalma, pH-ja csökkenne, a talaj mikrobiális aktivitása csökkenne, ami a talaj termőképességének romlásához vezetne.

Az ILTER DIRT Projectben való részvételünk kutatásaink hatékonyságát jelentős mértékben megnövelte, mivel eredményeinket összehasonlíthatjuk a többi DIRT kutatóhely azonos módszerekkel végzett kutatási eredményeivel, ezáltal szélesebb, általánosabb érvényű összefüggések feltárására nyílik lehetőségünk.

Brant et al. (2006) három DIRT kutatóhelyen (Síkfőkút DIRT Project, Bousson Experimental Forest, H. J. Andrews Experimental Forest) a mikrobiális biomasszát és a mikrobaközösség összetételét vizsgálta és hasonlította össze. Kimutatták, hogy a föld alatti C input elvonásnak nagyobb hatása van a talaj mikrobiális közösségére, mint a föld feletti input elvonásnak. Mind a három kutatási területen a talaj mikrobiális közösségeit legjobban a gyökérmegvonásos kezelés befolyásolta. Ezt a mi kutatási eredményeink is igazolták. A talaj β -glükózidáz és dehidrogenáz aktivitásában az avarmegvonásnak jóval nagyobb hatása volt, mint a megnövelt avarinputnak. A β -glükózidáz enzim esetében az aktivitás kezdetben nagyobb mértékben csökkent a gyökér megvonásos kezeléssel, mint a föld feletti avarmegvonással.

Sulzman et al. (2005) a H. J. Andrews Experimental Forest-en végzett vizsgálatait alapján kimutatta, hogy az avarmegvonás hatására a talajlégzés nem sokkal már a parcellák létesítését követően csökkent. Síkfőkúton az avarmegvonásnak ez a talajlégzést csökkentő hatása a parcellák létesítése után több év múlva jelentkezett. Az avarduplázásos kezelés hatása a talajlégzésre pedig még ennél is később jelentkezett. Ezek

az eredmények jól mutatják, hogy a különböző erdő ökoszisztémák eltérő sebességgel reagálnak a talaj szerves anyag változásaira.

7. Összefoglalás

A Síkfőkút Project komplex bioszféra-kutatást egy hazai átlagos klímazonális cseres-tölgyes erdő hosszú távú ökológiai kutatására 1972-ben indították. A Síkfőkút Project 2000-ben csatlakozott az ILTER DIRT nemzetközi hálózathoz. A DIRT Projectet az avarinput és a talaj szerves anyag képződés bonyolult biológiai és kémiai összefüggéseinek a vizsgálatára dolgozták ki a Wisconsin Egyetemen. Ennek lényege, hogy a talajba jutó avar mennyiségét mesterségesen és tartósan megváltoztatják (növelik illetve csökkentik) majd vizsgálják az így kezelt talajok fizikai-kémiai tulajdonságait, mikrobiológiai aktivitását. Síkfőkúton a Kontroll mellett kétféle avarduplázásos (Dupla Avar, Dupla Fa) és háromféle avarmegvonásos kezelést (Nincs Avar, Nincs Gyökér, Nincs Input) alkalmaztunk, háromszoros ismétlésben. A különböző avarkezelésű parcellák létrehozása óta eltelt 12 év alatt a talajban bekövetkező változásokat tanulmányoztuk.

A síkfőkúti cseres-tölgyes erdőben a 70-es, 80-as és 90-es években tapasztalt fapusztulás ellenére nem csökkent a teljes avarprodukción, sőt kis mértékben növekedett. Ez egyrészt annak köszönhető, hogy a kipusztult *Quercus petraea* egyedek helyét a cserjeszintből felnövő *Acer campestre* egyedek vették át, másrészt szerepet játszott ebben az is, hogy a felmelegedés hatására a fák növekedése felgyorsult, ami különösen a *Quercus cerris* esetében figyelhető meg a legjobban. Ez azt mutatja, hogy a felmelegedő és szárazodó klímához jobban alkalmazkodó fajok terjedése várható. A teljes avarprodukción minőségileg is átalakult, más fajok vették át a meghatározó szerepet.

Feltételezhető, hogy a klímaváltozás hatására a teljes avarprodukción mennyiségében további növekedés várható, ez a produkció-növekedés azonban csak egy bizonyos határig valósulhat meg. Az irodalmi adatok alapján a produktivitás 1-3°C további hőmérséklet-emelkedésig növekedhet tovább, a fellépő csapadékhiány azonban korlátozhatja a fanövekedést és az ezzel járó avarprodukción növekedést (Mátyás és Nagy 2005, Mátyás et al. 2007, Somogyi 2007).

Vizsgálataink alapján kimutattuk, hogy az avartakaró tartós eltávolítása a talaj hőháztartását szélsőséges irányba befolyásolta, növelte a talaj hőingását, továbbá a talaj nedvességtartalmának a csökkenését eredményezte. A dupla avartakaró hőszigetelő hatására a talaj hőmérséklete kiegyenlítettebbé vált, ezáltal a talaj nincs úgy kitéve a szélsőséges időjárási viszonyoknak, mint pl. jelentős lehűlésnek vagy túlzott felmelegedésnek. Az avar mennyiségének változása a talaj pH

értékét is megváltoztatta. Az avarinput csökkentésével a talaj pH értéke savas irányba tolódott el.

Az avarmanipulációs kezelés a talaj humusztartalmát is megváltoztatta. Az avarmegvonásos kezelések hatására a talaj humusz C-tartalma csökkent, míg az avarduplázás hatására emelkedett. Az egyes humuszfrakciók aránya is megváltozott az avarmegvonás hatására. A fulvosavak aránya növekedett a huminsavakkal szemben, ami a talajminőség romlásához vezet. A humuszanyagok mennyiségének csökkenésével a talaj tápanyagtartalma is csökkent.

A talaj CO₂ kibocsátása a kezdeti években a gyökéravar megvonásos kezeléseken volt a legmagasabb, majd a talajban még megmaradt szerves anyagok bomlását követően, az avarmegvonás hatására csökkent a CO₂ kibocsátás. Az avarduplázás hatása jóval később érvényesült; 2010-ben, tíz évvel a kezelések beállítását követően mértünk magasabb CO₂ kibocsátást az avarduplázásos kezeléseken. Míg a legalacsonyabb kibocsátásokat a megvonásos parcellákon mértük.

A különböző talajenzimek eltérő módon reagáltak az avarmegvonásra illetve duplázásra. Tíz év elteltével az avarmegvonásnak és ezzel együtt járó szerves anyag csökkenésnek jóval nagyobb hatása volt az enzimaktivitásokra, mint a megnövelt avarinputnak. A talaj β -glükózidáz és dehidrogenáz aktivitások esetében az avarmegvonás szignifikánsan csökkentette az aktivitást, az avar mennyiségének duplázása azonban nem növelte szignifikánsan az enzimaktivitást. A talaj fenoloxidáz enzimaktivitásában tíz év elteltével sem tudtunk szignifikáns különbségeket kimutatni a kezelések között. Ez elsősorban annak tulajdonítható, hogy a faanyagban található lignin bontása jórészt a talaj felszínén és nem a talajban történik.

Ha a jövőben az avarprodukciónak és ezzel együtt a talajba kerülő szerves anyagok mennyisége csökkenne, akkor ez hatással lesz a talajban lejátszódó lebontó folyamatokra és tágabb értelemben a tápanyag körforgalomra, valamint a SOM dinamikára is; a talaj humusztartalma, a talaj CO₂ kibocsátása, valamint a talajenzimek aktivitása is csökkenne. Ha az avarprodukciónak növekedne, akkor a talajban lejátszódó folyamatokban a megnövekedett szerves anyag bevitel nem okozna olyan gyors és jelentős változásokat, mint az avarprodukciónak csökkenése.

8. Köszönetnyilvánítás

Köszönetemet szeretném kifejezni témavezetőmnek Dr. Tóthmérész Béla, egyetemi tanárnak, hasznos tanácsaiért. Szintén köszönettel tartozom Tóth János Attila ny. egyetemi docensnek értékes szakmai és módszertani tanácsaiért.

Külön köszönettel tartozom Dr. Kotroczó Zsoltnak értékes szakmai tanácsaiért, a kiértékelésben és a szerkesztésben nyújtott segítségével, valamint Dr. Krakomperger Zsoltnak és Dr. Fekete Istvánnak, akik szintén sokat segítettek mind a laboratóriumi és terepi vizsgálatokban. Köszönöm Koncz Csabánénak (Mucinak) a vizsgálatok során nyújtott segítségét, és akinek emberileg is nagyon sokat köszönhetek.

Köszönettel tartozom a DE TTK Ökológia Tanszéknek, hogy munkámban a tanszéki eszközök rendelkezésre bocsátásával segítséget nyújtott.

A teljesség igénye nélkül köszönöm az alábbiakban felsorolt kollégáknak és barátoknak a terepi- és a labormunkák során nyújtott segítségét: Magyaros Kornél, Rácz Barbara, Vasenszki Tamás, Dr. Koncz Gábor, Agócs József, Nánásy Tibor, Dr. Kovács Zsófia Eszter, Dr. Boros Gergely, Kiss Tibor, Soltész Emese, Nagy Ágnes, Kamenyiczki Ildikó.

Köszönet illeti a nemzetközi kutatóhálózat tagjait, akik a DIRT Project alapításánál, a parcellák telepítésénél, valamint a módszerek beállításánál, betanításánál tevékenyen részt vettek síkfőkúti látogatásuk alkalmával: Dr. Kate Lajtha, Dr. Richard D. Bowden, Dr. Bruce Caldwell, Dr. Kristin Vanderbilt, Dr. Knute Nadelhoffer, Dr. Jacqueline A. Aitkenhead-Peterson.

A kutatás a TÁMOP 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 azonosító számú Nemzeti Kiválóság Program – Hazai hallgatói, illetve kutatói személyi támogatást biztosító rendszer kidolgozása és működtetése országos program című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósult meg.

Végül, de nem utolsó sorban szeretném megköszönni férjemnek és szüleimnek, hogy végig mellettem álltak, mert támogatásuk nélkül nem juthattam volna el idáig!

9. Summary

9.1. Introduction

We examined the effects of litter input on litter production and soil dynamic processes in a *Quercetum petraeae-cerris* forest in northeastern Hungary, at the Síkfőkút DIRT (Detritus Input and Removal Treatments) experimental site. Our research in the Síkfőkút DIRT Project (SIK) is part of an international long term network which involves five experimental sites in the USA (H.J. Andrews Experimental Forest, Bousson Experimental Forest, Harvard Forest, University of Michigan Biological Station, Santa Rita) (Nadelhoffer et al. 2004), one in China (Huitong Natural Research Station of Forest Ecosystems) and one in Germany (Universität Bayreuth BITÖK). The main objective of DIRT is to explore how changes in the quality and quantity of detritus inputs affect soil organic matter composition and content (Nadelhoffer et al. 2004).

The main research questions of our study were the followings:

1. How changes the litter production in a long-term period?
2. How effects the litter manipulation on soil temperature, soil moisture and soil pH?
3. How effects the litter manipulation on soil humus fractions?
4. How effects the litter manipulation on soil respiration?
5. How effects the litter manipulation on soil enzyme activities?

9.2. Material and methods

9.2.1. The research area

The Síkfőkút Project was established in 1972 (Jakucs 1973). The long-term research connected to the MAB (Man and the Biosphere) international programs and concentrated on the structure, production and function of the ecosystem. The experimental site is located in the south part of the Bükk Mountains in North Hungary at 320-340 m altitude (N 47°55' E 20°26'). The site has brown forest soils with clay illuviation and the type of the soil according to the FAO Soil Classification is Cambisols

(IUSS WRB 2006, Fekete et al. 2007). The site has *Quercetum petraeae-cerris* community.

Six treatments were established at the Síkfőkút DIRT Project in the autumn of 2000 (Table 1). Each treatment plot is 7 m × 7 m (49 m²), and plots are replicated in triplicate. Annually, 160 kg of aboveground litter is removed from no litter (NL) plots and transferred to double litter (DL) plots, and 17 kg of woody litter is added to double wood (DW) plots. These quantities correspond to the mean annual leaf litter and branch litter input that falls into a 49 m² area (Tóth et al. 1985).

Table 1 DIRT treatments and how they are applied (Síkfőkút, Hungary).

Treatment		Method
Control (CO)		Normal litter inputs are allowed.
No Litter (NL)		Aboveground inputs are excluded from plots. Leaf litter was totally removed by rake. This process was repeated continuously during the year.
No Roots (NR)		Roots are excluded with impenetrable barriers extending from the soil surface to the top of the “C” horizon.
No Inputs (NI)		Combination of No Litter and No Roots treatments.
Double Litter (DL)		Aboveground leaf inputs are doubled by adding litter removed from No Litter plots.
Double Wood (DW)		Aboveground wood inputs are doubled based on measured input rates of woody debris fall.

9.2.2. Methods

During the laboratory analyses we used the standard protocols of LTER sites (Robertson et al. 1999). There were random soil samples from each plot at 15 cm depth with a 2 cm diameter Oakfield soil corer (G-model, Oakfield Apparatus Company, USA). Litter production was measured by 30 plastic boxes of 55.5 × 36.5 cm (0.2 m²) size. The plastic boxes were placed randomly at the research site. The soil temperature was measured hourly in each 18 plots by Onset StowAway[®]TidbiT[®] temperature loggers in 10 cm soil dept. The soil moisture was measured monthly by FieldScout[®] TDR 300 (Time Domain Reflectometer;

Spectrum Technologies Inc., USA) instrument on the field. The soil pH was measured by Testo 206 pH meter. The soil humus fractions were measured by the methods of Tyurin and Kononova (in Hargitai 1988). The soil respiration was measured monthly by Soda Lime method, simultaneously in all 18 plots on each collection date (Raich et al. 1990). The effects of treatments were tested by analysis of variance (ANOVA).

9.3. Results and discussion

9.3.1. Long-term changes of the litter production

We found that the leaf-litter production of *Quercus petraea* trees during the 2003-2010 period was half of that measured earlier (1972-1976), and was significantly higher between 1972 and 1976 than between 2003 and 2010 ($p < 0.001$). This could be explained by the considerable mortality of sessile oak (68%) during the past forty years. Despite of the 16% mortality of *Quercus cerris*, its leaf-litter production did not decrease. Leaf-litter production of *Q. cerris* not only compensated but significantly surpassed its former leaf-litter production in years 2003-2010. Leaf-litter production of *Acer campestre* is nearly five times as much as it was in the present period. In the earlier period *A. campestre* occurred only in the shrub layer, while now it forms a secondary canopy-layer. Leaf-litter production of *Cornus mas* did not differ significantly between the two periods (Kotrocó et al. 2007).

Total leaf-litter production decreased as compared to the present period at Síkfőkút Project site, but differences between the two periods were not significant ($p > 0.05$). The average leaf-litter production was $3532 \text{ kg ha}^{-1}\text{year}^{-1}$ between 2003 and 2010 which is close to the average data ($4064 \text{ kg ha}^{-1}\text{year}^{-1}$) of the years 1972-1976.

Total litter production was higher in the present period (with 1121 kg ha^{-1}) than in the earlier period (1972-1976), but it was not significant. Total litter production includes the leaf-litter productions and branches, crops and debris, too. The quantity of total litter production did not change significantly, but we observed changes in litter quality. *Q. cerris* and *A. campestre* could partly compensate the deficiency of leaf-litter production which resulted from the significant mortality of *Q. petraea*.

9.3.2. The effect of litter manipulation on soil parameters

We found the soil temperature was higher in exclusion treatments (NL, NR, NI) than in the Control during the spring and summer. In these treatments the heat insulation litter layer (NL, NI) was missing and/or the shade effect of plant was also missing (NI, NR), so the soil's warm up was quicker than in other treatments. The highest temperature was measured in NI and the lowest in DL. We found an opposite tendency during the winter. In exclusion treatments (NL, NI), where the heat insulation litter layer was missing, the soil cooled down very fast, the temperature decreased below zero. During the winter the lowest temperature was measured in NL and NI treatments, and the highest in DL. In DL treatments the temperature never fell below zero due to double heat insulation litter layer.

The soil moisture of DL, NL and DW treatments were not different significantly from the Control plots. The soil moisture content was higher in NR and NI treatments, than the other treatments. In these plots, the biggest soil moisture content is a consequence of the missing plant transpiration and trench of plots. The higher moisture content is favorable to degradation of soil organic matter so in these plots the degradation of SOM was fast.

Soil pH decreased in the litter removal plots (NL, NR, NI) presumably because litter removals reduced Ca^{2+} and Mg^{2+} inputs (Tóth et al. 2011, 2013). The decreased soil cation content and decreased SOM content decreased soil buffering capacity, making soils less able to neutralize acidic substances from decomposition (Fekete et al. 2011). Increased detrital inputs in DL and DW treatments increased Ca^{2+} and Mg^{2+} input, which resulted in a higher soil buffering capacity and soil pH (Kotrocó et al. 2014).

Total humus carbon content was the highest in the DL treatments and the lowest in the NL treatments compared to the Control. Additional litter input increases the total humus carbon content of soil, while total humus carbon content of soil decreases as a consequence of litter removal. We observed the same pattern by the mobile humic acids fraction and mobile fulvic acids fraction.

9.3.3. The effect of litter manipulation on soil respiration

We found that season had significant effect on CO_2 release with the highest rates in summer, while treatments had no significant effect. In 2010 CO_2 release was the highest in DL treatments. In autumn 2010 CO_2 release

was in DL treatment significantly higher than in Control and all removal treatments. The lowest CO₂ release was measured in the removal treatments as a consequence of the termination of litter input. Soil organic matter was not sufficient to maintain the decomposition processes (Sayer 2006, Fekete et al. 2012).

In 2011 and 2012 there were no significant differences among treatments. The weather was extremely warm and dry in these years and the soil microbial activity also decreased. We found that soil moisture was a critical controller of soil respiration during the warm and dry periods. During dry periods, soil moisture was higher in the root exclusion plots than in the other treatments. Soil CO₂ emissions during dry periods were larger in these treatments than it was in the other treatments, where both heterotrophic and autotrophic sources contributed to total soil respiration (Fekete et al. 2014, Veres et al. 2015a).

9.3.4. The effect of litter manipulation on enzyme activities

There were significant differences in β -glucosidase activity among treatments. In general, activities were lower in removal treatments (NL, NR, NI) than in the Control or addition treatments (DL, DW). Litter removal had a stronger effect through time on β -glucosidase enzyme activities than did increased litter inputs. In contrast to our initial hypothesis, β -glucosidase activities did not increase significantly with either leaf litter or wood additions. These results together suggest that aboveground detritus, although a significant source of DOC from the O horizon, does not play as significant a role as roots in supplying labile C to the soil microbial community.

There were no significant differences among treatments for soil phenol oxidase enzyme activities for the first 5 years after the establishment of the experimental plots. There were also no significant differences in mean values of phenol oxidase enzyme activities among treatments in the later (2010-2012) period, although the lowest activities were measured in the removal treatments. We did not expect phenol oxidase to respond to detrital manipulations as quickly as β -glucosidase, as the relatively stable nature of lignin should not differ immediately among treatments (Veres et al. 2015b).

Dehydrogenase activities were lower in removal treatments than in the control or addition treatments, and the effect of detritus removal on dehydrogenase activities increased. Similar to our other enzyme activities

results, dehydrogenase activities did not increase significantly with either leaf litter or wood additions (Veres et al. 2013).

10. Irodalom

- Acosta-Martínez V., Cruz L., Sotomayor-Ramírez D., Pérez-Alegria L. (2007): Enzyme activities as affected by soil properties and land use in a tropical watershed. *Applied Soil Ecology*. 35: 35–45.
- Alef K. (1995): Dehydrogenase activity. In: Alef K. and Nannipieri P. (eds.) *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press, San Diego, CA. pp. 228–230.
- Almagro M., López J., Querejeta J.I., Martínez-Mena M. (2009): Temperature dependence of soil CO₂ efflux is strongly modulated by seasonal patterns of moisture availability in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*. 41: 594–605.
- Andreux F.G., Cerri C.C., Eduardo de P., Choné T. (1990): Humus contents and transformations in native and cultivated soils. *The Science of the Total Environment*. 90: 249–265.
- Andrews J.A., Harrison K.G., Matamala R., Schlesinger W.H. (1999): Separation of root respiration from total soil respiration using carbon-13 labeling during freeair carbon dioxide enrichment (FACE). *Soil Science Society of American Journal*. 63: 1429–1435.
- Andrews J.A., Schlesinger W.H. (2001): Soil CO₂ dynamics, acidification, and chemical weathering in a temperate forest with experimental CO₂ enrichment. *Global Biogeochemical Cycles*. 15: 149–162.
- Antal E., Berki I., Justyák J., Kiss Gy., Tar K., Vig P. (1997): a síkfőkúti erdőtársulás hő- és vízháztartási viszonyainak vizsgálata az erdőpusztulás és az éghajlatváltozás tükrében. Debrecen, pp.83.
- Aon M.A., Colaneri A.C. (2001): Temporal and spatial evolution of enzymatic activities and physico-chemical properties in an agricultural soil. *Applied Soil Ecology*. 18: 255–270.
- Archer D., Eby M., Brovkin V., Ridgwell A., Cao L., Mikolajewicz U., Caldeira K., Matsumoto K., Munhoven G., Montenegro A., Tokos K. (2009): Atmospheric Lifetime of Fossil Fuel Carbon Dioxide. *Earth and Planetary Sciences*. 37: 117–134.
- Baldrian P., Snajdr J., Merhautová V., Dobiášová P., Cajthaml T., Valášková V. (2013): Responses of the extracellular enzyme activities in hardwood forest to soil temperature and seasonality and the potential effects of climate change. *Soil Biology and Biochemistry*. 56: 60–68.
- Bartholy J., Pongrácz R. (2007): Regional analysis of extreme temperature and precipitation indices for the Carpathian Basin from 1946 to 2001. *Global and Planetary Change*. 57: 83–95
- Bartholy J., Pongrácz R., Torma Cs. (2010): A Kárpát-medencében 2021-2050-re várható regionális éghajlatváltozás REGCM-szimulációk alapján. In: Csete L. (szerk.): *Klíma-21 füzetek*. 60: 3–13.

- Baruah M., Mishra R.R. (1984): Dehydrogenase and urease activities in rice field soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 16: 423–424.
- Baum C., Leinweber P., Schlichting A. (2003): Effects of chemical conditions in re-wetted peats temporal variation in microbial biomass and acid phosphatase activity within the growing season. *Applied Soil Ecology*. 22: 167–174.
- Béres Cs., Fenyvesi A., Raschi A., Ridder H.W. (1998): Field experiment on water transport of oak trees measured by computer tomography and magnetic resonance imaging. *Chemosphere*. 36: 925–930.
- Berg B., Hannus K., Popoff T., Theander O. (1982): Changes in organic chemical components of needle litter during decomposition. Long-term decomposition in a Scots pine forest I, *Canadian Journal of Botany*. 60: 1310–1319.
- Berg B., Ekbohm G. (1991): Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long term decomposition in a Scots pine forest VII, *Canadian Journal of Botany*. 69: 1449–1456.
- Berki I., Móricz N., Rasztovits E., Vig P. (2007): A bükk szárazság tolerancia határának meghatározása. In: Mátyás Cs., Vig P. (szerk.): *Erdő és klíma V*. NYME Sopron. pp. 213–228.
- Błońska E., Lasota J., Januszek K. (2013): Variability of enzymatic activity in forest Cambisols and Brunic Arenosols of Polish lowland areas. *Soil Science Annual*. 64: 54–59.
- Boone R.D., Nadelhoffer K.J., Canary J.D., Kaye J.P. (1998): Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*. 396: 570–572.
- Borken W., Savage K., Davidson E.A., Trumbore S.A. (2006): Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Change Biology*. 12: 177–193.
- Bowden R.D., Nadelhoffer K.J., Boone R.D., Melillo J.M., Garrison J.B. (1993): Contributions of aboveground litter, belowground litter, and root respiration to total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 23: 1402–1407.
- Bowden R.D., Newkirk K.M., Rullo G.M. (1998). Carbon dioxide and methane fluxes by a forest soil under laboratory-controlled moisture and temperature conditions. *Soil Biology and Biochemistry*. 30: 1591–1597.
- Brant J.B., Myrold D.D., Sulzman E.W. (2006): Root controls on soil microbial community structure in forest soils. *Oecologia*. 148: 650–659.
- Bray J., Gorham R.E. (1964): Litter production in forest of the world. *Advances in Ecological Research*. 2: 101–157.
- Carlisle M.J., Watkinson S.C. (1994): *The Fungi*. Academic Press, NY, pp. 482.
- Chendrayan K., Ahlya T.K., Sethunathan N. (1979): Dehydrogenase and invertase activities of flooded soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 12: 217–273.
- Coleman D.C., Crossley D.A., Hendrix P. (1996): *Fundamentals of Soil Ecology*. Academic Press, New York, NY.
- Colpaert J.V., van Laere A. (1996): A comparison of the extracellular enzyme activities of two ectomycorrhizal and a leaf-saprotrophic basidiomycete colonizing beech leaf litter. *New Phytologist*. 134: 133–141.

- Conn C., Dighton J. (2000): Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry*. 32: 489–496.
- Crow S.E., Lajtha K., Bowden R.D., Yano Y., Brant J.B., Caldwell B.A., Sulzman E.W. (2009): Increased coniferous needle inputs accelerate decomposition of soil carbon in an old-growth forest. *Forest Ecology and Management*. 258: 2224–2232.
- Crow S.E., Lajtha K. (2004): Nitrogen Addition as a Result of Long-term Root Removal Affects Soil Organic Matter Dynamics. *Eos trans. AGU*, (85) 47, Fall Meet. Suppl. Abstract B13B-0221.
- Crow S.E., Swanston C.W., Lajtha K., Brooks J.R., Keirstead H. (2007): Density fractionation of forest soils: methodological questions and interpretation of incubation results and turnover time in an ecosystem context. *Biogeochemistry*. 85: 69–90.
- Csóka Gy., Koltay A., Hirka A., Janik G. (2007): Az aszályosság hatása kocsánytalan tűlgyeseink és bükköseink egészségi állapotára. In: Mátyás Cs., Vig P. (szerk.): *Erdő és klíma V.*, NYME Sopron, pp. 229–239.
- Davidson E.A., Janssens I.A. (2006): Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*. 440: 165–173.
- Davidson E.A., Savage K., Bolstad P., Clark D.A., Curtis P.S., Ellsworth D.S., Hanson P.J., Law B.E., Luo Y., Pregitzer K.S., Randolph J.C., Zak D. (2002): Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*. 113: 39–51.
- Dick R.P. (1997): Soil enzyme activities as integrative indicators of soil health. In: Pankhurst C.E., Doube B.M., Gupta V.V.S.R. (eds.): *Biological Indicators of Soil Health*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 121–156.
- Dilly O., Gnaß A., Pfeiffer E.-M. (2005): Humus accumulation and microbial activities in calcari-epigleyic fluvisols under grassland and forest diked in for 30 years. *Soil Biology and Biochemistry*. 37: 2163–2166.
- Dkhar M.S., Mishra R.R. (1983): Dehydrogenase and urease activities of maize (*Zea mays* L.) field crops. *Plant and Soil*. 70: 327–333.
- Edwards N.T., Norby R.J. (1998): Below-ground respiratory responses of sugar maple and red maple saplings to atmospheric CO₂ enrichment and elevated air temperature. *Plant and Soil*. 206: 85–97.
- Epron D., Le Dantec V., Dunfren E., Granier A. (2001): Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. *Tree Physiology*. 21: 145–152.
- Fekete I., Kotroczó Zs., Varga Cs., Veres Zs., Tóth J.A. (2011a): The effects of detritus inputs on soil organic matter content and carbon-dioxide emission in a Central European deciduous forest. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*. 7: 87–96.
- Fekete, I., Zs. Kotroczó, Cs. Varga, P. T. Nagy, G. Várbíró, R. D. Bowden, J. A. Tóth, K. Lajtha (2014): Alterations in forest detritus inputs influence soil carbon concentration and soil respiration in a Central-European deciduous forest. *Soil Biology and Biochemistry*. 74: 106–114.

- Fekete I., Varga Cs., Halász J., Krakomperger Zs., Krausz E. (2008): Study of litter decomposition intensity in litter manipulative trials in Sikfőkút Cambisols. *Cereal Research Communications*. 36: 1779–1783.
- Fekete I., Varga Cs., Kotroczó Zs., Krakomperger Zs., Tóth J. A. (2007): The effect of temperature and moisture on enzyme activity in Sikfőkút Site. *Cereal Research Communication*. 35: 381–385.
- Fekete I., Varga Cs., Kotroczó Zs., Tóth J. A., Várbíró G. (2011b): The relation between various detritus inputs and soil enzyme activities in a Central European deciduous forest. *Geoderma*. 167–168: 15–21.
- Fekete I., Kotroczó Zs., Varga Cs., Hargitai R., Townsend K., Csányi G., Várbíró G. (2012): Variability of organic matter inputs affects soil moisture and soil biological parameters in a European detritus manipulation experiment. *Ecosystems*. 15: 792–803.
- Fekete I. (2009): Avarkezelések hatása a síkfőkúti DIRT parcellák talajainak mikrobiális aktivitására és szerves anyag tartalmára. Egyetemi doktori értekezés. Debrecen. pp 37.
- Field C.B., Raupach M.R. (ed.) (2004): The global carbon cycle: integrating humans, climate, and the natural world. Island Press, Washington, D.C., pp. 529.
- Frank T., Malkomes H.P. (1993): Influence of temperature on microbial activities and their reaction to the herbicide Goltix in different soils under laboratory conditions. *Zentralblatt für Mikrobiologie*. 148: 403–412.
- Führer E. (1995): A klímaváltozás és a szénforgalom összefüggése az erdőgazdálkodásban. *Biotechnológia és Környezetvédelem*.
- Fülek Gy., Filep Gy. (1999): A talaj szerves anyagai. In: Stefanovits P. (szerk.): Talajtan, Mezőgazda Kiadó, Budapest. pp. 71–85.
- Füzy A., Bíró B., Tóth T. (2008): Drought, but not salinity determines the apparent effectiveness of halophytes colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Plant Physiology*. 165: 1181–92.
- Galbraith S.L., Martin W.H. (2005): Three decades of overstory and species change in a mixed mesophytic forest in eastern Kentucky. *Castanea*. 70: 115–128.
- Gálos B., Lorenz Ph., Jacob. D. (2007): Klímaváltozás – szélsőségesebbé válnak száraz nyaraink a 21. században? In: Mátyás Cs., Vig P. (szerk.): Erdő és klíma V. NYME Sopron. pp. 57–67.
- Gregory P.J. (2006): Plant Roots: Growth, Activity and Interaction with Soils. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK pp. 216.
- Grogan P. (1998): CO₂ flux measurement using soda lime: correction for water formed during CO₂ adsorption. *Ecology*. 79: 1467–1468.
- Gu L., Post W.M., King A.W. (2004): Fast labile carbon turnover obscures sensitivity of heterotrophic respiration from soil to temperature: a model analysis. *Global Biogeochemical Cycles*. 18.
- Halász J.L. (2009): Hulladéklerakók mikrobiológiai szempontú jellemzése. Egyetemi doktori értekezés. Debrecen. pp. 28.

- Halász J.L., Kotroczó Zs., Krausz E., Tóth M.D., Balázs S. (2011): Effect of pollution in the flora, microflora and soil enzyme activities near to the Upper-Tisza. *Studia Universitatis "Vasile Goldiş", Seria Ştiinţele Vieţii*. 21: 803–811.
- Hanson P.J., Edwards N.T., Garten C.T., Andrews J.A. (2000): Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*. 48: 115–146.
- Hargitai L. (1988): A talaj szerves anyagának meghatározása és jellemzése. In: Buzás I. (szerk.): *Talaj- és agrokémiai vizsgálati módszerek* 2., Mezőgazdasági Kiadó, Budapest. pp. 158–163.
- Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline, S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkamper G.W., Cromack K. J.R., Cummins K.W. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*. 15: 133–137.
- Haszpra L. (2004): Üvegházhatás, üvegházgázok. *Természet Világa*. II. különszám, pp. 21–24.
- Hayes M.H.B., Clapp C.E. (2001): Humic substances: considerations of compositions, aspects of structure, and environmental influences. *Soil Science*. 166: 723–737.
- Haynes R. (2000): Labile organic matter as an indicator of organic matter quality in arable and pastoral soils in New Zealand. *Soil Biology and Biochemistry*. 32: 211–219.
- He Y., Chen C., Xu Z., Williams D., Xu J. (2009): Assessing management impacts on soil organic matter quality in subtropical Australian forests using physical and chemical fractionation as well as ¹³C NMR spectroscopy. *Soil Biology and Biochemistry*. 41: 640–650.
- Hevesi A. (1985): Geomorphology, geological structure. In: Jakucs (ed.): *Ecology of an oak forest in Hungary. Results of „Sikfőkút Project”* 1. Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 15–16.
- Hofrichter M. (2002): Review: Lignin conversion by manganese peroxidase (MnP). *Enzyme and Microbial. Technology*. 30: 454–466.
- Horwath W.R., Pregitzer K.S., Paul E.A. (1994): C-14 allocation in tree soil systems. *Tree Physiology*. 14: 1163–1176.
- Incerti G., Bonanomi G., Giannino F., Rutigliano F.A., Piermatteo D., Castaldi S., De Marco A., Fierro A., Fioretto A., Maggi O., Papa S., Persiani A.M., Feoli E., De Santo A. V., Mazzoleni S. (2011): Litter decomposition in Mediterranean ecosystems: Modelling the controlling role of climatic conditions and litter quality. *Applied Soil Ecology*. 49: 148–157.
- IPCC (2007): Summary for Policymakers. In: *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., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M.Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- IPCC (2013): Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2013. The Physical Science Basis. Working Group I. Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

- IUSS Working Group WRB. (2006): World reference base for soil resources. A framework for international classification, correlation and communication. World Soil Resources Reports No. 103. FAO, Rome
- Jakucs P. (1973): „Síkfőkút Project”. Egy tölgyes ökoszisztéma környezetbiológiai kutatása a bioszféra-program keretén belül. Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Tudományok Osztályának Közleményei. 16: 11–25.
- Jakucs P. (1985): Aims and preparation of research. In: Jakucs P. (ed.) Ecology of an Oak Forest in Hungary. Result of "Síkfőkút Project". Akadémiai Kiadó, Budapest, 1985.
- Jakucs E., Vajna L. (2003): Mikológia. Agroiinform Kiadó és Nyomda Kft. pp. 143–145.
- Járó Z. (1958): Alommennyiségek a magyar erdő egyes típusaiban. Erdészettudományi közlemények. 1: 151–162.
- Jenkinson D.S., Rayner J.H. (1977): The turnover of soil organic matter in some of the Rothamsted classical experiments. Soil Science. 123: 298–305.
- Jensen, (1974): Decomposition of Angiosperm tree leaf litter. In: Dickinson C.H. and Pugh G.J.F. (eds). Biology of plant litter decomposition. Academic Press. London and New York. 1: 69–104.
- Jolánkai M., Láng I., Csete L. (2004): Hatások és alkalmazkodás. Természet Világa. II. különszám. pp. 16–18.
- Kamenyiczki I. (2011): Egy cseres-tölgyes avarprodukciója a Síkfőkút Project területén. Szakdolgozat. Nyíregyházi Főiskola, Nyíregyháza, pp. 19–24.
- Kandeler E. (1996): Nitrate. In: Schinner F., Öhlinger R., Kandeler E., Margesin R. (eds). Methods in soil biology. Springer. Berlin Heidelberg New York. pp. 408–410.
- Kárársz I. (2001): A síkfőkúti erdő cserjeszintjének strukturális változásai. In: Borhidi A. és Botta-Dukát Z. (szerk.) Ökológia az ezredfordulón I., MTA, Budapest, pp. 213–221.
- Kárársz I., Szabó E., Korcsog R. (1987): A síkfőkúti tölgyes cserjeszintjének strukturális változásai 1972 és 1983 között. I. Egyedszám, sűrűség, diverzitás, borítás és a méretek változása. – Acta Academiae Paedagogicae Agriensis. 18: 51–80.
- Ke X., Winter K., Filser J. (2005): Effects of soil mesofauna and farming management on decomposition of clover litter: a microcosm experiment. Soil Biology and Biochemistry. 37: 731–738.
- Killam K. (1994): Soil Ecology. Cambridge Press, New York, pp. 24–28.
- King J.S., Pregitzer K.S., Zak D.R., Sober J., Isebrands J.G., Dickson R.E., Hendrey R., Karnosky D.F. (2001): Fine-root biomass and fluxes of soil carbon in young stands of paper birch and trembling aspen as affected by elevated atmospheric CO₂ and tropospheric O₃. Oecologia. 128: 237–250.
- Koncz G., Papp M., Matus G., Török P., Kotrocó Zs., Krakomperger Zs., Tóth J.A. (2008): Egy észak-magyarországi cseres-tölgyes erdő magkészlete és struktúrájának változása 1973 óta. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében VIII. Gödöllő, Kitaibelia XIII/1. pp. 112.
- Kotrocó Zs., Krakomperger Zs., Papp M., Bowden R.D., Tóth J. A. (2005): Thirty-one years of change in vegetation composition of a Central European oak forest at the Síkfőkút ILTER. The Ecological Society of America (ESA) 90th Annual Meeting

- held jointly with the IX International Congress of Ecology (INTECOL). August 7-12, 2005, Montreal, Québec, Canada. pp. 348.
- Kotrocó Zs., Krakomperger Zs., Koncz G., Papp M., Bowden R.D., Tóth J.A. (2007): A Síkfőkúti cseres-tölgyes fafaj összetételének és struktúrájának hosszú-távú változása. *Természetvédelmi Közlemények*. 13: 93–100.
- Kotrocó Zs., L. Halász J., Krakomperger Zs., Fekete I., D. Tóth M., Vincze Gy., Varga Cs., Balázs S., Tóth J.A. (2008a): Erdőtalaj szerves-anyag mennyiségének változása avarmanipulációs kísérletek hatására (Síkfőkút Project). *Talajvédelem* Különszám. pp. 431–440.
- Kotrocó Zs. (2009): Erdőtalaj szén-dioxid kibocsátása és szerves anyag dinamikája avarmanipulációs kísérletekben. (Síkfőkút DIRT Project). Egyetemi doktori értekezés. Debrecen. pp. 45–48.
- Kotrocó Zs., Fekete I., Tóth J.A., Tóthmérész B., Balázs S. (2008b): Effect of leaf- and root-litter manipulation for carbon-dioxide efflux in forest soil. *Cereal Research Communications*. 36: 663–666.
- Kotrocó Zs., Veres Zs., Fekete I., Papp M., Tóth J.A. (2012): Effects of Climate Change on Litter Production in a Quercetum petraeae-cerris Forest in Hungary. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*. 8: 31–38.
- Kotrocó Zs., Krakomperger Zs., Veres Zs., Vasenszki T., Halász J.L., Koncz G., Papp M., Tóth J.A. (2009): Talajlégzés vizsgálatok tartamhatású avarmanipulációs modellkísérletben. *Természetvédelmi Közlemények*. 15: 328–337.
- Kotrocó Zs., Veres Zs., Fekete I., Krakomperger Zs., Tóth J.A., Lajtha K., Tóthmérész B. (2014): Soil enzyme activity in response to long-term organic matter manipulation. *Soil Biology and Biochemistry*. 70: 237–243.
- Kovács-Láng E., Herodek S., Tóth J.A. (1998): LTER in Hungary. – In: *The International Long Term Ecological Research Network*. Compiled by the US LTER Network Office Albuquerque New Mexico, pp. 38–43.
- Kovács-Láng E., Herodek S., Tóth J.A. (2000): Long Term ecological Research in Hungary. – In: Gosz, J.R., French, C. (eds): *The International Long Term Ecological Research Network. Perspectives from Participating Networks*. US LTER Network Office Albuquerque, New Mexico, pp. 38–40.
- Kögel-Knabner I. (2002): The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*. 34: 139–162.
- Krakomperger Zs. (2010): Avarinput hatása a talaj elemtartalmára és a talaj enzimek aktivitására (Síkfőkút DIRT Project). Egyetemi doktori értekezés. Debrecen. pp. 13.
- Krakomperger Zs., Tóth J.A., Varga Cs., Tóthmérész B. (2008): The effect of litter input on soil enzyme activity in an oak forest. *Cereal Research Communications*. 36: 323–326.
- Kumar S., Chaudhuri S., Maiti S.K. (2013): Soil Dehydrogenase Enzyme Activity in Natural and Mine Soil - A Review. *Middle-East Journal of Scientific Research*. 13: 898–906.
- Kuzyakov Y. (2006): Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology and Biochemistry*. 38: 425–448.

- Lellei-Kovács E. (2011): Talajlélegzés vizsgálata a kiskunsági homoki erdőössztyepp ökoszisztémában. Doktori értekezés. Vácrátót. pp. 3.
- Liu L., King J.S., Booker F.L., Giardina C.P., Allen H.L., Hu S. (2008): Enhanced litter input rather than changes in litter chemistry drive soil carbon and nitrogen cycles under elevated CO₂: a microcosm study. *Global Change Biology*. 15: 441–453.
- Makoi J.H.J.R., Ndakidemi P.A. (2008): Selected soil enzymes: Examples of their potential roles in the ecosystem. *African Journal of Biotechnology*. 3: 181–191.
- Mamatha G., Jayanthi S., Bagyaraj D.J., Suresh C.K. (2001): Microbial and enzymatic analysis from sandal root zone soil growing in red sandy loam. *Indian Journal of Microbiology*. 41: 219–221.
- Mátyás Cs., Nagy L. (2005): Genetic potential of plastic response to climate change. *Tag. Ber., Forum Genetik und Wald*, (ed. M. Konnert) Teisendorf, pp. 55–69.
- Mátyás Cs. (2006): Migratory, genetic and phenetic response potential of forest tree populations facing climate change. *Acta Silvatica et Lignaria*. 2: 33–46.
- Mátyás Cs., Nagy L., Ujváriné J.É. (2007): Klimatikus stressz és a fafajok genetikai válaszreakciója az elterjedés szárazsági határán: elemzés és előrejelzés. In: Mátyás Cs., Vig P. (szerk): *Erdő és klíma V*. NYME Sopron, pp 241–255.
- Mázsa K., Kotrocó Zs., Horváth F., Aszalós R., R. D. Bowden, Bölöni J., Krakomperger Zs., Papp M. és Tóth J. A. (2007): A tölgypusztulás hosszútávú következményei a Síkfőkút Projekt és a Vár-hegy erdőrezervátum faállomány-szerkezetében. In Lakatos F.-Varga D. (szerk.) *Erdészeti, Környezettudományi, Természetvédelmi és Vadgazdálkodási Tudományos Konferencia (EKTV-TK) 2007. december 11. Sopron*, pp. 122–123.
- McCarthy G.W., Siddaramappa R., Reight R J., Coddling E.E., Gao G. (1994): Evaluation of coal combustion by products as soil liming materials: their influence on soil pH and enzyme activities. *Biology and Fertility of Soils*. 17: 167–172.
- McDonald R.I., Peet R.K., Urban D.L. (2002): Environmental correlates of oak decline and red maple increase in the North Carolina Piedmont. *Castanea*. 67: 84–95.
- McGill W.B. (1996): Review and classification of ten soil organic matter (SOM) models. In: Smith U.J. (ed.) *Evaluation of Soil Organic Matter Models*. Springer, Berlin, pp. 111–132.
- McKeague J.A., Cheshire M.V., Andreux F. Berthelin J. (1986): Organo-mineral complexes in relation to pedogenesis. In: Huang P.M, Schnitzer M. (ed.) *Interactions of Soil Minerals with Natural Organics and Microbes*, SSSA special publication, Madison, pp. 549–592.
- McLaren A.D. (1975): Soil as a system of humus and clay immobilised enzymes. *Chemica Scripta*. 8: 97–99.
- Millard P., Midwood A.J., Hunt J.E., Barbour M.M., Whitehead D. (2010): Quantifying the contribution of soil organic matter turnover to forest soil respiration, using natural abundance $\delta^{13}\text{C}$. *Soil Biology and Biochemistry*. 42: 935–943.
- Misik T., Kárász I. (2008): A Síkfőkúti cseres-tölgyes erdő cserjeszintjének fiziognómiai struktúra változásai a klímaváltozás tükrében. *A Magyar Biológiai Társaság XXVII. Vándorgyűlése, 2008. szeptember 25-26. pp. 153–157.*

- Misik T., Varga K., Veres Zs., Kárász I., Tóthmérész B. (2013): Long-term response of understorey cover, basal area and diversity to stand density in a mixed oak forest on the Síkfőkút plot in Hungary. *Journal of Forest Science* 8: 319–327.
- Nabuurs G.J., Pussinen A., Karjalainen T., Erhard M., Kramer K. (2002): Stemwood volume increment changes in European forests due to climate change – a simulation study with the EFISCAN model. *Global Change Biology*. 8: 304–316.
- Nadelhoffer K., Boone R., Bowden R.D., Canary J., Kaye J., Micks P., Ricca A., McDowell W., Aitkenhead J. (2004): The DIRT experiment. In: Foster D.R., Aber D.J. (ed.): *Forests in Time*. Yale Univ. Press, Michigan.
- Nagy L. (1985): Weather conditions in the sample area during the research period. In: Jakucs (ed.): *Ecology of an oak forest in Hungary Results of „Síkfőkút Project” I*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 58–103.
- Nannipieri P., Kandeler E., Ruggiero P. (2002): Enzyme activities and microbiological and biochemical processes in soil. In: Burns R.G. and Dick R.P. (ed.) *Enzymes in the Environment: Activity, Ecology, and Applications*. Marcel Dekker, New York. pp. 1–33.
- Neilson G.A., Hole F.D. (1963): A study of the natural processes of incorporation of organic matter into soil in the University of Wisconsin Arboretum. *Wisconsin Academy Review*. 52: 231–227.
- Noble A.D., Randall P.J. (1999): Alkalinity effects of different tree litters incubated in an acid soil of N.S.W., Australia. *Agroforestry Systems*. 46: 147–160.
- Noble A.D., Zenneck I., Randall P.J. (1996): Leaf litter ash alkalinity and neutralisation of soil acidity. *Plant and Soil*. 179: 293–302.
- Nowacki J.G., Abrams D.M. (2008): The demise of fire and “Mesophication” of forests in the Eastern United States. *Bioscience*. 58: 123–138.
- Papp M. (2001): Változások a lágy szárú növényzetben a síkfőkúti cseres-tölgyes erdőben és környékén 25 év távlatában. In: Borhidi Attila és Botta-Dukát Zoltán (szerk.): *Ökológia az ezredfordulón I*. MTA, Budapest. pp. 223–230.
- Papp M., Koncz G., Kotroczó Zs., Krakomperger Zs., Matus G., Tóth J.A. (2006): Cseres-tölgyes erdő lágyszárú szintjének hosszútávú vizsgálata. *Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében VII.*, Debrecen, Kitaibelia 11: 71.
- Papp S. (1985): Soil of Bükkalja. In: Jakucs (ed.): *Ecology of an oak forest in Hungary. Results of „Síkfőkút Project” I*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 16–19.
- Parton W.J., Brookes P.C., Coleman K., Jenkinson D.S. (1987): Dynamics of C, N, S, and P in grassland soils: a model. *Biogeochemistry*. 5: 109–131.
- Pregitzer K.S., Burton A.J., King J.S., Zak D.R. (2008): Soil respiration, root biomass, and root turnover following long-term exposure of northern forests to elevated atmospheric CO₂ and tropospheric O₃. *New Phytologist*. 180: 153–161.
- Raich J.W., Nadelhoffer K.J. (1989): Belowground carbon allocation in forest ecosystems: *Global Trends in Ecology*. 70: 1346–1354.
- Raich J.W., Potter C.S., Bhagawati D. (2002): Interannual variability in global soil respiration 1980-94. *Global Change Biology*. 8: 800–812.
- Raich J.W., Tufekcioglu A. (2000): Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry*. 48: 71–90.

- Raich J.W., Bowden R.D., Steudler P.A. (1990): Comparison of two static chamber techniques for determining carbon dioxide efflux from forest soils. *Soil Science Society of America Journal*. 54: 1754–1757.
- Rey A., Pegoraro E., Tedeschi V., De Parri I., Jarvis P.G., Valentini R. (2002): Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology*. 8: 851–866.
- Robertson G.P., Bledsoe C.S., Coleman D.C. and Sollins P. (ed.) (1999): *Standard Soil Methods for Long Term Ecological Research*. Oxford University Press, New York.
- Robinson D., Scrimgeour C.M. (1995): The contribution of plant C to soil CO₂ measured using d13C. *Soil Biology and Biochemistry*. 27: 1653–1656.
- Rogers D.A., Rooney T.P., Olson D., Waller D.M. (2008): Shifts in Southern Wisconsin forest canopy and understory richness, composition, and heterogeneity. *Ecology*. 89: 2482–2492.
- Sardans J., Penñelas J., Estiarte M. (2008): Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland. *Applied Soil Ecology*. 39: 223–235.
- Sardans J., Penñelas J. (2005): Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* (L.) forest. *Soil Biology and Biochemistry*. 37: 455–461.
- Sayer E.J. (2006): Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*. 81: 1–31.
- Schimel D. (1995): Terrestrial ecosystems in the carbon cycle. *Global Change Biology*. 1: 77–91.
- Schlesinger W.H. (1977): Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 8: 51–81.
- Schlesinger W.H. (1990): Evidence from chronosequence studies for low carbon-storage potential of soils. *Nature*. 348: 232–234.
- Silver W.L., Miya R.K. (2001): Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia*. 129: 407–419.
- Sinsabaugh R.L., Lauber C.L., Weintraub M.N., Ahmed B., Steven S.D., Allison D., Crenshaw C., Contosta A.R., Cusack D., Frey S., Gallo M.E., Gartner T.B., Hobbie S.E., Holland K., Keeler B.L., Powers J.S., Stursova M., Takacs-Vesbach C., Waldrop M.P., Wallenstein M.D., Zak D.R., Zeglin L.H. (2008): Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*. 11: 1252–1254.
- Sinsabaugh R.L., Klug M.J., Collins H.P., Yeager P.E., Petersen S.O. (1999): Characterizing Soil Microbial Communities. In: Robertson G.P., Bledsoe C.S., Coleman D.C., Sollins P. (ed.) 1999: *Standard Soil Methods for Long Term Ecological Research*. Oxford University Press. New York, pp. 318–348.
- Six J., Conant R.T., Paul E.A., Paustian K. (2002): Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil*. 241: 155–176.
- Smith J.U., Smith P., Monaghan R., McDonald A.J. (2002): When is a measured soil organic matter fraction equivalent to a model pool? *European Journal of Soil Science*. 53: 405–416.

- Smith S.E., Read D. (2008): Mycorrhizal Symbiosis, 3rd edn. Academic Press is an imprint of Elsevier, New York, London, pp. 365.
- Solberg B., Moiseyev A., Kallio A.K. (2003): The economic impacts of accelerating forest growth in Europe. *Forest Policy and Economics*. 5: 157–171.
- Sollins P., Glassman C., Paul E.A., Swanston C., Lajtha K., Heil J.W., Elliot E.T. (1999): Soil Carbon and Nitrogen: Pools and Fractions. In: Robertson G.P., Coleman D.C., Bledsoe C.S., Sollins P. (ed.) 1999: *Standard Soil Methods for Long-term Ecological Research*. Oxford University Press. New York, pp. 89–105.
- Somogyi Z., Horváth B. (2006): Az 1930 óta telepített erdők szénlekötéséről. *Erdészeti Lapok CXLI*. 9: 257–260.
- Somogyi Z. (2008): Recent trends of tree growth in relation to climate change in Hungary. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*. 4: 17–27.
- Somogyi Z. (2007): A klíma, a klímaváltozás és a fanövekedés néhány összefüggéséről. In: Mátyás Cs., Vig P. (szerk): *Erdő és klíma V*. NYME Sopron. pp. 281–294.
- Slepetiene A., Slepetys J. (2005): Status of humus in soil under various long-term tillage systems. *Geoderma* 127: 207–215.
- Spycher G., Sollins P., Rose S. (1983): Carbon and nitrogen in the light fraction of a forest soil: vertical and distribution and seasonal patterns. *Soil Science*. 135: 79–87.
- Stefanovits P. (1985): Soil contents of the forest. In: Jakucs, P. (ed.) *Ecology of an Oak Forest in Hungary. Results of „Síkfőkút Project” I*. Akadémiai Kiadó. Budapest, pp. 50–57.
- Steffen K.T., Cajthaml T., Snajdr J., Baldrian P. (2007): Differential degradation of oak (*Quercus petraea*) leaf litter by litter-decomposing basidiomycetes. *Research in Microbiology*. 158: 447–455.
- Steffen K.T., Hofrichter M., Hatakka A. (2000): Mineralisation of ¹⁴C-labelled synthetic lignin and ligninolytic enzyme activities of litter-decomposing basidiomycetous fungi. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 54: 819–825.
- Sulzman E.W., Brant J.B., Bowden R.D., Lajtha K. (2005): Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest. *Biogeochemistry*. 73: 231–256.
- Szabó I.M. (1986): *Az általános talajtan biológiai alapjai*. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
- Szalai S. (2004): Igazolják-e a felmelegedést a megfigyelt adatok? *Természet Világa* II. különszám. pp. 48–50.
- Szegi J. (1979): *Talajmikrobiológiai vizsgálati módszerek*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, pp. 257.
- Tama N.F.Y., Wong Y.S., Lan C.Y., Wang L.N. (1998): Litter production and decomposition in a subtropical mangrove swamp receiving wastewater. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 226: 1–18.
- Tanácsok Közlönye (1976): Az Országos Természetvédelmi Hivatal Elnöke 8/1976. OTVH számú határozata. (Tanácsok Közlönye 1976. június 26. XXV/27. sz.)

- Taylor J.P., Wilson B., Mills M.S., Burns R.G. (2002): Comparison of microbial numbers and enzymatic activities in surface soils and subsoils using various techniques. *Soil Biology and Biochemistry*. 34: 387–401.
- Thalmann A. (1968a): Zur Methodik der Bestimmung der Dehydrogenaseaktivität im Boden mittels Triphenyltetrazoliumchlorid (TTC). *Landwirtschaftliche Forschung*. 21: 249–258.
- Thalmann A. (1968b): Dehydrogenase activity. In: Alef K. and Nannipieri P. (ed.) (1995): *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press Ltd. 228–230.
- Tian L., Dell E., Shi W. (2010): Chemical composition of dissolved organic matter in agroecosystems: Correlations with soil enzyme activity and carbon and nitrogen mineralization. *Applied Soil Ecology*. 46: 426–435.
- Tombácz E. (2002): Humuszanyagok a környezeti rendszerekben. *Magyar Kémikusok Lapja*. 57: 306–313.
- Tóth J.A., Papp M., Krakomperger Zs., Kotrocó Zs. (2006): A klímaváltozás hatása egy cseres-tölgyes erdő stukturájára (Síkfőkút Project). A globális klímaváltozás: hazai hatások és válaszok. KvVM – MTA „VAHAVA” project zárókonferenciája. Időjárás és éghajlat: hatások és intézkedések. Poszter. Budapest. 2006. március 9.
- Tóth J.A. (2013a): 40 éve az erdőökológiai kutatás szolgálatában: A Síkfőkút Project. *Erdészettudományi Közlemények*. 3: 7–19.
- Tóth J. A., Lajtha K., Kotrocó Zs., Krakomperger Zs., Caldwell B., Bowden R., Papp M. (2007): The effect of Climate Change on Soil Organic Matter Decomposition. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*. 3: 75–85.
- Tóth J.A., Papp L., Jakucs P. (1985): Litter production of the forest. In: Jakucs P. (ed.): *Ecology of an Oak Forest in Hungary. Result of "Síkfőkút Project"*. Akadémiai Kiadó. Budapest. pp. 211–225.
- Tóth J.A., Nagy P.T., Krakomperger Zs., Veres Zs., Kotrocó Zs., Kincses S., Fekete I., Papp M., Mészáros I. and Oláh V. (2013b): The Effects of Climate Change on Element Content and Soil pH (Síkfőkút DIRT Project, Northern Hungary). In: J. Kozak et al. (ed.): *The Carpathians: Integrating Nature and Society Towards Sustainability, Environmental Science and Engineering*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp. 77–88. DOI: 10.1007/978-3-642-12725-0_7
- Tóth J.A. (2013d): 40 éves a Síkfőkút Project. *Debreceni Szemle*. 21: 28–39.
- Tóth J.A. (2013c): 40 éves a Síkfőkút Project. *Botanikai Közlemények*. 100: 21–45.
- Tóth J.A., Nagy P.T., Krakomperger Zs., Veres Zs., Kotrocó Zs., Kincses S., Fekete I., Papp M., Lajtha K. (2011): Effect of litter fall on soil nutrient content and pH, and its consequences in view of climate change (Síkfőkút DIRT Project). *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*. 7: 75–86.
- Traser Gy. (1996): Lebontók. In: Mátyás Cs. (szerk.): *Erdészeti ökológia*, Mezőgazda Kiadó, Budapest, pp. 222–234.
- Trumbore S.E. (2000): Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecological Applications*. 10: 399–411.
- Turner B.L., Hopkins D.W., Haygarth P.M., Ostle N. (2002): β -Glucosidase activity in pasture soils. *Applied Soil Ecology*. 20: 157–162.

- Tyurin I.V., Kononova M. M. (1934): Talajszervesanyag-vizsgálatok eredményei (Materialü po izucseniju organyicseszkogo vescsesztva pocsv). Himizacija Szoc. Zemlegyelija. 6. (4.6.8.)
- Varga Cs., Fekete I., Kotroczó Zs., Krakomperger Zs. Vincze Gy. (2008): Effect of litter amount on soil organic matter (SOM) turnover in Sikfököút site Cereal Research Communications. 36: 547-550.
- Vasconcelos S.S., Zarin D.J., Capanu M., Littell R., Davidson E.A., Ishida F.Y., Santos E.B., Araújo M.M., Aragão D.V., Rangel-Vasconcelos L.G.T., Oliveira F., McDowell W.H., de Carvalho C.J.R. (2004): Moisture and substrate availability constrain soil trace gas fluxes in an eastern Amazonian regrowth forest. *Global Biogeochemical Cycles*. 18: GB2009.
- Veres Zs., Kotroczó Zs., Halász J., Caldwell B.A., Tóth J.A., Tóthmérész B. (2015a): Estimation the CO₂ efflux of roots, below- and aboveground litter in a deciduous forest. *Plos One*. (in press)
- Veres Zs., Kotroczó Zs., Fekete I., Tóth J.A., Lajtja K., Townsend K., Tóthmérész B. (2015b): Soil extracellular enzyme activities are sensitive indicators of detrital inputs and carbon availability. *Applied Soil Ecology*. 92: 18–23.
- Veres Zs., Kotroczó Zs., Magyaros K., Tóth J.A., Tóthmérész B. (2013): Dehydrogenase Activity in a Litter Manipulation Experiment in Temperate Forest Soil. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*. 9: 25–33.
- Vigh P. (2005): Az erdő kölcsönhatásai a környezettel. In: Mátyás Cs. (szerk.): Erdészeti ökológia. pp. 221.
- von Lützow M., Kögel-Knabner I., Ekschmitt K., Flessa H., Guggenberger G., Matzner E., Marschner B. (2007): SOM fractionation methods: Relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry*. 39: 2183–2207.
- Wardle D.A. (1992): A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Reviews*. 67: 321–358.
- Wilke B.M. (1991): Effect of single and successive additions of cadmium, nickel and zinc on carbon dioxide evolution and dehydrogenase activity in a sandy Luvisol. *Biology and Fertility of Soils*. 11: 34–37.
- Wolinska A., Stećpiewska Z. (2012): Dehydrogenase Activity in the Soil Environment, Dehydrogenases. Prof. Rosa Angela Canuto (ed). ISBN: 978-953-307-019-3. InTech. DOI: 10.5772/48294.
- Xiang S.R., Doyle A., Holden P.A., Scgimel J.P. (2008): Drying and rewetting effects on C and N mineralization and microbial activity in surface and subsurface California grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 40: 2281–2289.
- Yakovchenko V., Sikora L.J., Kaufman D.D., (1996): A biologically based indicator of soil quality. *Biology and Fertility of Soils*. 21: 245–251.
- Yano Y., Lajtha K., Sollins P., Caldwell B.A. (2005): Chemistry and dynamics of dissolved organic matter in a temperate coniferous forest on Andic soils: effect of litter quality. *Ecosystems*. 8: 286–300.
- Zacsek J.J., Groninger J.W., Van Sambeek J.W. (2002): Stand dynamics in an old-growth hardwood forest in Southern Illinois, USA. *Natural Areas Journal*. 22: 211–219.

- Zak D.R., Holmes W.E., White D.C., Peacock A.D., Tilman D. (2003): Plant diversity, soil microbial communities and ecosystem function: are there any links? *Ecology*. 84: 2042–2050.
- Zhou G., Guan L., Wei X., Zhang D., Zhang Q., Yan J., Wen D., Liu J., Liu S., Huang Z., Kong G., Mo J., Yu Q. (2007): Litterfall production along successional and altitudinal gradients of subtropical monsoon evergreen broadleaved forests in Guangdong, China. *Plant Ecology*. 188: 77–89.
- Zou X.M., Ruan H.H., Fu Y., Yang X.D., Sha L.Q. (2005): Estimating soil labile organic carbon and potential turnover rates using a sequential fumigation–incubation procedure. *Soil Biology and Biochemistry*. 37: 1923–1928.