



Klímaváltozási jelenségek modellezése egy elméleti vízi ökoszisztémában

Doktori (PhD) értekezés

Horváthné Drégelyi-Kiss Ágota

Budapest

2011

A doktori iskola

megnevezése: Budapesti Corvinus Egyetem
Tájépítészeti és Tájökológiai Doktori Iskola

tudományága: Agrárműszaki

Vezetője: **Csemez Attila, DSc**
tanszékvezető egyetemi tanár
Budapesti Corvinus Egyetem
Tájtervezési és Területfejlesztési Tanszék

Témavezető: **Hufnagel Levente, PhD**
tudományos főmunkatárs
MTA – BCE „Alkalmazkodás a klímaváltozáshoz”
Kutatócsoport

A jelölt a Budapesti Corvinus Egyetem Doktori Szabályzatában előírt valamennyi feltételnek eleget tett, az értekezés műhelyvitájában elhangzott észrevételeket és javaslatokat az értekezés átdolgozásakor figyelembe vette, ezért az értekezés védési eljárásra bocsátható.

.....

Az iskolavezető jóváhagyása

.....

A témavezető jóváhagyása

A Budapesti Corvinus Egyetem Élettudományi Területi Doktori Tanácsának 2011. március 8-i határozatában a nyilvános vita lefolytatására az alábbi bíráló Bizottságot jelölte ki:

BÍRÁLÓ BIZOTTSÁG:

Elnöke

Fekete András, DSc

Tagjai

Vermes László, DSc

Mészáros Zoltán, DSc

Réti Tamás, DSc

Fodor Nándor, PhD

Opponensek

Kollárné Hunek Klára, CSc

Pokorádi László, CSc

Titkár

Gergócs Veronika, MSc

TARTALOMJEGYZÉK

1	Bevezetés és célkitűzés.....	3
1.1	Célkitűzések.....	5
2	Szakirodalmi áttekintés.....	6
2.1	Az ökoszisztémák működésének általános jellemzői.....	6
2.2	A bioszféra energia és anyagmérlege.....	7
2.2.1	A Föld energiamérlege.....	7
2.2.2	Biogeokémiai ciklusok.....	8
2.2.3	A bioszféra szén körforgalma és annak megváltozása az antropogén hatások következtében.....	9
2.3	Föld-klíma kölcsönhatások.....	15
2.4	Biotikus visszacsatolások.....	19
2.5	Diszturbancia hatása az ökoszisztémák működésére.....	22
2.6	A bioszféra modellezési lehetőségei a klímaváltozás hatásainak vizsgálatára.....	29
2.6.1	Emissziós scenáriók.....	30
2.6.2	Általános cirkulációs modellek (GCM).....	31
2.6.3	Vegetáció modellezése.....	32
2.6.4	Kapcsolt szén-ciklus klíma modellek.....	34
3	Anyagok és módszerek.....	37
3.1	Az ökológiai kutatások módszertani irányai.....	37
3.2	Alkalmazott modellezési módszerek.....	38
3.3	Hőmérsékleti mintázatok függvényei.....	39
3.3.1	Konstans hőmérséklet.....	39
3.3.2	Egy éven belüli hőmérsékleti ingadozás szinuszos függvény szerint.....	39
3.3.3	múltbeli és jövőbeli hőmérsékleti klíma mintázatok.....	40
3.4	Az elméleti ökoszisztéma vizsgálatának kimeneti paraméterei.....	41
3.5	Vizsgálójelek alkalmazása az elméleti ökoszisztéma modell egyensúlyra való beállításának elemzésére.....	43
3.6	Statisztikai módszerek a szimulációs kísérletek eredményeinek értékelése során.....	44
3.7	Fogalmak és rövidítések.....	45
4	A kidolgozott elméleti ökoszisztéma növekedési modell (TEGM) bemutatása.....	46
4.1	A szaporodás matematikai leírása.....	46
4.1.1	Szaporodási függvény definiálása.....	46
4.1.2	Hőmérsékleti mintázatok.....	49
4.2	Klíma-ökoszisztéma modell tesztelése.....	50
4.2.1	Versengés.....	50
4.2.2	A modell bizonytalansága.....	50
4.2.3	Közepes bolygatási hipotézis jelenléte a szimulációs kísérletek során.....	51
4.3	A szabályozó hatás matematikai megfogalmazása.....	53

5	A szimulációs kísérletek eredményei	56
5.1	Elméleti ökoszisztéma modell szimulációs kísérletei különböző klimatikus körülmények esetén	56
5.1.1	Konstans hőmérsékleti mintázat vizsgálata	56
5.1.2	Egy éven belüli hőmérsékleti ingadozás szinuszos függvény szerint	58
5.1.3	Valós és jövőbeli hőmérsékleti klíma mintázatok	61
5.2	Diszturbancia hatása a közösség adaptáltságára a TEGM modellben	64
5.2.1	Egységimpulzus vizsgálata.....	64
5.2.2	Egységugrás vizsgálata.....	67
5.2.3	Egységsebesség vizsgálata.....	70
5.2.4	Napi véletlen zavarás.....	71
5.2.5	A közösség kezdeti egyenletességének hatása a produktivitásra és összetételre.....	77
5.3	Az elméleti ökoszisztéma szabályozó hatásának vizsgálata a klímára	81
6	Tézisek.....	83
6.1	TEGM modell megállapításai különböző hőmérsékleti feltételek mellett	83
6.2	Diszturbancia hatása egy elméleti közösség alkalmazkodására	84
6.3	Klíma-ökoszisztéma rendszer szabályozó hatása.....	84
7	Diszkusszió	85
7.1	Elméleti ökoszisztéma növekedési modell leírása	85
7.2	Különböző hőmérsékleti függvényekre vonatkozó szimulációs kísérletek eredményeinek megvitatása	85
7.3	Klíma-ökoszisztéma rendszer alkalmazkodásának kialakulása diszturbancia hatására..	88
7.4	Az elméleti ökoszisztéma szabályozó hatásának megvitatása.....	90
7.5	Kitekintés	91
8	Összefoglalás	93
9	Summary.....	95
10	Köszönetnyilvánítás	97
11	Irodalomjegyzék.....	98
12	Mellékletek.....	i
	Mellékletekben használt rövidítések.....	ii
	Melléklet „A”: Konstans hőmérsékleti mintázatokra adott válaszok.....	iii
	Melléklet „B”: Szinuszos hőmérsékleti mintázat eredményei.....	v
	Melléklet „C”: Valós és jövőbeli hőmérsékletre adott válaszok.....	ix
	Melléklet „D”: Hőmérsékleti impulzusok vizsgálata.....	xiii
	Melléklet „E”: Hőmérséklet ugrások hatásának vizsgálata az ökoszisztéma összetételére.....	xxiv
	Melléklet „F”: Lineáris hőmérsékleti mintázat hatásának vizsgálata.....	xxvii
	Melléklet „G”: Napok közötti véletlen ingadozások vizsgálata.....	xxx

CD melléklet

*Minden káoszban van kozmosz (ékesség, rend, tisztesség) is, minden rendetlenségben rend is rejlik,
s minden önkényben folyton ott a törvény, mert mindaz, ami hat, ellentétben alapszik.*

Ennek fölismeréséhez a megkülönböztető emberi értelemre van szükség.

Jung, Carl Gustav

1 BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

Az elmúlt évek, évtizedek során megfigyelhető és tapasztalható, hogy a globális klímaváltozás hatással van mindennapi életünkre, hiszen egyre gyakrabban fordulnak elő szélsőséges időjárási viszonyok, amelyek nem csak hazánkra vagy Európára jellemzőek, hanem az egész bolygónkra. A klímaváltozás már az 1972-ben megtartott Stockholmi Konferencián (*Egyesült Nemzetek Konferenciája az Emberi Környezetről*) az érdeklődés középpontjába került, ahol felhívták a figyelmet az üvegház hatású gázok és a globális éghajlatváltozás közötti kapcsolat vizsgálatára. Az 1985. évi 1. Éghajlati Világkonferencia alkalmával került sor elsőnek a klímaváltozásokkal kapcsolatos nemzetközi tárgyalásokra.

1988-ban, a torontói Éghajlatváltozási Konferencián fogalmazódott meg először az a javaslat, hogy a kormányok az ezredfordulóra, illetve azt követően jelentősen csökkentsék a légköri üvegház-hatást erősítő és ezzel az éghajlatváltozás kockázatát nagymértékben növelő szén-dioxid kibocsátást a hatáskörükbe tartozó területeken. Ezt követően megalakult az ENSZ Környezetvédelmi Programja (UNEP) és a Meteorológiai Világszervezet (WMO) kezdeményezésére az Éghajlatváltozási Kormányközi Testület (IPCC). A testület célja, hogy megvizsgálja és összefoglalja az emberi tevékenység által kiváltott klímaváltozással kapcsolatos kutatási eredményeket. Saját kutatást nem végez, hanem referált tudományos publikációkat dolgoz fel, és ezek tartalmát jelentéseiben foglalja össze. Az 1990 novemberében megtartott 2. Éghajlati Világkonferenciára állította össze első jelentését az IPCC.

1997-ben került sor az Éghajlat-változási Keretegyezmény Kiotói Jegyzőkönyvének aláírására, amelyben az aláíró felek (fejlett országok) megállapodtak az üvegházhatású gázok emissziójának csökkentéséről és az ehhez kapcsolódó vállalásokról. Ezek alapján a fejlett országok vállalták, hogy az 1990. évet bázisévnek tekintve, 2012-ig átlagban 5,2 százalékkal csökkentik az üvegházhatású gázok kibocsátását. A megállapodáshoz Magyarország is csatlakozott 6 százalékos csökkenést vállalva. 2003-ban a Környezetvédelmi és Vízügyi Minisztérium és a Magyar Tudományos Akadémia között megállapodás született a VAHAVA (Változások – Hatások – Válaszok) projekt indításáról. Ez valójában három kutatást ölelt fel, az első a környezeti állapot értékelésével, a második a fenntartható vízgazdálkodással, a harmadik pedig a klímaváltozás hazai hatásaival és az arra adandó válaszokkal foglalkozik. A kutatási program 2006-ban befejeződött, de a

klímaváltozással összefüggő kutatásokban, cselekvési programokban csak az első, de nagyon hatásos lépést jelentette. A VAHAVA kutatási, innovációs projekt folytatásaként jött létre a „Klimaváltozás: Környezet – Kockázat – Társadalom” elnevezésű Jedlik Ányos (NKTH) program a Budapesti Corvinus Egyetem Kertészettudományi Karának Matematika és Informatika Tanszék irányításával, amely 2008-ban fejeződött be.

2007-ben elkészült az IPCC negyedik összefoglaló jelentése, amelyben a legfrissebb kutatási eredmények összefoglalója található, miszerint a Föld átlaghőmérséklete kb. 0,6 °C-ot emelkedett az elmúlt 100 évben, ennek a hatása már látszik, és a XXI. századra 2 – 4 °C-os emelkedés várható. A klímaváltozás érinti gazdasági és társadalmi életünk minden szektorát, és hatással van a természetes ökológiai rendszerekre is. (FISCHLIN et al., 2007.) Ma már közismert tény, hogy az ember a természeti erőforrásokra támaszkodva, így az ökoszisztémák előnyeit felhasználva éli társadalmi és gazdasági életét.

A klímaváltozás kezelése mellett sürgető globális feladatként kell megemlíteni a biodiverzitás, azaz a biológiai sokféleség megőrzését és védelmét. A biodiverzitás magában foglalja a fajgazdagságot, a genetikai gazdagságot és az élőhelyek gazdagságát, röviden az élet különböző formáinak sokaságát. Az ENSZ biológiai sokféleségről szóló egyezménye - *Convention on Biological Diversity* – 1992-ben jött létre a Riói Föld-csúcstalálkozón, az Éghajlatváltozási Keretegyezménnyel együtt. Kulcsfontosságú globális ígéretei 2002-ben, a Johannesburgi Csúcstalálkozón születtek meg, amikor is a kormányok egyetértettek abban, hogy 2010-re jelentősen mérséklék a biológiai diverzitás csökkenési ütemét. A természetvédelmi szervezetek elismerték, hogy bizonyos regionális sikerek ellenére sem fogják elérni a kitűzött célt. Egyes elemzések azt sugallják, hogy a természet elvesztésének üteme inkább nő, mint csökken. Ezért mivel a fajok most zajló elvesztése az emberek jólétét veszélyezteti, az ENSZ a 2010-es évet a Biodiverzitás Nemzetközi Évének jelölte ki. Az ENSZ reméli, hogy a 2010. októberben Japánban tartandó klíma-csúcson sikerül létrehozni egy egyezséget a biológiai sokféleség elvesztésének megakadályozására.

Fontos feladat a klímaváltozás és a biodiverzitás kapcsolatrendszerének kutatása. A klímaváltozásra adott válasz vizsgálata napjainkra az ökológia egyik legdinamikusabban fejlődő ágává vált. CHARNEY 1975-ben volt az első, aki az ökoszisztémák hatását vizsgálta a klímára. A vizsgálataiban a Szahara felszínének megváltozása általi visszacsatolásról szól. A későbbiekben a globális klíma modellek már a földfelszín – légkör komplex hatásait tartalmazzák. Az utóbbi években fontossá vált a szárazföldi ökoszisztémák vegetációs működésének hatásainak vizsgálata a klimatikus viszonyokra (FRIEDLINGSTEIN et al. 2006., MEIR et al., 2006). Növelve a szárazföldi ökológia szerepét a Föld rendszer modellekben (EMIC) meghatározható a vegetáció és talaj

folyamatainak visszahatásai a klímára, és egyre jobban érthetővé válik a földhasználat-megváltozásának hatása a szén körforgására.

1.1 CÉLKITŰZÉSEK

Doktori munkám alapjának egy komplex stratégiai klíma-ökoszisztéma modell kidolgozását tekintem, amely segítségével a klíma hőmérsékleti megváltozásának hatását lehet vizsgálni a mesterséges ökoszisztéma összetételére, diverzitására.

- Céлом volt egy elméleti klíma-ökoszisztéma rendszer modell kidolgozása a klíma hőmérsékleti megváltozásának vizsgálatára.
- Az elméleti ökoszisztéma aktív részvételével a szén-körforgásban lehetőség nyílik arra, hogy a hőmérsékleti-klíma szabályozóképesége is vizsgálható legyen a csoportosulásnál. A szabályozó hatás vizsgálatára szeretnék egy egyszerű modellt kifejleszteni.

A stratégiai modellek felépítése után célom a felmelegedés és hőmérsékleti ingadozások hatásait elemezni az elméleti vízi ökoszisztéma esetén.

- A szimulációs kísérleteket adott egyszerű hőmérsékleti függvények vizsgálatával kezdem el, hogy a mesterséges ökoszisztéma szaporodási képességét és az ökoszisztéma működését vizsgálhassam.
- A további kísérletek során olyan hőmérsékleti mintázatok hatásának elemzését tervezem elvégezni, amely már valós adatokon, adatsorokon alapul.
- Fontos egy ökológiai közösség egyensúlyi állapotának és ez állapot megtartásának vizsgálata különféle zavarások hatására. A szimulációs kísérletek további részében célom az ökológiai rendszer különféle hőmérsékleti ingadozásokra adott válaszainak elemzése, az újabb egyensúlyra való beállítás menetének vizsgálata.
- A mesterséges édesvízi alga közösséget modellező ökoszisztéma légkörre, hőmérsékletre kifejtett hatását szeretném vizsgálni a klíma-szabályozás modell segítségével.

2 SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1 AZ ÖKOSZISZTÉMÁK MŰKÖDÉSÉNEK ÁLTALÁNOS JELLEMZŐI

Az ökológiai rendszer magában foglalja az élőlényeket, élettelen környezetüket és kapcsolataikat rendszerszemléleti alapon reprezentálja (KALAPOSI, 2007). Minden közösségszintű ökológiai rendszer működését az abiotikus környezet és a biotikus tényezők befolyásolják. Az abiotikus környezet az élettelen ökológiai tényezőket tartalmazza, amelyek egységei a talaj fizikai és kémiai tulajdonságok felölölő edafikus, a hegyszint feletti magasság, talaj lejtése, stb.) és az éghajlati tényezők (MOSER & PÁLMAI, 1992).

A biotikus tényezők alatt egyrészt a szervezetek kölcsönhatásait (termelők, fogyasztók és lebontó szervezetek kölcsönhatásai) értjük, másrészt az antropogén hatás közvetve vagy közvetlenül jelenik meg. Közvetve azáltal, hogy a környezet fizikai, kémiai és biológiai feltételeit megváltoztatja, közvetlenül pedig az élőlényekre gyakorolt hatásával (pl. erdőirtás).

Az élőhely és az életközösség dinamikus egységét ökoszisztémának vagy biogeocönózisnak nevezzük, amely meghatározott energiaforgalommal rendelkezik. Az ökoszisztéma viszonylag állandó tér-idő rendszer, amelynek komponensei kicserélődhetnek és megváltozhatnak, ezért nyílt rendszernek nevezzük. A legmagasabb fokú ökoszisztéma a bioszféra, amely a három geoszféra (litoszféra, atmoszféra, hidroszféra) az a közös része, ahol élőlények élnek.

Minden ökoszisztémát meghatározott fajösszetétel és meghatározott egyedszám jellemez. Az ökoszisztémának nemcsak térbeli kiterjedése (biotóp), hanem időbeli változékonysága is van, biológiai egyensúlyban van. Az ökoszisztémában jelen levő fajok között versengés indul meg a forrásokért. A kompetitív kizárás és a korlátozott hasonlóság elve szerint csak azok a fajok élhetnek együtt, amelyek ökológiai helye, niche különbözik (HUTCHINSON 1957, HARDIN 1960). A niche jelentése fülke, tehát úgy értelmezhetjük, hogy az élettér a különböző populációk számára a források által alkotott, képzeletbeli fülkészekre tagolódik. Két azonos niche-ű populáció tartósan nem élhet ugyanazon a térbeli helyen. A megvalósulás állapotától függően kétféle niche-t különböztetünk meg, az egyik a fundamentális (lehetséges), a másik a realizált (megvalósult) ökológiai státusz. A fundamentális niche azt a területet jelenti, amelyet az élőlénypopuláció teljesen magában foglal el a többdimenziós ökológiai térben. Ha a populáció környezetében ténylegesen rendelkezésre álló forrásokat vesszük figyelembe, a megvalósult niche-hez jutunk. A realizált mindig kisebb a fundamentálisnál, mert a környezeti kényszerfeltételek miatt a populációnak le kell mondania egy vagy több környezeti igényének tökéletes kielégítéséről. (PÁSZTOR & MESZÉNA, 2007a)

Az ökoszisztémák fontos szerepet töltenek be a bioszféra működésében. Ökoszisztéma szolgáltatásoknak nevezzük azokat a tevékenységeket, amelyek jótékony hatásait az emberiség élvezi. Ezen szolgáltatások működésüket tekintve több csoportba oszthatóak (MEA, 2005):

- Élelmezési szerep: az ökoszisztémák részt vesznek különböző termékek előállításában (például étel, víz, fa, rostok, orvosi és kozmetikai termékek).
- Szabályozó szerep: az ökológiai rendszerek fontos szabályozó szerepet töltenek be a bioszférában, amely vonatkozik a klíma szabályozására, szén tárolására, víz és levegő tisztítására, katasztrófák helyreállítására.
- Kulturális szerep: esztétikai, lelki és feltöltődési élményeket nyújtanak.
- Támogató szerep: az ökoszisztémák fontos feladatai közé tartozik az primer és másodlagos produkció előállítása, a biodiverzitás fenntartása, ásványi anyagok körforgásának fenntartása, talaj képződése. Ezen szolgáltatást az emberek nem közvetlenül érzékelik, ellentétben a fentebb említett három szereppel. Az ökoszisztémák támogató szolgáltatásai és a növények ökofiziológiai tulajdonságai közötti kapcsolat látható az 2-1. táblázatban.

2-1. táblázat: Növények ökofiziológiája és ökoszisztémák szolgáltatásainak kapcsolata (BUCHMANN, 2002)

Növény ökofiziológiai tulajdonságai	Ökoszisztéma szerepe
Fotoszintézis, légzés és párolgás	CO ₂ és H ₂ O nettó ökoszisztéma cserélődés
Szén területi eloszlása (földszín felett vagy alatt), versengés a fajok között, szimbiotikus kapcsolatok	Ökoszisztéma áramainak eloszlása
Növekedés, öregedés, lombhullás	Szénforrás és -nyelő
Ásványi anyagok, klíma, életforma, növény funkcionális típusok, fenológia, lombkorona szerkezet, utódlás	Térbeli és időbeli változékonyság az ökoszisztémák között és belül

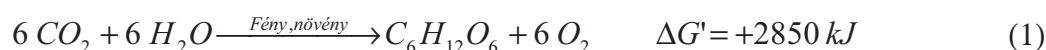
2.2 A BIOSZFÉRA ENERGIA ÉS ANYAGMÉRLEGE

2.2.1 A FÖLD ENERGIAMÉRLEGE

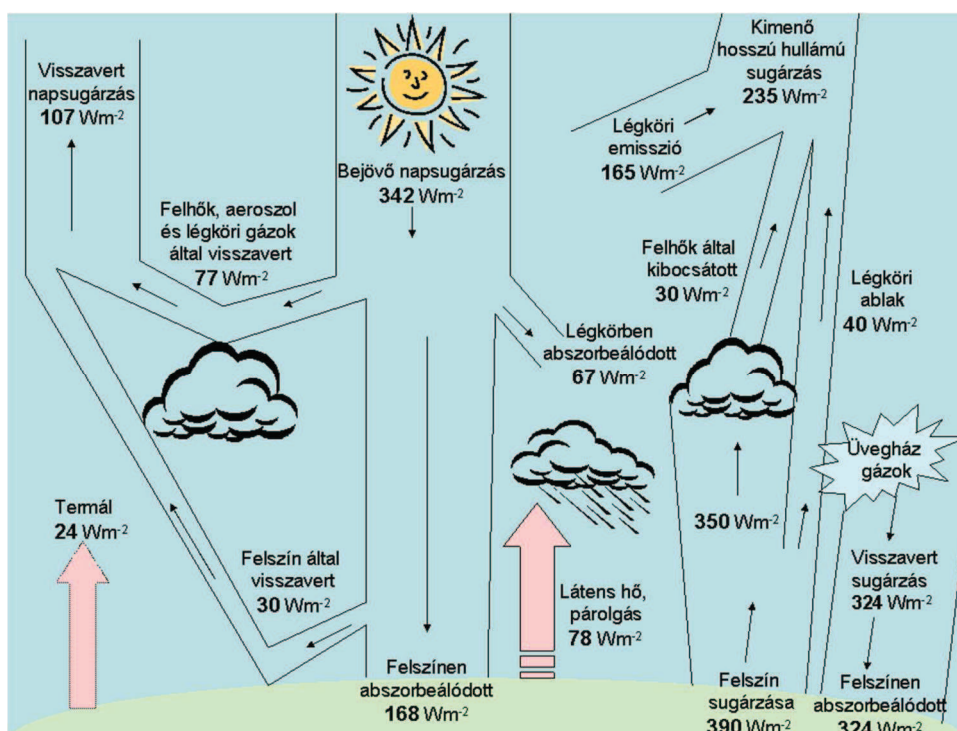
Az élet, így az emberiség fennmaradásának alapja a fotoszintézis, a kizárólagos energiaforrás a Nap. A Föld energiamérlegét mutatja az 2-1. ábra.

Látható, hogy a légkör határára érkező sugárzás (342 W/m²) kb. fele éri el a földfelszínt (168 W/m²). Ennek is csak egy szűk tartománya hasznosul a fotoszintézisben (400-700 nm-es hullámhossztartományba eső fotoszintetikusán aktív radiáció).

A fotoszintézis során a gyakorlatilag korlátlanul rendelkezésre álló fényenergia kémiai energiává alakul át:



$\Delta G'$ a szervezetben létrejövő, hasznos munkára felhasználható szabadentalpia-tartalom növekedésének mértékét jelzi. A növényvilág a Föld felszínére érkező sugárzás 1%-át alakítja át a fotoszintézis során kémiai energiává, ez az energiamennyiség tartja fenn a bioszférát.



2-1. ábra: A Föld energiamérlege (HEGERL et al., 2007 alapján)

2.2.2 BIOGEOKÉMIAI CIKLUSOK

Az élő szervezetek testének felépítésében mintegy húsz kémiai elem vesz részt, ezek egy részére nagy mennyiségben van szükségük (makro tápanyagok: C, N, P, H, O), míg a mikro tápanyagok kis mennyiségben szükségesek (S, K, Na, Ca, Mg, Fe, stb.) A különböző biogeochemiai ciklusok anyagféleségenként léteznek, de ezek egymástól nem határolhatók el. A bioszférában az anyag különböző formákon keresztül állandó körforgást végez (SZABÓ, 1989).

A szén a táplálkozási láncokban a fotoszintézis alkalmával csaknem teljes egészében CO_2 -ként lép fel. A szén ciklus során a szén, mint fixált szén, szerves kötésben halad a táplálkozási láncon keresztül, és energia-felszabadító folyamatok során a légkörbe szén-dioxidként távozik. Az olyan szénvegyületek, mint a metán gyorsan CO_2 -dá oxidálódnak, a geológiai üledékek szénét pedig eróziós folyamatok oldják fel.

A hidrológiai körforgalmat a napenergia és a földi gravitáció hajtja. A teljes inszolációnak több, mint 80%-a vizet párologtat. A légköri vízgőz kondenzálódik és a gravitáció hatására mint csapadék hullik alá. A párolgás során felszabaduló energia a légkörben mint hő szóródik szét. A Földön előforduló összes víz csaknem 95%-a kőzetekben kémiai és fizikailag kötötten van jelen, és nem cirkulál. A visszamaradó rész 97,3%-a az óceánokban, 2,1%-a a sarki jégsapkákban és gleccserekben van, míg a többi édesvíz (légköri vízgőz, belvíz, talajvíz). A víz körforgásának sebessége a felszín és a légkör között nagyon gyors, a teljes atmoszférában jelen levő vízgőz évente több, mint 32-szer csapódik le és tér a párolgással újra vissza.

A nitrogén körforgásában a legnagyobb mennyiséget a levegő tartalmazza, és a növények többsége képtelen közvetlenül felhasználni. A nitrogén megkötését a talajban lakó nitrogénkötő baktérium fajok képesek elvégezni, amely során a nitrogén ammóniává, az ammónia ammóniumvegyületekké, ill. nitrátokká alakul át. Ezek már vízben oldható és a növények számára is felvehető táplálékok. A fel nem használt nitrátokat a baktériumok visszaalakítják nitrítékké, majd molekuláris nitrogénné, amely visszajut a levegőbe.

A foszfor körforgása során a víz a foszfátokat kioldja a kőzetekből. A növények a foszfort a szervesetlen vegyületek vizes oldataiból veszik fel, az állatok a növényi táplálékkal jutnak hozzá. Az elpusztult élőlényekből a baktériumok szabadítják fel a foszfor tartalmú szervesetlen vegyületeket. A talajból kimosott foszfor az édesvizeken keresztül a tengerekbe kerül, majd a tengerek halaiba jutva a ragadozó madarak közvetítésével újra kikerül a szárazföldre guanó formájában.

A Ca-körforgásnak fontos szerkezeti és szabályozó szerepe van a növényekben, egyes algák és gerinctelen állatok külső vázának, továbbá a gerincesek csontozatának fő alkotóeleme, üledékes ciklusának fő forrásai és nyelői a kőzetek. A kén körforgása során kevés légköri komponenssel rendelkezik (kénbaktériumok H_2S kibocsátása és vulkáni tevékenység), de egyes aminosavak fontos alkotóeleme (pl. metionin).

Az emberi tevékenységek miatt az ökoszisztémák anyagforgalmába a természeteshez képest olyan elemek, vegyületek és radioaktív anyagok is bekerülnek, amelyek az élő szervezetekben feldúsulva káros hatást fejtenek ki. (Sr-90, higany, DDT, stb.)

2.2.3 A BIOSZFÉRA SZÉN KÖRFORGALMA ÉS ANNAK MEGVÁLTOZÁSA AZ ANTROPOGÉN HATÁSOK KÖVETKEZTÉBEN

Az élőlények szerves anyagának egyetlen szénforrása az atmoszférában található gáz állapotú CO_2 vagy az óceánokban és vizekben oldott CO_2 . Ez a CO_2 a fotoszintézis során szervesetlen anyagból szerves anyaggá alakul át.

A légköri szén-dioxid koncentráció értéke az elmúlt 650000 év alatt 180-300 ppm tartományban ingadozott a glaciális-interglaciális időszakoknak (jégkorszakok és a jégkorszakok közötti koroknak) megfelelően. Általánosan elfogadott, hogy a glaciális maximum idején a légkörből távozott CO_2 -ot az óceán nyelte el. Egészen 1750-ig az utolsó 10000 év során a CO_2 koncentráció 260-280 ppm között ingadozott, a szén-körforgás ember-okozta ingadozásai elhanyagolhatóak voltak a természetes változékonysághoz képest. 1750 óta ez a koncentráció folyamatosan emelkedik, egészen a 2005-ben mért 380 ppm értékig.

A CO_2 légköri tartózkodási ideje elegendően hosszú ahhoz, hogy többé-kevésbé egyenletesen keveredjen el a Föld teljes troposzférájában. Koncentrációja a forrásterületektől eltekintve

nagyjából mindenütt azonos, csekély eltéréssel az antropogén forrásokban bővelkedő északi és kevésbé szennyezett déli félgömb között. (HASZPRA, 2000)

A növekvő légköri szén-dioxid koncentráció a következő emberi tevékenységekből ered:

- Fosszilis tüzelőanyagok égetése

2005-ben a világ összes kőolaj felhasználása $169362 \cdot 10^{15}$ BTU (1BTU (*British Thermal Unit*)=1054-1060 J), gáz $107613 \cdot 10^{15}$ BTU és szénből $122562 \cdot 10^{15}$ BTU fogyott. Ezen értékek ekvivalens szén-mennyiségben 5000 Tg/év-nek felelnek meg. (EIA, 2006)

- Erdőirtás

Az erdők elfoglalják a Föld területének 30,3%-át (39520630 km^2). 2000-2005 között az évenkénti változás $-73170 \text{ km}^2/\text{év}$ volt. (FAO, 2007) A változás során 1000 Tg ($1 \text{ Tg} = 10^{12} \text{ g} = 1 \text{ Mt}$) szén mennyiség távozik a légkörbe.

- Cementgyártás (WORRELL et al. 2001, USGS 2006)

2005-ben 2284 Tg cement készült, amely során 307 Tg szén-ekvivalens kibocsátás van, amelyből 160 Tg C a folyamat során szabadul fel, 147 Tg C az energiahasználatból ered.

- Földhasználat megváltozása (biomassza égetés (ITO & PENNER, 2004), ipari termelés, füves területek átalakítása mezőgazdasági területté)

A biomassza égetés 2000-ben 5613 Tg szárazanyag mennyiség volt, amelyből 2814 Tg szárazanyag a nyílt tüzeknek, a maradék pedig a bio-üzemanyagok égetésének tulajdonítható. Összességében 2290 Tg C távozik CO_2 -ként és 32,2 Tg C metánként.

HOUGHTON (2003) vizsgálta a földhasználat megváltozásának nagyságát, azt találta, hogy 1990-1999 között az évenkénti változásból eredő kibocsátás $2,18 \pm 0,8 \text{ Pg C/év}$ mennyiségének felel meg.

A légköri metán koncentrációjának hasonló mértékű emelkedését láthatjuk. A metán (CH_4) koncentráció értéke 1750-ben 700 ppb volt, míg 2005-ben 1775 ppb értéket tapasztaltak. Ennek elsődleges forrásai (az értékek a 90-es évekre vonatkoznak) (STERN & KAUFMANN, 1998):

- Fosszilis tüzelők: 15,2 Tg CH_4 (gázégetés), 18,0 Tg CH_4 (gázellátás), 46,3 Tg CH_4 (szénbányászat)
- Föld feltöltések: 40,3 Tg CH_4
- Tőzegföld, mocsár, termitek: 200 Tg CH_4 (WANG et al., 2004)
- Kérődző állatok: 113,1 Tg CH_4
- Rizstermesztés: 100,8 Tg CH_4

Mind a CO_2 és a CH_4 fontos szerepet játszik a természetes szén-körforgás során, folyamatos áramaik vannak jelen az óceán, a szárazföldi bioszféra és a légkör között. CANADELL és munkatársai (2007) azt találták, hogy 2000-2006 között a légköri széndioxid mennyiségének évi növekedése 1,93 ppm volt, amely megfelel 4,1 Pg C mennyiségnek.

Óceáni szén-körforgás

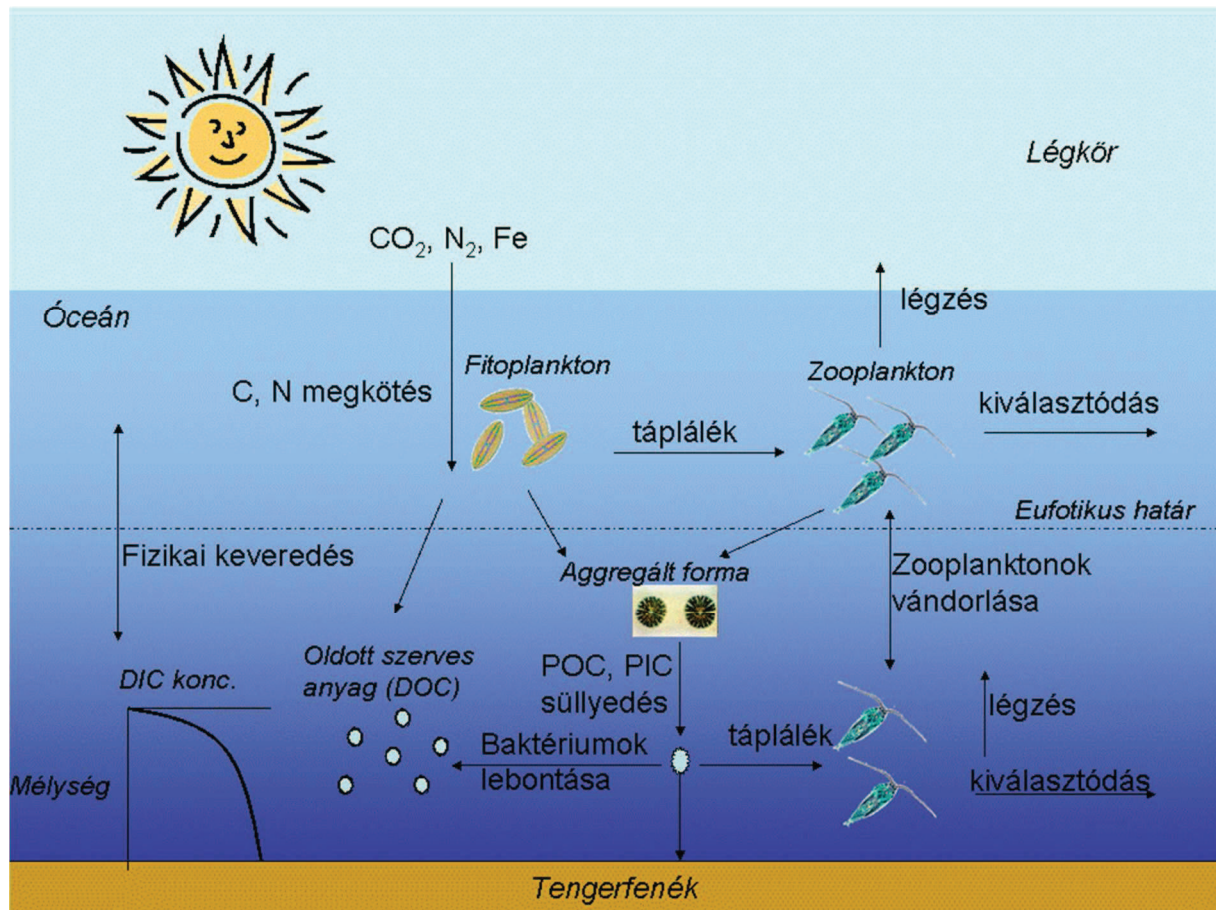
A légkörbe bocsátott szén-dioxid egyik nyelője az óceán. A légkör változó szén-dioxid tartalmára az óceán a lassú átkeveredés miatt nagyon lassan reagál. A globális felmelegedés az óceáni CO_2 felvételét csökkentheti, mivel a felszín közeli vízrétegek felmelegedése csökkenti a CO_2 beoldódási sebességét. A szén-dioxid könnyebben oldódik hideg vízben, mint a meleg vízben, de könnyebben oldódik a sós tengervízben, mint a tiszta vízben, mert a tengervíz a természeténél fogva tartalmaz karbonát ionokat.

Az óceáni szén-tartalom három formában található meg. A legnagyobb mennyiségben, 98,1%-ban oldott szervetlen szén formájában (Dissolved Inorganic Carbon, DIC) van jelen, 1,85%-ban oldott szerves szén (Dissolved Organic Carbon, DOC) és 0,05 %-ban szerves részecskeként (élő vagy élettelen, Particulate Organic Carbon, POC). A szén megjelenési formáinak arányaiból kitűnik, hogy az óceánban döntően abiotikus kölcsönhatások, visszacsatolások vannak jelen.

Az óceáni szénkörforgás során három CO_2 -pumpát különböztetünk meg (2-2. ábra). A beoldódási pumpa működése során a szén-dioxid és a karbonát ion reakciójaként hidrogén-karbonát képződik. Ezen reakció miatt a tengervízben a szervetlen szén csak 0,5 %-ban fordul elő szén-dioxid gázként. Mivel a szén-dioxid szintje ilyen alacsony a tengervízben, több szén-dioxid tud belépni a légkörből a vízbe. Ha a víz a felszínen marad, és felmelegszik, mozgása közben a szén-dioxid relatíve gyorsan visszakerül a légkörbe. Azonban ha a víz lesüllyed az óceánban, a szén-dioxid több mint ezer évig tárolódhat, mielőtt a cirkuláció visszahozná a felszínre. Magas szélességeken a Déli-óceán, valamint az Atlanti-óceán északi részén a Labrador-tenger és az Északi-tenger hideg vize lesüllyed a mélybe. Ennek következtében ezek a területek az óceán fő szén-dioxid nyelői.

A szerves szén-pumpa létrejöttékor a fitoplankton a fotoszintézis során felveszi a szén-dioxidot, a baktériumok elfogyasztják őket. Ily módon a tápanyag és a szén-dioxid visszakerül a vízbe. Ez a folyamat a remineralizáció, vagy vissza-ásványosodás, mely főleg a felszíni vizekben történik. Ha a fitoplankton elpusztul és lesüllyed a mély tengerekbe, az általuk remineralizáció révén fölvelt szén-dioxid évszázadokon keresztül elraktározódik, ezáltal csökkentve a globális felmelegedés hatását. A legtöbb ilyen jellegű szén-dioxid elnyelés a magas szélességeken a legintenzívebb, mivel a fitoplanktonok itt olyan nagy tömegben vannak jelen, hogy elpusztulásuk után kellően sok szén-dioxid tud velük lesüllyedni az óceán mélyebb rétegeibe.

A harmadik pumpa CO_2 -ot köt meg a mésztartalmú kagylók vázában, a korallokban. Első ránézésre azt vélénk, hogy nagy mennyiségű CO_2 kötődik meg mészkő formájában, de a mészkő tulajdonképpen szén-dioxidot termel. Ennek az oka az a kémiai egyensúly, amely során két hidrogén-karbonát ionból egy-egy víz, CO_2 molekula és karbonát-ion lesz. A mélyebb vizekben lúgosabb a kémhatás, amely a mész oldódásának kedvez, míg a felszíni rétegekben a savasabb kémhatás a CO_2 -gáz képződésének. Mivel a korallok döntően meleg vizekben élnek, ezért a keletkező gáz gyorsan eléri a vízfelszínt és a légkörbe távozik.



2-2. ábra: Óceáni szén-pumpák

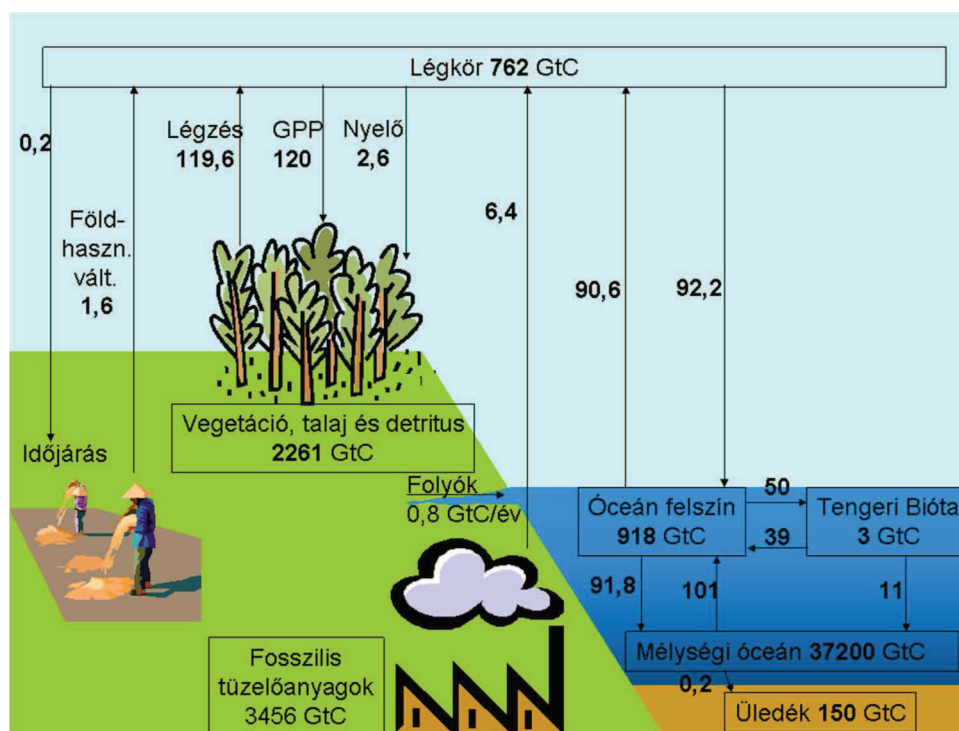
Szárazföldi szén-körforgás

A nettó szén-cserélődés a szárazföldi bioszféra és a légkör között a fotoszintézis által felvett CO_2 és a növények, a talaj légzése, valamint egyéb folyamatok (tűz, szél, rovarjárási, erdőirtás, földhasználat megváltozása) általi kibocsátások különbsége. Az utóbbi 30 évben ez a nettó C-fluxus $-1,0 \pm 0,6$ GtC érték volt. A szárazföldi ökoszisztémákban a szén-körforgásra hatással levő folyamatok:

- Direkt klíma hatások (csapadék, hőmérséklet változékonysága): például a hőmérséklet emelkedésével növekszik talaj légzése.

- Léggöri összetétel megváltozása (CO_2 trágyázás, táplálék lerakódás, szennyezés): nincs egyetértés a kutatók között, kétharmada a kísérleteknek azt bizonyítja, hogy a CO_2 trágyázásnak köszönhetően nő a nettó primer produkció (NPP). A tűz hatása a legnagyobb a szárazföldi ökoszisztémák és az atmoszféra közötti C-áramnak (a biomassza és a talaj CO_2 -vé válik), 1,7 GtC-4,1 GtC oxidálódik évente tüzek által, ez a szárazföldi NPP 3-8%-a.
- Földhasználat megváltozásával kapcsolatos hatások (erdőirtás, erdőfelújítás, mezőgazdasági gyakorlatok, mindezek örökségei)

A 2007-es IPCC jelentésben (FISCHLIN et al., 2007) levő szén-körforgalmat mutatja a 2-3. ábra GtC mennyiségre ($1 \text{ Gt} = 1 \text{ Pg} = 1000 \text{ Tg}$). A ciklus hajtóereje a növények fotoszintézise és minden élőlény légzése.



2-3. ábra: Szén-körforgás (a fluxusok GtC/év egységben értendők)

A természetes hatásokat tekintve az atmoszféra és a szárazföldi bioszféra közötti C-fluxus értéke 120 GtC/év, az óceánok és a légkör között 70 GtC/év, de az antropogén CO_2 kibocsátást figyelembe véve az óceánok és a légkör közötti áramlás 90 GtC/év-re növekszik.

A léggöri CO_2 -koncentráció növekedése a kilencvenes években $3,2 \pm 0,1$ GtC/év mennyiséggel egyezett meg. (2000 és 2005 között már $4,1 \pm 0,1$ GtC volt a növekedés üteme.) A CO_2 -kibocsátások egy része (6,4 GtC) a fosszilis tüzelőanyagoknak és cementgyártásnak tulajdonítható, másik része (1,6 GtC) a földhasználat megváltozása okán kerül a légtérbe. Az óceánok CO_2 -nyelőként viselkedve 2,2 GtC-t vesznek fel évente, a szárazföld pedig 2,6 GtC-t vesz fel.

Az emberi tevékenységek következtében szennyezzük a környezetet a fosszilis tüzelőanyagok égetésével, vagy a földhasználat megváltozásával kapcsolatosan, amelyek a globális szén-egyensúly

szempontjából lényeges CO₂ forrásként jelennek meg. A keletkező CO₂ a légkörbe távozik, de az egyensúlyra törekvés miatt a bioszférának nem csupán ezt a részét befolyásolja. A keletkező CO₂ egy része növeli a légköri CO₂ koncentrációt, egy része beoldódik az óceánokba, felveszik az északi vidéki erdők és egy része „eltűnik”, egy reziduális nyelőbe (WOODWELL et al., 1998; HEGERL et al., 2007). Az egyensúly egyenlete az 1990-es évi szén-egyensúly értékeit írja le (GtC mértékegységben).

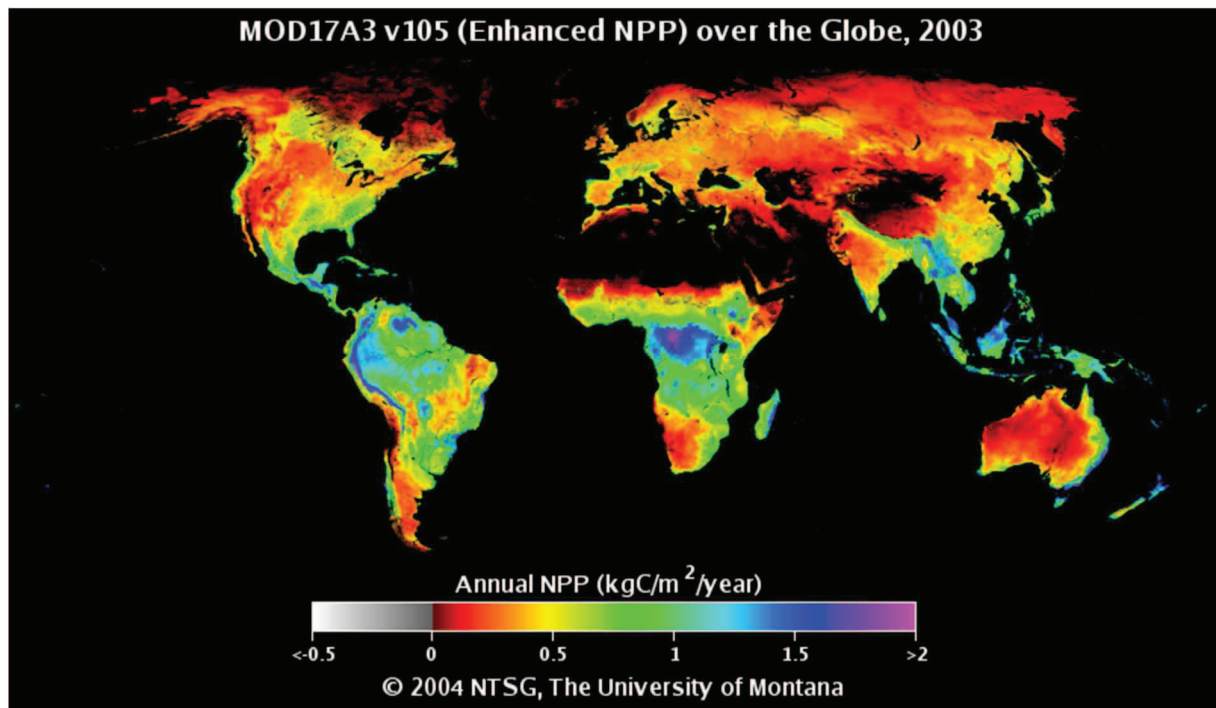
Források			Nyelők							
Fosszilis tüzelőa.	+	Földhaszn. megvált.	=	Légköri növ.	+	Északi erdők	+	Óceán	+	Reziduális nyelő
6,4±0,4		1,6±1,1		3,2±0,1		0,6±0,6		2,2±0,4		2,0±1,1

A különböző ökoszisztémák eltérő módon vesznek részt a globális szén-körforgás fenntartásában. A 2-2. táblázatban összefoglalom az ökológiai rendszerek kiterjedését, szén-tároló képességét és a légkörbe juttatott nettó CO₂ mennyiség értékeit. A 2003-ra vonatkozó globális NPP értékek mutatják a Föld felszínén a nettó primer produkció eloszlását (2-4. ábra).

2-2. táblázat: Különböző típusú ökoszisztémák mérete és NPP értékei

Ökoszisztémák	Kiterjedés [M km ²]	Széntárolás	NPP (MEA, 2005) [kg C/m ² /év]
Sivatagok	27,7		0,01
Füves területek és szavannák	40 Trópusi: 28 (C ₄) Mérsékelt övi: 15 (C ₃ /C ₄)		0,34 0,49
Tengerparti szárazföldi ökoszisztémák	6		0,52
Erdők	41,6 Trópusi: 17,1 Mérsékelt övi: 10,4 Északi: 13,7	1640 PgC	0,68
Tundra és a sarkvidéki ökoszisztémák	5,6	400 PgC (GRUBER et al. 2004)	0,06
Hegyek	35,8		0,42
Édesvízi lápok, tavak és folyók	10,3	450 PgC (láp)	0,36
Óceánok és tengerek	349,3 (14 milliárd km ³)	38100 PgC (ebből 698-708 PgC szerves és 13-23 PgC biomasza)	0,15

Magyarországon 1998-ban a nettó CO₂ felvétel hektáronként 4,85 t, 1999-ben 3,38 t volt (HASZPRA & BARCZA, 2001). A mérőpont a felszín felett 82 m magasan van, ami a tornyot övező 200 km²-re vonatkozik, de valószínűsíthető Nyugat-Dunántúl hasonló talaj- és vegetációs területeire. Magyarország antropogén kibocsátása 2004-ben 60 millió t CO₂ volt (16,4 Mt C) (UNFCCC, 2006). A hazai ökológiai rendszerek 2002-2006 között nettó kibocsátók voltak (évi átlagban 8 Mt CO₂-ot mértek). (BARCZA et al., 2008)



2-4. ábra: A Föld nettó primer produkció értékei 2003-ban (TURNER et al., 2006)

2.3 FÖLD-KLÍMA KÖLCÖNHATÁSOK

Az éghajlati állapot viselkedésének meghatározó vonása a nemlineáris belső visszacsatolások által keltett szabad változékonyság. Ha egy visszacsatolásoktól mentes, hipotetikus légkörben a szén-dioxid koncentráció megkétszereződne, akkor ez $+4\text{Wm}^{-2}$ értékű sugárzási kényszerrel fejtene ki, amit a rendszer hőmérsékletének $1,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ -os emelkedése ellensúlyozna (GÖTZ 2004).

Az éghajlat biológiai szabályozását különböző egyensúlyra törekvő szabályozó körök által fejtik ki a Föld. LOVELOCK (1990) szerint az éghajlat szabályozása révén a bioszféra tartja a Földet lakhatónak hosszú évmilliárdokon keresztül. Elmélete, mint GAIA-hipotézis lett ismert, kutatásai során az élő Föld és a halott Mars bolygó atmoszférikus összetételét vizsgálva jutott erre a következtetésre.

A globális felszíni évi átlaghőmérséklet egyensúlyi értékének megváltozását a légköri ekvivalens szén-dioxid koncentrációjának megduplázódása esetén egyensúlyi klíma érzékenységgel nevezzük (HEGERL et al. 2007). Effektív klíma érzékenységgel nevezzük akkor, ha az egyensúlyi követelmények nem teljesülnek. Mértéke függ a klíma visszacsatolási folyamataitól, a történeti adatoktól és a klíma állapotától. A klíma érzékenységi paraméter megmutatja, hogy egységnyi változás a sugárzási kényszerben mekkora változást okoz a globális felszíni évi átlaghőmérséklet egyensúlyi értékében (mértékegysége: $^{\circ}\text{C}(\text{Wm}^{-2})^{-1}$).

Az IPCC 2007-es jelentése szerint az egyensúlyi klíma érzékenység valószínűleg (vagyis 66%-nál nagyobb valószínűséggel) 2°C és $4,5^{\circ}\text{C}$ tartományban van, a legjobb becslés 3°C körüli érték. Nagyon valószínűtlen, hogy az értéke $1,5^{\circ}\text{C}$ alatt legyen.

A paleoklíma kutatások azt bizonyítják, hogy a CO₂ keveredési arányával arányos a hőmérséklet változása az elmúlt 220000 év alatt. (BARNOLA et al., 1987) A metán mennyisége az atmoszférában és a hőmérséklet viszonya szintén szoros összefüggésben állnak (RAYNAUD et al., 1993). A hőmérséklet és a légköri szén-dioxid koncentráció viszonya és aránya viszont eltérő volt a különböző időszakokban. Az elmúlt 220 ezer évet tekintve 100 ppm CO₂ keveredési arány növekedés 8 °C hőmérsékletváltozást hozott maga után, amely 25 PgC/°C növekedési aránynak felel meg. Ez a hőmérsékleti érzékenység a kis jégkorszak idején (1600-1900) 40 PgC/°C, jelenleg (1958-1992) 6 PgC/°C. (KEELING et al., 1989; WOODWELL et al., 1998)

A jövőre vonatkozó légköri átlaghőmérséklet érték (2-3. táblázat) a szén-dioxid mennyiségével közel lineárisan változik. Az mondható el, hogy 1 °C változás 250-350 PgC légköri növekedésnek felel meg a jövőre vonatkozó modellek számításai alapján.

2-3. táblázat: A hőmérsékletváltozás előrejelzései az ekvivalens szén-dioxid mennyiségének függvényében (MEEHL et al., 2007 alapján)

légköri ekvivalens CO ₂ tartalom		Hőmérsékletváltozás az ipari forradalom előtti időktől
[ppm]	PgC	°C
350	735	1
450	945	2.1
550	1155	2.9
650	1365	3.6
750	1575	4.3
1000	2100	5.5
1200	2520	6.3

A szabályozási rendszerek fő eleme a visszacsatolási hurok. Ha a visszacsatolási hurok nincs jelen, akkor a klímára érkező teljes hatás a közvetlen külső hatásokból számítható:

$$Y=X \quad (2)$$

ahol Y a kimeneti paramétereket, X a bemeneti paramétereket jelenti.

Ha egy visszacsatolási kör van jelen, akkor:

$$Y = X + g \cdot X = (1 + g)X \quad (3)$$

Ha végtelen sokszor ismétlődhet a visszacsatolási hurok, akkor:

$$Y = X(1 + g + g^2 + g^3 + \dots) = \frac{X}{1 - g}, \text{ ha } |g| < 1. \quad (4)$$

Ha $1 > g > 0$, akkor pozitív visszacsatolásról beszélünk, ha $g < 0$, akkor negatív a visszacsatolás.

Ha $g > 1$, akkor instabil a folyamat, $Y = \infty$.

A felszíni hőmérsékletet írjuk fel különböző faktorok függvényeként, amelyek maguk is függnak a hőmérséklettől:

$$T_s = f(p_1(T_s), p_2(T_s), p_3(T_s), \dots) \quad (5)$$

Például $p_1(T_s)$ lehet a föld felszínének albedója, vagyis fényvisszaverő-képessége, amely változik, ha a hőmérséklet növekedése hatással van a vegetációra. Ekkor az erősítés értéke:

$$g = \sum_i \frac{\partial f}{\partial p_i} \frac{\partial p_i}{\partial T_s} = \sum_i g_i \quad (6)$$

A klíma leírására használt általános cirkulációs modellek (GCM-ek) néhány fontos visszacsatolási folyamatot tartalmaznak. (LASHOF et al., 1997) A legfontosabb a jég albedójának a pozitív visszacsatolása, a második pozitív visszacsatolás a légkörben jelen levő vízpárával kapcsolatos. A harmadik visszacsatolás a leginkább bizonytalan nagyságú és irányú, a felhők okozta hatás. Összességében ez a három visszacsatolási hurok erősítési tényezője, g , 0,4-0,78 értékek között mozog.

A visszacsatolások a hatásukat tekintve különböző csoportokba sorolhatók (HARTMAN et al., 2003). Osztályozhatjuk a bioszféra visszahatásait a légkör viszonyaira aszerint, hogy mértékében jelentős-e, vagy esetleg az ingadozást befolyásolja.

1. Felhő és vízgőz visszacsatolásai

A légkör megnövekedett szén-dioxid-koncentrációja az üvegházhatás miatt közvetlenül felfűti a levegőt, ami magasabb hőmérsékleten több vízpárát vesz fel. Ezzel növekszik a hőelnyelés mértéke is, ami a vízpára további felvételét idézi elő. A vízgőz a leghatékonyabb természetes üvegházgáz. Ha az üvegházgáz légköri koncentrációja nő, felmelegedés következik be, aminek közvetett következményeként nő a légköri páratartalom és ezzel együtt tovább erősödik az üvegházhatás. A vízgőz okozta visszacsatolás mértékét (üvegházhatás) nehéz megállapítani, mivel a vízgőz – ellentétben a szén-dioxiddal – nem egyenletesen oszlik el a levegőben.

A légrétegek megnövekedett vízgőztartalma ugyanakkor negatív visszacsatolást is kiválthat. A felhők elnyelik az infravörös sugárzást és az elnyelt mennyiség arányában fejtenek ki melegítő hatást. Ugyanakkor visszatükrözik a napfény egy részét, így nagy mennyiségük gátolja a felmelegedést (HEGERL et al., 2007; AMMANN et al., 2007).

2. Jég fényvisszaverő képességének (albedónak) visszacsatolása

A légkörben megnövekedett szén-dioxid-mennyiség felmelegíti a Föld felszínét, megolvasztja a jégtömböket. A jég fehér felületként veri vissza a Nap sugarait, és ahogy olvad, helyét a hőt lényegesen jobban elnyelő tenger foglalja el. Ettől gyorsabban olvadnak a jégfelületek, és öngerjesztő folyamat alakul ki (SODEN et al., 2006).

3. Biogeokémiai visszacsatolások és a szén-körforgás

A teljes szén-körforgás és a kén-körforgás is tartalmaznak fontos visszacsatolásokat. Például a szén-dioxid koncentrációjának növekedése a talaj hőelnyelő képességére hat. A talajban a szén igen finom egyensúlyban raktározódik, és már a hőmérséklet egy kis változása is elég ahhoz, hogy a talaj elkezdje kibocsátani a korábban elnyelt szén-dioxidot.

A szén-dioxid koncentrációjának növekedése fokozza az esőerdőkben a növények kilégzését (a transpirációt). Amikor a növények kinyitják a leveleiken elhelyezkedő légzőnyílásokat (sztómákat), elpárologtatják víztartalmuk egy részét.

Egy másik pozitív visszacsatolási folyamat során a globális felmelegedés hatására a metán-hidrátból metán szabadulhat fel. A metán-hidrát szilárd anyag, de instabil elegy, amely alacsony hőmérsékleten képződik a tengerek mélyén, a tengervíz keltette nagy nyomás alatt. A metán-hidrát létrejöttének alapvető feltétele a kellően vastag üledékréteg, amelyben a metán keletkezik. Ha ez az anyag kiszabadul a tengervíz nyomása alól, közvetlenül szublimál és szétoszlik a levegőben, üvegházhatást okozva gyorsítja a globális felmelegedés folyamatát. (KVENVOLDEN, 1993)

Fontos a geológiai negatív visszacsatolás, amely az éghajlat stabilizálásában részt vesz. Ennek során a mélységbe süllyedő mészkő geotermikusan felhevül, majd a reakció során keletkező CO_2 a tűzhányókon keresztül visszakerül a légkörbe, a keletkezett kalcium-oxid reakcióba lép a jelen lévő szilícium-dioxiddal, és bazalttá alakul. A felmelegedett bazalt a vulkanikus folyamatok során a felszínre kerül, és mállást követően újra mészkő (CaO) és homokká (SiO_2) alakul, a körfolyamat folytatódhat. Ez a körfolyamat légkondicionáló szerepet játszik a Föld éghajlatának alakítása során. (MARX, 1993)

4. Atmoszférikus kémiai visszacsatolások

Az aeroszolok jelenléte a Föld felszíni hőmérsékletét mintegy 2-3 °C-kal csökkenti, az iparosodott területek felett nagyobb hűlést lehet érezni, mivel a légköri aeroszol részecskék fele antropogén eredetű.

A troposzféra és a sztratoszféra kémiai folyamatai összefüggésben állnak a hőmérséklettel, csapadékkal, cirkulációval és a légkör összetételével, így befolyásolják a Föld sugárzási egyensúlyát.

5. Óceán hőfelvétele és cirkulációs visszacsatolások

A tengervíz és a fölötté elhelyezkedő légrétegek felmelegedésével fokozódhat a párolgás, vagyis nőhet a légkör vízgőztartalma. A légköri szén-dioxid és az észak-atlanti vízszüllyedés kapcsolatrendszere szintén pozitív visszacsatolású.

6. Föld hidrológiai és vegetációs visszacsatolások

Ide tartozik a talaj-víz visszacsatolás, hó fényvisszaverő-képességének visszacsatolása, szótómák sűrűségének és működésének hatása, levélfelület visszacsatolás, biogeográfiai visszacsatolások. Az ökológiai modellezésben egyre nagyobb hangsúly esik a vegetáció és a légkör kölcsönhatására, ezért a későbbiekben a biotikus visszacsatolásokat részletesen is elemezzük.

7. A klíma rendszer változékonyságának természetes változásai

A légköri szén-dioxid és az óceán kölcsönhatása az egyenlítői térségben okozza az El Niño anomáliát. A légkörzés, az óceáni vízkörzés és a légköri szén-dioxid-mérleg közötti visszacsatolás pozitív (GERESDI & ÁCS, 2004).

2.4 BIOTIKUS VISSZACSATOLÁSOK

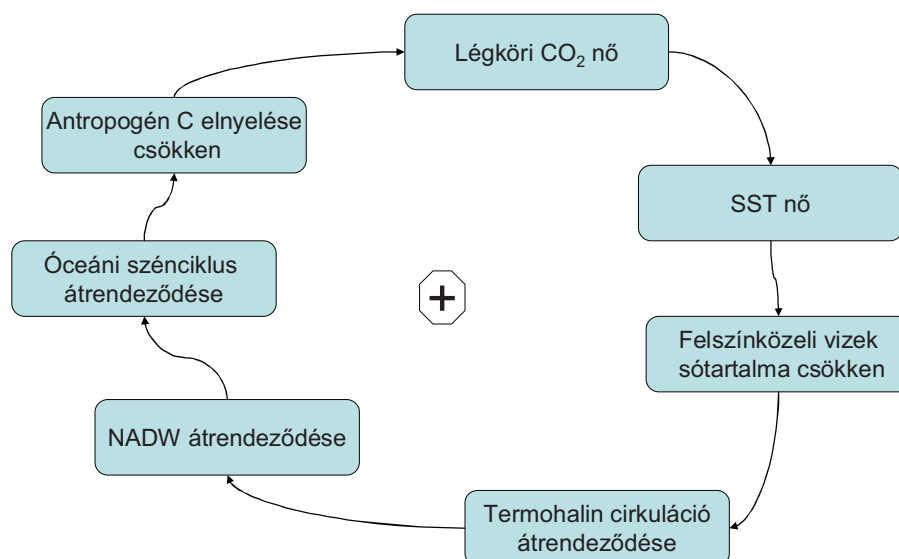
Az antropogén felmelegedés, valamint a tengerszint emelkedése az éghajlati folyamatok és visszacsatolások időskálája miatt évszázadokon át tovább folytatódhat akkor is, ha az üvegházhatású gázok koncentrációját sikerül stabilizálni (MEEHL et al., 2007; DENMAN et al., 2007). Az éghajlat és a szénkörforgás közötti visszacsatolás várhatóan többlet szén-dioxidot juttat a légkörbe, miközben az éghajlati rendszer melegszik. Ennek a visszacsatolásnak az erőssége azonban bizonytalan.

A természetes ökoszisztémák elhelyezkedésüket tekintve két csoportra oszthatók fel: óceáni és szárazföldi rendszerekre. A biotikus visszacsatolások tekintetében a szárazföldi rendszerek nagyságrendekkel nagyobb mennyiségű CO₂-ot juttatnak vissza a légkörbe, mint az óceáni ökoszisztémák (DRÉGELYI-KISS et al., 2008).

Az óceáni ökoszisztémák három fontos biotikus visszacsatolása lehetséges. Az egyik fontos óceáni szén-kör klíma visszacsatolási hurkot mutatja a 2-5. ábra (JOOS et al., 1999). A növekvő légköri CO₂ megnövekedett sugárzási kényszerhez vezet, amely magasabb tenger-felszíni hőmérsékletet (SST) eredményez és az erősebb hidrológiai ciklus által csökken a tengerszint közeli rétegek sótartalma a magasabb szélességeken. Ez a változás indukálhatja a termohalin cirkuláció (THC) és az Észak-Atlanti Mélységi Vizek folyamatainak (NADW) átalakulását, ezáltal a tengeri szén-ciklus módosulását, majd az antropogén szén felszínből mélybe való szállításának a csökkenését eredményezi. Ez a csökkenő óceáni CO₂ felvétel ily módon gyorsíthatja a légköri CO₂ növekedését.

A klímára vonatkozó másik fellelhető óceáni biotikus visszacsatolás a fitoplankton dimetil-szulfid termelése, amely során a dimetil-szulfid a légkörbe érve oxidálódik, aeroszolokká alakulhat, amely csökkenti a globális felmelegedést (SIMO, 2001).

Harmadrészt az óceáni szerves-szén pumpa működése korlátozott az ásványi anyagok mennyiségével, így a növekvő mennyiségű szén-dioxiddal nem nő az óceáni nettó primer produkció értéke (ZONDERVAN, 2007).



2-5. ábra: Pozitív visszacsatolású óceáni szén ciklus-klíma szabályozási hurok

A szárazföldi ökológiai rendszerek a biotikus visszacsatolásait a klímára a különböző biokémiai körök által fejtik ki. Ezen körök közül a legnagyobb mennyiségű árammal a szén-kör rendelkezik (2-4. táblázat).

2-4. táblázat: Kémiai elemek körforgásának természetes és antropogén mennyiségi értékei, 2000 (FALKOWSKI et al., 2000)

Elem	Fluxus	Természetes (·1000kg)	Antropogén (·1000kg)
C	Szárazföldi respiráció és CO ₂ lebontás Fosszilis tüzelőanyagok és földhasználat CO ₂	61000	8000
N	Természetes biológiai megkötés Megkötés rizsföldeken, műtrágyázás és tüzelőanyag égése	130	140
P	Kémiai mállás Bányászat	3	12
S	Természetes emissziók Fosszilis tüzelőanyag és biomassa égetés	80	90
O és H (víz)	Csapadék a földeken Globális vízfelhasználás	111·1012	18·1012

A szárazföldi ökoszisztémák három- vagy négyszeres mennyiségű szénem tárolnak, mint ami a légkörben fellelhető, és a légköri CO₂ több mint egy nyolcada egy év alatt átáramlik az ökoszisztémákon a légzés és fotoszintézis folyamatainak keresztül.

A szén ciklus két alapvető alkotóelemre osztható, CO₂-ra és metánra, ezek meghatározó szerepet töltenek be az ökoszisztéma szabályozásában. Az előbb említett molekulákon kívül befolyásolhatják a klímát a biogén aeroszolok (pl. izoprén) jelenléte is. A szárazföldi szén-körforgás során fellelhető visszahatások a klímára (2-6. ábra) az alábbiak:

1. Fotoszintézis – respiráció egyensúlya

A növekvő CO₂ mennyisége (CO₂-trágyázás) negatív visszacsatolással van a klímára, mivel a növény több C-t tud felvenni, amely csökkenti a légköri CO₂ mennyiségét.

A CO₂-trágyázás hatását (CFE) számos kísérletben becsülték. LOBELL és FIELD (2008) azt találta, hogy az általában használt mezőgazdasági terményekre (rizs, kukorica, búza) 1 ppm CO₂ keveredési arány növekedésével 0,1% hozamnövekedés érhető el. Mindez átlagosan egy évnyi CO₂ koncentráció növekedést figyelembe véve 0,14% hozamnövekedést eredményez (0,07% szórással).

2. Lápok metán kibocsátása

A metán emissziójának három fontos szabályozója a talaj hőmérséklete, a víztábla mélysége és a felbontható talajréteg mennyisége. A metán többféleképpen áramolhat a légkörbe: molekuláris diffúzióval, felbugyogva, vagy edényes növények szárán át. A metán a légkörbe érve, az üvegházhatás miatt tovább emeli a hőmérsékletet, amely még több metán felszabadulását eredményezi.

A mocsaras és elárasztott területek (rizsföldeket is figyelembe véve) $8,6 \cdot 10^6$ km² területen fekszenek, amelyből $4,6 \cdot 10^6$ km² a trópusi és szubtrópusi vidékeken helyezkedik el (CLARKE, 1994). A metán kibocsátás mennyisége 115 – 237 Tg CH₄/év (GEDNEY et al., 2004).

3. Biogén aeroszolok

Az aeroszolok fontosak a klíma rendszerben, mivel abszorbeálják, visszaverik vagy szórják a bejövő napsugárzást, ezáltal hűtő hatással rendelkeznek. Az aeroszolok mennyiségi eloszlása a 2-5. táblázatban látható. A fotoszintézis során sok szerves illékony anyag kerül ki a légkörbe, amelyek hidroxil gyökökkel reakcióba lépve ún. másodlagos szerves aeroszolokat alkotnak. A másodlagos szerves aeroszolok (SOA) keletkezésüket tekintve két csoportra oszthatók. A biogén SOA 90%-os arányban van jelen, a biogén illékony szerves anyagok (VOC) oxidációjával jön létre. 10%-ban az antropogén eredetű VOC-k oxidációja adja a SOA légkörben előforduló mennyiségét. Az erdők nagy izoprén kibocsátók, évente akár 300-500 millió t C mennyiséget is emíthetnek.

2-5. táblázat: Az aeroszokok mennyiségi eloszlása (KANAKIDOU et al., 2005)

Forrás	Teljes mennyiség (Tg/év)
Biomassza égés	54 (45-80)
Fosszilis tüzelők	28 (10-30)
Biogén másodlagos aeroszol	16 (8-40)
Antropogén másodlagos aeroszol	0,6 (0,3-1,8)
Összes szerves anyag	98 (60-150)
Összes aeroszol	800

4. Talaj respiráció

A hőmérséklet növekedésével a talaj légzése gyorsul, ezáltal több szén-dioxid távozik a légkörbe, amely erősíti a felmelegedést. RAICH és munkatársai (2005) vizsgálták a talaj – CO₂ fluxus mértékét 1980-94 között. Azt találták, hogy az átlagos évi fluxus értéke 80,4 Pg C (79,3-81,8 Pg C) volt, és a hőmérséklet éven belüli változását figyelve 3,3 PgC/év/⁰C értéket mértek.

5. A talaj és avar nagyobb CO₂ tartalma (KIMBALL et al., 2001)

A megnövekedett CO₂ koncentráció indirekt módon eredményezheti az alacsonyabb fokú N hozzáférést, amely kevésbé engedi a növény növekedését.

6. Melegedés hatása a növényekre (FEELEY et al., 2007)

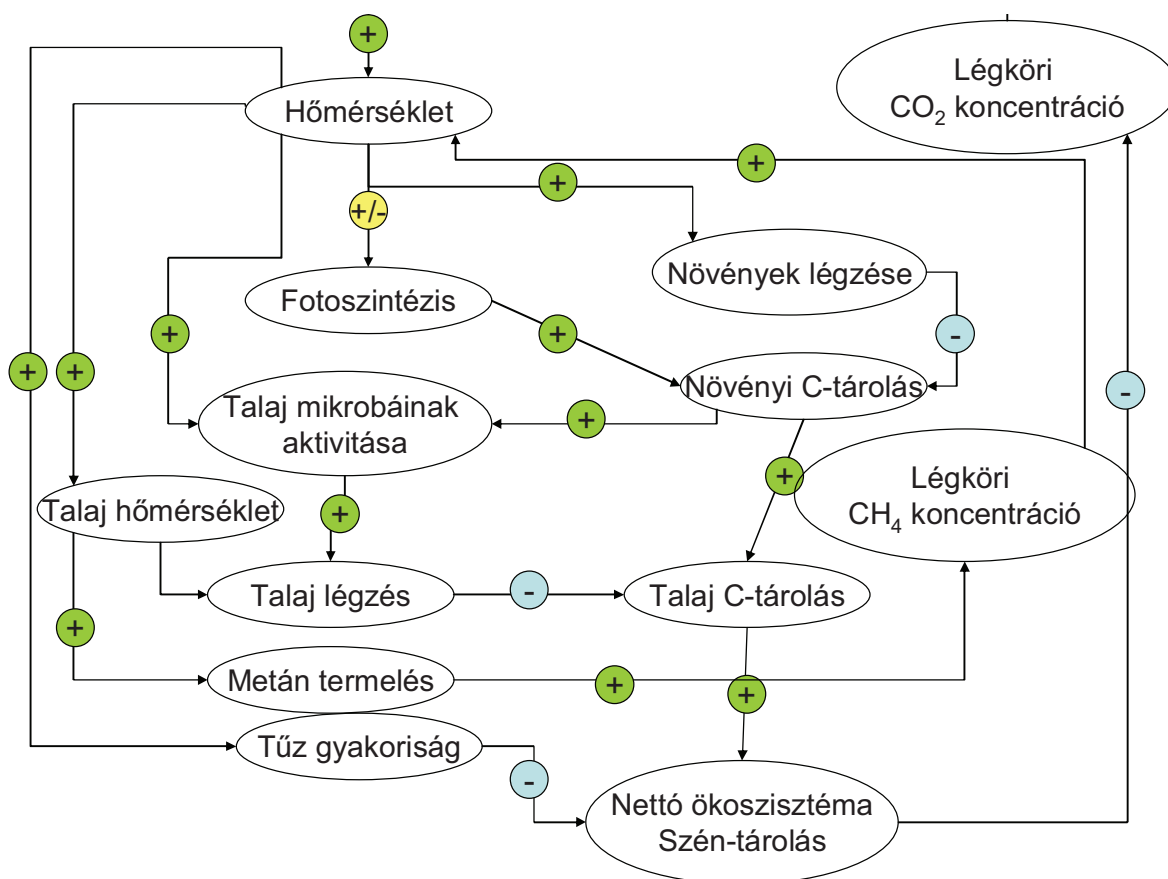
A melegedés megnövekedett víz-felhasználást okoz, a hőmérséklet eltolódása az optimum értékről csökkenti a CO₂ felvételt, a fotoszintézis sebességét, amely a sztómák vezetőképességének csökkenéséből ered. Magasabb hőmérsékleten és többlet CO₂ jelenlétében a sztómák sűrűsége és száma viszont növekszik. (PANDEYA et al., 2007)

7. Tűz gyakoriság (RUNNING, 2006)

A melegedés gyakoribbá teszi az erdő- és bozóttüzek előfordulását, amely csökkenti a szárazföldi ökoszisztémák C-tartalmát, növeli a légkör CO₂ koncentrációját, amely tovább növeli a hőmérsékletet.

2.5 DISZTURBANCIA HATÁSA AZ ÖKOSZISZTÉMÁK MŰKÖDÉSÉRE

A 2007. évi IPCC jelentés (FISCHLIN et al., 2007) szerint a 1,5 – 2,5 °C-ot meghaladó globális átlaghőmérséklet növekedés jelentős változásokat idéz elő az ökológiai rendszer szerkezetében és működésében, különös tekintettel a biológiai sokféleségre és az ökoszisztémák javaira és szolgáltatásaira. Az éghajlatváltozásra valószínűleg a különböző ökológiai rendszerek nem tudnak megfelelő rugalmassággal reagálni, mivel egyre gyakoribbak és nagyobb mértékűek a zavarok (például: áradás, szárazság, futótűz, rovarok, az óceán savasodása) és egyéb globális változásokat kiváltó okok (például: a földhasználat megváltozása, a környezetszennyezés, az erőforrások túlságosan nagy mértékű kiaknázása).



2-6. ábra: A szén-körforgás és a klíma hatás-ábrája [LASHOF et al., 1997 nyomán]

A globális klímaváltozás hatására a Föld nagyobb részén megváltoztak az élőhelyi feltételek, amelyekre az élőlények különböző módon és mértékben reagálnak (adaptálódás, elvándorlás, kihalás). Ezen hatások legnagyobb mértékben a szárazföld belsejében, a sarkok közelében illetve az óceánok és tengerek partjainál elterülő területeken érzékelhetők (HARNOS et al., 2008).

A biológiai sokféleség csökkenésének számos következménye lehetséges. A leglátványosabb a fajok számának csökkenése, amelyet tovább fokoz, hogy a ma élő fajoknak csupán töredékét ismerjük. Sok esetben csökken a gyakori fajok állománya, amelyről sajnos szintén csak ritkán vannak pontos adatok. Az állománycsökkenés természetesen a genetikai változatosság elszegényedését vonja maga után, amelynek következtében a populáció fennmaradásának esélye romlik, hiszen a genetikai sokféleség a túlélés egyik kulcsa. Harmadrésről az ökoszisztémák sokfélesége is változik. Az élőhelyek változatos formációja lehetővé teszi az élőlények létezését és fennmaradását a legkülönbözőbb geológiai és éghajlati viszonyok között. Az ökoszisztémák ilyen vonatkozású szerepe is kevésbé ismert. (NECHAY, 2002)

A természetes ökológiai rendszereknél dinamikus egyensúly figyelhető meg a klíma és ökoszisztémák között. Ennek értelmében, ha a rendszert valamilyen hatás éri, akkor erre válaszreakció indul az egyensúly fenntartása érdekében. Ennek mértéke lehet hirtelen bekövetkező,

azaz ugrásszerű, másrésről pedig fokozatos. Azonban a jelenleg kialakult helyzetben alighanem a kiszámíthatatlan, ugrásszerű változások fognak dominálni. Egyes változók, mint például a fenológiai sajátságok (növények fejlődési szakaszainak megjelenése az év során), egyszerűen követik a megváltozó klimatikus feltételeket; ha a klíma fokozatosan változik, akkor ezekben az esetekben is fokozatos eltolódásra számíthatunk (FITTER & FITTER, 2002).

Számolni kell azzal a lehetőséggel is, hogy egy fokozatos klimatikus változás hatására ugrásszerű válaszreakció alakul ki. A tengerparti ár-apály zónában mutatták ki, hogy kismértékű hőmérséklet-emelkedés hatására is a közösség jelenősen átalakul, amelyet a domináns ragadozók számának drasztikus csökkenése okoz (SANFORD, 1999).

Nem hagyhatjuk figyelmen kívül azt sem, hogy az előrejelzések szerint nőni fog a szélsőséges időjárási események valószínűsége, amely tovább növeli az ugrásszerű hatások bekövetkezési valószínűségét. Egyes kutatók szerint a legtöbb fokozatosnak tűnő átalakulás mögött is valójában néhány rövid, szélsőséges esemény és az arra adott ugrásszerű válaszreakció rejlik (EASTERLING et al., 2000). A válaszreakciók értékelésénél további nehézséget jelent a rövid és hosszú távú válaszok jelentős eltérése, akár ellentétes hatásmechanizmusa, másrésről pedig a válaszreakciók időbeli eltérése, valamint jelentős késleltetése. Klímaváltozás során nem a dinamikus egyensúlyban lévő rendszer kibillentéséről van szó, hanem előfordulhat, hogy a szukcessziós lépések (növénytakaró kialakulásának folyamata) megszakadnak, illetve a várttól eltérő lépések következnek be. Egy erdőtüzet követően regenerálódó mediterrán cserjésben a mesterséges szárazságkezelés hatására nem változik a fajszám, miközben a kontroll parcellában a betelepülő fajoknak köszönhetően folyamatosan emelkedik (PENUELAS et al., 2007). A leromlott, degradálódott és regenerálódó közösségek klímaváltozásra bekövetkező válaszreakciója jelentősen eltér a természetes állományok reakciójától. Ezen folyamatok azért fontosak számunkra, mert napjainkban – Európában legalábbis – több ilyen terület van, mint természetes. (CZÚCZ et al., 2007).

A diszturbancia (zavarás, bolygatás) jelenségének értelmezése a tudomány fejlődésével együtt megváltozott, hiszen eleinte a természetben megfigyelhető egyensúlyi körülményektől való eltérésnek tekintették, míg napjainkban az ökoszisztéma ökológiai integritásának fenntartásáért felelős tényezőként említik. A fogalom magyarázatára számos meghatározás született (LASKA, 2001). Szűkebb értelemben a diszturbancia egy olyan esemény, amelynek hatására lecsökken a biomassza mennyisége (GRIME, 1973). Más megfogalmazásban olyan eseménynek tekinthető, ami időben viszonylag elkülönül, amely megbolygatja az életközösség, populáció illetve ökoszisztéma életét, megváltoztatja az erőforrások, környezeti tényezők felhasználhatóságát, a fizikai környezetet (PICKETT & PARKER, 1997). Összességében elmondható, hogy a diszturbancia nem jelent

minden esetben biomasza csökkenést, térben és időben egy körülhatárolható jelenség, amelyek eredménye következtében dinamikus foltmintázat jön létre.

A zavarás típusa és intenzitása befolyásolja a szukcessziós folyamatokat, amelynek következtében többnyire szekunder szukcesszió indul meg (árvíz, szélvihar, természeti katasztrófák). Ennek oka, hogy a primer szukcesszióval (vulkánkitörés) ellentétben itt fennmaradhatnak az eredeti közösségnek bizonyos tagjai, szerves anyag valamint biotikus folyamatok is (DOBSON et al., 1997). A zavarás léptéke, kiterjedése nagyon különböző lehet, amelyet a környezet heterogenitása jelentősen befolyásol. Az élőhely típustól független zavarás kivételt képez, mivel ilyen esetben a heterogenitás kevésbé befolyásolja a diszturbancia terjedését (például: tűz). Ezek értelmében elmondható, hogy a folyamatok legtöbbször egyediek, az adott területre érvényesek (PICKETT & PARKER, 1997).

A zavarás, bolygatás után általában gyors szukcesszió indul meg, amelyben a túlélő fajok, vagyis az eredeti közösség tagjai vesznek részt. Komplex kapcsolatokat alakítanak ki, így alkalmazkodva az új környezetükhöz, a biotikus és az abiotikus tényezőkhez (MACMAHON, 1998). A változások üteme lelassul, majd a folyamatos alkalmazkodás eredményeképpen az élőhely viszonylagos egyensúlyba kerül. Ennek értelmében a zavarás utáni állapot módosíthatja a szukcesszió irányát és időbeli lefutását.

A GAUSE-féle kompetitív kizárási elmélet értelmében (GAUSE, 1934; HARDIN, 1960) a limitáló tényezők, elemek száma korlátozza az együtt élő fajok számát, így szabályozva az életközösségek, populációk összetételét. Hosszútávon versengés nem tartható fenn. Ennek következtében három fajta folyamat játszódhat le, a gyengébb faj kihal, adaptálódik, vagy más környezeti tényezők közé vándorol. Stabil állapotról akkor beszélhetünk, ha mindegyik fajt más és más elem, tényező korlátozza. Ha több faj versenyez ugyanazon forrásért, akkor a legjobban alkalmazkodó faj ki fogja szorítani a többi fajt, így a szukcesszió folyamat egy kis diverzitás fokú klimax állapot (záro társulás) felé tart.

A limitáló források különböző élőlények esetében eltérőek. A szárazföldi növények növekedését a nitrogén, foszfor, talajnedvesség, fény és a biológiailag fontos elemek elérhetősége korlátozza. Például a mérsékelt övi fitoplanktonok esetében ritkán fordul elő, hogy egyszerre több mint, három (nitrogén, foszfor, szilícium magában, vagy kombináltan, fény) korlátozó tényező hatna rá. Így a kompetitív kizárási elmélet értelmében a fitoplankton társulás a szukcessziós folyamat során egy-három domináns fajával tart az egyensúlyi állapotába. Ugyanakkor tapasztalati tény, hogy a fitoplankton közösségek nagyon magas fajgazdagságot mutatnak, hiszen ha nincs erős stressz tényező, akkor a mennyiségi vizsgálatok alapján sokkal több faj kerül elő, mint amennyi a kompetitív kizárási elv alapján várható. Ez az ún. „plankton paradoxon” néven vált ismertté, amely

nagy valószínűséggel azzal magyarázható, hogy a peremfeltételek – környezet állandó változása, függőleges gradiensek (fény, turbulencia), szimbiózisok stb. – gyorsabban változnak, mint a kompetitív kizárás bekövetkezzen (HUTCHINSON, 1957). Összefoglalva az mondható el, hogy az elmélet és a gyakorlati tapasztalatok nem egyeznek meg. (PADISÁK, 1998)

Egyes kutatók azt sugallják, hogy az ökológiai és környezeti tényezők folyamatos kölcsönhatásban vannak, a planktonok élőhelyei sem érik el az egyensúly állapotát, ahol egyetlen faj az egyeduralkodó (SCHEFFER, 2006).

A zavarás közösségekre gyakorolt hatásáról több hipotézis ismert, amelyekben a zavarás és a diverzitás kapcsolatát vizsgálják (MAGURA et al. 2006). Ezen elméletek részben kiegészítik, részben pedig átfedik egymást. A legelterjedtebb a Közepes Bolygatási Hipotézis (Intermediate Disturbance Hypothesis, IDH), mely szerint a diverzitás növekszik, ha kismértékű vagy mérsékelt zavarás éri a rendszert (CONNELL, 1978, GRIME, 1973). A Növekvő Zavarási Elmélet szerint az erősen zavart területeken a legalacsonyabb a sokféleség (GRAY, 1989). A Habitat-specialista Elmélet értelmében az erősen zavart, átalakított élőhelyek felé haladva egyre csökken az eredeti élőhelyekhez kötődő élőlények fajgazdagsága (MAGURA et al., 2004).

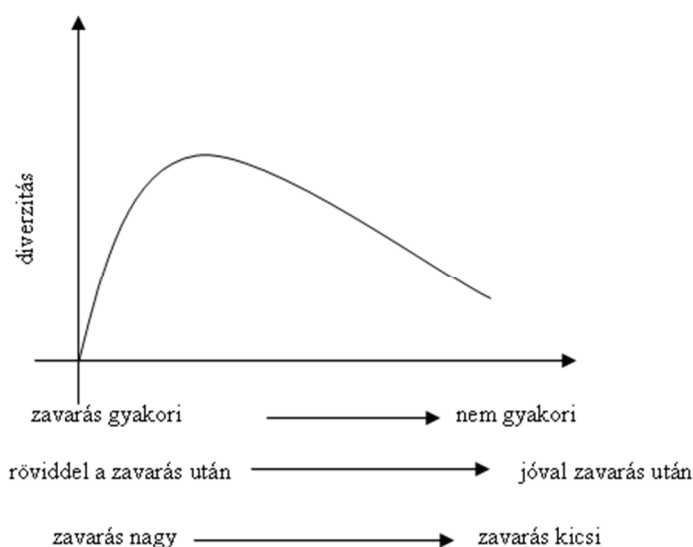
A trópusi esőerdők valamint a korallzátonyok fajgazdagsága felülmúlhatatlan, és felmerül bennünk az a kérdés, hogy itt miért nem érvényesül a kompetitív kizárás elmélete. Trópusi esőerdőkben gyakran dőlnek ki, pusztulnak el fák erős szelek, viharok, földcsuszamlások következtében, korallak gyakran pusztulnak ki tengeri viharok, édesvízi áramlások, valamint a ragadozók miatt. Joggal mondhatjuk, hogy az említett közösségek életében számos alkalommal különböző minőségű és intenzitású zavarások lépnek fel, amelynek következtében közösség nem juthat az egyensúlyi állapotba. Ezen megfigyelésen alapul a Közepes Bolygatási Hipotézis (IDH) (CONNELL, 1978), amely az alábbiakat állítja:

- Diszturbancia hiánya esetében, a kompetitív kizárás következtében a túlélő fajok száma minimálisra fog csökkenni.
- Nagy intenzitású zavar esetén csak a pionír fajok képesek a növekedésre az egyedi diszturbancia eseményeket követően.
- Ha a diszturbancia frekvenciája és intenzitása közepes, akkor nagyobb lehetősége van a közösség befolyásolására. A fajok nagyobb változatossága következtében zavarok után a megjelenő fajok esetében nem fordul elő, hogy versenyképes módon kizárt állandósult állapot alakuljon ki.

Az IDH-t figyelték meg azokban az esetekben, amikor a fitoplankton közösségek periodikus változásait vizsgálták a természetes vizekben, valamint a víztározókban (HAFFNER et al., 1980; SOMMER, 1995; VINER & KEMP, 1983, PADISÁK, 1998, OLRİK & NAUWERCK, 1993). A

fitoplanktonok élettani válasza egy megváltoztatott fizikai környezetben közvetlenek, azonban néhány óra elteltével vagy több táplálék esetén a megváltozott populáció újra felépül. Napjainkban általánossá vált, hogy a diszturbancia korai válasza esetében a legnagyobb a diverzitás, pontosabban a második és a harmadik generáció körül, vagy másképpen fogalmazva a stimulációt követő 5 – 15 napon. (REYNOLDS, 2006)

A diszturbancia hatása a diverzitásra függ az intenzitástól és a kényszerítő esemény frekvenciájától (POLISHCHUK, 1999). A diverzitás és a zavarás frekvenciája közötti kapcsolatot egy parabolával lehet jellemezni, amelyet gyakran neveznek púpos diagramnak (2-7. ábra) is.



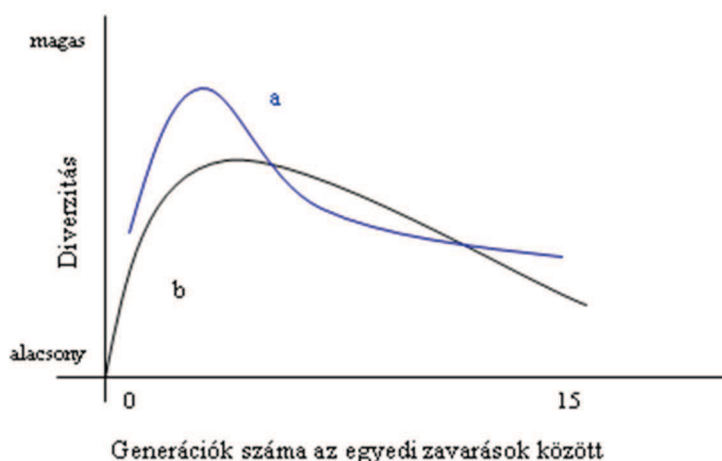
2-7. ábra: A diverzitás és a zavarás kapcsolata (CONNELL, 1978)

Ha a zavarás gyakorisága és erőssége nagy, akkor olyan fajok jelennek meg, amelyek ellenállnak a hatásoknak, gyors fejlődésűek és gyorsan be tudják népesíteni a területet (*r*-stratégisták). Alacsony frekvenciájú és intenzitású diszturbancia esetében érvényesül a kompetitív kizárás elve, miszerint a domináns fajok terjednek el, vagyis amelyek lassú fejlődésűek és a forráskihasználást is maximalizálják (*K*-stratégisták). Ha a zavarások frekvenciája és intenzitása közepes, a pionír fajok – amelyek elsőként jelennek meg, illetve telepednek meg olyan területeken, amelyekről a növényzet valamiért kipusztult – minden esemény után újbóli növekedésnek indulhatnak. Emellett a késői fázisokra jellemző fajok elterjedése figyelhető meg, azonban ezek egyeduralmukodóvá nem tudnak válni a zavarások közötti időszakokban.

GRIME (1973) az élőhelyeket nem kétféle, hanem háromféle csoportba (CSR-adaptáció) sorolja az adaptációnak megfelelően. A C típusú (kompetitív) élőhelyeken nincs jelen sem diszturbancia, az abiotikus környezeti feltételek nem kedvezőtlenek. Az S típusú (stressz) élőhelyeken kedvezőtlenek a külső körülmények (fény elérése, tápanyag-koncentráció, hőmérséklet), az R típusú (rudeális) élőhelyeket a növényzet növekedését gyakran különböző diszturbanciák érik (tűz, emberi

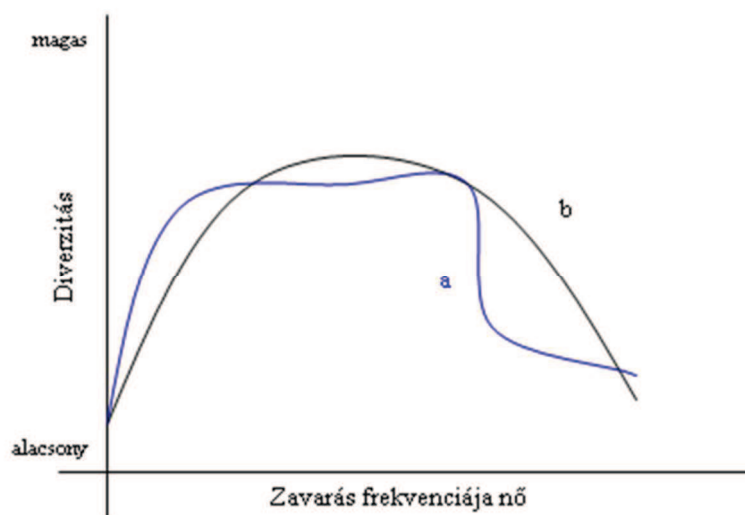
tevékenység). A háromféle élőhelyhez nem lehet egyszerre adaptálódni, mindnek megvannak a tipikus növényei. (PÁSZTOR et al., 2007b)

PADISÁK (1998) különböző magyarországi tavakból (Balaton, Fertő-tó) vett folyamatosan mintákat és vizsgálta a fitoplanktonok fajszerkezetét, egyenletességet (százalékos arányban) valamint a diverzitást. Az általánosíthatóság kedvéért a 2-8. ábra vízszintes tengelyén az egyedi diszturbancia események közötti fitoplankton generációk számát alkalmazva (a) (PADISÁK, 1998) CONNELL (1978) diagramjával (b) hasonlóságot mutat.



2-8. ábra: CONNELL-féle diagram (1978) (b) és PADISÁK-féle diagram (1998) (a)

A megnyilvánuló frekvencia érvényesítésének egy másik módja a zavarások évenkénti száma. Ezt a módszert alkalmazták ELLIOTT és munkatársai (2001), amelyek alapján a szimulált kényszerítő események periodikus sorozatain keresztül modellezték. A modell PROTECH (Phytoplankton Responses To Environmental CHange; fitoplanktonok válasza a környezet változására) néven vált ismertté, ami tulajdonképpen egy fitoplankton közösség modell, amely a környezeti változásokra adott változásokat vizsgálja (REYNOLDS, 2006). ELLIOTT és munkatársai (2001) következtetése alapján, a zavarás és a diverzitás kapcsolata nem a CONNELL-féle (1978) parabolával írható le, hanem egy hirtelen letörés következik be egy kritikusan magas frekvencián (2-9. ábra). Ezt a diagramot szirt alakú görbének nevezik. A szirt alakú görbe nem mond ellen CONNELL (1978) állításának, miszerint a diverzitás akkor a legnagyobb, amikor a zavarás értéke egy közepes állapotot vesz fel.



2-9. ábra: CONNELL-féle diagram (1978) (b) és ELLIOTT et al.-féle diagram (2001) (a)

2.6 A BIOSZFÉRA MODELLEZÉSI LEHETŐSÉGEI A KLÍMAVÁLTOZÁS HATÁSAINAK VIZSGÁLATÁRA

A klímakutatások során a modell alapú scenáriók és jövőre vonatkozó becslések egy szekvenciális folyamaton keresztül valósulnak meg. Négy típusú scenáriót különböztetünk meg egymástól, amelyeket egymásra épülve dolgoztak ki az évek során. A legelső típusba tartoznak az emissziós scenáriók. Az IPCC kidolgozta a SRES emissziókra vonatkozó forgatókönyvét 2000-ben. Az ezt követően kiadott IPCC jelentések (3. és 4. kiadások) ezen forgatókönyv szerint határozták meg a klíma scenáriókat, amelyek a különböző klíma paraméterek (hőmérséklet, csapadék, stb.) előrejelzéseit tartalmazzák. Ezen paramétereket az általános cirkulációs modellekkel határozhatjuk meg. A környezeti scenáriók egy konkrét klíma scenárió hatásainak elemzésével foglalkoznak, mely során az ökológiai és a fizikai paraméterek részletesebben vizsgálják. Végül a sebezhetőségi hatástanulmányokat írja le a negyedik típusú scenárió, amelyben a demográfiai, gazdasági, politikai és kulturális tulajdonságok jelennek meg. Ezen modellek együttes használatával jósolhatjuk meg hosszú távon (50-200 évre), hogy milyen változások várhatóak bolygónk életében.

Azonban nehéz összevetni az egyes scenáriók eredményeit, mivel az IPCC 2007-es kiadásában a klíma modellek új típusai jelennek meg, de a hatásvizsgálatok még a régebbi klímafuttatásokra vonatkoznak. Ezért a klíma-kutatások új típusú, párhuzamos megközelítését határozták el a klíma-kutatók, hogy az egyes elemzések összevetése könnyebbé váljon, valamint a fejlesztésekre szolgáló időt lerövidítsék. (MOSS et al., 2010)

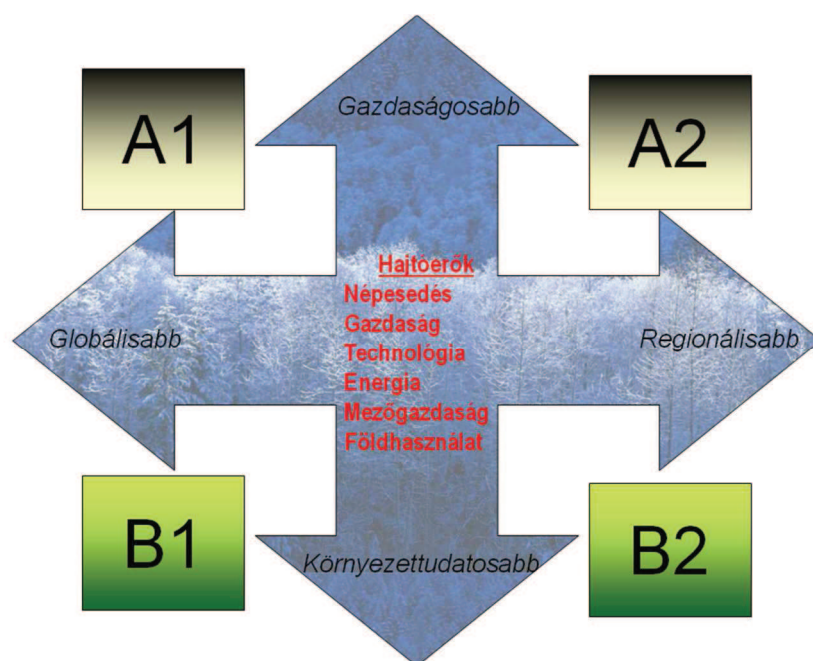
A Földet érő sugárzási kényszer mennyiségének és módjának függvényében (RCP, Representative Concentration Pathway) új szociális-gazdasági és emissziós scenáriókat kell kidolgozni, valamint hatásvizsgálatokat kell végezni. Ezen kutatásokkal egy időben meg kell

határozni az újabb klíma scenáriókat a közel-jövőre (2035-re), hosszútávon (2100-tól), valamint regionálisan. Az előbbieket elkészültével jöhet létre a klíma- és a szocio-gazdasági scenáriók összedolgozásával az integrált forgatókönyvek.

2.6.1 EMISSZIÓS SZCENÁRIÓK

Az emissziós scenáriók első generációja azon alapult, hogy vajon milyen hőmérsékleti és éghajlati viszonyok várhatók a Föld életében, ha a légköri szén-dioxid szintje kétszeresére vagy négyszeresére növekszik az ipari forradalom előtti értékhez képest. A későbbiekben kidolgozták az SA90, majd az IS92 scenáriókat. Ezen emissziók lettek a későbbi klíma-modellek bemenő adatai.

Az IPCC 2007-es jelentésében szereplő klíma eredmények már a 2000-es SRES emissziós scenáriókon alapulnak. Összességében mintegy 40 különböző SRES forgatókönyvet készítettek, melyeket hat csoportba soroltak a társadalmi-gazdasági feltételezések szerint osztályozva. Ezek a kategóriák az ún. illusztratív SRES forgatókönyvek (2-10. ábra).



2-10. ábra: Emissziós scenáriók fő kategóriái

- A1: Olyan jövő világot ír le, amelyben nagyon gyors a gazdasági növekedés. Gyors az új és hatékonyabb technológiák bevezetése. A globális népesség az évszázad közepén tetőzik, utána csökken. Az energiahordozó felhasználásától függően további részekre bontották a forgatókönyvet:
 - A1FI: döntően erősen fosszilis energiaforrásokat használunk
 - A1T: döntően nem fosszilis energiaforrásokat használunk
 - A1B: egyensúly van az összes forrás között

- *A2*: Meglehetősen heterogén világot ír le, amelyben az alaptéma az önállóság és a helyi identitások megőrzése. A népesedési mintázatok nagyon lassan konvergálnak, ami folyamatos növekedést jelent. A gazdasági fejlődés régióorientált.
- *B1*: Egy konvergens világot ír le *A1* népességgel, a gazdasági struktúra itt gyorsan változik.
- *B2*: A hangsúlya gazdasági, társadalmi és környezeti fenntarthatóság helyi megoldásain van. A népesség növekedése folyamatos, de nem olyan mértékű, mint *A2*-ben. A gazdasági fejlődés szintje közepes.

A SRES scenáriók nem tartalmaznak további kibocsátás-csökkentő kezdeményezéseket, de az ún. kettős aeroszol hatást figyelembe veszik, mind az emberi (pl. ipar, fűtés, közlekedés), mind a természetes aeroszokok (pl. tengeri só) hatásával számolnak.

A legújabb klímakutatások során egy új jellemző, a Földre érkező sugárzás „radiative forcing” reprezentatív koncentrációjának alakulását (RCP, representative concentration pathway) tekintik kiindulási paraméternek (MOSS et al., 2010). A szakirodalomból kiválasztottak négy különböző irányvonalat, tehát ez esetben nem az IPCC dolgozta ki az emissziós scenáriók alapjait.

- RCP 8,5: amely szerint $8,5 \text{ W/m}^2$ -nél nagyobb sugárzási kényszer éri a Földet 2100-ra, 1370 ppm-nél nagyobb mennyiségben lesz jelen a CO_2 a légkörben, a koncentráció folyamatosan növekszik.
- RCP 6,5: 6 W/m^2 sugárzási kényszernél stabilizálódás történik 2100 után, amely 850 ppm széndioxid szintnek felel meg.
- RCP 4,5: $4,5 \text{ W/m}^2$ sugárzási kényszernél történik meg a stabilizáció 2100 után, a CO_2 szint 650 ppm-nek megfelelő.
- RCP 2,6: 2100 előtt megtörténik a stabilizáció 3 W/m^2 sugárzási kényszer esetén, aztán csökken, 490 ppm CO_2 szint csúcspont alakul ki 2100 előtt.

2.6.2 ÁLTALÁNOS CIRKULÁCIÓS MODELLEK (GCM)

Az általános cirkulációs modellek a háromdimenziós térben zajló mozgásokat írják le. A modellek két típusa létezik: a légköri (AGCM) és az óceáni általános cirkulációs modell (OGCM). Az AGCM hasonló az időjárás előrejelzéshez, de az előrejelzések nem napokban, hanem évtizedekben, évszázadokban történnek. A légköri cirkulációs modellek figyelembe veszik a földfelszín és a krioszféra kapcsolódását az atmoszférával egy háromdimenziós térben. Az óceáni cirkulációs modell egy háromdimenziós megfeleltetése az óceánnak és a tengerjégnek, ahol figyelembe veszik az óceán örvénylését és a hőmérsékleti, koncentrációs viszonyokat. A légkör és a világóceán modelljeinek belső tulajdonsága a kaotikus szabad változékonyság, amelynek az értéktartománya a fizikailag megengedett összes állapotra kiterjed (GÖTZ, 1998).

Az 1960-as évek végén összedolgozták a légköri és az óceáni modelleket, így eredményezve kapcsolt atmoszférikus-óceáni cirkulációs modelleket (AOGCM) (BRYAN, 1969; MANABE, 1969). Az ismertebb kapcsolt AOGCM modellek (RANDALL et al., 2007) a 4. táblázatban találhatók.

2-6. táblázat: Kapcsolt légköri-óceáni általános cirkulációs modellek az IPCC AR4 jelentése nyomán

Modell (AOGCM)	Ország	Modell (AOGCM)	Ország
BCC-CM1	Kína	FGOALS-g1.0	USA
BCCR-BCM2.0	Norvégia	GFDL-CM2.1	USA
CCSM3	USA	GISS	USA
CGCM3	Kanada	INM-CM3.0	Oroszország
CNRM-CM3	Franciaország	IPSL-CM4	Franciaország
CSIRO-MK3.0	Ausztrália	MIROC3	Japán
ECHAM5/MPI-OM	Németország	MRI-CGCM2.3.2	Japán
ECHO-G	Korea, Németország	UKMO-HadCM3	Nagy-Britannia

A Magyarországra vonatkozó regionális klíma-előrejelzés módszere a globális modellek leskálázása. A PRUDENCE projekt az A2 és B2 SRES scenáriókra ad becsléseket Európára 50 km-es rácsfelbontással. Léteznek finomabb felbontású, akár 10 km-es regionális klímaváltozási eredmények is. (BARTHOLY & PONGRÁCZ, 2008)

2.6.3 VEGETÁCIÓ MODELLEZÉSE

A szárazföldi és az óceáni ökoszisztémák működésük során hatással vannak a körülöttük lévő környezetre. A bioszféra dinamikáját írják le a különböző vegetációs modellek.

Az óceán vegetációja egyszerűbb felépítésű, ezért az óceán biogeokémiai modellje bele van építve az óceáni általános cirkulációs modellbe, ilyen például az OPA, MIT (PEYLIN et al., 2005). A modellek biogeokémiai része tartalmazza a planktonok dinamikáját és a levegő-tenger CO₂-fluxus mértékét.

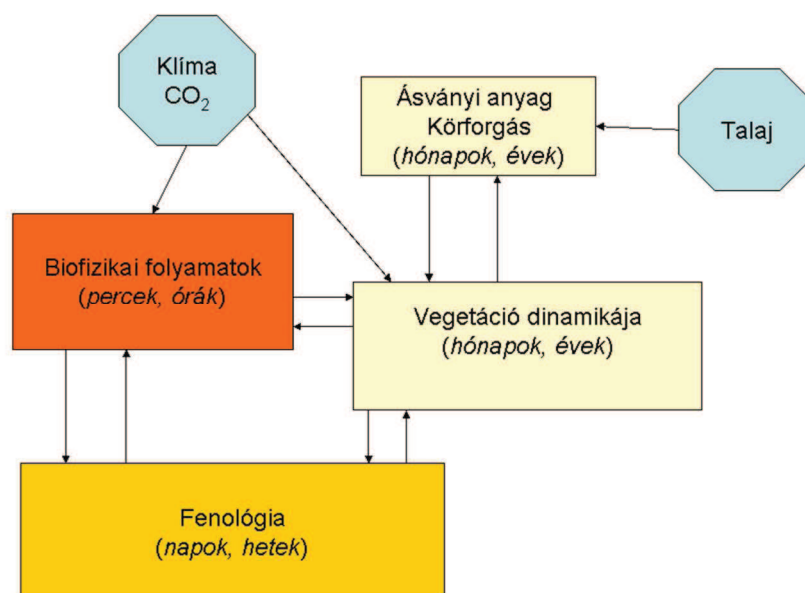
A szárazföldi ökoszisztémák dinamikája lényegesen bonyolultabb. A folyamatok a sebességüket tekintve három csoportra oszthatók; a gyors átfutású fotoszintézis és respiráció, a közepes időtartamú évszakonkénti vagy életciklus során fellépő változások és a lassú evolúciós változások a szervezetek genetikai felépítésében. Globális vegetáció modelleket fejlesztettek ki, hogy interaktívan kapcsolják össze a vegetációt és a klimatikus viszonyokat (FOLEY et al., 1996) Ez a kapcsolat aszinkron egyensúlyon alapult, hosszas számításokat eredményező iterációval lehetett a modelleket (klíma és vegetáció) egymáshoz közelíteni,.

A vegetációs modellek másik típusa a Dinamikus Globális Vegetáció Modell (DGVM), tranziens vegetáció dinamikát szimulál. Minden modell számítja a változásokat az ökoszisztéma függvényében (víz-, energia- és szén-mérleg) és a vegetáció szerkezetében (eloszlás, fiziognómia) a különböző cirkulációs modellek eredményeinek hatására. Az általános dinamikus vegetációs modell felépítését mutatja a 2-11. ábra (CRAMER et al., 2001). Az egyes folyamatokat eltérő időtartamban

kell figyelembe venni a modellezés során. Az 2-7. táblázat tartalmaz néhány dinamikus globális vegetációs modellt és kifejlesztési helyét.

2-7. táblázat: Néhány Dinamikus Globális Vegetációs Modell

Modell (DGVM)	Hely
TRIFFID (Top-down Representation of Interactive Foliage and Flora Including Dynamics)	Hadley Center, Nagy-Britannia
LPJ (Lund Potsdam Jena Dynamic Global Vegetation Model)	Potsdam Institute, Németország
HYBRID	LSCE, Franciaország
IBIS (The Integrated Biosphere Simulator)	SAGE, USA
SDGVM (Sheffield Dynamic Global Vegetation Model)	CTCD, Nagy-Britannia
VECODE (Vegetation Continuous Description)	Potsdam Institute, Németország
MC1	VEMAP, USA
CLM (Community Land Model)	NCAR, USA



2-11. ábra: Dinamikus vegetációs modell felépítése

A szárazföldi szénkörforgás modellezésére alakították ki COX és munkatársai 2001-ben a TRIFIDD modellt. A szárazföldi növények növekedése miatt nagymértékű C-felvétel és a lélegzés általi szén-kibocsátás kis eltérése határozza meg a bioszféra nettó C-fluxusát. Hosszú távon tekintve, ha a bioszféra egyensúlyban van, ezen áramlások kiegyenlítik egymást, és a bioszféra által tárolt szén mennyisége állandó. Rövidtávon természetesen nincs egyensúly, mivel léteznek napi, évszaki és évek közötti ingadozások. Az antropogén kibocsátások és a klíma változása befolyásolja ezt az egyensúlyt. Mindezek figyelembevételével a TRIFIDD modell fő elemei:

- 5féle vegetációs típus (PFT: Plant Functional Types): széleslevelű fa, tűlevelű fa, cserje, C₃ és C₄ fű

- Minden PTF-en belül meghatározott az újonnan képződött szerves anyag (BPP: bruttó primer produkció, GPP: Gross Primary Production) és a légzés. Ezek függenek a klimatikus viszonyoktól (hőmérséklet, talajnedvesség, stb.). E két mennyiség közötti különbség a nettó primer produkció (NPP), ez a vegetáció által felvett C mennyisége. Ez a C-tartalom a gyökereken, lehullott leveleken át bejut a talajba, ahol mikrobák lebontják, és a talaj légzése által visszakerül az atmoszférába. A NPP és a talaj légzésének eltérése adja a nettó ökoszisztéma produkciót (NÖP, net ecosystem production, NEP), ez az a teljes C-mennyiség, amelyet a bioszféra elraktároz (pozitív mérleg) vagy felszabadít (negatív mérleg).

2.6.4 KAPCSOLT SZÉN-CIKLUS KLÍMA MODELLEK

A szárazföldi és óceáni szénkörforgás és azok visszacsatolásait a klímára először P. COX (COX et al., 2000) számította ki. Kidolgoztak egy 3-dimenziós szén-klíma modellt rámutatva, hogy a szén-körforgás visszacsatolásai szignifikánsan gyorsíthatják a klímaváltozást, a globális felmelegedést a 21. század folyamán.

A modellezés során a Hadley Center kapcsolt légköri-óceáni modelljét használták, HadCM3, és összekötötték egy óceáni szén-körforgás (HadOCC) és a szárazföldi dinamikus vegetációs (TRIFFID) modellel. Három különböző futtatást végeztek, hogy elkülönítsék a klíma és a szén-körforgás visszacsatolásának hatásait:

- IS92a CO₂ emisszió és statikus vegetáció (standard)
- Interaktív CO₂ és dinamikus vegetáció, de nincs hatása a CO₂-nak a klímára (off-line, a klímaváltozást nem veszi figyelembe)
- Teljesen kapcsolt klíma-szénkörforgás modell szimuláció.

Eredményként azt kapták, hogy a globális felmelegedés csökkentheti a szárazföldi szén-készletet, főképpen azokban a melegebb régiókban, ahol a hőmérséklet emelkedése nem előnyös a fotoszintézis szempontjából. Alacsony CO₂ koncentráció esetén a CO₂ direkt hatása dominál, és mind a vegetáció és a talaj szén tartalma növekszik a légköri CO₂-dal. De ahogy a CO₂ tovább növekszik, úgy a szárazföldi szén-tartalom elkezdi csökkenni, de a speciális talaj lélegzés aránya növekszik a hőmérséklettel. Az átmenet a két rendszer között 2050 körül történhet meg a szimuláció szerint. A modellezett CO₂ keveredési arány 2100-ra eléri a 980 ppm értéket, figyelembe véve a szárazföldi szén-körforgás pozitív visszacsatolását a klímára.

Az óceán CO₂ felvételi hatékonysága csökken az évek során, az arány 5 GtC/év értéket éri el 2100-ra. A szimulációk során azt tapasztalták, hogy a növekvő hőmérsékleti eltérések (az óceán felszíni hőmérsékletének az emelkedése miatt) gátolják a CO₂ gáz felszabadulását, amely csökkenti a tápanyagok elérhetőségét és a nettó primer produkciót 5%-kal. Bár a csak-óceán kísérletek egy kis

hatást mutatnak a klíma változására az óceáni szén-felvétel során, ezt a csökkenést a biológiai pumpa működésében a csökkent mély-vizekből feltörő CO₂ mennyiség kompenzálja.

J.-L. DUFRESNE és munkatársai (2002) a francia IPSL intézetében hasonló szimulációt végeztek, amelynek eredményeit összevetették a Hadley Center-beli adatokkal egy további tanulmányban is (FRIEDLINGSTEIN et al., 2003), ahol a szén-körforgás visszacsatolásának matematikai értékelését és összehasonlítását találjuk. A tanulmányok egyetértenek abban, hogy a szárazföldi bioszféra pozitív visszacsatolással van a klímára, de a mértéke a COX által kapott értéknek csupán a harmada. Az óceán CO₂ felvételére vonatkozóan egyetértenek a modellezők, a klímaváltozás során alig fog változni a mértéke. Ez ellentétes azzal a korábbi csak-óceán modellekkel, ahol a klímaváltozás csökkenti az óceán szén-felvételét (JOOS et al., 1999; SARMIENTO et al., 1998)

ZENG és munkatársai (2004) a Marylandi Egyetemen végeztek szimulációs kísérleteket a szén-körforgás visszacsatolására. Az eredményeiket összevetve a korábbi tanulmányokkal azt találták, hogy a kísérletek kimenetelei közötti bizonytalanságok oka a szárazföldi szén-tartalom meghatározás bizonytalansága.

A Hadley Center-beli kiugró eredményekre válaszul JONES és munkatársai (2003) finomítottak a modell beállításain. Az előbb is használt klíma modellt kiegészítették egy interaktív kén-körrel, amely figyelembe veszi a szulfát aeroszolkok hűtő hatását is, amellyel a jelenlegi CO₂ koncentráció túlbecslése az előző számítások alapján (COX et al., 2000) megszűnt.

A szárazföldi ökoszisztémák tehát pozitív visszacsatolással vannak összességében a klímára, de a mértékük meglehetősen bizonytalan (GOVINDASAMY et al., 2004; JOOS et al., 2001). Ezért vizsgálatokat végeztek a jövőre nézve a C⁴MIP projekt (Coupled Climate-Carbon Cycle Model Intercomparison Project) keretében (FRIEDLINGSTEIN et al., 2006). A modellek közül hét kapcsolt óceán-légkör általános cirkulációs (OAGCM) és négy darab közepes komplexitású klíma-szénkörforgás (EMIC: Earth system models of intermediate complexity) modell. A szimulációk futottak egy múltbeli időszakon és a 21. századon át. Minden modell az észlelt antropogén fosszilis tüzelőanyag-kibocsátások mértékét vette figyelembe egy múltbeli időszakra és az IPCC SRES A2 szcenáriója szerinti kibocsátást 2000-2100 időszakra.

A legtöbb modell tartalmazza a földhasználattal összefüggésben levő CO₂ kibocsátások mértékét, de egyik modell sem alkalmazza a vegetációs modell peremfeltételének az előírt aktuális föld-felszíni változásokat. Ezért az erre vonatkozó fizikai és biogeokémiai folyamatokat mellőzték a tanulmányozás során. A földhasználattal kapcsolatos kibocsátások külső jellemzőként jelennek meg.

Minden modell csoporton legalább két szimulációt hajtottak végre, az egyik a „kapcsolt” eset, amelyben a klímaváltozás hat a szén-körforgásra, a másik „nem kapcsolt” eset során a CO₂-ot úgy kezelik, mint egy nem sugárzó aktív gáz. A kétfajta futtatás közti eltérés meghatározza a klíma hatását a szén-körre és így módon a légköri CO₂-ra, amely alapvető a klíma- szén visszacsatolás során.

A különböző „kapcsolt” modellek eltérései a légköri CO₂ növekedésével 2025. körül válnak meghatározóvá. Összehasonlítva a kapcsolt és a nem kapcsolt modelleket azt találták, hogy minden kapcsolt szimulációs modell magasabb CO₂-tartalmat jósol. Azt lehet mondani, hogy minden modellnek létezik pozitív klíma-szénkör visszacsatolása. Ez a többlet CO₂ keveredési arány meglehetősen bizonytalan, 20 ppm és 220 ppm között mozog 2100-ra.

Visszacsatolás elemzést végeztek a CO₂ koncentrációra vonatkozóan. A CO₂ változásának hatása a globális átlaghőmérsékletre a következő egyenletből becsülhető:

$$\Delta T^c = \alpha \Delta C_A^c \quad (7)$$

ahol ΔT^c a hőmérséklet növekmény (K), ΔC_A^c a légköri CO₂ koncentráció (ppm) változása és α a lineáris tranziens klíma érzékenység, c a kapcsolt modellre, u pedig a nem kapcsolttra vonatkozik.

A járulékos melegedés, amely a klíma-szénkörforgás visszacsatolásának köszönhető:

$$\Delta T^c - \Delta T^u = \alpha (\Delta C_A^c - \Delta C_A^u) \quad (8)$$

Ezért további 0,1-1,5°C melegedés jelezhető előre 2100-ra a visszacsatolás miatt (FRIEDLINGSTEIN et al., 2006). A pozitív mértékű szén-kör- klíma visszacsatolás azt jelenti, hogy a megengedhető kibocsátások mértékét alacsonyabbra kell venni a jelenleginél (JONES et al., 2006, SCHEFFER et al., 2006).

3 ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

3.1 AZ ÖKOLÓGIAI KUTATÁSOK MÓDSZERTANI IRÁNYAI

A klímaváltozás szempontjából fontos közösségökológiai kutatások módszertani (metodikai és metodológiai) irányvonalait tekintve, három fő megközelítési mód rajzolódik ki. (HUFNAGEL et al., 2008)

A valós természeti folyamatok megfigyeléséből kiinduló terepi ökológusok arra törekcszenek, hogy vizsgálataik a megfigyelendő folyamatokba való minél kevesebb beavatkozással járjanak (SPELLERBERG 1991). Céljuk a szünbiológiai mintázatok előítélet mentes leírása, majd ezen precíz leírások (adatsorok, adattáblázatok) birtokában próbálják meg a mintázatok generáló hatótényezőket (pontosabban azok háttérmintázatát) feltárni. Ezen módszertan legtisztább elméleti megalapozását Juhász-Nagy Pál és tanítványainak munkássága (JUHÁSZ-NAGY 1984, 1986, 1993) teremtette meg, nemzetközi összehasonlításban is egyedülálló módon.

Az ökológiai kutatások másik iskolája nem a megfigyelt természeti folyamat komplex leírását, hanem egy kiragadott részjelenséggel kapcsolatos hipotézist, vagy néhány alternatív hipotézisből álló hipotézis-rendszert állít vizsgálódásának középpontjába. Ezen kutatások lényege a hipotézisek differenciáló predikcióinak tesztelése, gyakran erősen kontrollált, manipulatív kísérletekben. Az „angolszász ecology” sokat idézett klasszikusai nemegyszer ezt az utat követték (PRÉCSÉNYI 1995).

A harmadik fő csapásirányt a modellező ökológusok jelentik, akik jól ismert biológiai alapjelenségek birtokában és a szükségesnek látszó legvalószínűbb hipotézisek felhasználásával, a vizsgált jelenséggel kapcsolatos legegyszerűbb elmélet nagyon pontos leírását (matematikai modelljét) készítik el. A módszertan lényege egy logikai ciklussal írható le, amely a modell teszteléséből (esettanulmányokkal való ütköztetéséből) és a modell fejlesztéséből (javításából és újraillesztéséből) áll. Ezen módszertani irányzat alkalmazásával a vizsgált jelenség egyre realisztikusabb elméletéhez jutunk, de a munka kezdeti szakaszaiban a rendelkezésre álló ismereteknek csak a töredékét használjuk fel. Az egzakt elméleti ökológia vezető tan- és kézikönyvei ökológiai modellrendszereket használnak vezérfonalul, a másik két iskola eredményeit inkább csak illusztrációként használják. Az eddig rendelkezésre álló modellek azonban általában még nagyon messze állnak a terepi ökológusok megfigyelési eredményeitől.

Mindhárom fenti megközelítésnek megvannak a nyilvánvaló előnyei és hátrányai. A fentiekben felvázolt módszertani irányvonalak két fő szemléleti alternatívát foglalnak magukban, amely alternatívák monitoring centrikus illetve hipotézis centrikus megközelítések néven ismertek.

A monitoring centrikus megközelítések a terepi munka során előállott adatbázisból indulnak ki. Ez esetben a tapasztalati adatokban megnyilvánuló összefüggések és mintázatok feltárása illetve

értelmezése az elsődleges cél. Az ökológiai adatok vizsgálata egy meglehetősen összetett sokváltozós probléma, amelynek kezeléséhez a biomatematika és statisztika eszközei elengedhetetlenek. A klímaváltozás ökológiai hatásainak kutatásában monitoring centrikus megközelítésekre a nagy megfigyelőrendszerek (pl. országos fénycsapdahálózat, hosszú távú megfigyelési site-ok (LTER)), valamint esetenként muzeológiai adatbázisok felhasználása nyújt lehetőséget.

A hipotézis centrikus megközelítésekben nem valamilyen korlátozott érvényességű lokális adatbázis, hanem a tágabb értelemben vett tapasztalatok és ismert- vagy feltételezett összefüggések jelentik a kiindulási alapot.

A hipotézis centrikus megközelítések három megközelítési módot foglalnak magukban:

- Egyszerű hipotézisek tesztelése laboratóriumi vagy terepi kísérletekkel (pl. klímahatások vizsgálata fitotroni kísérletekkel, évjáratok hatásainak vizsgálata kispárhuzamos szabadföldi szituációkban)
- Konkrét ökoszisztémák rendszerszemléletű elemzése taktikai modellekkel (pl. lokális esettanulmányok, vegetációs modellek, táplálékhálózati modellek, anyagforgalmi modellek, bioszféra szintű nagyrendszer-modellek)
- Általánosabb kérdések vizsgálata stratégiai rendszermodellekkel (pl. kompetíciós és predációs modellek, sejtautomaták, evolúciós-ökológiai modellek)

3.2 ALKALMAZOTT MODELLEZÉSI MÓDSZEREK

A matematikai modellezés során egy elméleti ökoszisztéma diszkrét időszemléletű stratégiai modellezését készítettem el. Egy determinisztikus, időben változó (dinamikus) modellt alkottam, amelyben az egyes fajok közti kompetíció teljesül, és a forrásoknak megfelelő számú egyed lesz jelen.

A modellalkotás folyamatában első lépésként a modell folyamatábráját, konceptuális diagramját kell elkészíteni. A diagram rámutat arra, hogy milyen változókat, függvényeket alkalmazunk, milyen folyamatok játszanak szerepet a modell működésében. A folyamatok matematikai leírása és megfogalmazása után fontos lépés a modell verifikálása. A verifikálás során azt kell megvizsgálni, hogy a modell szimulációs kísérleti eredményei stabil válaszokat adnak-e, valamint a modell viselkedése az elvárásainknak megfelelő-e. A verifikálást követően a modell érzékenységi vizsgálatát érdemes elvégezni, azaz meg kell vizsgálni, hogy a szimulációs kísérletek kimeneteit hogyan és milyen mértékben befolyásolják a bemeneti változók ingadozásai. (JØRGENSEN & BENDORICCHIO, 2001)

Kutatási munkám során egy édesvízi alga közösséget modellező elméleti fajegyüttes összetételének, produktivitásának változásait vizsgáltam a hőmérséklet különböző típusú

megváltozásainak hatására. A populációdinamikai folyamatok jobb megértése és feltérképezése miatt a hőmérsékleti bemeneti függvényeket szisztematikusan változtattam a hipotetikus konstans hőmérséklettől a valós hőmérsékleti adatsorok elemzéséig. A modellbe épített sebességi paraméter (r) változtatásával az ökoszisztéma szaporodóképességét lehet beállítani.

A klíma-ökoszisztéma modellel szemben támasztott elvárások:

- A hőmérséklet beállított értékétől függően az adott hőmérsékleten optimummal rendelkező szűk tűrésű fajok legyenek legnagyobb egyedszámban. Ha a hőmérséklet egyetlen fajnak sem optimális a szaporodásra, akkor a versengésnek megfelelő arányban legyenek jelen az adott hőmérséklettől azonos távolságra levő optimum hőmérsékletű fajok.
- A napi véletlen ingadozás növekedésével a szűk tűrésű fajokat kiszorítják a tágabb tűrésű fajok.
- Az ökoszisztéma diverzitása az zavarás növekedésével maximum függvény szerint változzon, amely az egyik fontos ökológiai törvényszerűség, a közepes bolygatási hipotézis (IDH) megvalósulására utal.

A kidolgozott elméleti klíma-ökoszisztéma modellt az értekezés 4. fejezetében mutatom be részletesen.

3.3 HŐMÉRSÉKLETI MINTÁZATOK FÜGGVÉNYEI

Kutatásomban az elméleti vízi ökoszisztéma alga-közösségeinek a megoszlását vizsgáltam a hőmérséklet különböző típusú megváltozásának hatására. A fajok között a hőmérséklet változásával versengés indul el. Attól függően, hogy a hőmérséklet milyen módon változik és milyen értéket vesz fel, más és más faj kerül ki a versengésből győztesen. A hőmérséklet beállítását tervszerűen változtattam, hogy az egyes hatásokat elkülönülten értékelhessem. A szimuláció időtartama 30 év volt a vizsgált esetekben. A sebességi paramétert két értéken beállítva két kísérletsorozatot futtattam.

3.3.1 KONSTANS HŐMÉRSÉKLET

293 K, 294 K és 295 K hőmérsékleten végeztem szimulációs kísérleteket két sebességi faktoral ($r=0,1$ ill. 1).

3.3.2 EGY ÉVEN BELÜLI HŐMÉRSÉKLETI INGADOZÁS SZINUSZOS FÜGGVÉNY SZERINT

Budapesti évi átlaghőmérséklet $10-11^{\circ}\text{C}$ körül van (1960-1990), a hőmérsékleti adatok egy évre vonatkozó terjedelme pedig $30-45^{\circ}\text{C}$ körül mozog. Ebben a kísérletben a hőmérséklet változik az év során egy szinuszos függvény szerint, $365,25$ napos periódussal. A hőmérséklet az alábbi függvény szerint ingadozik:

$$T = s_1 \cdot \sin(s_2 \cdot t + s_3) + s_4 \quad (9)$$

Ahol $s_2=0,0172$, $s_3=4,3682$, mivel a függvény periódusa 365,25 és a maximum és a minimum hely (január ill. augusztus) adott. (Leghidegebb és legmelegebb napok az évben.)

Az eredmények összehasonlíthatósága végett a szinusz függvény szerinti hőmérséklet ingadozás átlagértékének 284K értéket határoztunk meg, amely $s_4=284$ esetén teljesül.

A kísérletek során változtattam a szinusz függvény magasságát (s_1). Az s_1 paraméter értékének meghatározásához figyelembe vettem a historikus hőmérsékleti adatsorok éves ingadozását a Föld különböző éghajlati helyein. Úgy választottam a paramétereket, hogy megfelelő közelítéssel az évi terjedelem értékek azonosnak tekinthetők legyenek a valós és a szinusz függvény szerinti hőmérsékleti mintázat során. A beállított s_1 paraméter értékei és a neki megfeleltetett klimatikus helyek a 3-1. táblázatban találhatók.

3-1. táblázat: A szinuszos hőmérsékleti mintázat s_1 paraméter értékének megfelelő hőmérsékleti klímájú területek

s_1	megfelelő klíma	s_1	megfelelő klíma	s_1	megfelelő klíma
2	trópusi nedves éghajlat	8	Mediterrán éghajlat	15	Enyhe tengerparti. kontinentális éghajlat
4	száraz éghajlat, magashegységi éghajlat	10	Hűvös mérséklet éghajlat, nedves szubtrópusi éghajlat, alacsony földrajzi szélességű sivatagi éghajlat	22,5	Szubarktikus éghajlat
6	Közepes földrajzi szélesség sztyepp éghajlata	12	Tundra éghajlat		

3.3.3 MÚLTBELI ÉS JÖVŐBELI HŐMÉRSÉKLETI KLÍMA MINTÁZATOK

A hőmérsékleti klíma mintázatok az alábbi csoportokra bonthatók:

- Historikus hőmérsékleti adatok 1960-1990 Magyarországon (Budapest)
- Jósolt hőmérsékleti értékek 2070-2100 között Magyarországon
 - o Met Office Hadley Centre for Climate Change, Exeter, Anglia
 - adhfa (Regional Model 3, SRES A2); Budapest esetében

Az A2 scenárió, a legpesszimistább jövő képet festi elénk, a heterogén fejlődési utat követő, viszonylag alacsony jövedelemnövekedést produkáló forgatókönyv, a XXI. század során a Föld lakosságának folyamatos növekedését és az új technológiák lassú bevezetését feltételezi.

- adhfd (Regional Model 3, SRES B2); Budapest esetében

A B2 scenárió, szintén feltételezi a Föld lakosságának növekedését, azonban az A2-nél kisebb ütemben. A forgatókönyvben érvényesül a gazdasági, társadalmi és környezeti fenntarthatóságra való törekvés, emiatt a CO₂ kibocsájtás alatta marad az A2 scenáriónak.

- Max Planck Institute für Meteorologie, Hamburg, Németország
 - MPI 3009 (SRES A2); Budapest esetében
- Hőmérsékleti értékek Budapestre 140 év időtartamra

A 140 éves adatsor 1961-től 2000-ig terjedő időszakban historikus napi középhőmérsékleti adatokat tartalmaz, a 2070-2100 közötti időszakra a PRUDENCE projekt által dinamikusan leskálázott, Hadley Centre A2 scenárió szerinti GCM output adatokat, 2000 és 2070 között pedig a két időszak között pedig klímagenerátorral interpolált adatokat tartalmaz az ELTE Meteorológiai Tanszéke adatbázisából. Az elemzés célja áttekintő kép nyérése a klímaváltozás egy lehetséges ökológiai hatásáról és annak időbeli mintázatáról.
- Magyarországra jósolt hőmérsékleti viszonyok analógiája 2100-ra

2011-2040 időszakra Magyarországon előreláthatóan az éghajlat a legjobb becslések szerint úgy alakul, mint a mostani Románia-Bulgária határán folyó Duna medencéjénél található, és Theszaloniki környékén. A 2070-2100 időszakra vonatkozó becslések szerint hazánk éghajlata a jelenlegi Észak-Afrikaihoz lesz hasonló. (HORVÁTH, 2008)

 - Turnu Magurele, Románia (43.75N, 24.88E, 31.0m)
 - Kairó, Egyiptom (30.058° N, 31.229° E)
- Historikus nemzetközi adatok a Föld különböző éghajlatú helyein

Trewartha (PÉCZELI, 1981) szerint földünk éghajlata hat fő részre bontható. Az éghajlati öveknek megfelelően egy-egy napi átlaghőmérséklet adatsort (lehetőség szerint 30 évre, vannak olyan meteorológiai állomások, ahol 1995. jan. 1-től vannak napi adataink) vizsgálunk.

 - Trópusi nedves éghajlatok (Bangui 4°22'N 18°35'E, Közép-Afrikai Köztársaság)
 - Száraz éghajlatok (Taskent 41° 16' N, 69° 13' E, Üzbegisztán)
 - Meleg-mérsékelt éghajlatok (Den Helder 51° 25' N, 4° 31' E, Hollandia)
 - Hűvös éghajlatok (Ulan Bator 47° 55' N, 106° 55' E, Mongólia)
 - Sarkvidéki éghajlat (Sodankyla, 67°25'N, 26°35'E, Finnország)
 - Magashegységi éghajlatok

A Föld különböző éghajlatú helyeiről gyűjtöttem napi átlaghőmérséklet adatokat internetes adatbázisok segítségével (KLEIN TANK et al., 2002). Minden fő éghajlati övből választottam egy helyet, amely klímájára megvizsgáltam az elméleti ökoszisztéma összetételének alakulását.

3.4 AZ ELMÉLETI ÖKOSZISZTÉMA VIZSGÁLATÁNAK KIMENETI PARAMÉTEREI

Az elméleti ökoszisztéma a hőmérséklet megváltozásának hatására törekszik egy egyensúly elérésére. Az egyensúly kialakulásának jellemzésére az alábbiakban felsorolt paramétereket határoztam meg a lefolytatott szimulációs kísérletek során:

- *Az újbóli egyensúly elérésének ideje (nap)*

A zavarás hatására kialakul egy egyensúly, amely beállításának ideje a beavatkozás mértékétől és az ökoszisztéma beállítási paramétereitől függ. A beállási idő azt jelenti, hogy a populáció már tovább nem növekszik, vagyis az egymást követő napok produktivitás értéke között kevesebb, mint 0,01% az eltérés.

- *Napi forráskihasználás (%)*

A forráskihasználás meghatározásakor vizsgálom, hogy az ökoszisztéma fajai mekkora mértékben használják ki a rendelkezésre álló forrásokat.

- *Produktivitás: éves vagy napi összes egyedszám értéke*

Az ökoszisztéma produktivitásának változását vizsgálom a fennálló egyensúly zavarásának hatására.

- *Diverzitás: Shannon diverzitásmutató értéke*

Ha a ritkasági függvényt a relatív gyakoriság negatív logaritmusként választjuk meg, ahol a logaritmus lehet 2-es, 10-es és természetes alapú is, akkor a Shannon diverzitást (HS) kapjuk meg:

$$HS = -\sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N} = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad (10)$$

(TÓTHMÉRÉSZ 1997; 2001; HAMMER et al., 2009; JOST, 2006)

A HS érték a közösség rendezettségi fokát fejezi ki. Értéke egy adott fajszámnál akkor a legmagasabb, ha a fajok egyenlő eloszlásban fordulnak elő, azaz a fajok egyenlő egyedszámban képviseltetik magukat a mintában. Ha csökken ez egyenletesség, akkor a diverzitás értéke is csökkeni fog.

- *Adaptálódatlansági mérőszámok*

Az elméleti ökoszisztéma modell faj-eloszlása változik a hőmérséklettel és befolyásolja az ökoszisztéma összetételét a hőmérsékleti zavarás típusa. A közösség hőmérséklethez való adaptálódottságának jellemzésére kétféle adaptálódatlansági mérőszámot vezettem be.

○ *Adaptálódatlanság I. (Non-Adaptability I.)*

$$NA_I = \left| \frac{\sum_{i=1}^n N_i \cdot T_{i,opt.}}{\sum_{i=1}^n N_i} - T_{beállított} \right| \quad (11)$$

ahol N_i : az i -edik faj egyedszáma; n : a fajok száma a közösségben;

$T_{i,opt.}$: az i -edik faj optimum hőmérséklete; $T_{beállított}$: a beállított konstans hőmérséklet.

Az adaptálódatlansági szám megmutatja, hogy az ökoszisztéma aktuális összetétele mennyire közelíti meg a majdan létrejövő összetételt a zavarás bekövetkezése során.

- Adaptálódatlanság II. (Non-Adaptability II.).

$$NA_{II} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n N_i \cdot (T_{i,opt.} - T_{beállított})^2}{\sum_{i=1}^n N_i}} \quad (12)$$

Ez az adaptálódatlansági szám is megmutatja, hogy az ökoszisztéma aktuális összetétele mennyire közelíti meg a majdan létrejövő összetételt a zavarás bekövetkezése során.

- *A közösség kezdeti egyenletességének hatása a produktivitásra*

Az elméleti ökoszisztéma egyensúlyi állapotát befolyásolja az ökoszisztéma múltbeli állapota. Ha valamilyen hőmérsékleti hatás éri az ökológiai rendszert, nem lényegtelen, hogy milyen állapotban van az ökoszisztéma.

3.5 VIZSGÁLÓJELEK ALKALMAZÁSA AZ ELMÉLETI ÖKOSZISZTÉMA MODELL EGYENSÚLYRA VALÓ BEÁLLÁSÁNAK ELEMZÉSÉRE

Egy rendszer dinamikus állapota függ a zavarás idejét megelőző stacioner állapottól és a zavarás típusától, mértékétől. A vizsgálójel, vagyis a zavarás hatására az ökoszisztéma fajösszetétele kimozdul egyensúlyi állapotából és a zavarás megszűntével új egyensúlyi állapot alakul ki. A rendszer stabilitása és viselkedése szempontjából fontos az új egyensúlyra való beállítás folyamatának vizsgálata, valamint az új egyensúlyi állapot összetételének az elemzése.

Az elméleti ökoszisztéma modell egyensúlyra való beállítását három vizsgálójel alkalmazásával vizsgáltam meg. Az egyik az ún. impulzus vizsgálójel vagy Dirac delta függvény, a másik vizsgálójel az egységugrás függvény, amely segítségével a vizsgálójelek reprezentálják a hőmérséklet hirtelen, impulzus-szerű megváltozását, valamint a hőmérséklet ugrásszerű megváltozását. A harmadik vizsgálójel a hőmérséklet folyamatos, lineáris növekedését hivatott vizsgálni. (SZABÓ (1988), POKORÁDI (2008))

A Dirac-delta olyan impulzust jelent, amely minden időpillanatban zérus értékű, csak egyetlen időpillanatban nem, amikor is végtelen nagy értéket vesz fel:

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \delta(t) dt = 1 \quad (13)$$

A klíma-ökoszisztéma rendszert érő impulzus vizsgálójel alatt azt értem, hogy konstans hőmérsékleten egyensúlyban levő rendszert éri egy megnövekedett hőmérsékleti érték az 1001.

napon, majd az 1002. naptól a rendszer hőmérsékleti bemeneti értéke visszaáll a zavarás előtti bemeneti értékre. Az impulzus mértékét 1K és 100K hőmérsékletek között változtattam.

Az egységugrás függvény (Heaviside függvény) alkalmazását „bekapcsolási” jelenségnek is szokták nevezni:

$$1(t) = \begin{cases} 0, & t < 0 \\ 1, & t > 0 \end{cases} \quad (14)$$

Az ökoszisztéma modell vizsgálójeleként az egységugrás függvényeket úgy hoztam létre, hogy konstans hőmérsékleten történő szimuláció során az 1001. naptól a hőmérsékleti input értékét megváltoztatom 1K vagy 2K hőmérséklettel mind pozitív, mind pedig negatív irányban.

Az egységsebesség függvény az alábbi matematikai formulával írható le:

$$t1(t) = \begin{cases} 0, & t < 0 \\ t, & t > 0 \end{cases} \quad (15)$$

Az egységsebesség függvényt úgy tekintem a szimulációs kísérletek során, hogy a hőmérséklet lineárisan növekszik 10 éven (3650 napon) keresztül. A hőmérsékleti függvény meredekségétől függően az alábbi eseteket tekintem:

- $T = 294 \text{ K} - 294,365 \text{ K}$ (a növekedés meredeksége 0,0001 K/nap)
- $T = 294 \text{ K} - 297,652 \text{ K}$ (a növekedés meredeksége 0,001 K/nap)
- $T = 268 \text{ K} - 286,26 \text{ K}$ (a növekedés meredeksége 0,005 K/nap)
- $T = 268 \text{ K} - 304,52 \text{ K}$ (a növekedés meredeksége 0,01 K/nap)

A diszturbanciák vizsgálata során a napi hőmérsékleti ingadozások hatását is fontos vizsgálni. Az egymás után következő napok közötti véletlen hőmérsékleti ingadozást úgy modelleztem, hogy véletlen, egyenletes eloszlású valószínűségi változóként képelem el a diszturbanciát ($\pm 1\text{K} \dots \pm 11\text{K}$ közötti hőmérsékletekkel). A hipotetikus konstans, szinusz függvény szerinti és az egyenletesen növekvő hőmérsékletre adott véletlen ingadozás hatását elemeztem a szimulációs kísérletek során.

3.6 STATISZTIKAI MÓDSZEREK A SZIMULÁCIÓS KÍSÉRLETEK EREDMÉNYEINEK ÉRTÉKELÉSE SORÁN

A klíma mintázatok függvényalakban való megfogalmazását a legkisebb négyzetek módszere segítségével határoztam meg. A függvényillesztések jóságát páros-t próbával ellenőriztem.

Az ökoszisztéma összetételét jellemző Shannon-diverzitás értékét a PAST program (HAMMER et al., 2009; HAMMER et al., 2001) segítségével számítottam ki.

Az elméleti ökoszisztéma kezdeti egyenletességének hatását a produktivitásra és a diverzitásra tervezett kísérletek segítségével határoztam meg (KEMÉNY & DEÁK, 2000).

3.7 FOGALMAK ÉS RÖVIDÍTÉSEK

Biogén: Élő anyagból származó vagy azzal kapcsolatos

Biodiverzitás: biológiai sokféleség.

Fenológia: A növények és az állatok fejlődésének szakaszait megfigyelő tudományterület

Fitoplankton: növényi plankton

GCM (Global Climate Model): Globális klíma modell

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change): Éghajlatváltozási Kormányközi Testület

Pg C: petagramm szén, $1 \text{ Pg} = 10^{15} \text{ g} = 10^{12} \text{ kg} = 10^9 \text{ t} = 1 \text{ Gt}$

ppb (parts per billion): mértékegység, ezermilliomod részt jelent.

ppm (parts per million): mértékegység, milliomod részt jelent.

Plankton: Egy vízi társulás elnevezése. A vízben lebegő élőlények összessége, amelyek saját mozgása a víz áramlásához képest elhanyagolható.

Respiráció: lélegzés.

Szcenárió: Forgatókönyv, amely megadja valamilyen tényező (pl. gazdasági fejlődés, a népesség vagy a szén-dioxid kibocsátás) jövőbeli várható alakulását

Szukcesszió: A növénytársulások fokozatos, egy irányba mutató fejlődése.

TEGMa: Elméleti ökoszisztéma modell olyan beállításokat alkalmazva, hogy a fény elérésének éven belüli ingadozása nincs figyelembe véve

TEGMb: Elméleti ökoszisztéma növekedési modell, amely figyelembe veszi az éven belüli fény elérhetőségét (jún. 23-a a legnaposabb, december 22-én a legkevésbé napsütéses nap.)

Tg C: teragramm szén, $1 \text{ Tg} = 10^{12} \text{ g} = 10^9 \text{ kg}$

4 A KIDOLGOZOTT ELMÉLETI ÖKOSZISZTÉMA NÖVEKEDÉSI MODELL (TEGM) BEMUTATÁSA

4.1 A SZAPORODÁS MATEMATIKAI LEÍRÁSA

Vizsgálataink során egy elméleti ökoszisztéma viselkedését tanulmányoztam a hőmérséklet különböző megváltozásainak hatására. Az elméleti ökoszisztéma egy algaközösséget modellez egy szárazföldi vízi közösségben. Számos szerző hívja fel a figyelmet a hőmérséklet, mint fő szabályozó tényező fontosságára vízi ökológiai rendszerek esetén (CHRISTOU & MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, 1995; IGUCHI 2004; DIPPNER et al. 2000, VADADI-FÜLÖP et al., 2009).

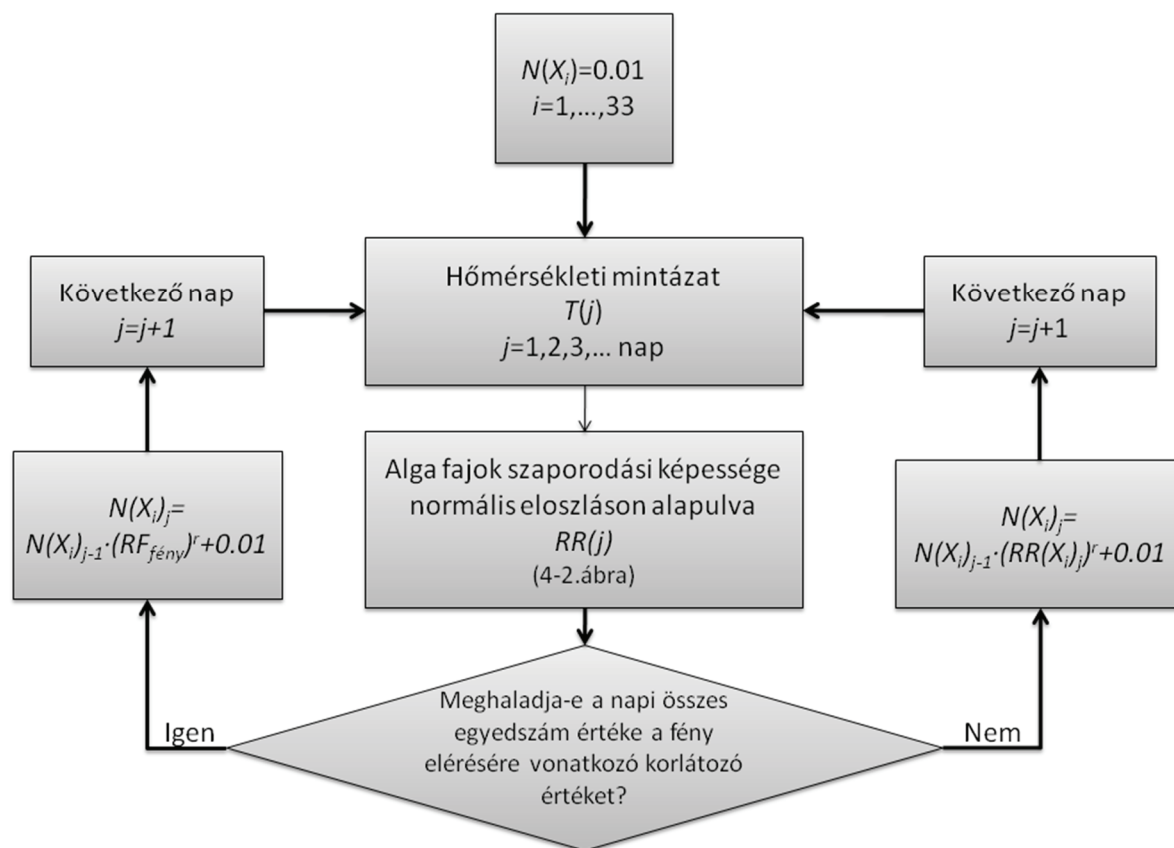
A vízi ökoszisztémát leíró TEGM modell folyamatábrája (4-1. ábra) leírja a modellezés során végbemenő matematikai számításokat (SIPKAY et al., 2010). A modellnek két fontos bemeneti paramétere van: az egyik a különböző szaporodási függvények, a másik a hőmérsékleti mintázat függvénye. A populációdinamikai folyamatok jobb megértése céljából a hőmérsékleti függvényeket a lehető legegyszerűbb, konstans hőmérsékleti függvénytől az összetettebb hőmérsékleti-klíma mintázatokig vizsgáltam, amelyek már a valós hőmérsékleti viszonyokat írják le. A hőmérsékleti mintázatok függvényei az Anyagok és módszerek 3.3 alfejezeteként kerültek tárgyalásra.

A hőmérséklet megváltozásának hatására az elméleti ökoszisztéma fajai között kompetíció alakul ki. A versengés hatására bizonyos fajok egyedszáma megnövekszik, némely faj pedig nem jelenik meg. A populáció növekedése a modellbe beépített korlátozás miatt nem lehet végtelen. A hőmérsékleti bemeneti értékre az ökoszisztéma egy dinamikus egyensúlyi állapotot ér el, amely során kimeneti paraméterként vizsgálom a domináns fajokat és azok egyedszámát, a forráskihasználás mértékét, az ökoszisztéma diverzitását, valamint az egyensúly kialakulásának időtartamát.

4.1.1 SZAPORODÁSI FÜGGVÉNY DEFINIÁLÁSA

Egy algafajt jellemez az a hőmérsékleti intervallum, amely az adott faj szaporodását lehetővé teszi. A fajok a hőmérsékleti érzékenységüknek megfelelően szűkebb (specialista) vagy szélesebb (generalista) intervallumban képesek a fajfenntartásra. A fajok hőmérsékleti optimum görbájének leírására a Gauss- (normál-) eloszlást használom úgy, hogy a hőmérsékleti optimum a várható érték. A szórás értékét úgy állítottam be, hogy az egyes fajok közötti niche átfedés megfeleljen a PIANKA (1974) által tanulmányozott gyíkfajok niche átfedésével, ahol a teljes niche átfedés átlaga csökkent a gyíkfajok számának a növekedésével (DRÉGELYI-KISS & HUFNAGEL 2009, 2010b).

$$\text{Niche átfedés} = (\text{niche elválasztás} / \text{niche szélesség}) = (\mu_1 - \mu_2) / \sigma \quad (16)$$

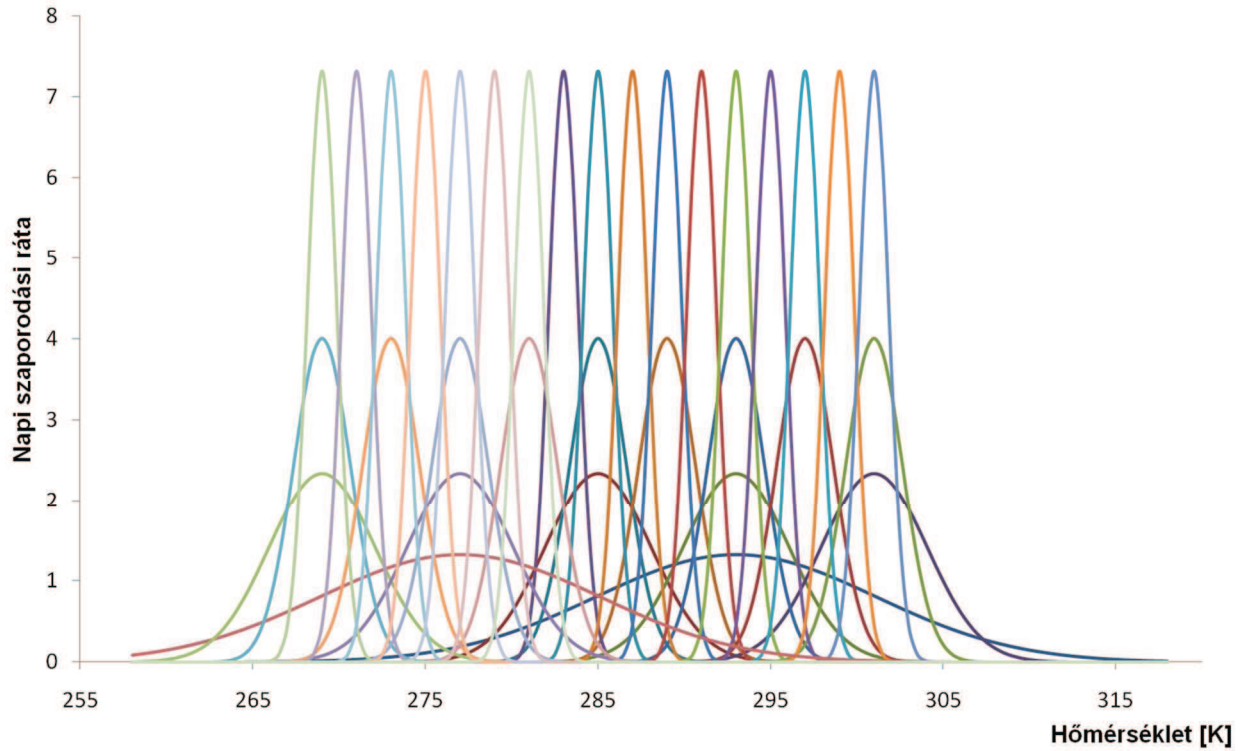


4-1. ábra: A növekedési modell folyamatábrája

A vizsgált hőmérsékleti tartomány a mérsékelt övi hőmérséklet-ingadozásnak felel meg. A 4-2. ábra mutatja a 33 különböző érzékenyséű algafaj szaporodási képességét a hőmérséklet függvényében. A függőleges tengelyen a fajok napi szaporodási rátáját láthatjuk. Ez megfelel az édesvízi algák szaporodási képességének a mérsékelt övben (FELFÖLDI (1981), VÖRÖS & KISS (1985), REYNOLDS (2006))

A kísérletek során 33 faj szaporodási képességét írtam le a normális eloszlás sűrűségfüggvénye segítségével, az alábbi paraméterekkel:

- 2 szupergeneralista ($\mu_{SZG0}=277$ K; $\mu_{SZG1}=293$ K; $\sigma_{SZG}=8,1$)
- 5 generalista ($\mu_{G1}=269$ K; $\mu_{G2}=277$ K; $\mu_{G3}=285$ K; $\mu_{G4}=293$ K; $\mu_{G5}=301$ K; $\sigma_G=3,1$)
- 9 átmeneti ($\mu_{K1}=269$ K; $\mu_{K2}=273$ K; $\mu_{K3}=277$ K; $\mu_{K4}=281$ K; $\mu_{K5}=285$ K; $\mu_{K6}=289$ K; $\mu_{K7}=293$ K; $\mu_{K8}=297$ K; $\mu_{K9}=301$ K; $\sigma_K=1,66$)
- 17 specialista ($\mu_{S1}=269$ K; $\mu_{S2}=271$ K; $\mu_{S3}=273$ K; $\mu_{S4}=275$ K; $\mu_{S5}=277$ K; $\mu_{S6}=279$ K; $\mu_{S7}=281$ K; $\mu_{S8}=283$ K; $\mu_{S9}=285$ K; $\mu_{S10}=287$ K; $\mu_{S11}=289$ K; $\mu_{S12}=291$ K; $\mu_{S13}=293$ K; $\mu_{S14}=295$ K; $\mu_{S15}=297$ K; $\mu_{S16}=299$ K; $\mu_{S17}=301$ K; $\sigma_S=0,85$).



4-2. ábra: 33 alfafaj hőmérsékleti eloszlása (DRÉGELYI-KISS&HUFNAGEL, 2010b)

Miután a szaporodási képesség egy adott hőmérsékleten adott, azért egy napi átlaghőmérséklethez egyértelműen meghatározható, hogy az adott faj mekkora egyedszámmal van jelen.

Kezdeti értéknek 0,01 db egyedszámot feltételeztem minden egyes fajra, majd a következő minimumfüggvény segítségével határoztam meg az egyedek számát:

$$N(X_i)_1 = 0,01 \quad \text{minden } i=1,2, \dots, 33 \text{ fajra,}$$

ahol $N(X_i)$: az i -edik faj egyedszáma

$$N(X_i)_j = N(X_i)_{j-1} \cdot \text{Min} \left\{ \left(RR(X_i)_j \right)^r; (RF_j)^r \right\} + 0.01 \quad (17)$$

ahol j : a napok száma (általános esetben $j=1,2,\dots,10593$; 29 év időtartam);

$RR(X_i)_j$: X_i faj szaporodási ráta értéke a j -edik napon;

r : sebességi paraméter ($r=1$ ill. $0,1$);

$$RF_k = a \left(1 - \frac{\left(\sum_{i=1}^{33} N(X_i) \right)^v}{K_k} \right) \quad (18)$$

$k=1,2,\dots,366$, az adott év napjának sorszáma (év-nap);

Az összes egyedszámot korlátozó K_k értékét a szimulációs kísérletek első fázisában 10^7 értéknek határoztam meg (TEGMa-modell), a második részben figyelembe vettem a fény intenzitásának egy adott éven belüli ingadozását, az alábbi függvénnyel írtam le a korlátozást (TEGMb-modell):

$$K_k = d_1 \cdot \sin(d_2 \cdot k + d_3) + d_4 + \varepsilon \quad (19)$$

$d_1=4950000$, $d_2=0,0172$, $d_3=1,4045$, $d_4=5049998$, ε : egyenletes eloszlású valószínűségi változó a $(-50000, 50000)$ intervallumban.

A konstans értékek a K_j korlátozó függvény esetén úgy lettek beállítva, hogy a függvény periódusa 365,25 és a maximum és a minimum hely (június 23 ill. december 22) adott. (Legnaposabb és legkevesbé napos napok az évben.)

4.1.2 HŐMÉRSÉKLETI MINTÁZATOK

Az alkalmazott hőmérsékleti mintázatok ismertetése az Anyagok és módszerek 3.3 alfejezetében találhatóak. Az egyes mintázatok egy-egy matematikai függvénnyel írtam le, illetve a valós vagy jövőbeli hőmérsékleti adatsorok esetén zárt függvényalakba illesztettem a mért adatokhoz.

A klíma leírására használatos egyik paraméter a napi középhőmérséklet értéke. Hosszú időn keresztüli (31 év) adatsorok esetében ez 31·365 db adatot jelent. Vizsgálataimban a hőmérséklet egy éven belüli ingadozásait figyelem, átlagolva a 31 év napi középhőmérséklet értékeit. Ezek az átlagértékek és a hozzájuk kapcsolódó szórásértékek az év napjainak függvényében szinuszos összefüggés szerint ingadoznak. Azért, hogy egyszerűsítsem a klíma meghatározását (31·365 pontról) és az évek közötti ingadozást elhanyagolhassam, függvényt illesztettem a mérési pontok 31 évi átlagaira és szórás értékeire a legkisebb négyzetek módszere szerint. Az találtam, hogy a különböző helyekről érkező középhőmérsékletek átlagainak napi függése a következő függvény szerint ingadozik (determinisztikus tag):

$$T(t) = a_1 \sin(a_2 \cdot t + a_3) + a_4 + a_5 \sin(a_6 \cdot t + a_7) \quad (20)$$

A napi középhőmérsékletek szórásainak függése (sztochasztikus tag):

$$s(t) = b_1 \sin(b_2 \cdot t + b_3) + b_4 \quad (21)$$

A napi középhőmérséklet értékeket osztályozhatjuk aszerint, hogy múltbeli (historikus) adatsorról vagy jövőbeli (jósolt) adatsorról beszélünk. Ezen adatsorokra vonatkozó paraméterek értelmében generálhatunk egy évi adatsort, a különböző hőmérsékleti klíma mintázatokra.

A közelítés ellenőrzésére olyan adatsort generáltam, ahol

$$T_{\text{generált}}(t) = T(t) + \lambda \cdot s(t) \quad (22)$$

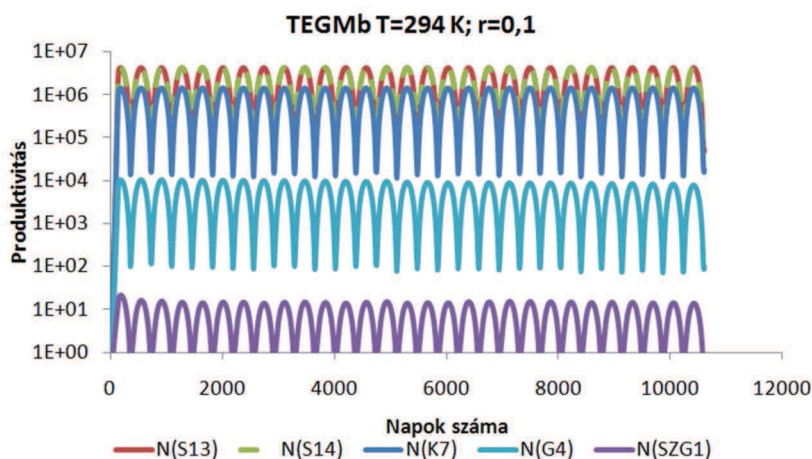
ahol t az év napjának sorszáma, λ : egyenletes eloszlású valószínűségi változó (1,75;3,5) intervallumban.

A klímák leírásához szükséges paraméterek a CD Mellékletben találhatók. A klíma paramétereinek megfelelőségét ellenőriztem 30 napos átlagok összevetésével, az eredeti és generált adatsorból számítva. Azt kaptam a páros-t próba eredményeül, hogy 95%-os szinten azonosnak tekinthetők a vonatkozó adatsorok.

4.2 KLÍMA-ÖKOSZISZTÉMA MODELL TESZTELÉSE

4.2.1 VERSENGÉS

Konstans hőmérsékleten vizsgálva az elméleti ökoszisztéma összetételének egyensúlyi állapotát megállapítható, hogy az adott hőmérsékleten legnagyobb szaporodási képességgel rendelkező faj kerül ki győztesen a versengésből. Például a TEGMa modell esetén 294 K hőmérsékleten azonos egyedszámmal, $5 \cdot 10^6$ egyeddel van jelen az S13 és az S14 faj, amelyek optimális szaporodási hőmérséklete 293K, ill. 295K. Hasonló figyelhető meg a TEGMb modell esetén is, csak ott az egyedszám a fény korlátozását is figyelembe véve az éven belüli ingadozást is mutatja (4-3. ábra). A szimuláció során megjelennek a K7, G4 és SZG1 fajok (mindhárom 293 K optimum hőmérséklettel).



4-3. ábra: A produktivitás alakulása a napok függvényében 294 K konstans hőmérsékleten elvégzett szimulált kísérletek esetén (TEGMb modell, $r=0,1$ sebességi faktoral)

4.2.2 A MODELL BIZONYTALANSÁGA

A kidolgozott TEGMb modell reprodukálási képességét vizsgáltam különböző hőmérsékleti mintázatok során. A 10 alkalommal ismételt szimulált kísérletek kimeneti ingadozásait a korrigált tapasztalati szórás segítségével írtam le a különböző hőmérsékleti függvények bemenetének hatására (4-1. táblázat).

A kidolgozott modellek tesztelése során az ismételt szimulált kísérletek eredményeinek ingadozása a legtöbb esetben elfogadható mértékű. A legnagyobb ingadozást Bangui esetén, $r=1$ sebességi paraméter esetén találhatunk az ismételt szimulációk fajösszetételére utaló diverzitás értékében.

4-1. táblázat: TEGMb modell ismételt szimulációk statisztikai mutatói

Vizsgált helyek	r	Diverzitás átlag	Diverzitás szórás	Relatív szórás diverzitásra	Vizsgált helyek	r	Diverzitás átlag	Diverzitás szórás	Relatív szórás diverzitásra
Budapest hist.	0.1	0.926	0.0409	4.42%	Budapest hist.	1	1.923	0.1020	5.30%
Budapest HC adhfa	0.1	1.166	0.1769	15.17%	Budapest HC adhfa	1	2.254	0.5267	23.37%
Budapest HC adhfd	0.1	0.757	0.0532	7.03%	Budapest HC adhfd	1	1.898	0.4131	21.77%
Budapest MPI 3009	0.1	1.142	0.2122	18.58%	Budapest MPI 3009	1	2.490	0.0561	2.25%
Turnu Magurele	0.1	1.787	0.0787	4.40%	Turnu Magurele	1	1.733	0.0405	2.34%
Kairó	0.1	0.761	0.0327	4.30%	Kairó	1	1.641	0.0786	4.79%
Bangui	0.1	0.417	0.0852	20.43%	Bangui	1	0.019	0.0229	120.53%
Taskent	0.1	1.261	0.0490	3.89%	Taskent	1	2.006	0.1015	5.06%
Den Helder	0.1	1.009	0.0687	6.81%	Den Helder	1	1.887	0.1188	6.30%
Ulan Bator	0.1	1.863	0.0456	2.45%	Ulan Bator	1	1.672	0.1511	9.04%
Sodankyla	0.1	0.949	0.0202	2.13%	Sodankyla	1	1.736	0.0947	5.46%

4.2.3 KÖZEPES BOLYGATÁSI HIPOTÉZIS JELENLÉTE A SZIMULÁCIÓS KÍSÉRLETEK SORÁN

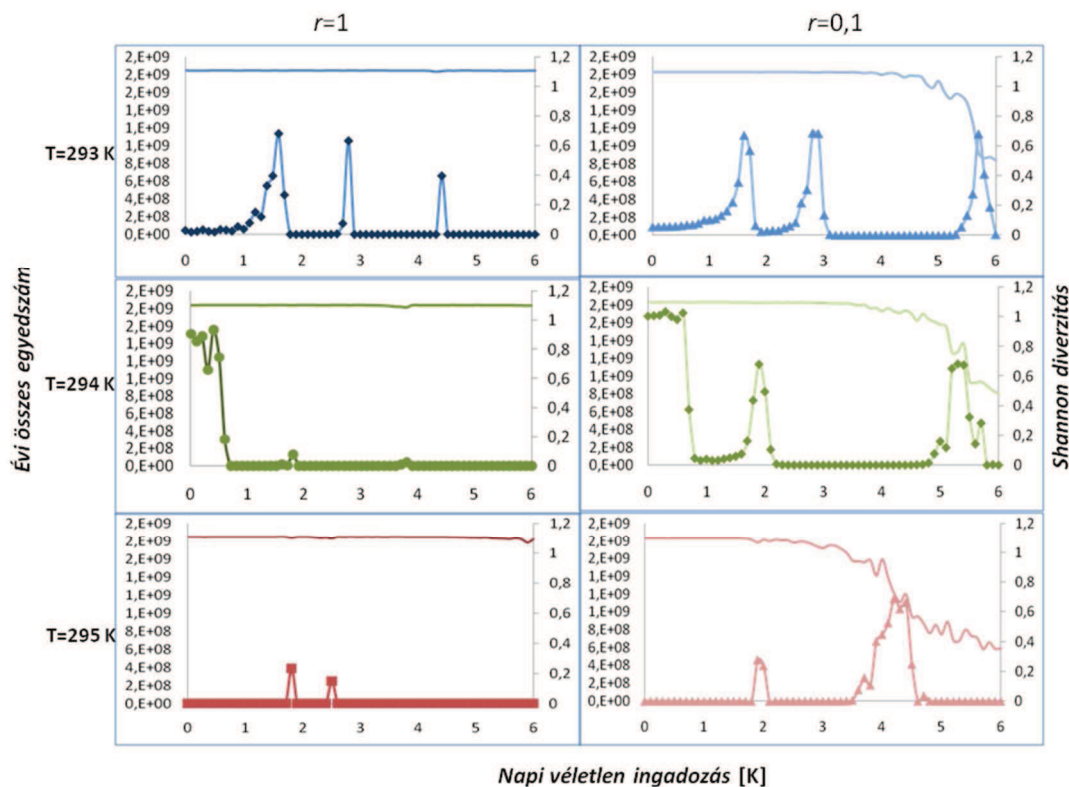
Szimulációs kísérleteket végezve a TEGMb modellel az látható, hogy konstans hőmérsékleten az ökoszisztéma egyedszáma mindkét sebességi faktor esetében állandónak, maximálisnak mondható mindaddig, míg a véletlen számokat $0 - \pm 2K$ -ig változtatjuk. A jelentős egyedszám csökkenés a két sebességi faktor esetén más-más ingadozás mellett figyelhető meg. Kisebb sebességfaktor esetén hamarabb ($\pm 3K$ -as ingadozás), a nagyobb sebességi faktor esetén később ($\pm 6K$ ingadozás) történik meg a hirtelen egyedszám csökkenés.

A diverzitás mértéke kisebb sebességi faktor esetében nagyobb, a gyorsabb szaporodási képességgel rendelkező közösségeknél pedig kevesebb. Abban az esetben, ha nincs zavarás, akkor 294 K hőmérsékleten mutatható kis a legnagyobb diverzitás mind a kisebb, mind a nagyobb sebességi faktor esetében. Ahol a zavarás $\pm 6K$ és $\pm 9K$ közötti értéket vesz fel, ott minden paraméter beállítás mellett és minden vizsgálati szempont esetében, közel azonos alacsony értéket kapunk. A legnagyobb zavarás esetében ($\pm 11K$), minden esetben jelentősen megnő a diverzitás mértéke.

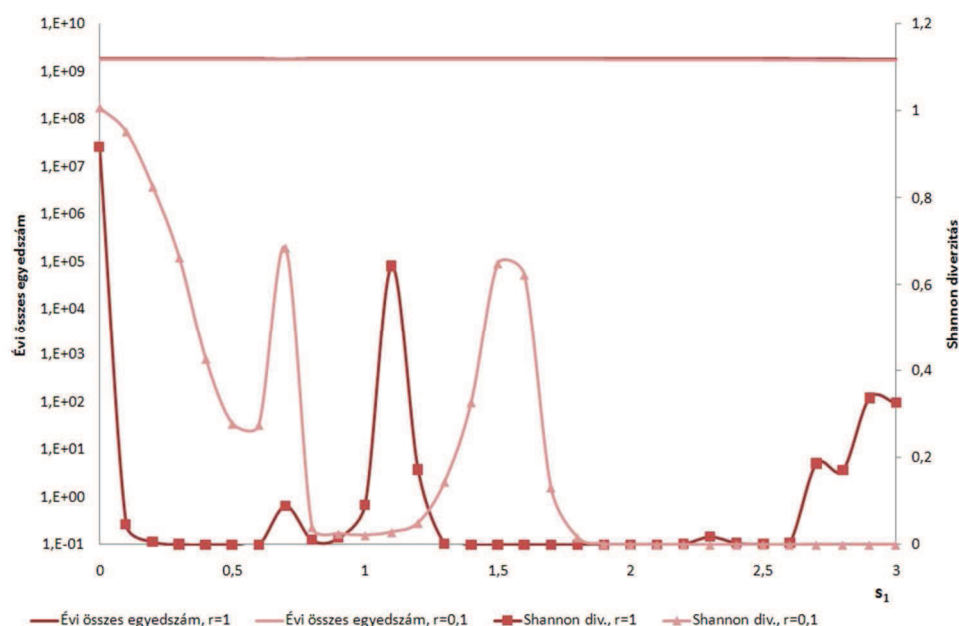
A kisebb és közepes zavarások hatásának részletezése során (4-4. ábra) látható, hogy alacsony zavarás esetében a biológiai sokféleség jellemzésére szolgáló függvények esetében alacsony értékek tapasztalhatóak, közepes zavarás esetében figyelhető meg a legnagyobb diverzitás.

A gyorsabb szaporodási képességű ökoszisztéma diverzitás értékei alacsonyabb helyi maximum értéket vesznek fel, mint a lassabban növekvő ökológiai rendszerek.

Az s_I paraméter függvényében láthatók a szinuszos hőmérsékleti függvénnyel történt kísérletek eredményei (4-5. ábra). Az évi véletlen ingadozásokat növelve két csúcsot érzékelhetünk a diverzitásmutató értékében alacsony értékeknél. Az évi összes egyedszám értéke a vizsgált véletlen zavarok tartományában ($s_I=0...3,5$) állandónak mondható mindkét szaporodási sebesség esetén, csupán a diverzitás változik. A diverzitás értékében két helyi maximum csúcs látható a véletlen zavarás függvényében.



4-4. ábra Évi összes egyedszám és diverzitás értékek konstans hőmérsékleten $\pm 6K$ véletlen zavarig részletezve TEGMb modell futtatása során (A kis ábrákon a jelölővel ellátott adatsorok a Shannon diverzitás értékeket mutatják, a jelölés nélküli vonal az évi összes egyedszámot jelzi.)(SIPKAY et al., 2010)



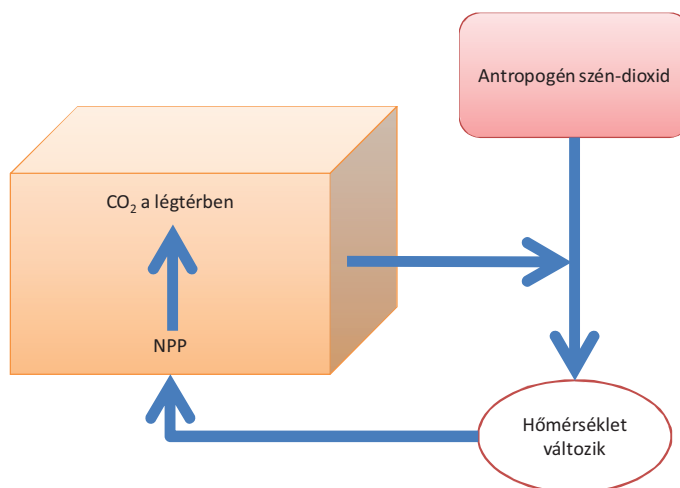
4-5. ábra Évi összes egyedszám és Shannon diverzitás indexek alakulása kis mértékű változások esetén szinuszos hőmérsékleti mintázatra TEGMb modell futtatása során (SIPKAY et al., 2010)

4.3 A SZABÁLYOZÓ HATÁS MATEMATIKAI MEGFOGALMAZÁSA

Az ökoszisztémák működésük során a klíma-ökoszisztéma rendszer visszacsatolásán keresztül befolyásolhatják a környezetüket, a helyi és globális klíma viszonyokat (DRÉGELYI-KISS et al., 2008; MARX, 1993; FRIEDLINGSTEIN et al., 2006). Az elméleti ökoszisztéma modell szabályozó hatásának vizsgálatát végeztem el a globális szén-cikluson keresztül.

Az elméleti ökoszisztémát úgy képzelem el, hogy az ökológiai rendszer által tárolt szén egy része, a biomasza mennyisége vagy a növényzet felépítésében vesz részt vagy a légkör széntartalmát befolyásolja. Tegyük fel, hogy az élőlény az elpusztulása pillanatában már légköri CO₂-dá alakul. (4-6. ábra) A növényi biomasza produkciójaként a nettó primer produkció (NPP) értékét veszem figyelembe.

A növényi biomasza mennyiségét a mérsékelt övi édesvizek produkciójának feleltetem meg. Az édesvízi tavak, folyók és lápok mérete a Földön 10,3 millió km² (MEA, 2005), ezen ökoszisztémák átlagos nettó primer produkció értéke 0,36 kg C/m²/év. Feltételezem, hogy az édesvíz a Föld felszínén egyenlő részben oszlik meg a trópusi és a mérsékelt övben, ezért a mérsékelt övi édesvízi ökoszisztémák területének 5,15 millió km² adódik. Tehát 1,854 Pg C NPP értékkel rendelkeznek.



4-6. ábra: A visszacsatolás folyamatának szemléltetése

A közelmúltban végzett légköri CO_2 -koncentráció mérések és a hőmérséklet változásából azt találták (KEELING et al., 1989), hogy 6 Pg C légköri széntartalom-növekedés felel meg 1K hőmérséklet-emelkedésnek.

A kísérleteknél figyelembe veendő antropogén hatást úgy határoztam meg, hogy a légköri növekedés 4,1 Pg C-nek felel meg (CANADELL et al., 2007), amely a mérsékelt övi növényzet területével (a Föld területének 3%-a) arányosan 0,123 Pg C mennyiséggel egyenlő. Ezért a hőmérsékletet évente $0,123 \text{ PgC}/6=0,0205 \text{ K}$ hőmérséklettel emeli meg. A szimulációt úgy végeztem el, hogy naponta $0,0205\text{K}/365=6,616 \cdot 10^{-5} \text{ K}$ hőmérsékletnövekedés történik a szimuláció kezdetétől.

A budapesti 1960-1990 közötti napi adatsort tekintve alap hőmérsékletnek azt találtam, hogy $r=1$ sebességi paraméter esetén a napi összes egyedszám átlaga $1,17 \cdot 10^6$ egyed, amely megfeleltethető 1,854 Pg C nettó primer produkció értéknek. (Mivel az elméleti ökoszisztéma egyedei egy napig élnek, ezért vettem a napi átlagos egyedszámot az ökoszisztéma produkciójának.)

Az elméleti ökoszisztéma szabályozó hatását budapesti historikus adatsorra dolgoztam ki TEGMb modell esetén, $r=1$ beállításra (4-7. ábra). A szimulációs kísérlet során többféle hőmérsékleti adatsort használtam, ill. számítottam ki:

T(0): azokat a hőmérsékleti adatsorokat jelenti, amelyben nincs jelen az ökoszisztéma visszacsatoló hatása a klímára, a historikus adatsorok esetén azt a hőmérsékletet jelzi, amely az eredeti hőmérsékleti adatsorból az ökoszisztéma visszacsatoló képességét elveszjük.

T(1): olyan hőmérsékleti adatsorra utal, amely az ökoszisztéma hőmérsékletre való szabályozását tartalmazza, vagyis a historikus adatsor.

T(2): olyan hőmérsékleti adatokat tartalmaz, amely mentes az ökoszisztéma szabályozó hatásától, de az antropogén hatásokkal terhelt.

T(3): ezen adatsor tartalmazza mind az antropogén, mind pedig az ökoszisztéma szabályozó hatását is.

Az egyensúly úgy jön létre, hogy míg egy egyed képződik, a légkörből szén távozik, hogy beépüljön a növénybe. A légkörből távozó CO₂ mennyiségének arányában a levegő hőmérséklete csökkenni fog a következő egyenlet szerint:

$$T_{(0)j} = T_{(1)j} + \frac{1,854 [PgC / év]}{1,17 \cdot 10^6} \cdot \frac{1}{6 [PgC / K]} \cdot N_{(0)j} = T_{(1)j} + 2,641 \cdot 10^{-7} \cdot N_{(0)j} \quad [K] \quad (23)$$

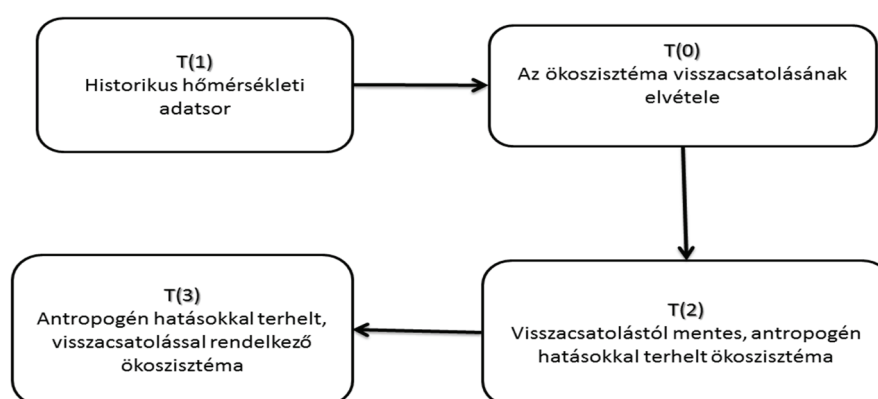
$$T_{(2)j} = T_{(0)j} + 6,616 \cdot 10^{-5} \cdot j \quad [K] \quad (24)$$

$$T_{(3)j} = T_{(2)j} - 2,641 \cdot 10^{-7} \cdot N_{(2)j} \quad [K] \quad (25)$$

ahol (0) a növények nélküli eset, (1) a historikus adatsor, (2) az antropogén hatással terhelt, növények nélküli eset, (3) antropogén hatással terhelt, növényekkel együtt eset, j a napok számát jelenti, N az egyedszám.

Tehát, ha nem lenne jelen egyetlen növény sem, akkor a hőmérséklet magasabb értéket mutatna.

A szimulációs kísérleteket kétféle hőmérsékleti inputtal futtattam. Az egyik esetben az 1960-1990 budapesti hőmérsékleti adatsor a kiindulás, a másik esetben figyelembe vesszük az antropogén hatást is, és 120 éven át végeztem szimulációt 2010-től kezdődően (DRÉGELYI-KISS et al., 2010c).



4-7. ábra: A klíma generátorral előállított hőmérsékleti adatsor szimulációs kísérletének elvi vázlata

A szimulációs kísérletek eredményei a szabályozó képesség vizsgálatára az Eredmények 5.3 alfejezetében találhatók.

5 A SZIMULÁCIÓS KÍSÉRLETEK EREDMÉNYEI

5.1 ELMÉLETI ÖKOSZISZTÉMA MODELL SZIMULÁCIÓS KÍSÉRLETEI KÜLÖNBÖZŐ KLIMATIKUS KÖRÜLMÉNYEK ESETÉN

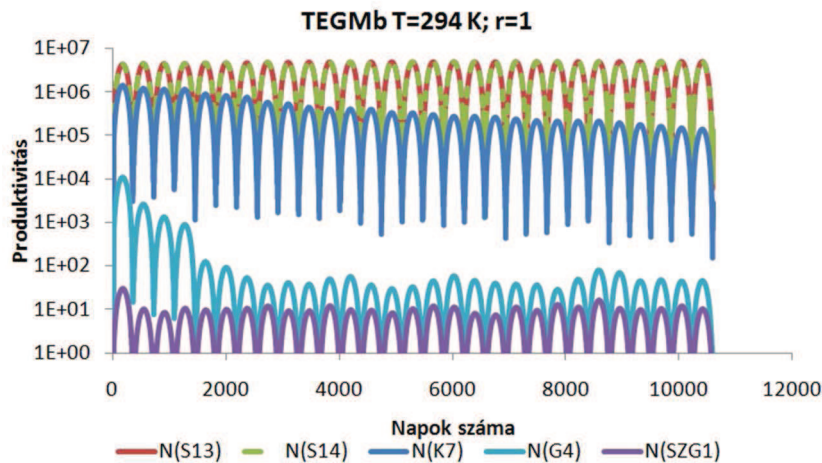
5.1.1 KONSTANS HŐMÉRSÉKLETI MINTÁZAT VIZSGÁLATA

A hipotetikus konstans hőmérsékletet vizsgálva megállapítható, hogy a fajok versengése során az adott hőmérsékletnek leginkább megfelelő specialista és átmeneti fajok az uralkodóak, de kis mértékben megjelenik generalista és szupergeneralista faj is, a forráskihasználás 100 %-hoz közelít. (Melléklet „A” ábrái)

A szimulációs kísérleteket két sorozatban végeztem el, TEGMa és TEGMb modellel. Mivel második (TEGMb) modell figyelembe veszi az egy éven belüli fény elérhetőségének ingadozását is, ezért a szimulált kísérletek produktivitását ábrázolva a napok függvényében helyi maximum és helyi minimum helyek jelennek meg az ábrázolás során.

293 K az optimum hőmérséklete a szaporodáshoz az S13, K7, G4 és SZG1 fajoknak. Ezen fajok meg is jelennek a szimuláció során nagyságukat tekintve az előbbi sorrendben (A-1. ábra). A kétfajta szimulációt összehasonlítva látható, hogy a szupergeneralista faj (SZG1) kisebb maximum egyedsszámmal jelenik meg a TEGMb modell esetén, a többi faj maximum egyedsszáma megegyezik a két esetben. A futtatás során a sebességi faktort változtatva két szinten az látható, hogy TEGMa modell esetén a szupergeneralista faj (SZG1) egyedsszáma magasabb értéket ér el a gyorsabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén. A közel 11000 napig (30 év) tartó szimuláció során az $r=0,1$ paraméterrel futtatott kísérlet egyensúlyi állapotot mutat, az $r=1$ sebességi faktor esetében az egyensúlyi állapotot még nem érte el az elméleti ökoszisztéma.

Egyetlen fajnak sincs optimuma 294 K hőmérsékleten. Az S13 és S14 fajok egymást átfedve, azonosan szaporodnak (egyenként maximum $5 \cdot 10^6$ egyedsszámmig), a K7 faj a közel 1 millió egyedsszámot éri el a kísérlet alatt, amely nagyobb érték, mint a 293K hőmérsékleten elért egyedsszáma (A-2. ábra). A G4 generalista faj is nagyobb egyedsszámmal van jelen a 294K hőmérsékleten történt szimulációs esetében, mint a 293K esetében. Az egyensúly beáll minkét szaporodási képességű ökoszisztéma esetén a TEGMa modell futtatása során, míg a TEGMb modell esetén az $r=1$ sebességi faktorról jellemzett ökoszisztémánál nem éri el a rendszer az egyensúlyi állapotot 30 év alatt. (5-1. ábra)



5-1. ábra: 294 K konstans hőmérsékleten történő szimuláció eredménye TEGMb modell esetén, $r=1$ sebességi faktorról

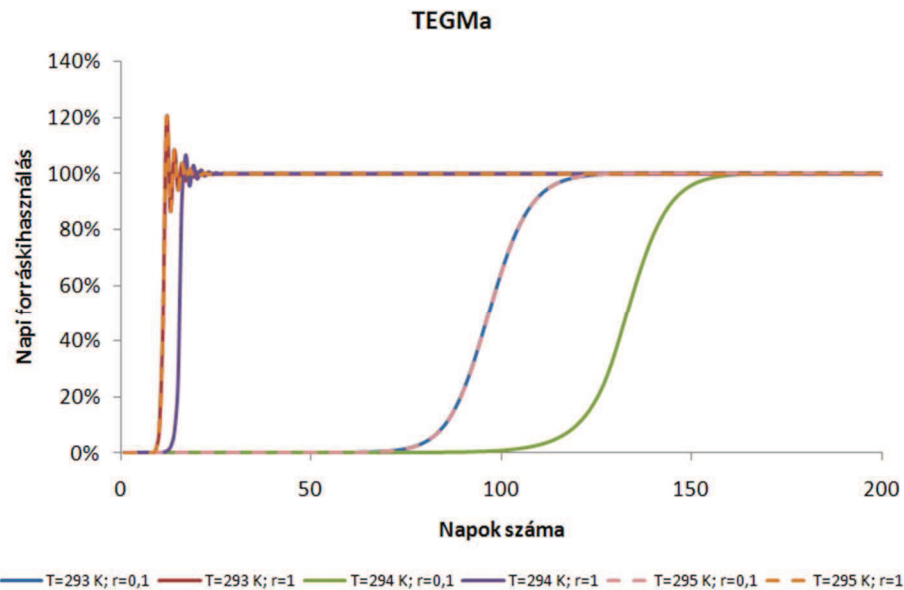
295 K a szaporodásra vonatkozó optimum hőmérséklete az S14 fajnak. A szimuláció során az S14 faj jelenik meg nagy mennyiségben, a többi faj (K7, K8, G4, SZG1) az elenyésző 100 egyedszám alatti értékeket adja (A-3. ábra). A lassabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén az egyensúly hamarabb beáll, nagyobb mennyiségben vannak jelen a közepes (K7, K8) és generalista (G4) fajok.

A napi forráskihasználás megmutatja, hogy a rendelkezésre álló források közül hány százalékot használ ki az elméleti ökoszisztéma az egyes esetek során. Látható, hogy TEGMa szimuláció esetén a gyorsabb szaporodási képesség beállításakor 32-34 nap alatt beáll az egyensúly, 293K és 295K esetén rövidebb idő alatt, mint 294K-en. Az $r=0,1$ sebességi faktorról jellemzett ökoszisztéma esetén 293K és 295K hőmérsékleten 151 nap szükséges a maximális, 100%-os forráskihasználás eléréséhez, 294K-en 187 nap alatt válik 100%-ossá. A szimulációt elvégezve a maximális forráskihasználást a gyorsabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén belengések során éri el, míg a lassabb esetben rásimul a maximális értékre. (5-2. ábra, A-4. ábra)

A TEGMb szimuláció esetén hasonló mintázatok figyelhetők meg, mint az előbbi, TEGMa modell esetében. Az eltérések a forráskihasználás értékében az egyes évek végén találhatóak, amikor a fény elérése korlátozott (téli hónapok).

Az átlagos évi produktivitás a TEGMa modell minden beállítása esetén $3,65 \cdot 10^9$ egyedszám, a fény elérésének korlátozását figyelembe vevő TEGMb esetén $1,83 \cdot 10^9$ egyedszám értéknek adódik.

A diverzitás a konstans hőmérsékleti mintázatot tartalmazó szimulációs kísérletek esetén 294K hőmérsékleten éri el a legnagyobb, 1-es értéket.



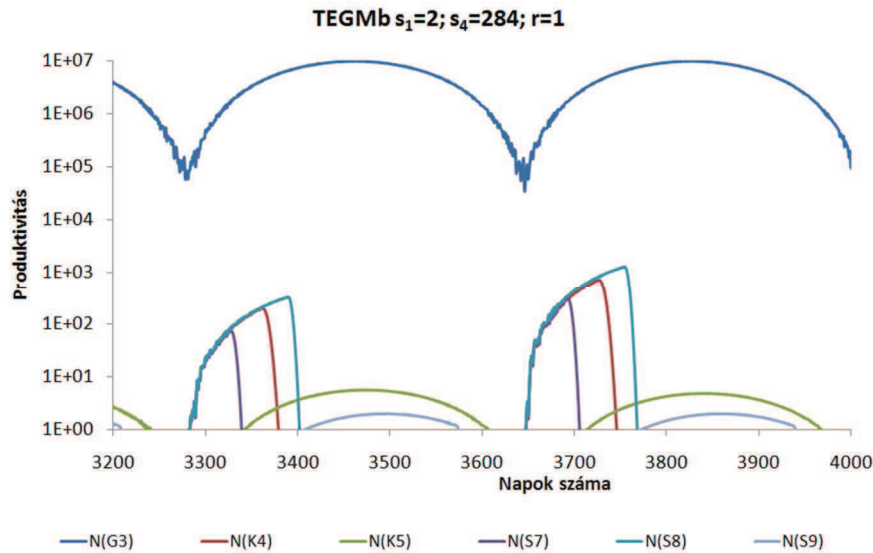
5-2. ábra: Napi forráskihasználás változása a konstans hőmérsékleten történt szimulációs kísérletek kezdetén TEGMa modell különböző beállításaira

Az adott hőmérséklethez való adaptálódottság mértékére utalnak az adaptálódatlansági mérőszámok (NA_I ; NA_{II}). A különböző szimulációs paraméterekkel futtatott kísérletek eredményei azt mutatják, hogy az adaptálódottság 293K és 295K hőmérsékleten nagyon jó, 294K hőmérsékleten kevésbé tud alkalmazkodni az ökoszisztéma, mivel két specialista faj osztoznak egyenlő arányban a forrásokon. (A-5. ábra)

5.1.2 EGY ÉVEN BELÜLI HŐMÉRSÉKLETI INGADOZÁS SZINUSZOS FÜGGVÉNY SZERINT

A szimulációs kísérleteket a két elméleti ökoszisztéma modellel (TEGMa és TEGMb) szinusz függvény szerinti hőmérsékleti bemeneti függvényekkel végeztem el. A szinuszos hőmérsékleti mintázat évi átlaghőmérséklete 284K körüli értéknek adódik. (Melléklet „B” ábrái)

A szimuláció során megjelenő fajok folyamatosan változnak attól függően, hogy a szinusz függvénynek mekkora az amplitúdója, az éves ingadozása. Abban az esetben, amikor s_I paraméter értéke 2, akkor kevés faj jelenik meg (5-3. ábra, B-1. ábra). Legnagyobb egyedszámmal egy generalista faj (G3) jelenik meg, e faj optimális szaporodási hőmérséklete 285 K. Megjelennek kis egyedszámmal a K4, K5, S7, S8, S9 fajok. A TEGMa modell esetében a generalista faj uralja az ökoszisztémát, a többi megjelenő faj 10-nél kevesebb egyedszámmal van jelen az egyensúlyi állapotban. A TEGMb modell esetén az S8, K4 fajoknak az év során maximuma van, amely eléri a 100 egyedszám értéket is. A sebességi faktor beállításától függően az $r=0,1$ esetben az egyensúly beállása hosszabb a TEGMa modell futtatása során, a TEGMb modell esetén közel hasonló mintázatot kapunk.



5-3. ábra: TEGMb elméleti ökoszisztéma produktivitása $s_1=2$, $r=1$ paraméterű szinuszos hőmérsékleti mintázat esetén

A szinuszos hőmérsékleti mintázat s_1 paraméterét növelve egyre több faj jelenik meg a szimulációs kísérletekben. $s_1=4$ esetén még döntően a generalista G4-es faj van jelen a legnagyobb egyedszámmal, a gyorsabb szaporodási képességű ökoszisztémánál már előretörnek az S7, K4, S8, K5 fajok is (B-2. ábra).

$s_1=6$ amplitúdóval jellemzett folyamatok esetén a specialista fajok (S7, S9, S6) vannak jelen nagyobb egyedszámmal és a közepes tűrőképességűek (K4, K5, K6). (B-3. ábra)

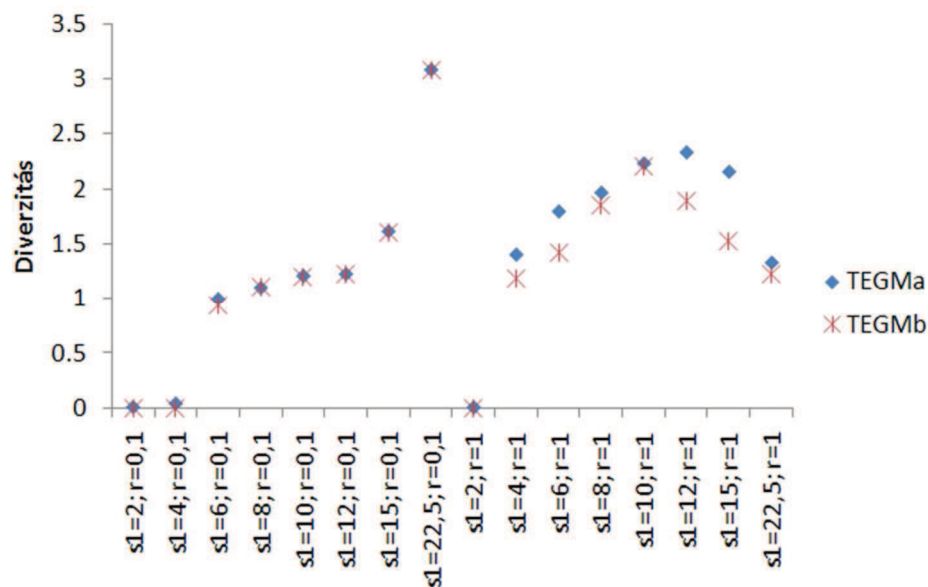
Az évi hőmérsékleti ingadozás növekedésével egyre inkább megfigyelhetők az egyes évszakoknak megfelelő faj-csoportosulások (tavasz, nyár, ősz, tél, B-4-6. ábrák). Az $r=1$ sebességi paraméterrel rendelkező ökoszisztémák esetén mindig van olyan faj, amely maximális, 10^7 egyedszám körüli értéket mutat, míg a lassabb szaporodású ökoszisztéma esetén helyi maximumokat figyelhetünk egy éven belül kétszer, tavasszal és ősszel. A két különböző modell (TEGMA és TEGMb) fajösszetétele az $r=0,1$ esetben nem észrevehetően különbözik csupán egymástól, a gyorsabb szaporodásúnál viszont látható a téli időszakban levő korlátozás megjelenése.

A nagy amplitúdójú ($s_1=15$ ill. $22,5$ esetén) szinuszos hőmérsékleti ingadozás során a lassabb szaporodással jellemzett ökoszisztémában szinte nincs szaporodás (B-7. ábra). $s_1=15$ esetén a maximális egyedszám egy fajra 1000 db-ot jelent, a TEGMA és a TEGMb modell esetében is. Csökkenő egyedszámot figyelhetünk meg a gyorsabb szaporodási képességű ökoszisztémánál is elérve az $s_1=22,5$ beállítási paraméter értékét.

Az évi átlagos produktivitás értékeket a különböző beállítások függvényében ábrázolva láthatjuk, hogy a lassabb szaporodású képességű ökoszisztéma esetén az s_1 paraméter növekedésével erősen

csökken a produktivitás (B-8. ábra). Az $r=1$ paraméterrel jellemzett szimulációs kísérletek esetén az évi átlagos produktivitás értéke közel állandónak mondható $s_I=15$ értékig. A TEGMb modellel végzett szimulált kísérletek éves átlagos produktivitása mindig alatta van a megfelelő, TEGMa modellel végzett kísérleteknek.

Az ökoszisztéma biodiverzitás értéke közel 0 az $s_I=2$ paraméter beállítása során az összes esetben, valamint $s_I=4$ esetben a lassabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetében. Ennek oka, hogy az éven belüli kis hőmérsékleti amplitúdó hatására egy faj kerül ki győztesen a versengésből. Az $s_I=22,5$, $r=0,1$ szimulált kísérletek esetén nagyon magas, 3 körüli diverzitás értéket láthatunk. A kísérletek további beállításai esetén 1 és 2 közötti diverzitásértékeket látunk a paraméterek értékeitől függően. (5-4. ábra)

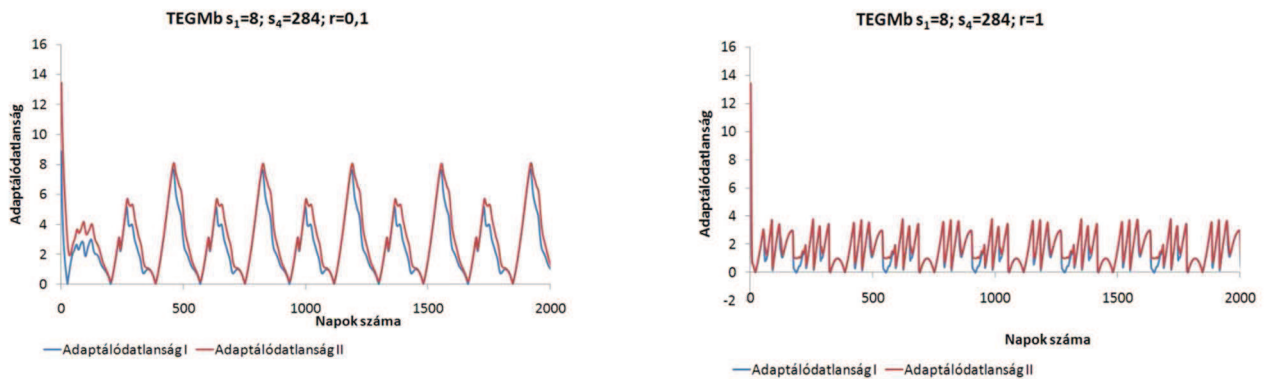


5-4. ábra: A diverzitás alakulása a kétféle modell esetén, szinuszos hőmérsékleti mintázat különféle paraméter-beállításai esetén

Az éves forráskihasználás értékei a gyorsabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén $s_I=12$ értékig, a lassabb esetben $s_I=4$ értékig folyamatosan csökken 70% értékig. A forráskihasználás mértéke nagyon alacsony az $r=0,1$ paraméterű ökoszisztéma esetén, ha az szinuszos hőmérsékleti mintázat amplitúdója 6 vagy annál nagyobb értéket vesz fel; valamint az $s_I=22,5$ értéknél az $r=1$ paraméterű folyamatnál (B-8. ábra).

Az adaptálódottságot kifejező adaptálódatlansági mérőszámok (NA_I , NA_{II}) értékei a kétféle szimulációs modell futtatása esetén (TEGMa és TEGMb) nem térnek el egymástól. Minél nagyobb az éves hőmérsékleti amplitúdó, annál nagyobb tartományban ingadozik NA_I és NA_{II} . $s_I=2$ paraméter esetén 0 és 2 értékek között, $s_I=15$ esetén 0 és 8 közötti értékeket kapunk.

Az adaptálódottság tekintetében az ökoszisztéma szaporodási képesség megváltoztatásával az látható (5-5. ábra), hogy $r=1$ esetén a közösség jobban tud adaptálódni a helyi maximum helyeket mutató nyári időszakban.



5-5. ábra: Adaptálódatlansági mérőszámok a szimulációs kísérletek idejének függvényében, $s_1=8$ paraméterű szinuszos hőmérsékleti mintázat, TEGMb modell esetén a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességű ökoszisztémára

5.1.3 VALÓS ÉS JÖVŐBELI HŐMÉRSÉKLETI KLÍMA MINTÁZATOK

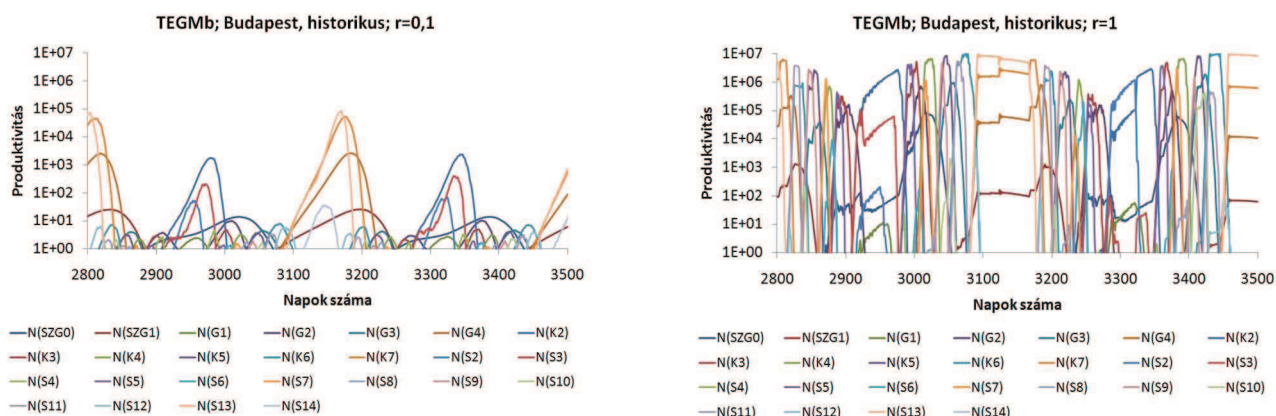
A valós hőmérsékleti mintázatok közül a Budapesti historikus hőmérsékletet választva szimulációs kísérleteket végeztem mindkét féle, TEGMa és TEGMb modellekkel (C-1. ábra). A lassabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén nem látható eltérés a két modell szerinti szimuláció egyedszámaiban és faj-eloszlásában, az $r=1$ paraméterrel jellemzett kísérletek során a TEGMb modell esetén látható a téli időszakban jelen levő források csökkenése miatti produktivitás-csökkenés. A mintázat közel azonosnak mondható, ezért a továbbiakban csak a TEGMb modell szerinti szimulációkat végeztem el.

Magyarországra vonatkozó hőmérsékleti klíma mintázatok vizsgálatakor az ökoszisztéma a szimulációs kísérletek során mindkét sebességi paraméter esetén eléri az egyensúlyt, egy év fajainak versengése látható az ábrákon (5-6. ábra). A gyorsabb sebességi faktorú ökoszisztéma sok specialista és közepes fajjal van jelen. A nyári időszakban elegendő sokáig tartó állandó hőmérsékletnek köszönhetően a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességű ökológiai rendszerek közel azonos képen mutatnak (S13, K7, G4, SZG1 fajok jelenléte), télen a K2 faj jelenik meg. (DRÉGELYI-KISS & HUFNAGEL, 2010a, 2010d)

Az A2 scenárió (HC adhfa) szerinti jövőbeli hőmérsékleti viszonyok esetén nyáron a melegedés következtében sem a lassabb, sem a gyorsabb folyamat esetén nem lesz optimum hőmérséklete egy fajnak sem. Télen viszont több faj is megjelenik (G2, K3, S5, S6). (C-2. ábra)

A B2 scenárió szerinti (HC adhfd) hőmérsékletek esetén hasonló mintázat figyelhető meg a fajok egyedszám-eloszlásában, csupán a lassabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén a

szaporodni képes fajok egy nagyságrenddel nagyobb egyedszámban vannak jelen, mint az A2 scenárió esetében. (C-2. ábra)

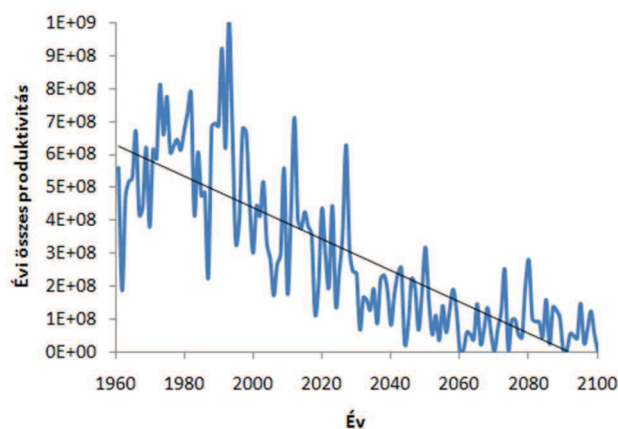


5-6. ábra: TEGMb elméleti ökoszisztéma összetételének alakulása a historikus budapesti hőmérsékleti mintázatra a lassabb és a gyorsabb szaporodási képesség esetén

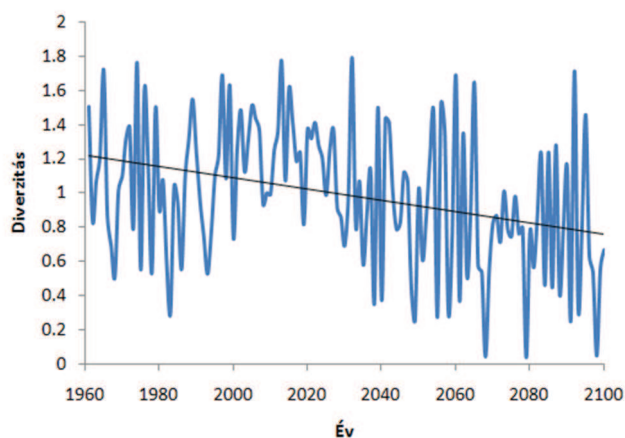
Az MPI 3009 szerinti 2070-2100-ra jósolt hőmérsékleti adatsort vizsgálva látható, hogy a nyári időszakban találunk olyan fajt (SZG1), amely jelen van kis egyedszámmal, ellentétben a Hadley Center által jósolt scenáriók esetében. (C-3. ábra)

A 140 éves adatsor elemzésével képet kaphatunk arról, hogy a klímaváltozás milyen szezonális dinamikai eltéréseket eredményezhet (C-4. ábra). A stratégiai modell szimulációja alapján megállapítható, hogy a HC A2 scenárió szerinti eredményeit alkalmazva, a novembertől – májusig terjedő időszakban alig várható jelentős változás az össz-egyedszámban és annak szezonális dinamikájában. Nagyon drasztikus változások látszanak azonban a júniustól októberig terjedő időszakban. A fajkompozíciót tekintve természetesen a téli félév is jelentős változásokat mutat, de ezek az összmennyiséget nem érintik, mivel itt inkább fajkicserélődésekről van szó. Az évi összes egyedszám értéke folyamatos csökkenést mutat a 140 év folyamán (5-7. ábra). A diverzitás értékét vizsgálva átlagosan csökkenés jelentkezik az egy évre vonatkozó diverzitás értékében a vizsgálat időszakában. (5-8. ábra)

A Magyarországgal analóg hőmérsékleti függvényű helyek klíma viszonyait vizsgálva az ökoszisztéma összetételeit össze kell hasonlítani mind a múltbeli magyarországi adatokkal, mind pedig a jövőbeli becslésekkel. Turnu Magurele esetén a kapott fajösszetétel inkább a múltbeli adatokéhoz hasonló, a jövőre vonatkozó becslésekkel hasonlóság a téli időszakokban van. Kairó jelenlegi hőmérsékleti körülményei jól mutatják a hasonlóságot a MPI 3009 2070-2100-ra jósolt eredményeivel. (C-5. ábra)



5-7. ábra: Éves összes produktivitás változása 140 év alatt a TEGMb modell futtatása során

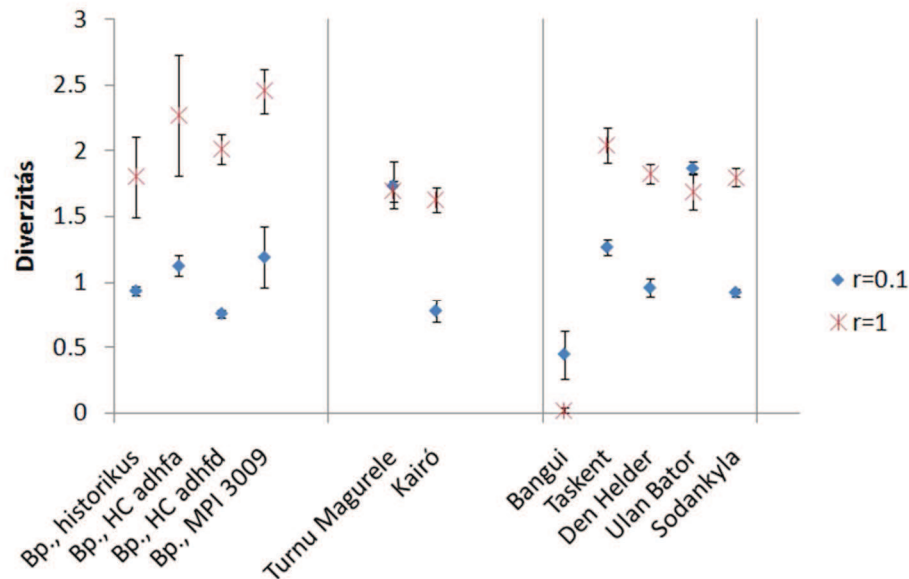


5-8. ábra: A diverzitás változása 140 év alatt a TEGMb modell futtatása során

A Föld különböző éghajlati viszonyainak megfelelő historikus hőmérsékleti függvényeket vizsgálva azt találtam, hogy Bangui esetén a G5 faj végig egyeduralkodó, mivel egész esztendőn át közel azonos hőmérsékleti viszonyok a mérvadóak. Ez látható az ökoszisztéma összetételét ábrázoló grafikonokon. A lassabb sebességű folyamat esetén az S16-os faj is megjelenik a domináns fajok között. Taskent száraz, sivatagos éghajlatán hasonló mintázatot vehetünk észre a magyarországi 2100-ra történő előrejelzésekkel. Den Helder éghajlatán működő ökoszisztémánál jól elkülöníthetőek az évszakok. Ulan Batorra jellemző, hogy télen nincs jelen egyetlen faj sem az ökoszisztéma egyedeiből. Sodankylán a hideg tűrésű fajok szaporodnak, kivéve a téli időszakot. Addis Ababa éghajlatán a gyorsabb szaporodási sebességű ökoszisztéma domináns egyede 4 év elteltével a SZG1 faj lett. A lassabb sebességű esetben nem jelent meg szupergeneralista faj domináns helyen, helyette a G4, K6, S12 fajok dominálnak. (C-6-7. ábrák)

A különböző hőmérsékleti mintázatoknak megfelelő évi átlagos forráskihasználás értéke közel 0%-ot mutat a lassabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén (C-8. ábra). Ez alól a csupán Bangui kivétel, ahol 90% feletti forráskihasználási értéket tapasztalhatunk. A gyorsabb szaporodással jellemzett ökoszisztéma szimulációs kísérletei során a forráskihasználás 30% és 80 % közötti értékeket mutat, Bangui esetében ez az érték 100%.

Az ökoszisztéma évi összes egyedszámát vizsgálva azt találtam, hogy a különböző klímával rendelkező környezetek a gyorsabb ökoszisztéma esetén elősegítik az egyedek közel maximális jelenlétét (C-9. ábra). A lassabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén egy klíma esetén (Bangui) lehet elérni a maximális évi egyedszámot. A gyorsabb és a lassabb esetek évi összes egyedszám értékei közötti eltérés Ulan Bator esetén a legnagyobb. A kísérletek reprodukálhatósága a legtöbb esetben megfelelő (kisméretű kerítések). Az évi összes egyedszám értéke 10^9 értéket jelez az $r=1$ esetben bármely klimatikus környezetre. A diverzitás a gyorsabb folyamat esetén 1,5 és 2,5 értékek közé esik, ez alól kivételt Bangui jelent közel 0 diverzitás indexszel (5-9. ábra).



5-9. ábra: A diverzitás értékek a valós vagy jövőbeli klíma-mintázatokra TEGMb modell esetén, mindkét sebességi paraméter beállításával (A szimulációkat tízszer megismételttem, ezért a diverzitásértékek átlagai mellett a számított egyszeres szórás felfelé és lefelé megjelenítésre került.)

Az elméleti ökoszisztéma adaptálódatlanságára az a jellemző, hogy Bangui esetén nagy mértékű, Sodankyla és Ulan Bator esetében találunk olyan nyári időszakokat, ahol az NA_I és NA_{II} mérőszámok értékei 30 körül mozognak. A többi vizsgált valós vagy jövőbeli hőmérsékleti mintázat adaptálódatlanságára 0 és 5 közötti értékeket kaptam.

5.2 DISZTURBANCIA HATÁSA A KÖZÖSSÉG ADAPTÁLTSÁGÁRA A TEGM MODELLBEN

5.2.1 EGYSÉGIMPULZUS VIZSGÁLATA

Az egységimpulzus vizsgálata során a konstans hőmérsékleten egyensúlyban levő rendszert éri egy megnövekedett hőmérsékleti érték az 1001. napon, majd az 1002. naptól a rendszer hőmérsékleti bemeneti értéke visszaáll a zavarás előtti bemeneti értékre. A hőmérsékleti impulzus kimotozítja az ökoszisztémát az addigi egyensúlyi állapotából. A különböző mértékű hőmérsékleti impulzus értékek a szimulációs kísérletek során folyamatosan növekszik (1-100K), és három féle konstans hőmérsékleti mintázat (293K, 294K és 295K) hatására vizsgálom az elméleti ökoszisztéma összetételét.

Az egységimpulzus vizsgálatokat a TEGMa modell szimulációs kísérleteivel elvégezve az újabb egyensúlyra beállás ideje függ az adott hőmérsékleti impulzus (1-100 K) nagyságától. (5-1. táblázat). A táblázat első sorában a szimuláció indításakor tapasztalható beállási idők vannak megjelenítve. A gyorsabb szaporodási képességgel rendelkező ökoszisztéma esetén a beállási idő 32 nap, illetve 34 nap, annak megfelelően, hogy milyen hőmérsékleten történik a szaporodás

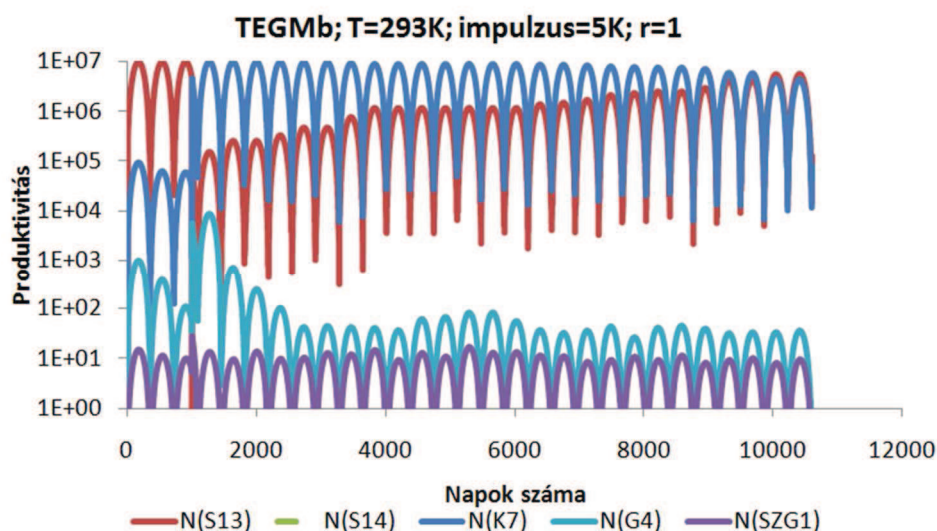
vizsgálata. Az $r=0,1$ paraméterrel jellemzett futtatások során az egyensúly elérésének maximális ideje 151 nap, illetve 187 nap. Az egyensúly elérésének idejét úgy határoztam meg, hogy az egyedszám korlátozásnak beállított 10^7 egyedszám értéktől legfeljebb 0,01%-kal, azaz 1000 db egyeddel tér el az új egyensúlyi állapot produktivitása. Az egyensúlyra való újra beállást csak a TEGMa modell esetén határoztam meg, mert ez egzakt módon számolható, és a TEGMb modell esetén az évi ingadozás miatt bizonytalanná válik a beállási napok számának pontos meghatározása.

5-1. táblázat Az egyensúly elérésének ideje különböző hőmérsékleteken a szimuláció indításakor és az 1001. napon T_{impulzus} hőmérséklet hatására különböző sebességek esetén (TEGMa modell)

T_{impulzus}	$r=1$			$r=0,1$		
	$T=293K$	$T=294K$	$T=295K$	$T=293K$	$T=294K$	$T=295K$
indításkor	32 nap	34 nap	32 nap	151 nap	187 nap	151 nap
1 K	0 nap	21 nap	0 nap	0 nap	36 nap	0 nap
3 K	23 nap	21 nap	24 nap	51 nap	50 nap	51 nap
5 K	28 nap	18 nap	22 nap	62 nap	59 nap	62 nap
10 K	32 nap	31 nap	32 nap	88 nap	82 nap	89 nap
15 K	32 nap	34 nap	32 nap	114 nap	103 nap	132 nap
20 K	32 nap	34 nap	32 nap	136 nap	131 nap	151 nap
30 K	32 nap	34 nap	32 nap	151 nap	183 nap	151 nap
100 K	32 nap	34 nap	32 nap	151 nap	187 nap	151 nap

A konstans hőmérsékleti beállítások két csoportot alkotnak. A 293K és 295K hőmérsékleten elvégzett szimulációk eredményei hasonlítanak egymásra, az $r=1$ paraméterrel jellemzett esetben 10K vagy annál nagyobb hőmérsékleti impulzus során a maximális, az indításkor is tapasztalható beállási időt kapjuk eredményül. A lassabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén 20K, illetve 30K impulzus szükséges ezen érték eléréséhez (D-1-9. ábrák). 294K hőmérsékleten végzett kísérletek során nagyobb impulzus szükséges a maximális beállási idő eléréséhez mindkét sebességgel jellemzett szimulációs kísérlet esetén (D-10-19. ábrák).

A produktivitás változása megfigyelhető a különböző hőmérsékleti impulzusokra adott válaszokban a Melléklet „D” ábráin mind a TEGMa ill. TEGMb modellnél. Kis hőmérsékleti impulzus esetén nem észlelhető változás az ökoszisztéma összetételében (D-1. ábra). Közepes hőmérsékleti impulzus (3K, 5K, 10K, 15K) esetén elmondható, hogy az egyensúlyi összetételek az impulzus adása előtt és után nem azonosak. 293K és 295K esetén az adott hőmérsékleten legnagyobb egyedszámmal jelen levő specialista fajt kiszorítja a közepes faj, de megnő a generalista és a szupergeneralista faj egyedszáma is. Például 293K hőmérsékleten 5K impulzus hatására a TEGMb modell futtatása során 27 év is kevés arra, hogy az előtte stabil egyensúlyi állapotot elérjük a gyorsabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén (5-10. ábra). A lassabb szaporodási képességű ökoszisztémánál kvázi egyensúlyt láthatunk 30 év távlatában a különböző mértékű impulzusok vizsgálatakor (D-4. ábra, D-6-10. ábrák).

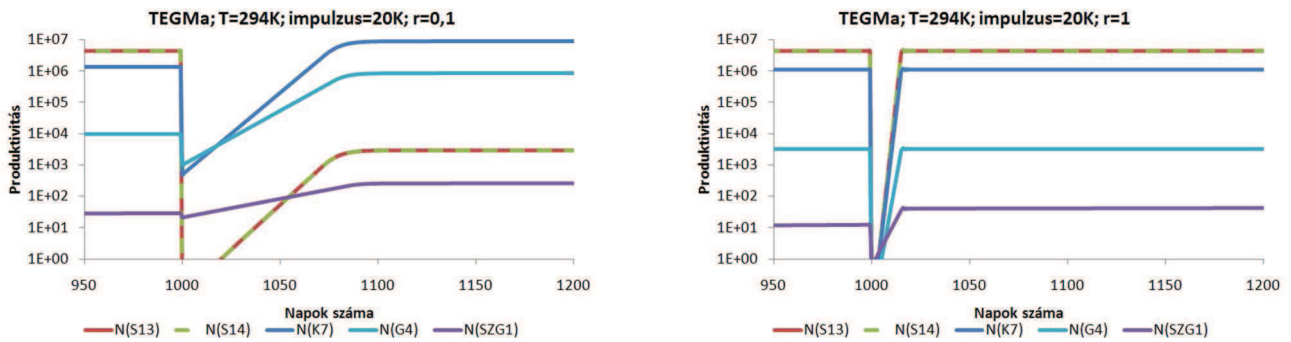


5-10. ábra: Az 1001. napon adott 5K hőmérsékleti impulzus hatása a mesterséges ökoszisztéma összetételére TEGMb modell esetén, $r=1$ paraméterrel

294K hőmérsékleten hasonló mintázatokat figyelhetünk meg az ökoszisztéma összetételét illetően. Ha 3K hőmérsékleti impulzus éri a rendszert $r=1$ esetén, illetve 3K és 5K $r=0,1$ esetén, akkor a magasabb hőmérsékleten optimális szaporodási képességgel rendelkező specialista faj (S14) kiszorítja a másikat, holott mindkettő addig fele-fele arányban osztozott a rendelkezésre álló forrásokon. Ellenőrzésképpen, figyelembe véve, hogy az elméleti ökoszisztéma faji összetétele teljesen szimmetrikus, negatív irányú impulzusokat is vizsgáltam. Ebben az esetben (-3K) hatására az alacsonyabb, 293K optimális szaporodási hőmérséklettel rendelkező S13 faj kerül ki győztesen az impulzus után a versengésből. A gyorsabb szaporodási képességű ökoszisztémánál 5K impulzus, illetve $r=0,1$ esetében 10K hatására a közepes, K7 faj nyeri a versengést és megnő a generalista faj produktivitása.

A gyorsabb és a lassabb szaporodási képességű ökoszisztémákat összevetve azt láthatjuk, hogy hasonló az egyensúlyi összetétel változása, ha $r=1$ esetében 3K impulzus éri és $r=0,1$ esetében 10K impulzus éri a rendszert, valamint ha $r=1$ esetében 5K és $r=0,1$ esetében 15K impulzus éri az ökoszisztémát. A gyorsabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén, ha 15K vagy annál nagyobb impulzus éri a rendszert, akkor az egyensúlyi összetételek azonosak a beavatkozás előtt és után. (5-11. ábra)

Az egyensúlyi állapot elérésének módját vizsgálva megállapítható, hogy gyorsabb reprodukáló képességű ökoszisztéma az új egyensúlyt hullámzóan éri el a szimulációk során.



5-11. ábra: Az 1001. napon történt 20 K hőmérsékleti impulzus hatása a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességű ökoszisztéma összetételére, TEGMa modell kísérletei során, 294 K hőmérsékleten

Fontos megvizsgálni, hogy a diverzitás és az adaptálódottság hogyan alakul a kisebb mértékű impulzusok során. Az elméleti ökoszisztéma egyedeinek eloszlása és diverzitása erősen függ attól, hogy milyen sebességi paramétert állítunk be a szimulációk során (D-20-22. ábrák). A kisebb mértékű hőmérsékleti impulzusok (3K, 5K) a gyorsabb sebességi paraméterű ökoszisztéma diverzitását megnöveli a TEGMa típusú szimulációban. A TEGMb modellt alkalmazva a diverzitás értéke 5K impulzus esetén folyamatosan növekszik 30 éven át, 3K esetén pedig folyamatosan csökken. A lassabb szaporodási képességű ökoszisztémában nagyobb mértékű (10K, 15K, 20K) impulzus okoz diverzitásnövekedést, a kétféle modell (TEGMa és TEGMb) esetén azonos mértékben.

Az adaptálódottság mértéke jó a gyorsabb folyamatok esetén, azon belül is 293 K és 295 K hőmérsékleten. Az új egyensúlyi állapot kialakulásának ideje az $r=0,1$ és $T=294K$ paraméterekkel jellemzett ökoszisztéma esetén a leglassabb.

5.2.2 EGYSÉGUGRÁS VIZSGÁLATA

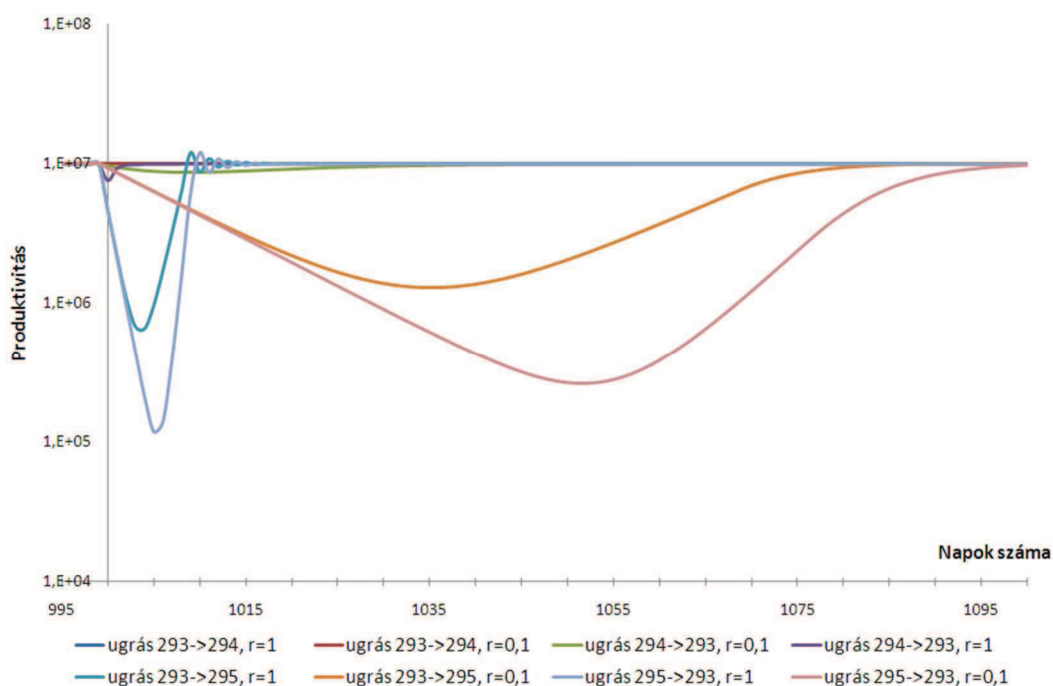
Az egységugrás vizsgálatokor a konstans hőmérséklet értékét az 1001. napon változtattam meg. (Melléklet „E” ábrái). A hőmérséklet kiindulási értékének 293 K hőmérsékletet választottam, ez megfelel a S13, K7, G4 és SZG1 fajok optimális szaporodási hőmérsékletének. Ezen a hőmérsékleten változatlan feltételek mellett az előző sorrendnek megfelelően alakul a nagyság szerinti eloszlás (5-2. táblázat, E-1. ábra, E-3. ábra).

A 294 K konstans hőmérsékleten történő szimulációs kísérletekben az 1001. napon bekövetkezett hőmérsékleti ugrás hatására sem a lassabb, sem a gyorsabb ökoszisztéma esetén lényegileg nem változik az egyensúly összetétele (S14 megjelenik 10 egyedszámmal) (E-2. ábra). A 294 K hőmérsékleten stabil (S13-S14 fajok egyenlő 5 milliós nagyságban) ökoszisztéma hőmérsékletének megváltozása 293 K hőmérsékletre az új hőmérsékletnek megfelelő egyensúly beállítását eredményezi (20 nap alatt).

5-2. táblázat T1 → T2 egységugrás vizsgálata különböző sebességű ökoszisztémák esetén (TEGMa modell)

r	T1	T2	Beállítás ideje	Érdekesség
1	293	294	-	nem változik
0,1	293	294	-	nem változik
1	294	293	20 nap (eddig tűnik el S14)	eltűnik S14, megnő S13
0,1	294	293	200 nap (eddig tűnik el S14)	eltűnik S14, megnő S13
1	293	295	10 nap (S13 20 nap alatt tűnik)	K7 lesz a leggyakoribb faj, nem a várt specialista.
0,1	293	295	80 nap (S13 200 nap után)	
1	295	293	10 nap (S14 20 nap alatt tűnik)	
0,1	295	293	80 nap (S14 200 nap után)	

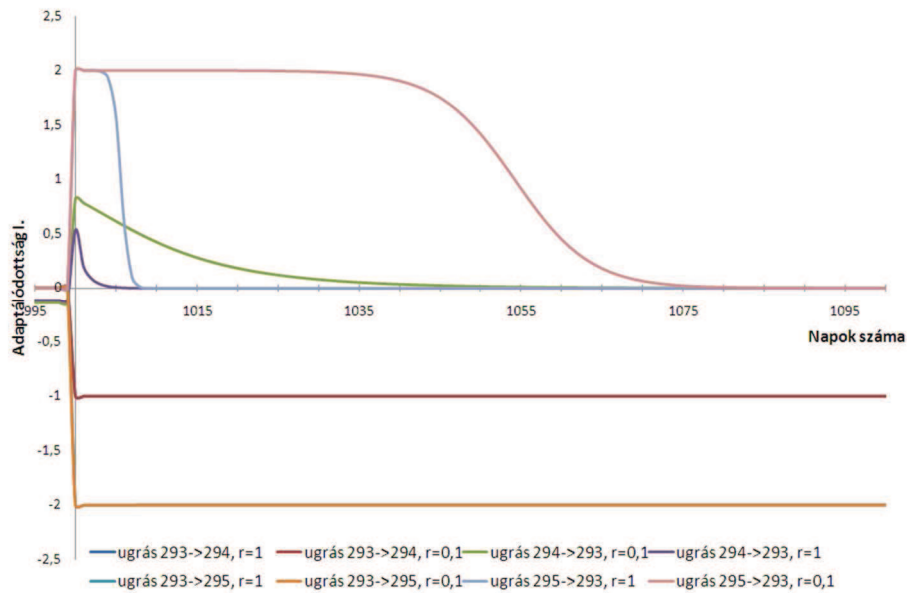
A produktivitás mértékét vizsgálva különböző hőmérsékletugrás értékekre látható (5-12. ábra), hogy az erősen csökkenő összes egyedszám értéket azok a kísérletek mutatják, ahol 2 K hőmérsékleti ugrást szimuláltam. Jobban elhúzódik az egyensúlyra való beállítás a lassabb ökoszisztéma esetén. Nincs észrevehető változás az összes egyedszám értékében 293 K-ről 294 K hőmérsékletre történő változtatás esetén semelyik típusú szaporodású közösség esetén.



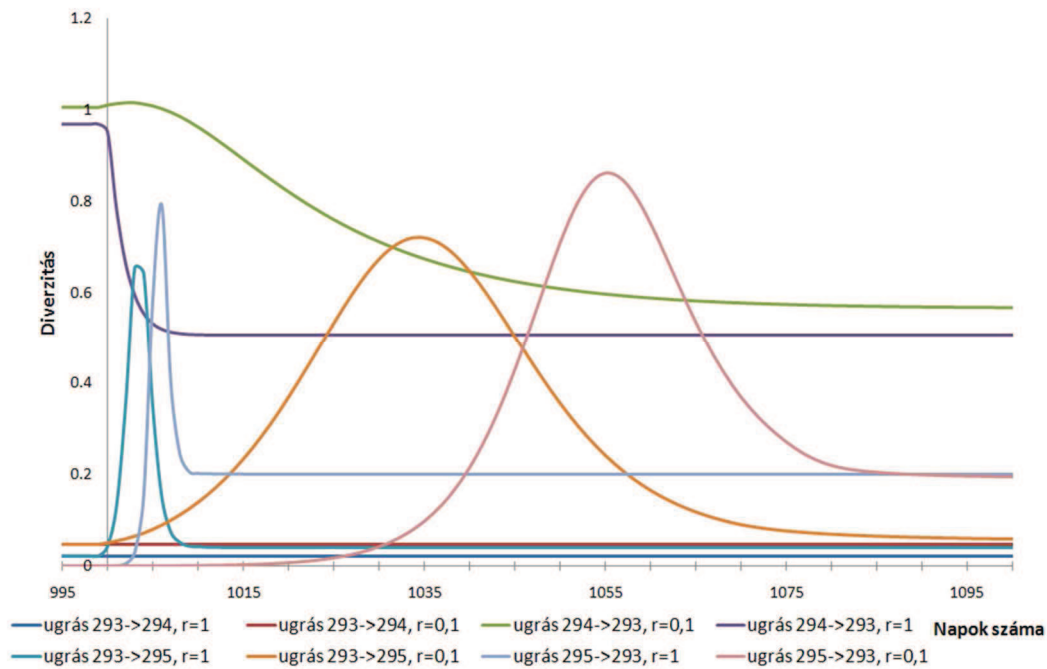
5-12. ábra Produktivitás a napok függvényében hőmérséklet-ugrás következtében (TEGMa)

A körülményekhez való alkalmazkodottság eredményeiből látható (5-13. ábra), hogy néhány esetben nem tér vissza a függvény zérus értékre (293K→294K mindkét sebességi faktor esetén; 293K→295K mindkét sebességi faktor esetén).

Az ökoszisztéma Shannon diverzitás-index értékeinek alakulását megfigyelve azt tapasztaljuk (5-14. ábra), hogy hőmérséklettől függően egy lokális maximum értéken keresztül éri el az új egyensúlyi állapothoz tartozó diverzitást a rendszer.



5-13. ábra Adaptálódottság I. a napok függvényében hőmérséklet-ugrás következtében (TEGMa)



5-14. ábra Diverzitás változása a napok függvényében hőmérséklet-ugrás következtében (TEGMa)

Ha a 293 K hőmérsékleten stabil összetételű ökoszisztéma hőmérsékletét 1 K-nel megemeljük, akkor az alapeset egyensúlyi állapotát valós időn belül nem érhetjük el. Fordított esetben (294 K-ről 293 K-re változtatva a hőmérsékletet) ez nem jelentkezik. +2K egységugrásnál az adott hőmérsékleten legjobban szaporodó specialista nem tud legnagyobb egyedszámmal jelen lenni.

293 K egyensúlyi hőmérsékletről 294 K hőmérsékletre változtatott környezet esetén az ökoszisztéma nem áll be a hőmérsékleti optimumába, amely látható az Adaptálódottság I és

Adaptálódatlanság II paraméterek kiértékelésekor. Ugyanez, bár kisebb mértékben megfigyelhető a $293\text{K} \rightarrow 295\text{K}$ hőmérsékletre ugrás során is.

5.2.3 EGYSÉGSEBESSÉG VIZSGÁLATA

Ha a hőmérséklet lassan változik az időben, akkor az adott hőmérsékletet leginkább kedvelő specialisták és átmeneti fajok vannak legnagyobb számban jelen az ökoszisztémában (Melléklet „F” ábrái). A hőmérsékleti függvény meredekségét $0,0001\text{K}$ és $0,01\text{K}$ közötti növekményekkel változtattam.

meredekség=0,0001

A két eltérő sebességű folyamat között a fajok megoszlása tekintetében az a különbség, hogy a lassú rendszerben 10 év alatt nem történik változás. (F-1. ábra). A lassabb szaporodási képességű ökoszisztémánál 20 évig maximális egyedszámmal van jelen az S13-as faj, majd lecsökken a mennyisége. Helyét az S14-es specialista veszi át, de növekszik a produktivitása a többi jelenlévő fajnak is. Hasonló mintázatot láthatunk mind a TEGMa, mind pedig a TEGMb modell esetén.

Az $r=1$ paraméterrel jellemzett szimulációk során a TEGMa modellben az S13 faj gyorsabban tűnik el, mint a lassabb esetben. Összehasonlítva a TEGMb modellel kapott eredményeket, eltérő mintázatot kapunk. Ez utóbbi szimulációkor az S13 faj produktivitása hamarabb kezd csökkenni, és a K7 faj is eltűnik az évek során.

A napi diverzitást az idő függvényében vizsgálva azt láthatjuk, hogy a kezdeti helyi maximum érték után a TEGMa modell szerint a diverzitás értéke 1 körüli értéket mutat 20 éven át, majd az S13-as faj eltűnésével egy időben lecsökken a diverzitás 0,5 értékre.

A TEGMb szimuláció a diverzitás alakulásában más mintázatot mutat (F-5. ábra). A gyorsabb rendszerben a diverzitás már 10 év alatt nagyon lecsökken (közel 0 értékre), $r=0,1$ esetén pedig a TEGMa modellnél tapasztaltakhoz képest a diverzitásmutató értéke 2-3 évvel hamarabb csökken le 1-ről 0,5 körüli értékre.

meredekség=0,001

A specialista fajok váltása ugyanott történik mind az 1-es, mind a 0,1-es sebességi paraméterű ökoszisztémában. Csupán a letörés menete eltérő a két esetben, az $r=1$ esetén gyorsabb az adott faj egyedszámának csökkenése (F-2. ábra). A kétféle modellt összevetve megállapítható, hogy azonos mintázatok találunk mindkét esetre. A diverzitás tekintetében a TEGMa modell ad magasabb értékeket 20 év elteltével. Mind a gyorsabb, mind a lassabb szaporodási képességű ökoszisztémánál a legtöbb esetben a diverzitás menete megegyezik (F-5. ábra).

meredekség=0,005

A mintázat a két sebességi paraméter beállításával közel azonos (F-3. ábra). Látható, ahogy az egyes fajok versengenek, a diverzitás értékei a kezdeti beállási és a végső, kihálási szakaszt nem tekintve 0 és 1,78 értékek között mozognak. A diverzitás helyi maximumai akkor keletkeznek, amikor a specialista vagy közepes fajok éppen cserélődnek egymással (F-6. ábra).

meredekség=0,01

A mintázat mindkét különböző sebességű szimulációs kísérletnél hasonlóképpen alakul, a specialista és a közepes fajok kerülnek ki a versengésből győztesen. A diverzitás 0 és 1,5 értékek között mozog, hasonlóan az előbbi esethez (F-4. ábra, F-7. ábra).

5.2.4 NAPI VÉLETLEN ZAVARÁS

A napi véletlen zavarás vizsgálatát alap hőmérsékleti mintázatokra adott egyenletes eloszlású véletlen hőmérsékleti értékekkel modelleztem. A zavarás mértéke $\pm 1K$ és $\pm 11K$ közötti értékeket vett fel.

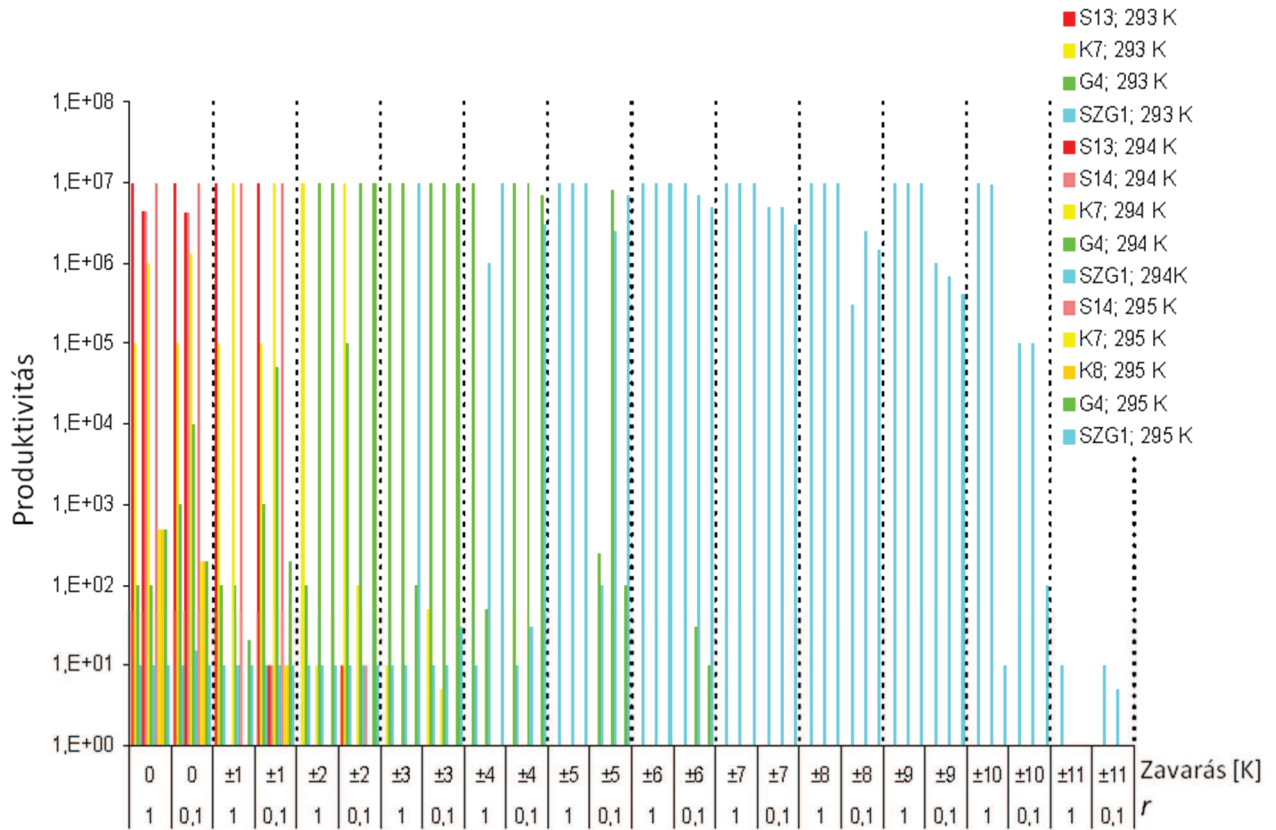
Az eddigi vizsgálatok arra mutattak rá, hogy a két modellel (TEGMA és TEGMb) történt szimulált kísérletek eredményei egy-két esettől eltérően nem különböznek egymástól, ezért a hőmérsékleti véletlen zaj vizsgálatát csak a TEGMb modellel végeztem el.

Konstans hőmérsékleti mintázat

A véletlen szóródás figyelembevételével egyes fajok eltűnnek az ingadozás mértékétől függően. Először, már $\pm 1K$ véletlen hőmérsékleti ingadozás hatására eltűnik az addig nagy mennyiségben jelen levő specialista (pl. 295K esetén az S14 faj), majd az átmeneti, és $\pm 5K$ esetben már csak a szupergeneralista (a példában az SZG1) faj van csak jelen. Általánosan elmondható, hogy a nagy hőmérsékleti ingadozás hatására ($\pm 10K$ szóródás felett) teljesen eltűnnek a fajok.

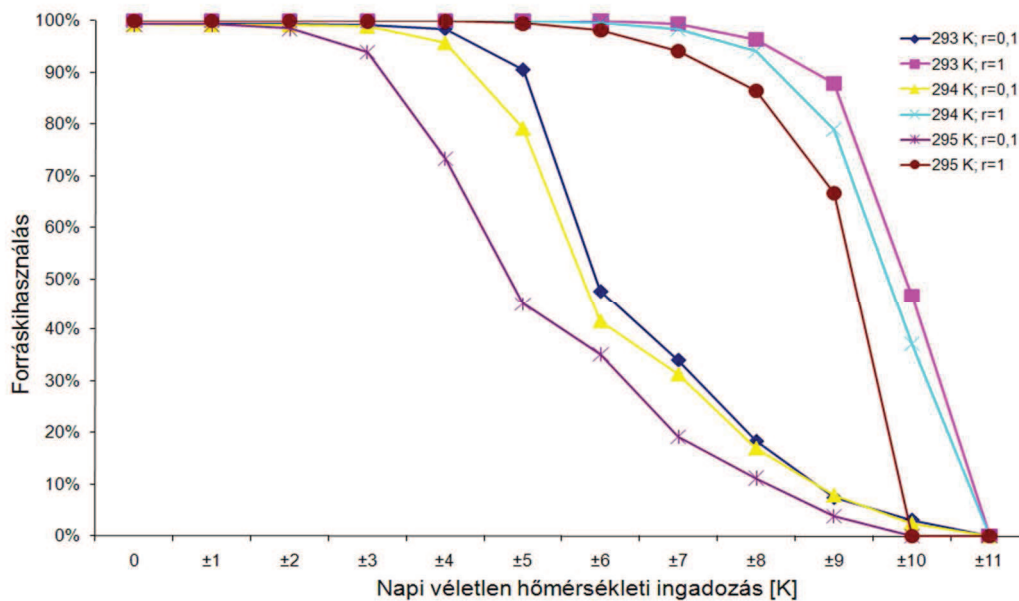
Az 5-15. ábra mutatja az egyes fajok maximális egyedszám értékeit az egyes kísérletek során, egy részen belül sorakoztatva a 293K, 294K és 295K kísérletek eredményeit. Az egyes fajokon belüli egyedszámok általában 2 nagyságrend tartományban ingadoznak az év során, mivel a fény elérésére korlátozva vannak. A piros színhez közeli színek a specialista fajokat mutatják, jól látszik, hogy a kevés ingadozást tartalmazó szimulációkban jelennek meg. A kisebb sebességi faktorú szimuláció esetén még a nagyobb ingadozásnál is megjelenik. A sárga-narancssárga színek a közepes fajokat jelzik, amelyeket a zöld színű generalista faj követ. E generalista faj a lassabb folyamat esetén nagyobb ingadozás mellett is jelen van. A kék színű szupergeneralista az egyeduralkodó a $\pm 6K$ ingadozás felett, amíg nem akkora mértékű, hogy nem tud szaporodni ($\pm 11K$ zaj esetén).

A véletlen számokat változtatva ($\pm 1 \dots \pm 10K$) értékekig azt találtam, hogy $\pm 5K$ esetén az első évben a forráskihasználás lecsökken 93%-ra, de a többi évben már 99% feletti értékeket kapunk. A lassabb kísérletek esetén már kisebb zaj hatására is erősen csökken a forráskihasználás értéke (5-16. ábra).



5-15. ábra: Fajok évi maximális egyedszám értéke konstans hőmérsékleten, eltérő sebességű szimuláció során (logaritmusos ábrázolással, TEGMb modell) (DRÉGELYI-KISS & HUFNAGEL, 2010b)

A 0,1-es sebességi faktor hatását vizsgálva megállapítottam, hogy az egyensúly lassabban áll be, legalább 10 év kell a fajok versengésének állandósulásához a hipotetikus konstans hőmérséklet esetén, míg az 1-es sebességi faktorú kísérletnél elegendő volt akár 1 esztendő is az egyensúlyhoz. A lassabb versengés azt is eredményezte, hogy a konstans hőmérséklethez adott nagyobb mértékű naponkénti véletlen ingadozás eredményezte hasonló fajok jelenlétét. Az egyensúly elérésének ideje a sebességi faktor csökkenésével jelentősen növekszik.



5-16. ábra: Forráskihasználás értékei különböző sebességi faktorokra konstans hőmérsékleten (TEGMb modell)
(DRÉGELYI-KISS & HUFNAGEL, 2010b)

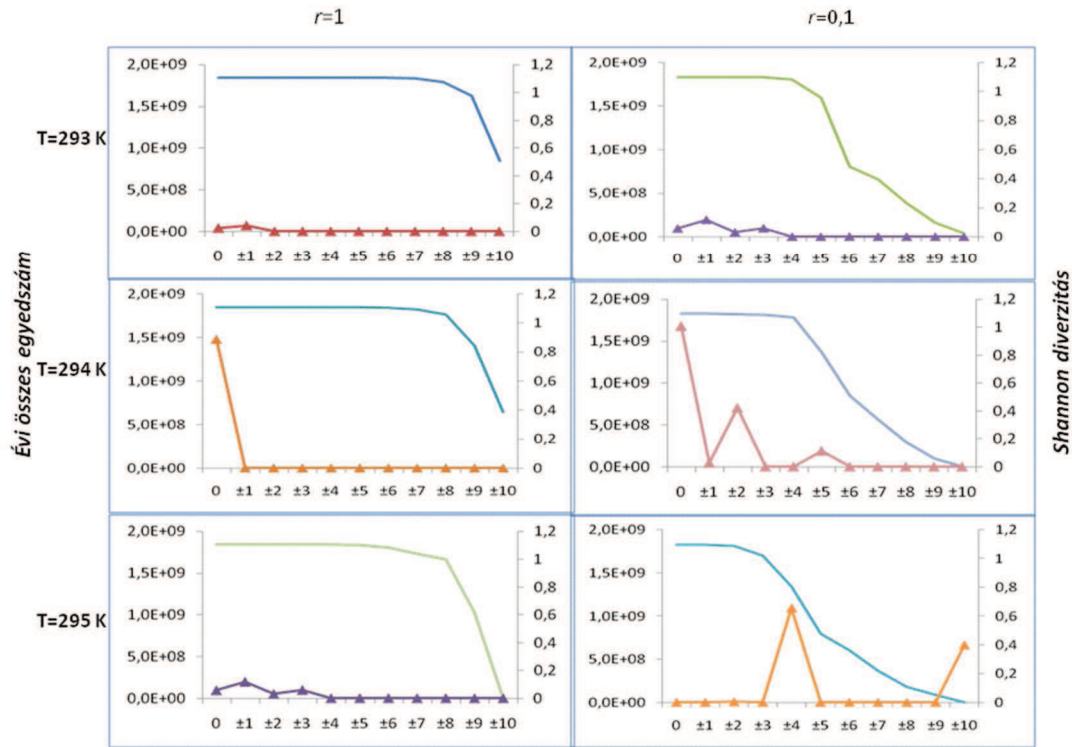
Konstans hőmérséklet beállításakor kisebb sebességi faktor esetében nagyobb, míg a gyorsabb szaporodási képességgel rendelkező közösségeknél kisebb változás figyelhető meg a diverzitás alakulásában. Az ökoszisztéma diverzitásának értéke a hőmérsékleti ingadozáson kívül erősen függ a beállított hőmérséklet értékétől is (5-17. ábra). A legnagyobb diverzitás értéket akkor érjük el, amikor a beállított hőmérséklet egy fajnak sem optimális a szaporodáshoz (294 K).

A különböző hőmérsékleti paraméterek és sebességi faktorok minden egyes beállítása során több kiugró értéket figyelhetünk meg a diverzitás mértékében:

- alacsony zavarásnál a biológiai sokféleség jellemzésére szolgáló függvények esetében alacsony értékek tapasztalhatóak,
- közepes zavarásnál figyelhető meg a legnagyobb diverzitás,
- túl magas zavarásnál, ahogy a kismértékű zavarás esetében is, alacsony értékű diverzitás figyelhető meg.

A gyorsabb szaporodási képességű ökoszisztéma diverzitás értékei alacsonyabb helyi maximum értéket vesznek fel, mint a lassabban növekvő ökológiai rendszerek.

A zavarás növekedésével a diverzitás egy alacsony értékre áll be, de a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességű folyamat esetén egy nagyságrend különbség van a kétféle eredetű diverzitásmutató között. A legnagyobb zavarás esetében (± 11 K), minden esetben jelentősen megnő a diverzitás mértéke.



5-17. ábra: Egyedek számának és a Shannon diverzitás értékének alakulása különböző sebességi faktorokra konstans hőmérsékleten (A kis ábrákon a háromszög jelölővel ellátott adatsorok a Shannon diverzitás értékeket mutatják, a jelölés nélküli vonal az évi összes egyedszámot jelzi., TEGMb modell)

Szinuszos hőmérsékleti mintázat

Az évi hőmérséklet ingadozás menetét szinuszos függvénykapcsolattal leírva az s_1 paraméter változtatásával a függvény amplitúdóját növeltem meg, az s_4 paraméter a felelős az évi hőmérséklet átlagértékéért. Az évi hőmérséklet lefutás amplitúdójának növekedésével a forráskihasználás értéke jelentősen csökken. Egy adott hőmérsékleti függvény esetén a véletlen ingadozás növelésével tovább csökken a forráskihasználás. (Melléklet „G”, G-1. táblázat)

A kísérletsorozatot elvégezve a lassabb sebességű folyamattal ($r=0,1$) azt tapasztaltam, hogy a forráskihasználás értéke szinte minden esetben közel 0 értékű lett már a zaj nélküli esetben is. Két esetben tapasztaltam zérustól eltérő értéket, az $s_1=2$, $s_4=284$ esetben zaj nélkül 0,924, $\pm 4K$ zaj esetén 0,7856 lett a forráskihasználás értéke; és $s_1=4$, $s_4=284$ zaj nélkül 0,0115 lett a forráskihasználás értéke. Nagymértékben különbözik a fajok eloszlása a sebességi paraméterek változásával.

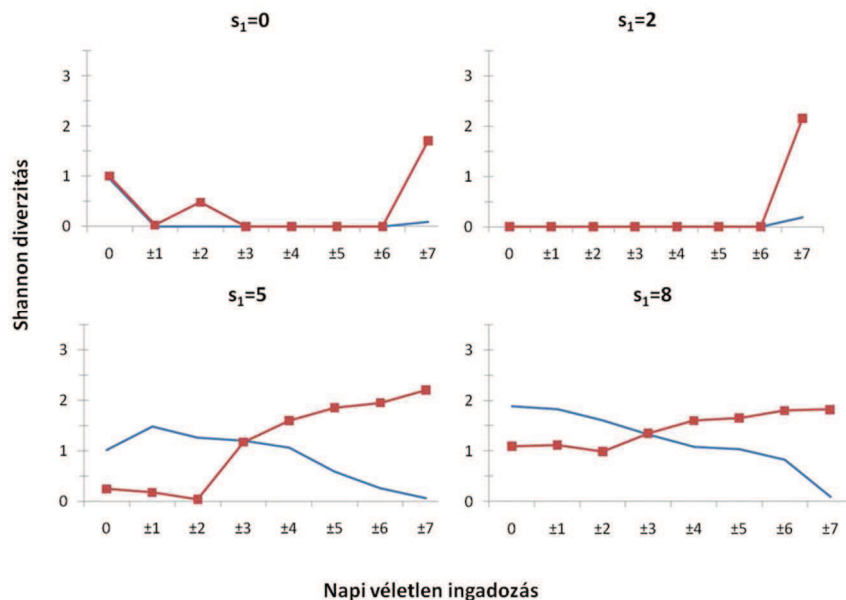
A kísérleteket $r=1$ esetén olyan mértékű véletlen zavarásig végeztem el, ahol az évi átlagos forráskihasználás 0,1% feletti értéket vesz fel. A véletlen zavarás növekedésével az egymást követő évek átlagos egyedszáma és fajösszetétele egyre jobban eltér egymástól.

Szinuszos hőmérsékleti mintázat esetén az évi összes egyedszám értéke változik az évenkénti ingadozás (s_1 , azaz a szinusz függvény amplitúdója) és a napi véletlen zaj ($0 \dots \pm 7K$) függvényében

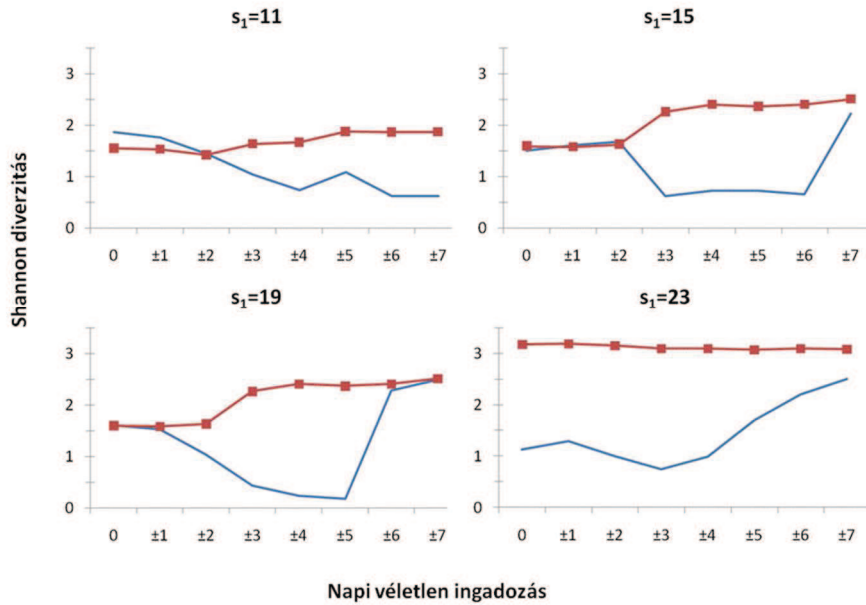
is. A kétféle ingadozás azt eredményezi, hogy $\pm 7K$ véletlen zavar esetén már jelentősen lecsökken az egyedszám és a források kihasználtsága csekély lesz. (G-1-2. ábrák)

Az éves összes egyedszám értéke a gyorsabb szaporodási képességű folyamat és nagymértékű évi ingadozás ($s_1 > 15$) esetén éri el a maximális értékét. A lassabb szaporodási képességű folyamat éves egyedszáma kis ingadozásnál ($s_1 = 0, 2$) lesz maximális mértékű, de az évi hőmérsékleti amplitúdó növekedtével ezen érték nagyságrendekkel kisebb értéket ér el.

Az ökoszisztéma diverzitása tekintetében a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességű ökoszisztémák esetén ellentétes trendek figyelhetők meg. A gyorsabb szaporodási képességű fajegyüttes esetén (5-18. ábra, 5-19. ábra) láthatjuk, hogy konstans és $s_1 = 2$ paraméterrel jellemzett hőmérsékleti függvények esetén a diverzitás értéke alacsony, kivéve a napi véletlen ingadozást nem tartalmazó esetet. A Shannon diverzitás értékei a nagyobb évi ingadozást tartalmazó esetekben ($s_1 > 5$ esetekben) fordítottan arányosak a napi ingadozás növekedésével.



5-18. ábra Shannon diverzitás értéke szinuszos hőmérsékleti függvény alacsony amplitúdójú beállításai esetén a napi véletlen ingadozás függvényében (a négyszöggel jelölt ábrák az $r=0,1$ lassabb folyamatra és a jelölés nélküli vonalak a gyorsabb folyamatra utalnak, TEGMb modell)



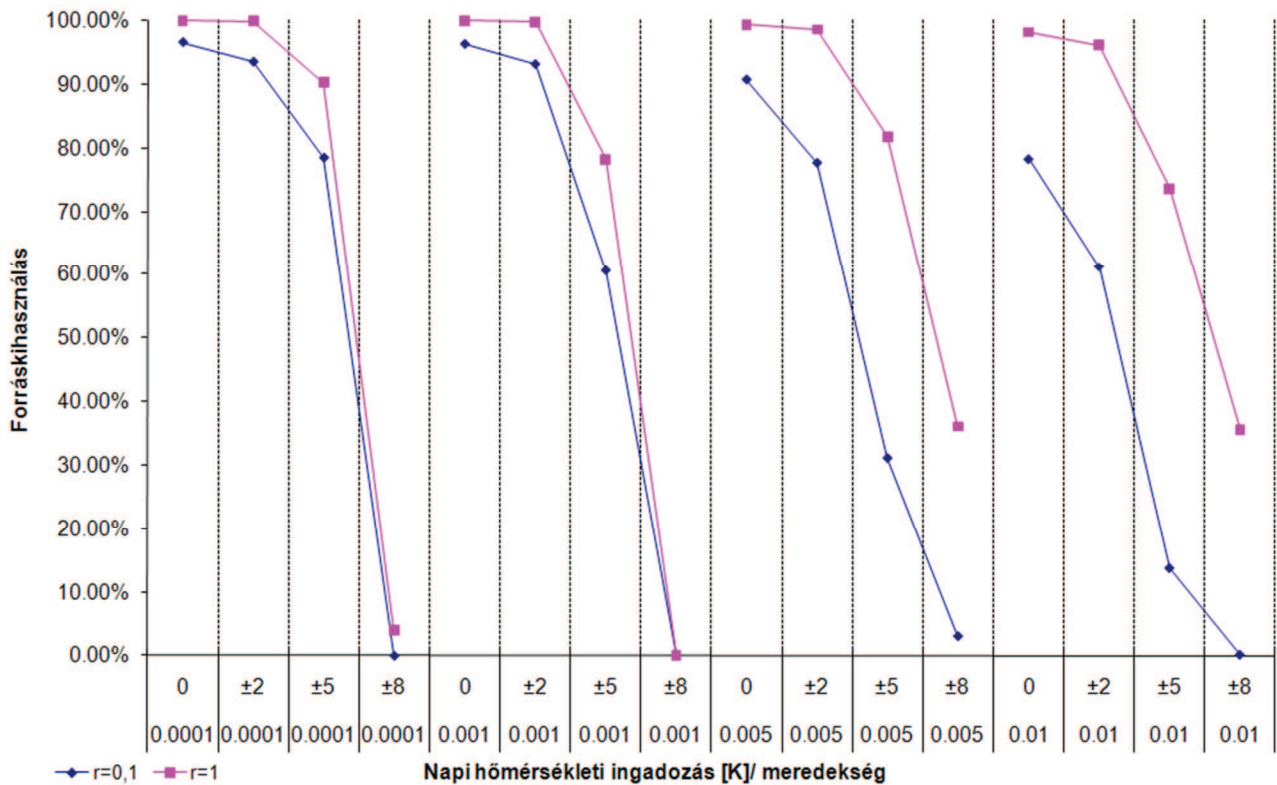
5-19. ábra Shannon diverzitás értéke szinuszos hőmérsékleti függvény magas amplitúdójú beállításai esetén a napi véletlen ingadozás függvényében (a négyszöggel jelölt ábrák az $r=0,1$ lassabb folyamatra és a jelölés nélküli vonalak a gyorsabb folyamatra utalnak, TEGMb modell)

A lassabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén a diverzitás a kezdeti csökkenés után egyenesen arányos a napi véletlen hőmérsékleti ingadozás függvényével. Gyorsabb szaporodási képességű közösség esetében kisebb diverzitás értékek figyelhetők meg, mint a lassabban szaporodó közösség esetében.

Eltérő meredekségű hőmérsékleti mintázatok hatása

A kísérleteket úgy végeztem el, hogy mindegyik hőmérsékleti függvény 268 K hőmérsékletről induljon, így összehasonlíthatóak legyenek az egyes esetek. A forráskihasználás értékeit megvizsgálva megállapítottam, hogy az ingadozás növekedésével erőteljesebben csökken a forráskihasználás a lassabb sebességű folyamat esetén, ahogyan ezt a konstans hőmérsékletnél is láthattuk. (5-20. ábra)

A nagyobb meredekségű (0,005 és 0,01) hőmérsékleti függvények esetén a forráskihasználás értéke a nagy véletlen ingadozás hatására ($\pm 7K$) nem csökken le zérus értékre, mint ez a csökkenés a kisebb meredekségű eseteknél megtörténik. Ez azért lehet, mert a szupergeneralista fajok optimális hőmérsékleteit ezekben az esetekben érzük csak el, és ezek azok a fajok, amelyek legkevésbé érzékenyek a naponkénti hőmérsékleti ingadozásra (G-2. táblázat). A kisebb sebességű folyamatnál ez nem érvényesül.



5-20. ábra: Forráskihasználás értékének változása lineáris hőmérsékleti mintázatok esetén, különböző sebességi faktorok és véletlen ingadozás hatására (TEGMb modell) (DRÉGELYI-KISS & HUFNAGEL, 2010b)

5.2.5 A KÖZÖSSÉG KEZDETI EGYENLETESSÉGÉNEK HATÁSA A PRODUKTIVITÁSRA ÉS ÖSSZETÉTELRE

A szimulációs kísérletek eddigi eredményeiből látható, hogy az egyensúlyi állapottravaló beállítás eltérő módon jelenkezik a különböző zavarások hatására. Az ökoszisztéma adott időponthoz tartozó egyensúlyi összetétele hatással van a zavarás hatására létrejövő új egyensúlyra. Ezért fontos megvizsgálni, hogy milyen egyensúlyi állapotok alakulhatnak ki a szimulációs kísérletek során, ha az ökoszisztéma kezdeti összetételét szisztematikusan változtatom, vagyis milyen lokális egyensúlyi állapotok léphetnek fel a szimuláció során. Ezen hatásokat, hogy a kiindulási értékek hogyan befolyásolják a későbbi egyensúly kialakulását, az egyensúlyi összetétel megváltozását, 294 K hőmérsékleten kísérlettervvel vizsgáltam meg.

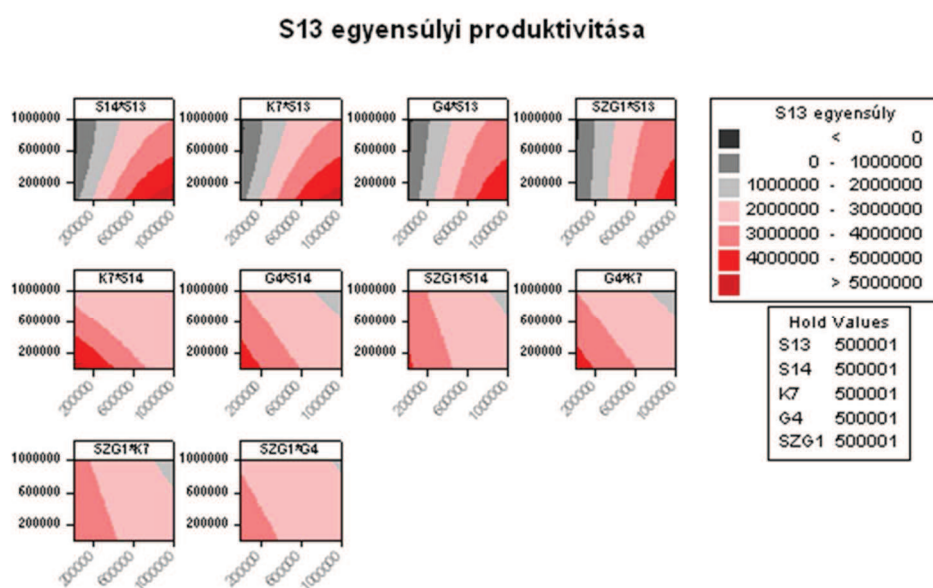
294 K hőmérséklet egyik fajnak sem optimum hőmérséklete, a fajok a forrásokért versengést folytatnak. A modell alapértelmezésben minden faj esetén 0,01 db egyedszámmal indít (ezt ún. spóraszámnak is nevezhetjük). Ebben az esetben a legnagyobb mennyiségben a két specialista faj (S3 és S14) van jelen, és K7, G4, SZG1 fajok vannak a kialakult egyensúlyi ökoszisztémában.

Ha a kiindulási értéket változtatom oly módon, hogy egyre nagyobb értéket adunk meg, de minden faj azonos értéket kap, akkor a versengés végén kialakult sorrend nem tér el egymástól, de az egyes fajok (K7, G4 és SZG1) a kiindulási érték növekedésével ($0,01 \dots 10^7$) egyre jobban megközelítik a specialista fajok produktivitását. Ha a kiindulási érték 10^8 vagy a fölötti egyedszám,

akkor a szimuláció eredményeként kapott kép azonos a nagyon kis egyedszámú, 0,01 értékről induló ökoszisztéma egyensúlyi állapotával.

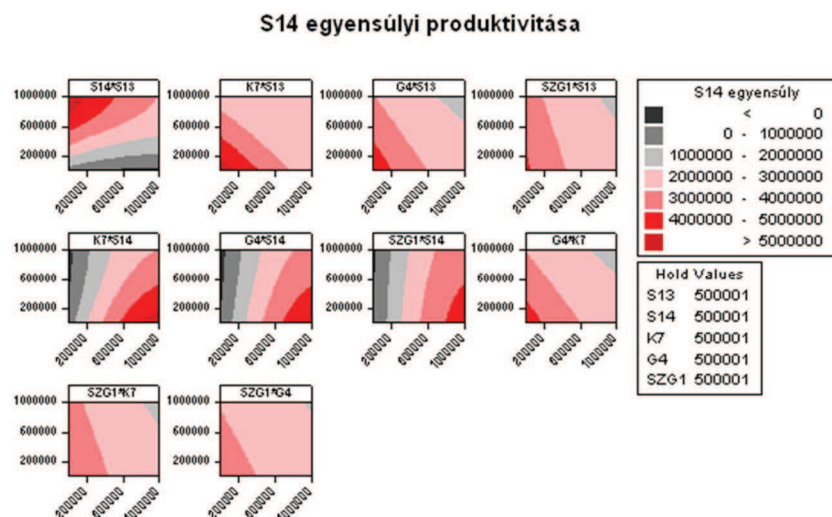
Tervezett, szisztematikus szimulációs kísérletek elvégzésével minden egyes jelen lévő faj egyensúlyi produktivitását megvizsgáltam. (5-21. ábra) A kis ábrák függőleges tengelye a fejlécben látható első faj kiindulási egyedszámára utal, a vízszintes tengelyen a második faj kezdeti egyedszáma jelenik meg. A színskáláról olvasható le az egyensúlyi összetétel az adott fajra vonatkozóan.

Az 5-21. ábra mutatja az S13 fajra vonatkozó eredményeket. Látható az ábrákból $r=1$ esetén, hogy az S13 faj egyensúlyi produktivitása akkor a legnagyobb, ha nagy egyedszámmal indul az S13 faj és mellette kevés egyedszámmal van jelen az S14 faj (bordó színnel jelölt eset).

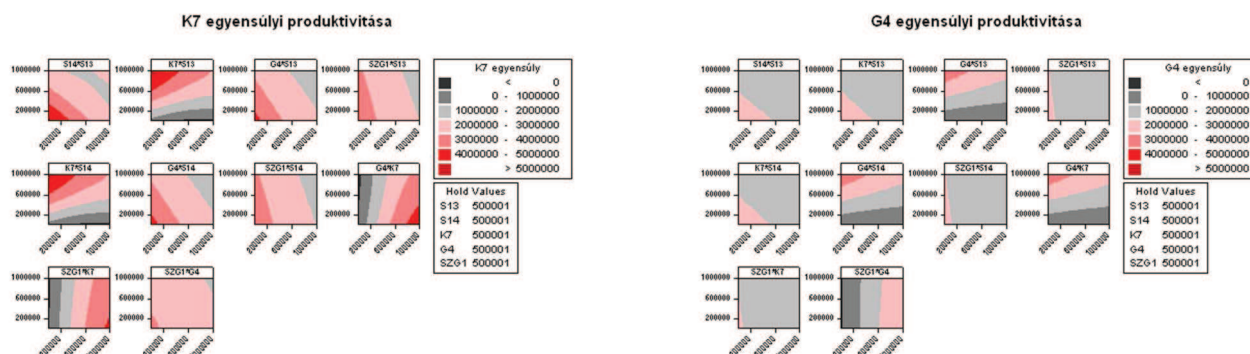


5-21. ábra: Az S13 faj egyensúlyi produktivitásának alakulása a kezdeti összetétel szisztematikus változtatásával

A fajok optimum-görbéinek szimmetriája miatt hasonló eredményeket tapasztalunk az S14 faj esetén. (5-22. ábra) A K7 faj akkor tud egyeduralkodó lenni, ha a kiindulási értékek a specialista fajokra kicsik. (5-23. ábra) A G4 faj legnagyobb produktivitással akkor rendelkezik, ha nagy kiindulási értéke mellett a nála specialistább fajok kevésbé jelennek meg a kiinduláskor. (5-24. ábra)

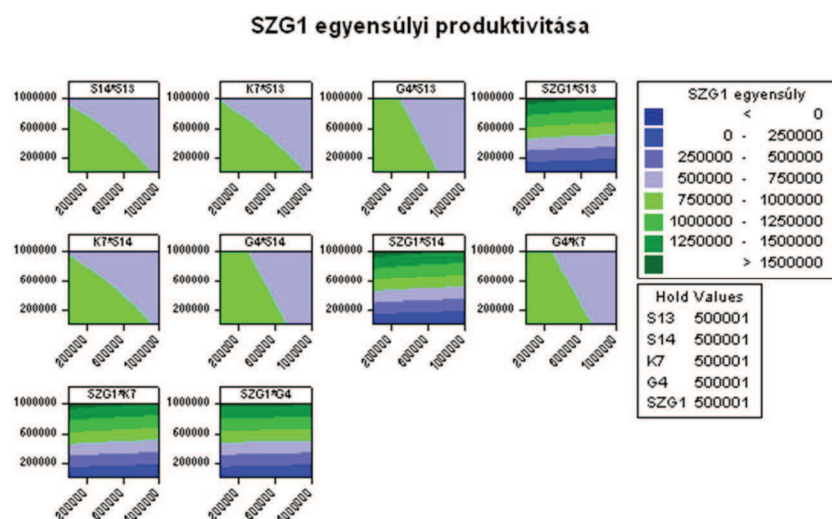


5-22. ábra: Az S14 faj egyensúlyi produktivitásának alakulása a kezdeti összetétel szisztematikus változtatásával



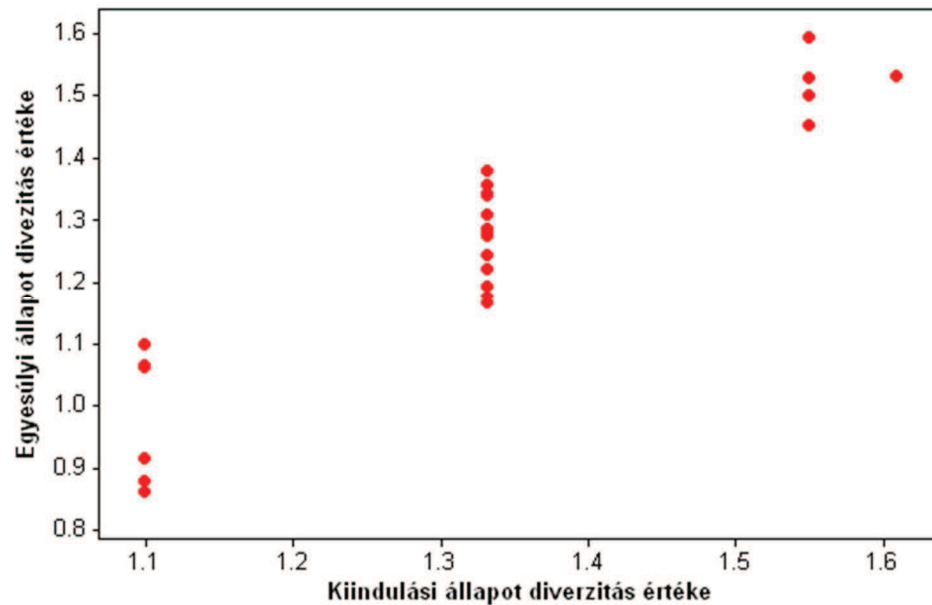
5-23. ábra: A K7 faj egyensúlyi produktivitásának alakulása a kezdeti összetétel szisztematikus változtatásával

5-24. ábra: Az G4 faj egyensúlyi produktivitásának alakulása a kezdeti összetétel szisztematikus változtatásával



5-25. ábra: A SZG1 faj egyensúlyi produktivitásának alakulása a kezdeti összetétel szisztematikus változtatásával

Az egyensúlyi állapot kialakulásának vizsgálata céljából összehasonlítottam a kiindulási és az egyensúlyi ökoszisztéma összetételének, diverzitásának alakulását (5-26. ábra). A magas diverzitású ($HS=1,6$) kiindulási állapot esetén az egyensúlyba kerülő ökoszisztéma is magas értéket ad, az alacsony diverzitású kiindulási állapotnál az esetek egy részében még tovább csökken a diverzitás az egyensúly eléréséig.

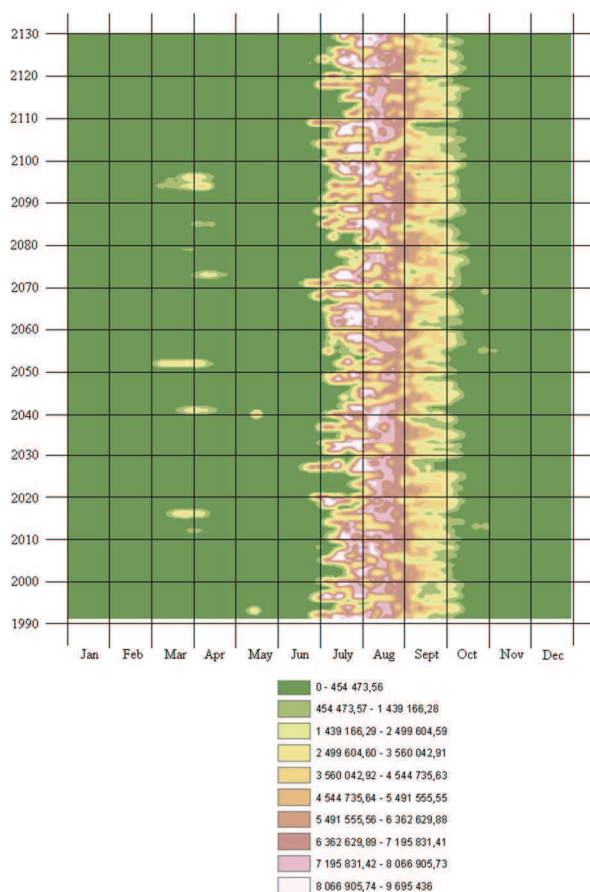


5-26. ábra: A kiindulási állapot és a kialakult egyensúlyi állapot diverzitás értékeinek összehasonlítása

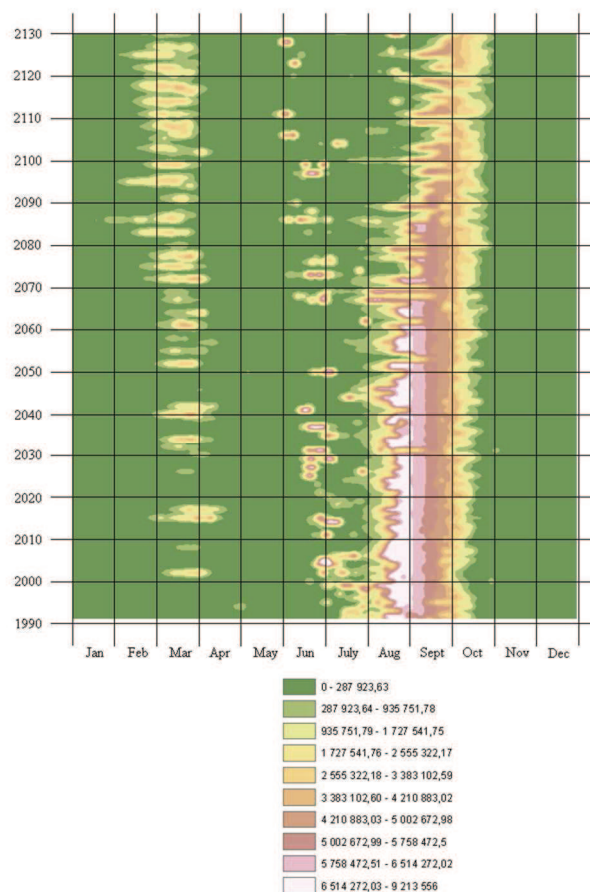
Összegezve tehát azt találtam, hogy az eltérő kiindulási értékek eltérő dominancia-viszonyokat eredményeznek, vagyis más-más lokális egyensúlyi pontokat vesz fel a rendszer. Ez azt is jelenti, hogy az időbeli változások során a rendszernek memóriája van, vagyis a múltbeli időjárási mintázat hatással van az ökoszisztéma összetételére.

5.3 AZ ELMÉLETI ÖKOSZISZTÉMA SZABÁLYOZÓ HATÁSÁNAK VIZSGÁLATA A KLÍMÁRA

A 140 év időszakát felölelő historikus és jövőbeli, Budapestre vonatkozó hőmérsékleti adatok ökoszisztémára való hatását vizsgáltam. Az antropogén hatásoktól mentes $T(0)$ esetben az évi egyedszám legnagyobb arányú összetevője az őszi és a nyári egyedekből ered. (5-27. ábra) A diverzitásmutató értékei a 140 éven át a tavaszi és a téli időszakban 1,8 körüli értéket adnak, a nyári és az őszi mutatók ennél kevesebbet, 1,4-1,5 értékeket.



5-27. ábra A produktivitás alakulása antropogén hatástól mentes esetben

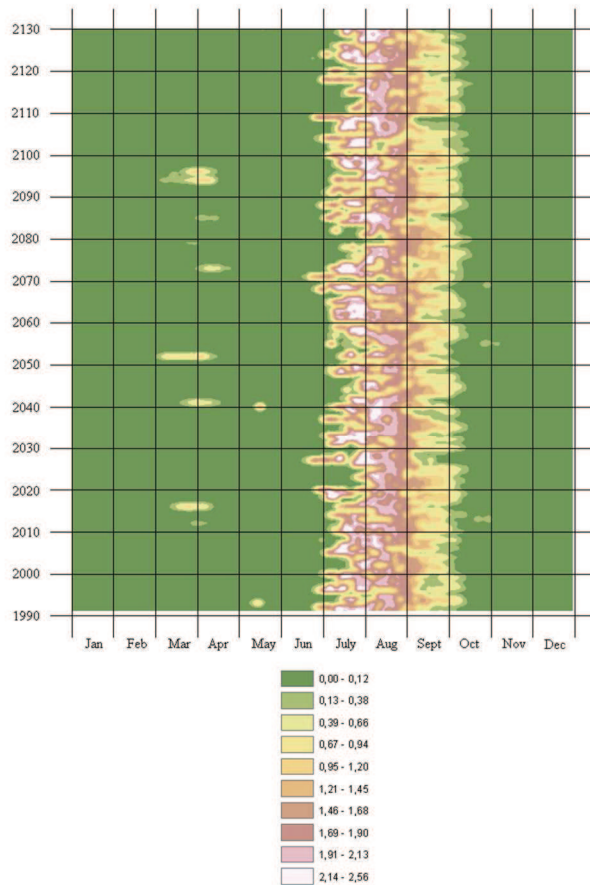


5-28. ábra A produktivitás alakulása antropogén hatással terhelt $T(2)$ hőmérsékleten

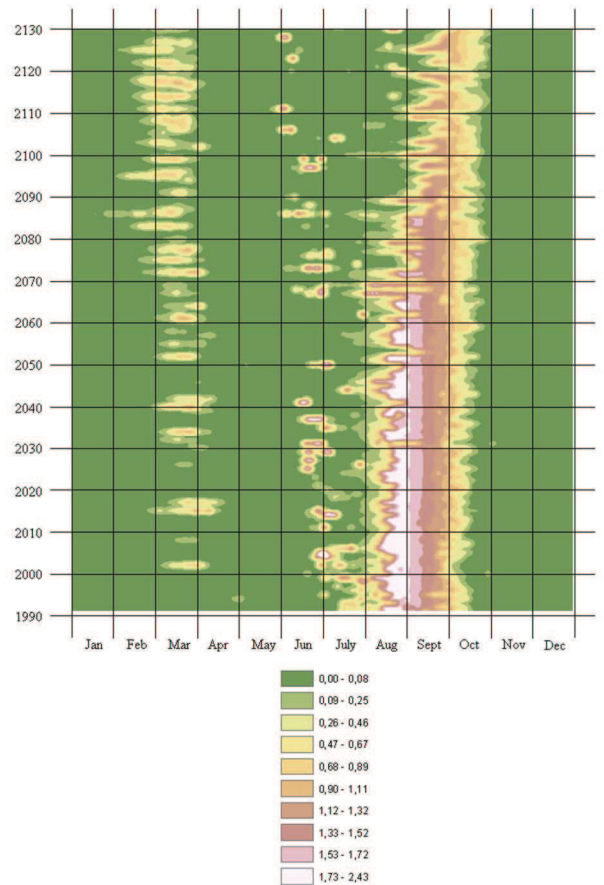
Az antropogén hatások figyelembevétele ($T(3)$) az összes egyedszám csökkenését vonja maguk után. (5-28. ábra) A diverzitásmutató a nyári faj-eltűnés miatt erőteljesen növekszik a 70. év után, az őszi vonatkozó mutató kevésbé meredeken nő. A többi évszakban átlagosan 2 érték körül alakul a Shannon diverzitás.

Az egyedszám jól észlelhetően csökken az évek során az antropogén hatást figyelembe vevő esetben. A kétféle ökoszisztéma napi átlaghőmérsékleteinek eltéréseit ábrázoltam, az évek

múlásával a visszacsatolás mértéke enyhén növekszik - átlagosan $0,5^{\circ}\text{C}$ hőmérséklet-emelkedést mutat a szabályozást is figyelembe vevő esetben. (5-29. ábra, 5-30. ábra)



5-29. ábra: Az antropogén hatásoktól mentes elméleti ökoszisztéma visszacsatoló képessége, K-ben



5-30. ábra: Az antropogén hatásokat figyelembe vevő szimuláció során keletkező ökoszisztéma szabályozó hatása (K-ben)

Az évek során diverzitásban nem látható változás, a fajok átrendeződnek. Az évszakonkénti diverzitás értékeket vizsgálva azt találtam, hogy nyári időszakban és a téli időszakban az évek során csökkenés mutatkozik.

Az 1960-1990 közötti budapesti napi középhőmérsékleti értékekre az elméleti ökoszisztéma a nyári, ill. az őszi időszakban fejthet ki hűtő hatást akár 3K, ill. 2K hőmérséklet különbségig; míg a tavaszi és a téli időszak alatt kevésbé jelenik meg a biotikus visszacsatolás.

Ha az antropogén hatásokat is figyelembe vesszük, akkor a nyári időszakban a visszacsatolás, az ökoszisztéma „hűtő” hatása már nem következik be, így az antropogén hatásból származó felmelegedéséhez még hozzáadódik a biotikus hatásokból eredő is. Az őszi időszagnál is megfigyelhető hasonló; míg tavasszal és télen némileg csökkenhet a hőmérséklet.

6 TÉZISEK

- Megalkottam a TEGM-modellt és az alkalmazásához szükséges számítási sémát. Az elméleti matematikai modell segítségével vizsgálható az ökoszisztéma összetételének alakulása különböző hőmérsékleti mintázatok során.

6.1 TEGM MODELL MEGÁLLAPÍTÁSAI KÜLÖNBÖZŐ HŐMÉRSÉKLETI FELTÉTELEK MELLETT

- A hipotetikus konstans hőmérsékleten végzett (293K, 294K, 295K) szimulációs kísérletek egyensúlyra való beállása nem történik meg 30 év alatt a TEGMb modellel végzett, $r=1$ paraméterű szimulációk során. A különböző hőmérsékleti paraméter beállítások vizsgálat során a lassabb szaporodási sebességgel ($r=0,1$) jellemzett elméleti vízi ökoszisztéma hamarabb tapasztalható az egyedszám csökkenés, valamint a biológiai sokféleség alakulásában is nagyobb változások játszódnak le, mint a nagyobb sebességi faktorról jellemzett ökoszisztéma esetében. Kisebb sebességgel jellemzett szimulációk esetében az egyedszám már kisebb zavarás mellett jelentősen lecsökken, a biológiai sokféleséget tekintve elmondható, hogy ezek a közösségek diverzebbek.
- Az évi hőmérsékleti ingadozást szinusz függvény szerint meghatározva megállapítható, hogy a sebességi faktor lecsökkentésével a fajok egyedszáma jelentősen lecsökken. Amíg az évi napi átlaghőmérsékleti függvény amplitúdója csekély ($s_I=2$ ill. 8), addig még van érzékelhető mennyiségű egyed, de az amplitúdó növekedésével a fajok eltűnnek. A szinuszos évi ingadozás amplitúdójának kismértékű növekedése a diverzitás értékét - a konstans esethez hasonlóan - megnöveli.
- Az egy éven belüli átlagos összes egyedszám értéke adott faj esetén csökken a jövőben (2070-2100-ra jóslt időjárási adatsorokra, MPI 3009 és HC adhfa, HC adhfd), a csökkenés mértéke eltérő a különböző előrejelzések eredményeinél. A magyarországi historikus adatokat összehasonlítva a 2100-ra scenáriók által jóslt analóg helyek (Kairó, Turnu Magurele) szintén historikus értékeivel azt tapasztalhatjuk, hogy a gyorsabb szaporodási képességű fajnál az összes egyedszám évi értéke változatlan, illetve Kairó esetén egy kicsit emelkedettebb, a forráskihasználás is az előbbiekhöz hasonlóan változik. A lassabb folyamat esetén az összes egyedszám értéke csökken Turnu Magurele esetén, Kairó esetén pedig jelentősen megnő (10-szeresére). A diverzitás tekintetében a múltbeli adatokhoz képest két jóslt időjárási adatsorra (HC adhfa, MPI 3009) növekszik némiképp az egy évre számított diverzitás-index, a HC adhfd viszont azonos képet mutat. Ez a megfigyelés mind a lassabb, mind a gyorsabb ökoszisztémánál hasonló módon alakul.

6.2 DISZTURBANCIA HATÁSA EGY ELMÉLETI KÖZÖSSÉG ALKALMAZKODÁSÁRA

- Kis és közepes mértékű hőmérsékleti impulzusok hatására a kialakuló új egyensúlyi állapot jelentős mértékben különbözik a beavatkozás előtti állapothoz képest.
- Hőmérsékleti egységugrás hatását elemezve azt találtam, hogy a kiindulási hőmérsékleten egyensúlyban levő ökoszisztéma összetétele meghatározza, milyen lesz az ökoszisztéma diverzitása a hőmérsékletugrás hatására.
- Ha a hőmérséklet lineárisan lassan változik az időben, akkor az adott hőmérsékletnek leginkább kedvező specialisták és átmeneti fajok vannak leginkább jelen az ökoszisztémában. A szupergeneralista faj alig észrevehető mennyiségben észlelhető.
- Általánosítva elmondható, hogy a naponkénti véletlen ingadozás emelésével a specialista fajok már $\pm 1K$ ingadozás hatására eltűnnek a domináns fajok közül, a generalista fajok még kis mértékben elviselik a $\pm 6-7K$ naponkénti ingadozás, de e fölött már csak a szupergeneralista fajok jelennek meg maximum $\pm 10-11K$ ingadozásig.
- A TEGM modellel végzett szimulált kísérletek során megfigyelhető a köztes zavarási elmélet mind a lassabb, mind a gyorsabb lefutású ökoszisztémák során. A napi ingadozást, illetve az évi ingást növelve (szinuszos függvényt bevezetve) kis zavarás hatására a diverzitás növekszik, majd a zavarás növekedésével újra lecsökken.

6.3 KLÍMA-ÖKOSZISZTÉMA RENDSZER SZABÁLYOZÓ HATÁSA

- Ha nincs jelen az antropogén hatás a növényzet „hűtő” hatásának $0-2,5 K$ hőmérsékletek felelnek meg a hónapoktól, évszakoktól függően. Ha figyelembe vesszük az ember által a légkörbe juttatott szén-dioxid mennyiségét, és ezáltal okozott globális felmelegedés mértékét, akkor azt tapasztaltam, hogy 100 év elteltével a növények „hűtő” hatása lecsökken $0-1,3 K$ értékre.

7 DISZKUSSZIÓ

7.1 ELMÉLETI ÖKOSZISZTÉMA NÖVEKEDÉSI MODELL LEÍRÁSA

A kidolgozott, kompetitív elven működő elméleti ökoszisztéma modell az elvárásoknak megfelelően reagál a különböző hőmérsékleti beállításokra. A hipotetikus konstans hőmérsékleten végezve a kísérleteket a szűk tűrőképességű fajok vannak jelen a legnagyobb egyedszámmal, és a tágabb tűrőképességű, adott hőmérsékleten alacsonyabb szaporodási rátával rendelkező fajok egyre kisebb egyedszámmal.

A napok közötti hőmérsékleti ingást figyelembe vevő kísérleteknél láthatjuk, hogy az ingadozás növekedése az egyre tágabb tűrőképességű fajok előretörésének kedvez. Nagyon nagy hőmérsékleti ingadozást ($\pm 9K$) tartalmazó szimulációknál csupán a legtágabb tűrőképességű szupergeneralista faj marad fenn a mesterséges ökoszisztémában.

A valós hőmérsékleti adatsorok közül a modell megfeleléségének igazolására példaként a trópusi éghajlaton levő Bangui-ra vonatkozó szimulációs eredmények alkalmasak. Trópusi hőmérsékleti viszonyok esetén azt tapasztaltam, hogy sebességtől függetlenül a forráskihasználás mértéke közelíti a 100%-os értéket, valamint az adott éven belüli közel azonos hőmérséklet és kis ingadozás miatt néhány faj jelenik meg nagy egyedszámmal, amely kis diverzitásértéket is jelent egyidejűleg. A valóságban a trópusi éghajlaton találjuk a legnagyobb fajgazdagságot (PIANKA, 1966; TOKESHI, 1999; PRENDERGAST et al., 1993; WILLIAMS, 1994; BECCALONI & GASTON, 1995; GASTON 2000). A szimulációk során kapott ellentmondásos eredményeket azért kaptam, mert a mesterséges ökoszisztémában tisztán kompetitív jellegű folyamatok vannak jelen.

A mesterséges édesvízi alga-közösséget leíró modell szimulációs kísérletei során mutatja a terepi ökológusok megfigyelései szerinti Közepes Bolygatási Hipotézis (IDH; CONNELL, 1978) meglétét, amely szerint a közepes zavarások (esetünkben hőmérsékleti ingadozások) esetén tapasztalható a legnagyobb biológiai sokféleség.

7.2 KÜLÖNBÖZŐ HŐMÉRSÉKLETI FÜGGVÉNYEKRE VONATKOZÓ SZIMULÁCIÓS KÍSÉRLETEK EREDMÉNYEINEK MEGVITATÁSA

A hipotetikus konstans hőmérsékleti mintázatok hatásaira a mesterséges édesvízi alga ökoszisztéma rendszer a várakozásoknak megfelelően reagál. Az adott hőmérsékleten optimális vagy közel optimális szaporodási hőmérséklettel rendelkező specialista fajok jelennek meg a legnagyobb produktivitással. A forráskihasználás értéke minden esetben közelít a maximális, 100%-os értékhez.

Az egyensúly kialakulása a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén kissé eltér egymástól. A 293K hőmérsékleten optimális reprodukálódási hőmérséklettel rendelkező

K7 faj a gyorsabb esetben az évek során csökkenő produktivitást mutat, 30 év alatt nem áll be egy egyensúlyra (TEGMB modell esetén). A fényviszonyok éven belüli változása miatt az S13 specialista faj évről évre előnyre tud szert tenni a K7 fajjal szemben, vagyis egy kismértékű periodikus produktivitás csökkenés jobban előtérbe helyezi az adott hőmérsékleten leggyorsabb reprodukálódásra képes fajt.

294K hőmérséklet egyik faj számára sem optimális szaporodási hőmérséklet. Az S13 és S14 fajok azonos mértékben vannak jelen, és a 293K optimális szaporodási hőmérséklettel rendelkező K7 és G4 fajok nagyobb produktivitást érnek el, mint az optimális hőmérsékletén elérték. A gyorsabb szaporodási képességű közösség, TEGMB modell esetén viszont egyre csökkenő értéket mutatnak az évek során, tehát a versengés hatása jól látszik a produktivitást a napok függvényében vizsgálva. 295K hőmérsékleten az egyensúly minden beállításnál beáll az évek során, az S14 faj szinte egyeduralnoként használja a rendelkezésre álló forrásokat.

Az egyensúly kialakulásának módjában különbözik a kétféle sebességi paraméterekkel jellemzett ökoszisztéma (HUFNAGEL et al., 2010). A gyorsabb szaporodási képességű esetén az egyensúlyi, maximális forráskihasználás elérése egy csekély csillapítás után jön létre, az $r=0,1$ paraméterű modell esetén alulról simul a 100% értékhatárhoz. Ez mutatja az ökológiai rendszer eltérő stabilitását a két esetben.

Színuszos hőmérsékleti mintázatok során az s_1 paraméter értékétől függően eltérő összetételű fajgyűjtést találunk. Az $s_1=2$ esetében a konstans hőmérsékleti mintázathoz hasonlóan kevés fajt találhatunk, és az évi összes egyedszám, a forráskihasználás közel maximális a két különböző sebességű ökoszisztéma esetén. Az eltérés abban van a 284K konstans hőmérsékleten várt eredményektől, hogy a színuszos mintázatnak megfelelő évi 2K terjedelem a napi hőmérséklet értékében már nem engedi a specialista (S8, S9) és közepes tűrésű (K5) faj előretörését, hanem a versengésben a 285K hőmérsékleten optimális G3 generalista faj kerül ki győztesen.

Az amplitúdó növekedésével egyre nagyobb számban jelennek meg a K4 és S7 fajok a téli időszakokban, a gyorsabb szaporodási képességű esetekben le is győzik a versengés során a G3 faj produktivitását. $s_1=6$ esetén a nyári időszakban megjelenik a K5 és az S8 faj is nagy egyedszámmal, kiszorítva a generalista fajt. Az évi hőmérséklet ingás további növelése kedves a fajgazdagságnak az esztendő során, de a lassabb szaporodási képességű ökoszisztéma esetén az éves produktivitás, és ezzel együtt a forráskihasználás jelentős csökkenést mutat. A lassabb szaporodás miatt nem jut elegendő ideig egy adott hőmérsékleti intervallum, hogy a fajok felszaporodjanak a maximális értékig.

Az adaptálódottság vizsgálata során azt találtam, hogy a kétféle ökoszisztéma modell (TEGMa és TEGMb) eredményei közel azonosnak tekinthetők, tehát az éven belüli fénykorlátozás nincs hatással az ökoszisztéma adaptáltságára.

Szimulációs kísérleteim során a magyarországi historikus hőmérsékleti adatsorok generálta ökoszisztéma-összetételi eredményeket hasonlítottam össze a különböző 2070-2100 időszakra jósolt hőmérsékleti adatsorok eredményeivel. A nagy klíma-központok (HC, MPI) globális előrejelzéseiből regionális illesztésekkel kapjuk a magyarországi területi eredményeket. Az újabb regionális előrejelzések (HC adhfa, adhfd, és MPI 3009) egyértelműen az egyedszám csökkenését jelzik előre az elméleti ökoszisztéma vizsgálata során. Magyarországra vonatkozó 140 éves napi hőmérsékleti adatsor eredményei azt mutatják, hogy a nyári időszakban nagy változások lesznek, a fajgazdagság lecsökken. Az évi összes produktivitás mértéke és az éves diverzitás értéke egyértelmű csökkenést jelez előre. Az eredmények egyezést mutatnak a tapasztaltakkal, az átlaghőmérséklet növekedése során csökkenthet a biomassza mennyisége és a biodiverzitás (WHEELER et al., 1996, FISCHLIN et al., 2007).

Az előrejelzések sorában külön foglalkoztam azokkal a helyekkel, amelyek olyan hőmérsékleti körülményekkel rendelkeztek a közelmúltban, amit Magyarországra jósolnak 2070-2100 között. Ezen „analóg” helyek hőmérséklet-értékeivel szimulált kísérletek azt eredményezték, hogy a kevésbé meleg román alföld éghajlatán az ökoszisztéma közel hasonló módon működik, míg a meleg Észak-Afrikai éghajlaton mind az ökoszisztéma egyedszáma és forráskihasználása növekszik.

A valós hőmérsékleti adatsorok válaszait vizsgálva megállapítható, hogy Bangui egy teljesen különálló csoportot képez, egyik esetben sem mutat hasonlóságot a többi klimatikus környezettel. Az egyedszám alakulását megfigyelve megállapítható, hogy – Bangui kivételével – a lassabb szaporodási sebességű közösségekben az egyedszám változása sokkal kisebb, mint a gyorsabban szaporodó közösségek esetén. A diverzitás függvények tekintetében a gyorsabb szaporodással jellemzett közösségek esetében Ulan Bator és Turnu Magurele klimatikus viszonyai között magasabb értékek figyelhetők meg, mint lassabb szaporodás esetében.

A valós adatok alapján készült függvényből megállapítható, hogy a 2100-ra jósolt analóg helyek (Turnu Magurele, Románia; Kairó, Egyiptom) közül egyedszám és a vizsgált biológiai sokféleség jellemzésére szolgáló függvények értékei Turnu Magurele-val mutatnak hasonlóságot.

A trópusi nedves éghajlaton Bangui esetében hasonlóságot figyelhetünk meg az $s_1=2$ paraméterű szinuszos hőmérsékleti mintázattal, mert itt tapasztalható a legnagyobb egyedszám, amely esetben a diverzitás értéke minimális, vagyis kevés faj, nagy egyedszámmal fordul elő. Ennek oka, hogy az adott éghajlaton a hőmérsékleti ingadozás alacsony, amelynek következtében az adott környezethez

alkalmazkodni tudó faj vagy fajok elnyomják az újonnan érkezett fajokat, azaz érvényesül a kompetitív kizárás elve (GAUSE, 1934; HARDIN 1960).

A valós hőmérsékleti adatok vizsgálata során a diverzitás függvények tekintetében a lassabban szaporodó közösségek esetében kisebb, míg a nagyobb szaporodási sebességgel jellemzett közösségek esetében nagyobb diverzitás figyelhető meg. Ez alól kivételt, Bangui (trópusi nedves éghajlat), Ulan Bator (hűvös éghajlat) és Turnu Magurele (analóg hely, a román alföldön) jelent.

A különböző hőmérsékleti paraméter beállítások vizsgálata során a lassabb szaporodási sebességgel jellemezett elméleti vízi ökoszisztémánál hamarabb tapasztalható az egyedszám csökkenés, valamint a biológiai sokféleség alakulásában is nagyobb változások játszódnak le, mint a nagyobb sebességi faktorral jellemzett ökoszisztéma esetében. Azonban általánosan elmondható, hogy végső eredményként egy kis egyedszámmal jellemzett ökoszisztéma alakult ki.

7.3 KLÍMA-ÖKOSZISZTÉMA RENDSZER ALKALMAZKODÁSÁNAK KIALAKULÁSA DISZTURBANCIA HATÁSÁRA

A mesterséges édesvízi alga-közösség hőmérsékleti impulzus hatására az impulzus nagyságától függően (1K-100K mértékig) eltérően reagál. Ha az ökoszisztémát közepes mértékű lökészerű zavarás éri, akkor a kialakuló egyensúlyi állapot eltér az adott konstans hőmérsékleten várható összetételtől. A hőmérsékletben történő 1K ugrás-változás nem változtatja meg az ökoszisztéma fajösszetételét 293K és 295K konstans hőmérsékletek esetében. Így a specialista S13 ill. S14 faj marad a legerősebb a versengés során. 294K hőmérsékleten történő 1K hőmérsékletugrás során már az adott hőmérsékleten optimális szaporodási képességgel rendelkező S14 faj szorítja ki a többit. A konstans hőmérsékleten történő kisméretű impulzus hatására a teret egymás között egyenlő arányban felosztó S13 és S14 fajok versengésében az a faj kerül ki győztesen, amelyik hőmérsékleti optima közelebb van az impulzus során kialakult hőmérséklethez.

Ha a konstans hőmérsékleten egyensúlyban levő ökoszisztémát hirtelen 2K hőmérsékleti változás éri, akkor a specialista fajok egyedszáma hamar lecsökken, és helyüket a K7 közepes tűrőképességű faj veszi át, és ez az egyensúly fennmarad legalább 25 éven át a TEGMa modell esetében, a TEGMb modell esetén viszont lassú fajcserélődés mutatkozik az évek során. Ez arra mutat rá, hogy a megváltozott élőhelyi körülményeket leginkább a jó terjedő képességű generalisták tudják majd kihasználni. (DUKES & MOONEY, 1999)

Ha a hőmérséklet lineárisan változik az időben, a specialista és a közepes tűrőképességű fajok versengését figyelhetjük meg az idő függvényében. A versengés során ott figyelhető meg a legnagyobb diverzitás érték, ahol a fajok éppen cserélődnek, vagyis kiszorítja egyik faj a másikat,

és a közösség jelentősen átalakul. Ehhez hasonló dolgot figyelt meg SANFORD (1999), aki tengeri csillag és kagylók ökológiai rendszerét vizsgálta laboratóriumi és terepi kísérletekkel.

A napok közti véletlen jellegű hőmérsékleti ingadozás hatását a TEGMb modell vizsgálatával végeztem el. Konstans hőmérsékleti paraméter beállítás mellett a vizsgált elméleti ökoszisztéma modelljének futtatása során kialakult csúcsok vizsgálatánál megállapítható, hogy két helyi maximum fordul elő a diverzitás értékében a véletlen ingadozás növekedésének függvényében. Ez némi ellentétben áll azzal, hogy az IDH (Közepes bolygatási hipotézis) lefutási diagramja egy csúcsot tartalmaz a terepi ökológusok megfigyelései szerint (CONNELL, 1978; PADISÁK, 1998; REYNOLDS, 2006). Szinuszos hőmérsékleti mintázat esetén (az évi hőmérsékletingás növekedését szimulálva) azt találtam, hogy szintén kimutatható az IDH elmélete. A konstans hőmérsékleti mintázatokhoz hasonlóan két csúcs különül el a diverzitás értékeiben a véletlen zavarások függvényében. JOHST & HUTH (2005) erdei ökoszisztémák szukcesszióját vizsgálva azt találták, hogy két csúcs hasonlóan jelenik meg a diverzitásban a diszturbancia intenzitásának függvényében, hasonlóan a kapott eredményekkel.

A helyi maximum görbék alakja a zavarás függvényében úgy alakul, hogy lassan növekszik és gyorsan letörik. A napi véletlen ingadozás növekedésével a fajok átrendeződnek a speciális és átmeneti fajok eltűnésével és a generalista fajok előretörésével. Az IDH alakja a fajok cserélődését jól mutatja, mivel egy faj produktivitásának növekedése lassabban megy végbe, mint a kihalása diszturbanciák hatására.

Kisebb sebességgel jellemzett szimulációk esetében az egyedszám már kisebb zavarás mellett jelentősen lecsökken, a biológiai sokféleséget tekintve elmondható, hogy ezek a közösségek diverzebbek. Kezdetben a közösség alkalmazkodni próbál környezetéhez és sok faj, nagy egyedszámmal verseng a környezeti elemekért. Nagy zaj esetében a diverzitás mértéke azért nagy, mert az adott környezeti feltételekhez, már kevés faj (ezzel magyarázható a kis egyedszám), kis egyedszámmal tud csak alkalmazkodni a környezethez.

Az egyedszám és a diverzitás függvények kapcsolatáról elmondható, hogy alacsony és magas zavarás mellett a diverzitás mértékét mutató függvények szerint a vizsgált közösségekben nagyobb biológiai sokféleség figyelhető meg. Ez megfelel a Növekvő Zavarási Elméletnek (GRAY, 1984), mely szerint az erősen zavart területeken a legalacsonyabb a sokféleség.

7.4 AZ ELMÉLETI ÖKOSZISZTÉMA SZABÁLYOZÓ HATÁSÁNAK MEGVITATÁSA

Az ökoszisztémák a bioszféra szerves részét képezik, nagy szerepük van az ökológiai egyensúly kialakításában és fenntartásában. A hőmérsékleti anomáliákat tekintve nem csupán a hőmérsékleti és egyéb környezeti viszonyok hatnak az ökoszisztéma összetételére, hanem a fotoszintetikus és respirációs ciklusokon keresztül a növények is hatnak a környezetükre, a szén-cikluson keresztül akár a hőmérsékleti viszonyokra.

Az ökoszisztémák működésük során, a klíma-ökoszisztéma visszacsatolásokon keresztül befolyásolják a környezetüket, a helyi és globális klíma viszonyokat (LOVELOCK 1990, MARX 1993). Nagy mennyiségű szén van jelen az élő vegetációban és a talajban szerves anyagként, amely felszabadulása esetén a légköri CO₂ vagy metánná alakulhat, ezáltal befolyásolva a globális klímát. A szárazföldi ökoszisztémák CO₂-ot vesznek fel a fotoszintézis során, és veszítenek elsősorban a lélegzés során, de szénét bocsáthatnak ki metán, szerves illékony komponens (VOC) vagy oldott szén formájában. A szén-körforgás - klíma visszacsatolásának mennyiségi meghatározása nehéz a folyamatok bonyolultsága miatt.

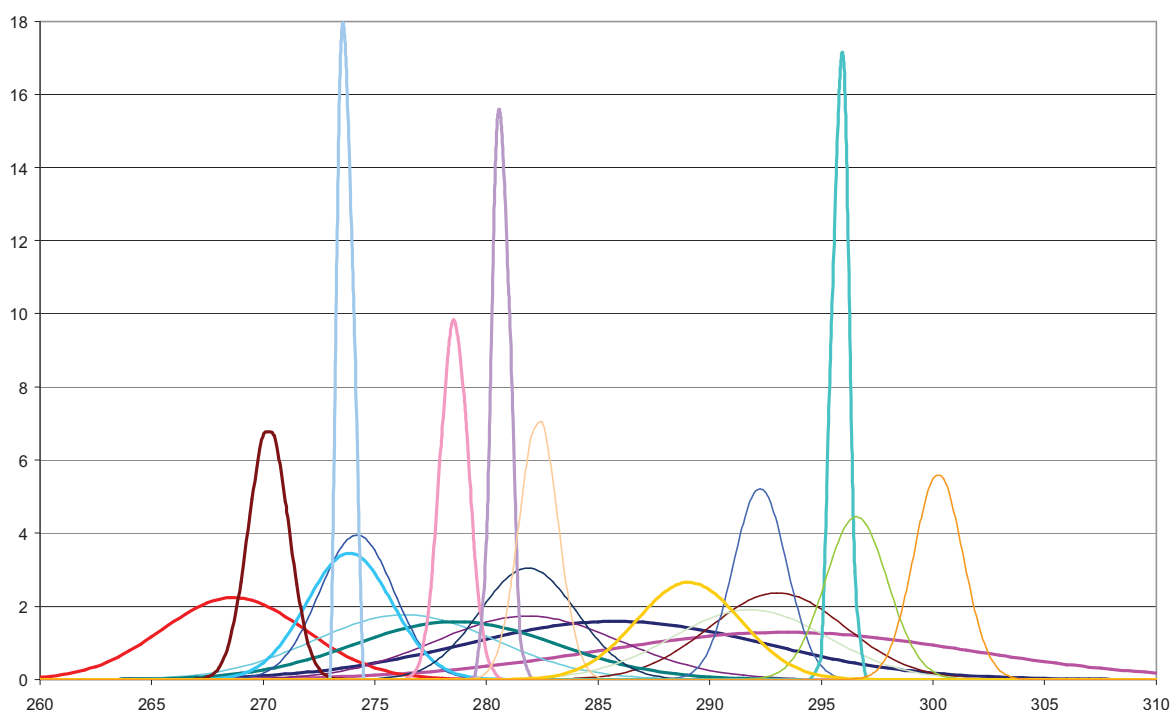
A szimulációs kísérletek során azt találtam, hogy az antropogén hatások figyelembevételével az ökoszisztéma produktivitása mind éves, mind napi szinten jelentősen változott az antropogén hatástól mentes esethez képest. A produktivitás összefüggésben áll a légkörben levő szén-dioxid mennyiségével, a kifejlődő növényzet szénét köt meg a légkörben levő mennyiségből. Abban az esetben, amikor nincs jelen az antropogén hatás a növényzet „hűtő” hatásának 0-2,5 K hőmérsékletek felelnek meg a hónapoktól, évszakoktól függően. Ha figyelembe vesszük az ember által a légkörbe juttatott szén-dioxid mennyiségét, és ezáltal okozott globális felmelegedés mértékét, akkor azt tapasztaltam, hogy 100 év elteltével a növények „hűtő” hatása lecsökken 0-1,3 K hőmérséklettartományig. Mindez azt jelenti, hogy az növényzet klímára való szabályozó képessége miatt további maximum 1,2 K hőmérsékletnövekedés fog bekövetkezni az antropogén felmelegedésen kívül. Ez a szimulált kísérleteken alapuló eredményeink összhangban vannak Friedlingstein és munkatársai (2006) által találtakkal, mely szerint további 0,1-1,5⁰C felmelegedés várható a növényzet biotikus visszacsatolási képessége miatt.

A vegetációs folyamatok modellezése során elengedhetetlen a biológiai egyszerűsítés, a kevésbé fontos részek elhanyagolása. Fontos, hogy minél több visszacsatolást a klímára figyelembe vegyünk, hogy a becslések bizonytalanságát ezáltal csökkentsük.

7.5 KITEKINTÉS

A stratégia modellekkel általános hipotézisek vizsgálhatók (pl. TILMAN et al., 1997; CAPLAT et al., 2008; LEACH & MIRITZIS, 2006; KUN et al., 2009), elengedhetetlen azonban az ökoszisztémák rendszerszemléletű elemzése taktikai modellek segítségével (pl. esettanulmányok, VADADI-FÜLÖP et al. 2009).

A TEGM stratégiai modell továbbgondolásával SIPKAY és munkatársai (2008, 2009, 2010) kidolgozták a Dunai Fitoplankton Modellt (DPGM-modell). Az optimalizáció során 21 elméleti populáció (7-1. ábra) lineáris kombinációjával sikerült a legjobb illesztést elérni az összes fitoplankton biomasszájának szimulációjában.

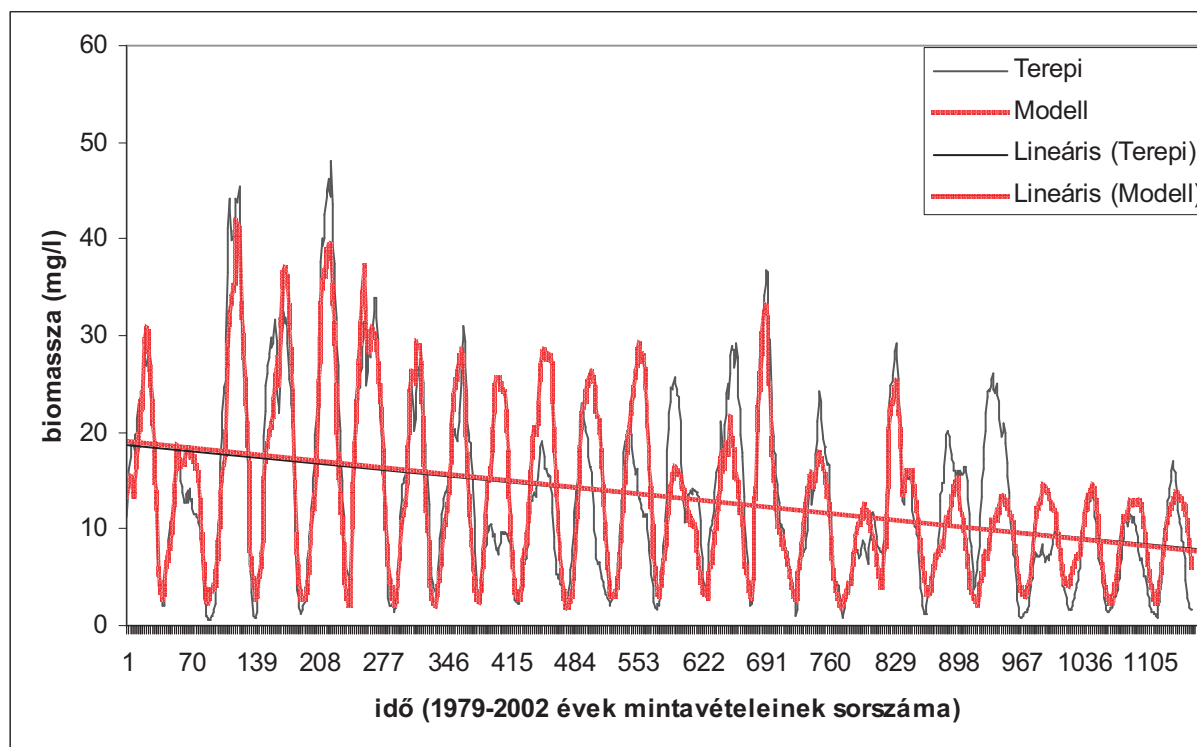


7-1. ábra: A DPGM 21 elméleti populációjának hőmérsékleti optimumgörbéje Kelvin skálán (SIPKAY, 2010)

A Duna vizsgált szakaszán több mint 500 planktonikus algafaj él, így az elméleti populációk a létező fajok hőmérsékleti igényeik lapján létrejövő kombinációjaként értelmezhetők. A modell jól korrelál a terepi adatokhoz az éves összbiomassza (7-2. ábra), bizonyos fenológiai jelenségek, valamint az év egyes szakaszai jellemzésére kifejlesztett indikátorok esetén. A taktikai modell segítségével a klímaváltozási scenáriók adatsoraira történő futtatások alapján predikciók tehetők az évszázad végére bekövetkező változásokra.

A diverzitás és a produktivitás viszonyát vizsgálva számos elméleti és kísérleteken alapuló tanulmány született, amelyek rövid időskálájúak. Fontos lenne evolúciós léptékben megvizsgálni a két említett paraméter összefüggéseit. VENAIL és munkatársai (2008) baktérium közösségeket

evolúciós léptékben vizsgálva azt találták, hogy helyi diverzitás és produktivitás csúcsok alakulnak ki közepes szóródás esetén.



7-2. ábra: DPGM-modell illeszkedése a terepi adatokhoz (SIPKAY, 2010)

8 ÖSSZEFOGLALÁS

Az ökológiai jelenségek lehetséges elméleti háttérének jobb megalapozása céljából egy erősen leegyszerűsített elméleti modellszituációban elemeztem a hőmérsékleti klímamintázatok hatását egy kompetitív fajegyüttes produkciós és közösségökológiai viszonyaira. A kísérletek lefolytatásához alkalmazott TEGM modell egy édesvízi, alga ökoszisztémát ír le.

A TEGM modellel végzett szimuláció során vizsgáltam az ökoszisztéma forráskihasználásának, produktivitásának, diverzitásának és adaptálódó képességének alakulását a különböző hőmérsékleti függvények befolyásoló hatása esetén:

- konstans hőmérséklet esetén;
- az egy éven belüli szinuszos hőmérsékleti ingadozás során;
- valós hőmérsékleti adatsorok, illetve különböző jóslások adatainak felhasználásával.

Szimulációs kísérleteim során a magyarországi historikus hőmérsékleti adatsorok generálta ökoszisztéma-összetételi eredményeket hasonlítottam össze a különböző 2070-2100 időszakra jósolt hőmérsékleti adatsorok eredményeivel. A nagy klíma-központok (HC, MPI) globális előrejelzéseiből regionális illesztésekkel kapjuk a magyarországi területi eredményeket. Az újabb regionális előrejelzések (HC adhfa és MPI 3009) egyértelműen az egyedszám csökkenését jelzik előre az elméleti ökoszisztéma vizsgálata során.

A klíma változásával nem csupán az évi átlaghőmérsékletek növekedésével számolhatunk, hanem a változékonysággal, a napi hőmérsékletek nagyobb mértékű ingadozásával (IPCC jelentés, 2007). A változékonyság vizsgálatára végeztem olyan szimulációs kísérleteket, hogy adott változás (hőmérsékleti impulzus, hőmérséklet ugrás, állandó hőmérséklet emelkedés és napok közötti hőmérsékleti ingadozások megváltozása) hogyan befolyásolja a kialakult, új egyensúlyra kerülő elméleti ökoszisztéma összetételét, diverzitását. Eredményként azt kaptam, hogy a szűk hőmérsékleti intervallumban szaporodó specialista fajok a konstans és lassan változó hőmérsékleti trendek esetén domináns fajként jelennek meg, de a hőmérséklet kismértékű ingadozása esetén már eltűnnek, elfogynak. Vagyis a diszturbancia növekedésével a tág tűrőképességű fajok lesznek dominánsak, a biodiverzitás le fog csökkenni.

Az ökoszisztémák a bioszféra szerves részét képezik, nagy szerepük van az ökológiai egyensúly kialakításában és fenntartásában. A hőmérsékleti anomáliákat tekintve nem csupán a hőmérsékleti és egyéb környezeti viszonyok hatnak az ökoszisztéma összetételére, hanem a fotoszintetikus és respirációs ciklusokon keresztül a növények is hatnak a környezetükre, a szén-cikluson keresztül akár a hőmérsékleti viszonyokra. A szimulációs kísérletek harmadik részében az elméleti ökoszisztéma-klíma kölcsönhatásait modelleztem, az ökoszisztéma szabályozó hatásának

vizsgálatára. A biotikus visszacsatolások eredményeként a globális felmelegedés során további hőmérséklet-emelkedés várható a jövőben.

A globális felmelegedés, az éghajlati viszonyok megváltozásával a különböző ökoszisztémáknak meg kell találniuk az egyensúlyt a kialakult körülmények között. A növények egyes fajai el fognak tűnni egy-egy területről a faj szaporodásához szükséges optimum hőmérséklet jelentős megváltozásával. Egy-egy területhez tartozó ökoszisztéma egyedeinek a száma jelentősen változhat, a fajok összetétele átrendeződhet. Továbbá a hőmérsékleti ingadozás növelése mellett a biológiai sokféleség növekedni kezd, amelynek oka, hogy itt már nem tud csak a kompetitív kizárás elve érvényesülni, mert mindig új fajok jelennek meg.

9 SUMMARY

The aim was to analyze the effect of some temperature-climate patterns on the production and community ecological relations in a strongly simplified theoretical model. The elaborated Theoretical Ecosystem Growth Model (TEGM) works as a freshwater algae ecosystem. The novelty of this modelling is characterized by a guild-specific approach at first (where competitive relationships can be manifested), on the other hand the population-dynamic model has been connected with the outputs of global circulation models. So this connection enables me to examine directly the effects of climate change.

In my researches the distribution of the algae community of a theoretical freshwater ecosystem is examined by changing the temperature:

- constant temperature;
- sine temperature pattern within a year;
- existing climate patterns (historical and future).

During the simulation studies the results of the Hungarian historical temperature series are compared with results of the various future temperature series (from 2070 to 2100). Comparing the Hungarian historical data with the regional predictions of huge climate centres (HC, MPI), it can be stated that the newer estimations (such as HC adhfa, HC adhfd and MPI 3009) show a decrease in the number of specimens in our theoretical ecosystem.

Changing climate means not only the increase in the annual average temperature but in variability as well, which is a larger fluctuation among daily temperature data (IPCC, 2007). Simulation studies were done to examine the effects of the variability (such as temperature unit impulse, unit step, ramp temperature function, changes in temperature between consecutive days) on the productivity, diversity of the theoretical ecosystem. It is stated that the specialists reproducing in narrow temperature interval are dominant species in case of constant or slowly changing temperature pattern but these species disappear under small fluctuation in the temperature. As a result it is found, that species with narrow adaptation ability disappear, species with wide adaptation ability become dominant and the biodiversity decreases.

Ecosystems have an important role in the biosphere in development and maintenance of the equilibrium. Regarding the temperature patterns, it is not only the climate environment which affects the composition of ecosystems but plants make a feedback to their milieu during the photosynthesis and respiration in the global carbon cycle. Specimens of the ecosystems do not only suffer from change in climate but they can affect the equilibrium of the biosphere or the composition of the air through the biogeochemical cycles. In the third part of the simulations the

controlling ability of temperature and climate with the theoretical ecosystem was examined. As a results of biotic feedbacks there will be additional temperature increase in the future.

Climate change has serious effects on the setting up and the operation of natural ecosystems. Small increase in temperature could cause rise in the amount of some species or potential disappearance of others.

10 KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton szeretném köszönetemet kifejezni mindazoknak, akik az értekezés elkészítésében és az azt megelőző kutatómunka során segítségemre voltak.

Első sorban tiszteletteljesen köszönöm Dr. Hufnagel Leventének, témavezetőmnek, hogy lehetőséget biztosított munkám sikeres elvégzéséhez, dolgozatom megírásához. Köszönöm segítőkész támogatását és a publikációk, valamint a dolgozat alapos, kritikus áttekintését.

Hálás vagyok Prof. Dr. Kemény Sándornak, aki elindított az alkalmazott statisztikai kutatások útján és közös munkánk során megtanította a kísérletek tervezésének és adatok értékelésének módszereit. Köszönöm a dolgozat átnézésében adott kritikai megjegyzéseit.

Köszönetemet fejezem ki munkahelyemnek, az Óbudai Egyetem Bánki Donát Gépész és Biztonságtechnikai Mérnöki Kar Anyag- és Gyártástechnológia Intézetének, hogy lehetőséget biztosítottak az ökológiai modellezési kutatásokban való részvételéhez.

Köszönöm társszerzőimnek, kiemelten Sipkay Csabának, Gimesi Lászlónak, Drégelyi-Kiss Gabriellának, akik a kutatómunkám során való együttműködésen felül is sok szakmai segítséget nyújtottak.

Köszönettel tartozom MTA-BCE „Alkalmazkodás a klímaváltozáshoz” Kutatócsoport minden munkatársának, amiért lehetővé tették a kutatásokba való bekapcsolódást.

Nem utolsósorban köszönöm családomnak a türelmet és szüleimnek azt, hogy idáig eljuthattam.

11 IRODALOMJEGYZÉK

- Ammann, C., Joos, F., Schimel, D., Otto-Bliesner, B. and Tomas, R. (2007): Solar influence on climate during the past millennium: Results from transient simulations with the NCAR Climate Simulation Model, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104 (10): 3713-3718.
- Barcza Z., Haszpra L., Hidy D., Churkina, G., Horváth L. (2008): Magyarország bioszférikus CO₂ mérlegének becslése, *Klíma 21 Füzetek* 52: 83-91.
- Barnola, J. M., Raynaud, D., Korotkevich, Y. S., and Lorius, C.(1987): Vostok Ice Core Provides 160,000-Year Record of Atmospheric CO₂, *Nature* 329: 408–414.
- Bartholy J., Pongrácz R. (2008): Regionális éghajlatváltozás elemzése a Kárpát-medence térségére pp. 15-54. In: Harnos Zs., Csete L. (eds.): *Klimaváltozás: környezet - kockázat- társadalom*, Szaktudás Ház Kiadó, Budapest
- Beccaloni, G. W., Gaston, K. J. (1995): Predicting the species richness of neotropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera nymphalidae) as indicators. *Biological Conservation* 71: 77-86.
- Bryan, K. (1969) Climate and the ocean circulation. III: The ocean model. *Mon. Weather Rev.* 97: 806-827.
- Buchmann, N. (2002): Plant ecophysiology and forest response to global change, *Tree Physiology* 22: 1177-1184.
- Canadell, J. G., Le Quéré, C., Raupach, M. R., Field, C. B., Buitenhuis, E. T., Ciais, P., Conway, T. J., Gillett, N. P., Houghton, R. A., Marland, G. (2007): Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104 (47): 18866-18870.
- Caplat, P., Anand, M., Bauch, C. (2008): Interactions between climate change, competition, dispersal, and disturbances in a tree migration model, *Journal of Theoretical Ecology* 1: 209-220.
- Charney, J., Stone, P.H. and Quirk, W.J. (1975): Drought in Sahara - biogeophysical feedback mechanism, *Science*, 187: 434-435.
- Christou, E. D.–Moraitou-Apostolopoulou, M. (1995): Metabolism and feeding of mesozooplankton at the eastern Mediterranean (Hellenic coastal waters). *Marine Ecology Progress Series* 126: 39-48.
- Clarke, R. (1994): The pollution of lakes and reservoirs, UNEP environment library, United Nation Environmental Program, Nairobi, Kenya.
- Connell, J.H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science New Series* 199:1302 - 1310.
- Cox, P. M., Betts, R. A., Jones, C. D., Spall, S. A., and Totterdell, I. J. (2000): Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model, *Nature* 408: 184-187.
- Cox, P.M., Betts, R.A., Jones, C.D., Spall, S.A. and Totterdell, I.J. (2001): Modelling Vegetation and the Carbon Cycle as Interactive Elements of the Climate System, Hadley Centre, Technical Note 23
- Cramer, W., Bondeau, A., Woodward, F. I., Prentice, I. C., Betts, R. A., Brovkin, V., Cox, P. M., Fisher, V., Foley, J. A., Friend, A. D., Kucharik, C., Lomas, M. R., Ramankutty, N., Sitch, S., Smith, B., White, A., and Young-Molling, C. (2001): Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models, *Glob. Change Biol.* 7: 357-373.
- Czucz B., Kroel-Dulay Gy., Redei T., Botta-Dukat Z., Molnar Zs. (eds) (2007) Éghajlatváltozás és biológiai sokféleség - elemzések az adaptációs stratégia tudományos megalapozásához Kutatási jelentés E-misszió Egyesület, Nyíregyháza
- Denman, K.L., G. Brasseur, A. Chidthaisong, P. Ciais, P.M. Cox, R.E. Dickinson, D. Hauglustaine, C. Heinze, E. Holland, D. Jacob, U. Lohmann, S Ramachandran, P.L. da Silva Dias, S.C. Wofsy and X. Zhang (2007): Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry. In Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M.Tignor and H.L. Miller (eds.): *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Dippner, J. W.–Kornilovs, G.–Sidrevics, L. (2000): Long-term variability of mesozooplankton in the Central Baltic Sea. *Journal of Marine Systems* 25: 23-31.

- Dobson, A.P et al. (1997): Hopes for the future: Restoration ecology and conservation biology. *Science* 277: 515 - 522.
- Drégelyi-Kiss, Á., Drégelyi-Kiss, G., Hufnagel, L. (2008): Ecosystems as climate controllers – biotic feedbacks (a review), *Applied Ecology and Environmental Research* 6(2): 111-135**
- Drégelyi-Kiss, Á., Hufnagel, L. (2009): Simulations of Theoretical Ecosystem Growth Model (TEGM) during various climate conditions. *Applied Ecology and Environmental Research* 7(1): 71-78.**
- Drégelyi-Kiss, Á., Hufnagel, L. (2010a): Klíma-ökoszisztéma rendszer stratégiai modellezése egy elméleti fajegyüttes példáján, XV. Fiatal Műszakiak Tudományos Ülésszaka, Kolozsvár, 2010. március 25-26., pp. 83-86.**
- Drégelyi-Kiss, Á., Hufnagel, L. (2010b). Effects of temperature-climate patterns on the production of some competitive species on grounds of modelling. *Environ Model Assess*, doi:10.1007/s10666-009-9216-4**
- Drégelyi-Kiss, Á., Gimesi L., Homoródi, R., Hufnagel L. (2010c): Examination the interaction between the composition of a theoretical ecosystem and the increase in the atmospherical CO₂ level, *Hungarian Jorنال of Industrial Chemistry* 38(2): 201-206.**
- Drégelyi-Kiss Á., Hufnagel L. (2010d): Elméleti ökoszisztéma modell (TEGM) szimulációs kísérletei különböző hőmérsékleti mintázatok hatására, *Óbuda University e-Bulletin*, 1 (1): 293-300.**
- Dufresne, J.-L., Friedlingstein, P., Berthelot, M., Bopp, L., Ciais, P., Fairhead, L., Le Treut, H. and Monfray, P. (2002): On the magnitude of positive feedback between future climate change and the carbon cycle, *Geophys. Res. Lett.* 29, 10.1029/2001GL013777
- Dukes, J. S., Mooney, H.A. (1999): Does global change increase the success of biological invaders? *Trend sin Ecology & Evolution* 14: 135-139.
- Easterling D. R., Meehl G. A., Parmesan C., Changnon S. A., Karl T. R., Mearns L. O. (2000): Climate Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. *Science* 289: 2068 – 2074.
- EIA (Energy information Administration, 2006): International Energy Annual 2005, U. S. Department of Energy
- Elliott, J.A., Irish, A.E., Reynolds, C.S. (2001) The effects of vertical mixing on a phytoplanktoncommunity: a modelling approach to the intermediatedisturbance hypothesis. *Freshwater Biology* 46: 1291 - 1297.
- Falkowski, P., R.J. Scholes, E. Boyle, J. Canadell, D. Canfield, J. Elser, N. Gruber, K. Hibbard, P. Högberg, S. Linder, F.T. Mackenzie, B. Moore, III, T. Pedersen, Y. Rosenthal, S. Seitzinger, V. Smetacek, and W. Steffen (2000): The Global Carbon Cycle: A Test of Our Knowledge of Earth as a System, *Science* 290: 291-296.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the U. N., 2007): The state of the world's forests, Rome
- Feeley, K. J. Wright, S. J. Nur Supardi, M. N. Kassim, A. R. and Davies, S. J. (2007): Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters* 10: 1–9.
- Felföldy L. (1981): A vizek környezettana. Általános hidrobiológia. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Fischlin, A., G.F. Midgley, J.T. Price, R. Leemans, B. Gopal, C. Turley, M.D.A. Rounsevell, O.P. Dube, J. Tarazona, A.A. Velichko (2007): Ecosystems, their properties, goods, and services. In M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, (Eds): *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge, 211 - 272.
- Fitter, A. H., Fitter, R. S. R. (2002): Rapid Changes in Flowering Time in British Plants, *Science* 296: 1689 – 1691.
- Foley, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Levis, S., Pollard, D., Sitch, S., Haxeltine, A. (1996): An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles*, 10: 603-628.
- Friedlingstein P., Dufresne, J.-L. Cox, P. M. and Rayner, P. (2003): How positive is the feedback between climate change and the carbon cycle?, *Tellus*, 55B, 692–700
- Friedlingstein, P., Cox, P. M., Betts, R. A., Bopp, L., von Bloh, W., Brovkin, V., Cadule, P., Doney, S., Eby, M., Fung, I., Bala, G., John, J., Jones, C. D., Joos, F., Kato, T., Kawamiya, M., Knorr, W., Lindsay, K., Matthews, H. D., Raddatz, T., Rayner, P., Reick, C., Roeckner, E., Schnitzler, K. G., Schnur, R.,

- Strassmann, K., Weaver, A. J., Yoshikawa, C., and Zeng, N. (2006): Climate-Carbon Cycle feedback analysis: Results from the C⁴MIP model incomparision, *Journal of Climate* 19:3337-3353.
- Gaston, K.J. (2000): Global patterns in biodiversity, *Nature* 405: 220-227.
- Gause, G.F. (1934). The struggle for existence, Williams & Wilkins, Baltimore, MD
- Gedney, N., Cox P.M., Huntingford C. (2004): Climate feedback from wetland methane emissions, *Geophys. Res. Letters* 31: L20503, doi:10.1029/2004GL020919
- Geresdi I., Ács F. (2004): Nevezetes visszacsatolások, *Természet Világa*, II. Különszám: 37-40.
- Govindasamy, B., Thompson, S., Mirin, A., Wickett, M., Caldeira, K., Delire, C. (2004): Increase of Carbon Cycle Feedback with Climate Sensitivity: Results from a coupled Climate and Carbon Cycle Model, *Tellus B* 57 (2): 153-163.
- Götz G. (1998): A légkör dinamikája: rend és káosz, *Magyar Tudomány*, 105: 1492-1497.
- Götz G. (2004): A klíma-probléma tudományos alapjai, *Természet világa* II. Különszám: 8-12.
- Gray, John S. (1989): Effects on Environmental Stress on Species Rich Assemblages. *Biol. J. Linn. Soc.* 37: 19 - 32.
- Grime, J. P. (1973): Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344 - 347.
- Gruber, N., Friedlingstein, P., Field, C. B., Valentini, R., Heimann, M., Richey, J. F., Romero, P., Schulze, E.-D., and Chen, A. (2004): The vulnerability of the carbon cycle in the 21st century: An assessment of carbon-climate-human interactions, pp. 45–76. In Field, C. B. and Raupach, M. (eds.): *Global Carbon Cycle, Integrating Human, Climate, and the Natural World*, Island Press, Washington DC
- Haffner, G D. el al. (1980): Physical variability and phytoplankton communities. III. Vertical structure in phytoplankton populations. *Arch. Hydrobiol.* 89: 363 - 381.
- Hammer, O., Harper, D.A.T. and Ryan, P. D. (2001): PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis, *Paleontologica Electronica* 4(1):9. pp.
- Hammer, R., Harper, D.A.T. and Ryan, P.D. (2009): PAST - PAlaeontological STatistics, ver. 1.89, <http://folk.uio.no/ohammer/past/past.pdf>
- Hardin, G. (1960): The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.
- Harnos, Zs., Gaál, M., Hufnagel, L. (szerk) (2008): Klímaváltozásról mindenkinek - Budapesti Corvinus Egyetem, Budapest. ISBN 978-963-503-384-3**
- Hartman, D. L. et al. (2003): Understanding Climate Change Feedbacks, Panel on Climate Change Feedbacks, Climate Research Committee, National Research Council, National Academic Press
- Haszpra L. (2000): A légköri szén-dioxid-koncentráció méréseinek újabb eredményei, *Magyar Tudomány* 45: 207-216
- Haszpra L., Barcza Z. (2001): A magyarországi légkör/bioszféra szén-dioxid fluxus mérések eredményei, *Fizikai Szemle* 2:50-55.
- Hegerl, G.C., Zwiers, F. W., Braconnot, P., Gillett, N.P., Luo, Y., Marengo Orsini, J.A., Nicholls, N., Penner, J.E. and Stott, P.A. (2007): Understanding and Attributing Climate Change. 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*, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA
- Horváth L. (2008): Földrajzi analógia alkalmazása klímaszcenáriók elemzésében és értékelésében, PhD Disszertáció
- Houghton R. A. (2003): Revised estimates of the annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use and land management 1850–2000, *Tellus* 55B, 378-390.
- Hufnagel, L (szerk), Sipkay, Cs, Drégelyi-Kiss, Á., Farkas, E., Türei, D., Gergőcs, V., Petrányi, G., Baksa, A., Gimesi, L, Eppich, B., Dede, L., Horváth, L. (2008): Klímaváltozás, Biodiverzitás és közösségökológiai folyamatok kölcsönhatásai. pp. 275-300. In: Harnos, Zs, Csete, L. (szerk): *Klímváltozás: Környezet-Kockázat-Társadalom*, Szaktudás Kiadó Ház, Budapest.
- Hufnagel, L., Drégelyi-Kiss, Á., Drégelyi-Kiss, G. (2010): The effect of the reproductivity's velocity on the biodiversity of a theoretical ecosystem, *Applied Ecology and Environmental Research* 8(2): 119-131.

- Hutchinson, G. E. (1957): Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Iguchi, N. (2004): Spatial/temporal variations in zooplankton biomass and ecological characteristics of major species in the southern part of the Japan Sea: a review. *Progress in Oceanography* 61: 213-225.
- Ito, A. and Penner, J. E. (2004): Global estimates of biomass burning emissions based on satellite imagery for the year 2000, *Journal of geophysical research* 109, D14S05, 18 PP.
- Jones, C. D., Cox, P. M., Essery, R. L., Roberts, D. L. and Woodage, M. J. (2003): Strong carbon cycle feedbacks in a climate model with interactive CO₂ and sulphate aerosols, *Geophys. Res. Lett.*, 30(9), 1479, doi:10.1029/2003GL016867
- Jones, C.D., Cox, P.M., Huntingford, C. (2006): Climate-carbon cycle feedbacks under stabilization: uncertainty and observational constraints, *Tellus*, DOI: 10.1111/j.1600-0889.2006.00215.x
- Joos, F., Plattner, G.-K., Stocker, T. F., Marchal, O., Schmittner, A. (1999): Global warming and marine carbon cycle feedbacks on future atmospheric CO₂, *Science* 284: 464-467.
- Joos, F., Prentice, I. C., Sitch, S., Meyer, R., Hooss, G., Plattner, G.-K., Gerber, S., and Hasselmann, K. (2001): Global warming feedbacks on terrestrial carbon uptake under the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) emission scenarios, *Global Biogeochem. Cycl.* 15: 891-907.
- Johst, K., Huth, A. (2005): Testing the intermediate disturbance hypothesis: when will there be two peaks of diversity? *Diversity and distributions* 11: 111-120.
- Jørgensen, S.E., Bendricchio G. (2003): Fundamentals of ecological modelling, Elsevier, Amsterdam pp. 23-31.
- Jost, L.E. (2006) Entropy and diversity, *Oikos* 113:363 - 375
- Juhász-Nagy, P. (1984): Beszélgetések az ökológiáról, Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Juhász-Nagy, P. (1986): Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai, Akadémiai Kiadó, Budapest, pp 251.
- Juhász-Nagy, P. (1993): Az eltűnő sokféleség (A bioszféra-kutatás egy központi kérdése), Scientia Kiadó, Budapest
- Kalapos T. (2007): Anyag- és energiaáramlások, az ökológiai rendszer szerveződése 338-363. In: Pásztor E., Oborny B.: *Ökológia*. Budapest. Nemzeti Tankönyvkiadó
- Kanakidou, M., Seinfeld, J. H., Pandis, S. N., Barnes, I., Dentener, F. J., Facchini, M. C., Van Dingenen, R., Ervens, B., Nenes, A., Nielsen, C. J., Swietlicki, E., Putaud, J. P., Balkanski, Y., Fuzzi, S., Horth, J., Moortgat, G. K., Winterhalter, R., Myhre, C. E. L., Tsigaridis, K., Vignati, E., Stephanou, E. G., and Wilson, J. (2005): Organic aerosol and global climate modelling: a review, *Atmos. Chem. Phys.* 5: 1053-1123.
- Keeling, C. D., Bacastow, R. B., Carter, A. F., Piper, S. C., Whorf, T. P., Heimann, M., Mook, W. G., and Roeloffzen, H. (1989): A Three-Dimensional Model of Atmospheric CO₂ Transport Based on Observed Winds: 1. Analysis of Observational Data pp. 165-236. In Peterson, D. H. (ed.), *Aspects of Climate Variability in the Pacific and the Western Americas*, Geophysical Monograph 55, American Geophysical Union, Washington, D.C.
- Kemény S., Deák A.: Kísérletek tervezése és értékelése, Műszaki Könyvkiadó, Budapest
- Kimball, B. A., Morris, C. F., Pinter Jr, P. J., Wall, G. W., Hunsaker, D. J., Adamsen, F. J., LaMorte, R. L., Leavitt, S. W., Thompson, T. L., Matthias, A. D., Brooks, T. J. (2001): Elevated CO₂, drought and soil nitrogen effects on wheat grain quality, *New Phytologist* 150 (2): 295-303.
- Klein Tank, A.M.G. and coauthors (2002) Daily dataset of 20th-century surface air temperature and precipitation series for the European Climate Assessment, *Int J Climatol* 22:1441-1453
- Kun, Á., Oborny, B., Dieckmann, U. (2009): Intermediate landscape disturbance maximizes metapopulation density, *Landscape Ecol* 24: 1341-1350
- Kvenvolden, K.A. (1993) Gas hydrates - Geological perspective and global change. *Reviews of Geophysics* 31: 173-187.
- Lashof, D. A., DeAngelo, B. J., Saleska, S. R. and Harte, J. (1997): Terrestrial ecosystem feedbacks to global climate change, *Annu. Rev. Energy Environ.* 22: 75-118.

- Laska, G. (2001): The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecol.* 15: 77 - 99.
- Leach, P.G.L., Miritzis, J. (2006): Analytical behaviour of competition among three species, *Journal of Nonlinear Mathematical Physics* 13 (4): 535-548.
- Lobell D.B., Field, C.B. (2008): Estimation of the carbon dioxide (CO₂) fertilization effect using growth rate anomalies of CO₂ and crop yields since 1961, *Global Change Biology* 14: 39–45.
- Lovelock, J. (1990): Gaia. A földi élet egy új nézőpontból. Göncöl Kiadó, Budapest
- MacMahon, J.A. (1998): Empirical and theoretical ecology as a basis for restoration: an ecological success story. pp. 220 - 246. In M.L. Pace & P.M. Groffman, (eds.): *Success, Limitations and Frontiers in Ecosystem Science*. Springer-Verlag, New York.
- Magura T., Tóthmérész B., Hornung E. (2006): Az urbanizáció hatása a talajfelszíni ízeltlábúakra, *Magyar Tudomány* 6: 75-79.
- Magura, T. et al. (2004): Changes in Caribid Beetle Assemblages along an Urbanisation Gradient in the City of Debrecen, Hungary. *Landscape Ecol.* 19: 747 - 759.
- Manabe, S. (1969): Climate and the ocean circulation. II: The atmospheric circulation and the effect of heat transfer by ocean currents. *Mon. Weather Rev.* 97: 806-827
- Marx, Gy. (1993): Napfény, üvegház, éghajlat, *Fizikai szemle* 4: 132-139.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment, 2005): Ecosystems and Human Well-being: Synthesis, Island Press, Washington, DC.
- Meehl, G.A., Stocker, T.F., Collins, W.D., Friedlingstein, P., Gaye, A.T., Gregory, J.M., Kitoh, A., Knutti, R., Murphy, J.M., Noda, A., Raper, S.C.B., Watterson, I.G., Weaver, A.J. and Zhao, Z.-C. (2007): Global Climate Projections. In: Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.): *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA
- Meir, P., Cox, P., Grace, J. (2006): The influence of terrestrial ecosystems on climate, *Trends in Ecol. Evol.* 21 (5): 254-260.
- Moser M., Pálmai Gy. (1992): A környezetvédelem alapjai, Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest
- Moss, R. H., Edmonds, J. A., Hibbard, K. A., Manning, M. R., Rose, S. K., van Vuuren, D. P., Carter, T. R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G. A., Mitchell, J. F. B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S. J., Stouffer, R. J., Thomson, A. M., Weyant, J. P., Wilbanks, T. J. (2010): The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature* 463 (7282): 747-756.
- Nechay, G. (2002): A biológiai sokféleség csökkenése pp. 36-46. In: Pálvölgyi, T, Nemes, Cs, Tamás, Zs (ed): *Vissza vagy hova (Útkeresés a fenntarthatóság felé Magyarországon)* Tertia, Budapest
- Olrik, K. and Nauwerck, A. (1993): Stress and disturbance in the phytoplankton community of a shallow, hypertrophic lake. *Hydrobiologia.* 249: 15 - 24.
- Padisák, J. (1998): Sudden and gradual responses of phytoplankton to global climate change: case studies from two large, shallow lakes (Balaton, Hungary and the Neusiedlersee, Austria/Hungary) pp- 111-125. In George, D. G, J. G, Jones, P. Puncochar, C. S. Reynolds, & D. W. Sutcliffe (eds.) *Management of Lakes and Reservoirs during Global Change*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston. London
- Pandeya, R., Chackob, P. M., Choudharyb, M.L., Prasadb, K.V. and Pal, M. (2007): Higher than optimum temperature under CO₂ enrichment influences stomata anatomical characters in rose (*Rosa hybrida*), *Scientia Horticulturae* 113: 74–81.
- Pásztor E., Meszéna G. (2007a): Versengés és együttélés 100-123. In: Pásztor E., Oborny B.: *Ökológia*, Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest
- Pásztor E., Meszéna G., Magyar G., Kun Á. (2007b): Egyedek, populációk közti interakciók és a természetes szelekció pp. 206-224. In: Pásztor E., Oborny B. (eds.): *Ökológia*, Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest
- Péczeli György (1981): Éghajlattan, Tankönyvkiadó, Budapest pp. 239-257.
- Penuelas, J., Prieto, P., Beier, C., Cesaraccio, C., De Angelis, P., de Dato, G., Emmett, B.A., Estiarte, M., Gorissen, A., Kovács-Láng, E., Kröel-Dulay, Gy., Garadnai, J., Llorens, L., Pellizzaro, G., Riis-Nielsen, T., Schmidt, I.K., Sirca, C., Sowerby, A., Spano, D., Tietema, A. (2007): Response of plant species richness and primary productivity in shrublands along a north-south gradient in Europe to seven years

- experimental warming and drought. Reductions in primary productivity in the heat and drought year of 2003. *Global Change Biology* 13:2563 - 2581
- Peylin, P., Bousquet, P., Le Quere, C., Sitch, S., Friedlingstein, P., McKinley, G., Gruber, N., Rayner, P. and Ciais, P. (2005): Multiple constraints on regional CO₂ flux variations over land and oceans, *Global Biogeochem. Cycles*, 19, GB1011, doi:10.1029/2003GB002214
- Pianka, E. R. (1966): Latitudinal gradients in species diversity: A review of the concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- Pianka, E. R. (1974): Niche overlap and diffuse competition, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 71(5): 2141-2145.
- Pickett, S. T. A. and Parker, V. T. (1997): Restoration as an ecosystem process: implications of the modern ecological paradigm pp. 17 - 23. Urbanska, K. M., N. R. Webb & P. J. Edwards. (eds.) *Restoration Ecology and Sustainable Development*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pokorádi L. (2008): Rendszerek és folyamatok modellezése, Campus Kiadó, Debrecen
- Polishchuk, L. V. (1999): Contribution analysis of disturbance-caused in phytoplankton diversity, *Ecology* 80: 721 - 725.
- Précsényi, I. (1995): Alapvető kutatásszervezési, statisztikai és projectértékelési módszerek a szupraindividuális biológiában. KLTE, Debrecen
- Predengast, J., Quinn, R.M., Lawton, J.H., Eversham, B. C., Gibbons, D.W. (1993): Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature* 365: 335-337.
- Raich, J.W., Potter, C.S., Bhagawati D. (2002): Interannual variability in global soil respiration, 1980-94, *Glob. Change Biol.* 8: 800-812.
- Randall, D.A., Wood, R.A., Bony, S., Colman, R., Fichet, T., Fyfe, J., Kattsov, V., Pitman, A., Shukla, J., Srinivasan, J., Stouffer, R.J., Sumiand, A., Taylor, K.E. (2007): Climate Models and Their Evaluation. In: Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M.Tignor and H.L. Miller (eds.): *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Raynaud, D., Jouzel, J., Barnola, J. M., Chappellaz, J., Delmas, R. J., and Lorius, C. (1993): The Ice Record of Greenhouse Gases, *Nature* 259: 926-934.
- Reynolds, C. S. (2006): The ecology of Phytoplankton, Cambridge University Press pp. 372 - 381.
- Running, S. W. (2006): Is Global Warming Causing More, Larger Wildfires? *Science* 313: 927-928.
- Sanford, E. (1999): Regulation of Keystone Predation by Small Changes in Ocean Temperature. *Science* 283: 2095 - 2097.
- Sarmiento, J. L., Hughes, T. M. C., Stouffer, R. J. & Manabe, S. (1998): Simulated response of the ocean carbon cycle to antropogenic climate warming, *Nature* 393: 245-249.
- Scheffer, M., Brovkin, V. and Cox, P. (2006): Positive feedback between global warming and atmospheric CO₂ concentration inferred from past climate change, *Geophys. Res. Lett.*, 33: L10702, doi:10.1029/2005GL025044.
- Simo, R. (2001): Production of atmospheric sulphur by oceanic phytoplankton: biogeochemical, ecological and evolutionary links, *Trends Ecol. Evol.* 16: 287-294.
- Sipkay Cs. (2010): A klímaváltozás lehetséges hatásainak modellezése dunai fitoplankton adatsor alapján, PhD értekezés, Corvinus Egyetem, Budapest
- Sipkay, Cs., Horváth, L., Nosek, J., Oertel, N., Vadadi-Fülöp, Cs., Farkas, E., Drégelyi-Kiss, Á., Hufnagel, L. (2008): Analysis of climate change scenarios based on modelling of the seasonal dynamics of a Danubian copepod species. *Applied Ecology and Environmental Research* 6(4): 101-108
- Sipkay Cs., Kiss K. T., Drégelyi-Kiss Á., Farkas E., Hufnagel L. (2009): Klímaváltozási scénáriók elemzése a dunai fitoplankton szezonális dinamikájának modellezése alapján, *Hidrológiai Közlöny* 89(6): 56-59.
- Sipkay, Cs., Drégelyi-Kiss, Á., Horváth L., Garamvölgyi, Á., Kiss, K. T., Hufnagel, L. (2010): Community ecological effects of climate change. In *Climate change and variability*, Sciyo Books, www.sciyo.com, ISBN 978-953-7619-X-X

- Soden, B.J., Held, I.M. (2006): An Assessment of Climate Feedbacks in Coupled Ocean–Atmosphere Models, *Journal of Climate* 19: 3354–3360.
- Sommer, U. (1995): An experimental test of the intermediate disturbance hypothesis using cultures of marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1271 – 1277.
- Spellerberg, I.F. (1991): *Monitoring ecological change*, Cambridge University Press, Cambridge
- Stern, D.I. and Kaufmann, R.K. (1998): Annual Estimates of Global Anthropogenic Methane Emissions: 1860–1994. Trends Online: A Compendium of Data on Global Change. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tenn., U.S.A. <http://cdiac.ornl.gov/trends/meth/ch4.htm>
- Szabó I. (1988): *Rendszer- és irányítástechnika*, Tankönyvkiadó, Budapest, pp.22–23.
- Szabó I. M. (1989): *A bioszféra hidrobiológiája*, Akadémiai Kiadó, Budapest
- Tilman, D., Lehman, C.L. and Thomson, K.T. (1997): Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 1857–1861.
- Tokeshi, M. (1999): *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science, Oxford
- Tóthmérész, B. (1997) Diversity characterizations pp. 107 – 113 In. Zempléni A. (ed): *Statistics at Universities: Its impact for society*, Eötvös Univ Press
- Tóthmérész, B. (2001): A short overview of measuring diversity, *Acta Pericemonologica* 1:150 – 164.
- Turner, D. P., Ritts, W. D., Cohen, W. B., Gower, S. T., Running, S. W., Zhao, M., Costa, M. H., Kirschbaum, A. A., Ham, J. M., Saleska, S. R., Ahl, D. E. (2006): Evaluation of MODIS NPP and GPP products across multiple biomes, *Remote Sensing of Environment* 102: 282–292.
- UNFCCC (United Nations Framework Convention on Climate Change, 2006)
- USGS (U. S. Geological Survey, 2006)
- Vadadi-Fülöp, Cs., Türei, D., Sipkay, Cs., Verasztó, Cs., Drégelyi-Kiss, Á., Hufnagel, L.(2009): Comparative assessment of climate change scenarios based on aquatic food web modelling. *Environmental Modeling and Assessment*, 14 (5): 563–576.**
- Venail, P.A., MacLean, R.C., Bouvier, T., Brockhurst, M.A., Hochberg, M.E., Mouquet, N. (2008): Diversity and produktivity peak at intermediate dispersal rate in evolving metacommunities, *Nature* 452 (13): 210–215.
- Viner, B. and Kemp, L. (1983): The effect of vertical mixing on the phytoplankton of Lake Rotongaio (July 1979 –January 1981). *New Zeal. J. Mar. Fresh.* 17: 407 – 422.
- Vörös L., Kiss N. (1985): A fitoplankton szezonális periodicitása és annak összefüggése az eutrofizálódással. Irodalmi áttekintés és balatoni esettanulmány. In: Fekete G (szerk) *A cönológiai szukcesszió kérdései*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Wang, J. S., Logan, J. A., McElroy, M. B., Duncan, B. N., Megretskaia, I. A. and Yantosca, R. M. (2004): A 3-D model analysis of the slowdown and interannual variability in the methane growth rate from 1988 to 1997, *Global Biogeochem. Cycles* 18 GB3011, doi:10.1029/2003GB002180
- Wheeler, T.R., Batts, G.R., Ellis, R.H., Hadley, P., Morrison, J.I.L. (1996): Growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum*) crops in response to CO₂ and temperature. *J Agric Sci Cambridge* 127: 37–48.
- Williams, P.H. (1994): Measuring more of biodiversity: Can higher-taxon richness predict wholesale species richness? *Biological Conservation* 67: 211–217.
- Woodwell, G.M., Mackenzie, F.T., Houghton, R.A., Apps, M.J., Gorham, E. and Davidson, E.A. (1998): Biotic feedbacks in the warming of the world, *Climatic Change* 40: 495–518..
- Worrell, E., Price, L., Hendricks, C., Ozawa Meida, L. (2001): Carbon Dioxide Emissions from the Global Cement Industry, *Annual Review of Energy and Environment* 26: 303–329
- Zeng, N., Qian, H., Munoz, E. and Iacono, R. (2004): How strong is carbon cycle-climate feedback under global warming?, *Geophys. Res. Lett.*, 31, L20203, doi:10.1029/2004GL020904.
- Zondervan I. (2007): The effects of light, macronutrients, trace metals and CO₂ on the production of calcium carbonate and organic carbon in coccolithophores—A review, *Deep-Sea Research II* 54: 521–537.

MELLÉKLETEK

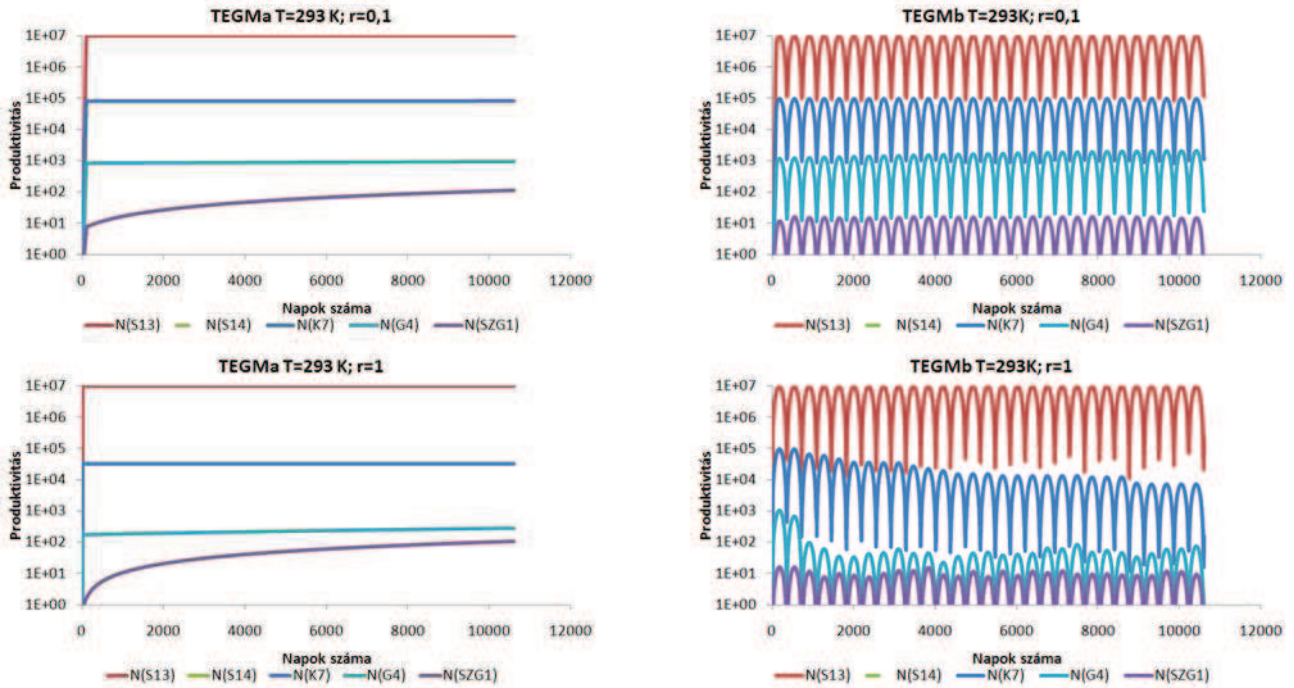
TARTALOMJEGYZÉK

Mellékletekben használt rövidítések.....	ii
Melléklet „A”: Konstans hőmérsékleti mintázatokra adott válaszok	iii
Melléklet „B”: Szinuszos hőmérsékleti mintázat eredményei.....	v
Melléklet „C”: Valós és jövőbeli hőmérsékletre adott válaszok.....	ix
Melléklet „D”: Hőmérsékleti impulzusok vizsgálata	xiii
Melléklet „E”: Hőmérséklet ugrások hatásának vizsgálata az ökoszisztéma összetételére	xxiv
Melléklet „F”: Lineáris hőmérsékleti mintázat hatásának vizsgálata	xxvii
Melléklet „G”: Napok közötti véletlen ingadozások vizsgálata	xxx

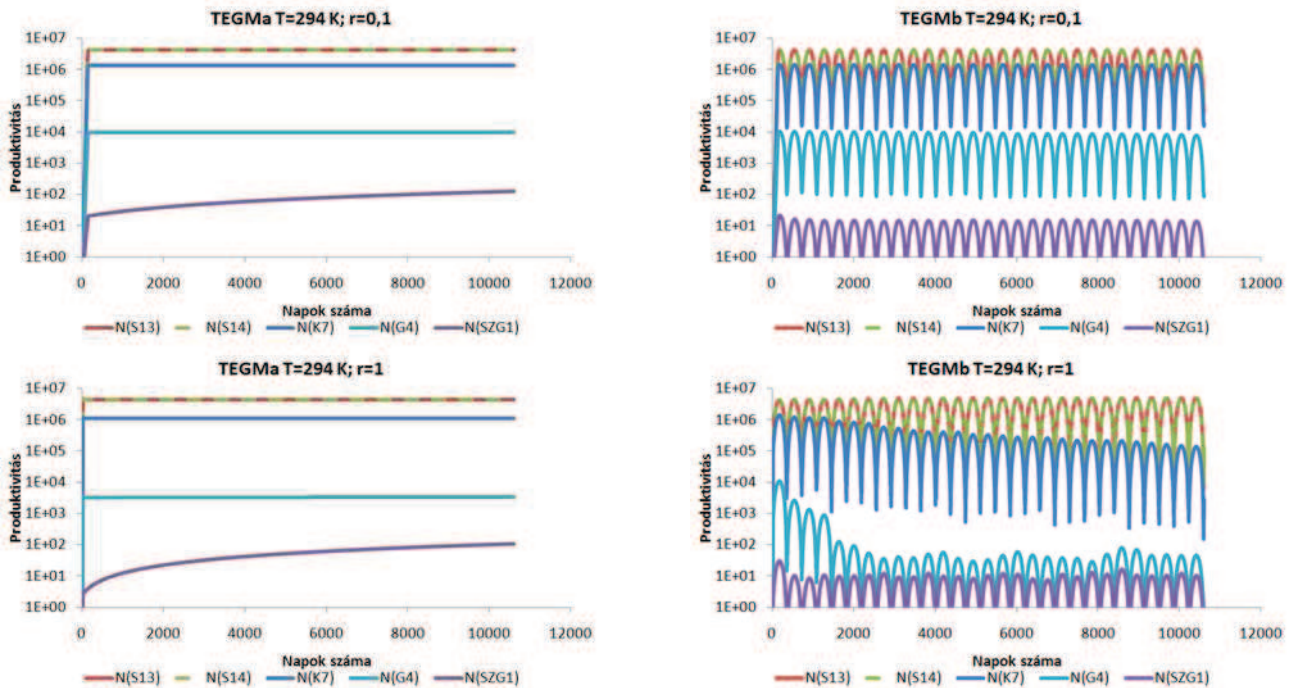
MELLÉKLETEKBEN HASZNÁLT RÖVIDÍTÉSEK

TEGMa:	Elméleti ökoszisztéma modell olyan beállításokat alkalmazva, a fény elérésének éven belüli ingadozása nincs figyelembe véve
TEGMb:	Elméleti ökoszisztéma növekedési modell, amely figyelembe veszi az éven belüli fény elérhetőségét (jún. 23-a a legnaposabb, december 22-én a legkevésbé napsütéses nap.)
r:	az ökoszisztéma szaporodási képessége, két értéken vizsgáltuk: $r=0,1$ illetve $r=1$ esetén.
s_1, s_4:	szinuszos hőmérsékleti mintázat paraméterei
T:	a szimulációs kísérletek során alkalmazott hőmérséklet értékei K-ben
impulzus:	Hőmérsékleti impulzus vizsgálatának mértéke az 1001. napon, K-ben
$T_1, \rightarrow T_2$:	Hőmérsékleti ugrás vizsgálata T_1 hőmérsékletről T_2 hőmérsékletre, K-ben
meredekség:	Egységsebesség-ugrás vizsgálata során az alkalmazott hőmérsékleti bemeneti függvény meredekségének értéke
historikus:	1960-1990 közötti napi átlaghőmérsékleti adatok alapján meghatározott hőmérsékleti bemenetet jelenti.
HC adhfa:	2070-2100 időszakra, Budapestre vonatkozó A2 scenárió szerinti napi hőmérsékleti adatok előrejelzése (Hadley Center)
HC adhfd:	2070-2100 időszakra, Budapestre vonatkozó B2 scenárió szerinti napi hőmérsékleti adatok előrejelzése (Hadley Center)
MPI 3009:	2070-2100 időszakra, Budapestre vonatkozó A2 scenárió szerinti napi hőmérsékleti adatok előrejelzése (Max Planck Institute)

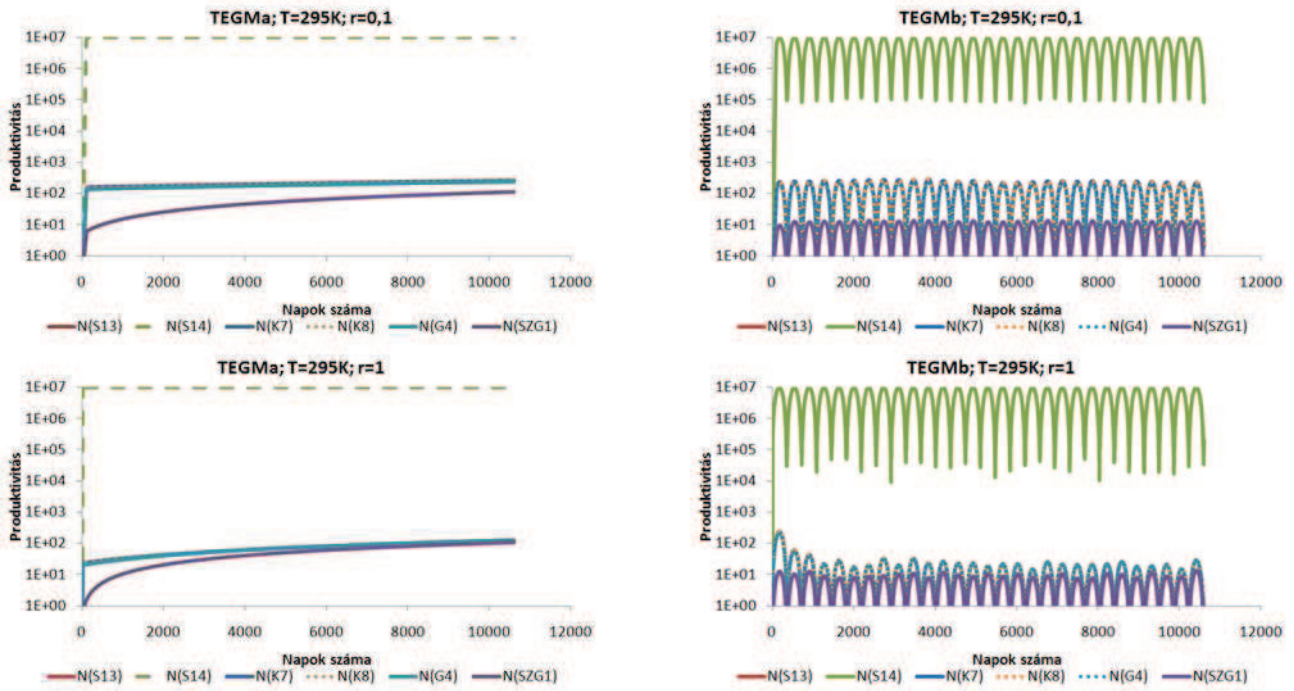
MELLÉKLET „A”: KONSTANS HŐMÉRSÉKLETI MINTÁZATOKRA ADOTT VÁLASZOK



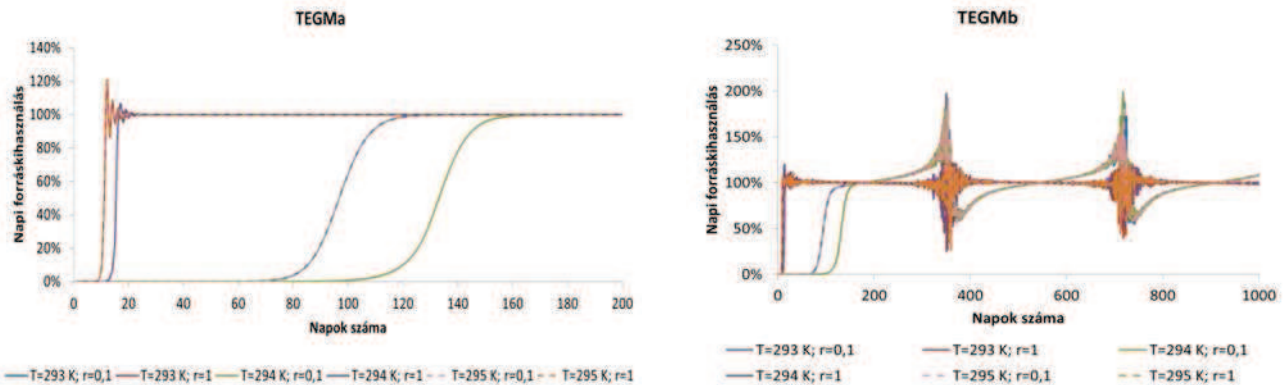
A-1. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek produktivitása 293K konstans hőmérsékleten a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztéma esetén



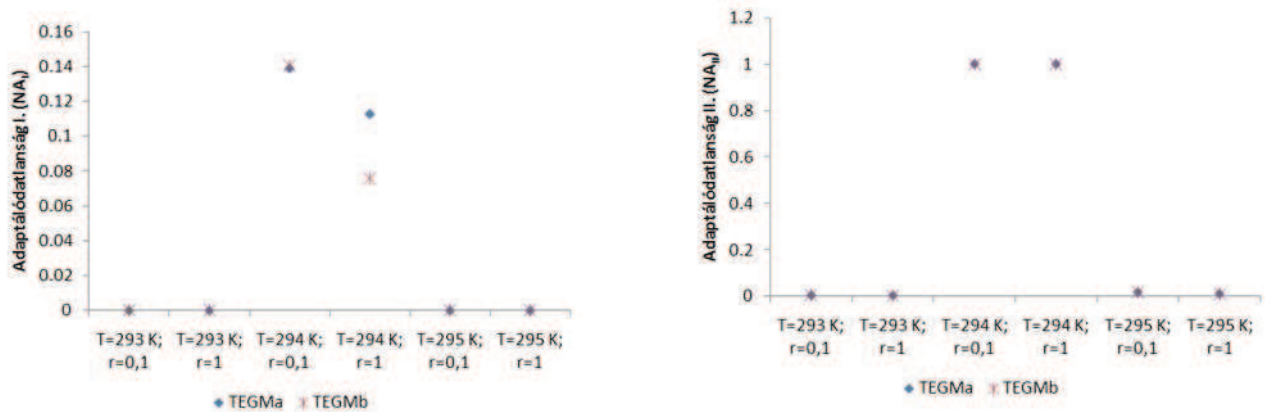
A-2. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek produktivitása 294K konstans hőmérsékleten a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztéma esetén



A-3. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek produktivitása 295K konstans hőmérsékleten a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztéma esetén

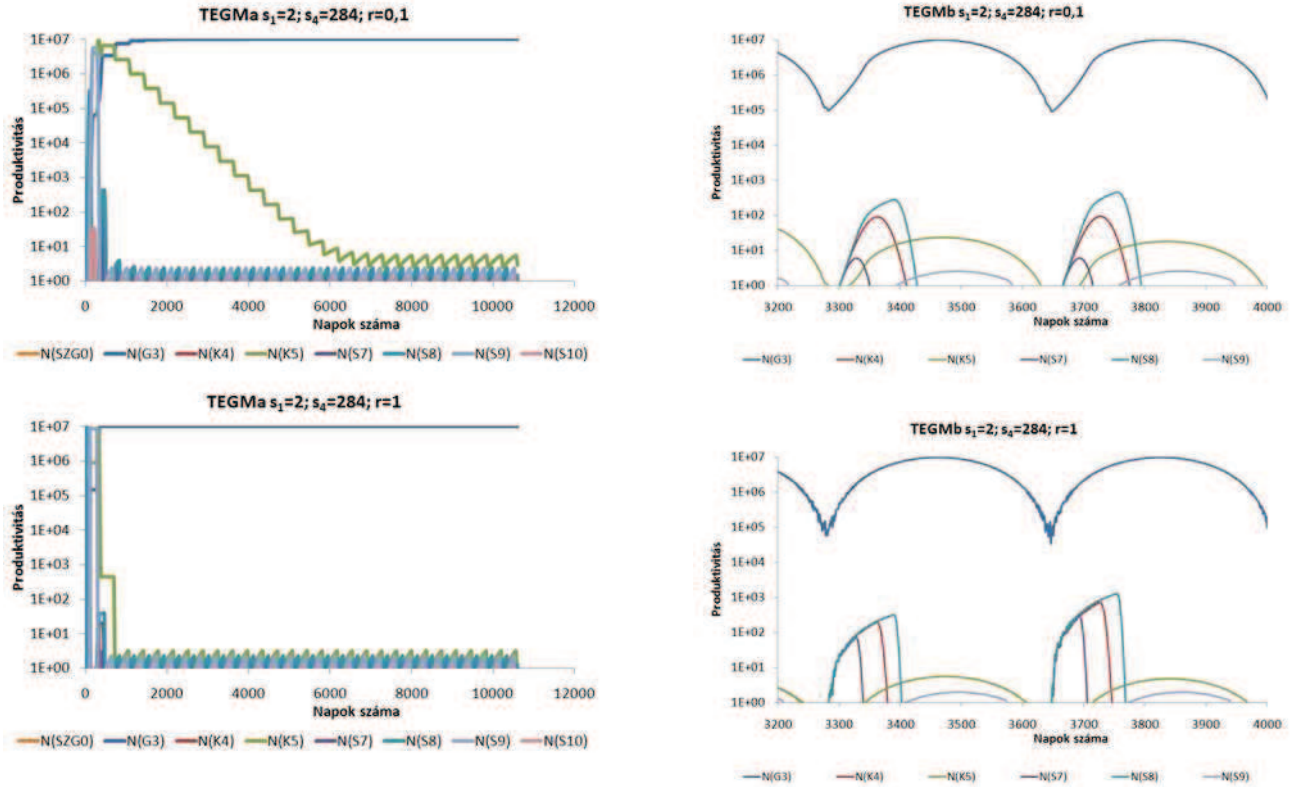


A-4. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek napi forráskihasználásának alakulása konstans hőmérsékleten a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztéma esetén

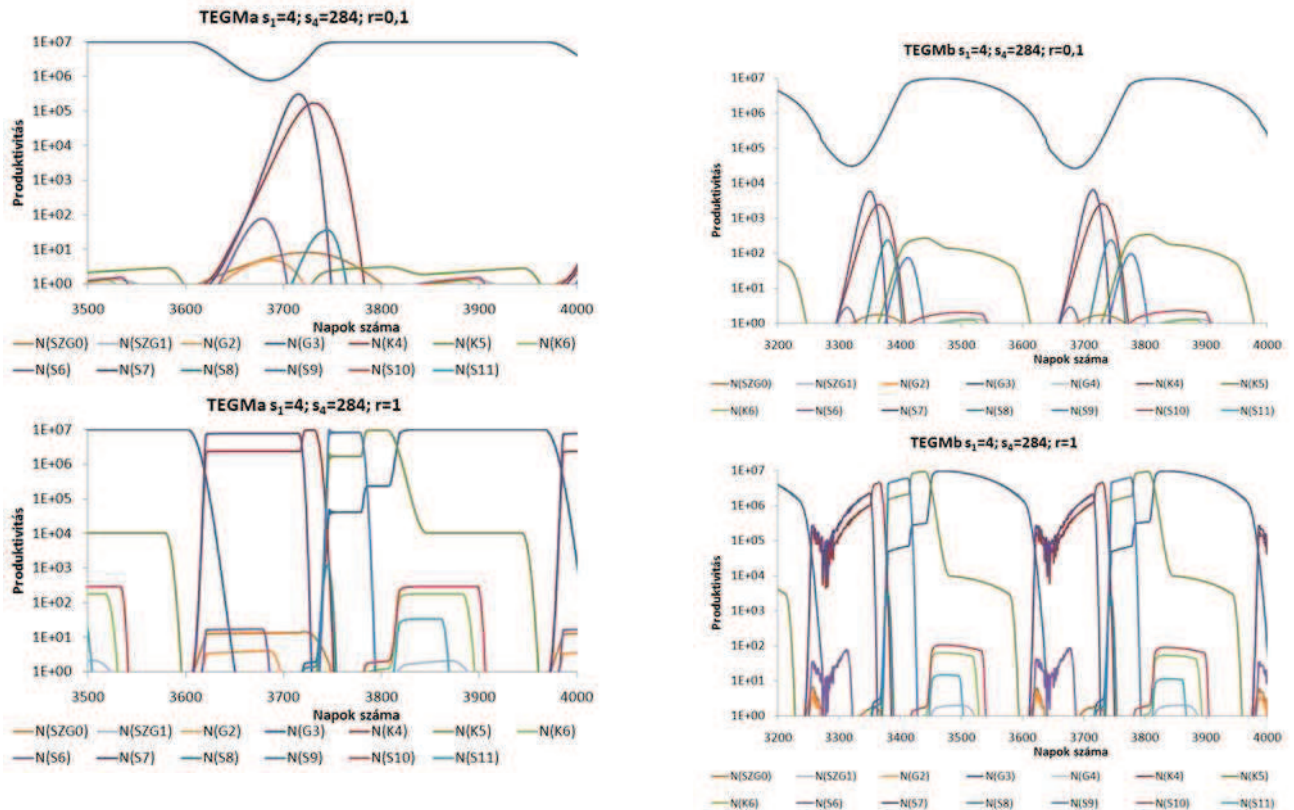


A-5. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek adaptálódatlanságának alakulása konstans hőmérsékleten a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztéma esetén

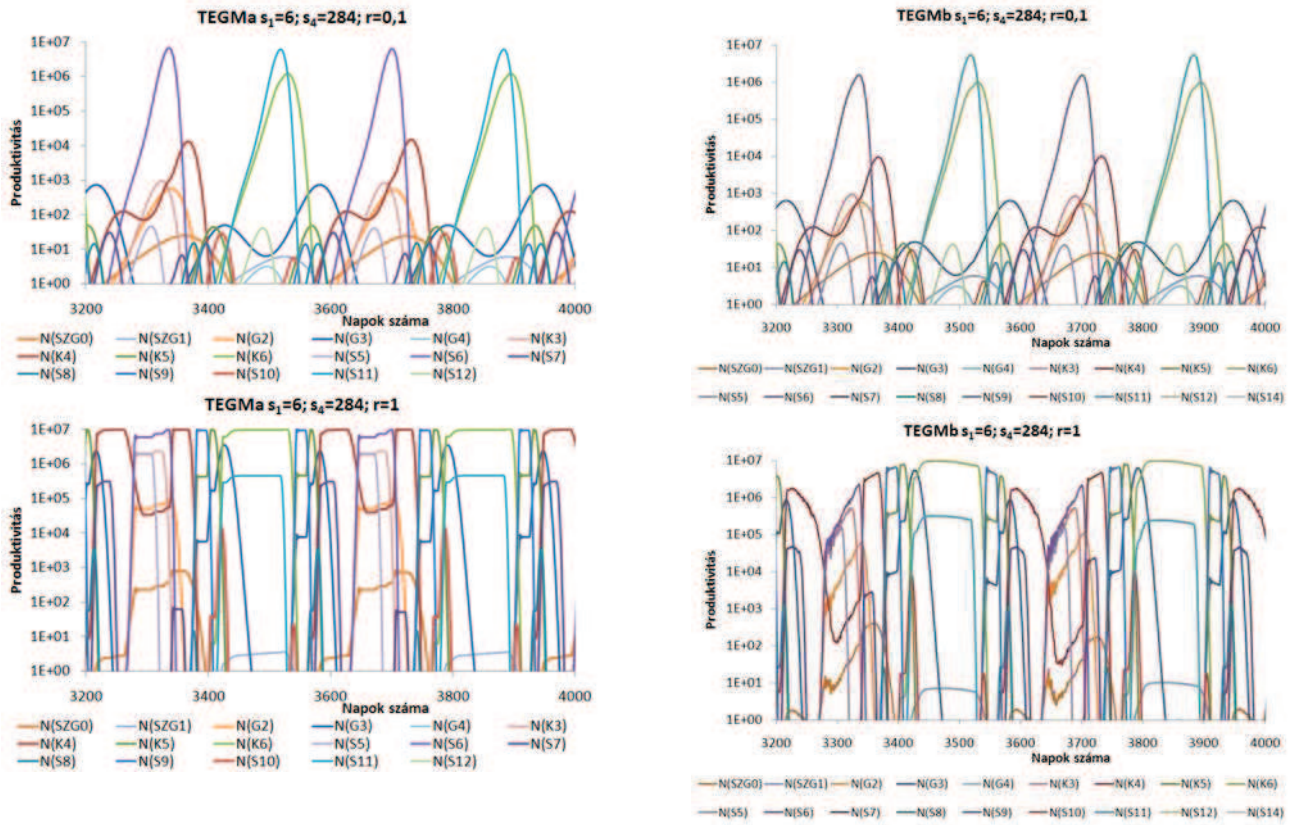
MELLÉKLET „B”: SZINUSZOS HŐMÉRSÉKLETI MINTÁZAT EREDMÉNYEI



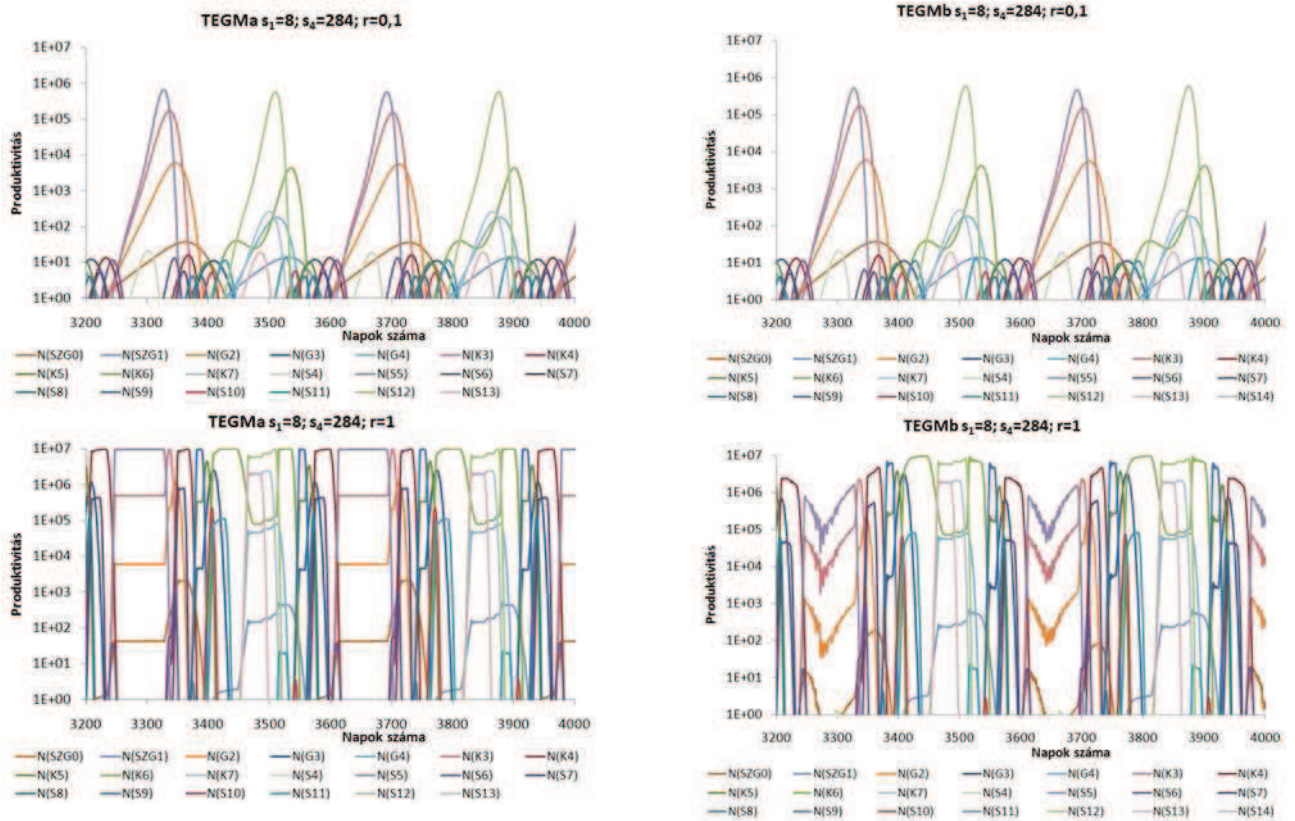
B-1. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása $s_1=2$ paraméterrel jellemzett szinuszos hőmérsékleti mintázat esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára



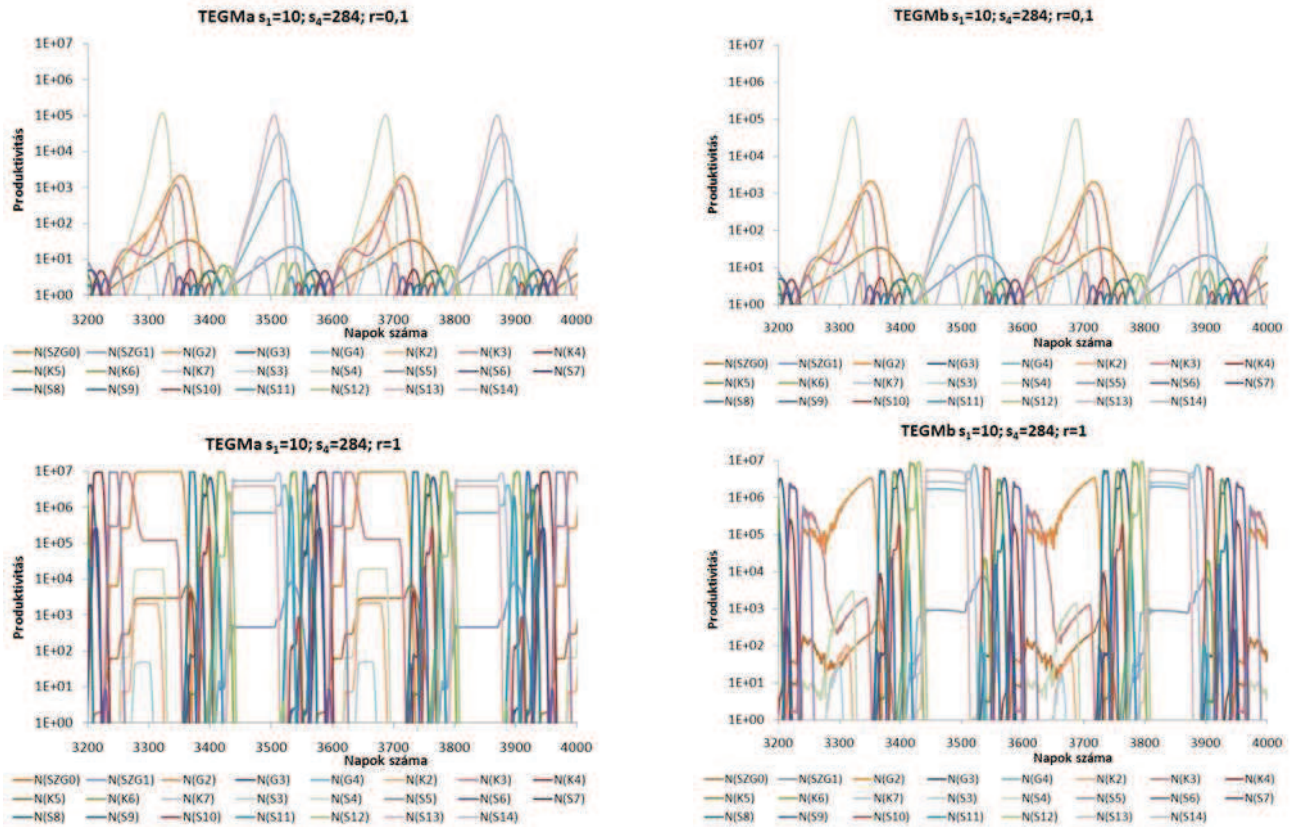
B-2. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása $s_1=4$ paraméterrel jellemzett szinuszos hőmérsékleti mintázat esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára



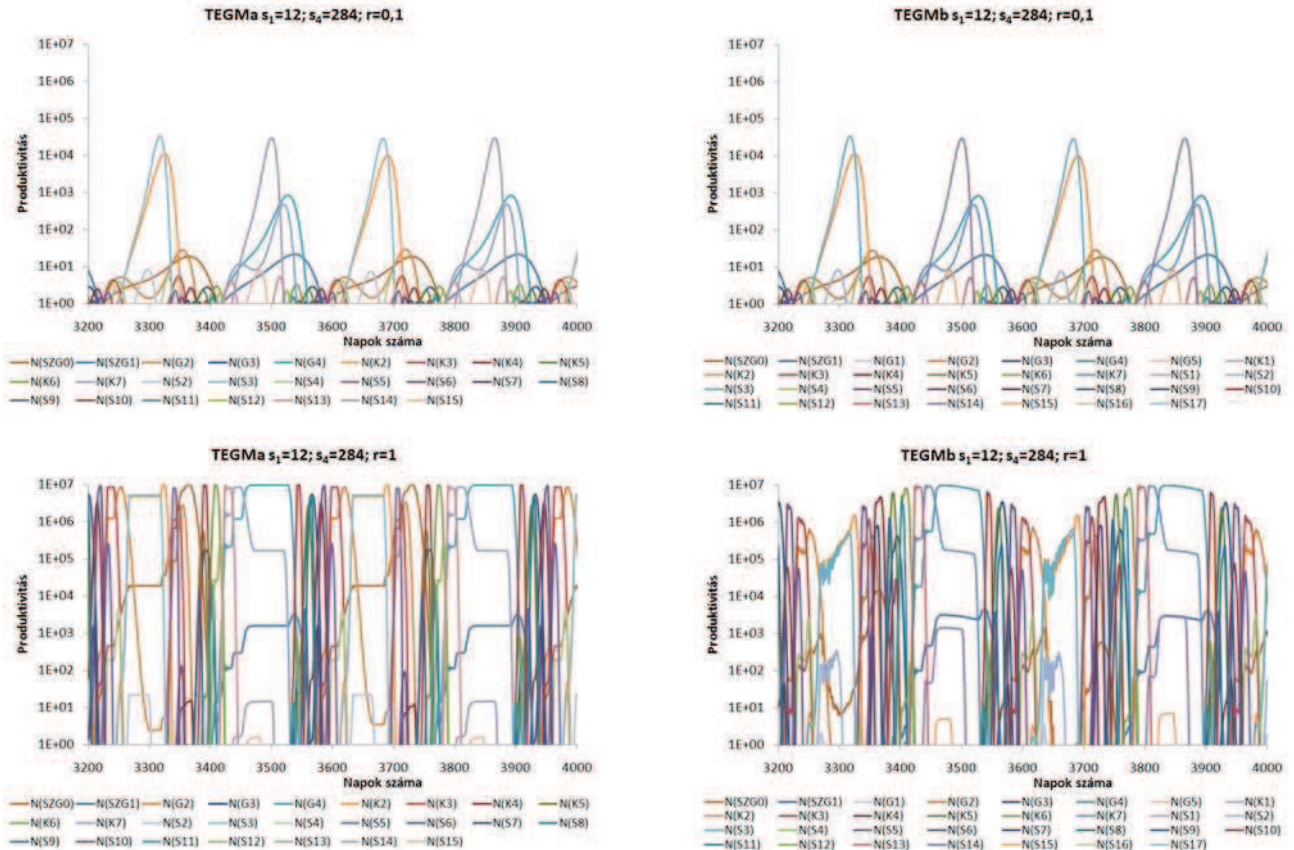
B-3. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása $s_1=6$ paraméterrel jellemzett szinuszos hőmérsékleti mintázat esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára



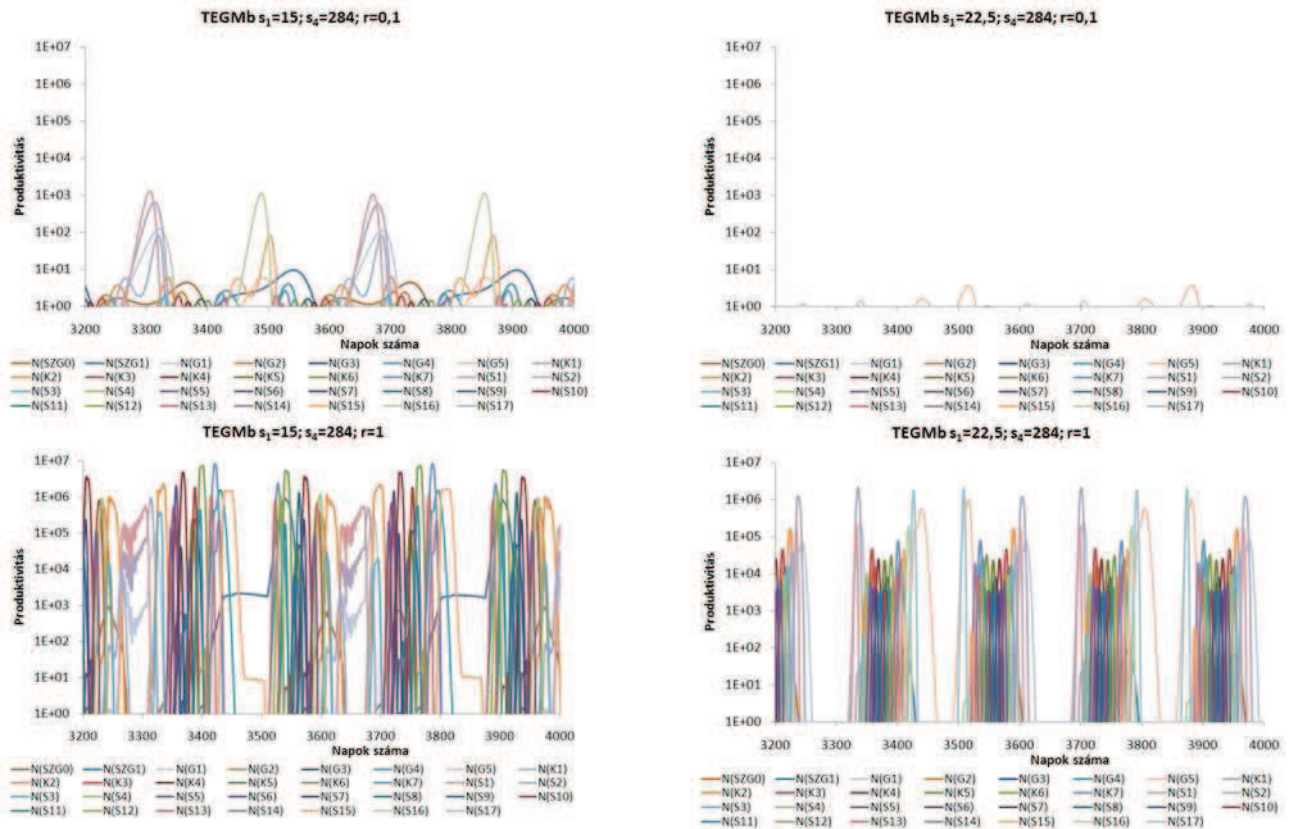
B-4. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása $s_1=8$ paraméterrel jellemzett szinuszos hőmérsékleti mintázat esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára



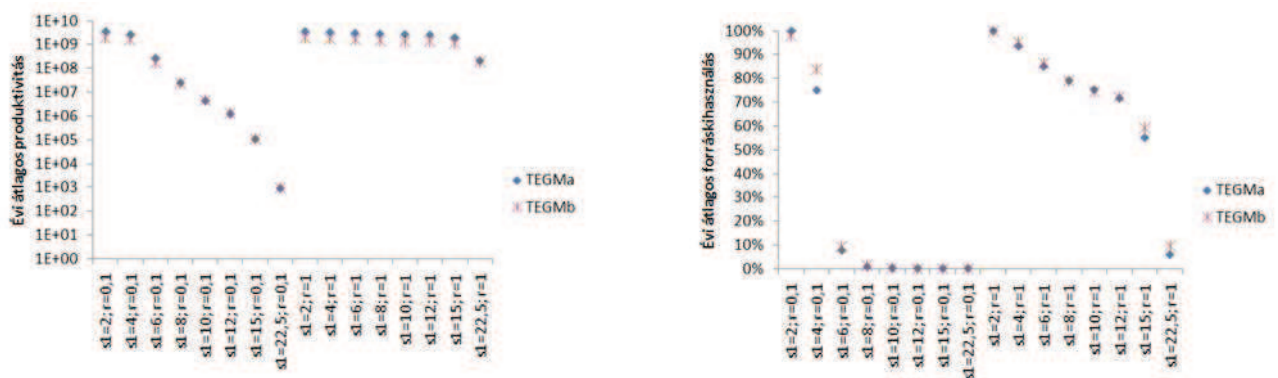
B-5. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása $s_1=10$ paraméterrel jellemzett szinuszos hőmérsékleti mintázat esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára



B-6. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása $s_1=12$ paraméterrel jellemzett szinuszos hőmérsékleti mintázat esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára

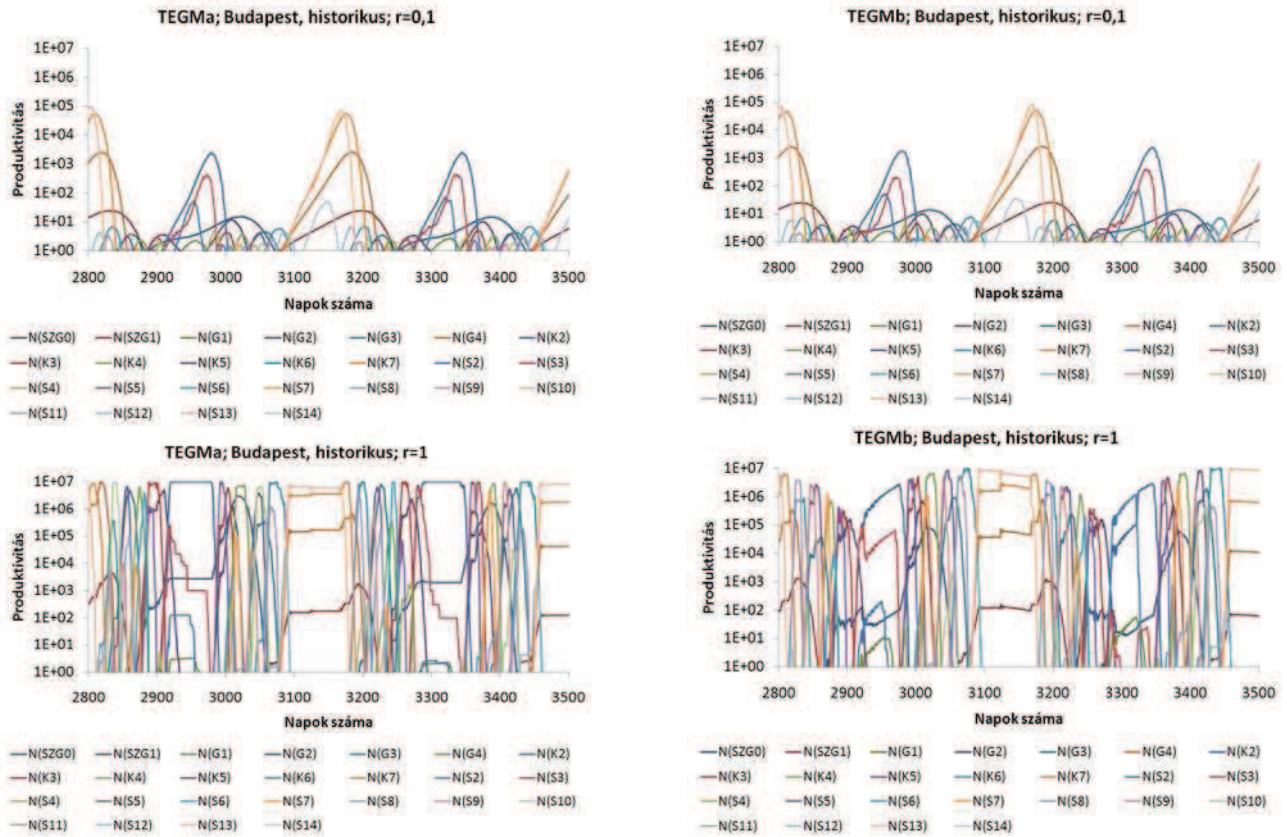


B-7. ábra TEGMb modellel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása $s_1=15$ és $s_1=22,5$ paraméterekkel jellemzett szinuszos hőmérsékleti mintázat esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára

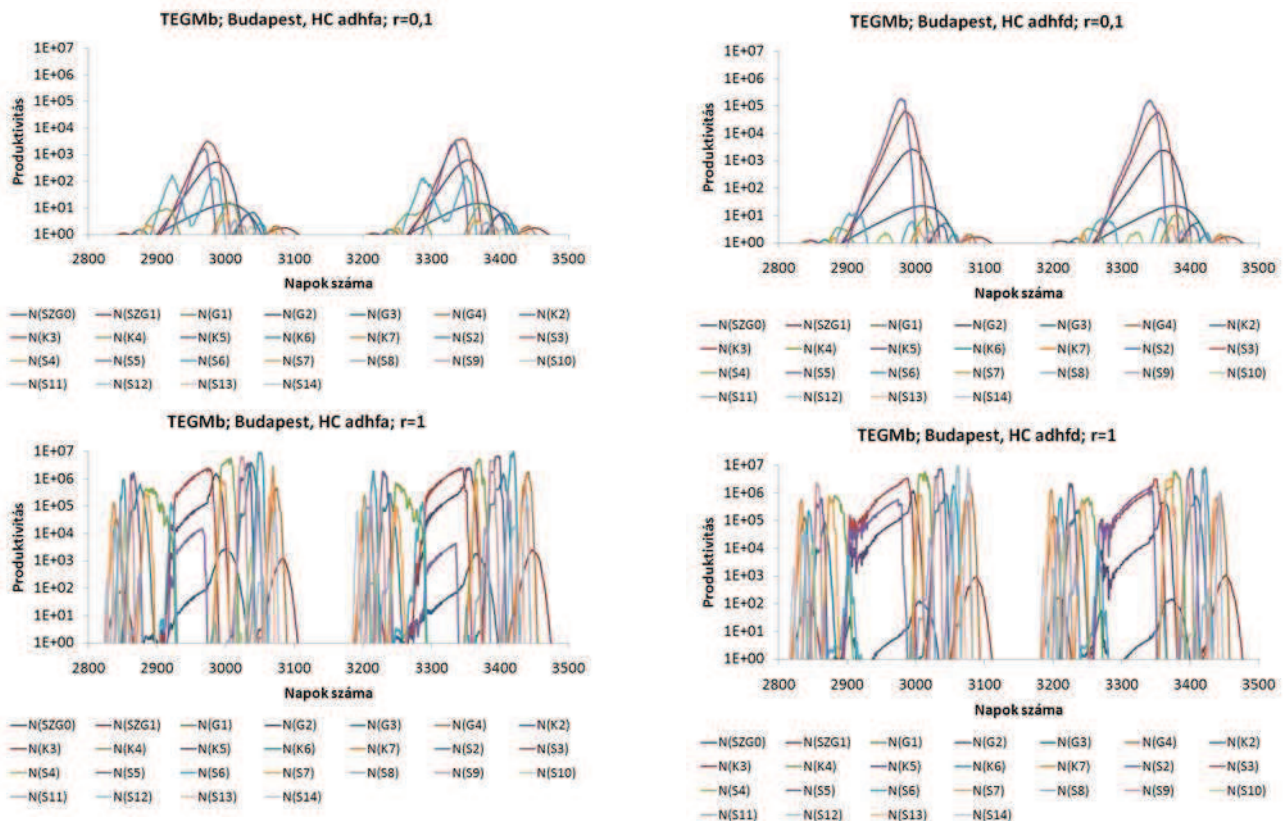


B-8. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának és éves átlag forráshasználatának alakulása különböző szinuszos hőmérsékleti mintázat esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára

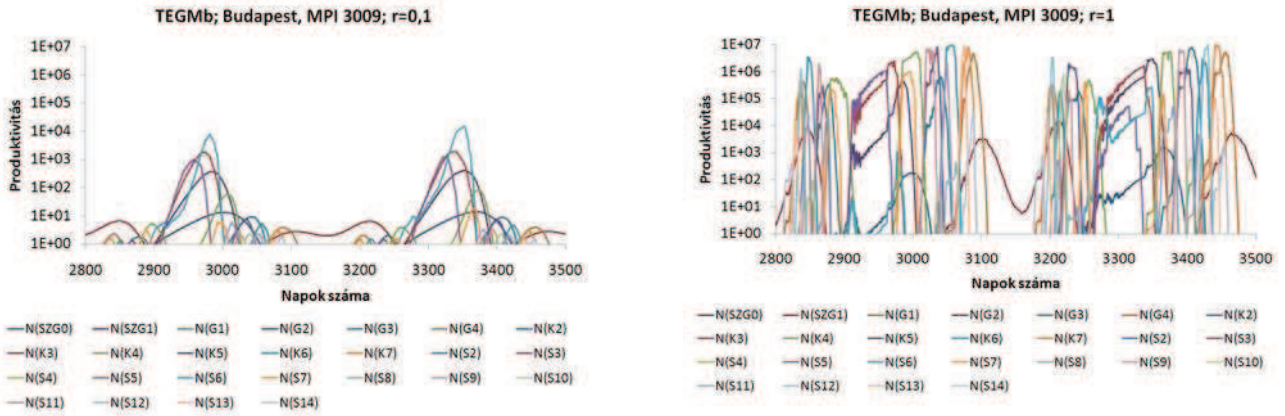
MELLÉKLET „C”: VALÓS ÉS JÖVŐBELI HŐMÉRSÉKLETRE ADOTT VÁLASZOK



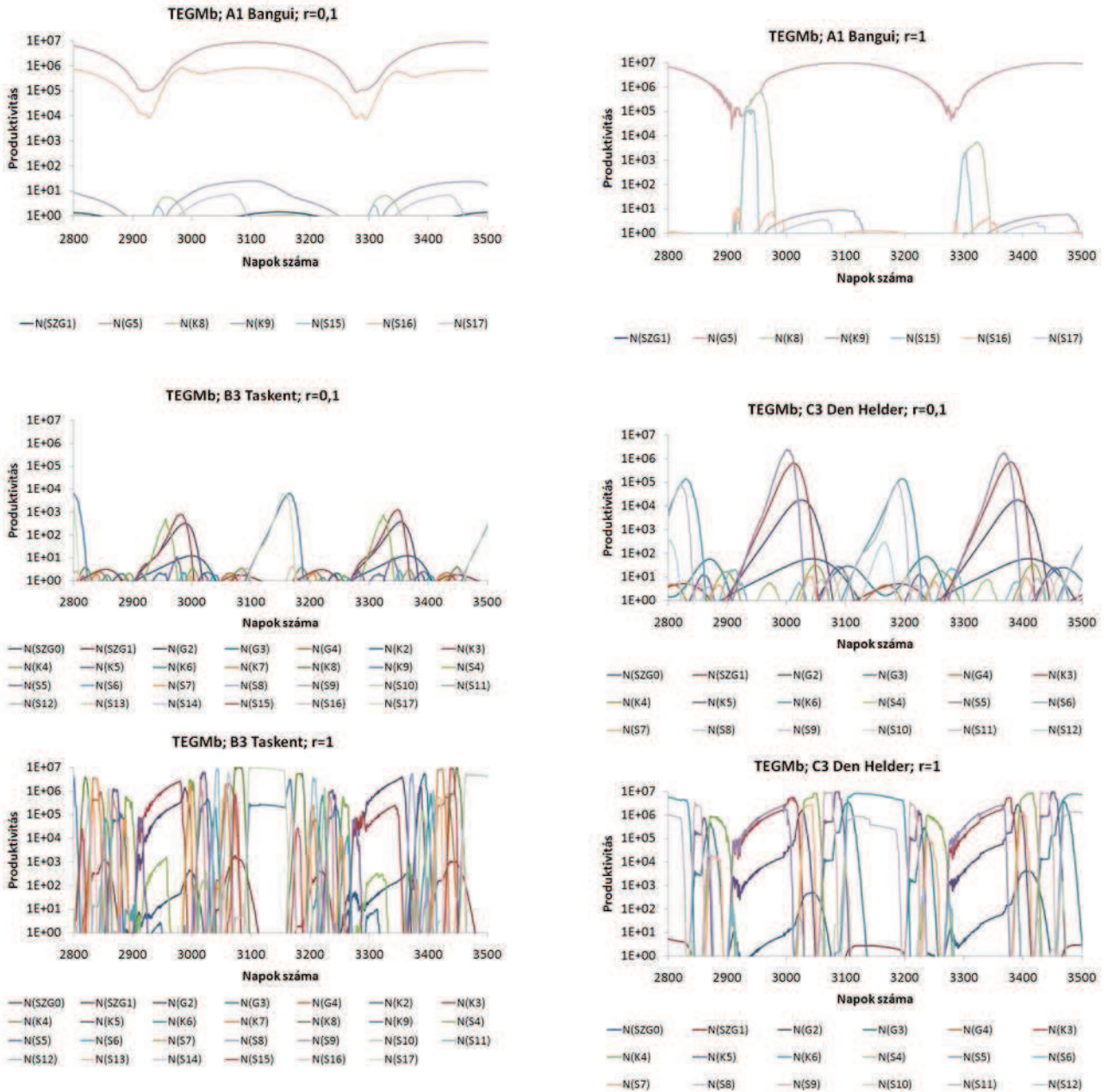
C-1. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása budapesti historikus hőmérsékleti adatsor esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára



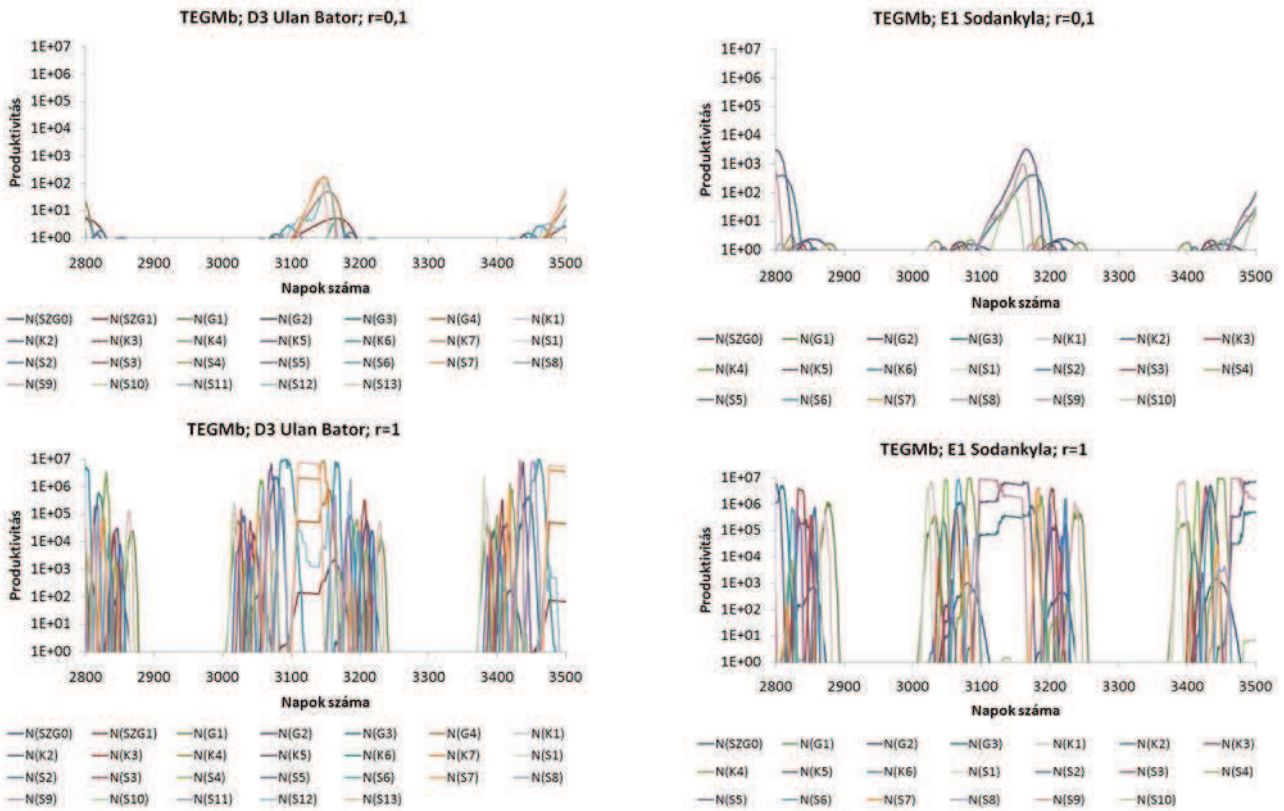
C-2. ábra TEGMb modellel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása budapesti jövőre vonatkozó hőmérsékleti adatsor esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára



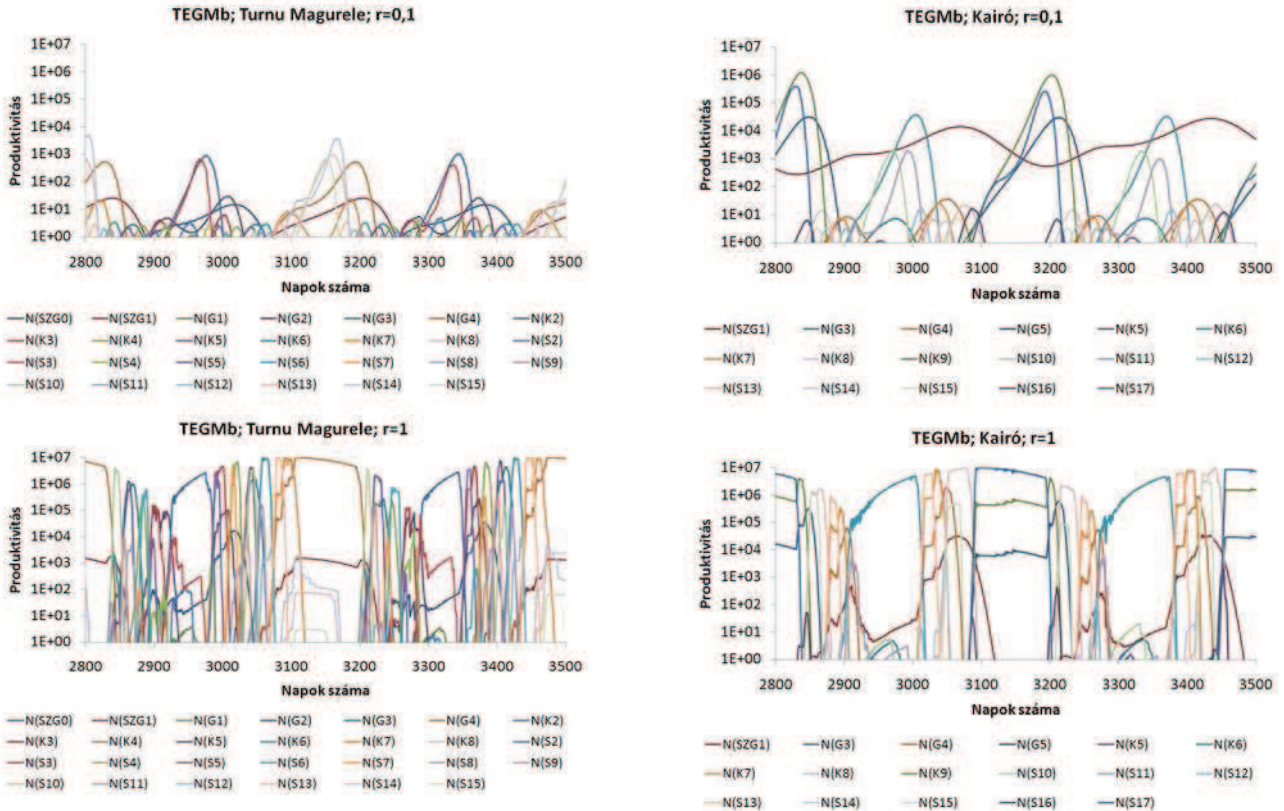
C-3. ábra TEGMb modellel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása budapesti jövőre vonatkozó hőmérsékleti adatsor esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára



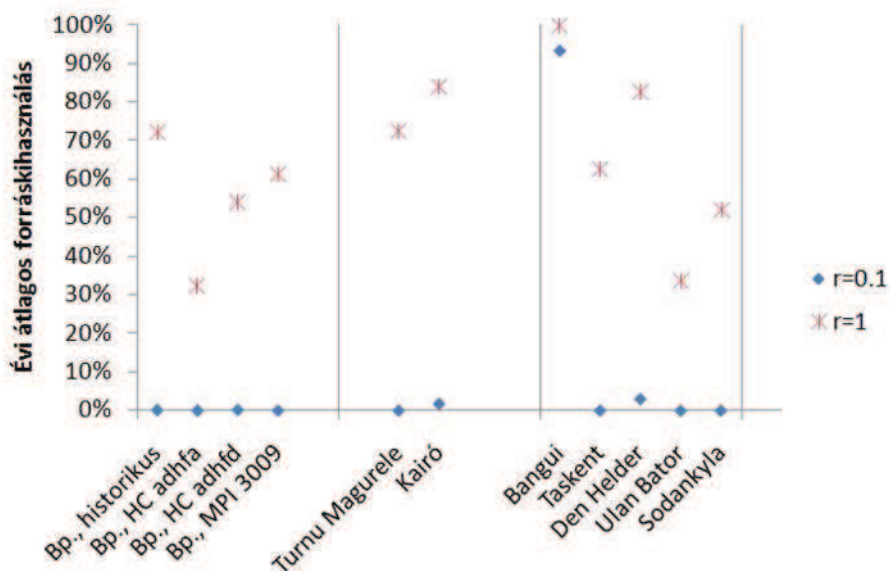
C-4. ábra TEGMb modellel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása különböző éghajlattal (trópusi és mérsékelt övi) rendelkező historikus hőmérsékleti adatsorok esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára



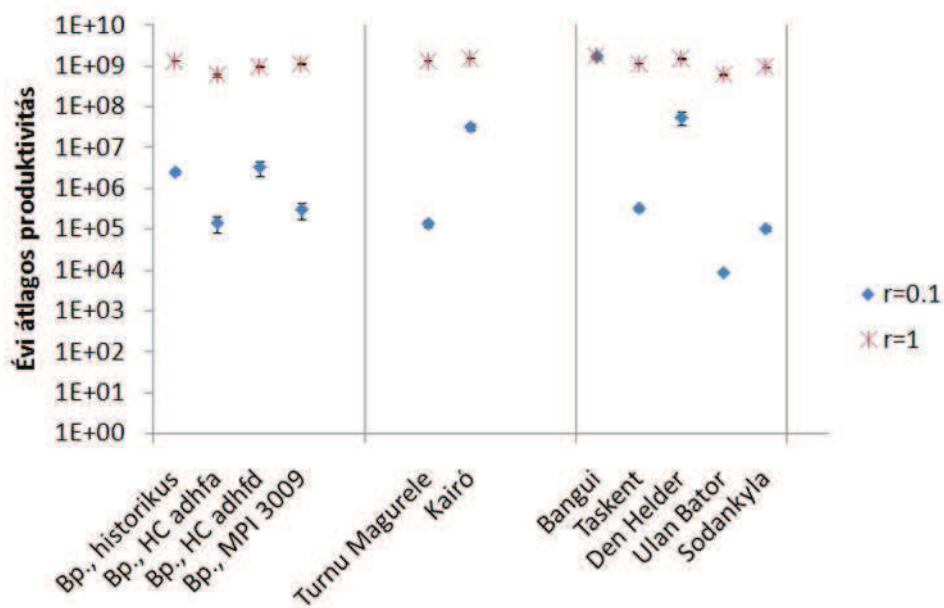
C-5. ábra TEGMb modellel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása különböző éghajlattal (hűvös és sarkvidéki) rendelkező historikus hőmérsékleti adatsorok esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára



C-6. ábra TEGMb modellel végzett szimulációs kísérletek produktivitásának alakulása Magyarországgal analóg hőmérsékleti helyek hőmérsékleti adatsorai esetén a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára

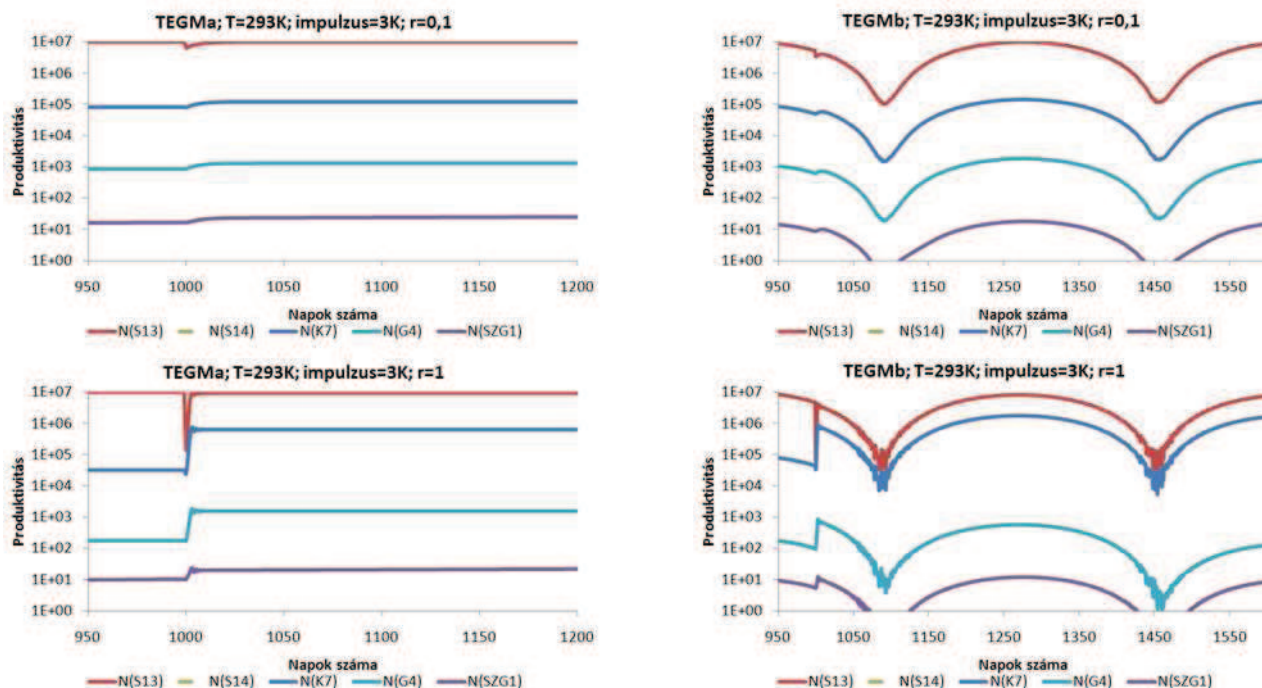


C-7. ábra TEGMb modellel végzett szimulációs kísérletek éves forráskihasználásának alakulása valós és jövőbeli hőmérsékleti adatsorokra a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára

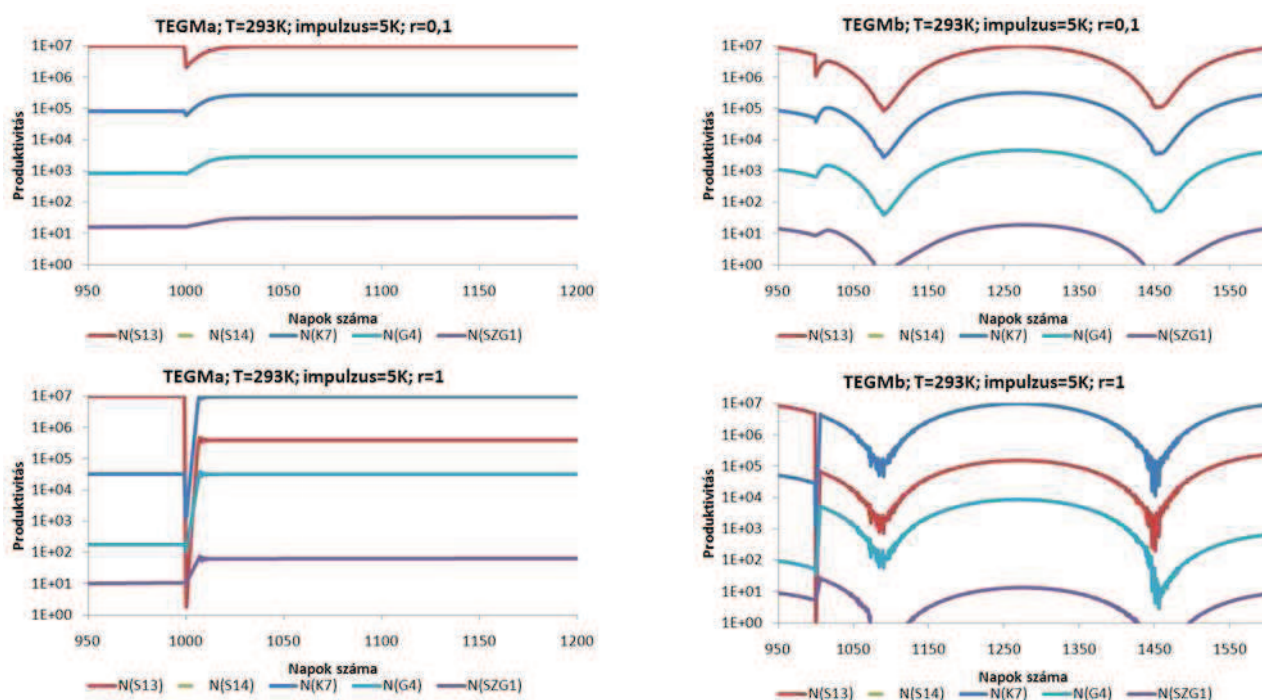


C-8. ábra TEGMb modellel végzett szimulációs kísérletek évi átlagos produktivitásának alakulása valós és jövőbeli hőmérsékleti adatsorokra a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára

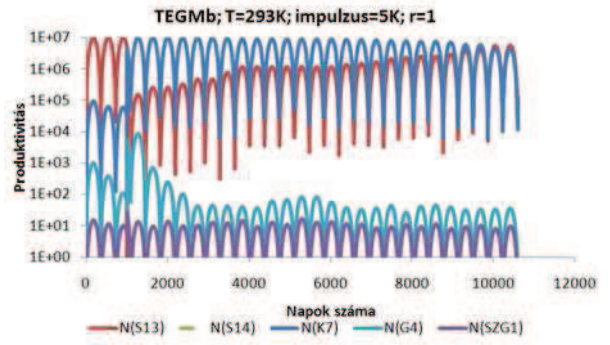
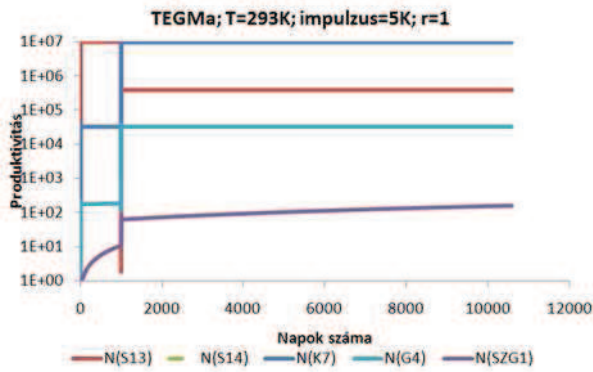
MELLÉKLET „D”: HŐMÉRSÉKLETI IMPULZUSOK VIZSGÁLATA



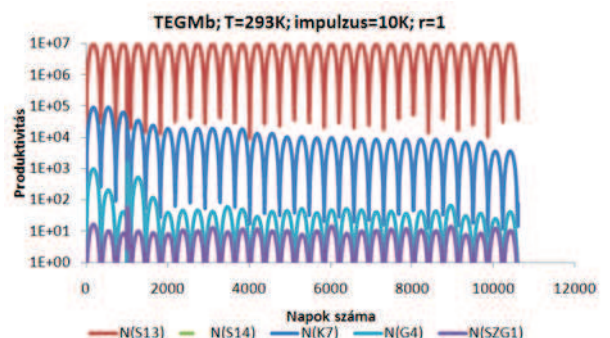
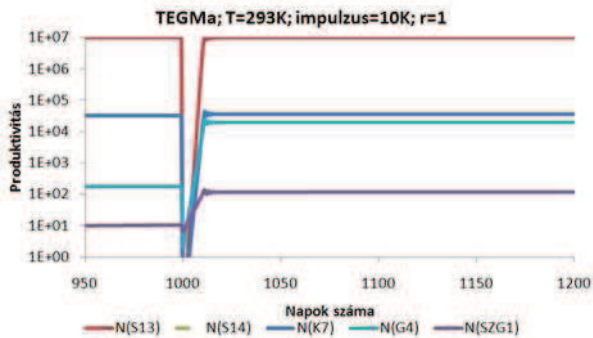
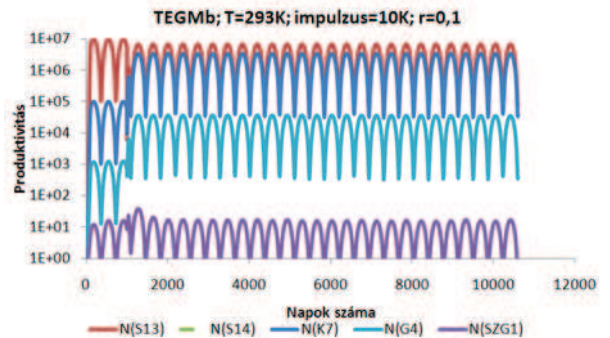
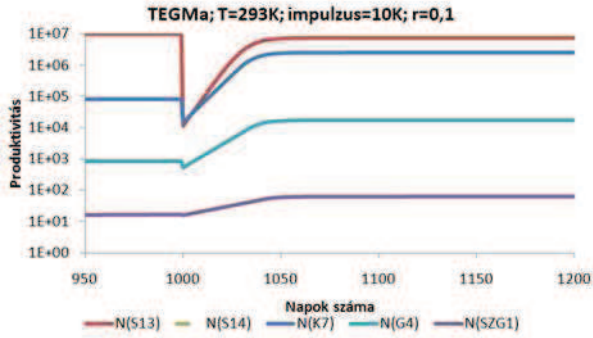
D-1. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 3K hőmérsékleti impulzus hatására a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K konstans hőmérsékleten)



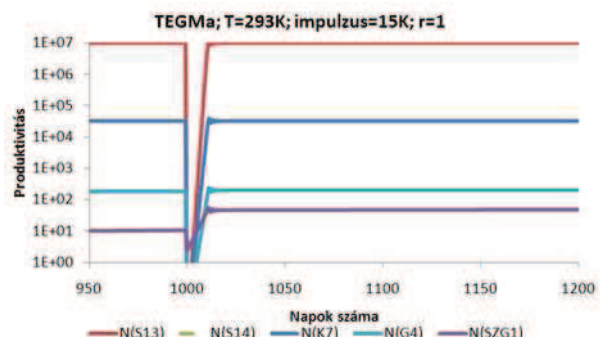
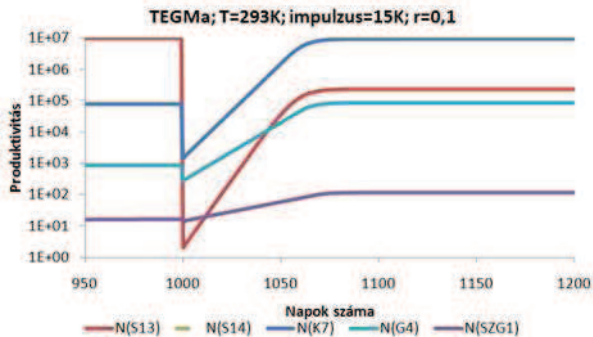
D-2. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 5K hőmérsékleti impulzus hatására a gyorsabb és a lassabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K konstans hőmérsékleten)



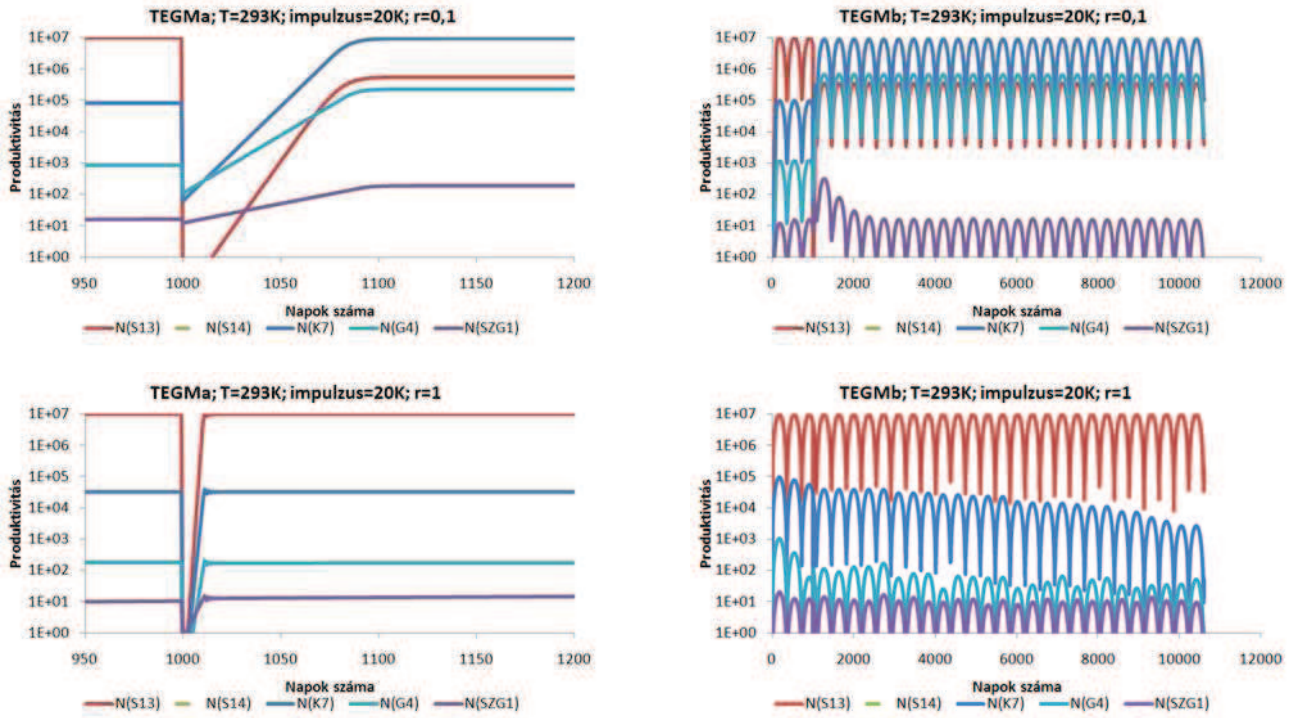
D-3. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 5K hőmérsékleti impulzus hatására a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára, 29 éven keresztül (293 K konstans hőmérsékleten)



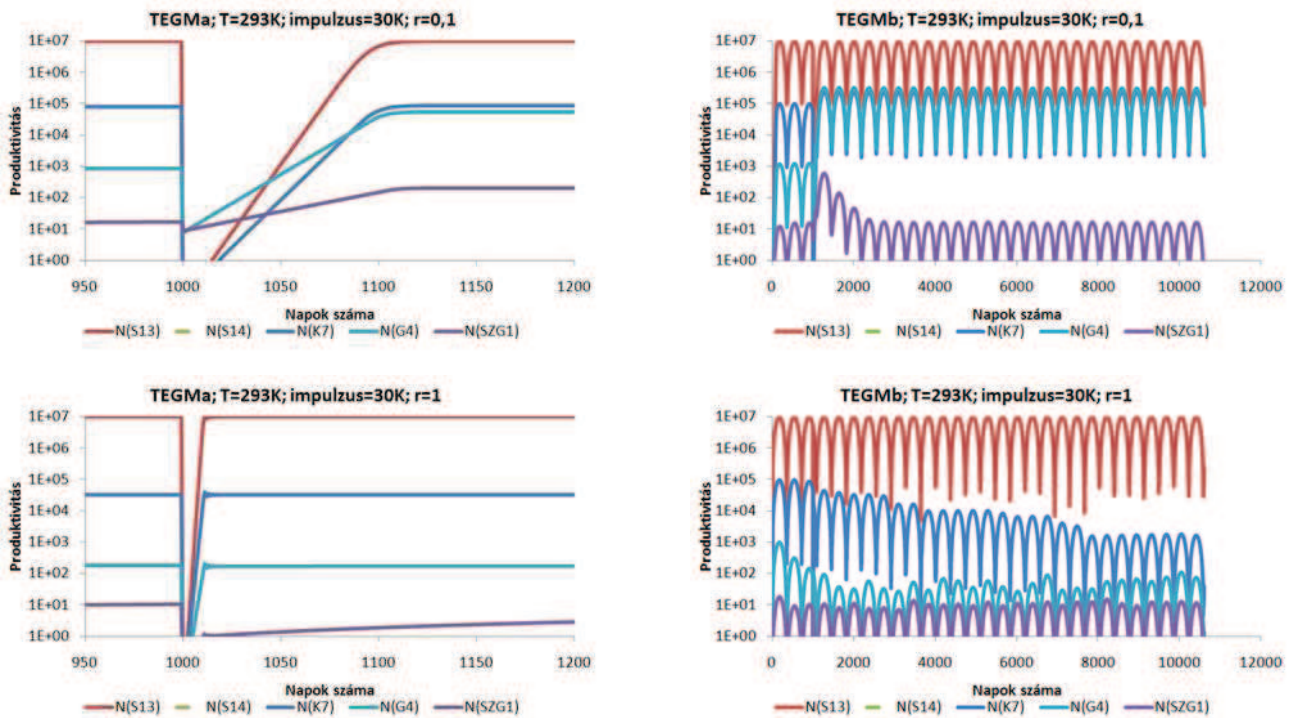
D-4. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 10K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K konstans hőmérsékleten)



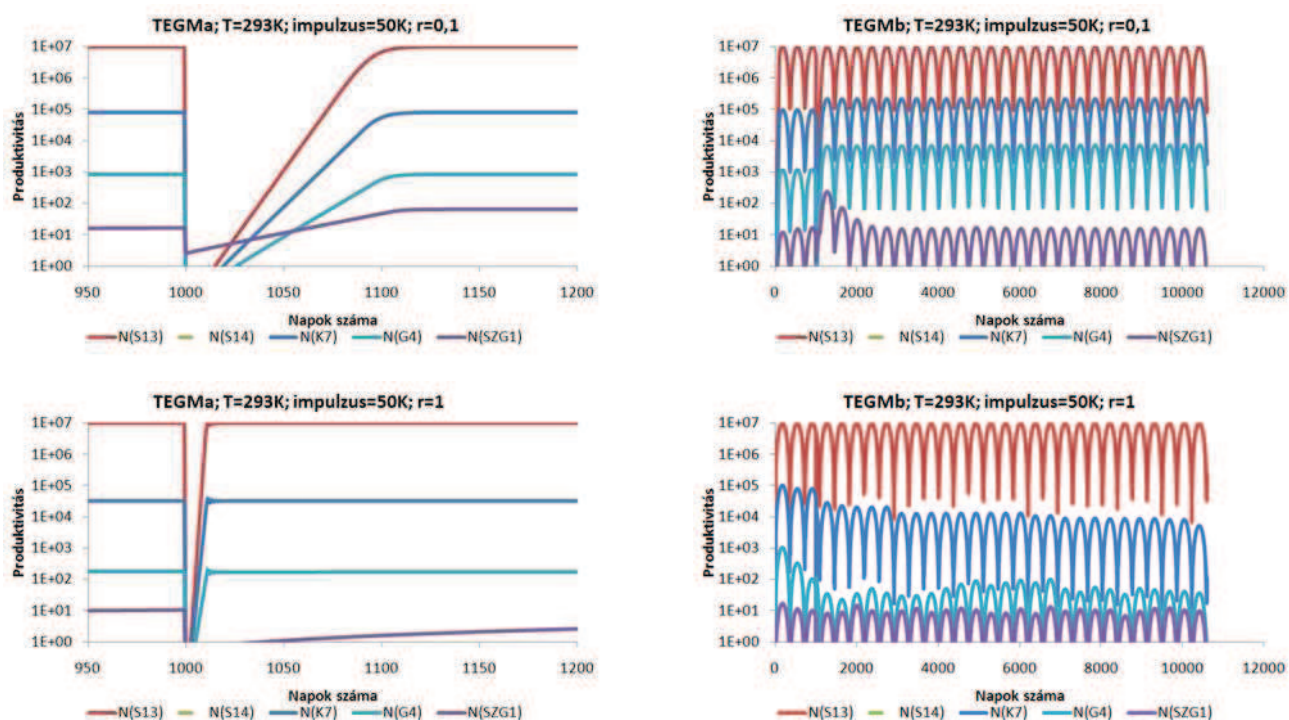
D-5. ábra TEGMa modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 15K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K konstans hőmérsékleten)



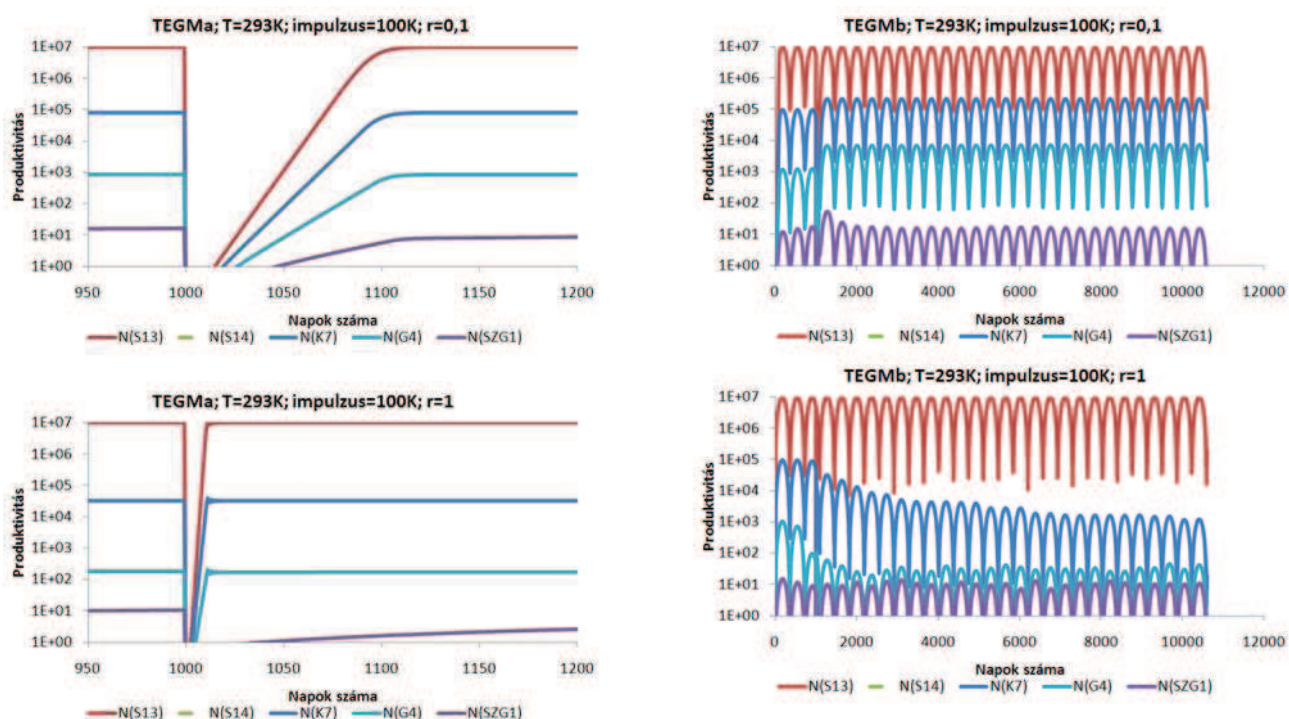
D-6. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 20K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K konstans hőmérsékleten)



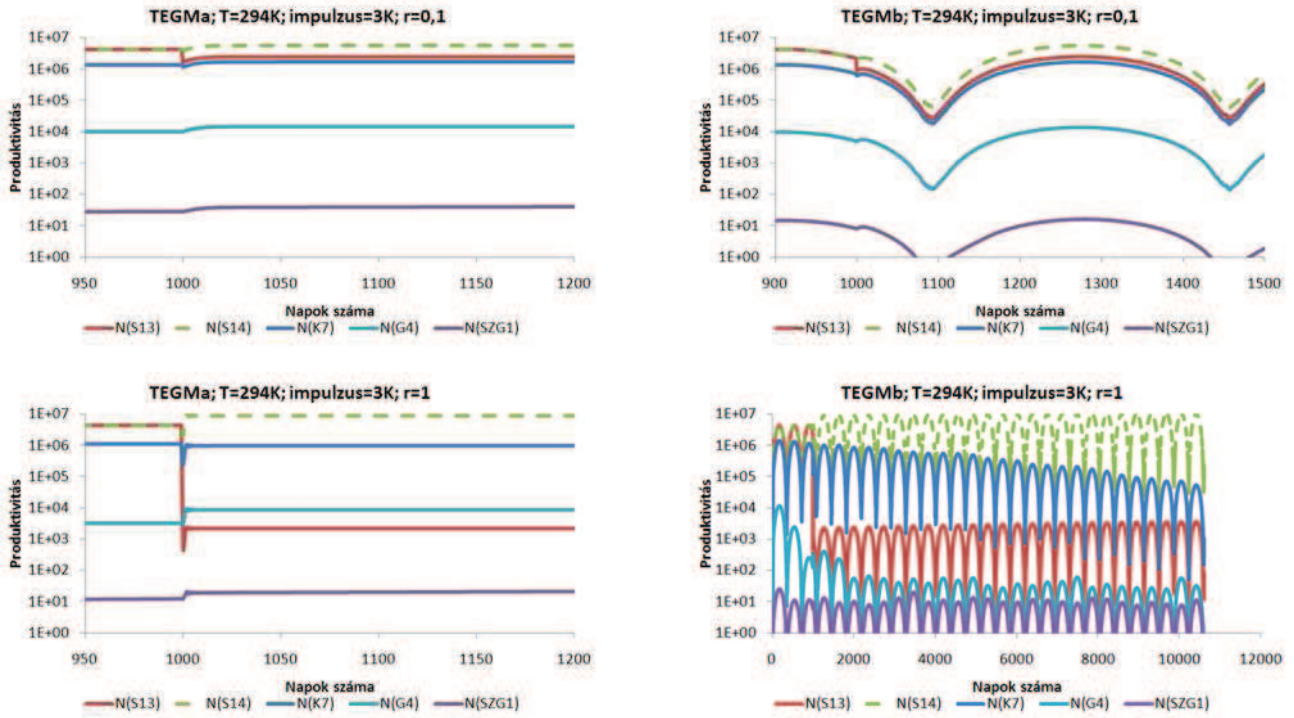
D-7. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 30K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K konstans hőmérsékleten)



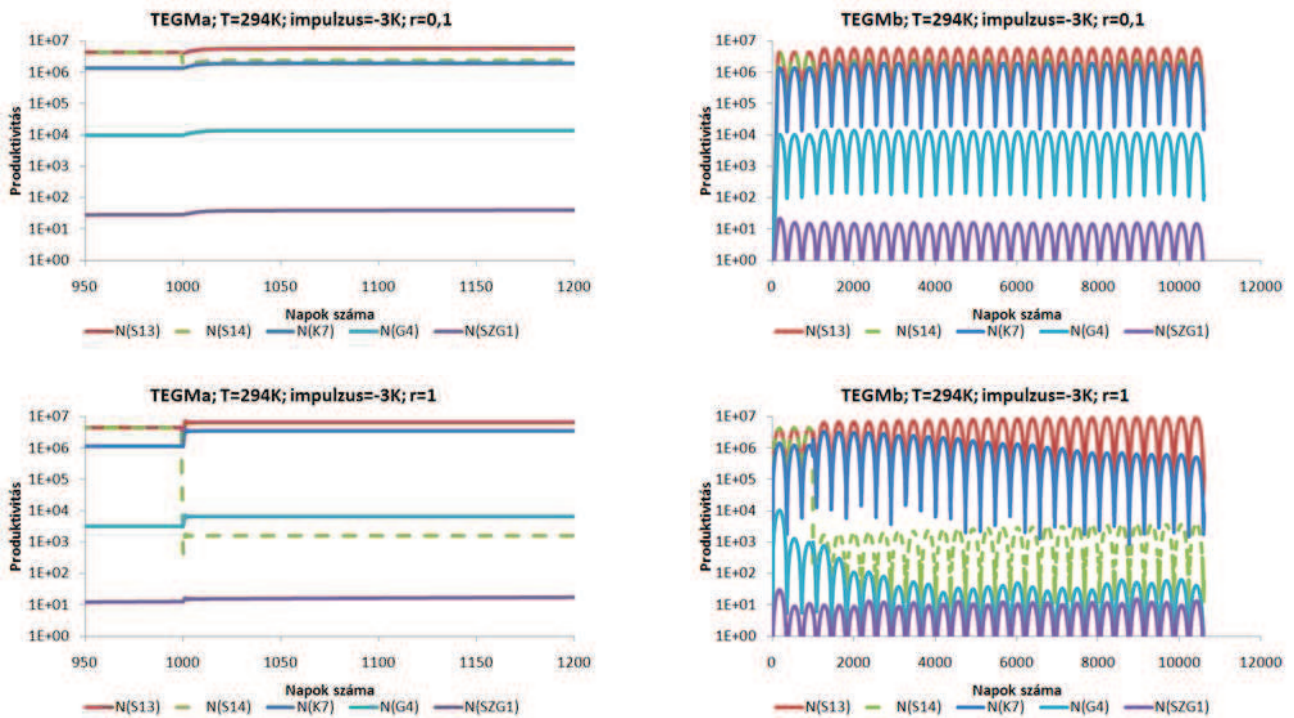
D-8. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 50K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K konstans hőmérsékleten)



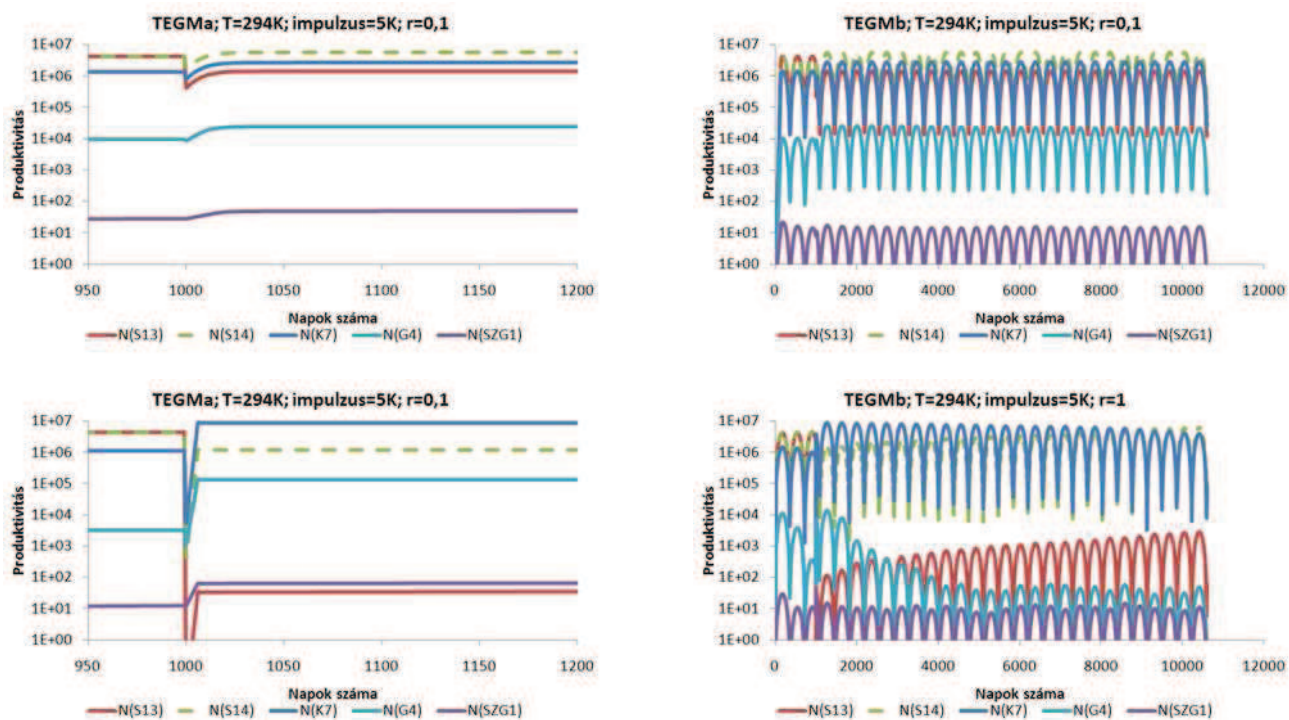
D-9. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 100K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K konstans hőmérsékleten)



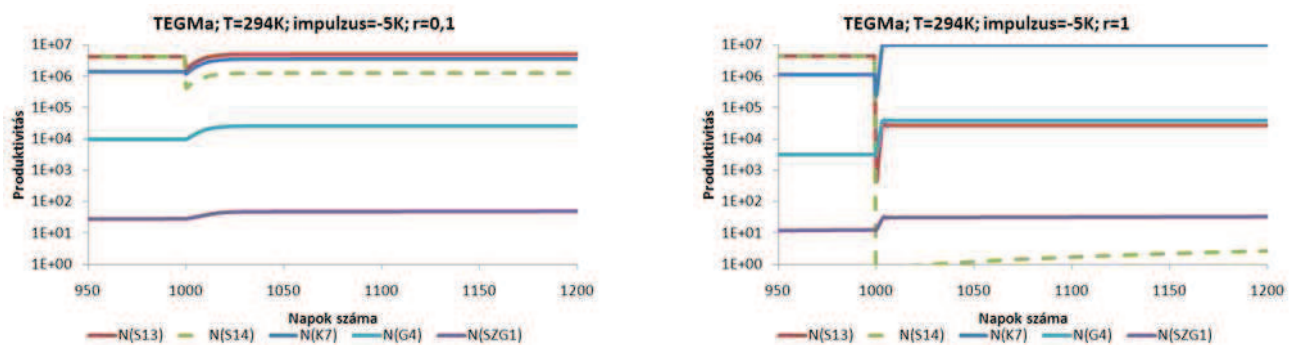
D-10. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 3K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K konstans hőmérsékleten)



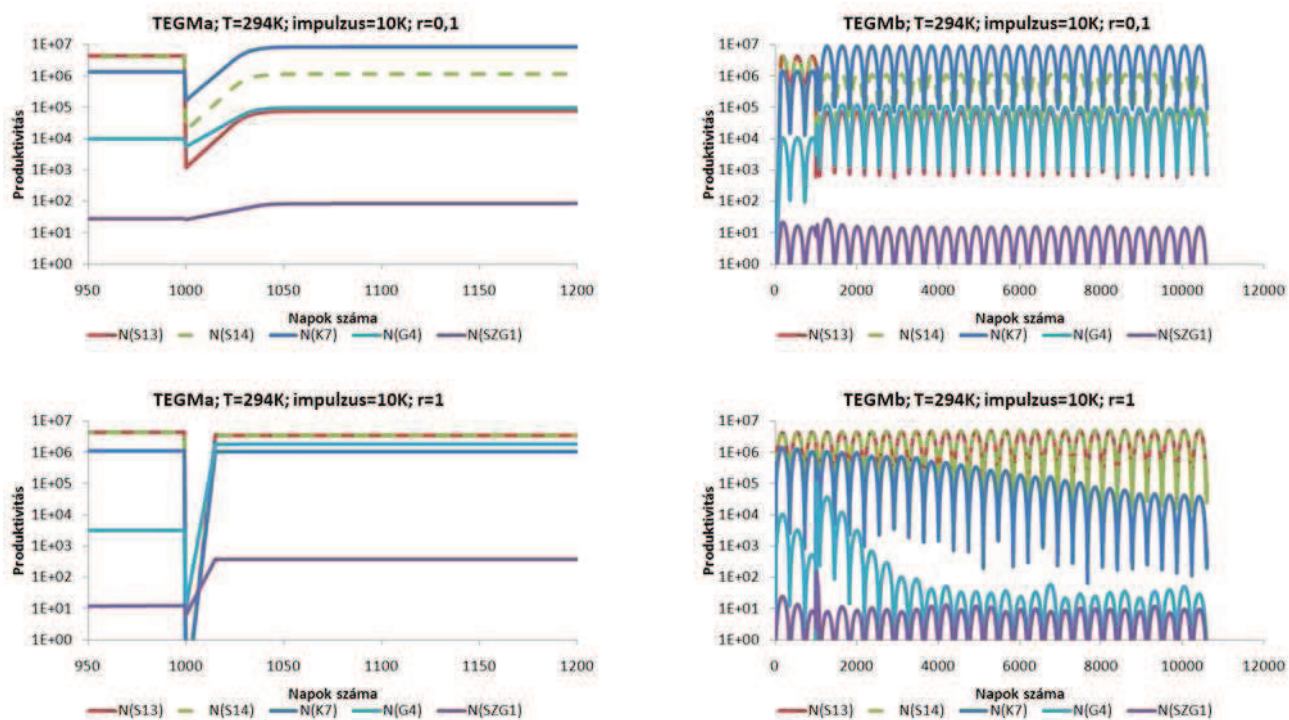
D-11. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő -3K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K konstans hőmérsékleten)



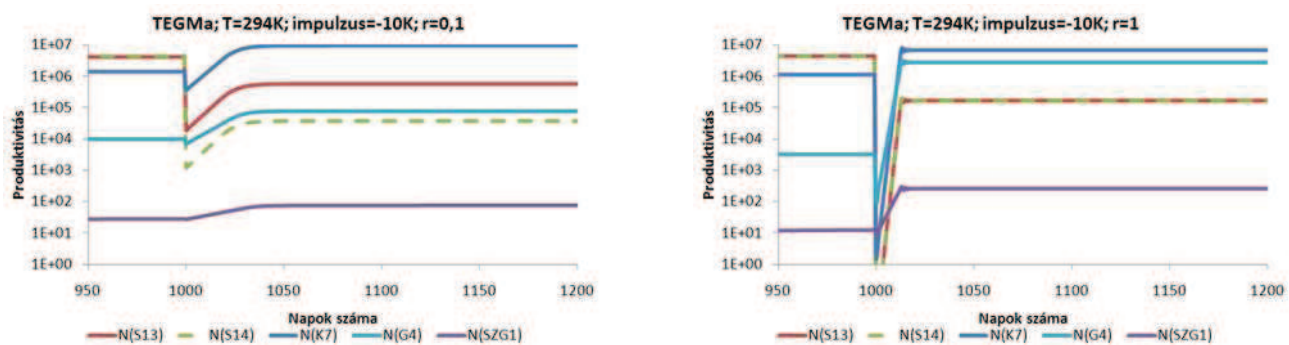
D-12. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 5K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K konstans hőmérsékleten)



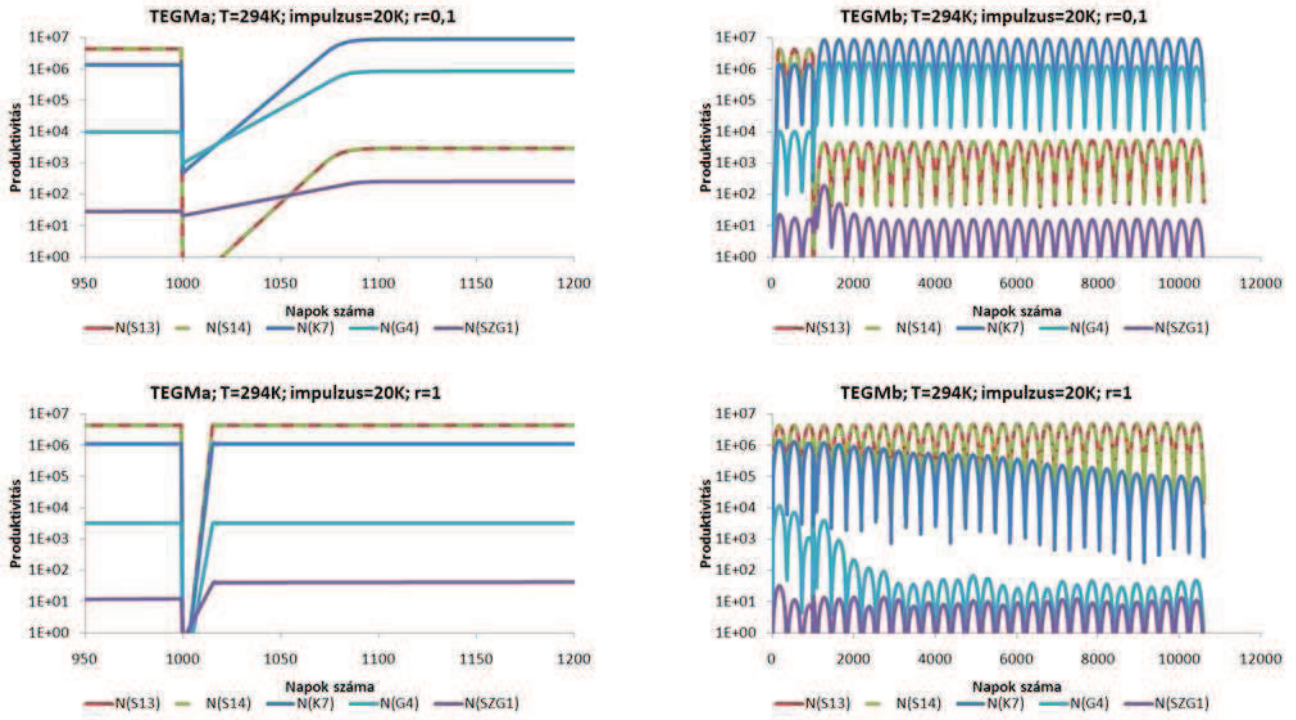
D-13. ábra TEGMa modellel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő -5K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K konstans hőmérsékleten)



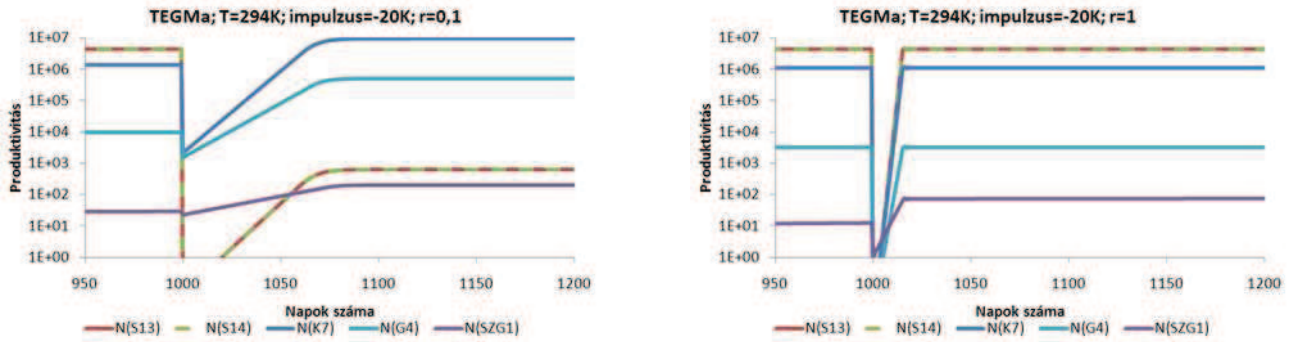
D-14. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 10K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K konstans hőmérsékleten)



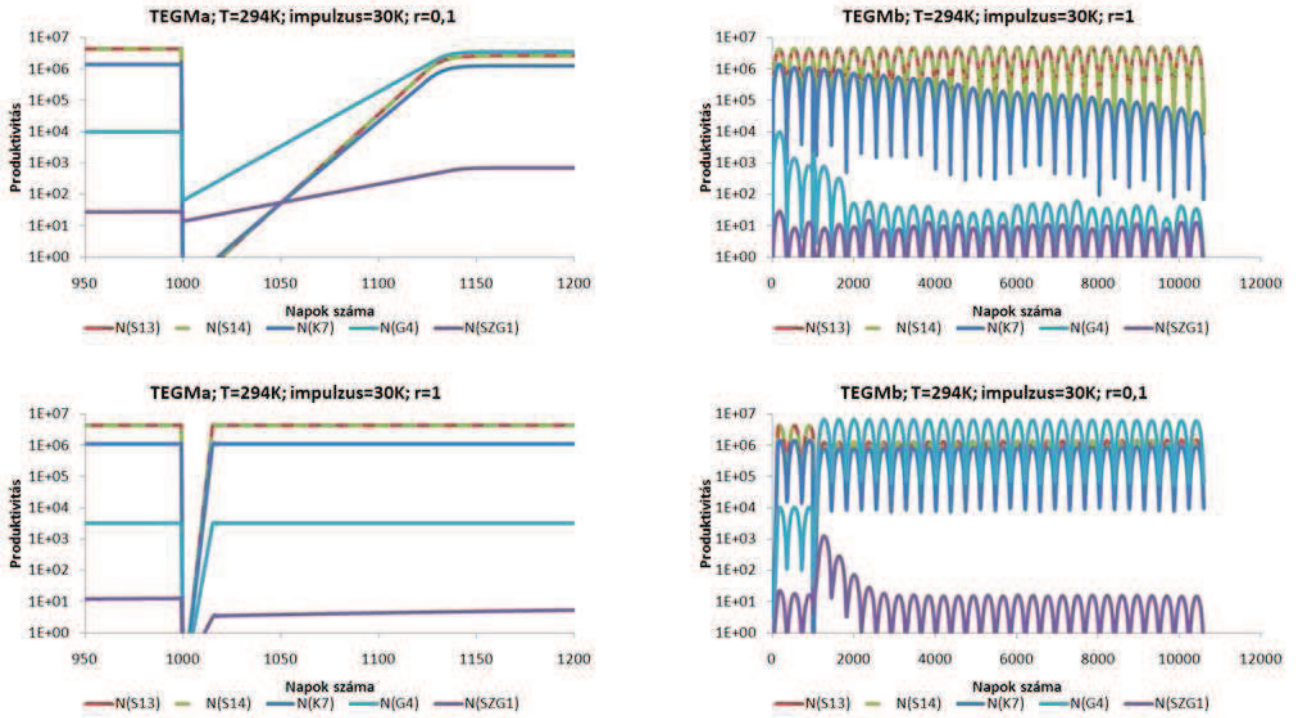
D-15. ábra TEGMa modellel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő -10K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K konstans hőmérsékleten)



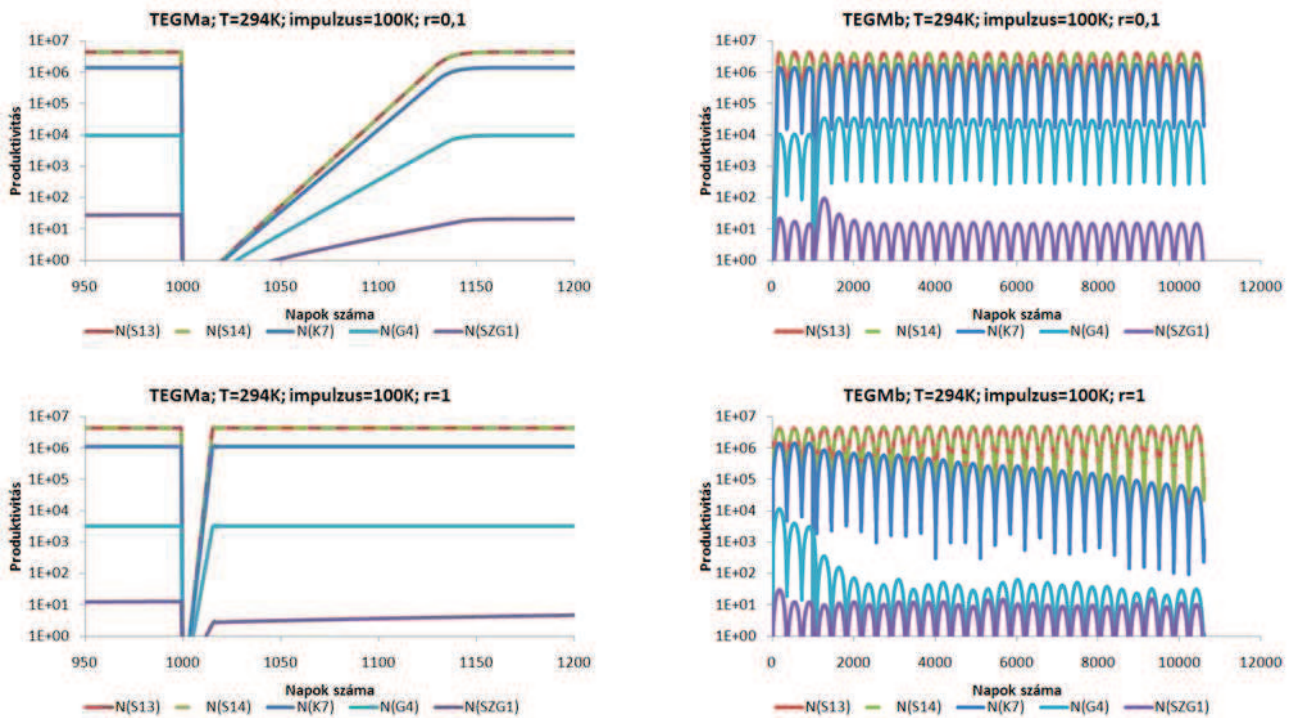
D-16. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 20K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K konstans hőmérsékleten)



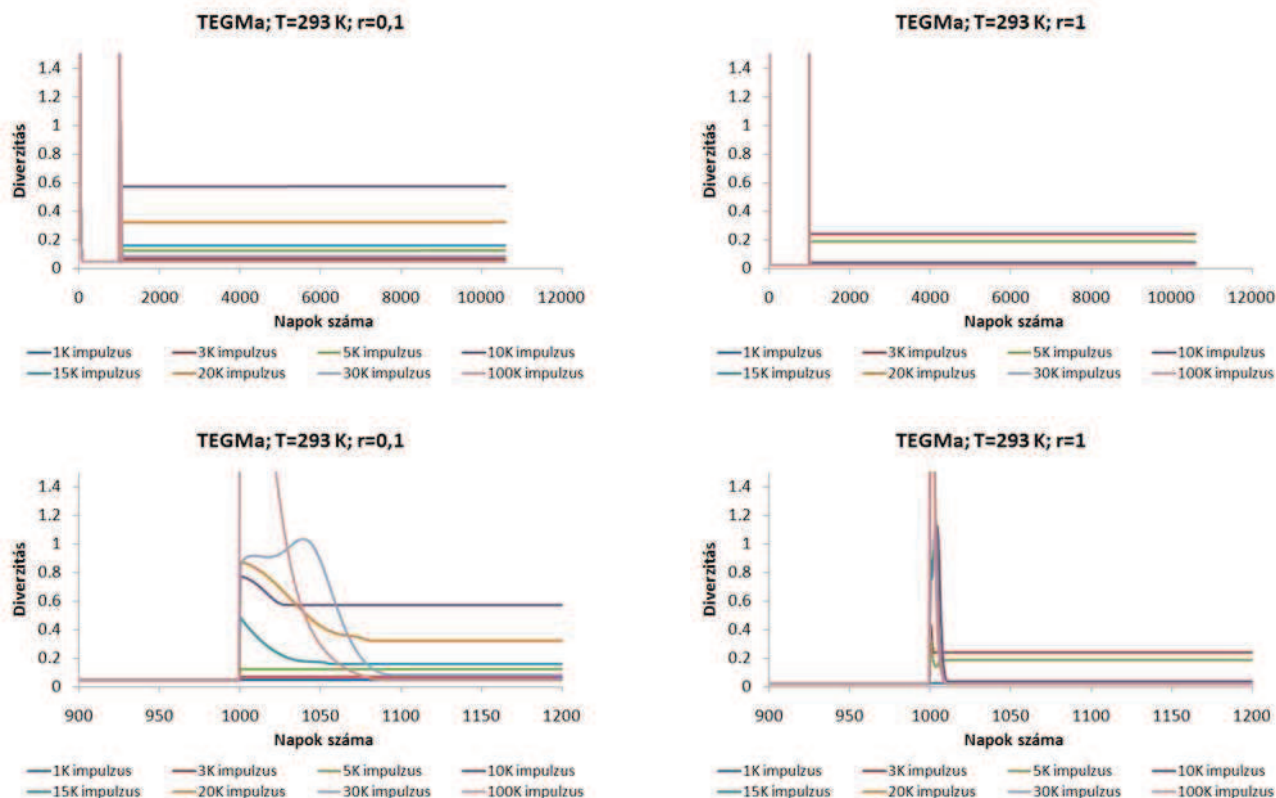
D-17. ábra TEGMa modellel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő -20K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K konstans hőmérsékleten)



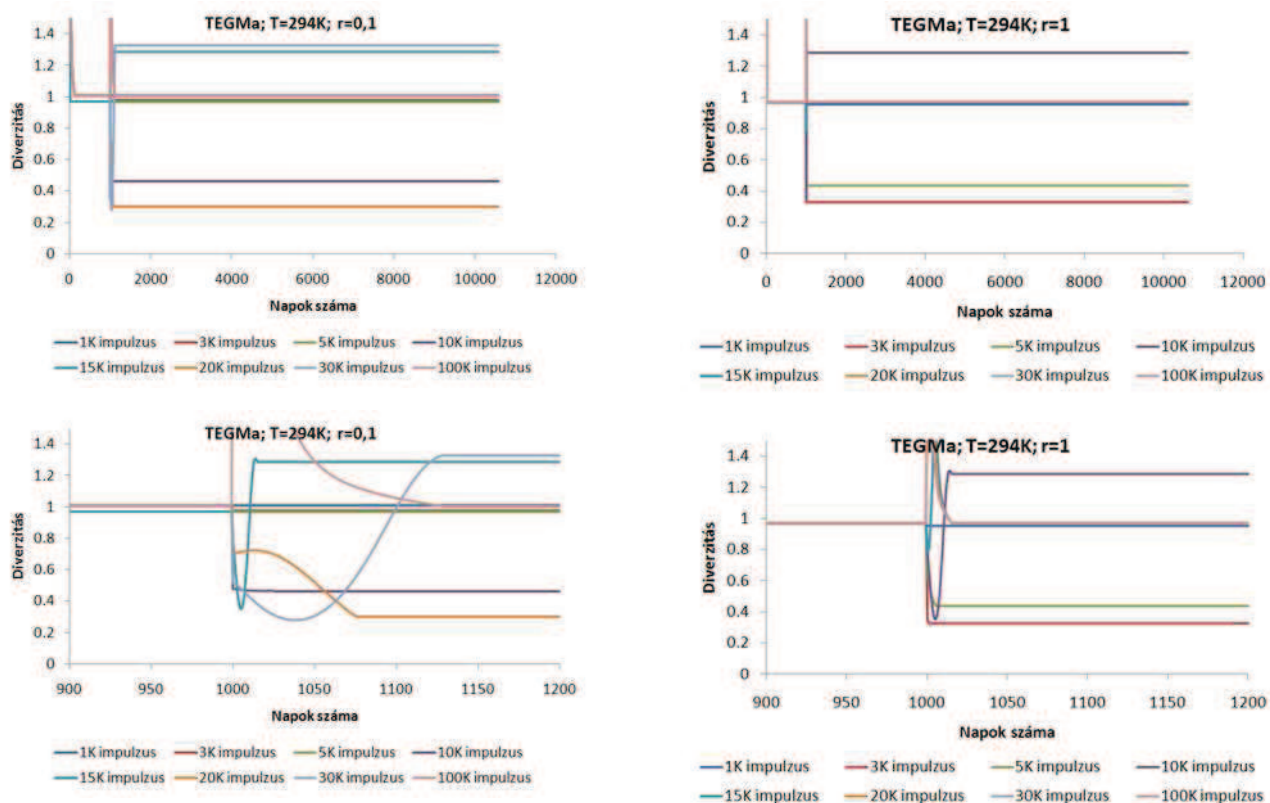
D-18. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 30K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K konstans hőmérsékleten)



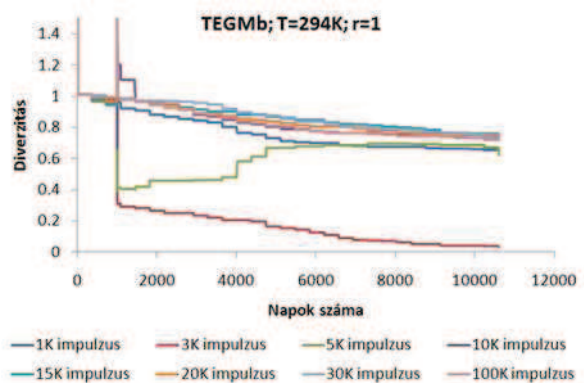
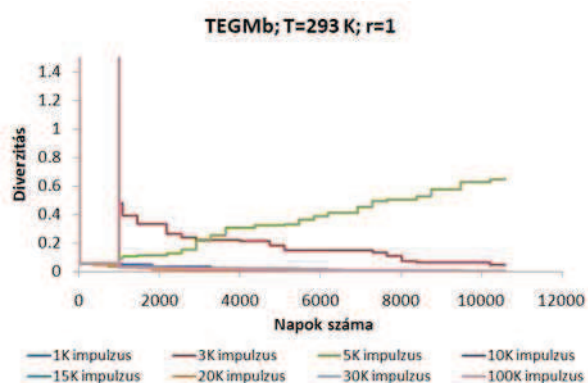
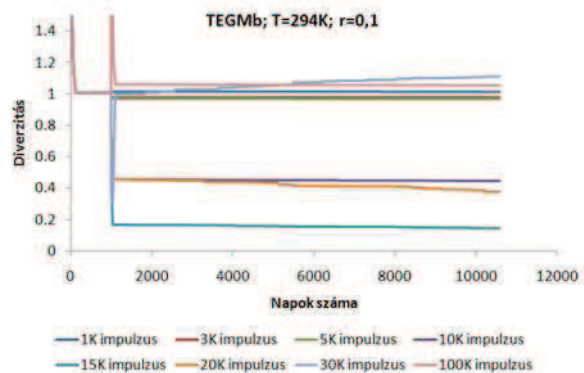
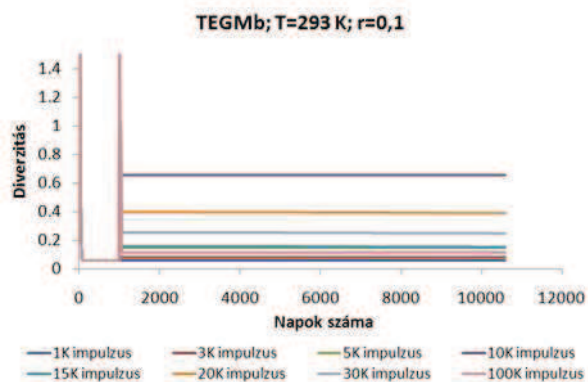
D-19. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 100K hőmérsékleti impulzus hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K konstans hőmérsékleten)



D-20. ábra TEGMa modellel végzett szimulációs kísérletek diverzitás értékei az 1001. napon történő különböző mértékű hőmérsékleti impulzusok hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K konstans hőmérsékleten)

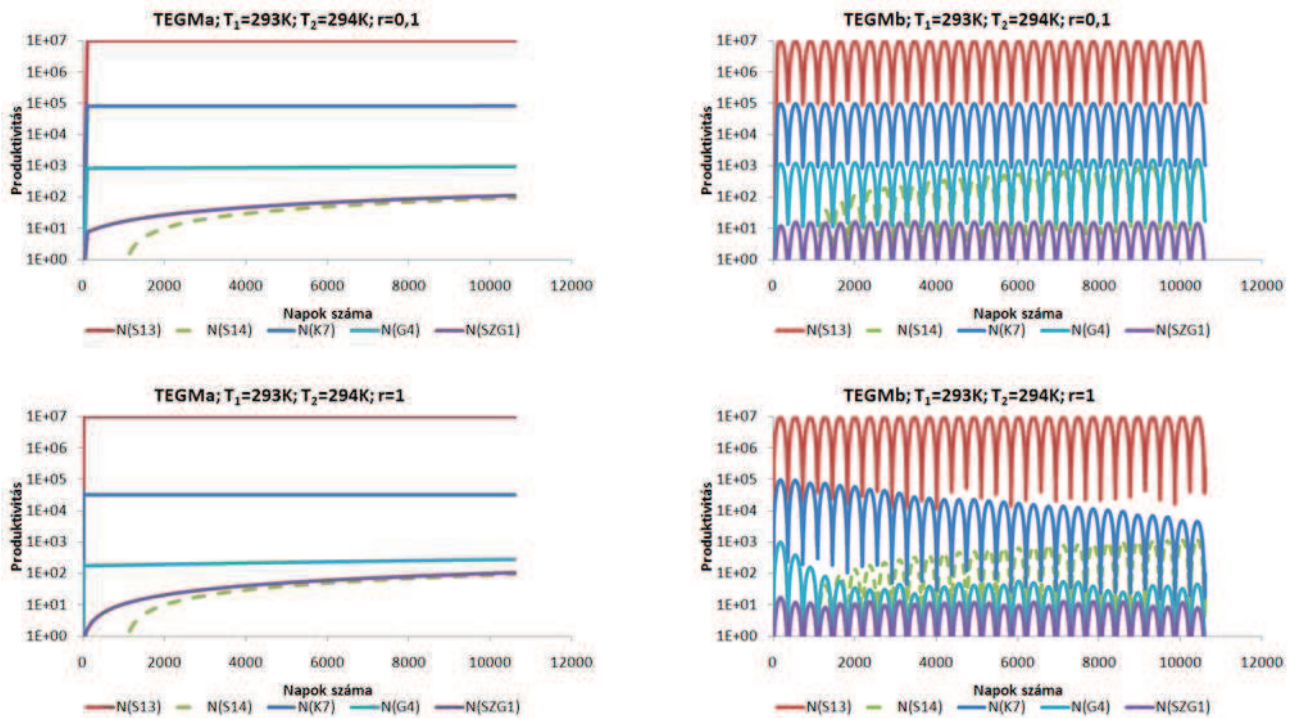


D-21. ábra TEGMa modellel végzett szimulációs kísérletek diverzitás értékei az 1001. napon történő különböző mértékű hőmérsékleti impulzusok hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K konstans hőmérsékleten)

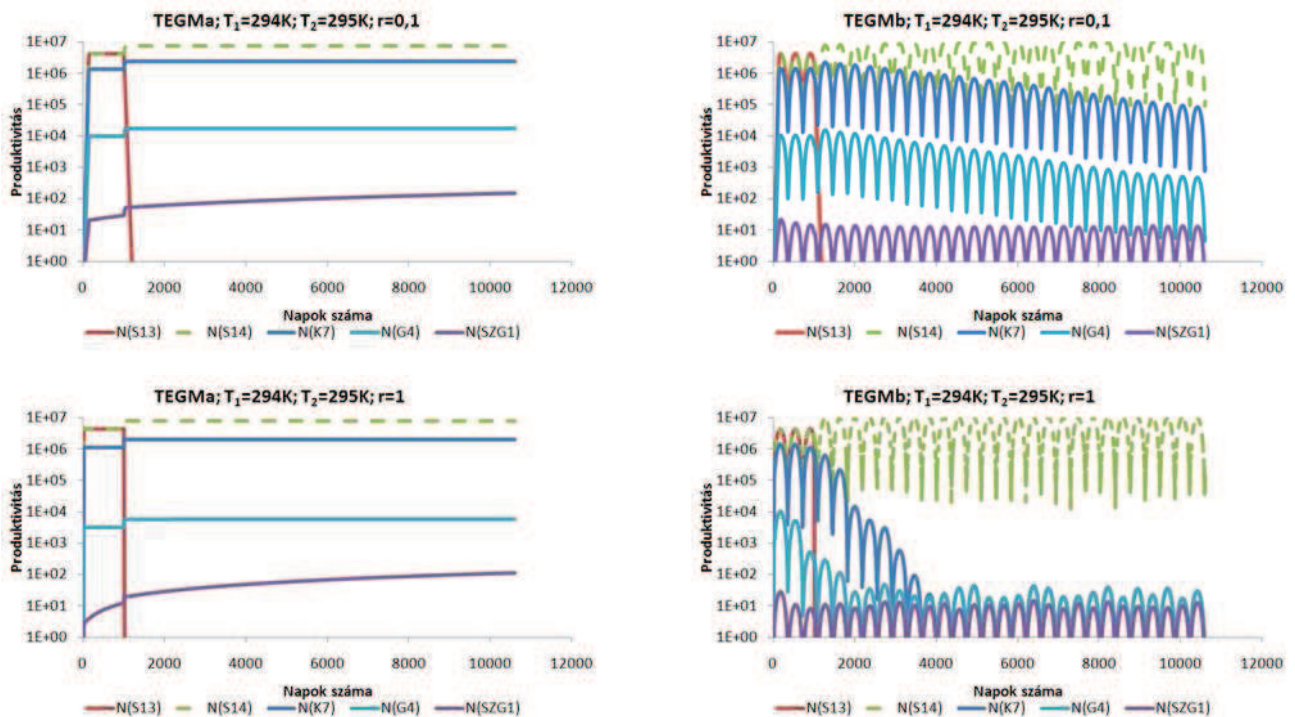


D-22. ábra TEGMB modellel végzett szimulációs kísérletek diverzitás értékei az 1001. napon történő különböző mértékű hőmérsékleti impulzusok hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K és 294 K konstans hőmérsékleteken)

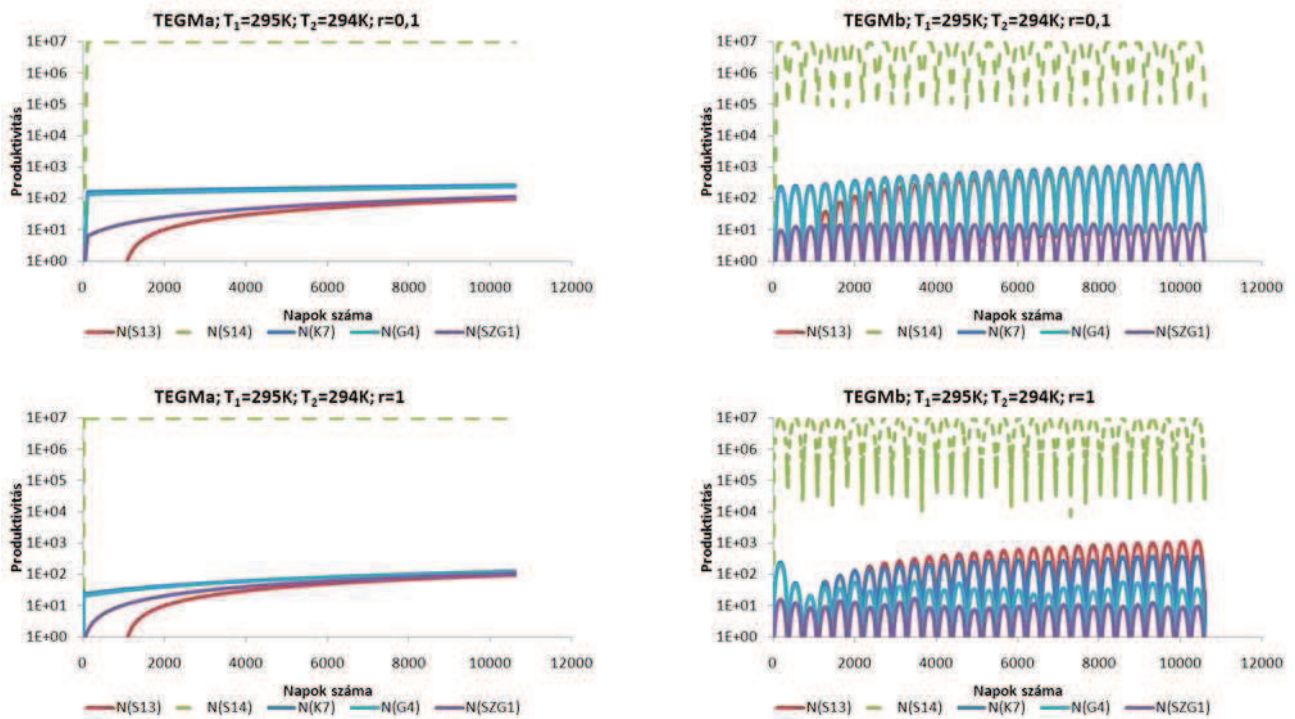
MELLÉKLET „E”: HŐMÉRSÉKLET UGRÁSOK HATÁSÁNAK VIZSGÁLATA AZ ÖKOSZISZTÉMA ÖSSZETÉTELÉRE



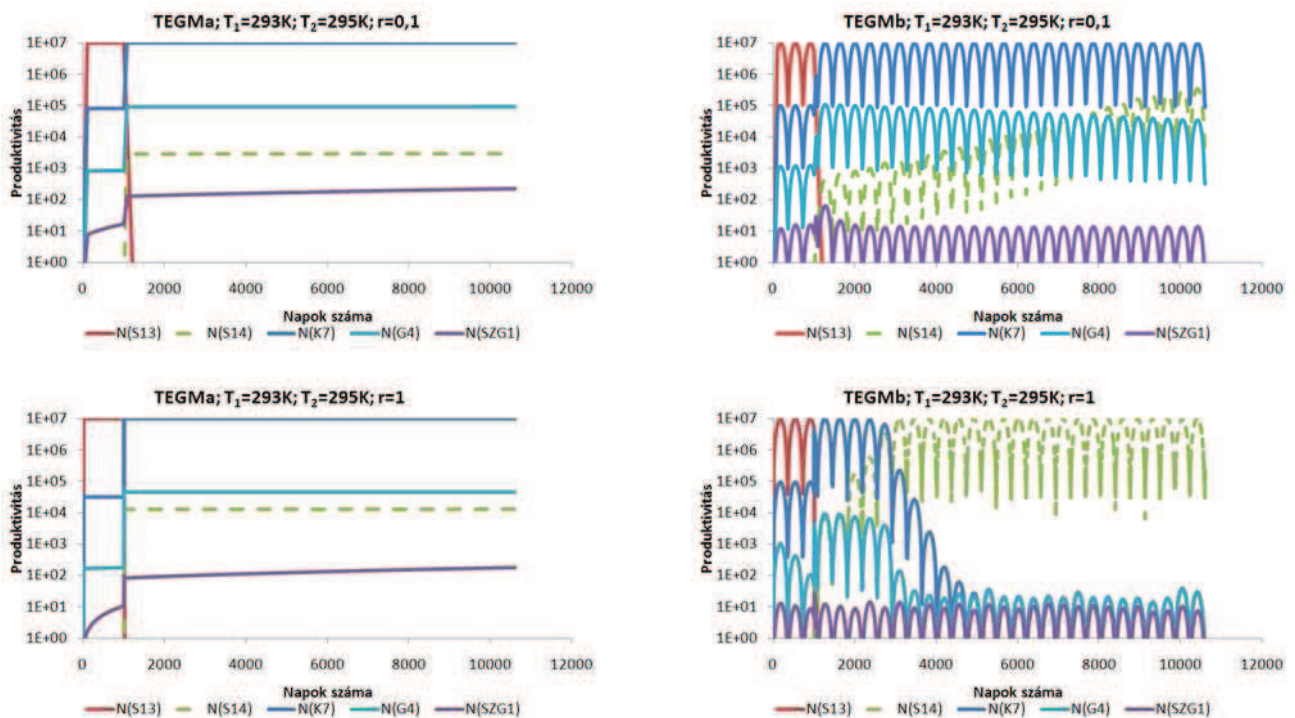
E-1. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 1 K hőmérsékletugrás hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K $\rightarrow$ 294 K konstans hőmérsékletre történő ugrás során)



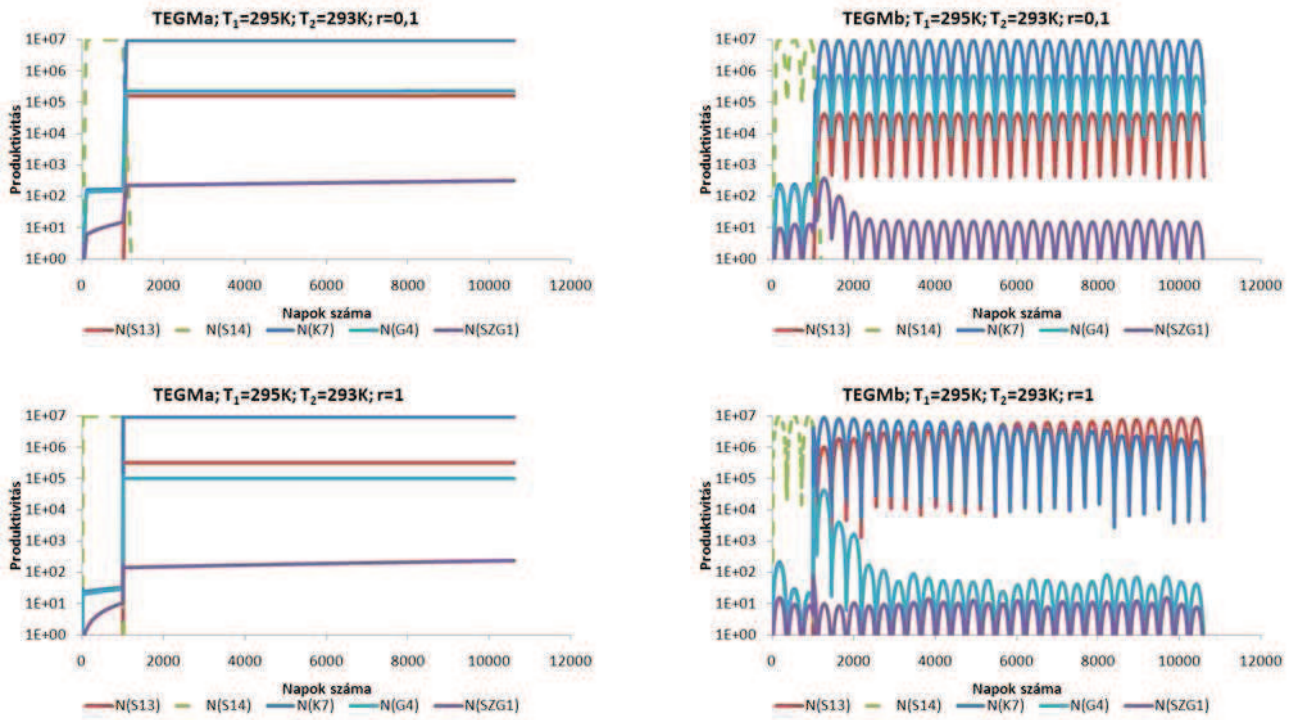
E-2. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 1 K hőmérsékletugrás hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (294 K $\rightarrow$ 295 K konstans hőmérsékletre történő ugrás során)



E-3. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 1 K hőmérsékletugrás hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (295 K $\rightarrow$ 294 K konstans hőmérsékletre történő ugrás során)

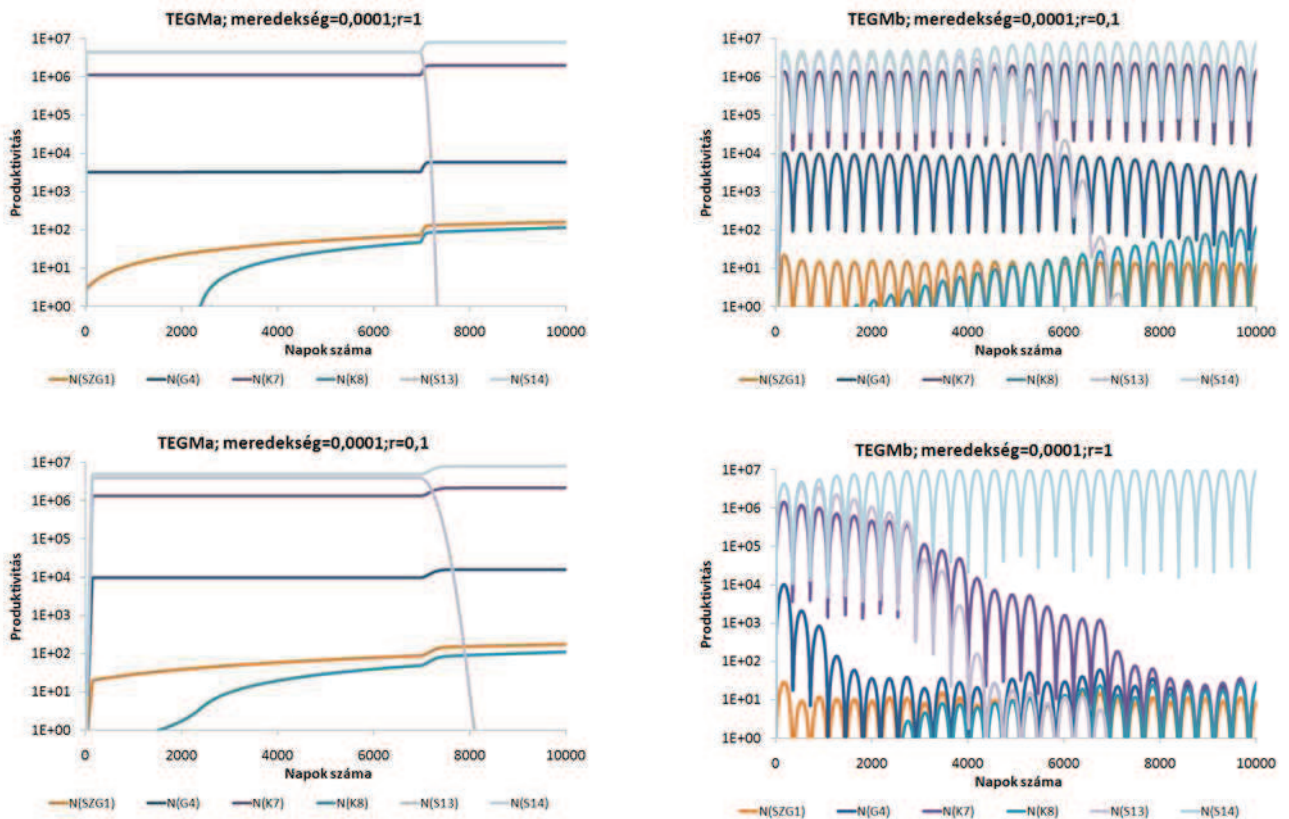


E-4. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 2 K hőmérsékletugrás hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (293 K $\rightarrow$ 295 K konstans hőmérsékletre történő ugrás során)

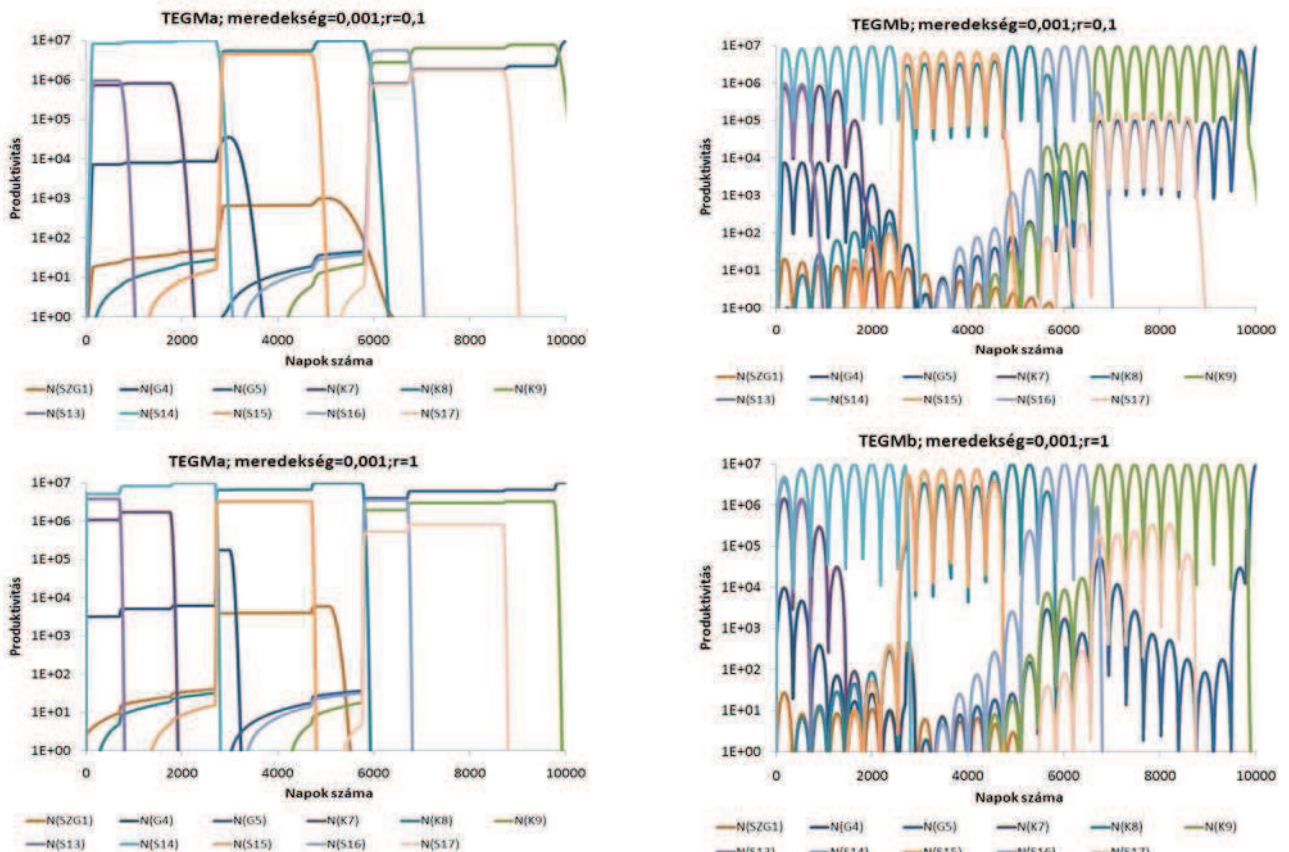


E-5. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei az 1001. napon történő 2 K hőmérsékletugrás hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (295 K→293 K konstans hőmérsékletre történő ugrás során)

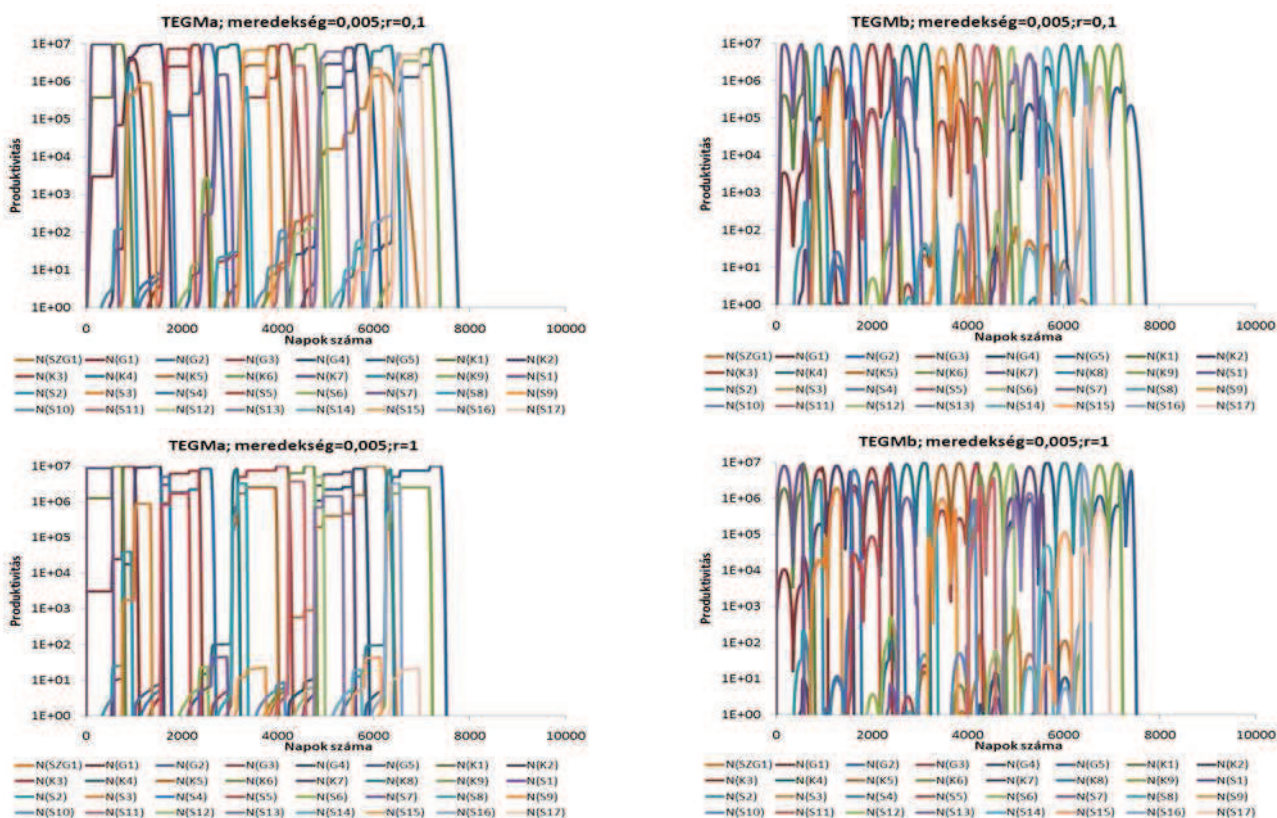
MELLÉKLET „F”: LINEÁRIS HŐMÉRSÉKLETI MINTÁZAT HATÁSÁNAK VIZSGÁLATA



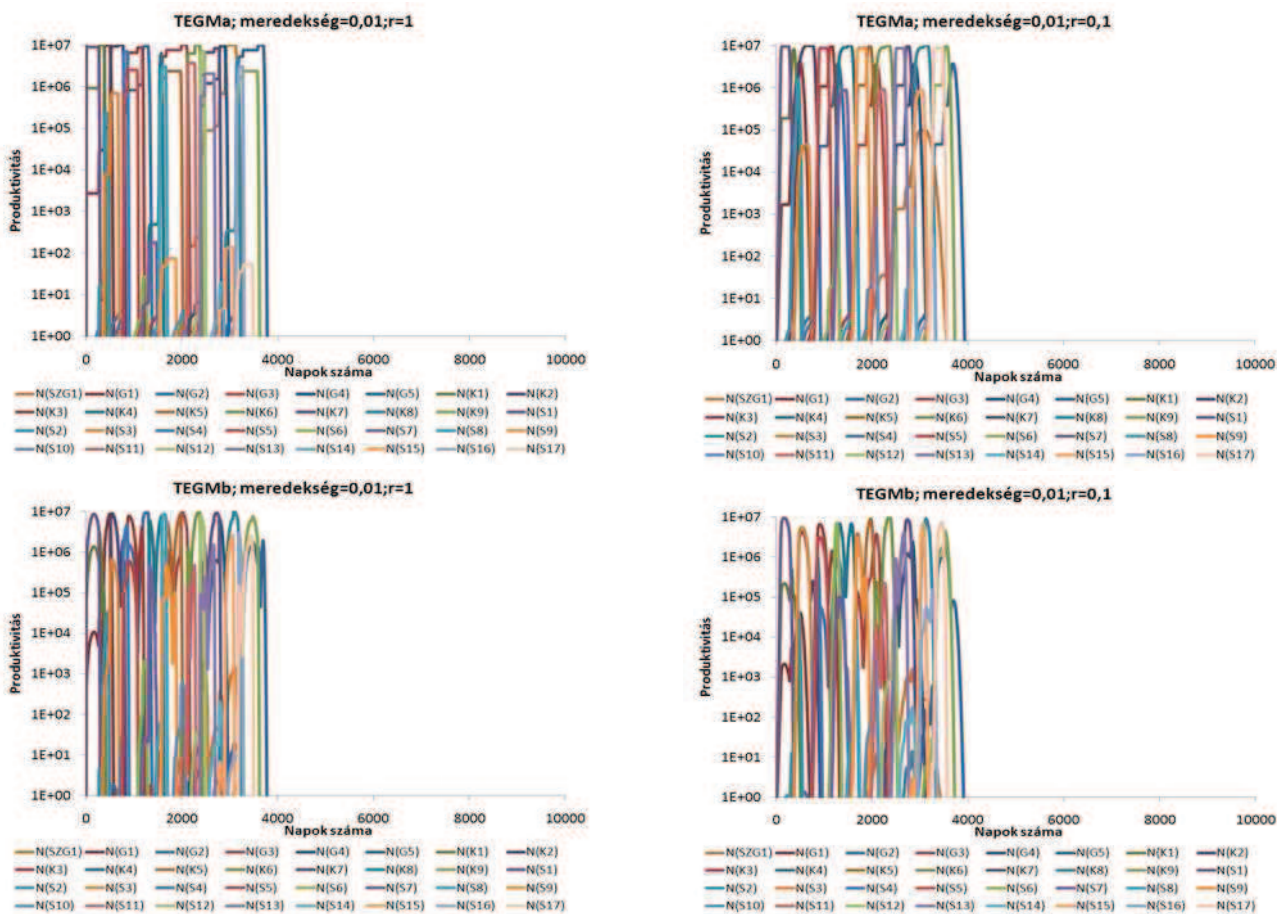
F-1. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei a lineárisan emelkedő hőmérséklet hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (meredekség=0,0001K/nap)



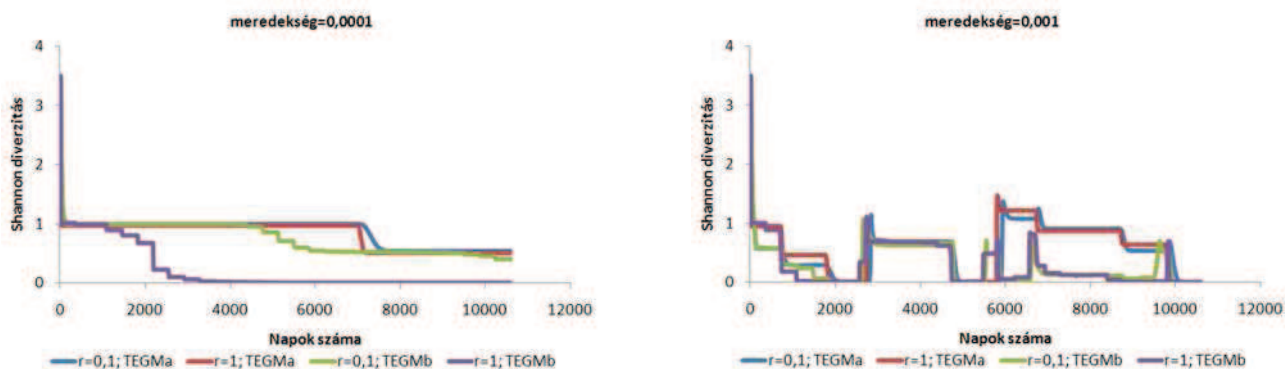
F-2. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei a lineárisan emelkedő hőmérséklet hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (meredekség=0,001K/nap)



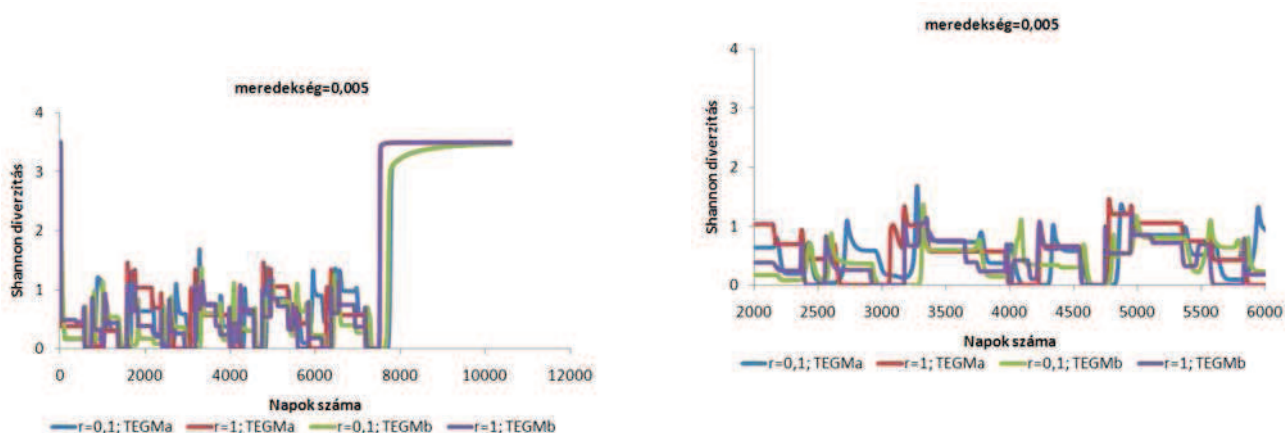
F-3. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei a lineárisan emelkedő hőmérséklet hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (meredekség=0,005K/nap)



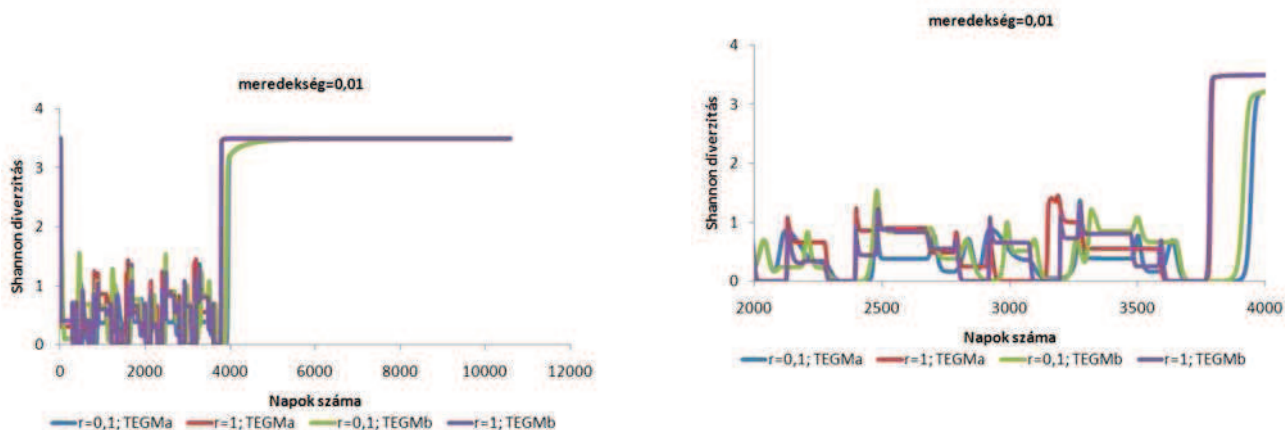
F-4. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményei a lineárisan emelkedő hőmérséklet hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (meredekség=0,01K/nap)



F-5. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményeiből számított diverzitás értékek alakulása a lineárisan emelkedő hőmérséklet hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (meredekség=0,0001K/nap és 0,001K/nap)



F-6. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményeiből számított diverzitás értékek alakulása a lineárisan emelkedő hőmérséklet hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (meredekség=0,005K/nap, kétféle léptékben)

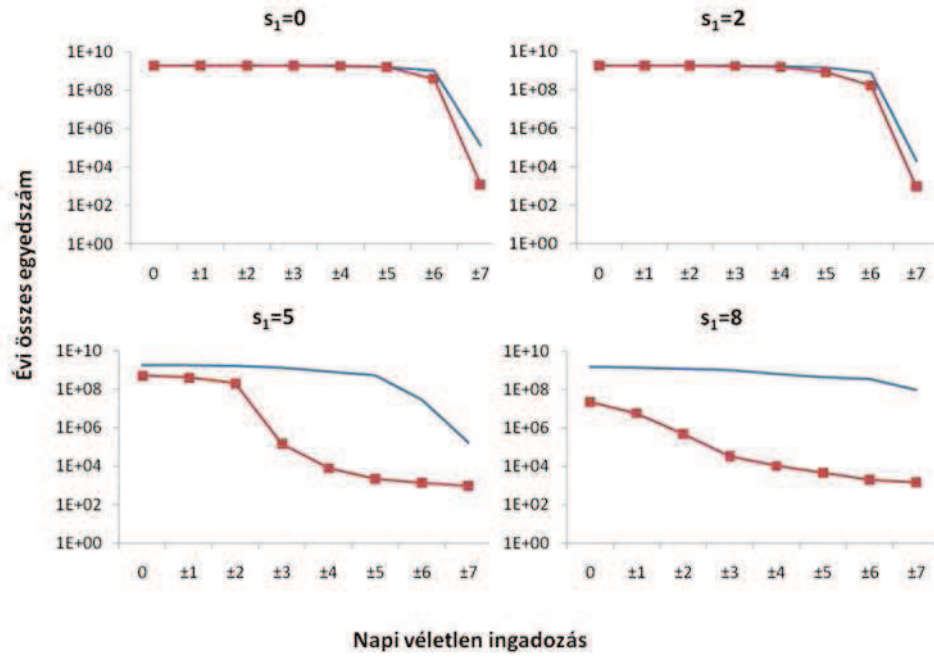


F-7. ábra TEGMa és TEGMb modellekkel végzett szimulációs kísérletek eredményeiből számított diverzitás értékek alakulása a lineárisan emelkedő hőmérséklet hatására a lassabb és a gyorsabb szaporodási képességgel jellemzett ökoszisztémára (meredekség=0,01K/nap, kétféle léptékben)

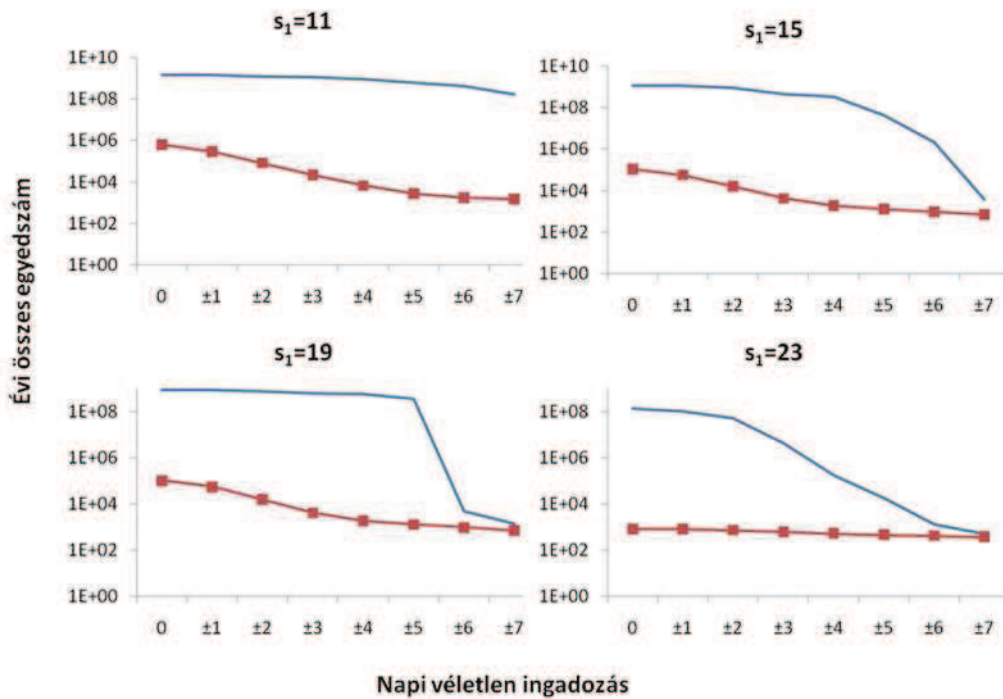
MELLÉKLET „G”: NAPOK KÖZÖTTI VÉLETLEN INGADOZÁSOK VIZSGÁLATA

G-1. táblázat: Szinusz függvény szerinti hőmérséklet ingadozások eredményei (r=1 esetben, TEGMb modell)

s ₁	s ₄	zaj	Forráskihasználás	Domináns faj
15	278	0	0,52	sok
15	278	±1	0,496	sok
15	278	±4	0,2266	G4
15	278	±7	0,001	SZG1
15	284	0	0,59	sok
15	284	±4	0,12	K8 és SZG1
15	284	±6	0,003	G1 és SZG1
15	290	0	0,64	sok
15	290	±4	0,16	G5 és G2
15	290	±7	0,004	SZG0
19	278	0	0,46	K6, K7, G4, K1, K8
19	278	±4	0,152	K8, SZG1, G4
19	278	±7	0,002	SZG1
22,5	284	0	0,097	K9, K1, G5
22,5	284	±4	0,003	G5, G1, K1
22,5	284	±6	0	G1
2	284	0	0,996	G3, S8, K4, S7, K5
2	284	±4	0,945	G3, K4
2	284	±7	0,0002	G3
8	284	0	0,788	S12, K6, K4
8	284	±4	0,35	G2, G3, G4
8	284	±9	0,0001	SZG0, néhány évben SZG1
15	273	0	0,59	sok
15	273	±4	0,274	G3, K6
15	273	±6	0,006	G3
15	296	0	0,159	K9, K7, S12
15	296	±4	0,023	G3, K4
15	296	±5	0	G3
15	303	0	0,075	sok
15	303	±2	0,046	sok
15	303	±4	0,041	SZG1, K6, G4
15	303	±7	0,004	SZG1
15	315	0	0,018	G5, K9
15	315	±4	0,015	G5, K9
15	315	±6	0,003	G5



G-1. ábra Évi összes egyedszám értéke szinuszos hőmérsékleti függvény alacsony amplitúdójú beállításai esetén a napi véletlen ingadozás függvényében (a négyszöggel jelölt ábrák az $r=0,1$ lassabb folyamatra és a nem jelöltek a gyorsabb folyamatra utalnak, TEGMb modell)



G-2. ábra Évi összes egyedszám értéke szinuszos hőmérsékleti függvény magas amplitúdójú beállításai esetén a napi véletlen ingadozás függvényében (a négyszöggel jelölt ábrák az $r=0,1$ lassabb folyamatra és a nem jelöltek a gyorsabb folyamatra utalnak, TEGMb modell)

G-2. táblázat: Domináns fajok jelenléte lineáris hőmérsékleti mintázatok esetén (TEGMB modell)

Meredekség	r	Zaj [K]	Domináns fajok	Meredekség	r	Zaj [K]	Domináns fajok
0,0001	1	0	S1,K1, G1	0,005	1	0	S1-S8, K1-K4, G1, G2
0,0001	0,1	0	S1,K1, G1	0,005	0,1	0	S1-S8, K1-K4, G1, G2
0,0001	1	±2	G1, K1	0,005	1	±2	K1-K4, G1-G3
0,0001	0,1	±2	K1, G1	0,005	0,1	±2	K1-K4, G1-G3
0,0001	1	±5	G1	0,005	1	±5	G1, SZG0, G3
0,0001	0,1	±5	G1	0,005	0,1	±5	G1, SZG0, G2,G3
0,0001	1	±8	-	0,005	1	±8	SZG0
0,0001	0,1	±8	-	0,005	0,1	±8	SZG0
0,001	1	0	S1, K1, S2, G1	0,01	1	0	S, K,G
0,001	0,1	0	S1, K1, S2, G1	0,01	0,1	0	S, K,G
0,001	1	±2	K1, G1	0,01	1	±2	K1-K8, G1-G5
0,001	0,1	±2	K1, G1	0,01	0,1	±2	K1-K8, G1-G5
0,001	1	±5	G1	0,01	1	±5	G1, SZG0, SZG1, G5
0,001	0,1	±5	G1	0,01	0,1	±5	G1, G2, SZG0, G4, SZG1, G5
0,001	1	±8	-	0,01	1	±8	SZG0, SZG1
0,001	0,1	±8	-	0,01	0,1	±8	SZG0, SZG1