

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Eva Neuwirthová

Alokace uhlíku u stálezelených a opadavých temperátních dřevin při zvýšené koncentraci CO₂
a O₃

Carbon allocation in evergreen and deciduous temperate tree species under the elevated
concentration CO₂ and O₃

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Zuzana Lhotáková, Ph.D.

Praha, 2013

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Mělníce, 14.5.2013

Podpis

Poděkování

V první řadě bych ráda poděkovala své školitelce prof. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D. za podnětná vyjádření a velice inspirativní rady. Dále bych chtěla vyjádřit velký dík své konzultantce, Mgr. Zuzaně Lhotákové, Ph.D. za cenné a přínosné rady, trpělivost, neustálou podporu a optimismus, kterým mě po dobu mého psaní naplňovala. Také děkuji své mamince za péči a připomínky při stylistických a jazykových opravách. A v neposlední řadě děkuji všem blízkým, kteří ochotně naslouchali a podporovali mě.

Abstrakt

V následujících letech se očekává nadále zvyšování atmosférické koncentrace CO₂ a přízemního, troposférického ozonu O₃. Tyto změny jsou z velké části zapříčiněny antropogenní činností a mají značný vliv nejen na rostliny, ale i na celkové klima na Zemi. Při změně koncentrací těchto plynů v prostředí se mění i fyziologické procesy v rostlinách, které se účastní asimilace uhlíku a předcházejí jeho alokaci v rostlinných orgánech. Lesní dřeviny představují významné zásobníky uhlíku a změny v alokaci uhlíku mohou ovlivnit jejich schopnost sinků v celkovém koloběhu uhlíku.

Zvýšená koncentrace CO₂ v atmosféře má vliv na celou řadu fyziologických procesů: zvyšuje se obvykle rychlost fotosyntézy, snižuje rychlost fotorespirace - tím může nastat i zvýšené ukládání uhlíku do rostlinné biomasy. Ukládání uhlíku do sinků je zprostředkováno přes asimilační orgány, které jsou vyšší koncentrací přízemního O₃ narušovány. Ozon je pro rostliny toxický a dřeviny díky jejich dlouhověkosti jsou vystaveny dlouhodobému opakovanému působení O₃.

Jak budou rostliny na zvýšené koncentrace plynů CO₂ a O₃ reagovat, je nejčastěji zjišťováno na zástupcích typických evropských temperátních dřevin, což je listnatý buk (*Fagus sylvatica*) a jehličnatý smrk (*Picea abies*). Cílem práce bylo shrnout poznatky o činnosti zvýšené koncentrace plynů CO₂ a O₃ působících jednotlivě i v interakci na fyziologické procesy spojené s alokací a ukládáním uhlíku u smrku a buku.

Klíčová slova: zvýšená koncentrace CO₂, troposférický O₃, ukládání uhlíku, klimatická změna, dřeviny

Abstract

An ongoing increase in atmospheric CO₂ concentrations and tropospheric O₃ is expected in coming years. These changes are mostly caused by anthropogenic activities and influence remarkably not only plants but the climate on the Earth. Physiological processes in plants determining carbon assimilation and allocation in plant organs are changing in a consequence of variations of these gases in the environment. Tree species represent important C pools and changes in C allocation may affect their sink capability in the global C cycle.

Increased CO₂ concentration in the atmosphere often leads to increased rate of photosynthesis lowered photorespiration what in turn may lead to enhanced C storage in plant biomass. The C storage into sinks is mediated through the assimilation organs, which are disturbed by O₃. Ozone is toxic to plants and trees are due to their longevity exposed to ozone influence repeatedly for long term.

The response to increased CO₂ and O₃ concentrations, is the most commonly investigated on two typical representatives of European temperate species: deciduous European beech (*Fagus sylvatica* L.) and coniferous Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) The aim of the present review was to summarize the knowledge about the effects of increased concentrations of CO₂ and O₃ acting separately or in interaction on physiological processes connected with C allocation and storage by spruce and beech.

Key words: elevated CO₂ concentration, tropospheric O₃, carbon allocation, climate change, tree species

Obsah

Abstrakt	4
Abstract	5
Obsah	6
Seznam použitých zkratk	7
1. Úvod	8
2. Vliv zvýšené koncentrace CO ₂ na fotosyntézu u <i>P. abies</i> a <i>F. sylvatica</i>	11
2.1. Obsah a vlastnosti enzymu rubisco	13
2.2. Obsah dusíku a vybraných metabolitů v biomase	14
2.3. Vliv zvýšené koncentrace CO ₂ na vodivost průduchů <i>P. abies</i> a <i>F. sylvatica</i>	15
2.4. Růst při zvýšené koncentraci CO ₂	17
3. Dynamika ukládání uhlíku při zvýšené koncentraci CO ₂ u <i>F. sylvatica</i> a <i>P. abies</i> na úrovni ekosystému	19
4. Vliv zvýšené koncentrace O ₃ na rostliny	22
4.1. Vliv zvýšené koncentrace O ₃ na vybrané metabolity a fotosyntézu u <i>P. abies</i> a <i>F. sylvatica</i>	23
4.1.1. Vliv zvýšené koncentrace O ₃ na vodivost průduchů <i>P. abies</i> a <i>F. sylvatica</i>	24
4.2. Obsah ¹³ C a N při zvýšené koncentraci O ₃	24
4.3. Růst při zvýšené koncentraci O ₃	26
5. Současné působení zvýšené koncentrace CO ₂ a O ₃ na rostliny	27
5.1. Vliv zvýšené koncentrace CO ₂ a O ₃ na fotosyntézu u <i>P. abies</i> a <i>F. sylvatica</i>	27
5.2. Alokace izotopu ¹³ C a ¹⁸ O při zvýšené koncentraci CO ₂ a O ₃	30
6. Sezónní dynamika ukládání uhlíku	33
Závěr:	35
Seznam zdrojů a použité literatury:	37

Seznam použitých zkratek

A(max) - fotosyntetická kapacita

g(l) -Vodivost průduchů

(NEC) - čistý ekosystémový tok-(net ecosystem CO₂ flux

[CO₂] - Koncentrace CO₂

[O₃] - Koncentrace O₃

¹³C - stabilní izotop uhlíku

¹⁸O - stabilní izotop kyslíku

C_a - koncentrace CO₂ v atmosféře

C_i - koncentrace CO₂ v podprůduchových dutinách

IPCC - Mezivládní panel pro změnu klimatu (The Intergovernmental Panel on Climate Change)

ppb – miliardtina, jednotka koncentrace; („parts per billion“; 10⁻⁹)

ppm – miliontina, jednotka koncentrace; („parts per milion“; 10⁻⁶) 1 ppm odpovídá 1 μ mol mol⁻¹

WUE - účinnost využití vody („water use efficiency“)

δ¹³C - poměrná hodnota obsahu izotopu ¹³C

δ¹⁸O - Poměrná hodnota obsahu izotopu ¹⁸O

1.Úvod

Rostliny obecně a zejména lesní ekosystémy hrají významnou roli v globálním koloběhu uhlíku. Uhlík má zastoupení v suché biomase rostlin 40%. Lesy působí jako obrovská zásobárna uhlíku – v lesních ekosystémech je uloženo až 50% terestrického uhlíku. Lesy tedy fungují jako možné sinky k zabudování vzdušného CO₂ do biomasy. Největší množství uhlíku je zabudováno v boreálních lesech, je to až 559 Gt C na ploše 13,7 10⁶ km². Poté v tropických lesích s množstvím 428 Gt C a plochou 17,6 10⁶ km² a temperátních lesích s plochou 10,4 10⁶ km² obsahují 159 Gt C (House et al. 2002). Uhlík je nepostradatelný pro rostliny jako substrát pro fotosyntézu a je základním kamenem pro živé organismy na Zemi. Rostliny a jejich fotosyntéza jsou nesmírně důležité i pro nás, protože představují jeden z nejjednodušších a nejdostupnějších způsobů přeměny světelné energie na energii chemickou. Rostliny tak představují většinou jedině primární producenty a díky tomu stojí na samém počátku potravní pyramidy, do které jsou zapojeny v rámci potravních řetězců všechny živé organismy na Zemi.

Ke změnám v obsahu uhlíku ve formě CO₂ v atmosféře docházelo v průběhu celého vývoje Země. Život na Zemi je starý zhruba 3,8 miliardy let a atmosféra vhodná pro život, hlavně co se týče poměru složení CO₂ a O₂, se postupně ustalovala po nástupu fotosyntetizujících organismů, které začaly produkovat kyslík do atmosféry, což je zhruba 0,5mld let. I v této době nastaly i výrazné výkyvy v poklesu obsahu kyslíku a CO₂ v atmosféře, což mělo za následek katastrofální extinkci druhů, jako například permské vyhynutí před app. 285 milióny let. K přirozeným procesům země, které zde probíhají miliony let, se však v posledních staletích výrazně přidala lidská činnost a její důsledky na obsah plynů v atmosféře. Od roku 1960, od kdy je koncentrace CO₂ stále měřena na nejstarší CO₂ monitorovací stanici na Mauna Loa na Havaii, byla koncentrace CO₂ 316,91 ppm. Od té doby se toto číslo stále zvyšuje a průměrné hodnoty z roku 2012 jsou 393,81 ppm (NOAA Mauna Loa CO₂ Data). V posledních dnech (květen 2013) dokonce koncentrace CO₂ několikrát přesáhla alarmující hranici 400 ppm, což je hodnota, která se v atmosféře Země nevyskytovala po více jak 400 tisíc let. V tisku se psalo: „Poprvé v lidské historii překročila koncentrace kysličníku uhličitého v atmosféře hranici 400 částí na milion (ppm). Naposledy, kdy došlo k tomu, že bylo v atmosféře tolik skleníkového plynu, to bylo před několika miliony let, kdy v Arktidě nebyl led, na Sahaře byla savana a hladina moří byla o čtyřicet metrů výše než dnes.“ (Britské listy).

Při každém nástupu doby meziledové a zvýšení teplot se i množství CO₂ změnilo z hodnot 180-200 ppm k hodnotám 280-300 ppm během deseti tisíc let (Petit et al., 1999). Ve stejném rozsahu se koncentrace CO₂ změnila za posledních 200 let, tedy velmi rychle ve srovnání s referenční koncentrací před průmyslovou revolucí odhadovanou na 280 ppm. Na všechny tyto rychlé změny budou muset rostliny reagovat, což bude mít vliv na jejich konkurenceschopnost a také na jejich schopnost ukládat uhlík do biomasy. Například rostliny nebudou moci pozitivně využít vyššího obsahu CO₂, protože se budou muset vyrovnat se sekundárními negativními dopady nárůstu CO₂ v ovzduší, jako je například zvýšená teplota a menší dostupnost vody, jak bylo poukázáno v případě buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) (Geßler et al., 2007). Oxid uhličitý je skleníkový plyn, který má velký podíl na zesílení radiačního účinku a patří k nejvýznamnějším činitelům antropogenního zesílení skleníkového efektu.

Ozon se v atmosféře vyskytuje ve velmi malém množství, přesto má značný vliv na živé organismy. Ozon ve stratosféře působí jako štít proti UV-záření, zatímco troposférický, přízemní ozon, působí na rostliny převážně negativně. Přízemní ozon vzniká působením elektrických výbojů nebo krátkovlnného ultrafialového záření (například UV-C) na molekuly obyčejného kyslíku, a proto dochází ke zvýšenému výskytu ozónu za horkých slunečných dnů v lokalitách s vysokou koncentrací výfukových plynů - oxidů dusíku a těkavých organických látek v ovzduší. Tento jev se souhrnným názvem označuje jako suchý smog, někdy také fotochemický smog. Mezi rokem 1950-1951 koncentrace O₃ byla 18 ppb. A mezi lety 1989-1991 došlo k přibližnému zdvojnásobení (Vingarzan et al., 2004). Teprve v roce 1944 se začalo uvažovat o negativním dopadu troposférického ozonu na zemědělské plodiny, díky pozorování narušení listů. V roce 1950 byl potvrzen negativní vliv ozonu na rostliny (Ashmore et al., 2005). Přízemní ozon se dostal do povědomí jako jeden z faktorů spolupůsobících na změny klimatu (Matyssek et al., 2010). Troposférický ozon je vzdušný polutant, který toxický již v nízkých koncentracích, způsobuje tvorbu volných radikálů, proto velmi negativně ovlivňuje fyziologický stav rostlin. V současnosti je považován za nejškodlivější vzdušnou látku, která znečišťuje prostředí.

V průběhu příštích několika desítek let můžeme na naší planetě očekávat změnu klimatu, a to zejména zvýšení teploty. A větší výskyt delších a extrémnějších období sucha, které patří ke stresovým faktorům ovlivňující růst a vývoj rostlin. Můžeme proto očekávat snížení populace buku lesního ve střední Evropě tam, kde je dnes rozšířen a naopak přibude území s optimálními podmínkami pro růst jehličnanů ve vyšších nadmořských výškách

(Hlasny et al., 2011). Změna může mít vliv na prodloužení vegetační doby ve vyšších zeměpisných šířkách a nadmořských výškách, což může mít za následek zlepšení podmínek pro růst stromů v horských oblastech. Jedná se vlastně o dva protichůdné jevy, kdy areál buku se předpokládaně zmenší, zato očekávaně může vzrůst jeho produkce. Naopak území vhodné pro růst jehličnanů bude větší, ale za cenu poklesu produktivity (Walther et al., 2002). Očekává se pokles produktivity smrkových porostů s klesajícími srážkami a zvýšení produktivity bukových porostů v horských oblastech v důsledku zvýšení teploty (Albert et al., 2010). Na konkurenceschopnost buku a smrku bude mít vliv i složení ovzduší s ohledem na změnu architektury a olistění koruny (Matyssek et al., 1992, Matyssek et al., 2005).

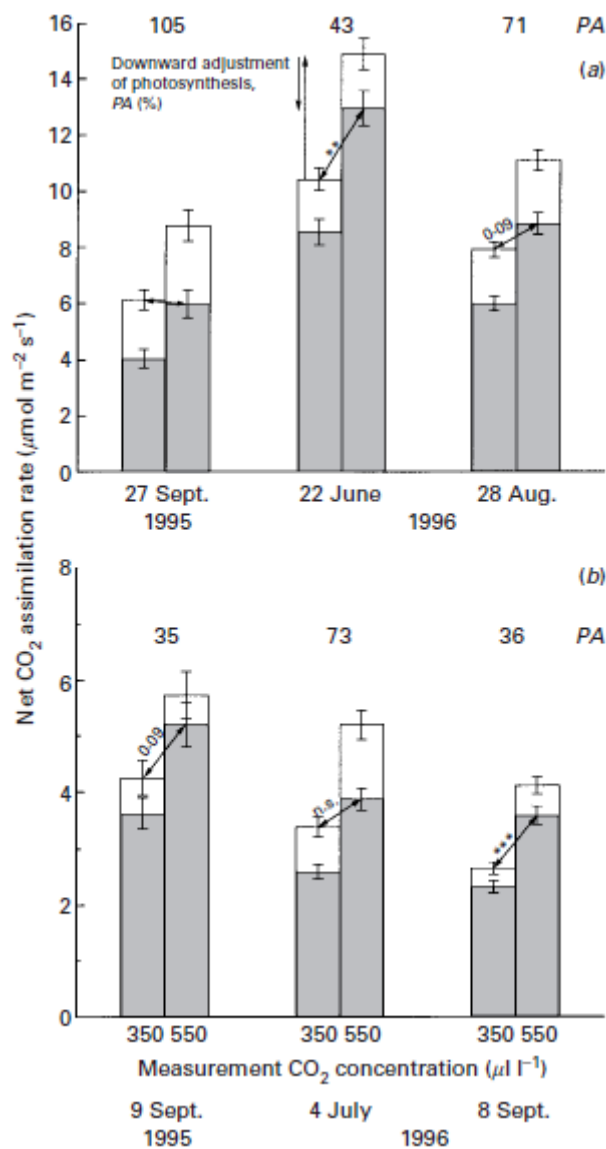
V některých studiích o kompetici smrku a buku zmiňovaných například v kapitole 5. se jedná o modelové porosty. Kompetice mezi bukem a smrkem není v přírodě tolik obvyklá, vzhledem k odlišným nárokům obou dřevin na prostředí. Pěstování modelových porostů někdy vyžaduje umělé prostředí, které jde jednodušeji přizpůsobit pro semenáče. Většina studií se zaměřuje na mladé jedince a semenáče (viz kapitola 4. a 5.) a reakce vzrostlých stromů je zatím předmětem diskuze. Avšak toto zjištění je nepostradatelné pro obhospodařování lesů (Weigt et al., 2012).

Ve své práci jsem se zaměřila především na dřeviny, které jsou v našich temperátních podmínkách významně zastoupeny, což je buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) a smrk ztepilý (*Picea abies* L. Karst). Oba druhy dřevin lze zároveň pokládat za modelové organismy pro zastoupení opadavých a stálezelených dřevin. Jsou to nejčastěji vysazované stromy v našich podmínkách. Můžeme to pozorovat na množství sadebního materiálu v roce 2011. Orientační roční spotřeba sazenic činila 32 000 000 kusů smrku ztepilého z celkového počtu 64 500 000 jehličnatých stromů a 30 000 000 kusů buku lesního z celkového počtu 57 000 000 listnatých stromů. (Zelená zpráva 2011).

Cílem mé práce je rešerše, která shrnuje vědecké poznatky týkající se vlivu zvýšené koncentrace CO₂ a O₃ působících jednotlivě i v interakci na fyziologii, asimilaci, alokaci a ukládání uhlíku u dvou nejčastěji zastoupených druhů dřevin ve střední Evropě: Buku lesního a smrku ztepilého. Chci přiblížit, jak změny v jejich fyziologii ovlivňují asimilaci uhlíku, díky znečištění prostředí antropogenní činností. V názvu mé práce je zmíněna alokace uhlíku, nicméně práce je zaměřena na procesy, které alokaci uhlíku předcházejí a podmiňují ji, z důvodů lepšího ucelení problematiky. Samotné alokaci uhlíku jsem se věnovala v důsledku fyziologických změn, zapříčiněných zvýšenou koncentrací CO₂ a O₃ v ovzduší.

2. Vliv zvýšené koncentrace CO₂ na fotosyntézu u *P. abies* a *F.sylvatica*

Smrk a buk, na které jsem zaměřila svou práci, jsou C3 rostliny. Projevy zvýšené koncentrace CO₂ na C3 rostliny jsou: změna rychlosti ve fotosyntéze, fotorespiraci, ve vodivosti průduchů a v mitochondriální respiraci. Při zvýšené koncentraci CO₂ můžeme očekávat zvýšení rychlosti fotosyntézy (Nátr et al., 2000). Zvýšení rychlosti fotosyntézy může být od 10-80% v závislosti na konkrétním druhu a sezónních odchylkách (Csek et al., 2009, obrázek 1). Většina studií ukázala, že na začátku expozice zvýšené koncentraci CO₂ se všeobecně u rostlin zvýší rychlost fotosyntézy na dny, až týdny. V průběhu dlouhodobé expozice týdnů a měsíců v závislosti na druhu se rychlost fotosyntézy vrátí na počáteční úroveň (Lou a Baldwin et al., 2004). Studie ukázaly, že krátkodobé vystavení stromů zvýšené koncentraci CO₂, tedy méně než jedno vegetační období může vést ke zrychlení fotosyntézy a zvýšené produkci biomasy (Ceulemans & Mousseau et al., 1994). U smrku a buku pěstovaného dva roky při zvýšené koncentraci CO₂ bylo pozorováno částečné snížení rychlosti fotosyntézy, které bylo u buku výraznější (Egli et al., 1998). Oproti tomu vystavení buku zvýšené koncentraci CO₂ po dobu jednoho roku navodilo jen mírný pokles rychlosti fotosyntézy nebo návrat rychlosti fotosyntézy opět na původní úroveň, dále vysvětleno níže (Grams et al., 1999).



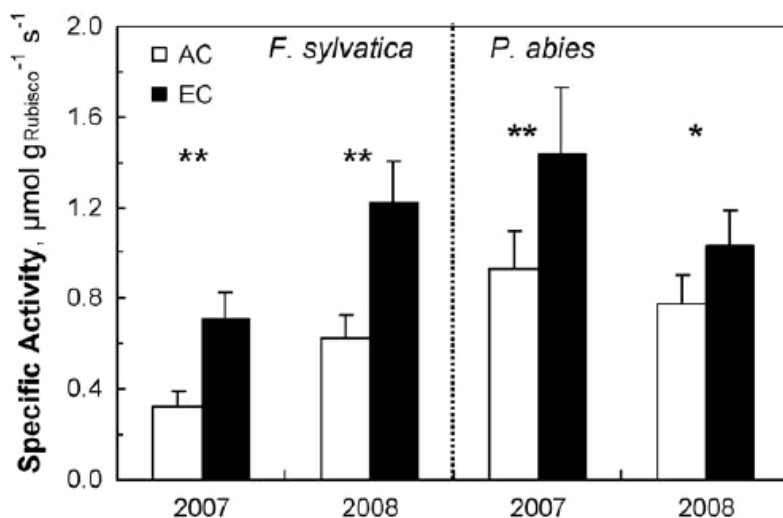
Obr.: 1 Rychlost asimilace u *F. sylvatica* (a) a *P. abies* (b) při zvýšené koncentraci CO₂ v průběhu vegetační sezóny. Na ose Y vidíme rychlost čisté asimilace CO₂ a na ose X vidíme koncentraci CO₂. Slunné listy/větve jsou označeny bílou barvou a stinné šedou barvou. Převzato z : (Egli et al., 1998)

Jedním způsobem, jak lze vysvětlit aklimaci na zvýšenou [CO₂] je akumulace škrobu ve stromatu chloroplastů díky nedostatečné síle uhlíkového sinku. V případě akumulace sacharózy je inhibován klíčový enzym, sacharóza-fosfát syntáza (Jäch a Ceulemans et al., 1999, Matyssek et al., 2005). Další hypotézou pro vysvětlení aklimace na zvýšenou [CO₂] je fakt, že rostlina není schopna tak rychle spotřebovat naasimilované látky nebo že k takové rychlosti fotosyntézy je v rostlinném těle příliš mnoho rubisca (Nátr et al., 2000). Ale studie Griffin a Seemann (1996) prezentuje názor, že při vyšších rychlostech fotosyntézy rostlina jednoduše nemá dostatečné množství minerálních živin, vody nebo slunečního záření na

dlouhodobé udržení vyšší rychlosti fotosyntézy. Bylo prokázáno zrychlení individuálního vývoje jednotlivých listů v souvislosti se zvýšenou $[CO_2]$, čímž se dokonce vysvětluje aklimace fotosyntézy (Nátr et al., 2000).

2.1. Obsah a vlastnosti enzymu rubisco

Největší podíl v zastoupení všech enzymů, které se v asimilačních orgánech rostlin objevují, je rubisco - ribulosa-1,5-bisfosfát-karboxylasa/oxygenasa, enzym katalyzující následující typy reakcí: fixaci CO_2 a oxidaci CO_2 pro fotosyntézu při fotorespiraci. Odhaduje se, že v biosféře to je nejvíce zastoupená bílkovina (Nátr et al., 2000). Bylo prokázáno, že zvýšená $[CO_2]$ zvyšuje rychlost fotosyntézy v rostlinách především díky snížení obsahu enzymu rubisca (Cseke et al., 2009). Při tomto procesu se jedná o zvýšení rychlosti karboxylace a snížení rychlosti fotorespirace, čímž se zabrání snížení rychlosti fotosyntézy o 20-50% oproti rychlosti za normální $[CO_2]$. (Nátr et al., 2000, cit. podle Drake et al., 1997). To potvrzuje i jiná studie, že při zvýšené $[CO_2]$ v intercelulárách se sníží množství rubisca o 28-48% u buku a mírný pokles rubisca byl pozorován i u smrku (Košovcová et al., 2009). Ale aktivita enzymu se při zvýšené $[CO_2]$ také zvýší (Košovcová et al., 2009), jak je vidět na obrázku 2. Dalo by se očekávat, že při snížené rychlosti čisté fotosyntézy se sníží obsah rubisca, v rozporu s tím je ovšem jeho zvýšená aktivita.



Obr.:2 *Specifická aktivita rubisca v listech F. sylvatica a P. abies při různé koncentraci CO₂. Růst při okolní koncentraci je znázorněn bílou barvou (AC) a růst při zvýšené koncentraci černou barvou (EC). V roce 2007 byly stromy vystaveny vyšší koncentraci tři roky a v roce 2008 čtyři roky. Převzato z: (Košovcová et al., 2009)*

2.2. Obsah dusíku a vybraných metabolitů v biomase

S rubiscem souvisí i další problematika, a to je obsah dusíku a uhlíku v rostlině při zvýšené [CO₂]. U jednotlivých stromů jsou odlišnosti v molekulárních mechanismech alokace uhlíku a dusíku, v molekulárních mechanismech asimilace a růstu z velké části neznámé (Cseke et al., 2009).

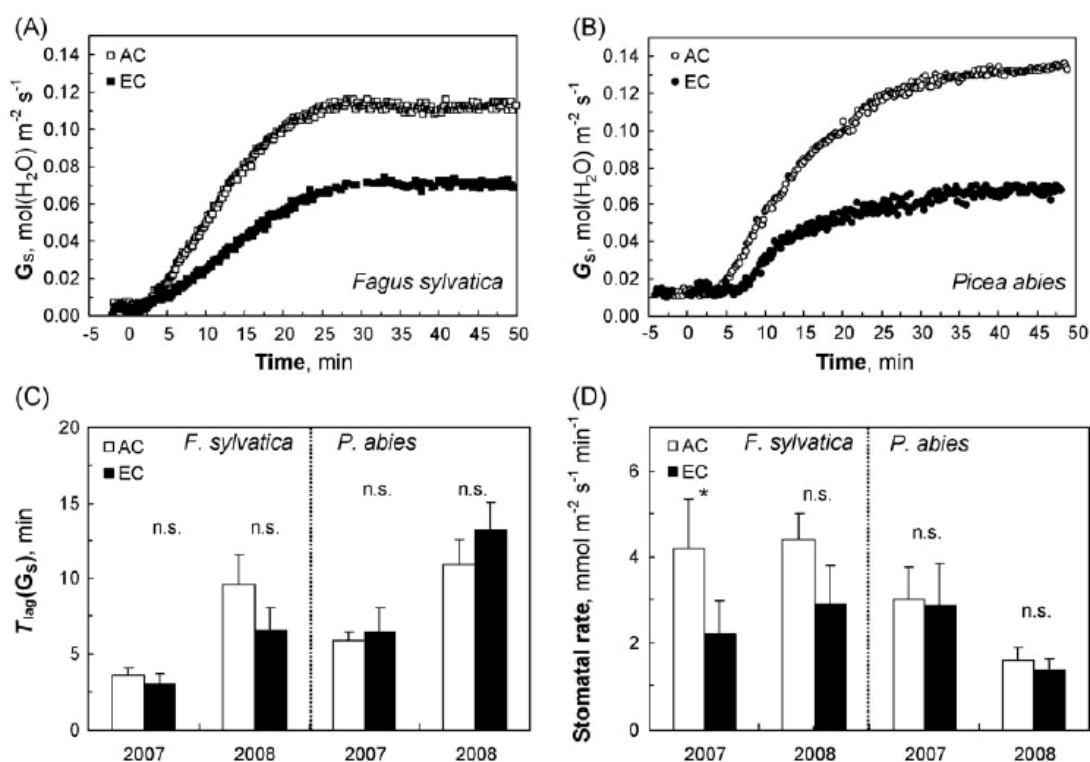
Zvýšená [CO₂] se významně odráží na poklesu dusíku v listech až o 15-20%. A protože většina dusíku v rostlině je obsažena ve formě enzymu rubisca (Nátr et al., 2000), odpovídá to i poklesu obsahu rubisca při zvýšené [CO₂], jak je zmiňováno v podkapitole 2.1. Ukázalo se, že bukové semenáče rostoucí tři roky při zvýšené [CO₂] byly mnohem náchylnější k hnilobám (Fleischmann et al., 2002) než rostliny pěstované za koncentrace, která je běžně ve vzduchu. To může být zapříčiněno tím, že při zvýšení [CO₂] se zvýší růst a naředí obsah N, protože biomasa je bohatší na čisté uhlíkaté metabolity. To může mít i vliv na syntézu obranných látek rostlin proti býložravcům při zvýšené [CO₂]. Díky vyššímu poměru C:N, rostlinná biomasa není pro býložravce tak atraktivní (Lincoln et al., 1993). U jiných rostlin, například semenáčků břízy, u travlek trávy, jitrocele a tropických stromů byl prokázán vyšší obsah sekundárních metabolitů na bázi uhlíku, které se podílejí na obraně proti herbivorům a stresu všeobecně, při neomezeném množství živin a vody. Mezi tyto látky patří taniny, flavanoidy a glykosidy (Matyssek et al., 2005). Jiné studie však neprokázaly účinky zvýšené [CO₂] na fenolické sloučeniny (Holton et al., 2003; Matyssek et al., 2005; Lhotáková et al., 2012).

Dalším prvkem, jehož množství je ovlivněno zvýšenou [CO₂], je bezpochyby uhlík. Uhlík je hlavní stavební složkou sacharidů a škrobů, které tvoří hlavní část biomasy. Zvýšení rychlosti fotosyntézy a akumulace biomasy v korunách listnatých stromů roste s [CO₂] (Cseke et al., 2009). Nejčastější reakcí rostlin na zvýšenou [CO₂] je zvýšení obsahu nestrukturních sacharidů (Liu et al., 2005), což bylo pozorováno u buku i smrku. Naproti tomu zvýšení rychlosti fotosyntézy u topolu (*Populus tremuloides*) vlivem zvýšené [CO₂] s sebou přináší nárůst strukturních sacharidů, jako je třeba celulóza (Kaakinen et al., 2004) a, což odpovídá i zvýšení listové plochy (Cseke et al., 2009). Následkem růstu může být stimulace růstu nadzemní i podzemní části rostliny (Cseke et al., 2009). Naopak snížením asimilační plochy listu se zvýší respirace kořenů a tím výtoku CO₂ do půdy (Egli et al., 2001). Rozdíly v alokaci uhlíku buku a smrku ovlivňuje složení stromového porostu při pěstování. Listy vystavené slunečnímu záření při zvýšené [CO₂] u buku vykazovaly příjem uhlíku v monokulturách a smíšených kulturách velice podobnou, ale v monokulturách byl příjem uhlíku v osluněných

listech vyšší, než ve smíšené kultuře. A čisté příjmy uhlíku u zastíněných listů nebyly ovlivněny koncentrací plynů, ani složením stromového porostu (Kozovits et al., 2005).

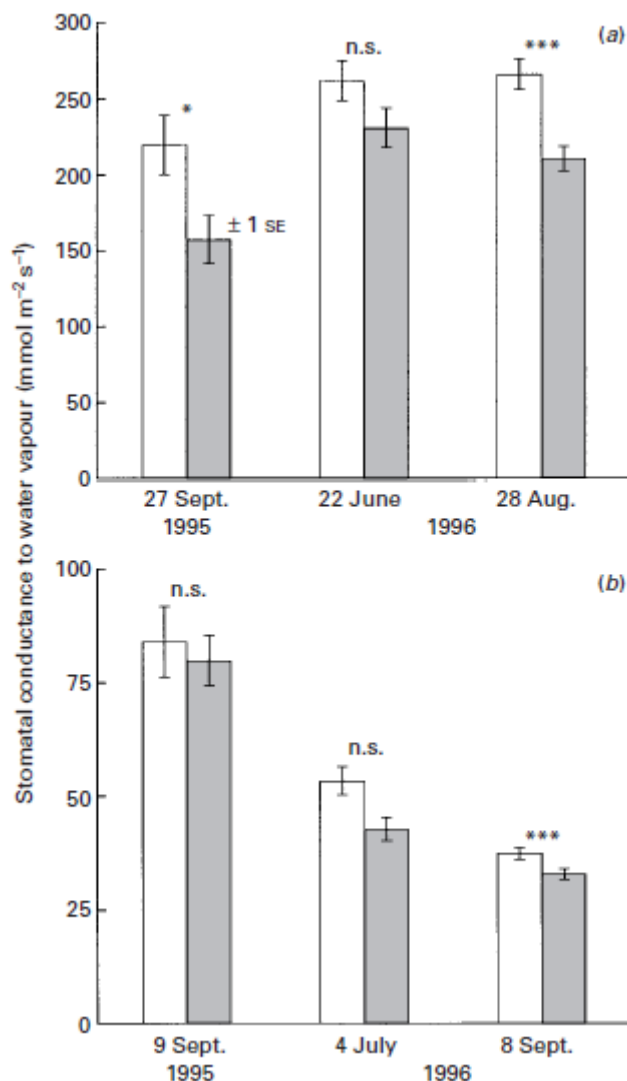
2.3. Vliv zvýšené koncentrace CO₂ na vodivost průduchů *P. abies* a *F. sylvatica*

Koncentrace CO₂ v atmosféře ovlivňuje míru vodivosti průduchů. U většiny rostlin zvýšená koncentrace CO₂ má za následek přivření průduchů a tím i snížení jejich vodivosti. Obdobně působí i pokles rychlosti fotosyntézy, což souvisí s koncentrací CO₂ v intercelulárách (Nátr et al., 2000). Průměrné snížení vodivosti průduchů u rostlin je 20% (Nátr et al., 2000, cit. podle Drake et al., 1997). V jiné práci, kde se hodnoty týkají především buku a smrku, byl rozdíl ve vodivosti ještě významnější. U smrku se vodivost průduchů snížila o 32-50% a u buku toto snížení dosáhlo 40-50%, jak můžeme vidět na obrázku 3 (Košovancová et al., 2009).



Obr.: 3 Vodivost průduchů a rychlost otevření průduchů u *F. sylvatica* a *P. abies* při zvýšené koncentraci CO₂. Vodivost průduchů (G_s) v průběhu času (A a B) a časový rozdíl pro otevření průduchů $T_{lag}(G_s)$ (C) a rychlost otevření průduchů odhadovaná v listech (D). Okolní koncentrace CO₂ je znázorněna bílou barvou a „AC“. Vyšší koncentrace CO₂ je znázorněna černou barvou a „EC“. Převzato z: (Košovancová et al., 2009)

I další studie potvrzuje snížení vodivosti průduchů obou druhů, ale u buku více (Egli et al., 1998, obrázek 4).



Obr.: 4 Vodivost průduchů v průběhu roku u *F. sylvatica* a *P. abies* při zvýšené koncentraci CO₂. Stomatální vodivost u (a) *Fagus sylvatica* měřená na úrovni jedince a (b) *Picea abies* na úrovni celého porostu. Bílá barva znázorňuje okolní koncentraci CO₂ a tmavá barva zvýšenou koncentraci CO₂. Na ose X je vyneseno čas a na ose Y stomatální vodivost. Převzato z: (Egli et al., 1998)

Výjimečně se objevují i práce, které nereferují o poklesu vodivosti průduchů (Nátr et al., 2000). V některých případech docházelo působením zvýšené [CO₂] k nárůstu biomasy, pozoruhodné ale je, že zároveň vodivost průduchů u buku byla často nezměněna nebo vykazala jen malé snížení. Tato reakce listnatých stromů na dlouhodobě zvýšenou [CO₂] může být ovlivněna množstvím dostupných zdrojů (Grams et al., 1999, cit. podle Saxe et al., 1998).

Schopnost rostliny regulovat výměnu plynů prostřednictvím průduchů jim umožňuje kontrolovat hospodaření s vodou a asimilaci uhlíku. Regulace otevřenosti průduchů umožňuje balancování mezi požadavkem fotosyntézy na uhlík a ztrátu vody (Tricker et al., 2005). Zvýšená [CO₂] indukuje přivření průduchů, tedy zvýšení hodnoty stomatálního odporu proti difuzi vodní páry. Za jinak nezměněných podmínek dojde k poklesu rychlosti transpirace, což se promítne ve zvýšené účinnosti využití vody. Účinnost se měří dvěma způsoby- rychlost transpirace a rychlost čisté fotosyntézy, jejichž poměr udává WUE, nebo se měří jako dlouhodobá spotřeba vody rostlinou, která se pak vztahuje na hmotnost sušiny (Nátr et al., 2000). To má dopad na hospodaření s vodou v celém ekosystému.

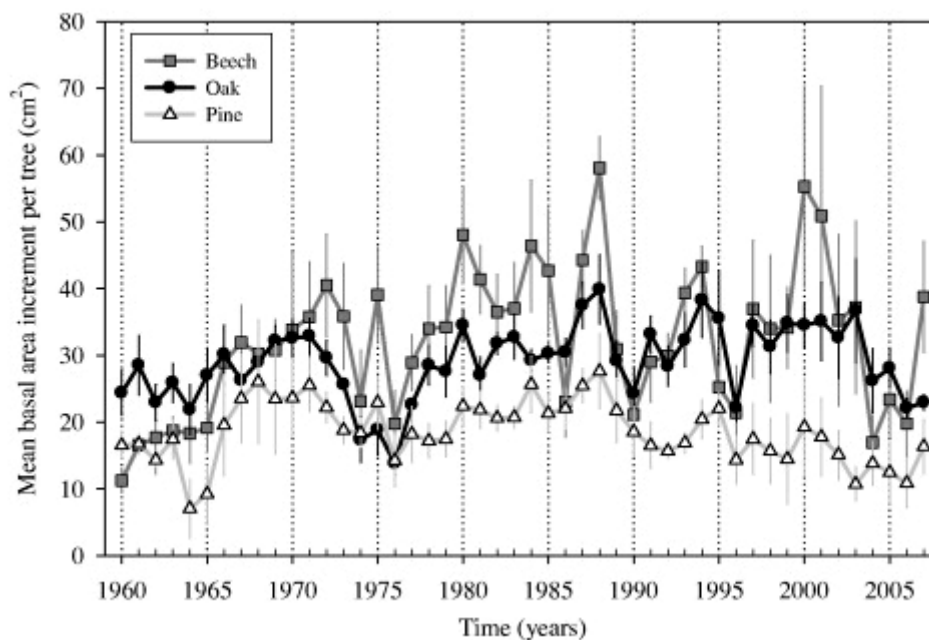
2.4. Růst při zvýšené koncentraci CO₂

Rychlost růstu u rostlin se nejčastěji vyjadřuje rychlostí přírůstku hmotnosti sušiny celé rostliny nebo jejích částí. Lze ho však popsat i změnou velikosti listové plochy, délky rostliny, nebo jejích orgánů (Nátr et al., 2000). Rozdíly v růstu jako reakci na zvýšenou koncentraci CO₂ mohou být dokonce i mezi klony stejného druhu.

Fyziologické reakce dvou klonů *Populus tremuloides* byly podobné v oblasti rychlosti fotosyntézy, vodivosti průduchů a indexu listové plochy při zvýšené [CO₂]. Byly však velmi odlišné, pokud jde o zrychlení růstu (0-10% v klonu 216, 40 - 50% u klonu 271). Klony také v obohacené atmosféře o CO₂ přednostně syntetizovaly rozdílné metabolity. Klon 271 byl vysoce citlivý na zvýšenou [CO₂] a reagoval zejména stimulací procesů, které vedly ke zvýšenému růstu. Ve srovnání s klonem 216 měl vyšší množství fruktózy, sacharózy, glukózy a škrobu. Vysoký obsah sacharózy může být transportován floémem do nově se tvořících sinků a tím k tvorbě větší asimilační plochy. Naproti tomu klon 216 z alokovaného uhlíku do glukózy a fruktózy syntetizoval celulózu a začlenil ji do buněčné stěny. Zesílení buněčné stěny má funkci strukturní nebo pasivně obrannou, v buněčné stěně se kromě polysacharidů ukládají i sekundární metabolity, které vznikají fenyylpropanoidovou cestou. Klon 216 investoval spíše do obranných látek, nebo do skladování. Zvolil způsob pasivní obrany zahušťováním buněčné stěny ligninem. Nasvědčuje tomu i nižší hladina sacharózy u klonu 216. U obou klonů byla pozorována silnější buněčná stěna, která je spojena s glykosyltransferázami, jež působí jako katalyzátory pro převod monosacharidů do pektinů. Pozorování většího množství pektinu v klonu 216 naznačuje, že buněčná stěna je kompaktnější, což může odpovídat přednostní lokalizaci uhlíku do buněčných stěn v listech nebo ve stoncích (Cseke et al., 2009). Díky tomu se u klonu 216 neprojevil zrychlený růst

jako u klonu 271. Na reakci porostu při zvýšené $[\text{CO}_2]$ záleží poměr mezi konkrétními genotypy využívající uhlík k růstu a mezi těmi, které ho využívají na tvorbu sekundárních metabolitů. Zdá se, že při zvýšené $[\text{CO}_2]$ budou v reakcích rostlin hrát důležitou roli půdní vlastnosti. Například při zvýšené $[\text{CO}_2]$ se růst buku podle Egliho (1998) v konkurenci se smrkem zvýší ve vápenitém substrátu. A zároveň při srovnání buku se smrkem došlo k inhibici růstu buku v kyselém substrátu. Omezení růstu u buku se projevilo i po dvou letech růstu při zvýšené $[\text{CO}_2]$ a buk tím ztrácel konkurenční schopnost (Gessler et al., 2007). Radiální růst hlavního kmene, roční produkce dřeva, suchá hmota jehlic a asimilace v koruně smrku byla stimulována zvýšenou $[\text{CO}_2]$ bez ohledu na to, na jaké půdě se strom nacházel. Naproti tomu u buku radiální růst stonku/kmene počet listů a asimilace byla na vápenité půdě pozitivně ovlivněna zvýšenou $[\text{CO}_2]$ a na kyselé půdě buk reagoval negativně na zvýšenou $[\text{CO}_2]$ (Egli et al., 1998). Studie týkající se reakce na nedostatek vody u třech různých druhů (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*) potvrdila meziroční změny v růstu u všech pozorovaných druhů, nicméně u buku byly nejvýznamnější. (Michelot et al., 2012, obrázek 5).

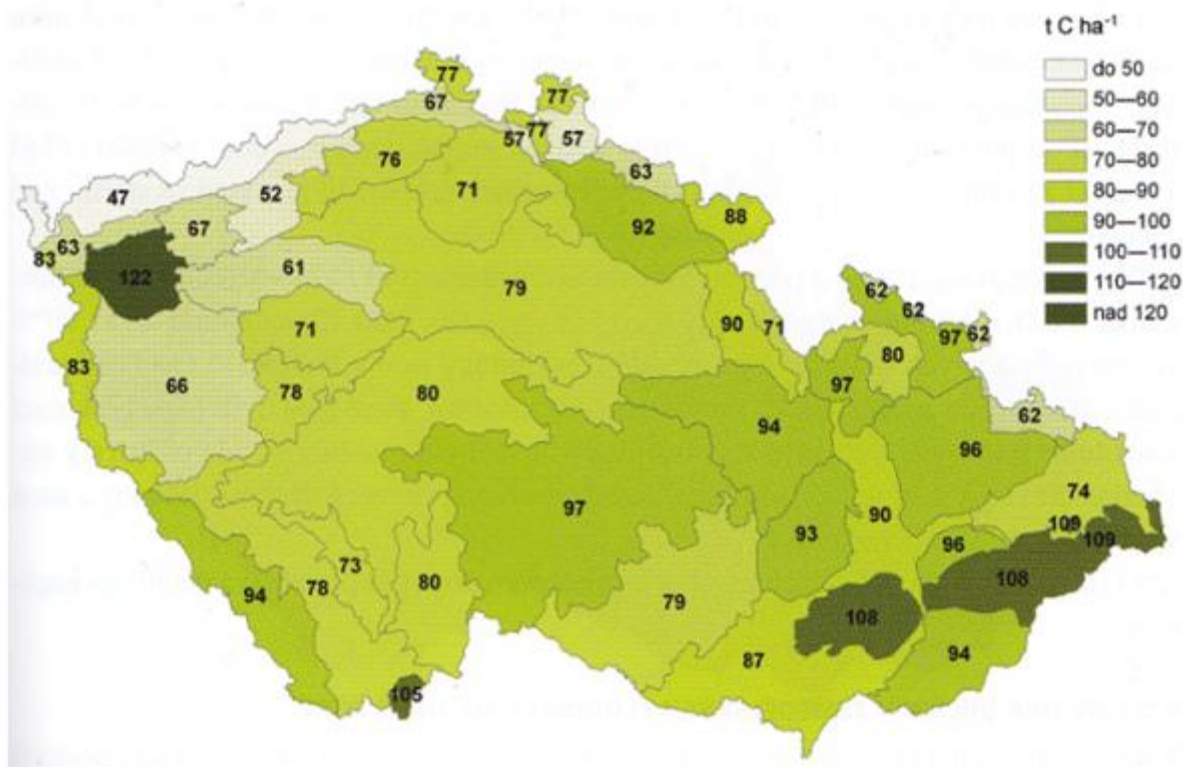
Velikost listu je důležitým faktorem v měření biomasy při zvýšené $[\text{CO}_2]$. Studie zabývající se růstem listů u třech druhů topolů (*Populus euramericana*, *P.nigra* a *P.alba*) při zvýšené $[\text{CO}_2]$. *P.euramericana* reagoval zvýšením počtu epidermálních buněk, mezofylu a palisádového parenchymu a naopak menším zvýšením počtu buněk epidermis. Expanze listu u *P.alba* vyplývala z produkce většího počtu menších buněk nebo buněk podobné velikosti. U jiného topolu bylo v roce 1990 pozorováno rozšíření listových buněk a tím zvětšení listové plochy. Je možné, že při studiu reakce na zvýšenou $[\text{CO}_2]$ může být expanze buněk důležitější než jejich zvýšená produkce. Zvětšené listy totiž poskytují více uhlíkových sinků. Zvýšená $[\text{CO}_2]$ může mít také za následek snížení buněčného pH a tím kyselý růst (Ferris et al., 2001).



Obr.: 5 Dynamika růstu *F. sylvatica*, *P. sylvestris*, *Q. petraea* v závislosti na čase. Na ose X jsou roky a na ose Y je plocha přírůstku na jeden strom v cm^2 . Převzato z: (Michelot et al., 2012)

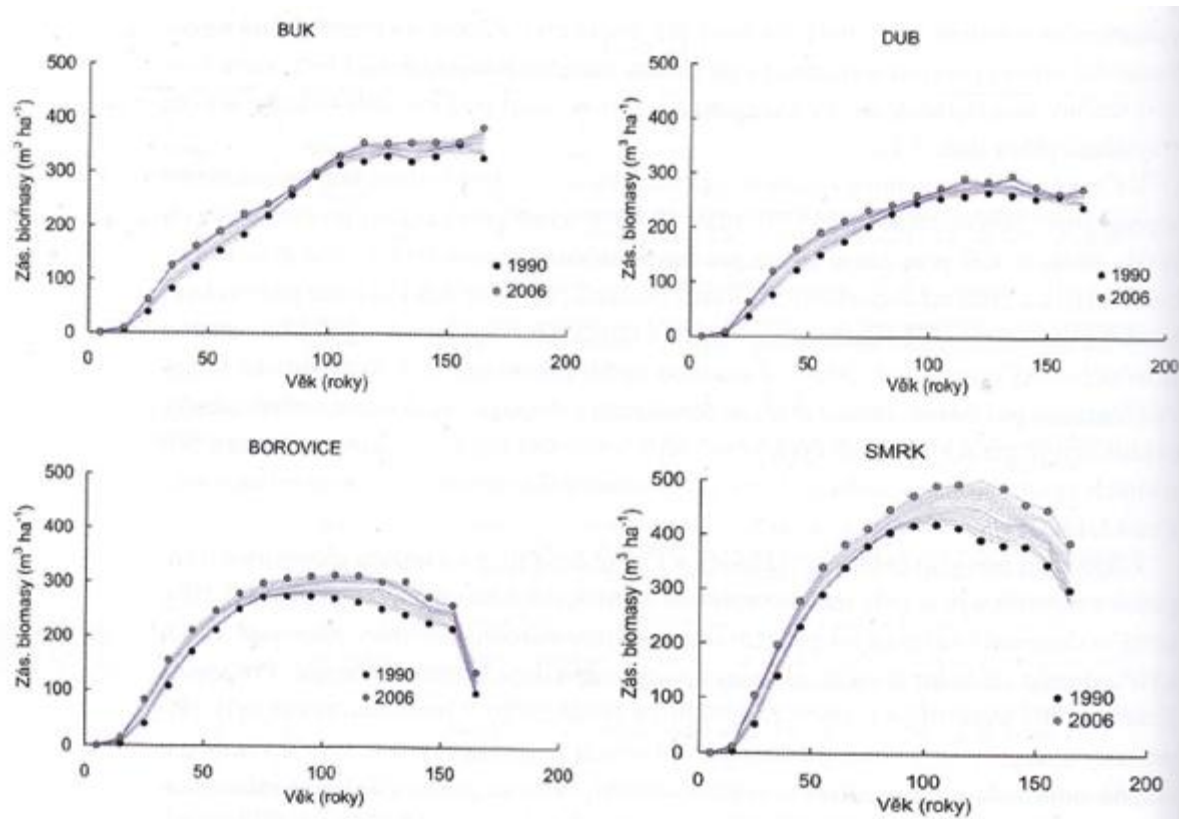
3. Dynamika ukládání uhlíku při zvýšené koncentraci CO_2 u *F. sylvatica* a *P. abies* na úrovni ekosystému

V následujících letech můžeme očekávat zvýšení srážek v období jara a vyšší frekvenci období sucha v létě, což také negativně ovlivní konkurenceschopnost buků. Tento druh nemusí těžit z většího obsahu CO_2 v ovzduší zvýšenou rychlostí fotosyntézy (Nátr et al., 2000), protože se bude vyrovnávat se sekundárními dopady nárůstu CO_2 a dalších projevů klimatické změny, jako jsou extrémní sucha nebo záplavy. Tato snížená dominance může mít v budoucnu vliv na skladbu lesů (Gessler et al., 2007). Ve studii zaměřené na zásobu uhlíku v lesních porostech na území České republiky bylo zjištěno, že nejmenší zásoba uhlíku v lesích je v oblastech zvýšení imisní zátěže, jako jsou například Krušné hory, Podkrušnohorská pánev, Mostecko a Žatecká pánev. (Viz obrázek 6) Důvody nižších zásob uhlíku mohou být zapříčiněny vyšším zastoupením průmyslu (Mostecko) nebo také srážkovým stínem (Žatecko) (Marek a kol. 2011).



Obr.:6 Zásoby uhlíku ve vegetaci na území České republiky a modelová uhlíková bilance krajiny. Převzato z:(Marek a kol. 2011)

Změny zásob ekosystémového uhlíku jsou nejběžnějším důsledkem měnící se emisní bilance. Pro kvantifikace změn zásob uhlíku v biomase dřevin byly připraveny agregace pro jednotlivé hlavní hospodářské dřeviny a pro věkové stupně odpovídající jednotlivým rokům v období 1990 až 2006. Viz obrázek 7. Data nám poskytují informace o zásobách a příslušných rozlohách pro uvedené údaje, tj. rok, dřevinu a věkový stupeň. Kvantifikace uhlíkové bilance dle IPCC je založena na přírůstku a úbytku zásoby uhlíku na dané ploše, kdy pro jejich výpočty byly zohledněny i následující parametry: odpovídající kategorie lesa, klimatické zóny, způsob hospodaření (Marek a kol.2011).



Obr.:7 Hektarové zásoby hroubí jednotlivých hlavních dřevin (buk, dub, borovice a smrk) podle věku porostu v období 1990-2006. Symboly jsou zvýrazněny pouze údaje let 1990-2006. Vykazované zásoby v lesích České republiky stoupají pro všechny hlavní skupiny dřevin. Převzato z: Marek a kol. 2011)

Venkovní měření toků CO_2 a jiných plynů se provádí metodou turbulentní difuze (eddy kovariance), jedná se o sběr dat o aktuální koncentraci plynů nad určitou oblastí porostu díky povětrnostním vlivům. Při zvýšené $[\text{CO}_2]$ můžeme pozorovat nárůst NEC (změnu ekosystémového zisku) v modelových ekosystémech složených z mnoha druhů rostlin a stromů včetně bukových semenáčů. Semenáče často reagují jinak než dospělí jedinci. U smrkových horských ekosystémů byla stimulace NEC zvýšenou $[\text{CO}_2]$ nižší. Rozdíl mezi NEC při zvýšené $[\text{CO}_2]$ byl mnohem menší než u běžné $[\text{CO}_2]$. Při dlouholetém vystavení ekosystému zvýšené $[\text{CO}_2]$ můžeme pozorovat snížení NEC. Pokles NEC modelového bukovo-smrkového porostu byl výrazněji pozorován na kyselých půdách než na zásaditých (Egli et al., 2001). Dalo by se předpokládat, že to je kvůli negativnímu vlivu acidifikace půdy na příjem některých živin, zejména kationtů.

4. Vliv zvýšené koncentrace O₃ na rostliny

Ozon vzniká několika způsoby jak přírodními, tak antropogenními. Mezi nejvíce ovlivňující zdraví patří troposférický ozon, který je produkován fotochemickou reakcí na horkém povrchu, jako je třeba úder blesku. Zdrojem ozonu je i znečištění ovzduší (Vingarzan et al., 2004). Vysoké koncentrace troposférického ozonu jsou spojeny s teplým a slunečným počasím (Ashmore et al., 2005). Troposférický ozon vzniká za slunných horkých letních dnů, převážně v lokalitách s vysokou koncentrací výfukových plynů-oxidů dusíku. Proto výskyt vyšší koncentrace O₃ není tak stálý jako je tomu u CO₂. Ozon je ze všech látek, které znečišťují ovzduší, považován za nejhorší látku ovlivňující rostliny (Nunn et al., 2006, cit. podle Reich a Amundson et al., 1985; Matyssek a Innes et al., 1999; Fowler et al. 1999; Ashmore et al., 2005; Giles et al., 2005). Troposférický ozón je škodlivý pro zdraví a produktivitu lesních dřevin (Weigt et al., 2012 cit. podle Reich et al., 1987, Matyssek a Sandermann et al., 2003).

Ozon je tříatomová forma kyslíku řazená mezi škodlivé radikály, ke kterým patří třeba i hydroxylový radikál a superoxid a ty působí oxidativní stres nejen v rostlinách. Volné radikály vznikají třeba jako vedlejší produkt anaerobního metabolismu, kdy se mohou podílet na procesech programované buněčné smrti, abiotických stresových reakcích, obrany proti patogenům (Mittler et al., 2002). Vznikají v chloroplastech, peroxisomech, mitochondriích, glyoxyzomech a mikrozomech.

Troposférický ozón může být toxický pro rostliny, což negativně ovlivňuje zdraví a produktivitu lesních dřevin (Wittig et al. 2009). Vliv zvýšené [O₃] na růst stromů a jejich fyziologii je zprostředkován hlavně přes asimilační orgány, kde se O₃ dostává přes stomata do pletiv, což vede ke snížení rychlosti fotosyntézy (Kitao et al., 2009). Chloroplastové struktury i pochody ve fosforylačních procesech jsou ozónem rozrušovány. Poškozuje se tím celistvost buněčných membrán, veškerá pletiva i proces fotosyntézy. Ozon působí oxidativní poškození lipidů a proteinů v plazmatické membráně a produkuje volné radikály.

U troposférického O₃ bylo prokázáno, že ovlivňuje fyziologii a růst stromů u řady druhů, (Matyssek a Sandermann et al., 2003) včetně buku a smrku (Pretzsch et al., 2010). Je nezbytné objasnit krátkodobé i dlouhodobé účinky zvýšené [O₃] na alokaci a celkovou dynamiku uhlíku (Andersen et al., 2010). Projevem zvýšené [O₃] může být nekróza na listech, zdůraznění zelených žilek na žloutnoucím listu, fialové skvrny a předčasná senescence.

Předčasná ztráta asimilačních orgánů zvýší rychlost temnostního dýchání, která může omezit produkci biomasy (Matyssek et al, 1991, Grams et al.,1999).

Často je kladen důraz na snadno pozorovatelný účinek O₃, jako je nekróza listů, snížení růstu a výnosů, včetně faktorů, které vedou ke změnám ve fyziologických procesech rostlin. Ozon může způsobit větší narušení procesů pod zemí než nad zemí (Andersen et al., 2003, cit. podle Hofstra et al., 1981). Mnoho studií prokázalo, že oxidativní stres snižuje alokaci C do kořenů. (Matyssek et al., 2005, Andersen et al., 2003, cit. podle Cooley a Manning et al., 1987). Existují důkazy, že vztahy mezi kořeny a populací půdních mikrobiálních druhů rostlin zpětně ovlivňují rozmanitost a složení ekosystému (Andersen et al., 2003, cit. Podle Bever et al, 1997). Ozonový stres může změnit druhovou rozmanitost rostlin také, prostřednictvím strukturální a funkčních změn v rostlinách.

4.1. Vliv zvýšené koncentrace O₃ na vybrané metabolity a fotosyntézu u *P. abies* a *F. sylvatica*

Dlouhodobá expozice buku a smrku zvýšené koncentraci O₃ měla vliv na změny v obsahu glutathionu, nestrukturních proteinů a rozpustných sacharidů.

Při zvýšené [O₃] obsah rozpustných cukrů klesl výrazněji v zastíněných větvích buku a smrku oproti osluněným větvím. U smrku byl při zvýšené [O₃] větší obsah glutathionu v jehlicích, ale obsah aminosloučenin a rozpustných cukrů byl při zvýšené [O₃] vyšší u buku. Obsah glutathionu se měnil s teplotou vzduchu a intenzitou záření. Glutathion hraje důležitou roli v tvorbě antioxidantů, jejichž množství se zvýšilo při oxidativním stresu, který je podpořen vyšší ozářeností a teplotou (Alexou et al., 2007). Glutathion také sám působí jako antioxidant. Naproti tomu při kompenzaci ztráty starých jehlic smrku vlivem zvýšené [O₃] by mohla být u mladých jehlic zvýšena rychlost fotosyntézy (Weigt et al., 2012). U buku se rychlost fotosyntézy při zvýšené [O₃] zdála být nezměněna oproti rychlosti fotosyntézy při okolní [O₃], což ale mohlo být způsobeno sníženou vodivostí průduchů (Kitao et al., 2009, Weigt et al., 2012). Jiná studie tvrdí, že dvakrát vyšší [O₃] než v okolních podmínkách u buku významně oslabila schopnost absorbovat CO₂ a rychlost fotosyntézy se snížila až o 44%, ale zvýšila se rychlost půdního dýchání (Matyssek et al., 2010). I jiné práce hovoří o výkyvech v rychlosti čisté fotosyntézy při zvýšené [O₃]. Snížená rychlost fotosyntézy a zrychlená senescence byla nestálá u různých jedinců v porostu (Nunn et al. 2006, Matyssek et al. 2007, 2010).

4.1.1. Vliv zvýšené koncentrace O_3 na vodivost průduchů *P. abies* a *F. sylvatica*

Reakcí na zvýšenou koncentraci O_3 je snížená vodivost průduchů, což může mít za následek snížení rychlosti fotosyntézy (Nunn et al. 2006, Matyssek et al. 2007, 2010). To je doprovázeno i sníženou transpirací (Weigt et al., 2012).

Smrku v Kranzberském lese trvalo 4-5 let, aby absorboval stejné množství O_3 prostřednictvím průduchů jako buk během jednoho vegetačního období (Kozovits et al., 2005). Pravděpodobně proto, že transpirace je rychlejší a vodivost průduchů je u listnatých stromů všeobecně vyšší. Listnaté stromy všeobecně rychleji reagují na změny v okolním prostředí, jak je zmíněno v kapitole 2.1. Při nedostatku vody rostlina více uzavírá průduchy, což vlastně brání vstupu O_3 do listu. Je to v souladu se sníženou vodivostí průduchů, která byla při zvýšené $[O_3]$ pozorována. (Kitao et al. 2009; Weigt et al., 2012). To samé potvrzuje i jiná studie, že při nedostatku vody průduchy reagují pomaleji a při zvýšené $[O_3]$ se nezavřou rychle. (Kitao et al. 2009; Andersen et al., 2010). Vodivost průduchů může být ale i ontogeneticky dána, mladé buky jsou mnohem náchylnější na zvýšenou $[O_3]$ než dospělé právě díky zvýšené vodivosti průduchů (Nunn et al., 2005). Snížená vodivost průduchů při zvýšené $[O_3]$ může mít za následek i odlišnou alokaci prvků, jak se budu této problematice dále věnovat v kapitole 4.2.

Jak již bylo zmíněno, negativní vliv zvýšené $[O_3]$ je patrný zejména na listech, kam se O_3 dostává právě přes průduchy. Vystavení zvýšené $[O_3]$ zrychlilo senescenci u bukového listu až o 9 dnů (Andersen et al., 2003). Obranné procesy proti O_3 stresu na úrovni listů mohou zvýšit syntézu antioxidantních enzymů a zvýšit obrat stavebních látek v biomase (Andersen et al., 2003), což může způsobit novou poptávku po N (Weigt et al., 2012).

4.2. Obsah ^{13}C a N při zvýšené koncentraci O_3 .

Pozorování množství alokovaného izotopu ^{13}C je jednou z metod, jak se věnovat problematice zvýšené koncentrace CO_2 .

Klesající WUE pod vlivem zvýšené $[O_3]$ může vést ke zvýšení poměru C_i/C_a , což vede ke snížení množství izotopu ^{13}C v intercelulárách, oproti atmosférické koncentraci. Jehličnany mají nižší poměr C_i/C_a v asimilačních orgánech než listnaté stromy, to má za následek vyšší množství izotopu $\delta^{13}C$ v pletivech. V roce 2006 byl zjištěn opačný účinek ozonu na $\delta^{13}C$ v pletivech u dospělého buku (Andersen et al., 2010). To znamená, že uzavřenost průduchů omezuje fotosyntézu při dvakrát zvýšené $[O_3]$ a tím způsobuje zvýšené množství izotopu $\delta^{13}C$

v listech (Kitao et al. 2009; Andersen et al., 2010). V souvislosti s obsahem izotopu $\delta^{13}\text{C}$ v intercelulárách byl jeho obsah sledován i v půdě. Jedna polovina stromů byla vystavena zvýšené $[\text{O}_3]$ a vzorky půdy se odebíraly z 8cm a z 15cm hloubky. V bukovém porostu se hodnota izotopu ^{13}C v půdě snížila po 50 hodinách v obou hloubkách, což odráží rychlou translokaci uhlíku do kořenů a uvolnění uhlíku při dýchání (Andersen et al., 2010). U buku je rychlost translokace uhlíku vyšší než u smrku. Jehličnaté stromy jsou v dynamice uhlíku všeobecně pomalejší než listnaté. Smrk může translokovat z listů do kořenů jen málo uhlíku během pozdního léta. Jednou z možností je, že nedávno fixovaný uhlík je ukládán do zásobních a strukturních pletiv spíše než do jemných kořenů. Smrky vystavené dvakrát vyšší $[\text{O}_3]$ po dobu deseti dnů nevykazovaly téměř žádný pokles izotopu ^{13}C v půdě (Andersen et al., 2010, obrázek 8).

Zvýšená koncentrace ozonu způsobuje změny v alokaci i dalších prvků kromě uhlíku. Obsah nově transportovaného N do listů buku koreluje se sezónní transpirací, proto byl možná snížený obsah N způsoben sníženou vodivostí průduchů (Nunn et al. 2006, Matyssek et al. 2007, 2010). V případě buku snížená koncentrace nově alokovaného N a dvakrát zvýšené $[\text{O}_3]$ může vyplývat ze snížení transpirace. (Kitao et al., 2009, Weigt et al., 2012). Zvýšená $[\text{O}_3]$ vede ke změnám v alokaci uhlíku do jiných orgánů než listů a k předčasné senescenci asimilačních orgánů buku i smrku. (Kitao et al., 2009). Při dvakrát zvýšené $[\text{O}_3]$ byla u buku a smrku pozorována vyšší koncentrace N v půdě a nižší v kořenech. Což je pravděpodobně zapříčiněno tím, že při chronickém stresu O_3 je omezen příjem živin. Byla potvrzena hypotéza, že při dvakrát zvýšené $[\text{O}_3]$ než je okolní prostředí, byl obsah nově nabytého N nižší v jemných kořenech u obou druhů napříč spektrem půd. Množství dusíku bylo v listech buku až o 60% a v mladých pupenech až o 50% nižší oproti kontrolním jedincům v okolní $[\text{O}_3]$. Také v lýku a kůře byl obsah N nižší. Snížení takového rozsahu u smrku nebylo pozorováno (Weigt et al., 2012). Tím je potvrzen fakt, že listnaté stromy více trpí vyšší $[\text{O}_3]$ než jehličnaté. U smrků při zvýšené $[\text{O}_3]$ byla pozorována alokace nového N do jehlic. Při chronickém stresu (například zvýšenou $[\text{O}_3]$) mohou stromy měnit místo alokace svých asimilátů, především ve prospěch syntézy obranných látek (Matyssek et al., 2005). Alokace nového dusíku v jehlicích nebyla významně narušena zvýšenou koncentrací O_3 (Andersen et al., 2003). Ale zvýšená $[\text{O}_3]$ snížila alokaci N do listu u buku. Výrazný pokles alokovaného N do asimilačních orgánů byl zaznamenán u buku více než u smrků (Weigt et al., 2012).

	Before labeling	Day 3	Day 5	Day 10	Shift after 10 days of labeling
8 cm					
1×O ₃	-23.1 ± 0.3	-23.0 ± 0.2	-23.7 ± 0.3	-23.1 ± 0.2	-0.0
2×O ₃	-24.2 ± 0.5	-24.0 ± 0.5	-25.3	-24.5 ± 0.4	-0.3
O ₃ effects	-1.1*	-1.0*	-1.6	-1.4**	-
15 cm					
1×O ₃	-22.0 ± 0.4	-21.5 ± 0.3	-22.1 ± 0.2	-22.1 ± 0.2	-0.1
2×O ₃	-23.3 ± 0.4	-22.8 ± 0.6	-23.8	-23.6 ± 0.5	-0.3
O ₃ effects	-1.3*	-1.3	-1.7	-1.5**	-

Obr.:8 Pokles izotopu $\delta^{13}\text{C}$ u smrku při vystavení dvakrát vyšší koncentraci O₃ po dobu několika dní. Uhlík respirovaný do půdy pod smrkem ztepilým. Každá hodnota je průměrem z plynových vrtů od tří stromů. Hvězdičky označují statistickou významnost mezi okolní a dvakrát zvýšenou [O₃] na různých úrovních. Převzato z: (Andersen et al., 2010)

4.3. Růst při zvýšené koncentraci O₃

Buk se zdá být více citlivý na chronickou expozici O₃ nejen na listech, ale i na celé rostlině (Pretzsch et al., 2010, Matyssek et al., 2010).

Tato zjištění vycházejí z pozorování na stromech, které byly zvýšené [O₃] v otevřeném prostoru vystaveny osm po sobě jdoucích vegetačních období (Karnosky et al. 2007). Po osmileté expozici mladých stromů vyšší [O₃] bylo pozorováno snížení přírůstku kmenů až o 44% než bylo zaznamenáno u dospělých buků. (Pretzsch et al., 2010). Ale negativní účinky zvýšené [O₃] byly hlášeny i u smrků (Nunn et al., 2006, Matyssek et al., 2007). Mnohé studie prokázaly snížení růstu kořenů (Matyssek a Sandermann et al., 2003), např. u buku. (Winkler et al, 2009, Andersen et al., 2010) Při zvýšené [O₃] byla pozorována stimulace růstu jemného kořenového vlášení. Při dostatku vody a zvýšené [O₃] byla zvýšená frekvence půdního dýchání měřena u smrku i buku, ale prokázána byla jen u buku. Ze studie vyplynulo, že stimulační účinky zvýšené [O₃] na růst kořenového vlášení jsou za sucha potlačeny (Nikolova et al., 2010). Jehlice smrku vykazovaly značný příjem O₃ přes zimu. Tyto údaje potvrzují předchozí zjištění, že buk je k působení ozonu citlivější (Kozovits et al., 2005). Zvýšená koncentrace ozonu zřejmě působí proti pozitivnímu účinku zvýšené [CO₂] a zmírňuje stimulaci růstu (Matyssek et al., 2010). Vyšší nárůst biomasy v oblasti kořenového vlášení než v nadzemní biomase byl prokázán u buku (Nikolova et al., 2010, Weigt et al., 2012) i u smrku (Andersen et al., 2010). U obou druhů byl nárůst kořenového vlášení potlačen

v období sucha (Andersen et al., 2010). Lze se domnívat, že nárůst kořenového vlášení při dostatku vody a při zvýšené $[O_3]$ je způsoben potřebou stromů získat více živin, například dusíku pro vykompenzování negativních účinků ozonu a špatné alokace prvků z důvodu vyšší $[O_3]$, jak je zmíněno v kapitole 4.2.

5. Současné působení zvýšené koncentrace CO_2 a O_3 na rostliny

Zvýšená koncentrace CO_2 a O_3 působí na primární metabolismus stromů v opačných směrech (Liu et al., 2004).

V rámci kompetice porostu mezi bukem a smrkem, při zvýšené koncentraci CO_2 a O_3 je možná změna v přidělování živin, aby se vykompenzoval účinek vyšších koncentrací plynů (Karnosky et al., 2005). Podmínky pěstování mohou mít vliv na fotosyntézu a tvorbu sacharidů. Reakce různých dřevin na různé kombinace zvýšení koncentrací CO_2 a O_3 jsou ovlivněny tím, jestli se jedná o monokultury nebo smíšené porosty. To může mít vliv na rozdělení asimilátů do nadzemních či podzemních orgánů, zejména kořenů (Liu et al., 2005). Snížená vodivost průduchů při zvýšené koncentraci CO_2 má pozitivní vliv na to, že se ozon nedostává tolik do listů, k čemuž má ozon při vyšší koncentraci větší tendenci. Proto při vyšší koncentraci CO_2 současně se zvýšenou koncentrací O_3 se negativní dopad O_3 na rostliny eliminuje (Grams et al., 1999).

Studie, které se věnují vyšší $[O_3]$ a $[CO_2]$ ukazují, že O_3 snižuje příjem a ukládání uhlíku do porostu (Matyssek et al., 2010). Zvýšená $[CO_2]$ stimuluje vyšší vychytávání CO_2 v prvním roce, ale už ne ve druhém roce. Ve druhém roce zvýšená $[O_3]$ snížila příjem CO_2 . Tento negativní efekt byl méně patrný při zvýšené $[CO_2]$, což dokazuje, že zvýšená $[CO_2]$ snižuje nepříznivé účinky ozonu (Kozovits et al., 2005).

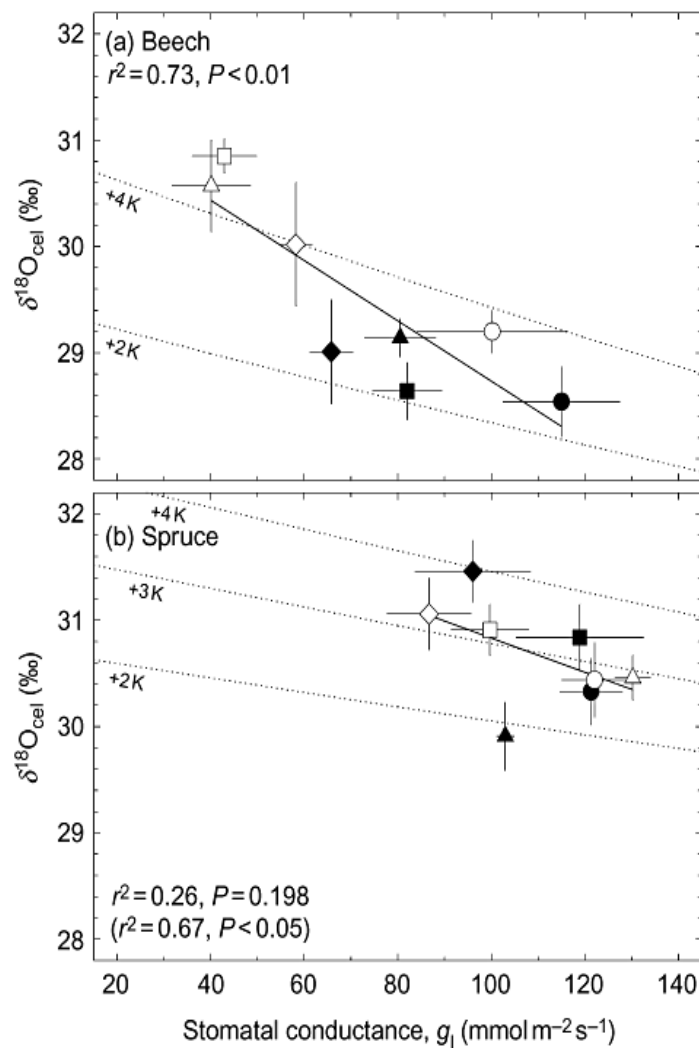
5.1. Vliv zvýšené koncentrace CO_2 a O_3 na fotosyntézu u *P. abies* a *F. sylvatica*

Sazenice buku a smrku byly pěstovány při všech čtyřech kombinacích zvýšené koncentrace CO_2 a O_3 . To znamená při okolních podmínkách, při zvýšené $[CO_2]$, při zvýšené $[O_3]$ a při zvýšení koncentrací obou plynů zároveň.

Buk vykazoval konkurenční nevýhodu při zvýšené $[O_3]$ při pěstování ve směsi smrkového porostu. Oproti pěstování v monokultuře byla u buku nižší intercelulární $[CO_2]$

a [O₃] v asimilačních orgánech, menší nárůst biomasy a menší objem koruny. Ve smíšené kultuře smrk těžil ze zvýšené [CO₂] a buk trpěl zvýšenou [O₃] (Kozovits et al., 2005). Celkově byl větší nárůst u smrku při zvýšené [CO₂] (Liu et al, 2004). Zejména když rostl v konkurenci s bukem (Kozovits et al, 2005). Na druhé straně bylo zjištěno, že mladý buk zvýšenou [O₃] trpí mnohem více než smrkové výhonky (Lippert et al, 1996). Ačkoli je mladý buk citlivější k poškození ozonem, než smrk (viz kapitola 4.3) při zvýšené [CO₂] nepříznivé účinky O₃ lépe kompenzuje (Grams et al., 1999).

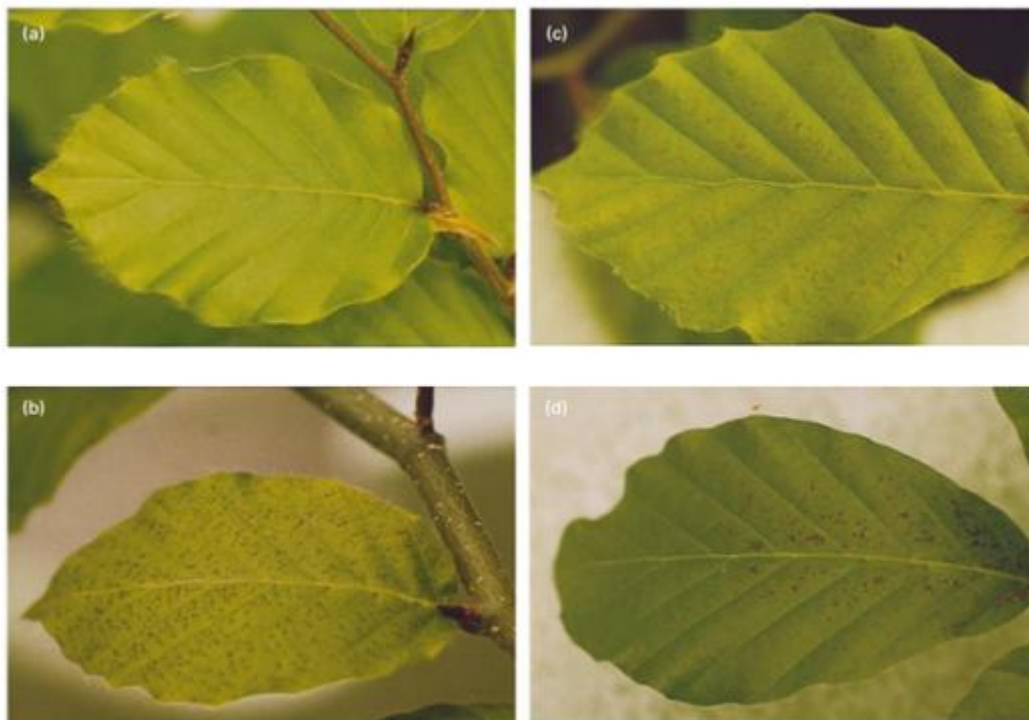
U mladých stromů se předpokládalo, že když se zvýší [CO₂], sníží se fotosyntetická kapacita (A(max)) u obou druhů, ale zvýšená [O₃] ovlivní pouze buky v tom, že díky snížené vodivosti průduchů (g(l)) sníží transpiraci. U dospělých stromů při zvýšené [CO₂] fotosyntetická kapacita klesala s klesajícím ozářením a vodivost průduchů se nezměnila (Grams et al., 2007). Nejvíce se snížila vodivost průduchů u buků pěstovaných ve smíšeném porostu, a to buď jen při zvýšené [CO₂], nebo jen při zvýšené [O₃]. Při zvýšených koncentracích obou plynů zároveň tento pokles vodivosti nebyl tak významný a zároveň u nich stoupl množství izotopu δ¹⁸O zastoupeného v celulóze. Nejvyšší vodivost průduchů u buků byla naměřena při pěstování v monokultuře a za normální [CO₂] a [O₃]. U smrků byla naměřena nejnižší vodivost průduchů při pěstování ve smíšených podmínkách při zvýšené koncentraci současně CO₂ i O₃. A nejvyšší vodivost průduchů byla naměřena u smrků pěstovaných ve smíšeném porostu a při zvýšené [O₃]. (Grams et al., 2007) Předpokládá se, že tato zvýšená vodivost průduchů u smrku při zvýšené [O₃], která je v rozporu s předchozím zjištěním (viz kapitola 4.1.1.), byla způsobena nedostatkem vody. Snížená vodivost průduchů u buku pěstovaného ve smíšeném porostu byla zapříčiněna nedostatkem vody a konkurenčním bojem. A odráží to celkově vyšší citlivost mladých buků v konkurenčním boji oproti smrkům (Grams et al., 2007, obrázek 9).



Obr.:9 Vztah mezi množstvím $\delta^{18}O$ v celulóze a vodivostí průduchů u buku a smrku při zvýšené koncentraci CO_2 a O_3 . Na ose X vidíme vodivost průduchů a na ose Y je množství $\delta^{18}O$ zastoupeného v celulóze. Převzato z: (Grams et al., 2007)

Mladé stromy buku byly po jednu vegetační sezónu vystaveny $[CO_2]$ $367 \mu l l^{-1}$ a $660 \mu l l^{-1}$ a zároveň byly vystaveny přízemnímu ozónu. Do konce června před rozvojem makroskopického poškození listů zvýšená hladina O_3 nenarušila světelnou, ani temnostní fázi fotosyntézy. Nicméně, aklimace na zvýšenou $[CO_2]$ měla za následek snížení koncentrace chlorofylu a dusíku v listech, zatímco rychlost čisté fotosyntézy byla jen mírně snížena. V srpnu po výskytu nekrózy listů rostlinám pěstovaným pod normální $[CO_2]$ a dvakrát vyšší koncentrací ozónu významně klesla rychlost fotosyntézy. Karboxylační účinnost, výměna plynů a příjem CO_2 bylo sníženo o 75,40% a 75%. Naopak rostliny vystavené dvakrát vyšší $[O_3]$ a zvýšené hladině CO_2 udržovaly rychlost fotosyntézy na podobné úrovni jako rostliny pěstované pod normální $[CO_2]$ a $[O_3]$ nebo pod zvýšenou $[CO_2]$ a normální $[O_3]$. Dlouhodobá

expozice zvýšenému $[CO_2]$ potlačila nepříznivé a chronické účinky na fotosyntézu při pěstování ve zvýšené $[O_3]$ (Grams et al., 1999). Pravděpodobně to mělo za příčinu to, že při zvýšené $[CO_2]$ se sníží vodivost průduchů a tím se zamezí nadměrnému vstupu O_3 do listů. Na obrázku 10 můžeme pozorovat, jak účinky zvýšené $[CO_2]$ pozitivně ovlivňují negativní dopad zvýšené $[O_3]$.



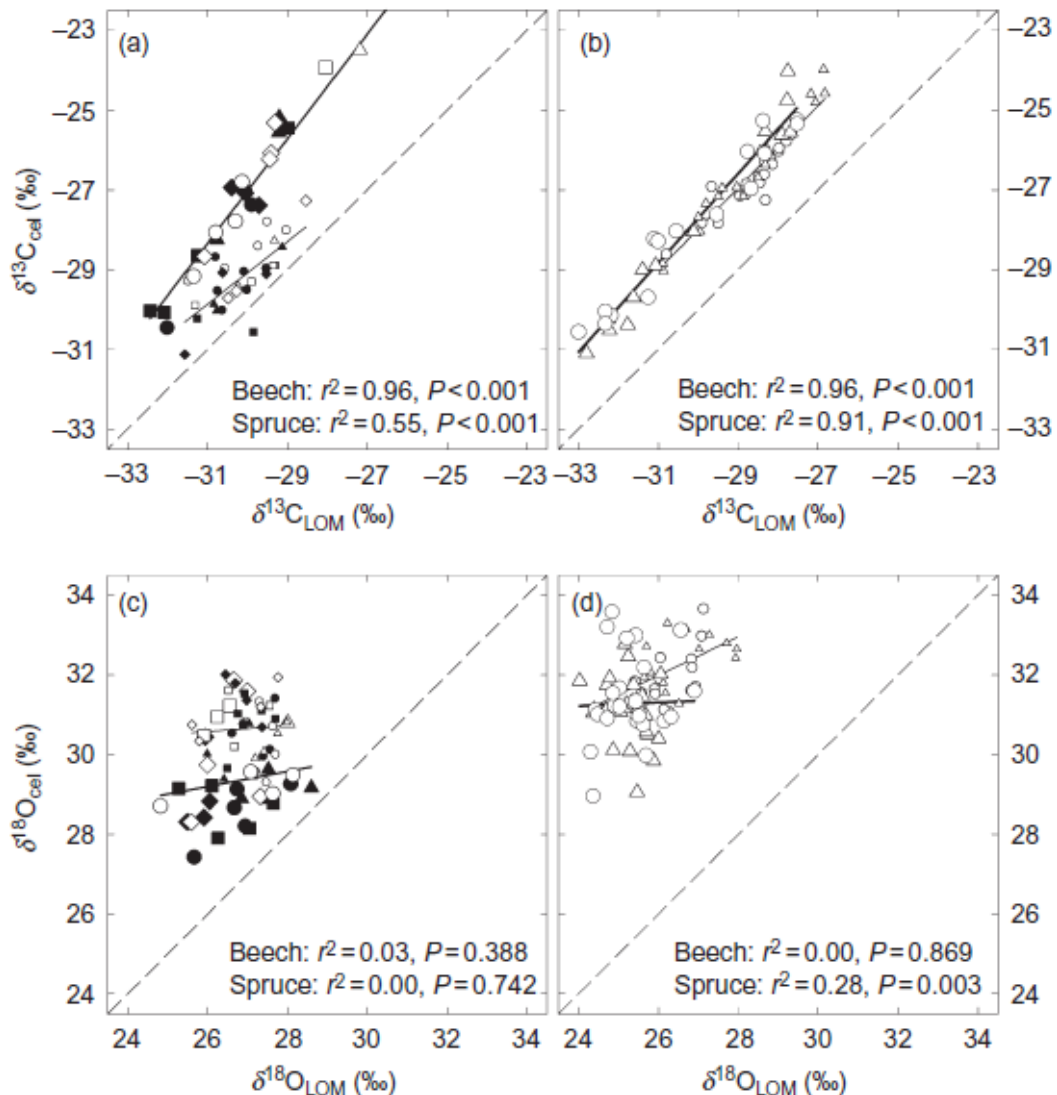
Obr.:10 Nekróza listů při různé koncentraci CO_2 a O_3 . (A)okolní $[CO_2]$ i $[O_3]$; (B) okolní $[CO_2]$ a dvakrát zvýšená $[O_3]$; (C) zvýšená $[CO_2]$ a okolní $[O_3]$; (D) Zvýšená $[CO_2]$ i $[O_3]$; Převzato z: (Grams et al., 1999)

Na obrázku můžeme pozorovat, jak účinky zvýšené $[CO_2]$ pozitivně ovlivňují negativní dopad zvýšené $[O_3]$ na list.

5.2. Alokace izotopu ^{13}C a ^{18}O při zvýšené koncentraci CO_2 a O_3

Změny ve fotosyntetické kapacitě ($A(max)$) a vodivosti průduchů ($g(l)$) byly zajišťovány pomocí izotopu $\delta^{13}C$ a $\delta^{18}O$ u *Fagus sylvatica* a *Picea abies*. Izotopové složení dospělých stromů nebylo koncentrací ozónu významně ovlivněno na rozdíl od jedinců mladších, což dokazuje větší citlivost mladých stromů k O_3 za kontrolovaných podmínek. U obou druhů byla korelace izotopu $\delta^{13}C$ velmi významná v suché hmotnosti listu i v celulóze. Ve všech případech bylo zastoupení izotopu $\delta^{13}C$ vyšší v obsahu celulózy než

v celkové sušině listu. Tyto rozdíly byly u mladých smrků nižší (0,5-1,5‰) než u mladých buků (5,01-5,03‰). Izotopu $\delta^{18}\text{O}$ bylo ve všech případech více v celulóze listu než v celkové sušině listu. Ale největší posun je vidět u mladých a dospělých stromů rostoucích v lese. Jejich poměr izotopu $\delta^{18}\text{O}$ v celulóze je až o 5,5‰ vyšší než množství izotopu v celkové sušině listu (Grams et al., 2007, obrázek 11).



Obr.: 11 Korelace mezi $\delta^{13}\text{C}$ alokovaného do celkové sušiny listu (A,B) a $\delta^{13}\text{C}$ alokovaného do celulózy u buku a smrku; Poměr mezi $\delta^{18}\text{O}$ v celulóze a organické hmotě listu (C,D); na (A,C) jsou data z mladých stromů a na (B,D) jsou dospělé stromy; velké symboly jsou z buku a malé ze smrku; monokultury jsou vyznačeny tmavými symboly a smíšené kultury bílými symboly; kroužky jsou okolní $[\text{CO}_2]$ i $[\text{O}_3]$, trojúhelníky jsou zvýšená $[\text{O}_3]$, čtverce jsou zvýšená $[\text{CO}_2]$ a kosočtverce jsou zvýšená $[\text{CO}_2]$ i $[\text{O}_3]$; Převzato z (Grams et al., 2007); LOM = leaf organic matter = sušina

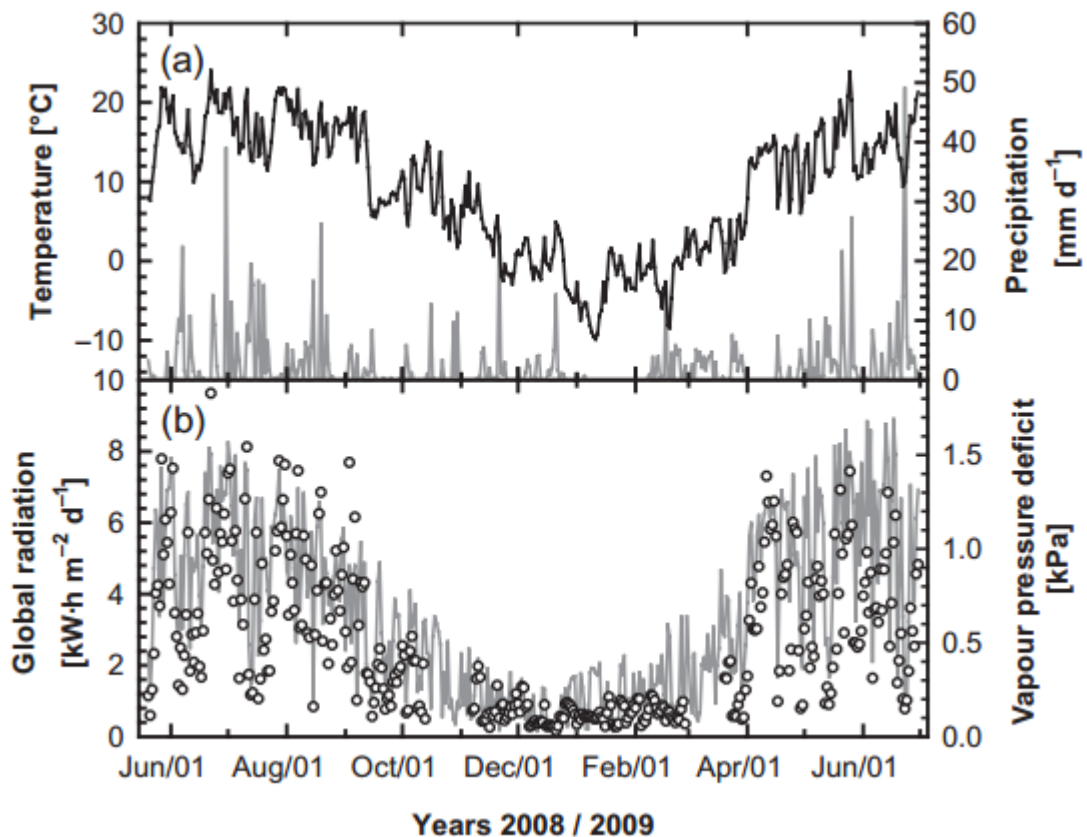
V následující tabulce jsou pro přehlednost uvedeny hodnoty izotopů alokovaných do listové celulózy při různých koncentracích plynů. Zejména v bukových porostech jak smíšených, tak monokulturách, lze vidět, jak jsou hodnoty při zvýšené [CO₂] a [O₃] velice podobné hodnotám naměřeným při okolní koncentraci obou plynů. Z toho vyplývá, že pokud jsou poměry obou plynů stále podobné, i když jejich koncentrace se změní, na procesy v rostlinách to nemá významný vliv.

U buku v monokultuře	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$	$\delta^{18}\text{O} \text{ ‰}$
Při ošetření CO ₂	25	27
Při ošetření O ₃	16	29
Při ošetření CO ₂ a O ₃	21	29
Kontrola bez ošetření	21	27
U buku ve smíšeném lese		
Při ošetření CO ₂	15	31
Při ošetření O ₃	17	31,5
Při ošetření CO ₂ a O ₃	21	30
Kontrola bez ošetření	20	29
U smrku v monokultuře		
Při ošetření CO ₂	24	31
Při ošetření O ₃	22	30,5
Při ošetření CO ₂ a O ₃	23	31
Kontrola bez ošetření	21	30,5
U smrku ve smíšeném lese		
Při ošetření CO ₂	24	31
Při ošetření O ₃	22	30
Při ošetření CO ₂ a O ₃	24	31
Kontrola bez ošetření	22	30,5

Tabulka 1 Rozložení izotopu $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{18}\text{O}$ do listové celulózy při zvýšené koncentraci CO₂, O₃ a obou plynů zároveň. Převzato z: (Grams et al., 2007)

6. Sezónní dynamika ukládání uhlíku

V průběhu celé vegetační sezóny dochází zejména v mírném pásu ke změnám v okolní teplotě, intenzitě radiace a množství srážek. Viz obrázek 12.

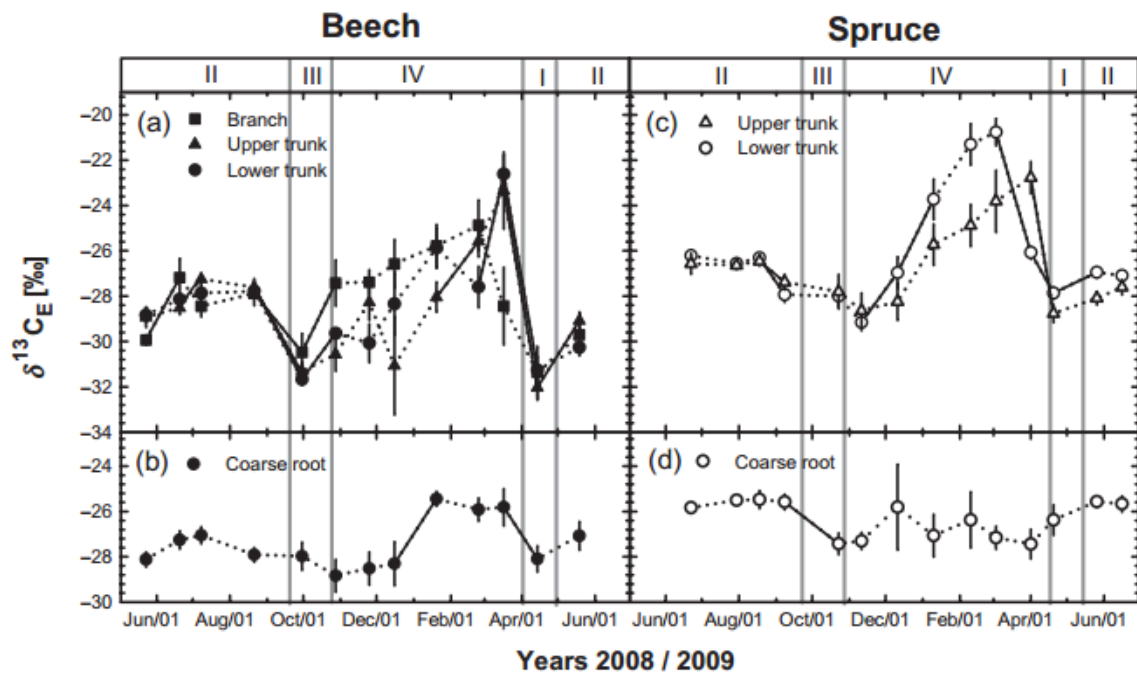


Obr.:12 Změny v teplotě a radiaci v průběhu roku ve střední Evropě. Převzato z: (Kuptz et al., 2011)

To vše má vliv na růst a vývoj rostlin. Délka vegetační sezóny se značně liší v různých nadmořských výškách i zeměpisných šířkách. Stálezelené jehličnaté stromy jsou lépe přizpůsobeny chladnějším podmínkám svou fyziologií i anatomií. Proto je v oblastech výše položených a oblastech dále od rovníku nalzáme častěji než stromy opadavé.

U obou druhů, (*Fagus sylvatica* a *Picea abies*) lze během celého roku pozorovat sezónní dynamiku ukládání uhlíku, která se ovšem mírně liší. U smrku jsou změny v průběhu sezóny menší. Buk v létě asimiloval 28,2‰ a smrk 26,8‰ izotopu uhlíku ¹³C. Hodnoty výdeje CO₂ byly u obou druhů velmi podobné se dvěma výjimkami. Jednalo se téměř o dvakrát větší výdej CO₂ u smrku než u buku a bylo to ve spodních částech kmene během léta a v kořenech na začátku jara. U listnatých stromů lze během roku očekávat významnější

výkyvy v ukládání uhlíku, díky období zimy, kdy nemohou fotosyntetizovat (Kuptz et al., 2011). Smrk je schopen fotosyntetizovat po delší část roku, proto jeho dynamika může být pozvolnější. Důkazem může být pozorování na množství ^{13}C nalezeného v hlavních kořenech rostlin během celého roku. Během léta bylo množství ^{13}C ve smrkových porostech nižší než u buků, nicméně v zimě bylo pozorováno významné období příjmu CO_2 u smrkových porostů (Kuptz et al., 2011, obrázek 13).



Obr.:13 Alokace izotopu ^{13}C u buku a smrku v průběhu roku. Převzato z: (Kuptz et al., 2011)

Další studie se zabývala sezónním kolísáním uhlíku v kmeni stromů na úrovni bukového lesa. Z floému bylo analyzováno celkové množství cukrů a izotopu uhlíku ^{13}C . V celkové organické hmotě bylo izotopu uhlíku $\delta^{13}\text{C}$ někdy až 5‰. Sezónní změny se pohybovaly v rozmezí až 3,3‰, s maximem na počátku růstu. Nejnižších hodnot bylo naměřeno v létě, kdy nároky na dýchání byly největší. Po ukončení radiálního růstu kmene hodnoty respirace $\delta^{13}\text{C}$ vykazovaly progresivní růst, který je spojen se zvýšeným obsahem cukru v pletivu floému. A zároveň se snížila respirace. Na rozdíl od očekávání denní výměna, tedy příjem i výdej uhlíku byla maximální v zimě a na jaře, kdy listy chyběly, nebo ještě nebyly zcela funkční (Maunoury et al., 2007).

Koncentrace CO_2 na severní polokouli během roku je ovlivněna mírou fotosyntézy a tedy i ontogenetického vývoje stromů. Nejvyšší $[\text{CO}_2]$ bývá v zimních měsících v období

vegetačního klidu, kdy opadavé stromy nemohou asimilovat. Nejnižší [CO₂] je ve vegetačním období, když není příliš horko. Se sezonní dynamikou uhlíku může souviset i rozdílná koncentrace O₃ během roku. Maximální koncentrace ozonu na severní polokouli jsou na jaře, zejména v květnu (Vingarzan et al., 2004), pravděpodobně proto, že porost významně asimiluje CO₂, jehož koncentrace sníží vodivost průduchů a rostliny nevstřebají tolik ozonu. Navíc v této roční době se v Evropě vyskytují někdy parné dny, za kterých ozon vzniká více. (kapitola 4.) V létě, když je poměr parných dnů nejvyšší, musí rostliny transpirovat, aby se ochladily, přičemž přijmou větší množství O₃ než na jaře.

Závěr:

Pro lepší přehlednost vyhodnocení vlivu zvýšené koncentrace CO₂ a O₃ působících na rostliny jednotlivě i v interakci na fyziologické procesy u dřevin vedoucí k asimilaci uhlíku jsem se pokusila vypracovat zjednodušenou sumarizační tabulku 2.

Proces, druh/koncentrace plynů	Zvýšená koncentrace CO₂	Zvýšená koncentrace O₃	Interakce zvýšené koncentrace CO₂ a O₃
Fotosyntéza	Dočasné zrychlení	Zpomalení	Nezměněna/mírné zrychlení
Vodivost průduchů	Snížení	Snížení	Mírné snížení
Asimilační orgán	Může se zvětšit	Trpí významnou nekrózou	Mírná nekróza
Růst	Dočasné zvýšení	Snížení	Nezměněn/nepatrné zvýšení

Tabulka 2, reakce předcházející asimilaci uhlíku při zvýšené koncentraci CO₂, O₃ a obou plynů současně

Při zvýšené koncentraci CO₂ se u buku projevila vyšší rychlost asimilace než u smrku. Při delším vystavení této koncentraci byla u buku prokázána i výraznější aklimace fotosyntézy oproti smrku. Také při vystavení vyšší koncentraci O₃ buk reagoval citlivěji. Negativní účinky ozonu se na jeho růstu a asimilačních orgánech projeví významněji než na smrku. O smrku lze všeobecně tvrdit, že jeho reakce nevykazují takovou dynamiku na změny vnějšího prostředí jako reakce buku. To ostatně, jak se předpokládá, vyplývá z faktu opadavosti či stálezelenosti asimilačních orgánů, kdy u buku dochází ke každoroční obnově listoví, zatímco u smrku je u zdravých jedinců i více než 10 ročníků jehlic, které jsou opakovaně každým rokem vystaveny působení vnějších faktorů. U smrku jsou i díky tomu jehlice mnohem lépe chráněny před vlivy prostředí, mají silnější strukturální ochranu (silná kutikula, hypodermis, atd.).

V budoucnu (alespoň v následujících desetiletích) se dá očekávat stále se zvyšující koncentrace CO₂, ale i častější a delší výskyt koncentrace přízemního O₃. Díky mnoha proměnným, které zanášejí do klimatických modelů významnou míru neurčitosti, je velice těžké říci jednoznačnou prognózu, která bude přibližně odpovídat podmínkám za několik desítek let. Při otázce lepší konkurenceschopnosti smrku a buku při zvýšených koncentracích CO₂ i O₃ v prostředí je také podstatný vzájemný poměr těchto plynů. Pokud bude koncentrace CO₂ v té míře, aby dokázala aspoň částečně vykompenzovat negativní účinky zvýšené koncentrace O₃, nelze jednoznačně říci, který druh dřevin - zda dřeviny opadavé, nebo stálezelené - na tom budou lépe. Záleží na mnoha dalších faktorech prostředí, jako jsou půdní vlastnosti, např. kyselost půdy, množství srážek a dostupnost vody, teploty a jejich extrémní výskyty. Mimoto hrají roli i faktory biotické – vlastní genotyp dřevin, který může vykazovat rozdílnou odolnost vůči stresovým faktorům, druhové složení porostu nebo napadení škůdci a jejich množení v důsledku klimatické změny. Proto si myslím, že v takovém případě se lepší konkurenceschopnost projeví u druhu, pro který budou podmínky na konkrétním stanovišti příznivější. Pokud budou koncentrace O₃ tak vysoké a často se vyskytující, že zvýšená koncentrace CO₂, která má často stimulační účinky a má alespoň dočasně pozitivní vliv na rostliny, je nedokáže vykompenzovat, bude pravděpodobně lépe prospívat smrk, protože listnaté stromy jsou na negativní účinky ozonu citlivější.

Seznam zdrojů a použité literatury:

- Albert M, Schmidt M. 2010.** Climate-sensitive modelling of site-productivity relationships for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management* **259**(4): 739-749.
- Alexou M, Hofer N, Liu X, Rennenberg H, Haberer K. 2007.** Significance of ozone exposure for inter-annual differences in primary metabolites of old-growth beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L.) trees in a mixed forest stand. *Plant Biology* **9**(2): 227-241.
- Andersen CP. 2003.** Source-sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone. *New Phytologist* **157**(2): 213-228.
- Andersen CP, Ritter W, Gregg J, Matyssek R, Grams TEE. 2010.** Below-ground carbon allocation in mature beech and spruce trees following long-term, experimentally enhanced O₃ exposure in Southern Germany. *Environmental Pollution* **158**(8): 2604-2609.
- Bever JD, Westover KM, Antonovics J. 1997.** Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* **85**: 561–573.
- Ceulemans R, Mousseau M. 1994.** TANSLEY REVIEW NO-71 - EFFECTS OF ELEVATED ATMOSPHERIC CO₂ ON WOODY-PLANTS. *New Phytologist* **127**(3): 425-446.
- Cooley DR, Manning WJ. 1987.** The impact of ozone on assimilate partitioning in plants: a review. *Environmental Pollution* **47**: 95–113
- Cseke LJ, Tsai CJ, Rogers A, Nelsen MP, White HL, Karnosky DF, Podila GK. 2009.** Transcriptomic comparison in the leaves of two aspen genotypes having similar carbon assimilation rates but different partitioning patterns under elevated CO₂. *New Phytologist* **182**(4): 891-911.
- Drake B. G., Gonzales-Meler M. A., Long S.P.:** More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂? *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **48**:609 – 639,1997
- Egli P, Maurer S, Gunthardt-Goerg MS, Korner C. 1998.** Effects of elevated CO₂ and soil quality on leaf gas exchange and above-ground growth in beech-spruce model ecosystems. *New Phytologist* **140**(2): 185-196.
- Egli P, Maurer S, Spinnler D, Landolt W, Gunthardt-Georg MS, Korner C. 2001.** Downward adjustment of carbon fluxes at the biochemical, leaf, and ecosystem scale in beech-spruce model communities exposed to long-term atmospheric CO₂ enrichment. *Oikos* **92**(2): 279-290.
- Ferris R, Sabatti M, Miglietta F, Mills RF, Taylor G. 2001.** Leaf area is stimulated in *Populus* by free air CO₂ enrichment (POPFACE), through increased cell expansion and production. *Plant Cell and Environment* **24**(3): 305-315.
- Fleischmann, F., Matyssek, R., and Oswald, W. F. (2002)** Impact of CO₂ and Nitrogen Fertilization on the Infection of Beech with *Phytophthora citricola*. Freiburg: Botanikertagung, p.313.
- Fowler, D., J.N. Cape, M. Coyle, C. Flechard, J. Kuylenstierna, K. Hicks, D. Derwent, C. Johnson and D. Stevenson. 1999.** The global exposure of forests to air pollutants. *Water Air Soil Pollut.* **116**:5–32.
- Gessler A, Keitel C, Kreuzwieser J, Matyssek R, Seiler W, Rennenberg H. 2007.** Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees-Structure and Function* **21**(1): 1-11.
- Giles, J. 2005.** Hikes in surface ozone could suffocate crops. *Nature* **435**:7.
- Grams TEE, Anegg S, Haberle KH, Langebartels C, Matyssek R. 1999.** Interactions of

- chronic exposure to elevated CO₂ and O₃ levels in the photosynthetic light and dark reactions of European beech (*Fagus sylvatica*). *New Phytologist* **144**(1): 95-107.
- Grams TEE, Kozovits AR, Haberle KH, Matyssek R, Dawson TE. 2007.** Combining delta C-13 and delta O-18 analyses to unravel competition, CO₂ and O₃ effects on the physiological performance of different-aged trees. *Plant Cell and Environment* **30**(8): 1023-1034.
- Hlasny T, Barcza Z, Fabrika M, Balazs B, Churkina G, Pajtik J, Sedmak R, Turcani M. 2011.** Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe. *Climate Research* **47**(3): 219-236.
- Hofstra G, Ali A, Wukasch RT, Fletcher RA. 1981.** The rapid inhibition of root respiration after exposure of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants to ozone. *Atmospheric Environment* **15**: 483-487.
- Holton MK, Lindroth RL, Nordheim EV. 2003.** Foliar quality influences tree-herbivore-parasitoid interactions: effects of elevated CO₂, O₃, and plant genotype. *Oecologia* **137**(2): 233-244.
- Jach ME, Ceulemans R. 1999.** Effects of elevated atmospheric CO₂ on phenology, growth and crown structure of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings after two years of exposure in the field. *Tree Physiology* **19**(4-5): 289-300.
- Kaakinen S, Kostianen K, Ek F, Saranpaa P, Kubiske ME, Sober J, Karnosky DF, Vapaavuori E. 2004.** Stem wood properties of *Populus tremuloides*, *Betula papyrifera* and *Acer saccharum* saplings after 3 years of treatments to elevated carbon dioxide and ozone. *Global Change Biology* **10**(9): 1513-1525.
- Karnosky DF, Werner H, Holopainen T, Percy K, Oksanen T, Oksanen E, Heerdt C, Fabian P, Nagy J, Heilman W, Cox R, Nelson N, Matyssek R. 2007.** Free-air exposure systems to scale up ozone research to mature trees. *Plant Biology* **9**(2): 181-190.
- Kitao M, Low M, Heerdt C, Grams TEE, Haberle KH, Matyssek R. 2009.** Effects of chronic elevated ozone exposure on gas exchange responses of adult beech trees (*Fagus sylvatica*) as related to the within-canopy light gradient. *Environmental Pollution* **157**(2): 537-544.
- Kosvancova M, Urban O, Sprtova M, Hrstka M, Kalina J, Tomaskova I, Spunda V, Marek MV. 2009.** Photosynthetic induction in broadleaved *Fagus sylvatica* and coniferous *Picea abies* cultivated under ambient and elevated CO₂ concentrations. *Plant Science* **177**(2): 123-130.
- Kozovits AR, Matyssek R, Blaschke H, Gottlein A, Grams TEE. 2005.** Competition increasingly dominates the responsiveness of juvenile beech and spruce to elevated CO₂ and/or O₃ concentrations throughout two subsequent growing seasons. *Global Change Biology* **11**(9): 1387-1401.
- Kuptz D, Matyssek R, Grams TEE. 2011.** Seasonal dynamics in the stable carbon isotope composition (delta 13C) from non-leafy branch, trunk and coarse root CO₂ efflux of adult deciduous (*Fagus sylvatica*) and evergreen (*Picea abies*) trees. *Plant Cell and Environment* **34**(3): 363-373.
- Lhotáková Z, Urban O, Dubánková M, Cvikrová M, Tomášková I, Kubínová L, Zvára K, Marek MV, Albrechtová J. 2012.** The impact of long-term CO₂ enrichment on sun and shade needles of Norway spruce (*Picea abies*): Photosynthetic performance, needle anatomy and phenolics accumulation. *Plant Science* **188–189**: 60–70.
- Lincoln DE, Fajer ED, Johnson RH. 1993.** PLANT INSECT HERBIVORE INTERACTIONS IN ELEVATED CO₂ ENVIRONMENTS. *Trends in Ecology & Evolution* **8**(2): 64-68.
- Lippert M, Steiner K, Payer HD, Simons S, Langebartels C, Sandermann H. 1996.**

- Assessing the impact of ozone on photosynthesis of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in environmental chambers. *Trees-Structure and Function* **10**(4): 268-275.
- Liu WP, Kozovits AR, Grams TEE, Blaschke H, Rennenberg H, Matyssek R. 2004.** Competition modifies effects of enhanced ozone/carbon dioxide concentrations on carbohydrate and biomass accumulation in juvenile Norway spruce and European beech. *Tree Physiology* **24**(9): 1045-1055.
- Liu XP, Grams TEE, Matyssek R, Rennenberg H. 2005.** Effects of elevated pCO₂ and/or pO₃ on C-, N-, and S-metabolites in the leaves of juvenile beech and spruce differ between trees grown in monoculture and mixed culture. *Plant Physiology and Biochemistry* **43**(2): 147-154.
- Lou YG, Baldwin IT. 2004.** Nitrogen supply influences herbivore-induced direct and indirect defenses and transcriptional responses to *Nicotiana attenuata*. *Plant Physiology* **135**(1): 496-506.
- Marek, Michal V. Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu.** Vyd. 1. Praha: Academia, 2011, 253 s. Živá příroda. ISBN 978-802-0018-762
- Matyssek R, Agerer R, Ernst D, Munch JC, Osswald W, Pretzsch H, Priesack E, Schnyder H, Treutter D. 2005a.** The plant's capacity an regulating resource demand. *Plant Biology* **7**(6): 560-580.
- Matyssek R, Bytnerowicz A, Karlsson PE, Paoletti E, Sanz M, Schaub M, Wieser G. 2007.** Promoting the O₃ flux concept for European forest trees. *Environmental Pollution* **146**(3): 587-607.
- Matyssek R, Gunthardtgeorg MS, Saurer M, Keller T. 1992.** SEASONAL GROWTH, DELTA-C-13 IN LEAVES AND STEM, AND PHLOEM STRUCTURE OF BIRCH (*BETULA-PENDULA*) UNDER LOW OZONE CONCENTRATIONS. *Trees-Structure and Function* **6**(2): 69-76.
- Matyssek R, Gunthardtgeorg MS, Keller T, Scheidegger C. 1991.** IMPAIRMENT OF GAS-EXCHANGE AND STRUCTURE IN BIRCH LEAVES (*BETULA-PENDULA*) CAUSED BY LOW OZONE CONCENTRATIONS. *Trees-Structure and Function* **5**(1): 5-13.
- Matyssek R, Wieser G, Nunn AJ, Low M, Then C, Herbing K, Blumenrother M, Jehnes S, Reiter IM, Heerdt C, Koch N, Haberle KH, Haberer K, Werner H, Tausz M, Fabian P, Rennenberg H, Grill D, Osswald W. 2005b.** How sensitive are forest trees to ozone? New research on an old issue. *Plant Responses to Air Pollution and Global Change*: 21-28.
- Matyssek, R. and J.L. Innes. 1999.** Ozone—a risk factor for trees and forests in Europe? *Water Air Soil Pollut.* **116**:199–226.
- Matyssek and Sandermann, 2003 R. Matyssek, H. Sandermann** Impact of Ozone on Trees: an Ecophysiological Perspective
- Michelot A, Simard S, Rathgeber C, Dufrene E, Damesin C. 2012.** Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiology* **32**(8): 1033-1045.
- Nátr L. 2000.** *Koncentrace CO₂ a rostliny.* ISV nakladatelství, Praha, 257 s. ISBN 80-85866-62-5.
- Nikolova PS, Andersen CP, Blaschke H, Matyssek R, Haberle KH. 2010.** Belowground effects of enhanced tropospheric ozone and drought in a beech/spruce forest (*Fagus sylvatica* L./*Picea abies* L. Karst). *Environmental Pollution* **158**(4): 1071-1078.
- Nunn AJ, Kozovits AR, Reiter IM, Heerdt C, Leuchner M, Lutz C, Liu X, Low M, Winkler JB, Grams TEE, Haberle KH, Werner H, Fabian P, Rennenberg H, Matyssek R. 2005.** Comparison of ozone uptake and sensitivity between a phytotron

- study with young beech and a field experiment with adult beech (*Fagus sylvatica*). *Environmental Pollution* **137**(3): 494-506.
- Nunn AJ, Wieser G, Reiter IM, Haberle KH, Grote R, Havranek WM, Matyssek R. 2006.** Testing the unifying theory of ozone sensitivity with mature trees of *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. *Tree Physiology* **26**(11): 1391-1403.
- Pretzsch H, Dieler J, Matyssek R, Wipfler P. 2010.** Tree and stand growth of mature Norway spruce and European beech under long-term ozone fumigation. *Environmental Pollution* **158**(4): 1061-1070.
- Reich PB 1987.** Quantifying plant response to ozone: a unifying theory. *Tree Physiol* **3**:63–91.
- Reich, P.B. and R.G. Amundson. 1985.** Ambient levels of O₃ reduce net photosynthesis in tree and crop species. *Science* **230**:566–670.
- Saxe H, Ellsworth DS, Heath J. 1998.** Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytologist* **139**(3): 395-436.
- Tricker PJ, Trewin H, Kull O, Clarkson GJJ, Eensalu E, Tallis MJ, Colella A, Doncaster CP, Sabatti M, Taylor G. 2005.** Stomatal conductance and not stomatal density determines the long-term reduction in leaf transpiration of poplar in elevated CO₂. *Oecologia* **143**(4): 652-660.
- Vingarzan R. 2004.** A review of surface ozone background levels and trends. *Atmospheric Environment* **38**(21): 3431-3442.
- Weigt RB, Haberle KH, Millard P, Metzger U, Ritter W, Blaschke H, Gottlein A, Matyssek R. 2012.** Ground-level ozone differentially affects nitrogen acquisition and allocation in mature European beech (*Fagus sylvatica*) and Norway spruce (*Picea abies*) trees. *Tree Physiology* **32**(10): 1259-1273.
- Winkler JB, Fleischmann F, Gayler S, Scherb H, Matyssek R, Grams TEE. 2009.** Do chronic aboveground O₃ exposure and belowground pathogen stress affect growth and belowground biomass partitioning of juvenile beech trees (*Fagus sylvatica* L.)? *Plant and Soil* **323**(1-2): 31-44.
- Wittig VE, Ainsworth EA, Naidu SL, Karnosky DF, Long SP. 2009.** Quantifying the impact of current and future tropospheric ozone on tree biomass, growth, physiology and biochemistry: a quantitative meta-analysis. *Global Change Biology* **15**(2): 396-424.
- Zelená zpráva o stavu lesa ČR 2011.** Praha: Ministerstvo zemědělství, 2012. ISBN 978-80-7434-063-5

Internetové zdroje:

<http://www.ipcc.ch/pdf/reports-nonUN-translations/czech/ar4-sysr-spm.pdf>

ftp://ftp.cmdl.noaa.gov/ccg/co2/trends/co2_annmean_mlo.txt

www.blisty.cz/art/68432.html