

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Kateřina Růžicková**

Vliv klimatické změny na dynamiku kořenového systému temperátních lesů

Effects of Climate Change on Root Dynamics in Temperate Forests

Bakalářská práce

Školitel: Dr. Martin Bouda

Konzultant: Mgr. Zuzana Lhotáková, Ph.D.

Praha, 2021

**Poděkování:**

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli Dr. Martinu Boudovi za odborné vedení, pomoc při hledání odborné literatury, cenné připomínky, vstřícnost a všechn věnovaný čas. Dále bych ráda poděkovala Mgr. Zuzaně Lhotákové, Ph.D. za připomínky k formální stránce práce a za pomoc při řešení organizačních záležitostí.

**Prohlášení:**

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

V Praze 3. 5. 2021

Podpis

**Abstrakt:**

Jemné kořeny se podílejí významnou měrou na globálním cyklu uhlíku i vody. Jejich dynamika a změny, které v ní mohou nastat, jsou tedy klíčovými hráči v těchto procesech. Klimatická změna dynamiku jemných kořenů výrazně ovlivňuje a vzhledem k tomu, že jednotlivé faktory spolu vzájemně interagují a mohou působit i proti sobě, je celková odpověď kořenového systému na klimatickou změnu obtížně predikovatelná. Zároveň je ale pochopení těchto procesů nezbytné pro vytvoření přesnějších modelů pro předpověď reakce ekosystémů na měnící se klima. Tato bakalářská práce je literární rešerší, která shrnuje poznatky o vlivech zvýšené teploty, koncentrace CO<sub>2</sub> a sucha na dynamiku jemných kořenů v temperátních lesích, poskytuje komplexní pohled na interakci všech tří faktorů a pokládá některé otázky otevřené pro další výzkum v této problematice.

Klíčová slova: jemné kořeny, temperátní lesy, klimatická změna, cyklus uhlíku, sucho

**Abstract:**

Fine roots contribute significantly to the global carbon and water cycle. Their dynamics and changes that may occur are therefore key players in these processes. Climate change significantly affects the dynamics of fine roots, and since individual factors are in interaction and may also function against each other, the overall response of the root system to climate change is difficult to predict. However, understanding these processes is essential for creating more accurate models to predict the response of ecosystems to a changing climate. This bachelor's project is a literature review that summarizes the knowledge about the effects of elevated temperature, CO<sub>2</sub> concentration and drought on the dynamics of fine roots in temperate forests. Also, it provides a comprehensive view of the interaction of all three factors and considers some issues open for further research.

Key words: fine roots, temperate forests, climate change, carbon cycle, drought

## Seznam zkratk

SRL	specific root density; délka kořene na jednotku jeho hmotnosti
NPP	net primary production; čistá primární produkce
RTD	root tissue density; hustota kořenových pletiv
ppm	parts per milion; počet částic na jeden milion
RAI	root area index; index kořenové pokrývnosti
LAI	leaf area index; index listové pokrývnosti
SRA	specific root area; plocha kořene na jednotku hmotnosti
SOM	soil organic matrix; půdní organická hmota
RES	root economic spectrum; ekonomické spektrum kořenového systému

## Obsah

Úvod .....	1
1. Význam jemných kořenů pro ekosystém .....	2
2. Klimatická změna a temperátní lesy .....	4
1.1. Vliv vysoké teploty na dynamiku kořenového systému .....	5
1.2. Vliv zvýšené koncentrace CO <sub>2</sub> na dynamiku kořenového systému .....	7
1.3. Vliv sucha na dynamiku kořenového systému .....	10
3. Uhlíková bilance ekosystému v klimatické změně .....	15
3.1. Terestrický cyklus uhlíku a sekvestrace .....	15
3.2. Půdní respirace a koloběh mikrobiální biomasy .....	16
4. Metody měření dynamiky kořenového systému .....	18
4.1. Metoda sequential coring .....	18
4.2. Metoda ingrowth cores .....	19
4.3. Minirhizotrony .....	19
4.4. Vyhodnocování metod a jejich kombinace .....	21
5. Komplexní pohled na dynamiku kořenového systému v klimatické změně .....	21
Závěr .....	25
Přehled použité literatury .....	26

## Úvod

Klimatická změna ovlivňuje mnohé významné procesy v rostlinách (IPCC, 2007). V minulosti byla pozornost často věnována především nadzemní části rostliny a procesy odehrávající se v půdě a v kořenech byly opomíjeny. V současné době přibývá studií, které se zabývají vlivem faktorů provázejících klimatickou změnu na kořenový systém. Zároveň je tento výzkum poměrně složitý vzhledem k tomu, že kořeny jsou v půdě a není snadné je sledovat, aniž by došlo k jejich poškození a k narušení okolního prostředí (Norby & Jackson, 2000). Poznatky o reakcích podzemních částí rostliny na klimatickou změnu tedy ještě zdaleka nejsou tak ucelené jako o vlivu na listy a růst nadzemní biomasy. Studium reakcí kořenového systému na klimatickou změnu je přitom nezbytné pro pochopení zpětných vazeb mezi ekosystémem a atmosférou. Míra fixace uhlíku (C) rostlinami a jeho ukládání do půdy může významně ovlivnit jeho budoucí koncentraci v atmosféře a může vést buďto k pozitivní nebo negativní zpětné vazbě (Eissenstat et al., 2000; Pendall et al., 2004).

Významnou komponentou kořenového systému z hlediska toků uhlíku a jeho ukládání jsou jemné kořeny (Jackson et al., 1997; Pendall et al., 2004). Jsou to kořeny s průměrem menším než 2 mm, jejichž hlavní funkcí je výměna látek mezi rostlinou a půdou (Finér et al., 2011; Iversen et al., 2008; Jackson et al., 1997; Parts et al., 2019; Pendall et al., 2004; Železník et al., 2016). Jejich významnou vlastností, důležitou pro ukládání uhlíku je jejich rychlý obrat, tedy neustálá tvorba a odumírání, což vede k uvolňování organického uhlíku (Eissenstat et al., 2000). Vzhledem ke své rychlé dynamice jsou jemné kořeny také snadno ovlivnitelné prostředím. Proto je významné studovat, jak reagují na klimatickou změnu, protože změny v jejich produkci, mortalitě a množství biomasy mohou znamenat velké změny v terestrickém toku uhlíku (Y. Wang et al., 2019).

Temperátní lesy jsou významnými sinky (úložišti) uhlíku, ukládají více než 15 % C v terestrických biomech (Gouvenain & Silander, 2017). Síla jejich sinku při měnících se klimatických podmínkách je zároveň velmi nejistá, protože je velmi závislá na dostupnosti vody (Bonan, 2008). Zároveň může být klimatickou změnou ovlivněno složení temperátních lesů a vzhledem k tomu, že reakce kořenů jsou i druhově specifické, může i toto sílu jejich sinku ovlivnit (Norby & Jackson, 2000).

Problematika ukládání uhlíku a doba jeho setrvání v půdě je samozřejmě ještě komplexnější (Norby & Jackson, 2000). Nezávisí pouze na rostlinách, ale také na mikrobiálním

společenstvu v půdě, které je klimatickou změnou také ovlivněno a zvýšením jeho biomasy se zvýší i respirace a vypouštění uhlíku zpět do atmosféry (Pendall et al., 2004). Jsou zde tedy půdní procesy, které mohou modulovat schopnost rostlin zmírňovat klimatickou změnu.

Cílem této bakalářské práce je shrnout aktuální poznatky o vlivech zvýšené atmosférické koncentrace CO<sub>2</sub>, teploty a sucha na dynamiku kořenového systému stromů v temperátních lesích a dopadu těchto vlivů na koloběh uhlíku a shrnout metody využívané pro studium dynamiky kořenového systému. Dalším cílem je také prostřednictvím literární rešerše relevantních zdrojů nalézt možné směry dalšího výzkumu, případně navazující diplomové práce.

## 1. Význam jemných kořenů pro ekosystém

Přestože představují pouhých několik procent rostlinné biomasy, hrají jemné kořeny významnou roli v sekvestraci atmosférického uhlíku, v regulaci bilance uhlíku v ekosystému a v mikrobiální půdní aktivitě (Fuchs et al., 2020; Jackson et al., 1997). Jsou to kořeny o průměru  $\leq 2,0$  mm (Finér et al., 2011; Iversen et al., 2008; Jackson et al., 1997; Parts et al., 2019; Pendall et al., 2004; Železnik et al., 2016), podle novějších poznatků je vhodné jemné kořeny dále rozdělovat na absorpční a transportní, případně je dělit do několika úrovní podle toho, kde jsou v rámci kořenové hierarchie umístěné, tzn. do kolika dalších úrovní se dále větví. Ukazuje se totiž, že všechny jemné kořeny zdaleka nemají stejnou funkci ani stejné vlastnosti (např. rychlost obratu – tedy rychlost, jakou odumírají a opět vznikají nové kořeny), zároveň se jejich vlastnosti mohou velmi lišit mezi různými druhy. Zkoumání všech jemných kořenů bez ohledu na jejich funkci může tedy vést k zavádějícím výsledkům (Guo et al., 2008; Ouimette et al., 2013; Parts et al., 2019; Sun & Mao, 2011; Xiong et al., 2013).

Absorpční kořeny mají nejmenší průměry, velkou délku kořene na jednotku jeho hmotnosti (specific root length, SRL), vysokou hustotu a většinou sekundárně netloustnou. Jejich hlavní funkcí je výměna látek mezi kořeny a půdou. Transportní kořeny jsou silnější, mají větší poměr průměrů stéle a celého kořene než absorpční kořeny, velmi dobře vyvinutý xylém a často sekundárně tloustnou. Jsou to kořeny vyšších řádů a mají především strukturní a transportní, případně zásobní funkci (McCormack et al., 2015; X. Wang et al., 2007). Některé studie rozdělují jemné kořeny podle jejich úrovně v kořenové hierarchii (Pregitzer et al., 2002), což může být vhodnější v případě srovnávání morfologie, anatomie a chemických procesů. Často je vhodné oba přístupy kombinovat, absorpční kořeny lze pak srovnat se třemi

nejnižšími hierarchickými úrovněmi (tzn. už se dále téměř nebo vůbec nevětví) (McCormack et al., 2015). Životnost, průměr a schopnost transportu látek se zvyšuje s úrovní kořene a je vyšší u transportních kořenů. Rychlost obratu, respirace, obsah dusíku, schopnost mykorhizy a absorpce je vyšší u kořenů s nižší hierarchickou úrovní, u absorpčních kořenů (Gill & Jackson, 2000; Montagnoli et al., 2014; X. Wang et al., 2007).

Jemné kořeny mají velký význam pro svůj rychlý obrat. Jejich neustálá tvorba a odumírání znamenají pro rostlinu velký výdej energie a uhlíku. Zároveň jsou odumřelé jemné kořeny velmi významným zdrojem uhlíku pro půdu (Y. Wang et al., 2019). Biomasa absorpčních jemných kořenů se obmění jednou za 0,5 – 2 roky (závisí to na ekosystému a konkrétním druhu). U transportních jemných kořenů se jedná spíše o cca 10 let (McCormack et al., 2015). Obrat jemných kořenů buku *Fagus sylvatica* L. trvá v průměru 2 - 3 roky, u 50 % kořenů s průměrem ( $d \leq 0,5$  mm a 30 % kořenů s  $0,5 < d \leq 2,0$  mm je ale kratší než jedno vegetační období (Montagnoli et al., 2014). Na produkci jemných (především tedy absorpčních) kořenů je spotřebována významná část čisté primární produkce (net primary production, NPP). Podle Jackson et al., 1997, je to 33 % veškeré NPP, tento odhad ale nebere v potaz odlišné vlastnosti různých jemných kořenů, proto novější výpočty uvádí spíše 22 % (McCormack et al., 2015).

Vzhledem k tomu, jak dynamický systém jemné kořeny vytvářejí, jsou také snadno ovlivnitelné faktory prostředí. Faktory, které ovlivňují dynamiku jemných kořenů se mohou lišit napříč biomy. Zdá se, že v lesních biomech jsou nejvýznamnějšími faktory hloubka kořenů v půdě, obsah půdního organického uhlíku a nadmořská výška stanoviště. S hloubkou půdy klesá biomasa i nekromasa jemných kořenů, s vyšším obsahem půdního organického uhlíku a s nadmořskou výškou stoupá. Ve všech biomech hraje v dynamice kořenového systému velkou roli sezonní variabilita (Y. Wang et al., 2019). Jemné kořeny vytvořené v zimě a na jaře mají delší životnost než kořeny, které vyrostly v létě (Montagnoli et al., 2014). V temperátních lesích klesá množství biomasy jemných kořenů s rostoucí teplotou a objemovou hmotností půdy. Naopak se zvyšuje s nárůstem srážkového úhrnu a pH. Množství nekromasy naopak stoupá s objemovou hmotností půdy a klesá s vyšším srážkovým úhrnem (Y. Wang et al., 2019). Velký význam pro dynamiku kořenového systému, má kombinace faktorů teploty a srážek (Gill & Jackson, 2000).

Jemné kořeny jsou citlivější ke klimatické změně, než hrubé kořeny ( $d > 2$  mm) (Gill & Jackson, 2000; Hendrick & Pregitzer, 1992) a reagují na přímé i nepřímé efekty zvýšení koncentrace atmosférického CO<sub>2</sub> a teploty (Lükewille & Wright, 1997; Norby et al., 2001).



Vzhledem k jejich významu v procesu sekvestrace uhlíku v půdě je nezbytné studovat, jaké změny v dynamice jemných kořenů (a tím i v koloběhu uhlíku v terestrických ekosystémech) můžeme v klimatické změně očekávat.

## 2. Klimatická změna a temperátní lesy

Od průmyslové revoluce došlo ke zvýšení průměrné teploty přibližně o 1 °C. Hlavní příčinou oteplování je zvyšování koncentrace skleníkových plynů (IPCC, 2014). Aktuální koncentrace CO<sub>2</sub> (rok 2020) je 414 ppm a zvyšuje se rychlostí 2,5 ppm/rok, což je přibližně 3,5 x rychleji než v roce 1970 (Global Monitoring Laboratory, n.d.). Přibližně polovina emisí CO<sub>2</sub> mezi lety 1750 a 2011 pochází z posledních 40 let (IPCC, 2014).

Klimatická změna je provázena změnou v distribuci srážek a častějšími a intenzivnějšími extrémními klimatickými událostmi, jako je sucho, povodně, požáry, teplotní extrémy. Stoupající teplota způsobuje posun vegetačních pásem směrem k pólům a k vyšším nadmořským výškám (Gonzalez et al., 2010; IPCC, 2014).

Klimatické změna a její konsekvence ovlivňují fotosyntézu, transpiraci, množství rostlinné biomasy, ukládání uhlíku a další fyziologické funkce rostlin a ekosystémové procesy. Zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub> zvyšuje (zejména u C3 rostlin) rychlost fotosyntézy a efektivitu využití vody rostlinou, zvýšená teplota ale může způsobit přehřívání rostlin a ve spojení se změnou v distribuci srážek vede k delším epizodám sucha, které oslabují rostliny, snižují jejich odolnost proti škůdcům a dalším stresovým faktorům (Fuchs et al., 2020; IPCC, 2007, 2014).

Lesy jsou velmi významnými sinky uhlíku, a tedy mohou ovlivnit atmosférickou koncentraci CO<sub>2</sub>. Je ale důležité znát a kvantifikovat jejich potenciál a porozumět mechanismům, které sílu jejich sinku ovlivňují (Heath et al., 2005). Největším sinkem uhlíku jsou tropické lesy. Temperátní lesy jsou v tomto ohledu největší nejistotou, protože síla jejich sinku je velmi ovlivněna dostupností vody, které může být v temperátních oblastech ve vegetační sezóně právě nedostatek (Albani et al., 2006; IPCC, 2007). Evropské lesy budou pravděpodobně klimatickou změnou a suchem velmi zasažené, a to jak extrémními klimatickými událostmi, tak i dlouhodobým driftem k mediteránním podmínkám (Bréda et al., 2006). Přitom fixují mezi 7 až 12 % C generovaného antropogenními emisemi (Janssens et al., 2003).

Současné složení temperátních lesů může být silně ovlivněno klimatickou změnou a posouváním vegetačních pásem. V evropských lesích nyní převládá hospodářsky snadno využitelný smrk *Picea abies*, který je ale v tomto vegetačním pásmu původní pouze v horských oblastech a kvůli svému mělkému kořenovému systému není přizpůsobený suchým podmínkám (Hertel et al., 2013). Z původních dřevin jsou dominantní buk *Fagus sylvatica*, který je také poměrně senzitivní k suchu, a dub *Quercus*, dále javor *Acer*, bříza *Betula*, olše *Alnus*, jedle *Abies*, borovice *Pinus* a další (European Environmental Agency, 2006). S posunem vegetačních pásem lze očekávat zvýhodnění teplomilnějších dřevin a odolnějších k suchu, například dubu. Vzhledem k tomu, že odpověď kořenového systému na klimatickou změnu je i druhově specifická, bude míra ukládání uhlíku v temperátních lesích záviset i na jejich budoucím složení (Gill & Jackson, 2000).

### 1.1. Vliv vysoké teploty na dynamiku kořenového systému

Teplota je významným faktorem, který ovlivňuje prakticky všechny fyziologické procesy rostlin, tedy rychlost fotosyntézy a respirace, růst a vývoj nadzemních i podzemních částí rostliny (Larcher, 1995). Ovlivňuje růst kořenů, jejich mortalitu, životnost, délku, celou dynamiku kořenového systému (Gill & Jackson, 2000; Montagnoli et al., 2014). Jemné kořeny jsou ke změnám teploty citlivější než hrubé a reagují s velkou plasticitou (Parts et al., 2019).

Od průmyslové revoluce globální teplota vzrostla o přibližně 1 °C. V Evropě byla průměrná teplota mezi lety 2010–2019 o 1–1,9 °C vyšší než v preindustriální éře. V letech 2021–2050 je očekáván nárůst až o 2,5 °C a v letech 2071–2100 až o 4 °C oproti preindustriální éře (European State of the Climate, 2019).

Většina studií ukazuje, že při zvýšení teploty nad optimální hodnotu klesá množství biomasy jemných kořenů (Parts et al., 2019; Štraus et al., 2015). Při zvýšení teploty o 4–5 °C se biomasa snižuje o 34–60 % (Wan et al., 2004; Y. Zhou et al., 2011), přičemž záleží na druhu rostliny, životním stadiu (např. semenáčky jsou citlivější, než dospělé stromy) a na dalších podmínkách prostředí, především na dostupnosti vody a živin (Wan et al., 2004). Podle Liu et al. (2017) může při dostatečném zásobení vodou způsobit zvýšená teplota naopak nárůst v množství biomasy jemných kořenů až o 30 %. Naopak při snížení srážkového úhrnu o 50 % se množství biomasy snížilo až o 23 %. Zdá se, že tyto velké rozdíly ve výsledcích mohou být z velké části dány právě dostupností vody v půdě. Naopak se při zvýšení teploty zvyšuje obrat

jemných kořenů, tedy jejich produkce i mortalita (Mainiero et al., 2010; Noh et al., 2016; Parts et al., 2019; Štraus et al., 2015; Železnik et al., 2016).

Senzitivita odpovědi kořenů na teplotu se liší u jednotlivých druhů, u různě starých rostlin i mezi stanovišti s různými klimatickými a půdními podmínkami. Teplotní výkyvy jsou tlumeny v hlubších vrstvách půdy, naopak u povrchu jsou výraznější a změny tedy více pociťují rostliny s mělkými kořenovými systémy, např. mělce kořenící druhy jako smrk nebo mladší rostliny všech druhů, které ještě nemají rozvinutý kořenový systém (Parts et al., 2019; Pendall et al., 2004). Roli zde hraje také proces aklimace. Při dlouhotrvajících zvýšených teplotách se teplotní senzitivita snižuje (Wan et al., 2004).

Při zvyšování teploty se zrychluje půdní respirace a dekompozice (Noh et al., 2016; Zhang & Wang, 2015). To je způsobeno vyšší čistou primární produkcí, díky které vzniká více substrátu pro heterotrofní organismy (Gill & Jackson, 2000). Také se zvyšuje aktivita enzymů, což znamená, že se rychleji rozkládá nekromasa i organické látky v půdě (X. Zhou et al., 2013). Bylo odhadnuto, že při zvýšení teploty o 1 °C se zvýší celková půdní respirace o 9 %, heterotrofní respirace (půdních mikroorganismů) o 10,4 % a autotrofní respirace (kořenů a jejich mykorrhizních symbiontů) o 4,6 %. Rychlost autotrofní respirace je závislá na sezonním rozložení teplot. Teplé a dlouhé jaro může mít na celkovou míru respirace větší vliv než vysoké letní teploty (Noh et al., 2016).

V teplejší půdě se zvyšuje procento jemných kořenů oproti hrubým (Štraus et al., 2015). Zvyšuje se SRL kořenů, a naopak se snižuje hustota kořenových pletiv (root tissue density, RTD) (Parts et al., 2019; Štraus et al., 2015). To vede k nižší životnosti, a tedy ke zrychlení kořenového obratu (R. Wang et al., 2018)

Zvyšování teploty má také nepřímé efekty na dynamiku kořenového systému. To znamená, že působí na rostliny prostřednictvím dalších podmínek prostředí, které ovlivňuje. Může to být skrze stimulaci mineralizace dusíku (což je pozitivní zpětná vazba pro produktivitu rostliny) nebo vysušování půdy kvůli rychlejší evapotranspiraci, což vede naopak k imobilizaci esenciálních prvků a k nižší dekompozici (Liu et al., 2017; Strömngren & Linder, 2002; Yan et al., 2017). Při zvýšení teploty také může hrozit větší nebezpečí od patogenů a herbivorů (Gill & Jackson, 2000).

Významným faktorem pro dynamiku kořenů je sezonalita. Vyšší mortalita i produkce kořenů je na jaře a v létě, kdy má půda vyšší teplotu, obojí s teplotou půdy stoupá (Wan et al., 2004).

I sezonní změny teploty jsou ale ovlivněny klimatickou změnou. Na jaře se půda prohřívá později než atmosféra, ale vlivem klimatické změny a dřívějšího zahřátí půdy může docházet k časnější iniciaci růstu kořenů. To ovlivňuje produkci kořenů, která je funkcí délky vegetačního období (Price & Waser, 1998).

Celková reakce kořenového systému na zvyšující se teplotu, jakou můžeme v budoucnu očekávat, je tedy stále nejasná, protože záleží na mnoha dalších vlivech a okolnostech. Teplota je často sledována jako jediný faktor a ve studiích nebývá bráno v potaz, že půda je vysokou teplotou vysoušena (Liu et al., 2017; Noh et al., 2016). Pro lepší pochopení komplexního vlivu klimatické změny na rostliny a ekosystémy by byly vhodnější multifaktoriální studie, které sledují více faktorů zároveň (např. zvýšenou teplotu, sucho i CO<sub>2</sub>). Ty jsou ovšem nákladnější a náročnější (Dieleman et al., 2012). Dostatečně pochopen není ani proces aklimace na zvyšující se teplotu – a to jak u kořenů, tak u půdních heterotrofních mikroorganismů. Pro jednoznačné závěry o mechanismech procesu a výsledcích aklimace dynamiky kořenů chybí dostatek dlouhodobých pozorování (Noh et al., 2016).

## 1.2. Vliv zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub> na dynamiku kořenového systému

CO<sub>2</sub> je plyn hrající významnou roli v mnoha fyziologických procesech rostlin. Při zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> dojde ke zvýšení rychlosti čisté fotosyntézy a snížení rychlosti transpirace díky vyšší efektivitě využití vody (Larcher, 1995). Dřeviny, rostoucí pod vyšší koncentrací CO<sub>2</sub>, mají tedy rychlejší růst oproti dřevinám rostoucím pod běžnou koncentrací CO<sub>2</sub>, dokud nedojde k limitaci nedostatkem jiných zdrojů (Jackson et al., 1997; Smith, Lukac, Hood, et al., 2013).

Současná koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře je 414 ppm (rok 2020) (Global Monitoring Laboratory, n.d.). Podle predikčních modelů v roce 2030 koncentrace překročí 450 ppm a kolem roku 2100 dosáhne úrovně mezi 750 a 1300 ppm (IPCC, 2018).

Většina studií popisuje nárůst množství biomasy kořenového systému při zvýšené koncentraci CO<sub>2</sub> (Beidler et al., 2015; Iversen et al., 2008; Jackson et al., 2009; Klein et al., 2016; Smith, Lukac, Bambrick, et al., 2013). Tento trend je popisován napříč různými druhy a studován nejčastěji při zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> na 550–570 ppm. Jackson et al. (2009) popisuje nárůst biomasy jemných kořenů o 24 % u americké borovice *Pinus taeda*. Iversen et al. (2008) pozoruje dokonce zdvojnásobení biomasy jemných kořenů u ambroně *Liquidambar*

*styraciflua*. V reakci kořenové biomasy na koncentraci CO<sub>2</sub> je ovšem jistá variabilita a v jiných studiích nebyla objevena signifikantní změna v množství biomasy nebo došlo dokonce k jejímu snížení (Bader et al., 2009). Výsledky ovšem mohou být ovlivněny a zkresleny délkou experimentu, je například možné, že při kratších experimentech se působení CO<sub>2</sub> ještě dostatečně neprojevílo. Pozorované snížení biomasy může být vysvětleno skutečností, že díky nižší transpiraci při této koncentraci CO<sub>2</sub> se zvýší dostupnost vody i živin, a není tedy třeba tolik investovat do jemných kořenů (Bader et al., 2009). Je zřejmé, že reakce kořenové biomasy na CO<sub>2</sub> je velice komplexní a je třeba ji sledovat a posuzovat s ohledem na ostatní působící faktory.

Zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> ovlivňuje také rychlost obratu kořenů, jejich růst, mortalitu a životnost (Bader et al., 2009; Lukac et al., 2003; Matamala & Schlesinger, 2000; Pritchard et al., 2001, 2008). Produkce i mortalita se v průměru zvyšuje, ačkoli je ve výsledcích velká variabilita. Produkce jemných kořenů se při zdvojnásobení koncentrace CO<sub>2</sub> změnila v rozmezí od -3 % do 145 %, medián nárůstu byl ale kolem 50 % (Tingey et al., 2000). Mortalita jemných kořenů se přibližně zdvojnásobila (Iversen et al., 2008; Wan et al., 2004). Zvyšuje se ale také průměr kořenů, což přispívá k jejich vyšší životnosti a k celkovému snížení rychlosti obratu kořenů (Iversen et al., 2008; Lukac et al., 2003).

Stimulace růstu a vliv na obrat kořenů se liší v závislosti na hloubce v půdě. U povrchu (do 30 cm hloubky) byl rychlejší obrat než v hlubších částech profilu. Naopak největší nárůsty v produkci kořenů a zároveň nejnižší mortalita byly v hlubších vrstvách půdy (od 30 cm hlouběji). Polovina C a N dodaného do půdy kořeny (jejich mortalitou) byla v hlubších vrstvách půdy (od 30 cm hlouběji), protože tu špatná dostupnost O<sub>2</sub>, vlhkost a teplota stabilizují míru mikrobiální dekompozice a remineralizace N (Iversen et al., 2008; Smith, Lukac, Hood, et al., 2013).

Zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub> stimuluje růst kořenů pouze, pokud je k dispozici dostatek živin (Klein et al., 2016). A podle Liebigova zákona minima je pro rostlinu limitující právě ten prvek, kterého je nedostatek (Ågren et al., 2012). Dusík je prvek nezbytný pro syntézu proteinů, nukleových kyselin a dalších esenciálních sloučenin. Získávání N je závislé na dekompozici organické hmoty mikroorganismy, které vylučují N ve formě NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, kterou rostliny dokážou přijímat (Johnson et al., 1997). Při hodnotách depozice N mezi 1,0 a 5,0 g N/m<sup>2</sup> může zdvojnásobení koncentrace CO<sub>2</sub> způsobit nárůst biomasy jemných kořenů o 66 %. Při nižší depozici N bude nárůst biomasy nižší. V kořenech se při zvýšené koncentraci CO<sub>2</sub>

neměnila koncentrace C a N, množství jejich biomasy se ale zvýšilo. Pokud se bude tedy zrychlovat růst, budou mít rostliny také větší nároky na dostupnost živin (Jackson et al., 2009; Rasse, 2002)

Růst a mortalita kořenů jsou ke zvýšené koncentraci CO<sub>2</sub> senzitivnější než nadzemní část rostliny. Do kořenů se alokuje více uhlíku a index kořenové pokryvnosti (root area index, RAI) stoupá výrazněji než index listové pokryvnosti (leaf area index, LAI) (Norby & O'Neill, 1991; Pregitzer et al., 1995). Vyšší alokace C do kořenů ale nezaručuje, že se bude více uhlíku také ukládat v půdě, protože zároveň stoupá i půdní respirace (Bader et al., 2009; Jackson et al., 2009; Pregitzer et al., 1995). Přibližně polovina uhlíku, který se v podobě kořenové nekromasy dostane do půdy, je vyrespirována zpět do atmosféry (Palmroth et al., 2005). Vstup uhlíku do půdy se při koncentraci CO<sub>2</sub> 560 ppm téměř zdvojnásobí, ale má v půdě kratší dobu zdržení, protože je snadným substrátem pro půdní mikrobiální biomasu (Iversen et al., 2008). Tento jev bude podrobněji popsán v kapitole 4.

Reakce kořenů na zvýšenou koncentraci CO<sub>2</sub> je rozdílná při pěstování v monokultuře a v kombinaci s jinými dřevinami. Ve smíšené kultuře olše *Alnus glutinosa*, břízy *Betula pendula* a buku *Fagus sylvatica* byl při zvýšené koncentraci CO<sub>2</sub> pozorován výraznější nárůst biomasy a produkce jemných kořenů než v jednotlivých monokulturách. To může být vysvětleno tím, že v monokulturách je výraznější kompetice o zdroje, protože stromy stejného druhu mají podobnější nároky na živiny a kořeny mají rozloženy v podobné hloubce (Smith, Lukac, Bambrick, et al., 2013).

Stejně jako v případě studia vlivu zvýšené teploty na dynamiku kořenového systému nese s sebou i studování odpovědi kořenů na koncentraci CO<sub>2</sub> mnohé problémy a nedostatky. Stále existuje nedostatek studií, které by problematiku vnímaly dostatečně komplexně a braly v potaz působení více faktorů současně. Kromě nezbytného porovnávání a kombinování s vlivem zvýšené teploty a dostupností vody a živin je třeba brát v potaz např. vliv sezonality, protože v průběhu roku se mění síla odpovědi kořenového systému na koncentraci CO<sub>2</sub> (v létě je odpověď výraznější vzhledem k vyšším nárokům rostliny na efektivitu využití vody) (Jackson et al., 2009). Důležitý je také druh sledovaných dřevin, např. se ukazuje, že listnaté dřeviny mohou být k obohacení o CO<sub>2</sub> citlivější než jehličnaté (Norby et al., 1999). Je zde také velmi důležitá doba trvání studie. Příliš krátký experiment může přinášet zkreslené výsledky, protože kořeny ještě nestihnou adekvátně zareagovat na změnu v koncentraci CO<sub>2</sub> a plně kolonizovat půdu. Může docházet tedy k podcenění vlivu na biomasu kořenů (Zak et al.,

2000). Dalším důležitým jevem, který je nutno brát v potaz je proces aklimace. U některých nadzemních fyziologických procesů rostlin, především u fotosyntézy, aklimace probíhá (Barrett et al., 1995; Kizildeniz et al., 2021). U reakcí kořenů to ale zatím není jisté, protože chybí dostatek dlouhodobých experimentů. Např. Jackson et al. (2009) ale zjistil, že ani po 12 letech růstu pod zvýšenou koncentrací CO<sub>2</sub> reakce kořenů nemizí ani se nesnižují, naopak mají tendenci se spíše zesilovat.

### 1.3. Vliv sucha na dynamiku kořenového systému

Klimatická změna je provázána zvyšováním teploty a změnami ve srážkovém režimu. Narůstá také frekvence a intenzita extrémních klimatických událostí, mezi které patří i sucho (IPCC, 2007, 2014, 2018). Sucho v kombinaci se zvýšenou spotřebou vody transpirací kvůli vysokým teplotám může mít negativní vliv na schopnost rostlin odolávat dalším stresovým faktorům a patogenům. V posledních letech byla pozorována zvýšená mortalita stromů během sucha (Anderegg et al., 2013). Sucho má mnoho různorodých efektů, které ovlivní fyziologické funkce rostlin, vlastnosti celého ekosystému a ve výsledku i cyklus uhlíku a ukládání uhlíku v půdě. Procesy v kořenech a půdě jsou ale daleko méně prozkoumané, než reakce nadzemních částí rostlin (Brunner et al., 2015).

Kořenový systém stromů reaguje na sucho různými mechanismy, které umožňují avoidanci anebo toleranci stresu. Tyto reakce zahrnují změny v množství kořenové biomasy, změny v anatomii kořenů a fyziologické aklimace. Avoidance znamená, že se rostlina snaží vyhnout se nízkým vodním potenciálům. Udržuje si stálý vodní potenciál, takže mezi ztrátami vody transpirací a čerpáním vody z půdy je rovnováha a jsou regulovány zprvu zavíráním průduchů a později snížením růstu nadzemní části rostliny. Tím se zvýší poměr podzemní a nadzemní biomasy root:shoot. Při suchu může být i zvýšen růst jemných kořenů, aby bylo možné přijímat více vody nebo kořeny prorůstají do větší hloubky, kde se v půdě stále udržela vlhkost. Později, pokud je sucho příliš intenzivní a mechanismy avoidance přestávají fungovat, rostliny se snaží ochránit buňky před poškozením pomocí protektivních proteinů a kompatibilních solutů (Brunner et al., 2015).

Kořeny mohou reagovat na sucho dvěma způsoby. První možností je zvýšená mortalita, která je kompenzována i zvýšenou produkcí jemných kořenů. Nové jemné kořeny jsou tenčí a jsou schopny efektivněji absorbovat vodu z půdy. Druhou strategií je naopak udržování již existujících kořenů a redukce kořenové respirace. První strategie může být výhodnější,

protože mladé kořeny vedou vodu efektivněji než staré, jelikož mohou být soustředěny tam, kde je v dané chvíli ještě dostatek vlhkosti a jsou tenčí než staré kořeny. Je to ale za cenu spotřeby velkého množství uhlíkatých asimilátů, protože je zvýšen obrat kořenů. To znamená, že kořenový růst je sice suchem stimulován, ale zároveň závisí na dostupnosti asimilátů, kterých může být při dlouhodobém suchu nedostatek kvůli snížení listové plochy. Typ odpovědi může záviset na konkrétním druhu stromu a dalších podmínkách (Gaul et al., 2008; Hertel et al., 2013; Mainiero & Kazda, 2006). Při aklimaci na snížení dostupnosti vody a živin zvýšením absorpční kapacity kořenového systému dochází buď ke zvýšení produkce jemných kořenů a udržování větších absorpčních povrchů (extenzivní strategie), nebo k modifikaci kořenové morfologie a fyziologie tak, aby se zvýšila efektivita příjmu na kořenovou biomasu (intenzivní strategie) (Fuchs et al., 2020).

Intenzita sucha a jeho vliv na stromy může být reflektován množstvím nestrukturních sacharidů (např. škrob a cukry). Tyto sloučeniny jsou neustále spotřebovávány při produkci jemných kořenů, respiraci, mohou tedy odrážet průběh různých fyziologických procesů stromu (Gaul et al., 2008).

Naprostá většina studií popisuje zvýšení mortality jemných kořenů vlivem sucha. To může vést ke snížení množství stojící biomasy nebo může být kompenzováno vyšší produkcí jemných kořenů (Gaul et al., 2008; Meier & Leuschner, 2008). U buku *Fagus sylvatica* při srážkovém úhrnu pod 700 mm/rok stoupla nekromasa jemných kořenů o 40 % a zvýšil se poměr nekromasy a biomasy (Hertel et al., 2013). Mortalita jemných kořenů u smrku *Picea abies* se při mírném suchu trvajícím 6 týdnů zvýšila o 82 % (Gaul et al., 2008).

Vliv snížení srážkového úhrnu a dostupnosti vody v půdě na množství biomasy jemných kořenů závisí na intenzitě sucha, stanovišti a na přizpůsobení jednotlivých druhů dřevin. Při mírném suchu (vodní potenciál půdy -0,06 MPa) je stimulována produkce jemných kořenů, což je již zmíněná kompenzace zvýšené mortality při suchu. Při hodnotě vodního potenciálu -0,12 MPa růst kořenů začíná klesat a mrtvé kořeny už nejsou v plném rozsahu nahrazovány novými (Gaul et al., 2008). U buku *Fagus sylvatica* se produkce jemných kořenů více než zdvojnásobila při snížení srážkového úhrnu z 820 na 680 mm/rok (Hertel et al., 2013). Tato reakce ale závisí i na dalších půdních a klimatických podmínkách, délce trvání sucha a fyziologickém stavu rostliny (Železník et al., 2016). Meier & Leuschner (2008) pozorovali ve své studii snížení biomasy se snížením srážek u buku. Biomasa klesala v celém měřeném profilu půdy (až do 120 cm). Pokles byl přibližně 30 g m<sup>-2</sup> při redukci srážek o 100 mm/rok.



Buky rostoucí při méně než 500 mm/rok měly průměrně o 35 % méně biomasy jemných kořenů než buky na stanovištích, kde bylo přes 950 mm/rok. Mainiero & Kazda (2006) popisují, že při silném suchu byly u buku ztráty v biomase jemných kořenů v hloubce 3,4-8,6 cm 89 % a v hloubce 10-15 cm 62 %. V nižších vrstvách zřejmě byla ještě dostatečná vlhkost a biomasa zůstala stejná. Snížení množství biomasy ale nemusí nutně znamenat snížení produkce kořenů a obratu kořenů, ale pouze velmi vysokou mortalitu (Brunner et al., 2015). Jiné studie ale popisují naopak nárůst biomasy kořenů buku při mírném suchu. Podle Hertel et al. (2013) se biomasa jemných kořenů při srážkovém úhrnu pod 700 mm/rok zvýšila. Při každém snížení srážkového úhrnu o 100 mm/rok se biomasa zvýšila o 140 g/m (měřeno v rozmezí 820–540 mm/rok). Autor ale předpokládá, že tento nárůst je možný pouze, pokud je zde silná organická vrstva půdy, kde je možné mít hustý kořenový systém, který může efektivně získávat zdroje. Také je míra nárůstu kořenového systému závislá na dostupnosti živin (N, P, kationtů) - to pak také významně ovlivňuje velikost a strukturu kořenů. Nejvýraznější nárůst kořenové biomasy byl také pozorován ve svrchních 10 cm půdy (hlavně v organickém horizontu a v nejsvrchnější části minerálního horizontu). U smrku *Picea abies* biomasa jemných kořenů při mírném suchu trvajícím 6 týdnů stoupla o 48 % v organickém horizontu, zůstávala vyšší i po znovuzavlažení půdy. K normálu se vrátila až po šesti týdnech (Gaul et al., 2008). U javoru *Acer platanoides*, jasanu *Fraxinus excelsior* a dubu *Quercus petraea* nebyl zaznamenán rozdíl v množství biomasy při silném suchu. Zvýšila se ale mortalita kořenů (Fuchs et al., 2020).

Rozdíly v odpovědi na suchu můžeme pozorovat mezi jednotlivými druhy. Dub *Quercus petraea* je poměrně tolerantní k dlouhodobým snížením dostupnosti vody v půdě a nezvyšuje se u něj mortalita jemných kořenů tolik jako u jiných druhů (ve studii Fuchs et al., 2020, porovnáváno s *F. excelsior*, *A. platanoides*, *C. betulus*). Ještě méně odolné k suchu jsou smrk *Picea abies* a buk *Fagus sylvatica*, protože ty často silné suchu (tzn. 55 - 73 % nižší srážkový úhrn než dlouhodobý průměr nebo pokud je biomasa kořenů redukována o 50 % oproti kontrole) nepřežily (Fuchs et al., 2020; Mainiero & Kazda, 2006; Meier & Leuschner, 2008). Např. u buku ale záleží na tom, zda je dostatečně hluboká organická vrstva půdy. Pokud ano, je schopen modifikovat velikost a strukturu jemných kořenů a vyrovnat se se srážkovým úhrnem nižším než 600 mm/rok (Hertel et al., 2013).

Sucho může strom ovlivnit i do období po skončení sucha či do dalších let. Vliv na biomasu kořenů, produkci i mortalitu přetrvával i poté, co se půdní vlhkost opět vrátila k normálu (Gaul et al., 2008). Fuchs et al. (2020) popisuje, že po období silného sucha množství

nekromasy a poměr nekromasy a biomasy přestal reagovat na množství srážek. Pokud dojde k poškození suchem a tím k předčasné mortalitě kořenů, činí to strom náchylnějším k dalším suchům v dalším roce. Protože poškození kořenů a ztráta absorpční plochy mu neumožňuje využít dostatečně efektivně zdrojů poté, co začnou být znovu dostupné (Bréda et al., 2006).

Při snížené dostupnosti vody v půdě a tedy při vysokém vodním deficitu rostliny se zrychluje růst kořenů, respektive se zvyšuje poměr hmotnosti podzemní a nadzemní biomasy (root:shoot) (Mokany et al., 2006; Železník et al., 2016). Pokud je vodní deficit pouze mírný, způsobí to malé změny v biomase kořenů oproti celkové biomase, protože růst nadzemní části je významný kvůli soutěžení o nadzemní zdroje (především o světlo) a rostlina se ho snaží udržovat tak dlouho, jak je to možné. Ale při silném suchu velmi narůstá poměr biomasy kořene oproti celkové biomase, tedy především je zde útlum v produkci nadzemní biomasy (Poorter et al., 2012). Zvyšuje se také poměr RAI:LAI, tedy poměr kořenové a listové pokrývnosti (Hertel et al., 2013).

Rychlost obratu kořenů, tedy zda bude strom spíše udržovat již žijící kořeny a prodlužovat jejich životnost, nebo se naopak starých zbavovat a rychle tvořit nové, závisí na strategii a na tom, co je výhodnější vzhledem k příjmu vody a koloběhu uhlíku v rostlině. Mladé kořeny dokáží efektivněji přijímat vodu a živiny, ale jejich neustálá tvorba stojí velké množství energie (McCormack et al., 2012; Weemstra et al., 2020). Stromy adaptované na suché podmínky investují spíše do kořenů s delší životností (Mainiero & Kazda, 2006). Stromy, které jsou suchu vystaveny nárazově a nejsou mu přizpůsobeny, naopak využívají spíše druhou strategii a jejich životnost při suchu je nižší, a zvýší se tedy obrat jejich jemných kořenů (Gaul et al., 2008; Hertel et al., 2013; Meier & Leuschner, 2008).

Jednou z možných morfologických odpovědí kořenů na suchu, je zvýšení SRL, to bylo pozorováno např. u buku *Fagus sylvatica*. Zvýší se tím objem půdy, do které zasahují kořeny v poměru k investované biomase do jemných kořenů (Montagnoli et al., 2014; Olmo et al., 2014).

Při snížení srážkového úhrnu se snižuje průměr jemných kořenů, zvyšuje se plocha kořene na jednotku hmotnosti (specific root area, SRA) a počet kořenových špiček, což ukazuje na snahu o vyšší absorpční kapacitu. Biomasa při tom může zůstat stejná, zvyšuje se pouze efektivita získávání vody a živin. Tuto strategii využívá např. dub (Fuchs et al., 2020; Meier & Leuschner, 2008; Olmo et al., 2014). Jiné druhy (např. lípa, jasan, habr nebo javor) využívají již zmíněnou intenzivní strategii a zvyšují produkci jemných kořenů, a tím i jejich

plochu. Zvyšuje se také RAI. U buku se při srážkovém úhrnu pod 700 mm RAI zvýšilo cca o  $5 \text{ m}^2/\text{m}^2$  (Hertel et al., 2013).

Sucho může mít vliv také na vertikální rozložení kořenů v půdním profilu. Při normálních podmínkách je nejvyšší hustota kořenů v nejsvrchnějších částech půdy a klesá exponenciálně s hloubkou půdního profilu. Více než 75 % celkové biomasy jemných kořenů se nachází ve svrchních 20 cm půdy (Meier & Leuschner, 2008). Při suchu mohou stromy alokovat více C do kořenového růstu v hlubších vrstvách půdy, aby dosáhly do vrstev, které ještě nejsou proschlé (Fuchs et al., 2020). To bylo pozorováno např. u dubu *Quercus robur* (Ponti et al., 2004) a u smrku *Picea abies* (Gaul et al., 2008). U buku *Fagus sylvatica* bylo naopak pozorováno posílení produkce kořenů ve svrchních 30 cm půdy (Hertel et al., 2013). Podobný trend popisují i Mainiero & Kazda (2006). Podle jejich studie se více než polovina jemných kořenů buku nacházela v horních 16 cm půdy (měřeno do 41,6 cm). Je ale možné, že zde existuje malé množství hluboko kořenících kořenů, které mají vysokou absorpční kapacitu a jejich funkční role je daleko významnější, než by se mohlo zdát podle jejich biomasy (Hertel et al., 2013). Tato odpověď není závislá jen na druhu, ale hlavně na půdních podmínkách, klimatu, intenzitě sucha (Gaul et al., 2008).

Klimatická změna a jí způsobená sucha mohou vést ke zvýšenému ukládání uhlíku a dusíku do půdy. V dospělém smrkovém lese bylo naměřeno, že pokud se mortalita jemných kořenů zvýší o  $60 \text{ g/m}^2$ , znamená to přísun  $28 \text{ g/m}^2$  uhlíku do půdy a  $1,1 \text{ g/m}^2$  dusíku navíc. Sucho ale vede také ke snížení dekompozice nekromasy kořenů, a tedy ke zpožděnému rozkladu organických forem C a N. Není tedy jisté, jestli sucho opravdu zvýší ukládání uhlíku anebo to jen povede ke zvětšení množství kořenové nekromasy a C a N zde budou zůstávat dočasně uloženy až do dalšího, vlhčího období. Vzhledem k tomu, že sucho často vede také ke snížení produkce nadzemní části rostliny, v dlouhodobém měřítku to může opět snížit produkce jemných kořenů (Gaul et al., 2008).

Odpověď stromů na suchu se může lišit podle toho, jak dlouhé je trvání tohoto stresoru. Při krátkodobém suchu je zvýšen obrat kořenů, protože se sníží jejich životnost. Stromy silněji odpovídají až na delší epizody sucha, protože příliš brzká změna směru alokace by mohla vést k nevýhodě po opětovném zavlhčení půdy, jinými slovy, rostlina by nebyla schopna tak rychle reagovat (Poorter et al., 2012). Není ale jisté, jak reagují stromy při vystavení suchu po dobu několika let nebo celého života a zda krátkodobá a dlouhodobá aklimace vedou ke stejným odpovědím (Gaul et al., 2008; Hertel et al., 2013).

Jak již bylo zmíněno výše, studie jsou velmi nekonzistentní v tom, zda tedy sucho způsobuje zvýšení nebo snížení produkce a množství biomasy jemných kořenů. To pravděpodobně znamená, že odpověď jemných kořenů je opravdu takto variabilní a je závislá na mnoha dalších faktorech, a to mimo jiné samozřejmě i na metodě měření, která může výsledek studie ovlivnit (Gaul et al., 2008).

### 3. Uhlíková bilance ekosystému v klimatické změně

#### 3.1. Terestrický cyklus uhlíku a sekvestrace

Rostliny získávají uhlík ve formě CO<sub>2</sub> při fotosyntéze a váží ho ve své biomase. Později ho znovu uvolňují do prostředí, buď respirací zpět do atmosféry anebo ho prostřednictvím opadu listů, vylučování kořenových exudátů a mortality kořenů ukládají do půdní organické hmoty (soil organic matter, SOM) (Larcher, 1995; Pritchard et al., 2008). Tento rostlinný odpad je konzumován půdními mikroorganismy a mikro a makro faunou. Uhlík se tedy zpět do atmosféry dostává také jejich respirací (Giardina et al., 2004).

Lesní ekosystémy jsou významným sinkem uhlíku a jsou úložištěm pro téměř polovinu podzemního C (Dixon et al., 1994). Množství uhlíku, které je sekvestrováno (fixováno v rostlinách a uloženo v půdě), závisí na fyziologických procesech rostlin a na procesech v půdě a může být ovlivněno klimatickou změnou (Ryan & Law, 2005). V terestrických ekosystémech je uhlík ukládán v rostlinné biomase a v půdě, přičemž půda je přibližně 4x větším sinkem. Celosvětově půda obsahuje 3x více C, než je obsaženo v atmosféře (Lal, 2004). Kromě živé a mrtvé biomasy kořenů je organický uhlík v půdě ukládán především v SOM, která je ale velmi heterogenní a může mít různou rychlost dekompozice. Labilní úložiště obsahují snadno rozložitelné látky a jejich velikost je velmi variabilní. Závisí na typu a stáří půdy, na vegetaci a je také sezonně variabilní (např. na podzim po opadu listů zde bude velké množství materiálu k degradaci půdními organismy (Dixon et al., 1994; Drigo et al., 2008). Největší úložiště uhlíku v půdě je tvořeno rekalcitrantními (obtížně rozložitelnými) organickými látkami a probíhá zde velmi pomalá dekompozice (Giardina & Ryan, 2000).

Při zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře dochází k větší alokaci C do kořenů a tím k většímu ukládání uhlíku do půdy, což může pomoci negativní zpětné vazby atmosférickou koncentrací CO<sub>2</sub> částečně vyrovnávat (Dixon et al., 1994; Zak et al., 2000). Větším přísunem substrátu pro dekompozici se ale zároveň zvyšuje biomasa půdních heterotrofních organismů, které

respirují. C má pak tedy v půdě rychlejší obrat a méně se ukládá do stabilních a dlouhodobých úložišť, což může vést až ke vzniku pozitivní zpětné vazby na zvyšování koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře (Heath et al., 2005). Změny ve velikosti půdních úložišť C jsou tedy velmi variabilní a v reakci na zvyšující se koncentraci CO<sub>2</sub> byla pozorována jejich zmenšení i zvětšení. Pozorování těchto změn je navíc obtížné, protože celkové množství uhlíku v půdě je obrovské oproti současným ročním ztrátám a přírůstkům (Billings et al., 2010).

Současně s vyšším přísunem uhlíku do půdy se zrychluje i koloběh dusíku. Není ale jasné, zda to povede ke stimulaci mikrobiální degradace půdní organické hmoty, a tedy ke zvýšení dostupnosti dusíku, což by umožnilo zvýšení produktivity lesa při vyšší koncentraci CO<sub>2</sub>. Další variantou je, že bude zvýšena naopak mikrobiální imobilizace dostupného dusíku a produktivita lesa se sníží. Záleží na tom, jak bude změněna rychlost obratu kořenů, jaký bude charakter látek, které se do půdy listovým opadem, kořenovými exudáty nebo mortalitou kořenů dostanou, a na tom, do jaké hloubky se uhlík v půdě dostane (Heath et al., 2005; Norby et al., 1999).

### 3.2. Půdní respirace a koloběh mikrobiální biomasy

Půdní respirace je hlavní cesta, kterou se C dostává z ekosystému zpět do atmosféry (Law et al., 2002). Přibližně polovinu půdní respirace tvoří respirace kořenů a jejich mykorhizních symbiontů. Přibližně 40 % tvoří heterotrofní respirace mikrobů. Pouze 10 % je tvořeno dekompozicí starších, rekalcitrantních uhlíkatých sloučenin (Högberg et al., 2001). Půdní aktivita je ovlivněna dostupností substrátu, takže je půdní respirace silně spojena s rychlostí rostlinného metabolismu, mortality kořenů a opadem listů (Ryan & Law, 2005). Rychlost půdní respirace se mění také sezonně a mezi různými ekosystémy (Hanson et al., 2000; Yuste et al., 2005). Půdní respirace se zvýší při vyšší koncentraci CO<sub>2</sub>, protože akcelerovaný růst rostlin způsobí větší alokaci uhlíku do půdy a tím stimuluje půdní mikrobiální biomasu (Dieleman et al., 2012). Větší kořenový systém je také více kolonizován mykorhizními houbami a bakteriemi, což vede k dalšímu zvýšení respirace (Drigo et al., 2008).

Aktivita mikrobů, kteří jsou zodpovědní za heterotrofní půdní respiraci, je limitována dostupností labilního substrátu (listový opad, odpad z jemných kořenů) a jeho chemickým složením, teplotou půdy a dostupností vody a kyslíku (Sollins et al., 1996). Je velmi variabilní, což je dáno heterogenitou různých ekosystémů v půdním typu, vegetaci, historii využití půdy a klimatu (Drigo et al., 2008). Rozmezí, ve kterém se změny v množství

mikrobiální biomasy při zvýšení CO<sub>2</sub> pohybovaly, bylo od poklesu o 52 % až po nárůst o 121 %. Většina studií ale i přes tuto variabilitu pozorovala nárůst mikrobiální biomasy (Zak et al., 2000). Při zvýšené koncentraci CO<sub>2</sub> může být zvýšena mineralizace SOM, protože mikrobi na svou zvýšenou biomasu spotřebují také více živin. Růst půdních mikroorganismů může být limitován dusíkem, protože je z půdy více odčerpáván rostlinami – které mají při vyšší koncentraci CO<sub>2</sub> také vyšší spotřebu. Půdní organismy na to mohou reagovat změnou poměru spotřeby C:N ve prospěch C anebo změnit svou enzymatickou aktivitu a rozkládat komplexnější sloučeniny, které jsou ale bohaté na N, což vede k dekompozici rekalcitrantních úložišť uhlíku (Billings et al., 2010). Zvětšení množství uhlíku vstupujícího do půdy může mít ale i opačný efekt a vést ke snížení dekompozice SOM, protože jednoduché organické sloučeniny, které vylučují kořeny a jsou dostupné ve větším množství, jsou pro mikroby snadněji využitelné než rekalcitrantní organický materiál nacházející se v půdě (Carney et al., 2007). Při zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> se může také změnit složení půdních mikroorganismů (Pritchard, 2011). Houby potřebují méně živin než bakterie, protože mají v tělech vyšší poměr C:N a díky tomu tedy mohou být úspěšnější na stanovištích s vyšší koncentrací CO<sub>2</sub> (Carney et al., 2007).

Nárůst mikrobiální biomasy díky zvýšené koncentraci CO<sub>2</sub> může být následován také nárůstem půdní mikrofauny, což vede ke zvýšení obratu mikrobiální biomasy. To vede k rychlejší recyklaci živin, a tedy k jejich vyšší dostupnosti pro rostliny (Drigo et al., 2008). Může to být také vysvětlením pro pozorování snížení mikrobiální biomasy v některých studiích, protože biomasa je více konzumována půdní faunou (Zak et al., 2000).

Abychom mohli predikovat, jaké budou při klimatické změně probíhat změny v koloběhu C a zda bude půda v budoucnosti sloužit jako sink nebo zdroj uhlíku, je klíčové porozumět reakcím půdní mikrobiální biomasy na změny klimatu (Pendall et al., 2004; Pritchard, 2011; Zak et al., 2000). Mikrobiální půdní komunita zabraňuje větší sekvestraci uhlíku při vyšších koncentracích CO<sub>2</sub> a limituje kapacitu ekosystémů stabilizovat atmosférickou koncentraci CO<sub>2</sub> a zpomalit změnu klimatu (Carney et al., 2007). Důležitou otázkou je, zda budou autotrofní a heterotrofní procesy odpovídat na změny klimatu stejně či odlišně. To bude mít velký vliv na míru sekvestrace uhlíku v půdě. Každopádně sekvestrace C v půdě není proces, který může klimatickou změnu odvrátit, ale je možné díky němu získat čas k jejímu řešení (Lal, 2004).

## 4. Metody měření dynamiky kořenového systému

Měření dynamiky kořenů a procesů v půdě je náročné a je v neustálém vývoji. Je obtížné pozorovat dění v půdě, aniž bychom ji narušili, a tedy ovlivnili měření. Měření či odhadování rychlosti obrátu kořenů je výzva sama o sobě, jelikož růst a odumírání kořenů probíhají nepřetržitě a simultánně (Lukac, 2012; Vogt et al., 1998). Dalším problémem je, že pro komplexní pochopení procesů v půdě je nezbytné sledovat půdní profil do co největší hloubky, přitom většina měření a experimentů dosahuje pouze do svrchních 20–30 cm (Iversen, 2010).

Pro zjišťování produkce, mortality a celkové biomasy kořenů lze využívat přímé nebo nepřímé metody. V současné době nejvyužívanějšími přímými metodami jsou sequential coring, ingrowth cores a minirhizotrony (Addo-Danso et al., 2016; X. Li et al., 2020; X. Li & Lange, 2015; Van Do et al., 2016; Vogt et al., 1998; Yu et al., 2020). Všechny tři metody budou popsány v následujících kapitolách. Nepřímé metody mohou být založené na vztahu mezi nadzemní a podzemní biomasou nebo mezi rostlinou a abiotickými faktory (Addo-Danso et al., 2016). Biomasu kořenů lze odhadnout např. měřením poměru C:N v kořenech a tedy míru alokace N do kořenů nebo pomocí studia toků uhlíku mezi ekosystémem. Nepřímé metody jsou ale značně nepřesné a je vhodné je využívat až po získání informací o interakcích na daném stanovišti. Nelze je považovat za empirické metody, jde pouze o více či méně přesné predikce vytvářené na základě poznatků získaných z empirických experimentů (Vogt et al., 1998).

### 4.1. Metoda sequential coring

Sequential coring je jednou z prvních metod pro studování změn v biomase a nekromase jemných kořenů (Majdi et al., 2005; Vogt et al., 1995). Umožňuje přímé měření aktuální kořenové biomasy (X. Li & Lange, 2015). Z půdy je odebrán vzorek, půda je vymyta a zůstanou pouze kořeny (živé i mrtvé), které jsou zváženy. Vzorky je nutno odebírat opakovaně, v pravidelných intervalech, po dobu nejméně jednoho roku. Jsou sledovány rozdíly v biomase a nekromase mezi jednotlivými odběry (Addo-Danso et al., 2016).

Nevýhodou této metody je její časová i finanční náročnost, vzhledem k opakovanému promývání a třídění kořenů. Třídění kořenů může být také významným úskalím, protože mrtvé kořeny nemusí jevit výrazné morfologické odlišnosti od živých (Majdi et al., 2005; Vogt et al., 1998). Metoda předpokládá, že růst a mortalita probíhají asynchronně, což může

vést k podhodnocení produkce i obratu kořenů (Addo-Danso et al., 2016). Ačkoli ke zjištění aktuální stojící biomasy je sequential coring velmi vhodné, přesnost odhadů rychlosti mortality, produkce a dekompozice závisí na způsobu, jakým je tato metoda dále vyhodnocována (X. Li et al., 2020; X. Li & Lange, 2015).

#### 4.2. Metoda ingrowth cores

Metoda ingrowth cores zjišťuje biomasu kořenů, která byla vytvořena *de novo* v daném časovém úseku (Addo-Danso et al., 2016). Z půdy je vyňat objem půdy, který je kompletně zbaven kořenů, poté je půda vrácena zpět, ale je oddělena od okolí sítí. Všechny kořeny, které jsou tedy po opětovném vyjmutí v této půdě, vyrostly v tomto časovém intervalu (Majdi et al., 2005; Vogt et al., 1998). Tato metoda je nejlépe využitelná v ekosystémech s rychlým růstem kořenů. Časový interval, ve kterém experiment probíhá, je třeba přizpůsobit očekávané rychlosti růstu kořenů na dané lokalitě (Addo-Danso et al., 2016). Pokud by zde síť byla příliš dlouhá, začalo by docházet k dekompozici a k obměňování kořenů, což by vedlo k podhodnocení rychlosti růstu a množství biomasy (Lukac et al., 2003). Tento problém může být vyřešen kombinací této metody se sledováním rychlosti dekompozice (viz. kapitola 4.4) (Van Do et al., 2016).

Výhodou této metody je její nízká cena a snadnost provedení (Addo-Danso et al., 2016). Nevýhodou je především velká disturbance půdy před experimentem (Vogt et al., 1998). Extrahovaná půda se bude lišit od okolí, které porušeno nebylo, nejsou zde kořeny dalších rostlin, které by si mohly navzájem konkurovat a kořenový růst může být navíc akcelerován poškozením při zavádění sítí (Majdi et al., 2005).

#### 4.3. Minirhizotrony

Minirhizotrony umožňují průběžné pozorování růstu a mortality kořenů při minimální disturbanci půdy (X. Li & Lange, 2015; Vogt et al., 1998). Pomocí miniaturních kamer jsou v daných časových intervalech pořizovány snímky kořenů v různých hloubkách půdního profilu (Majdi et al., 2005; Vogt et al., 1998). Snímky jsou poté analyzovány různými softwary (Addo-Danso et al., 2016).

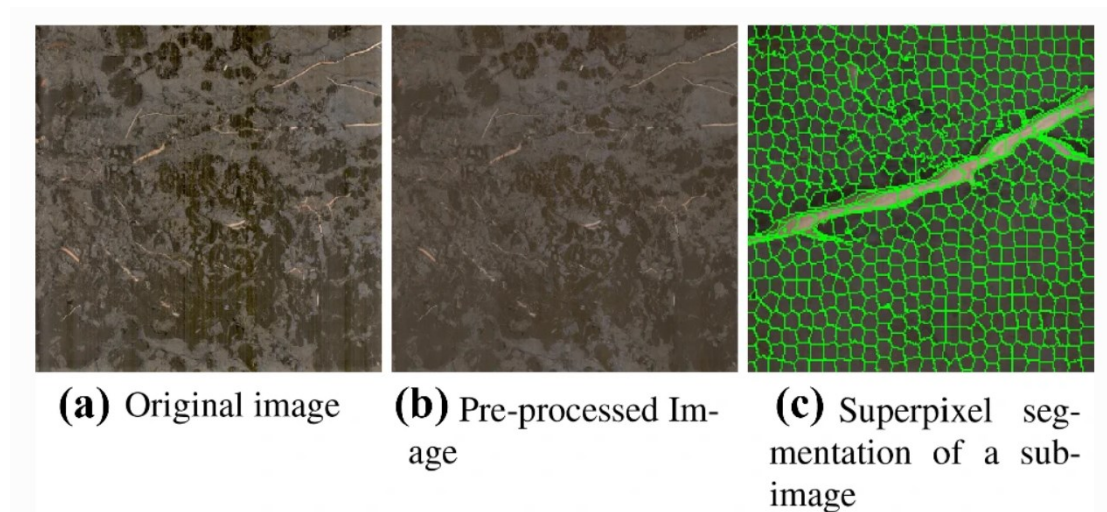
Díky minirhizotronům je možné získat kvantitativní informace o délce, hustotě, dynamice a laterálním růstu kořenů, o hloubce zakořenění a také kvalitativní informace o barvě kořenů, větvení apod. (Vogt et al., 1998). Výhodou je jejich nedestruktivní povaha a stejný kořen tedy



může být sledován opakovaně. Je to nejvhodnější metoda pro určení produktivity jemných kořenů (Addo-Danso et al., 2016; Majdi et al., 2005).

Hlavní nevýhodou rhizotronů je jejich vysoká cena. Jejich instalace také může změnit vodní režim v půdě a rezistenci substrátu k penetraci kořenů, což může ovlivnit odhady produktivity (Addo-Danso et al., 2016). Dalším problémem je obtížnost zachycení mrtvých kořenů. Pokud jsou totiž kořeny považovány za mrtvé až ve chvíli, kdy nejsou pozorovatelné na snímcích, dojde k nadhodnocení životnosti kořenů, protože kořeny mohou mít zastavenou veškerou fyziologickou aktivitu, a přitom nejevit žádné pozorovatelné změny (Iversen, 2010). V posledních letech se objevují nové metody, které pomocí multispektrálních kamer umožňují automatické vizuální oddělení živých kořenů od půdy a od mrtvých kořenů (Svane et al., 2019). Pomocí minirhizotronů nelze přímo zjišťovat biomasu jemných kořenů, je ale možné přepočítat získaná data o růstu kořenů na produkci biomasy (Addo-Danso et al., 2016).

Minirhizotrony celkově vylepšují možnosti studia kořenového systému, tato metoda je ale nejvíce limitována dalším zpracováním a vyhodnocováním získaného obrazu (Yu et al., 2020). Příklad postupného zpracování obrazu ukazuje Obrázek 1, který byl převzat z Yu et al. (2020). Přesnost odhadu je možno vylepšit převodem dvojrozměrného obrazu na trojrozměrný, což vyrovná podhodnocení průměrů kořenů, které jsou snímkem z minirhizotronu zkresleny (Taylor et al., 2014).



Obrázek 1 - Příklad zpracování obrazu z minirhizotronu: **a** ukazuje původní získaný obraz, **b** ukazuje předzpracovaný obraz po odstranění artefaktů a **c** je příklad oříznuté části obrazu ukazující segmentaci na superpixely (Yu et al., 2020).

#### 4.4. Vyhodnocování metod a jejich kombinace

Přesnost metod sequential coring a ingrowth cores je závislá na jejich dalším vyhodnocování a metodě, pomocí které je vypočtena produkce, mortalita a dekompozice. V současné době se zdá být nejvýhodnější metoda continuous inflow. Oproti ostatním, např. decision matrix, která byla v minulosti hojně využívána, totiž kombinuje přímé měření rychlosti růstu a množství biomasy s experimentem, který vyhodnocuje rychlost dekompozice kořenů (Osawa & Aizawa, 2012). Do zvláštní nádoby v půdě jsou umístěny mrtvé kořeny a je sledována rychlost jejich dekompozice. Díky tomu je možno zohlednit, že všechny děje (růst, mortalita, dekompozice) probíhají simultánně, čímž se výrazně zlepší odhady rychlosti těchto procesů (Van Do et al., 2016).

Vzhledem k tomu, že všechny metody mají svá omezení a nevýhody, je pro získání co nejpřesnějších dat vhodné kombinovat více metod (Addo-Danso et al., 2016). Poměrně novou metodou je např. balanced hybrid, při které je produktivita a mortalita měřena minirhizotrony a množství biomasy a nekromasy pomocí sequential coring. Celková dekompozice jemných kořenů je dopočítána integrací rychlosti obratu kořenového systému, mortality, biomasy a nekromasy (X. Li et al., 2020). Podobným způsobem je s minirhizotrony možno kombinovat i ingrowth cores. Díky tomu lze získat o 16-19 % přesnější výsledky, než při použití pouze metody ingrowth cores (Van Do et al., 2016).

### 5. Komplexní pohled na dynamiku kořenového systému v klimatické změně

Vzhledem k tomu, že v rámci klimatické změny působí všechny výše uvedené faktory zároveň a v interakcích, teprve pohled na ně jako na komplex vlivů může přinést alespoň částečně ucelený pohled na to, jaké změny v kořenovém systému můžeme v budoucnu očekávat. Tato kapitola obsahuje shrnutí, jak stromy reagují na komplex všech tří výše zmíněných faktorů a shrnuje poznatky získané z některých multifaktoriálních studií (zkoumají vliv více faktorů zároveň).

Působící faktory nemusí mít pouze aditivní efekt. Mohou se vzájemně amplifikovat nebo potlačovat a výsledný vliv všech faktorů tedy může mít pro lesy mnohem větší nebo naopak menší význam, než by se studováním každého faktoru zvlášť mohlo zdát (Luo et al., 2008). Působení více faktorů zároveň může být zkoumáno pomocí multifaktoriálních studií. Provedení takového experimentu je ovšem finančně i technologicky daleko náročnější než

zkoumání každého vlivu odděleně, proto multifaktoriální studie nejsou tak časté (L. Zhou et al., 2020).

Jak již bylo zmíněno v předchozích kapitolách, tvorba biomasy jemných kořenů je stimulována zvýšenou koncentrací CO<sub>2</sub> i působením sucha. Pokud se půda ale zároveň otepluje a je v ní nedostatek vody, bylo zjištěno snížení množství biomasy o 13–19 % (Liu et al., 2017). Zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> má pozitivní efekt na množství biomasy jemných kořenů v kombinaci se zvýšenou teplotou i se suchem, pokud je k dispozici dostatek živin (L. Zhou et al., 2020).

Zvýšení teploty i koncentrace CO<sub>2</sub> mají pozitivní vliv na rychlost obratu jemných kořenů. Pokud působí současně, jejich vliv na produktivitu i mortalitu kořenů je vyšší než při pouhém součtu obou vlivů (Wan et al., 2004).

Poměr podzemní a nadzemní biomasy je zvyšován působením všech tří faktorů odděleně. Stejný efekt má i kombinace sucha se zvýšenou koncentrací CO<sub>2</sub> i se zvýšenou teplotou. Naopak je to při společném působení vyšší teploty a koncentrace CO<sub>2</sub>. Kombinace těchto vlivů vede k nezměněnému, případně i nižšímu poměru podzemní a nadzemní biomasy (L. Zhou et al., 2020). Alokace C do kořenů se ale zvýšila, vlivem celkového zvýšení podzemní biomasy (Dieleman et al., 2012).

Následující řádky poskytují zjednodušené shrnutí působení faktorů klimatické změny na dynamiku jemných kořenů. Do kořenového systému je alokováno více uhlíku díky zvýšení efektivity fotosyntézy a kvůli nutnosti rychlejšího kořenového růstu z důvodu vysychání půdy a z něj plynoucí nutnosti kolonizace hlubších a vlhčích oblastí půdy. Za mírného či středně silného sucha a pokud je v půdě dostatek živin, dochází tedy ke zvýšení produkce jemných kořenů. Pokud je sucho ale příliš silné a intenzivní, může způsobit významnější poškození rostlinných orgánů. Současně s produkcí roste i mortalita kořenů, což tedy vede k celkově rychlejšímu obratu kořenového systému a může být efektivní pro získávání vody a živin, ale zároveň může být pro rostlinu dlouhodobě vyčerpávající. K efektivnějšímu získávání zdrojů z půdy vede také tendence ke snižování průměru kořenů a ke zvyšování povrchu kořenů vůči jejich objemu. Zvýšení rychlosti obratu kořenů vede také ke zrychlení aktivity půdních mikroorganismů a ke zvětšení množství jejich biomasy. To může vést k významnějšímu ukládání C do půdy, zároveň je ale zvýšena i heterotrofní a autotrofní půdní respirace, což může rychlost ukládání C naopak snižovat.

Dosud nepříliš prozkoumanou, ale velmi významnou problematikou, jak pro kořenový systém lesů, tak pro ukládání a koloběh uhlíku je, jak se v klimatické změně bude měnit strategie jemných kořenů pro uchování kladné uhlíkové bilance rostliny. Hypotéza ekonomického spektra kořenů (root economic spectrum, RES) popisuje trade-off mezi akviziční a konzervativní strategií (Kong et al., 2019; Ma et al., 2018; R. Wang et al., 2018; Weemstra et al., 2020). Kořeny využívající akviziční strategii mají vysoké SRL, což je, jak bylo zmíněno v přechozích kapitolách, pro uhlíkovou bilanci výhodné. Mají vysoký obsah N a vysoké hodnoty respirace. Jsou tenké, takže mohou efektivněji přijímat vodu a živiny. Se stoupajícím SRL ale klesá životnost kořenů, což vede ke zrychlení jejich obratu a je naopak na uhlík náročnější (Kong et al., 2019; McCormack et al., 2012; Weemstra et al., 2020). Konzervativní strategie vede k nižšímu SRL a zároveň k delší životnosti kořenů, pomalé respiraci a nižšímu obsahu N v kořenech a také k nižší efektivitě získávání vody a živin (Gu et al., 2011; F. Li et al., 2019; McCormack et al., 2012; Weemstra et al., 2020). Obě strategie mohou být výhodné a vést k pozitivní uhlíkové bilanci v závislosti na edafických a dalších okolních podmínkách (Weemstra et al., 2020). Např. kořeny využívající akviziční strategii jsou sice efektivnější v příjmu vody a živin, ale v kompaktních půdách mohou mít kvůli svému malému průměru problém do půdy proniknout (Clark et al., 2003). Kořeny s konzervativní strategií mohou zvýšit obsazení kořenů mykorrhizními symbionty a tím svou efektivitu příjmu vody a živin zvýšit (Ma et al., 2018).

Rostliny mají v podmínkách bohatých na živiny tendenci spíše k vysokému SRL, zatímco v chudých půdách je tendence ke konzervativní strategii se silnějšími kořeny s delší životností (Clark et al., 2003; Comas & Eissenstat, 2009; Hertel et al., 2013; Weemstra et al., 2017). Pro příjem různých živin mohou být také výhodné různé strategie. Pro získávání látek, které jsou mobilní (jako je N nebo voda) je výhodnější zvýšit SRL nebo rychlost proliferace, zatímco pro získání imobilních prvků (např. P) je zapotřebí vysoká hustota kořenových vlásků a bohaté větvení kořenů nebo výrazná mykorrhiza (Weemstra et al., 2016).

Je možné, že pro rostliny ve stabilních podmínkách je výhodnější konzervativní strategie, zatímco pokud se podmínky prostředí mění a jsou hůře predikovatelné, výhodnější jsou tenké kořeny a rychlý růst v odpovědi na měnící se přístup ke zdrojům (Ma et al., 2018). Tento fakt by mohl být klíčovým při studiu vlivu klimatické změny na bilanci mezi těmito dvěma strategiemi. Klimatická změna vede k právě takovým, pro rostliny špatně predikovatelným změnám podmínek, např. k sezonním suchům nebo změnám v dostupnosti živin, proto je možné, že rostliny budou reagovat právě upřednostněním akviziční strategie. Při porovnání

tohoto tvrzení s výše popisovanými vlivy jednotlivých faktorů můžeme shrnout, že sucho i zvýšená teplota vedou ke snižování SRL, průměru kořenů a poměru C:N v kořenech. Naopak zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub> způsobuje zvýšení průměru kořenů a zvětšení množství biomasy, což by korespondovalo spíše s konzervativní strategií. Vliv sucha na kořeny závisí na jeho délce trvání a intenzitě, otázkou totiž je, jak rychle rostliny na sucho zareagují a uchýlí se ke změně strategie. Závěrem této kapitoly je možno říct, že tyto otázky jsou vhodnými směry pro další experimenty a získání odpovědí může vést k lepšímu pochopení, jak klimatická změna ovlivní nejen kořenový systém rostlin, ale také terestrický koloběh uhlíku, protože upřednostnění akviziční strategie by mohlo vést právě k jeho zvýšenému ukládání v půdě.

Ve své diplomové práci bych se chtěla věnovat právě otázce, jak se změní strategie kořenového systému vybraných dřevin v reakci na kontrolované sucho a zda tu bude tendence ke změně na akviziční strategii. Experiment testující tuto hypotézu by mohl spočívat v pěstování mladých sazenic významných druhů stromů našich lesů (především buku, dubu, smrku) v kontrolovaných srážkových podmínkách. U těchto mladých stromů by byla měřena reakce jejich kořenového systému na tyto různé srážkové režimy, a tedy i na odlišnou dostupnost vody v půdě. Změny vlastností kořenů, které jsou určující pro jednotlivé strategie by byly měřeny dvěma různými metodami. Pomocí minirhizotronů lze dobře zjišťovat kořenový obrat a sledovat průběh kořenového růstu a větvení a metodou ingrowth cores lze v pravidelných intervalech zjišťovat celková biomasa, SRL a mortalita. Tyto časové intervaly lze předem dobře nastavit při změření přibližné rychlosti dekompozice kořenů. Takovýto experiment může vést ke zjištění, zda má sucho (v různých intenzitách) vliv na změnu strategie kořenového systému, a tedy by takový experiment mohl přinést zajímavé odpovědi na vyslovené otázky.

## Závěr

Klimatická změna významně ovlivňuje dynamiku kořenového systému stromů v temperátních lesích. Způsobuje změny v rychlosti kořenového růstu, mortalitě, schopnosti příjmu vody a živin a v dalších esenciálních kořenových vlastnostech a procesech. Skrze změny v dynamice kořenového systému může mít vliv také na budoucí složení našich lesů, protože různé druhy na faktory klimatické změny reagují odlišně a zároveň může významně ovlivnit proces ukládání uhlíku v půdě a tím i celý terestrický koloběh uhlíku. Všechny faktory klimatické změny působí na rostliny současně a mohou působit i proti sobě, proto je reakce kořenů na jejich komplex obtížně predikovatelná. Je důležité znát nejen význam každého faktoru zvlášť, ale především, jaký má na kořeny vliv jejich kombinace, což je jednou z největších výzev v dalším studiu vlivů klimatické změny nejen na rostliny, ale i na celé ekosystémy. Protože bez porozumění procesům v malém měřítku nelze vytvářet relevantní modely predikující jejich komplexní působení.

## Přehled použité literatury

- Addo-Danso, S. D., Prescott, C. E., & Smith, A. R. (2016). Methods for estimating root biomass and production in forest and woodland ecosystem carbon studies: A review. *Forest Ecology and Management*, 359(9). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.08.015>
- Ågren, G. I., Wetterstedt, J. Å. M., & Billberger, M. F. K. (2012). Nutrient limitation on terrestrial plant growth - modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist*, 194(4). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04116.x>
- Albani, M., Medvigy, D., Hurtt, G. C., & Moorcroft, P. R. (2006). The contributions of land-use change, CO<sub>2</sub> fertilization, and climate variability to the Eastern US carbon sink. *Global Change Biology*, 12(12). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01254.x>
- Anderegg, W. R. L., Kane, J. M., & Anderegg, L. D. L. (2013). Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change*, 3(1). <https://doi.org/10.1038/nclimate1635>
- Bader, M., Hiltbrunner, E., & Körner, C. (2009). Fine root responses of mature deciduous forest trees to free air carbon dioxide enrichment (FACE). *Functional Ecology*, 23(5). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01574.x>
- Barrett, D. J., Gifford, R. M., Journal, S., May, M., Interactions, E., May, V. M., Barrett, D. J., Csiro, R. M. G., Industry, P., & Box, G. P. O. (1995). Photosynthetic Acclimation to Elevated CO<sub>2</sub> in Relation to Biomass Allocation in Cotton. *Journal of Biogeography*, 22(2).
- Beidler, K. V., Taylor, B. N., Strand, A. E., Cooper, E. R., Schönholz, M., & Pritchard, S. G. (2015). Changes in root architecture under elevated concentrations of CO<sub>2</sub> and nitrogen reflect alternate soil exploration strategies. *New Phytologist*, 205(3). <https://doi.org/10.1111/nph.13123>
- Billings, S. A., Lichter, J., Ziegler, S. E., Hungate, B. A., & Richter, D. de B. (2010). A call to investigate drivers of soil organic matter retention vs. mineralization in a high CO<sub>2</sub> world. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(4). <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.01.002>
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(6). <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Forest Ecology and Management*, 238(1-2). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.018>
- Brunner, I., Herzog, C., Dawes, M. A., Arend, M., & Sperisen, C. (2015). How tree roots respond to drought. *Frontiers in Plant Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00547>
- Carney, K. M., Hungate, B. A., Drake, B. G., & Megonigal, J. P. (2007). Altered soil microbial community at elevated CO<sub>2</sub> leads to loss of soil carbon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(12). <https://doi.org/10.1073/pnas.0610045104>

- Clark, L. J., Whalley, W. R., & Barraclough, P. B. (2003). How do roots penetrate strong soil? *Plant and Soil*, 255(1). <https://doi.org/10.1023/A:1026140122848>
- Comas, L. H., & Eissenstat, D. M. (2009). Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. *New Phytologist*, 182(4). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02799.x>
- Dieleman, W. I. J., Vicca, S., Dijkstra, F. A., Hagedorn, F., Hovenden, M. J., Larsen, K. S., Morgan, J. A., Volder, A., Beier, C., Dukes, J. S., King, J., Leuzinger, S., Linder, S., Luo, Y., Oren, R., De Angelis, P., Tingey, D., Hoosbeek, M. R., & Janssens, I. A. (2012). Simple additive effects are rare: A quantitative review of plant biomass and soil process responses to combined manipulations of CO<sub>2</sub> and temperature. *Global Change Biology*, 18(9). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02745.x>
- Dixon, R. K., Brown, S., Houghton, R. A., Solomon, A. M., Trexler, M. C., & Wisniewski, J. (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263(6). <https://doi.org/10.1126/science.263.5144.185>
- Drigo, B., Kowalchuk, G. A., & Van Veen, J. A. (2008). Climate change goes underground: Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on microbial community structure and activities in the rhizosphere. *Biology and Fertility of Soils*, 44(5). <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0277-3>
- Eissenstat, D. M., Wells, C. E., Yanai, R. D., & Whitbeck, J. L. (2000). Building roots in a changing environment: Implications for root longevity. *New Phytologist*, 147(1). <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00686.x>
- European Environmental Agency. (2006). European forest types. *European Forest Types Categories and Types for Sustainable Forest Management Reporting and Policy*, 9.
- European State of the Climate. (2019). *European State of the Climate (ESOTC)*. Copernicus Climate Change Service. <https://doi.org/10.24381/zw9t-hx58>
- Finér, L., Ohashi, M., Noguchi, K., & Hirano, Y. (2011). Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. *Forest Ecology and Management*, 262(11). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.042>
- Fuchs, S., Hertel, D., Schuldt, B., & Leuschner, C. (2020). Effects of summer drought on the fine root system of five broadleaf tree species along a precipitation gradient. *Forests*, 11(3). <https://doi.org/10.3390/f11030289>
- Gaul, D., Hertel, D., Borken, W., Matzner, E., & Leuschner, C. (2008). Effects of experimental drought on the fine root system of mature Norway spruce. *Forest Ecology and Management*, 256(5). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.016>
- Giardina, C. P., Binkley, D., Ryan, M. G., Fownes, J. H., & Senock, R. S. (2004). Belowground carbon cycling in a humid tropical forest decreases with fertilization. *Oecologia*, 139(4). <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1552-0>
- Giardina, C. P., & Ryan, M. G. (2000). Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 404(6780). <https://doi.org/10.1038/35009076>
- Gill, R. A., & Jackson, R. B. (2000). Global patterns of root turnover for terrestrial



- ecosystems. *New Phytologist*, 147(1). <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00681.x>
- Global Monitoring Laboratory. (n.d.). *Carbon Cycle Greenhouse Gases*. <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/>.
- Gonzalez, P., Neilson, R. P., Lenihan, J. M., & Drapek, R. J. (2010). Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 19(6). <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00558.x>
- Gouvenain, R. C. De, & Silander, J. (2017). *Temperate forests*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.02310-4>
- Gu, J., Yu, S., Sun, Y., Wang, Z., & Guo, D. (2011). Influence of root structure on root survivorship: An analysis of 18 tree species using a minirhizotron method. *Ecological Research*, 26(4). <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0833-4>
- Guo, D., Xia, M., Wei, X., Chang, W., Liu, Y., & Wang, Z. (2008). Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 180(3). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x>
- Hanson, P. J., Edwards, N. T., Garten, C. T., & Andrews, J. A. (2000). Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48(1). <https://doi.org/10.1023/A:1006244819642>
- Heath, J., Ayres, E., Possell, M., Bardgett, R. D., Black, H. I. J., Grant, H., Ineson, P., & Kerstiens, G. (2005). Atmospheric science: Rising atmospheric CO<sub>2</sub> reduces sequestration of root-derived soil carbon. *Science*, 309(5741). <https://doi.org/10.1126/science.1110700>
- Hendrick, R. L., & Pregitzer, K. S. (1992). The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology*, 73(3).
- Hertel, D., Strecker, T., Muller-Haubold, H., & Leuschner, C. (2013). Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient - Is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? *Journal of Ecology*, 101(5). <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12124>
- Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A. F. S., Ekblad, A., Högberg, M. N., Nyberg, G., Ottosson-Löfvenius, M., & Read, D. J. (2001). Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411(6). <https://doi.org/10.1038/35081058>
- IPCC. (2007). *Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]*. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 Pp. <https://doi.org/10.1038/446727a>
- IPCC. (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]*. In *IPCC, Geneva, Switzerland*, 151 pp. [https://doi.org/10.1016/S0022-0248\(00\)00575-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0248(00)00575-3)
- IPCC. (2018). *Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report. [Masson-Delmotte, V., P.*

Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. May.

- Iversen, C. M. (2010). Digging deeper: Fine-root responses to rising atmospheric CO<sub>2</sub> concentration in forested ecosystems. *New Phytologist*, 186(2).  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03122.x>
- Iversen, C. M., Ledford, J., & Norby, R. J. (2008). CO<sub>2</sub> enrichment increases carbon and nitrogen input from fine roots in a deciduous forest. *New Phytologist*, 179(3).  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02516.x>
- Jackson, R. B., Cook, C. W., Pippen, J. S., & Palmer, S. M. (2009). Increased belowground biomass and soil CO<sub>2</sub> fluxes after a decade of carbon dioxide enrichment in a warm-temperate forest. *Ecology*, 90(12). <https://doi.org/10.1890/08-1609.1>
- Jackson, R. B., Mooney, H. A., & Schulze, E. D. (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(14).  
<https://doi.org/10.1073/pnas.94.14.7362>
- Janssens, I. a, Freibauer, A., Ciais, P., Smith, P., Nabuurs, G., Folberth, G., Schlamadinger, B., Hutjes, R. W. a, Ceulemans, R., Schulze, E., Valentini, R., & Dolman, a J. (2003). Europe's terrestrial biosphere absorbs 7 to 12% of European anthropogenic CO<sub>2</sub> emissions. *Science*, 300(6).
- Johnson, D. W., Ball, J. T., & Walker, R. F. (1997). Effects of CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization on vegetation and soil nutrient content in juvenile ponderosa pine. *Plant and Soil*, 190(1). <https://doi.org/10.1023/A:1004213826833>
- Kizildeniz, T., Pascual, I., Irigoyen, J. J., & Morales, F. (2021). Future CO<sub>2</sub>, warming and water deficit impact white and red Tempranillo grapevine: Photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub> and biomass allocation. *Physiologia Plantarum*, 4.  
<https://doi.org/10.1111/ppl.13388>
- Klein, T., Bader, M. K. F., Leuzinger, S., Mildner, M., Schleppei, P., Siegwolf, R. T. W., & Körner, C. (2016). Growth and carbon relations of mature *Picea abies* trees under 5 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Journal of Ecology*, 104(6). <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12621>
- Kong, D., Wang, J., Wu, H., Valverde-Barrantes, O. J., Wang, R., Zeng, H., Kardol, P., Zhang, H., & Feng, Y. (2019). Nonlinearity of root trait relationships and the root economics spectrum. *Nature Communications*, 10(1), 1–9.  
<https://doi.org/10.1038/s41467-019-10245-6>
- Lal, R. (2004). Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma*, 123(1–2).  
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.01.032>
- Larcher, W. (1995). *Physiological Plant Ecology* (3.). Springer.
- Law, B. E., Falge, E., Gu, L., Baldocchi, D. D., Bakwin, P., Berbigier, P., Davis, K., Dolman, A. J., Falk, M., Fuentes, J. D., Goldstein, A., Granier, A., Grelle, A., Hollinger, D., Janssens, I. A., Jarvis, P., Jensen, N. O., Katul, G., Mahli, K., ... Wofsy, S. (2002). Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial

- vegetation. *Agricultural And Forest Meteorology*, 65(10).
- Li, F., Hu, H., McCormack, M. L., Feng, D. F., Liu, X., & Bao, W. (2019). Community-level economics spectrum of fine-roots driven by nutrient limitations in subalpine forests. *Journal of Ecology*, 107(3). <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13125>
- Li, X., & Lange, H. (2015). A modified soil coring method for measuring fine root production, mortality and decomposition in forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 91. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.08.015>
- Li, X., Minick, K. J., Li, T., Williamson, J. C., Gavazzi, M., McNulty, S., & King, J. S. (2020). An improved method for quantifying total fine root decomposition in plantation forests combining measurements of soil coring and minirhizotrons with a mass balance model. *Tree Physiology*, 40(10). <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa074>
- Liu, Y., Liu, S., Wan, S., Wang, J., Wang, H., & Liu, K. (2017). Effects of experimental throughfall reduction and soil warming on fine root biomass and its decomposition in a warm temperate oak forest. *Science of the Total Environment*, 574. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.08.116>
- Lukac, M. (2012). Fine root turnover. In *Measuring Roots: An Updated Approach*. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-22067-8>
- Lukac, M., Calfapietra, C., & Godbold, D. L. (2003). Production, turnover and mycorrhizal colonization of root systems of three *Populus* species grown under elevated CO<sub>2</sub> (POPFACE). *Global Change Biology*, 9(6). <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00582.x>
- Lükewille, A., & Wright, R. F. (1997). Experimentally increased soil temperature causes release of nitrogen at a boreal forest catchment in southern Norway. *Global Change Biology*, 3(1). <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1997.00088.x>
- Luo, Y., Gerten, D., Le Maire, G., Parton, W. J., Weng, E., Zhou, X., Keough, C., Beier, C., Ciais, P., Cramer, W., Dukes, J. S., Emmett, B., Hanson, P. J., Knapp, A., Linder, S., Nepstad, D., & Rustad, L. (2008). Modeled interactive effects of precipitation, temperature, and [CO<sub>2</sub>] on ecosystem carbon and water dynamics in different climatic zones. *Global Change Biology*, 14(9). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01629.x>
- Ma, Z., Guo, D., Xu, X., Lu, M., Bardgett, R. D., Eissenstat, D. M., McCormack, M. L., & Hedin, L. O. (2018). Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 555(7694). <https://doi.org/10.1038/nature25783>
- Mainiero, R., & Kazda, M. (2006). Depth-related fine root dynamics of *Fagus sylvatica* during exceptional drought. *Forest Ecology and Management*, 237(1–3). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.034>
- Mainiero, R., Kazda, M., & Schmid, I. (2010). Fine root dynamics in 60-year-old stands of *Fagus sylvatica* and *Picea abies* growing on haplic luvisol soil. *European Journal of Forest Research*, 129(6). <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0383-2>
- Majdi, H., Pregitzer, K., Morén, A. S., Nylund, J. E., & I. Ågren, G. (2005). Measuring fine root turnover in forest ecosystems. *Plant and Soil*, 276(1–2). <https://doi.org/10.1007/s11104-005-3104-8>

- Matamala, R., & Schlesinger, W. H. (2000). Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on fine root production and activity in an intact temperate forest ecosystem. *Global Change Biology*, 6(8). <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00374.x>
- McCormack, L. M., Adams, T. S., Smithwick, E. A. H., & Eissenstat, D. M. (2012). Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist*, 195(4). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04198.x>
- McCormack, L. M., Dickie, I. A., Eissenstat, D. M., Fahey, T. J., Fernandez, C. W., Guo, D., Helmisaari, H. S., Hobbie, E. A., Iversen, C. M., Jackson, R. B., Leppälampi-Kujansuu, J., Norby, R. J., Phillips, R. P., Pregitzer, K. S., Pritchard, S. G., Rewald, B., & Zadworny, M. (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207(3). <https://doi.org/10.1111/nph.13363>
- Meier, I. C., & Leuschner, C. (2008). Belowground drought response of European beech: Fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, 14(9). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01634.x>
- Mokany, K., Raison, R. J., & Prokushkin, A. S. (2006). Critical analysis of root: Shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 12(1). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001043.x>
- Montagnoli, A., Di Iorio, A., Terzaghi, M., Trupiano, D., Scippa, G. S., & Chiatante, D. (2014). Influence of soil temperature and water content on fine-root seasonal growth of European beech natural forest in Southern Alps, Italy. *European Journal of Forest Research*, 133(5). <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0814-6>
- Noh, N. J., Kuribayashi, M., Saitoh, T. M., Nakaji, T., Nakamura, M., Hiura, T., & Muraoka, H. (2016). Responses of soil, heterotrophic, and autotrophic respiration to experimental open-field soil warming in a cool-temperate deciduous forest. *Ecosystems*, 19(3). <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9948-8>
- Norby, R. J., Cotrufo, M. F., Ineson, P., O'Neill, E. G., & Canadell, J. G. (2001). Elevated CO<sub>2</sub>, litter chemistry, and decomposition: A synthesis. *Oecologia*, 127(2). <https://doi.org/10.1007/s004420000615>
- Norby, R. J., & Jackson, R. B. (2000). Root dynamics and global change: An ecosystem perspective. A collection of reviews and research papers - Editorial. *New Phytologist*, 147(1). <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00674.x>
- Norby, R. J., & O'Neill, E. G. (1991). Leaf area compensation and nutrient interactions in CO<sub>2</sub>-enriched seedlings of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.). *New Phytologist*, 117(4). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00956.x>
- Norby, R. J., Wullschleger, S. D., Gunderson, C. A., Johnson, D. W., & Ceulemans, R. (1999). Tree responses to rising CO<sub>2</sub> in field experiments: Implications for the future forest. *Plant, Cell and Environment*, 22(6). <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00391.x>
- Olmo, M., Lopez-Iglesias, B., & Villar, R. (2014). Drought changes the structure and elemental composition of very fine roots in seedlings of ten woody tree species. Implications for a drier climate. *Plant and Soil*, 384(1–2).

<https://doi.org/10.1007/s11104-014-2178-6>

- Osawa, A., & Aizawa, R. (2012). A new approach to estimate fine root production, mortality, and decomposition using litter bag experiments and soil core techniques. *Plant and Soil*, 355(1–2). <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1090-6>
- Ouimette, A., Guo, D., Hobbie, E., & Gu, J. (2013). Insights into root growth, function, and mycorrhizal abundance from chemical and isotopic data across root orders. *Plant and Soil*, 367(1–2). <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1464-4>
- Palmroth, S., Maier, C. A., McCarthy, H. R., Oishi, A. C., Kim, H. S., Johnsen, K. H., Katul, G. G., & Oren, R. (2005). Contrasting responses to drought of forest floor CO<sub>2</sub> efflux in a loblolly pine plantation and a nearby Oak-Hickory forest. *Global Change Biology*, 11(3). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00915.x>
- Parts, K., Tedersoo, L., Schindlbacher, A., Sigurdsson, B. D., Leblans, N. I. W., Oddsdóttir, E. S., Borken, W., & Ostonen, I. (2019). Acclimation of fine root systems to soil warming: Comparison of an experimental setup and a natural soil temperature gradient. *Ecosystems*, 22(3). <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0280-y>
- Pendall, E., Bridgham, S., Hanson, P. J., Hungate, B., Kicklighter, D. W., Johnson, D. W., Law, B. E., Luo, Y., Megonigal, J. P., Olsrud, M., Ryan, M. G., & Wan, S. (2004). Below-ground process responses to elevated CO<sub>2</sub> and temperature: A discussion of observations, measurement methods, and models. *New Phytologist*, 162(2). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01053.x>
- Ponti, F., Minotta, G., Cantoni, L., & Bagnaresi, U. (2004). Fine root dynamics of pedunculate oak and narrow-leaved ash in a mixed-hardwood plantation in clay soils. *Plant and Soil*, 259(1–2). <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000020949.61458.76>
- Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193(1). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- Pregitzer, K. S., DeForest, J. L., Burton, A. J., Allen, M. F., Ruess, R. W., & Hendrick, R. L. (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72(2). [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0293:FRAONN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0293:FRAONN]2.0.CO;2)
- Pregitzer, K. S., Zak, D. R., Curtis, P. S., Kubiske, M. E., Teeri, J. A., & Vogel, C. S. (1995). Atmospheric CO<sub>2</sub>, soil nitrogen and turnover of fine roots. *New Phytologist*, 129(4). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03025.x>
- Price, M. V., & Waser, N. M. (1998). Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology*, 74(4). <https://doi.org/10.17521/cjpe.2016.0068>
- Pritchard, S. G. (2011). Soil organisms and global climate change. *Plant Pathology*, 60(1). <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02405.x>
- Pritchard, S. G., Rogers, H. H., Davis, M. A., Van Santen, E., Prior, S. A., & Schlesinger, W. H. (2001). The influence of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on fine root dynamics in an intact temperate forest. *Global Change Biology*, 7(7). <https://doi.org/10.1046/j.1354-1013.2001.00457.x>

- Pritchard, S. G., Strand, A. E., McCormack, M. L., Davis, M. A., Finzi, A. C., Jackson, R. B., Matamala, R., Rogers, H. H., & Oren, R. (2008). Fine root dynamics in a loblolly pine forest are influenced by free-air-CO<sub>2</sub>-enrichment: A six-year-minirhizotron study. *Global Change Biology*, *14*(3). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01523.x>
- Rasse, D. P. (2002). Nitrogen deposition and atmospheric CO<sub>2</sub> interactions on fine root dynamics in temperate forests: A theoretical model analysis. *Global Change Biology*, *8*(5). <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00481.x>
- Ryan, M. G., & Law, B. E. (2005). Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry*, *73*(1). <https://doi.org/10.1007/s10533-004-5167-7>
- Smith, A. R., Lukac, M., Bambrick, M., Miglietta, F., & Godbold, D. L. (2013). Tree species diversity interacts with elevated CO<sub>2</sub> to induce a greater root system response. *Global Change Biology*, *19*(1). <https://doi.org/10.1111/gcb.12039>
- Smith, A. R., Lukac, M., Hood, R., Healey, J. R., Miglietta, F., & Godbold, D. L. (2013). Elevated CO<sub>2</sub> enrichment induces a differential biomass response in a mixed species temperate forest plantation. *New Phytologist*, *198*(1). <https://doi.org/10.1111/nph.12136>
- Sollins, P., Homann, P., & Caldwell, B. A. (1996). Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma*, *74*.
- Štraus, I., Mrak, T., Ferlan, M., Železnik, P., & Kraigher, H. (2015). Influence of soil temperature on growth traits of European beech seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, *45*(3). <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0332>
- Strömberg, M., & Linder, S. (2002). Effects of nutrition and soil warming on stemwood production in a boreal Norway spruce stand. *Global Change Biology*, *8*(12). <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00546.x>
- Sun, T., & Mao, Z. (2011). Functional relationships between morphology and respiration of fine roots in two Chinese temperate tree species. *Plant and Soil*, *346*(1). <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0825-8>
- Svane, S. F., Dam, E. B., Carstensen, J. M., & Thorup-Kristensen, K. (2019). A multispectral camera system for automated minirhizotron image analysis. *Plant and Soil*, *441*(1–2). <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04132-8>
- Taylor, B. N., Beidler, K. V., Strand, A. E., & Pritchard, S. G. (2014). Improved scaling of minirhizotron data using an empirically-derived depth of field and correcting for the underestimation of root diameters. *Plant and Soil*, *374*(1–2). <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1930-7>
- Tingey, D. T., Phillips, D. L., & Johnson, M. G. (2000). Elevated CO<sub>2</sub> and conifer roots: Effects on growth, life span and turnover. *New Phytologist*, *147*(1). <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00684.x>
- Van Do, T., Osawa, A., & Sato, T. (2016). Estimation of fine-root production using rates of diameter-dependent root mortality, decomposition and thickening in forests. *Tree Physiology*, *36*(4). <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv121>
- Vogt, K. A., Vogt, D. J., & Bloomfield, J. (1998). Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level.

*Plant and Soil*, 200(1). <https://doi.org/10.1023/A:1004313515294>

- Vogt, K. A., Vogt, D. J., Palmiotto, P. A., Boon, P., O'Hara, J., & Asbjornsen, H. (1995). Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil: An International Journal on Plant-Soil Relationships*, 187(2). <https://doi.org/10.1007/BF00017088>
- Wan, S., Norby, R. J., Pregitzer, K. S., Ledford, J., & O'Neill, E. G. (2004). CO<sub>2</sub> enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots. *New Phytologist*, 162(2). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01034.x>
- Wang, R., Wang, Q., Zhao, N., Xu, Z., Zhu, X., Jiao, C., Yu, G., & He, N. (2018). Different phylogenetic and environmental controls of first-order root morphological and nutrient traits: Evidence of multidimensional root traits. *Functional Ecology*, 32(1). <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12983>
- Wang, X., Wang, Z., Han, Y., Gu, J., Guo, D., & Mei, L. (2007). Variations of fine root diameter with root order in Manchurian ash and Dahurian larch plantations. *Frontiers of Forestry in China*, 2(1). <https://doi.org/10.1007/s11461-007-0005-4>
- Wang, Y., Gao, G., Wang, N., Wang, Z., & Gu, J. (2019). Effects of morphology and stand structure on root biomass and length differed between absorptive and transport roots in temperate trees. *Plant and Soil*, 442(1–2). <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04206-7>
- Weemstra, M., Kiorapostolou, N., van Ruijven, J., Mommer, L., de Vries, J., & Sterck, F. (2020). The role of fine-root mass, specific root length and life span in tree performance: A whole-tree exploration. *Functional Ecology*, 34(3). <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13520>
- Weemstra, M., Mommer, L., Visser, E. J. W., van Ruijven, J., Kuyper, T. W., Mohren, G. M. J., & Sterck, F. J. (2016). Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *The New Phytologist*, 211(4). <https://doi.org/10.1111/nph.14003>
- Weemstra, M., Sterck, F. J., Visser, E. J. W., Kuyper, T. W., Goudzwaard, L., & Mommer, L. (2017). Fine-root trait plasticity of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) forests on two contrasting soils. *Plant and Soil*, 415(1–2). <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3148-y>
- Xiong, Y., Fan, P., Fu, S., Zeng, H., & Guo, D. (2013). Slow decomposition and limited nitrogen release by lower order roots in eight Chinese temperate and subtropical trees. *Plant and Soil*, 363(1–2). <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1290-8>
- Yan, Y., Zhou, X., Jiang, L., & Luo, Y. (2017). Effects of carbon turnover time on terrestrial ecosystem carbon storage. *Biogeosciences*, 14(23). <https://doi.org/10.5194/bg-14-5441-2017>
- Yu, G., Zare, A., Sheng, H., Matamala, R., Reyes-Cabrera, J., Fritschi, F. B., & Juenger, T. E. (2020). Root identification in minirhizotron imagery with multiple instance learning. *Machine Vision and Applications*, 31(6). <https://doi.org/10.1007/s00138-020-01088-z>
- Yuste, J. C., Nagy, M., Janssens, I. A., Carrara, A., & Ceulemans, R. (2005). Soil respiration in a mixed temperate forest and its contribution to total ecosystem respiration. *Tree Physiology*, 25(5). <https://doi.org/10.1093/treephys/25.5.609>

- Zak, D. R., Pregitzer, K. S., King, J. S., & Holmes, W. E. (2000). Elevated atmospheric CO<sub>2</sub>, fine roots and the response of soil microorganisms: A review and hypothesis. *New Phytologist*, 147(1). <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00687.x>
- Železnik, P., Vilhar, U., Starr, M., de Groot, M., & Kraigher, H. (2016). Fine root dynamics in Slovenian beech forests in relation to soil temperature and water availability. *Trees - Structure and Function*, 30(2). <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1218-z>
- Zhang, X., & Wang, W. (2015). The decomposition of fine and coarse roots: Their global patterns and controlling factors. *Scientific Reports*, 5. <https://doi.org/10.1038/srep09940>
- Zhou, L., Hong, Y., Li, C., Lu, C., He, Y., Shao, J., Sun, X., Wang, C., Liu, R., Liu, H., Zhou, G., & Zhou, X. (2020). Responses of biomass allocation to multi-factor global change: A global synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 304(8). <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107115>
- Zhou, X., Chen, C., Wang, Y., Xu, Z., Han, H., Li, L., & Wan, S. (2013). Warming and increased precipitation have differential effects on soil extracellular enzyme activities in a temperate grassland. *Science of the Total Environment*, 444, 552–558. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.12.023>
- Zhou, Y., Tang, J., Melillo, J. M., Butler, S., & Mohan, J. E. (2011). Root standing crop and chemistry after six years of soil warming in a temperate forest. *Tree Physiology*, 31(7). <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr066>