

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Radka Bardoňová

Jak reaguje sacharidová bilance rostliny na zvýšení koncentrace CO₂ v prostředí?

How does carbohydrate balance response to elevation of CO₂ concentration in the environment?

Bakalářská práce

Školitelka: doc. RNDr. Helena Lipavská, Ph.D.

Konzultantky: doc. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D., RNDr. Petra Mašková, Ph.D.

Praha, 2012

Poděkování

V první řadě bych chtěla poděkovat své školitelce doc. RNDr. Heleně Lipavské Ph.D. za nekonečnou trpělivost, podporu a velmi cenné a užitečné rady. Dále bych chtěla poděkovat RNDr. Petře Maškové Ph.D. za rovněž velmi užitečné rady a zasvěcení do tajů praktických záležitostí týkajících se tohoto tématu, Mgr. Haně Ševčíkové za obrovskou pomoc, starost a podporu a RNDr. Haně Konrádové za velkou pomoc při opravách a cenné tipy. Také bych chtěla poděkovat své rodině, hlavně mamce a prarodičům, za péči, oporu a dodávky jídla.

Prohlášení:

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

V Praze, 26. 9. 2012

Podpis:

Abstrakt

Za posledních 200 let v ovzduší výrazně vzrostla koncentrace oxidu uhličitého (CO₂), jednoho z nejdůležitějších skleníkových plynů. Předpokládá se, že bude růst i nadále a koncem tohoto století by mohla dosáhnout i více než dvojnásobku současné hodnoty. Změny v atmosferické koncentraci CO₂ jsou do značné míry způsobeny činností člověka. Přímým i nepřímým vlivem zvýšené koncentrace oxidu uhličitého v ovzduší dochází ke změnám v charakteristikách rostlin na všech úrovních, od změn genové exprese, přes fyziologické a anatomické změny až po výrazné morfologické změny. Pochopení těchto změn a souvislostí mezi nimi je nezbytné pro naši představu o budoucím „skleníkovém“ světě a přípravu na život v něm.

Za zvýšené koncentrace CO₂ v ovzduší u rostlin většinou dochází ke zvýšení asimilační rychlosti. Zvýšení množství zafixovaného uhlíku následně obvykle vede ke zvýšení poměru uhlíku vůči dusíku v těle rostlin a změnám v zastoupení sacharidů. Častým jevem při růstu za zvýšené koncentrace CO₂ je nadměrná akumulace nestrukturních sacharidů v listech. S touto akumulací může souviset aklimace fotosyntézy. Ke změnám v zastoupení sacharidů však může docházet i v jiných částech rostliny.

Tato bakalářská práce se zaměřuje především na dřeviny. Jakožto vytrvalé rostliny se sekundárními pletivy vykazují často odlišné reakce než jiné zkoumané skupiny rostlin. Cílem práce je shrnout dostupné informace o problematice změn sacharidové bilance dřevin za zvýšené koncentrace CO₂. Důležitou součástí práce jsou tabulky v příloze, ve kterých jsou přehledně uvedeny změny měřených parametrů fotosyntézy, respirace a obsahu sacharidů za zvýšené koncentrace CO₂. V samotném textu je diskutována různorodost výsledků a možnost působení dalších faktorů, především dostupnosti dusíku.

Klíčová slova:

zvýšená koncentrace CO₂, sacharidy, Rubisco, respirace, aklimace fotosyntézy, dřeviny, dostupnost dusíku

Abstract

During last 200 years, the concentration of carbon dioxide (CO₂), one of the most important greenhouse gasses, has significantly increased. It is assumed, that by the end of this century, the concentration of CO₂ will be as much as two times higher than nowadays. The changes in atmospheric concentration of CO₂ are largely caused by human activity. Both direct and indirect effects of CO₂ lead to changes on every level of plant body, from changes in gene expression, through changes in physiological and anatomical aspects, to whole-plant morphological changes. Understanding of these changes and relationships between them is necessary for our conception of future 'greenhouse' world and preparation for the life in it.

Growth under elevated CO₂ conditions generally leads to increase of the assimilation rate. The increase in the amount of fixed carbon then usually causes an increase in carbon to nitrogen ratio and changes in carbohydrate levels in plants. A common phenomenon related to growth at elevated CO₂ concentration is an excessive accumulation of nonstructural carbohydrates in leaves. This accumulation can be associated with down-regulation of photosynthesis. However, changes in carbohydrate levels can occur in other plant parts.

This Bachelor thesis is focused mainly on woody species. As perennials with secondary tissues, they often react in different ways than other functional groups of plants investigated. The aim of this thesis is to summarize available knowledge on the impact of elevated CO₂ on plant carbohydrate levels. Very important parts of the thesis are the tables in the appendix with summary of the changes in photosynthesis, respiration and carbohydrate content. The text alone discusses the diversity of research outcomes and the possible influence of other factors, mainly nitrogen availability.

Keywords:

elevated CO₂, carbohydrates, Rubisco, respiration, down-regulation of photosynthesis, trees, nitrogen availability

Seznam zkratek

Rubisco = ribulóza-1,5-bisfosfátkarboxyláza/oxygenáza

FACE = systém pro navýšení koncentrace CO₂ ve volném vzduchu (free-air CO₂ enrichment)

OTC = otevřená růstová komora, komora bez víka (open-top chamber)

A = asimilační rychlost

A_{max} = maximální asimilační rychlost za světelné saturace

V_{c,max} = maximální možná rychlost karboxylace (fixace CO₂) enzymem Rubisco

J_{max} = maximální možná rychlost transportu elektronů na membráně thylakoidu při saturaci energií fotonů

SPS = sacharózafosfátsyntáza

AGPáza = adenostndifosfátglukózapyrofosforyláza, ADP-glukózapyrofosforyláza

R_d = temnotní respirace

rbcS = malá podjednotka Rubisco

Obsah

1. ÚVOD	1
1.1 Metody zkoumání vlivu zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na rostliny.....	2
1.1.1 OTC (Open-Top Chamber).....	2
1.1.2 FACE (Free-Air Carbon dioxide Enrichment)	3
1.1.3 Kyvety a uzavřené komory.....	4
1.1.4 Místa s přirozeně zvýšenou koncentrací oxidu uhličitého – výrony.....	4
1.1.5 Dendrochronologie.....	4
1.1.6 Studium stabilních izotopů	5
1.1.7 Studium indikátorových genů a metabolitů.....	5
1.1.8 Teorie uhlíkové limitace.....	5
2. Vliv zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na sacharidovou bilanci rostlin.....	6
2.1 Vliv zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na rychlost fotosyntézy a Rubisco	6
2.1.1 Aklimace fotosyntézy za zvýšené koncentrace CO ₂	6
2.1.2 Fotosyntéza a Rubisco za zvýšené koncentrace CO ₂	7
2.1.3 Závislost fotosyntézy a Rubisco na dostupnosti živin za zvýšené koncentrace CO ₂	9
2.2 Vliv zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na strukturní sacharidy	11
2.3 Vliv zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na nestrukturní sacharidy	12
2.3.1 Ovlivnění enzymů sacharidového metabolismu zvýšenou koncentrací CO ₂	15
2.3.2 Vliv zvýšené koncentrace CO ₂ a dostupnosti živin na nestrukturní sacharidy...	17
2.3.3 Vliv kompetice na sacharidovou bilanci rostliny za zvýšené koncentrace CO ₂ ..	18
2.4 Změny respirace rostlin při růstu za zvýšené koncentrace CO ₂	18
2.5 Změny genové exprese při růstu za zvýšené koncentrace CO ₂	20
3. Závěr.....	22
4. Tabulky.....	23
5. Přehled citované literatury.....	40

1. ÚVOD

Od průmyslové revoluce významně vzrostla koncentrace oxidu uhličitého (CO_2) v ovzduší a předpokládá se, že poroste dál. Před érou průmyslu se koncentrace CO_2 ve vzduchu pohybovala kolem 285 ppm, v současnosti okolo 380 ppm (IPCC). Podle některých odhadů by se na konci století mohla dostat k 550 až 900 ppm. Příčinou zvyšování koncentrace CO_2 v ovzduší je hlavně spalování fosilních paliv a změny ve využívání půdy (Karl et al. 2009).

Rostliny jakožto autotrofní organizmy přijímají anorganický uhlík z CO_2 a zabudovávají jej do organických molekul. Zdá se tedy, že je-li vyšší dostupnost CO_2 pro rostliny, mohou rostliny také více zafixovat a zabudovat do svých těl, a tím zvýšit rychlost svého růstu a produkci biomasy. Avšak reakce rostlin na zvýšenou koncentraci CO_2 se výrazně liší mezi skupinami rostlin, mezi druhy i v rámci jednoho druhu. Také velmi závisí na dostupnosti minerálních živin, především dusíku. Dusík je zcela zásadní živina. Je obsažen v proteinech, které jsou nezbytné pro fungování rostlin. Do souvislosti s nedostatečným zásobením rostlin dusíkem se často dává jev zvaný aklimace fotosyntézy.

Při růstu za zvýšené koncentrace CO_2 se často mění složení těla rostlin. Obvykle dojde ke snížení obsahu dusíku a zvýšení obsahu nestrukturních sacharidů. To může mít za následek ovlivnění herbivorních organismů. Dále je pochopení změn probíhajících v rostlinách rostoucích za zvýšené koncentrace CO_2 důležité pro člověka kvůli možným změnám výnosů zemědělských plodin. A v neposlední řadě může dojít vlivem zvýšené koncentrace CO_2 a s ní souvisejících klimatických změn ke zcela zásadním narušením rovnováhy uhlíku v ekosystémech, jak to například zmiňuje Kurz et al. (2008), který uvádí, že se z kanadských lesů fungujících dříve jako sinky pohlcující CO_2 staly vlivem zvyšování koncentrace CO_2 zdroje produkující CO_2 kvůli častějším případům přemnožení hmyzu a požárům (Kurz et al. 2008).

Reakce rostlin na zvýšenou koncentraci CO_2 v ovzduší ovlivňují i další faktory vnějšího prostředí, mimo jiné okolní teplota, dostupnost vody či koncentrace trofosferického ozónu. Při růstu za zvýšené koncentrace CO_2 obvykle dochází ke snížení vodivosti průduchů, čímž se snižuje výdej vody transpirací, a zlepšení efektivity využití vody. Co se ozónu týče, zdá se, že by zvýšená koncentrace CO_2 mohla mírnit jeho negativní účinky na rostliny.

Tato práce se soustředí hlavně na dřeviny. Práce se vůbec nezabývá rostlinami s metabolismy C4 a CAM. Cílem by mělo být především zmapování zjištěných změn sacharidové bilance dřevin.

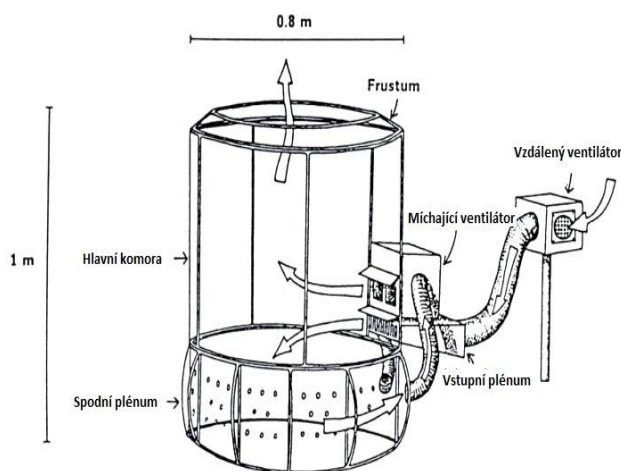
1.1 Metody zkoumání vlivu zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na rostliny

Lidé se pokoušeli aplikovat oxid uhličitý na rostliny už od první poloviny dvacátého století. V současnosti se k tomuto studiu využívají hlavně dvě metody - růstové komory bez stropního dílu (Open Top Chambers, OTC) a systém obohacení volného vzduchu oxidem uhličitým (Free-Air Carbon dioxide Enrichment, FACE). Kromě toho se v laboratorních podmínkách využívají kyvety a uzavřené komory. Tyto metody však zatím není možné využít pro zjišťování dlouhodobého vlivu zvýšené koncentrace CO₂ na rostliny a přizpůsobení rostlin změně koncentrace CO₂, protože se zatím nevyžívají dost dlouho. Pro zkoumání dlouhodobějšího vlivu změn koncentrace CO₂ na rostliny se využívají dendrochronologické metody a studium stabilních izotopů. Vliv celoživotního vystavení zvýšené koncentraci CO₂ je možné zkoumat na rostlinách pocházejících z okolí výronů CO₂. Dále je možné zabývat se indikátorovými geny a metabolity a teorií uhlíkové limitace.

1.1.1 OTC (Open-Top Chamber)

OTC jsou průhledné plastové růstové komory bez vrchní části, do kterých je ve spodní části přiváděn vzduch určitých vlastností, například právě obohacený oxidem uhličitým, a vrchní částí může unikat ven (Nátr 2000). Koncentrace CO₂ nejčastěji používaná při výzkumech v OTC se pohybuje kolem 700 ppm. Obvykle mají průměr kolem jednoho metru, jejich prostor je tedy dosti omezený a jsou vhodné pro studium jednotlivců – semenáčků nebo mladých stromků, případně části ekosystému. Lze pomocí nich studovat reakce rostlin na různé složení vzduchu či půdy či úspěšnost jednotlivých druhů stromů při kompetici. Nelze studovat interakce jako v normálním ekosystému. Nevýhodou je, že dovnitř neproudí vítr jako ve vnějším prostředí, neproniká světlo některých vlnových délek a dochází ke zvyšování teploty uvnitř komory. Problematické může být omezení kořenového systému, kvůli němuž může docházet ke zkreslení výsledků (Mauri 2010).

Za určitý typ OTC lze pokládat také skleníky s nastavitelným otevíráním oken na Bílém kříži v Beskydech. Jsou větší než obvyklé OTC (Urban et al. 2001).



Obr.1 (vlevo): OTC-schéma (zdroj: Mauri 2010)

Obr.2(vpravo): Skleníky Ústavu systémové biologie a ekologie AV na Bílém Kříži v Beskydech (zdroj: 3pol.cz)

1.1.2 FACE (Free-Air Carbon dioxide Enrichment)

V případě metody FACE je systémem vertikálně umístěných trubek rozmístěných do kruhu kolem volně rostoucích rostlin vháněn oxid uhličitý (Nátr 2000). Obvyklá hodnota koncentrace CO_2 v systému FACE se pohybuje kolem 550 ppm. Průměr kruhu může být až 30m. Ve Švýcarsku se nachází pozměněný systém FACE, takzvaný webFACE, kdy je CO_2 vháněn do korun starších, vzrostlých stromů (Pepin a Korner 2002). Pomocí čidel je stále kontrolována koncentrace CO_2 , rychlost a směr větru a díky vyhodnocení počítačovými systémy je udržována koncentrace CO_2 co nejbližší cílové. Tímto způsobem lze zkoumat větší



rostlinné celky a starší vzrostlé stromy, přičemž zůstávají zachovány interakce organismů v ekosystému a vlivy mikroklimatu. Rovněž zde nedochází k nepřírozenému omezení růstu kořenů. Nevýhodou je však značná finanční náročnost (Mauri 2010).

Obr.3 Příklad systému FACE – AspenFACE v USA (zdroj: <http://aspenface.mtu.edu/>)

1.1.3 Kyvety a uzavřené komory

Kyvety nebo vaky (branch bags) se užívají k vystavení částí rostlin zvýšené koncentraci CO₂. Právě toto postižení jen určité části rostliny je jejich nevýhodou (Barton et al. 1993). Většinou se využívají ke krátkodobému měření. Uzavřené růstové komory mají různé podoby. V laboratoři se využívají jednotlivě či jako soubor komor ve fytotronu. Lze je také použít pro sledování určité části volně rostoucího porostu. Nevýhodou je většinou menší maximální ozáření a omezení kořenového systému. Podobně mohou být využívány také různé skleníky doplněné o regulaci koncentrace CO₂ či tunely, ve kterých se ustavuje gradient podmínek (Vu et al. 2002).



Obr. 4 Příklad fytotronu (zdroj: <http://www.ars.usda.gov>)

1.1.4 Místa s přirozeně zvýšenou koncentrací oxidu uhličitého – výrony

Tato místa umožňují sledovat reakce rostlin dlouhodobě vystavených zvýšené koncentraci CO₂- celoživotně i po několik generací v přirozeném ekosystému bez umělého narušení interakcí. Problémem však může být jistá heterogenost koncentrace CO₂ a přítomnost dalších látek ve výronu, které mohou jinak ovlivnit rostliny. Také může být nesnadné nalézt kontrolní rostliny k těmto rostoucím za zvýšené koncentrace CO₂, protože v okolí již mohou být výrazněji jiné např. půdní či mikroklimatické podmínky. (Pinkard et al. 2009)

1.1.5 Dendrochronologie

Dendrochronologie poskytuje stanovením šířky letokruhů a jejich korelací s podmínkami během růstu informace o dlouhodobé odpovědi stromu na historický nárůst koncentrace CO₂ v prostředí. Problémem však je odlišení vlivu koncentrace CO₂ od vlivu jiných faktorů, jako je například změna teploty či pH půdy. Dendrochronologické metody se často využívají při zkoumání stromů z míst s přirozeně zvýšenou koncentrací CO₂. (Pinkard et al. 2010)

1.1.6 Studium stabilních izotopů

Studium stabilních izotopů, v tomto případě uhlíku a kyslíku, vychází z rozdílných poměrů izotopů uhlíku a kyslíku v ovzduší a rostlině. Těžší $^{13}\text{CO}_2$, který je ve vzduchu zastoupen výrazně méně, je při difuzi stomaty a fixaci Rubisco diskriminován, tudíž se těžší izotop uhlíku ^{13}C vyskytuje v rostlině méně než v okolní atmosféře (Farquhar et al. 1989). Nevýhodou izotopových studií může být ovlivnění izotopového složení rostliny jinými faktory než CO_2 (Pinkard et al. 2010).

1.1.7 Studium indikátorových genů a metabolitů

Způsob vychytávání a využití uhlíku a jeho využití a alokace je řízen geny (Cseke et al. 2009). Studium exprese genů pomocí micro-array a polymerázové řetězové reakce v reálném čase (real time, RT-PCR) může poskytnout porozumění kontrole fotosyntetické odpovědi na měnící se podmínky prostředí (Pinkard et al. 2010). Co se metabolitů týče, změny koncentrací cukrů do média, v němž roste rostlina, a vlivy zvýšené koncentrace CO_2 v prostředí mohou být velmi obdobné (Van Oosten a Bestford 1994).

1.1.8 Teorie uhlíkové limitace

Podle Körnera (2003) není růst stromů limitován dostupností uhlíku, ale spíše dostupností vody, světla a živin a rychlostí vývoje. Pokud se nevyskytuje dostatečně silný sink pro uhlík při zvýšené koncentraci CO_2 , a tedy zvýšené rychlosti asimilace, objevuje se limitace sinkem, dochází k hromadění nestrukturních sacharidů a následnému snížení rychlosti asimilace. Takto je možné zkoumat vliv na zvýšené koncentrace CO_2 i na starší stromy. (Körner 2003)

2. Vliv zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na sacharidovou bilanci rostlin

Sacharidová bilance rostliny závisí na různých vnějších a vnitřních faktorech. Mezi vnější faktory ovlivňující sacharidovou bilanci rostliny patří také oxid uhličitý. Kapitola se bude nejprve zabývat vlivem oxidu uhličitého na rychlost fotosyntézy a Rubisco, dále změnami v obsahu strukturních a nestrukturních sacharidů a změnami rychlosti respirace, při níž dochází ke spotřebě sacharidů.

2.1 Vliv zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na rychlost fotosyntézy a Rubisco

Ribulóza-1,5-bisfosfátkarboxyláza/oxygenáza (Rubisco) je nejrozšířenější protein na Zemi. Svou karboxylázovou aktivitou zajišťuje fixaci anorganického uhlíku ze vzdušného CO₂ do organických sloučenin v Calvinově cyklu za produkce triózafosfátů, které vstupují do metabolických drah. Oxygenázová aktivita Rubisca vede k procesu zvanému fotorespirace. Karboxylace a oxygenace jsou kompetující procesy. Vlivem zvýšené koncentrace CO₂ obvykle dochází ke zvýšení asimilační rychlosti, hlavně díky zvýšení dostupnosti CO₂ a snížení podílu fotorespirace. Změnám v rychlosti fotosyntézy a fixace CO₂ vlivem zvýšené koncentrace CO₂ v ovzduší se věnuje mnoho přehledných publikací (např. Nowak et al. 2004, Ainsworth a Rogers 2007, Leakey et al. 2009). Na světle je enzym Rubisco aktivován aktivázou Rubisco za přítomnosti Mg²⁺. Ani na světle nemusí být veškerý enzym Rubisco aktivní. Míra jeho aktivace závisí i na dalších faktorech, mimo jiné na dostupnosti CO₂. Aktivita Rubisco za zvýšené koncentrace CO₂ v některých případech nevykazuje změny, v jiných dochází k jejímu snížení a v dalších k zvýšení. Přehled změn parametrů fotosyntézy a fixace CO₂ na zvýšené koncentrace CO₂ je uveden v Tabulce 1. Při dlouhodobém růstu za zvýšené koncentrace CO₂ však v mnoha případech dochází k aklimaci fotosyntézy.

2.1.1 Aklimace fotosyntézy za zvýšené koncentrace CO₂

Jako aklimace fotosyntézy se označuje snížení fotosyntetického potenciálu rostliny. K tomu může dojít například snížením aktivity či obsahu enzymu Rubisco. Objevuje se obvykle spolu s nadměrným hromaděním rozpustných sacharidů a poklesem koncentrace

dusíku v listech (Leakey et al. 2009). Dusík je obsažen v proteinech, tedy i v enzymu Rubisco, a je nezbytný pro jejich syntézu. Rozpustné sacharidy regulují expresi mnoha genů, včetně těch zahrnutých ve fotosyntéze (Pego et al. 2000). Další příčinou aklimace fotosyntézy může být nadměrné hromadění škrobu bránící difúzi CO₂ v chloroplastech (Makino 1994).

2.1.2 Fotosyntéza a Rubisco za zvýšené koncentrace CO₂

Za zvýšené koncentrace CO₂ obvykle dochází ke zvýšení asimilační rychlosti, alespoň v krátkodobém měřítku. Při dlouhodobém růstu za zvýšené koncentrace CO₂ často dochází k aklimaci fotosyntézy. Například u buku *Fagus crenata* začala asimilační rychlost po počátečním zvýšení klesat už od 7. týdne růstu za zvýšené koncentrace CO₂. Některé druhy jsou však schopné udržet si vyšší asimilační rychlost i při dlouhodobém růstu za zvýšené koncentrace CO₂. Zvýšená asimilační rychlost byla naměřena u topolů *Populus nigra*, *P. alba*, *P x euramericana* po 7 letech (Taylor et al. 2008), buku *Fagus sylvatica*, dubu *Quercus petraea* a habru *Carpinus betulus* i po 8 letech (Bader et al 2010) a u borovice *Pinus taeda* dokonce i po 11 letech růstu za zvýšené koncentrace CO₂ (Ellsworth et al. 2012). Asimilační rychlost úzce souvisí s obsahem a aktivitou Rubisco a enzymů Calvinova cyklu, jejichž aktivita vede k regeneraci substrátu pro Rubisco.

Ke zvýšení aktivity Rubisco došlo například u buku *Fagus sylvatica* (Košovancová et al. 2009), tropického opadavého stromu *Gmelina arborea* (Rasineni et al. 2011), specifická aktivita Rubisco byla zvýšena u borovice *Pinus sylvestris* (Sallas et al. 2003). Snížení aktivity Rubisco bylo pozorováno například u pomerančovníku (hybrid) (Vu et al. 2002) a smrku *Picea abies* (Košovancová et al. 2009).

V pracích zabývajících se vlivem zvýšené koncentrace CO₂ na rychlost fotosyntézy se častěji charakterizuje Rubisco pomocí karboxylační kapacity V_{c,max} (maximální karboxylační kapacita). Změny V_{c,max} nebyly pozorovány například u buku *Fagus crenata*, kde asimilační rychlost krátkodobě mírně vzrostla (Watanabe et al. 2010, Vu et al. 2002), u buku *Fagus sylvatica*, dubu *Quercus petraea* a habru *Carpinus betulus* po 8 letech růstu v systému FACE (Bader et al. 2010). Topoly *Populus nigra*, *P. alba*, *P x euramericana* po 6 letech růstu v systému FACE si karboxylační rychlost udržely beze změny, nebyla u nich pozorována aklimace fotosyntézy (Liberloo et al. 2007), avšak v pozdní části růstové sezóny bylo u *P. nigra* pozorováno zvýšení V_{c,max} (Taylor et al. 2008). Rovněž borovice *Pinus taeda* vykazovala podobnou reakci (Crous and Ellsworth 2004, Ellsworth et al. 2012). Snížení

$V_{c,max}$ bylo pozorováno u borovice *P. sylvestris* (Jach a Ceulemans 2000a) a modřínu *Larix gmelini* var. *Japonica* x *L. kaempferi* pěstovaných za nedostatku živin (Watanabe et al. 2011).

Při dlouhodobém růstu ve zvýšené koncentraci CO_2 často dochází ke snížení obsahu Rubisco. Bylo tomu tak například u buku *F. sylvatica*, smrku *P. abies* (Košovcová et al. 2009), pomerančovníku (kříženec *Citrus reticulata* a hybridu *C. paradisi* x *C. reticulata*) (Vu et al. 2002) a osiky (Wustman et al. 2001). Snížení hladiny transkriptu pro malou podjednotku Rubisco (rbcS) bylo prokázáno u topolu *P. tremuloides* (Gupta et al. 2005, Cseke et al. 2009, Bigras a Bertrand 2006). Množství transkriptu rbcS smrku *P. mariana* vykazovalo v průběhu růstové sezóny jinou dynamiku ve zvýšené koncentraci CO_2 než v normální. Zatímco během léta došlo k jeho snížení, v pozdní fázi růstové sezóny vykazovaly jehlice stromů rostoucích ve zvýšené koncentraci CO_2 vyšší hladiny rbcS (Bigras and Bertrand 2006). V případě břízy *B. maximovicziana* bylo množství enzymu Rubisco ovlivněno dostupností živin v půdě. V úrodné půdě k jeho snížení nedošlo, v neúrodné ano (Eguchi et al. 2008). V některých případech nebylo množství enzymu zvýšenou koncentrací CO_2 změněno. Davey et al. (2006) nepozorovali žádné změny u topolů *P. nigra*, *P. alba* a *P. x euramericana* (Davey et al. 2006). Rovněž u smrku *P. abies* a borovice *P. sylvestris* nebyly zaznamenány změny v množství enzymu Rubisco (Sallas et al. 2003). Olše *Alnus hirsuta* nereagovala změnou obsahu enzymu Rubisco na zvýšenou koncentraci CO_2 v úrodné ani v neúrodné půdě (Eguchi et al. 2008).

Celkově tedy u některých druhů došlo ke snížení jak aktivity, tak i množství enzymu Rubisco. Ke snížení aktivity Rubisco může docházet i při krátkodobém vystavení zvýšené koncentraci CO_2 . Snížení obsahu Rubisco je obvykle reakce na dlouhodobý růst za zvýšené koncentrace CO_2 . Mezi druhy reagujícími jak snížením aktivity, tak i obsahu Rubisco byl pomerančovník, bříza *Betula platyphylla* v úrodné půdě, přičemž v neúrodné půdě zůstala aktivita beze změny (Eguchi et al. 2008), smrk *P. abies*. Jiné druhy reagují pouze snížením aktivity, bez změny obsahu Rubisco, například olše *A. hirsuta* v úrodné půdě v práci (Eguchi et al. 2008). U topolů *P. alba*, *P. nigra* a *P. x euramericana* nebyla zvýšenou koncentrací CO_2 ovlivněna ani jedna z charakteristik, a to po 6 letech růstu v kontrolovaných podmínkách, z čehož autoři vyvodili, že zde nedochází k aklimaci fotosyntézy (Davey et al. 2006). Borovice *P. sylvestris* po 7 týdnech vystavení zvýšené koncentraci CO_2 vykazovala zvýšení aktivity bez změny obsahu Rubisco (Sallas et al. 2003).

Významnou charakteristikou při zjišťování, zda ve zvýšené koncentraci CO_2 dochází k aklimaci fotosyntézy, je maximální rychlost regenerace substrátu pro Rubisco (ribulóza-1,5-bisfosfát) skrze elektronový transport (J_{max}). Při zvýšené koncentraci CO_2 v ovzduší obvykle

zůstává nezměněna nebo dochází k její stimulaci. Stimulace byla pozorována například u topolů *P. nigra*, *P. alba* a *P. x euramericana* (Liberloo et al. 2007), u buku *F. sylvatica* ve 2. růstové sezóně (při dostatečném zásobení dusíkem) (Liozon et al. 2000) či u osiky *P. tremuloides* v pozdní fázi růstové sezóny (Taylor et al. 2008). Bez výrazného ovlivnění zvýšenou koncentrací CO₂ zůstala J_{max} břízy *B. platyphylla* (Eguchi et al., 2008), borovice *P. taeda* (Crous a Ellsworth 2004) a *P. sylvestris* (Jach a Ceulemans 2000a) a několik druhů pěstovaných po 8 let v systému FACE, mezi nimi také buk *F. sylvatica*, dub *Quercus petraea* a habr *Carpinus betulus* (Bader et al. 2010).

Poměr J_{max}/V_{c,max} nám říká, zda je rychlost asimilace ovlivněna aktivitou enzymu Rubisco nebo regenerací jeho substrátu. V případech, kdy je pozorována aklimace fotosyntézy je obvykle pozorováno zvýšení tohoto poměru, což vypovídá o snížení poměru Rubisco vůči proteinům zahrnutým v přeměně světelné energie (Long et al. 2004, Ainsworth a Long 2005). Ke zvýšení tohoto poměru vedlo vystavení zvýšené koncentraci CO₂ například u topolů *P. nigra*, *P. alba* a *P. x euramericana* (Liberloo et al. 2007), smrku *P. sitchensis* (Murray et al., 2000), či buku *F. sylvatica* (Liozon et al. 2000).

Fotosyntetické parametry jsou výrazně ovlivněny stářím listů a jejich pozicí v koruně. U stinných jehlic smrku *Picea abies* byla při dlouhodobém růstu za zvýšené koncentrace CO₂ fotosyntéza stimulována, zatímco u slunných v závislosti na koncentraci CO₂ při měření došlo i k jejímu poklesu. Rychlost elektronového transportu (J) byla za zvýšení koncentrace CO₂ ve stinných jehlicích stimulována, avšak ve slunných zůstala beze změny (Kalina et al. 2001). U borovice *Pinus sylvestris* byly po dlouhodobém růstu za zvýšené koncentrace CO₂ pozorovány známky aklimace fotosyntézy pouze ve svrchní části koruny, ve spodní části nikoli. Vyšší věk jehlic u této borovice negativně ovlivnil stimulaci asimilační rychlosti (Crous a Ellsworth, 2004).

2.1.3 Závislost fotosyntézy a Rubisco na dostupnosti živin za zvýšené koncentrace CO₂

Asimilační rychlost za zvýšené koncentrace CO₂ značně závisí na dostupnosti živin, především dusíku. Za nedostatku dusíku je obvykle asimilační rychlost nižší. Bříza *Betula maximowicziana* například na neúrodné půdě vykazovala za zvýšené koncentrace CO₂ nižší asimilační rychlost než kontrolní rostliny (Eguchi et al. 2008). Podobně u borovice *Pinus sylvestris* došlo na neúrodné půdě vlivem zvýšené koncentrace CO₂ ke snížení asimilační rychlosti. Na úrodné půdě nebyla asimilační rychlost ovlivněna koncentrací CO₂ (Laitinen et

al. 2000). U smrku *Picea sitchensis* byla asimilační rychlost vyšší za zvýšené koncentrace CO₂ na úrodné i neúrodné půdě. Na neúrodné půdě však byla nižší, než na úrodné (Murray et al. 2000). U topolů *Populus alba*, *P. nigra* a *P. x euramericana* byla asimilační rychlost i po šesti letech růstu za zvýšené koncentrace CO₂ vyšší nezávisle na dodávání dusíku hojením (Liberloo et al. 2006).

Karboxylační kapacita Rubisco je také závislá na dusíku. Například v práci Liozona et al. (2000) o buku *Fagus sylvatica*. Byly-li stromy dostatečně zásobeny dusíkem, $V_{c,max}$ se za zvýšené koncentrace CO₂ nezměnila, za nedostatku dusíku došlo k jejímu snížení (Liozon et al. 2000). Podobné výsledky poskytl také pokus se smrkem *Picea sitchensis*. Za dostatku dusíku nedošlo ke změně $V_{c,max}$, při deficienci se snížila a po dodání dusíku do půdy, kde ho byl nedostatek, došlo u stromů k postupnému zvyšování $V_{c,max}$ (Murray et al. 2000). Avšak bříza *Betula platyphylla* a olše *Alnus hirsuta* naopak vykazovaly sníženou $V_{c,max}$ na úrodnější půdě. Olše za zvýšené koncentrace CO₂ v úrodné půdě jevila známky aklimace fotosyntézy spolu s nadměrným hromaděním škrobu (Eguchi et al. 2008). K aklimaci fotosyntézy ale obvykle dochází při nedostatku živin. Aklimace fotosyntézy olše *A. hirsuta* za úrodných podmínek mohla být dána jejím způsobem získávání dusíku. Olše žije v symbióze s organismy schopnými fixovat vzdušný dusík. Biomasa nodulů obsahujících tyto organismy a aktivita jejich enzymu nitrogenázy bývá zvýšena za zvýšené koncentrace CO₂ (Tissue et al. 1997, Temperton et al. 2003). Za úrodných podmínek k tomuto zvýšení nedochází (Zanetti et al. 1998).

J_{max} je rovněž ovlivněna dostupností živin. Murray et al. (2000) zaznamenali, že smrk *P. sitchensis* za dostatečného zásobení dusíkem nevykazuje změnu J_{max} , zatímco je-li dusíku nedostatek, dochází k jeho snížení, přičemž při dodávání dusíku jedincům v neúrodné půdě začne docházet k jeho zvyšování. Podobný trend zde byl pozorován také u $V_{c,max}$ (Murray et al., 2000). Rovněž Liozon et al. (2000) pozorovali u buku *F. sylvatica* na dusík chudé půdě krátkodobé snížení J_{max} (Liozon et al. 2000). V půdě s nedostatkem živin vykazoval snížení J_{max} také modřín *L. gmelini* var. *Japonica* x *L. kaempferi* (Watanabe et al. 2011) či bříza *B. maximowicziana*, která v úrodné půdě na zvýšení koncentrace CO₂ v ovzduší nereagovala změnou J_{max} (Eguchi et al. 2008).

2.2 Vliv zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na strukturní sacharidy

Strukturní sacharidy jsou nejvýznamnějším sinkem pro asimilovaný uhlík. Rostlina je potřebuje pro svůj růst. Hlavním strukturním polysacharidem rostlin je celulóza. Celulózové mikrofibrily, jsou uloženy v amorfní matrix tvořené méně uspořádanými polysacharidy – hemicelulózami a pektiny. Zvýšení rychlosti růstu souvisí se zvýšením tvorby strukturních sacharidů. Zvýšení rychlosti růstu je nejčastější reakce rostlin na zvýšení koncentrace CO₂ v prostředí. U dřevin bývá stimulace růstu nižší. Pozorována byla zejména u mladých stromů a v krátkodobém měřítku. Změnami růstových rychlostí dřevin za zvýšené koncentrace CO₂ se zabývají četné přehledné práce (např. Saxe et al. 1998, Poorter a Navas 2003, Lindroth et al. 2010, Michoupolos 2012). V některých případech jsou však pozorovány také změny v zastoupení strukturních sacharidů. Přehled změn v obsahu strukturních sacharidů za zvýšené koncentrace CO₂ je uveden v tabulce 3.

Poorter et al. (1997) sledovali změny chemického složení listů rostlin rostoucích za zvýšené koncentrace CO₂. Mezi zkoumanými rostlinami bylo také šest druhů dřevin (*Acacia auriculiformis*, *A. melanoxylon*, *Eucalyptus camaldulensis*, *E. cypellocarpa*, *E. pauciflora*, *Vitis vinifera*). Autoři uvádějí, že nedošlo k výrazným změnám obsahu strukturních sacharidů, jen k mírnému snížení obsahu (kromě *Vitis vinifera*) (Poorter et al. 1997). V jehlicích borovice (*Pinus palustris*) vystavené ovzduší se zvýšenou koncentrací CO₂ nebyla koncentrace celulózy výrazně odlišná od rostlin kontrolních. Obsah hemicelulóz nebyl uveden (Entry et al. 1998). Podobně Gahrooe (1998) uvádí, že složení listového opadu dvou druhů dubů (*Quercus cerris*, *Q. pubescens*) nebylo ovlivněno koncentrací CO₂. Ve svém experimentu však měřil pouze obsah celulózy. Obsah hemicelulóz neuvádí (Gahrooe 1998). Hall et al. (2006) rovněž uvádějí, že u *Q. myrifolia* nedošlo vlivem zvýšené koncentrace CO₂ ke změně obsahu celulózy v listech. Obsah hemicelulóz byl v listech stromů rostoucích za zvýšené koncentrace CO₂ zvýšen (Hall et al. 2006). Naopak u topolu osiky *Populus tremuloides* nedošlo k ovlivnění koncentrace hemicelulóz, ale došlo ke snížení koncentrace celulózy (Liu et al. 2005). V listech břízy *Betula pendula* došlo vlivem zvýšené koncentrace CO₂ ke snížení obsahu celulózy a zvýšení obsahu hemicelulóz (Kasurinen et al. 2006).

V dřevnatých pletivech kmene byly také pozorovány různé změny zastoupení strukturních sacharidů způsobené zvýšenou koncentrací CO₂ v ovzduší. Například borovice *Pinus sylvestris* nejevila známky ovlivnění strukturních sacharidů vlivem zvýšené koncentrace CO₂ (Kilpelainen et al. 2005). Avšak u jiného druhu (*P. palustris*) byla naměřena nižší koncentrace

celulózy u rostlin vystavených zvýšené koncentraci CO₂ oproti rostlinám kontrolním (Entry et al. 1998). Podobně javor *Acer saccharum* z práce Kaakinen et al. (2004) rostoucí za zvýšené koncentrace CO₂ měl nižší obsah celulózy. Obsah hemicelulóz zůstal nezměněn. Koncentrace celulózy v dřevnatých pletivech břízy *Betula papyrifera* a osiky *Populus tremuloides* nebyla ovlivněna zvýšenou koncentrací CO₂, obsah hemicelulóz byl však v obou případech snížen (Kaakinen et al. 2004).

Z výše uvedených informací je zřejmé, že zvýšená koncentrace CO₂ může ovlivnit složení strukturních sacharidů v listech i kvalitu dřeva. Změny jsou však nejednotné. Rozdíly mohly být dány i jinými podmínkami než koncentrací CO₂.

2.3 Vliv zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na nestrukturní sacharidy

V Calvinově cyklu je CO₂ navázán na ribulóza-1,5-bisfosfát a vzniká nestabilní šestiuhlíkatý meziprodukt, který je vzápětí štěpen za vzniku trióz. Z trióz je tvořen fruktóza-6-fosfát, z něž může být ještě v chloroplastu syntetizován škrob, nebo mohou být triózafosfáty transportovány do cytosolu, kde se využijí k syntéze sacharózy.

V souvislosti se zvýšením koncentrace CO₂ se často objevuje akumulace nestrukturních sacharidů, zvýšení růstu a snížení obsahu dusíku. Snížení obsahu dusíku bývá někdy označováno jako efekt zředění způsobený právě hromaděním nestrukturních sacharidů (Reich et al. 2006). Odpovědi rostlin na zvýšenou koncentraci CO₂ v prostředí se v tomto směru dosti liší. Přehled změn v obsahu nestrukturních sacharidů za zvýšené koncentrace CO₂ je uveden v Tabulce 3.

Akumulace rozpustných sacharidů spolu s akumulací škrobu byla výrazná například v listech pomerančovníku (křížence *Citrus reticulata* a hybridu *C. paradisi* x *C. reticulata*) (Vu et al. 2002). Liu et al. (2004, 2005) uvádějí akumulaci rozpustných sacharidů i škrobu v listech buku *Fagus sylvatica*, avšak Han et al. (2011) toto v pozdější práci nepotvrzují. Uvádějí, že po 8 letech růstu v prostředí se zvýšenou koncentrací CO₂ buk nevykazoval změny v uhlíkatých složkách (a rovněž se u něj neprojevila aklimace fotosyntézy) (Han et al. 2011). Rozdílné výsledky mohly být způsobeny výrazně odlišným stářím stromů a délkou vystavení zvýšené koncentraci CO₂. Schulte et al. (2002) srovnávali rozdílné reakce dubů *Quercus ilex* na krátkodobé a celoživotní vystavení zvýšené koncentraci CO₂ v ovzduší s využitím stromů rostoucích poblíž výronů CO₂ a reakci na snížení CO₂. Stromy vystavené

krátkodobému působení zvýšené koncentrace CO₂ vykazovaly hromadění nestrukturních sacharidů, hlavně v kořenech, bez vlivu na složení floémových exudátů. Stromy rostoucí poblíž výronů CO₂ měly podobné charakteristiky jako kontrolní stromy, nedocházelo k hromadění nestrukturních sacharidů v listech a ani ve floémových exudátech nebyla detekována zvýšená koncentrace cukrů. Při přesunutí rostlin z okolí výronů CO₂ do prostředí s normální koncentrací CO₂ došlo ke snížení obsahu nestrukturních sacharidů, které bylo výraznější ve spodních částech rostliny. Floémové exudáty zůstaly stále beze změny (Schulte et al. 2002). Obsah cukrů ve floémových exudátech vypovídá o jejich transportu v rostlině. Pro umožnění zvýšení rychlosti růstu by mělo dojít k navýšení exportu sacharidů ze zdrojových orgánů do míst spotřeby (Polle et al. 2001). Zvýšení obsahu cukrů ve floémových exudátech dubů (*Q. ilex* a *Q. pubescens*) rostoucích v prostředí se zvýšenou koncentrací CO₂ zaznamenali Blaschke et al. (2001), zatímco výše zmínění Schulte et al. (2002) nikoli. Autoři se domnívají, že rozdíl může být způsoben tím, že v prvním případě byly zkoumány starší stromy (30 až 50 let), zatímco ve druhém semenáčky. Zvýšený obsah nestrukturních sacharidů v listech byl pozorován i u jiných druhů rodu *Quercus*, a to po 8 letech růstu v systému FACE (Bader et al. 2010). Aranda et al. (2006) však u semenáčků *Q. ilex* neuvádějí akumulaci nestrukturních sacharidů (Aranda et al. 2006).

Zvýšení pouze obsahu škrobu bez zvýšení obsahu rozpustných cukrů bylo pozorováno u smrku *Picea abies* v krátkodobých i dlouhodobějších experimentech (Sallas et al. 2003, Liu et al. 2004), u jiného druhu *P. mariana* však ke zvýšení obsahu škrobu nedošlo (Bigras a Bertrand 2006). Ke zvýšení obsahu škrobu došlo rovněž u modřínů *Larix decidua* (Hattenschwiler et al. 2002) a *L. gmelini* var. *japonica* x *L. kaempferi* (Watanabe et al. 2011). Zvýšení obsahu škrobu je uváděno také u borovice *Pinus uncinata* během jednoletého vystavení zvýšené koncentraci CO₂ (Hattenschwiler et al. 2002), avšak u *P. sylvestris* nikoli (Sallas et al. 2003). Vliv zvýšené koncentrace CO₂ na obsah škrobu v jehlicích *P. sylvestris* začínal být patrný až při dlouhodobějším růstu za zvýšené koncentrace CO₂. Například Kainulainen et al. (1998) uvádějí navyšování obsahu škrobu v jehlicích *P. sylvestris* 3. rok růstu za zvýšené koncentrace CO₂ (Kainulainen et al. 1998). Zha et al. (2002) uvádějí akumulaci škrobu a dokonce i rozpustných sacharidů v jehlicích *P. sylvestris* rostoucích 4 roky za zvýšené koncentrace CO₂ (Zha et al. 2002).

Obsah škrobu se mění s průběhem růstové sezóny. Například Davey et al. (2006) uvádějí jeho navýšení v červnu i u rychle rostoucích topolů (*Populus nigra*, *P. alba*, *P. x euramericana*), které nevykazovaly známky aklimace fotosyntézy (Davey et al. 2006). Podobně letní nárůst uvádějí Osborne et al. (2003) v případě sekvoje *Sequoia sempervirens* a

tisovce *Taxodium distichum*, u kterých aklimace fotosyntézy pozorována byla. Autoři ji však nedávali do souvislosti s hromaděním nestrukturních sacharidů, nýbrž s poklesem obsahu dusíku v pletivech. Nárůst obsahu škrobu byl pouze přechodný, během noci byl exportován či metabolizován, bohužel se ale autoři v práci nezabývali jeho dalším osudem (Osborne a Beerling 2003).

Kromě sezónní dynamiky projevují nestrukturní sacharidy i denní dynamiku. Davey et al. (2006) uvádějí polední 50% navýšení hexózových ekvivalentů u topolů (*Populus nigra*, *P. alba*, *P. x euramericana*), ale večerní hladiny byly stejné jako u kontrolních rostlin. Většina fixovaného uhlíku tedy byla využita či zafixována před soumrakem. Stromy rostoucí za zvýšené koncentrace CO₂ jevíly zvýšenou rychlost utilizace a exportu hexózových ekvivalentů (Davey et al. 2006).

Některé druhy rostlin na zvýšení koncentrace CO₂ v ovzduší nereagují změnou obsahu či poměru nestrukturních sacharidů. Mezi takto nereagujícími druhy byl například strom z čeledi bobovitých *Ceratonia siliqua* (Osorio et al. 2005) či smrk *Picea mariana* (Bigras a Bertrand 2006). Přestože nedocházelo k hromaděním nestrukturních sacharidů, vykazovaly smrk a *C. siliqua* známky aklimace fotosyntézy (Bigras a Bertrand 2006, Osorio et al. 2005). Podobně také u *Metasequoia glyptosporoides* došlo k aklimaci fotosyntézy bez hromaděním nestrukturních sacharidů, aklimace fotosyntézy zde pravděpodobně souvisela se změnou distribuce dusíku mezi různými proteiny (Osborne a Beerling 2003).

Z výše zmíněných informací je zřejmé, že reakce různých druhů rostlin na zvýšenou koncentraci CO₂ v ovzduší je značně nejednotná. Může se výrazně lišit u příbuzných druhů (například jednotlivé druhy bříz, viz Tabulka 3) a dokonce i v rámci jednoho druhu. Často zkoumaným druhem pro zjišťování vnitrodruhových odlišností reakcí na zvýšenou koncentraci CO₂ v ovzduší je osika *Populus tremuloides*, jejíž jednotlivé klony se liší citlivostí k polutantům (např. troposferickému ozónu), fenologií a také odpovědí na zvýšenou koncentraci CO₂ v ovzduší (Kaakinen et al. 2004, Kostianen et al. 2008, Cseke et al. 2009). Například Kaakinen et al. (2004) udávají zvýšení celkového obsahu nestrukturních sacharidů v dřevnatých pletivech pouze u dvou klonů z pěti zkoumaných (konkrétně 259 a 271) a zvýšení obsahu samotného škrobu jen u jednoho (8L) (Kaakinen et al. 2004).

Na příkladu této osiky lze také ilustrovat rozdílnost reakcí na zvýšenou koncentraci CO₂ v ovzduší v závislosti na trvání jeho působení. Výše uvedené výsledky (Kaakinen et al. 2004) pochází z měření provedeného po třech letech růstu ve zvýšené koncentraci CO₂. Po pěti letech růstu už byly výsledky jiné. Žádný z klonů nevykazoval navýšení celkového obsahu nestrukturních sacharidů ve kmeni. Klon 8L, u nějž byl po třech letech průběhu

pokusu naměřen vzrůst obsahu škrobu, vykazoval snížení obsahu škrobu. Ke zvýšení obsahu škrobu naopak došlo u klonu 42E, který při předchozím měření nejevil známky změny obsahu škrobu (Kostiainen et al. 2008).

Rozdílné tendence jsou vidět mezi listnatými stromy a jehličnany. Listnaté stromy reagují na zvýšenou koncentraci CO₂ v ovzduší různými změnami, zvýšením i snížením, obsahu rozpustných sacharidů i škrobu. Dojde-li ke změně obsahu nestrukturních sacharidů u jehličnanu, týká se obvykle jen škrobu a to tak, že dojde k jeho zvýšení. V některých případech došlo u jehličnanů také k navýšení obsahu glukózy, ale jiné cukry obvykle ovlivněny nebyly.

Důležitým faktorem ovlivňujícím obsah sacharidů v listech je jejich ontogenetické stáří. U mladých listů dubu *Quercus suber* docházelo za zvýšené koncentrace CO₂ ke zvýšené akumulaci rozpustných sacharidů, zatímco efekt koncentrace CO₂ u plně vyvinutých a rok starých listů nebyl výrazný (Maroco et al. 2002).

Hromadění nestrukturních sacharidů vede ke snížení transkripce fotosyntetických genů a aklimaci fotosyntézy, která se často objevuje při dlouhodobém vystavení zvýšené koncentraci CO₂. Akumulace nestrukturních sacharidů může souviset se způsobem nakládání s novými asimiláty, silou sinků (kapacitou pro uložení či spotřebování asimilovaného uhlíku) v rostlině. Příkladem rostliny, u níž došlo k aklimaci fotosyntézy spolu s výrazným hromaděním nestrukturních sacharidů, může být výše zmíněný pomerančovník (Vu et al. 2002). Významným uhlíkovým sinkem je samotný růst rostliny, který vyžaduje investici uhlíku do strukturních složek. Davey et al. (2006) se domnívají, že stromy schopné rychlého růstu ve zvýšené koncentraci CO₂ takto mohou uniknout aklimaci fotosyntézy, jako tomu bylo v jejich práci o topolech (*Populus nigra*, *P. alba*, *P. x euramericana*) (Davey et al. 2006).

2.3.1 Ovlivnění enzymů sacharidového metabolismu zvýšenou koncentrací CO₂

Zvýšená koncentrace CO₂ v ovzduší může vést ke změnám v obsahu a aktivitě enzymů souvisejících s metabolismem sacharidů. Mezi takové enzymy patří například sacharózafosfátsyntáza (SPS), jež hraje zásadní roli v metabolismu sacharózy. Aktivita SPS je ovlivněna vystavením rostliny zvýšené koncentraci oxidu uhličitého. Gesch et al. (2002) pozorovali zvýšenou aktivitu SPS u rýže (*Oryza sativa*) vystavené zvýšené koncentraci CO₂. Obsah sacharózy byl však po několika dnech vystavení zvýšené koncentraci CO₂ stejný jako u rostlin kontrolních. Vzrostlo celkové množství nestrukturních sacharidů (TNC), přičemž

obsah sacharózy byl několikanásobně vyšší než obsah škrobu. Rychlé změny v aktivitě SPS autoři připisují hlavně kovalentní modifikaci SPS vycházející ze změn toku trióza-P a Pi. Dlouhodobější změny aktivity SPS mohly být spíše výsledkem syntézy hexóza fosfátů. Syntéza hexózafosfátů a tok triózafosfátů byly vyšší u rostlin ve zvýšené koncentraci CO₂. Asimilovaný uhlík byl použit k syntéze sacharózy a exportu do vegetativních sinků, tudíž nedocházelo k akumulaci nestrukturních sacharidů v listech (Gesch et al. 2002).

Zvýšení obsahu sacharózy spojené se zvýšením aktivity sacharózafosfátsyntázy uvádějí u rýže také Sujatha et al. (2008). Pozorováno bylo též u fazolu (*Phaseolus vulgaris*) (Prasad et al. 2004) či epifytické orchideje *Oncidium goldiana* (Li et al. 2002). Isopp et al. (2000) u *Lolium perenne* nepozorovali změnu aktivity SPS v důsledku zvýšení koncentrace CO₂. Aktivita SPS byla spíše ovlivněna dostupností dusíku (Isopp et al. 2000). Změnám aktivity SPS u dřevin vystavených zvýšené koncentraci CO₂ se věnuje jen málo prací. Ke zvýšení obsahu sacharózy bez vlivu zvýšené koncentrace CO₂ na aktivitu SPS došlo u pomerančovníku (Vu et al. 2000). Zvýšení aktivity SPS je uvedeno u borovice *Pinus ponderosa* (Pushnik et al. 1999).

Expres a aktivita sacharózafosfátsyntázy ovlivňuje fenologii rostlin. Transgenní topoly (*Populus alba* x *P. grandidentata*) s naklonovaným genem SPS z *Arabidopsis thaliana* se zvýšenou aktivitou SPS jevíly opožděný nástup senescence na podzim a pozdější rašení pupenů na jaře. Obsah nestrukturních sacharidů byl ovlivněn jen mírně, ke konci sezóny však došlo k výrazné akumulaci sacharidů (Park et al. 2009).

Dalším významným enzymem metabolismu sacharidů je ADP-glukózapyrofosforyláza (AGPáza), klíčový enzym syntézy škrobu. Topoly (*Populus alba*, *P. nigra* a *P. x euramericana*) nejevily známky ovlivnění aktivity AGPázy zvýšenou koncentrací CO₂ v ovzduší. Avšak i přesto došlo k nárůstu obsahu škrobu. Nedošlo ale k aklimaci fotosyntézy, ani po několika letech růstu v ovzduší se zvýšenou koncentrací CO₂ (Davey et al. 2006). U pomerančovníku také nedošlo ke zvýšení aktivity AGPázy ve zvýšené koncentraci CO₂. Ve starších listech došlo dokonce k jejímu snížení. Přesto byl v listech výrazně zvýšený obsah škrobu. Pomerančovník na rozdíl od topolů jeví výrazné známky aklimace fotosyntézy (Vu et al. 2000). Naopak u některých druhů bylin došlo k ovlivnění aktivity AGPázy zvýšenou koncentrací CO₂ v ovzduší. Gesch et al. (2002) pozorovali zvýšení aktivity AGPázy rýže (*Oryza sativa*) při růstu ve zvýšené koncentraci CO₂. Rovněž zde docházelo k hromadění nestrukturních sacharidů (Gesch et al. 2002). Rovněž fazol (*Phaseolus vulgaris*) projevoval zvýšení aktivity AGPázy v podmínkách zvýšené koncentrace CO₂, přičemž toto zvýšení aktivity pozitivně korelovalo s akumulací škrobu.

Jak je vidět z předchozího textu, informací o změnách obsahu a aktivit enzymů sacharidového metabolismu je u stromů poměrně málo, kvůli čemuž je nesnadné vyvodit nějaké obecné závěry. Vypadá to, že dřeviny reagují změnou aktivit enzymů sacharidového metabolismu méně, než byliny.

2.3.2 Vliv zvýšené koncentrace CO₂ a dostupnosti živin na nestrukturní sacharidy

Akumulace nestrukturních sacharidů se může lišit podle dostupnosti živin, hlavně dusíku. Eguchi et al. (2008) uvádějí, že u břízy *Betula platyphylla* došlo při růstu na úrodné půdě při zvýšené koncentraci CO₂ k poklesu obsahu celkových nestrukturních sacharidů. K poklesu obsah škrobu vlivem zvýšené koncentrace CO₂ došlo i na neúrodné půdě. Podobně *Betula maximowicziana* vykazovala snížený obsah škrobu při zvýšené koncentraci CO₂ v obou typech půd, úrodné i neúrodné. Množství celkových nestrukturních sacharidů však zůstalo stejné, nehledě na typ půdy. Jediný strom v této práci, u něhož je uvedeno hromadění nestrukturních sacharidů, byla olše *Alnus hirsuta*, a to v úrodné půdě (Eguchi et al. 2008). Naopak Watanabe et al. (2011) uvádějí v případě škrobu nezávislost na dostupnosti dusíku. U modřínu *L. gmelini* var. *Japonica* x *L. kaempferi* došlo ke zvýšení obsahu škrobu jak na půdě s jeho nedostatkem, tak i u dostatečně zásobených jedinců (Watanabe et al. 2011). Podobně jako *B. platyphylla* v práci Eguchi et al. (2008) reagoval na zvýšení koncentrace CO₂ v ovzduší tropický strom *Virola surinamensis* poklesem obsahu nestrukturních sacharidů pokud byl hnojen a vzrůstem jejich obsahu, pokud hnojen nebyl. Na rozdíl od *B. platyphylla* však došlo k nárůstu obsahu škrobu v obou případech, s hnojením i bez. *Ficus insipida* v tomtéž pokusu vykazoval zvýšení množství nestrukturních sacharidů včetně zvýšení škrobu bez ohledu na hnojení (Coley et al. 2002).

S dostupností živin souvisí mykorhiza. Mykorhizními houbami inokulované rostliny reagují na změnu koncentrace CO₂ v ovzduší jinak, než rostliny bez vytvořené mykorhizy. Ve své práci Loewe et al. (2000) uvádějí snížení obsahu škrobu v listech osiky (*Populus tremola* x *P. temuloides*) vlivem mykorhizy, ke kterému došlo jak za normální, tak i za zvýšené koncentrace CO₂, přičemž obsah škrobu byl ve zvýšené koncentraci CO₂ výrazně vyšší než v normální. Obsah glukózy a fruktózy nebyl výrazně ovlivněn zvýšenou koncentrací CO₂ ani mykorhizou. U smrku *Picea abies* došlo k poklesu obsahu škrobu vlivem mykorhizy pouze za zvýšené koncentrace CO₂. Obsah rozpustných cukrů nebyl, podobně jako u osiky, výrazně ovlivněn (Loewe et al. 2000).

2.3.3 Vliv kompetice na sacharidovou bilanci rostliny za zvýšené koncentrace CO₂

Zdá se, že obsah sacharidů ve zvýšené koncentraci CO₂ je ovlivněn také mezidruhovou kompeticí. Liu et al. (2004, 2005) pozorovali dosti odlišné odpovědi buku a smrku rostoucích v monokultuře a smíšené kultuře. U buku v monokultuře bylo pozorováno zvýšení obsahu škrobu v kmeni a kořenech, které ve smíšené kultuře nebylo zaznamenáno, naopak pozitivní vliv zvýšené koncentrace CO₂ na obsah nestrukturních sacharidů v pletivech smrku zůstal patrný i ve smíšené kultuře. Z těchto výsledků vyvozují, že smrk je silnější kompetitor (Liu et al. 2004, 2005).

Rovněž vnitrodruhová kompetice může ovlivnit účinek zvýšené koncentrace CO₂ v ovzduší na obsah sacharidů. Zhang et al. (2007) testovali vliv zvýšené koncentrace CO₂ na břízu *Betula alposiensis* rostoucí ve dvou různých hustotách sadby. Ačkoli se obsah nestrukturních sacharidů vlivem zvýšené koncentrace CO₂ zvýšil při obou denzitách, v hustěji osazeném porostu byl tento nárůst výrazně menší (55,5 % ve volnějším oproti 37,8 % v hustějším porostu). Nejvýrazněji odlišný byl podíl sacharózy. V řidším porostu za zvýšené koncentrace CO₂ vzrostl o 97,8 %, v hustším jen o 67,9 % (Zhang et al. 2008).

2.4 Změny respirace rostlin při růstu za zvýšené koncentrace CO₂

Dýchání je důležitý fyziologický proces produkující energii, redukční ekvivalenty a uhlíkové skelety pro další procesy v rostlině, při němž je molekula sacharidu sledem enzymatických reakcí rozštěpena na oxid uhličitý a vodu. K respiraci u rostlin dochází i v případě, že mohou získávat energii pomocí fotosyntézy. Respirace je obzvláště důležitá v noci a u nefotosyntetizujících heterotrofních pletiv rostliny (např. kořeny).

Ovlivnění temnotní respirace (R_d) při růstu rostliny ve zvýšené koncentraci CO₂ není zcela jasné. Výsledky se značně liší dle použité metody, jak ve své přehledné práci shrnují (Leaky et al. 2009). Při použití otevřených systémů k měření výměny plynů vycházelo, že ve zvýšené koncentraci CO₂ dochází ke snížení respirace, což autor práce připisuje nedokonalé měřicí technice (Leakey et al. 2009a, Leakey et al. 2009b). Ani pozdější výzkumy využívající

jiných metod toto nepotvrdily, respirace nebyla ovlivněna vůbec, nebo jen málo (např. (Gonzalez-Meler and Siedow 1999). Přehled změn rychlosti respirace je uveden v Tabulce 2.

Výraznější ovlivnění respirace nebylo pozorováno například u buku (*Fagus sylvatica*), smrku (*Picea abies*, *P. mariana*) a borovice (*Pinus nigra*, *P. taeda*) (Košovancová et al. 2009, Bigras and Bertrand 2006, Jach and Ceulemans 2000a, Ellsworth et al. 2012). Rovněž v rámci jednoho druhu se může rychlost R_d listů lišit. Například Wang a Curtis (2001) pozorovali, že samčí jedinci osiky (*Populus tremuloides*) projevovali vyšší R_d , než samičí. V obou případech však R_d vlivem zvýšené koncentrace CO_2 vzrostla (Wang a Curtis 2001). Rychlost respirace se také liší v různých částech listu, resp. jehlice. Griffin et al. (2004) uvádějí, že rychlost respirace jehlice borovice (*Pinus radiata*) byla nejvyšší na bázi a nejnižší na její špičce. Za zvýšené koncentrace CO_2 došlo ke snížení R_d u báze a zvýšení u špičky. Rozdíly R_d báze a špičky se tedy za zvýšené koncentrace CO_2 zmírnily (Griffin et al. 2004). Rovněž stáří listu ovlivňuje rychlost respirace. Jach a Ceulemans (2000) uvádějí u borovice *Pinus sylvestris* vyšší rychlost respirace letošních jehlic, než jehlic loňských. Tento rozdíl zůstal zachován i za zvýšené koncentrace CO_2 (Jach a Ceulemans 2000b).

Leakey et al. (2009) testovali souvislost změny v respiraci s genovou expresí u sóji (*Glycine max*). Respirace zde byla stimulována o 37 % v případě měření výdeje CO_2 rostlinou. Vstup O_2 byl zvýšen pouze o 28 %, pravděpodobně díky zvýšenému podílu využití sacharidů kterých se za zvýšené koncentrace CO_2 při fotosyntéze vytvořilo více, než u kontroly. Došlo rovněž ke zvýšení abundance transkriptů kódujících enzymy účastníci se respirace (Leakey et al. 2009b). U osiky (*Populus tremuloides*) však k výrazné změně v abundanci transkriptů souvisejících s respirací vlivem zvýšené koncentrace CO_2 nedošlo (Gupta et al. 2005).

Stimulace respirace se mění s délkou vystavení působení zvýšené koncentrace CO_2 . Například Zhou et al. (2007) pozorovali u dvou druhů borovice (*Pinus koraiensis* a *P. sylvestrifomis*) zpočátku výrazné zvýšení, avšak během několika růstových sezón došlo k jejímu snižování (Zhou et al. 2007).

Při měření rychlosti respirace kmene je obvykle pozorováno zvýšení míry respirace za zvýšené koncentrace CO_2 . To pravděpodobně souvisí se závislostí nefotosyntetizujících pletiv kmene na dodávání energie dýcháním. Respirace rostlinných pletiv se obvykle dělí na 2 funkční složky – udržovací a růstovou (Penning de Vries 1975). Dřevnaté části rostliny s větším objemem by měly vykazovat vyšší hodnoty udržovací respirace. Taková reakce byla skutečně pozorována týmem Zha et al. (2005) u borovice (*Pinus sylvestris*), kde při růstu za zvýšené koncentrace CO_2 zvýšení respirace a zvýšení podílu udržovací respirace korelovalo

s přírůstkem kmene (Zha et al. 2005). Liberloo et al. (2007) naopak u *P. nigra* zvýšení respirace kmene vlivem zvýšené koncentrace CO₂ nezaznamenali. Avšak byl výrazný rozdíl v míře respirace mezi rostlinami s různými tloušťkami kmenů. Kmeny s největším průměrem vykazovaly nejvyšší míru respirace (Liberloo et al. 2007). U listnatého *Liquidambar styraciflua* došlo ke zvýšení obou složek respirace (Edward et al. 2002).

2.4.1 Závislost respirace za zvýšené koncentrace CO₂ na dostupnosti živin

Míra respirace souvisí i s dostupností živin, především dusíku. Například u smrku *P. sitchensis* bylo pozorováno výrazné snížení respirace za zvýšené koncentrace CO₂ při nedostatku dusíku. Tendence k snížení R_d za zvýšené koncentrace CO₂ vykazovaly i rostliny s dostatečným přísunem živin, avšak rozdíl oproti kontrole nebyl statisticky signifikantní (Murray et al. 2000). Podobně u topolu (*Populus x euramericana*) došlo vlivem zvýšené koncentrace CO₂ za nedostatku živin ke snížení respirace, zatímco za dostatku živin nikoli, avšak tento efekt závisel na době měření. Uprostřed sezóny došlo ke zvýšení rychlosti respirace vlivem zvýšené koncentrace CO₂ i u rostlin nehnojených (Curtis et al. 1995)

Také míra respirace dřevnatých částí byla dávána do souvislosti s dostupností živin. Janouš et al. (2000), pozorovali u smrku (*Picea abies*) snížení respirace kmene při vystavení zvýšené koncentraci CO₂, kterou přisoudili nedostatečnému zásobení dusíkem (Janouš et al. 2000). Ale u borovice (*P. sylvestris*) k takové reakci nedošlo, rostliny vystavené zvýšené koncentraci CO₂ a různým množstvím živin vykazovaly shodnou míru respirace (Liberloo et al. 2007). Podobně u topolu (*Populus nigra*) nedošlo k ovlivnění výdeje CO₂ z kmene vlivem zvýšené koncentrace CO₂ ani hnojení (Liberloo et al. 2008).

2.5 Změny genové exprese při růstu za zvýšené koncentrace CO₂

Mnoho prací se věnuje otázkám vlivu zvýšené koncentrace CO₂ na růst, fotosyntetické parametry a látkové složení rostlin. Méně informací je zatím dostupných o změnách genové exprese u rostlin ve zvýšené koncentraci CO₂. Recentní práce dospívají k závěru, že překvapivě málo změn se odehrává na úrovni regulace genové exprese (oproti například změnám způsobeným zvýšenou koncentrací troposferického ozonu). Navíc množství a funkce genů, které jsou odlišně exprimovány v prostředí se zvýšenou koncentrací CO₂ než v prostředí s normální koncentrací CO₂, se značně mění v průběhu růstové sezóny.

U huseníčku (*Arabidopsis thaliana*) byla za zvýšené koncentrace CO₂ pozorována změna exprese u 501 transkriptů. K výraznému zvýšení došlo u transkriptů souvisejících s metabolismem a utilizací uhlíku, například enzymů glykolýzy, cyklu trikarboxylových kyselin (Krebsův cyklus) a metabolismu trehalózy. Dále došlo ke zvýšení exprese genů pro cukrfosfátové transportéry a genů souvisejících se syntézou celulózy a proteinů buněčné stěny, což naznačuje zvýšenou investici do růstu. Ke snížení exprese došlo u genů souvisejících se světelnými reakcemi fotosyntézy, Calvinovým cyklem a fotorespirací. O týden později však byla situace výrazně jiná. Geny související s utilizací uhlíku byly tentokrát downregulovány, upregulovány byly geny související se stresem a obranou. (Li et al. 2008)

Huseníček je však jednoletá bylina, u stromů může být situace jiná. Změněnou expresi obvykle vykazuje méně genů. Například práce týmu Gupta et al. (2005) zabývající se genovou expresí osiky *Populus tremuloides* ve zvýšené koncentraci CO₂ a ozónu uvádějí, že ze 4600 EST (expressed sequence tag) sekvencí bylo ve změněném prostředí ovlivněno 238, z čehož v samotné zvýšené koncentraci CO₂ jen 20. Ke zvýšení exprese došlo například u genů kódujících 30S ribosomální protein a fotosystémy II a q(b), díky nimž mohlo dojít ke zvýšení rychlosti fotosyntézy. Dále došlo ke zvýšení exprese sacharózasyntázy a genů souvisejících s expanzí buněk a růstem rostliny, například proteinů vážících auxin a xyloglukanendotransglykolázy, která se účastní rozvolňování buněčné stěny. Snížení exprese se projevilo například u aktivázy Rubisco, která hraje podstatnou roli při fixaci uhlíku do organických látek. Snížení exprese bylo také pozorováno u genů kódujících malou podjednotku Rubisco (rbcS) (Gupta et al. 2005). Pozdější práce srovnávající reakce dvou genotypů tohoto druhu na zvýšenou koncentraci CO₂ však přisuzuje rozdíly v expresi aktivázy Rubisco spíše sezónním výkyvům a genotypovým rozdílům, než působení zvýšené koncentrace CO₂ (Cseke et al. 2009). K upregulaci došlo u uridindifosfátglukózapyrofosforylázy, která kontroluje hexózafosfátový pool a poskytuje metabolity jak pro syntézu buněčné stěny (růst), tak i škrobu (zásoby), a glykosyltransferázy, která se podílí na syntéze buněčných stěn. Neprojevilo se výrazné zvýšení obsahu škrobu, ale spíše zvýšení rychlosti růstu (Cseke et al. 2009).

Taylor et al. (2005) pozorovali, že transkripty u topolu (*Populus x euramericana*) pro proteiny účastnící se fotosyntézy, metabolismu sacharidů a aminokyselin, regulace buněčného cyklu a proteosyntézy jsou ovlivněny spíše ontogenetickým stářím listů než zvýšenou koncentrací CO₂. Například rbcS projevovала v mladých listech větší zvýšení hladiny než ve starších, u starších listů bylo dokonce ve dvou případech pozorováno i snížení obsahu transkriptu pro rbcS. V mladých listech došlo k výraznému zvýšení exprese Ca²⁺ dependentní

proteinkinázy (CPK2), která ovlivňuje mimo jiné funkci sacharózasyntázy a sacharózafosfátsyntázy. Autoři v práci vyslovují názor, že zvýšená koncentrace CO₂ může urychlovat vývoj listů (Taylor et al., 2005). Avšak zvýšená koncentrace CO₂ nezpůsobovala zrychlení vývoje listů spojené s rychlejší senescencí. Další výzkum na tomto místě naopak ukázal, že k senescenci listů ve zvýšené koncentraci CO₂ dochází později než u stromů vystavených normální koncentraci CO₂, což pravděpodobně souvisí se zvýšením obsahu antokyanů, které list ochraňují a prodlužují jeho životnost. Větší možnost investice do takovýchto sekundárních metabolitů je podle autorů umožněna díky zvýšenému množství sacharózy, které se tvoří v listech vystavených zvýšené koncentraci CO₂ (Tallis et al. 2010). Zpoždění senescence listů bylo rovněž pozorováno u břízy (*Betula pendula*) vystavené ovzduší se zvýšenou koncentrací CO₂, která vykarovala sníženou hladinu transkriptů spojených se senescencí listů (Kootunen-Soppela et al. 2010) a u topolu *Populus trichocarpa* x *P. deltoides* (Rae et al. 2006).

3. Závěr

Změny bilance sacharidů v reakci na zvýšení koncentrace CO₂ v prostředí se mezi skupinami, druhy rostlin a dokonce i v rámci jednoho druhu výrazně liší. Snad jen lze vyzorovat jakési rozdílné tendence mezi nahosemennými a krytosemennými druhy rostlin či mezi pomalu a rychleji rostoucími dřevinami. U nahosemenných převažuje akumulace škrobu. U rychleji rostoucích dřevin obvykle nedochází k aklimaci fotosyntézy.

Problém odlišnosti výsledků u téhož druhu či dokonce genotypu rostliny a obtížnost zobecňování výsledků mohou být dány odlišností použitých metod, délkou trvání experimentu a rozdílným stářím stromu. Při použití různých metod obohacení vzduchu CO₂ je obvykle dosahováno odlišných koncentrací CO₂. Navíc při použití různých růstových komor bezpochyby dochází k omezení působení dalších vnějších faktorů, které se v přírodních podmínkách vždy objevovat budou. Systém FACE toto omezení sice do velké míry vylučuje, avšak dochází v něm do jisté míry ke kolísání koncentrace CO₂. Dále jsou výsledky uváděny v různých veličinách, které se mezi sebou špatně porovnávají.

S délkou trvání experimentu úzce souvisí případná aklimace fotosyntézy či respirace. Tyto jevy se mohou objevit až po několika letech růstu za zvýšené koncentrace CO₂. Proto bych v tomto ohledu radši nepřikládala velký význam krátkodobým experimentům. Rovněž

stáří zkoumaných rostlin hraje velmi důležitou roli při reakci na zvýšenou koncentraci CO₂. Semenáčky a mladé stromy obvykle reagují výrazněji zrychlením růstu.

V neposlední řadě výsledky ovlivňuje také umístění listů či jehlic v koruně, případně stáří víceletých listů/jehlic. Výsledky z různých pozičních a věkových skupin jsou dle mého názoru takřka neporovnatelné.

Za sebe bych ocenila více experimentů na ovocných stromech, zejména zaměřujících se na obsah cukrů v plodech. Ač je to u hlediska budoucnosti naší planety celkem zbytečné, z hlediska zpříjemnění pobytu člověka na ní hrají cukry v ovoci dle mého názoru významnou roli.

4. Tabulky

Tabulka 1: Ovlivnění fotosyntézy a Rubisco zvýšenou koncentrací CO ₂	24
Tabulka 2: Sacharidy za zvýšené koncentrace CO ₂	26
Tabulka 3: Respirace za zvýšené koncentrace CO ₂	34

Tabulka 1: ovlivnění fotosyntézy a Rubisco zvýšenou koncentrací CO ₂											
Druh	Autor	Věk	Délka experimentu	A	V _{C,max}	J _{max}	J _{max} / V _{C,max}	A _{max}	Aklimace fotosyntézy	Aktivita Rubisco	Množství Rubisco
<i>Alnus hirsuta</i>	Eguchi et al. 2008	2 roky	2 roky		↓(úrodná) --(neúrodná)	--		--			--
<i>Betula albosiensis</i>	Zhang et al. 2007	Semenáčky	5 měsíců	↓							
<i>Betula maximowicziana</i>	Eguchi et al. 2008	2 roky	2 roky		--	--(úrodná) ↓(neúrodná)		--(úrodná) ↓(neúrodná)		↓(iniciální i totální)	↓(-N) --(+N)
<i>Betula platyphylla</i>	Eguchi et al. 2008	2 roky	2 roky		↓(úrodná) --(neúrodná)						
<i>Fagus crenata</i>	Watanabe et al. 2010	2 roky	18 týdnů	↑(do 7. Týdne, pak pokles)	-↑			↑	Ano		
<i>Fagus sylvatica</i>	Liozon et al. 2000		2 sezóny		-(krátkodobě,+N) ↓(krátkodobě, -N) --(2 sezóny)	↓(krátkodobě, málo N) ↑(2 sezóny)	↑				
	Košvancová et al. 2009	7 let	3 sezóny		↑			↑		↑	↓
	Bader et al. 2010		8 let	↑	--						
<i>Carpinus betulus</i>	Bader et al. 2010		8 let	↑	--						
<i>Citrus reticulata</i> a <i>C. paradisi</i> x <i>C. reticulata</i>	Vu et al. 2002	2 roky	29 měsíců							↓	↓
<i>Gmelina arborea</i>	Rasineni et al. 2011	Mladé	3 roky							↑	
<i>Populus alba</i>	Liberloo et al. 2007		6 let			↑	↑		Ne		
	Taylor et al. 2008		6-7 let		↑	↑	--	↑			
<i>Populus x euramericana</i>	Liberloo et al. 2007		6 let			↑	↑		Ne		
	Taylor et al. 2008		6-7 let		↑	↑	--	↑			

Druh	Autor	Věk	Délka experimentu	A	$V_{C,max}$	J_{max}	$J_{max} / V_{C,max}$	A_{max}	Aklimace fotosyntézy	Aktivita Rubisco	Množství Rubisco
<i>Populus nigra</i>	Liberloo et al. 2007		6 let			↑	↑		Ne		
<i>Quercus peraea</i>	Bader et al. 2010		8 let	↑	--						
<i>Quercus pubescens</i>	Stylinski et al. 2000	Dospělé	Celoživotní		--	--		--	Ne	--	--
<i>Quercus suber</i>	Maroco et al. 2002	Semenáčky	4 roky		-↓	--					
<i>Populus tremuloides</i>	Wang a Curtis 2001	Mladé	5 měsíců	↑	↓	--(+N) ↓(-N)					
	Taylor et al. 2008		6-7 let		↑	↑	--	↑			
<i>Larix gmelini var. Japonica x L. kaempferi</i>	Watanabe et al. 2011 (málo živin)	3 roky	139 dní		↓	↓		↓			
<i>Picea abies</i>	Košvancová et al. 2009	7 let	3 sezóny		--			↑		↓	↓
	Sallas et al. 2003	1 rok	7 týdnů								--
<i>Picea sitchensis</i>	Murray et al. 2000	1 rok	1 sezóna		--(dost N) ↓(málo N)	--(dost N) ↓(málo N)	↑ ???	↑			
<i>Pinus sylvestris</i>	Sallas et al. 2003	2 roky	7 týdnů							↑ (specifická akt)	--
<i>Pinus taeda</i>	Crous a Ellsworth 2004	19 let	Od 1996		--	--					
	Ellsworth et al. 2012		11 let (1996-2006)	↑							
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Lewis et al. 2004	Semenáčky	Srpen 1993 až červen 1997	↑	↓	↓					

Tabulka 2: sacharidy za zvýšené koncentrace CO₂

Druh	Autor	Stáří	Délka experimentu	orgán	Nestrukturální sacharidy	škrob	Rozpustné sacharidy celkově	sacharóza	Jiné nestrukturální sacharidy	Aklimace fotosyntézy	celulóza	hemicelulózy
<i>Acacia karroo</i>	Wand et al. 1996					↑						
<i>Acer rubrum</i>	Williams et al. 2003	4 roky (v zCO ₂ od 1 roku)	3 roky	List	--	--	--					
<i>Acer saccharum</i>	Kinney et al. 1997	semenáčky	60 dní	List		↑						
	Roth et al. 1998					↑						
	Agrell et al. 2000	2 roky	4 měsíce (IV-VII)	List		↑						
	Kaakinen et al. 2004	Od 1997	3 roky	Kmen	↓	↓	-↓				↑/-- (α)	--
	King et al. 2005	semenáčky	3 roky	Jemný kořen		--	↑ (málo živin) ↓ (hodně živin)					
<i>Alnus hirsuta</i>	Eguchi et al. 2008	2 roky	2 roky	List	↑(úrodná půda)	↑ (úrodná půda)				Ano (v úrodné půdě)		
<i>Betula albosiensis</i>	Zhang et al.2008	semenáčky	5 měsíců	list		↑	↑	↑	Glukóza ↑ Fruktóza ↑	Ano		
<i>Betula maximowicziana</i>	Eguchi et al. 2008	2 roky		list	--	↓				Ano (v neúrodné půdě)		
<i>Betula papyrifera</i>	Lindroth et al. 1995					↑	↑					
	Tjoelker et al. 1998	semenáčky			↑							
	Agrell et al. 2000	2 roky	4 měsíce (IV-VII)	List		↑						
	Kopper et al. 2001					--(jen CO ₂) ↑ (s O ₃)						

Druh	Autor	Stáří	Délka experimentu	orgán	Nestrukturní sacharidy	škrob	Rozpustné sacharidy celkově	sacharóza	Jiné nestrukturní sacharidy	Aklimace fotosyntézy	celulóza	hemicelulózy
<i>Betula papyrifera</i>	Kaakinen et al. 2004	Od 1997	3 roky	Kmen List		-- --	↓				-- (α)	↓
	Kostanien et al. 2006		5 let	List Jemný kořen		↓ --						
	Riikonen et al. 2008	Od 1997		Pupen		↓	--					
<i>Betula pendula</i>	Rey a Jarvis 1998		4 roky			↑				Ano		
	Riikonen et al. 2005	7 let	3 roky	List		↑						
	Liu et al. 2005		5 let	List			↑				↓	--
	Kasurinen et al. 2006		3 roky	List							↓	↑
	Kostiainen et al. 2006	7 let	3 roky	Kmen		↑	--				↓	
<i>Betula platyphylla</i>	Eguchi et al. 2008	2 roky		List	↓ (úrodná půda)	↓				Ano		
	Kaakinen et al. 2004	Od 1997	3 roky	Kmen		↑	--					
	Kitao et al. 2007	1 rok	1 sezona?									
<i>Castanea sativa</i>	Elkohen a Mousseau 1994	semenáčky	1 sezóna			↑				Ano		
<i>Castanea sativa x C. crenata</i>	Carvalho et al. 2005				--							
<i>Cedrela odorata</i>	Carswell et al. 2000	Semenáčky	119 dní	List	--					Ne		
<i>Ceratonía siliqua</i>	Osório et al. 2005				--					Ano ?		
<i>Citrus aurantium</i>	Jifon et al. 2002	Semenáčky	3 měsíce	List Kořen		↑ ↑						
<i>Citrus sinensis</i>	Jifon et al. 2002	Semenáčky	3 měsíce	List Kořen		↑ ↑						
<i>Citrus reticulata a hybridu C. paradisi x C. reticulata</i>	Vu et al. 2002	2 roky	29 měsíců	List		↑	↑	↑	Glukóza ↑ Fruktóza ↑	Ano		

Druh	Autor	Stáří	Délka experimentu	orgán	Nestrukturní sacharidy	škrob	Rozpustné sacharidy celkově	sacharóza	Jiné nestrukturní sacharidy	Aklimace fotosyntézy	celulóza	hemicelulózy
<i>Fagus sylvatica</i>	Liu et al. 2005	2-3 roky	2 růstové sezóny	List		↑	↑					
	Han et al. 2011	80 – 120 let	8 let	list	--					Ne		
<i>Ficus insipida</i>	Winter et al. 2000		30 týdnů (bez hnojení)			↑						
	Winter et al. 2001					↑						
	Coley et al. 2002		6 měsíců	List	↑	↑						
<i>Fraxinus excelsior</i>	Conway et al. 2000	2 roky	1 sezóna	List							-- ↓(α)	
<i>Liquidambar styraciflua</i>	Sholtis et al. 2004					↑	↑			Ne		
<i>Malus domestica</i>	Ro et al. 2001	4 roky	3 roky	List		↑						
„golden delicious“	Chen et al. 2002	2 roky	120 dní	Všechny	↑	↑		↑				
„gala“	Kelm et al. 2005	1 rok						↑				
<i>Populus alba</i>	Davey et al. 2006		3 roky	list		↑	--			Ne		
<i>Populus deltoides</i>	Turnbull et al. 2004		3 roky	list		↑	↑					
	Walter et al. 2005	Od 1999	4 roky			↑		--	Glukóza ↓ Fruktóza ↓ (u starších listů)	Ne		
	Barron-Gafford et al. 2005				Zvýšení rhizodepozice							
<i>Populus nigra</i>	Davey et al. 2006		3 roky	List		↑	--			Ne		
<i>Populus x euramericana</i>	Davey et al. 2006		4 roky	List		↑	--			Ne		
<i>Populus tremola x P. tremuloides</i>	Loewe et al. 2000	semenáčky	1 sezóna?			↑		--	Fruktóza-2,6-bisfosfát ↓			

Druh	Autor	Stáří	Délka experimentu	orgán	Nestrukturální sacharidy	škrob	Rozpuštěné sacharidy celkově	sacharóza	Jiné nestrukturální sacharidy	Aklimace fotosyntézy	celulóza	hemicelulózy
<i>Populus tremuloides</i>	Lindroth et al. 1993	1 rok	60 dní	List		↑						
	Roth a Lindroth 1995					↑						
	Kinney et al. 1997	semenáčky	60 dní	List		↑						
	Tjoelker et al. 1998	semenáčky										
	Roth et al. 1998					↑						
	Agrell et al. 2000	1 rok	4 měsíce (IV-VII)	List		↑						
	Wang a Curtis 2001	Z kořenových segmentů	1 sezóna	List		↑						
	Koper a Lindroth 2003	4 roky	3 roky	List		↑						
	Holton et al. 2003	(4 – 5m)	3 roky	List		--						
	Kaakinen et al. 2004	Od 1997	3 roky	Kmen		↑ (klony 259 a 271)	↑ (klon 8L)	--			--(α)	↓
	King et al. 2005	Semenáčky	3 roky	Jemný kořen		↓ (dost živin) ↑ (málo živin)						
	Liu et al. 2005		5 let	List			↑				↓	--
	Kostianen et al. 2006			Kmen		--	↑(42E) ↓(8L)					
	Riikonen et al. 2008	Od 1997		Pupen					Zvýšení poměru monosacharidy/di- a oligosacharidy			

Druh	Autor	Stáří	Délka experimentu	orgán	Nestrukturní sacharidy	škrob	Rozpustné sacharidy celkově	sacharóza	Jiné nestrukturní sacharidy	Aklimace fotosyntézy	celulóza	hemicelulózy
<i>Populus tremuloides</i>	Cseke et al. 2009		od 1997	List		↑		--(216, červen) ↓(271, červen) ↑(oba, srpen)	glukóza↑ (ne u 271, červen) fruktóza↑			
<i>Prunus persica</i>	Centritto 2002	Semenáčky		List	↑							
<i>Pyrus serotina</i>	Ito et al. 1999	6 let	35 dní 79 dní	Plod			↑ (35) --(79)	↑(35) --(79)	fruktóza↑			
<i>Quercus sp.</i>	Bader et al. 2010		8 let	List	↑							
<i>Quercus cerris</i>	Gahrooe 1998		celoživotně	List							--	
<i>Quercus ilex</i>	Korner a Miglietta 1994		celoživotně	List	↑							
	Tognetti et al. 1998		Celoživotně (výron)	List Větev		↑						
	Blaschke et al. 2001	30-50 let	Celoživotně	Listy Floémové exudáty	--		↑					
	Staudt et al. 2001	1 rok		List		--	--				↑	--
	Schulte et al. 2002	semenáčky	8 měsíců	List Floémové exudáty		↑ --				Ano		
	Aranda et al. 2006	2 roky	8 měsíců, po 4 seřezání	List		--	↓?			ano	↑	-
<i>Quercus myrtifolia</i>	Hall et al. 2006		3 roky	List							↓	↓
<i>Quercus petraea</i>	Schmitt et al. 1999	Mladé	1 sezóna	List		↑						
<i>Quercus pubescens</i>	Korner a Miglietta 1994		Celoživotně	List		↑	--					
	Gahrooe 1998		Celoživotní	List							--	
	Tognetti et al. 1998		Celoživotní	List Větev			↑					

Druh	Autor	Stáří	Délka experimentu	orgán	Nestrukturální sacharidy	škrob	Rozpustné sacharidy celkově	sacharóza	Jiné nestrukturální sacharidy	Aklimace fotosyntézy	celulóza	hemicelulózy
<i>Quercus pubescens</i>	Stylinski et al. 2000	Starší	Celoživotní	List (letošní)		↑	--			Ne		
	Blaschke et al. 2001	30-50 let	Celoživotně	Listy Floémové exudáty	--		↑					
<i>Quercus rubra</i>	Kinney et al. 1998	semenáčky	60 dní	List		↑						
<i>Quercus suber</i>	Maroco et al. 2002	4 roky	4 roky	List		↑	↑ (mladé listy)					
<i>Quercus virginiana</i>	Tognetti a Johnson 1999b	Semenáčky	6 měsíců		--	--	--			Ne		
<i>Virola surinamensis</i>	Winter et al. 2000		30 týdnů (bez hnojení)			↑						
	Winter et al. 2001					Malá změna						
	Coley et al. 2002		6 měsíců	List	↑ (bez hnojení) ↓ (s hnojením)	↑						
<i>Larix gmelinii</i> var. <i>Japonica</i> x <i>L. kaempferi</i>	Watanabe et al. 2011	3 roky	Květen - září	Jehlice		↑				Ano		
<i>Larix decidua</i>	Hattenschwiler et al. 2002	27 let	1 rok	jehlice		↑				Ne		
	Asshoff a Hattenschwiler 2006	26 let	3 roky	Jehlice		↑						
<i>Larix laricina</i>	Tjoelker et al. 1998	Semenáčky			↑							
<i>Metasequoia glyptosporoides</i>	Osborne a Beerling 2003	1 rok	3 roky	Jehlice	--					Ano		
<i>Picea abies</i>	Barnes et al. 1995	5 let		Jehlice		--		--	glukóza↑ fruktóza↑			
	Landolt a Pfenninger 1997	mladý	1 růstová sezóna	Jehlice	↑	↑						

Druh	Autor	Stáří	Délka experimentu	orgán	Nestrukturální sacharidy	škrob	Rozpuštěné sacharidy celkově	sacharóza	Jiné nestrukturální sacharidy	Aklimace fotosyntézy	celulóza	hemicelulózy
<i>Picea abies</i>	Roberntz a Stockfors 1998	30 let	2 sezóny			↑			glukóza↑ fruktóza↑	Ano (výraznější u nehnojených)		
	Roberntz a Linder 1999	30 let	4 roky	Jehlice		↑	↑					
	Wiemken a Ineichen 2000	Mladé	3 roky	Jehlice (loňské)					glukóza↑ rafinóza-- fruktóza-- maltóza--	Ano		
	Loewe et al. 2000	semenáčky				↑		--				
	Sallas et al. 2003	2 roky	7 týdnů	Jehlice		↑						
	Liu et al. 2005	2-3 roky		Jehlice		↑	--					
<i>Picea mariana</i>	Tjoelker et al. 1998	semenáčky			↑							
	Bigras a Bertrand 2006	semenáčky	1 rok	Jehlice	--	↑				Ano		
<i>Picea sitchensis</i>	Barton et al. 1993	dospělý	2 roky									
<i>Pinus banksiana</i>	Tjoelker et al. 1998	Semenáčky			↑							
<i>Pinus palustris</i>	Entry et al. 1998	Semenáčky	20 měsíců	Jehlice Kmen Hlavní kořen Postranní k. Jemné k.		↑ ↑(-N) ↓- (+N) ↓(-N) ↑(+N) ↑ --(-N) ↓(+N)	↓ ↑ -- ↓ ↑ ↑(-N) --(+N) --				↓ ↑ ↑ --	
	Runion et al. 1999		20 měsíců	Jehlice Kořen	↑ ↑							
<i>Pinus radiata</i>	Turnbull et al. 1998	4 roky	4 roky	Jehlice		-- (loňské)	-- (loňské)			Ne (letošní jehlice)		
<i>Pinus sylvestris</i>	Janssens et al. 1998	semenáčky	6 měsíců	Kořen		↑						
	Kainulainen et al. 1998	Kolem 20 let	3 roky	Jehlice		-- Jen						

						poslední rok v letošních ↑						
	Jach a Ceulemans 2000a	3 roky		Jehlice	--							
	Jach and Ceulemans 2000b	5 let	2 roky	Jehlice			--		glukóza ↑ sorbitol ↑ (jen letošní)			
	Zha et al. 2001	20 let	4 roky	Jehlice	↑	↑	↑					
	Sallas et al. 2003	1 rok	7 týdnů	Jehlice	--							
	Kilpelainen et al. 2005	20 let	6 let	Dřevo							--	--
<i>Pinus taeda</i>	Williams et al. 1994	semenáčky		Jehlice		↑						
	Drake et al. 2008			Jemný kořen	--							
<i>Pinus uncinata</i>	Hattenschwiler et al. 2002	29 let	1 rok	Jehlice		↑				Ne		
				Kmen		↑						
<i>Sequoia sempervivens</i>	Osborne a Beerling 2003	1 rok	3 roky	Jehlice		↑				Ano		
<i>Taxodium distichum</i>	Osborne a Beerling 2003	1 rok	3 roky	Jehlice		↑				Ano		

Tabulka 3: respirace rostlin za zvýšené koncentrace CO ₂								
Druh	Autor	Stáří stromu	Délka experimentu	Orgán	Respirace	Růstová	Udržovací	Poznámka
<i>Alnus glutinosa</i>	Vogel a Curtis 1995		160 dní	List	↑(na plochu, tma) --(na hmotnost, tma)			
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Hattenschwiler 2001	2 roky	2 roky	List	↓			
	Edwards a Norby 1999		4 roky	kořen	↑			
	Amthor 2000		Krátkodobé	List	↓			
	Spicer a Holbrook 2007	23 až 68 let	1 sezóna	Vzorky dřeva z kmene	↓			
<i>Acer saccharum</i>	Edwards a Norby 1999	5 let	4 roky	kořen	--			
	Wayne et al 1998		1 rok	Celá nadzemní část	↓ (tma)			
<i>Betula papyrifera</i>	Tjoelker et al. 1999	Semenáčky	91 dní	Nadzemní část Kořeny	-- --			
	Landhausser a Lieffers 2001	1 rok		List	↑(na plochu, tma) ↓(na hmotnost, tma)			
	Elkohen a Mousseau 1994	Semenáčky	1 růstová sezóna	Kmen	↓(noc)			S hnojením i bez
<i>Cedrela odorata</i>	Carswell et al. 2000							
<i>Cercis canadensis</i>	Amthor 2000		Krátkodobé	List	↓			
<i>Citrus aurantium</i>	Jifon et al. 2002	Semenáčky	3 měsíce	Nadzemní část rhizosféra	↓ ↑			
<i>Citrus sinensis</i>	Jifon et al. 2002	Semenáčky	3 měsíce	Nadzemní část Rhizosféra	↓ ↑			
<i>Eucalyptus saligna</i>	Crous et al. 2011	3 roky	3 roky		↑ den --(noc)			
	Crous et al. 2012				--(světlo) --(tma)			
<i>Fagus sylvatica</i>	Dufrene et al. 1993							
	Hattenschwiler 2001	2 roky	2 roky	List	↓			

Druh	Autor	Stáří stromu	Délka experimentu	Orgán	Respirace	Růstová	Udržovací	Poznámka
<i>Fagus sylvatica</i>	Spinnler et al. 2002	4 roky	4 roky	kořen	Zpočátku – pak ↑			
	Košvancová et al. 2009	7 let	3 sezóny		--(tma)			
	Spicer a Holbrook 2007	34 až 51 let	1 sezona	Vzorky dřeva z kmene	↓			
<i>Liquidambar styraciflua</i>	Amthor 2000		Krátkodobé	List	↓			Malý vliv
	Hamilton et al. 2001		Od 1996	List	↓(přímý vliv) --(nepřímý)	↓	--	
	George et al. 2003	13 let	4 roky	Jemné kořeny	↑	--	↑	
<i>Liriodendron tulipifera</i>	Norby et al. 1992		3 roky	List	↓			
	Amthor 2000		Krátkodobé	List	↓			Malý vliv
<i>Malus domestica</i>	Bunce 1992	Semenáčky		List	↓(na hmotnost, tma)			
	Ro et al. 2001	4 roky	3 roky		↑			
<i>Phytolacca americana</i>	Wolfe-Bellin et al. 2006	Semenáčky						
<i>Populus balsamifera</i>	Landhausser a Lieffers 2001	1 rok		List	↑(tma)			
	Burton a Pregitzer 2002		Krátkodobé	Jemné kořeny	--			
<i>Populus deltoides</i>	Turnbull et al. 2004		3 roky	List	-↑ (tma)			
	Barron-Gafford et al. 2005	Ročně řezány	4 roky	Podzemní části	↑			
<i>Populus x euramericana</i>	Curtis et al. 1995		158 dní	List (R _d)	↑(na plochu, uprostřed sezóny, Dost N) ↓(na hmotnost, konec sez.,dost N)			
<i>Populus tremuloides</i>	Tjoelker et al. 1999	Semenáčky	91 dní	Nadzemní část Kořen	-- -↓			
	Landhausser a Lieffers 2001	1 rok		List	↑(tma)			

Druh	Autor	Stáří stromu	Délka experimentu	Orgán	Respirace	Růstová	Udržovací	Poznámka
<i>Populus tremuloides</i>	Wang a Curtis 2001	mladé	1 sezóna	List Kmen	↑(tma) ↑(+N) ↑(-N, jen samčí)			
<i>Populus trichocarpa</i> x <i>P. deltoides</i> var. <i>deltoides</i>	Johnson et al. 2002	mladé	15 dní	List	↓(tma)			
<i>Populus (hybridi)</i> (Baupre)	Ceulemans et al. 1997		4 měsíce		--			
<i>Prunus serotina</i>	Amthor 2000		Krátkodobé	List	↓			Malý vliv
<i>Quercus alba</i>	Wullschleger a Norby 1992	Semenáčky	3 roky	List	↓			
	Wullschleger et.al 1995		4 roky	Dřevnatá pletiva	↑	↑	↑	Poměr růstové a udržovací beze změn
	Amthor 2000		Krátkodobé	List	↓			Malý vliv
	Burton a Pregitzer 2002		Krátkodobé	Jemné kořeny	--			
<i>Quercus ilex</i>	Tognetti a Johnson 1999a	Semenáčky	6 měsíců	List	↑(tma)			Žaludy od výronů
<i>Quercus petraea</i>	Crookshanks et al. 1998		20 měsíců	Kořen	↓			
<i>Quercus robur</i>	Bunce 1992	Semenáčky		List	↓(na hmotnost, tma)			
	Hattenschwiler 2001	2 roky	2 roky	List	↓			
	Amthor 2000		Krátkodobé	List	↓			Malý vliv
	Burton a Pregitzer 2002		Krátkodobé	Jemné kořeny	--			
	Spicer a Holbrook 2007	6 až 10 let		Vzorky dřeva z kmene	↓			
<i>Quercus suber</i>	Maroco et al. 2002	4 roky	4 roky	List	--(tma)			
<i>Quercus virginiana</i>	Tognetti a Johnson 1999b	semenáčky	6 měsíců		↓(tma)			
<i>Salix sagitta</i>	Johnson et al. 2002			List	↓(tma)			
<i>Ulmus rubra</i>	Amthor 2000		Krátkodobé	List	↓			Malý vliv
<i>Abies balsamea</i>	Landhausser a Lieffers 2001	1 rok		Jehlice	↑(na plochu, tma) ↓(na hmotnost, tma)			

Druh	Autor	Stáří stromu	Délka experimentu	Orgán	Respirace	Růstová	Udržovací	Poznámka
<i>Juniperus monosperma</i>	Burton a Pregitzer 2002		Krátkodobé	Jemné kořeny	--			
<i>Larix laricina</i>	Tjoelker et al. 1999	Semenáčky	91 dní	Nadzemní část Kořen	-↑ -↓			
	Dvořák a Oplustilová 1998	13 let	3 roky	Kmen	↓			
	Roberntz a Stockfors 1998	30 let	2 roky	Větve?	↑			Respirace rezistentní ke kyanidu
	Janous et al. 2000	14 let	Od 1992	Kmen Větve Hrubé kořeny (dřevnaté)	-↓ -- ↑			
	Kosvancova et al. 2009	7 let	3 sezóny		--(tma)			
	Acosta et al. 2010		4 roky	Kmen	↑			
<i>Picea glauca</i>	Landhausser a Lieffers 2001	1 rok		Jehlice	↑(na plochu, tma) ↓(na hmotnost, tma)			
	Burton a Pregitzer 2002		Krátkodobé	Jemné kořeny	--			
<i>Picea mariana</i>	Tjoelker et al. 1999	Semenáčky	91 dní	Nadzemní část Kořen	-↓ -↓			
	Murray et al. 2000				↑			Málo živin
	Bigras a Bertrand 2006				--			
<i>Pinus banksiana</i>	Tjoelker et al. 1999	Semenáčky	91 dní	Nadzemní část Kořen	-↑ -↑			
<i>Pinus edulis</i>	Burton a Pregitzer 2002		Krátkodobé	Jemné kořeny	--			
<i>Pinus ellioti</i>	Burton a Pregitzer 2002		Krátkodobé	Jemné kořeny	--			
<i>Pinus koraiensis</i>	Zhou et al. 2007	Od semen	4 roky	Jehlice	↑ (2. R. sezóna) ↑ (3. RS) ↓ (4. RS)			
<i>Pinus palustris</i>	Mitchell et al. 1995			Jehlice	--			
<i>Pinus ponderosa</i>	Griffin et al. 1996	Semenáčky	163 dní		-↓			
	Carey et al. 1996	3 roky		Kmen (dřevo)	↑	--	↑	

Druh	Autor	Stáří stromu	Délka experimentu	Orgán	Respirace	Růstová	Udržovací	Poznámka
<i>Pinus radiata</i>	Griffin et al. 2004	4 roky	2 roky	Jehlice	↑(špička) ↓(střed) ↓(báze) Celkově ↓			
<i>Pinus strobus</i>	Spicer a Holbrook 2007	Kolem 20 let		Vzorky dřeva z kmene	↓			
<i>Pinus sylvestris</i>	Janssens et al. 1998	semenáčky	6 měsíců	Kořen	↑			
	Crookshanks et al. 1998		20 měsíců	Kořen	↓			
	Kellomaki a Wang 1998	30 let	3 roky	Jehlice	↓ (pozdní vývojová stadia)	--	↓ (pozdní vývojová stadia)	
	Zha et al. 2001	20 let	4 roky	Jehlice	↓	--	↓	
<i>Pinus sylvestris</i>	Wang et al. 2002							
	Zha et al. 2002b	20 let	4 roky	Jehlice	↓			Pozitivní korelace s obsahem dusíku
	Jach a Ceulemans 2000a	3 roky			--(tma)			
	Wang et al. 2002	20 let	4 roky	Jehlice	↑(poledne) ↓(roční)			
	Zha et al. 2002a	20 let	4 roky	Jehlice (letošní)	↓			
	Zha et al. 2003	20 let	4 roky	Nadzemní část	↓(15°)	--	↓	
	Zha et al. 2005	20 let	5 let	Kmen	↑	--	↑	
<i>Pinus sylvestrifomis</i>	Zhou et al. 2007	4 roky	4 roky	Jehlice	--(2. Růst. Sezóna) ↓(3. RS) ↓(4. RS)			
<i>Pinus taeda</i>	Teskey 1995	21 let	1 sezóna		↓ (tma)			
	Liu and Teskey 1995	Dospělá	2 roky	Jehlice	--(tma)			
	Gonzalez-Meler a Siedow 1999				↓			
	Hamilton et al. 2001	17 let	Od 1996 (--	--	--	
	Hamilton et al. 2002	15 let	4 roky	Jemný kořen	--(autotrofní respirace) ↑(heterotrofní respirace) ↓	--		

Druh	Autor	Stáří stromu	Délka experimentu	Orgán	Respirace	Růstová	Udržovací	Poznámka
<i>Pinus taeda</i>	Moore et al. 2008	21 let	7 let	Kmen	↑ (vypouštění CO ₂)			
	Drake et al. 2008			Jemné kořeny	--			
	George et al. 2003	17 let	4 roky	Jemné kořeny	↓	↑	↓	
<i>Tsuga canadensis</i>	Spicer a Holbrook 2007	11 až 41 let		Vzorky dřeva z kmene	↓			

5. Přehled citované literatury

www.3pol.cz

- Acosta, M., R. Pokorny, D. Janous & M. V. Marek (2010) Stem respiration of Norway spruce trees under elevated CO₂ concentration. *Biologia Plantarum*, 54, 773-776.
- Agrell, J., E. P. McDonald & R. L. Lindroth (2000) Effects of CO₂ and light on tree phytochemistry and insect performance. *Oikos*, 88, 259-272.
- Ainsworth, E. A. & S. P. Long (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy. *New Phytologist*, 165, 351-371.
- Amthor, J. S. (2000) Direct effect of elevated CO₂ on nocturnal in situ leaf respiration in nine temperate deciduous tree species is small. *Tree Physiology*, 20, 139-144.
- Asshoff, R. & S. Hattenschwiler (2006) Changes in needle quality and larch bud moth performance in response to CO₂ enrichment and defoliation of treeline larches. *Ecological Entomology*, 31, 84-90.
- Bader, M. K. F., R. Siegwolf & C. Korner (2010) Sustained enhancement of photosynthesis in mature deciduous forest trees after 8 years of free air CO₂ enrichment. *Planta*, 232, 1115-1125.
- Barnes, J. D., T. Pfirrmann, K. Steiner, C. Lutz, U. Busch, H. Kuchenhoff & H. D. Payer (1995) Effects of elevated CO₂, elevated O₃ and potassium deficiency on Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst : Seasonal changes in photosynthesis and non-structural carbohydrate content. *Plant Cell and Environment*, 18, 1345-1357.
- Barton, C. V. M., H. S. J. Lee & P. G. Jarvis (1993) A BRANCH BAG AND CO₂ CONTROL-SYSTEM FOR LONG-TERM CO₂ ENRICHMENT OF MATURE SITKA SPRUCE *PICEA-SITCHENSIS* (BONG) CARR. *Plant Cell and Environment*, 16, 1139-1148.
- Bigras, F. J. & A. Bertrand (2006) Responses of *Picea mariana* to elevated CO₂ concentration during growth, cold hardening and dehardening: phenology, cold tolerance, photosynthesis and growth. *Tree Physiology*, 26, 875-888.
- Blaschke, L., M. Schulte, A. Raschi, N. Slee, H. Rennenberg & A. Polle (2001) Photosynthesis, soluble and structural carbon compounds in two Mediterranean oak species (*Quercus pubescens* and *Q-ilex*) after lifetime growth at naturally elevated CO₂ concentrations. *Plant Biology*, 3, 288-297.
- Bunce, J. A. (1992) STOMATAL CONDUCTANCE, PHOTOSYNTHESIS AND RESPIRATION OF TEMPERATE DECIDUOUS TREE SEEDLINGS GROWN OUTDOORS AT AN ELEVATED CONCENTRATION OF CARBON-DIOXIDE. *Plant Cell and Environment*, 15, 541-549.
- Burton, A. J. & K. S. Pregitzer (2002) Measurement carbon dioxide concentration does not affect root respiration of nine tree species in the field. *Tree Physiology*, 22, 67-72.
- Carey, E. V., E. H. DeLucia & J. T. Ball (1996) Stem maintenance and construction respiration in *Pinus ponderosa* grown in different concentrations of atmospheric CO₂. *Tree Physiology*, 16, 125-130.
- Carswell, F. E., J. Grace, M. E. Lucas & P. G. Jarvis (2000) Interaction of nutrient limitation and elevated CO₂ concentration on carbon assimilation of a tropical tree seedling (*Cedrela odorata*). *Tree Physiology*, 20, 977-986.
- Carvalho, L. C., M. G. Esquivel & S. Amancio (2005) Stability and activity of Rubisco in chestnut plantlets transferred to ex vitro conditions under elevated CO₂. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 41, 525-531.
- Centritto, M. (2002) The effects of elevated CO₂ and water availability on growth and physiology of peach (*Prunus persica*) plants. *Plant Biosystems*, 136, 177-188.
- Ceulemans, R., G. Taylor, C. Bosac, D. Wilkins & R. T. Besford (1997) Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ in poplar grown in glasshouse cabinets or in open top chambers depends on duration of exposure. *Journal of Experimental Botany*, 48, 1681-1689.
- Chen, K., G. Q. Hu & F. Lenz (2002) Effects of doubled atmospheric CO₂ concentration on apple trees III. Carbohydrate production. *Gartenbauwissenschaft*, 67, 65-71.
- Coley, P. D., Massa, M., Lovelock C. E. (2002) Effects of elevated CO₂ on foliar chemistry of saplings of nine tree species of tropical tree. *Oecologia*, 133, 62-69.
- Conway, D. R., J. C. Frankland, V. A. Saunders & D. R. Wilson (2000) Effects of elevated atmospheric CO₂ on fungal competition and decomposition of *Fraxinus excelsior* litter in laboratory microcosms. *Mycological Research*, 104, 187-197.
- Crookshanks, M., G. Taylor & M. Broadmeadow (1998) Elevated CO₂ and tree root growth: contrasting responses in *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*. *New Phytologist*, 138, 241-250.
- Crous, K. Y. & D. S. Ellsworth (2004) Canopy position affects photosynthetic adjustments to long-term elevated CO₂ concentration (FACE) in aging needles in a mature *Pinus taeda* forest. *Tree Physiology*, 24, 961-970.

- Crous, K. Y., J. Zaragoza-Castells, D. S. Ellsworth, R. A. Duursma, M. Low, D. T. Tissue & O. K. Atkin (2012) Light inhibition of leaf respiration in field-grown *Eucalyptus saligna* in whole-tree chambers under elevated atmospheric CO₂ and summer drought. *Plant Cell and Environment*, 35, 966-981.
- Crous, K. Y., J. Zaragoza-Castells, M. Low, D. S. Ellsworth, D. T. Tissue, M. G. Tjoelker, C. V. M. Barton, T. E. Gimeno & O. K. Atkin (2011) Seasonal acclimation of leaf respiration in *Eucalyptus saligna* trees: impacts of elevated atmospheric CO₂ and summer drought. *Global Change Biology*, 17, 1560-1576.
- Cseke, L. J., C. J. Tsai, A. Rogers, M. P. Nelsen, H. L. White, D. F. Karnosky & G. K. Podila (2009) Transcriptomic comparison in the leaves of two aspen genotypes having similar carbon assimilation rates but different partitioning patterns under elevated CO₂. *New Phytologist*, 182, 891-911.
- Curtis, P. S., C. S. Vogel, K. S. Pregitzer, D. R. Zak & J. A. Teeri (1995) INTERACTING EFFECTS OF SOIL FERTILITY AND ATMOSPHERIC CO₂ ON LEAF-AREA GROWTH AND CARBON GAIN PHYSIOLOGY IN *POPULUS X EURAMERICANA* (DODE) GUINIER. *New Phytologist*, 129, 253-263.
- Davey, P. A., H. Olcer, O. Zakhleniuk, C. J. Bernacchi, C. Calfapietra, S. P. Long & C. A. Raines (2006) Can fast-growing plantation trees escape biochemical down-regulation of photosynthesis when grown throughout their complete production cycle in the open air under elevated carbon dioxide? *Plant Cell and Environment*, 29, 1235-1244.
- Drake, J. E., P. C. Stoy, R. B. Jackson & E. H. DeLucia (2008) Fine-root respiration in a loblolly pine (*Pinus taeda* L.) forest exposed to elevated CO₂ and N fertilization. *Plant Cell and Environment*, 31, 1663-1672.
- Dufrene, E., J. Y. Pontailler & B. Saugier (1993) A BRANCH BAG TECHNIQUE FOR SIMULTANEOUS CO₂ ENRICHMENT AND ASSIMILATION MEASUREMENTS ON BEECH (*FAGUS-SYLVAICA* L.). *Plant Cell and Environment*, 16, 1131-1138.
- Dvorak, V. & M. Oplustilova. 1998. *Respiration of woody tissues of Norway spruce in elevated CO₂ concentration.*
- Edwards, N. T. & R. J. Norby (1999) Below-ground respiratory responses of sugar maple and red maple saplings to atmospheric CO₂ enrichment and elevated air temperature. *Plant and Soil*, 206, 85-97.
- Eguchi, N., K. Karatsu, T. Ueda, R. Funada, K. Takagi, T. Hiura, K. Sasa & T. Koike (2008) Photosynthetic responses of birch and alder saplings grown in a free air CO₂ enrichment system in northern Japan. *Trees-Structure and Function*, 22, 437-447.
- Elkohen, A. & M. Mousseau (1994) INTERACTIVE EFFECTS OF ELEVATED CO₂ AND MINERAL-NUTRITION ON GROWTH AND CO₂ EXCHANGE OF SWEET CHESTNUT SEEDLINGS (*CASTANEA-SATIVA*). *Tree Physiology*, 14, 679-690.
- Ellsworth, D. S., R. Thomas, K. Y. Crous, S. Palmroth, E. Ward, C. Maier, E. Delucia & R. Oren (2012) Elevated CO₂ affects photosynthetic responses in canopy pine and subcanopy deciduous trees over 10 years: a synthesis from Duke FACE. *Global Change Biology*, 18, 223-242.
- Entry, J. A., G. B. Runion, S. A. Prior, R. J. Mitchell & H. H. Rogers (1998) Influence of CO₂ enrichment and nitrogen fertilization on tissue chemistry and carbon allocation in longleaf pine seedlings. *Plant and Soil*, 200, 3-11.
- Farquhar, G. D., J. R. Ehleringer & K. T. Hubick (1989) CARBON ISOTOPE DISCRIMINATION AND PHOTOSYNTHESIS. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40, 503-537.
- Gahrooe, F. R. (1998) Impacts of elevated atmospheric CO₂ on litter quality, litter decomposability and nitrogen turnover rate of two oak species in a Mediterranean forest ecosystem. *Global Change Biology*, 4, 667-677.
- George, K., R. J. Norby, J. G. Hamilton & E. H. DeLucia (2003) Fine-root respiration in a loblolly pine and sweetgum forest growing in elevated CO₂. *New Phytologist*, 160, 511-522.
- Gonzalez-Meler, M. A. & J. N. Siedow (1999) Direct inhibition of mitochondrial respiratory enzymes by elevated CO₂: does it matter at the tissue or whole-plant level? *Tree Physiology*, 19, 253-259.
- Griffin, K. L., O. R. Anderson, D. T. Tissue, M. H. Turnbull & D. Whitehead (2004) Variations in dark respiration and mitochondrial numbers within needles of *Pinus radiata* grown in ambient or elevated CO₂ partial pressure. *Tree Physiology*, 24, 347-353.
- Griffin, K. L., J. T. Ball & B. R. Strain (1996) Direct and indirect effects of elevated CO₂ on whole-shoot respiration in ponderosa pine seedlings. *Tree Physiology*, 16, 33-41.
- Gupta, P., S. Duplessis, H. White, D. F. Karnosky, F. Martin & G. K. Podila (2005) Gene expression patterns of trembling aspen trees following long-term exposure to interacting elevated CO₂ and tropospheric O₃. *New Phytologist*, 167, 129-142.
- Hall, M. C., P. Stiling, D. C. Moon, B. G. Drake & M. D. Hunter (2006) Elevated CO₂ increases the long-term decomposition rate of *Quercus myrtifolia* leaf litter. *Global Change Biology*, 12, 568-577.
- Hamilton, J. G., E. H. DeLucia, K. George, S. L. Naidu, A. C. Finzi & W. H. Schlesinger (2002) Forest carbon balance under elevated CO₂. *Oecologia*, 131, 250-260.

- Hamilton, J. G., R. B. Thomas & E. H. Delucia (2001) Direct and indirect effects of elevated CO₂ on leaf respiration in a forest ecosystem. *Plant Cell and Environment*, 24, 975-982.
- Han, Q. M., D. Kabeya & G. Hoch (2011) Leaf traits, shoot growth and seed production in mature *Fagus sylvatica* trees after 8 years of CO₂ enrichment. *Annals of Botany*, 107, 1405-1411.
- Hattenschwiler, S. (2001) Tree seedling growth in natural deep shade: functional traits related to interspecific variation in response to elevated CO₂. *Oecologia*, 129, 31-42.
- Hattenschwiler, S., I. T. Handa, L. Egli, R. Asshoff, W. Ammann & C. Korner (2002) Atmospheric CO₂ enrichment of alpine treeline conifers. *New Phytologist*, 156, 363-375.
- Hattenschwiler, S. & C. Korner (1996) System-level adjustments to elevated CO₂ in model spruce ecosystems. *Global Change Biology*, 2, 377-387.
- Holton, M. K., R. L. Lindroth & E. V. Nordheim (2003) Foliar quality influences tree-herbivore-parasitoid interactions: effects of elevated CO₂, O-3, and plant genotype. *Oecologia*, 137, 233-244.
- <http://www.ars.usda.gov>
- Ito, J., S. Hasegawa, K. Fujita, S. Ogasawara & T. Fujiwara (1999) Effect of CO₂ enrichment on fruit growth and quality in Japanese pear (*Pyrus serotina* reheder cv. Kosui). *Soil Science and Plant Nutrition*, 45, 385-393.
- Jach, M. E. & R. Ceulemans (2000a) Effects of season, needle age and elevated atmospheric CO₂ on photosynthesis in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Tree Physiology*, 20, 145-157.
- (2000b) Short- versus long-term effects of elevated CO₂ on night-time respiration of needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Photosynthetica*, 38, 57-67.
- Janous, D., R. Pokorný, J. Brossaud & M. V. Marek (2000) Long-term effects of elevated CO₂ on woody tissues respiration of Norway spruce studied in open-top chambers. *Biologia Plantarum*, 43, 41-46.
- Janssens, I. A., M. Crookshanks, G. Taylor & R. Ceulemans (1998) Elevated atmospheric CO₂ increases fine root production, respiration, rhizosphere respiration and soil CO₂ efflux in Scots pine seedlings. *Global Change Biology*, 4, 871-878.
- Jifon, J. L., J. H. Graham, D. L. Drouillard & J. P. Syvertsen (2002) Growth depression of mycorrhizal Citrus seedlings grown at high phosphorus supply is mitigated by elevated CO₂. *New Phytologist*, 153, 133-142.
- Johnson, J. D., R. Tognetti & P. Paris (2002) Water relations and gas exchange in poplar and willow under water stress and elevated atmospheric CO₂. *Physiologia Plantarum*, 115, 93-100.
- Kaakinen, S., K. Kostianen, F. Ek, P. Saranpää, M. E. Kubiske, J. Sober, D. F. Karnosky & E. Vapaavuori (2004) Stem wood properties of *Populus tremuloides*, *Betula papyrifera* and *Acer saccharum* saplings after 3 years of treatments to elevated carbon dioxide and ozone. *Global Change Biology*, 10, 1513-1525.
- Kainulainen, P., J. K. Holopainen & T. Holopainen (1998) The influence of elevated CO₂ and O-3 concentrations on Scots pine needles: changes in starch and secondary metabolites over three exposure years. *Oecologia*, 114, 455-460.
- Kalina, J., O. Urban, M. Cajanek, I. Kurasova, V. Spunda & M. V. Marek (2001) Different responses of Norway spruce needles from shaded and exposed crown layers to the prolonged exposure to elevated CO₂ studied by various chlorophyll a fluorescence techniques. *Photosynthetica*, 39, 369-376.
- Kasurinen, A., J. Riikonen, E. Oksanen, E. Vapaavuori & T. Holopainen (2006) Chemical composition and decomposition of silver birch leaf litter produced under elevated CO₂ and O-3. *Plant and Soil*, 282, 261-280.
- Karl, T. R. 2009. Global Climate Change Impact in the United States. ed. J. M. Melillo. New York: Cambridge University Press.
- Kellomaki, S. & K. Y. Wang (1998) Growth, respiration and nitrogen content in needles of Scots pine exposed to elevated ozone and carbon dioxide in the field. *Environmental Pollution*, 101, 263-274.
- Kelm, M. A., J. A. Flore & C. W. Beninger (2005) Effect of elevated CO₂ levels and leaf area removal on sorbitol, sucrose, and phloridzin content in 'Gala/Malling 9' apple leaves. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130, 326-330.
- Kilpelainen, A., H. Peltola, A. Ryyppo & S. Kellomaki (2005) Scots pine responses to elevated temperature and carbon dioxide concentration: growth and wood properties. *Tree Physiology*, 25, 75-83.
- King, J. S., K. S. Pregitzer, D. R. Zak, W. E. Holmes & K. Schmidt (2005) Fine root chemistry and decomposition in model communities of north-temperate tree species show little response to elevated atmospheric CO₂ and varying soil resource availability. *Oecologia*, 146, 318-328.
- Kinney, K. K., R. L. Lindroth, S. M. Jung & E. V. Nordheim (1997) Effects of CO₂ and NO₃- availability on deciduous trees: Phytochemistry and insect performance. *Ecology*, 78, 215-230.
- Kitao, M., T. T. Lei, T. Koike, M. Kayama, H. Tobita & Y. Maruyama (2007) Interaction of drought and elevated CO₂ concentration on photosynthetic down-regulation and susceptibility to photoinhibition in Japanese white birch seedlings grown with limited N availability. *Tree Physiology*, 27, 727-735.

- Kopper, B. J., R. L. Lindroth & E. V. Nordheim (2001) CO₂ and O₃ effects on paper birch (Betulaceae : *Betula papyrifera*) phytochemistry and whitemarked tussock moth (Lymantriidae : *Orgyia leucostigma*) performance. *Environmental Entomology*, 30, 1119-1126.
- Korner, C. (2003) Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 91, 4-17.
- Korner, C. & F. Miglietta (1994) LONG-TERM EFFECTS OF NATURALLY ELEVATED CO₂ ON MEDITERRANEAN GRASSLAND AND FOREST TREES. *Oecologia*, 99, 343-351.
- Kostiainen, K., H. Jalkanen, S. Kaakinen, P. Saranpaa & E. Vapaavuori (2006) Wood properties of two silver birch clones exposed to elevated CO₂ and O₃. *Global Change Biology*, 12, 1230-1240.
- Kostiainen, K., S. Kaakinen, E. Warsta, M. E. Kubiske, N. D. Nelson, J. Sober, D. F. Karnosky, P. Saranpaa & E. Vapaavuori (2008) Wood properties of trembling aspen and paper birch after 5 years of exposure to elevated concentrations of CO₂ and O₃. *Tree Physiology*, 28, 805-813.
- Košvancová, M., O. Urban, M. Sptova, M. Hrstka, J. Kalina, I. Tomaskova, V. Spunda & M. V. Marek (2009) Photosynthetic induction in broadleaved *Fagus sylvatica* and coniferous *Picea abies* cultivated under ambient and elevated CO₂ concentrations. *Plant Science*, 177, 123-130.
- Kurz, W. A., G. Stinson, G. J. Rampley, C. C. Dymond & E. T. Neilson (2008) Risk of natural disturbances makes future contribution of Canada's forests to the global carbon cycle highly uncertain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 1551-1555.
- Landhausser, S. M. & V. J. Lieffers (2001) Photosynthesis and carbon allocation of six boreal tree species grown in understory and open conditions. *Tree Physiology*, 21, 243-250.
- Landolt, W. & I. Pfenninger (1997) The effect of elevated CO₂ and soil type on non-structural carbohydrates in beech leaves and Norway spruce needles growing in model ecosystems. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 18, 351-359.
- Leakey, A. D. B., E. A. Ainsworth, C. J. Bernacchi, A. Rogers, S. P. Long & D. R. Ort (2009a) Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany*, 60, 2859-2876.
- Leakey, A. D. B., F. Xu, K. M. Gillespie, J. M. McGrath, E. A. Ainsworth & D. R. Ort (2009b) Genomic basis for stimulated respiration by plants growing under elevated carbon dioxide. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 3597-3602.
- Lewis, J. D., M. Lucash, D. M. Olszyk & D. T. Tingey (2004) Relationships between needle nitrogen concentration and photosynthetic responses of Douglas-fir seedlings to elevated CO₂ and temperature. *New Phytologist*, 162, 355-364.
- Liberloo, M., P. De Angelis & R. Ceulemans (2008) Stem CO₂ efflux of a *Populus nigra* stand: effects of elevated CO₂, fertilization, and shoot size. *Biologia Plantarum*, 52, 299-306.
- Liberloo, M., I. Tulva, O. Raim, O. Kull & R. Ceulemans (2007) Photosynthetic stimulation under long-term CO₂ enrichment and fertilization is sustained across a closed *Populus* canopy profile (EUROFACE). *New Phytologist*, 173, 537-549.
- Lindroth, R. L. (2010) Impacts of Elevated Atmospheric CO₂ and O₃ on Forests: Phytochemistry, Trophic Interactions, and Ecosystem Dynamics. *Journal of Chemical Ecology*, 36, 2-21.
- Lindroth, R. L., G. E. Arteel & K. K. Kinney (1995) RESPONSES OF 3 SATURNIID SPECIES TO PAPER BIRCH GROWN UNDER ENRICHED CO₂ ATMOSPHERES. *Functional Ecology*, 9, 306-311.
- Lindroth, R. L., K. K. Kinney & C. L. Platz (1993) RESPONSES OF DECIDUOUS TREES TO ELEVATED ATMOSPHERIC CO₂ - PRODUCTIVITY, PHYTOCHEMISTRY, AND INSECT PERFORMANCE. *Ecology*, 74, 763-777.
- Liozon, R., F. W. Badeck, B. Genty, S. Meyer & B. Saugier (2000) Leaf photosynthetic characteristics of beech (*Fagus sylvatica*) saplings during three years of exposure to elevated CO₂ concentration. *Tree Physiology*, 20, 239-247.
- Liu, L. L., J. S. King & C. P. Giardina (2005) Effects of elevated concentrations of atmospheric CO₂ and tropospheric O₃ on leaf litter production and chemistry in trembling aspen and paper birch communities. *Tree Physiology*, 25, 1511-1522.
- Liu, S. Y. & R. O. Teskey (1995) RESPONSES OF FOLIAR GAS-EXCHANGE TO LONG-TERM ELEVATED CO₂ CONCENTRATIONS IN MATURE LOBLOLLY-PINE TREES. *Tree Physiology*, 15, 351-359.
- Liu, W. P., A. R. Kozovits, T. E. E. Grams, H. Blaschke, H. Rennenberg & R. Matyssek (2004) Competition modifies effects of enhanced ozone/carbon dioxide concentrations on carbohydrate and biomass accumulation in juvenile Norway spruce and European beech. *Tree Physiology*, 24, 1045-1055.
- Loewe, A., W. Einig, L. Shi, P. Dizengremel & R. Hampp (2000) Mycorrhiza formation and elevated CO₂ both increase the capacity for sucrose synthesis in source leaves of spruce and aspen. *New Phytologist*, 145, 565-574.
- Makino, A. (1994) BIOCHEMISTRY OF C₃-PHOTOSYNTHESIS IN HIGH CO₂. *Journal of Plant Research*, 107, 79-84.

- Maroco, J. P., E. Breia, T. Faria, J. S. Pereira & M. M. Chaves (2002) Effects of long-term exposure to elevated CO₂ and N fertilization on the development of photosynthetic capacity and biomass accumulation in *Quercus suber* L. *Plant Cell and Environment*, 25, 105-113.
- Mauri, A. (2010) Field experiments using CO₂ enrichment: a comparison of two main methods. *Iforest-Biogeosciences and Forestry*, 3, 109-112.
- Mitchell, R. J., G. B. Runion, S. A. Prior, H. H. Rogers, J. S. Amthor & F. P. Henning (1995) EFFECTS OF NITROGEN ON PINUS-PALUSTRIS FOLIAR RESPIRATORY RESPONSES TO ELEVATED ATMOSPHERIC CO₂ CONCENTRATION. *Journal of Experimental Botany*, 46, 1561-1567.
- Moore, D. J. P., M. A. Gonzalez-Meler, L. Taneva, J. S. Pippen, H. S. Kim & E. H. DeLucia (2008) The effect of carbon dioxide enrichment on apparent stem respiration from *Pinus taeda* L. is confounded by high levels of soil carbon dioxide. *Oecologia*, 158, 1-10.
- Mousseau, M. (1993) EFFECTS OF ELEVATED CO₂ ON GROWTH, PHOTOSYNTHESIS AND RESPIRATION OF SWEET CHESTNUT (*CASTANEA-SATIVA* MILL). *Vegetatio*, 104, 413-419.
- Murray, M. B., R. I. Smith, A. Friend & P. G. Jarvis (2000) Effect of elevated CO₂ and varying nutrient application rates on physiology and biomass accumulation of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Tree Physiology*, 20, 421-434.
- Nátr, L. 2000. Koncentrace CO₂ a rostliny. Praha: ISV nakladatelství.
- Norby, R. J., C. A. Gunderson, S. D. Wullschlegel, E. G. Oneill & M. K. McCracken (1992) PRODUCTIVITY AND COMPENSATORY RESPONSES OF YELLOW-POPLAR TREES IN ELEVATED CO₂. *Nature*, 357, 322-324.
- Nowak, R. S., D. S. Ellsworth & S. D. Smith (2004) Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ - do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist*, 162, 253-280.
- Osborne, C. P. & D. J. Beerling (2003) The penalty of a long, hot summer. Photosynthetic acclimation to high CO₂ and continuous light in "living fossil" conifers. *Plant Physiology*, 133, 803-812.
- Osorio, M. L., S. Goncalves, J. Osorio & A. Romano (2005) Effects of CO₂ concentration on acclimatization and physiological responses of two cultivars of carob tree. *Biologia Plantarum*, 49, 161-167.
- Pego, J. V., A. J. Kortstee, G. Huijser & S. G. M. Smeekens (2000) Photosynthesis, sugars and the regulation of gene expression. *Journal of Experimental Botany*, 51, 407-416.
- Penning de Vries, F. W. T. 1975. The cost of maintenance processes in plant cells. 77-92. *Annals of botany*.
- Pepin, S. & C. Korner (2002) Web-FACE: a new canopy free-air CO₂ enrichment system for tall trees in mature forests. *Oecologia*, 133, 1-9.
- Pinkard, E. A., C. L. Beadle, D. S. Mendham, J. Carter & M. Glen (2010) Determining photosynthetic responses of forest species to elevated CO₂ : Alternatives to FACE. *Forest Ecology and Management*, 260, 1251-1261.
- Polle, A., I. McKee & L. Blaschke (2001) Altered physiological and growth responses to elevated CO₂ in offspring from holm oak (*Quercus ilex* L.) mother trees with lifetime exposure to naturally elevated CO₂. *Plant Cell and Environment*, 24, 1075-1083.
- Poorter, H. & M. L. Navas (2003) Plant growth and competition at elevated CO₂: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist*, 157, 175-198.
- Poorter, H., Y. VanBerkel, R. Baxter, J. DenHertog, P. Dijkstra, R. M. Gifford, K. L. Griffin, C. Roumet, J. Roy & S. C. Wong (1997) The effect of elevated CO₂ on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C-3 species. *Plant Cell and Environment*, 20, 472-482.
- Pushnik, J. C., D. Garcia-Ibilcieta, S. Bauer, P. D. Anderson, J. Bell & J. L. J. Houpis (1999) Biochemical responses and altered genetic expression patterns in ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Doug ex P. Laws) grown under elevated CO₂. *Water Air and Soil Pollution*, 116, 413-422.
- Rasineni, G. K., A. Guha & A. R. Reddy (2011) Responses of *Gmelina arborea*, a tropical deciduous tree species, to elevated atmospheric CO₂: Growth, biomass productivity and carbon sequestration efficacy. *Plant Science*, 181, 428-438.
- Reich, P. B., S. E. Hobbie, T. Lee, D. S. Ellsworth, J. B. West, D. Tilman, J. M. H. Knops, S. Naeem & J. Trost (2006) Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature*, 440, 922-925.
- Rey, A. & P. G. Jarvis (1998) Long-term photosynthetic acclimation to increased atmospheric CO₂ concentration in young birch (*Betula pendula*) trees. *Tree Physiology*, 18, 441-450.
- Riikonen, J., T. Holopainen, E. Oksanen & E. Vapaavuori (2005) Leaf photosynthetic characteristics of silver birch during three years of exposure to elevated concentrations of CO₂ and O₃ in the field. *Tree Physiology*, 25, 621-632.
- Riikonen, J., K. Kets, J. Darbah, E. Oksanen, A. Sober, E. Vapaavuori, M. E. Kubiske, N. Nelson & D. F. Karnosky (2008) Carbon gain and bud physiology in *Populus tremuloides* and *Betula papyrifera* grown under long-term exposure to elevated concentrations of CO₂ and O₃. *Tree Physiology*, 28, 243-254.

- Ro, H. M., P. G. Kim, I. B. Lee, M. S. Yiem & S. Y. Woo (2001) Photosynthetic characteristics and growth responses of dwarf apple (*Malus domestica* Borkh. cv. Fuji) saplings after 3 years of exposure to elevated atmospheric carbon dioxide concentration and temperature. *Trees-Structure and Function*, 15, 195-203.
- Roberntz, P. & S. Linder (1999) Effects of long-term CO₂ enrichment and nutrient availability in Norway spruce. II. Foliar chemistry. *Trees-Structure and Function*, 14, 17-27.
- Roberntz, P. & J. Stockfors (1998) Effects of elevated CO₂ concentration and nutrition on net photosynthesis, stomatal conductance and needle respiration of field-grown Norway spruce trees. *Tree Physiology*, 18, 233-241.
- Roth, S., R. L. Lindroth, J. C. Volin & E. L. Kruger (1998) Enriched atmospheric CO₂ and defoliation: effects on tree chemistry and insect performance. *Global Change Biology*, 4, 419-430.
- Roth, S. K. & R. L. Lindroth (1995) ELEVATED ATMOSPHERIC CO₂ EFFECTS ON PHYTOCHEMISTRY, INSECT PERFORMANCE AND INSECT PARASITOID INTERACTIONS. *Global Change Biology*, 1, 173-182.
- Runion, G. B., J. A. Entry, S. A. Prior, R. J. Mitchell & H. H. Rogers (1999) Tissue chemistry and carbon allocation in seedlings of *Pinus palustris* subjected to elevated atmospheric CO₂ and water stress. *Tree Physiology*, 19, 329-335.
- Saxe, H., D. S. Ellsworth & J. Heath (1998) Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytologist*, 139, 395-436.
- Sallas, L., E. M. Luomala, J. Utriainen, P. Kainulainen & J. K. Holopainen (2003) Contrasting effects of elevated carbon dioxide concentration and temperature on Rubisco activity, chlorophyll fluorescence, needle ultrastructure and secondary metabolites in conifer seedlings. *Tree Physiology*, 23, 97-108.
- Schmitt, V., A. Kussmaul & A. Wild (1999) Interaction of elevated CO₂ and ozone concentrations and irrigation regimes on leaf anatomy and carbohydrate status of young oak (*Quercus petraea*) trees. *Zeitschrift Fur Naturforschung C-a Journal of Biosciences*, 54, 812-823.
- Sholtis, J. D., C. A. Gunderson, R. J. Norby & D. T. Tissue (2004) Persistent stimulation of photosynthesis by elevated CO₂ in a sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) forest stand. *New Phytologist*, 162, 343-354.
- Spicer, R. & N. M. Holbrook (2007) Effects of carbon dioxide and oxygen on sapwood respiration in five temperate tree species. *Journal of Experimental Botany*, 58, 1313-1320.
- Spinnler, D., P. Egh & C. Korner (2002) Four-year growth dynamics of beech-spruce model ecosystems under CO₂ enrichment on two different forest soils. *Trees-Structure and Function*, 16, 423-436.
- Staudt, M., R. Joffre, S. Rambal & J. Kesselmeier (2001) Effect of elevated CO₂ on monoterpene emission of young *Quercus ilex* trees and its relation to structural and ecophysiological parameters. *Tree Physiology*, 21, 437-445.
- Stylinski, C. D., W. C. Oechel, J. A. Gamon, D. T. Tissue, F. Miglietta & A. Raschi (2000) Effects of lifelong CO₂ enrichment on carboxylation and light utilization of *Quercus pubescens* Willd. examined with gas exchange, biochemistry and optical techniques. *Plant Cell and Environment*, 23, 1353-1362.
- Taylor, G., M. J. Tallis, C. P. Giardina, K. E. Percy, F. Miglietta, P. S. Gupta, B. Gioli, C. Calfapietra, B. Gielen, M. E. Kubiske, G. E. Scarascia-Mugnozza, K. Kets, S. P. Long & D. F. Karnosky (2008) Future atmospheric CO₂ leads to delayed autumnal senescence. *Global Change Biology*, 14, 264-275.
- Teiz, L., Zeiger E. (2010). Plant physiology. Sunderland, Massachusetts U.S.A.: Sinauer associates.
- Temperton, V. M., S. J. Grayston, G. Jackson, C. V. M. Barton, P. Millard & P. G. Jarvis (2003) Effects of elevated carbon dioxide concentration on growth and nitrogen fixation in *Alnus glutinosa* in a long-term field experiment. *Tree Physiology*, 23, 1051-1059.
- Teskey, R. O. (1995) A FIELD-STUDY OF THE EFFECTS OF ELEVATED CO₂ ON CARBON ASSIMILATION, STOMATAL CONDUCTANCE AND LEAF AND BRANCH GROWTH OF *PINUS-TAEDA* TREES. *Plant Cell and Environment*, 18, 565-573.
- Tissue, D. T., J. P. Mezonigal & R. B. Thomas (1997) Nitrogenase activity and N₂ fixation are stimulated by elevated CO₂ in a tropical N₂-fixing tree. *Oecologia*, 109, 28-33.
- Tjoelker, M. G., J. Oleksyn & P. B. Reich (1998) Seedlings of five boreal tree species differ in acclimation of net photosynthesis to elevated CO₂ and temperature. *Tree Physiology*, 18, 715-726.
- (1999) Acclimation of respiration to temperature and CO₂ in seedlings of boreal tree species in relation to plant size and relative growth rate. *Global Change Biology*, 5, 679-691.
- Tognetti, R. & J. D. Johnson (1999a) Responses to elevated atmospheric CO₂ concentration and nitrogen supply of *Quercus ilex* L-seedlings from a coppice stand growing at a natural CO₂ spring. *Annals of Forest Science*, 56, 549-561.
- (1999b) The effect of elevated atmospheric CO₂ concentration and nutrient supply on gas exchange, carbohydrates and foliar phenolic concentration in live oak (*Quercus virginiana* Mill.) seedlings. *Annals of Forest Science*, 56, 379-389.

- Tognetti, R., J. D. Johnson, M. Michelozzi & A. Raschi (1998) Response of foliar metabolism in mature trees of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* to long-term elevated CO₂. *Environmental and Experimental Botany*, 39, 233-245.
- Turnbull, M. H., D. T. Tissue, K. L. Griffin, G. N. D. Rogers & D. Whitehead (1998) Photosynthetic acclimation to long-term exposure to elevated CO₂ concentration in *Pinus radiata* D. Don. is related to age of needles. *Plant Cell and Environment*, 21, 1019-1028.
- Turnbull, M. H., D. T. Tissue, R. Murthy, X. Z. Wang, A. D. Sparrow & K. L. Griffin (2004) Nocturnal warming increases photosynthesis at elevated CO₂ partial pressure in *Populus deltoides*. *New Phytologist*, 161, 819-826.
- Urban, O., D. Janous, R. Pokorny, I. Markova, M. Pavelka, Z. Fojtik, M. Sprtova, J. Kalina & M. V. Marek (2001) Glass domes with adjustable windows: A novel technique for exposing juvenile forest stands to elevated CO₂ concentration. *Photosynthetica*, 39, 395-401.
- Van Oosten, J. J. 1994. Sugar feeding mimics effect of acclimation to high-CO₂-rapid down-regulation of Rubisco small-subunit transcripts but not of the large subunit transcripts. ed. B. R. T., 306-312. *Journal of plant physiology*.
- Vogel, C. S. & P. S. Curtis (1995) LEAF GAS-EXCHANGE AND NITROGEN DYNAMICS OF N-2-FIXING FIELD-GROWN *ALNUS-GLUTINOSA* UNDER ELEVATED ATMOSPHERIC CO₂. *Global Change Biology*, 1, 55-61.
- Volin, J. C. & P. B. Reich (1996) Interaction of elevated CO₂ and O-3 on growth, photosynthesis and respiration of three perennial species grown in low and high nitrogen. *Physiologia Plantarum*, 97, 674-684.
- Vu, J. C. V., Y. C. Newman, L. H. Allen, M. Gallo-Meagher & M. Q. Zhang (2002) Photosynthetic acclimation of young sweet orange trees to elevated growth CO₂ and temperature. *Journal of Plant Physiology*, 159, 147-157.
- Walter, A., M. M. Christ, G. A. Barron-gafford, K. A. Grieve, R. Murthy & U. Rascher (2005) The effect of elevated CO₂ on diel leaf growth cycle, leaf carbohydrate content and canopy growth performance of *Populus deltoides*. *Global Change Biology*, 11, 1207-1219.
- Wand, S. J. E., G. F. Midgley & C. F. Musil (1996) Physiological and growth responses of two African species, *Acacia karroo* and *Themeda triandra*, to combined increases in CO₂ and UV-B radiation. *Physiologia Plantarum*, 98, 882-890.
- Wang, K. Y., T. Zha & S. Kellomaki (2002) Measuring and simulating crown respiration of Scots pine with increased temperature and carbon dioxide enrichment. *Annals of Botany*, 90, 325-335.
- Wang, X. Z. & P. S. Curtis (2001) Gender-specific responses of *Populus tremuloides* to atmospheric CO₂ enrichment. *New Phytologist*, 150, 675-684.
- Watanabe, M., M. Umemoto-Yamaguchi, T. Koike & T. Izuta (2010) Growth and photosynthetic response of *Fagus crenata* seedlings to ozone and/or elevated carbon dioxide. *Landscape and Ecological Engineering*, 6, 181-190.
- Watanabe, M., Y. Watanabe, S. Kitaoka, H. Utsugi, K. Kita & T. Koike (2011) Growth and photosynthetic traits of hybrid larch F-1 (*Larix gmelinii* var. *japonica* x *L-kaempferi*) under elevated CO₂ concentration with low nutrient availability. *Tree Physiology*, 31, 965-975.
- Wayne, P. M., E. G. Reekie & F. A. Bazzaz (1998) Elevated CO₂ ameliorates birch response to high temperature and frost stress: implications for modeling climate-induced geographic range shifts. *Oecologia*, 114, 335-342.
- Wiemken, V. & K. Ineichen (2000) Seasonal fluctuations of the levels of soluble carbohydrates in spruce needles exposed to elevated CO₂ and nitrogen fertilization and glucose as a potential mediator of acclimation to elevated CO₂. *Journal of Plant Physiology*, 156, 746-750.
- Williams, R. S., D. E. Lincoln & R. B. Thomas (1994) LOBLOLLY-PINE GROWN UNDER ELEVATED CO₂ AFFECTS EARLY INSTAR PINE SAWFLY PERFORMANCE. *Oecologia*, 98, 64-71.
- Winter, K., M. Garcia, R. Gottsberger & M. Popp (2001) Marked growth response of communities of two tropical tree species to elevated CO₂ when soil nutrient limitation is removed. *Flora*, 196, 47-58.
- Winter, K., M. Garcia, C. E. Lovelock, R. Gottsberger & M. Popp (2000) Responses of model communities of two tropical tree species to elevated atmospheric CO₂: growth on unfertilized soil. *Flora*, 195, 289-302.
- Wolfe-Bellin, K. S., J. S. He & F. A. Bazzaz (2006) Level physiology, biomass, and reproduction of *Phytolacca americana* under conditions of elevated carbon dioxide and increased nocturnal temperature. *International Journal of Plant Sciences*, 167, 1011-1020.
- Wullschlegel, S. D. & R. J. Norby (1992) RESPIRATORY COST OF LEAF GROWTH AND MAINTENANCE IN WHITE OAK SAPLINGS EXPOSED TO ATMOSPHERIC CO₂ ENRICHMENT. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 22, 1717-1721.

- Wullschleger, S. D., R. J. Norby & P. J. Hanson (1995) GROWTH AND MAINTENANCE RESPIRATION IN STEMS OF QUERCUS-ALBA AFTER 4 YEARS OF CO₂ ENRICHMENT. *Physiologia Plantarum*, 93, 47-54.
- Wustman, B. A., E. Oksanen, D. F. Karnosky, A. Noormets, J. G. Isebrands, K. S. Pregitzer, G. R. Hendrey, J. Sober & G. K. Podila (2001) Effects of elevated CO₂ and O₃ on aspen clones varying in O₃ sensitivity: can CO₂ ameliorate the harmful effects of O₃? *Environmental Pollution*, 115, 473-481.
- Zanetti, S., U. A. Hartwig & J. Nosberger (1998) Elevated atmospheric CO₂ does not affect per se the preference for symbiotic nitrogen as opposed to mineral nitrogen of *Trifolium repens* L. *Plant Cell and Environment*, 21, 623-630.
- Zha, T. S., S. Kellomaki & K. Y. Wang (2003) Seasonal variation in respiration of 1-year-old shoots of Scots pine exposed to elevated carbon dioxide and temperature for 4 years. *Annals of Botany*, 92, 89-96.
- Zha, T. S., S. Kellomaki, K. Y. Wang & A. Ryyppo (2005) Respiratory responses of Scots pine stems to 5 years of exposure to elevated CO₂ concentration and temperature. *Tree Physiology*, 25, 49-56.
- Zha, T. S., A. Ryyppo, K. Y. Wang & S. Kellomaki (2001) Effects of elevated carbon dioxide concentration and temperature on needle growth, respiration and carbohydrate status in field-grown Scots pines during the needle expansion period. *Tree Physiology*, 21, 1279-1287.
- Zha, T. S., K. Y. Wang, A. Ryyppo & S. Kellomaki (2002a) Impact of needle age on the response of respiration in Scots pine to long-term elevation of carbon dioxide concentration and temperature. *Tree Physiology*, 22, 1241-1248.
- (2002b) Needle dark respiration in relation to within-crown position in Scots pine trees grown in long-term elevation of CO₂ concentration and temperature. *New Phytologist*, 156, 33-41.
- Zhang, Y. B., B. L. Duan, Y. Z. Qiao, K. Y. Wang, H. Korpelainen & C. Y. Li (2008) Leaf photosynthesis of *Betula albosinensis* seedlings as affected by elevated CO₂ and planting density. *Forest Ecology and Management*, 255, 1937-1944.
- Zhou, Y. M., S. J. Han, H. S. Zhang, L. H. Xin & J. Q. Zheng (2007) Response of needle dark respiration of *Pinus koraiensis* and *Pinus sylvestrifomis* to elevated CO₂ concentrations for four growing seasons' exposure. *Science in China Series D-Earth Sciences*, 50, 613-619.

