

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Daniel Palouš

Emise isoprenu u palmy olejné a jejich dopady na klima a na složení atmosféry
Emissions of isoprene by oil palm and their impacts on climate and composition of the
atmosphere

Bakalářská práce

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

Konzultant: Mgr. Zuzana Lhotáková, Ph.D.

Praha, 2020

Poděkování:

Mé poděkování patří prof. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D. a Mgr. Zuzaně Lhotákové, Ph.D. za odborné vedení, trpělivost a ochotu, kterou mi v průběhu zpracování bakalářské práce věnovaly. Dále bych rád poděkoval Mgr. Růženě Brusové za pomoc při kontrole práce po stránce gramatiky. V neposlední řadě děkuji všem svým blízkým, kteří mě ve studiu podporovali.

Prohlášení:

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

V Praze, 5. 6. 2020

Daniel Palouš

Abstrakt

Biogenní volatilní organické látky (BVOC) plní u rostlin mnoho fyziologických a ekofyziologických funkcí, například je to obrana proti různým abiotickým a biotickým stresům či signalizace. Emisní kapacita a spektrum emitovaných BVOC se mezi druhy liší. Isopren, s nejvyššími globálními ročními emisemi ze všech BVOC, má nezanedbatelný vliv na atmosférické chemické děje. Isopren tvoří sekundární organické aerosoly, v reakci s oxidy dusíku NO_x může produkovat troposférický ozon a mění oxidační kapacitu atmosféry. Palma olejná (*Elaeis guineensis* Jacq.) je po několika posledních desetiletích rychle expandující plodina, jež je silným emitorem isoprenu. Převážná část světové kultivace palmy olejné probíhá v relativně malém regionu jihovýchodní Asie, čímž je rizikem pro regionální kvalitu ovzduší. Z dostupných dat vyplývá nutnost udržovat nízké koncentrace NO_x v oblastech kultivace palmy olejné, aby se předešlo vyšší tvorbě troposférického ozonu. Globální modely emisí isoprenu se často rozcházejí a jen některé počítají s působením rozmáhajících se plantáží palmy olejné. Předložená práce si klade za cíl shrnout poznatky o fyziologických funkcích syntézy a emisí isoprenu při pěstování palmy olejné a o ekologických dopadech těchto procesů. V práci jsou stručně zmíněna i témata související s pěstováním palmy olejné a také práce zahrnuje výhledy do budoucna v ohledu na pěstování palmy olejné a emise isoprenu.

Klíčová slova

biogenní volatilní organické látky, isopren, palma olejná, *Elaeis guineensis* Jacq., původní tropický les, změna ve využívání krajiny, Indonésie, Malajsie, atmosférické chemické procesy, troposférický ozon

Abstract

Biogenic volatile organic compounds (BVOC) serve many physiological and ecophysiological functions in plants, e.g. abiotic or biotic stress protection or signalling. Emission capacity and spectrum of emitted BVOC vary between plant species. Isoprene, having the highest global annual emission among all BVOC, has considerable influence on atmospheric chemistry and its processes. Isoprene contributes to secondary organic aerosol formation. Under specific conditions reaction of isoprene and NO_x may lead to ground-level ozone formation. Isoprene also affects oxidative capacity of the atmosphere. Oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) is a rapidly expanding crop and it is a strong isoprene emitter. Most of the global cultivation of oil palm is located in a relatively small region in southeast Asia posing a risk to regional air quality. To prevent ground-level ozone formation, keeping ground-level NO_x concentrations low in the regions of oil palm cultivation is crucial. Models of global isoprene emission vary greatly and not all of them take oil palm cultivation in account. The present thesis aims to cover current knowledge on physiological functions of isoprene's synthesis and emission with regard to oil palm cultivation and ecological implications of mentioned processes. The thesis includes also brief insight into related topics to oil palm cultivation and prospects for future in both oil palm cultivation and isoprene emission.

Keywords

Biogenic volatile organic compounds, isoprene, oil palm, *Elaeis guineensis* Jacq., original tropical forest, land use change, Indonesia, Malaysia, atmospheric chemistry, tropospheric ozone

Obsah

Úvod	1
1. Charakteristika a biosyntéza terpenoidních BVOC u cévnatých rostlin	3
2. Ekofyziologické funkce emisí isoprenu u cévnatých rostlin	5
2.1. Obrana proti biotickému stresu.....	6
2.2. Metabolická regulace.....	7
2.3. Ochrana před abiotickým stresem	7
2.4. Faktory ovlivňující syntézu isoprenu	9
3. Pěstování palmy olejně ve vztahu k původní krajině a jeho dopady na klima a složení atmosféry	11
3.1. Podíl isoprenu při tvorbě SOA a jejich dopady na klima.....	11
3.2. Vliv isoprenu na metan v atmosféře	12
3.3. Vztahy mezi isoprenem, troposférickým ozonem a oxidy dusíku.....	13
3.3.1. Srovnání ekosystému plantáže palmy olejně s jinými ekosystémy v ohledu vztahů mezi emisemi isoprenu, troposférickým ozonem a oxidy dusíku.....	14
3.3.2. Palma olejná a LUC v souvislosti s modelacemi BVOC	15
3.4. Cirkadiální rytmus emisí isoprenu ekosystémů plantáže palmy olejně a původního tropického lesa.....	16
3.5. Další dopady pěstování palmy olejně na klima a složení atmosféry	16
4. Vliv vnějších podmínek na syntézu isoprenu v kontextu extenzivního pěstování palmy olejně	17
4.1. Vyhodnocování LUC ve vztahu k plantážím s palmou olejnou.....	18
5. Výhledy do budoucna.....	19
5.1. Budoucí expanze plantáží s palmou olejnou	19
5.2. Alternativní metody správy plantáží s palmou olejnou	20
Závěry.....	21
Seznam použité literatury	23

Seznam použitých zkratek

BER	normovaná míra emise isoprenu; tj. za podmínek 30 °C; fotosynteticky aktivní radiace 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ – (base emission rate)
bSOA	biogenní sekundární organické aerosoly
BVOC	biogenní volatilní organická látka – (biogenic volatile organic compound)
CCN	kondenzační jádro oblak – (cloud condensation nuclei)
CDP-ME	4-difosfocytidyl-2-C-metyleritrol
CDP-MEP	4-difosfocytidyl-2-C-metyl-D-erytritrol-2-fosfát
CMK	4-difosfocytidyl-2-C-metyl-D-erytritrolkináza
CMP	cytidinmonofosfát
CMS	4-difosfocytidyl-2-C-metyleritrolsyntáza
CTP	cytidintrifosfát
DMAPP	dimetylalylpyrofosfát
DPZ	dálkový průzkum Země
DXP	1-deoxy-D-xylulóza-5-fosfát
DXR	1-deoxy-D-xylulóza-5-fosfátreduktoisomeráza
DXS	1-deoxy-D-xylulóza-5-fosfátsyntáza
FAO	Organizace pro výživu a zemědělství Spojených národů (Food and Agriculture Organization; http://www.fao.org/home/en/)
FPP	farnesylpyrofosfát
GAP	glyceraldehyd-3-fosfát
GFP	zelený fluorescentní protein
GGPP	geranylgeranylpyrofosfát
GPP	geranylpyrofosfát
H ₂ O ₂	peroxid vodíku
HDR	4-hydroxy-3-metylbut-2-enyldifosfátreduktáza
HDS	4-hydroxy-3-metylbut-2-enyldifosfátsyntáza
HMBDP	4-hydroxy-3-metylbut-2-enyldifosfát
IDI	isopentenylidifosfátisomeráza.
IPP	isopentenylpyrofosfát
ISPS	isopren syntáza
LUC	změna ve využívání krajiny – (land use change)

MCS	2-C-metyl-D-erytritol-2,4-cyklodifosfátsyntáza
MEcDP	2-C-metyl-D-erytritol-2,4-cyklodifosfát
MEP	metylerytritolfosfát
MVA	kyselina mevalonová
n.d.	nebylo uvedeno datum publikace
NADP ⁺	nikotinamidadenindinukleotidfosfát
NADPH	redukovaná forma nikotinamidadenindinukleotidfosfátu
NO _x	oxidy dusíku
OAA	oxalacetát
PEP	fosfoenolpyruvát
PEPC	fosfoenolpyruvátkarboxyláza
PP _i	pyrofosfát
RNAi	RNA interference
ROS	reaktivní formy kyslíku
SOA	sekundární organický aerosol
TPS	terpenoidní syntáza
wt	„wild type“

Úvod

Palma olejná (*Elaeis guineensis* Jacq., anglicky african oil palm) je rostlina z čeledi Arecaceae (Wunderlin a kol. 2020).

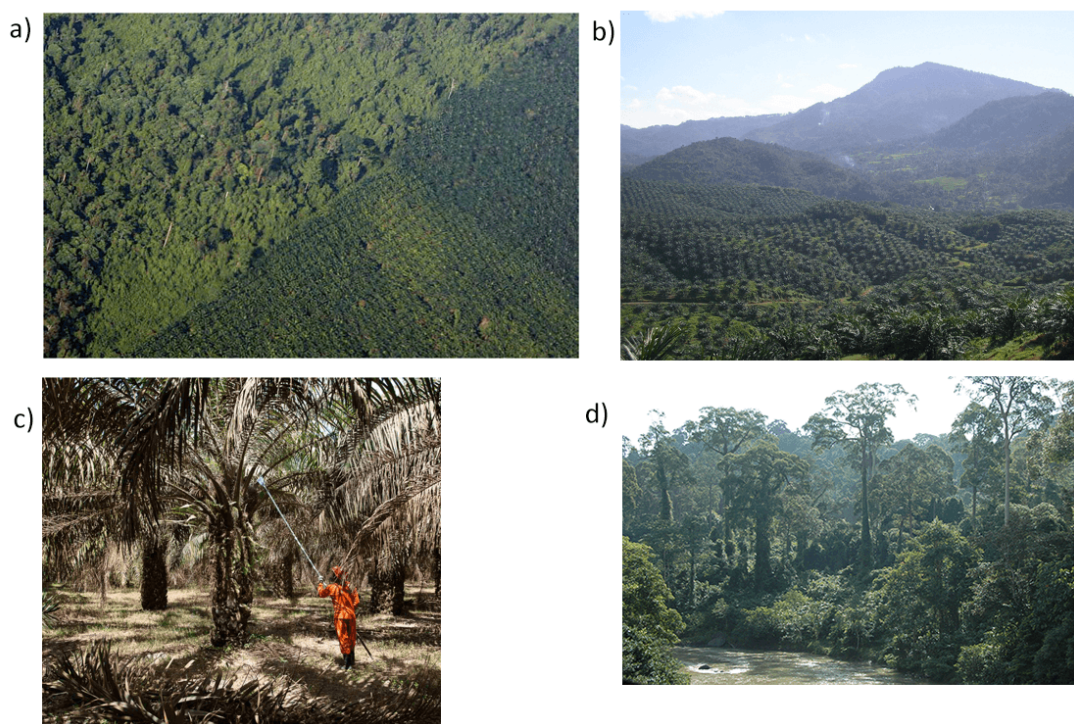
Pěstuje se kvůli produkci palmového oleje a pěstuje se velmi extenzivně, protože je pro produkci oleje výrazně efektivnější než jiné zdroje rostlinných olejů, co se týče výnosu na pěstební plochu a energetických nákladů (Basiron 2007; Zimmer 2010). Ačkoliv má původ v tropické západní Africe, dnes je rozšířena ve skoro celém pásmu 10° zeměpisné šířky kolem rovníku, kde je roční úhrn srážek alespoň 1 600 mm (Poku 2002). Světová produkce palmového oleje stále roste, a tedy roste i plocha plantáží s palmou olejnou ('FAOSTAT' n.d.).

Postupem času se čím dál více soustřeďuje pozornost výzkumů na biogenní volatilní organické látky (BVOC) produkované rostlinami (Laothawornkitkul a kol. 2009; Lantz a kol. 2019). BVOC totiž svým působením zasahují do klimatu a kvality atmosféry. Například z isoprenu se v atmosféře utváří sekundární organické aerosoly (SOA) nebo troposférický ozon, proto je žádoucí dobře porozumět produkci BVOC u rostlin, funkci BVOC v atmosféře a v biosféře s ohledem na probíhající změnu klimatu (Claeys 2004; Novakov a Penner 1993; Hoffmann a kol. 1997). Stále chybí shoda v tom, jak se budou emise BVOC do atmosféry v závislosti na klimatické změně měnit a naopak, jak budou BVOC zasahovat do průběhu klimatické změny (Squire a kol. 2014; Guenther a kol. 2006).

Palma olejná je stejně jako některé energetické plodiny pěstované v mírném pásmu silným emitorem isoprenu (Fowler a kol. 2011; Laothawornkitkul a kol. 2009). Kultivace palmy olejně dosud probíhá a expanduje na relativně malém území (Koh a Wilcove 2008), a tudíž skýtá potenciál způsobit dopady na regionální klima a na kvalitu atmosféry (Misztal a kol. 2011). Plantáže s palmou olejnou většinou nahrazují původní tropický les, a ačkoliv samotný původní tropický les má relativně vysokou emisní kapacitu BVOC, ekosystém plantáže palmy olejně má emisní kapacitu BVOC vyšší, v konkrétním případě isoprenu až pětkrát (Fowler a kol. 2011). Navíc má přeměna původní lesní vegetace na plantáže s palmou olejnou negativní vliv na udržení biodiversity (obr. 1). Druhová bohatost v tomto případě významně klesá jak u živočichů, tak i u rostlin (Danielsen a kol. 2009; Barnes a kol. 2014). Při této přeměně klesá i četnost živočichů a jejich biomasa (Barnes a kol. 2014). Výhodou ve studiu týkajícího se agroekosystému plantáže s palmou olejnou je dobrá aplikovatelnost dálkového průzkumu

Země (DPZ), jelikož morfologie koruny palmy olejné je spolehlivě rozpoznatelná zpracovávacími algoritmy (Shafri, Hamdan, a Saripan 2011; obr. 1).

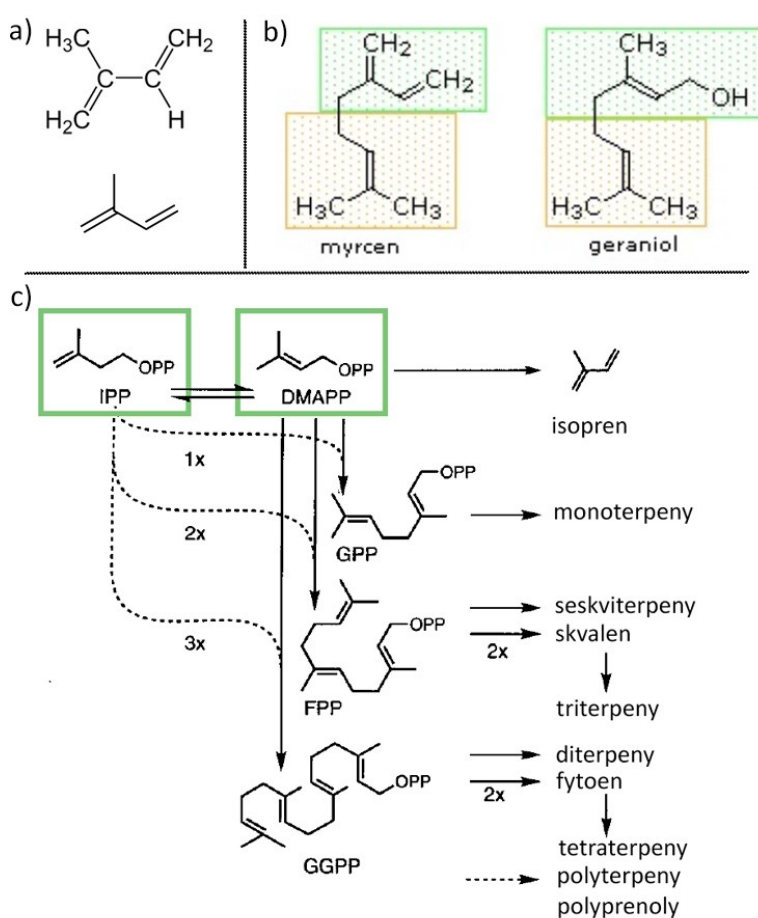
Tato práce má za cíl shrnout poznatky o emisích isoprenu palmou olejnou *E. guineensis* a hybridy *Elaeis guineensis* x *Elaeis oleifera* (Kunth)-Cortés jak z pohledu fyziologických funkcí jejich syntézy a emisí u rostlin, tak i z pohledu na ekologické dopady těchto procesů s důrazem na dopady na podnebí, složení atmosféry a na další jevy související s velkoplošným pěstováním palmy olejné.



Obr. 1 Ukázky ekosystémů plantáže palmy olejné a původního tropického lesa; a) letecký snímek plantáže palmy olejné (v obrázku „a“ vpravo dole) přilehlé původnímu tropickému lesu (v obrázku „a“ vlevo nahoře), Sabah, Malajsie, převzato a upraveno z Butler a Laurance (2009); b) pohled ze země na plantáž palmy olejné, Cidugeg Bogor, Indonésie, převzato a upraveno z Taim (2008); c) detail z plantáže palmy olejné, převzato a upraveno z Brandão a Schoneveld (2015); d) pohled ze země na původní tropický les, Borneo, převzato a upraveno z Luyten (2014).

1. Charakteristika a biosyntéza terpenoidních BVOC u cévnatých rostlin

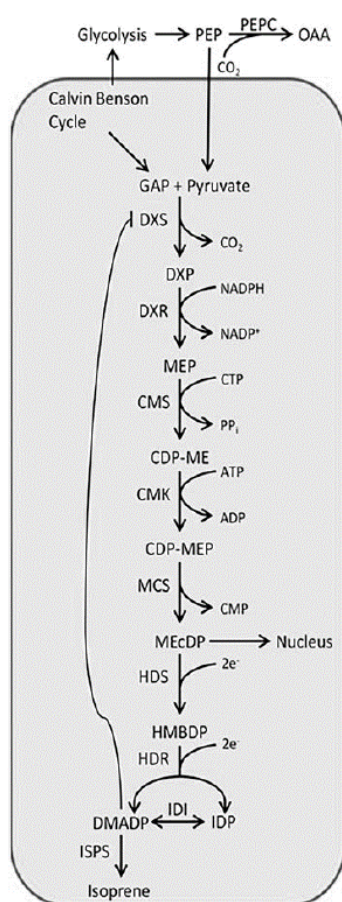
Všechny terpenoidní neboli isoprenoidní látky mají u cévnatých rostlin podstatnou část syntézy společnou. Podle isoprenového pravidla (angl. „isoprene rule“) se všechny terpeny skládají z pětiuhlíkatých stavebních bloků, takzvaných isoprenových jednotek (Ruzicka 1953; obr. 2 b). Isoprenovými jednotkami jsou molekuly isoprenu (obr. 2 a, b). Isopren, nejjednodušší terpenoidní látka (obr. 2 a), vzniká v chloroplastech vyšších rostlin (Silver a Fall 1995; obr. 2 c).



Obr. 2 Biosyntéza terpenoidů; a) molekula isoprenu; b) znázornění skládání vyšších terpenů z isoprenových jednotek, převzato a upraveno z Reusch (2019); c) schéma syntézy terpenoidů a jejich prekursorů ze substrátů DMAPP a IPP, zkratky: IPP = isopentenylpyrofosfát, DMAPP = dimethylallylpyrofosfát, GPP = geranylpyrofosfát; FPP = farnesylpyrofosfát; GGPP = geranylgeranylpyrofosfát, převzato a upraveno z McGarvey a Croteau (1995).

Terpeny můžeme rozdělit na skupiny právě podle počtu isoprenových jednotek v jejich struktuře. Jednu jednotku mají hemiterpeny, dvě monoterpeny, tři seskviterpeny, čtyři diterpeny, šest triterpeny, osm tetraterpeny a terpeny s více než osmi isoprenovými jednotkami jsou nazývány polyterpeny (McGarvey a Croteau 1995). Vyšší terpeny než isopren však nevznikají spojováním izoprenových jednotek. Klíčovou molekulou je IPP

(isopentenylpyrofosfát), který je nazýván aktivní isoprenovou jednotkou. Je prekurzorem isoprenu a dalších prekurzorů vyšších terpenoidů, respektive tímto prekurzorem je DMAPP (dimetylalylpyrofosfát) po isomeraci z IPP (McGarvey a Croteau 1995; Lynen a kol. 1959; obr. 2 c). IPP vzniká u rostlin dvěma dráhami. V cytosolu dráhou kyseliny mevalonové (dráha MVA), kde je vstupní molekulou acetylkoenzym A (Lynen 1967) a v chloroplastech dráhou MEP (dráha metylerytritolfosfátu, dříve zvaná DXP dráha (1-deoxy-D-xylulóza-5-fofosfát)), kde vstupní molekulou je pyruvát a glyceralddehyd-3-fofosfát (Lichtenthaler 1999; obr. 3). MEP dráha přímo produkuje i DMAPP (Eubanks a Poulter 2003).



Obr. 3 Schéma MEP dráhy s následnou syntézou isoprenu; překlad: glycolysis – glykolýza; Calvin Benson Cycle – Calvin – Bensonův cyklus; pyruvate – pyruvát; nucleus – jádro; isoprene – isopren; zkratky: PEP = fosfoenolpyruvát; PEPC = fosfoenolpyruvátcarboxyláza; OAA = oxalacetát; GAP = glyceralddehyd-3-fofosfát; DXS = 1-deoxy-D-xylulóza-5-fofosfátsyntáza; DXR = 1-deoxy-D-xylulóza-5-fofosfátreduktoisomeráza; NADPH = redukována forma NADP⁺; CMS = 4-difosfocytidyl-2-C-metylerytritolosyntáza; CTP = cytidintrifosfát; PP_i = pyrofosfát; CDP-ME = 4-difosfocytidyl-2-C-metylerytritol; CMK = 4-difosfocytidyl-2-C-metyl-D-erytritolkináza; CDP-MEP = 4-difosfocytidyl-2-C-metyl-D-erytritol-2-fofosfát; MCS = 2-C-metyl-D-erytritol-2,4-cyklodifosfátsyntáza; CMP = cytidinmonofosfát; MEcDP = 2-C-metyl-D-erytritol-2,4-cyklodifosfát; HDS = 4-hydroxy-3-metylbut-2-enyldifosfátsyntáza; HDR = 4-hydroxy-3-metylbut-2-enyldifosfátreduktáza; HMBDP = 4-hydroxy-3-metylbut-2-enyldifosfát; IDI = isopentenylidifosfátisomeráza; ISPS = isoprensyntáza. Převzato a upraveno z Lantz a kol. (2019).

Biogenní volatilní organické látky zahrnují velké množství různých látek. Jen samotné terpeny čítají tisíce různých popsanych molekul (PubChem Compound - NCBI n.d.). Předmětem hlubšího výzkumu je pouhý zlomek známých BVOC a pro účel a formu této práce shledávám žádoucím zaměřit se velmi úzce.

Protože palma olejná spolu s tropickým deštným lesem emituje ze široké škály rostlinných BVOC největším podílem isopren, a to ve velkých objemech (Fowler a kol.

2011), je práce soustředěna především na něj. Isopren je navíc, co se týče toku uhlovodíků z rostlin do atmosféry, globálně prevalentní, pokud nepočítáme metan (Niinemets a Monson 2013). Plné porozumění problematice je důležité s ohledem na funkci isoprenu v atmosféře v souvislosti s kvalitou ovzduší a změnou klimatu (Carlton, Wiedinmyer a Kroll 2009).

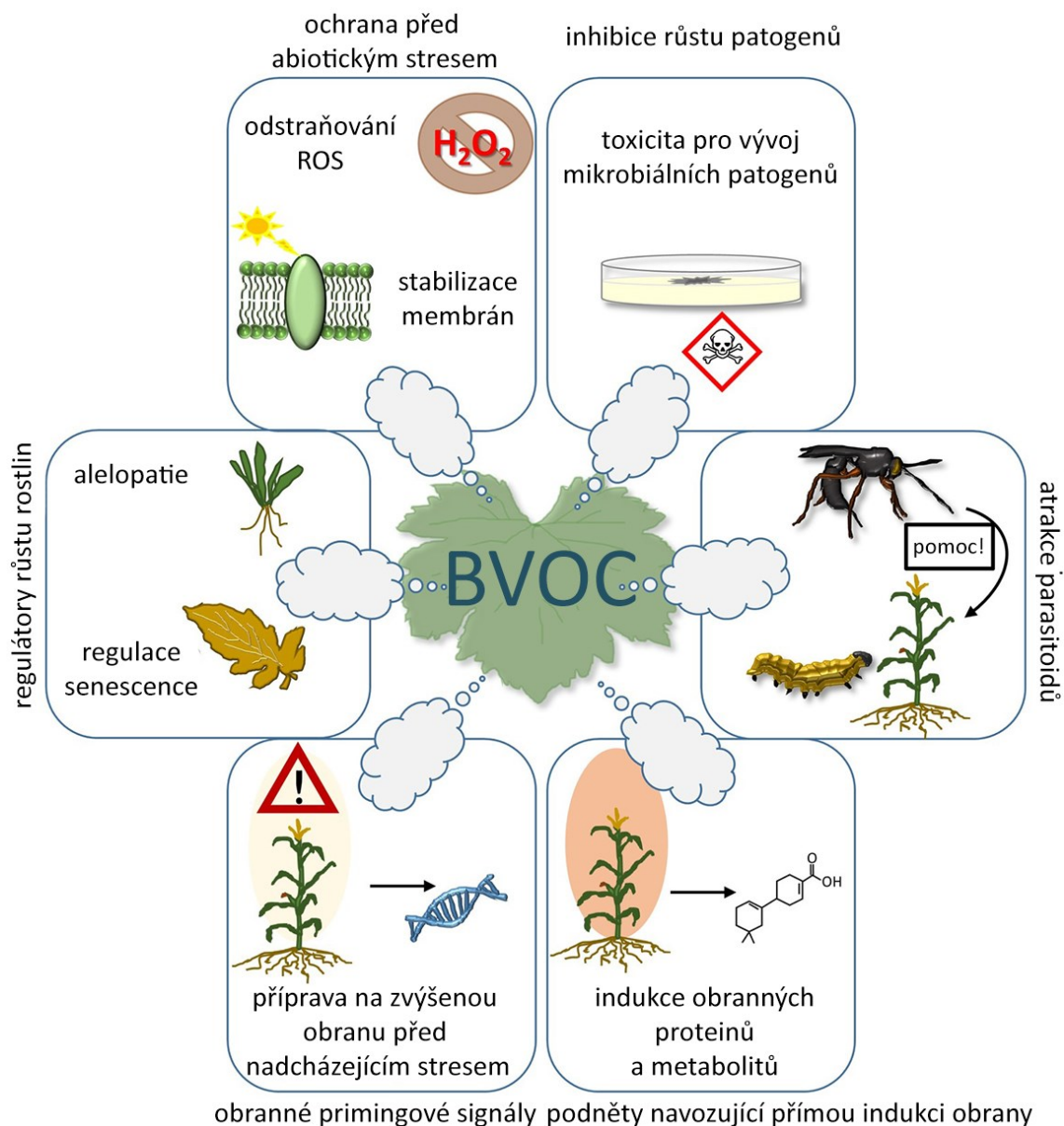
Nedávné pokroky ve výzkumu biosyntézy isoprenu poukazují na zapojení isoprenu do signalizačních procesů rostlin včetně interakcí s fytohormony. Například kyselina jasmonová výrazně ovlivňuje expresi mnoha genů spojených s regulací MEP dráhy a genů pro ISPS, což má za následek snížení syntézy isoprenu, nicméně vliv na regulaci emisí isoprenu má i signalizace kyseliny abscisové, auxinů a cytokininů (Parveen a kol. 2019).

Genová rodina kódující terpenoidní syntázy (TPS) zodpovídá za přítomnost enzymů o hmotnosti 50 – 100 kDa, které se podílejí na produkci široké škály terpenoidních látek (Bohlmann, Meyer-Gauen a Croteau 1998).

Isopren vzniká v chloroplastech vyšších rostlin pomocí enzymu ISPS (Silver a Fall 1995; obr. 2 c). Má nízkou teplotu varu (34 °C) (PubChem Database n.d.) a ve většině situací jeho emise není ovlivněna vodivostí průduchů ani jejich hustotou, nýbrž převážně jeho syntézou a okolní teplotou. Tyto skutečnosti usnadňují modelování vývoje kvality atmosféry spojené s isoprenem (Fall a Monson 1992). Pro efektivní využití BVOC mají rostliny vyvinuty komplexní mechanismy ovlivňující syntézu a emise těchto látek (Niinemets a Monson 2013).

2. Ekofyziologické funkce emisí isoprenu u cévnatých rostlin

Funkce BVOC u rostlin probíhají na mnoha úrovních a mají rozličný efekt (obr. 4). Jednou z důležitých funkcí BVOC u cévnatých rostlin je atrakce a odpuzování dalších organismů. Různé BVOC mohou určité živočišné druhy odpuzovat, či naopak lákat. Rostliny se tak například brání herbivorii přímo odpuzováním herbivorů (De Moraes, Mescher a Tumlinson 2001; Behnke a kol. 2012), nebo nepřímo lákáním predátorů (Schnee a kol. 2006). Navíc určité BVOC lákají opylovače při kvetení rostliny (Syed 1979). Pro roli isoprenu v životě rostlin existuje řada hypotéz, vybrané z nich jsou rozebrány níže. V této kapitole jsou prezentovány poznatky na jiných druzích než *E. guineensis*, protože dané pokusy na palmě olejné nebyly uskutečněny.



Obr. 4 Přehledové schéma ekofyziologických funkcí BVOC u rostlin; reaktivní formy kyslíku (ROS); převzato a upraveno z Brillí, Loreto a Baccelli (2019).

2.1. Obrana proti biotickému stresu

Isopren může mít i přímou obrannou funkci proti herbivorii. V laboratorních podmínkách bylo na transgenních isopren emitujících rostlinách tabáku *Nicotiana tabacum* L. pozorováno, že takové rostliny nejsou požírány larvami lišaje *Manduca sexta* L. Rostliny tabáku neprodukující isopren byly larvami napadeny (Laothawornkitkul a kol. 2008). Isopren však neodpuzuje pouze některé škůdce. Na základě experimentu s huseníčkem *Arabidopsis thaliana* L. a několika druhy hmyzu bylo vysledováno, že transgenní isopren emitující rostlina huseníčku odpuzovala vosu *Diadegma semiclausum*

(Hellen). Ta je specifickým parazitem motýla *Plutella xylostella* L., škůdce *A. thaliana*. Je důležité vzít v úvahu, že však wild type (wt) *A. thaliana* isopren neemituje, a tak je možné, že syntéza isoprenu narušila přirozenou bilanci syntézy a emisí ostatních isoprenoidních látek, což mohlo ovlivnit chování vosy (Loivamäki a kol. 2008).

Obranná funkce proti patogenům isoprenu se potvrdila i v přírodních venkovních podmínkách u topolu *Populus × canescens* Sm. Stromy s potlačenou syntézou isoprenu, čehož bylo docíleno pomocí RNA interference (RNAi), byly výrazně více napadeny mandelinkou *Phratora vitellinae* L. než stromy isopren emitující. Avšak v tomtéž experimentu byly stromy neemitující isopren výrazně méně náchylné k nákaze patogenní houbou *Pollacia radiosia* Lib. než jejich emitující varianty (Behnke a kol. 2012).

2.2. Metabolická regulace

Rosenteil a kolektiv (2004) přišli s hypotézou, že produkce a následná emise isoprenu funguje jako „pojistný ventil“ proti přebytku DMAPP (substrát pro syntézu isoprenu) u cévnatých rostlin a s tím související nenutnou sekvestrací fosfátu v molekulách DMAPP. Při vzniku isoprenu se totiž uvolňuje pyrofosfát.

2.3. Ochrana před abiotickým stresem

Další možná role isoprenu spočívá v ochraně proti působení ozonu. Loreto a Velikova (2001) experimentálně pozorovali zvýšenou citlivost rostlin na přítomnost ozonu po aplikaci fosmidomycinu, který inhibuje syntézu isoprenu. To se projevilo nadměrným poškozením membrán. Ono pozorování také poukázalo na velmi zvýšené množství H_2O_2 v ozonem stresovaných listech rákosu obecného *Phragmites australis* Cav. s inhibovanou syntézou isoprenu. V nestresované kontrole s inhibovanou syntézou isoprenu však bylo množství H_2O_2 vyšší než v přirozených podmínkách s funkční syntézou isoprenu. Endogenní isopren má tedy antioxidační účinky a v přítomnosti ozonu snižuje působení reaktivních forem kyslíku (ROS) na něm závislých jako například H_2O_2 .

Další hypotézou je, že isopren působí uvnitř listu jako ochrana proti poškození fotosyntetického aparátu krátkodobým tepelným stresem (Sharkey a Singaas 1995), který způsobuje oxidativní stres. Takovým podmínkám jsou běžně vystaveny listy v korunách stromů a v pokusech na *Pueraria montana* var. *Lobata* (Willd.) Ohwi. a *Quercus alba* L. se ukázalo, že listy s funkční syntézou isoprenu se po pomnutí

stresových podmínek vrátí k zcela či téměř původní rychlosti čisté fotosyntézy. Totéž platí pro listy s inhibovanou syntézou isoprenu fosmidomycinem nebo druhy isopren přirozeně neemitující (*Phaseolus vulgaris* L.), kde byl ale v obou případech isopren dodán exogenně (Sharkey, Chen a Yeh 2001). Listy s takto inhibovanou syntézou isoprenu a bez jeho exogenního dodání jeví po pomnutí stresu vysokou teplotou sníženou fotosyntetickou aktivitu, opět měřenou jako rychlost čisté fotosyntézy. (Singsaas a kol. 1997; Sharkey, Chen a Yeh 2001). Již dříve Singsaas a kolektiv (1997) sledovali vztahy mezi působením isoprenu a fotosyntézou zmíněné výše v tomto odstavci, ale v moment působení stresu, nikoliv až po něm. Výsledky v moment působení stresu jsou ve shodě s těmi po jeho působení. Navíc v tomto výzkumu byla fotosyntetická aktivita stanovena nejen na základě míry asimilace CO₂, ale i na fluorescenci chlorofylu. Je vhodné podotknout, že *P. vulgaris* byl odolnější vůči tepelnému stresu bez dodání isoprenu než rostliny isopren přirozeně emitující. To poukazuje na možnost, že fazol využívá jiné mechanismy obrany proti tomuto druhu stresu, jaké jsou vlastní například pouštním rostlinám, které isopren neemitují. Hlavní výhodou obrany proti tepelnému stresu isoprenem by mohla být rychlost účinku s rychlou regulací (Singsaas a kol. 1997).

Pozitivní korelaci mezi emisí isoprenu a mírou fotosyntézy po přechodném stresu působením vysoké teploty potvrdila také Behnke s kolektivem (2007) ve studii na *P. × canescens*, kde byla syntéza isoprenu potlačena pomocí RNAi. Tato korelace byla sledována na mnoha úrovních: u topolu s potlačenou syntézou isoprenu na rozdíl od isopren emitujícího wt se s každým cyklem tepelného stresu snižovala relativní čistá asimilace CO₂ i její regenerace po návratu do nestresových podmínek. Také klesala míra elektronového transportu na fotosystému II. Naopak se zvyšovala disipace energie nefotochemickou cestou.

Novější výzkum poukazuje na vyšší funkčnost membrán tylakoidů při tepelném stresu v rostlinách syntetizujících a emitujících isopren než u rostlin nesyntetizujících isopren, a tudíž i vyšší stabilitu fotochemických reakcí. Tento závěr byl vyvozen na základě pozorování wt rostlin *A. thaliana*, transformanta téhož druhu s exprimovaným genem pro ISPS z rostliny *P. montana* var. *Lobata* a přirozeného emitora isoprenu, platanu východního *Platanus orientalis* L. (Velikova a kol. 2011).

Z informací výše uvedených a s podporou dalších studií lze vyvodit, že možnou funkcí isoprenu je univerzální ochrana membrán a fotosyntetického aparátu před přechodným tepelným, respektive oxidativním stresem na různých úrovních (Vickers a kol. 2009; Murakami a kol. 2000). Zatímco Velikova a kolektiv (2011) navrhuje, že

isopren zajišťuje integritu a funkčnost thylakoidní membrány v krátkodobém stresu vysokou teplotou, dle Vickersové a kolektivu (2009) isopren zabraňuje hromadění H₂O₂, který poškozuje buněčné struktury, avšak není jasné, na jaké úrovni sehrává roli isopren u druhé hypotézy. Obě hypotézy mají podporu ve výsledcích práce Wayové, Ghirardové a kolektivu (2013).

Závislost emisí isoprenu na ozáření listu byla dokázána na rákosu *P. australis*. Vysoká intenzita ozáření byla spojena s prudkým nárůstem emisí isoprenu. Funkce isoprenu spojená s tímto stresem by mohla znovu spočívat v ochraně membrán před poškozením, jako se děje za vysokých teplot (Loreto a kol. 2006; Loreto a Velikova 2001).

2.4. Faktory ovlivňující syntézu isoprenu

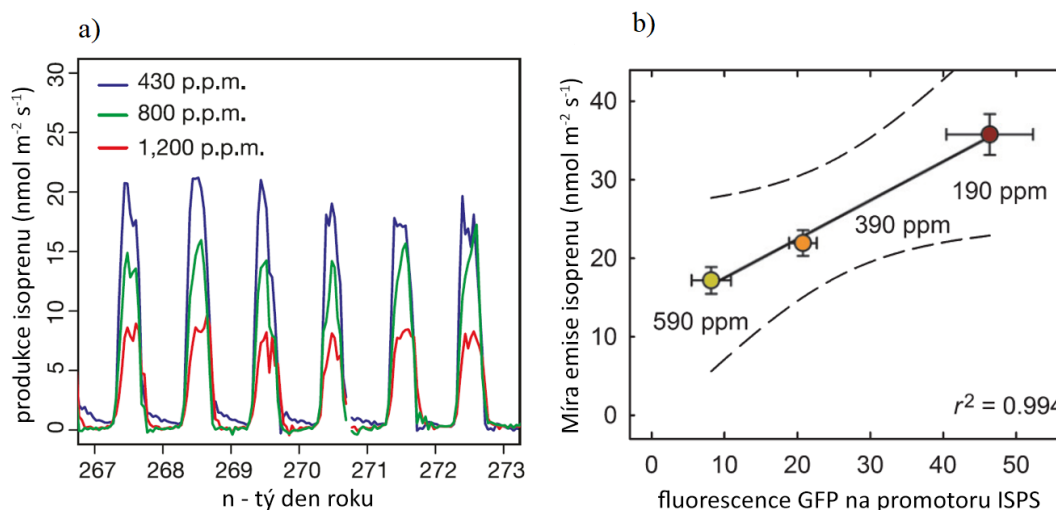
Protože stres vysokou teplotou a vysokou mírou slunečního záření působí přirozeně jen ve dne a syntéza isoprenu není zanedbatelná co do energetických nákladů a spotřeby uhlíku, z ekologického a evolučního hlediska by se dalo čekat, že budou existovat mechanismy regulující syntézu isoprenu. Nejprve Wilkinson a kolektiv (2006) objevil cirkadiánní závislost emisí isoprenu u palmy olejně. Loivamäki a kolektiv (2007) potvrdili tento jev u topolu *P. × canescens*. Cirkadiánní oscilátor, složený z interakcí mezi proteiny a geny CCA1, LHY a TOC1, ovlivňuje syntézu isoprenu na úrovni transkripce genu pro isopren syntázu.

Výše uvedená cirkadiánní regulace emise isoprenu ovšem nesouzní s výsledky jiného výzkumu na topolu *Populus trichocarpa* Torr. & A. Gray, kde se emise isoprenu a exprese ISPS genu jeví jako ultradiánní. Mimo to je zřejmé, že se nejedná pouze o regulaci na základě cirkadiánního oscilátoru, nýbrž i na základě teploty a ozáření (Wiberley a kol. 2009; Loreto a kol. 2006). Navíc by tento rozpor mohl poukazovat na druhovou specifitu odpovědi nebo další faktor regulace syntézy isoprenu, který nebyl v experimentech sledován.

Vliv sucha na emise isoprenu je do jisté míry jiný než vliv sucha na fotosyntézu. Sucho snižuje rychlost čisté fotosyntézy již od počátku působení, ale emise isoprenu se snižují až při extrémním suchu (Sharkey a Loreto 1993). Dokud probíhá za stresu suchem fotosyntéza, byť ve výrazně omezené míře, isopren je syntetizován, avšak z jiných zdrojů než z dráhy MEP. Syntéza isoprenu rostlinami za podmínek se sníženou asimilací CO₂ je

relativně více nákladná než za normálních podmínek, což se dá vyložit jako nepřímý důkaz důležité role isoprenu v dalších stresech rostlin (Brilli a kol. 2007).

Vysvětlení, proč rostliny isopren syntetizují, by mohlo spočívat v koncentraci CO₂ ve vzduchu. Na pokusu s topolem *Populus deltoides* (W. Bartram ex Marshall) se zjistilo, že se snižují emise isoprenu (graf 1 a) i hladina substrátu DMAPP v chloroplastech s rostoucí koncentrací CO₂ (Rosenstiel a kol. 2003). Klesá však i aktivita promotoru *PcISPS*, který je zodpovědný za tvorbu ISPS (graf 1 b). Ve výzkumu na topolu *P. x canescens* se ukázalo, že výhodu v podobě větší míry asimilace CO₂ mají isopren produkující rostliny jen v atmosféře se současnou nebo nižší koncentrací CO₂. V podmínkách se zvýšenou koncentrací CO₂, konkrétně 600 ppm, se míra asimilace mezi isopren emitující rostlinou a rostlinou s inhibovanou syntézou isoprenu pomocí RNAi nelišila. Na základě těchto zjištění byla formulována hypotéza, že v minulých obdobích s výrazně nižší koncentrací CO₂ v atmosféře mohly mít vyšší rostliny produkující isopren kompetiční výhodu, přičemž působil vysoký selekční tlak na tuto vlastnost, která se v přírodě úspěšně zafixovala (Way a kol. 2011; 2013). Ve výsledku totiž v podmínkách s vysokou koncentrací CO₂ výhody z produkce isoprenu, který potlačuje stres, téměř zanikají. Co se týče ochrany proti stresu u rostlin s inhibovanou syntézou isoprenu, tak za podmínek současné nebo nižší koncentrace CO₂ se u nich zvýšila aktivita jiných obranných mechanismů proti stresu na rozdíl od isopren emitujících rostlin (Way a kol. 2013).



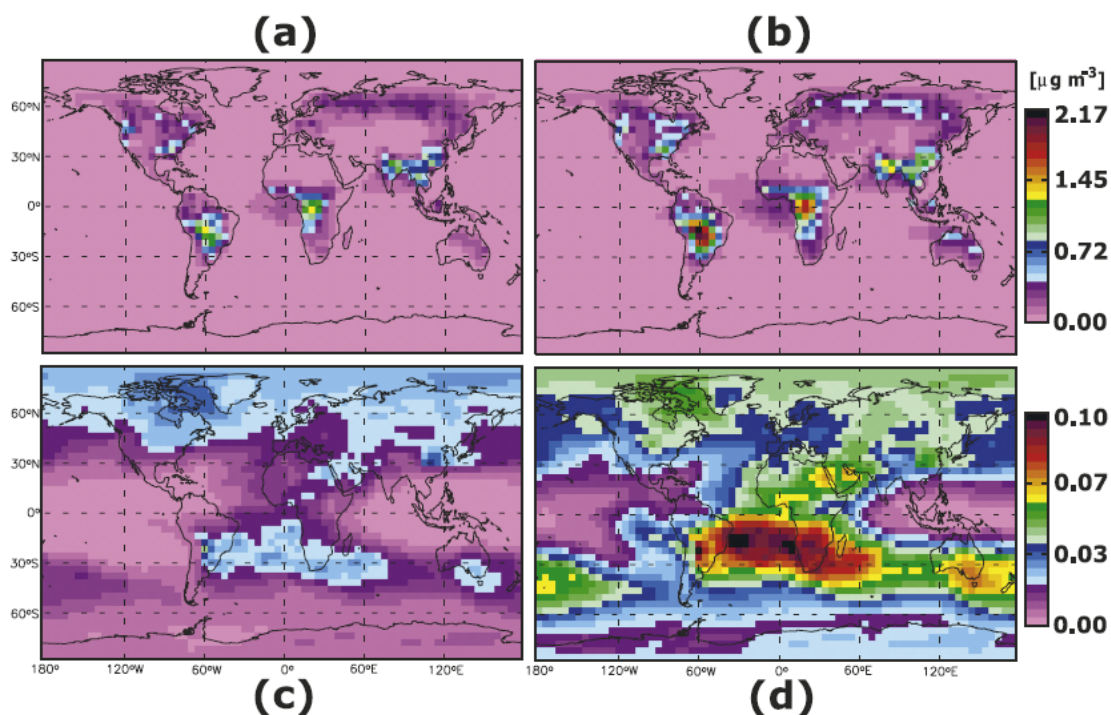
Graf 1 **a)** Závislost čisté produkce isoprenu v uzavřeném ekosystému na koncentraci CO₂ ve vzduchu v čase. Barvy křivek znázorňují uvedené koncentrace CO₂. Experiment probíhal v Arizoně, USA. Převzato a upraveno z Rosenstiel a kol. (2003). **b)** Vztah mezi aktivitou promotoru *PcISPS* (měřeno jako relativní intenzita fluorescence konstruktů *PcISPS::GFP*) a mírou emisí isoprenu z listu za uvedených koncentrací CO₂ (ppm). Převzato a upraveno z Way a kol. (2013).

3. Pěstování palmy olejné ve vztahu k původní krajině a jeho dopady na klima a složení atmosféry

Téma veškerých ekologických dopadů spojených s pěstováním palmy olejné je opět širší než prostor této práce. Hlavním předmětem zájmu této kapitoly jsou emise isoprenu z palmové plantáže ve srovnání s okolní či původní krajinou a ekologické dopady těchto přeměn. Odlišné rostlinné druhy, ba i kultivary a genotypy daných rostlin, totiž produkují různé poměry i různé celkové množství BVOC (Guenther a kol. 2006; Ashworth a kol. 2012).

3.1. Podíl isoprenu při tvorbě SOA a jejich dopady na klima

Isopren reaguje s různými látkami zemské atmosféry. Do začátku druhého tisíciletí se mělo za to, že prekurzory SOA jsou kondenzující oxidační produkty vyšších terpenů než isoprenu (Henze a Seinfeld 2006). Avšak ukázalo se, že i fotooxidační produkty isoprenu se přímo podílejí na tvorbě hygroskopických SOA (Claeys 2004; obr. 5). Ty jednak dávají za vznik mlze s modrým nádechem viditelné z dálky nad emitující oblastí (Went 1960) a za druhé působí jako CCN při tvorbě oblak (Novakov a Penner 1993), čímž přímo zasahují do klimatu. Působení biogenních SOA s vysokou pravděpodobností snižuje radiační bilanci Země (Scott a kol. 2014). Na druhou stranu isopren od určitých koncentračních poměrů zřejmě potlačuje vznik SOA z monoterpenů (Kiendler-Scharr a kol. 2009). Taktéž se zdá, že produkty SOA, které mají původ v isoprenu a α -pinenu, působí negativně na tkáň dýchací soustavy člověka (Baltensperger a kol. 2008).



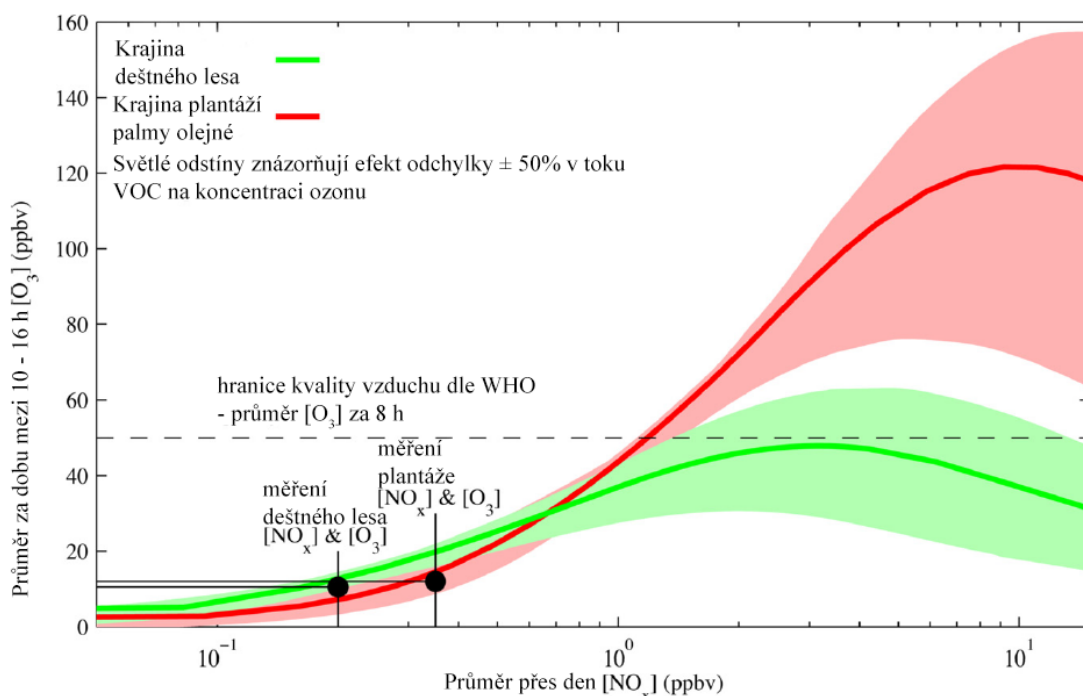
Obr. 5 Průměrné celkové koncentrace SOA v atmosféře za období březen 2001 – únor 2002 (a) při zemském povrchu bez zahrnutí produktů isoprenu; (b) při zemském povrchu se započtenými produkty isoprenu; (c) ve výšce 5,2 km bez zahrnutí produktů isoprenu; (d) ve výšce 5,2 km se započtenými produkty isoprenu. Převzato z Henze a Seinfeld (2006).

3.2. Vliv isoprenu na metan v atmosféře

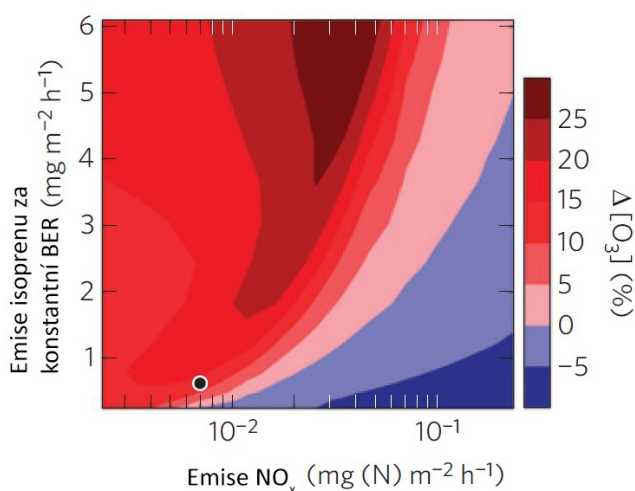
Isopren snadno reaguje s hydroxylovými radikály. Ty jsou také zodpovědné za oxidaci metanu. Vyšší emise isoprenu snižují koncentrace hydroxylových radikálů v atmosféře, a tudíž prodlužují dobu setrvání molekul metanu v atmosféře (Poisson, Kanakidou a Crutzen 2000). Protože je metan silný skleníkový plyn, koncentrace isoprenu má nepřímý efekt na radiální bilanci Země snižováním koncentrace hydroxylových radikálů, tedy následným zvyšováním doby setrvání metanu v atmosféře. Většinovým sinkem metanu v atmosféře je právě jeho oxidace pomocí OH radikálů, jejímž produktem je CO₂ a voda (Lelieveld, Crutzen a Brühl 1993). CO₂ je oproti metanu méně potentní skleníkový plyn, ale déle setrvává v atmosféře (Masson-Delmotte s kol. 2018). Ve výsledku scénář s nejmenším ohřivacím účinkem nastane při časně oxidaci metanu, tedy v prostředí s vysokou koncentrací OH radikálů. To proto, že většina metanu se oxiduje na CO₂ (Lelieveld, Crutzen a Brühl 1993).

3.3. Vztahy mezi isoprenem, troposférickým ozonem a oxidy dusíku

Za působení slunečního záření, relativně vysokých koncentrací BVOC, například isoprenu, a za vlivu rostoucí koncentrace NO_x vzniká posléze z oxidačních produktů isoprenu v atmosféře troposférický ozon (Sillman a He 2002). Neplatí to však zcela bezvýhradně a například velmi vysoké koncentrace NO_x vznik ozonu limitují a naopak za velmi nízkých koncentrací NO_x vzniká ozon téměř nezávisle na koncentracích BVOC (graf 2 a 3). Za podmínek velmi nízké koncentrace NO_x a vysoké koncentrace BVOC dokonce může docházet k celkovému snižování koncentrace ozonu (Sillman 1999). Ozon působí oxidativní stres jak v živočišných, tak i v rostlinných buňkách (Iriti a Faoro 2008). Tedy troposférický ozon má různé škodlivé účinky i na lidské zdraví (Lippmann 1991). Na rostlinách rýže a sóji bylo pozorováno, že se za zvýšené koncentrace troposférického ozonu zmenšuje plocha listů a snižuje rychlost čisté fotosyntézy (Pang, Kobayashi a Zhu 2009; Dermody a kol. 2008). Důsledkem působení ozonu tedy je i snížení míry ukládání uhlíku rostlinami (Rosenkranz a kol. 2015). Kromě toho má troposférický ozon na Zemi ohřívací účinek, protože zachytává odražené dlouhovlnné záření (Wen-Yuan a Hong 2009).



Graf 2 Citlivost koncentrace ozonu na koncentraci oxidů dusíku (NO_x) v mezní vrstvě atmosféry na základě toků isoprenu a monoterpenů z ekosystémů deštného lesa a plantáže palmy olejně. Černě jsou zanesena provedená měření a křivky znázorňují výpočty modelu CiTTyCAT. Převzato a upraveno z Hewitt a kol. (2009).



Graf 3 Změny koncentrace troposférického ozonu v závislosti na koncentraci isoprenu a oxidů dusíku dle modelu CiTTyCAT. Černý bod značí podmínky v bodě měření v původním tropickém lese v oblasti Sabah, Malajsie. BER = normovaná míra emise isoprenu; tj. za podmínek 30°C; fotosynteticky aktivní radiace 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Převzato a upraveno z Hewitt a kol. (2011).

3.3.1. Srovnání ekosystému plantáže palmy olejné s jinými ekosystémy v ohledu vztahů mezi emisemi isoprenu, troposférickým ozonem a oxidy dusíku

V souvislosti s informacemi uvedenými výše v této kapitole nabývá důležitosti studium emisí isoprenu palmou olejnou. Téměř všechna dostupná terénní data o problematice BVOC u palmy olejné pocházejí z projektu OP3 – Danum – 08. Průměrné denní emise isoprenu z palmové plantáže poblíž malajského Sabahu v sérii níže zmíněných studií v rámci projektu OP3 – Danum – 08 byly naměřeny zhruba dvakrát až pětkrát vyšší než z nedalekého původního lesa (Hewitt a kol. 2009; Fowler a kol. 2011; Langford a kol. 2010). Emise palmové plantáže byly měřeny ve výšce 15 metrů nad zemí a emise původního lesa byly měřeny ve výšce 100 metrů nad zemí (Fowler a kol. 2011). Kvalitativní rozdíly emisí BVOC mezi těmito ekosystémy jsou shrnuty v tab. 1. Ačkoliv byly emise isoprenu z palmové plantáže tolikrát vyšší, koncentrace ozonu se mezi těmito oblastmi lišila nepatrně z důvodu nízkých koncentrací NO_x (graf 2). Koncentrace NO_x se může zvýšit například používáním dusíkatých hnojiv (Shepherd, Barzetti a Hastie 1991; Melling, Hatano a Goh 2007) a pesticidů, naopak emise z dopravy mají oproti aplikaci hnojiv a pesticidů menší dopad (Obaideen a kol. 2019). Dalším významným zdrojem NO_x je provoz závodů na zpracování palmového oleje (Hewitt a kol. 2009). Z dat Mellingové, Hatana a Goha (2007) vyplývá, že celkový roční tok NO_x z palmové plantáže o 74 % převyšuje ten z původního tropického lesa. Je tedy zřejmá nutnost udržování takového

hospodaření na palmových plantážích, které minimalizuje produkci NO_x, aby se předešlo znečištění ozonem (Hewitt a kol. 2009; Pyle a kol. 2011; Hewitt a kol. 2011; Ashworth a kol. 2012; graf 2 a 3). Modelace Ashworthové a kolektivu (2012) ukazují i potenciál pro čistý úbytek troposférického ozonu v případě expanze plantáží s palmou olejnou, ovšem za podmínky dlouhodobého omezení místní produkce NO_x. Za stavu v roce 2010 modelace pro jihovýchodní Asii odhaduje nárůst koncentrace troposférického ozonu o 0,2 ppb.

	Podíl celkových emisí z původního lesa [%]	Podíl celkových emisí z palmové plantáže [%]
Isopren	80	84
Monoterpeny	18	< 1
Estragol	< 2	9
Toluen	< 2	7

Tab. 1 Srovnání složení emisí BVOC z původního lesa poblíž Bukit Attur na Borneu a palmové plantáže Sabahmas taktéž na Borneu na základě dat Fowlera a kolektivu (2011).

Navíc výsledky z terénních měření v Sabahu poukazují na důležitou skutečnost, a sice že široce používaný model rozložení vegetace MEGAN řadí palmu olejnou do kategorie plodin, u které uvažuje přibližně osmkrát nižší emise isoprenu, než jakou ukazují terénní data. Místní původní tropický les na základě terénních měření emituje přibližně čtyřikrát méně isoprenu než uvažuje model, což je dáno tím, že model je založen na datech Amazonského lesa, nikoliv Bornejského (Misztal a kol. 2011). Tyto skutečnosti je potřeba brát v zřetel při interpretaci dat z modelu MEGAN v souvislosti s oblastmi pěstování palmy olejné, navíc mimo Amazonii. Proto ve studiích zaměřených na palmu olejnou mimo Amazonii podléhají data v modelu MEGAN parametrizaci a zpřesňování na základě naměřených hodnot (Hewitt a kol. 2010; Misztal a kol. 2011). Studovaná plantáž v Sabahu byla osazena hybridy palmy olejné africké a americké *Elaeis guineensis* x *Elaeis oleifera* (Fowler a kol. 2011). Dosud nebyla publikována studie, ve které by byly měřeny emise isoprenu původních druhů *E. guineensis* a *Elaeis oleifera*.

3.3.2. Palma olejná a LUC v souvislosti s modelacemi BVOC

Na základě modelací změn ve využívání krajiny (land use change – LUC) v oblastech napříč tropy zatím celkově nezpůsobuje takové zvýšení koncentrace

troposférického ozonu, které by bylo rostlinám škodlivé a snižovalo produktivitu (Squire a kol. 2014). Nicméně zároveň autoři v této práci připouštějí, že v případě expanze plantáží palmy olejně toto poškození působením ozonu možné je vzhledem k emisní kapacitě isoprenu u palmy olejně. Tedy pěstováním palmy olejně by mohla být negativně ovlivněna výnosnost jejího samotného pěstování (Rosenkranz a kol. 2015). V terénu toto však dosud pozorováno nebylo.

3.4. Cirkadiánní rytmus emisí isoprenu ekosystémů plantáže palmy olejně a původního tropického lesa

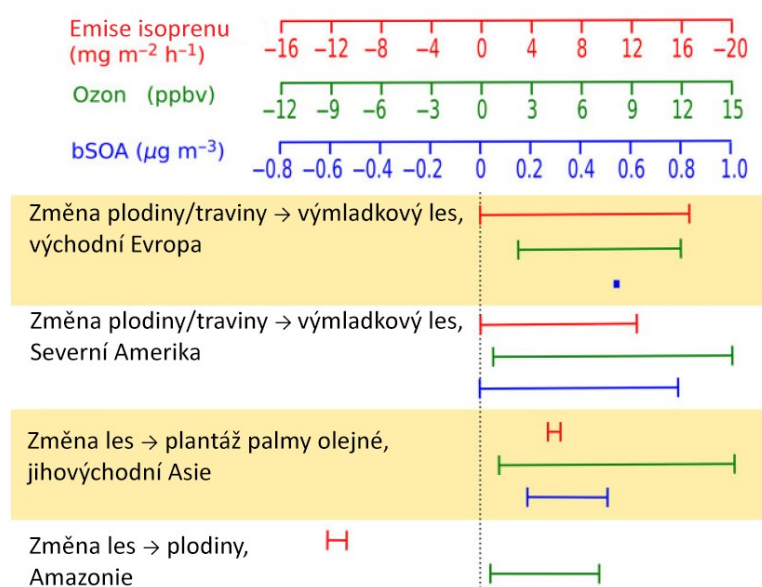
Již dříve zjištěná cirkadiánní regulace emisí isoprenu v laboratorních podmínkách u palmy olejně *E. guineensis* (Wilkinson, Owen, Possell, Hartwell, Gould, Hall, Vickers, a Hewitt 2006) byla potvrzena i v přírodním ekosystému. Navíc byla i pozorována v ekosystému původního deštného lesa, který plantáže palmy olejně často nahrazují. Jelikož do doby tohoto objevu modely s denním rytmem emisí isoprenu nepočítaly, potvrzení platnosti cirkadiánní regulace emisí isoprenu v přírodě snižuje odhady globálních emisí isoprenu (Hewitt a kol. 2011).

3.5. Další dopady pěstování palmy olejně na klima a složení atmosféry

Jedním z meziproductů oxidace isoprenu a dalších BVOC je formaldehyd (Atkinson 1997), který je toxický pro širokou škálu organismů včetně člověka (International Programme on Chemical Safety & World Health Organization 1989). V oblastech na jihu Barmy byly naměřeny výrazně zvýšené koncentrace formaldehydu a jsou připisovány přítomnosti velkého množství plantáží s palmou olejnou (Rana a kol. 2019). Mimo důsledky spojené přímo s isoprenem byla nad plantáží s palmou olejnou pozorována nižší oblačnost, méně srážek a také vyšší teploty ve srovnání s krajinou původního lesa (Fowler a kol. 2011).

4. Vliv vnějších podmínek na syntézu isoprenu v kontextu extenzivního pěstování palmy olejné

Podle fyzikálních a chemických vlastností isoprenu (především těkavosti) (Tingey a kol. 1979; PubChem Database n.d.) a podle souvislostí jeho emisí rostlinami se stresem vysokou teplotou, viz výše, by se dal očekávat globální růst emisí isoprenu v závislosti na změně klimatu. Takovou predikci předkládá například Guenther a kolektiv (2006). Opačný scénář publikoval Squire a kolektiv (2014). Spolu se vzrůstající koncentrací CO₂, a tudíž větší mírou fixace uhlíku rostlinami, by výše uvedené vlastnosti isoprenu vedly k predikci postupného nárůstu globálních ročních emisí isoprenu o 17 % do roku 2095 oproti roku 2000. Nicméně jestliže vezmeme v potaz inhibici syntézy isoprenu zvýšenou koncentrací CO₂ (Rosenstiel a kol. 2003) a také pravděpodobné LUC, při kterých se většinou nahradí druhy s vyšší emisní kapacitou isoprenu druhy s emisní kapacitou nižší (obr. 6 „Změna les → plodiny, Amazonie“), trend se obrátí. Nejčastěji jde právě o změnu z původního tropického lesa na plochu různých plodin. V úplném výsledku pro rok 2095 jsou v této práci globální emise isoprenu predikovány o 55 % nižší než pro rok 2000 (Squire a kol. 2014). Dle retrospektivního modelu se i za dvacáté století globální emise isoprenu snížily o 24 % a tentýž výzkum předpokládá, že trend snižování bude pokračovat (Lathière, Hewitt a Beerling 2010).



Obr. 6 Znázornění rozptylu průměrných změn v uvedených aspektech při příslušných změnách LUC. Biogenní sekundární organické aerosoly (bSOA). Travinami jsou myšleny travnaté ekosystémy. Plodinami jsou myšleny ekosystémy zemědělské půdy využívané k produkci plodin. Pro bSOA v případě LUC „Změna les → plodiny, Amazonie“ nejsou uvedena data. Převzato a upraveno z Rosenkranz a kol. (2015).

Situace s LUC v případě přeměny na palmové plantáže je však v regionálním měřítku v oblasti kultivace palmy olejné úplně jiná, protože plantáže s *Elaeis guineensis* mají vyšší emisní kapacitu isoprenu na jednotku plochy než původní tropický les, který často nahrazuje (Hewitt a kol. 2009; Fowler a kol. 2011; Squire a kol. 2014). Je nutné zdůraznit, že právě rychlá expanze kultivace energetických druhů rostlin, jako je právě palma olejná, topol a vrba, které jsou silnými emitory isoprenu (obr. 6), by mohla v budoucnu trend snižování globálních emisí isoprenu i zvrátit (Lathière, Hewitt a Beerling 2010).

4.1. Vyhodnocování LUC ve vztahu k plantážím s palmou olejnou

K vyhodnocení reálných změn v emisích isoprenu a jevů s nimi spojených je potřeba mít co nejpřesnější data o historických a plánovaných změnách ve využívání krajiny (LUC). Na základě analýz vycházejících z dat Organizace pro výživu a zemědělství Spojených národů (FAO) pravděpodobně 55 % až 59 % plantáží vzniklých mezi lety 1990 a 2005 na území Malajsie bylo původně tropický les. Stejně tak se na základě analýz dat FAO odhaduje, že v Indonésii bylo ve stejném období takto přeměněno nejméně 56 % vzniklých plantáží s palmou olejnou. Zbýlá procenta představují přeměnu ze zemědělské půdy. Pouhá analýza dat FAO má zásadní nedostatek. Data o LUC získává ve formě výkazů vydaných jednotlivými zeměmi. Jelikož FAO neověřuje získaná data například nezávislým DPZ, data mohou být záměrně nebo nezáměrně zkreslená (Koh a Wilcove 2008). Nicméně se výsledky nezávisle provedeného dálkového průzkumu shodují se zmiňovanými výstupy FAO (Stibig a kol. 2007). Na druhou stranu nedostatkem DPZ v souvislosti s problematikou palmy olejné je nízká dostupnost kvalitních satelitních dat z doby před rokem 2000, tedy doby, kdy již probíhala expanze plantáží palmy olejné. Navíc jsou potřebná data z doby před expanzí plantáží s palmou olejnou pro porovnání s těmi aktuálními (Beijma a kol. 2018). V současné době jsou pokroky v DPZ značné, například je již dostupné monitorování povrchu Země v téměř reálném čase pro detekci deforestace (Perbet a kol. 2019). Syntézou mnoha parametrů a spojením spektrálních a radarových dat jsou schopny poloautomatické algoritmy rozeznat plantáže palmy olejné v oblastech jihovýchodní Asie s přesností až 90 % (Sarzynski a kol. 2020).

Plocha osazená plantážemi s palmou olejnou se stále zvětšuje (tab. 2). Nejaktuálnější data FAO jsou z roku 2018 ('FAOSTAT' n.d.). Dále pro srovnání dle

jiného zdroje byl průměr plochy osazený palmou olejnou mezi lety 1998 a 2004 7,2 milionu ha (Leff, Ramankutty a Foley 2004). Určité snížení míry budoucí expanze by se dalo čekat v budoucnu za podmínky šlechtění výnosnějších kultivarů a také kultivarů s kratší mezisklizňovou dobou (Pirker a kol. 2016).

V roce	Plocha pěstování palmy olejně (miliony ha, zaokrouhleno na desetiny)
1970	3,3
1990	6,1
2000	10,4
2010	16,9
2018	18,9

Tab. 2 Plocha, na které byla pěstována palma olejná v daných letech dle dat FAO ('FAOSTAT' n.d.).

5. Výhledy do budoucna

5.1. Budoucí expanze plantáží s palmou olejnou

Možnosti expanze palmových plantáží jsou stále velmi široké a predikce ukazuje, že poptávka po palmovém oleji minimálně do roku 2050 poroste (Corley 2009). Na základě vybraných kritérií (např. podnebné podmínky, vhodnost půdy, vynětí chráněných území a obydlených oblastí, vynětí lesů s více jak 100 tunami nadzemní biomasy na hektar a vynětí oblastí s vysokou biodiverzitou) je na Zemi vhodných dalších 234 milionů ha, avšak pouze 18 % z toho je ve vzdálenosti do dvou hodin transportu do nejbližšího města. Také se neuvažuje kompetice o danou půdu pro jiné účely (Pirker a kol. 2016). Tato data každopádně podtrhují nutnost sledování změn emisí isoprenu rostlinami a jejich globální dopady. Opomenout se ale nesmí ani regionální dopady, protože palmové plantáže v Indonésii a Malajsii tvoří 60 % celkové světové plochy jejího pěstování (Warwick a kol. 2013), čili jsou velmi koncentrované na relativně malých územích.

Pokud akceptujeme široce uznávaný názor, že palmový olej je v dnešní době nepostradatelný, otázkou je, jak zefektivnit produkci palmového oleje a jak ji učinit udržitelnou, nikoliv jestli ho produkovat vůbec (Hansen 2007; Furumo a Aide 2017). Pro zmírnění možných budoucích lokálních dopadů v jihovýchodní Asii by bylo vhodné, aby se kultivace palmy olejně rozptýlila do většího množství vhodných oblastí, například do Střední a Jižní Ameriky. Tam je momentálně rozšířena ve zlomkové míře oproti Indonésii

a Malajsii. Z pohledu LUC jen 6 % stávajících palmových plantáží ve Střední Americe vzniklo na úkor původní dřevnaté vegetace a stejným způsobem vzniklo 30 % palmových plantáží v Jižní Americe (Furumo a Aide 2017).

5.2. Alternativní metody správy plantáží s palmou olejnou

Jedním z možných směrů ve výzkumu řešení klimatických dopadů vlivem emisí BVOC u extenzivně pěstovaných druhů je výzkum geneticky modifikovaných linií (Behnke a kol. 2007). Některé metody používané ve výzkumu fyziologie emisí BVOC by mohly být použitelné k vývoji geneticky modifikovaných linií nesoucích požadované vlastnosti v ohledu emisí BVOC (Behnke a kol. 2007). V takových oblastech plantáží palmy olejné, kde by se přijatelné koncentrace ozonu nedařilo udržovat z důvodu přítomnosti příliš vysokých koncentrací NO_x, by mohly být modifikované linie palmy olejné s potlačenou syntézou isoprenu řešením (Hewitt a kol. 2009). Nicméně dosud nebyl publikován žádný výzkum modifikace emisí isoprenu na rodu *Elaeis*. Navíc s potlačením emisí isoprenu u přirozeně emitujících druhů nejsou vyloučeny další dopady na jejich fyziologii, produktivitu a ekosystém. Viz výše v kapitole 2.1. stromy topolu s potlačenou syntézou isoprenu byly sice méně náchylné k napadení patogenní houbou, na druhou stranu byly také ve větší míře napadeny herbivorní mandelinkou (Behnke a kol. 2012).

Ninkovic a kolektiv (2013) objevil vzájemné mezidruhové vnímání emisí BVOC u nestresovaných rostlin a vnímání následných fyziologických reakcí a navrhnul myšlenku možného budoucího využití těchto vlastností v zemědělství. Na systému složeném z bramboru *Solanum tuberosum* L., česneku *Allium sativum* L. a cibule *Allium cepa* L. a mšice *Myzus persicae* (Sulzer) byla objevena změna emisního profilu BVOC u rostlin bramboru na základě percepce emisí BVOC z rostlin česneku či cibule. V důsledku byly v tomto kombinovaném systému rostliny bramboru méně napadány mšicemi, než když rostly samostatně. Volbou vhodných doprovodných druhů v monokulturách by se mohla snížit celková atraktivita pro herbivory. Pokus o aplikaci obdobného principu na systém s palmou olejnou ovšem dosud také neproběhl.

Závěry

K zhodnocení ekologických dopadů extenzivní kultivace palmy olejné je potřeba zapojit všechny charakteristiky spojené s jejím pěstováním, nejen pouze emise BVOC.

Za účelem ochrany biodiversity je vhodnější využít pro expanzi palmových plantáží již degradovanou krajinu či zemědělskou půdu než původní tropický les (Koh a Wilcove 2008). Na druhou stranu však tento scénář produkuje ve výsledku více isoprenu, než kdyby se plantáž s palmou olejnou vysadila místo původního lesa (obr. 6). Vezmeme-li v úvahu pouze sekvestraci uhlíku do rostlinné biomasy, mohlo by se zdát, že palmová plantáž je ideální cestou. Ačkoliv je průměrná asimilace CO₂ na jednotku plochy na palmové plantáži vyšší než v původním lese nebo v zemědělské krajině (Fowler a kol. 2011), musíme vzít v potaz emise CO₂ spojené s proběhlou LUC (v jihovýchodní Asii proběhla v přibližně 57 % změna z původního lesa na palmovou plantáž (Koh a Wilcove 2008)). Charakteristické degradace rašelinišť, vypalování krajiny a následné požáry uvolňují v dlouhodobém časovém horizontu více CO₂, než plantáže palmy olejné asimilují (Germer a Sauerborn 2008; Fargione a kol. 2008). Na první pohled se může současné hospodaření z pohledu deforestace v Jižní a Střední Americe jevit mnohem lepší než v Malajsii a Indonésii. Nicméně v případě Jižní Ameriky se většina palmových plantáží zakládá místo pastvin a tyto pastviny většinou vznikají právě deforestací na místě původního lesa (de Sy a kol. 2015).

Jelikož palmová plantáž z ekosystémů porovnávaných v této práci emituje výrazně nejvíce isoprenu, je žádoucí směřovat k takové správě palmových plantáží, která minimalizuje negativní ekologické dopady spojené s isoprenem. K minimalizaci nárůstu koncentrací troposférického ozonu je klíčová kontrola nad koncentracemi NO_x. V ekosystému palmové plantáže se ukázalo, že koncentrace NO_x jsou ovlivněny především aplikací hnojiv a pesticidů a také zpracováváním palmového oleje. Jeví se tedy jako vhodnější zpracovávat palmový olej mimo oblast pěstování palmy olejné.

Alternativní cestou by byla minimalizace emisí isoprenu z plantáží s palmou olejnou, nicméně dosud nebyly publikovány žádné práce o pokusech vytvořit kultivary s omezenou syntézou isoprenu. V názorech na úlohu isoprenu ve fyziologických procesech rostlin stále chybí úplná shoda, většina studií se však přiklání k teorii o ochraně membrán před oxidativním stresem například při zvýšené teplotě. Potom v případě teoretické inhibice syntézy isoprenu palmou olejnou je ovšem nutné počítat s následnými fyziologickými dopady a možnými komplikacemi v jejím pěstování v důsledku ztráty

ochrany v podobě isoprenu proti stresu vysokou teplotou, obzvláště v probíhající klimatické změně. V ekosystému plantáže s palmou olejnou jsou i relativně vyšší koncentrace SOA. SOA vzniklé z isoprenu jistě zasahují do klimatu skrz fungování jako kondenzační jádra oblak (CCN) a ve výsledku mají negativní radiační působení na Zemi. Jejich působení jako CCN se v klimatu promítá například v podobě albeda vzniklých oblak a většího množství srážek. Mimo to mohou SOA negativně ovlivňovat lidské zdraví.

Dále se domnívám, že by bylo vhodné sledovat a omezit emise metanu v oblastech kultivace palmy olejné, protože isopren i metan jsou oxidovány hydroxylovými radikály. V oblastech s velkými koncentracemi isoprenu se metan oxiduje později než v oblastech bez isoprenu. V důsledku se tak tedy prodlužuje doba setrvačnosti metanu v atmosféře a prodlužuje se působení jeho skleníkového efektu.

Globálním predikcím a modelům emisí isoprenu, koncentrací ozonu a SOA se ekosystém palmových plantáží vymyká. Proto by byla přínosná komplexní mezioborová studie zaměřená na toto téma ve spojení s daty o plánovaných a možných expanzích palmových plantáží. Názory, zda emise isoprenu v budoucnosti porostou nebo budou klesat, se různí. S ohledem na trend expanze palmových plantáží a s ohledem na klimatickou změnu je žádoucí hledat co nejrealističtější odhady emisí isoprenu za budoucích klimatických podmínek. Isopren působí na klima kromě již zmíněnou tvorbou SOA též skrz změnu oxidační kapacity atmosféry a dále skrze tvorbu troposférického ozonu.

V tématu BVOC palmy olejné ve vztahu ke kvalitě atmosféry, vlivu na klima i v tématu vlivu jejího velkoplošného pěstování na biodiverzitu, na něž se tato práce nezaměřovala, je ještě mnoho prostoru pro další bádání. Přínosem pro téma by byl například pokrok ve studiu oxidační kapacity atmosféry v oblasti tropických lesů (Hewitt a kol. 2010), jelikož ta přímo souvisí s působením BVOC, troposférického ozonu a SOA. Většina dosavadních poznatků se zakládá na výstupech z projektu OP3 – Danum – 08, který probíhal na jedné lokaci. Více dat z různých míst by bylo pro výzkum cenné, avšak recentní studie na toto téma nebyly provedeny nebo publikovány.

Téma velkoplošného pěstování palmy olejné a jeho závažných ekologických dopadů si zaslouží pozornost vědců z různých oborů, ale i veřejnosti. Patří k jednomu ze zásadních problémů antropogenních změn. Tento problém nemůžeme opomíjet v současnosti, neboť nejsme schopni plně odhadnout jeho dopady pro budoucnost tropických lesních ekosystémů a regionálního podnebí.

Seznam použité literatury

- Ashworth, K., G. Folberth, C. N. Hewitt, and O. Wild. 2012. 'Impacts of Near-Future Cultivation of Biofuel Feedstocks on Atmospheric Composition and Local Air Quality'. *Atmospheric Chemistry and Physics* 12 (2): 919–39. <https://doi.org/10.5194/acp-12-919-2012>.
- Atkinson, R. 1997. 'Gas-Phase Tropospheric Chemistry of Volatile Organic Compounds: 1. Alkanes and Alkenes'. *Journal of Physical and Chemical Reference Data* 26 (2): 215–90. <https://doi.org/10.1063/1.556012>.
- Baltensperger, Urs, Josef Dommen, M. Rami Alfarra, Jonathan Duplissy, Kathrin Gaeggeler, Axel Metzger, Maria Cristina Facchini, et al. 2008. 'Combined Determination of the Chemical Composition and of Health Effects of Secondary Organic Aerosols: The POLYSOA Project'. *Journal of Aerosol Medicine and Pulmonary Drug Delivery* 21 (1): 145–54. <https://doi.org/10.1089/jamp.2007.0655>.
- Barnes, Andrew D., Malte Jochum, Steffen Mumme, Noor Farikhah Haneda, Achmad Farajallah, Tri Heru Widarto, and Ulrich Brose. 2014. 'Consequences of Tropical Land Use for Multitrophic Biodiversity and Ecosystem Functioning'. *Nature Communications* 5 (1): 5351. <https://doi.org/10.1038/ncomms6351>.
- Basiron, Yusof. 2007. 'Palm Oil Production through Sustainable Plantations'. *European Journal of Lipid Science and Technology* 109 (4): 289–95. <https://doi.org/10.1002/ejlt.200600223>.
- Behnke, Katja, Barbara Ehltling, Markus Teuber, Martina Bauerfeind, Sandrine Louis, Robert Hänsch, Andrea Polle, Jörg Bohlmann, and Jörg-Peter Schnitzler. 2007. 'Transgenic, Non-Isoprene Emitting Poplars Don't like It Hot'. *The Plant Journal* 51 (3): 485–99. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03157.x>.
- Behnke, Katja, Rüdiger Grote, Nicolas Brüggemann, Ina Zimmer, Guanwu Zhou, Mudawi Elobeid, Dennis Janz, Andrea Polle, and Jörg-Peter Schnitzler. 2012. 'Isoprene Emission-Free Poplars – a Chance to Reduce the Impact from Poplar Plantations on the Atmosphere'. *New Phytologist*, February, 70–82. [https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03979.x@10.1002/\(ISSN\)1469-8137\(CAT\)FeatureIssues\(VI\)Bioenergytrees](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03979.x@10.1002/(ISSN)1469-8137(CAT)FeatureIssues(VI)Bioenergytrees).
- Beijma, Sybrand van, Julia Chatterton, Susan Page, Chris Rawlings, Richard Tiffin, and Henry King. 2018. 'The Challenges of Using Satellite Data Sets to Assess Historical Land Use Change and Associated Greenhouse Gas Emissions: A Case Study of Three Indonesian Provinces'. *Carbon Management* 9 (4): 399–413. <https://doi.org/10.1080/17583004.2018.1511383>.
- Bohlmann, Jörg, Gilbert Meyer-Gauen, and Rodney Croteau. 1998. 'Plant Terpenoid Synthases: Molecular Biology and Phylogenetic Analysis'. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95 (8): 4126–33. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.8.4126>.
- Brandão F., and Schoneveld G. 2015. 'The State of Oil Palm Development in the Brazilian Amazon: Trends, Value Chain Dynamics, and Business Models'. Center for International Forestry Research (CIFOR). <https://doi.org/10.17528/cifor/005861>.
- Brilli, Federico, Csengele Barta, Alessio Fortunati, Manuel Lerdau, Francesco Loreto, and Mauro Centritto. 2007. 'Response of Isoprene Emission and Carbon Metabolism to Drought in White Poplar (*Populus Alba*) Saplings'. *New Phytologist* 175 (2): 244–54. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02094.x>.

- Brilli, Federico, Francesco Loreto, and Ivan Baccelli. 2019. 'Exploiting Plant Volatile Organic Compounds (VOCs) in Agriculture to Improve Sustainable Defense Strategies and Productivity of Crops'. *Frontiers in Plant Science* 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00264>.
- Butler, Rhett A., and William F. Laurance. 2009. 'Is Oil Palm the Next Emerging Threat to the Amazon?' *Tropical Conservation Science* 2 (1): 1–10. <https://doi.org/10.1177/194008290900200102>.
- Carlton, A. G., C. Wiedinmyer, and J. H. Kroll. 2009. 'A Review of Secondary Organic Aerosol (SOA) Formation from Isoprene'. *Atmospheric Chemistry and Physics* 9 (14): 4987–5005. <https://doi.org/10.5194/acp-9-4987-2009>.
- Claeys, M. 2004. 'Formation of Secondary Organic Aerosols Through Photooxidation of Isoprene'. *Science* 303 (5661): 1173–76. <https://doi.org/10.1126/science.1092805>.
- Corley, R. H. V. 2009. 'How Much Palm Oil Do We Need?' *Environmental Science & Policy* 12 (2): 134–39. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2008.10.011>.
- Danielsen, Finn, Hendrien Beukema, Neil D. Burgess, Faizal Parish, Carsten A. Brühl, Paul F. Donald, Daniel Murdiyarso, et al. 2009. 'Biofuel Plantations on Forested Lands: Double Jeopardy for Biodiversity and Climate'. *Conservation Biology* 23 (2): 348–58. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01096.x>.
- De Moraes, Consuelo M., Mark C. Mescher, and James H. Tumlinson. 2001. 'Caterpillar-Induced Nocturnal Plant Volatiles Repel Conspecific Females'. *Nature* 410 (6828): 577–80. <https://doi.org/10.1038/35069058>.
- Dermody, Orla, Stephen P. Long, Kelly McCONNAUGHAY, and Evan H. DeLUCIA. 2008. 'How Do Elevated CO₂ and O₃ Affect the Interception and Utilization of Radiation by a Soybean Canopy?' *Global Change Biology* 14 (3): 556–64. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01502.x>.
- Eubanks, Lisa M., and C. Dale Poulter. 2003. 'Rhodobacter Capsulatus 1-Deoxy-d-Xylulose 5-Phosphate Synthase: Steady-State Kinetics and Substrate Binding'. *Biochemistry* 42 (4): 1140–49. <https://doi.org/10.1021/bi0205303>.
- Fall, Ray, and Russell K. Monson. 1992. 'Isoprene Emission Rate and Intercellular Isoprene Concentration as Influenced by Stomatal Distribution and Conductance'. *Plant Physiology* 100 (2): 987–92. <https://doi.org/10.1104/pp.100.2.987>.
- 'FAOSTAT'. n.d. Accessed 4 June 2020. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>. Nutno ručně zvolit následující: "world+(total)" v kategorii "regions", "area harvested" a "yield" v kategorii "elements", "oil palm fruit" v kategorii "items", požadovaný rok v kategorii "years" a zvolit "show data".
- Fargione, Joseph, Jason Hill, David Tilman, Stephen Polasky, and Peter Hawthorne. 2008. 'Land Clearing and the Biofuel Carbon Debt'. *Science* 319 (5867): 1235–38. <https://doi.org/10.1126/science.1152747>.
- Fowler, David, Eiko Nemitz, Pawel Misztal, Chiara Di Marco, Ute Skiba, James Ryder, Carole Helfter, et al. 2011. 'Effects of Land Use on Surface–Atmosphere Exchanges of Trace Gases and Energy in Borneo: Comparing Fluxes over Oil Palm Plantations and a Rainforest'. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1582): 3196–3209. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0055>.
- Furumo, Paul Richard, and T. Mitchell Aide. 2017. 'Characterizing Commercial Oil Palm Expansion in Latin America: Land Use Change and Trade'. *Environmental Research Letters* 12 (2): 024008. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5892>.

- Germer, J., and J. Sauerborn. 2008. 'Estimation of the Impact of Oil Palm Plantation Establishment on Greenhouse Gas Balance'. *Environment, Development and Sustainability* 10 (6): 697–716. <https://doi.org/10.1007/s10668-006-9080-1>.
- Guenther, A., T. Karl, P. Harley, C. Wiedinmyer, P. I. Palmer, and C. Geron. 2006. 'Estimates of Global Terrestrial Isoprene Emissions Using MEGAN (Model of Emissions of Gases and Aerosols from Nature)'. *Atmospheric Chemistry and Physics* 6 (11): 3181–3210. <https://doi.org/10.5194/acp-6-3181-2006>.
- Hansen, Sune. 2007. 'Feasibility Study of Performing an Life Cycle Assessment on Crude Palm Oil Production in Malaysia (9 Pp)'. *The International Journal of Life Cycle Assessment* 12 (1): 50–58. <https://doi.org/10.1065/lca2005.08.226>.
- Henze, Daven K., and John H. Seinfeld. 2006. 'Global Secondary Organic Aerosol from Isoprene Oxidation'. *Geophysical Research Letters* 33 (9). <https://doi.org/10.1029/2006GL025976>.
- Hewitt, C. N., K. Ashworth, A. Boynard, A. Guenther, B. Langford, A. R. MacKenzie, P. K. Misztal, et al. 2011. 'Ground-Level Ozone Influenced by Circadian Control of Isoprene Emissions'. *Nature Geoscience* 4 (10): 671–74. <https://doi.org/10.1038/ngeo1271>.
- Hewitt, C. N., J. D. Lee, A. R. MacKenzie, M. P. Barkley, N. Carslaw, G. D. Carver, N. A. Chappell, et al. 2010. 'Overview: Oxidant and Particle Photochemical Processes above a South-East Asian Tropical Rainforest (the OP3 Project): Introduction, Rationale, Location Characteristics and Tools'. *Atmospheric Chemistry and Physics* 10 (1): 169–99. <https://doi.org/10.5194/acp-10-169-2010>.
- Hewitt, C. N., A. R. MacKenzie, P. Di Carlo, C. F. Di Marco, J. R. Dorsey, M. Evans, D. Fowler, et al. 2009. 'Nitrogen Management Is Essential to Prevent Tropical Oil Palm Plantations from Causing Ground-Level Ozone Pollution'. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (44): 18447–51. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907541106>.
- Hoffmann, Thorsten, Jay R. Odum, Frank Bowman, Donald Collins, Dieter Klockow, Richard C. Flagan, and John H. Seinfeld. 1997. 'Formation of Organic Aerosols from the Oxidation of Biogenic Hydrocarbons'. *Journal of Atmospheric Chemistry* 26 (2): 189–222. <https://doi.org/10.1023/A:1005734301837>.
- International Programme on Chemical Safety & World Health Organization. 1989. *Formaldehyde - Environmental Health Criteria* 89. <https://wedocs.unep.org/handle/20.500.11822/29405>.
- Iriti, Marcello, and Franco Faoro. 2008. 'Oxidative Stress, the Paradigm of Ozone Toxicity in Plants and Animals'. *Water, Air, and Soil Pollution* 187 (1): 285–301. <https://doi.org/10.1007/s11270-007-9517-7>.
- Kiendler-Scharr, Astrid, Jürgen Wildt, Miikka Dal Maso, Thorsten Hohaus, Einhard Kleist, Thomas F. Mentel, Ralf Tillmann, Ricarda Uerlings, Uli Schurr, and Andreas Wahner. 2009. 'New Particle Formation in Forests Inhibited by Isoprene Emissions'. *Nature* 461 (7262): 381–84. <https://doi.org/10.1038/nature08292>.
- Koh, Lian Pin, and David S. Wilcove. 2008. 'Is Oil Palm Agriculture Really Destroying Tropical Biodiversity?' *Conservation Letters* 1 (2): 60–64. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2008.00011.x>.
- Langford, B., P. K. Misztal, E. Nemitz, B. Davison, C. Helfter, T. A. M. Pugh, A. R. MacKenzie, S. F. Lim, and C. N. Hewitt. 2010. 'Fluxes and Concentrations of Volatile Organic Compounds from a South-East Asian Tropical Rainforest'. *Atmospheric Chemistry and Physics* 10 (17): 8391–8412. <https://doi.org/10.5194/acp-10-8391-2010>.

- Lantz, Alexandra T., Joshua Allman, Sarathi M. Weraduwege, and Thomas D. Sharkey. 2019. 'Isoprene: New Insights into the Control of Emission and Mediation of Stress Tolerance by Gene Expression'. *Plant, Cell & Environment* 42 (10): 2808–26. <https://doi.org/10.1111/pce.13629>.
- Laothawornkitkul, Jullada, Nigel D. Paul, Claudia E. Vickers, Malcolm Possell, Jane E. Taylor, Philip M. Mullineaux, and C. Nicholas Hewitt. 2008. 'Isoprene Emissions Influence Herbivore Feeding Decisions'. *Plant, Cell & Environment* 31 (10): 1410–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01849.x>.
- Laothawornkitkul, Jullada, Jane E. Taylor, Nigel D. Paul, and C. Nicholas Hewitt. 2009. 'Biogenic Volatile Organic Compounds in the Earth System'. *New Phytologist* 183 (1): 27–51. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02859.x>.
- Lathière, J., C. N. Hewitt, and D. J. Beerling. 2010. 'Sensitivity of Isoprene Emissions from the Terrestrial Biosphere to 20th Century Changes in Atmospheric CO₂ Concentration, Climate, and Land Use'. *Global Biogeochemical Cycles* 24 (1). <https://doi.org/10.1029/2009GB003548>.
- Leff, Billie, Navin Ramankutty, and Jonathan A. Foley. 2004. 'Geographic Distribution of Major Crops across the World'. *Global Biogeochemical Cycles* 18 (1). <https://doi.org/10.1029/2003GB002108>.
- Lelieveld, J., P. J. Crutzen, and C. Brühl. 1993. 'Climate Effects of Atmospheric Methane'. *Chemosphere*, Proceedings of the NATO advanced research workshop, 26 (1): 739–68. [https://doi.org/10.1016/0045-6535\(93\)90458-H](https://doi.org/10.1016/0045-6535(93)90458-H).
- Lichtenthaler, Hartmut K. 1999. 'The 1-Deoxy-D-Xylulose-5-Phosphate Pathway of Isoprenoid Biosynthesis in Plants'. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50 (1): 47–65. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.47>.
- Lippmann, Morton. 1991. 'Health Effects of Tropospheric Ozone'. *Environmental Science & Technology* 25 (12): 1954–62. <https://doi.org/10.1021/es00024a001>.
- Loivamäki, M., R. Mumm, M. Dicke, and J.-P. Schnitzler. 2008. 'Isoprene Interferes with the Attraction of Bodyguards by Herbaceous Plants'. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (45): 17430–35. <https://doi.org/10.1073/pnas.0804488105>.
- Loivamäki, Maaria, Sandrine Louis, Gyöngyi Cinege, Ina Zimmer, Robert J. Fischbach, and Jörg-Peter Schnitzler. 2007. 'Circadian Rhythms of Isoprene Biosynthesis in Grey Poplar Leaves'. *Plant Physiology* 143 (1): 540–51. <https://doi.org/10.1104/pp.106.092759>.
- Loreto, Francesco, Csengele Barta, Federico Brilli, and Isabel Nogues. 2006. 'On the Induction of Volatile Organic Compound Emissions by Plants as Consequence of Wounding or Fluctuations of Light and Temperature'. *Plant, Cell & Environment* 29 (9): 1820–28. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01561.x>.
- Loreto, Francesco, and Violeta Velikova. 2001. 'Isoprene Produced by Leaves Protects the Photosynthetic Apparatus against Ozone Damage, Quenches Ozone Products, and Reduces Lipid Peroxidation of Cellular Membranes'. *Plant Physiology* 127 (4): 1781–87. <https://doi.org/10.1104/pp.010497>.
- Luyten, Denis. 2014. *Forest View in Borneo*. Wikimedia Commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:2014_Borneo_Luyten-De-Hauwere-Forest-14.jpg?uselang=cs.
- Lynen, F., B. W. Agranoff, H. Eggerer, U. Henning, and E. M. Möslin. 1959. 'γ,γ-Dimethyl-allyl-pyrophosphat und Geranyl-pyrophosphat, biologische Vorstufen des Squalens Zur Biosynthese der Terpene, VII)'. *Angewandte Chemie* 71 (21): 657–63. <https://doi.org/10.1002/ange.19590712102>.

- Lynen, Feodor. 1967. 'Biosynthetic Pathways from Acetate to Natural Products : Pure and Applied Chemistry'. 1 January 1967. <https://doi.org/10.1351/pac196714010137>.
- Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, et al. 2018. 'IPCC, 2018: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5°C above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty'. *Press*. https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/2/2019/06/SR15_Full_Report_High_Res.pdf.
- McGarvey, D J, and R Croteau. 1995. 'Terpenoid Metabolism.' *The Plant Cell* 7 (7): 1015–26. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1015>.
- Melling, Lulie, Ryusuke Hatano, and Kah Joo Goh. 2007. 'Nitrous Oxide Emissions from Three Ecosystems in Tropical Peatland of Sarawak, Malaysia'. *Soil Science and Plant Nutrition* 53 (6): 792–805. <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2007.00196.x>.
- Misztal, P. K., E. Nemitz, B. Langford, C. F. Di Marco, G. J. Phillips, C. N. Hewitt, A. R. MacKenzie, et al. 2011. 'Direct Ecosystem Fluxes of Volatile Organic Compounds from Oil Palms in South-East Asia'. *Atmospheric Chemistry and Physics* 11 (17): 8995–9017. <https://doi.org/10.5194/acp-11-8995-2011>.
- Murakami, Yuuki, Michito Tsuyama, Yoshichika Kobayashi, Hiroaki Kodama, and Koh Iba. 2000. 'Trienoic Fatty Acids and Plant Tolerance of High Temperature'. *Science* 287 (5452): 476–79. <https://doi.org/10.1126/science.287.5452.476>.
- Niinemets, Ülo, and Russell K. Monson, eds. 2013. *Biology, Controls and Models of Tree Volatile Organic Compound Emissions*. Vol. 5. Tree Physiology. Dordrecht: Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6606-8>.
- Ninkovic, Velemir, Iris Dahlin, Andja Vucetic, Olivera Petrovic-Obradovic, Robert Glinwood, and Ben Webster. 2013. 'Volatile Exchange between Undamaged Plants - a New Mechanism Affecting Insect Orientation in Intercropping'. *PLoS ONE* 8 (7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069431>.
- Novakov, T., and J. E. Penner. 1993. 'Large Contribution of Organic Aerosols to Cloud-Condensation-Nuclei Concentrations'. *Nature* 365 (6449): 823–26. <https://doi.org/10.1038/365823a0>.
- Obaideen, Khaled, Yong Chai Tan, Pow Seng Yap, Muhamad Awang, Abdul Azim Abd Ghani, Vijaya Subramaniam, and Vin Cent Tai. 2019. 'Analysis of the Human Health Damage and Ecosystem Quality Impact of the Palm Oil Plantation Using the Life Cycle Assessment Approach'. In *International Conference on Sustainable Energy and Green Technology 2018*, edited by C. W. Tong, W. ChinTsan, and B. S. L. Huat, 268:UNSP 012036. Bristol: Iop Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/268/1/012036>.
- Pang, Jing, Kazuhiko Kobayashi, and Jianguo Zhu. 2009. 'Yield and Photosynthetic Characteristics of Flag Leaves in Chinese Rice (*Oryza Sativa* L.) Varieties Subjected to Free-Air Release of Ozone'. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 132 (3): 203–11. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.03.012>.
- Parveen, Shahanaz, Md Asif Iqbal, Ishmael Mutanda, Md Harun-Ur- Rashid, Masashi Inafuku, and Hirosuke Oku. 2019. 'Plant Hormone Effects on Isoprene Emission from Tropical Tree in *Ficus Septica*'. *Plant, Cell & Environment* 42 (5): 1715–28. <https://doi.org/10.1111/pce.13513>.

- Perbet, Pauline, Michelle Fortin, Anouk Ville, and Martin Béland. 2019. 'Near Real-Time Deforestation Detection in Malaysia and Indonesia Using Change Vector Analysis with Three Sensors'. *International Journal of Remote Sensing* 40 (19): 7439–58. <https://doi.org/10.1080/01431161.2019.1579390>.
- Pirker, Johannes, Aline Mosnier, Florian Kraxner, Petr Havlík, and Michael Obersteiner. 2016. 'What Are the Limits to Oil Palm Expansion?' *Global Environmental Change* 40 (September): 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2016.06.007>.
- Poisson, Nathalie, Maria Kanakidou, and Paul J. Crutzen. 2000. 'Impact of Non-Methane Hydrocarbons on Tropospheric Chemistry and the Oxidizing Power of the Global Troposphere: 3-Dimensional Modelling Results'. *Journal of Atmospheric Chemistry* 36 (2): 157–230. <https://doi.org/10.1023/A:1006300616544>.
- Poku, Kwasi. 2002. *Small-Scale Palm Oil Processing in Africa*. FAO Agricultural Services Bulletin, 1010-1365 ; 148. FAO. <http://www.fao.org/3/y4355e/y4355e03.htm>.
- PubChem Compound - NCBI. n.d. 'PubChem Compound - NCBI'. PubChem Compounds from Classification for Pchierarchy (Select 1271539) - PubChem Compound - NCBI. Accessed 2 April 2020. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pccompound?DbFrom=pchierarchy&Cmd=Link&Db=pccompound&LinkName=pchierarchy_pccompound&IdsFromResult=1271539.
- PubChem Database. n.d. 'Isoprene'. National Center for Biotechnology Information PubChem Database. Accessed 30 March 2020. <https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/compound/6557>.
- Pyle, J. A., N. J. Warwick, N. R. P. Harris, Mohd Radzi Abas, A. T. Archibald, M. J. Ashfold, K. Ashworth, et al. 2011. 'The Impact of Local Surface Changes in Borneo on Atmospheric Composition at Wider Spatial Scales: Coastal Processes, Land-Use Change and Air Quality'. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1582): 3210–24. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0060>.
- Rana, A. D., S. Parvez, Z. ul-Haq, S. A. Batool, M. N. Chaudhary, K. Mahmood, and S. Tariq. 2019. 'Anthropogenic, Biogenic and Pyrogenic Emission Sources and Atmospheric Formaldehyde (HCHO) and Nitrogen Dioxide (NO₂) Columns Over Different Landuse/Landcovers of South Asia'. *Applied Ecology and Environmental Research* 17 (5): 10989–15. https://doi.org/10.15666/aeer/1705_1098911015.
- Reusch, William. 2019. 'Terpenes'. Chemistry LibreTexts. 2019. [https://chem.libretexts.org/Bookshelves/Organic_Chemistry/Supplemental_Modules_\(Organic_Chemistry\)/Lipids/Properties_and_Classification_of_Lipids/Terpenes](https://chem.libretexts.org/Bookshelves/Organic_Chemistry/Supplemental_Modules_(Organic_Chemistry)/Lipids/Properties_and_Classification_of_Lipids/Terpenes).
- Rosenkranz, Maaria, Thomas A. M. Pugh, Jörg-Peter Schnitzler, and Almut Arneht. 2015. 'Effect of Land-Use Change and Management on Biogenic Volatile Organic Compound Emissions - Selecting Climate-Smart Cultivars: Climate-Smart BVOC Emissions'. *Plant, Cell & Environment* 38 (9): 1896–1912. <https://doi.org/10.1111/pce.12453>.
- Rosenstiel, T. N., A. L. Ebbets, W. C. Khatri, R. Fall, and R. K. Monson. 2004. 'Induction of Poplar Leaf Nitrate Reductase: A Test of Extrachloroplastic Control of Isoprene Emission Rate'. *Plant Biology* 6 (1): 12–21. <https://doi.org/10.1055/s-2003-44722>.
- Rosenstiel, Todd N., Mark J. Potosnak, Kevin L. Griffin, Ray Fall, and Russell K. Monson. 2003. 'Increased CO₂ Uncouples Growth from Isoprene Emission in an

- Agriforest Ecosystem'. *Nature* 421 (6920): 256–59. <https://doi.org/10.1038/nature01312>.
- Ruzicka, L. 1953. 'The Isoprene Rule and the Biogenesis of Terpenic Compounds'. *Experientia* 9 (10): 357–67. <https://doi.org/10.1007/BF02167631>.
- Sarzynski, Thuan, Xingli Giam, Luis Carrasco, and Janice Ser Huay Lee. 2020. 'Combining Radar and Optical Imagery to Map Oil Palm Plantations in Sumatra, Indonesia, Using the Google Earth Engine'. *Remote Sensing* 12 (7): 1220. <https://doi.org/10.3390/rs12071220>.
- Schnee, Christiane, Tobias G. Köllner, Matthias Held, Ted C. J. Turlings, Jonathan Gershenzon, and Jörg Degenhardt. 2006. 'The Products of a Single Maize Sesquiterpene Synthase Form a Volatile Defense Signal That Attracts Natural Enemies of Maize Herbivores'. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (4): 1129–34. <https://doi.org/10.1073/pnas.0508027103>.
- Scott, C. E., A. Rap, D. V. Spracklen, P. M. Forster, K. S. Carslaw, G. W. Mann, K. J. Pringle, et al. 2014. 'The Direct and Indirect Radiative Effects of Biogenic Secondary Organic Aerosol'. Edited by S. Noe. *Atmospheric Chemistry and Physics* 14 (1): 447–70. <http://dx.doi.org/10.5194/acp-14-447-2014>.
- Shafri, Helmi Z. M., Nasrulhapiza Hamdan, and M. Iqbal Saripan. 2011. 'Semi-Automatic Detection and Counting of Oil Palm Trees from High Spatial Resolution Airborne Imagery'. *International Journal of Remote Sensing* 32 (8): 2095–2115. <https://doi.org/10.1080/01431161003662928>.
- Sharkey, Thomas D., Xiuyin Chen, and Sansun Yeh. 2001. 'Isoprene Increases Thermotolerance of Fosmidomycin-Fed Leaves'. *Plant Physiology* 125 (4): 2001–6. <https://doi.org/10.1104/pp.125.4.2001>.
- Sharkey, Thomas D., and Francesco Loreto. 1993. 'Water Stress, Temperature, and Light Effects on the Capacity for Isoprene Emission and Photosynthesis of Kudzu Leaves'. *Oecologia* 95 (3): 328–33. <https://doi.org/10.1007/BF00320984>.
- Sharkey, Thomas D., and Eric L. Singaas. 1995. 'Why Plants Emit Isoprene'. *Nature* 374 (6525): 769–769. <https://doi.org/10.1038/374769a0>.
- Shepherd, M. F., S. Barzetti, and D. R. Hastie. 1991. 'The Production of Atmospheric NO_x and N₂O from a Fertilized Agricultural Soil'. *Atmospheric Environment. Part A. General Topics*, International Conference on the Generation of Oxidants Regional and Global Scales, 25 (9): 1961–69. [https://doi.org/10.1016/0960-1686\(91\)90277-E](https://doi.org/10.1016/0960-1686(91)90277-E).
- Sillman, Sanford. 1999. 'The Relation between Ozone, NO_x and Hydrocarbons in Urban and Polluted Rural Environments'. *Atmospheric Environment* 33 (12): 1821–45. [https://doi.org/10.1016/S1352-2310\(98\)00345-8](https://doi.org/10.1016/S1352-2310(98)00345-8).
- Sillman, Sanford, and Dongyang He. 2002. 'Some Theoretical Results Concerning O₃-NO_x-VOC Chemistry and NO_x-VOC Indicators'. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 107 (D22): ACH 26-1-ACH 26-15. <https://doi.org/10.1029/2001JD001123>.
- Silver, Gary M., and Ray Fall. 1995. 'Characterization of Aspen Isoprene Synthase, an Enzyme Responsible for Leaf Isoprene Emission to the Atmosphere'. *Journal of Biological Chemistry* 270 (22): 13010–16. <https://doi.org/10.1074/jbc.270.22.13010>.
- Singaas, E. L., M. Lerdau, K. Winter, and T. D. Sharkey. 1997. 'Isoprene Increases Thermotolerance of Isoprene-Emitting Species'. *Plant Physiology* 115 (4): 1413–20. <https://doi.org/10.1104/pp.115.4.1413>.
- Squire, O. J., A. T. Archibald, N. L. Abraham, D. J. Beerling, C. N. Hewitt, J. Lathière, R. C. Pike, P. J. Telford, and J. A. Pyle. 2014. 'Influence of Future Climate and

- Cropland Expansion on Isoprene Emissions and Tropospheric Ozone'. *Atmospheric Chemistry and Physics* 14 (2): 1011–24. <https://doi.org/10.5194/acp-14-1011-2014>.
- Stibig, H.-J., A. S. Belward, P. S. Roy, U. Rosalina-Wasrin, S. Agrawal, P. K. Joshi, R. Beuchle, S. Fritz, S. Mubareka, and C. Giri. 2007. 'A Land-Cover Map for South and Southeast Asia Derived from SPOT-VEGETATION Data'. *Journal of Biogeography* 34 (4): 625–37. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01637.x>.
- Sy, V. de, M. Herold, F. Achard, R. Beuchle, J. G. P. W. Clevers, E. Lindquist, and L. V. Verchot. 2015. 'Land Use Patterns and Related Carbon Losses Following Deforestation in South America'. CIFOR. 2015. <http://www.cifor.org/knowledge/publication/5892/>.
- Syed, R. A. 1979. 'Studies on Oil Palm Pollination by Insects'. *Bulletin of Entomological Research* 69 (2): 213–24. <https://doi.org/10.1017/S0007485300017673>.
- Taim, Achmad Rabin from Jakarta, Indonesia. 2008. *Oil Palm Plantation in Cigudeg*. Wikimedia Commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Oil_palm_plantation_in_Cigudeg-01.jpg.
- Tingey, David T., Marybeth Manning, Louis C. Grothaus, and Walter F. Burns. 1979. 'The Influence of Light and Temperature on Isoprene Emission Rates from Live Oak'. *Physiologia Plantarum* 47 (2): 112–18. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1979.tb03200.x>.
- Velikova, Violeta, Zsuzsanna Várkonyi, Milán Szabó, Liliana Maslenkova, Isabel Nogues, László Kovács, Violeta Peeva, et al. 2011. 'Increased Thermostability of Thylakoid Membranes in Isoprene-Emitting Leaves Probed with Three Biophysical Techniques'. *Plant Physiology* 157 (2): 905–16. <https://doi.org/10.1104/pp.111.182519>.
- Vickers, Claudia E., Malcolm Possell, Cristian I. Cojocariu, Violeta B. Velikova, Jullada Laothawornkitkul, Annette Ryan, Philip M. Mullineaux, and C. Nicholas Hewitt. 2009. 'Isoprene Synthesis Protects Transgenic Tobacco Plants from Oxidative Stress'. *Plant, Cell & Environment* 32 (5): 520–31. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01946.x>.
- Warwick, N. J., A. T. Archibald, K. Ashworth, J. Dorsey, P. M. Edwards, D. E. Heard, B. Langford, et al. 2013. 'A Global Model Study of the Impact of Land-Use Change in Borneo on Atmospheric Composition'. *Atmospheric Chemistry and Physics* 13 (18): 9183–94. <https://doi.org/10.5194/acp-13-9183-2013>.
- Way, Danielle A., Andrea Ghirardo, Basem Kanawati, Jürgen Esperschütz, Russell K. Monson, Robert B. Jackson, Philippe Schmitt-Kopplin, and Jörg-Peter Schnitzler. 2013. 'Increasing Atmospheric CO₂ Reduces Metabolic and Physiological Differences between Isoprene- and Non-Isoprene-Emitting Poplars'. *New Phytologist* 200 (2): 534–46. <https://doi.org/10.1111/nph.12391>.
- Way, Danielle A., Jörg-Peter Schnitzler, Russell K. Monson, and Robert B. Jackson. 2011. 'Enhanced Isoprene-Related Tolerance of Heat- and Light-Stressed Photosynthesis at Low, but Not High, CO₂ Concentrations'. *Oecologia* 166 (1): 273–82. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1947-7>.
- Went, F. W. 1960. 'Blue Hazes in the Atmosphere'. *Nature* 187 (4738): 641–43. <https://doi.org/10.1038/187641a0>.
- Wen-Yuan, Chang, and Liao Hong. 2009. 'Anthropogenic Direct Radiative Forcing of Tropospheric Ozone and Aerosols from 1850 to 2000 Estimated with IPCC AR5 Emissions Inventories'. *Atmospheric and Oceanic Science Letters* 2 (4): 201–7. <https://doi.org/10.1080/16742834.2009.11446804>.

- Wiberley, Amy E., Autumn R. Donohue, Maiken M. Westphal, and Thomas D. Sharkey. 2009. 'Regulation of Isoprene Emission from Poplar Leaves throughout a Day'. *Plant, Cell & Environment* 32 (7): 939–47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01980.x>.
- Wilkinson, Michael J., Susan M. Owen, Malcolm Possell, James Hartwell, Peter Gould, Anthony Hall, Claudia Vickers, and C. Nicholas Hewitt. 2006. 'Circadian Control of Isoprene Emissions from Oil Palm (*Elaeis Guineensis*)'. *The Plant Journal* 47 (6): 960–68. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02847.x>.
- Wilkinson, Michael J., Susan M. Owen, Malcolm Possell, James Hartwell, Peter Gould, Anthony Hall, Claudia Vickers, and C. Nicholas Hewitt. 2006. 'Circadian Control of Isoprene Emissions from Oil Palm (*Elaeis Guineensis*)'. *The Plant Journal* 47 (6): 960–68. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02847.x>.
- Wunderlin, R. P., B. F. Hansen, A. R. Franck, and F. B. Essig. 2020. 'Elaeis Guineensis - Species Details'. Atlas of Florida Plants. 2020. <http://florida.plantatlas.usf.edu/plant.aspx?id=144>.
- Zimmer, Yelto. 2010. 'Competitiveness of Rapeseed, Soybeans and Palm Oil'. *Journal of Oilseed Brassica*, 84–90. <https://www.ufop.de/files/6313/9290/2452/M-competitiveness-YZ-2010.pdf>

n.d. – nebylo uvedeno datum publikace