

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI



**Ivan Pyšek**

Vede zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub> k rychlejšímu růstu rostlin napříč biomy?

Is CO<sub>2</sub> fertilization responsible for plant growth enhancement across different biomes?

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Irena Šimová, Ph.D.

Praha, 2020

**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, 2.6. 2020

.....

Ivan Pyšek

## **Poděkování**

Velké poděkování patří mé školitelce Mgr. Ireně Šimové, Ph.D. za nesmírnou trpělivost a ochotu, kterou mi v průběhu zpracování bakalářské práce věnovala. Dále bych rád poděkoval mým nejbližším, kteří mě v průběhu psaní podporovali.

## **Abstrakt**

Produkce rostlinné biomasy závisí na abiotických a biotických faktorech, tyto faktory se liší napříč biomy. Jedním z abiotických faktorů je koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře, jejíž vývoj je intenzivně sledován. V současné době probíhají klimatické změny, které zahrnují především globální oteplování a příčinou těchto změn je převážně antropogenní činnost (spalování fosilních paliv a následné navyšování koncentrace skleníkových plynů oxidu uhličitého, metanu atd.). Vlivem zvýšené koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře může docházet k navýšení nárůstu rostlinné biomasy, fotosyntetické aktivity, snižování stomatální vodivosti a míry transpirace a má tedy globálně pozitivní dopad na rostliny.

Metoda FACE umožňuje sledování reakcí rostlin na zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého v atmosféře v přirozeném prostředí. Reakce rostlin na zvyšování koncentrace oxidu uhličitého je ovlivněna biotickými a abiotickými faktory, které se mění napříč biomy a také druhem metabolismu rostlin (C3 a C4 metabolismus). Rostliny s C3 metabolismem vystavené zvýšené koncentraci oxidu uhličitého reagují okamžitě, ale postupem času dochází k aklimatizaci, kdy se reakce na zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého snižuje. Naopak rostliny s C4 metabolismem reagují se zpožděním, ale nedochází zde k tak vysoké míře aklimatizace.

**Klíčová slova:** CO<sub>2</sub>, produkce rostlinné biomasy, experimenty, biomy, C3 a C4 rostliny

## **Abstract**

Production of plant biomass depends on abiotic and biotic factors, these factors vary across biomes. Concentration of carbon dioxide in the atmosphere is one of the abiotic factors. The effect of this factor on plant is intensively studied. Current climate changes includes global warming, that is influenced mainly by anthropogenic activity (burning fossil fuels and the consequent increase in the concentration of greenhouse gases: carbon dioxide, methane etc.). Due to the increased concentration of carbon dioxide in the atmosphere, plants likely increase their growth, photosynthetic activity, decrease their stomatal conductance and the rate of transpiration. Increasing concentration of CO<sub>2</sub> can thus have a positive impact on plants.

The FACE method monitors plant reactions to enhanced concentrations of carbon dioxide in the atmosphere in natural environment. The response of plants to increasing concentration of carbon dioxide is influenced by biotic and abiotic factors, which vary across biomes, and also by the type of plant metabolism (C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> metabolism). Plants with C<sub>3</sub> metabolism react to increased concentrations of carbon dioxide immediately, but this response is diminished as they acclimatize over the years. In contrast, plants with C<sub>4</sub> metabolism react with a delay, but there is not such a high degree of acclimatization.

**Key words:** CO<sub>2</sub>, biomass production, biomes, C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants

## Obsah

1	Úvod .....	8
2	Globálně zvyšující se trend vegetace „greening“ .....	9
3	Vliv faktorů prostředí ovlivňujících růst rostlin .....	10
3.1	Oxid uhličitý.....	11
4	Reakce rostlin na zvýšení koncentrace oxidu uhličitého .....	12
5	Rostliny s C3 a C4 metabolismem .....	12
6	Experimenty používané pro sledování reakcí rostlin na obohacení atmosféry CO <sub>2</sub> .....	15
6.1	Metoda SPAR.....	15
6.2	Metoda Open top chamber .....	15
6.3	Metoda FACE.....	16
7	Reakce rostlin v experimentech FACE v jednotlivých biomech .....	17
7.1	Experiment FACE v poušti .....	17
7.2	Experimenty FACE v mírném pásu.....	19
7.2.1	Step- Experiment BoiCON .....	19
7.2.2	Smíšené lesy – experiment Swiss Canopy Crane .....	20
7.2.3	Smíšené lesy – experiment Aspen FACE .....	21
7.2.4	Smíšené lesy – experiment Duke FACE .....	21
7.2.5	Smíšené lesy – experiment ORNL FACE .....	21
7.2.6	Smíšené lesy – experiment Bangor FACE .....	22
7.3	Horské jehličnaté lesy – experiment FACE.....	23
7.4	Experimenty FACE v subtropickém pásu.....	23
7.4.1	Tvrdolesy – experiment CSIR-NBRI.....	23
7.4.2	Tvrdolesy – experiment EucFace .....	24
8	Závěr.....	25
9	Seznam použité literatury .....	27

## **Seznam použitých zkratek:**

aCO<sub>2</sub> – (ambient CO<sub>2</sub>) koncentrace oxidu uhličitého v okolním prostředí

CO<sub>2</sub> – oxid uhličitý

C3 – Calvinův cyklus, u C3 rostlin není oddělena fixace a asimilace uhlíku

C4 – Hatch-Slackův cyklus, u C4 rostlin je místně oddělena fixace a asimilace uhlíku

eCO<sub>2</sub> – (enhanced CO<sub>2</sub>) zvýšená koncentrace oxidu uhličitého

FACE – free air carbon dioxide enrichment (název experimentu)

LAI- (leaf area index) index listové plochy

OTC – open top chamber (název experimentu)

Ppm – jednotka udávající počet částic na milion

Ppb – jednotka udávající počet částic na bilion

RubisCO – Ribulosa 1-5 bisfosfát karboxyláza-oxygenáza

SPAR – soil plant atmosphere research (název experimentu)

# 1 Úvod

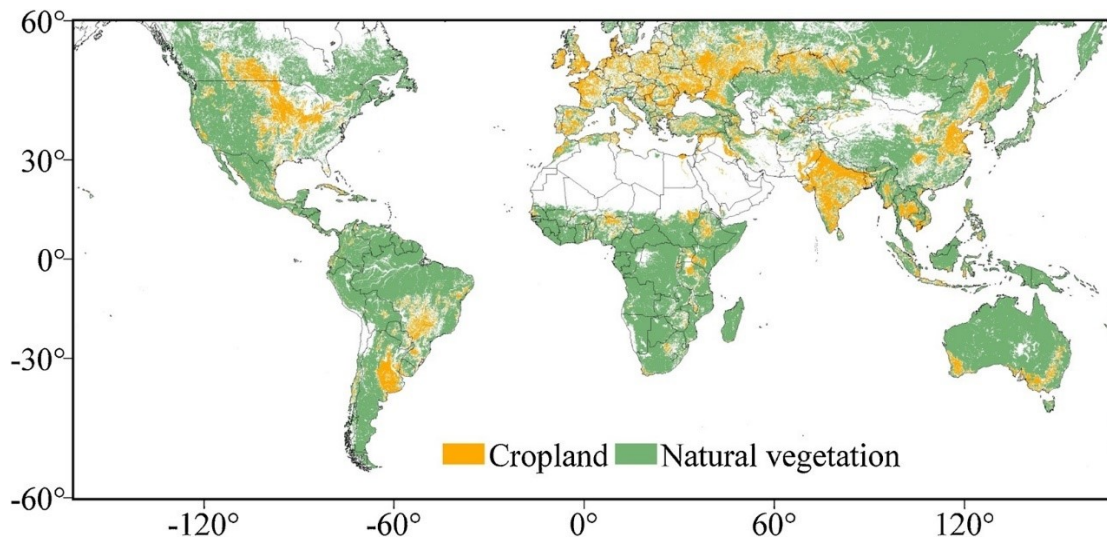
Rostliny, na rozdíl od živočichů, jsou přisedlé organismy a nemohou tedy opustit nevýhodné stanoviště. Během evoluce se rostliny dokázaly rozšířit po celém světě a adaptovat se i na nejextrémnější podmínky. Pokud dojde k příliš rychlé změně klimatu, nastává problém, protože rostlina nedostane dostatek času na adaptaci. Od začátku období industrializace se neustále navyšují hodnoty koncentrace skleníkových plynů, tedy oxidu uhličitého, metanu a vodní páry. Koncentrace oxidu uhličitého v ovzduší se zvýšila z 280 ppm (Houghton et al., 2001) na hodnotu přes 400 ppm. Koncentrace CO<sub>2</sub> se zvyšuje díky antropogenní činnosti, například spalováním fosilních paliv, vypalováním lesů, výrobou cementu a intenzivním zemědělstvím ([www.esrl.noaa.gov](http://www.esrl.noaa.gov)). Dalším skleníkovým plynem je methan. Ačkoli se jeho koncentrace v atmosféře za posledních 800 000 let pohybovala v rozmezí 350 – 800 ppb (Loulergue et al., 2008), aktuální koncentrace metanu překročila hranici 1800 ppb ([www.methanelevels.org](http://www.methanelevels.org)). Díky působení skleníkových plynů dochází ke stupňovému oteplování planety a výrazné změně klimatu na Zemi (Allen et al., 2018). Oxid uhličitý je zdrojem uhlíku, díky kterému rostlina v Calvinově cyklu vytváří glukózu, jež je hlavní stavební a zásobní podjednotkou rostlin (Lorimer a Andrews, 1981). Rostliny by mohly reagovat na zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého pozitivně, konkrétně na jejich růst a fyziologické funkce (Makino a Mae, 1999; Rogers et al., 1992). Zvýšená koncentrace oxidu uhličitého může být pro rostliny prospěšná za předpokladu, že není ovlivněna abiotickými faktory, tj. voda, sluneční záření, dusík, fosfor, síra, vápník, draslík a další stopové prvky (Newingham et al., 2013; Ellsworth et al., 2017).

V této bakalářské práci se zabývám vlivem zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na rostliny napříč biomy. Jednotlivé biomy se liší především délkou vegetační sezóny a ostatními abiotickými faktory, které mají vliv na produkci biomasy. V mé práci proto mapuji experimenty prováděné v různých biomech a zaměřuji se na rozdílnou reakci rostlin na zvýšenou koncentraci CO<sub>2</sub> v atmosféře. Od devadesátých let minulého století probíhá mnoho studií, které se zabývají zvýšenou koncentrací oxidu uhličitého (Ceulemans a Mousseau, 1994; Gunderson a Wullschleger, 1994; Drake et al., 1997; Saxe et al., 1998; Wand et al., 1999), protože je očekávána pozitivní reakce rostlin, tedy zvýšení fotosyntetické aktivity a zároveň přibývání nadzemní a podzemní biomasy. Rostlina by měla vykazovat díky zvýšené koncentraci CO<sub>2</sub> nižší stomatální vodivost a měla by lépe hospodařit s vodou. Experimenty, které mají tyto teorie podpořit, se ale často zaměřují pouze na zemědělské plodiny, kterým jsou uměle dodávány živiny a voda. Tato práce je zaměřena na experimenty, které sledují reakci rostlin za použití metody FACE v přirozených podmínkách a na porovnání těchto reakcí u rostlin s C<sub>3</sub> a C<sub>4</sub> metabolismem. Tato práce by měla lépe přiblížit, jak se budou rostliny chovat v následujících letech při zachování současného trendu navyšování koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře.



## 2 Globálně zvyšující se trend vegetace „greening“

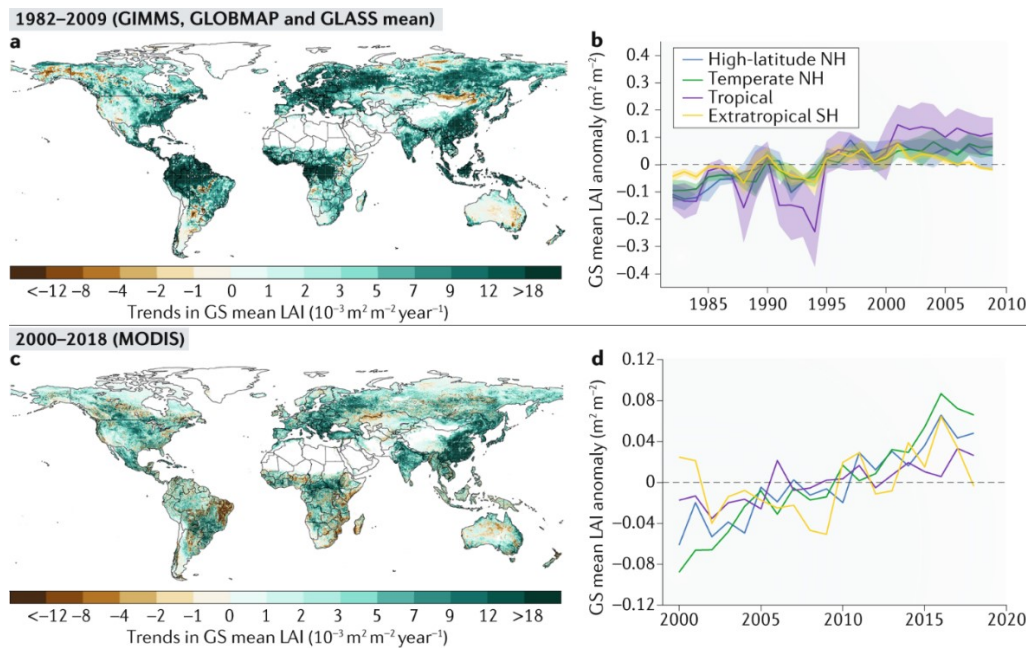
Globální vegetace je tvořena celkovou rostoucí flórou na zemi. Globální vegetace je čím dál více ovlivňována lidskou činností (záměrné vypalování a kácení lesů, odvodňování krajiny) a původní flora je nahrazena zemědělskými plodinami (Obr.1) nebo pastvinami pro dobytek (Geldmann et al., 2014). Díky intenzivnímu zemědělství se celosvětově zvyšuje množství dusíku v půdě, který dále ovlivňuje růst biomasy (Bobbink et al., 1988).



Obr.1 Světové rozmístění globální vegetace.

Model rozlišuje globální vegetaci na zemědělské plodiny a přirozenou vegetaci. Na obrázku jsou oranžovou barvou vyznačeny celosvětové oblasti, kde jsou pěstovány zemědělské plodiny. Zelenou barvou je vyznačena přirozená vegetace (lesy, louky, pastviny, atd.) (Gao et al., 2019).

Od roku 1981 bylo pomocí satelitních snímků umožněno sledování globálního vývoje vegetace (Fung et al., 1987; Myneni et al., 1997). Tato metoda se vyhodnocuje díky spektrometru (přístroj mapující pokryv země podle vysílaného světelného spektra a míry odrazivosti vegetace), který podle stupně odrazivosti vegetace určí index listové plochy (LAI) tj. podíl celkové listové plochy a plochy pozemku. Podle prostupnosti spektrálních vln může být vypočítána i fotosyntetická aktivita a nárůst biomasy. Od roku 1981 byl pozorován pozitivní trend růstu vegetace, tzv. „greening“ (Obr. 2), nejdříve na severní polokouli (Zhou et al., 2001; Ju a Masek, 2016) a poté na celém světě (Goetz et al., 2005; Zhu et al., 2016).



Obr.2: Modely změn indexu listové plochy za 36-ti leté období 1982-2009 a 2000-2018.

Na obrázcích jsou patrné vzestupné trendy změn indexu listové plochy. U grafů b a d jsou navíc rozdělena data podle zeměpisné šířky. Modrá barva představuje severní šířku severní polokoule (50–90 °N), zelená představuje mírné pásmo severní polokoule (25–50 °N), fialová představuje tropickou zónu (25 °N–25 °S) a žlutá představuje extratropickou jižní polokouli (90–25 °S) (Piao et al., 2020).

Tento pozitivní trend růstu vegetace je podle ekosystémového modelu nejvíce ovlivněn zvýšenou koncentrací oxidu uhličitého v atmosféře, který působí přímo na fyziologické funkce rostlin (Allen a Tett, 1999; Zhu et al., 2016). Díky zvýšené koncentraci oxidu uhličitého a jiných skleníkových plynů dochází ke stupňovému oteplení Země. Důsledkem toho bylo na severní polokouli sledováno prodlužování vegetačního období, které způsobilo zvýšený nárůst biomasy (MacCracken a Luther, 1985; Goetz et al., 2005). Z porovnání obrázků (Obr. 1 a 2) jsou patrné vzestupné trendy růstu vegetace u zemědělsky obdělávané krajiny, která je dotována živinami, zejména dusíkem.

### 3 Vliv faktorů prostředí ovlivňujících růst rostlin

Rostliny potřebují k optimálnímu růstu teplo, vlhko, světlo a živiny. Rostliny jsou limitovány celou řadou biotických a abiotických faktorů. Biotické faktory souvisí s živými organismy, herbivory, parazity, mutualisty, abiotické faktory (voda, sluneční záření, teplota vzduchu, dusík, vápník, fosfor, síra, draslík, a další stopové prvky) naopak nesouvisí s živými organismy. Každé prostředí je limitováno něčím jiným a rostliny se musely na tyto podmínky adaptovat (Sultan, 1995).

Při nedostatku vody nebo živin reaguje rostlina změnou směru růstu kořenového systému, aby se zvýšila šance najít limitační zdroj (Bechtold a Field, 2018). Pokud se podmínky nezlepší, rostlina reaguje pozastaveným růstem, snížením stomatální vodivosti a transpiračního cyklu a tím i fotosyntetické aktivity (Lawlor, 2002). Tyto reakce mohou vést k následnému úhynu rostliny. Optimální kořenový systém je nezbytný ke správné produktivitě rostlin (Bechtold a Field, 2018).

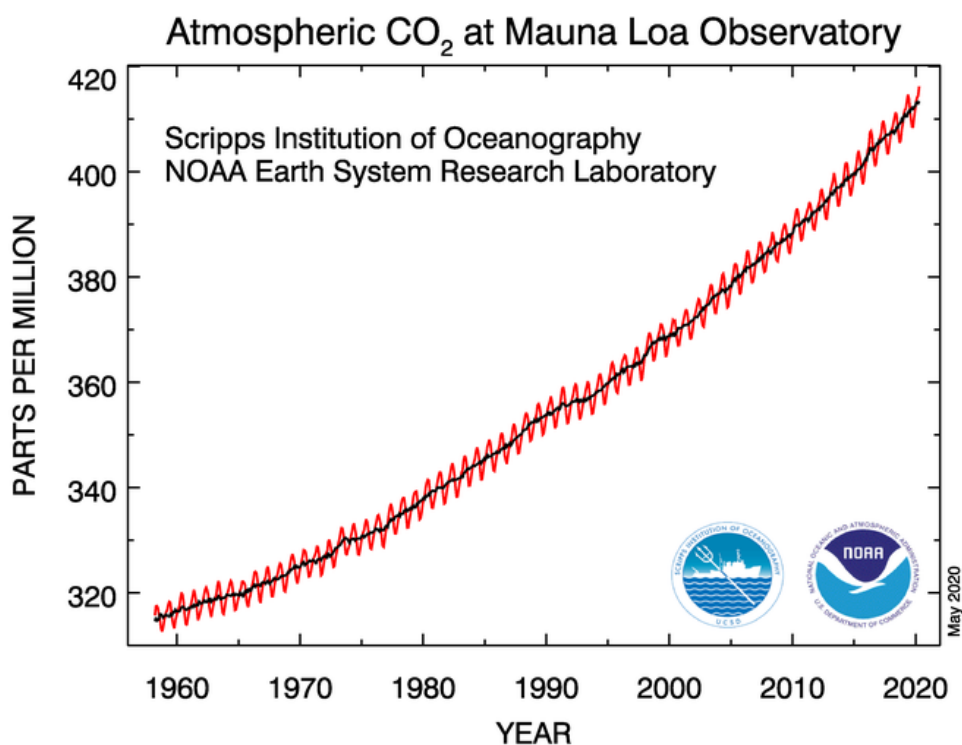
Nedostatek vody můžeme nejčastěji sledovat v aridních a semiaridních oblastech, kde mají rostliny velmi malý přírůstek biomasy. Dalším prostředím, které je limitováno množstvím živin, je území, kde dochází často ke splavování velkého množství vody, tj. ledovcové údolí, horská koryta řek, deštný prales, rašeliniště.

Sluneční záření a teplota vzduchu ovlivňují fotosyntetickou aktivitu. Sluneční záření o konkrétní vlnové délce je absorbováno listovou plochou rostliny, tím rostlina získává energii, která je nezastupitelným zdrojem pro fotosyntézu rostlin. Optimální teplota pro fotosyntézu je pro každou rostlinu jiná a závisí na prostředí, na které je rostlina adaptována (Wit, 1965; Berry a Bjorkman, 1980).

Dalším z faktorů ovlivňujících růst rostlin je koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře (Wittwer a Robb, 1964). Oxid uhličitý je pro rostlinu esenciálním zdrojem uhlíku. Koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře se v rámci historie Země výrazně měnila.

### **3.1 Oxid uhličitý**

Před půl miliardou let byla v atmosféře dvakrát vyšší koncentrace oxidu uhličitého než dnes. Poté bylo velké množství oxidu uhličitého absorbováno do fosilních paliv (Sage, 2004). V historii Země byla křivka snižování a navyšování koncentrace oxidu uhličitého normálním jevem v období glaciálu a interglaciálu. Během vrcholných glaciálních období byla koncentrace atmosférického CO<sub>2</sub> o 80-100 ppm nižší než během vrcholných interglaciálních období (Sigman a Boyle, 2000). Podle ledovcového měření (Petit et al., 1999) se za posledních 400 tisíc let pohybovala koncentrace oxidu uhličitého v rozmezí 180-280 ppm. Zlomovým obdobím byla industrializace. Lidé čím dál více využívali fosilní paliva. Spalováním fosilních paliv za rok 2019 uniklo do atmosféry skoro 37 miliard tun oxidu uhličitého (Jackson et al., 2019) a výsledky měření z dubna 2020 ukázaly hodnoty 416 ppm koncentrace oxidu uhličitého (Obr. 3) ([www.esrl.noaa.gov](http://www.esrl.noaa.gov)). Oxid uhličitý je takzvaným skleníkovým plynem a jeho koncentrací je ovlivňováno globální klima. Oxid uhličitý spolu s dalšími skleníkovými plyny ovlivňuje klima stupňovým oteplením (Allen et al., 2018) a díky tomu se, mimo jiné, v chladnějších oblastech prodlužuje vegetační období (MacCracken a Luther, 1985; Goetz et al., 2005). Zvýšená koncentrace oxidu uhličitého působí také přímo na rostlinu, tím, že může pozitivně ovlivňovat fyziologické funkce rostliny, protože oxid uhličitý je pro rostlinu přirozeným zdrojem uhlíku (Makino a Mae, 1999; Rogers et al., 1992).



Obr.3: Výsledky z observatoře Mauna Loa.

Nejdelší záznam přímých měření rostoucí tendence koncentrace oxidu uhličitého v ovzduší od roku 1958 ([www.esrl.noaa.gov](http://www.esrl.noaa.gov)).

#### 4 Reakce rostlin na zvýšení koncentrace oxidu uhličitého

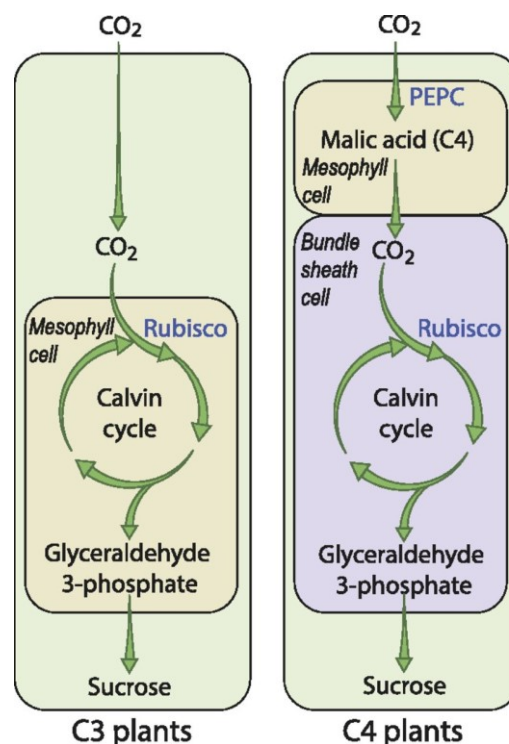
Ceulemans a Mousseau, (1994); Gunderson a Wullschleger, (1994); Drake et al., (1997); Saxe et al., (1998); Wand et al., (1999) se ve svých studiích zabývali reakcemi rostlin na zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého. Tyto studie byly provedeny v uzavřeném kontrolovaném prostředí ve sklenících nebo v růstových komorách, kde bylo zaznamenáváno zvýšení účinnosti fotosyntézy, snížení stomatální vodivosti a transpirace. V rámci těchto experimentů se projevilo výrazné zvýšení produkce nadzemní i podzemní biomasy. V reakcích na suché prostředí dokázaly rostliny využívat lépe vodu. V prostředí s neúrodnou půdou rostliny reagovaly zvýšeným růstem jemných kořenů. Z těchto experimentů vyvstaly základní znalosti o fyziologické reakci rostliny na zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého. Nicméně experimenty prováděné v uzavřených prostorech nemohou nahradit přirozené podmínky. Rostlina v uzavřených prostorech bude vždy něčím omezoována (podzemní nebo nadzemní prostor, prostupnost světelného záření, atd.), a nebo naopak nevystavena dalším faktorům (vítr, déšť, patogenní látky, herbivoři, atd.) a takové reakci říkáme „komorový efekt“ (Olszyk et al., 1980; McLeod a Long, 1999).

#### 5 Rostliny s C3 a C4 metabolismem

Rostliny s C3 metabolismem jsou evolučně původní a tento metabolismus vznikl v době, kdy v atmosféře nebyl zastoupen kyslík a nedocházelo k takzvané fotorespiraci. Fotorespirace je jev, kdy RubisCO (enzym který fixuje oxid uhličitý, viz. níže) váže nejen oxid uhličitý, ale i kyslík a dochází

ke vzniku 2-fosfoglykolátu, který není využitelný v Calvinově cyklu. Tento produkt musí následně projít recyklací, aby vznikl znovu 3-fosfoglycerát (Lorimer a Andrews, 1981), který je využitelný pro stavbu sacharidů. S postupným navyšováním koncentrace kyslíku v atmosféře se zvyšovala míra fotorespirace a v důsledku toho docházelo k celkově nižší účinnosti fotosyntézy rostlin s C3 metabolismem (Sharkey, 1988).

V tento moment se u některých rostlin vyvinul C4 metabolismus (jinak také rostlina s Hatch-Slackovým cyklem). Přispělo k tomu snížení koncentrace CO<sub>2</sub>, která od období triasu (kdy hodnoty nabývaly okolo 1100 ppm) klesala (Fletcher et al., 2008). C4 metabolismus využívá při fixaci uhlíku jako meziproduct organickou kyselinu (Obr. 4), která se následně rozkládá za vzniku oxidu uhličitého, který putuje rovnou k RubisCO. Tím se omezuje výskyt kyslíku u RubisCO a snižuje se riziko fotorespirace. C4 rostliny se tak evolučně vyvinuly na sníženou koncentraci oxidu uhličitého. Rostlinám s C4 metabolismem se daří v teplém semiaridním podnebí. C4 rostliny dokáží dobře hospodařit s vodou a nejvyšší nárůst biomasy je zaznamenáván v teplých měsících, kdy se teplota pohybuje mezi 25-40 °C (Sage, 2002). U C4 rostlin se tedy nepředpokládá pozitivní reakce na zvýšenou koncentraci CO<sub>2</sub>, jako u rostlin s C3 metabolismem (Bowes, 1993).

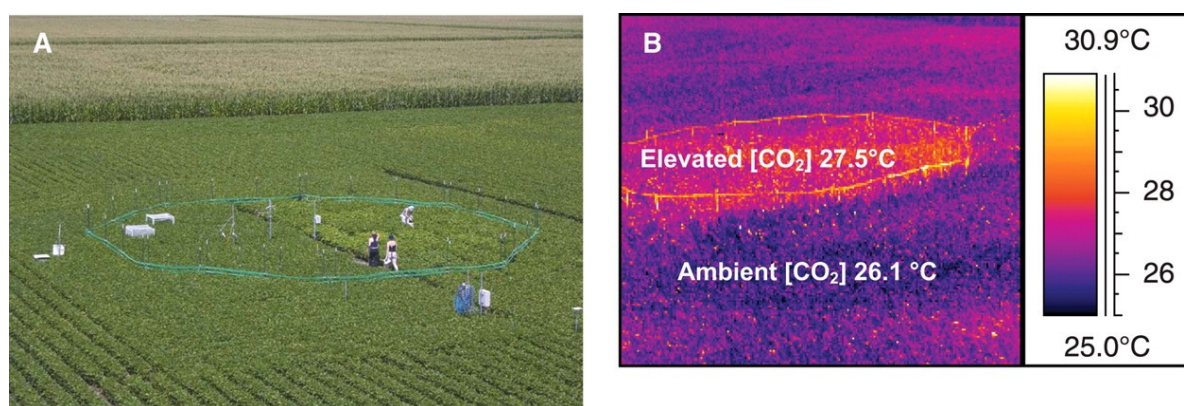


Obr. 4: Schéma C3 a C4 metabolismu

U C3 rostlin vstupuje oxid uhličitý rovnou do chloroplastu, kde probíhá Calvinův cyklus. U C4 rostlin se oxid uhličitý uchovává v mesofylu ve 4-uhlíkatých kyselinách a následně se oxid uhličitý odděluje z kyseliny a prostupuje do buňky pochev cévních svazků, kde probíhá Calvinův cyklus. U C4 rostlin je tedy oddělen příjem a karboxylace oxidu uhličitého. Díky tomu mají C4 rostliny vyšší koncentraci CO<sub>2</sub> u enzymu RubisCO a systém není tolik zatěžován fotorespirací jako u C3 rostlin a tím mají i vyšší účinnost v rámci celé fotosyntézy (Ceusters a Poel, 2018).



Fotosyntéza je nedílnou součástí při tvorbě sacharidů u rostlin. Fotosyntéza poskytuje energii pro vznik chemických vazeb, kdy je oxid uhličitý a voda přeměňován na sacharidy. Enzym RubisCO, poprvé izolován v roce 1947 (Wildman a Bonner, 1947), je v rámci biosféry nenahraditelný. Vzniknul před 3,5 mld let, v době, kdy nebyl ještě v atmosféře kyslík a oxidu uhličitého bylo v rámci atmosféry mnohonásobně více než dnes. Prakticky veškerý uhlík asimilovaný autotrofními organismy prošel aktivním místem RubisCO, kde se ribulóza 1,5 bisfosfát váže s oxidem uhličitým za vzniku dvou 3-uhlíkatých kyselin, které jsou dále využitelné jako stavební podjednotky (Cleland et al., 1998). Když se velké množství oxidu uhličitého uložilo do fosilních paliv, převládal už v atmosféře kyslík, zvyšovala se míra fotorespirace a tím se snížila účinnost enzymu RubisCO (Sage, 2004). Afinita RubisCO k oxidu uhličitému je daleko vyšší než ke kyslíku, ale koncentrace oxidu uhličitého se výrazně snížila a RubisCO na sebe začal vázat i kyslík (fotorespirace). Díky zvyšující se fotorespiraci se začala snižovat účinnost fotosyntézy. Běžně dochází k fotorespiraci ve 20 % případů a při vyšší teplotě až v 50 % případů, což má za následek hromadění nevyužitelné energie. Následná recyklace je energeticky náročná a fotosyntéza tak ztrácí svou účinnost přibližně o 30 % (Zelitch, 1973). Aby mohly být vyrovnány ztráty v účinnosti fotosyntézy, rostliny přijímají prostřednictvím průduchů více vzduchu a tím dochází k větším ztrátám vody. Studie (Ceulemans a Mousseau, 1994; Gunderson a Wullschleger, 1994; Drake et al., 1997; Saxe et al., 1998; Wand et al., 1999) naznačují, že při zvýšené koncentraci oxidu uhličitého by se měla hlavně u C3 rostlin snižovat míra fotorespirace a zvyšovat účinnost fotosyntézy. Zároveň by měly rostliny snižovat svou stomatální vodivost a transpiraci (Obr. 5) (Allen, 1990). V rámci efektivnějšího hospodaření s vodou díky zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> dochází u rostliny k navýšení plochy kořenového systému a tímto způsobem jsou eliminovány důsledky nedostatku vody a živin (Rogers et al., 1994).



Obr.5: Zařízení FACE v experimentu SoyFACE University of Illinois (Long et al., 2006)

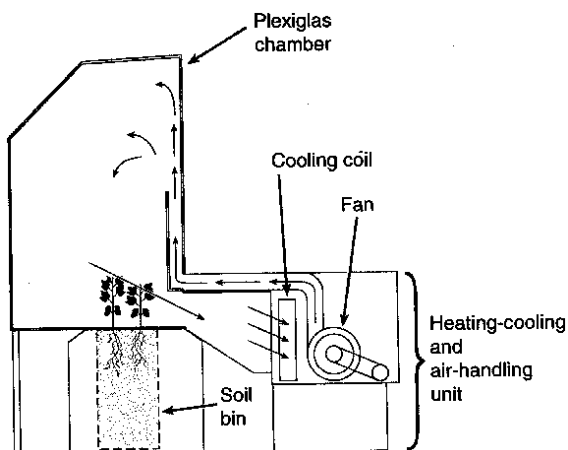
Na obrázku jsou dva totožné snímky snímané v jiném režimu. Na snímku A je patrné ohraničené kukuřičné pole pomocí metody FACE je uměle udržována koncentrace oxidu uhličitého na 550 ppm. Na snímku B je vyfoceno stejné ohraničené pole kukuřice s použitím infračerveného obrazu zobrazující okolní teplotu. Zde je vidět rozdíl teploty v poli kukuřice obohaceném o oxid uhličitý, kde byla naměřena teplota 27,5 °C, zatímco v okolním prostředí je 26,1 °C. Zde je názorně patrná nižší míra transpirace i u C4 rostlin (Leakey et al., 2006).

Reakce rostlin se dají sledovat přímým pozorováním v průběhu let v rámci zvyšování koncentrace oxidu uhličitého nebo se dají navodit umělou atmosféru se zvýšeným oxidem uhličitým. Experimentů sledujících reakci rostlin na zvýšený oxid uhličitý je velké množství a liší se mírou izolace od okolního prostředí. V této práci představuji tři typy experimentů, které jsou odlišnými způsoby izolované od okolí.

## 6 Experimenty používané pro sledování reakcí rostlin na obohacení atmosféry CO<sub>2</sub>

### 6.1 Metoda SPAR

SPAR (soil plant atmosphere research; (Phene et al., 1978)) je výzkum prováděný v průhledných plastových komorách, které byly navrženy tak, aby dokázaly simulovat různá prostředí. Jsou zde senzory na teplotu, vlhkost vzduchu, koncentraci CO<sub>2</sub> a ventilační zařízení, které reguluje stálou teplotu v zařízení (Obr. 6 a 7). Rostliny jsou pěstovány v květináčích, proto nemohou být touto metodou studovány vyšší rostliny. Zařízení je uzavřené před okolím, takže nemohou být plnohodnotně navozeny přirozené podmínky (vliv hmyzu, změny počasí, kompetice o vodu a o světlo a omezená reprodukce). Hlavní nevýhodou pro SPAR metodu je uzavřené prostředí a vysoká cena zařízení (Uprety et al., 2006).



Obr. 6: Metoda SPAR model

Rostliny jsou pěstovány v nádobě a uzavřeny před okolním prostředím komorou, která je tvořena průhledným plexisklem. Vzduch obohacený oxidem uhličitým je vháněn přes ventilační zařízení, které má za úkol udržet stálou teplotu a cirkulaci vzduchu (Uprety et al., 2006).



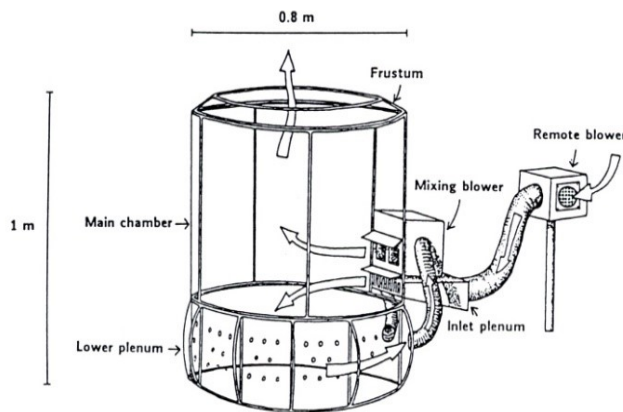
Obr. 7: Metoda SPAR

Výzkum atmosféry Mississippi State University (Singh et al., 2019)

### 6.2 Metoda Open top chamber

Open top chamber (OTC; Mandl et al., 1973), neboli komora s otevřenou vrchní částí, je další metoda pro sledování reakce rostlin na odlišné složení atmosféry. Stěna komory je tvořena tenkou fólií či plastem a vyztužena hliníkovými rámy, dovnitř tak prostupuje až 95 % slunečního záření. Zespu je vháněn vzduch obohacený oxidem uhličitým, který je v komoře rovnoměrně rozprostřen a jeho

koncentrace je měřena pomocí senzorů. Díky otevřené vrchní části jsou lépe simulovány přirozené podmínky prostředí (Obr. 8 a 9). Kořenový systém rostliny má nevyomezený prostor a můžou se tak zkoumat nejen přírůstky nadzemní části, ale také podzemní části rostliny (Uprety et al., 2006). OTC je nejvýhodnější pro výzkum menších rostlin a díky stěnám komory, které zajišťují nižší spotřebu oxidu uhličitého také pro dlouhodobé experimenty. Hlavní nevýhodou u open top chamber je, že se kvůli obvyklé výšce komory (1 m) nedají používat na vzrostlé stromy. Vyšší komory by byly velmi finančně nákladné (Leadley a Drake, 1993).



Obr. 8: Metoda OTC model

Rostliny jsou pěstovány v půdě s nevyomezeným prostorem pro kořenový systém. Jsou uzavřeny komorou z tenkého plastu, aby procházelo co nejvíce slunečního záření. Okolní vzduch je dovnitř vháněn ventilátorem přes zařízení, které obohatí vzduch o oxid uhličitý o určité koncentraci a dále ho vnáší do komory, kde rovnoměrně cirkuluje po celém objemu komory. Díky otevřené vrchní části jsou lépe simulovány přirozené podmínky prostředí (Leadley a Drake, 1993; Uprety et al., 2006).



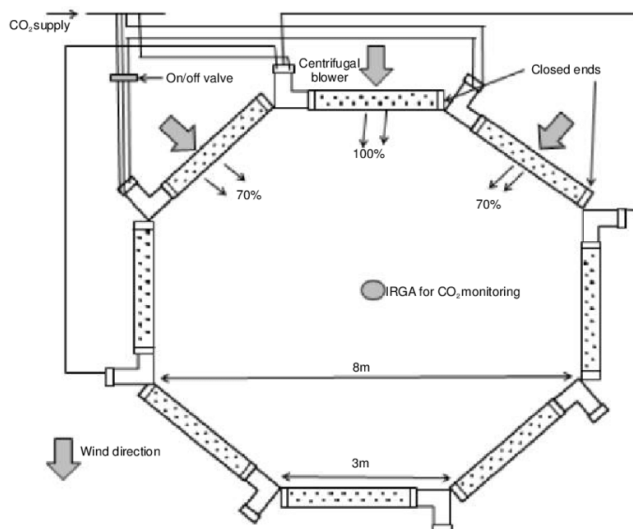
Obr. 9: Metoda OTC

Sledování účinku zvýšené koncentrace oxidu uhličitého na kukuřici v Severovýchodní Číně (Meng et al., 2014).

### 6.3 Metoda FACE

Metoda FACE (Free-air carbon dioxide enrichment; Hendrey et al., 1992) je obohacování vzduchu oxidem uhličitým v otevřeném prostoru. Technologie FACE nepoužívá žádné uzavřené komory, spíše řadu vertikálních a horizontálních do kruhu rozmístěných trysek, které uvolňují proudy vzduchu obohaceného oxidem uhličitým, nebo čistý oxid uhličitý. Průměr kruhu má obvykle více než 8 metrů (Obr. 10 a 11). Metoda FACE využívá přirozeného proudění větru k rovnoměrnému rozptřeni určité koncentrace oxidu uhličitého. FACE se vyhýbá mnoha úpravám mikroklimatu způsobených komorovými metodami, a proto poskytuje jeden z nejspolehlivějších odhadů reakcí rostliny na zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého (Olszyk et al., 1980). Tato metoda lépe modeluje přirozené prostředí, protože je zde zachována kompetice rostlin a další přírodní vlivy. Touto metodou lze prozkoumat vliv zvýšené koncentrace oxidu uhličitého také na vzrostlé stromy a může se tak zkoumat vliv tohoto jevu ve více prostředích.





Obr. 10: Schéma metody FACE z Jižní Asie

Rostliny jsou pěstovány ve volném prostředí s minimálním ovlivněním přirozeného prostředí. Jsou zde ohraničeny do kruhu rozmístěnými tryskami, které jsou napojeny na ventilátor s obohaceným oxidem uhličitým. Metoda FACE má uprostřed kruhu sensor sledující směr a rychlost větru a zároveň stále monitoruje aktuální koncentraci CO<sub>2</sub>. Díky tomu počítač vyhodnotí, z jakého směru dodávat obohacený oxid uhličitý a jeho optimální koncentraci (Chakraborty a Saha, 2013).



Obr. 11: Metoda FACE

Využívání metody FACE v Aspen, kde je zkoumán vliv zvýšené hladiny oxidu uhličitého na strukturu a funkci severních lesů ([www.aspenface.mtu.edu](http://www.aspenface.mtu.edu))

Metod zkoumajících vliv zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře na rostliny je velké množství. V této bakalářské práci se zaměřuji na experimenty využívající metody FACE. Metoda FACE nejméně ovlivňuje rostlinu v přirozeném prostředí a může být aplikována na široké spektrum rostlin.

Zařízení FACE je velice nákladné a nejvíce studií je prováděno na místech s intenzivním zemědělstvím. Tato bakalářská práce je zaměřena na prostředí s uměle nehnojenými a nezavlažovanými stanovišti. Budou porovnávány experimenty v různých biomech a posuzovány vlivy zvýšené koncentrace oxidu uhličitého a daného prostředí.

## 7 Reakce rostlin v experimentech FACE v jednotlivých biomech

### 7.1 Experiment FACE v poušti

Poušť je suché aridní prostředí s vysokou odchylkou nočních a denních teplot. Jedná se o stresující prostředí, kde přežijí jen specializované rostliny a organismy. Limitujícím prvkem je nedostatek povrchové vody.

### 7.1.1 Poušť – Experiment NDFE

Experiment FACE v Nevadské poušti - The Nevada Desert Free-air CO<sub>2</sub> Enrichment Facility (NDFE) probíhal mezi lety 1996-2007 v poušti Mojave v Nevadě (Jordan et al., 1999), který se nachází ve výšce 960 m. n. m.. Tato poušť je mírně svažité Bajada (tj. poušť, kde je půda relativně vyvinutá a daří se zde i mnoha druhům jednoletých rostlin) (Allen, 1991). V kořenové zóně je hrubší šterk a blízko k povrchu je tvrdá zemina, která omezuje růst kořene. V rostlinném společenstvu převládají keře z rodů *Larrea*, *Ambrosia*, *Lycium* (s C<sub>3</sub> metabolismem) a „bunchgrass“ *Pleuraphis rigida* (s C<sub>4</sub> metabolismem) (Beatley, 1976). Klima je aridní a srážky se snášejí jen během chladného období od října do února (Bowers, 1987). Průměrné roční srážky v místě výzkumu jsou značně proměnlivé, ale průměrná hodnota byla kolem 120 mm za rok (Hunter, 1994). Experiment se setkal v prvním roce provozu s nepřírozenými podmínkami pro danou oblast, z důvodu výrazného cyklu El Niño, který do oblasti přinesl během vegetační sezóny 309 mm srážek. Naproti tomu druhý rok 1998-1999 byl výrazně suchý a před začátkem vegetačního období bylo naměřeno jen 17 mm srážek (Tab. 1) (Smith et al., 2000).

U keřů, které byly obohaceny oxidem uhličitým, byl během prvního roku měření zaznamenán dvakrát vyšší nárůst biomasy než u keřů v okolním prostředí. V dalším roce na stanovišti s eCO<sub>2</sub> (zvýšená koncentrace oxidu uhličitého) a aCO<sub>2</sub> (koncentrace oxidu uhličitého v okolním prostředí) byly zaznamenány téměř totožné výsledky nárůstu biomasy a tím byla zpochybněna teorie o lepším využívání vody v eCO<sub>2</sub>. V prvním roce měření se díky vydatným srážkám objevilo mnoho jednoletých rostlin na obou stanovištích, ale u eCO<sub>2</sub> byl zvýšený nárůst biomasy až o 53 % (Smith et al., 2000). U měření kořenového růstu biomasy byla pozorována závislost na množství ročního úhrnu srážek, ale mezi eCO<sub>2</sub> a aCO<sub>2</sub> byl rozdíl zanedbatelný. V suchém období v roce 1999 se produkce nových kořenů nijak nelišila mezi eCO<sub>2</sub> a aCO<sub>2</sub> (Newingham et al., 2013).

Tab 1: Experiment mapující roční úhrn srážek a průměrnou teplotu v období od roku 1996-2007.

Hydrologický rok	roční srážky (mm)	průměrná teplota(°C)
1996-1997	151	15.6
1997-1998	328	13.3
1998-1999	107	13.8
1999-2000	98	16.5
2000-2001	102	15.8
2001-2002	47	15.9
2002-2003	149	16.2
2003-2004	123	15.5
2004-2005	242	15.1
2005-2006	113	16.1
2006-2007	65*	Na
Průměrně	146	15.4

Měření srážek a teplot bylo prováděno v rámci experimentu FACE v Nevadě každý hydrologický rok od 1. října

do 30. září. \*V roce 2007 byl skončen výzkum a roční srážky jsou měřeny k datu 21. března 2007 (Newingham et al., 2013).

Výsledné rozdíly v produkci biomasy byly mezi stanovišti eCO<sub>2</sub> a aCO<sub>2</sub> neprůkazné. Jednotlivé druhy keřů reagovaly na eCO<sub>2</sub> rozdílně, ale všechny keře reagovaly pozitivně na zvýšený úhrn srážek. Díky dlouhému období podprůměrných ročních srážek se zvýšená koncentrace oxidu uhličitého neprojevila v takové míře, jak by za příznivějších podmínek mohla. Podle předchozích studií (Ceulemans a Mousseau, 1994; Gunderson a Wullschleger, 1994) byla očekávána výrazně vyšší produkce kořenového systému a lepší hospodaření s vodou v suchém období. Fotosyntetická aktivita se zvýšila jen při dostatku vody a je tedy zjevné, že množství budoucí pouštní biomasy bude záviset na každoročním úhrnu srážek. U eCO<sub>2</sub> byl zaznamenán zvýšený index listové plochy (LAI), který byl ovlivněn druhem rostliny. Mezi C<sub>3</sub> a C<sub>4</sub> rostlinami nebyl pozorován žádný významný rozdíl a vykazovaly podobné reakce na eCO<sub>2</sub> v tvorbě biomasy (Newingham et al., 2013).

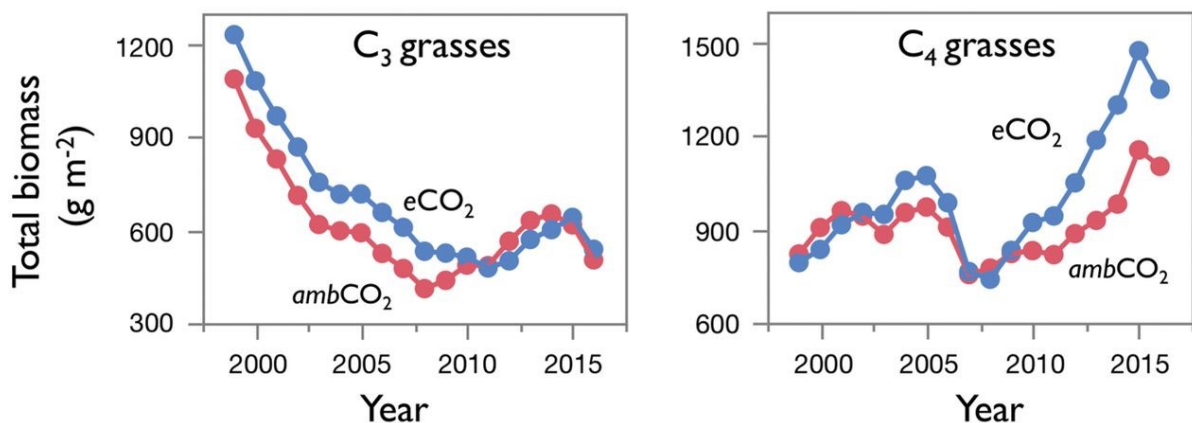
Tento experiment vyživající metodu FACE je zatím jediným pouštním experimentem. Výsledky zde úzce korelovaly s ročním úhrnem srážek a při nedostatku srážek nebyla zaznamenána žádná reakce na lepší využití vody (Newingham et al., 2013). Pouštní a polopouštní biomy mají v rámci biosféry mizivý obrat biomasy, proto jsou často opomíjeny, i když představují nejrozsáhlejší biom na světě.

## **7.2 Experimenty FACE – step**

### **7.2.1 Step – Experiment BoiCON**

Experiment BioCON (Biodiversity, CO<sub>2</sub> and Nitrogen; Reich et al., 2001), který trval 20 let, začal v roce 1997 v neúrodné části Cedar Creek v Minnesotě. Prostředí se nachází na prérii v bývalém ledovcovém údolí. Půda je převážně písčítá, velmi chudá na dusík. Podnebí je kontinentální s průměrnými srážkami 800 mm ročně. Experiment probíhal na 6 stanovištích FACE, které byly rozděleny na 2x2m velké plochy s různým druhovým zastoupením rostlin. Polovina zastoupených pozemků byla obohacena využitelným dusíkem. Ve stanovištích bylo zkoumáno 16 druhů rostlin rozdělených podle funkčních skupin (C<sub>3</sub> traviny, C<sub>4</sub> traviny, C<sub>3</sub> kvetoucí trvalky, C<sub>3</sub> luštěniny).

V průběhu experimentu mezi lety 1998-2009 byl zaznamenán 20 % nárůst celkové biomasy u C<sub>3</sub> rostlin, kdežto C<sub>4</sub> rostliny se pohybovaly v tomto cyklu okolo 1 % zvýšení celkové biomasy. V dalším průběhu experimentu u C<sub>3</sub> rostlin (eCO<sub>2</sub>) byla naměřena nižší celková biomasa o 2 % než u stanoviště s okolním aCO<sub>2</sub>. Naproti tomu C<sub>4</sub> rostliny v dalších letech vykazovaly mezi stanovišti nárůst biomasy o 24 % (Obr. 12; Reich et al., 2018).



Obr. 12: Celková biomasa C<sub>3</sub> a C<sub>4</sub> travin v průběhu 20 let. Mezi lety 2005-2010 byl u C<sub>3</sub> i C<sub>4</sub> rostlin zaznamenán nejnižší přírůstek biomasy. V těchto letech bylo období sucha a u C<sub>3</sub> rostlin došlo k zastavení pozitivního účinku eCO<sub>2</sub> na rostliny (Reich et al., 2018).

U všech rostlin byla sledována zvýšená účinnost fotosyntézy a lepší využívání vody. Plochy obohacené o dusík nevykazovaly rozdíly oproti okolním plochám. U C<sub>3</sub> rostlin byla sledována výrazná změna v čase působení zvýšené koncentrace oxidu uhličitého. Po okamžitém působení eCO<sub>2</sub> na C<sub>3</sub> rostliny došlo ke zvýšení fotosyntetické aktivity až o 43 %, ale po delším působení eCO<sub>2</sub> se fotosyntetická aktivita snižovala a průměrná hodnota za celé období dosahovala zvýšení jen o 12,9 %. U C<sub>4</sub> travin došlo při okamžité eCO<sub>2</sub> ke zvýšení fotosyntetické aktivity v průměru o 15 % a tyto rostliny nevykazovaly tak velkou míru aklimatizace jako rostliny C<sub>3</sub>. Stomatální vodivost byla nejvíce snížena u C<sub>3</sub> až o 36 %, kdežto nejmenší rozdíl byl u C<sub>4</sub> rostlin, kde byla snížena jen o 15 % (Pastore et al., 2019).

## 7.3 Experiment FACE – smíšené lesy

### 7.3.1 Smíšené lesy – experiment Swiss Canopy Crane

Další experimenty FACE byly prováděny na experimentálním stanovišti Swiss Canopy Crane (SCC) během let 2000-2014 (Pepin a Körner, 2002) blízko Basileje ve Švýcarsku. Prostředí se nachází ve smíšeném lese s kyselou půdou bohatou na využitelný dusík (Schleppi et al., 2012). Podnebí je oceánské a průměrné roční srážky se pohybují okolo 990 mm (Pepin a Körner, 2002). První experiment (2000-2008) byl zaměřen na listnaté stromy *Fagus*, *Quercus*, *Carpinus* (s C<sub>3</sub> metabolismem), další experiment z let 2009–2014 se zaměřil na 100 až 120 let staré 40 metrů vysoké stromy druhu *Picea abies* (s C<sub>3</sub> metabolismem).

V experimentu zaměřeném na listnaté stromy bylo při eCO<sub>2</sub> zaznamenáno průměrné zvýšení fotosyntetické aktivity o 48 % (Bader et al., 2010). Naproti tomu sledované dřeviny tvořily při eCO<sub>2</sub> o 30 % méně jemných kořenů (Bader et al., 2009). Další výsledky byly značně rozdílné u jednotlivých rostlinných druhů. U druhu *Carpinus* byl v prvním roce měření nárůst výhonků o 48 % při eCO<sub>2</sub>, ale

další dva roky byl zaznamenán naopak vyšší nárůst výhonků u aCO<sub>2</sub>. Zatímco *Fagus* měl kontinuálně zvýšený nárůst výhonků o 11 % po 4 roky měření (Asshoff et al., 2006).

V experimentu zaměřeném na *Picea abies* nebyly významné rozdíly v nárůstu celkové biomasy u eCO<sub>2</sub> a aCO<sub>2</sub>. Naproti tomu byla u eCO<sub>2</sub> zaznamenána až o 40 % zvýšená tvorba jemných kořenů. V dalších pokusech bylo zjištěno, že eCO<sub>2</sub> neovlivňuje významně ani míru transpirace, ani fotosyntetickou aktivitu (Bader et al., 2016; Klein et al., 2016).

### 7.3.2 Smíšené lesy – experiment Aspen FACE

Experiment Aspen FACE (Dickson et al., 2000) byl uskutečněn v letech 1998-2009 v USA ve Wisconsinu. Místo experimentu se nachází v severním mírném pásu v nadmořské výšce 490 metrů. Průměrné roční srážky dosahují 810 mm s průměrnou roční teplotou 4,9 °C. Experiment probíhal na 12 stanovištích, ze kterých 3 byly ošetřeny eCO<sub>2</sub> a 3 stanoviště byly kontrolní s aCO<sub>2</sub> (na zbylých stanovištích byla pozměněna koncentrace O<sub>3</sub> a CO<sub>2</sub>). Na stanovištích byly v roce 1997 vysázeny 25 cm vysoké sazenice listnatých stromů z místní flory (s C3 metabolismem) *Populus*, *Acer*, *Betula*.

Na stanovišti s eCO<sub>2</sub> došlo k průměrnému nárůstu biomasy o 39 % (Talhelm et al., 2014). Během třetího roku měření byl zvýšený nárůst biomasy o 68 %, ale každý další rok se snižoval až na hodnotu 25 % z roku 2008, tedy posledního roku měření (Zak et al., 2011; Talhelm et al., 2014). Zvýšená koncentrace oxidu uhličitého také zvýšila produkci opadu o 31% (Liu et al., 2005).

### 7.3.3 Smíšené lesy – experiment Duke FACE

Experiment Duke FACE (Ellsworth et al., 1995) byl prováděn mezi lety 1996-2010 v USA v Severní Karolíně. Prostředí experimentu se nachází v Duke Forest v nadmořské výšce 170 metrů nad mořem. Místní podnebí je mírné s vlhkým teplým létem a mírnou zimou, kdy se teplota dostane jen málokdy pod bod mrazu. V této oblasti byly naměřeny průměrné roční teploty 15,5 °C a roční srážky činí 1140 mm. V podloží je málo úrodná jílovitá zemina. Experiment byl zaměřen na borovicový les *Pinus taeda* (s C3 metabolismem) vysazený roku 1983. Experiment byl tvořen stanovišti s eCO<sub>2</sub>, aCO<sub>2</sub>, eCO<sub>2</sub> obohacený o dusík a aCO<sub>2</sub> obohacený o dusík.

Ve druhém a třetím roce měření byla výsledná hodnota biomasy opadu zvýšena o 15 % u eCO<sub>2</sub>. Nárůst jemných kořenů se u eCO<sub>2</sub> zvýšil o 36 %, ale v dalších letech měření byl zaznamenán pokles o 12 % (Allen et al., 2000; Jackson et al., 2009). Celkový nárůst biomasy se zvýšil u eCO<sub>2</sub> v průměru o 28 % (McCarthy et al., 2010). U fotosyntetické aktivity byla zjištěna vysoká míra aklimatizace rostlin prostřednictvím snížení aktivity RubisCO o 25 % u ročních výhonků (Ellsworth et al., 2012).

### 7.3.4 Smíšené lesy – experiment ORNL FACE

Experiment ORNL FACE (Oak Ridge National Laboratory, Norby et al., 2001) probíhal v letech 1998-2008 v Oak Ridge v Tennessee. Tato oblast se nachází v nadmořské výšce 269 metrů nad mořem, je zde teplé mírné podnebí. Průměrná roční teplota je 14,2 °C a průměrné roční srážky 1390 mm. Půda je mírně kyselá a obsahuje málo dusíku. Na místě experimentu byly v roce 1988 vysázeny stromy „sweetgum“ *Liquidambar* (s C3 metabolismem). Bylo nainstalováno 5 stanovišť, z toho 2 stanoviště byla obohacována oxidem uhličitým a 3 stanoviště zůstala s aCO<sub>2</sub>.

Průměrná rychlost čisté fotosyntézy se u sledovaného druhu zvýšila o 46 % u eCO<sub>2</sub>. Stomatální vodivost dosahovala u sledovaného druhu na stanovištích s eCO<sub>2</sub> konstantně 24 % (Gunderson et al., 2002). Transpirace byla ve stanovišti eCO<sub>2</sub> snížena průměrně o 14 % (Warren et al., 2011). Celkový nárůst biomasy byl navýšen u eCO<sub>2</sub> o 24 % ve třetím roce měření, ale v průběhu dalších let trvání experimentu se snižoval účinek eCO<sub>2</sub> až na konečných 9 % v roce 2008, tedy v posledním roce měření (Norby et al., 2010).

### 7.3.5 Smíšené lesy – experiment Bangor FACE

Experiment BangorFACE probíhal letech 2004-2008 na výzkumné farmě Bangor University v severovýchodním Walesu. Místo experimentu se vyskytovalo ve výšce 13-18 metrů nad mořem na bývalých zemědělských polích. Zdejší podnebí je oceánské a průměrné teploty dosahují 11,5 °C s ročními srážkami 1034 mm (Smith et al., 2013b). Půda je složena z jemně zrnité hnědozemě s vysokým obsahem písku s průměrným množstvím dusíku. Experiment byl zaměřen na tři druhy stromů (s C3 metabolismem) *Alnus*, *Betula*, *Fagus*. Bylo vytvořeno 8 stanovišť FACE o průměru 8 m. V každém stanovišti byly tyto rostliny rozmístěny do 7 oddílů, kde měl každý oddíl různé zastoupení druhů rostlin.

Výsledné hodnoty celkové kořenové biomasy korelovaly se zastoupením druhů v jednotlivých oddílech. U monokultur se reakce na eCO<sub>2</sub> objevila až po třetím roce měření, kdy se produkce kořenové biomasy zvýšila o 31 % (Smith et al., 2013a). U polykultur byla patrná kompetice s různými druhy a reakce zvýšené produkce kořenové biomasy okolo 30 % byla signifikantní již od prvních let měření. Výsledné hodnoty u nadzemní biomasy se lišily mezidruhově. Nadzemní biomasa u eCO<sub>2</sub> průměrně dosahovala zvýšené hodnoty o 22 % v monokulturách a pouze o 7 % v polykulturách (Smith et al., 2013b).

U výše zmíněných experimentů ve smíšených lesích reagovaly rostliny na eCO<sub>2</sub> zvýšenou fotosyntetickou aktivitou a větším nárůstem biomasy (McCarthy et al., 2010; Smith et al., 2013a; Smith et al., 2013b). Díky delšímu období měření (10 let a více) byla zaznamenána vysoká míra aklimatizace, kdy se v průběhu let původně zvýšené hodnoty fotosyntetické aktivity a nárůstu biomasy následně výrazně snížily (Norby et al., 2010; Zak et al., 2011; Talhelm et al., 2014)

## 7.4 Experiment FACE – Horské jehličnaté lesy

### 7.4.1 Horské jehličnaté lesy – experiment FACE

Experiment FACE (Hättenschwiler et al., 2002) byl proveden mezi lety 2001-2012 na výzkumném místě Stillberg v Davosu ve středních Alpách pod záštitou Swiss Federal Institute for Snow and Avalanche Research (SLF) jako součást Swiss Federal Research Institute (WSL). Zdejší podnebí je vysokohorské a vegetační sezóna zde bývá v průměru 110 dní. Průměrná teplota v červenci dosahuje 9,4 °C a průměrné roční srážky dosahují 1050 mm (Schönenberger a Frey, 1988). Pro experiment FACE bylo vybráno celkem 40 stromů. Stromy měřily maximálně 1,5 m a byly stejně staré průměrně 29 let. *Pinus uncinata* a *Larix decidua* (s C3 metabolismem) rostly v nadmořské výšce 2180 metrů nad mořem. Bylo zřízeno 40 stanovišť, která obklopovala jednotlivé stromy. Stanoviště byla rozdělena na 20 eCO<sub>2</sub> a 20 aCO<sub>2</sub>. Rozdělení dvou druhů stromů bylo rovnoměrné. V roce 2007 bylo zavedeno nahřívání půdy, která se ohřívala průměrně o 3,6 °C. Rostliny byly rovnoměrně rozloženy po stanovištích.

Rostliny za celé experimentální působení eCO<sub>2</sub> reagovaly zvýšenou fotosyntetickou aktivitu o 41 % u *Larix* a 31 % u *Pinus*. Po prvních dvou letech měření byla fotosyntetická aktivita zvýšená o 38 % u *Pinus* na eCO<sub>2</sub>, ale v důsledku aklimatizace se tato aktivita postupně snižovala až na hodnotu 27 % (v roce 2009). U *Larix* aklimatizace na eCO<sub>2</sub> nebyla zaznamenána a zvýšená fotosyntetická aktivita byla konstantní. Nadzemní biomasa se u eCO<sub>2</sub> zvýšila o 33 % u *Larix*, ale u *Pinus* nebyl zaznamenán pozitivní účinek eCO<sub>2</sub>. Oba druhy dřevin reagovaly na účinek eCO<sub>2</sub> zvýšením tvorby jemných kořenů (Dawes et al., 2013). U oteplených stanovišť došlo k výraznému nárůstu biomasy u *Pinus*, ale nikoliv u *Larix*. U *Pinus* byl zaznamenán zvýšený nárůst biomasy okolo 50 % u oteplených stanovišť (Dawes et al., 2015).

Lze tedy předpokládat, že *Pinus* bude v budoucnu více reagovat na oteplení planety díky skleníkovým plynům než na samotné zvýšení oxidu uhličitého. Kdežto *Larix* bude reagovat pozitivně na zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého a nebude tolik ovlivněn oteplením stanoviště (Dawes et al., 2013; Dawes et al., 2015).

## 7.5 Experimenty FACE v subtropickém pásu

### 7.5.1 Tvrdolesy – experiment CSIR-NBRI

Experiment CSIR-NBRI byl proveden pod záštitou Council of Scientific and Industrial Research-National Botanical Research Institute (Rai et al., 2020) v severní Indii. Místo experimentu se nachází v nadmořské výšce 123 metrů nad mořem a místní klima je subtropické s ročním úhrnem srážek okolo 700 mm. Srážky zde bývají sezónní a trvají od července do září. Metoda FACE zde byla instalována v roce 2012 a trvala po dobu 46 měsíců. Jednalo se o 6 stanovišť, z toho 3 stanoviště se zvýšeným oxidem uhličitým (eCO<sub>2</sub>) a 3 stanoviště kontrolní s okolní koncentrací oxidu uhličitého. Experiment

byl zaměřen na vysázené tropické stromy rodu *Tectona* a *Butea*, které jsou běžně zastoupeny v tomto prostředí.

Navýšení koncentrace CO<sub>2</sub> vedlo ke zvýšení produkce listového opadu o 20 % u *Butea* a o 23 % u *Tectona*, ve srovnání s kontrolním stanovištěm. Kořenová biomasa se zvýšila v průměru o 15 % u eCO<sub>2</sub>. Nadzemní biomasa byla u eCO<sub>2</sub> zvýšená o 17 % u *Tectona* a jen o 6 % u *Butea* (Singh et al., 2019). Zvýšení listového opadu vedlo ke zvýšení množství živin v půdě.

### 7.5.2 Tvrdolesy – experiment EucFace

Experiment EucFace byl proveden v letech 2013-2016 (Hancock et al., 2013) v Austrálii v západním Sydney. Tato oblast má vlhké mírné subtropické přechodné klima s průměrnými ročními srážkami 806 mm s průměrnými zimními teplotami kolem 8 °C a letními teplotami kolem 25 °C. Les se vyskytuje na písčité půdě chudé na živiny. Experiment byl zaměřen na zralé stromy eukalyptu (*Eucalyptus*) a probíhal na 6 stanovištích (3 stanoviště s eCO<sub>2</sub> a 3 stanoviště s aCO<sub>2</sub>). Na jedno stanoviště aCO<sub>2</sub> byl přidán fosfor.

Rostliny vykazovaly u eCO<sub>2</sub> průměrně o 19 % zvýšenou fotosyntetickou aktivitu. Zvýšená fotosyntetická aktivita se nepromítla do zvýšeného růstu nadzemní biomasy. Nadzemní čistá primární produkce nabývala u eCO<sub>2</sub> podobných hodnot jako u aCO<sub>2</sub>. U stanoviště aCO<sub>2</sub> obohaceného o fosfor narostla nadzemní biomasa následně o 35 % oproti jiným stanovištím (Ellsworth et al., 2017). Tyto výsledky ukazují, že půdy jsou zde limitovány živinami. Zvýšená koncentrace oxidu uhličitého zde neměla na rostliny žádný efekt.

Experimenty provedené v tvrdolistých lesích (Ellsworth et al., 2017; Singh et al., 2019; Rai et al., 2020) byly poměrně krátké a z výsledných hodnot nebyla zaznamenána výrazná reakce na eCO<sub>2</sub>. Podle dlouholetých výzkumů FACE provedených ve stepi a smíšeném lese (Dickson et al., 2000; Reich et al., 2001) byla pozorována jistá míra aklimatizace, kdy hodnoty naměřené v počátečních letech mají v následujících letech spíše klesající trend. Podle této reakce ze stepi a smíšeného lesa lze tedy předpokládat, že rostliny nebudou ani v tvrdolistých lesích výrazně reagovat na zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého.



## 8 Závěr

Růst rostlin je ovlivňován biotickými a abiotickými faktory. Tato bakalářská práce se zabývala reakcí rostlin na zvýšení koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře a mapovala tyto účinky napříč biomy, zejména byl sledován nárůst biomasy. Zvýšená koncentrace oxidu uhličitého působí na rostliny přímo tím, že ovlivňuje jejich fyziologické funkce. Působí také nepřímo tím, že se chová jako skleníkový plyn a dochází jeho prostřednictvím k oteplování planety a tím způsobuje prodlužování vegetačního období v chladnějších oblastech. Byly zde zmapovány experimenty využívající metodu FACE, ve kterých nebyly rostliny uměle hnojeny ani zalévány. V experimentech byly posuzovány výsledky reakcí rostlin na  $e\text{CO}_2$ . Podle předchozích studií byla očekávána pozitivní reakce u  $\text{C}_3$  rostlin, a naopak slabá reakce u rostlin s  $\text{C}_4$  metabolismem.

V rámci dlouhodobých experimentů (trvajících více než 10 let) byla v reakci na  $e\text{CO}_2$  pozorována vysoká míra aklimatizace u  $\text{C}_3$  rostlin. V prvních letech výzkumu byla naměřena zvýšená reakce rostlin na  $e\text{CO}_2$ , která se projevovala zvýšeným nárůstem biomasy a zvýšenou fotosyntetickou aktivitou. V průběhu dalších let výzkumu docházelo ke snižování účinků způsobených zvýšenou koncentrací oxidu uhličitého na rostliny, kdy produkce biomasy a aktivita fotosyntézy dosahovaly jen zanedbatelného navýšení hodnot oproti začátku studia. Rostliny s  $\text{C}_4$  metabolismem vykazovaly pozitivní reakci na zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého, ale až po několika letech vystavení těmto účinkům. Z výše zmíněných výsledků můžeme tedy vznést hypotézu, že  $\text{C}_3$  rostliny reagují na změnu koncentrace  $\text{CO}_2$  okamžitě a následně je tento efekt snižován (aklimatizace), zatímco  $\text{C}_4$  rostliny reagují se zpožděním bez velké míry aklimatizace.

Při zachování současného trendu navyšování koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře můžeme tedy předpokládat ovlivnění nárůstu biomasy u  $\text{C}_3$  i  $\text{C}_4$  rostlin. Tyto projevy jsou závislé na umístění v konkrétním biomu. Ve stepích dochází v podmínkách s  $e\text{CO}_2$  ke zvýšenému nárůstu biomasy, zatímco v případě trvdolistých lesů (eukalypty) nedochází k výrazným změnám. V poušti je produkce biomasy zásadně ovlivněna množstvím srážek,  $e\text{CO}_2$  má zanedbatelný vliv. Ve smíšených lesích mírného pásu byla zaznamenána srovnatelná míra aklimatizace u všech výše zmíněných experimentů. Tento účinek se projevoval zejména u mladších stromů, ale u zralých stromů (více než 100 let) nebyla pozorována výrazná reakce na  $e\text{CO}_2$ . U horských lesů byly výsledky ovlivněny zejména druhovým složením rostlin, u druhu *Larix* byla pozorována pozitivní reakce na  $e\text{CO}_2$ , na rozdíl od druhu *Pinus*, který reagoval především na oteplení půdy a  $e\text{CO}_2$  se již výrazně neprojevovala.

Experimenty byly provedeny především v oblastech mírného pásu a není jasné, zda mohou být tyto výsledky aplikovány i v jiných zeměpisných šířkách. Dalším problémem studia navyšování koncentrace  $\text{CO}_2$  je skutečnost, že experimenty jsou zaměřeny především na  $\text{C}_3$  rostliny a rostliny s  $\text{C}_4$  metabolismem bývají opomíjeny a není zde taková možnost porovnání podobných experimentů jako je u  $\text{C}_3$  rostlin. Nejvíce experimentů využívající metodu FACE se provádí na zemědělských plodinách, kde jsou uměle dodávány živiny, nebo jsou plochy zavlažovány. Tyto výsledky, podle

mého názoru, nejsou v rámci celkové biosféry přínosné, protože největší obrat biomasy je v tropických a boreálních lesích (Ainsworth a Long, 2005) a zrovna v těchto biomech dosud nejsou nainstalovány žádné experimenty FACE.

Ze současných výsledků studií metody FACE se dá předpokládat, že rostliny budou pozitivně reagovat spíše na stupňové oteplení planety Země a následné prodloužení vegetačního období a na vyšší obsah dusíku v půdě než na zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého v atmosféře.

## 9 Seznam použité literatury

- Ainsworth, E.A., Long, S.P., 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO<sub>2</sub>. *New Phytol.* 165, 351–372. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01224.x>
- Allen, A.S., Andrews, J.A., Finzi, A.C., Matamala, R., Richter, D.D., Schlesinger, W.H., 2000. Effects of Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment (face) on Belowground Processes in a Pinus Taeda Forest. *Ecol. Appl.* 10, 437–448. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0437:EOFACE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0437:EOFACE]2.0.CO;2)
- Allen, E.B., 1991. Temporal and spatial organization of desert plant communities. In: Skujins J, editor. *Semi-arid lands and desert: soil resource and reclamation*. New York: Marcel Dekker. 193–203
- Allen, L., 1990. Plant Responses to Rising Carbon Dioxide and Potential Interactions With Air Pollutants. *J. Environ. Qual.* - J Env. QUAL 19. <https://doi.org/10.2134/jeq1990.00472425001900010002x>
- Allen, M.R., Tett, S.F.B., 1999. Checking for model consistency in optimal fingerprinting. *Clim. Dyn.* 15, 419–434. <https://doi.org/10.1007/s003820050291>
- Allen, M.R., Coninck, H. de, Dube, O.P., Hoegh-Guldberg, O., Jacob, D., 2018. Technical Summary. In: *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 (Report)*.
- Asshoff, R., Zotz, G., Körner, C., 2006. Growth and phenology of mature temperate forest trees in elevated CO<sub>2</sub>. *Glob. Change Biol.* 12, 848–861. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01133.x>
- Bader, M., Hiltbrunner, E., Körner, C., 2009. Fine root responses of mature deciduous forest trees to free air carbon dioxide enrichment (FACE). *Funct. Ecol.* 23, 913–921. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01574.x>
- Bader, M.K.-F., Mildner, M., Baumann, C., Leuzinger, S., Körner, C., 2016. Photosynthetic enhancement and diurnal stem and soil carbon fluxes in a mature Norway spruce stand under elevated CO<sub>2</sub>. *Environ. Exp. Bot.* 124, 110–119. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.12.005>
- Bader, M.K.-F., Siegwolf, R., Körner, C., 2010. Sustained enhancement of photosynthesis in mature deciduous forest trees after 8 years of free air CO<sub>2</sub> enrichment. *Planta* 232, 1115–1125. <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1240-8>
- Beatley, J.C., 1976. *Vascular plants of the Nevada Test Site and Central-Southern Nevada: ecologic and geographic distributions (No. TID-26881)*. California Univ., Los Angeles (USA). Lab. of Nuclear Medicine and Radiation Biology. <https://doi.org/10.2172/7330311>
- Bechtold, U., Field, B., 2018. Molecular mechanisms controlling plant growth during abiotic stress. *J. Exp. Bot.* 69, 2753–2758. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery157>
- Berry, J., Bjorkman, O., 1980. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31, 491–543. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.002423>
- Bobbink, R., Bik, L., Willems, J.H., 1988. Effects of nitrogen fertilization on vegetation structure and dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grassland. *Acta Bot. Neerlandica* 37, 231–242. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1988.tb02132.x>
- Bowers, M.A., 1987. Precipitation and the relative abundances of desert winter annuals: a 6-year study in the northern Mohave Desert. *J. Arid Environ.* 12, 141–149. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(18\)31184-4](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)31184-4)
- Bowes, G., 1993. Facing the Inevitable: Plants and Increasing Atmospheric CO<sub>2</sub>. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44, 309–332. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.44.060193.001521>
- Ceulemans, R., Mousseau, M., 1994. Tansley Review No. 71 Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on woody plants. *New Phytol.* 127, 425–446. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb03961.x>

- Ceusters, J., Poel, B.V. de, 2018. Ethylene Exerts Species-Specific and Age-Dependent Control of Photosynthesis. *Plant Physiol.* 176, 2601–2612. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01706>
- Chakraborty, D., Saha, S., 2013. Climate Change Research Amenities with Special Emphasis on CO<sub>2</sub> Fertilization Effect.
- Cleland, W.W., Andrews, T.J., Gutteridge, S., Hartman, F.C., Lorimer, G.H., 1998. Mechanism of Rubisco: The Carbamate as General Base. *Chem. Rev.* 98, 549–562. <https://doi.org/10.1021/cr970010r>
- Dawes, M.A., Hagedorn, F., Handa, I.T., Streit, K., Ekblad, A., Rixen, C., Körner, C., Hättenschwiler, S., 2013. An alpine treeline in a carbon dioxide-rich world: synthesis of a nine-year free-air carbon dioxide enrichment study. *Oecologia* 171, 623–637. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2576-5>
- Dawes, M.A., Philipson, C.D., Fonti, P., Bebi, P., Hättenschwiler, S., Hagedorn, F., Rixen, C., 2015. Soil warming and CO<sub>2</sub> enrichment induce biomass shifts in alpine tree line vegetation. *Glob. Change Biol.* 21, 2005–2021. <https://doi.org/10.1111/gcb.12819>
- Dickson, R.E., Lewin, K.F., Isebrands, J.G., Coleman, M.D., Heilman, W.E., Riemenschneider, D.E., Sober, J., Host, G.E., Zak, D.R., Hendrey, G.R., Pregitzer, K.S., Karnosky, D.F., 2000. Forest atmosphere carbon transfer and storage (FACTS-II) the aspen Free-air CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> Enrichment (FACE) project: an overview. <https://doi.org/10.2737/NC-GTR-214>
- Drake, B.G., González-Meler, M.A., Long, S.P., 1997. MORE EFFICIENT PLANTS: A Consequence of Rising Atmospheric CO<sub>2</sub>? *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48, 609–639. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.48.1.609>
- Ellsworth, D.S., Oren, R., Huang, C., Phillips, N., Hendrey, G.R., 1995. Leaf and Canopy Responses to Elevated CO<sub>2</sub> in a Pine Forest under Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment. *Oecologia* 104, 139–146.
- Ellsworth, D.S., Thomas, R., Crous, K.Y., Palmroth, S., Ward, E., Maier, C., DeLucia, E., Oren, R., 2012. Elevated CO<sub>2</sub> affects photosynthetic responses in canopy pine and subcanopy deciduous trees over 10 years: a synthesis from Duke FACE. *Glob. Change Biol.* 18, 223–242. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02505.x>
- Ellsworth, D.S., Anderson, I.C., Crous, K.Y., Cooke, J., Drake, J.E., Gherlenda, A.N., Gimeno, T.E., Macdonald, C.A., Medlyn, B.E., Powell, J.R., Tjoelker, M.G., Reich, P.B., 2017. Elevated CO<sub>2</sub> does not increase eucalypt forest productivity on a low-phosphorus soil. *Nat. Clim. Change* 7, 279–282. <https://doi.org/10.1038/nclimate3235>
- Fletcher, B.J., Brentnall, S.J., Anderson, C.W., Berner, R.A., Beerling, D.J., 2008. Atmospheric carbon dioxide linked with Mesozoic and early Cenozoic climate change. *Nat. Geosci.* 1, 43–48. <https://doi.org/10.1038/ngeo.2007.29>
- Fung, I.Y., Tucker, C.J., Prentice, K.C., 1987. Application of Advanced Very High Resolution Radiometer vegetation index to study atmosphere-biosphere exchange of CO<sub>2</sub>. *J. Geophys. Res. Atmospheres* 92, 2999–3015. <https://doi.org/10.1029/JD092iD03p02999>
- Gao, X., Liang, S., He, B., 2019. Detected global agricultural greening from satellite data. *Agric. For. Meteorol.* 276–277, 107652. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107652>
- Geldmann, J., Joppa, L.N., Burgess, N.D., 2014. Mapping Change in Human Pressure Globally on Land and within Protected Areas. *Conserv. Biol.* 28, 1604–1616. <https://doi.org/10.1111/cobi.12332>
- Goetz, S.J., Bunn, A.G., Fiske, G.J., Houghton, R.A., 2005. Satellite-observed photosynthetic trends across boreal North America associated with climate and fire disturbance. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 13521–13525. <https://doi.org/10.1073/pnas.0506179102>
- Gunderson, C.A., Sholtis, J.D., Wullschleger, S.D., Tissue, D.T., Hanson, P.J., Norby, R.J., 2002. Environmental and stomatal control of photosynthetic enhancement in the canopy of a sweetgum (*Liquidambar styraciflua* L.) plantation during 3 years of CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant Cell Environ.* 25, 379–393. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00816.x>
- Gunderson, C.A., Wullschleger, S.D., 1994. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO<sub>2</sub>: A broader perspective. *Photosynth. Res.* 39, 369–388. <https://doi.org/10.1007/BF00014592>

- Hancock, N., Leishman, M.R., Hughes, L., 2013. Testing the “Local Provenance” Paradigm: A Common Garden Experiment in Cumberland Plain Woodland, Sydney, Australia. *Restor. Ecol.* 21, 569–577. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2012.00931.x>
- Hättenschwiler, S., Handa, I.T., Egli, L., Asshoff, R., Ammann, W., Körner, C., 2002. Atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment of alpine treeline conifers. *New Phytol.* 156, 363–375. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00537.x>
- Hendrey, G.R., Lewin, K.F., Kolber, Z., Evans, L.S., 1992. Controlled Enrichment System for Experimental Fumigation of Plants in the Field with Sulfur Dioxide. *J. Air Waste Manag. Assoc.* 42, 1324–1327. <https://doi.org/10.1080/10473289.1992.10467080>
- Houghton, J.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Noguer, M., Linden, P.J. van der, Dai, X., Maskell, K., Johnson, C.A., 2001. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Hunter, R.B., 1994. Status of the flora and fauna on the Nevada Test Site, 1993. Results of continuing basic environmental monitoring, January through December 1993 (No. DOE/NV/11432--162). Reynolds Electrical and Engineering Co.
- Jackson, R.B., Cook, C.W., Phippen, J.S., Palmer, S.M., 2009. Increased belowground biomass and soil CO<sub>2</sub> fluxes after a decade of carbon dioxide enrichment in a warm-temperate forest. *Ecology* 90, 3352–3366. <https://doi.org/10.1890/08-1609.1>
- Jackson, R.B., Friedlingstein, P., Andrew, R.M., Canadell, J.G., Quéré, C.L., Peters, G.P., 2019. Persistent fossil fuel growth threatens the Paris Agreement and planetary health. *Environ. Res. Lett.* 14, 121001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab57b3>
- Jordan, D.N., Zitzer, S.F., Hendrey, G.R., Lewin, K.F., Nagy, J., Nowak, R.S., Smith, S.D., Coleman, J.S., Seemann, J.R., 1999. Biotic, abiotic and performance aspects of the Nevada Desert Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment (FACE) Facility. *Glob. Change Biol.* 5, 659–668. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1999.00255.x>
- Ju, J., Masek, J.G., 2016. The vegetation greenness trend in Canada and US Alaska from 1984–2012 Landsat data. *Remote Sens. Environ.* 176, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.01.001>
- Klein, T., Bader, M.K.-F., Leuzinger, S., Mildner, M., Schleppi, P., Siegwolf, R.T.W., Körner, C., 2016. Growth and carbon relations of mature *Picea abies* trees under 5 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *J. Ecol.* 104, 1720–1733. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12621>
- Lawlor, D.W., 2002. Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. *Ann. Bot.* 89, 871–885. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf110>
- Leadley, P.W., Drake, B.G., 1993. Open top chambers for exposing plant canopies to elevated CO<sub>2</sub> concentration and for measuring net gas exchange. *Vegetatio* 104, 3–15. <https://doi.org/10.1007/BF00048141>
- Leakey, A.D.B., Uribeblanca, M., Ainsworth, E.A., Naidu, S.L., Rogers, A., Ort, D.R., Long, S.P., 2006. Photosynthesis, Productivity, and Yield of Maize Are Not Affected by Open-Air Elevation of CO<sub>2</sub> Concentration in the Absence of Drought. *Plant Physiol.* 140, 779–790. <https://doi.org/10.1104/pp.105.073957>
- Liu, L., King, J.S., Giardina, C.P., 2005. Effects of elevated concentrations of atmospheric CO<sub>2</sub> and tropospheric O<sub>3</sub> on leaf litter production and chemistry in trembling aspen and paper birch communities. *Tree Physiol.* 25, 1511–1522. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.12.1511>
- Long, S.P., Ainsworth, E.A., Leakey, A.D.B., Nösberger, J., Ort, D.R., 2006. Food for Thought: Lower-Than-Expected Crop Yield Stimulation with Rising CO<sub>2</sub> Concentrations. *Science* 312, 1918–1921. <https://doi.org/10.1126/science.1114722>
- Lorimer, G.H., Andrews, T.J., 1981. 8 - THE C<sub>2</sub> CHEMO- AND PHOTORESPIRATORY CARBON OXIDATION CYCLE, in: Hatch, M.D., Boardman, N.K. (Eds.), *Photosynthesis*. Academic Press, 329–374. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-675408-7.50014-8>
- Loulergue, L., Schilt, A., Spahni, R., Masson-Delmotte, V., Blunier, T., Lemieux, B., Barnola, J.-M., Raynaud, D., Stocker, T.F., Chappellaz, J., 2008. Orbital and millennial-scale features of atmospheric CH<sub>4</sub> over the past 800,000 years. *Nature* 453, 383–386. <https://doi.org/10.1038/nature06950>

- MacCracken, M.C., Luther, F.M., 1985. Projecting the climatic effects of increasing carbon dioxide (No. DOE/ER-0237). USDOE Office of Energy Research, Washington, DC. Carbon Dioxide Research Div.; Lawrence Livermore National Lab., CA (USA).  
<https://doi.org/10.2172/5885458>
- Makino, A., Mae, T., 1999. Photosynthesis and Plant Growth at Elevated Levels of CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Physiol.* 40, 999–1006. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a029493>
- Mandl, R.H., Weinstein, L.H., McCune, D.C., Keveny, M., 1973. A Cylindrical, Open-Top Chamber for the Exposure of Plants to Air Pollutants in the Field. *J. Environ. Qual.* 2, 371–376.  
<https://doi.org/10.2134/jeq1973.00472425000200030016x>
- McCarthy, H.R., Oren, R., Johnsen, K.H., Gallet-Budynek, A., Pritchard, S.G., Cook, C.W., LaDeau, S.L., Jackson, R.B., Finzi, A.C., 2010. Re-assessment of plant carbon dynamics at the Duke free-air CO<sub>2</sub> enrichment site: interactions of atmospheric [CO<sub>2</sub>] with nitrogen and water availability over stand development. *New Phytol.* 185, 514–528. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03078.x>
- McLeod, A.R., Long, S.P., 1999. Free-air Carbon Dioxide Enrichment (FACE) in Global Change Research: A Review, in: Fitter, A.H., Raffaelli, D. (Eds.), *Advances in Ecological Research*. Academic Press, 1–56. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60028-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60028-8)
- Myneni, R.B., Keeling, C.D., Tucker, C.J., Asrar, G., Nemani, R.R., 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386, 698–702.  
<https://doi.org/10.1038/386698a0>
- Newingham, B.A., Vanier, C.H., Charlet, T.N., Ogle, K., Smith, S.D., Nowak, R.S., 2013. No cumulative effect of 10 years of elevated [CO<sub>2</sub>] on perennial plant biomass components in the Mojave Desert. *Glob. Change Biol.* 19, 2168–2181. <https://doi.org/10.1111/gcb.12177>
- Norby, R.J., Todd, D.E., Fulst, J., Johnson, D.W., 2001. Allometric determination of tree growth in a CO<sub>2</sub>-enriched sweetgum stand. *New Phytol.* 150, 477–487. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00099.x>
- Norby, R.J., Warren, J.M., Iversen, C.M., Medlyn, B.E., McMurtrie, R.E., 2010. CO<sub>2</sub> enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 19368–19373. <https://doi.org/10.1073/pnas.1006463107>
- Olszyk, D.M., Tibbitts, T.W., Hertzberg, W.M., 1980. Environment in Open-top Field Chambers Utilized for Air Pollution Studies. *J. Environ. Qual.* 9, 610–615.  
<https://doi.org/10.2134/jeq1980.00472425000900040015x>
- Pastore, M.A., Lee, T.D., Hobbie, S.E., Reich, P.B., 2019. Strong photosynthetic acclimation and enhanced water-use efficiency in grassland functional groups persist over 21 years of CO<sub>2</sub> enrichment, independent of nitrogen supply. *Glob. Change Biol.* 25, 3031–3044.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14714>
- Pepin, S., Körner, C., 2002. Web-FACE: a new canopy free-air CO<sub>2</sub> enrichment system for tall trees in mature forests. *Oecologia* 133, 1–9. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1008-3>
- Petit, J.R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N.I., Barnola, J.-M., Basile, I., Bender, M., Chappellaz, J., Davis, M., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotlyakov, V.M., Legrand, M., Lipenkov, V.Y., Lorius, C., Pépin, L., Ritz, C., Saltzman, E., Stievenard, M., 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399, 429–436.  
<https://doi.org/10.1038/20859>
- Phene, C. J., Baker, D. N., Lambert, J. R., Parsons, J. E., and McKinion, J. M. 1978. “SPAR— A SoilPlant-Atmosphere-Research System.” *Transactions of the A S A E* 21:924-930.
- Piao, S., Wang, X., Park, T., Chen, C., Lian, X., He, Y., Bjerke, J.W., Chen, A., Ciais, P., Tømmervik, H., Nemani, R.R., Myneni, R.B., 2020. Characteristics, drivers and feedbacks of global greening. *Nat. Rev. Earth Environ.* 1, 14–27. <https://doi.org/10.1038/s43017-019-0001-x>
- Rai, A., Singh, A.K., Singh, N., Ghoshal, N., 2020. Effect of elevated CO<sub>2</sub> on litter functional traits, mass loss and nutrient release of two subtropical species in free air carbon enrichment facility. *Environ. Exp. Bot.* 172, 103994. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.103994>

- Reich, P.B., Hobbie, S.E., Lee, T.D., Pastore, M.A., 2018. Unexpected reversal of C3 versus C4 grass response to elevated CO<sub>2</sub> during a 20-year field experiment. *Science* 360, 317–320. <https://doi.org/10.1126/science.aas9313>
- Reich, P.B., Tilman, D., Craine, J., Ellsworth, D., Tjoelker, M.G., Knops, J., Wedin, D., Naeem, S., Bahaeddin, D., Goth, J., Bengtson, W., Lee, T.D., 2001. Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO<sub>2</sub> and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytol.* 435–448. [https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00114.x@10.1111/\(ISSN\)1469-8137.RisingCO2futureecosystems](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00114.x@10.1111/(ISSN)1469-8137.RisingCO2futureecosystems)
- Rogers, H., Runion, G.B., Krupa, S., 1994. Plant-Responses to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environ Pollut* 83: 155-189. *Environ. Pollut. Barking Essex* 1987 83, 155–89. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(94\)90034-5](https://doi.org/10.1016/0269-7491(94)90034-5)
- Rogers, H.H., Peterson, C.M., McCRIMMON, J.N., Cure, J.D., 1992. Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Cell Environ.* 15, 749–752. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb01018.x>
- Sage, R.F., 2004. The evolution of C4 photosynthesis. *New Phytol.* 161, 341–370. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.00974.x>
- Sage, R.F., 2002. Variation in the kcat of Rubisco in C3 and C4 plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature. *J. Exp. Bot.* 53, 609–620. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.369.609>
- Saxe, H., Ellsworth, D.S., Heath, J., 1998. Tree and forest functioning in an enriched CO<sub>2</sub> atmosphere. *New Phytol.* 139, 395–436. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00221.x>
- Schleppi, P., Bucher-Wallin, I., Hagedorn, F., Körner, C., 2012. Increased nitrate availability in the soil of a mixed mature temperate forest subjected to elevated CO<sub>2</sub> concentration (canopy FACE). *Glob. Change Biol.* 18, 757–768. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02559.x>
- Schönenberger, W. and Frey, W., 1988. Untersuchungen zur Ökologie und Technik der Hochlagenaufforstung. *Forschungsergebnisse aus dem Lawinenanrissgebiet Stillberg. Schweiz Z Forstwes*, 139, 735-820.
- Sharkey, T.D., 1988. Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiol. Plant.* 73, 147–152. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1988.tb09205.x>
- Sigman, D.M., Boyle, E.A., 2000. Glacial/interglacial variations in atmospheric carbon dioxide. *Nature* 407, 859–869. <https://doi.org/10.1038/35038000>
- Singh, A.K., Rai, A., Kushwaha, M., Chauhan, P.S., Pandey, V., Singh, N., 2019. Tree growth rate regulate the influence of elevated CO<sub>2</sub> on soil biochemical responses under tropical condition. *J. Environ. Manage.* 231, 1211–1221. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.025>
- Smith, A.R., Lukac, M., Bambrick, M., Miglietta, F., Godbold, D.L., 2013a. Tree species diversity interacts with elevated CO<sub>2</sub> to induce a greater root system response. *Glob. Change Biol.* 19, 217–228. <https://doi.org/10.1111/gcb.12039>
- Smith, A.R., Lukac, M., Hood, R., Healey, J.R., Miglietta, F., Godbold, D.L., 2013b. Elevated CO<sub>2</sub> enrichment induces a differential biomass response in a mixed species temperate forest plantation. *New Phytol.* 198, 156–168. <https://doi.org/10.1111/nph.12136>
- Smith, S.D., Huxman, T.E., Zitzer, S.F., Charlet, T.N., Housman, D.C., Coleman, J.S., Fenstermaker, L.K., Seemann, J.R., Nowak, R.S., 2000. Elevated CO<sub>2</sub> increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature* 408, 79–82. <https://doi.org/10.1038/35040544>
- Sultan, S.E., 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation\*. *Acta Bot. Neerlandica* 44, 363–383. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1995.tb00793.x>
- Talhelm, A.F., Pregitzer, K.S., Kubiske, M.E., Zak, D.R., Company, C.E., Burton, A.J., Dickson, R.E., Hendrey, G.R., Isebrands, J.G., Lewin, K.F., Nagy, J., Karnosky, D.F., 2014. Elevated carbon dioxide and ozone alter productivity and ecosystem carbon content in northern temperate forests. *Glob. Change Biol.* 20, 2492–2504. <https://doi.org/10.1111/gcb.12564>

- Upreti, D.C., Garg, S.C., Bisht, B.S., Maini, H.K., Dwivedi, N., Paswan, G., Raj, A., Saxena, D.C., 2006. Carbon dioxide enrichment technologies for crop response studies. JSIR Vol6511 Novemb. 2006.
- Wand, S.J.E., Midgley, G.F., Jones, M.H., Curtis, P.S., 1999. Responses of wild C4 and C3 grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions. *Glob. Change Biol.* 5, 723–741. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1999.00265.x>
- Warren, J.M., Pötzelsberger, E., Wullschlegel, S.D., Thornton, P.E., Hasenauer, H., Norby, R.J., 2011. Ecohydrologic impact of reduced stomatal conductance in forests exposed to elevated CO<sub>2</sub>. *Ecohydrology* 4, 196–210. <https://doi.org/10.1002/eco.173>
- Wildman, S.G., Bonner, J., 1947. The proteins of green leaves. 1. Isolation, enzymatic properties and auxin content of spinach cytoplasmic proteins. *Arch Biochem* 14, 381–413.
- Wit, C.T. de, 1965. Photosynthesis of leaf canopies. Agricultural Research Report No. 663. PUDOC, Wageningen.
- Wittwer, S.H., Robb, Wm., 1964. Carbon Dioxide Enrichment of Greenhouse Atmospheres for Food Crop Production. *Econ. Bot.* 18, 34–56.
- Zak, D.R., Pregitzer, K.S., Kubiske, M.E., Burton, A.J., 2011. Forest productivity under elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub>: positive feedbacks to soil N cycling sustain decade-long net primary productivity enhancement by CO<sub>2</sub>. *Ecol. Lett.* 14, 1220–1226. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01692.x>
- Zelitch, I., 1973. Plant Productivity and the Control of Photorespiration. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 70, 579–584.
- Zhou, L., Tucker, C.J., Kaufmann, R.K., Slayback, D., Shabanov, N.V., Myneni, R.B., 2001. Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. *J. Geophys. Res. Atmospheres* 106, 20069–20083. <https://doi.org/10.1029/2000JD000115>
- Zhu, Z., Piao, S., Myneni, R.B., Huang, M., Zeng, Z., Canadell, J.G., Ciais, P., Sitch, S., Friedlingstein, P., Arneeth, A., Cao, C., Cheng, L., Kato, E., Koven, C., Li, Y., Lian, X., Liu, Y., Liu, R., Mao, J., Pan, Y., Peng, S., Peñuelas, J., Poulter, B., Pugh, T.A.M., Stocker, B.D., Viovy, N., Wang, X., Wang, Y., Xiao, Z., Yang, H., Zaehle, S., Zeng, N., 2016. Greening of the Earth and its drivers. *Nat. Clim. Change* 6, 791–795. <https://doi.org/10.1038/nclimate3004>

### Internetové zdroje:

Methanelevels, *Global CH<sub>4</sub> levels*, [online] 2020 [cit. 29.4.2020],

Dostupné z: <https://www.methanelevels.org/>

Global Monitoring Laboratory Earth System Research Laboratories, *Trends in Atmospheric Carbon Dioxide*, [online] 2020 [cit. 28.4.2020], Dostupné z: <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>

FACTS II: The Aspen FACE Experiment, [online] 2020 [cit. 6.5.2020],

Dostupné z: <http://www.aspenface.mtu.edu/>