

4/ TOKY UHLÍKU MEZI EKOSYSTÉMEM A ATMOSFÉROU

*Dalibor Janouš, Marian Pavelka, Klára Taufarová,
Kateřina Havránková, Radek Czerný, Radek Pokorný,
Jiří Dušek a Michal V. Marek*

4.1 Ekosystém – biologická pumpa atmosférického uhlíku

Suchozemské ekosystémy a především lesní ekosystémy jsou potenciálními „úložišti“ atmosférického uhlíku. Suchozemské ekosystémy jsou sice v porovnání s oceány malým úložištěm, ale roční toky uhlíku mezi terestrickými ekosystémy a atmosférou jsou srovnatelné s toky mezi oceány a atmosférou. Navíc lze konstatovat, že nejméně 20 % atomů uhlíku v atmosférickém CO₂ je ročně vyměňováno právě mezi atmosférou a suchozemskou biotou.

Základní biotickou složkou ekosystémů jsou autotrofní rostliny, jejichž metabolismus úzce souvisí s fotosyntetickou asimilací atmosférického uhlíku. Tak dochází k úzkému propojení biotické a abiotické složky uhlíkového cyklu. Uhlík je fotosyntetickými procesy odebírán z atmosféry, stává se součástí uhlíkového skeletu organických sloučenin, tvořících biomasu. Část těchto sloučenin je bezprostředně prodýchána a uhlík je opět uvolněn do atmosféry. Další část uhlíku se uvolňuje respirací spojenou s heterotrofními pletivy rostlin, činností půdní mikroflóry a mikrofauny a živočichů vyskytujících se v daném ekosystému. Mimo tuto biotickou složku uhlíkového cyklu se z ekosystému část uhlíku uvolňuje také díky chemické oxidaci uhlíkatých sloučenin, z minerálních vývěřů apod.

Lesní porosty mají významnou úlohu v globálním cyklu uhlíku v suchozemských ekosystémech, a to především protože a) podíl rozlohy lesů na celkové ploše suchozemských ekosystémů je značný (podle současných odhadů činí asi $4,1 \times 10^9$ hektarů), b) les je dlouhověký, což je příčinou toho, že se v něm na dlouhou dobu ukládá značná část uhlíku. Vedle depozitu ve stromech je nesmírně významný i dlouhodobý depozit uhlíku v lesních půdách. Výsledné množství deponovaného uhlíku v lesní vegetaci a půdách se odhaduje na 1146 Pg C (petagram, 1 Pg = 10¹⁵ g), přičemž asi 37 % je fixováno v lesích tropického pásma.

Na lesní ekosystémy se tedy můžeme oprávněně dívat jako na obrovskou soustavu pump, které nasávají vzdušný uhlík z atmosféry do biomasy a půdy prostřednictvím asimilace a vypouštějí ho zpět do atmosféry respirací.

Toky CO₂ mezi ekosystémem a atmosférou přímo odrážejí okamžitou bilanci mezi difuzí CO₂ z ovzduší do listů při fotosyntéze a difuzí CO₂ z pletiv a půdy do ovzduší při autotrofní a heterotrofní respiraci. V této souvislosti hovoříme o čisté ekosystémové výměně uhlíku (NEE, z angl. *Net Ecosystem Exchange*). NEE je okamžitou bilancí asimilačních a disimilačních procesů. V delším časovém měřítku již uhlíkovou výměnu chápeme jako bilanci mezi nárůstem množství uhlíku v ekosystému (fotosyntéza, přírůst

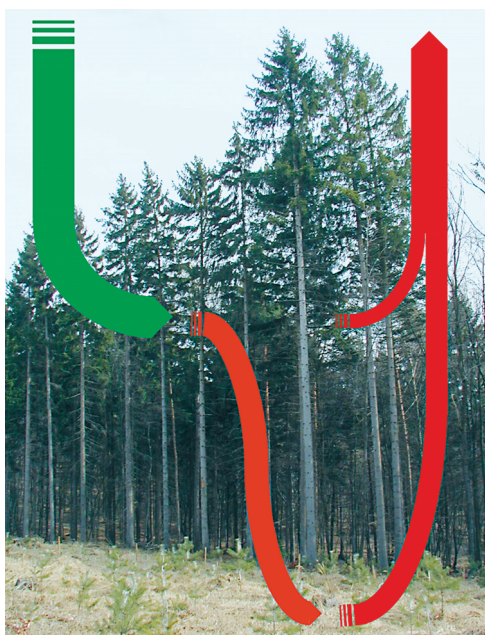
biomasy, akumulace uhlíku ve formě organické hmoty v půdě) a uvolňováním uhlíku z ekosystému (autotrofní respirace, mikrobiální rozklad dostupné organické hmoty). Zde hovoříme o čisté produkci ekosystému (NEP, z angl. *Net Ecosystem Production*).

Rychlost příjmu uhlíku při asimilačních procesech je možné vyjádřit jako rychlost hrubé asimilace ekosystému (P_E). Rychlost disimilačních procesů vyjadřujeme jako respiraci ekosystému (R_E). Pro ekosystém tedy můžeme čistou ekosystémovou výměnu uhlíku (NEE) vyjádřit vztahem:

$$NEE = P_E + R_E. \quad (1)$$

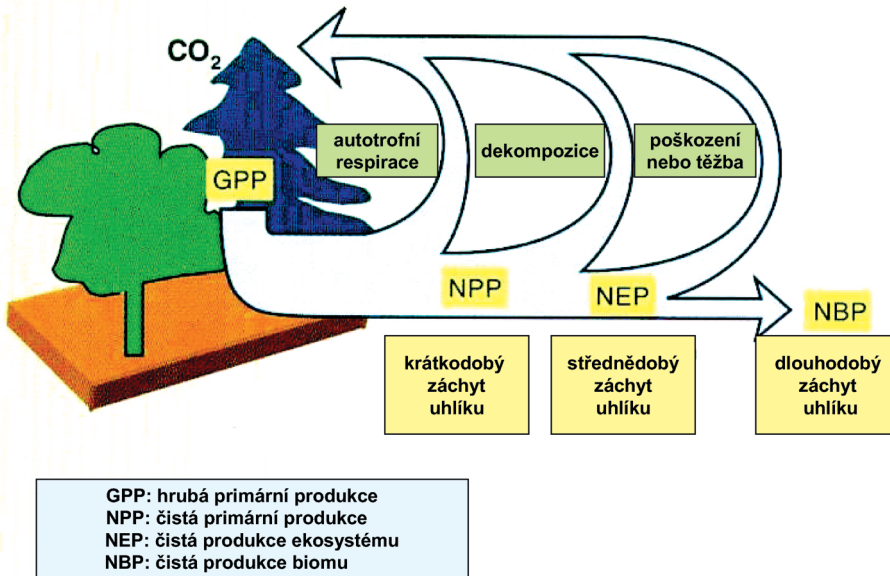
Při kvantifikaci toků CO_2 mezi biosférou a atmosférou se toky uhlíku do ekosystému a z ekosystému označují opačnými znaménky. Vyjádříme-li tok do ekosystému zápornou hodnotou, což je možno označit za obvyklý přístup, potom hodnoty P_E ve výše uvedeném vztahu jsou záporné a respirační ztráty ekosystému R_E jsou vyjadřovány kladnými hodnotami. Z hlediska absolutních hodnot jednotlivých toků je tedy NEE rozdílem P_E a R_E . Převládá-li asimilace nad disimilací, výsledné hodnoty NEE jsou záporné, uhlík vstupuje do ekosystému.

Důležitá je ona rovnováha mezi ukládáním uhlíku do ekosystému a výdejem uhlíku z ekosystému do atmosféry (obr. 4.1).



Obr. 4.1 Základní komponenty a bilance toků uhlíku do lesního porostu (zelená šipka – fotosyntetická fixace) a z lesního porostu (červená šipka – respirace kmenů, půdy, dekompozice, zvětrávání). Oranžová šipka představuje transport uhlíku uvnitř ekosystému. Zdroj: archiv autorů.





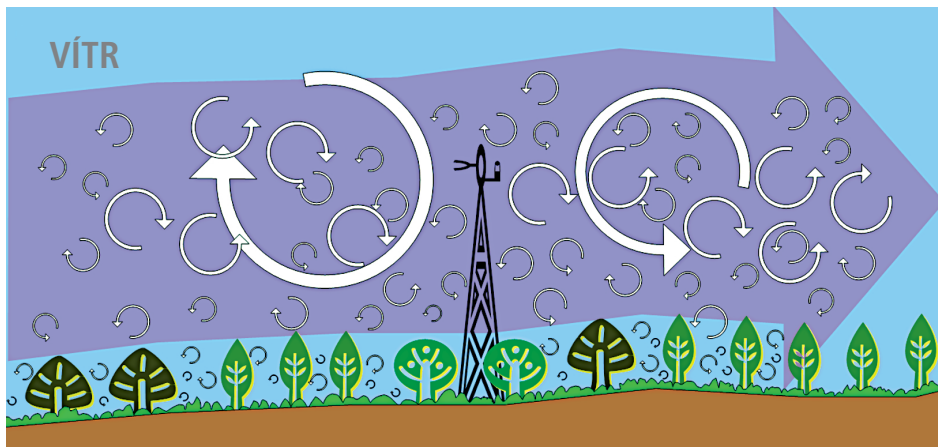
Obr. 4.2 Základní složky uhlíkového cyklu lesního ekosystému. Zdroj: CarboEurope 2000.

Výsledkem příjmu uhlíku při asimilačních procesech je hrubá primární produkce (GPP, z angl. *Gross Primary Production*). GPP je tedy měřítkem mohutnosti fotosyntetické asimilace. Odečtením přímých respiračních ztrát listové a nefotosyntetizujících částí rostlin, tedy autotrofní respirace, získáme hodnotu čisté primární produkce (NPP, z angl. *Net Primary Production*). Je-li do ztrát připočtena i heterotrofní respirace (dekompozice organické hmoty), potom získáváme hodnotu výše definované čisté ekosystémové produkce (NEP). V dlouhodobém měřítku se započtením možných ztrát způsobených vnějšími zásahy do ekosystému (např. požáry, těžbou dřeva) mluvíme o čisté produkci biomu (NBP, z angl. *Net Biome Production*), která teprve vyjadřuje schopnost lesních ekosystémů vázat vzdušný uhlík dlouhodobě (obr. 4.2).

4.2 Měření toků uhlíku

4.2.1 EDDY-KOVARIANČNÍ TECHNIKA

Jedním z nejpřesnějších způsobů stanovení toků energie a látek mezi ekosystémy a atmosférou je jejich přímé měření pomocí techniky vířivé kovariance (EC, z angl. *Eddy Covariance*). Metoda EC využívá rychlé a kontinuálně měřící analyzátory plynů (okamžité koncentrace sledovaných látek v ovzduší) a pohyb vzduchu je zjišťován ultrazvukovým anemometrem, který je schopen zaznamenat proudění vzduchu v horizontálním i vertikálním směru. EC-metoda využívá chování vzdušných vírů (turbulence). V podstatě se jedná o souběžné měření rychlosti a směru jednotlivých vírů vzduchu, stanovení její



Obr. 4.3 Znárodnění principu použití eddy-kovarianční techniky pro stanovení toků energie (zjevné a latentní teplo) a látek (CO_2 a vodní pára) mezi suchozemským ekosystémem a přízemní vrstvou atmosféry. Upraveno podle Burba a Anderson 2005.

vertikální složky a s ní spojenými přenosy látek, a to vše s frekvencí 21 měření za sekundu (obr. 4.3). Výsledná průměrná výměna plynů mezi ekosystémem a atmosférou je potom počítána statistickou kovarianční metodou pro půlhodinové periody. V případě CO_2 se jedná o čistou ekosystémovou výměnu uhlíku (NEE), v případě vodních par o evapotranspiraci ekosystému.

Měření EC-technikou musí být doplňována měřením meteorologických prvků, jako jsou množství dopadajícího slunečního záření, srážkový úhrn, teplota a vlhkost vzduchu. Dále jsou to měření celkové radiční bilance ekosystému a teploty půdy. Potřeba doprovodných měření vyplývá z toho, že právě na těchto podmínkách jsou závislé fyziologické procesy živých organismů v ekosystému, tedy i okamžitý příjem uhlíku (asimilace) a jeho uvolňování (respirace). Posouzení naměřených hodnot meteorologických prvků a toků uhlíku potom slouží k poznání vztahů mezi prostředím a schopností ekosystémů vázat vzdušný uhlík. Dalším nutným doplňkem je měření koncentrace CO_2 ve výškovém profilu, což umožňuje stanovit okamžitou akumulaci vzdušného uhlíku v prostoru měřeného porostu. Například v nočních hodinách může být významné množství CO_2 akumulováno pod korunovou vrstvou lesních porostů.

EC-technika umožňuje dlouhodobá měření toků energie a látek mezi ekosystémem a přízemní vrstvou atmosféry, tedy životních projevů ekosystému jako celku. V kombinaci s měřením bioklimatických faktorů prostředí (zejména dopadajícího slunečního záření, teploty a srážek) poskytuje kontinuální a okamžité informace o vztazích ekosystémů s jejich prostředím, o jejich reakci na změnu meteorologických podmínek i prostředí jako celku. Výsledky EC-měření významně přispívají k pochopení úlohy lesních ekosystémů v uhlíkovém cyklu. Pomáhají stanovit efektivitu konverze CO_2 do biomasy a využití vody a sluneční energie v tomto procesu. Tyto výsledky dlouhodobých měření při-

spívají k tvorbě a ověřování produkčních modelů. Umožňují poznat schopnosti ekosystémů poutat vzdušný uhlík a nalézt možnosti, jak tuto jejich schopnost ovlivnit, případně navrhnout taková adaptační opatření, aby tato schopnost nebyla narušena.

4.2.1.1 Následné zpracování dat (post-processing)

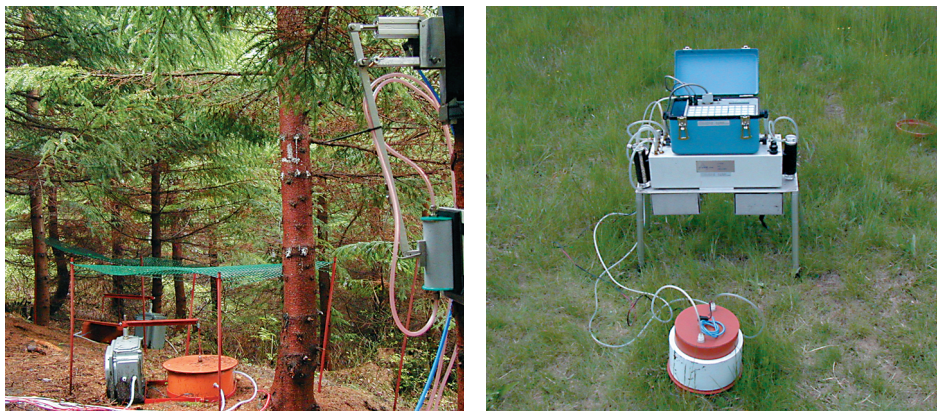
EC-data jsou měřena s frekvencí 21 Hz (tj. 21 měření za sekundu). Tato naměřená vysokofrekvenční data jsou podrobena dvoustupňové analýze. V první fázi dojde k odstranění náhodných odchylek a data projdou testem kvality (*Quality Control Software*). V druhé fázi je použit software EdiRe, který transformuje vektorové složky rychlosti větru do vhodného souřadného systému, provádí korekci ztráty signálu, počítá toky látek a energií a nakonec v závěrečném testu kvality testuje stacionaritu dat integrální turbulentní charakteristiky. Na základě provedených testů dostávají data známky kvality (0 – excelentní, 1 – dobrá a 2 – špatná kvalita). Data se známkou 0 (cca 55 %) mohou být následně využívána pro další vědecké analýzy, data se známkou 1 (cca 31 %) jsou ještě dostačující pro stanovení ekosystémové produkce, avšak data se známkou 2 (cca 14 %) musí být nahrazována modelovanými daty, stejně tak jako data chybějící v důsledku případných poruch nebo výpadků měření.

Pro modelování se využívají data se známkou 0 naměřená v časovém období před časovou periodou chybějících dat a po ní. Modelování je založeno na nalezených regresních závislostech asimilace ekosystému v daných podmínkách na dopadajícím slunečním záření za pomoci zjištěných parametrů, jako je maximální rychlost hrubé asimilace (A_{\max}), fotochemická účinnost ekosystému (α) a respirace jednotlivých složek ekosystému, na teplotě dané složky ekosystému, resp. na vlhkosti půdy za pomoci parametru Q_{10} (změna rychlosti respirace při změně teploty o 10 °C).

Špatná data pocházejí zejména z nočních měření, kdy bývá nízká turbulence a stabilní zvrstvení atmosféry. Proto jsou pro zjištění regresní závislosti respirace na faktorech prostředí používána mimo vlastních výsledků eddy-kovariančního měření také komorová měření toku CO_2 , která nejsou nízkou turbulencí ovlivnitelná.

4.2.1.2 Měření pomocí respiračních komor

Ke komorovým měřením se používají automatické systémy, např. SAMTOC (Pavelka *a kol.* 2004), umístěný v lesním výzkumném porostu na Experimentálním ekologickém pracovišti Bílý Kříž. Systém SAMTOC sestává z osmi automaticky zavíraných komor pro sledování respirace půdy a dvanácti komor pro sledování respirace kmene (obr. 4.4), dále z přepínacích ventilů, infračerveného analyzátoru koncentrace CO_2 a řídicího počítače. Systém pracuje jako uzavřený gazometrický systém, což znamená, že během měření nedochází k výměně vzduchu mezi komorovým respiračním systémem a jeho okolím. Z rychlosti nárůstu koncentrace CO_2 v uzavřené respirační komoře, známého objemu vzduchu a plochy půdy (kmene) v komorovém respiračním systému je počítán tok CO_2 z půdy (kmene) do atmosféry. Systém SAMTOL (Pavelka *a kol.* 2007), umístěný na stejném experimentálním pracovišti, ale v horském lučním ekosystému, je obdobou systému



Obr. 4.4 Automaticky zavíratelné půdní a kmenové komory pro sledování respirace (vlevo) a přenosný gazometrický systém (vpravo). Zdroj: archiv autorů.

SAMTOC, od kterého se liší zejména velikostí respiračních komor. Tyto respirační komory jsou větší, a umožňují tak sledování respirace nejen půdy, ale současně i nadzemní biomasy (trávy). Tři komory systému SAMTOL tak umožňují sledovat respiraci nikoli jednotlivých komponent, ale přímo vzorku celého ekosystému uzavřeného v komorách.

Dále jsou uskutečňována měření pomocí přenosných automatizovaných gazometrických systémů nebo manuálních systémů, které neměří kontinuálně, ale jsou velmi vhodné pro studium prostorové heterogenity respirace (obr. 4.4). Z naměřených hodnot respirace, teploty, popř. dalších veličin (např. vlhkosti půdy) lze sestavit model respiračních ztrát, který slouží k nahrazování EC-měření provedených za podmínek, při nichž nebyly splněny požadované předpoklady pro spolehlivé měření EC-technikou.

Jednou z nevýhod komorových měření je malý vzorek ekosystému nebo jeho části, kterou je možné uzavřít do respirační komory. Dokonce i při použití většího počtu komor je celková plocha uzavřená v komorách o několik řádů menší než u EC-techniky. Jsou-li však obě metody, tedy EC-technika a respirační komory, použity společně, vzájemně se doplňují a umožňují získání přesnějších odhadů uhlíkové bilance sledovaných ekosystémů.

4.3 Stanice měřící toky uhlíku v České republice

Pro studium schopnosti ekosystémů v České republice vázat atmosférický uhlík byly vybrány jejich čtyři základní typy:

- I. horský smrkový porost (měřeno od roku 2000),
- II. horská louka (měřeno od roku 2005),
- III. agroekosystém (měřeno od roku 2005),
- IV. mokřadní ekosystém – ostřicová louka (měřeno od roku 2005).

I. Horský lesní ekosystém – Experimentální ekologické pracoviště Bílý Kříž (Moravskoslezské Beskydy)

Experimentální ekologické pracoviště (EEP) Bílý Kříž se nachází v Moravskoslezských Beskydech v nadmořské výšce do 894 m, průměrná roční teplota je $6,7 \pm 1,2$ °C (průměr z let 1998–2007) a roční úhrn srážek 1300 ± 200 mm (průměr z let 1998–2007). Pracoviště je vybaveno polní laboratoří, meteorologickou stanicí, stanicí kontroly kvality ovzduší a kultivačními sférami pro pěstování porostů lesních dřevin ve zvýšené koncentraci CO₂. EEP Bílý Kříž zahrnuje výzkumnou plochu jak lesního porostu, tak horské louky. Výzkumný lesní porost (obr. 4.5a) je situován na jižním svahu v nadmořské výšce 890 m v 5. lesním vegetačním stupni a je tvořen smrkem ztepilým (*Picea abies* (L.) Karst) (99 %) a jedlí bělokorou (*Abies alba* Mill) (1 %) s podrostem brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*). Stáří porostu je 26 let, hustota porostu 1450 jedinců na hektar v roce 2007 je výsledkem pěstebních zásahů a přirozeného zředění po zimním období 2005/2006.

II. Horská luční ekosystém – Experimentální ekologické pracoviště Bílý Kříž (Moravskoslezské Beskydy)

Horská louka (obr. 4.5b) je situována na jihovýchodním svahu v nadmořské výšce 855 m. Louka je obsazena převážně kostřavou červenou (*Festuca rubra*), smilkou tuhou (*Nardus stricta*), meduňkem měkkým (*Holcus mollis*), metlicí trsnatou (*Deschampsia cespitosa*), metličkou křivolakou (*Avenella flexuosa*), sítinou rozkladitou (*Juncus effusus*) a ostřicí kulkonosnou (*Carex pilulifera*).

III. Agroekosystém – pokusná stanice Žabčice AF MZLU v Brně (jižní Morava)

Pokusná stanice (obr. 4.5c) se nachází v kukuřičné výrobní oblasti poblíž obce Žabčice v nadmořské výšce 179 m. Průměrná roční teplota je 9,2 °C a průměrný roční úhrn srážek 480 mm. Stanice byla zřízena za účelem provádění agrotechnických pokusů. Pěstovanými plodinami jsou především pšenice, ječmen a kukuřice, v menším množství brambory, hrách, cukrovka, vojtěška, jetel a saflor.

IV. Mokřadní ekosystém – výzkumná stanice Mokré louky (Biosférická rezervace Třeboňsko)

Výzkumná stanice Mokré louky u Třeboně (obr. 4.5d) se nachází na ploché sníženině o rozloze kolem 450 ha, která se rozprostírá mezi východním okrajem Třeboně a rybníkem Rožmberk. Průměrná nadmořská výška je 426 m, průměrná roční teplota činí 7,4 °C a průměrný roční úhrn srážek je 550 mm. Z geobotanického hlediska (Prach, 1993; Prach and Soukupová, 2002) je většina plochy Mokřých luk přeměněna na mezické louky třídy *Molinio-Arrhenatheretea*, které v části bližší Rožmberku přecházejí ve slatinné louky s dominujícími vysokými ostřicemi – ostřicí štíhlou (*Carex gracilis*) a ostřicí měchýřkatou (*Carex vesicaria*) – a třtinou šedavou (*Calamagrostis canescens*). Ve výtopě rybníka se ještě uchovávají zbytky slatinných vrbin třídy *Carici-Salicetea cinerea* s dominující vrbou popelavou (*Salix cinerea*) a vrbou pětimužnou (*Salix pentandra*).



Obr. 4.5 Vybrané typy ekosystémů: a – horský lesní ekosystém, b – horský luční ekosystém, c – agroekosystém a d – mokřadní ekosystém. Zdroj: archiv autorů.

4.4 Hrubá primární produkce

Potenciál hrubé primární produkce (GPP) ekosystému je dán jeho druhovým složením a stavem a podmínkami daného stanoviště. Skutečné využití potenciálu, tedy limitace hrubé primární produkce je dána okamžitými meteorologickými podmínkami, počasím. Jedná se zejména o příkon slunečního záření, teplotu vzduchu a půdy a vlhkost půdy.

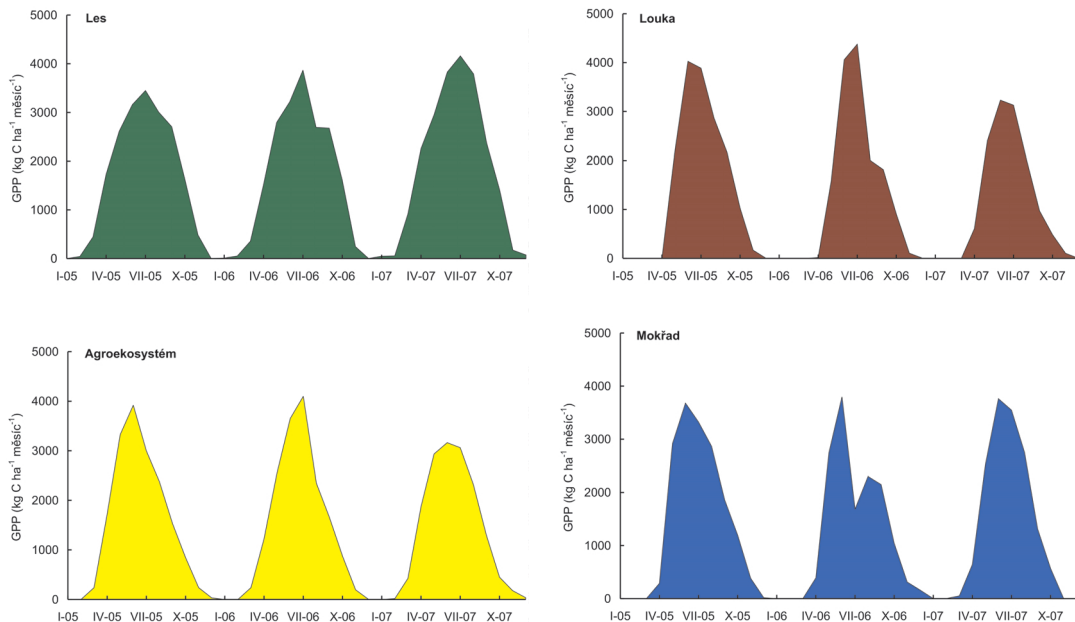
Smrkový porost má v porovnání s ostatními sledovanými typy ekosystémů nejdlejší produkční periodu (obr. 4.6 a 4.11). I když jiné typy ekosystémů mohou dosahovat v průběhu růstové sezóny vyšších hodnot GPP, celková hrubá produkce tohoto ekosystému je díky délce růstové sezóny nejvyšší (obr. 4.6). Fotosyntetická aktivita, díky specifickým vlastnostem asimilačního aparátu jehlic, je v omezené míře možná i během zimních měsíců (obr. 4.6 a 4.11). Výrazný nástup produkční aktivity začíná brzy na jaře, a to ještě před rozpuštěním sněhové pokrývky. Na začátku růstového období je výrazným faktorem limitujícím GPP teplota. Po několika teplejších dnech bez mrazu porost začíná při dostatku dopadajícího slunečního záření významně asimilovat. Další výskyt mrazu však narůstající produkční aktivitu porostu zastaví, ale nástup dnů s teplotami nad bodem mrazu znamená rychlý návrat k narůstající produkci (obr. 4.6). Další část produkční sezóny smrkového

porostu je ovlivněna příkonem slunečního záření a dostupností vody. Na podzim není GPP u smrkového porostu limitována odumíráním asimilačních orgánů.

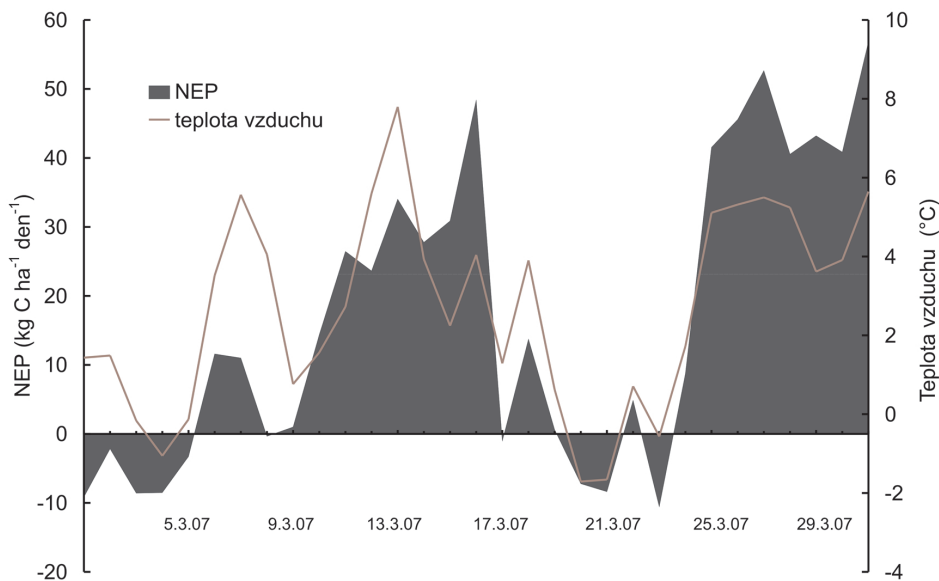
Naproti tomu počátek růstové sezóny horské louky je zcela limitován sněhovou pokrývkou. Po odtání sněhové pokrývky GPP narůstá velmi strmě. Jedná se o rychlý nástup fotosyntetické aktivity rychle narůstajícího asimilačního aparátu jako efektu kořenových zásob. GPP lučního porostu v období maximální produkce dosahuje vyšších hodnot v porovnání s lesním ekosystémem, délka produkčního období je však významně kratší. GPP tohoto typu ekosystému je v průběhu produkčního období limitována příkonem slunečního záření a dostupností vody. Výrazným faktorem ovlivňujícím GPP lučního ekosystému na konci produkční sezóny je dynamika fyziologicky aktivní listové plochy (měnící se poměr mezi živými a odumírajícími listy).

Vegetační sezóna agroekosystému začíná dříve než na sledované horské louce. Agroekosystém se nachází v nížině na jižní Moravě, která je známá jako nejteplejší region v České republice. Již v polovině března začíná růst ozimá pšenice. Velmi výrazným rysem tohoto ekosystému je vysoká GPP v krátkém časovém úseku, daná produkcí velkého množství biomasy (obilniny, kukuřice), která je však pro různé plodiny různě časově umístěna. Hlavními limitujícími faktory jsou také sluneční záření a voda.

GPP mokřadu je co do celkového objemu srovnatelná s GPP horského lučního porostu. Maximální denní hodnoty však nebyly zjištěny tak vysoké. Do popředí vystupuje



Obr. 4.6 Průběh hrubé primární produkce (GPP) v letech 2005–2007 v jednotlivých typech ekosystémů. Plocha nad osou x vyjadřuje příjem uhlíku při asimilačních procesech. Jsou uvedeny měsíční hodnoty. Zdroj: archiv autorů.



Obr. 4.7 Nárůst čisté primární produkce smrkového porostu na začátku vegetační sezóny 2007. Při poklesu teploty vzduchu je patrný pokles čisté primární produkce (NEP) až k nulovým hodnotám a okamžitě po oteplení NEP pokračuje ve svém nárůstu. Kladné hodnoty NEP představují převahu záchytu uhlíku ekosystémem nad jeho výdejem, záporné hodnoty NEP naopak převahu výdeje uhlíku ekosystémem. Zdroj: archiv autorů.

specifický faktor prostředí – výskyt záplav (Dušek *a kol.* 2009). Ty významně ovlivňují stav a množství funkčního asimilačního aparátu. GPP je poškozením asimilačního aparátu v průběhu růstové sezóny významně omezena. Dalším limitujícím faktorem na této lokalitě je sluneční záření.

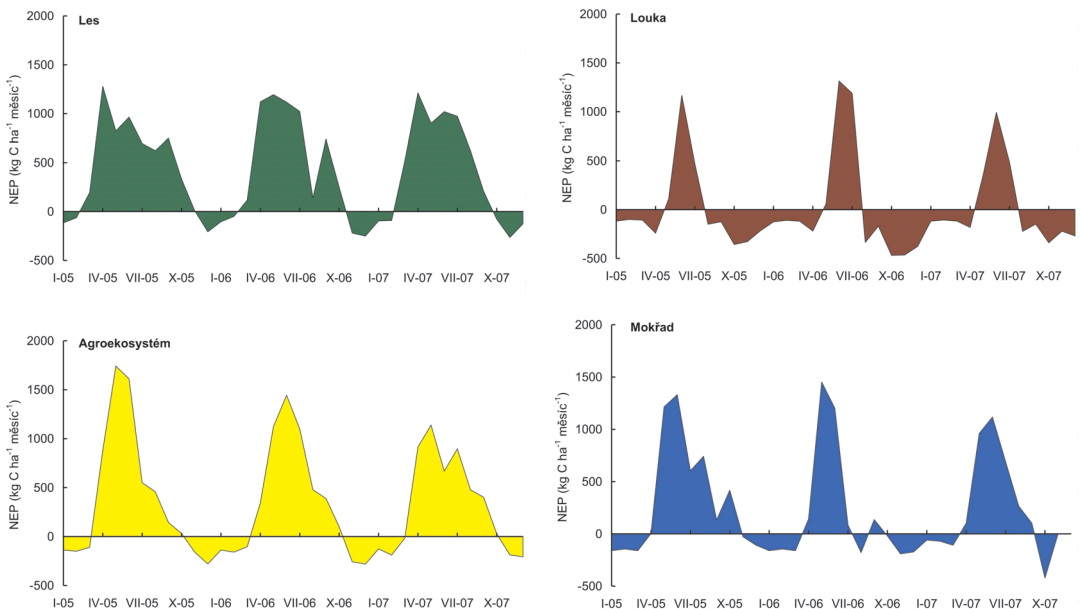
4.5 Čistá ekosystémová produkce

Jak již bylo zmíněno, čistou produkcí ekosystému (NEP) se rozumí výsledná bilance mezi hrubou primární produkcí (GPP) a ztrátami uhlíku v důsledku autotrofní a heterotrofní respirace (R_E). Teprve tato kategorie na rozdíl od GPP vypovídá o množství uhlíku poutaného ekosystémem, tedy o schopnosti ekosystému vázat a zadržet CO_2 z atmosféry.

Sledovaný smrkový porost je relativně mladý ekosystém s vysokým produkčním potenciálem, teprve se tvořící kompeticí mezi jedinci, tvorbou korunových těles a korunového porostního zápoje, obsazováním půdního prostoru kořeny a v neposlední řadě příznivým poměrem mezi autotrofní a heterotrofní organickou hmotou. Se stárnutím lesního ekosystému totiž narůstá množství respirující organické hmoty, což nepříznivě ovlivňuje bilanci mezi hrubou primární produkcí a ekosystémovou respirací. NEP smrkového

ekosystému je po celé růstové období relativně vyrovnaná a celkově, zejména díky délce produkčního období, je mezi sledovanými ekosystémy nejvyšší (obr. 4.8, tab. 4.1). Oproti ostatním ekosystémům má les mnohonásobně vyšší objem biomasy, a i když rozklad je mírněn mikroklimatem pod korunovou vrstvou (nižší teplota, mírnější amplituda oscilací teplot), ekosystémová respirace je zde vysoká. V nepříznivých dnech (zataženo, teplá noc) v průběhu celého vegetačního období tedy může snadno být denní bilance uhlíku ztrátová, tzn. výdej uhlíku respirací v daném dnu převáží nad jeho příjmem asimilací.

Celková produkční perioda lučního porostu je relativně krátká (obr. 4.8, tab. 4.1). Porost začal ve sledovaných letech asimilovat po pěti dnech s průměrnou denní teplotou vzduchu nad 5 °C. Na počátku vegetačního období probíhal intenzivní rozklad stařiny a respirace převažovala nad asimilací. Hrubá primární produkce začala převažovat nad respirací až cca po dvaceti dnech od začátku asimilace, kdy narostlo dostatečné množství asimilujícího aparátu. V pozdním létě, kdy asimilační orgány stárnou a odumírají, výrazně přispívají k heterotrofní respiraci, hrubá primární produkce klesá a respirace ekosystému začíná převládat nad asimilací. Daný luční ekosystém je vývojově starý a stálý, a proto je zde celková bilance asimilace a respirace vyrovnaná. Téměř celý objem vyprodukované organické hmoty se během jednoho roku prodýchá a rozloží. Ekosystém již nijak významně neakumuluje uhlík.



Obr. 4.8 Průběh čisté ekosystémové produkce (NEP) v letech 2005–2007 v jednotlivých typech ekosystémů. Jsou uvedeny měsíční hodnoty. Plocha nad osou x znamená tok uhlíku do ekosystému a plocha pod osou x tok uhlíku z ekosystému do atmosféry. Zdroj: archiv autorů.

Průběh GPP agroekosystému během růstové sezóny se podobá zjištěnému stavu na louce, celkové respirační ztráty jsou však menší (obr. 4.6, tab. 4.1). U agroekosystému činí zjištěné respirační ztráty cca 75 % hrubé primární produkce, na louce je to cca 98 %. Sklizeň úrody je specifická a výrazná vlastnost tohoto ekosystému, kdy je vyprodukovaná biomasa – úroda – z ekosystému vyvezena. Proto ztráty heterotrofní respirací jsou výrazně nižší (výrazně snížený objem disponibilního substrátu využitelného pro dekompozici). Uhlík navázaný ve vyvezené biomase se však následně uvolňuje během jejího využití v potravním řetězci nebo při spalování a případném rozkladu, ale to již mimo daný ekosystém.

Produkce mokřadu je ve srovnání s loukou i agroekosystémem rozložena rovnoměrněji na celou vegetační sezónu (obr. 4.8, tab. 4.1). Uvolňování uhlíku aerobní respirací je snižováno nedostatkem kyslíku pro rozklad organické hmoty vlivem vysoké hladiny podzemní vody. Respirační ztráty uhlíku činí cca 82 % hrubé primární produkce. Ztráty uhlíku zde však mohou být zvýšeny uvolňováním metanu.

V roce 2006 byly na této lokalitě tři povodně, první na začátku dubna, druhá na začátku července a třetí v srpnu. Při červencové povodni vystoupala vodní hladina až do výšky 2,3 m. Byly přerušeny asimilační i disimilační procesy. Po opadnutí vody se již daný mokřadní porost nevrátil na původní úroveň celkové produkční aktivity před povodní. Hrubá primární produkce dosahovala po opadu vody významně nižších hodnot a respirace byla významně vyšší než ve stejném období let 2005 a 2007.

4.5.1 ZÁVISLOST ČISTÉ EKOSYSTÉMOVÉ VÝMĚNY CO₂ NA SLUNEČNÍM ZÁŘENÍ

Vzhledem k tomu, že primární produkce je ultimativně spojena s efektivitou fotosyntetické asimilace přímo vázanou na příjem a konverzi energie dopadajícího slunečního záření, je možné i dané typy ekosystémů porovnat právě s ohledem na jejich efektivnost konverze sluneční energie v procesu tvorby biomasy. K tomu je využíván parametr efektivity využití radiace (RUE, z angl. *Radiation Use Efficiency*), tedy množství suché hmotnosti biomasy vyprodukované na jednotku absorbované energie slunečního záření (tab. 4.1). Výrazným předpokladem pro efektivní využití energie slunečního záření je adekvátní schopnost sluneční záření zachytit asimilačním aparátem. Pro lesní porosty obecně a pro jehličnany zvláště platí, že architektura korunové vrstvy vytváří předpoklady pro velice efektivní záchyt slunečního záření. To dokládá stanovená hodnota RUE pro smrkový porost. Hodnota RUE u agroekosystému je výsledkem záměrné tvorby porostní struktury realizované jednotlivými agrotechnickými opatřeními.

NEP, tj. čistá produkce ekosystému, vykazuje podobně jako rychlost asimilace hyperbolickou závislost na dopadajícím slunečním záření (obr. 4.9). Tato závislost vymezuje množství sluneční energie, které musí porost zachytit, aby se stal příjemcem vzdušného CO₂, či naopak určuje prahovou hodnotu slunečního záření, pod kterou převažuje respirace, a porost se tak stává zdrojem CO₂. Význam množství a typu (přímé a difuzní záření) slunečního záření pro schopnost autotrofního ekosystému je neoddiskutovatelný (tab. 4.2).

Les je prostorově strukturovaný ekosystém, a zatímco na horní třetinu korunové vrstvy dopadá za jasných dnů jen

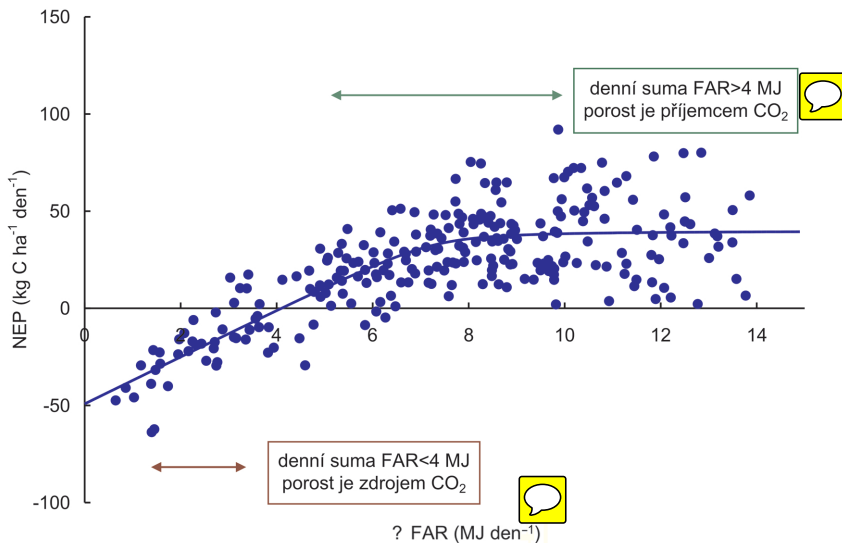


světlo zejména ve formě difuzního záření. Jehlice z jednotlivých vrstev korun jsou tak adaptovány na přímé a difuzní záření. Maximální fotosyntetická aktivita lesního porostu je největší v polojasných dnech. V jasných dnech, kdy několik dnů předtím nepršelo, dochází v odpoledních hodinách k uzavírání průduchů, aby se snížil výdej vody transpirací. Rovněž fotosyntetický aparát je ve dnech s vysokými hodnotami záření brzy saturován. K takovému nasycení nedochází v polojasných dnech, kdy se střídá intenzita ozáření a přímá radiace s difuzním zářením. Fotochemická účinnost při nízkých hodnotách ozáření byla stejně jako na louce největší v zatažených dnech. Porost tedy dokáže rovněž využít nízké hodnoty radiace lépe ve formě difuzního záření (podrobně viz odd. 3.3).

Maximální fotosyntetická aktivita lučního porostu byla největší v jasných dnech. Naproti tomu fotochemická účinnost při nízkých hodnotách ozáření byla největší v zatažených dnech. Porost tedy dokáže využít nízké hodnoty radiace lépe ve formě difuzního záření.




U agroekosystému, kde chybí architektura korun stromů, významné součásti lesního ekosystému, jsou opět nejlépe využívány nízké hodnoty radiace v zataženém dni, nejméně efektivně využívá ekosystém dopadající energii za jasného dne.

Maximální fotosyntetická aktivita mokřadu byla u všech tří typů ozáření stejná, porost nebyl limitován dostupností vody. V polojasných dnech porost využívá malé hodnoty ozáření nejlépe. Rozdíl je ale především v respiraci – v jasných teplých dnech je podíl respirace vyšší než v chladných zatažených dnech.



Obr. 4.9 Závislost čisté primární produkce smrkového porostu na dopadajícím fotosynteticky aktivním záření (FAR). Zdroj: archiv autorů.

Tab. 4.1 Průměrná roční čistá ekosystémová produkce (NEP), hrubá primární produkce (GPP), respirace ekosystému (R_E), poměr respirace k hrubé primární produkci (R_E/GPP) a efektivita využití radiace (RUE). Uvedeny jsou průměrné hodnoty za období měření (les 2003–2007, louka, agro a mokřad 2006–2007) a směrodatné odchylky od průměru. Zdroj: archiv autorů.

| Ekosystém | NEP (t C ha ⁻¹) | GPP (t C ha ⁻¹) | R_E (t C ha ⁻¹) | R_E/GPP % | RUE (g C MJ ⁻¹) |
|-----------|--|--------------------------------|----------------------------------|----------------|--------------------------------|
| les |  -5,1 ±0,5 | -18,6 ±1,8 | 13,5 ±1,4 | 73 | 0,36 ±0,05 |
| louka | -0,4 ±0,5 | -16,1 ±0,9 | 15,7 ±0,7 | 98 | 0,03 ±0,04 |
| agro |  -4,1 ±0,3 | -16,6 ±0,6 | 12,5 ±0,4 | 75 | 0,21 ±0,03 |
| mokřad |  -2,8 ±1,0 | -15,5 ±0,8 | 12,7 ±0,4 | 82 | 0,18 ±0,07 |

4.5.2 ČASOVÝ ÚSEK AKTIVNÍ PRODUKCE EKOSYSTÉMU

Zkoumané ekosystémy se významně liší v délce doby, kdy uhlík pohlcují a kdy ho uvolňují (tab. 4.3). Větší počet dnů s převažující asimilací nad respirací ekosystému byl zjištěn u lesního ekosystému a agroekosystému, nejnižší u horské louky. U smrkového porostu je důvodem schopnost asimilace staršími ročníky jehlic (zejména loňskými) již brzy na počátku roku, v pozdním podzimu je to zase relativně vysoká fyziologická aktivita nového ročníku jehlic. Na druhou stranu i během růstové sezóny, která v roce 2007 trvala 226 dnů (období 6. 3.–17. 10.), se u lesního ekosystému vyskytly dny s respiračními ztrátami uhlíku vyššími, než byla asimilace. Bylo to způsobeno výrazným ochlazením na začátku nebo konci produkční sezóny (obr. 4.7) a dále příliš nízkou úrovní dopadajícího záření v zatažených dnech nebo naopak příliš vysokým záření spolu s vy-

Tab. 4.2 Průměrná čistá produkce jednotlivých ekosystémů za jasných, zatažených a polojasných dnů v nejproduktivnější fázi růstu (červen, červenec). V závorkách je procentuální výskyt jednotlivých typů dnů za sledované období (les, louka: 2003–2007, mokřad, agro: 2005–2007). Zdroj: archiv autorů.

| Ekosystém | Jasno NEP (g C m ⁻² den ⁻¹) | Zataženo NEP (g C m ⁻² den ⁻¹) | Polojasno NEP (g C m ⁻² den ⁻¹) |
|-----------|--|---|--|
| les | 17,23 (20 %) | -0,21 (37 %) | 17,82 (43 %) |
| louka | 12,56 (20 %) | 7,28 (37 %) | 17,25 (43 %) |
| agro | 13,73 (27 %) | 13,86 (27 %) | 14,67 (46 %) |
| mokřad | 12,50 (34 %) | 2,99 (26 %) | 15,16 (40 %) |

Tab. 4.3 Počty dnů s výsledným tokem uhlíku do ekosystémů a celkový produkční čas. V závorkách je uveden podíl z celkového počtu dnů a hodin v roce 2007. Zdroj: archiv autorů.

| 2007 | Propad CO ₂ | |
|--------|------------------------|-------------|
| | Počet dnů | Počet hodin |
| Les | 199 (55 %) | 2836 (32 %) |
| Louka | 102 (28 %) | 2011 (23 %) |
| Agro | 198 (54 %) | 2760 (32 %) |
| Mokřad | 147 (47 %) | 2497 (29 %) |

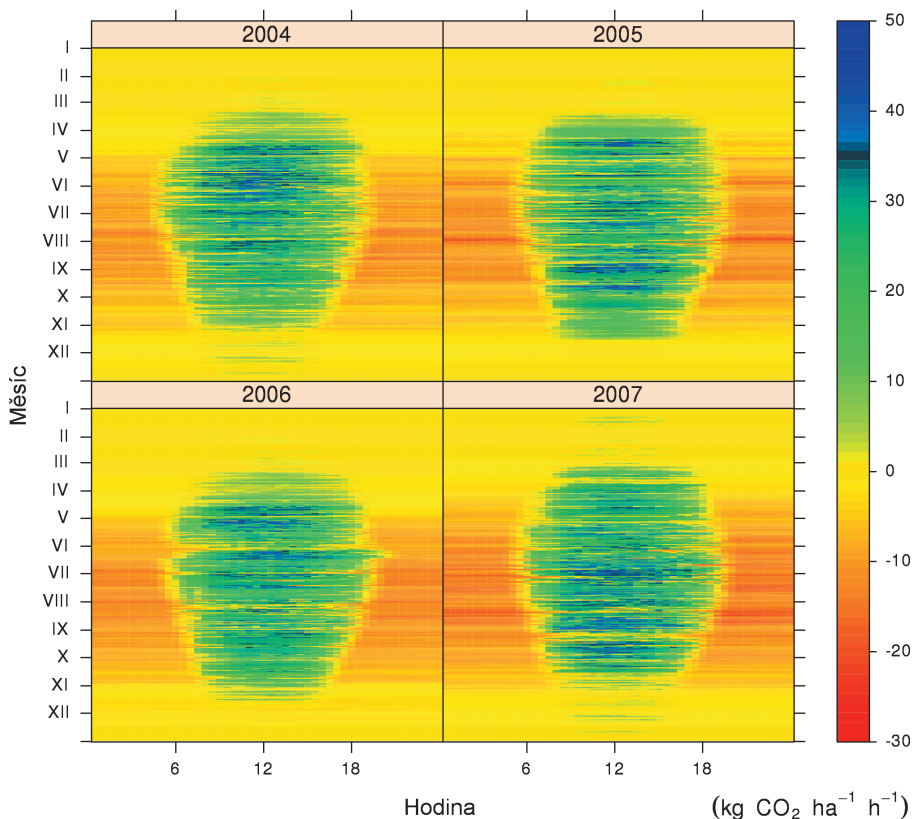
sokými teplotami vzduchu a vláhovým deficitem v periodě plné vegetační sezóny. Příčinu poměrně velkého počtu produkčních dnů u agroekosystému jako celku je možno spatřovat v souběžném pěstování různých plodin s odlišnou produkční dobou na dané výzkumné ploše.

Časový průběh NEP smrkového porostu v podrobném měřítku (obr. 4.10) ukazuje na celkovou „jemnost“ vztahů mezi porostem a jeho prostředím, vyúsťující v příjem a výdej uhlíku porostem. Zvláště zřejmý je význam jednotlivých let a rozdílnost růstových sezón, ovlivňující velikost aktuálního ukládání uhlíku ve smrkovém porostu. Zřetelný je například rozdíl ve výskytu depozičního maxima mezi roky 2004 a 2007 (maximum 2004: měsíce květen–červen, maximum 2007: červenec–říjen). Význam konkrétního průběhu počasí a ročního klimatu je skutečně zásadní a velikost ukládání atmosférického uhlíku v ekosystémech má výraznou meziroční variabilitu. Pro daný horský smrkový porost je možná i překvapující délka období během roku, kdy převládá asimilace uhlíku nad respiračními ztrátami, která trvá od března až do listopadu (obr. 4.9). Čistý produkční čas je čas, kdy tok uhlíku směřoval do porostu (tab. 4.3 a obr. 4.10). Podíl času, kdy převládá asimilace nad disimilačními procesy, samozřejmě obecně souvisí se sezónním chodem délky slunečního svitu, největší podíl, nad 50 %, byl v měsících červnu a červenci. Ze zjištěných výsledků je dále zřejmé, že asimilační orgány smrkového porostu jsou schopny asimilovat i v zimě, v době vegetačního klidu, a to v případě, že se krátkodobě oteplí a jsou vhodné radiační podmínky.

4.6 Ztráta uhlíku z ekosystémů

4.6.1 RESPIRACE

Respirace živých organismů je cestou, jak získat energii pro životní pochody, a to štěpením energeticky bohatých organických molekul. Konečným produktem respirace rostlin je oxid uhličitý (CO₂), který je uvolňován do okolní atmosféry. Tímto procesem se velká část uhlíku absorbovaného v procesu fotosyntézy vrací zpět do atmosféry. V současnosti, kdy zejména vlivem antropogenních aktivit dochází k nárůstu koncentrace CO₂ v atmo-

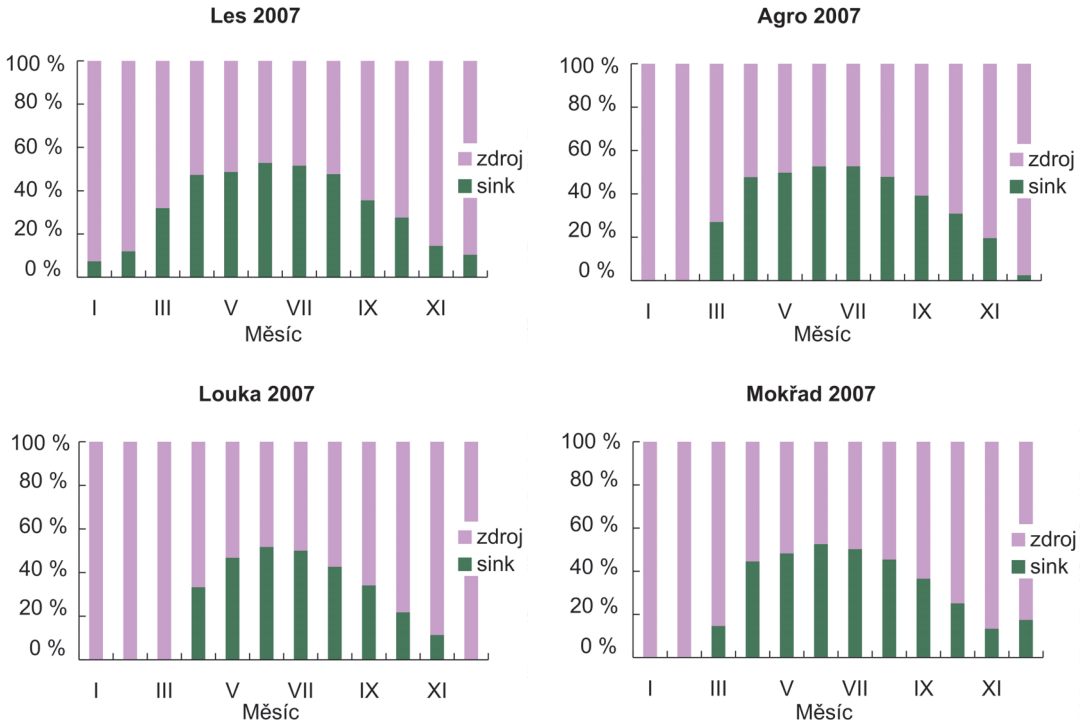


Obr. 4.10 Detailní časový průběh čisté ekosystémové produkce (NEP) ve dnech a měsících růstových sezón let 2005–2007 ve smrkovém porostu v Moravskoslezských Beskydách (věk porostu 25 let). Barevná škála ukazuje na velikost příjmu a výdeje uhlíku porostem. Zdroj: archiv autorů.

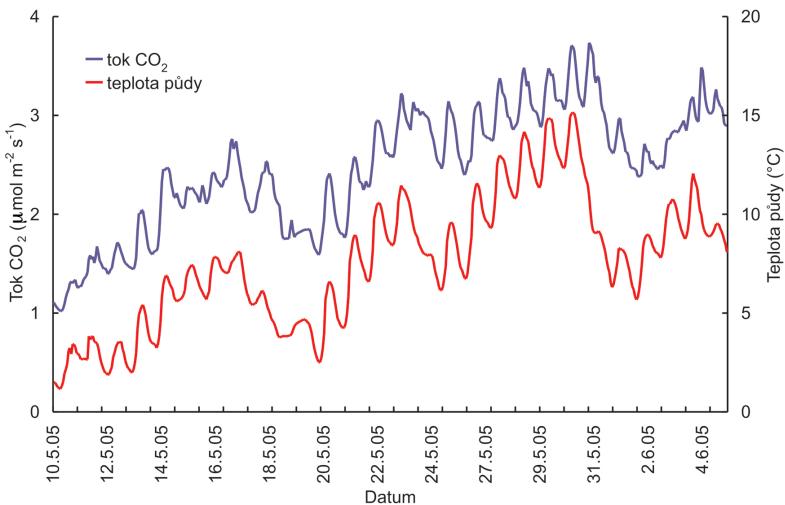
sféře, je důležité poznat a kvantifikovat všechny součásti globálního uhlíkového cyklu, tedy i respiraci. Respirace je výrazně závislá na teplotě (obr. 4.12), koeficient určující tuto závislost, tj. Q_{10} (koeficient zvýšení rychlosti respirace při zvýšení teploty o 10 °C) má pro půdy hodnotu blízkou 2. Respirace půdy je závislá i na půdní vlhkosti. Uvedené závislosti mají různou míru významnosti pro jednotlivé složky respirace půdy, tj. autotrofní – vázanou především na respiraci kořenů stromů a bylin – a heterotrofní – spojenou s aktivitou půdních organismů, bakterií.

4.6.1.1 Respirace horského lesního a lučního ekosystému

Les patří k nekomplexnějším ekosystémům na Zemi. Je pro něj charakteristické vertikální uspořádání, rozložení biomasy i složité vazby mezi organismy spojené s tokem látek a energie. Les také výrazně ovlivňuje mikroklima uvnitř sebe sama, například zmenšuje



Obr. 4.11 Součtový sloupcový graf časového podílu, kdy byly sledované typy ekosystémů zdrojem nebo úložištěm CO₂. Příklad jednotlivých měsíců roku 2007. Zdroj: archiv autorů.

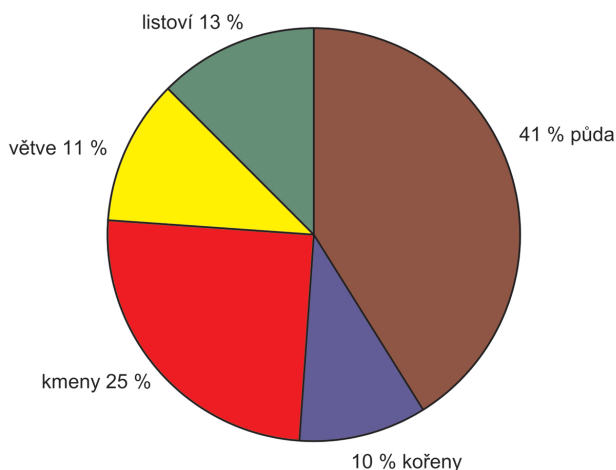


Obr. 4.12 Rychlost toku CO₂ z půdy v návaznosti na její teplotu v průběhu několika dnů roku 2005. Zdroj: archiv autorů.

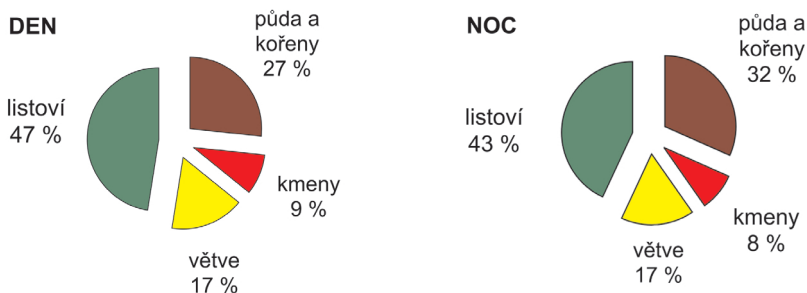
teplotní extrém, což se projevuje i na chodu respirace. Tím, že zmírňuje teplotní extrém, například teplotu půdy, zmenšuje i denní dynamiku respirace půdy v porovnání s lučným ekosystémem.

V horském lesním ekosystému je uloženo velké množství uhlíku, a to jak v půdě, tak i v nadzemní biomase. Největší zásoba uhlíku v horském lesním ekosystému se nachází v půdě, která spolu s kořeny obsahuje 52 % uhlíku celého ekosystému (obr. 4.13). Na respiraci se však největší měrou (43–47 %) podílí listoví (obr. 4.14), což ukazuje na jeho velkou respirační aktivitu. Je nutné si však uvědomit, že během dne v listoví probíhá fotosyntéza, která převažuje nad respirací.

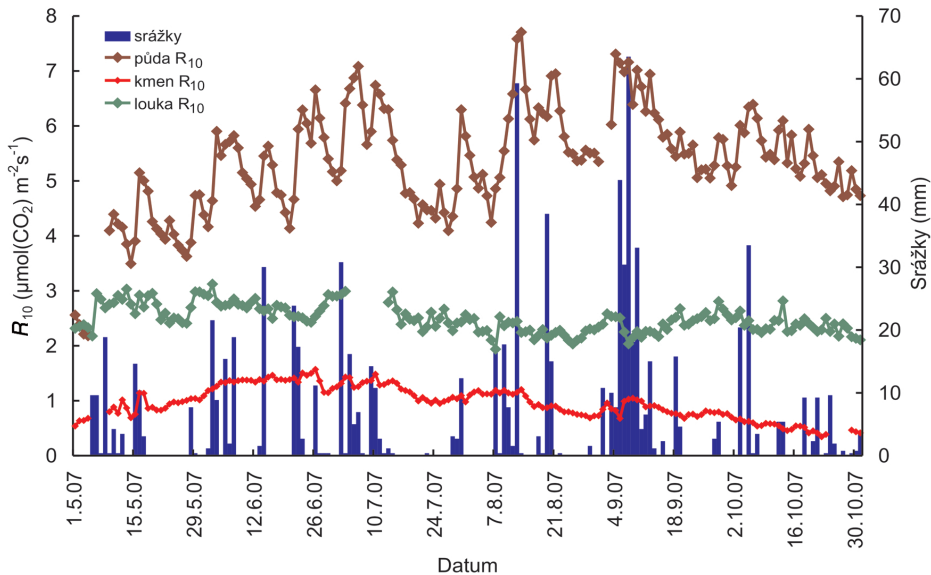
Na základě měření s použitím automatických respiračních systémů byl zjištěn vliv atmosférických srážek na respiraci půdy a kmene v lesním ekosystému a na respiraci



Obr. 4.13 Zásoba uhlíku v jednotlivých komponentách horského lesního ekosystému. Zdroj: archiv autorů.



Obr. 4.14 Podíl respirace jednotlivých komponent na respiraci horského lesního ekosystému ve dne (8:00–16:00) a v noci (22:00–04:00). Zdroj: archiv autorů.



Obr. 4.15 Tok CO_2 z půdy a kmene ve smrkovém porostu a z lučního ekosystému přepočtený na teplotu 10°C (R_{10}) a denní úhrny srážek. R_{10} z kmene se vztahuje na plochu kmene. Pro přepočet R_{10} kmene na jednotku plochy porostu (m^2) je třeba ji vynásobit hodnotou 0,16 (index povrchu kmenů). Zdroj: archiv autorů.

lučního ekosystému. Při déletrvajícím bezsrážkovém období s postupným vysycháním půdy dochází k poklesu respirace vlivem sucha. Po následujících srážkách dochází k prudkému nárůstu respirace (obr. 4.15).

Nejvíce je srážkami ovlivňována R_{10} (rychlost respirace přepočtená na teplotu 10°C) půdy ve smrkovém porostu, v menší míře pak R_{10} ekosystému lučního. Hodnota R_{10} kmene vykazovala jen malé změny a její chod nebyl srážkovou činností téměř ovlivněn. Lze říci, že nadzemní biomasa, ať už na sledované horské louce či v lese, nebyla stresována nedostatkem vody v takové míře, aby se tento nedostatek projevil na respirační aktivitě.

4.7 Časová dynamika a prostorová identifikace přírůstku

Celosezónní uhlíkovou bilanci porostu i její dynamiku lze kromě eddy-kovarianční metody odhadnout měřením dynamiky přírůstku biomasy. To je na rozdíl od eddy-kovariance možno provádět pro porosty s menší plochou či dokonce jednotlivé dřeviny, porostní skupiny či etáže (věkově a výškově rozlišitelná část porostu na téže ploše). Mnoho studií se zaměřilo na studium alometrických vztahů (vztah mezi jednoduše měřitelným dendrometrickým parametrem – nejčastěji výčetní tloušťkou kmene – a biomasou celé rostliny nebo jednotlivého orgánu), inventarizaci dřevní hmoty, sekvestraci uhlíku či expanzní faktory

jako první krok pro ohodnocení uhlíkového úložiště různých ekosystémů (více v kapitole 5). Identifikace a kvantifikace těchto terestrických uhlíkových úložišť, stejně jako informace o uhlíkové bilanci ekosystémů na jedné straně a vyčíslení množství vypouštěných emisí CO₂ na straně druhé jsou v současnosti velmi žádané (viz Kjótský protokol).

Lesy mírného pásma byly nedávno identifikovány jako významné uhlíkové úložiště (Janssens *a kol.* 2003). Toto úložiště je spojováno s probíhajícími změnami prostředí (zvýšení atmosférické koncentrace CO₂, oscilace teploty vzduchu, depozice dusíku atd.) a rozsáhlejší plochou obhospodařovaných porostů mladých a rychlerostoucích dřevin. Vetter *a kol.* (2005) poukazují na to, že tyto pozitivní změny jsou průkaznější zvláště u porostů vyšších nadmořských výšek (600–900 m n. m.). Dominantní dřevinou jak v České republice (55 %), tak ve střední Evropě (35 %), zaujímající přirozeně střední a vyšší polohy, je smrk ztepilý (*Pice abies* [L.] Karst). Z těchto důvodů jsme se v našich studiích zaměřili právě na smrk.

Přesná stanovení biomasy různých rostlinných orgánů (čerstvé či suché) a jejich plochy povrchu jsou velmi důležitá nejen pro studie přenosu a výměny energie a látek mezi porostem a přilehlou vrstvou atmosféry, ale i pro parametrizaci ekosystémových modelů. Informace o množství biomasy jednotlivých komponent stromu a její prostorové lokalizaci jsou důležité také pro budování mechanických (nejčastěji k ohodnocení stability stromu nebo porostu proti bořivému větru, sněhu apod.; strom je v tomto případě výpočtu „nosičem vetknutým do půdy“) a růstových modelů.

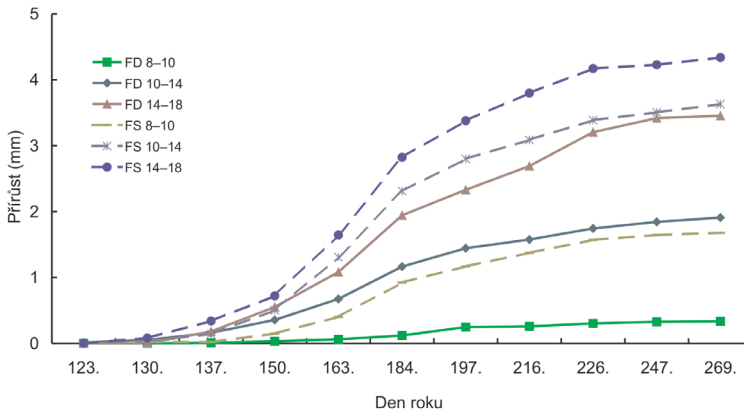
Stanovení biomasy stromu a jeho jednotlivých částí (kořen, kmen, větve, asimilační aparát) je založeno na aplikaci alometrických vztahů popisujících relace a proporce mezi různými rostlinnými orgány. Především se využívají relace mezi jednoduše měřitelnými rozměry kmene nebo koruny a biomasou či plochou povrchu dalších orgánů. Základními dendrometrickými parametry dřevin využívanými pro alometrické relace jsou výčetní tloušťka kmene (D , měřená v prsní výšce, tj. 1,3 m od paty kmene) a výška stromu. Tloušťkový přírůst kmene závisí na efektivitě asimilace uhlíku a celkové bilanci uhlíku stromu, neboť uhlík je nejprve realokován z jehlic či listů do větví a kořenů (Waring 1987). Menší pozornost v alometrii zaujímají dendrometrické parametry koruny pro jejich obtížnější stanovení, ačkoli jsou rozměry koruny hlavními determinanty radiačního režimu porostu (Kellomäki *a kol.* 1984), pokryvnosti, velikosti korunového jádra (vnitřní odlisťená část koruny) a tzv. samozředovacího efektu (Mäkela 1997). Produkce stromu úzce souvisí s plochou povrchu koruny, zvláště pak s její osluněnou, tzv. efektivní částí.

Nadzemní biomasa smrkových porostů experimentálních ploch testovací lokality Bílý Kříž byla ohodnocována na základě měření přírůstku kmene (D) a pomocí destruktivně stanovených specifických alometrických vztahů (Pokorný a Tomášková 2007). Pro kvantifikaci podzemní biomasy byl využit převzatý alometrický vztah z obdobného smrkového porostu (Drexhage a Gruber 1998).

Do roku 2006 byl na experimentálních plochách zkoumán vliv rozdílné hustoty porostu na růst a fyziologii smrku. Hustá část porostu (FD) měla v roce 2000 celkem 2600 stromů na hektar, řídká část (FS) 2100. Po zimním období 2005/2006 došlo k výraznému snížení

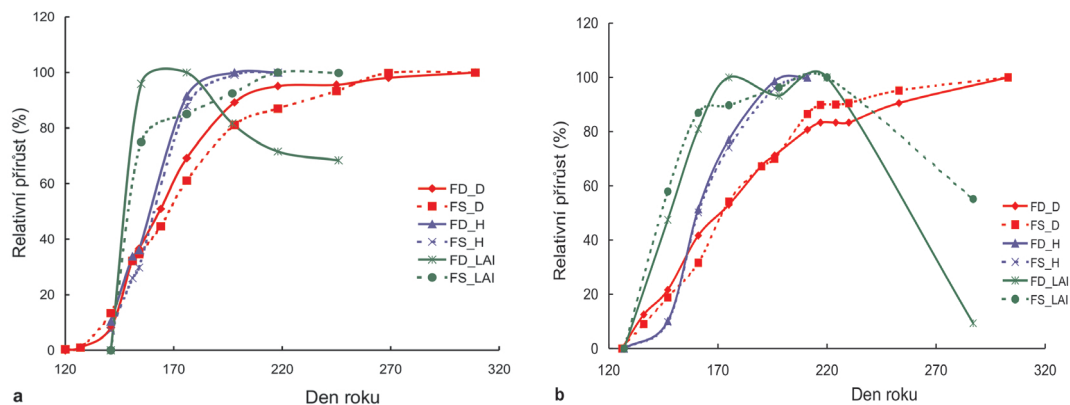
hustoty hustší plochy vlivem námrazy a těžké sněhové pokrývky a hustoty porostních ploch se vyrovnaly. Přesto díky historickému vývoji korunových těles v různých světelných podmínkách přetrvával u stromů srovnatelných dimenzí řídké (FS) plochy větší tloušťkový přírůst kmene (obr. 4.16). Tento příklad je uveden pro ilustraci významnosti sledování změn porostní hustoty, respektive vývoje porostu a jeho růstových podmínek v delším časovém období. V průběhu ročního růstového cyklu mladé horské smrčiny vrcholil tloušťkový přírůst kmene v průměru 232. (± 18) den roku (průměr z let 1998–2005 \pm směrodatná odchylka). Největší dynamiku růstu od počátku růstové sezóny a také nejčasnější vyvrcholení vykazoval výškový přírůst 204. (± 11) den roku (průměr z let 2000–2003) a nárůst listové plochy 207. (± 15) den roku (průměr z let 1998–2005, obr. 4.17 a 4.19).

Rozdíly v dynamice přírůstu nadzemních orgánů mezi porostními plochami před zimou 2005/2006 (obr. 4.17) díky rozdílu v hustotě (620–680 ks ha⁻¹) byly vzrůstající ve vektoru: výškový přírůst, tloušťkový přírůst a nárůst listoví. Dynamika výškového přírůstu byla v hustém i řídkém porostu téměř shodná, zatímco tloušťkový přírůst kolísal nejpravděpodobněji v závislosti na dostupnosti vody. Po zimním období byla půda dostatečně nasycena vodou (duben, květen), poté půdní vlhkost klesala, a to zřejmě vlivem převažujícího neaktivního výparu, nejprve v řídkém porostu (červen). Postupně s převažujícím aktivním výparem a především v důsledku sucha (srpen, září) došlo více k poklesu objemové vlhkosti kmenů v hustém porostu (případ r. 2003). Ve srážkově bohatém a vyrovnaném růstovém období (r. 2002) byla dynamika nárůstu objemu kmene u obou ploch obdobná. Rok 2003 byl rokem s extrémně suchým a teplým létem (srpen–září), což se projevilo také ve výraznějším opadu listoví. Přírůst listoví v hustším porostu vrcholil dříve a stejně tak dříve a více docházelo k opadu.



Obr. 4.16 Příklad průměrného kumulativního tloušťkového přírůstu stromu husté (FD) a řídké (FS) plochy smrkového porostu podle tloušťkových tříd v roce 2007. Tloušťkové třídy (podle výčetní tloušťky kmene, D) odpovídají víceméně sociálnímu postavení jedince v porostu: podúrovňový $D \leq 10,0$ cm; úrovňový $D 10,1-14,0$ cm a nadúrovňový $D 14,1-18,0$ cm, ($N = 50$). Základní parametry porostních ploch FD a FS na konci růstové sezóny 2007 – průměrná výška porostu \pm střední chyba průměru: 13,0 m ($\pm 0,2$) a 12,2 m ($\pm 0,2$); průměrná tloušťka kmene: 15,2 cm ($\pm 0,2$) a 14,6 cm ($\pm 0,1$) Zdroj: archiv autorů.

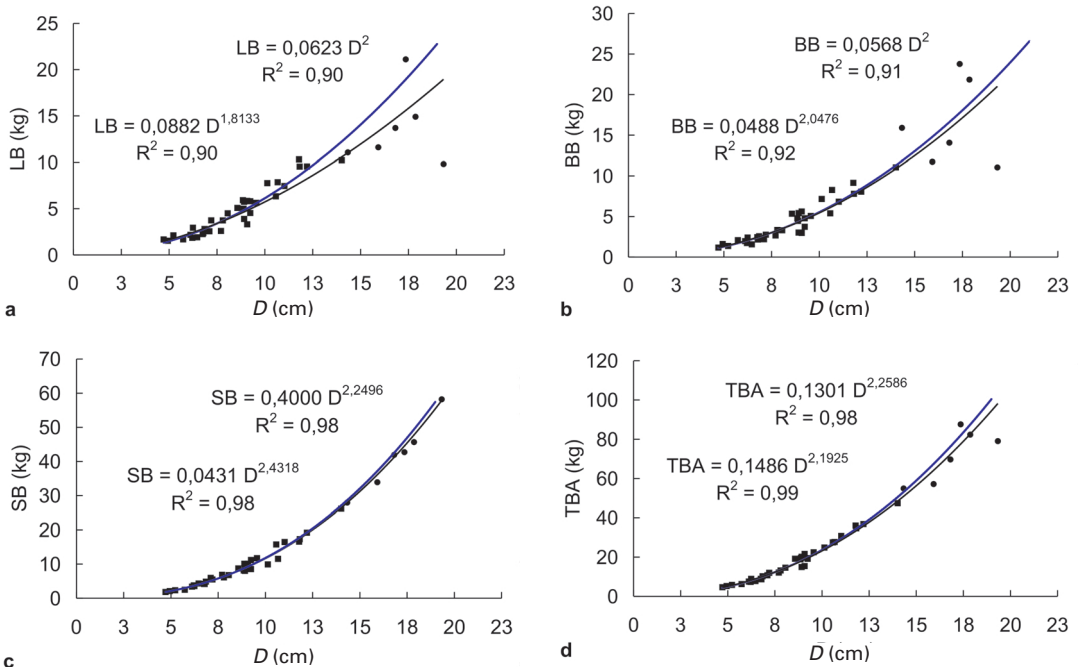
Podrobně by bylo možné dynamiku nárůstu biomasy jednotlivých nadzemních orgánů odvodit z dynamiky indexu listové plochy (LAI, z angl. *Leaf Area Index*) pro biomasu listoví (LB), z dynamiky výškového přírůstu pro biomasu větví (BB) a z dynamiky D pro biomasu kmenů (SB). Dynamiku nárůstu celkové nadzemní biomasy (TBA) je však možné dostatečně popsat pouze dynamikou přírůstu D (Pokorný a Tomášková 2007). Platnost tohoto tvrzení i přesnost výsledku se bude zvyšovat s věkem porostu, kdy stále větší množství biomasy zůstane alokováno v kmenech a podíl biomasy listoví



Obr. 4.17 Relativní přírůst (vztážený k celkovému či maximálnímu ročnímu přírůstu parametru = 100 %) tloušťky kmene ve výčetní výšce (D), výšky stromu (H) a indexu listové plochy (LAI) porostních ploch s různou hustotou (FD – hustý, FS – řídký) v průběhu růstového období r. 2002 (a, rozdíl v hustotách porostů 680 ks ha⁻¹) a 2003 (b, rozdíl v hustotách porostů 620 ks ha⁻¹). Roky 2002 a 2003 byly vybrány pro vyrovnaný rozdíl mezi hustotami porostních ploch a výrazně odlišný průběh počasí v růstové sezóně. Zdroj: archiv autorů.

na TBA s většími dimenzemi kmene začne klesat. To vyplývá i z retrospektivního šetření provedených destrukčních analýz smrků v Beskydech. Například na TBA 6leté smrkové monokultury s hustotou ca 7000 ks ha⁻¹ se u průměrného jedince podílela biomasa jehlic z 36 % (± 3 – střední chyba průměru), biomasa větví z 27 % (± 3) a biomasa kmene z 37 % (± 3); na TBA 16leté horské smrčiny s hustotou ca 3100 ks ha⁻¹ se podílela biomasa jehlic z 28 % (± 4), biomasa větví z 24 % (± 3) a biomasa kmene ze 48 % (± 6). O deset let později měl stejný porost v důsledku probírkového zásahu poloviční hustotu (ca 1400 ks ha⁻¹) a na TBA se biomasa jehlic podílela z 19 % (± 4), biomasa větví z 23 % (± 5) a biomasa kmenů z 58 % (± 8). Při destrukčních analýzách byly vytvořeny sady alometrických rovnic pro odvozování biomasy a plochy povrchu nadzemních orgánů (obr. 4.18).

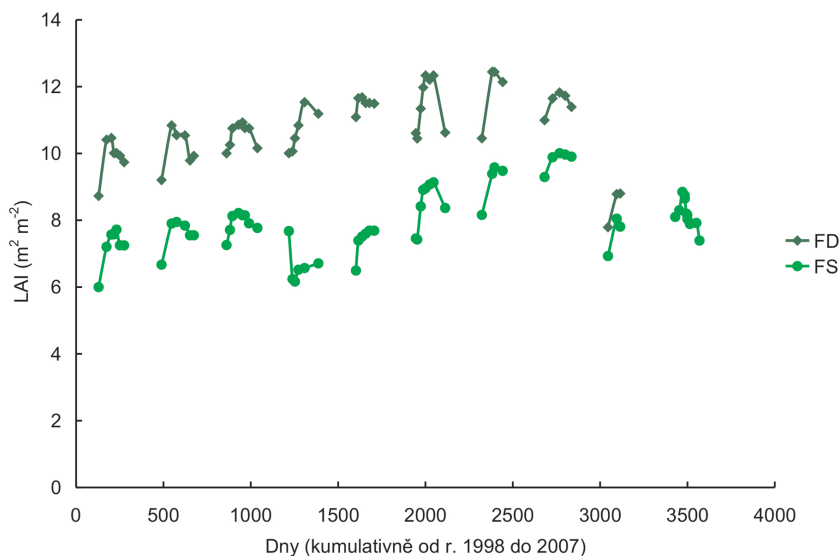
Dynamika vývoje přírůstu biomasy porostu či jednotlivých nadzemních orgánů stromů má typický průběh. Například časový průběh vývoje biomasy listoví je u jehličnatých dřevin typický strmým nárůstem v první polovině a pozvolným poklesem v druhé polovině růstové sezóny. K výraznějšímu poklesu množství celkové nadzemní biomasy



Obr. 4.18 Základní alometrické vztahy mezi výčetní tloušťkou kmene (D) a biomasou (a) listovní LB, (b) větví BB, (c) kmene SB a (d) celkovou nadzemní biomasou smrku TBA. Čtverce a modrá **přerušovaná** čára znázorňují data z destrukční analýzy r. 1997, kolečka a černá čára znázorňují aktualizované alometrické vztahy z analýzy r. 2007. Upraveno podle Pokorný a Tomášková 2007.

dochází často v zimním období, a to vyvrácením či poškozením korun stromů těžkým sněhem, námrazou a působením větru. Kromě této „přirozené probírky“ v zimním období způsobuje zásadní pokles v nadzemní biomase péstební zásah. Mezi další faktory ovlivňující TBA a přírůst nové biomasy patří počasí v průběhu růstové sezóny a výskyt biotických škůdců. Ze základních mikroklimatických parametrů pouze množství srážek v první polovině růstové sezóny (analyzovány r. 1998–2005) statisticky významně ovlivňovalo sezónní nárůst indexu listové plochy (LAI) v FS ($r = 0,77$). V FD celkový průběh LAI (obr. 4.19) statisticky významně více ovlivňovala teplota vzduchu ($r = 0,82$). Obdobně byly v FD nalezeny statisticky významné závislosti mezi sezónním přírůstkem TBA a průměrnou teplotou vzduchu v období květen–červenec ($r = 0,72$). V FS sezónní přírůstek TBA významně koreloval s množstvím srážek v měsíci červnu ($r = 0,73$). „Součtový“ sezónní přírůstek TBA kulminoval v FD i FS stejně jako D , a to v průměru 232. (± 18) den roku.

Sezónní vývoj LAI v průběhu léta ovlivňuje oteplování a úbytek srážek, ale lesní porosty vlhkých a chladných oblastí, jako jsou v Beskydech, jsou přece jen méně náchylné



Obr. 4.19 Dlouhodobý vývoj indexu listové plochy (LAI) v mladých smrkových porostech s různou hustotou (FD – hustý, FS – řídký). V r. 2001 byl proveden úrovnňový zásah s 20% redukcí jedinců na ploše FS; v r. 2004 byl proveden podúrovnňový zásah s redukcí 17 % jedinců plochy FD. V zimním období r. 2005–2006 došlo vlivem velkého množství těžkého sněhu k výraznému přirozenému zředění obou ploch. V r. 2007 byly plochy sloučeny. Zdroj: Pokorný a kol. 2008.

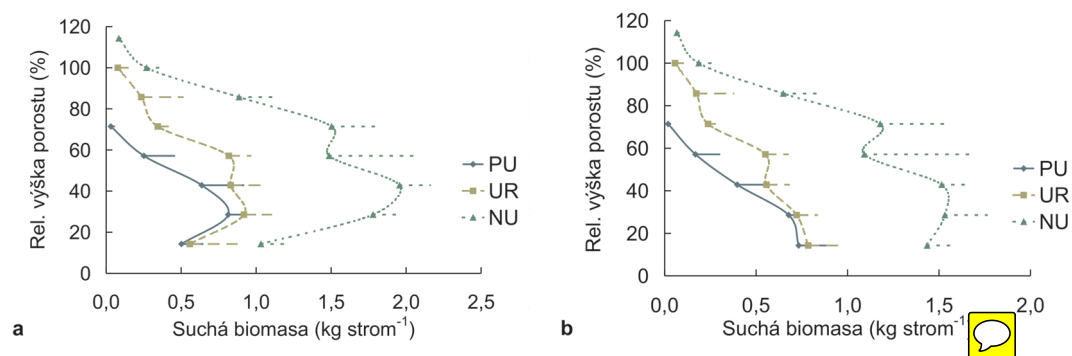
ke změnám v produktivitě a hydrickém režimu než ty v oblastech suchých a teplých. V Beskydech měly proto na přírůst LAI i TBA významnější vliv mikroklimatické parametry první poloviny růstové sezóny.

Distribuce listové plochy a biomasy jednotlivých nadzemních orgánů smrku se mění ve vertikálním profilu koruny stromu v závislosti na jeho sociálním postavení (obr. 4.20). Prostorová distribuce listoví v porostu je silně závislá na změně světelného požitku v celém průběhu růstu. Poslední dva ročníky jehlic jsou fyziologicky neaktivnější (Marek a kol. 1999). Nejstarší ročníky jehlic nedosahují kladné uhlíkové bilance (převážnou dobu se nacházejí v podmínkách pod kompenzační ozářeností) a opadávají. V těch částech koronové vrstvy, kde podíl prostupující FAR dosahuje nižších hodnot než 2 % z dopadající, se nové jehličí dokonce nevytváří vůbec. Tuto vývojovou trajektorii zohledňuje proporce jednotlivých ročníků (obr. 4.21).

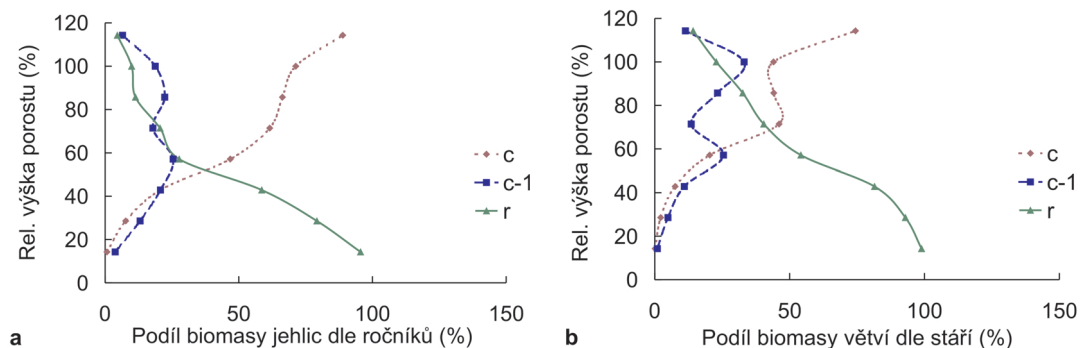
Na základě stanovení prostorové distribuce listoví i fotosynteticky aktivní radiace (FAR) v koruně stromu je možné stanovit tzv. ekvivalentně osluněnou listovou plochu (SELA, z angl. *Solar Equivalent Leaf Area*), na základě níž lze podrobněji prostorově identifikovat produkční potenciál porostu v prostoru koruny či koronové vrstvy porostu. Pro výpočet SELA (obr. 4.22) byla tedy použita zjištěná závislost distribuce listové plochy ve vertikálním profilu vybraného jedince stromu s ohledem na jeho sociální postavení (obr.

4.21) a konkrétně kvantifikovaná listová plocha z alometrického vztahu. Podrobné prostorové monitorování FAR pak probíhalo pomocí speciálního sběrného systému čidel s optickými vlákny (CANFIB), který byl umístěn v rámci hlavní osy větví tří výškových úrovní, čtyř světových stran a uprostřed délky letorostů kolmo k jejich ose tak, aby bylo co nejlépe kvantifikováno množství FAR dopadající na letorost vybraného ročníku. Rozmístění čidel nebylo vybráno náhodně, ale v souladu s morfologickými parametry letorostů, tak jak byly modifikovány radiačním režimem (Pokorný *a kol.* 2004). V koruně úroveň stromu tak III. přeslen reprezentoval horní osvětlenou (a na světlo adaptovanou) část koruny, VI. přeslen přechodovou část a IX. přeslen zastíněnou (na stín adaptovanou) část koruny.

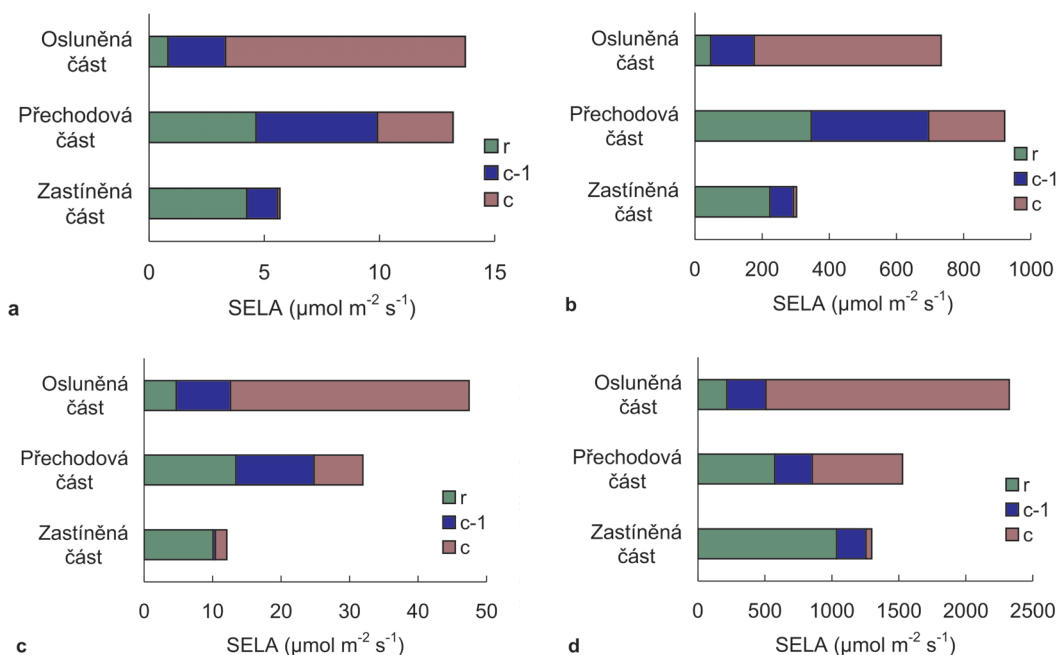
Z vybraného příkladu jasného a zataženého dne (obr. 4.22) vyplývá, že prostorově se hlavní těžiště potenciálního uhlíkového úložiště přesouvá za zataženého dne do nižších stromových pater. Již brzy ráno jsou produkční potenciály mezi horní osvětlenou a střední



Obr. 4.20 Vertikální distribuce biomasy jehlic (a) a větví (b) podúrovňových (PU), úrovňových (UR) a nadúrovňových (NU) stromů v rámci porostu (16leté smrčiny, hustota 3100 ks ha⁻¹). 100 % = průměrná výška stromu. Chybové úsečky znázorňují směrodatnou odchylku ($N = 11$). Zdroj: archiv autorů.



Obr. 4.21 Podíl biomasy jehlic (a) a větví (b) různého stáří ve vertikálním profilu porostu (16leté smrčiny, hustota 3100 ks ha⁻¹). 100 % = průměrná výška stromu, c – letošní ročník, c-1 – loňský ročník, r – starší ročníky souhrnně. Zdroj: archiv autorů.



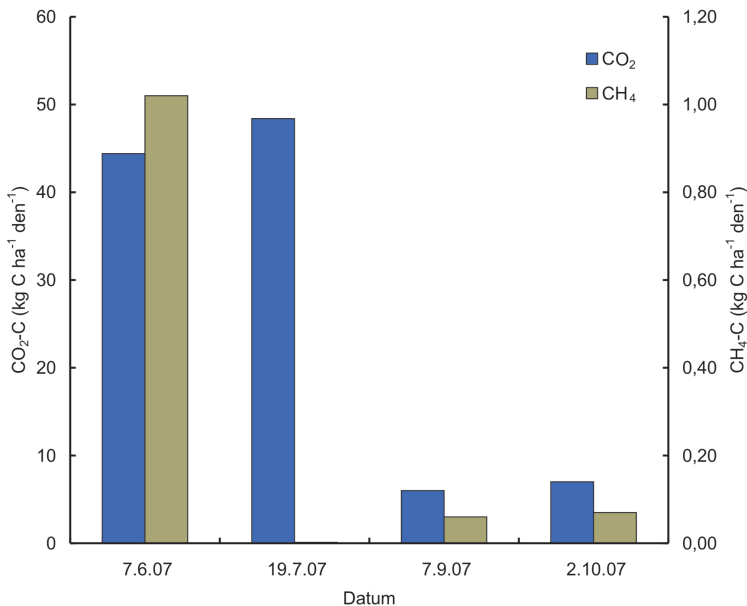
Obr. 4.22 Solar equivalent leaf area (SELA, SELA = LA.FAR) ve třech výškových úrovních (III. přeslen – osluněná část, VI. přeslen – přečtová část, IX. přeslen – zastíněná část) koruny úrovněho stromu a ve vybraných časových okamžicích (6 h – a, c; 12 h – b, d) zataženého (a, b) a jasného (c, d) dne. Podíl jednotlivých ročníků je znázorněn zvlášť pro letošní (c), loňské (c-1) a starší (r) ročníky jehlic. LA – listová plocha, FAR – fotosynteticky aktivní radiace. Zdroj: archiv autorů.

přečtovou částí vyrovnány a následně se těžiště přesouvá do střední přečtové části koruny, kde přetrvává do pozdních odpoledních hodin. V průběhu jasných dnů setrvává těžiště produkčního potenciálu v horní, osluněné části koruny. Pokud bychom chtěli srovnat čistou ekosystémovou výměnu CO_2 (NEE) smrkového porostu v jasných a oblačných dnech, tj. dnech s převládající přímou či difúzní sluneční radiací, pak by NEE byla při stejné intenzitě dopadající FAR za oblačných dnů v porovnání s jasnými relativně vyšší, a to například až o 150 % při FAR $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. To je dáno rozdílným prostupem přímé a difúzní radiace korunou stromu a specifickou distribuční funkcí listové plochy ve vertikálním profilu (obr. 4.22).

4.8 Emise metanu a CO_2 na Mokřých loukách u Třeboně

Hlavním faktorem, který odlišuje mokřadní ekosystémy od ostatních ekosystémů, je „nadměrná“ přítomnost vody v půdě ve srovnání s jinými typy ekosystémů. V dlouhodobě zaplavené půdě se vytvářejí specifické anaerobní podmínky. Během anaerobních podmínek se v prostředí nevyskytuje kyslík a většina látek se nachází v redukováném stavu (Ri-

chardson a Vepraskas 2001). V těchto podmínkách je organický uhlík v rámci disimilačních procesů přeměňován na metan, který vzniká činností metanogenních bakterií. Vzniklý metan, pokud není zoxidován ve svrchnější vrstvě půdy, může unikat z půdy do atmosféry. Množství uvolňovaného metanu z mokřadních ekosystémů jsou různá a záleží na typu a charakteru mokřadu a klimatických podmínkách. Z mokřadů zatížených organickými látkami a živinami (eutrofizované mokřady) uniká více metanu než z nezatížených (oligotrofních) mokřadů. V literatuře jsou uváděny např. údaje pro finské mokřady 5,04–9,12 kg CH₄-C ha⁻¹ den⁻¹ pro mezotrofní rákosiny (Kankaala *a kol.* 2003) a 0,18 kg CH₄-C ha⁻¹ den⁻¹ (zimní průměr) a 0,63 kg CH₄-C ha⁻¹ den⁻¹ (letní průměr) pro rašeliniště (Rinne *a kol.* 2007). Přestože mokřadní ekosystém Mokřých luk u Třeboně je eutrofizován splachy z výše položených částí, které jsou koseny a hnojeny kejdou, neuvolňuje se velké množství metanu. Nejvíce metanu se uvolňovalo v červnu 2007 (1,02 kg CH₄-C ha⁻¹ den⁻¹). Toto množství reprezentovalo pouze asi 2 % z celkového množství uvolněného uhlíku z půdy. Souběžné měření emisí CO₂ a CH₄ z půdního povrchu probíhalo v průběhu vegetační sezóny 2007. Proběhla celkem čtyři expediční měření výdeje CH₄ a CO₂ komorovou metodou. Vzhledem k celkově suchému počasí po většinu vegetační sezóny a velmi nízké hladině podzemní vody, která se pohybovala v rozmezí 0,2 až 0,4 m pod povrchem půdy, byly zjištěné hodnoty emisí metanu velmi malé a převažovalo uvolňování uhlíku ve formě CO₂ (obr. 4.23).



Obr. 4.23 Denní emise CO₂ a CH₄ na Mokřých loukách u Třeboně během vegetační sezóny 2007 (komorová měření, Ing. T. Pícka).

Emise metanu jsou na Mokřých loukách dlouhodobě nízké a jsou ovlivňovány výrazným kolísáním vodní hladiny. Emise metanu by byly pravděpodobně vyšší, kdyby byla půda trvale zaplavena a kdyby se vytvořily dlouhodobé anaerobní podmínky, nezbytné pro vznik metanu. Přestože zjištěné emise uhlíku ve formě metanu jsou nízké, jsou důležité pro určení celkové uhlíkové bilance mokřadního ekosystému, který je velmi dynamický, a význam emisí metanu se může během času měnit.

4.9 Shrnutí poznatků o tocích uhlíku mezi atmosférou a daným ekosystémem

U čtyř různých typů ekosystémů byl měřen pomocí eddy-kovarianční metody tok uhlíku mezi atmosférou a daným ekosystémem.

Nejvyšší roční hrubou primární produkci (GPP) vykazoval horský smrkový les zejména díky dlouhé růstové sezóně. Navíc se jedná o mladý porost ve fázi intenzivního růstu. Tento ekosystém vykazoval největší ztráty uhlíku respirací, přesto v celkové bilanci převážil příjem uhlíku. Získaná hodnota čisté ekosystémové výměny (NEP), tedy bilance mezi příjmem a výdejem CO₂ z porostu, byla v horském smrkovém lese ze všech sledovaných ekosystémů nejvyšší.

Horská louka v období maximálního růstu vykazovala hodnoty GPP srovnatelné s ostatními ekosystémy nebo dokonce i vyšší, ale produkční období lučního porostu je relativně krátké. Výsledná NEP daného ekosystému se blížila nule, tedy množství uhlíku přijatého během jednoho roku bylo vyváženo uhlíkem vydaným při respiraci rostlin a zejména heterotrofních organismů rozkládajících odumřelý rostlinný materiál.

Roční GPP agroekosystému byla téměř shodná s produkcí horské louky. Ale vzhledem k tomu, že produkce je odvezena při sklizni, je výsledná NEP podstatně vyšší ve srovnání s loukou a svojí hodnotou se blíží NEP horského smrkového lesa.

Roční GPP mokřadního ekosystému byla nejnižší ze všech sledovaných ekosystémů. Vlivem limitace aerobní respirace vysokou hladinou podzemní vody však byla NEP podstatně vyšší než u horské louky a dosahovala více než dvou třetin hodnoty NEP agroekosystému. Je třeba si ale uvědomit, že část uhlíku z mokřadu se uvolnila ve formě metanu, který má v atmosféře podstatně silnější radiační účinek než CO₂ (téměř 30krát). Měřené emise metanu byly dlouhodobě nízké a byly ovlivňovány výrazným kolísáním hladiny podzemní vody. Význam emisí metanu se však může během času měnit právě v závislosti na výšce hladiny podzemní vody či výskytu a průběhu záplav.

Další použité metody sledování toku (např. komorová měření respirace) a alokace uhlíku (např. destrukční stanovení biomasy) vhodně doplňují a upřesňují měření pomocí eddy-kovarianční metody. Pomocí těchto metod získáváme podrobnější informace o ztrátách a ukládání uhlíku až na úrovni jednotlivých složek ekosystému.

VYBRANÁ LITERATURA

- Burba, G., Anderson, D. (2005): Introduction to the Eddy Covariance Method: general guidelines and convential workflow. LI-COR Biosciences.
- Carboeurope (2000): Carboeurope Brochure 2000, Jena.
- Drexhage, M., Gruber, F. (1998): Architecture of the skeletal root system of 40-year-old *Picea abies* on strongly acidified soils in the Hartz Mountains (Germany). *Canadian Journal of Forest Research* **28**, 13–22.
- Dušek, J., Čížková, H., Czerný, R., Taufarová, K., Šmídová, M., Janouš, D. (2009): Influence of summer flood on the net ecosystem exchange of CO₂ in a temperate sedge-grass marsh. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**, 1524–1530.
- Janssens, I. A., Freibauer, A., Cialis, P., *et al.* (2003): Europe's terrestrial biosphere absorbs 7–12 % of European anthropogenic CO₂ emissions. *Science* **300**, 1538–1542.
- Kankaala, P., Makela, S., *et al.* (2003): Midsummer spatial variation in CH₄ efflux from stands of littoral vegetation in a boreal meso-eutrophic lake. *Freshwater Biology* **48**, 1617–1629.
- Kellomäki, S., Oker-Blom, P., Kuuluvainen, T. (1984): The effect of crown and canopy structure on light interception and distribution in a tree stand. *In* Crop Physiology of Forest Trees. Tigerstedt, P. M. A., Puttonen, P., Koski, V. (Eds). University Press, Finland, pp. 107–115.
- Marek, M. V., Šprtová, M., Urban, O., Špunda, V., Kalina, J. (1999): Response of sun versus shade foliage photosynthesis to radiation in Norway spruce. *Phyton-Annales Rei Botanicae* **39**, 131–137.
- Mäkela, A. (1997): A Carbon Balance Model of Growth and Self-Pruning in Trees Based on Structural Relationships. *Forest Science* **43**, 7–24.
- Pavelka, M., Acosta, M., Janouš, D. (2004): A new device for continuous CO₂ flux measurements in forest stand. *Ecology* **23** (2), 8–100.
- Pavelka, M., Acosta, M., Marek, M. V., Kutsch, W., Janouš, D. (2007): Dependency of the Q₁₀ values on the depth of soil temperature measuring point. *Plant and Soil* **292** (1–2), 171–179.
- Pokorný, R., Urban, O., Marek, M. V. (2004): Effect of Norway spruce planting density on shoot morphological parameters. *Biologia Plantarum* **48**, 137–139.
- Pokorný, R., Tomášková, I. (2007): Allometric relationships for surface area and dry mass of Norway spruce aboveground organs. *Journal of Forest Science* **53**, 548–554.
- Pokorný, R., Tomášková, I., Havráňková, K. (2008): Temporal variation and efficiency of LAI in young mountain Norway spruce stand. *European Journal of Forest Research* **127**, 359–367.
- Prach, K. (1993): Vegetational changes in a wet meadow complex, South-Bohemia, Czech Republic. *Folia Geobotanica Phytotaxonomia* **28**, 1–13.
- Prach, K., Soukupová, L. (2002): Alterations in the Wet Meadows vegetation pattern. *In* Freshwater Wetlands and Their Sustainable Future. A Case Study of the Třeboň Basin Biosphere Reserve, Czech Republic. Květ, J., Jeník, J., Soukupová, L. (Eds). UNESCO Paris and Parthenon Publ. Boca Raton, pp. 243–254.
- Richardson, J. L., Vepraskas, M. J. (Eds) (2001): Wetland Soils. Genesis, Hydrology, Landscapes and Classification. Lewis Publishers, Boca Raton, 417 pp.
- Rinne, J., Ruita, T., Philatie, M., Aurela, M., Haapanala, S., Tuovinen, J. P., Tuitilla, E. S. (2007):

Annual cycle of methane emission from a boreal fen measured by the eddy covariance technique. *Tellus* **59B**, 449–457.

Vetter, M., Wirth, Ch., Böttcher, H., *et al.* (2005): Partitioning direct and indirect human-induced effects on carbon sequestration of managed coniferous forests using model simulations and forest inventories. *Global Change Biology* **11**, 810–827.

Waring, R. H. (1987): Characteristics of trees predisposed to die: stress causes distinctive changes in photosynthate allocation. *Bio Science* **37**, 569–574.