

VLIV ZVÝŠENÉ VZDUŠNÉ KONCENTRACE CO₂ NA VODNÍ REŽIM A TRANSPIRACI SMRKU

Ludvík Valouch, Radek Pokorný, Ivana Tomášková

Laboratoř ekologické fyziologie rostlin, Ústav systémové biologie a ekologie, Akademie věd
České republiky, v.v.i., Poříčí 3b, 603 00 Brno, Tel./Fax: +420 543 211 560
ludvikvalouch@usbe.cas.cz

Abstract:

Under the elevated CO₂ air concentration, changes in physiological processes become evident in relatively short time interval, e.g. decrease of stomatal conductance and subsequently transpiration rate related to the total leaf area or sapwood unit. Under long-term cultivation in elevated CO₂ conditions, changes on the morphological level are more evident – e.g. increase of total leaf area and consequently increase of water output by a tree/stand. Direct measurement via heat pulse method proved reduction of specific sap flux throw the stem (SSF, sensors SF 300, Greenspan Technology, Australia) in the first year of cultivation in elevated CO₂ conditions comparing to ambient ones. SSF in both treatments (ambient and elevated CO₂ conditions) was comparable in the next tree years also. During the sixth year of fumigation, higher transpiration rate in trees growing under elevated CO₂ was recorded. It was implication of larger bearing leaf area, larger conducting vessels area on the in crosscut stems section and larger root absorbed area especially in decreased soil water availability. Continuously sap flow measuring of sun and shaded part of the crown was found that SSF of higher crown part was higher in both treatments. Average hydraulic conductance soil-leaf (G_{Tsa}) was 1,4 times higher in sunny part of the crown than estimated for the whole crown in ambient treatment A (ambient [CO₂] concentration). Difference in hydraulic conductance between the upper and lower crown part of the E treatment (doubled [CO₂] concentration of A treatment) was not so pronounced. This leads to the assumption that elevated [CO₂] concentration can attenuate differences in water supply of various crown parts. After long-term cultivation, spruce from elevated CO₂ treatments showed not only higher values of SSF in the whole profile but higher values of shoot water potential also. This fact leads together with larger root absorbed area to presumption of better water use efficiency and advantage in limited soil water conditions.

Keywords: elevated CO₂, Norway spruce, sapflow, transpiration

1) Úvod

Výdej vody rostlinou označovaný jako transpirace je úzce propojen s klíčovým procesem fotosyntézy. Je řízena především intenzitou globální radiace (GR) a tlakem vodních par (VPD), které vyjadřuje míru nasycení atmosféry vodní parou. Jedná se o fyzikální proces, který je dále ovlivnitelný množstvím atmosférické [CO₂] (Larcher, 2003). Aklimatizace vodního režimu rostliny ke zvýšenému působení [CO₂] probíhá na několika úrovních – 1. změny v počtu (hustota průduchů SD) nebo otevřenosti stomatálních buněk (průduchová vodivost G_s), popř. s tím související procentuální

zastoupení stomat na povrchu listoví (SI), 2. změny v hodnotách vodního potenciálu ψ a hydraulické vodivosti přepočtené na jednotku běle G_{tsa} nebo listoví G_{tla} , 3. změny v sacím potenciálu kořenů, 4. změny v transpiračním toku podmíněné morfologickými změnami dané rozdílnou alokací biomasy. Aklimatizace průduchů ke zvýšené [CO₂] probíhá rychle (řádově v hodinách) a jejím výsledkem je snížení stomatální vodivosti G_s v důsledku vyšší vnitrobuněčné [CO₂] (Paoletti, 2005). Podle něj je aklimatizace možná na úrovni stomatálních buněk spíše než na úrovni listu. Sníženou G_s uvádí řada autorů u rostlin jako první reakci na vyšší [CO₂]

(Poole 2000 pro *Alnus*, Medlyn 2001 pro jehličnaté i listnaté v rámci meta-analýzy, Tricker 2005 pro *Populus*). Snížená G_s bývá doprovázena sníženou hustotou stomat, popř. stomatárním indexem, což je některými autory označováno jako důvod snížené G_s (Paoletti, 2005). Propojenost SD a zvýšené $[CO_2]$ je dobře prokazatelná na vývoji SD u stromů, keřů i trav za posledních 120-200 let, kdy se počet průduchů snížil až o 40% právě v souvislosti se zvyšující se $[CO_2]$ (Woodward, 1993). Podle některých autorů může mít spojitost změna reakce transpirace na zvýšenou $[CO_2]$ více s vývojem kutikuly v rámci korunového zápoje než s reakcí stomat (Tricker, 2005). Přestože bychom v souvislosti s redukcí G_s mohli očekávat vyšší vodní potenciál listů ψ a vyšší hydraulickou vodivost G_T v podmínkách zvýšené $[CO_2]$, řada autorů jako (Ellsworth, 2002, De Luis 1999) nezjistili změnu v pre-dawn a poledním vodním potenciálu žádné rozdíly mezi letorosty *Pinus taeda* v prostředí se zvýšeným množstvím $[CO_2]$ a kontrolní plochou. Přestože zvýšená $[CO_2]$ vedlo u semenáčků *Quercus* k vyššímu počtu trachejí nebo jejich většímu průměru, G_T tím nebyla ovlivněna (Atkinson, 1999). Maherali (2001) rovněž nezaznamenal žádné rozdíly v G_T ani v xylému ani v listech mezi semenáčky *Pinus taeda* rostoucí ve zvýšené $[CO_2]$ a na kontrolní ploše. Vyšší hodnoty G_T však byly zjištěny v prostředí zvýšené teploty (20°C v noci, 30°C ve dne). V řadě meta-analýz ale byla prokázána u řady rostlin jak vyšší hodnota vodního potenciálu ψ tak i G_T (Medlyn 2001, Maherali 2001). Řada autorů poukazuje na pokles transpirace (TR) či evapotranspirace (ETR) v podmínkách zvýšené $[CO_2]$ a zvýšenou využitelnost vody (WUE) (Ward, 1999, Bucher-Wallin, 2000, Sonnleitner, 2000), ale zároveň poukazují na provázanost se zvýšenou alokací biomasy. Rozdílné výsledky v transpiraci se odvíjí mimo jiné od zásobení dusíkem (Polley, 1999) a od doby pěstování - rostlina má tendenci primárně

investovat do pletiv s omezenou životností jako jsou jemné kořeny a listoví (Janssens, 2005). Ve zvýšené $[CO_2]$ a na minerálně chudých půdách klesá ETR a zvyšuje se množství vody v půdě, čímž se zvyšuje koeficient využití vody (WUE), na dusíkem bohatých půdách je situace opačná (Bucher-Wallin, 2000). Podobně u alokace nadzemní a podzemní biomasy se pozitivní vliv zvýšené $[CO_2]$ uplatňuje převážně na kyselých stanovištích (Sonnleitner, 2000). Protože změny ve struktuře rostliny zpětně ovlivňují fyziologické procesy (Pritchard, 1999), je předpoklad, že TR se za konstantních podmínek na daném stanovišti a dřevinně mění v čase a to buď aklimatizací podobně jako fotosyntéza (Ward, 1999) nebo v rámci svého ontogenetického vývoje. Naším cílem tedy bylo zjistit vliv dlouhodobého pěstování smrku v podmínkách zvýšené $[CO_2]$ na transpiraci.

2) Metodika

Popis lokality

Všechna měření byla prováděna na 16-ti letých jedincích smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] Karst.) rostoucí v experimentálním zařízení pro simulaci zvýšené $[CO_2]$ na Experimentálním ekologickém pracovišti Bílý Kříž (Česká republika, 49° 30' s.š., 18° 32' v.d., 908 m.n.m) v Moravskoslezských Beskydech. Geologické podloží tvoří godulské pískovce, klima je chladné s průměrnou roční teplotou 4,9°C a vlhké s ročním úhrnem srážek v rozpětí 1100-1400 mm. Průměrný počet dnů se sněhovou pokrývkou je 160. Lamelové kultivační minisféry (dále jen varianty) s běžnou (A, 350 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{mol}^{-1}$) a zvýšenou (E, A+350 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{mol}^{-1}$) koncentrací CO_2 (dále jen $[CO_2]$) byly osázeny 10-12-letými stromy na podzim 1996 (Pokorný, 2000). Během růstové sezóny 1997 byla pozorována deficienze živin. Proto byly na počátku růstové sezóny 1998 všechny plochy ošetřeny hnojivem Silva-

mix-forte (25 g.strom⁻¹) a Ureaform (30 g.strom⁻¹).

Měření průduchové vodivosti a počtu průduchů

Průduchová vodivost byla měřena gazo-metricky pomocí infračerveného analyzátoru plynu CIRAS-1 (PP Systems, Anglie). Počet průduchů byl vyhodnocena na základě fotografických snímků (fotoaparát Olympus Camedia C3040-ADU) v programu obrazové analýzy Lucia G (Laboratory Imaging, Česká republika). Počty průduchů na spodní a svrchní straně byly sečteny a pře počítány na jednotku délky (počet/mm).

Měření hydraulické konduktance

Hydraulická konduktance G_T byla počítána jako $G_T = E / (\Psi_S - \Psi_X)$, kde E byl transpirační tok a $(\Psi_S - \Psi_X)$ byl rozdíl vodních potenciálů mezi půdou a letorostem v MPa. Hydraulická vodivost byla vyjádřena jako G_{tsa} – vodivost na plochu běle (G_{tsa} , mmol.cm⁻².s⁻¹.MPa⁻¹) nebo vodivost na projekční listovou plochu (G_{Tla} , mmol.m⁻².s⁻¹.MPa⁻¹). Za předpokladu, že mezi půdou a listem je v ranních hodinách rovnováha, hodnota vodního potenciálu letorostu byla brána jako výchozí hodnota pro vodní potenciál půdy (Ψ_S) pro kalkulaci G_T . Ψ_{Pd} byl měřen před východem slunce, zatímco Ψ_X byl měřen v době maximální otevřenosti stomat. Vodní potenciál byl měřen pomocí tlakové komory (model 610, PMS Instrument Company, USA). Půdní vlhkost byla měřena na základě metody TDR prostřednictvím TRIME (IMKO Micromodultechnik, Německo).

Měření transpiračního proudu

Rychlost transpiračního proudu byla měřena metodou tepelných pulsů (HPV) pomocí přístroje Sapflow Meter SF300 (Greenspan Technology, Austrálie). Rychlost transpiračního proudu byla v průběhu ve-

getační sezóny měřena v měřicích kampa-ních. Do kmene vybraných stromů byly nainstalovány vždy dvě sondy do dvou různých hloubek vodivé části běle. Naměřená rychlost transpiračního proudu [l.h⁻¹] byla použita pro výpočet průměrné specifické rychlosti transpiračního proudu SSF [l.h⁻¹.cm⁻² vodivé části běle]. Plocha vodivé části běle (SA) byla vypočtena podle specifického vztahu mezi tloušťkou kmene a SA v místě měření.

3) Výsledky a diskuze

Hustota průduchů (SD) je dána osvětlením, ve kterém se list vyvíjel a jeho genetickým základem (Tichá, 1982). Podle některých autorů jejich počet klesá při dlouhodobé expozici zvýšené [CO₂] (Bettarini, 1998), ale většina prací fenomén snížení průduchů (popř. stomatárního indexu) jako reakci na zvýšenou [CO₂] nepotvrzuje (Lodge, 2001). Náš experiment nepotvrdil změny v SD mezi A a E variantou, jejich počet byl dokonce vyšší v E var. (68±10 a 73±8). Byla ovšem zaznamenána nižší SD ve stinné části koruny (nevýznamný rozdíl mezi oběma variantami 48±12 v A var. a 49±16 v E var.). Působení [CO₂] na SD je z části řízen měnicím se parciálním tlakem CO₂, neboť jeho zvýšení vede ke snížení SD (Woodward a Bazzaz, 1988) a pokles SD je pozorován se vzrůstající nadmořskou výškou (Kouwenberg, 2007). Snížení vodivosti průduchů (G_s) při působení zvýšené [CO₂] potvrdila řada autorů (Lodge, 2001, Li, 2003, Ainsworth, 2005). Na rozdílnost G_s v podmínkách zvýšené [CO₂] v rámci krátkodobého a dlouhodobého experimentu upozorňuje zejména Logde (2001). Podle něj je G_s provázána negativně lineárně s intracelulární [CO₂] (c_i) a ve střednědobých experimentech (2-3 roky) je omezená G_s spjata se sníženou citlivostí na c_i jako změna funkce svěřacích buněk. V našem případě byla G_s od počátku experimentu nižší o 25% (v polovině vegetační sezóny mohl rozdíl dosáhnout až 50%) a trend snížené G_s v podmínkách zvýšené [CO₂] se

udržel po celých 6 let. Změny v G_s vedou pravděpodobně také k vyššímu vodnímu potenciálu (ψ) letorostů (Wullschleger, 2001). Boese (1997) navíc naměřil nejen vyšší ψ u rostlin vystavených zvýšené $[CO_2]$, ale zjistil i vyšší odolnost proti chladu. V našem případě byl ψ měřen po 4 letech fumigace a lze konstatovat významně vyšší ψ ($p < 0,02$) v E var. ve srovnání s A var. v rámci celé koruny i v případě srovnání osluněných a zastíněných korun (1,14 -MPa a 0,91 -MPa pro A var. a osluněnou a zastíněnou část koruny a 1,46 a 1,33 -MPa pro E var). Vyšší hydraulická vodivost G_{Tla} v osluněné části koruny byla 1,5 vyšší ve srovnání se spodní částí koruny v obou variantách ($p < 0,01$). Odlišnosti ve vodivosti ukázalo i porovnání osluněné a neosluněné části koruny v obou variantách – zatímco G_{Tsa} byla v E var. vyrovnaná a neprokázala významný rozdíl (0,35 pro horní a 0,33 $mmol.cm^{-2}.s^{-1}.MPa^{-1}$ pro spodní část koruny) a A var. byla G_{Tsa} ve spodní části koruny významně nižší (0,37 x 0,27 $mmol.cm^{-2}.s^{-1}.MPa^{-1}$). Průměrná G_{Tsa} celé koruny byla nesignifikantně vyšší v E var. ve srovnání s A var. Někteří autoři se ovšem se zlepšením vodního statusu rostliny pod zvýšenou $[CO_2]$ neztotožňují. Např. Centritto (1999) nezjistil u semenáčků rodu *Prunus* zlepšení vodního statusu podobně jako De Luis (1999), který však potvrdil vyšší alokaci biomasy a intenzivnější růst kořenů u rodu *Alfalfa*. Přestože o vyšší alokaci podzemní biomasy v podmínkách zvýšené $[CO_2]$ většinou rozhoduje minerální složení půdy a množství dusíku (Spinnler, 2002), řada autorů se shoduje na pozitivní reakci biomasy dřevin rostoucí ve zvýšené $[CO_2]$, především na výrazný nárůst jemných kořenů (Thomas, 1999, Jach, 2000), což má zpětně vliv na jak na vodní režim tak i na procesy fotosyntézy (Norby, 1992). Náš výzkum potvrdil statisticky významný nárůst jemných kořenů (o 37%) v E var., zatímco nadzemní biomasa se zvýšila nevýznamně o 12%. Hlavní podíl na nárůstu kořenové biomasy měl podíl jemných kořenů, který

se zvýšil v E var. po 6 letech experimentu o 60% a zároveň došlo k významnému – až dvojnásobnému nárůstu absorpční plochy kořenů a to především u sekundárních kořenů (nepublikováno). Větší plocha povrchu jemných kořenů v E var. vedla k lepšímu zásobení stromu vodou, což se v důsledku projevilo ve větší vodivosti i vyšším vodním potenciálu. Transpirace po prvním roce měření prokázala nevýznamný pokles v E var. ve srovnání s A var. Přestože hlavní vliv na snížení transpirace v krátkodobém experimentu má snížená G_s , nelze tímto vysvětlit redukcii transpirace po několika letech kultivace v podmínkách zvýšené $[CO_2]$ (Li, 2003). V prvním roce experimentu byla transpirace v E var. snížena nevýznamně oproti A var. právě v důsledku snížené G_s . Po třech letech se transpirace v obou variantách vyrovnala, přestože hlavním znakem střednědobé kultivace byla výrazná fluktuace v obou variantách. Po 5 letech kultivace převážila transpirace v E var. nad A var. oproti očekávání (obr.1). Důvodem pro tento nárůst byla právě listová plocha (LA) a pravděpodobně i významný nárůst absorpční plochy kořenů. Průběh transpirace v časovém měřítku byl v souladu s vývojem LA, která se v roce 2002 pohybovala kolem 11,5 m^2 na strom. Výrazná směrodatná odchylka LA v E var. vysvětlila rozkolísanost transpirace v tomto roce. Po 5 letech fumigace se LA zvýšila v E var. na 16,9±5,6 m^2 oproti A var., kde došlo k nárůstu LA oproti roku 2002 pouze na 12,6±4,7 m^2 . Podle Li (2003) je snížení transpirace dáno jednak sníženou G_s , což je přímý efekt působení zvýšené $[CO_2]$ a jednak nepřímo právě zvýšením LA a větším vzájemným stíněním, které souvisí v mohutnějším nárůstem LA. Alespoň zpočátku omezená transpirace a větší absorpční plocha kořenů ve zvýšené $[CO_2]$ vyústily i ve vyšší obsah vody v půdě v E var. a to až o 15% ve prospěch E var. Přestože lze v souvislosti s globální změnou klimatu očekávat vyšší teploty i nerovnoměrné rozložení srážek (IPCC,

2006), předložené výsledky odhalují možnosti naší hlavní hospodářské dřeviny vyrovnat se s probíhajícími negativními změnami.

4) Závěr

Transpirace smrku ztepilého se mění v průběhu expozice zvýšené [CO₂]. Krát-

kodobě působí prostředí zvýšené [CO₂] omezení stomatální vodivosti smrku, což má za následek snížení transpirace. Růst ve zvýšené [CO₂] po dobu delším jak 4 roky ovlivní pozitivně nárůst listové plochy a absorpční plochy kořenů, což se v důsledku projeví nárůstem transpirace i přesto, že stomatální vodivost zůstává v podmínkách zvýšené [CO₂] snížena.

Poděkování

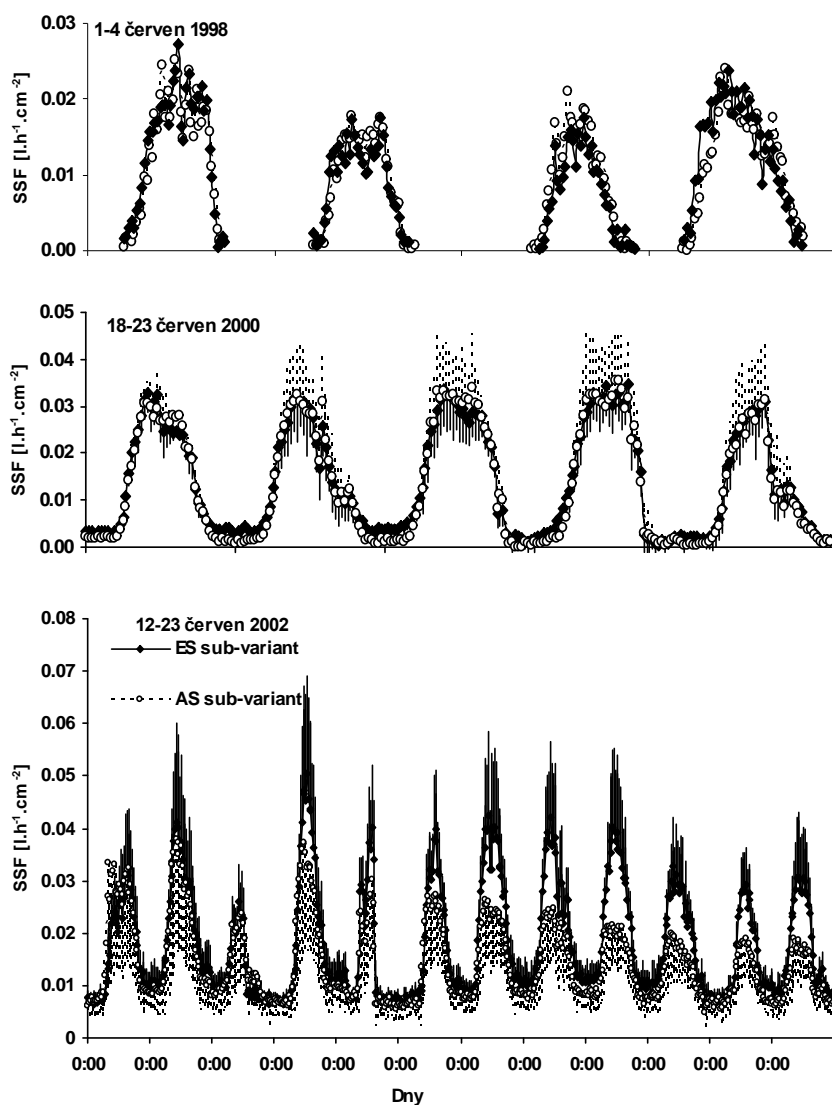
Tento příspěvek vznikl za podpory grantů MŽP SP/2d1/70/08 ForChange a SP/2d1/93/07 CzechTerra a výzkumného záměru ÚSBE AV ČR AVOZ60870520.

5) Použitá literatura

- AINSWORTH, EA., LONG, SP. 2005. What we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂? *New Phytologist*. **165**. 351-372.
- ATKINSON, CJ., TAYLOR, JM. 1996. Effects of elevated CO₂ on stem growth, vessel area and hydraulic conductivity of oak and cherry seedlings. *New Phytologist*. **133**, 617-626.
- BETTARINI, I., VACCARI, FP., MIGLIETTA, F. 1998. Elevated CO₂ concentrations and stomatal density: observations from 17 plant species growing in a CO₂ spring in central Italy. *Global Change Biology*. **4**. 17-22.
- BOESE, SR., WOLFE, DW., MELKONIAN, JJ. 1997. Elevated CO₂ mitigates chilling-induced water stress and photosynthetic reduction during chilling. *Plant Cell and Environment*. **20**. 625-632.
- BUCHER-WALLIN, IK., SONNLEITNER, MA., EGLI, P., GÜNTHARDT-GOERG, MS., TARJAN, D., SCHULIN, R., BUCHER, JB. 2000. Effects of Elevated CO₂, Increased Nitrogen Deposition and Soil on Evapotranspiration and Water use Efficiency of Spruce-Beech Model Ecosystems. *Phyton*. **40**. 49-60.
- CENTRITTO, M., LEE, HSJ., JARVIS, PG. 1999. Interactive effects of elevated [CO₂] and drought on cherry (*Prunus avium*) seedlings - I. Growth, whole-plant water use efficiency and water loss. *New Phytologist*. **141**. 129-140.
- DE LUIS, I., IRIGOYEN, JJ., SANCHEZ-DIAZ, M. 1999. Elevated CO₂ enhances plant growth in droughted N-2-fixing alfalfa without improving water status. *Physiologia Plantarum*. **107**, 84-89.
- ELLSWORTH, DS. 1999. CO₂ enrichment in a maturing pine forest: are CO₂ exchange and water status in the canopy affected? *Plant, Cell and Environment*. **22**, 461-472.
- IPCC (2007) Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In 'Summary for Policymakers'. (Eds S Solomon, D Qin, M Manning, Z Chen, M Marquis, KB Averyt, MTignor, HL Miller) pp. 996. (Cambridge University Press, Cambridge: United Kingdom and New York, USA).
- JANSSENS, IA., MEDLYN, B., GIELEN, B., LAUREYSENS, I., JACH, ME., VAN HOVE, D., CEULEMANS, R. 2005. Carbon budget of *Pinus sylvestris* saplings after four years of exposure to elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *Tree Physiology*. **25**. 325-337.

- JACH, ME., LAUREYSENS, I., CEULEMANS, R. 2000. Above- and below-ground production of young Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees after three years of growth in the field under elevated CO₂. *Annals of Botany*. **85**. 789-798.
- KOUWENBERG, LLR., KURSCHNER, WM., MCELWAIN, JC. 2007. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: Prospects for paleoaltimetry. *Paleoaltimetry: Geochemical and Thermodynamic Approaches Book Series: Reviews in Mineralogy & Geochemistry*. **66**. 215-241.
- LARCHER, W. 2003. Physiological plant ecology. In: Physiology and stress physiology of functional groups. 4th ed. Springer, Berlin.
- LI, FS., KANG, SZ., ZHANG, JH., COHEN, S. 2003. Effects of atmospheric CO₂ enrichment, water status and applied nitrogen on water- and nitrogen-use efficiencies of wheat. *Plant and Soil*. **254**. 279-289.
- LODGE, RJ., DIJKSTRA, P., DRAKE, BG., MORISON, JIL. 2001. Stomatal acclimation to increased CO₂ concentration in a Florida scrub oak species *Quercus myrtifolia* Willd. *Plant, Cell and Environment*. **24**. 77-88.
- MAHERALI, H., DELUCIA EH., 2001. Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia*. **129**.
- MEDLYN, BE., BARTON, CVM., BROADMEADOW, MSJ., CEULEMANS, R., DE ANGELIS, P., FORSTREUTER, M., FREEMAN, M., JACKSON, SB., KELLOMAKI, S., LAITAT, E., REY, A., ROBERTZ, P., SIGURDSSON, BD., STRASSEMAYER, J., WANG, K., CURTIS, PS., JARVIS, PG. 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis. *New Phytologist*. **149**, 247-264.
- NORBY, RJ., GUNDERSON, CA., WULLSCHLEGER, SD., ONEILL, EG., MCCracken, MK. 1992. Productivity and Compensatory Responses of Yellow-Poplar Trees in elevated CO₂. *Nature*. **357**. 322-324.
- PAOLETTI, E., GRULKE NE. 2005. Does living in elevated CO₂ ameliorate tree response to ozone? A review on stomatal responses. *Environmental Pollution*, **137**, 483-493.
- POKORNY, R., SALANSKA, P., JANOUS, D. 2001. Growth and transpiration of Norway spruce trees under atmosphere with elevated CO₂ concentration. *Ekologia-Bratislava*. **20**. 14-28.
- POOLE, I.,LAWSON, T., WEYERS, JDB., RAVEN, JA. 2000. Effect of elevated CO₂ on the stomatal distribution and leaf physiology of *Alnus glutinosa*. *New Phytologist*. **145**, 511-521.
- PRITCHARD, SG., ROGERS, HH., PRIOR, SA., PETERSON, CM. 1999. Elevated CO₂ and plant structure: a review. *Global Change Biology*. **5**. 807-837.
- SPINLER, D., EGH, P., KORNER, C. 2002. Four-year growth dynamics of beech-spruce model ecosystems under CO₂ enrichment on two different forest soils. *Trees-Structure and Function*. **16**. 423-436.
- SONNLEITNER, MA., ABBASPOUR, KC., SCHULIN, R. 2003. Hydraulic and transport properties of the plant-soil system estimated by inverse modelling. *European Journal of Soil Science*. **54**. 127-138.
- TICHÁ, I. 1982. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 7. Stomata density and sizes. *Photosynthetica*. **16**. 375-471.
- THOMAS, SM., WHITEHEAD, D., REID, JB., COOK, FJ., ADAMS, JA., LECKIE, AC. 1999. Growth, loss, and vertical distribution of *Pinus radiata* fine roots growing at ambient and elevated CO₂ concentration. *Global Change Biology*. **5**. 107-121
- TRICKER, PJ., TREWIN, H., KULL, O., CLARKSON, GJJ., EENSALU, E., TALLISM MJ., COLELLA, A., DONCASTER, CP., SABATTI, M., TAYLOR ,G. 2005. Stomatal conductance and not stomatal density determines the long-term reduction in leaf transpiration of poplar in elevated CO₂. *Oecologia*. **143**, 652-660.

- WARD, JK., TISSUE, DT., THOMAS, RB., STRAIN, BR. 1998. COMPARATIVE RESPONSES OF MODEL C3 AND C4 PLANTS TO DROUGHT IN LOW AND ELEVATED CO₂. GLOBAL CHANGE BIOLOGY. 5. 857-867.
- WOODWARD, FI., BAZZAZ, FA. 1988. THE RESPONSES OF STOMATAL DENSITY TO CO₂ PARTIAL PRESSURE. JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY. 39. 1771-1781.
- WOODWARD, FI. 1993. PLANT RESPONSES TO PAST CONCENTRATIONS OF CO₂. VEGETATIO 104/105. 145-155
- WULLSCHLEGER, SD., NORBY, RJ. 2001. SAP VELOCITY AND CANOPY TRANSPIRATION IN A SWEETGUM STAND EXPOSED TO FREE-AIR CO₂ ENRICHMENT (FACE). NEW PHYTOLOGIST. 150. 489-498.



Obr. 1 Denní průběhy specifické rychlosti transpiračního proudu (SSF) v kmeni smrku ztepilého (*Picea abies*) kultivovaného v přirozené (AS varianta; ○) a dvojnásobné (ES varianta; ◆) atmosférické [CO₂]. Rychlost transpiračního toku byla stanovena metodou tepelných pulsů a následně přepočtena na jednotku vodivé plochy běle. Vybrané periody: 1-4 červen 1998 (a), 19-23 červen 2000 (b), 12-23 červen 2002 (c).