

záznam rychlosti respirace se postupně linearizuje. U C_3 rostlin může být počáteční rychlost respirace velká, což se odráží v prudkém poklesu množství O_2 v komůrce (obr. 7, oblast respirace a fotorespirace, R+FR). Jev má spojitost s fotorespirací pokračující ještě nějakou dobu po vypnutí záření (analogie k výronu CO_2 po vypnutí záření). U C_4 a CAM rostlin popsáný jev nastává, protože tyto typy rostlin vykazují zanedbatelnou fotorespiraci. Čím vyšší je fotosyntéza, tím je vyšší okamžitě poté měřená temnostní respirace, což může svědčit o tom, že přednostně jsou prodávány aktuálně nasycené primární produk-

ty. Je-li jich fotosyntézou vytvořeno více, může jich být také v daném okamžiku více využito pro respiraci.

Kromě měření výměny O_2 u fotoautotrofních objektů, jak je popsáno v předchozích statích, lze v kyslíkové komůrce měřit spotřebu O_2 u jakéhokoli objektu (biologického, organického nebo anorganického), který spotřebu O_2 může vykazovat.

Komůrka pro kapalně či vodní vzorky

Komůrka pro měření kapalných vzorků od stejného výrobce jako listová disková komůrka používá stejný elektrochemický detektor. Slouží k měření výměny O_2 u vod-

ních organismů (řas, sinic, vodních rostlin apod.), ale i protoplastů, buněčných organel (mitochondrií, chloroplastů) a jejich částí (tylakoidních membrán). Může být použita i pro speciální analýzy, jako jsou aktivity fotosystému I a fotosystému II nebo měření oxidační aktivity enzymů a zůstane-li u fotosyntézy, pak jde o oxygenázovou aktivitu Rubisco.

Bližší popisy techniky, metod a aplikací používaných při práci s komůrkou na kapalně vzorky jsou však nad rámec této stati.

Použitá literatura uvedena na webové stránce Živý.

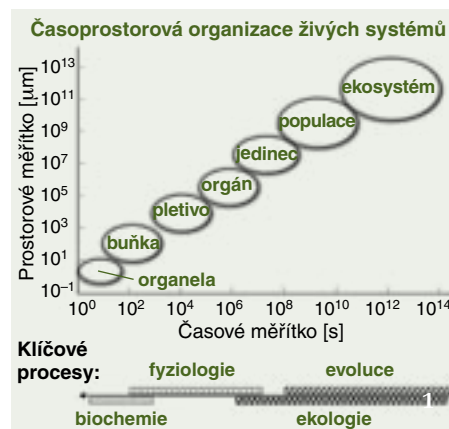
Otmar Urban, Lucie Homolová, Marian Pavelka, Alexander Ač

Globální fotosyntéza suchozemských ekosystémů: od chloroplastu po kontinent

Fotosyntéza je základní a jedinečný biochemický proces, který na naší planetě představuje pomyslnou hranici mezi anorganickým (neživým) a organickým (živým) světem. Během ní dochází, za přispění energie sluneční radiace, k tvorbě organických sloučenin (cukrů) z jednoduchých molekul oxidu uhličitého (CO_2) a vody. Výsledné produkty fotosyntézy pak přímo či nepřímo poskytují nezbytnou energii a organickou hmotu pro fungování složitých a vzájemně propojených potravních sítí v suchozemských i vodních ekosystémech. Vytváří tak základ pro obrovskou rozmanitost nejen rostlinné, ale i živočišné říše. Kromě udržování potravních řetězců a produkce kyslíku sehrává fotosyntéza klíčovou roli i v globálním cyklu uhlíku. Jak známo, CO_2 není jen vstupním substrátem fotosyntézy, ale také významným skleníkovým plynem, který ovlivňuje energetickou bilanci planety a přispívá ke změnám klimatu. Schopnost ekosystémů fixovat CO_2 prostřednictvím fotosyntézy a uchovávat uhlík v biomase nebo půdě je přirozeným regulačním mechanismem, ovlivňujícím koncentraci CO_2 v atmosféře, a tím i stabilitu klimatického systému jako celku.

Tváří v tvář globálnímu oteplování, způsobenému zejména zvyšováním koncentrace skleníkových plynů v atmosféře a změnami ve využívání krajiny (např. odlesňováním), je porozumění procesům, které regulují globální fotosyntézu, důležitější než kdy dřív. Její sledování a kvantifikace nám umožňují lépe posuzovat dopady rostoucí atmosférické koncentrace CO_2 a měnícího se klimatu – včetně vlivů sucha, dlouhodobých vln veder i jiných extrémních jevů – na fungování ekosystémů a zpřesnit scénáře budoucího vývoje klimatu. Existuje totiž reálné riziko, že s pokračující změnou klimatu může dojít k oslabení fotosyntetické kapacity biosféry a následně ke snížení její regulační funkce v klimatickém systému Země. V tomto článku se přitom zaměřujeme výhradně na fotosyntézu suchozemských (terestrických) ekosystémů.

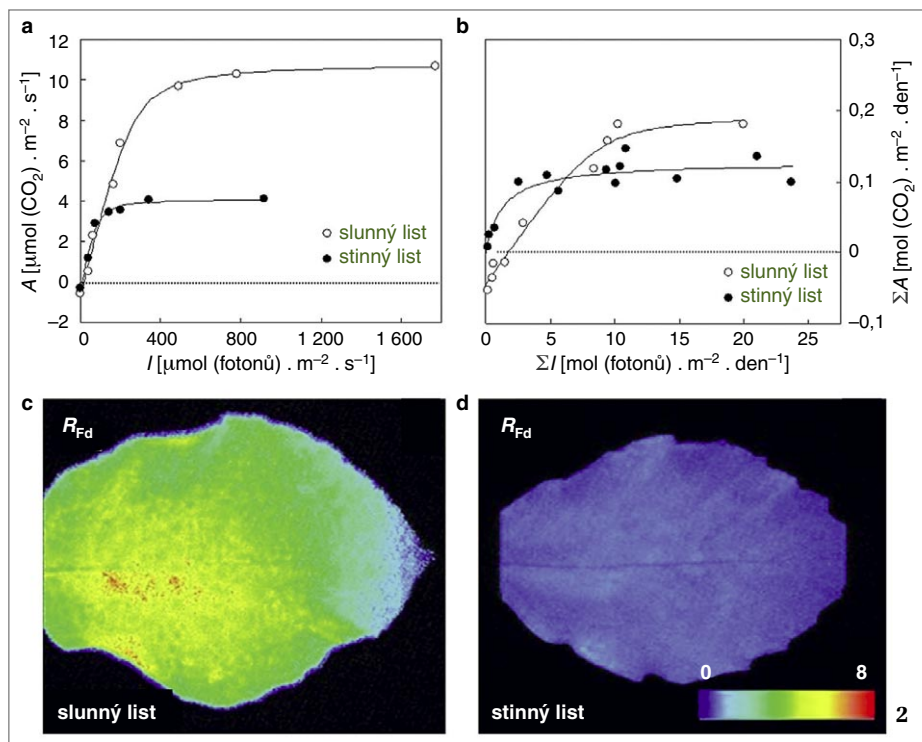
Pod pojmem „globální fotosyntéza“ zde rozumíme souhrnnou rychlost, jakou všechen zelený organismy na souši (vyšší rostliny, řasy a sinice) v daném okamžiku fixují CO_2 . Schopnost terestrických ekosystémů – od tropických pralesů až po tundru – poukázat atmosférický uhlík se však výrazně liší v čase i prostoru. Ovlivňují ji faktory jako druhové složení, hustota a stáří vegetace, její zdravotní stav, aktuální dostupnost vody, světla a živin a aktuální stav počasí. Stanovit celkový rozsah fotosyntetické aktivity na globální úrovni proto znamená výzvu, která přetrvává již více než půl století. Shodou okolností, první úvahy o možnosti kvantifikovat globální fotosyntézu a produkci ekosystémů zazněly již v r. 1969 na mezinárodním fotosyntetickém kongresu v Třeboni. Tehdy však mnozí odborníci pochybovali, že by bylo možné popsat a změnit fotosyntézu na úrovni větších krajinných



celků, natož na úrovni celé planety. Hlavním důvodem pochybností byla – a stále je – mimořádná složitost procesů, které fotosyntézu ovlivňují. Tyto procesy, často velmi dynamické a vzájemně propojené, probíhají napříč širokým rozsahem prostorových a časových měřítek: od molekulárních reakcí v chloroplastech až po výměnu uhlíku mezi kontinenty a atmosférou. Komplexní povaha dějů proto vyžaduje spolupráci řady vědních oborů – od biochemie, biofyziky a fyziologie rostlin přes ekosystémovou ekologii a dálkový průzkum Země až po klimatologii a modelování (obr. 1). Současné pokročilé měřicí systémy a výkonná výpočetní technika nám dnes umožňují globální fotosyntézu sledovat a s určitou mírou jistoty i kvantifikovat, včetně jejich časových a prostorových změn.

Od listu k porostu: klíčové nástroje a úloha „světla“

Za zásadní technologický pokrok ve výzkumu fotosyntézy lze považovat vývoj nedisperzního infračerveného analyzátoru plynů (Infra-Red Gas Analyser, IRGA) v 50. letech 20. století. Přístroj umožnil citlivé, přesné a nepřetržité měření koncentrací CO_2 a vodní páry. Právě tato schopnost přinesla do fyziologie rostlin zásadní změnu a vedla k rychlému rozvoji studia fotosyntézy (blíže na str. 152–156 této Živý). Následná miniaturizace a technické zdokonalování těchto systémů dovolily nejen měřit rychlost, s jakou rostliny dokážou přijímat (asimilovat) CO_2 , ale i stanovit míru otevřenosti průduchů na povrchu listů a rychlost výparu vody z rostlin, a to přímo v terénu. Zároveň se otevřela možnost zkoumat odezvu fotosyntézy na podmínky vnějšího prostředí, jako jsou sluneční záření (radiace), koncentrace CO_2 , teplota a řada dalších.



1 Rozsah prostorových a časových měřítek, ve kterých probíhá fotosyntéza a s ní související procesy. Fotosyntéza je řízena procesy odehrávajícími se v mimořádně širokém rozpětí měřítek – od nanometrových struktur uvnitř chloroplastů po krajinné celky a globální ekosystémy. Podobně i časové rozmezí těchto procesů sahá od milisekund (např. při zachytu kvant světelné energie) po desetiletí až staletí při sledování druhového složení vegetace nebo struktury ekosystémů. Upraveno podle: P. G. Jarvis (1995)

2 Fotosyntéza na úrovni listu. Závislost rychlosti příjmu CO₂ u slunných a stinných listů alokázie *Alocasia macrorrhiza* na jejich ozáření (I, množství dopadajících fotonů fotosynteticky aktivní radiace ve spektrálním rozsahu 400 až 700 nm, obr. a). Denní kumulativní příjem CO₂ (ΣA) v závislosti na úhrnu ozáření (ΣI, obr. b). Záporné hodnoty příjmu CO₂ znamenají, že výdej CO₂ dýcháním převyšuje jeho fixaci fotosyntézou. Prostorové rozložení signálu chlorofylové fluorescence – konkrétně poměru poklesu fluorescence (R_{Fd}) – u slunného a stinného listu buku lesního (*Fagus sylvatica*, obr. c a d). Tento fluorescenční parametr úzce koreluje s rychlostí příjmu CO₂. Snímky ukazují nejvyšší fotosyntetickou aktivitu (červená barva) ve střední části slunného listu, kde se nachází centrální žilnatina, a je tak zajištěno jeho dobré zásobením vodou. Upraveno podle: D. A. Sims a R. W. Pearcy (1994, obr. a, b) a H. K. Lichtenthaler a kol. (2007, c, d)

Právě tato měření se stala základem pro první modely fotosyntézy na úrovni celých porostů, přičemž jejich klíčovým parametrem je index listové plochy. Udává, kolik metrů čtverečních listové plochy porostu připadá na 1 m² zemského povrchu. Reálně tedy vystihuje „hustotu zelené“ daného porostu. Aby modely odhadující fotosyntetickou aktivitu porostů fungovaly správně, je

nezbytné znát nejen aktuální ozáření, tedy množství slunečního záření dopadajícího na porost, ale i jeho schopnost do porostu pronikat. Sluneční radiace je při průchodu porostem exponenciálně zeslabována. Ozáření spodních pater porostu je přímo úměrná ozáření jeho svrchní části a nepřímo úměrná výšce korunové vrstvy, indexu listové plochy a extinkčnímu koeficientu. Tento koeficient vyjadřuje, jak efektivně je sluneční radiace v porostu pohlcována. Jeho hodnota závisí na vlnové délce dopadajícího záření, což vede k vyššímu relativnímu zastoupení delších vlnových délek ve spodních částech porostu. Hodnota extinkčního koeficientu dále závisí na poměru, v jakém je zastoupena přímá a rozptýlená (difúzní) radiace. Difúzní vzniká rozptylem přímých slunečních paprsků na molekulách vzduchu (Rayleighův rozptyl) či aerosolech a jiných větších částicích v atmosféře (Mieův rozptyl) a přichází do porostu ze všech směrů. Je charakterizována nižší hodnotou extinkčního koeficientu, což znamená, že proniká do spodních pater porostů efektivněji.

Dlouhodobě rozdílná ozáření a spektrální složení dopadající radiace, zejména zastoupení její červené a dlouhovlnné červené složky, vedou v rámci porostů k utváření odlišných typů listoví – slunného a stinného. Listy se během svého vývoje přizpůsobují vysoké nebo nízké ozáření celou řadou, zpravidla vratných, morfologických, anatomických a biochemických změn. Investují přitom své zdroje do odlišných struktur a funkcí. Slunné listy jsou silnější, s větším počtem průduchů, mají vyvinutou (často vícenásobnou) vrstvu palisádového parenchymu, nižší celkový obsah chlorofylů i karotenoidů na jednotku suché hmotnosti, ale vyšší obsah dusíku a s tím spojený vyšší obsah enzymu Rubisco. Ten hraje klíčovou roli při fixaci CO₂ v Calvinově cyklu (blíže např. str. 152–156 této Živy). Díky uvedeným vlastnostem dosahují slunné listy vyšších rychlostí fotosyntézy při vysokých ozářenístech (obr. 2).

Stinné listy jsou naopak tenčí, mají větší listovou plochu a nižší hustotu průduchů. Obvykle postrádají palisádový parenchym, zatímco buňky houbového parenchymu obsahují větší chloroplasty s odlišným uspořádáním a strukturou tylakoidních membrán. Ve srovnání se slunnými listy mají vyšší celkový obsah chlorofylů i karotenoidů vztážený na jednotku suché hmotnosti. Díky tomu dokážou stinné listy účinněji absorbovat slabou difúzní radiaci typickou pro spodní patra porostů a přeměnit její energii na energii chemickou uloženou ve formě adenosintrifosfátu (ATP) a nikotinamidadenindinukleotidfosfátu (NADPH). Stinné listy se tak vyznačují vyšší kvantovou účinností – schopností lépe využít nízkou ozáření k fixaci většího množství CO₂ – ale nižší fotosyntetickou kapacitou, tedy nižší maximální rychlostí příjmu CO₂ při vysoké ozáření. Zároveň mají nižší hodnoty kompenzační ozáření – minimální ozáření potřebné k dosažení rovnováhy mezi příjmem CO₂ fotosyntézou a jeho uvolněním respirací (dýcháním). Tyto vztahy znázorňuje obr. 2a, který ukazuje závislost rychlosti příjmu CO₂ na aktuální ozáření.

Výše popsané rozdíly mezi slunnými a stinnými listy vedou k tomu, že stinné listy mohou i za nízké ozáření, např. během oblačných dní, vykazovat kladnou uhlíkovou bilanci (obr. 2b). Naopak slunné listy mohou mít za stejných podmínek uhlíkovou bilanci negativní – denní příjem CO₂ fotosyntézou je nižší než jeho uvolnění respiračními procesy. Tato skutečnost dokládá význam stinných listů pro celkovou uhlíkovou bilanci porostů.

Z uvedeného vyplývá, že správný odhad fotosyntézy na úrovni celého porostu vyžaduje podrobné informace o prostorovém uspořádání vegetace, poměrném zastoupení slunných a stinných listů, jejich fyziologických vlastnostech a o tom, jak sluneční záření proniká do spodních pater. Právě tyto parametry určují, jak efektivně dokáže daný ekosystém využít sluneční energii pro fixaci CO₂.

Co se děje nad porosty: měření toku CO₂

Technický rozvoj IRGA umožnil nejen přesná měření fotosyntézy na úrovni listů, ale také přímé pozorování výměny CO₂ mezi celým porostem a atmosférou pomocí mikrometeorologických metod. Jednou z prvních, která se o to pokusila, byla aerodynamická metoda. Vychází z předpokladu, že hlavním mechanismem svislého přenosu plynů v atmosféře je turbulence vyvolaná větrem (proudění vzduchu ve vírech), zatímco molekulární difuze má zanedbatelnou roli. Měření spočívá v monitorování koncentrace CO₂ ve vertikálním profilu porostu a přilehlé vrstvy atmosféry (v různých výškách nad sebou) a ve výpočtu koeficientu turbulentní výměny na základě profilu rychlostí větru, povrchové drsnosti a meteorologických podmínek. Koeficient charakterizuje účinnost přenosu plynů v důsledku turbulentního proudění. Pomocí těchto údajů lze odhadnout celkový tok CO₂ mezi ekosystémem a atmosférou. Metoda však vyžaduje nejen velmi přesná měření koncentrací CO₂, ale také stabilní proudění vzduchu, což nebývá často splněno. I proto byla od 80. let 20. století

postupně nahrazována přesnější a robustnější metodou vírové kovariance – eddy-kovarianční metodou.

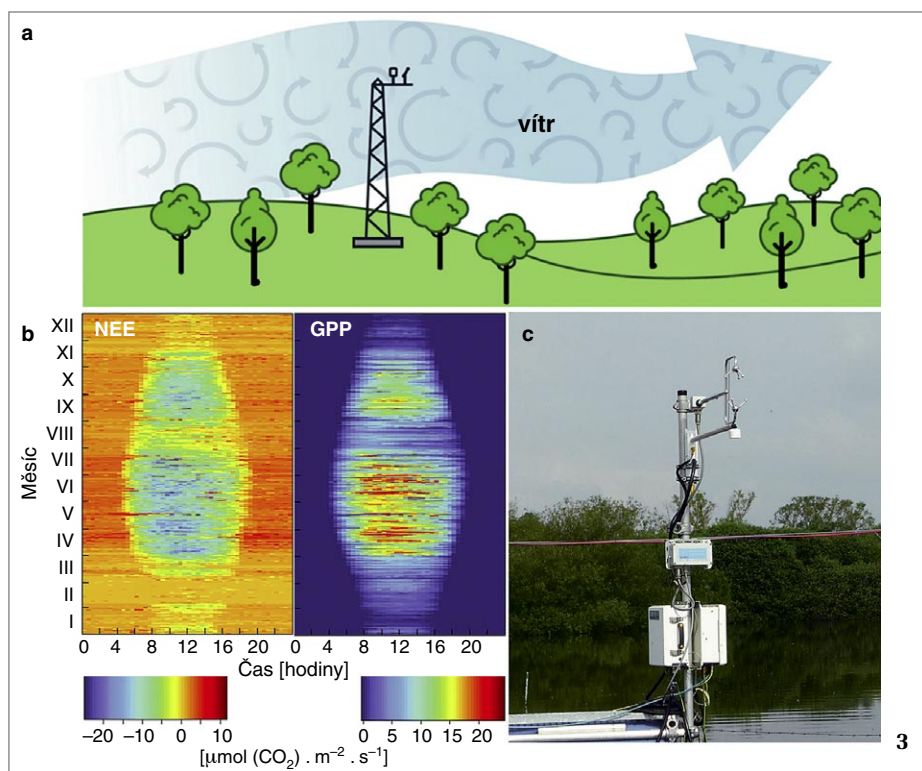
Tato metoda představuje velmi účinný mikrometeorologický nástroj pro kvantitativní měření výměny plynů a energie mezi suchozemskými ekosystémy a atmosférou. Dnes jsou standardně měřeny toky CO_2 , vodní páry (H_2O) a dalších radiačně aktivních plynů, např. metanu (CH_4), oxidu dusného (N_2O) nebo ozonu (O_3), stejně jako toky latentního a zjevného tepla. Metoda je založena na skutečnosti, že v blízkosti zemského povrchu vzniká turbulentní proudění, v němž se vzduch pohybuje v malých vírech (anglicky eddies). Tyto víry přenášejí plyny vertikálně mezi povrchem (vegetací) a atmosférou (obr. 3a).

Princip eddy-kovarianční techniky spočívá ve vysokofrekvenčním měření (typicky 10–20krát za sekundu) dvou veličin: vertikální složky proudění vzduchu a koncentrace sledovaného plynu (např. CO_2). Následně se vypočítá kovariance, tedy míra souvislosti mezi okamžitými odchylkami dvou veličin od jejich průměrných hodnot. Tato statistická veličina přímo vyjadřuje velikost turbulentního toku plynu – např. jak rychle daný ekosystém fixuje CO_2 při fotosyntéze, nebo jej naopak uvolňuje dýcháním.

Eddy-kovarianční systémy bývají instalovány na stožárech nad sledovaným porostem (obr. 3c). Srdce systému tvoří 3D sonický (ultrazvukový) anemometr a velmi rychlý infračervený analyzátor plynů IRGA. Zatímco sonický anemometr měří směr a rychlost proudění vzduchu ve všech třech osách (x, y, z), IRGA zaznamenává koncentrace sledovaných plynů ve stejném vzorku vzduchu. Metoda vychází z předpokladu, že průměrná vertikální rychlost vzduchu za zvolený časový interval (např. 30 minut) je nulová – vzduch se jako celek nepohybuje trvale ani směrem nahoru, ani dolů. Přesto se však molekuly plynů (např. CO_2) nepohybují s víry symetricky – koncentrace plynu ve vzduchu směřujícím vzhůru se může lišit od koncentrace ve vírech směřujících dolů. Tento nesoulad utváří čistý vertikální tok sledovaného plynu, který je vypočten jako míra kovariance mezi oběma měřenými veličinami. Pokud tedy vzdušné víry stoupající od porostu nesou více CO_2 , než víry klesající, svědčí to o situaci, kdy ekosystém CO_2 uvolňuje v důsledku respirace. Naopak pokud víry směřující dolů obsahují více CO_2 , než ty stoupající, znamená to, že dochází k pohlcování CO_2 z atmosféry v důsledku fotosyntézy.

Výsledné turbulentní toky jsou obvykle počítány jako půlhodinové průměry, což umožňuje detailní sledování denní i sezonní dynamiky výměny plynů a energie mezi ekosystémem a atmosférou (obr. 3b). Díky její univerzálnosti lze metodu použít v nejrozličnějších typech prostředí – od lesů, luk a zemědělské krajiny přes mokřady až po vodní plochy a městské aglomerace.

Měření toků CO_2 eddy-kovarianční metodou se stalo nepostradatelným nástrojem pro pochopení fotosyntézy a dýchání na úrovni celých ekosystémů. Je však důležité si uvědomit, že takto zachycený tok CO_2 neodpovídá přímo rychlosti fotosyntézy. Ve skutečnosti jde o výsledek dvou protichůdných procesů – na jedné straně hrubé



primární produkce (Gross Primary Production, GPP), tedy fixace CO_2 při fotosyntéze, a na druhé straně respirace ekosystému (Reco), tedy uvolňování CO_2 při dýchání všech živých organismů v daném ekosystému (rostlin, živočichů, hub i mikroorganismů). Jinými slovy, eddy-kovarianční metoda měří „pouze“ čistou (výslednou) výměnu CO_2 mezi ekosystémem a atmosférou, označovanou jako NEE (Net Ecosystem Exchange). Tato veličina vyjadřuje rozdíl mezi GPP a Reco. Pokud však chceme samostatně určit velikost fotosyntézy (GPP), musíme znát i respiraci ekosystému. A právě otázka, jak přesně určit Reco, představuje důležitý metodický krok.

Jak určit velikost ekosystémové respirace?

V zásadě existují tři hlavní přístupy určení Reco, které se liší v typu použitých dat i přesnosti výsledků. Nejjednodušší přístup využívá měření toků CO_2 v noci, kdy fotosyntéza neprobíhá. Za těchto podmínek je čistá ekosystémová výměna CO_2 rovna Reco. Z nočních dat se sestaví matematický model, který popisuje závislost Reco na teplotě, a tento vztah se používá pro odhad denní respirace. Hlavní nevýhodou je obecně nižší kvalita nočních měření. V nočních hodinách totiž často dochází k omezení turbulentního proudění, což může vést k hromadění CO_2 v blízkosti zemského povrchu, a tím k podhodnocení Reco.

Přesnější přístup využívá denních dat toků CO_2 naměřených za podmínek dobře vyvinuté turbulence a je založen na vztahu mezi NEE a ozářeností porostu. Vztah odráží skutečnost, že při nízké ozářenosti je fotosyntéza limitována dostupností fotonů, zatímco při vysokých ozářenostech je řízena aktivitou enzymů Calvinova cyklu, především enzymu Rubisco. Matematické modely popisující tento nelineární vztah umožňují souběžně stanovit jak GPP, tak Reco. Protože se druhý přístup opírá o den-

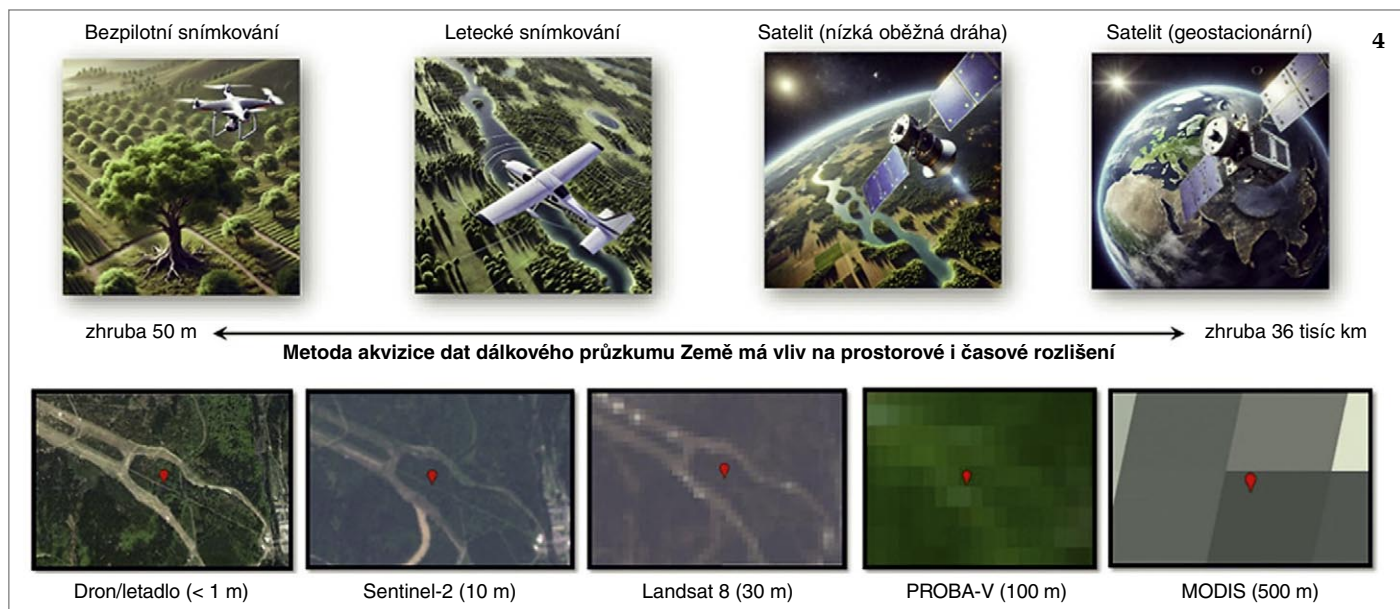
ní data, kdy jsou turbulence dostatečně vyvinuté, jsou výsledky přesnější.

Třetí přístup využívá moderních výpočetních metod strojového učení – tedy algoritmy, které se učí z rozsáhlých souborů dat reálných měření. Do modelů jsou zadávány meteorologické proměnné (např. ozářenost, teplota, vlhkost), dále sezonní vývoj vegetace (např. hodnoty listové plochy, počátek senescence) a informace o půdních vlastnostech. Model se trénuje na velkém množství dat a poté umožňuje s vysokou přesností odhadnout jak GPP, tak Reco. Datově řízený přístup nachází uplatnění zejména v globálním modelování toků uhlíku a při vývoji prostorově souvislých produktů z dálkového průzkumu Země.

V posledních letech se rozvíjí metoda kombinující eddy-kovarianční měření s analýzou izotopového složení CO_2 . K detekci jednotlivých izotopových forem CO_2 ($^{12}\text{C}^{16}\text{O}_2$, $^{13}\text{C}^{16}\text{O}_2$, $^{12}\text{C}^{18}\text{O}^{16}\text{O}$) jsou využívány analyzátoři s laditelným diodovým laserem. Tento přístup má značný potenciál zpřesnit oddělení GPP a Reco, protože izotopové složení CO_2 odráží jeho původ. Díky tomu lze např. rozlišit mezi CO_2 uvolněným dýcháním rostlin (autotrofní respirace) a CO_2 pocházejícím z mikrobiálního rozkladu organické hmoty (heterotrofní respirace).

Česká stopa v globálních „eddy“ sítích

Přelom tisíciletí lze označit za zlatý věk rozvoje eddy-kovarianční techniky. Díky dostupnější, odolnější a přesnější měřicí technice začaly po celém světě vznikat nové a nové stanice, které postupně pokrývaly široké spektrum ekosystémů. První eddy-kovarianční měření toků CO_2 na území České republiky byla zahájena na počátku 21. století z iniciativy Ústavu výzkumu globální změny AV ČR (tehdy ještě Ústav ekologie krajiny AV ČR). Pro jejich instalaci v letech 2000–05 byly vybrány čtyři kontrastní ekosystémy – horský smrkový les a horská louka v Moravskoslezských Beskydech, zemědělský porost na pokusné



3 Fotosyntéza na úrovni porostů sledovaná pomocí eddy-kovarianční techniky. Schéma principu eddy-kovarianční techniky pro stanovení toků energie (zjevné a latentní teplo) a látek (CO_2 a H_2O) mezi suchozemským ekosystémem a přízemní vrstvou atmosféry (obr. a). Ukázka denního a sezonního průběhu čisté ekosystémové výměny CO_2 (NEE) a hrubé primární produkce (GPP) v r. 2018 pro smrčkový porost na lokalitě Rájec-Jestřebí (Drahanická vrchovina, obr. b). Osa x znázorňuje denní chod, osa y průběh roku. Data zachycují výrazný pokles fotosyntézy (GPP) během velmi teplého a suchého období na přelomu srpna a září, kdy se ekosystém dočasně stal zdrojem CO_2 i během dne, kdy převládala respirace. Pro eddy-kovarianční metodu platí znaménková konvence, podle níž záporné (modré) hodnoty NEE označují příjem CO_2 ekosystémem, zatímco kladné (červené) hodnoty značí jeho výdej. Příklad uspořádání eddy-kovariančního systému na lokalitě Mokré louky v biosférické rezervaci Třeboňsko (obr. c). Snímek byl pořízen v průběhu záplav. Upraveno podle: G. Burba (2022, obr. a), archiv CzechGlobe (b) a foto J. Dušek (c)

4 Základní typy platform pro dálkový průzkum fotosyntetické aktivity vegetačního pokryvu Země. Každá platforma umožňuje pořizování dat v různém prostorovém a časovém rozlišení. Zatímco údaje z dronů a letecká data jsou vhodné pro podrobnější analýzu menších zájmových území, družice přinášejí globální pokrytí v prostorovém detailu desítek až stovek metrů na pixel. Převzato z L. Homolová a kol. (2024); vlastní metodika autorů

stanici Mendelovy univerzity v Žabčicích u Brna a mokřad v biosférické rezervaci Třeboňsko. Některé z těchto stanic fungují nepřetržitě již více než 20 let a poskytují cenné časové řady dlouhodobých měření.

V současnosti u nás pokrývá síť eddy-kovariančních stanic rozmanité přírodní a kulturní ekosystémy. Patří mezi ně již zmíněný horský smrčkový porost na lokalitě Bílý Kříž (Moravskoslezské Beskydy, 875 m n. m.), dospělý bukový les poblíž Stítané nad Vlárí (Bílé Karpaty, 540 m n. m.), intenzivně obhospodařovaný agrosystém

v Křešíně u Pacova (Českomoravská vrchovina, 545 m n. m.), dospělý smrčkový porost středních poloh v Rájci-Jestřebí (Drahanická vrchovina, 625 m n. m.), lužní les a luční porost jihozápadně od Lanžhota (údolní niva řek Moravy a Dyje, 155 m n. m.), mokřadní ekosystém Mokré louky u Třeboně (425 m n. m.) a topolová plantáž v Domanínku (Českomoravská vrchovina, 575 m n. m.). Některé z těchto stanic jsou dnes součástí evropské výzkumné infrastruktury ICOS (Integrated Carbon Observation System), jejímž cílem je vytvořit jednotný a dlouhodobě udržitelný systém pro monitorování toků uhlíku a souvisejících procesů napříč různými typy evropských ekosystémů.

Zásadní roli pro další rozvoj poznání o fungování biosféry a globální fotosyntéze hraje otevřené sdílení dat. Měřené hodnoty toků CO_2 i podpůrné mikrometeorologické údaje jsou proto volně dostupné celé vědecké komunitě prostřednictvím mezinárodních databází. Příkladem je síť FLUXNET – globální „sítí sítí“, sdružující stovky stanic využívajících eddy-kovarianční metodu a sloužící jako centrální uzel pro sběr, archivaci a distribuci dat o výměně uhlíku, vody a energie mezi biosférou a atmosférou. Tato data tvoří základ pro následný klimatický a ekologický výzkum na regionální i globální úrovni.

Je však důležité upozornit, že rozložení stanic v této síti není rovnoměrné. Některé ekosystémy, přestože mají zásadní význam pro globální fotosyntézu a globální uhlíkovou bilanci, zůstávají nedostatečně zastoupené. To se týká zvláště tropických deštných lesů v Africe a jihovýchodní Asii, tropických savan a sezonně suchých lesů, jejichž schopnost fixace uhlíku výrazně ovlivňuje střídání období dešťů a sucha. Právě snaha zlepšit pokrytí těchto klíčových oblastí vedla Ústav výzkumu globální změny AV ČR, ve spolupráci s tamními univerzitami, k vybudování dvou mezinárodních eddy-kovariančních stanic – na rýžovém poli v deltě Mekongu ve Vietnamu a v tropickém poloopadavém lese v Ghaně. Další bílá místa na mapě představují rozlehlé oblasti arktické tundry a boreálních mokřadů. Nedostatek dat z těchto regionů pravděpodobně vede k podhodnocení emisí nejen CO_2 , ale i dalších významných skleníkových

vých plynů, zejména metanu – a to z ekosystémů mimořádně citlivých vůči probíhajícímu klimatickým změnám.

Mezery v dostupnosti pozemních dat zvyšují nejistoty v globálních odhadech klíčových parametrů, jako jsou GPP a Reco. Tyto nejistoty se přenášejí do globálních modelů uhlíkového cyklu a snižují jejich schopnost přesně simulovat vztahy mezi biosférou a klimatem, včetně zpětných vazeb – např. jak změny ve fotosyntéze nebo dýchání ovlivňují koncentrace skleníkových plynů v atmosféře. Pokud jsou klimatické a ekosystémové modely kalibrovány převážně na základě dat z dobře pokrytých oblastí, jako jsou evropské pásy, hrozí jejich „přeučení“ – přílišné přizpůsobení se konkrétním podmínkám a zkreslení v ostatních oblastech světa. Následkem toho mohou být modely méně spolehlivé při předpovídání chování a vývoje málo monitorovaných ekosystémů. Např. mohou chybně odhadnout dopad extrémního sucha v tropech nebo podcenit rychlost uvolňování uhlíku z tajícího permafrostu. Jedním z mála nástrojů, který alespoň částečně dokáže vyplnit tuto „bílá místa“, je dálkový průzkum Země.

Fotosyntéza pohledem z vesmíru: nástup dálkového průzkumu Země

Rozvoj technologií dálkového průzkumu Země (DPZ) způsobil doslova revoluci v našich možnostech sledovat a kvantifikovat klíčové znaky a procesy v biosféře, včetně globální fotosyntézy. DPZ zahrnuje sběr dat o objektech nebo oblastech zemského povrchu bez přímého fyzického kontaktu, obvykle prostřednictvím senzorů umístěných na dronech, letadlech nebo družicích (obr. 4). Senzory měří buď množství odraženého slunečního záření dopadajícího na zemský povrch, nebo radiaci, kterou zemský povrch sám vyzařuje – a to v různých vlnových délkách napříč elektromagnetickým spektrem, včetně viditelné, infračervené a mikrovlnné.

Vegetace odráží dopadající sluneční záření v různých vlnových délkách rozdílně, a to v závislosti např. na druhovém složení, fyziologickém stavu, struktuře, obsahu vody a pigmentů. Tato specifická „spektrální odpověď“ vegetace umožňuje

nejen rozlišit typ vegetačního pokryvu, ale také hodnotit jeho aktuální stav. Spektrální odrazivost vegetace tak lze připodobnit k otisku prstu – je pro každý typ vegetace charakteristická a umožňuje sledovat změny vegetačního pokryvu v čase i prostoru. Analýza spektrálních dat poskytuje cenné informace o vlastnostech vegetace, které mohou sloužit jako nepřímé ukazatele (indikátory) fotosyntetické aktivity, a to i v globálním měřítku.

Již počátkem 70. let 20. století byl navržen první globální model primární produkce, model Miami, který na základě klimatických proměnných (teploty a srážek) odhadoval čistou primární produkci (Net Primary Production, NPP) pevninské biosféry na přibližně 50 PgC za rok (neboli 50 miliard tun uhlíku; Pg – petagram, 10^{15} g). Model však postrádal přímé informace o vegetaci, které mohly poskytnout právě až družicové technologie. Vstupem družicových dat do výpočtů – např. údajů o vegetačním pokryvu a jeho sezonní dynamice – se odhady NPP zvýšily až na trojnásobek, tedy přibližně na 150 PgC za rok.

Skutečný průlom v monitorování vegetace z vesmíru nastal v r. 1972, kdy americká agentura NASA (Národní úřad pro letectví a vesmír) vypustila první družici programu Landsat. Tato družice byla vybavená čtyřpásmovým skenerem, který snímal Zemi ve viditelném spektru (zelené a červené pásmo) a ve dvou pásmech blízké infračervené (Near Infrared, NIR) radiace. Právě kombinace červeného a NIR pásma vedla ke vzniku dnes již „legendárního“ spektrálního indexu – normalizovaného diferenčního vegetačního indexu (NDVI). NDVI poskytuje informaci o množství zelené biomasy a silně koreluje s obsahem chlorofylu ve vegetaci. To z něj učinilo první, poměrně jednoduchý a zároveň velice slibný indikátor oblastí s potenciálem fotosyntetické aktivity měřitelný z vesmíru.

V 80. letech umožnily družice vybavené radiometrem AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) vytvořit první globální mapy vegetačního pokryvu Země. Poskytly dosud nevídaný globální přehled o prostorovém rozložení vegetace i o její sezonní proměnlivosti, a to v prostorovém rozlišení 8 km. Klíčovým zjištěním bylo, že sezonně integrované hodnoty NDVI vykazují silnou korelaci jak s fotosyntézou (GPP), tak s čistou primární produkcí (NPP) napříč různými ekosystémy. Poznatkem následně podnítil vývoj prvních biofyzikálních modelů, např. Simple Biosphere Model, které propojily satelitní data s výměnou CO_2 , vody a energie mezi atmosférou a pevninou. Data z eddy-kovariančních pozemních měření se v tomto kontextu stala klíčovým zdrojem pro kalibraci a ověřování.

Rozvoj modelů globální fotosyntézy a družicových produktů

V 90. letech, mimo jiné díky potvrzení, že pevninské ekosystémy odčerpávají z atmosféry velké množství CO_2 , a představují tak významné „úložiště“ (sink) atmosférického uhlíku, prudce vzrostl zájem o kvantifikaci globální terestrické fotosyntézy. Začala vznikat řada modelů zaměřených na odhad primární produkce vegetace na celoplanetární úrovni. Mezi nejvýznamnější z nich patří modely CASA (Carnegie-Ames-Stan-

ford Approach) a GLO-PEM (Global Production Efficiency Model), které vycházejí z Monteithovy teorie.

Tato teorie, formulovaná britským fyziologem Johnem Monteithem již v 70. letech, předpokládá, že produkce biomasy (nebo fixace uhlíku) je úměrná množství fotosynteticky aktivní radiace (Photosynthetically Active Radiation, PAR, 400–700 nm), které vegetace skutečně pohlty (absorbuje), a její schopnosti energii využít. Klíčovými veličinami se v tomto přístupu stávají frakce PAR absorbovaná vegetací (fPAR) a množství absorbovaného PAR (APAR), což je součin fPAR a ozáření. Výsledná produkce se poté modeluje jako součin APAR a efektivitu využití světla (Light Use Efficiency, LUE). Monteithova teorie tak poskytla univerzální rámec, který umožnil propojit družicová pozorování vegetačního pokryvu s výpočty globální produktivity.

Zatímco hodnota fPAR se pohybuje mezi 0 a 1 a odráží míru absorpce dopadající radiace (příčemž vyšší hodnoty signalizují husté a zdravé porosty), hodnota LUE je proměnlivá. Starší a jednodušší modely ji často považovaly za konstantní, ve skutečnosti se však LUE výrazně mění – nejen mezi různými typy vegetace, ale i v čase, a to v důsledku působení stresových faktorů, jako je sucho, vysoká teplota nebo nadměrná ozáření. Novější modely proto zohledňují dynamiku LUE, která se mění podle aktuálních meteorologických podmínek a fyziologického stavu porostů.

Ke sledování změn v LUE byl mimo jiné navržen fotochemický reflektanční index (PRI), založený na změnách spektrální odrazivosti listů spojených s přeměnou pigmentů xantofylového cyklu. Tento ochranný mechanismus umožňuje rostlinám bezpečně vyzářit přebytečnou energii ve formě tepla. PRI tak odráží aktuální efektivitu využití sluneční radiace pro fotosyntézu a může sloužit jako optický indikátor hodnoty LUE. Je však třeba dodat, že spolehlivost PRI vysvětlit variabilitu LUE se liší podle typu ekosystému a může být výrazně omezená, zejména v tropických oblastech.

Zásadní pokrok v globálním sledování dynamiky vegetačního pokryvu přinesl program NASA Earth Observing System. V rámci něj poskytují družice Terra (1999) a Aqua (2002), vybavené spektrometrem MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer), výrazně kvalitnější data s prostorovým rozlišením 250 m až 1 km a denní časovou frekvencí. Od r. 2000 začaly na základě těchto dat vznikat standardizované globální produkty charakterizující vegetační pokryv, jako jsou index listové plochy, fPAR či spektrální indexy, které byly spolu s meteorologickými údaji použity pro výpočet globálních map GPP a NPP v rozlišení 1 km a časovém kroku 8 dní (obr. 5). Model již zahrnoval dynamiku LUE, přičemž její maximální hodnota byla nastavena podle typu biomu a dále korigována řadou environmentálních faktorů.

Vedle široce používaného indexu NDVI se při sledování sezonní dynamiky GPP začaly uplatňovat i pokročilejší indexy. Zejména optimalizovaný vegetační index EVI (Enhanced Vegetation Index) vykazuje vyšší citlivost na změny ve vegetaci v oblastech s vysokou hustotou porostů a zároveň lépe koriguje vliv atmosférických podmí-

nek a optických vlastností pozadí. Význam EVI lze ilustrovat na příkladu amazonského deštného pralesa, dříve považovaného za ekosystém s poměrně stabilní hodnotou GPP v průběhu roku. Díky EVI však bylo prokázáno, že ekosystém vykazuje zvýšenou produktivitu během období sucha, což zásadně změnilo naše chápání uhlíkového cyklu v této klíčové oblasti.

Druhá dekáda 21. století: zlatý věk dálkového průzkumu

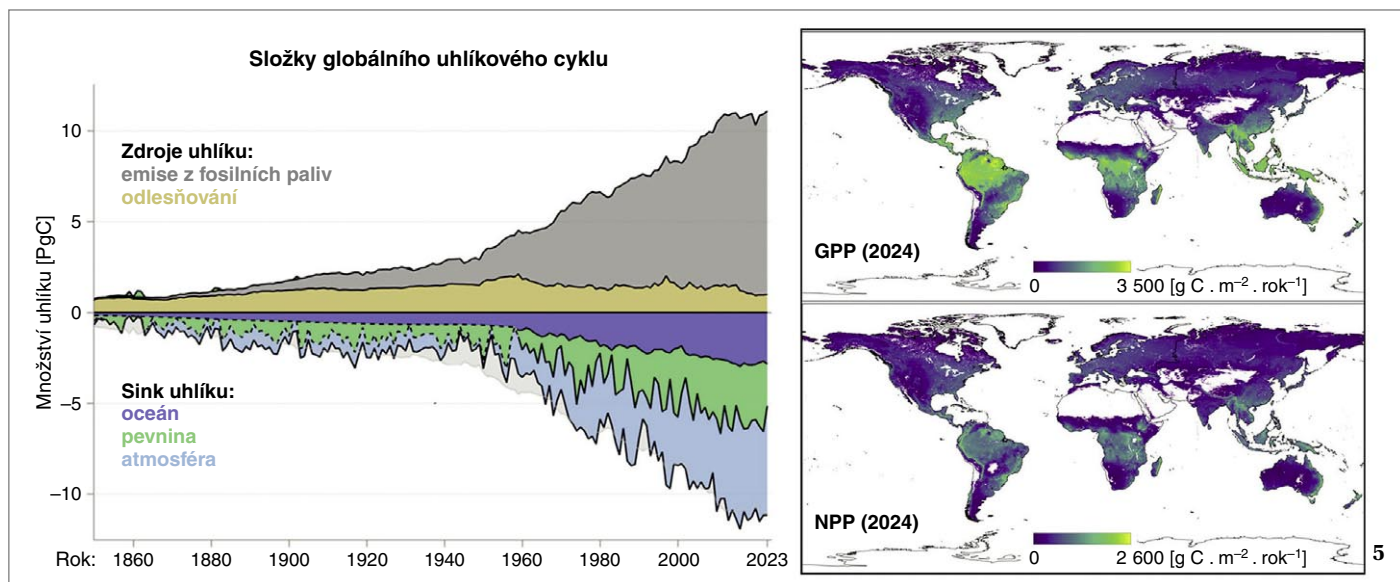
Rychlý rozvoj výpočetní techniky a dostupnost cloudových výpočetních prostředků umožnily vědcům pracovat s rozsáhlými objemy družicových dat a kombinovat je s dalšími typy měření. Ve spojení s metodami strojového učení a umělé inteligence to vedlo k výraznému pokroku ve vývoji modelů globální fotosyntézy a ke snižování nejistoty v jejich globálních odhadech.

Zásadním průlomem poslední dekády se stal vznik prvních globálních map fluorescence indukované sluncem (Sun-induced Fluorescence, SiF), která je odvozována z družicových měření. Ačkoli šlo původně o družice určené pro sledování skleníkových plynů v atmosféře, ukázalo se, že díky vysokému spektrálnímu rozlišení dokážou zachytit i velmi slabý signál chlorofylové fluorescence a tuto informaci využít pro odhad globální fotosyntézy.

Jak je uvedeno v dalších článcích této Živy (str. 166–172), část energie absorbované PAR není využita ve fotochemických reakcích fotosyntézy, ale je zpětně vyzářena ve formě fluorescence. SiF je tedy přímo spojena s fotosyntetickým procesem, a představuje tak přímější a potenciálně přesnější ukazatel fotosyntetické aktivity než tradiční vegetační indexy. Jelikož však signál SiF obvykle tvoří méně než 2 % celkového množství odražené radiace, je jeho detekce, především z větších vzdáleností, technicky velmi náročná.

Jednou z mála možností, jak tento slabý signál detekovat, je použití spektrometrů s velmi vysokým spektrálním rozlišením v nanometrovém až subnanometrovém rozsahu. Klíčové jsou dvě vlnové délky: přibližně 760 nm ($\text{O}_2\text{-A}$) a 687 nm ($\text{O}_2\text{-B}$), které odpovídají Fraunhoferovým čarám – oblastem ve slunečním spektru se sníženou intenzitou způsobenou absorpcí radiace ve fotosféře Slunce nebo v zemské atmosféře. Čáry $\text{O}_2\text{-A}$ a $\text{O}_2\text{-B}$ vznikají v důsledku absorpce sluneční radiace molekulami kyslíku v naší atmosféře. Pokud rostliny emitují (vyzařují) chlorofylovou fluorescenci (v rozsahu přibližně 650–800 nm), může tento signál částečně „vyplnit“ tmavé pásy Fraunhoferových čar. Míru vyplnění lze použít ke stanovení intenzity fluorescenčního signálu a následně i k odhadu fotosyntetické aktivity vegetace.

První globální mapy SiF byly získány ze spektrometrů družic GOSAT (Greenhouse Gases Observing Satellite; rok vypuštění 2009) a OCO-2 (Orbiting Carbon Observatory; 2014). Tyto odhady prokázaly těsnou korelaci s mapami globální fotosyntézy generovanými pomocí metod strojového učení. Zejména OCO-2 poskytuje data SiF s prostorovým rozlišením $1,3 \times 2,25$ km a časovým intervalem měření 16 dní, což umožňuje sledovat sezonní změny fotosyntetické aktivity. Evropská družice Senti-



5 Globální uhlíkový cyklus a primární produkce pohledem z vesmíru. Vlevo vývoj bilance hlavních zdrojů (+) a sinků (–) uhlíku na Zemi od r. 1850 do současnosti v petagramech uhlíku (PgC, 10^{15} g) za rok. Data z Global Carbon Project ukazují hlavní zdroje i schopnost oceánů a pevninské biosféry pohlcovat část těchto emisí. Vpravo globální rozložení hrubé (GPP) a čisté (NPP) primární produkce pro r. 2024 odvozené z družicových dat MODIS. Tyto mapy byly vytvořeny na základě datové sady s označením MOD17A3HGFG061. GPP ukazuje mohutnost fotosyntézy, odečtením respiračních ztrát získáme NPP. Vizualizace dat: autoři článku

nel-5P (rok vypuštění 2017) je vybavena spektrometrem TROPOMI (Tropospheric Monitoring Instrument) pro denní pozorování SiF, avšak s hrubším rozlišením 7×3 km. Přestože zmíněné mise byly primárně určeny ke sledování chemického složení atmosféry, technické parametry spektrometru umožňují i sledování optických indikátorů fotosyntézy – byť s omezeným prostorovým rozlišením.

Zcela novou úroveň přesnosti přinese připravovaná družice FLEX (Fluorescence Explorer), vyvíjená Evropskou kosmickou agenturou (ESA) přímo pro monitorování SiF. Její vypuštění je plánováno na příští rok. FLEX nabídne v měsíčním intervalu globální mapování SiF v dosud nevídaném prostorovém rozlišení 300 m a umožní tak detailní odhad globální fotosyntézy, a to od úrovně krajinných celků až po jednotlivé suchozemské ekosystémy.

Na přípravě této mise se aktivně podíleli i čeští vědci. V Ústavu výzkumu globální změny AV ČR byl testován letecký prototyp fluorescenčního obrazového spektrometru a díky letecké laboratoři, certifikované i pro fluorescenční skenování, se vědci zapojili do mezinárodních kampaní podporujících vývoj družicové verze tohoto přístroje. Během kampaní koordinovaných ESA byla shromážděna data z leteckého fluorescenčního skeneru i z detailních pozemních měření, která slouží k analýze faktorů ovlivňujících hodnotu SiF.

Přestože současné přístupy umožňují sestavovat globální mapy GPP, NPP (obr. 5)

a dalších vegetačních charakteristik, zůstává řada nezodpovězených otázek. Stále není jasné, jak se hodnota SiF mění během dne, jak trojrozměrná struktura porostu ovlivňuje signál detekovaný z vesmíru a do jaké míry lze z intenzity SiF přímo odvodit skutečnou rychlost fotosyntézy. Tyto faktory představují zásadní zdroje nejistot, které je třeba dále zkoumat a postupně minimalizovat. Většina odražené radiace např. pochází z horní, osluněné části porostu, jak jsme však zmínili, významná fotosyntetická aktivita probíhá i hlouběji uvnitř porostu. Tato optická omezení tak mohou vést k podhodnocení celkové fotosyntetické aktivity, kterou „vidíme“ z vesmíru.

Současné modely odhadují na základě různých produktů DPZ globální fotosyntézu suchozemských ekosystémů v rozmezí 112–169 PgC za rok, přičemž pouhá volba vstupních meteorologických dat může změnit výsledný odhad až o 20 PgC. Z hlediska vývoje schopnosti ekosystémů poutat CO_2 je rovněž důležitá meziroční variabilita globální fotosyntézy, tedy jak se mění GPP z roku na rok. I zde je rozmezí odhadu variability mezi modely poměrně vysoké: od 0,5 po 4,4 PgC za rok. Ještě větší rozdíly vykazují modely při odhadu trendu – rychlosti, jakou se fotosyntéza mění v čase. Odhady se pohybují v rozsahu 0,005–0,621 PgC za rok. Přitom právě informace o „tempu změny“ fotosyntézy je klíčová pro odhad vývoje suchozemských ekosystémů, jejich možnosti fixovat CO_2 a přizpůsobovat se měnícím se podmínkám prostředí.

Hodnoty globální fotosyntézy lze odvozovat také z družicových měření změny atmosférické koncentrace CO_2 , údajů o spotřebě fosilních paliv a rozložení uhlíkových sinků (úložišť) mezi oceány a kontinenty (obr. 5). Suchozemské ekosystémy každoročně pohltí fotosyntézou přibližně 113 PgC, přičemž respirací vracejí do atmosféry zhruba 111 PgC. Sladkovodní ekosystémy uvolní asi 1,5 PgC ročně a řeky transportují do oceánů dalších přibližně 0,8 PgC. Oceány fotosyntézou pohltí přibližně 54 PgC za rok, avšak respirací do atmosféry vracejí o něco více – asi o 0,6 PgC. Po započtení antropogenních emisí kontinenty pohlcují přibližně 3,4 PgC a oceány kolem 2,5 PgC ročně, tedy dohromady přibližně polovinu uhlíku uvolněného spalováním fosilních paliv.

Závěrem – globální výzvy versus lokální odpovědi

Probíhající a plánované družicové mise jednoznačně potvrzují rostoucí význam dálkového sledování globální fotosyntézy z vesmíru. Nové technologie výrazně rozšířily naše možnosti monitorovat globální uhlíkový cyklus a lépe porozumět tomu, jak vegetace reaguje na měnící se klima.

Přesto však odhady globální fotosyntézy i dnes zatěžuje řada nejistot. Mezi jejich zdroje patří nedostatečně přesná data o dopadající fotosynteticky aktivní radiaci, proměnlivost struktury a optických vlastností vegetace, nelineární odezvy porostů na rostoucí koncentraci CO_2 či podíl difúzní radiace a také omezená schopnost současných modelů založených na efektivitě využití světla postihnout vliv stresových faktorů, jako jsou sucho, vysoká i nízká teplota nebo nedostatek živin. Další výzvu představuje dosud ne zcela objasněný vztah mezi fluorescencí indukovanou sluncem a skutečnou fotosyntetickou aktivitou v různých typech porostů. Klíčem k dalšímu pokroku bude i nadále propojování dat napříč prostorovými a časovými měřítky – od listu přes jednotlivé porosty až po globální biosféru – a jejich začlenění do modelů popisujících fungování ekosystémů.

Je důležité si uvědomit, že i ty nejpokročilejší globální modely mají svá omezení. Jejich aplikace na konkrétní podmínky dané krajiny nemusí vždy fungovat správně. Právě proto roste i význam lokálně specifických modelů, které lépe zohledňují regionální klima, druhové složení vegetace, půdní podmínky i způsob obhospodařování krajiny. Poznatky získané z dálkového průzkumu Země a modelování fotosyntézy dnes nacházejí uplatnění i v praxi – např. při moderním řízení zemědělství a lesního hospodářství.

Budoucnost výzkumu fotosyntézy tak spočívá v propojování globálního pohledu a místních znalostí. Chceme-li skutečně porozumět tomu, jak naše planeta „dýchá“, musíme rozumět jejímu celku i jejím detailům. A právě takové porozumění budeme v době klimatických změn potřebovat více než kdy dříve.

Citovanou a další doporučenou literaturu najdete na webové stránce Živy.