

Fyziologie rostlin ve službách ekologů: od přání ke skutečnosti

Jan Gloser

Hraniční vědecké obory to obvykle nemají lehké. Jejich vývoj bývá provázen koncepčními nejasnostmi a častými úšklebky z obou „rodičovských“ stran. Nejinak tomu bylo v minulosti i s ekologickou fyziologií (ekofyziologií) rostlin, která ovšem nyní prožívá nebývalý rozmach. Hlavní pracovní náplní ekofyziologie je studium vztahů mezi faktory vnějšího prostředí a fyziologickými procesy v rostlinách, s cílem vysvětlit či predikovat chování rostlin a jejich porostů v přírodě. Současný zvýšený zájem o ekofyziologii je vyvolán především potřebou kvalifikované předpovědi možných změn vegetace v důsledku globálních i lokálních změn životního prostředí.

Obtížné začátky ekologické fyziologie

Již v r. 1898 slavný německý fytogeograf A. F. W. Schimper ve svém díle *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlagen* vyjádřil přesvědčení, že se ekologie může dostat na vyšší úroveň pouze tehdy, spojí-li se těsně s experimentální fyziologií, neboť jen ta může zajistit přesné poznatky o životě rostlin. Trvalo však mnoho let, než k tomuto vytouženému spojení skutečně došlo.

Tradiční fyziologie rostlin, která se v minulém století živě rozvíjela, byla experimentální vědou zkoumající labo-

ratorními metodami životní procesy omezeného spektra modelových rostlin vypěstovaných ve sklenicích. K měření fyziologických procesů u rostlin rostoucích ve volné přírodě se odhodlal jen málokdo. Nejen proto, že chyběly přesné přenosné přístroje a muselo se hodně improvizovat, ale také kolísavé venkovní prostředí nutně snižovalo naději na získání kvalitních výsledků.

Zhruba od 20. let tohoto století můžeme pozorovat nápadný růst počtu prací věnovaných studiu fyziologických procesů u rostlin v přírodě. Podněty k tomuto studiu vycházely téměř vždy z potřeby fytogeografů, geobotaniků a následně

ekologů, kteří v hlubším poznání životních procesů rostlin viděli klíč k vysvětlení výskytu a prosperity různých druhů rostlin v různých typech prostředí.

Počátky rostlinné ekofyziologie byly poznamenány nejen zoufalým nedostatkem vhodných metod, ale také značně zjednodušenými představami o možné interpretaci výsledků. Měření se obvykle soustřeďovala na jeden proces, kterému byla subjektivně přisouzena rozhodující úloha a navíc mohla být prováděna jen na částech rostlin jednoho či několika málo druhů. Oblíbeným námětem bylo studium chování rostlin v extrémních typech prostředí. Využití velmi omezeného množství fyziologických dat z krátkodobých a málo přesných měření k vysvětlení komplexních vztahů mezi rostlinami a prostředím bylo nutně spekulativní. I přesto bylo občas dosaženo výsledků, na které dodnes pohlížíme s obdivem. Příkladem může být dílo jednoho z největších mužů v historii fytogeografie a rané ekofyziologie, Heinricha Waltera, *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung* (Fischer Verlag, Jena 1962). Walterova experimentální práce byla poměrně úzce zaměřena jen na některé aspekty vodního provozu rostlin, ale přesto dokázal ze spojení těchto fyziologických charakteristik s hlubokými obecně ekologickými a botanickými znalostmi udělat dalekosáhlé závěry, byť jen hypotetické, pro rozšíření různých druhů rostlin a různých typů vegetace na jednotlivých kontinentech.

Nástup moderní ekologie a ekofyziologie

Při vši úctě k Walterově dílu nelze je označit za základ moderní ekologické fyziologie. V jeho době byla ekologie převážně popisnou vědní disciplínou bez výrazné vlastní teorie. Převratné změny v pojetí ekologie, ke kterým došlo v 60. letech, měly blahodárný vliv i na všechny spolupracující obory. Důraz kladený na ekosystémové funkce (toky energie, minerální cykly, vazby trofických rovin atd.) neobyčejně zvýšil důležitost fyziologie rostlin při ekologických výzkumech. Procesy, které probíhají v rostlinách (především produkce biomasy autotrofními rostlinami), mají totiž pro fungování každého ekosystému klíčový význam a poznat interakci rostlin s jednotlivými faktory prostředí bez fyziologického přístupu prostě nejde.

60. léta byla dobou velkých ekologických projektů zaměřených zejména na srovnávací studium produkčních procesů v různých typech ekosystémů (Mezinárodní biologický program, řada navazujících národních projektů). Budovaly se pojízděné laboratoře vybavené stále dokonalejší měřicí technikou a systémy automatizovaného sběru dat. Bylo tedy možné velmi přesně monitorovat kolísá-

Na jihomoravských skalních stepích v údolí řek Jihlavy (na snímku) a Rokytné byl v 60. letech uskutečněn rozsáhlý ekofyziologický výzkum xerofytních rostlin, zejména kavylů



ní faktorů prostředí i rozšířit spektrum sledovaných fyziologických procesů.

Moderní ekologie ale také obnažila jemné předivo vztahů a řídicích mechanismů v ekologických systémech, a tudíž i složitost kvantitativních syntéz stále početnějších analytických dat při vysvětlování ekologických procesů. Dřívější převážně spekulativní interpretace fyziologických měření, byť podložené velkou zkušeností všestranně vzdělaných odborníků, byly nadále neudržitelné.

Shodou okolností právě v té době začala pronikat i do biologie a ekologie obecná teorie systémů a matematické modelování, což ve spojení s novou počítačovou technikou slibovalo adekvátní a objektivní využití fyziologických dat k řešení ekologických problémů. Kvantitativní modelové syntézy energetických výměn, fixace uhlíku, vodního provozu byly pro ekofyziologii skutečně revolučním skokem. Současně však také odhalily velké mezery v našich znalostech, jejichž důsledkem byla malá přesnost výpočtů. Biologické systémy, a zvláště ekologické systémy, jsou totiž nejen podstatně složitější než systémy fyzikální či chemické, ale vyznačují se i mnohem větší mírou různorodosti a nahodilosti.

Rozdílná měřítka — hlavní kámen úrazu

Ekologické procesy, k jejichž vysvětlení má ekofyziologie přispět, je obvykle potřeba studovat v mnohem větším časovém i prostorovém rozměru, než jaký jsme schopni obsáhnout při fyziologických měřeních. K měření procesů v rostlinách se nejčastěji používají jen

jednotlivé orgány (především listy) a doba měření nepřesahuje v typickém případě několik hodin. Pro ekologa jsou ovšem zvláště zajímavé procesy na úrovni populací či společenstev v časové dimenzi dnů, měsíců až roků.

Soudobá ekofyziologie je tedy postavena před problém, jak se s uvedeným nesouladem vyrovnat. Zdá se, že snadnější bude překonat rozdíly v prostorových měřítkách. Jednou z možností je použití mechanismových matematických modelů, pomocí nichž je možné na základě znalostí fyziologických charakteristik jednotlivých orgánů vypočítat chování vyšších celků, tedy celé rostliny nebo porostu. Zvláště detailně jsou například rozpracovány modely pro výpočet denního chodu fotosyntetické aktivity porostů, a to jak za reálných (naměřených) podmínek prostředí, tak i za podmínek simulovaných, libovolně zadávaných jako vstupní proměnné modelu.

V současné době už také dokážeme zjišťovat fyziologické procesy u větších strukturních celků (porostů, společenstev) přímým měřením, nikoli tedy jen modelově sčítáním výsledků měření funkcí jednotlivých částí. Umožnil to nebývá rychlý vývoj nových přístrojů a metod. Tak například vývoj vysoce citlivých infraanalýzátorů plynů s rychlou odezvou umožňuje realizovat přímá měření turbulentních výměn plynů (oxidu uhlíkatého, vodní páry), a tedy i rychlosti fotosyntézy, dýchání a výdeje vody z rozsáhlých porostů. Stejně tak rychle se množí i fyziologické interpretace dálkového průzkumu (remote sensing), který je nejčastěji založen na měření odraženého záření v různých vlnových délkách. Je nutno ale připomenout, že tyto

metody nám sice dávají vynikající informaci o funkci celku, ale nicméně jsou to metody observační a jejich využití k analýze příčinných souvislostí je omezené.

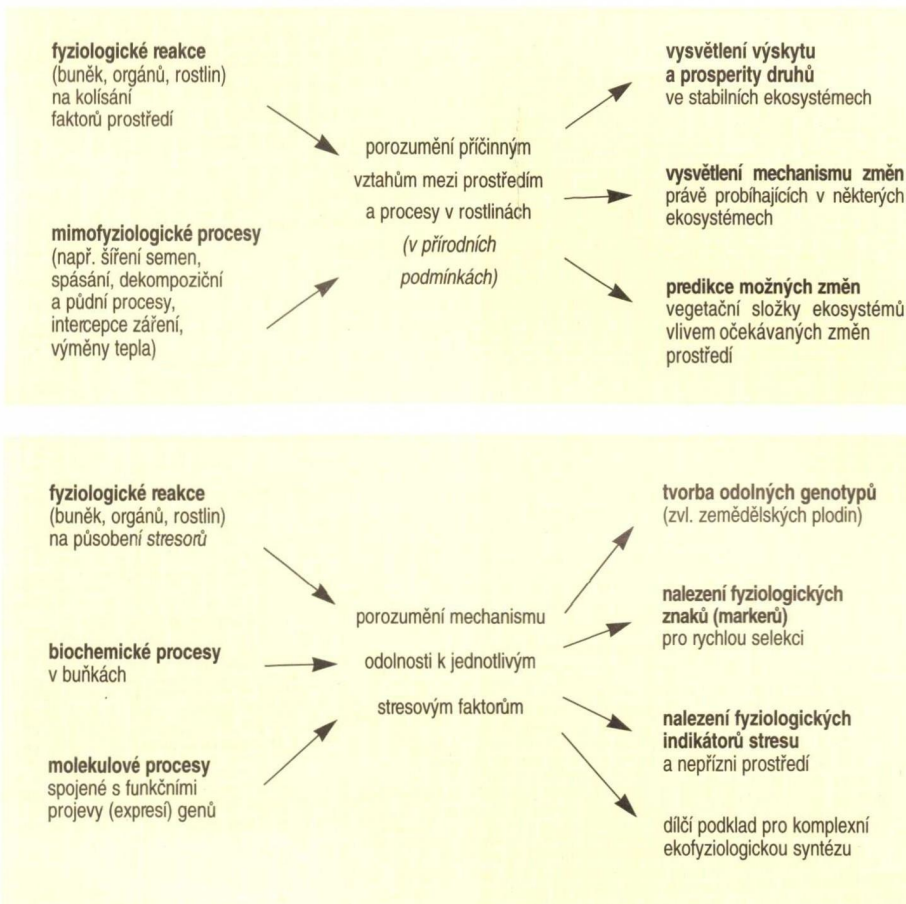
Nyní se dostáváme ke druhé skupině problémů, jejichž příčinou je nesoulad časové dimenze měření fyziologických procesů a ekologických jevů, které chceme vysvětlit. Máme-li ze standardního krátkodobého (např. jednodenního) stanovení rychlosti fyziologických procesů předpovídat chování rostlin (porostů) po dobu delší než několik dnů, vznikají vážné problémy. Tady nejde jen o to, že faktory vnějšího prostředí mají nevypočitatelnou proměnlivost. I kdybychom znali jejich průběh, dostali bychom se do potíží přinejmenším ze dvou důvodů. Především rostliny mohou měnit (přizpůsobovat) funkční odezvu na tentýž vnější faktor po jisté době jeho působení v dosti širokém rozmezí. To označujeme jako schopnost aklimace. Mechanismus aklimace většinou není dostatečně znám, a tudíž ji ani nelze spolehlivě předvídat.

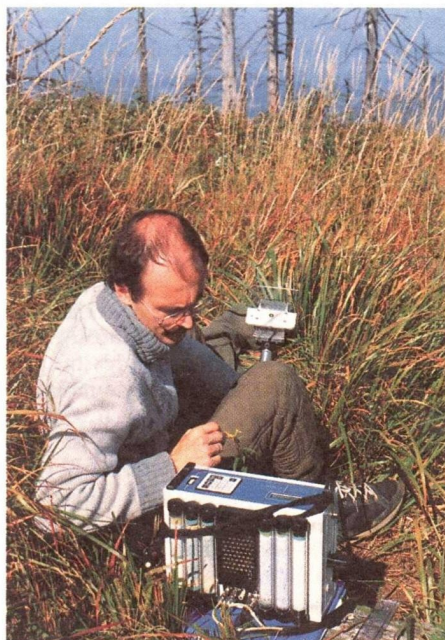
Druhým důvodem jsou obtížně predikovatelné změny strukturních charakteristik rostlin za delší časový interval. Matematické modely, které nám umožňují vypočítat fotosyntézu celého porostu z detailních znalostí fyziologie orgánů, platí jen za předpokladu, že se nám zůstaťné rostliny tvarově nemění. Ale ony se obvykle mění, rostou, a to dost komplikovaným způsobem, který zatím nedokážeme uspokojivě předvídat. Rostliny na rozdíl od živočichů jsou organismy vesměs indeterminantního tvaru a celou svoji morfogenezi provádějí tak říkajíc za pochodu, jsou tedy utvářeny v širokých mezích okolního prostředí. To, co nám dosud zoufale chybí, jsou ucelené znalosti regulačních mechanismů, kterými je proces růstu řízen. Je však jisté, že čím vyšší strukturní jednotka (složitější systém), tím jsou i regulace složitější, slaběji determinované, a naděje na jejich kvantitativní popis je tudíž menší a menší.

Nejen monitorování a syntéza, ale i hlubší analýza

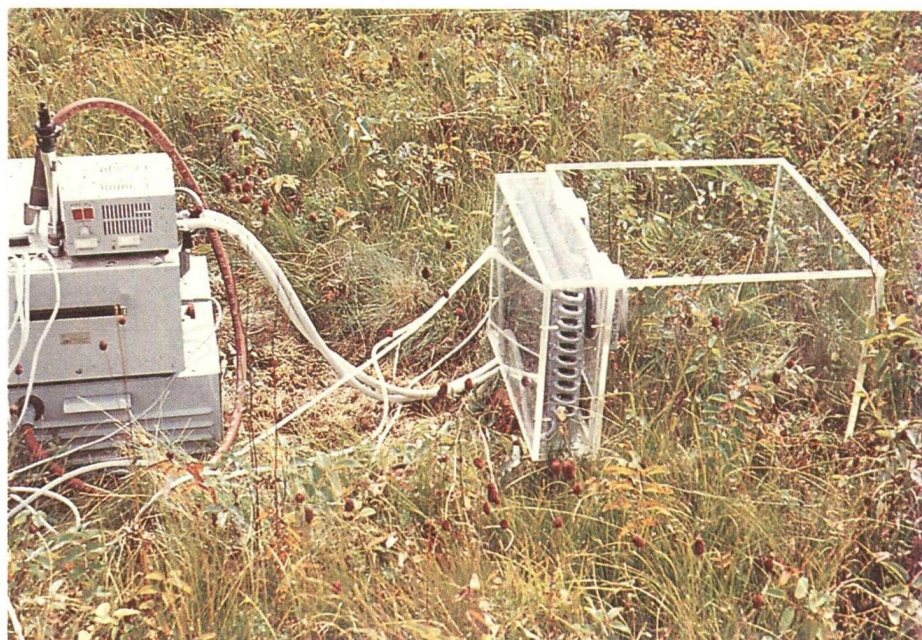
Z dosavadního výkladu by mohl vzniknout dojem, že hlavní náplní práce ekofyziologa je sběr údajů o fyziologických procesech a o spolupůsobících faktorech prostředí završený vhodnou syntézou. To by byl příliš zjednodušený obraz. Moderní ekofyziologie se snaží i o hlubší analýzu působení jednotlivých faktorů prostředí. K takové analýze je ovšem obvykle nutné kombinovat terénní měření s experimenty v řízených laboratorních podmínkách. V přírodě se prakticky vždy mění více faktorů současně, a navíc mezi nimi bývají silné vazby (např. mezi teplotou a zářením). Určit významnost každého z nich zvlášť přímo z terénních měření je prakticky nemožné. Pak ovšem nezbyvá nic jiného, než provádět pokusy v řízeném pro-

Schematické znázornění pracovní náplně ekofyziologie (nahore) a stresové fyziologie (dole). Orig. J. Gloser





Klimatizovaná komora pro měření fotosyntézy, dýchání a celkové uhlíkové bilance v travních porostech. Historický snímek jednoho z prvních zařízení tohoto typu, vyvinutého v ekologickém oddělení Botanického ústavu ČSAV v Brně koncem 60. let



Moderní kompaktní přístroje s miniaturními analyzátory plynů vybavené mikroprocesory pro sběr dat i vyhodnocování výsledků dnes velmi usnadňují studium fyziologických procesů v terénních podmínkách. Snímeky J. Glosera

středí, ve kterých měníme pouze jeden faktor a ostatní udržujeme konstantní.

Abychom mohli předvídat možný vliv vnějšího prostředí na rostliny, měli bychom také vědět co nejvíce o mechanismu jeho působení na orgánové, buněčné i subcelulární úrovni. Právě tyto znalosti nám pak pomohou vysvětlit např. podstatu mezidruhových rozdílů v citlivosti k nízkým teplotám, k zasolení půdy, k oxidu siřičitému, nebo rozdíly ve využívání vody, živin atd. Bylo by jistě velice příjemné, kdyby ekofyziologové mohli čerpat základní poznatky o působení fyzikálně-chemických složek prostředí na životní funkce rostlin z poznatkové báze tradiční fyziologie. To však často není možné, neboť mnoho základních poznatků nám stále chybí. Proto se dnes v ekofyziologicky orientovaných pracovních skupinách provádí i základní výzkum fyziologických procesů. Tím se do značné míry prolíná ekologická fyziologie s obecnou fyziologií.

Osamostatňování stresové fyziologie

Rostliny jsou schopny tolerovat kolísání faktorů vnějšího prostředí v dosti širokých mezích. Jejich překročení vede ke stresovým stavům, které mohou způsobit vážné poškození rostliny, ale někdy naopak navodit zvýšení její odolnosti. Kritické oblasti interakce rostlin s prostředím přitahovaly pozornost ekofyziologů odedávna, neboť právě tam se nejčastěji rozhodovalo o úspěšnosti a rozšíření jednotlivých druhů v přírodě. Ještě větší zájem na výzkumu negativního působení faktorů vyvolávajících stres (stresorů) měla zemědělská praxe, které šlo především o omezení jejich vlivu, a tím i zajištění cesty k vyš-

ším výnosům. Intenzivní analytické studium stresu na orgánové i buněčné úrovni bylo v posledních letech také stimulováno využíváním metod molekulární biologie. A tak můžeme v současné době pozorovat, jak se z lůna ekofyziologie postupně osamostatňuje široký výzkumný proud stresové fyziologie rostlin. Od běžně požívané ekofyziologie se liší nejen tím, že stojí na pomezí fyziologie, biochemie a molekulové biologie, ale především svým úzkým zaměřením na poznání mechanismu odolnosti k jednotlivým stresovým faktorům a odlišnými oblastmi aplikace výsledků (viz schéma). Bádání stresových fyziologů se soustřeďuje jak na průběh vlastní reakce buněk na fyzikální, chemické i biotické (patogenní) stresory, tak i na problematiku příjmu a šíření signálů a na genetickou podmíněnost stresových reakcí. Výsledky tohoto studia často přesahují rámec fyziologie rostlin, neboť je lze využít k vysvětlení obdobných reakcí také u jiných organismů (živočichů, prokaryot).

Výhledy ekologické fyziologie

Z přehledu dosavadního vývoje ekologické fyziologie rostlin je zřejmý přesun zájmu od studia dlouhodobě stabilních typů vegetace a fyziologické podmíněnosti rozšíření jednotlivých druhů (proč daný druh roste jen v určitém typu prostředí) ke studiu nestabilních, narušovaných ekosystémů. Je to dáno do značné míry vzrůstajícím negativním dopadem antropogenních změn prostředí na vegetaci (např. velkoplošné hynutí lesů působením imisí a acidifikace půd, odumírání rákosin vlivem eutrofizace, ale i expanzivní šíření některých

plevelných druhů rostlin). Příznivě spolupůsobí i zvýšený zájem veřejnosti a správních orgánů na řešení těchto otázek, neboť od něho se do značné míry odvíjí i nezbytná finanční podpora. Tato tendence bude nepochybně pokračovat i v dalších letech.

V ekofyziologickém výzkumu bude i nadále nutno kombinovat analytický přístup s holistickým, nebude tedy možné modelovou syntézou dílčích dat nahradit terénní experimenty ve větším časovém a prostorovém měřítku. Přímo ukázkovým příkladem kombinovaného přístupu je probíhající rozsáhlý výzkum možného dopadu klimatických změn na ekosféru. Zvláštní pozornost zasluhuje rychle se zvyšující koncentrace oxidu uhličitého, na které bezprostředně závisí produkce rostlinné biomasy. Výzkumné práce na desítkách pracovišť po celém světě vycházejí z velkoryse založených terénních pokusů, ve kterých se různé typy vegetace vystavují dlouhodobému působení umělé zvýšené koncentrace CO₂. Na těchto plochách se pak sledují nejen primární účinky CO₂ na rychlost fotosyntézy a růst rostlin, ale i další odvozené změny např. v rychlosti sorpce a využití minerálních živin, v odolnosti vůči patogenům atd. V dlouhodobých pokusech lze také studovat postupné změny v dynamice populací, a tím i v druhovém složení společenstev. Souběžně s terénním výzkumem však probíhají i laboratorní pokusy, s cílem vysvětlit pozorované změny: tedy do jaké míry je následkem zvýšené koncentrace CO₂ ovlivněna regulační funkce průduchů, transport asimilátů, enzymová aktivita, exprese některých genů atd.

Studium téhož problému na více úrovních organizační složitosti živých systémů od buněk až po společenstva, kombinace celostního a analytického přístupu k tomuto studiu a soustavná snaha využívat naměřené fyziologické charakteristiky v ekologické syntéze, to jsou znaky ekofyziologie dneška i blízké budoucnosti.