

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

2026

Vítězslav Havlas

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

Katedra ekologie
obor: Aplikovaná ekologie



**Fakulta životního
prostředí**

LITERÁRNÍ REŠERŠE:

VLIV ZMĚN KLIMATU NA LIŠEJNÍKY

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: doc. RNDr. Kocourková Jana, CSc.

Vypracoval: Vítězslav Havlas

Praha 2026

ČESTNÉ PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: **Vliv změn klimatu na lišejníky** vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědom, že na moji bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědom, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 30.3.2026

A handwritten signature in black ink, consisting of a large, fluid loop followed by a smaller, more intricate flourish.

PODĚKOVÁNÍ

Rád bych na tomto místě poděkoval zejména své manželce Ing. Tatianě Havlasové za veškerou podporu během celého studia. Bez její pomoci bych si studium v kombinaci s časově náročným zaměstnáním nedovedl představit.

Zároveň bych chtěl poděkovat doc. RNDr. Janě Kocourkové, CSc. za odborné vedení mé bakalářské práce, za poskytnutí odborných materiálů a zpětnou vazbu, kterou jsem během lichenologických konferencí průběžně dostával. Nakonec, byla to právě ona, kdo mne přivedl ke studiu na ČZU.

Rovněž děkuji všem svým kolegům za inspiraci a spolupráci během studia.

Abstrakt

Tato bakalářská práce formou literární rešerše hodnotí vliv globální klimatické změny na společenstva lišejníků v polárních, aridních a vysokohorských ekosystémech. Zvláštní kapitola je věnována arкто-alpínské tundře v Krkonoších. Práce analyzuje probíhající ekologickou selekci druhů v měnících se podmínkách, která rozděluje taxony na úspěšné generalisty a ustupující specialisty. Zranitelné druhy, zejména terikolní chladnomilné lišejníky a cyanolišejníky, ustupují v důsledku ztráty mikrostanišť, kompetičního vyloučení expandujícími cévnatými rostlinami a prostorových bariér, jakými jsou „past na vrcholu“ (summit trap) či pobřežní past (coastal squeeze).

Práce dále analyzuje fyziologický a symbiotický adaptační potenciál lišejníků, včetně schopnosti obměny fotobionta (symbiont turnover) a biochemické fotoprotekce prostřednictvím sekundárních metabolitů. Ukazuje se však, že tyto ochranné mechanismy narážejí na své energetické limity a v kombinaci s migračním zpožděním (dispersal lag) nedokážou plně kompenzovat rychlost probíhajícího oteplování.

Aplikace globálních poznatků na oblast Krkonoš potvrzuje, že zdejší glaciální relikty jsou bezprostředně ohroženy synergickým působením oteplování, historické eutrofizace a expanze kompetičně silných travin na limitovaném výškovém gradientu. Závěry práce zdůrazňují, že pro zachování ohrožené lichenoflóry přestává být pasivní ochrana in situ dostačující a vyžaduje přechod k aktivnímu ochrannářskému managementu.

Klíčová slova: lišejníky, změna klimatu, aridní oblasti, vysokohorské oblasti, arкто-alpínská tundra, Krkonoše, ekofyziologie, past na vrcholu, pobřežní past, bioindikace, ochrana přírody

Abstract

This bachelor thesis, conceptualized as a literature review, evaluates the impacts of global climate change on lichen communities in polar, arid, and alpine ecosystems. A specific chapter is dedicated to the arctic-alpine tundra in the Krkonoše Mountains. The work analyzes the ongoing ecological species selection under changing environmental conditions, which drives the divergence of taxa into successful generalists and declining specialists. Vulnerable species, particularly terricolous cold-adapted lichens and cyanolichens, are retreating due to microhabitat loss, competitive exclusion by expanding vascular plants, and spatial barriers such as the "summit trap" or "coastal squeeze". Furthermore, the thesis explores the physiological and symbiotic adaptive potential of lichens, including photobiont replacement (symbiont turnover) and biochemical photoprotection mediated by secondary metabolites. However, these protective mechanisms are constrained by their energetic limits and, when combined with a dispersal lag, fail to fully compensate for the rapid pace of ongoing warming. Applying these global findings to the Krkonoše Mountains confirms that local glacial relicts are imminently threatened by the synergistic effects of warming, historical eutrophication, and the expansion of highly competitive grasses along a limited elevational gradient. The conclusions emphasize that passive *in situ* conservation is becoming insufficient for the preservation of endangered lichen flora, necessitating a shift towards active conservation management.

Keywords: lichens, climate change, arid regions, alpine regions, arctic-alpine tundra, Krkonoše Mountains, ecophysiology, summit trap, coastal squeeze, bioindication, nature conservation

Obsah

Úvod.....	10
Cíle práce.....	11
Metodika.....	11
1. Teoretický úvod: Globální klimatická změna a ekofyziologie lišejníků.....	13
1.1 Globální klimatická změna: Kontext a vymezení pojmu.....	13
1.2 Podstata lišejníkové symbiózy.....	14
1.3 Ekofyziologie: Fenomén poikilohydrie.....	16
1.4 Lišejníky jako bioindikátory environmentálních změn.....	17
1.5 Abiotické stresory v kontextu globálního oteplování.....	18
1.6 Biotické faktory a ekologické interakce.....	19
1.7 Vliv lišejníků na fungování ekosystémů.....	20
1.8 Ochrana a fenomén přehlížených hotspotů.....	20
1.9 Dílčí shrnutí kapitoly 1.....	21
2. Vliv změny klimatu na lišejníky v polárních oblastech.....	23
2.1 Klimatické změny a fyziologické reakce v polárních oblastech.....	23
2.2 Ústup lišejníků v konkurenčním prostředí tundry.....	24
2.3 Biotické interakce a vliv alelopatie.....	26
2.4 Zimní ekologie: extrémní výkyvy a ledové krusty.....	27
2.5 Změny vodního režimu a fixace dusíku.....	28
2.6 Změny požárních režimů a pomalá obnova lišejníků.....	30
2.7 Odolnost a adaptace epifytických a skalních druhů.....	31
2.8 Pokročilé mechanismy adaptace: biochemie a energetika.....	33
2.9 Fyziologická bilance: význam mikroklimatu a hydratace.....	34
2.10 Biofyzikální zpětné vazby: albedo a termální izolace.....	35
2.11 Dílčí shrnutí kapitoly 2.....	36
3. Vliv změny klimatu na lišejníky v aridních a semi-aridních oblastech.....	37
3.2 Ekofyziologie vodního režimu: poikilohydrie a hydratační zdroje.....	38
3.3 Energetická bilance a dynamika po ovlhčení.....	40

3.4	Termoregulace a optické vlastnosti stélky: role albeda.....	40
3.5	Funkční znaky (<i>Functional Traits</i>) a hospodaření s vodou.....	42
3.6	Zkrácení doby hydratace a skrytá hrozba pro populace.....	43
3.7	Zpětná vazba uhlíkového cyklu: globální důsledky rozpadu krust.....	44
3.8	Specifické reakce druhů a perspektivy obnovy.....	45
3.9	Změna struktury společenstev a degradace půdy.....	47
3.10	Dílčí shrnutí kapitoly 3.....	48
4.	Vliv změny klimatu na lišejníky ve vysokohorských oblastech.....	49
4.1	Hory jako biogeografické ostrovy („Sky Islands“).	49
4.2	Teorie „Summit Trap“ (Past na vrcholu) a ztráta areálu.....	50
4.3	Migrace a konkurenční boj: dynamika substrátu a disturbance.....	52
4.4	Elevanční gradienty a migrace: kontrastní reakce na změnu klimatu.....	53
4.5	Koncept „vítězů a poražených“: termofilizace Alp a biotické interakce.....	55
4.6	Limity adaptace: dispersal limitation a kolonizační zpoždění.....	56
4.7	Fyziologická cena za přežití: stres a sekundární metabolismy.....	58
4.8	Synergický efekt: ztráta hostitelského substrátu.....	59
4.9	Toxický koktejl: tání kryosféry a bioakumulace kovů.....	60
4.10	Klimatická refugia a interpretační úskalí.....	61
4.11	Ochrannářské implikace a bariéry šíření.....	62
4.12	Dílčí shrnutí kapitoly 4.....	63
5.	Arkto-alpínská tundra Krkonoš.....	65
5.1	Krkonoše jako útočiště vysokohorských druhů.....	65
5.2	Metodika monitoringu: Projekt GLORIA v ČR a sněhová vyležiska.....	68
5.3	Limitace prostoru a rostoucí kompetice.....	69
5.4	Zánik extrémů a homogenizace prostředí.....	71
5.5	Vítězové a poražení: paradox „zelenání vs. čistý vzduch“	72
5.6	Sníh jako klíčový abiotický faktor a jeho změna.....	73
5.7	Případové studie: bioindikátory klimatické změny v Krkonoších.....	74
5.8	Aktuální inventarizace: co zbylo z „arktického ostrova“	75

5.9 Dílčí shrnutí kapitoly 5.....	76
6. Specifické fenomény: od mikro-interakcí po makro-bariéry.....	77
6.1 Flexibilita symbiózy: může výměna partnera zachránit lišejník?.....	77
6.2 Koncept holobionta: mikrobiom jako skrytý adaptační mechanismus.....	78
6.3 Cena za ochranu: fotoinhibice, pigmenty a vliv hydratace.....	79
6.4 Ztráta dynamiky: stabilizace dun a „dusíková past“.....	81
6.5 Fenomén „Coastal Squeeze“ a stoupající hladina oceánů.....	83
6.6 Dílčí shrnutí kapitoly 6.....	85
7. Diskuse.....	87
7.1 Ekologická selekce a transformace společenstev (Odpověď na VO 4).....	87
7.2 Identifikace ohrožených druhů a příčiny jejich ústupu (Odpověď na VO 1).....	88
7.3 Adaptační potenciál a fyziologické mechanismy (Odpověď na VO 2 a VO 3).....	88
7.4 Limity adaptace: Energetické kompromisy a migrační zpoždění.....	90
7.5 Aplikace na model arкто-alpínské tundry v Krkonoších.....	90
7.6 Výzvy pro ochranu přírody.....	91
8. Závěr.....	91
Seznam použité literatury.....	94

Úvod

Globální klimatická změna představuje významný faktor ovlivňující stabilitu současných ekosystémů. Zatímco pozornost vědecké veřejnosti a ochránářských institucí často směřuje ke změnám lesních komplexů či ohrožení obratlovců, probíhá v přírodě i méně nápadná, avšak ekologicky podstatná transformace. Ta se dotýká organismů, které hrají klíčovou roli v biogeochemických cyklech, přesto bývají v širším ochránářském diskurzu často opomíjeny – lišejníků.

Volba tohoto tématu pro bakalářskou práci vychází ze specifického biologického postavení, které lišejníky v ekosystémech zauímají. Na jedné straně představují tyto symbiotičtí holobionti vysoce odolné organismy schopné kolonizovat limitní prostředí od polárních oblastí po aridní ekosystémy. Na straně druhé jde o striktně poikilohydrické organismy postrádající kořenový systém a ochrannou kutikulu. Jejich fyziologická aktivita je tak bezprostředně závislá na atmosférické vlhkosti a lokálním mikroklimatu, což z nich činí citlivé bioindikátory. Právě tento kontrast – vysoká tolerance vůči krátkodobému abiotickému stresu v protikladu k výrazné zranitelnosti vůči chronickým změnám klimatu – činí z jejich studia relevantní vědecký problém. Vzhledem k šíři problematiky se tato práce zaměřuje na vybrané krajní klimatické oblasti, tedy polární, aridní a vysokohorské. Poukazuje také na některé specifické fenomény, jako je např. flexibilita symbiózy nebo pobřežní past.

Vedle globálního měřítka se práce zaměřuje i na lokální kontext, konkrétně na pohoří Krkonoše. Zdejší fragment arkticko-alpínské tundry představuje ojedinělý biotop ve střední Evropě, který hostí řadu glaciálních reliktních a endemických druhů. Pozorování globálních trendů, jakými jsou termofilizace či kompetiční vytlačování chladnomilných kryptogamů nastupujícími cévnatými rostlinami, lze velmi dobře dokumentovat právě na hřebenových partiích tohoto pohoří.

Porozumění mechanismům, jimiž klimatická změna ovlivňuje lišejníková společenstva, je nezbytné pro predikci budoucího vývoje ekosystémů i pro nastavení efektivního ochránářského managementu. Předkládaná bakalářská práce proto nabízí literární

syntézu této problematiky, přičemž výchozí rámec, konkrétní zaměření a způsob zpracování definují následující kapitoly věnované cílům práce a zvolené metodice.

Cíle práce

Cílem práce je pomocí literární rešerše dostupných vědeckých publikací zjistit, jaký vliv má změna klimatu jak na lišejníkový mikrobiom, tak na současné i potenciální změny v rozšíření druhů se zaměřením na vybrané krajní klimatické oblasti – polární, aridní a vysokohorské.

Samostatnou částí je rešerše aplikovaná na situaci v České republice, jak jsou ovlivňovány lišejníky změnou klimatu v arкто-alpínské tundře v Krkonoších s přihlédnutím k výškovému gradientu.

V práci se pokusím odpovědět na následující otázky:

- 1/ Jaké druhy lišejníků jsou ohroženy?
- 2/ Mají lišejníky schopnost se adaptovat na nové klimatické podmínky?
- 3/ Jak fungují adaptační mechanismy?
- 4/ Probíhá určitá selekce druhů pod tlakem nové klimatické reality?

Metodika

Tato práce je koncipována formou literární rešerše dostupných vědeckých publikací, které se zabývají problematikou vymezenou v zadání práce. K vyhledávání relevantních odborných textů byly využity mezinárodní citační a bibliografické databáze jako Web of Science, a dále akademické sítě, především ResearchGate. Důležitým zdrojem informací byla rovněž úzce specializovaná literatura poskytnutá vedoucí práce, paní doc. Kocourkovou.

Získané poznatky z dosavadních výzkumů jsou v textu syntetizovány a následně kriticky zhodnoceny v diskusní části. Závěr práce shrnuje stěžejní zjištění a definuje potenciální přínos tohoto uceleného přehledu pro další badatele v daném oboru.

Nomenklatura lišejníků uváděných v textu této práce je sjednocena podle aktuálních taxonomických standardů. Pro taxony z území České republiky byla nomenklatura převzata z on-line Atlasu českých lišejníků (dalib.cz). Jména severoamerických a polárních druhů následují taxonomický seznam „A Cumulative Checklist for the Lichen-forming, Lichenicolous and Allied Fungi of the Continental United States and Canada, Version 25“ (Esslinger & Morse, 2026). Nomenklatura ostatních evropských a světových taxonů (např. mediteránních druhů) byla ověřena a sjednocena podle mezinárodní taxonomické databáze Index Fungorum (www.indexfungorum.org). Nomenklatura doprovodných mechorostů a cévnatých rostlin respektuje pojetí v původních citovaných studiích.

1. Teoretický úvod: Globální klimatická změna a ekofyziologie lišejníků

1.1 Globální klimatická změna: Kontext a vymezení pojmu

Globální klimatická změna je primárně poháněna antropogenními emisemi skleníkových plynů (IPCC, 2021). Zahrnuje komplexní proměny klimatického systému, mezi které podle současných studií patří zejména:

- **Nárůst průměrných teplot a teplotních extrémů**

Podle Weber et al. (2026) se očekává, že dopady klimatické změny budou obzvláště výrazné v ekosystémech ve vysokých zeměpisných šířkách, protože relativní nárůst teplot směrem k pólům zesiluje. Během posledních desetiletí se Arktida oteplila téměř čtyřikrát rychleji než globální průměr. Klimatická změna zároveň zvyšuje frekvenci extrémních meteorologických jevů, mezi které patří zejména vlny veder a epizody sucha.

- **Změna srážkových režimů a nárůst deficitu tlaku vodní páry (VPD)**

Srážkové události stále častěji nabývají pulzního a přívalového charakteru, které střídají delší období sucha (IPCC, 2021). Worthy et al. (2025) uvádějí, že se globálně očekává nárůst deficitu tlaku vodní páry (VPD). Teplejší vzduch je schopen pojmout více vlhkosti, což zvyšuje atmosférickou poptávku po vodě. Vysoký VPD představuje u lišejníků kritický faktor, protože urychluje ztrátu vody a vede k rychlejšímu vysychání stélky.

- **Stoupající hladina světového oceánu (Sea-Level Rise – SLR)**

Zvyšující se hladina moře a následná ztráta pobřežních biotopů představují významnou hrozbu pro lišejníky v nízko položených pobřežních oblastech. Tyto oblasti čelí postupné ztrátě území v důsledku inundace (Allen, 2017).

Tyto klimatické změny – ať již jde o stoupající hladinu oceánů (Lendemer & Allen, 2014) nebo oteplování horských vrcholů – vedou k postupné ztrátě klimaticky vhodných stanovišť. Rychlost těchto změn představuje významné riziko zejména pro

endemické druhy s úzce vymezeným areálem výskytu a omezenou schopností šíření. Pro přesun těchto specializovaných druhů často neexistují ekvivalentní náhradní stanoviště, do kterých by mohly ustoupit, což zvyšuje pravděpodobnost jejich lokálního nebo globálního odumírání (Worthy et al., 2025; Lendemer & Allen, 2014).

1.2 Podstata lišejníkové symbiózy

Lišejníky představují symbiotická společenstva mezi heterotrofním mykobiontem (houbou) a jedním nebo více autotrofními fotobionty, kterými mohou být zelené řasy nebo sinice. Moderní výzkumy však ukazují, že stabilní a fyziologicky nepostradatelnou součástí této symbiózy jsou také specifická bakteriální společenstva (Wicaksono et al., 2020; Grube et al., 2015). Z ekologického hlediska tak fungují jako komplexní metaorganismus, či přesněji holobiont. Tyto organismy kolonizují široké spektrum suchozemských biotopů a dominují přibližně na 8 % zemského povrchu (Asplund & Wardle, 2017).

1.2.1 Funkční role partnerů

Mykobiont

Houbový partner vytváří charakteristickou strukturu stélky, ve které hostí fotosyntetické symbionty (Rolshausen et al., 2020). Mykobiont rovněž produkuje širokou škálu sekundárních metabolitů, které plní ochranné funkce proti různým fyzikálním i biotickým stresovým faktorům, například proti intenzivnímu světlu, UV záření nebo predaci (Asplund & Wardle, 2017).

Fotobiont

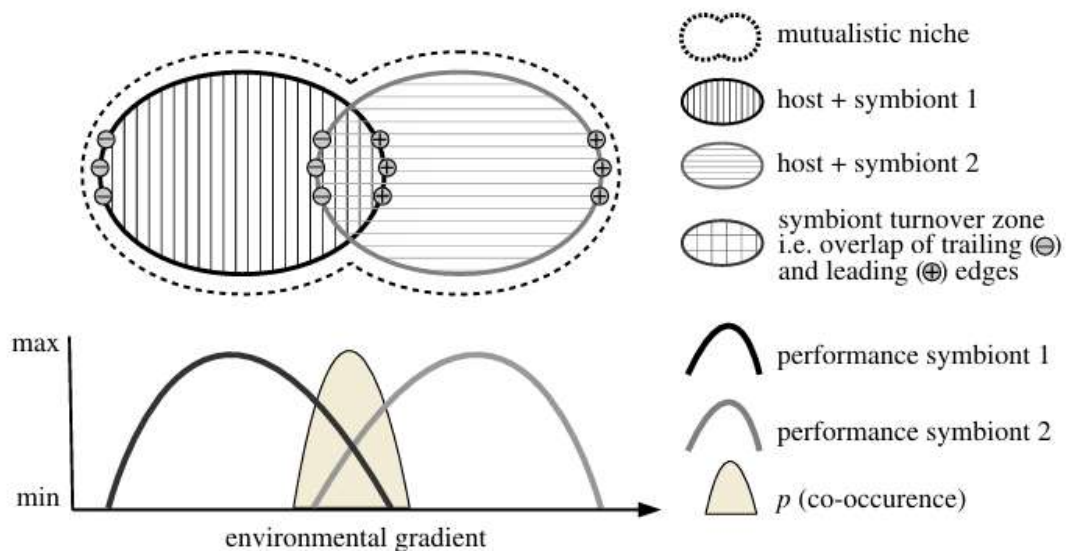
Fotosyntetickými partnery lišejníků jsou nejčastěji zelené řasy, typicky z rodu *Trebouxia* (Rolshausen et al., 2020). Přibližně u 10 % druhů však tvoří fotobionta sinice, které umožňují fixaci atmosférického dusíku a tím zvyšují význam lišejníků v koloběhu živin v ekosystémech (Asplund & Wardle, 2017).

1.2.2 Dynamika symbiózy (symbiont turnover)

Ekologická nika lišejníkové symbiózy není statická. Hostitelské druhy mohou v různých prostředích vytvářet asociace s různými symbiotickými partnery. U lišejníkových hub

dochází k obměně genetických linií symbiontů podél gradientů nadmořské výšky a zeměpisné šířky.

Mykobionty se tak mohou spojovat s různými liniemi fotobiontů, včetně chladnomilných a teplomilných ekotypů řas. Získání symbiontů přizpůsobených různým environmentálním podmínkám může rozšířit ekologickou niku hostitelského taxonu. Schopnost hostitelského druhu měnit svůj areál v reakci na klimatické změny proto závisí také na dostupné fyziologické variabilitě mezi jeho symbionty. Naopak nedostatek vhodných interakčních partnerů v prostředí může potenciální niku symbiózy významně omezit (Rolshausen et al., 2020; viz Obr. 1).



Obr. 1: Koncept lišejníku jako holobionta a schematické znázornění fenoménu výměny symbiontů (symbiont turnover) podél klimatického gradientu. Schopnost asociovat s termotolerantními liniemi fotobionta představuje potenciální adaptační mechanismus na oteplování. Převzato z Rolshausen et al. (2020).

1.3 Ekofyziologie: Fenomén poikilohydrie

Lišejníky jsou poikilohydrické organismy, což znamená, že jejich hydratace a metabolická aktivita jsou přímo závislé na vlhkosti a teplotě okolního prostředí (Weber et al., 2026). Na rozdíl od cévnatých rostlin postrádají kořeny a přijímají vodu i živiny

celým povrchem stélky. Absence kutikuly a průduchů umožňuje velmi efektivní absorpci látek z atmosféry (Asplund & Wardle, 2017).

1.3.1 Metabolická aktivita a uhlíková bilance

Životní cyklus lišejníku je charakterizován střídáním období metabolické aktivity během hydratace a období dormance při vyschnutí. Klimatická změna a s ní spojené zvyšování teplot představují pro tento cyklus významné riziko. Jak uvádějí Worthy et al. (2025), oteplování může vést k situaci, kdy se lišejníky dostanou do čisté záporné uhlíkové bilance. Tento stav nastává tehdy, pokud zvýšená respirace vyvolaná vyššími teplotami převáží nad fotosyntézou. V takovém případě organismus není schopen dosáhnout pozitivní uhlíkové bilance potřebné pro růst a dlouhodobé přežití.

1.3.2 Specifika vodního režimu

Lišejníky se výrazně liší ve svých strategiích hospodaření s vodou **v závislosti na typu svého fotosyntetického partnera**. Pro úspěšnou fotosyntézu je klíčová schopnost hydratace, která má však u různých skupin odlišné limity. Worthy et al. (2025) upozorňují na zásadní fyziologický rozdíl: zatímco lišejníky se zelenými fotobionty (chlorolišejníky) mohou aktivovat fotosyntézu **pouze pomocí vzdušné vodní páry** z atmosféry, druhy se sinicemi (cyanolišejníky) **striktně vyžadují přítomnost kapalné vody** (např. ve formě deště, rosy či tajícího sněhu).

Rozhodujícím faktorem vhodnosti stanoviště pro chlorolišejníky proto není nutně dostupnost kapalné vody ve formě srážek, ale především relativní vlhkost vzduchu a deficit tlaku vodní páry (VPD). Cyanolišejníky jsou oproti tomu mnohem zranitelnější vůči změnám srážkového režimu a prodlužujícím se obdobím sucha.

1.4 Lišejníky jako bioindikátory environmentálních změn

Lišejníky jsou dlouhodobě využívány jako bioindikátory kvality ovzduší, zdravotního stavu lesních ekosystémů i klimatických změn (Nelsen & Lumbsch, 2020). Jejich citlivost na změny prostředí je dána specifickou anatomií a fyziologií. Absence

ochranných bariér, jako je kutikula nebo průduchy, umožňuje efektivní absorpci látek přímo z okolní atmosféry (Asplund & Wardle, 2017).

1.4.1 Od indikace znečištění k indikátorům klimatu

Lišejníky reagují kumulativně na dlouhodobé změny prostředí. Historické znečištění ovzduší, zejména imise oxidu siřičitého (SO₂), vedlo k jejich dramatickému ústupu. Zatímco v západní Evropě či Severní Americe začalo postupné snižování emisí již v 70. letech 20. století (na což často odkazuje zahraniční literatura), ve střední Evropě byla situace odlišná. Na našem území dosahovalo znečištění svého vrcholu právě v 70. a 80. letech. K radikálnímu obratu a k opětovnému šíření znečištěním zdecimovaných lišejníků u nás došlo až v průběhu 90. let po masivním odsíření velkých uhelných elektráren a těžkého průmyslu (Kopáček & Veselý, 2005).

Současná situace je však složitější, protože pokles emisí síry je doprovázen zvýšenou depozicí dusíku, což komplikuje interpretaci změn v jejich rozšíření. Vedle indikace znečištění byla proto navržena řada taxonů, které reagují na globální změnu klimatu a mohou sloužit přímo jako indikátory klimatických změn (Nelsen & Lumbsch, 2020).

1.4.2 Metodika sledování a teplotní indikátory

Podle Stappera a Johna (2015) lze regionální ekologické důsledky globální změny klimatu sledovat pomocí dlouhodobých monitorovacích programů zaměřených na epifytické lišejníky.

Jak uvádějí studie Nelsen a Lumbsch (2020) a Stapper a John (2015), mezi taxony, které prokazatelně reagují na oteplování, patří například zástupci rodů *Flavoparmelia* (např. *Flavoparmelia caperata*) a *Punctelia*, u nichž byl v posledních desetiletích zaznamenán výrazný nárůst četnosti.

1.5 Abiotické stresory v kontextu globálního oteplování

Klimatická změna představuje komplexní proměnu abiotických podmínek prostředí. Lišejníky jsou v tomto prostředí vystaveny celé řadě fyzikálních stresových faktorů,

mezi které patří především změny dostupnosti vody a zvýšená expozice světelnému záření (Asplund & Wardle, 2017).

1.5.1 Vliv teploty a vlhkosti na fyziologii

Zvyšující se teploty mohou mít na lišejníky přímé i nepřímé negativní dopady. Oteplování vede ke zvýšení deficitu tlaku vodní páry (VPD), což zvyšuje atmosférickou poptávku po vodě a způsobuje rychlejší vysychání stélky. To následně omezuje rychlost fotosyntézy. Současně může dojít ke změnám v uhlíkové bilanci organismu. Pokud vlivem vyšších teplot vzroste respirace natolik, že převýší fotosyntézu, dostává se lišejník do negativní uhlíkové bilance a není schopen pokrýt své energetické nároky (Worthy et al., 2025).

1.5.2 Světelný stres a ochranné mechanismy

Nadměrné sluneční záření, zejména fotosynteticky aktivní záření (PAR), může způsobit poškození fotosystému II, které je označováno jako fotoinhibice. Gauslaa a Solhaug (2004) prokázali, že intenzita fotoinhibice závisí na hydrataci stélky a vlastnostech kůry.

U stínomilných druhů lišejníků může vysoká expozice PAR způsobovat závažné poškození zejména ve vysušeném stavu. Naproti tomu u některých druhů přizpůsobených vysokému osvětlení (např. *Xanthoria parietina*) je nejvyšší fototolerance zaznamenána právě při dehydrataci.

Lišejníky se proti nadměrnému záření chrání produkcí sekundárních metabolitů v kůře. Experimentální studie potvrdily ochrannou funkci oranžového kortikálního pigmentu parietinu proti záření PAR. Odstranění tohoto pigmentu vedlo u druhu *Xanthoria parietina* k výraznému zvýšení fotoinhibičního poškození.

1.6 Biotické faktory a ekologické interakce

Klimatická změna ovlivňuje lišejníky nejen prostřednictvím přímých fyziologických stresorů, ale také nepřímými mechanismy, které souvisejí se změnami ve složení společenstev a ekologických interakcích mezi druhy (Weber et al., 2026).

1.6.1 Konkurence s cévnatými rostlinami

V půdních ekosystémech ve vysokých nadmořských výškách a zeměpisných šířkách tvoří terikolní lišejníky významnou složku vegetačního krytu. Jejich dominanci umožňuje skutečnost, že extrémní klimatické podmínky a nízká dostupnost živin omezují růst cévnatých rostlin.

Oteplování však vede k posunu stromové hranice a k expanzi keřové vegetace do horských a arktických ekosystémů. Tento proces znamená pro terikolní lišejníky zmenšení dostupného habitatu a výrazné zvýšení konkurence o světlo, prostor a živiny (Weber et al., 2026).

1.6.2 Asymetrické reakce holobionta

Lišejníky nelze považovat za homogenní organismus, ale spíše za komplexní holobiont tvořený mnoha různými mikroorganismy. Klimatická citlivost takové symbiomy závisí na reakcích jednotlivých symbiontů, které mohou být asymetrické.

Různé linie fotobiontů se mohou lišit ve své fyziologické toleranci k teplotě. V některých případech může zvýšení teplot vést k degradaci chlorofylu a ztrátě citlivého fotobionta. Výměna symbiontů proto představuje potenciální mechanismus, kterým se lišejníkový holobiont může adaptovat na měnící se klimatické podmínky (Weber et al., 2026).

1.7 Vliv lišejníků na fungování ekosystémů

Ústup lišejníků v důsledku environmentálních změn může zásadně ovlivnit fungování ekosystémů. V některých ekosystémech, například v tundrách, suchých oblastech nebo v lesních korunách, tvoří lišejníky významnou část biomasy a podílejí se na řadě klíčových ekologických procesů (Asplund & Wardle, 2017).

• Zadržování vody a mikroklima

Epifytické lišejníky mohou zachycovat a zadržovat významné množství srážkové vody, čímž ovlivňují lokální hydrologický cyklus v korunách stromů (Worthy et al., 2025).

- **Koloběh živin**

Díky symbióze se sinicemi mají některé lišejníky schopnost fixovat atmosférický dusík. V mnoha ekosystémech tak představují významný zdroj nových živin, které se následně uvolňují do prostředí například během rozkladu biomasy (Asplund & Wardle, 2017).

- **Vlastnosti půdy a albedo povrchu**

Terikolní lišejníky tvoří důležitou součást biologických půdních krust (BSC). Ty stabilizují povrch půdy, ovlivňují její fyzikální vlastnosti a zároveň se podílejí na regulaci odrazivosti slunečního záření. Ztráta těchto porostů může snížit albedo povrchu a potenciálně přispět k dalšímu lokálnímu oteplování (Worthy et al., 2025).

1.8 Ochrana a fenomén přehlížených hotspotů

Vytyčování chráněných území a určování ochrannářských priorit se historicky opíralo především o data o dobře prostudovaných organismech, jako jsou savci, ptáci nebo cévnaté rostliny.

1.8.1 Přehlížená biodiverzita a určování priorit

Komplexní inventarizace lišejníků v oblasti Mid-Atlantic Coastal Plain (MACP) v Severní Americe, kterou provedli Lendemer a Allen (2014), ukázala, že vzorce diverzity lišejníků se nemusí shodovat s diverzitními vzorci těchto lépe prozkoumaných skupin. Nejvyšší diverzita lišejníků byla zjištěna v oblasti označené jako Dare Regional Biodiversity Hotspot (DRBH), která nebyla na základě dat o jiných skupinách organismů dříve rozpoznána jako významné centrum biodiverzity.

1.8.2 Hrozba zaplavení a limity managementu

Všechny lokality s nejvyšší diverzitou lišejníků v rámci DRBH leží v nadmořské výšce do jednoho metru nad hladinou moře. Tyto oblasti jsou proto bezprostředně ohroženy zaplavením v důsledku stoupající hladiny oceánů.

Mnoho druhů tak může uvíznout mezi postupujícím mořem a oblastmi silně pozměněnými lidskou činností, což omezuje jejich možnosti migrace. Ačkoliv by asistovaná migrace mohla některým druhům pomoci, Lendemer a Allen (2014) upozorňují, že u většiny málo prostudovaných skupin organismů, včetně lišejníků, je

tato strategie v současnosti limitována nedostatečným poznáním jejich biologie a ekologických nároků. Jako možné mitigační opatření proto autoři navrhují vytváření rozsáhlých souvislých chráněných území ve vnitrozemí za hranicí očekávaného dosahu stoupající hladiny moře.

1.9 Dílčí shrnutí kapitoly 1

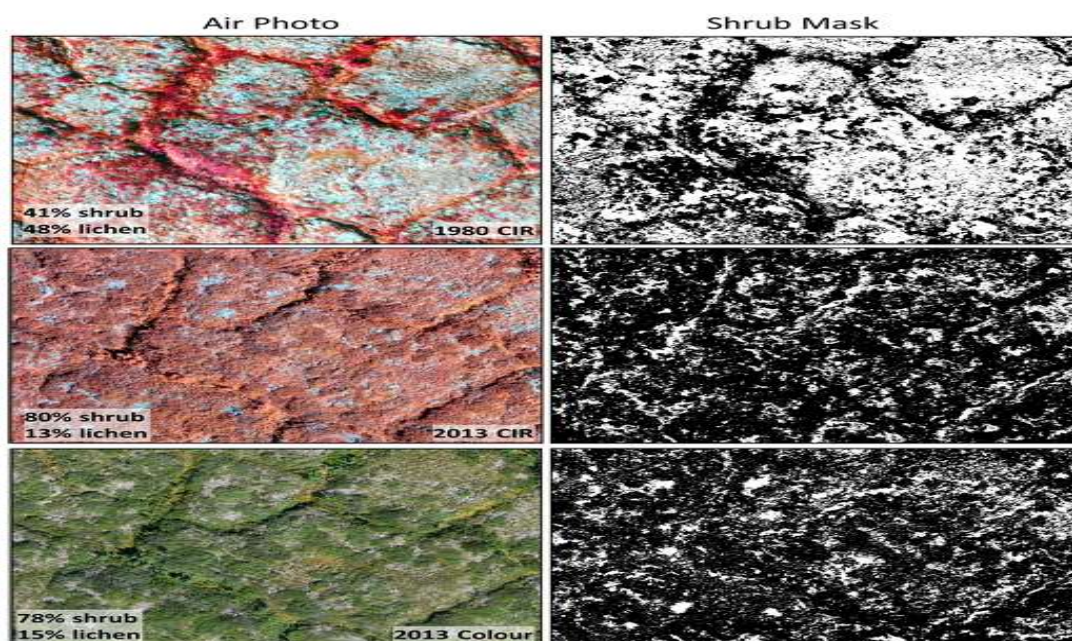
Analýza teoretických východisek ukazuje, že lišejníky jsou vůči klimatické změně vysoce zranitelné především kvůli své poikilohydrické povaze. Absence kořenového systému a ochranných bariér je činí bezprostředně závislými na atmosférické vlhkosti a lokálním mikroklimatu. Hlavním fyziologickým rizikem je rostoucí teplota a zvyšující se deficit tlaku vodní páry (VPD), což urychluje vysychání stélky. Tento trend může vést k celkové negativní uhlíkové bilanci, kdy energetické ztráty způsobené zvýšenou respirací převýší fotosyntetickou asimilaci (Worthy et al., 2025).

Tento přímý abiotický stres je v ekosystémech dále umocňován zvýšenou zátěží fotosynteticky aktivním zářením a rostoucí kompetiční interakcí ze strany expandujících cévnatých rostlin. Ačkoliv lišejníkový holobiont disponuje specifickými adaptačními mechanismy – od syntézy fotoprotektivních metabolitů až po schopnost prostorové adaptace pomocí obměny řasového partnera (symbiont turnover) –, rychlost současného oteplování často přesahuje jeho reálnou fenotypovou plasticitu. Ekosystémovou situaci navíc zhoršuje absolutní fyzická ztráta habitatu, typická například pro nízko položená pobřežní refugia, která jsou bezprostředně ohrožena inundací v důsledku stoupající hladiny světového oceánu (Lendemer & Allen, 2014).

2. Vliv změny klimatu na lišejníky v polárních oblastech

2.1 Klimatické změny a fyziologické reakce v polárních oblastech

Polární ekosystémy představují v kontextu současné globální klimatické změny jedny z nejrychleji se proměňujících regionů planety. Jak ukazuje syntéza poznatků z posledních desetiletí, tyto oblasti procházejí rozsáhlými změnami, pro něž je charakteristický mimo jiné fenomén tzv. „zazelenání“ (greening) arktické tundry v důsledku expanze keřové vegetace (Obr. 2). V těchto měnících se ekosystémech tvoří lišejníky významnou a ekologicky důležitou složku vegetačního krytu. Reakce lišejníků na klimatickou změnu a environmentální stres však není jednotná a závisí na jejich ekofyziologii (Stanton et al., 2023).



Obr. 2: Letecké snímky polygonální tundry znázorňující plošnou distribuci keřové vegetace, extrahovanou pomocí interaktivní klasifikace v softwaru ImageJ. Levá část snímků vizuálně odlišuje zapojené cévnaté rostliny (černá barva) od necévnatého pokryvu (bílá barva). Lze pozorovat, že reliktní lišejníkové porosty jsou na barevném infračerveném (CIR) snímku z roku 2013 výrazně zřetelnější než na standardní barevné fotografii. Převzato z: Fraser et al. (2014).

Rozdílně tak reagují jednotlivé ekologické i funkční skupiny:

- **Terikolní (zemní) druhy a konkurence:** V tundrových oblastech čelí terikolní lišejníky důsledkům zmíněného „zazelenání“. Expanze cévnatých rostlin mění strukturu i dynamiku ekosystémů a představuje pro lišejníky výrazný ekologický tlak (Frost et al., 2025).

Fyziologická odolnost vůči stresu: Některé druhy naopak disponují specifickými fyziologickými mechanismy, které jim umožňují odolávat extrémním abiotickým stresorům polárních oblastí. Například u antarktického skalního lišejníku *Xanthoria elegans* prokázali Barták et al. (2023) vysokou odolnost primární fotosyntézy vůči fotoinhibici. Tento druh je schopen aktivovat fotoprotektivní mechanismy během krátkého období vysokého světelného stresu, což přispívá k jeho schopnosti přežít v extrémních podmínkách. Tento typ fotoprotektivní odpovědi je obecně v souladu i s novějšími přehledy lišejníkové ekofyziologie.

2.2 Ústup lišejníků v konkurenčním prostředí tundry

Jednou ze skupin lišejníků, které čelí ústupu v důsledku probíhajících environmentálních změn, jsou makrolišejníky s terikolním výskytem. Jak ukazuje rozsáhlá rešeršní studie zaměřená na satelitní pozorování od Wenzl et al. (2024), práce analyzující změny druhového složení v Arktidě obecně naznačují rozsáhlý pokles pokrývnosti lišejníků, a to souběžně s nárůstem keřů a dalšími projevy „greeningu“.

2.2.1 Expanze keřů a kompetiční vyloučení

Dominantním procesem v mnoha tundrových oblastech je expanze cévnatých rostlin, zejména vzpřímených keřů. Tento proces, v anglické literatuře často označovaný jako *shrubification*, zahrnuje šíření rodů jako *Betula*, *Salix* a *Alnus* do oblastí, kde dříve dominovala nízká otevřená tundra (Fraser et al., 2014; Myers-Smith et al., 2011). Vznik souvislého keřového patra zásadně mění strukturu ekosystému a snižuje intenzitu světla dopadajícího k povrchu půdy (Myers-Smith et al., 2011). Přehledové práce zároveň potvrzují, že nárůst keřové biomasy patří mezi nejčastěji dokumentované změny současné Arktidy.

Pro terikolní lišejníky je tato změna struktury vegetace kritická. Jak potvrzují data z řady subarktických a arktických lokalit, abundance makrolišejníků má konzistentně negativní vztah k rostoucí biomase cévnatých rostlin, což ukazuje, že lišejníky v tomto zastiňovaném prostředí nedokážou dlouhodobě konkurovat (Cornelissen et al., 2001).

2.2.2 Negativní vliv rostlinného opadu

Zatímco samotné stínění živými částmi cévnatých rostlin představuje pro lišejníky významný stresor, zásadní roli hrají také jejich odumřelé části. Expanzi opadavých keřů doprovází zvýšená produkce rostlinného opadu (*litterfall*), který se hromadí na povrchu půdy. Cornelissen et al. (2001) na základě manipulativních experimentů upozorňují, že hromadění listového opadu má na lišejníky silně negativní dopad. V pokusech, kde byl testován vliv opadu, zaznamenaly makrolišejníky, například druhy rodu *Cladonia*, mnohem výraznější ústup na plochách s nahromaděným listím než na plochách, kde byl opad odstraněn.

Rychlý ústup lišejníků v oteplovajících se oblastech tundry je tak pravděpodobně tažen nejen zvýšeným stíněním, ale i fyzickým překrytím stélek rostlinným opadem.

2.2.3 Kritické teplotní limity a fyziologický kolaps v Antarktidě

Specifickou skupinou ohroženou oteplováním jsou úzce specializované endemické druhy antarktických oblastí. Colesie et al. (2018) experimentálně testovali antarktické lišejníky a zjistili, že některé z těchto druhů nedokážou regulovat teplotně závislé ztráty dýcháním pomocí teplotní aklimatizace. Pro úzce specializované endemity, například *Placopsis contortuplicata* a *Usnea aurantiaco-atra*, představují teploty kolem 15 °C horní hranici přežití. Při těchto teplotách mohou požadavky mykobionta na respiraci převýšit kapacitu fotobionta, což vede k jeho odumření uvnitř stélky.

Naopak široce rozšířené druhy s větší ekologickou amplitudou, například *Stereocaulon alpinum*, se dokážou přizpůsobit a obnovit energetickou rovnováhu rychlejším zvýšením čisté fotosyntézy. Tyto rozdílné reakce naznačují, že pokračující oteplování může v budoucnu zvýhodnit generalistické druhy na úkor specialistů. Ústup antarktických specialistů by tak mohl přispívat k regionální biotické homogenizaci vegetace.

2.3 Biotické interakce a vliv alelopatie

Zatímco fyzická kompetice o světlo a prostor je u lišejníků v tundře dobře zdokumentována, významnou roli hrají také další formy biotických interakcí (například změny v mikroklimatu či hromadění listového opadu v důsledku expanze cévnatých rostlin) (Fraser et al., 2014). Tento komplexní aspekt je zcela klíčový pro pochopení dlouhodobého plošného ústupu terikolních lišejníků v měnících se polárních ekosystémech (Weber et al., 2026).

2.3.1 Expanze *Empetrum nigrum* a biotická homogenizace

Významným aktérem, který formuje strukturu společenstev ve vřesovištích a tundře, je stálezelený zakrslý keř šicha černá (*Empetrum nigrum*). Jak prokázali Maliniemi et al. (2024) na základě analýzy dlouhodobých vegetačních změn ve Fennoskandinávii, rozšíření tohoto druhu souvisí se silným trendem biotické homogenizace, při níž se rostlinná společenstva stávají ve svém složení stále podobnějšími. Tento trend se týká nejen cévnatých rostlin, ale i lišejníkových společenstev.

Empetrum nigrum disponuje řadou vlastností, které z něj činí silného konkurenta s negativními dopady na diverzitu společenstev. Alelopatické působení může bránit usazování dalších druhů, vysoký obsah fenolických látek v listech a opadu zpomaluje rozklad a koloběh živin a hustý, rohožovitý klonální růst navíc fyzicky omezuje usazování jiných organismů. Pro lišejníková společenstva představuje rostoucí dominance tohoto keříku významnou hrozbu. Dlouhodobá data ukazují, že homogenizace byla spojena se změnami ve složení i s poklesem pokryvnosti lišejníků, přičemž ústup byl zaznamenán mimo jiné u průkopnických druhů rodu *Stereocaulon* a u některých terikolních korovitých lišejníků (Maliniemi et al., 2024).

2.3.2 Chemická obrana lišejníků a její limitace

Významnou ekologickou strategií lišejníků v rámci biotických interakcí je produkce specializovaných metabolitů (*lichen specialized metabolites*, LSM). Jak shrnuje přehledová studie Xu et al. (2025), tyto látky, například kyselina usnová nebo vulpinová, hrají důležitou roli v ochraně lišejníkové stélky proti mikrobiálním patogenům a býložravcům. Současně se však ukazuje, že jejich účinky nejsou v

ekosystému absolutní a že některé organismy dokážou jejich toxicitu překonávat nebo oslabovat.

Mikrobiální rozklad kyseliny usnové, jedné z nejběžnějších obranných látek lišejníků, byl popsán u různých půdních organismů. Schopnost tyto látky transformovat na produkty s nižší biologickou aktivitou byla zaznamenána i u některých mikroorganismů asociovaných přímo s lišejníky. To ukazuje, že ačkoli lišejníky disponují účinným chemickým arzenálem, půdní mikrobiom může být schopen se na něj adaptovat a tyto látky v prostředí postupně odbourávat (Xu et al., 2025).

2.4 Zimní ekologie: extrémní výkyvy a ledové krusty

Tradiční představa arktické zimy jako období relativně bezpečné metabolické stagnace pod sněhovou pokrývkou je v současnosti narušována rostoucí četností extrémních zimních jevů. Pro tundrové ekosystémy představuje změna zimního klimatu jednu z nejvýznamnějších hrozeb.

2.4.1 Fenomén *Rain-on-Snow* a fyziologický stres

Jak popisují Hansen et al. (2014), v důsledku oteplování dochází v Arktidě stále častěji k zimním vpádům teplého vzduchu, které přinášejí srážky ve formě deště. Tento fenomén *Rain-on-Snow* (ROS) vede k tání sněhu a následnému zamrznání vody, čímž u povrchu půdy vzniká silná vrstva bazálního ledu. Takové epizody jsou v arktických systémech stále lépe dokumentovány a patří i mezi příčiny tzv. „browning events“, tedy náhlého poškození vegetace v důsledku zimních a jarních extrémů.

Přesný mechanismus poškození organismů pod ledem zůstává ne zcela objasněn. Podle Phoenixe et al. (2025) může jít o kombinaci vystavení extrémnímu chladu po ztrátě sněhové izolace, hypoxie nebo toxicity způsobené hromaděním CO₂. V případě lišejníků však vykazují tyto jevy nejednoznačné výsledky. Zalednění může lišejníky poškozovat, ale vrstva ledu jim současně může poskytovat i dočasnou ochranu. Vyšší tolerance k zalednění je pravděpodobnější tehdy, pokud předchozí oteplení nespustí jejich fyziologickou aktivitu (Phoenix et al., 2025).

Dalším významným rizikem zimních oteplení je podle Bjerkeho et al. (2017) tzv. mrazové sucho (*frost drought*). Zatímco u cévnatých rostlin je spojeno se zvýšenou transpirací při nemožnosti přijímat vodu ze zamrzlé půdy, u bezkořenných lišejníků dochází k drastickému fyzikálnímu vysušení stélky, pokud po roztátí sněhu zůstane nechráněna před mrazivým větrem a slunečním zářením.

2.4.2 Nepřímý vliv přes herbivorii: „uzamčené pastviny“

Zimní fenomén *Rain-on-Snow* a následná tvorba ledové krusty mají také kaskádovitý dopad na arktické býložravce, což zpětně ovlivňuje fungování celé tundry. Vznik bazálního ledu na povrchu půdy vede ke vzniku tzv. „uzamčených pastvin“ (*locked pastures*). Jak zdokumentovali Hansen et al. (2014) na Svalbardu, neprostupná ledová bariéra blokuje sobům přístup k zimním zdrojům potravy a může vést k výraznému nárůstu mortality v důsledku hladovění.

Z pohledu terikolních lišejníků tak tyto jevy představují komplexní problém. Na jedné straně musí čelit přímému fyzikálnímu stresu zalednění, na straně druhé může ledová bariéra dočasně znemožnit jejich okus a přispět k výrazným výkyvům v populacích hlavních herbivorů tundry.

2.5 Změny vodního režimu a fixace dusíku

Specifickou skupinou ohroženou oteplováním jsou druhy schopné fixovat atmosférický dusík, například lišejník *Peltigera aphthosa*. Tyto organismy představují v subarktických a arktických ekosystémech s nízkou dostupností živin významný zdroj nového dusíku.

2.5.1 Vliv teploty a vlhkosti na nitrogenázu

Biologická fixace N_2 je zprostředkována enzymem nitrogenázou a je řízena komplexem faktorů, mezi které patří teplota, světlo a voda. Jak ukázali Lett a Michelsen (2014) ve studii ze subarktické vřesovištní krajiny, v přirozeně vlhkých systémech může být proces fixace N_2 primárně limitován teplotou. Oteplování klimatu však může tuto dynamiku zásadně změnit, protože zvyšující se teploty vedou ke snížení dostupnosti vody v prostředí.

V obdobích mezi srážkami tak dochází k vysychání povrchových vrstev vegetace, včetně mechů a lišejníků, což způsobuje stagnaci fixace dusíku. V důsledku oteplování se tak biologická fixace N_2 může stát namísto teploty limitovanou právě nedostatkem vody (Lett & Michelsen, 2014). Význam vlhkosti pro tento proces podporují i experimenty z vysoké Arktidy.

2.5.2 Specifická teplotní adaptace a limitace vlhkostí

Zatímco Lett a Michelsen (2014) ukázali, že v přirozeně vlhkých systémech může být fixace N_2 limitována teplotou, v podmínkách arktické tundry může být hlavním omezujícím faktorem právě voda. Podle studie z vysoké Arktidy od Rouska et al. (2018) je biologická fixace N_2 v těchto prostředích silně závislá na obsahu vlhkosti. Přidání vody vedlo k podpoře fixace, zatímco samotné oteplování terénních ploch nevedlo k výraznému zvýšení tohoto procesu. Autoři zároveň zjistili, že maximální rychlosti fixace N_2 byly zaznamenány při půdních teplotách nižších než $14\text{ }^{\circ}\text{C}$, což naznačuje výraznou adaptaci místních diazotrofních společenstev na chladné podmínky.

Zvyšující se teploty v důsledku klimatické změny tak mohou pro tyto chladnomilné diazotrofy představovat riziko, které může v budoucnu vést ke snížení celkové rychlosti fixace N_2 v arktických ekosystémech (Rousk et al., 2018).

2.5.3 Změny v biogenních cyklech na úrovni ekosystému

Ústup druhů fixujících dusík a s tím související omezení vstupu N_2 do systému může spolu s dalšími abiotickými změnami vyvolat komplexní dopady na koloběh živin v ekosystému. Klimatické změny navíc neovlivňují uhlík a dusík vždy stejným způsobem. Jak upozorňují Benech et al. (2025) na základě výzkumu v alpínské tundře, extrémní klimatické události, například sucha a vlny veder, mohou způsobovat tzv. *decoupling*, tedy rozpojení mezi cyklem uhlíku a cyklem dusíku v půdě.

Ve své studii zaznamenali, že během extrémně teplých a suchých let došlo k výraznému zvýšení koncentrace rozpuštěného organického uhlíku (DOC), zatímco koncentrace půdního amonia a dusičnanů nevykázaly srovnatelně výrazné změny. Tato rozdílná reakce naznačuje, že biogeochemické cykly základních prvků nemusí na klimatické výkyvy reagovat synchronně, což komplikuje predikce dlouhodobého fungování a

produktivity těchto ekosystémů. Současně širší metaanalýzy tundrových systémů ukazují, že oteplování může dlouhodobě zvyšovat ekosystémovou respiraci a že důležitou roli při velikosti této odezvy hrají místní půdní podmínky a dostupnost dusíku.

2.6 Změny požárních režimů a pomalá obnova lišejníků

V souvislosti s pokračujícím oteplováním klimatu dochází v severských ekosystémech k nárůstu rozsahu, četnosti i závažnosti požárů. Jak doložili Talucci et al. (2022) ve své rozsáhlé analýze sibiřské tajgy a tundry, v posledních letech došlo k výraznému nárůstu požární aktivity nad polárním kruhem, přičemž zejména roky 2019 a 2020 přinesly do arktických oblastí bezprecedentní rozsah spálené plochy. Rostoucí požární aktivita je zároveň považována za jeden z faktorů, které mohou dlouhodobě měnit vegetační strukturu tundry a podporovat další posuny v druhovém složení.

Přestože suché oblasti s převahou lišejníků vykazují podle zjištění Kukavskaya et al. (2025) nejnižší celkové zásoby hořlavého paliva ve srovnání s jinými typy tundry, případný požár má na jejich populaci mimořádně závažný dopad.

Heim et al. (2022) prokázali, že požáry drasticky redukují lišejníkovou vrstvu a vedou k výraznému a dlouhodobému poklesu zásob uhlíku a dusíku v nadzemní biomase.

Zatímco cévnaté rostliny a mechy se dokážou na spálenišť postupně vracet, obnova lišejníků je extrémně pomalá. Studie ukázaly, že tzv. sobí lišejníky zůstávaly na sledovaných plochách vzácné i několik desetiletí po požáru (Jandt et al., 2008). Podle Heim et al. (2022) nedosáhly lišejníkové porosty úrovně nespálených lokalit dokonce ani po více než 44 letech od požáru. V těchto oblastech místo nich často dominují keře a mechy, což ukazuje, že ekosystém se ani v horizontu několika dekád nemusí vracet do původního stavu s dominancí lišejníků.

2.7 Odolnost a adaptace epifytických a skalních druhů

Zatímco terikolní druhy ustupují pod tlakem biotické konkurence, jiné ekologické skupiny lišejníků vykazují v měnících se podmínkách značnou odolnost. Výhodu

získávají díky specifickým fyziologickým a anatomickým adaptacím, které jim umožňují tolerovat extrémní abiotický stres.

2.7.1 Rod *Xanthoria*: fotoprotekce a tolerance k vysychání

Rod *Xanthoria* představuje modelový příklad organismů vysoce adaptovaných na environmentální stres. Jejich odolnost je podmíněna účinnými fyziologickými mechanismy ochrany. Jak prokázali Barták et al. (2023) u druhu *Xanthoria elegans*, tento lišejník dokáže bezpečně disipovat přebytečnou světelnou energii pomocí nefotochemického zhášení (NPQ), a to i při kombinaci nízkých teplot a vysoké radiace. Tento typ regulace fotosyntetické aktivity přispívá k jeho schopnosti přežít v extrémních antarktických podmínkách.

Zásadní roli v odolnosti těchto lišejníků hraje syntéza sekundárních metabolitů, konkrétně antrachinonu parietinu, který propůjčuje stélkám jejich typické oranžové zbarvení. Novější studie ukazují, že parietin nefunguje pouze jako fotoprotektivní filtr, ale také jako významná součást tolerance vůči desikaci. Daminova et al. (2024) na druhu *Xanthoria parietina* ukázali, že parietin působí jako antioxidant, snižuje úroveň peroxidace lipidů a přispívá k udržení vyšší stability buněčných membrán během cyklů extrémního vysychání a následné rehydratace. Pigmentované stélky navíc vykazovaly vyšší schopnost zadržovat vodu než bledší jedinci.

Na rozdíl od toho některé jiné rody, například *Usnea* nebo *Cladonia*, vykazují při zvýšené depozici reaktivního dusíku a amoniaku výraznější známky fyziologického stresu, včetně degradace chlorofylu a celkového oslabení stélky (Munzi et al., 2023; Pradhan et al., 2026). Zástupci rodu *Xanthoria* tak mohou v některých narušených podmínkách profitovat i z omezené konkurence citlivějších druhů.

2.7.2 Skalní lišejníky a specifický mikrobiom

Saxikolní lišejníky se vyznačují schopností osidlovat holé minerální substráty a přežít na stanovištích s výraznými teplotními a vlhkostními výkyvy. Současný výzkum ukazuje, že na jejich přežívání v drsných podmínkách se může podílet i specifický mikrobiom. He et al. (2024) provedli sekvenování mikrobiomu u skalních lišejníků rodu

Umbilicaria z arktických a subarktických oblastí a zjistili, že tyto stélky hostí relativně stabilní bakteriální komunity. Mezi nejčastější bakteriální skupiny patřily zástupci kmenů *Acidobacteriota*, *Actinomycetota* a *Pseudomonadota*, které mohou tvořit funkční součást lišejníkového holobiontu.

Kromě bakterií se na struktuře lišejníkového holobiontu podílejí také další mikroorganismy, včetně kvasinkovitých hub. Millanes et al. (2025) ukázali, že stélky některých lišejníků hostí dimorfní bazidiomycety, například z rodů *Tremella* a *Cyphobasidium*, které zde mohou přetrvávat ve své jednobuněčné kvasinkové fázi. Tyto organismy pravděpodobně vstupují do složitých symbiotických interakcí uvnitř stélky a přispívají k funkční komplexitě celého holobiontu.

2.7.3 *Usnea antarctica*: fyziologická aktivita pod bodem mrazu

Keříčkovité lišejníky polárních oblastí se musí vyrovnávat s extrémními teplotními výkyvy a krátkými obdobími příznivých podmínek. Významnou výhodou antarktického druhu *Usnea antarctica* je schopnost udržet si metabolickou aktivitu i při teplotách pod bodem mrazu. Andrzejowska et al. (2024) experimentálně prokázali, že tento druh si zachovává aktivitu fotosystému II i při teplotách blížících se nule, přičemž kritická teplota pro efektivní kvantový výtěžek fotosyntézy dosahuje přibližně $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Tato adaptace umožňuje lišejníku efektivně využívat krátká období příznivých podmínek časně na jaře i pozdě na podzim.

2.8 Pokročilé mechanismy adaptace: biochemie a energetika

Tradičně se předpokládalo, že primární obrana lišejníků vůči environmentálnímu stresu spočívá především ve fyzické ochraně, například v působení pigmentů jako optického štítu nebo v akumulaci osmoticky aktivních látek. Novější výzkumy však ukazují, že adaptace lišejníků představuje komplexní biochemickou a energetickou reakci celého holobiontu.

• **Biochemická obrana a desikace:** Jedním z nejzajímavějších zjištění posledních let je nově popsaná role antrachinonu parietinu, například u rodu *Xanthoria*. Zatímco byl

dlouhou dobu chápán především jako filtr proti UV záření, Daminova et al. (2024) prokázali, že funguje také jako významný antioxidant důležitý pro toleranci vůči vysychání. Experimentální odstranění parietinu vedlo k výrazně vyšší peroxidaci lipidů a ke zhoršení stability buněčných membrán. Vysoce pigmentované oranžové stélky navíc vykazovaly tlustší buněčné stěny a vyšší schopnost zadržovat vodu než bledší jedinci.

- **Energetická disipace:** Další významný posun přineslo zjištění, jak lišejníky regulují energii během stresu a následného zotavení. Beckett et al. (2011) pomocí diferenciální temné mikrokolorimetrie ukázali, že rehydratace po stresu je doprovázena stimulací produkce tepla. U lišejníků dochází ke kontrolovanému odpojení toku elektronů v mitochondriálních membránách, což snižuje vznik potenciálně škodlivých reaktivních forem kyslíku (ROS) a současně vede k produkci tepla. Ačkoli tímto mechanismem disponují tolerantní i citlivé druhy, desikačně tolerantní lišejníky vykazovaly po rehydrataci menší nárůst produkce tepla a rychlejší návrat k běžným hodnotám, což naznačuje nižší rozsah poškození během předchozího vysychání.

- **Dynamická fenotypová plasticita:** Odolnost lišejníků není dána pouze přítomností kortikálních látek. Ndhlovu et al. (2023), kteří porovnávali slunné a stinné populace týchž druhů, prokázali, že jedinci z exponovaných mikrostanovišť vykazují vyšší toleranci k fotoinhibici. Tato vyšší odolnost přetrvávala i po experimentálním odstranění lišejníkových látek pomocí proplachování acetonem. Výsledek ukazuje, že zvýšená tolerance populací ze slunných stanovišť pravděpodobně vyplývá z kombinace látek filtrujících světlo a dalších, dosud ne zcela objasněných biochemických a ultrastrukturálních mechanismů.

2.9 Fyziologická bilance: význam mikroklimatu a hydratace

Rozdíl mezi ustupujícími a úspěšnými druhy lze vysvětlit také na úrovni základního metabolismu, konkrétně rovnováhou mezi fotosyntézou a respirací stélky. Jak uvádějí Stanton et al. (2023), čistá fotosyntéza lišejníků představuje křehkou fyziologickou rovnováhu: s rostoucí teplotou se zvyšuje intenzita dýchání, tedy ztráta uhlíku, a pokud

teplota překročí optimum fotosyntézy, mohou tyto ztráty začít převyšovat asimilaci. V kontextu oteplování se tundry, kde podle Maes et al. (2024) již nyní prokazatelně vzrostla celková ekosystémová respirace v průměru o 30 %, hraje mikroklima zásadní roli pro přežití jednotlivých druhů lišejníků., což dále zdůrazňuje význam lokálních podmínek pro uhlíkovou bilanci kryptogamů.

- **Zranitelnost ve stinném mikroklimatu:** Terikolní lišejníky, například rody *Cladonia*, které se ocitají v zapojeném podrostu expandujících keřů, čelí specifickému fyziologickému problému. Vlhčí a stinnější mikroklima může udržovat jejich stélky hydratované a metabolicky aktivní po delší dobu. Jak upozorňují Stanton et al. (2023), pokud jsou lišejníky hydratované během teplejších období, zejména v nočních hodinách, kdy neprobíhá fotosyntéza, může být jejich čistá denní výměna uhlíku v důsledku vysoké respirace výrazně záporná.

- **Výhoda rychlého vysychání na exponovaných substrátech:** Naopak epifytické a saxikolní druhy rostoucí na otevřených a exponovaných stanovištích mohou z této fyziologické rovnice těžit. Tyto druhy podléhají mnohem rychlejšímu vysychání. Díky své poikilohydrické povaze po vyschnutí rychle přecházejí do stavu dormance, čímž zastaví metabolickou aktivitu a vyhnou se zbytečným respiračním ztrátám uhlíku během teplých nocí nebo epizod vysokých teplot. Rychlé cyklování vlhkosti na skalních substrátech se tak v oteplovajícím se klimatu může stát fyziologickou výhodou (Stanton et al., 2023).

2.10 Biofyzikální zpětné vazby: albedo a termální izolace

Změny v druhovém složení tundry a ústup lišejníků mají přímý dopad i na fyzikální klima regionu, zejména prostřednictvím změn odrazivosti povrchu (albeda) a tepelné izolace (Mallen-Cooper et al. 2021, Reinhardt et al. 2022).

- **Změna albeda a absorpce tepla:** Světlé koberce terikolních lišejníků vykazují mimořádně vysokou odrazivost slunečního záření. Jak změřili Aartsma et al. (2020) v kontrolovaných experimentech, albedo druhu *Cladonia stellaris* dosahuje hodnoty přibližně 0,37. Finne et al. (2023) potvrzují, že plochy s dominancí světlých lišejníků

vykazují zdaleka nejvyšší krátkovlnné albedo ze všech nezalesněných severních ekosystémů (až 0,39). Náhraza těchto lišejníků expandujícími keři (jejichž albedo se pohybuje kolem 0,13 až 0,15) vede k významně vyšší absorpci krátkovlnného záření, což má silný potenciál pro oteplování mikroklimatu.

- **Ztráta izolační vrstvy:** Kromě odrazivosti fungují lišejníkové a mechové koberce také jako důležitý fyzikální izolant půdy. Porada et al. (2016) s využitím modelu zemského povrchu ukázali, že pokryv mechorostů a lišejníků má v oblasti severně od 50° s. š. průměrný chladicí účinek na teplotu ornice přibližně 2,7 °C, přičemž lokálně může tento efekt dosahovat až 5,7 °C. Ztráta této izolační a současně vysoce odrazivé vrstvy a její nahrazení keři tak vytváří pozitivní zpětnou vazbu, která může urychlovat prohřívání půdy a tání podkladového permafrostu.

2.11 Dílčí shrnutí kapitoly 2

Analýza recentní literatury a dokumentovaných trendů v polárních oblastech ukazuje, že klimatická změna nevede k plošnému vymírání lišejníků, ale spíše k výrazné druhové obměně a prostorové segregaci jednotlivých ekologických skupin.

- **Ustupující druhy:** Terikolní lišejníky, například rody *Cladonia*, *Cetraria* nebo *Peltigera*, vázané na půdní prostředí, prohrávají kompetiční boj s expandujícími cévnatými rostlinami. Jsou negativně ovlivňovány zvýšeným zastíněním, akumulací opadu a biotickou homogenizací společenstev. Současně trpí proměnami vodního a teplotního režimu, které mohou omezovat jejich fyziologickou aktivitu včetně fixace dusíku, a jsou ohrožovány extrémními zimními jevy, například tvorbou ledových krust a mrazovým suchem.

- **Odolnější druhy:** Naopak některé epifytické a saxikolní druhy, například z rodů *Xanthoria*, *Umbilicaria* nebo *Usnea*, obsazují exponovaná mikrostaniště, kde částečně unikají přímé biotické konkurenci. V měnícím se prostředí mohou přetrvávat díky specifickým fyziologickým adaptacím, mezi které patří účinná fotoprotekce, antioxidantní ochrana, stabilnější holobiontní organizace a schopnost udržovat metabolickou aktivitu i při velmi nízkých teplotách.

Tato divergence naznačuje, že role lišejníků v budoucích severských ekosystémech se pravděpodobně promění. Zatímco ústup světlých terikolních koberců přispěje ke ztrátě tepelné izolace a ke snížení albeda tundry, těžiště přežívajících druhů se může přesouvat k vysoce adaptovaným specialistům na mikrostanovištích s nižším kompetičním tlakem.

3. Vliv změny klimatu na lišejníky v aridních a semi-aridních oblastech

3.1 Charakteristika a sukcesní dynamika biologických půdních krust

Aridní a semiaridní ekosystémy, často souhrnně označované jako „drylands“, představují specifický biom pokrývající více než 41 % zemské souše a poskytující obživu více než třetině světové populace. V těchto prostředích hrají klíčovou roli v mnoha ekosystémových procesech tzv. biologické půdní krusty (Biological Soil Crusts – BSCs).

Belnap a Lange (2003) definují biologické půdní krusty jako komplexní společenstva vznikající v důsledku úzkého propojení půdních částic s mikroorganismy, zejména sinicemi, řasami, mikrohoubami, lišejníky a mechy. Pro pochopení dynamiky těchto společenstev i jejich reakce na narušení je zásadní rozlišovat jednotlivá sukcesní stadia jejich vývoje.

Iniciální stadium (cyanobakteriální krusty)

Prvotní kolonizaci a stabilizaci půdního povrchu zajišťují především sinice, například z rodu *Microcoleus*. Tyto organismy produkují extracelulární polysacharidové obaly, které efektivně vážou jednotlivé půdní částice a podporují jejich agregaci (Belnap & Lange 2003).

Klimaxové stadium (lišejníkové krusty)

V pozdějších fázích sukcese začínají dominovat mechy a terikolní lišejníky. Toto stadium však patří zároveň mezi nejcitlivější vůči narušení. Jak uvádějí Belnap a Eldridge (2001, cit. in Belnap & Lange 2003), lišejníky a mechy jsou výrazně méně odolné vůči fyzickému poškození než sinice. Opakované narušení proto může udržovat krusty v raných sukcesních stádiích a bránit jejich regeneraci.

Význam lišejníkových krust spočívá především v jejich multifunkčnosti. Maestre et al. (2012) na základě globálního průzkumu 224 lokalit prokázali, že biodiverzita těchto společenstev pozitivně koreluje s tzv. ekosystémovou multifunkčností. Organismy tvořící BSC se podílejí zejména na stabilizaci půdy a na regulaci klíčových biogeochemických cyklů uhlíku, dusíku a fosforu. Případná ztráta těchto společenstev v

důsledku postupující klimatické změny má proto na fungování aridních ekosystémů drastický dopad. Jak na základě rozsáhlých experimentů prokázali navazující studií Maestre et al. (2013), právě úbytek a změny v pokryvnosti biologických krust představují klíčový faktor, který v těchto oblastech determinuje reakci uhlíkového cyklu na oteplování. Ústup pokročilých sukcesních stadií s dominancí lišejníků tak nepředstavuje pouze lokální ztrátu biodiverzity, ale vede k přímému narušení globální fixace uhlíku.

3.2 Ekofyziologie vodního režimu: poikilohydrie a hydratační zdroje

Zásadní rozdíl mezi lišejníky a cévnatými rostlinami v aridních oblastech spočívá ve strategii hospodaření s vodou. Zatímco cévnaté rostliny jsou homoiohydriky – udržují relativně stabilní vnitřní obsah vody pomocí kořenového systému, kutikuly a průduchů – lišejníky jsou typickými poikilohydriky. Jejich vnitřní vodní obsah proto pasivně kopíruje vlhkost okolního prostředí a organismus postrádá mechanismy aktivní regulace vodního potenciálu (Lange et al. 2001).

Jak uvádějí Canali et al. (2025), pro pochopení dopadů klimatické změny v aridních ekosystémech je nutné rozlišovat hlavní zdroje hydratace lišejníků, protože každý z nich vyvolává odlišnou fyziologickou odezvu:

- **Kapalná voda (děšť)** – vede k rychlé hydrataci stélky, avšak zároveň může způsobit její suprasaturaci.
- **Vodní pára (vysoká relativní vlhkost)** – umožňuje aktivaci fotosyntézy bez rizika suprasaturace, avšak proces aktivace je pomalejší.
- **Mlha a rosa** – představují stabilní a často klíčový zdroj vlhkosti v mnoha pouštních ekosystémech.

Klimatická změna přitom neovlivňuje pouze celkové srážkové úhrny, ale především časovou dynamiku těchto hydratačních epizod. Může tak docházet k časovému nesouladu mezi hydratací stélky a optimálními podmínkami pro fotosyntézu, například

pokud je lišejník aktivován ranní rosou, avšak světelné nebo teplotní podmínky již nejsou fyziologicky optimální (Canali et al. 2025).

3.2.1 Kapalná voda a riziko suprasaturace

Děšť umožňuje dosažení maximálního nasycení stélky vodou. Při suprasaturaci však voda zaplňuje kapilární prostory i vzduchové kanálky uvnitř stélky. Jak uvádějí Canali et al. (2025), vznik vodních filmů výrazně omezuje difuzi CO₂ do fotosynteticky aktivních pletiv. V důsledku toho může nastat paradoxní situace, kdy je lišejník plně hydratovaný, avšak jeho fotosyntetická aktivita je výrazně omezena.

3.2.2 Vodní pára, rosa a význam relativní vlhkosti

Mnoho lišejníků, zejména těch se zelenou řasou jako fotobiontem (chlorolišejníky), dokáže aktivovat metabolismus pouze na základě zvýšené relativní vlhkosti vzduchu. Baldauf et al. (2021) ve studii lišejníku *Diploschistes diacapsis* ukázali, že tyto organismy tráví většinu svého metabolicky aktivního času hydratované rosou – až 89 % aktivního období – zatímco samotný déšť představuje pouze malý podíl hydratačních událostí.

Z těchto výsledků vyplývá, že pro přežívání biokrust nemusí být primárně limitující změna celkového množství srážek, ale spíše relativní vlhkost vzduchu. Její pokles v důsledku oteplování, a s tím související snížení frekvence tvorby rosy, může vést k výraznému poklesu pokryvnosti biokrust (Baldauf et al. 2021).

3.2.3 Specifika sinicových lišejníků (cyanolišejníků)

Zvláštní fyziologické nároky vykazují lišejníky obsahující sinice jako fotobionta, například zástupci rodu *Collema*. Na rozdíl od zelených řas potřebují sinice k obnovení fotosyntetické aktivity přímý kontakt s kapalnou vodou (Canali et al. 2025).

Lange et al. (1998) ve studii druhu *Collema tenax* prokázali, že pouhá vysoká relativní vlhkost není u těchto lišejníků dostatečná pro dosažení pozitivní uhlíkové bilance. Cyanolišejníky jsou proto mimořádně citlivé na pokles kapalných srážek a mohou být výrazně ohroženy postupující aridizací klimatu.

3.3 Energetická bilance a dynamika po ovlhčení

Pro pochopení mechanismu, kterým změny srážkového režimu a oteplování ovlivňují pouštní lišejníky, je nutné analyzovat energetické náklady spojené s cykly vysychání a opětovného ovlhčení. Lišejníky jsou v suchém stavu (anabióze) metabolicky téměř neaktivní. Kritickým momentem je přechod do hydratovaného stavu.

Na úrovni celého ekosystému s biologickou krustou zkoumali tento proces Guan et al. (2021) na výzkumné stanici v oblasti Shapotou v poušti Tengger (Čína). Autoři prokázali, že srážkové epizody vyvolávají okamžitý nárůst půdní respirace, tedy uvolňování CO₂. Tento jev, často označovaný jako Birchův efekt, je způsoben rychlou metabolickou aktivací mikroorganismů a kryptogam po náhlém zpřístupnění vody.

Následná fáze po ovlhčení je z hlediska uhlíkové bilance lišejníku kritická. Stanton et al. (2023) uvádějí, že při nízké hydrataci stélky může docházet k tzv. resaturačnímu dýchání, při němž dochází k čisté ztrátě uhlíku. Pokud se voda odpaří dříve, než fotobiont stihne asimilovat dostatečné množství uhlíku, nebo pokud hydratace probíhá při vysokých teplotách, může být denní čistá výměna CO₂ negativní. Opakované cykly tohoto typu mohou vést k dlouhodobému uhlíkovému deficitu a postupnému fyziologickému oslabení organismu.

3.4 Termoregulace a optické vlastnosti stélky: role albeda

V aridních a oteplujících se ekosystémech se termoregulace stává klíčovým faktorem přežití lišejníků. Jak upozorňují Canali et al. (2025), lišejníky je nutné chápat nejen jako poikilohydrické, ale také jako poikilotermní organismy – jejich teplota je silně závislá na okolním prostředí a na radiační bilanci.

Stanton et al. (2023) i Canali et al. (2025) zdůrazňují význam albeda a barvy stélky, které ovlivňují absorpci sluneční energie a rychlost odpařování vody.

3.4.1 Melanizace (strategie „tmavého tělesa“)

Řada lišejníků využívá tmavou melanickou pigmentaci. Příkladem mohou být druhy rodů *Bryoria* nebo *Lobaria*, které jsou typické pro boreální či temperátní lesní ekosystémy. Melanin zde působí především jako pigment chránící stélku před intenzivním slunečním zářením (Canali et al. 2025).

V těchto chladnějších biomech je tato strategie „tmavého tělesa“ velmi výhodná. Tmavší stélky totiž absorbují více sluneční energie a rychleji se zahřívají. V důsledku toho mohou například urychlit lokální odtávání sněhu či námrazy a dříve tak obnovit svou fyziologickou a metabolickou aktivitu.

Pokud se však podíváme na taxony rostoucí v aridních a rychle se oteplujících oblastech, tam představuje tmavé zbarvení stélky naopak značnou nevýhodu. Zvýšená absorpce tepla vede k nadměrnému přehřívání stélky. V kombinaci s omezenou dostupností vody a rychlým vysycháním to může výrazně zhoršovat celkovou uhlíkovou bilanci organismu (Stanton et al. 2023). V těchto extrémních prostředích jsou proto evolučně zvýhodňovány spíše světlejší druhy s vysokým albedem, které sluneční záření odrážejí.

3.4.2 Krystalizace a odrazivost (strategie „zrcadla“)

Opačnou strategii představují druhy se světlejšími stélkami nebo druhy schopné měnit optické vlastnosti povrchu stélky v závislosti na hydrataci. Tyto mechanismy pomáhají snižovat teplotu stélky a chránit fotobionta před přehřátím.

Canali et al. (2025) popisují například tvorbu krystalů oxalátu vápenatého, označovaných jako pruina, které se ukládají na povrchu stélky nebo v dřevné vrstvě (medulla). Tyto krystaly fungují jako mikroskopická zrcadla, která odrážejí část dopadajícího záření.

Tímto způsobem nejen regulují množství světla dopadajícího na fotobionta, ale zároveň snižují riziko přehřátí stélky. Tato forma pasivní regulace teploty tak prodlužuje dobu, po kterou může lišejník efektivně fotosyntetizovat.

3.5 Funkční znaky (*Functional Traits*) a hospodaření s vodou

Moderní ekofyziologie lišejníků se při předpovídání reakcí na klimatické změny stále více opírá o tzv. funkční znaky (*functional traits*). Jak uvádějí Stanton et al. (2023) a Canali et al. (2025), mezi klíčové parametry patří zejména specifická hmotnost stélky (STM) a vlastnosti povrchu stélky, například její hydrofobicita.

3.5.1 Hydrofobicita: adaptace proti suprasaturaci

Schopnost regulovat příjem kapalné vody je pro lišejníky zásadní. Canali et al. (2025) zjistili, že mnoho druhů, například zástupci rodu *Usnea*, vykazuje výrazně hydrofobní vlastnosti povrchu stélky. Ty jsou způsobeny mimo jiné produkcí specifických houbových proteinů – hydrofobinů – které vytvářejí povlak buněčných stěn v řasové i dřevěné vrstvě.

Tato adaptace zabraňuje pronikání volné kapalné vody do vnitřních pletiv stélky a tím i její suprasaturaci. Hydrofobní struktury zároveň udržují vzduchové prostory v medule, což umožňuje difuzi CO₂ k fotobiontům a zachování fotosyntetické aktivity i během delších srážkových epizod.

3.5.2 Specifická hmotnost stélky (STM) a aklimatizační kompromis

Specifická hmotnost stélky (*Specific Thallus Mass* – STM) úzce souvisí se schopností lišejníků zadržovat vodu (*water holding capacity* – WHC). Stanton et al. (2023) uvádějí, že tyto parametry patří mezi nejlepší prediktory délky fyziologické aktivity lišejníků.

Canali et al. (2025) na základě těchto parametrů popisují výrazný aklimatizační kompromis (*trade-off*):

- **Nízká STM (tenčí stélky)** – typická pro vlhčí prostředí; umožňuje rychlé vysychání a snižuje riziko suprasaturace.
- **Vysoká STM (tlustší stélky)** – typická pro sušší prostředí; prodlužuje dobu hydratace a umožňuje delší fotosyntetickou aktivitu.

3.6 Zkrácení doby hydratace a skrytá hrozba pro populace

Syntézou výše uvedených ekofyziologických limitů lze vysvětlit, proč představuje oteplování pro poikilohydrické organismy zásadní problém. Úspěšný růst lišejníků závisí na tzv. „úzkých oknech příležitostí pro aktivní fotosyntézu“ (Canali et al. 2025). K čistému zisku uhlíku dochází pouze v časovém intervalu, kdy je stélka dostatečně hydratovaná, ale zároveň není přesycená vodou (suprasaturace) a kdy jsou k dispozici vhodné světelné podmínky pro fotosyntézu.

V historickém klimatu se tyto podmínky často přirozeně překrývaly, například během ranních hodin při stabilní tvorbě rosy. Stanton et al. (2023) však upozorňují, že oteplování a s ním spojený nárůst deficitu tlaku vodní páry (*vapour pressure deficit*, VPD) tuto rovnováhu výrazně narušují. Vyšší teploty výrazně urychlují odpařování vody ze stélky, čímž dochází k dramatickému zkrácení doby hydratace. Současně se zvyšují respirační nároky mykobionta.

Výsledkem je situace, kdy uhlík asimilovaný během krátkého hydratačního okna často nepokryje ani fixní energetické náklady spojené s tzv. resaturačním dýcháním (Stanton et al. 2023). Opakované cykly tohoto typu mohou vést k dlouhodobé negativní uhlíkové bilanci a k postupnému fyziologickému oslabení organismu.

Skrytá hrozba pro dospělé populace

Na riziko postupné degradace populací upozorňují také Canali et al. (2025) a Weber et al. (2026). Dospělé stélky lišejníků mohou být vůči stresovým podmínkám relativně odolné a na lokalitě vizuálně přetrvávat po delší dobu. Většina současných modelů však nedostatečně zohledňuje kritickou fázi usazování nových jedinců (*establishment*). Rychlé klimatické změny tak mohou vytvořit situaci, kdy dospělé populace sice dočasně přežívají v suboptimálních podmínkách, avšak kvůli zkráceným hydratačním epizodám a teplotnímu stresu se již nedokážou úspěšně reprodukovat a kolonizovat nové mikrostanoviště. V konečném důsledku tak může docházet k postupnému lokálnímu vymírání populací (Weber et al. 2026).

3.7 Zpětná vazba uhlíkového cyklu: globální důsledky rozpadu krust

Nejzávažnějším důsledkem ústupu lišejníků v aridních oblastech není pouze ztráta biodiverzity, ale také narušení biogeochemických cyklů na úrovni ekosystému. Experimentální data z polosuchých oblastí ukazují, že zvýšení teploty přibližně o 2,5 °C může vést k výraznému poklesu pokryvnosti dominantních lišejníků, například druhů *Diploschistes diacapsis* nebo *Squamarina lentigera* (Escolar et al. 2012).

Tento posun má zároveň významné důsledky pro schopnost půdy akumulovat uhlík. Tradičně byly lišejníky považovány za relativně odolné vůči rozkladu, tedy za organismy s vysokou mírou recalcitrance. Berdugo et al. (2021) však prokázali, že v semiaridních podmínkách se mrtvé stélky lišejníků rozkládají překvapivě rychle – přibližně srovnatelnou rychlostí jako opad cévnatých rostlin. Dekompoziční konstanta tohoto procesu dosahuje hodnoty přibližně $k \approx 0,3 \text{ yr}^{-1}$, což znamená, že během jednoho roku může být rozložena téměř třetina biomasy.

Oteplování navíc tento proces dále urychluje. V prvních fázích klimatického oteplování tak může paradoxně docházet k dočasnému nárůstu obsahu uhlíku v půdě a ke zvýšené půdní respiraci pod biokrustami. Jak však vysvětlují Berdugo et al. (2021) s odkazem na dlouhodobé experimenty, jedná se pouze o přechodný jev, který po 8–10 letech postupně mizí. Nejde o důsledek zvýšené fotosyntetické aktivity, ale spíše o následek masivního úhynu lišejníků, jejichž mrtvá biomasa se rychle uvolňuje do půdy dříve, než je uhlík definitivně mineralizován a vrácen do atmosféry.

Úbytek lišejníků ovlivňuje také lokální hydrologii ekosystému. Podle Escolara et al. (2012) vede snížení pokryvnosti lišejníků – a případný nárůst mechů – k paradoxnímu zvýšení infiltrace vody přímo v místech biokrust a ke snížení povrchového odtoku. Tento chybějící povrchový odtok následně omezuje přísun vody do okolních mikrostanišť, na nichž jsou závislé cévnaté rostliny. Tento proces může dále urychlovat degradaci celého polosuchého ekosystému.

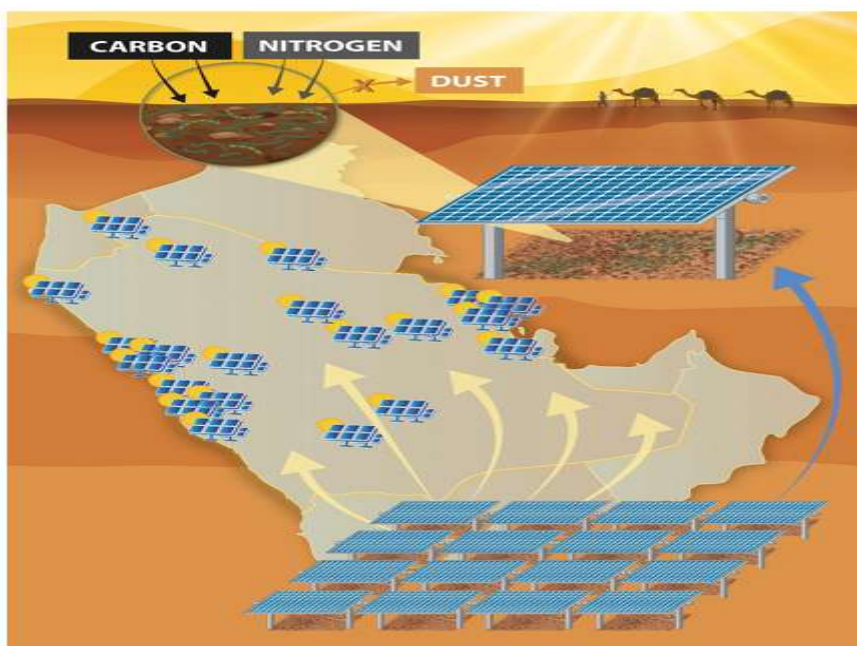
3.8 Specifické reakce druhů a perspektivy obnovy

Změny mikroklimatu vedou k výrazné selekci uvnitř společenstev biologických půdních krust. Podle experimentálních dat Escolara et al. (2012) vedlo oteplení o 2,48 °C k dramatickému poklesu celkové pokryvnosti lišejníků – v průměru ze 70 % na přibližně 40 % během pouhých tří let.

Reakce jednotlivých druhů zkoumaných v semi-aridních mediteránních ekosystémech Pyrenejského poloostrova však byla výrazně asymetrická. Do kategorie „poražených“, u nichž došlo k výraznému poklesu abundance, patřily zejména druhy *Buellia zoharyi*, *Toninia sedifolia* a *Fulgensia subbracteata*. Naopak se ukázalo, že některé taxony jsou vůči stresovým podmínkám relativně odolné. Druh *Diploschistes diacapsis* zaznamenal pouze mírný pokles pokryvnosti a mezi jasné „vítěze“ experimentu patřil lišejník *Squamarina lentigera*, který dokázal svůj pokryv v oteplených podmínkách dokonce zvýšit. Z oteplení zároveň profitovaly některé mechy, například *Didymodon acutus*, které rychle kolonizovaly nově uvolněný prostor (Escolar et al. 2012).

Synergie obnovitelné energie a ochrany biokrust

V kontextu budoucí ochrany a managementu biologických půdních krust (*biocrust-based restoration*) se objevují i nečekaná technologická řešení. V hyperaridních oblastech se ukazuje značný potenciál synergického využití solárních farem. Stín vytvářený fotovoltaickými panely totiž může vytvářet stabilnější mikroklimatické podmínky, které fungují jako vhodné prostředí pro pěstování biokrust.



Obr. 3: Schéma strategie dvojího využití (dual-use) pro velkoplošnou kultivaci biologických půdních krust pod fotovoltaickými panely na Arabském poloostrově. Stíněná mikroprostředí pod panely podporují vznik a růst nativních společenstev biokrust, což vede ke zvýšení obsahu uhlíku a dusíku v půdě při současném snížení prachových emisí. Tyto solární farmy tak mohou fungovat jako decentralizovaná kultivační centra (školky), jež poskytují materiál pro ekologickou obnovu degradovaných půd v rozsahu několika hektarů. Koncept představuje škálovatelný a udržitelný model integrace infrastruktury obnovitelných zdrojů energie s aktivní ochranou krajiny. Převzato z: Blanco-Sacristán et al. (2025).

Blanco-Sacristán et al. (2025) tento koncept dále rozvíjejí v podobě modelu decentralizovaných obnovních center na Arabském poloostrově (Obr. 3). Podle autorů lze v hyperaridních oblastech využít rychle se rozvíjející infrastrukturu obnovitelné energie k velkokapacitní kultivaci nativních společenstev biokrust, například odolných druhů sinic. Tyto kultivační plochy nejen stabilizují půdu přímo pod solárními panely a významně snižují prašnost (což zpětně zvyšuje účinnost panelů), ale zároveň produkují biomasu biokrust, která může být využita pro transplantaci a obnovu degradované krajiny v širším okolí. Vzniká tak funkční synergie mezi infrastrukturou obnovitelných zdrojů energie a aktivním bojem proti desertifikaci.

3.9 Změna struktury společenstev a degradace půdy

Dopady klimatické změny na biologické půdní krusty se neomezují pouze na fyziologické strádání jednotlivých stélek, ale vedou k hluboké restrukturalizaci celých společenstev. Escolar et al. (2012) ve svém dlouhodobém experimentu prokázali, že experimentální oteplování v semiaridních oblastech výrazně snižuje druhovou diverzitu a bohatost biokrust, což má přímý negativní dopad na fungování celého ekosystému.

Na tato zjištění navazují výsledky Bukabayeva et al. (2024), kteří dokumentují, že postupující aridifikace – charakterizovaná zvýšenými teplotami a sníženými srážkami – představuje zásadní hrozbu zejména pro vzácná a vlhkomilná lišejníková společenstva. Tato společenstva reagují na rychlé změny vlhkostního režimu ústupem nebo úplným vymizením z postižených lokalit.

Zvláště zranitelnou skupinou jsou cyanolišejníky schopné fixovat atmosférický dusík. Podle dlouhodobé observační studie Finger-Higgins et al. (2022) vede rostoucí letní teplota k výraznému ústupu těchto dusík fixujících druhů, například zástupců rodu *Collema*. Jejich ztráta může mít zásadní ekologické důsledky, protože aridní ekosystémy tak přicházejí o důležitý zdroj biologicky dostupného dusíku.

Změna klimatu může navíc v ekosystémech působit podobně jako přímé mechanické narušení. Jak upozorňují Ferrenberg et al. (2015), oteplování a změny ve frekvenci srážek vedou k posunům ve struktuře společenstev biokrust, které jsou překvapivě podobné změnám způsobeným fyzickým poškozením, například sešlapáním lidmi nebo hospodářskými zvířaty. V obou případech dochází k návratu společenstev do raných, degradovaných fází sukcese.

Ztráta biologických půdních krust má přitom významné environmentální i socioekonomické důsledky. Jak ukazují Li et al. (2021) na základě rozsáhlého přehledu výzkumů z čínských mírných pouští, zdravé biokrusty fungují jako klíčoví „inženýři ekosystémů“ a představují jeden z nejúčinnějších přírodních nástrojů v boji proti desertifikaci a degradaci krajiny. Stabilizují písečné duny, zvyšují soudržnost půdy a výrazně snižují větrnou i vodní erozi. Jejich zánik v důsledku oteplujícího se klimatu by proto vedl ke snížení stability půdy a k urychlení procesů desertifikace.

3.10 Dílčí shrnutí kapitoly 3

Analýza dopadů klimatické změny na aridní a semiaridní ekosystémy ukazuje, že hlavním mechanismem ohrožení lišejníků je narušení jejich energetické bilance. To vede k celkovému negativnímu přírůstku uhlíku (Stanton et al. 2023) a k dlouhodobému uhlíkovému deficitu (Finger-Higgins et al. 2022).

K tomuto fyziologickému kolapsu dochází synergickým působením několika faktorů. Patří mezi ně především růst teploty, který zvyšuje respirační ztráty, změna srážkového režimu směrem k menším a kratším srážkovým pulzům a výrazné zkrácování hydratačních epizod. V důsledku toho se výrazně zkracuje časové okno, během něhož mohou lišejníky efektivně fotosyntetizovat.

Organismus tak často nedokáže vyrovnat energetické náklady spojené s resaturačním dýcháním a s opravou buněčných struktur po opakovaných cyklech vysychání a hydratace. Dlouhodobě se tento proces projevuje poklesem vitality populací, omezením reprodukce a postupným ústupem lišejníků z aridních a semiaridních ekosystémů.

4. Vliv změny klimatu na lišejníky ve vysokohorských oblastech

4.1 Hory jako biogeografické ostrovy („Sky Islands“)

Vysokohorské ekosystémy představují izolované alpínské habitaty, které jsou geograficky rozdělené mezi různé horské masivy, pro něž se používá označení „Sky Islands“ (nebeské ostrovy). Tyto ostrovní horské celky jsou obklopeny nízko položeným, semiaridním terénem, což z nich činí izolovaná útočiště hostící unikátní biodiverzitu (Leavitt et al., 2021). Jak navíc upozorňují studie zaměřené na okrajové populace, pokud se vhodné prostředí nachází pouze v takto odříznutých fragmentech, expanze druhů do nových vhodných oblastí nemusí být vůbec možná (Robison et al., 2022).

Jak uvádějí Allen a Lendemer (2016a) ve své studii z jižních Apalačských hor (USA), dlouhodobá izolace těchto vrcholových stanovišť vedla ke vzniku specifické bioty s vysokou mírou endemismu. Organismy, které se zde vyvíjely po tisíce let v relativní izolaci – často již od ústupu posledního zalednění – jsou úzce specializované na specifické mikroklimatické podmínky horských vrcholů. Tyto podmínky jsou charakterizovány především kombinací nízkých teplot, vysoké vzdušné vlhkosti a stabilního hydrologického režimu.

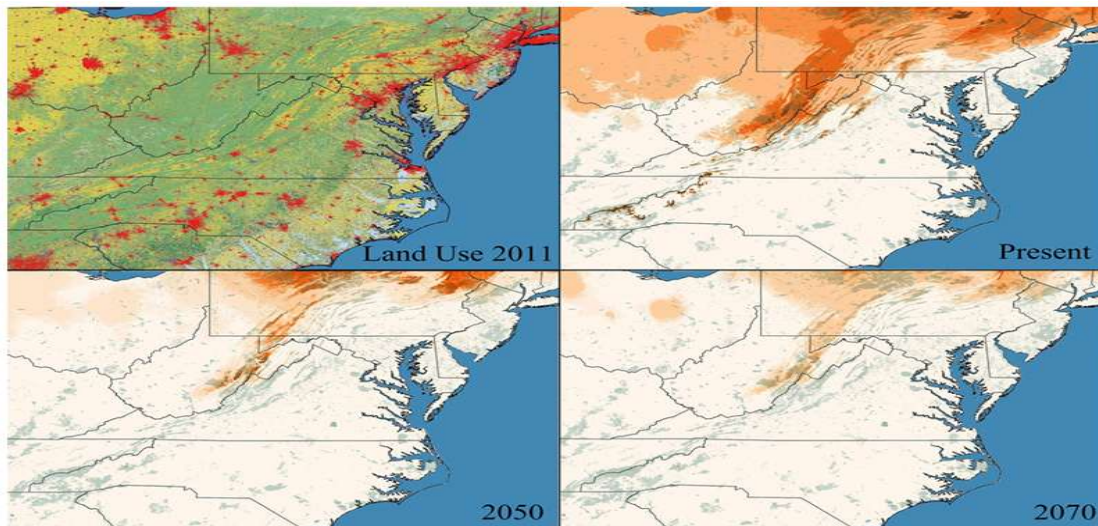
Podobný biogeografický vzorec popisují McMullin a Dorin (2016) v pohoří Chic-Choc ve východní Kanadě (poloostrov Gaspé). Tyto hory fungují jako glaciální refugia – poslední jižní útočiště pro arktické druhy lišejníků na východě Severní Ameriky. Autoři na základě floristické analýzy dokumentují výskyt disjunktních populací druhů, jako jsou *Bellemeria subsorediza*, *Lecidea umbonata* či *Vulpicida juniperina*, jejichž nejbližší příbuzné populace se nacházejí o více než 1000 km severněji v arktických oblastech. Tato extrémní fragmentace areálu činí horské lišejníky výrazně zranitelnějšími než jejich příbuzné v souvislé arktické tundře. Zatímco v tundře se mohou populace při oteplování postupně přesouvat plošně směrem na sever, v horách je tento ústup limitován samotnou fyzickou existencí vrcholu.

4.2 Teorie „Summit Trap“ (Past na vrcholu) a ztráta areálu

Klíčovým ekologickým konceptem vysvětlujícím bezprostřední ohrožení horské biodiverzity je tzv. „Summit Trap“ (past na vrcholu). Tento koncept vychází ze základní geomorfologie horských masivů, které mají zpravidla kónický tvar. S rostoucí nadmořskou výškou se proto dramaticky zmenšuje dostupná plocha vhodného habitatu.

Vlivem klimatické změny dochází k postupnému posunu teplotních izoterem směrem vzhůru. Druhy adaptované na chladné podmínky se tak přesouvají do vyšších nadmořských výšek a postupně vymírají v nižších polohách svého areálu. Tento proces však naráží na zásadní prostorové omezení: s rostoucí výškou se dostupná plocha habitatu zužuje. V okamžiku, kdy klimatické optimum druhu vystoupá nad úroveň nejvyššího bodu hory, druh již nemá kam ustoupit a čelí vysokému riziku lokálního nebo globálního odumírání.

Allen a Lendemer (2016a) tento scénář detailně modelovali pro úzce endemické druhy lišejníků vázané na vysoké polohy jižních Apalačských hor, například *Hypotrachyna virginica*, *Arthonia kermesina* či *Lecanora masana*. Prediktivní modely autorů ukazují velmi nepříznivý výhled: do poloviny tohoto století (2050–2070) může u všech studovaných druhů dojít k průměrné ztrátě více než 90 % vhodného habitatu v rámci jejich současného rozšíření (Obr. 4). V některých modelovaných scénářích je dokonce předpovídána úplná ztráta klimaticky vhodného prostředí v současně obsazené oblasti.



Obr. 4: Širší geografická oblast znázorňující úbytek klimaticky vhodných stanovišť v jižních Apalačských horách a potenciální přesun vhodných podmínek pro sledované druhy do nových oblastí. Zalesněná území (zelená) jsou oddělena zemědělskými (žlutá) a zastavěnými (červená) plochami, jež představují pravděpodobné bariéry omezující šíření propagulí. Výřez vlevo nahoře detailněji zobrazuje aktuální využití krajiny a její pokryv (Land Cover), což potvrzuje vysokou míru fragmentace bránící přirozené migraci místních endemitů (data dle Jin et al., 2013). Zbýlé tři mapy vznikly převodem modelů rozšíření jednotlivých druhů do binární podoby a jejich následným sečtením. Barevný gradient indikuje vhodnost habitatu: od oblastí nevhodných pro žádný zkoumaný taxon (nejsvětější oranžová) po oblasti vhodné pro většinu druhů (nejtmavší oranžová). Stávající chráněná území jsou vyznačena zeleným stínováním. Převzato z: Allen a Lendemer (2016a).

4.2.1 Hydrologická past: zánik mlžných lesů

Ohrožení vysokohorských druhů není způsobeno pouze samotným nárůstem teploty. Zásadní roli hraje také změna vlhkostního režimu. Mnoho horských endemitů je totiž úzce vázáno na ekosystémy mlžných lesů tvořených jedlí Fraserovou (*Abies fraseri*) a smrkem červeným (*Picea rubens*). Lišejníky v tomto prostředí vyžadují stabilní a vysokou vzdušnou vlhkost.

Dlouhodobé studie z této oblasti však dokumentují nejen postupné oteplování, ale také změny v dynamice oblačnosti. Dochází ke zvyšování výšky základny mraků, které dříve pravidelně zahalovaly vrcholové partie hor. Pokud se základna oblačnosti zvedne nad úroveň vrcholů, hory ztratí svou charakteristickou „mlžnou čepici“. Vrcholové oblasti se následně stávají výrazně suššími. V kombinaci s dalšími stresory, jako jsou invazivní

škůdci nebo narušení lesních porostů, jsou poikilohydrické lišejníky vystaveny silnému fyziologickému stresu, který může výrazně urychlit ztrátu jejich přirozeného prostředí.

4.3 Migrace a konkurenční boj: dynamika substrátu a disturbance

Teoretické modely často předpokládají, že lišejníky budou v reakci na oteplování jednoduše migrovat do chladnějších oblastí či vyšších nadmořských výšek. Realita zkoumaných ekosystémů je však výrazně komplexnější. Změny v pokryvnosti a úspěšnost šíření jsou totiž silně ovlivněny dostupností vhodného substrátu, mezidruhovou konkurencí a lokálním fyzikálním narušením prostředí. Zásadní roli hrají například plošné disturbance, jako jsou požáry, po kterých se lišejníková společenstva obnovují jen velmi pomalu (Jandt et al. 2008). Neméně důležitá je i měnící se kompetiční dynamika, kdy mohou být lišejníky v oteplujících se podmínkách vytlačovány konkurenčně silnějšími taxony, například rychleji rostoucími mechorosty (Escolar et al. 2012).

4.3.1 Vertikální migrace a substrátová specifita

Oteplování klimatu může prokazatelně spouštět výškový posun lišejníkových společenstev. Ongaro et al. (2022) na příkladu z italských Alp dokumentují kolonizaci nových, dříve chladných oblastí druhy původně typickými pro submediteránní klima. Tento výškový posun je zvláště patrný u epifytických lišejníků obsahujících jako fotobionta zelenou řasu rodu *Trentepohlia*.

Úspěšnost takové migrace je však výrazně limitována substrátem. Mnoho ohrožených druhů lišejníků je stenotopních, což znamená, že jejich výskyt je úzce vázán na přítomnost specifických hostitelských dřevin, například jasanu ztepilého (*Fraxinus excelsior*). I když by mikroklimatické podmínky ve vyšších polohách mohly být pro epifyty vhodné, absence odpovídajících hostitelských stromů znemožňuje jejich úspěšné šíření (Ongaro et al., 2022).

4.3.2 Uvolnění niky a konkurence s cévnatými rostlinami

Odlíšnou dynamiku vykazují terikolní (půdní) lišejníky. Kvůli svému pomalému růstu a nízké biomase čelí v nižších polohách silné konkurenci cévnatých rostlin o světlo a prostor. Rai et al. (2015) tuto dynamiku analyzovali v západním Himálaji. Zjistili, že druhová rozmanitost terikolních lišejníků nevykazuje lineární, ale unimodální vztah k nadmořské výšce, přičemž maxima dosahuje přibližně kolem 3200 m n. m.

Tento vrchol diverzity je dán především uvolněním ekologické niky: s rostoucí nadmořskou výškou se snižuje hustota stromového zápoje a tím i konkurence cévnatých rostlin. Další vertikální migrace lišejníků do nejvyšších alpínských zón je však omezena absencí vhodného substrátu, protože krajinu zde často tvoří obnažené skalní povrchy s minimálním množstvím půdního pokryvu (Rai et al., 2015).

4.3.3 Paradox pastvy a fyzikální disturbance

Na první pohled by se mohlo zdát, že spásání travin stády hospodářských zvířat může půdním lišejníkům prospívat, protože odstraňuje jejich hlavní konkurenty o světlo. Studie z himálajských alpínských pastvin (Rai et al., 2012) však ukazují opačný efekt.

V oblastech s vysokým tlakem pastvy dochází k výraznému poklesu diverzity lišejníků. Ačkoliv mnohé druhy nejsou pro zvířata atraktivní potravou, jejich křehké stélky – zejména u keříčkovitých a dimorfních forem – jsou velmi náchylné k mechanickému poškození pošlapáním. Zvýšené pošlapávání zároveň vede ke zhutnění půdy, ztrátě humusu a změnám chemických vlastností substrátu, včetně zvýšení pH. Tyto změny zásadně degradují mikrobiotop potřebný pro uchycení terikolních lišejníků (Rai et al., 2012). Fyzikální narušení prostředí se tak v horských ekosystémech stává významným selekčním faktorem, který může zásadně ovlivnit předpokládané migrační scénáře.

4.4 Elevationální gradienty a migrace: kontrastní reakce na změnu klimatu

Zatímco v izolovaných a nižších pohořích dominuje hrozba extinkce v důsledku absolutní ztráty habitatu (tzv. „past na vrcholu“), v rozsáhlejších pohořích nebo ve specifických mikroklimatických podmínkách lze pozorovat výrazně odlišné reakce

společenstev (Pauli et al. 2012). Nejnovější výzkumy ukazují, že lišejníky mohou na klimatické změny reagovat jak rozsáhlou migrací, tak rychlou fyziologickou aklimatizací v rámci stávajícího prostředí (Canali et al. 2025).

4.4.1 Posun areálu (*range shift*): „útěk k pólům“

V prostupnějších horských systémech mohou druhy na oteplování reagovat posunem svého areálu do vyšších nadmořských výšek nebo do vyšších zeměpisných šířek. Tento fenomén dokumentuje například nedávná studie z Himálaje (Rai et al., 2025). Autoři popsali prokazatelnou expanzi areálu vzácné dutohlávky *Cladonia nitida* z východního Himálaje směrem k pólu, tedy do vyšších zeměpisných šířek západního Himálaje. Podle autorů představuje tato migrace přímý důsledek atmosférického oteplování a zároveň jeho bioindikační projev, což potvrzuje schopnost některých druhů realizovat úspěšný únik před rostoucími teplotami, pokud k tomu mají dostatečný prostor (Rai et al., 2025).

4.4.2 Rychlá fyziologická aklimatizace (afromontánní paradox)

Zcela odlišný typ reakce byl zaznamenán v afromontánních lesích jižní Afriky (KwaZulu-Natal). V této oblasti se v důsledku klimatických změn nepředpokládá typické oteplování spojené s vysycháním, ale naopak zvýšení srážek a oblačnosti (Ndhlovu et al., 2025). Zvýšená hydratace a prodloužená doba oblačnosti představují pro lišejníky původně adaptované na exponovaná, slunná a rychle vysychající stanoviště paradoxní hrozbu. Při přesycení vodou totiž klesá fixace CO₂, zatímco fotofosforylace pokračuje, což vede k tvorbě vysoce reaktivních forem kyslíku (ROS).

Jak však zjistili Ndhlovu et al. (2025), tyto „sluneční“ afromontánní lišejníky, například *Ramalina celastri*, vykazují překvapivou fenotypovou plasticitu. V laboratorních simulacích dokázaly během několika dní výrazně zvýšit úroveň nefotochemického zhášení (NPQ), čímž bezpečně rozptýlily přebytečnou světelnou energii ve formě tepla a zabránily oxidativnímu poškození. Tento výsledek ukazuje, že některé horské populace se mohou na měnící se klimatické podmínky adaptovat nejen migrací, ale také relativně rychlou úpravou funkce svého fotosyntetického aparátu (Ndhlovu et al., 2025).

4.4.3 Synergický vliv klimatu a antropogenní disturbance

Při hodnocení migračních přesunů však nelze opomíjet lidský faktor. Rai et al. (2012) upozorňují, že v Himálaji je distribuce terikolních lišejníků ovlivněna nejen samotným klimatem, ale také silným tlakem letní pastvy. Citlivé keříčkovité lišejníky (frutikózní formy), které jsou typické pro chladné polohy, plošně ustupují, protože jsou extrémně náchylné k mechanickému poškození pošlapáním (*trampling*). Ústup typických vysokohorských lišejníků tak v reálných podmínkách není způsoben pouze klimatickým posunem, ale destruktivní synergii klimatické změny a mechanické degradace biotopu.

4.5 Koncept „vítězů a poražených“: termofilizace Alp a biotické interakce

Syntéza dat z Himálaje a novějších studií z evropských Alp a severoamerických pohoří umožňuje identifikovat odlišné scénáře reakce na oteplování. V odborné literatuře se pro tento jev ustálilo rozdělení taxonů na „vítěze“ (*winners*) a „poražené“ (*losers*). Detailní případovou studii „vítězů“ přinesli Ongaro et al. (2022), kteří zkoumali epifytická společenstva na jasanu ztepilém (*Fraxinus excelsior*) v údolí Aosta v severozápadní Itálii.

4.5.1 Vítězové: invaze teplomilných elementů a výškový posun

Jako „vítězové“ se profilují druhy s širší ekologickou valencí, které dokážou rychle obsazovat nově uvolněné niky. Ongaro et al. (2022) ve své studii zaznamenali v horských údolích překvapivou expanzi lišejníků, které byly dříve považovány za typické pro submediteránní oblasti. Zásadním bioindikačním znakem této úspěšné skupiny je typ fotobionta:

- **Lišejníky s řasou rodu *Trentepohlia*** – autoři zdokumentovali výskyt a nárůst abundance epifytických druhů žijících v symbióze s touto zelenou řasou, která nebyla v této oblasti dříve zaznamenána. Podle autorů je její nově zjištěný výskyt přímým důsledkem klimatických změn, zejména zvýšení teplot (Ongaro et al., 2022).

Tento proces, kdy chladnější horské oblasti osídlují druhy běžné v teplejších submediteránních ekoregionech, představuje jasný příklad výškového posunu biodiverzity, který je v současnosti dokumentován v horských systémech po celém světě v důsledku globálního oteplování.

4.5.2 Poražení: posun horní hranice lesa a ztráta otevřeného habitatu

Na opačné straně stojí „poražení“ – druhy úzce adaptované na chladné vysokohorské nebo arkticko-alpínské podmínky charakterizované nízkou konkurencí. Závěry studií ukazují, že tito specialisté nejsou ohroženi pouze přímým fyziologickým působením vyšších teplot, ale především změnou biotických interakcí.

Jak ve svém výzkumu arkticko-alpských refugialních populací uvádějí McMullin a Dorin (2016), očekává se, že množství lišejníků bude klesat v přímé souvislosti s expanzí keřové vegetace a s postupným posunem horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek v důsledku oteplování klimatu. Ztráta otevřeného bezlesého habitatu, způsobená nárůstem hustoty keřů a stromů, tak představuje zásadní hrozbu pro zranitelné arkticko-alpínské specialisty, jakými jsou například *Solorina crocea* nebo *Vulpicida juniperina* (McMullin & Dorin, 2016).

4.6 Limity adaptace: dispersal limitation a kolonizační zpoždění

Při modelování dopadů klimatické změny se často zjednodušeně předpokládá, že pokud vznikne ve vyšší nadmořské výšce klimaticky vhodný prostor, druhy jej automaticky a okamžitě obsadí. Tento předpoklad však naráží na zásadní faktor, který bývá v predikcích často podceňován – omezenou schopnost šíření (dispersal limitation). Ta pramení ze spolupůsobení biologických a prostorových bariér.

4.6.1 Zpoždění v kolonizaci (colonization lag)

Jak upozorňují Gjerde et al. (2012) ve své studii zaměřené na epifytické lišejníky vázané na osiku (*Populus tremula*), dynamika šíření je v reálném prostředí velmi pomalá. Hlavní biologickou příčinou je samotná morfologie rozmnožovacích struktur řady vzácnějších druhů, typických pro staré lesy. Tyto taxony se často šíří

prostřednictvím těžších vegetativních diaspor (soredií a isidií), které se šíří na podstatně kratší vzdálenosti než lehké pohlavní výtrusy (askospory) a většinou se uchycují jen v bezprostředním okolí mateřské stélky. Úspěšný dálkový přenos (tzv. long-distance dispersal) je proto extrémně vzácným jevem a autoři konstatují, že vytvoření plně diverzifikovaného společenstva na novém habitatu může trvat 100 až 150 let.

V kontextu současného globálního oteplování představuje toto zpoždění (tzv. colonization lag) závažné riziko. Klimatická pásma se posouvají v řádu let až desetiletí, zatímco reálná migrace lišejníků je nepoměrně pomalejší. Vzniká tak kritická prostorová i časová propast. Původní, níže položené habitaty se rychle stávají klimaticky nevhodnými a ustupují, zatímco nová, výše položená stanoviště nestíhají chladnomilné druhy včas osídlit. Mnoho populací se tak ocitá v pomyslné ekologické pasti a může čelit lokálnímu odumírání dříve, než se jim podaří úspěšně kolonizovat nová refugia.

4.6.2 Fragmentace a bariéry v krajině

Úspěšná migrace není omezena pouze biologii samotných druhů, ale je dále zásadně komplikována konektivitou krajiny. Vhodné hostitelské stromy často tvoří pouze izolované a vzájemně vzdálené ostrůvky. Jak upozorňují Mallen-Cooper et al. (2023), intenzivní využívání krajiny a fragmentace přirozeného prostředí představují pro šíření propagulí nepřekonatelné bariéry. Ať už se jedná o izolované lesní fragmenty pro epifyty, nebo nespojitá terestrická stanoviště poblíž horní hranice lesa, fragmentace radikálně snižuje pravděpodobnost jakéhokoliv úspěšného dálkového přenosu.

4.6.3 Kvantifikace migračního deficitu

Tento migrační problém u terikolních (pozemních) druhů lišejníků přesně kvantifikovaly globální modely, které publikovali Mallen-Cooper et al. (2023). Autoři vypočítali, že aby tyto taxony dokázaly udržet krok s probíhajícím oteplováním a s posunem svých klimatických nik, musely by od současnosti do konce století migrovat průměrnou rychlostí přibližně 4,9 km za rok. Požadavky se však mezi jednotlivými druhy výrazně liší. Zatímco u druhu *Placidium squamulosum* by teoreticky postačoval

posun o 1,7 km ročně, u většiny hodnocených taxonů by bylo nutné překonávat vzdálenosti odpovídající rychlosti přesahující 16 km za rok.

Reálná schopnost plošného šíření je u mnoha terikolních kryptogamů zjevně nedostatečná k tomu, aby takto rozsáhlé geografické posuny, v úhrnu často přesahující 1300 km, zvládly bez lidské asistence. Vzniká tak propastný rozdíl mezi novou geografickou polohou jejich klimatického optima a fyzickými limity jejich šíření (Mallen-Cooper et al. 2023).

4.7 Fyziologická cena za přežití: stres a sekundární metabolity

Co se děje s „poraženými“ druhy ještě předtím, než definitivně zmizí? Odpověď nabízí recentní fyziologická studie publikovaná Dziurawiczem et al. (2025). Ačkoli byla prováděna v arktické tundře na Svalbardu, její závěry o mechanismech stresu jsou dobře aplikovatelné i na chladnomilné horské druhy, například *Flavocetraria nivalis*, které sdílejí podobné fyziologické adaptace.

4.7.1 Trade-off mezi ochranou a růstem

Dziurawicz et al. (2025) analyzovali reakci lišejníků na environmentální stres, konkrétně na kombinaci klimatických změn a zátěže těžkými kovy, pomocí měření obsahu sekundárních metabolitů a efektivity fotosyntézy. Kyselina usnová funguje u těchto druhů jako „slunečník“ – absorbuje UV záření a chrání citlivého fotobionta před fotoinhibicí.

Autoři však u druhu *Flavocetraria nivalis* prokázali existenci výrazné fyziologické ceny za tuto chemickou obranu. Zjistili přímou negativní korelaci ($r = -0,55$) mezi obsahem kyseliny usnové a vitalitou fotosystému II, měřenou parametrem fluorescence chlorofylu Fv/Fm.

Z ekologického hlediska lze tento jev interpretovat jako přísný alokační kompromis (*trade-off*). Syntéza komplexních organických látek je energeticky náročná vlastnost (*costly trait*). Lišejník v oteplujícím se a radiačně náročnějším prostředí musí investovat značnou část fixovaného uhlíku do chemické ochrany. V důsledku toho je samotný

fotosyntetický proces omezen a organismu chybí energie na tvorbu nové biomasy nebo úspěšnou reprodukci.

Situaci navíc kriticky zhoršuje synergické působení znečištění. Autoři zjistili, že akumulace těžkých kovů (Cd, Cu, Zn) vykazuje s obsahem kyseliny usnové rovněž negativní korelaci. To znamená, že jedinci vystavení toxickému stresu ztrácejí fyziologickou kapacitu produkovat dostatek této klíčové ochranné látky (Dziurawicz et al., 2025). Tato zjištění tak poskytují fyziologické vysvětlení, proč chladnomilné druhy v konkurenci s teplomilnými „vítězi“ prohrávají – jsou chronicky metabolicky zatíženy neustálým bojem s vícečetným abiotickým stresem.

4.8 Synergický efekt: ztráta hostitelského substrátu

Při hodnocení dopadů klimatické změny na epifytické lišejníky nelze posuzovat pouze přímý vliv abiotických faktorů, jako jsou teplota nebo srážky, na samotnou lišejníkovou stélku. Zásadním a často limitujícím faktorem, který modely obvykle plně nezohledňují, je stabilita a dynamika samotného hostitelského substrátu.

Ongaro et al. (2022) ve své studii ze severozápadních italských Alp zdůrazňují, že mnoho ohrožených druhů vysokohorských a podhorských lišejníků je striktně stenotopních. Jsou tedy úzce vázány na konkrétní druh dřeviny – v tomto případě na jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*). Jasany v těchto ekosystémech fungují jako klíčový substrát pro podporu biodiverzity, protože jejich kůra vyhovuje lokálně i celostátně ohroženým taxonům, například *Rinodina polyspora*.

Dynamika populací těchto specializovaných epifytů je fatálně spjata s dynamikou a přežitím jejich hostitelských stromů (Ongaro et al., 2022). Z toho vyplývá zásadní riziko pro horskou biodiverzitu: i v případě, že by samotné lišejníkové stélky dokázaly tolerovat teplejší mikroklima, jsou bezprostředně ohroženy zánikem svého substrátu. Jakékoli plošné ohrožení klíčových dřevin, ať už vlivem rostoucího abiotického sucha, nebo synergickým šířením lesních patogenů, představuje dominový efekt. Ztráta hostitelského stromu tak může vést k lokální koextinkci na něj vázaných epifytů, což představuje hrozbu, kterou modely založené čistě na teplotních obálkách nedokážou plně zachytit.

4.9 Toxický koktejl: tání kryosféry a bioakumulace kovů

Specifickým problémem polárních a vysokohorských oblastí je uvolňování polutantů z tajícího sněhu, ledovců a permafrostu. Dziurawicz et al. (2025) ve své studii upozorňují, že tamní lišejníky nejsou stresovány pouze samotným oteplením, ale také výraznou změnou chemismu prostředí.

4.9.1 Lišejníky jako „houba“ pro těžké kovy

Dziurawicz et al. (2025) analyzovali obsah esenciálních i toxických kovů, včetně Cd, Pb, Cu a Zn, ve stélkách arktických lišejníků *Cladonia mitis* a *Flavocetraria nivalis*. Tyto oblasti historicky akumulovaly atmosférické znečištění transportované na velké vzdálenosti, které se ukládalo do ledu a zmrzlé půdy. S postupujícím oteplováním a táním permafrostu se tyto starší zásoby polutantů náhle uvolňují do prostředí, čímž se zvyšuje jejich biologická dostupnost.

Vzhledem k tomu, že lišejníky nemají kutikulu ani průduchy a přijímají vodu převážně z atmosféry a substrátu celým povrchem stélky, fungují jako velmi efektivní bioakumulátory, které tyto uvolněné kovy snadno vsřebávají.

- **Mechanismus poškození:** Zvýšená koncentrace těžkých kovů je pro lišejníky, a zejména pro jejich citlivého fotobionta, toxická. Jak autoři uvádějí, toxicita kovů může vést ke snížení fotosyntetické účinnosti, změnám v syntéze asimilačních pigmentů a přímo k degradaci chlorofylu.
- **Synergie se stresem:** Zásadním zjištěním je, že fyziologická zátěž způsobená kovy narušuje obranné mechanismy lišejníku. Dziurawicz et al. (2025) na druhu *Flavocetraria nivalis* prokázali, že jedinci s vyšší zátěží specifických kovů, zejména kadmia, mědi a zinku, vykazovali nižší schopnost produkovat kyselinu usnovou – klíčový sekundární metabolit nezbytný pro ochranu stélky. Oteplení tak nefunguje pouze jako přímý klimatický stresor, ale také jako spouštěč

uvolňování toxických látek, které následně synergicky oslabují schopnost lišejníků chemicky a fyziologicky reagovat na měnící se klima.

4.10 Klimatická refugia a interpretační úskalí

Klimatická změna nevyvolává u všech druhů jednotnou plošnou migraci. Analýzy ukazují, že v závislosti na lokální topografii mohou některé taxony přežít *in situ*.

4.10.1 Makroklimatická refugia (přežití v údolích)

Ne všechny alpské druhy musí nutně migrovat o kilometry vzhůru, aby přežily. Francesconi et al. (2025) ve své rozsáhlé modelové studii z italských Alp zdůrazňují, že členitý horský terén a regionální klimatické přechody vytvářejí vysoce stabilní refugia. Autoři zjistili, že na rozdíl od očekávaného plošného ústupu k vrcholům vykazuje mnoho druhů jen slabý vztah k nadmořské výšce. Stabilní útočiště pro ohrožené druhy, včetně středně teplomilných i kryofilních taxonů, se totiž mohou nacházet spíše v hlubokých konkávních údolích nebo ve vnitrozemských částech hor s konzervativnějším kontinentálním klimatem, tedy v oblastech chráněných před rychlým vysycháním. To umožňuje izolovaným populacím přežít i v celkově se oteplujícím klimatu.

4.10.2 Indikátory oteplování vs. historické znečištění

Při interpretaci současného šíření některých druhů do nových nebo vyšších poloh je však nutná značná obezřetnost. Nelsen a Lumbsch (2020) na datech ze střední Evropy upozorňují, že lišejníková biota byla v minulosti výrazně ovlivněna znečištěním ovzduší, zejména emisemi oxidu siřičitého. Současný návrat některých dříve ustoupených lišejníků do krajiny a jejich nárůst abundance tak může ve skutečnosti odrážet spíše rekolonizaci historických stanovišť po zlepšení kvality ovzduší než primární reakci na klimatickou změnu.

Autoři zdůrazňují, že u většiny navržených „indikátorů klimatické změny“ nelze kvůli chybějícím historickým datům z období před vrcholem znečištění spolehlivě oddělit

efekt čistšího vzduchu od efektu globálního oteplování. To představuje v ekologických studiích zásadní metodologické i interpretační úskalí.

4.11 Ochrannářské implikace a bariéry šíření

V závěru je třeba se ptát, jaké existují reálné možnosti ochrany pro ohrožené horské endemity, které se ocitají v „pasti na vrcholu“. Allen a Lendemer (2016a) ve své studii na příkladu jižních Apalačských hor velmi dobře ukazují limity spojené s ochranou těchto úzce specializovaných taxonů.

4.11.1 Limitace současných chráněných území

Tradiční ochrana přírody spoléhá na vyhlášení rezervací v místech současného výskytu ohrožených druhů, například v rámci Národního parku Great Smoky Mountains. Modely však předpovídají výraznou ztrátu klimaticky vhodných oblastí přímo uvnitř současného areálu těchto druhů. V závislosti na scénáři může jít o 75 až 100 % vhodného habitatu. To znamená, že i když je lokalita fyzicky i legislativně chráněna před přímou antropogenní destrukcí, samotné mikroklima se může v důsledku postupující klimatické změny posunout mimo fyziologické optimum těchto lišejníků, což výrazně zvyšuje riziko jejich lokálního odumírání (Allen & Lendemer, 2016a).

4.11.2 Fyzické bariéry a neschopnost přirozené migrace

Pokud se klima otepluje, teoretickým řešením pro přežití druhů je posun jejich areálu do vyšších zeměpisných šířek. Allen a Lendemer (2016a) skutečně promítli své modely na širší území jihovýchodních Spojených států a zjistili, že pro mnohé zkoumané druhy se v budoucnu mohou vytvořit nová klimaticky vhodná území dále na severu, konkrétně ve východní části Západní Virginie a v Pensylvánii.

Zásadním problémem však je, že lišejníky se do těchto nově vzniklých vhodných oblastí nedokážou samy přirozeně přesunout. Autoři identifikovali, že rozsáhlé zemědělské a urbanizované oblasti, které leží mezi současnými horskými refugii a novými severnějšími lokalitami, fungují jako neprostupné bariéry pro šíření propagulí.

Antropogenní fragmentace krajiny tak lišejníkům uzavírá únikovou cestu a potvrzuje, že klimatická změna v destruktivní synergii se změnami využití krajiny představuje pro horské endemity bezprostřední a vážnou hrozbu (Allen & Lendemer, 2016a).

4.12 Dílčí shrnutí kapitoly 4

Vysokohorské oblasti představují jeden z nejohroženějších biotů planety, kde se dopady klimatické změny projevují s mimořádnou intenzitou. Na základě syntézy představených studií lze identifikovat tři hlavní procesy degradace vysokohorské lichenoflóry:

- **Ztráta prostoru (*Summit Trap*):** Endemické druhy vázané na vrcholy hor čelí zásadní ztrátě habitatu. Jak ukazují modely Allen a Lendemera (2016a) i data z glaciálních refugií v pohoří Chic-Choc (Rusko) (McMullin & Dorin, 2016), s posunem izoterm a oblačnosti směrem vzhůru jsou tyto populace vytlačovány do fyzicky neexistujícího prostoru nad vrcholem hory. Antropogenní bariéry v krajině jim navíc znemožňují přirozenou migraci do severnějších oblastí.
- **Biotická přestavba a výškový posun:** Ve velkých horských systémech, jako jsou Alpy nebo Himálaj, dochází k výrazné migraci druhů podél výškového gradientu (Ongaro et al., 2022; Rai et al., 2015). Zatímco chladnomilní specialisté ustupují, uvolněné niky jsou obsazovány teplomilnějšími druhy z nižších poloh, často epifyty s řasou *Trentepohlia*. V širším ekologickém měřítku tento proces termofilizace vede ke ztrátě unikátních horských společenstev a k biotické homogenizaci krajiny.
- **Fyziologické vyčerpání a migrační zpoždění:** Druhy, které na stanovišti dočasně přetrvávají, čelí chronickému stresu. Nutnost investovat značné množství energie do chemické ochrany před rostoucím abiotickým stresem a toxicitou (Dziurawicz et al., 2025) v kombinaci s velmi omezenou schopností šíření (Gjerde et al., 2012) snižuje jejich vitalitu a schopnost konkurovat postupujícím cévnatým rostlinám a nově příchozím druhům.

Horská tundra a alpínské ekosystémy se tak pod tlakem měnícího se klimatu postupně transformují z unikátních rezervoárů glaciálních reliktních na uniformnější společenstva ovládaná generalisty a konkurenčně silnými cévnatými rostlinami.

5. Arkto-alpínská tundra Krkonoš

5.1 Krkonoše jako útočiště vysokohorských druhů

V kontextu středoevropské přírody zaujímají Krkonoše zcela výsadní postavení, neboť hostí specifická společenstva lišejníků vázaná na alpínské pásmo. Detailní vegetační monitoring realizovaný v rámci mezinárodního projektu GLORIA (Global Observation Research Initiative in Alpine Environments), provedený na pěti krkonošských vrcholech (Luční hora, Malý Šišák, Smogornia, Studniční hora a Vysoké Kolo), prokázal na tomto území výskyt celkem 95 druhů lišejníků (Halda et al. 2010).

Zásadním zjištěním je skutečnost, že přibližně čtvrtina těchto druhů je svou ekologií striktně vázána na vysokohorské prostředí. Krkonoše tak představují významné refugium pro řadu reliktních taxonů. Mezi nejvýznamnější patří kriticky ohrožené druhy *Stereocaulon alpinum* a *Umbilicaria torrefacta* (Halda et al. 2010). Pozoruhodné jsou rovněž nálezy druhů *Arctoparmelia centrifuga*, *Flavocetraria cucullata* a *Immersaria athroocarpa*, které na vrcholech Vysokého Kola a Malého Šišáku představují potvrzení historických pozorování starých několik desetiletí (Halda et al. 2010).

Výsledky studie z krkonošské tundry zároveň potvrzují kompetiční dynamiku známou i z jiných vysokohorských oblastí. Počet druhů lišejníků je zde silně negativně korelován s pokryvností cévnatých rostlin, což naznačuje, že rozvoj vyšší vegetace může významně omezovat diverzitu kryptogamů (Halda et al. 2010).

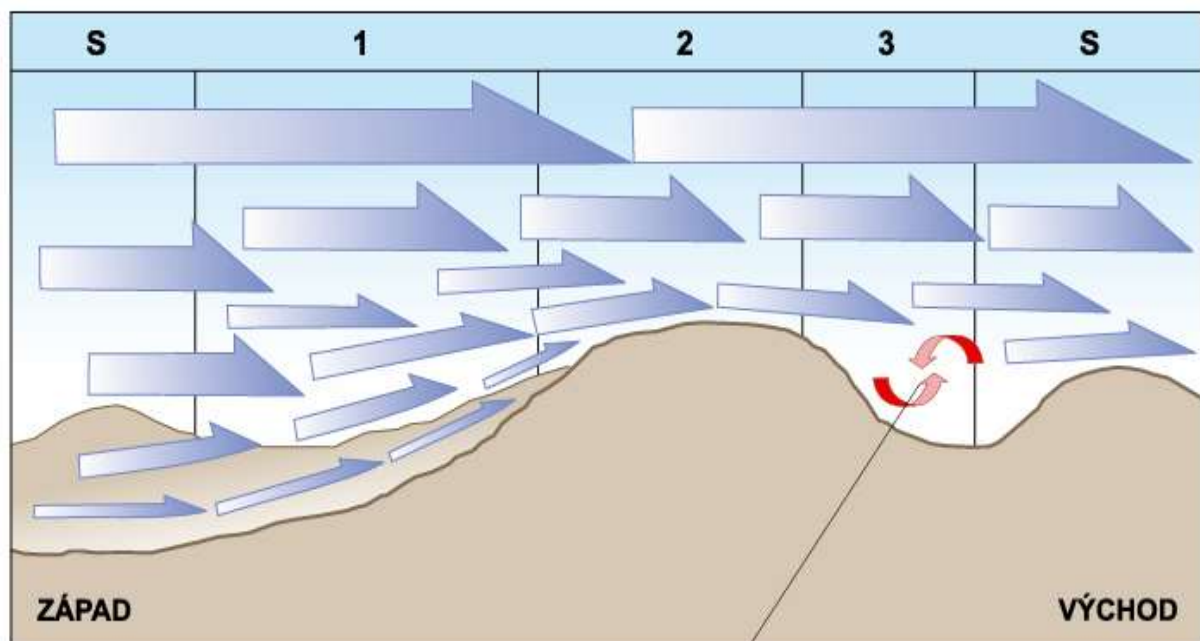
Dalším zásadním problémem ochrany biodiverzity v Krkonoších je omezený prostor tohoto specifického biotopu. Arkto-alpínská tundra zde zaujímá plochu přibližně 47 km² a je soustředěna pouze na nejvyšší vrcholy pohoří, jejichž maximální nadmořská výška dosahuje 1603 m n. m. (Sněžka) (Malíček & Steinová 2025). Přestože tato oblast představuje nezastupitelné útočiště pro řadu reliktních a endemických druhů, je současně mimořádně zranitelná vůči probíhajícím klimatickým změnám.

Jedním z nejvýraznějších procesů je migrace rostlin z nižších vegetačních stupňů do vrcholových partií hor. V těchto nových podmínkách dochází ke konkurenčnímu střetu

mezi původními chladnomilnými druhy a expanzivnějšími druhy cévnatých rostlin. V kombinaci se změnami vegetačního krytu a stability substrátu tyto procesy výrazně ovlivňují druhovou diverzitu alpských stanovišť (Halda et al. 2010).

5.1.1 Extrémní gradienty prostředí a distribuce sněhu

Pro pochopení distribuce lišejníků v Krkonoších je klíčový anemo-orografický systém (Jeník 2008). Tento fenomén propojuje geomorfologické tvary s působením převládajících západních větrů a vytváří výrazné mikroklimatické gradienty (Obr. 5). Systém lze zjednodušeně rozdělit na tři základní části: návětrné údolí (směr větru), vrcholovou oblast s akcelerovaným prouděním vzduchu (odnos sněhu) a závětrné prostory, kde dochází k jeho ukládání.



Obr. 5: Vizualizace anemo-orografického systému přímo v reliéfu východních Krkonoš. Do leteckého snímku okolí Sněžky je zakreslena aerodynamika převládajícího proudění: laminární větry od západu (tmavě modré šipky) způsobují na exponovaných hřbetech vyfoukávání sněhu a vznik extrémních abiotických podmínek, zatímco v závětrných prostorech karů (světle modré šipky) vznikají sněhová vyležiska. Převzato z: Jeník (2008).

Výsledkem je vznik extrémně heterogenní mozaiky biotopů na relativně malé ploše. Následující charakteristika stěžejních prvků této mozaiky vychází z klasifikace Chytrého et al. (2010).

Vyfoukávané alpínské trávníky

Tyto biotopy se nacházejí na deflačních hřebenech, kde vítr pravidelně odstraňuje sněhovou pokrývku. Půda zde hluboce promrzá, silně vysychá a je chudá na živiny. Vegetaci tvoří především rozvolněné porosty trsnatých travin. Právě v mezerách mezi jejich trsy a na obnaženém substrátu se vyvíjí bohaté patro světlomilných lišejníků, například *Cetraria islandica*, druhy rodu *Cladonia* nebo *Thamnolia vermicularis*.

Sněhová vyležiska

Sněhová vyležiska představují maloplošné biotopy v závětrných depresích přibližně kolem 1400 m n. m., kde vítr ukládá velké množství sněhu. Sněhová pokrývka zde může přetrvávat až 8–10 měsíců v roce. Sníh sice chrání půdu před extrémním mrazem a udržuje ji provlhčenou, současně však výrazně zkracuje vegetační dobu. Vegetace je zde druhově chudá a tvořená převážně subalpínskými travinami, mechy a vzácně také druhem *Salix herbacea*.

Oba extrémní mikrobiotopy jsou v současnosti ovlivňovány změnami klimatu, avšak mechanismus degradace se liší. U vyfoukávaných trávníků dochází v důsledku oteplování, eutrofizace a absence pastvy k expanzi konkurenčně silných cévnatých rostlin, které postupně vytlačují lišejníky (Chytrý et al. 2010; Halda et al. 2010).

U sněhových vyležisek je hlavním problémem úbytek a zkracování trvání sněhové pokrývky (Chytrý et al. 2010). Studie ze sněhových polí Krkonoš upozorňuje na nutnost dlouhodobého monitorování dynamiky jejich tání a změn ve vegetaci (Špatenková et al. 2013). Autoři zároveň upozorňují, že některé specializované druhy mechorostů vázané na dlouho ležící sníh jsou zde pravděpodobně již odumřelé.

5.2 Metodika monitoringu: Projekt GLORIA v ČR a sněhová vyležiska

Pro hodnocení dopadů klimatických změn na alpskou vegetaci Krkonoš není dostačující jednorázový floristický průzkum, který zachycuje pouze aktuální přítomnost druhů. Z tohoto důvodu byl výzkum alpských zón v letech 2008–2009 začleněn do mezinárodního projektu GLORIA (Halda et al. 2010).

Tento projekt je založen na standardizovaném monitoringu trvalých ploch rozmístěných podél výškových gradientů alpských ekosystémů, přičemž opakování terénních odečtů probíhá v pravidelných osmiletých intervalech. Jeho cílem je dlouhodobé sledování změn druhové skladby vegetace v souvislosti s klimatickými změnami.

Poslední kolo tohoto monitoringu proběhlo v roce 2024 a bylo realizováno stejným badatelským kolektivem (Halda et al. 2024).

5.2.1 Design monitorovacích ploch

Metodika GLORIA je navržena tak, aby umožnila zachytit i relativně subtilní změny v pokryvnosti druhů. Na vybraných vrcholech byly proto vytvořeny sítě trvalých čtverců o velikosti 1×1 m v rozích ploch o velikosti 3×3 m, které byly rozmístěny ve čtyřech světových stranách ve stanovené vzdálenosti od vrcholového bodu (Halda et al. 2010).

V těchto plochách probíhá několik typů monitoringu:

Snímkování a frekvence výskytu

Ve všech čtvercích je detailně zaznamenávána pokryvnost cévnatých rostlin, mechorostů i lišejníků. Přítomnost druhů je současně zjišťována v jemné mřížce o velikosti 10×10 cm (Halda et al. 2010).

Fotodokumentace

Každá monitorovací plocha byla systematicky fotograficky dokumentována, což umožňuje pozdější vizuální analýzu změn vegetace v čase (Halda et al. 2010).

5.2.2 Sněhová vyležiska jako indikátor změn

Vedle vrcholových partií představují důležitý objekt výzkumu také sněhová vyležiska. Tato stanoviště jsou považována za citlivý indikátor změn klimatických podmínek, zejména délky trvání sněhové pokrývky (Špatenková et al. 2013).

Sněhová pole se v Krkonoších nacházejí především na severních a východních svazích v nadmořských výškách přibližně 1340–1540 m n. m. a jejich vegetace reaguje velmi citlivě na změny délky sněhové sezóny.

Výzkum ukazuje, že na některých terasách těchto stanovišť dnes již arkticko-alpínské lišejníky zcela chybí. Situace je kritická také u dalších kryptogamů. Typické druhy mechorostů vázané na dlouhodobou sněhovou pokrývku, například *Anthelia juratzkana* nebo *Polytrichum sexangulare*, jsou v současnosti považovány za pravděpodobně odumřelé v rámci Krkonoš (Špatenková et al. 2013).

5.3 Limitace prostoru a rostoucí kompetice

Současný stav alpínských lišejníků v Krkonoších je výsledkem působení dvou zásadních faktorů. Na jedné straně jsou tyto druhy omezeny absolutní nadmořskou výškou samotného pohoří, na druhé straně čelí rostoucímu tlaku ze strany konkurenčně silnějších cévnatých rostlin postupujících z nižších poloh (Halda et al. 2010; Chytrý et al. 2010).

5.3.1 Tlak shora: absolutní výškový limit

Prvním limitujícím faktorem je samotná geomorfologie pohoří. Nejvyšší vrchol Krkonoš, Sněžka, dosahuje výšky 1603 m n. m., zatímco většina alpínského hřebene se pohybuje pouze mezi 1400–1500 m n. m. Tato relativně nízká nadmořská výška představuje absolutní hranici pro výskyt alpínské tundry ve střední Evropě.

5.3.2 Tlak zespodu: kompetiční vyloučení cévnatými rostlinami

Druhým zásadním faktorem je postupná expanze cévnatých rostlin z nižších vegetačních stupňů.

Na vyfoukávaných alpínských trávnicích představují významnou hrozbu druhy jako *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis villosa* nebo *Vaccinium myrtillus*, které postupně zapojují vegetační kryt a omezují prostor pro výskyt terikolních lišejníků (Chytrý et al. 2010).

Tento trend potvrzují i výsledky monitoringu GLORIA. Studie prokázala, že druhová bohatost lišejníků je silně závislá na lokálních podmínkách mikrostanoviště, zejména na pokryvnosti cévnatých rostlin. Počet druhů lišejníků a cévnatých rostlin vykazuje výraznou negativní korelaci (Halda et al. 2010).

5.3.3 Role živin a historického zemědělského využívání

Významným faktorem podporujícím expanzi konkurenčně silných rostlin je rovněž eutrofizace prostředí. Jak uvádějí Semelová et al. (2008), obohacení stanovišť živinami obecně zvýhodňuje rychle rostoucí cévnaté rostliny, které následně v kompetičním boji vytlačují pomaleji rostoucí druhy a postupně dominují vegetaci. Tento fenomén autoři prokázali i v rámci dlouhodobého experimentu na krkonošské lokalitě Travnatá zahrada. Výsledky ukázaly, že i 62 let po ukončení historického hnojení zůstává vegetace výrazně ovlivněna zvýšeným obsahem živin v půdě, což vede k přetrvávající dominanci konkurenčně silných travin, zejména *Avenella flexuosa* a *Deschampsia cespitosa*. Zapojování vegetačního krytu a nárůst biomasy těchto cévnatých rostlin tak představují významný limitující faktor pro výskyt a přežívání terikolních lišejníků (Halda et al. 2010; Chytrý et al. 2010).

5.3.4 Fyziologická toxicita dusíku

Dalším mechanismem, který může negativně ovlivňovat lišejníky, je zvýšená depozice dusíku. Jak upozorňují Styburski a Skubała (2026), reakce jednotlivých taxonů na tuto zátěž se diametrálně liší. Zatímco nitrofilní druhy, jako je například *Xanthoria parietina*, jsou vůči zvýšené koncentraci dusíku relativně tolerantní, citlivé taxony vykazují zřetelný pokles vitality. Zmínění autoři experimentálně prokázali, že zvýšené koncentrace amoniaku vedou u citlivých druhů k prokazatelnému snížení aktivity enzymů a celkové vitality mykobionta. Tyto skryté fyziologické změny tak mohou ve

svém důsledku destabilizovat celá společenstva lišejníků v oblastech dlouhodobě zatížených dusíkovou depozicí.

5.4 Zánik extrémů a homogenizace prostředí

Z ekologického hlediska jsou alpské lišejníky typickými stres-tolerantními organismy. Úspěšně osidlují stanoviště, kde extrémní abiotické podmínky (mráz, vítr, dlouhodobá sněhová pokrývka či nestabilní suť) výrazně limitují růst cévnatých rostlin.

5.4.1 Ústup z vyfoukávaných hřebenů

Jak dokládají Halda et al. (2010), přítomnost nestabilní suti a obnažené půdy vysvětluje výskyt mnoha druhů lišejníků na krkonošských hřebenech. Patří mezi ně hojně se vyskytující druhy *Rhizocarpon geographicum* a *Lecanora polytropa*, ale také kriticky ohrožené vysokohorské taxony, jako jsou *Stereocaulon alpinum* a *Umbilicaria torrefacta*. Jakmile tyto fyzikální bariéry poleví a stanoviště se stabilizuje, dochází k postupnému nástupu cévnatých rostlin.

Výsledky krkonošského monitoringu prokázaly, že lokální druhová bohatost lišejníků vykazuje výraznou negativní korelaci s pokryvností cévnatých rostlin ($r = -0,50$). Pokud bude tento trend zapojování porostu pokračovat a lišejníky budou nadále vytlačovány cévnatými rostlinami, může to podle autorů znamenat zásadní proměnu zdejší arkticko-alpínské tundry (Halda et al. 2010).

5.4.2 Degradace sněhových vyležisek

Specifické změny lze pozorovat také na závětrných svazích v biotopech sněhových vyležisek. Tato stanoviště jsou obecně považována za citlivé indikátory meteorologických podmínek zimní sezóny (Špatenková et al. 2013).

Na základě monitoringu v Krkonoších autoři uvádějí, že na specifických lokalitách **nižších kryoplanačních teras severních a východních svahů** (v nadmořských výškách přibližně 1340–1540 m n. m.) dosahuje pokryvnost cévnatých rostlin již 80–90 %. Právě v těchto místech nižších teras arkticko-alpínské druhy lišejníků v současnosti zcela chybí. Ústup těchto chladnomilných organismů dokládá i zjištění, že typické

druhy mechorostů sněžových polí (*Anthelia juratzkana* a *Polytrichum sexangulare*) jsou na tomto území pravděpodobně již odumřelé (Špatenková et al. 2013).

5.5 Vítězové a poražení: paradox „zelenání vs. čistý vzduch“

Při hodnocení současného stavu krkonošské přírody se objevuje výrazný ekologický paradox. Zlepšení kvality ovzduší v posledních desetiletích může vytvářet dojem celkového ozdravení horského ekosystému. Při bližším pohledu se však ukazuje výrazný rozdíl mezi reakcí lesního (montánního) a alpínského pásma.

5.5.1 Ozdravení lesního stupně po odsíření

Masivní odsíření tepelných elektráren v 90. letech 20. století vedlo k prudkému poklesu koncentrací toxického oxidu siřičitého (SO₂). Na tento pozitivní trend reagovaly především lesní ekosystémy.

Fenomén „ozdravení lesa“ v Krkonoších dokumentují Fellner a Landa (2003), kteří ve své studii zaměřené na mykorhizní houby zaznamenali ve smrkových porostech trend označovaný jako *mycorrhizal revival*. Autoři prokázali nárůst abundance i frekvence mykorhizních hub a tento vývoj přímo spojují se snížením emisí SO₂ (Fellner & Landa 2003).

Podobný trend lze předpokládat i u epifytických lišejníků, jejichž společenstva byla v minulosti silně ovlivněna kyselými dešti (Malíček & Steinová 2025).

5.5.2 Skrytá krize na hřebenech (ústup terikolních specialistů)

Pozitivní trend v lesním stupni však ostře kontrastuje se situací v alpínské tundře. Jak upozorňují Malíček a Steinová (2025), tato unikátní společenstva nebyla v minulosti limitována primárně plošnými emisemi síry tak silně jako lesní porosty, ale jejich výskyt determinovaly především extrémní klimatické podmínky. Arkticko-alpínský tundrový biotop na nejvyšších vrcholech Krkonoš, který hraje zásadní roli pro zachování reliktních a endemických druhů, je tak v současnosti ohrožen z jiného důvodu –

probíhající oteplováním klimatu a s ním spojenou degradací specifických mikrostanovišť.

Zatímco lesní ekosystémy se tedy postupně regenerují, alpínská tundra prochází výraznou proměnou. Terikolní lišejníky zde ztrácejí svá nezbytná mikrostanoviště a jsou postupně vytlačovány expandujícími cévnatými rostlinami (Halda et al. 2010).

5.6 Sníh jako klíčový abiotický faktor a jeho změna

Specifickým rysem krkonošské alpínské tundry je zásadní role sněhové pokrývky pro distribuci vegetačních typů. Jak vyplývá z klasifikace biotopů (Chytrý et al. 2010), proměny sněhového režimu v kontextu současné klimatické změny představují významnou hrozbu pro zranitelná kryptogamická společenstva.

5.6.1 Oslabení mrazové bariéry na hřebenech

Podle Katalogu biotopů ČR (Chytrý et al. 2010) je pro vyfoukávané alpínské trávníky typická velmi tenká sněhová pokrývka během zimy. Nedostatek sněhu umožňuje hluboké promrzání půdy, zatímco silný vítr způsobuje mechanické poškození vegetace a vysušování půd.

Tyto extrémní podmínky historicky fungovaly jako bariéra bránící uchycení konkurenčně silných rostlin. V současnosti však dochází k postupným sukcesním změnám a k šíření druhů, jako je *Avenella flexuosa*. Pro pionýrská společenstva světlomilných lišejníků tak dochází k postupnému uzavírání otevřeného prostoru, který dříve poskytoval jejich ekologickou niku (Chytrý et al. 2010).

5.6.2 Ústup sněhu ve vyležiskách

Zcela odlišnou dynamiku vykazují závětrné polohy se sněhovými vyležisky. Tyto biotopy vznikají díky dlouhodobé akumulaci sněhu a jejich vegetace je přizpůsobena specifickému režimu pozdního odtávání.

Podle Chytrého (2010) zde sněhová pokrývka chrání půdu před promrzáním a zajišťuje dlouhodobé provlhčení substrátu. Potenciální hrozbou pro tato společenstva je proto zkracování délky sněhové sezóny v důsledku klimatické změny.

Výzkum Špatenkové et al. (2013) ukazuje, že tento proces již v Krkonoších probíhá. Na nižších terasách sněhových polí dosahuje pokryvnost cévnatých rostlin až 80–90 % a arkticko-alpínské druhy lišejníků zde v některých případech zcela chybí.

Důsledkem je ústup úzce specializovaných kryptogamů. Dříve typické druhy mechorostů sněhových polí (*Anthelia juratzkana* a *Polytrichum sexangulare*) lze dnes v Krkonoších považovat pravděpodobně za odumřelé (Špatenková et al. 2013).

5.7 Případové studie: bioindikátory klimatické změny v Krkonoších

Pro hlubší pochopení mechanismů ohrožení je vhodné analyzovat situaci na konkrétních družích. Tyto taxony představují modelové příklady různých ekologických strategií a typů ohrožení alpínských společenstev.

5.7.1 Glaciální relikty hřebenů (*Flavocetraria cucullata*)

Tyto lišejníky představují typické glaciální relikty vázané na vyfoukávané alpínské trávníky. Jde o extrémně světlomilné druhy závislé na otevřených plochách.

Halda et al. (2010) uvádějí druh *Flavocetraria cucullata* jako jeden z nejpozoruhodnějších nálezů na vrcholech Vysokého Kola a Malého Šišáku. Výsledky monitoringu zároveň ukázaly, že počet druhů lišejníků na plochách vykazuje výraznou negativní korelaci s pokryvností cévnatých rostlin.

Rostoucí zapojení travin tak představuje reálné riziko kompetičního vyloučení těchto světlomilných reliktních.

5.7.2 Specialisté sněhových vyležisek

Sněhová vyležiska hostí specifická kryptogamická společenstva přizpůsobená dlouhodobé sněhové pokrývce.

Výzkum Špatenkové et al. (2013) ukazuje, že tyto biotopy procházejí rychlými změnami a dochází zde k výraznému zapojování cévnatých rostlin. Důsledkem je ústup chionofilních druhů.

5.8 Aktuální inventarizace: co zbylo z „arktického ostrova“

Nejnovější pohled na stav krkonošské lichenoflóry přináší studie Malíčka a Steinové (2025), publikovaná v časopise *Herzogia*. Intenzivní průzkum české části Krkonoš realizovaný v letech 2011–2024 se zaměřil především na nejvyšší vrcholové partie pohoří.

Výsledky potvrzují několik zásadních skutečností.

Refugia stále fungují

Autoři zaznamenali celkem 270 taxonů lišejníků, což potvrzuje mimořádnou biodiverzitu krkonošské alpínské tundry.

Nové druhy a nové nálezy

Byly zaznamenány čtyři druhy nové pro Českou republiku (např. *Miriquidica invadens*, *Lepraria celata*, *Rimularia gyrizans*) a tři druhy potenciálně nové pro vědu.

Zarůstání a ztráta mikrostanovišť

Autoři zároveň upozorňují na postupné zarůstání alpínských stanovišť konkurenčně silnými druhy, jako jsou *Pinus mugo*, *Picea abies*, *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris* nebo subalpínské traviny.

Ačkoli je celková druhová bohatost stále vysoká, populace specializovaných alpínských lišejníků jsou postupně vytlačovány a jejich historická stanoviště mizí (Malíček & Steinová 2025).

5.9 Dílčí shrnutí kapitoly 5

Krkonošská arkticko-alpínská tundra představuje unikátní ostrov horské přírody ve střední Evropě, který je v současnosti vystaven výraznému ekologickému tlaku.

Syntéza poznatků z monitoringu GLORIA (Halda et al. 2010) a recentních floristických výzkumů (Malíček & Steinová 2025) ukazuje, že tento ekosystém je ovlivňován mechanismem dvojího tlaku (*double squeeze*).

Zespodu je tundra ovlivňována oteplováním klimatu, eutrofizací prostředí a expanzí konkurenčně silných cévnatých rostlin. Shora je zároveň limitována absolutní nadmořskou výškou pohoří, která neumožňuje ústup alpínských druhů do vyšších poloh (*summit trap*).

Postupný zánik extrémních abiotických podmínek – například oslabení mrazové bariéry na vyfoukávaných hřebenech nebo zkracování trvání sněhové pokrývky ve sněhových vyležiscích (Špatenková et al. 2013) – vede ke ztrátě konkurenční výhody lišejníků. Výsledkem je postupná homogenizace prostředí a vytlačování reliktních alpínských druhů z jejich posledních mikrostanovišť.

6. Specifické fenomény: od mikro-interakcí po makro-bariéry

Dopady globální změny na lišejníky nelze redukovat pouze na geografický posun druhů. Na mikroskopické úrovni dochází k narušení jemných vazeb mezi houbovým a řasovým partnerem, zatímco na úrovni krajiny vznikají nové bariéry, které likvidují pionýrská stanoviště. Tato kapitola analyzuje specifické fenomény, jež ovlivňují přežití těchto organismů v měnícím se prostředí.

6.1 Flexibilita symbiocy: může výměna partnera zachránit lišejník?

Lišejník nepředstavuje jeden organismus, ale složitý symbiotický systém. V kontextu bezprecedentního oteplování se proto otevírá zásadní otázka: může si houbový partner (mykobiont) „vyměnit“ svého fotosyntetického partnera (fotobionta) za jiný taxon, který je lépe adaptovaný na nové teplotní podmínky?

6.1.1 Koncept „symbiont turnover“ (výměna symbiontů)

Odpověď přináší například studie Rolshausena et al. (2020). Autoři zkoumali genetickou strukturu populací lišejníků podél rozsáhlých klimatických a výškových gradientů v Evropě i Severní Americe a dospěli k překvapivému zjištění. Zatímco houbový partner může obývat poměrně široký areál, společenstvo řas uvnitř stélek se podél gradientu výrazně mění v závislosti na mikroklimatu. Tento proces, označovaný jako **symbiont turnover** (výměna symbiontů), tak funguje jako mechanismus prostorové adaptace.

6.1.2 Modelový příklad: rod *Umbilicaria*

Tento fenomén autoři detailně demonstrovali na zástupcích rodu pupkovka, konkrétně na druzích *Umbilicaria pustulata* v Evropě a *Umbilicaria phaea* v Severní Americe. Pomocí molekulárních metod odhalili, že ačkoliv se jedná o stále stejný druh houby, mykobiont asociuje v různých nadmořských výškách s odlišnými genetickými liniemi zelené řasy rodu *Trebouxia*:

- **Chladná nika:** v oblastech s drsnějším klimatem (vyšší nadmořské výšky, chladný mírný biom) mykobiont asociuje se specifickými liniemi řas, označovanými jako chladnomilné ekotypy.
- **Teplá nika:** s klesající nadmořskou výškou a přechodem do teplejších bioklimatických oblastí dochází k náhlému obratu. Houba zde vytváří stélku s teplomilnými liniemi *Trebouxia*, které vykazují odlišná fyziologická optima.

6.1.3 Rozšíření mutualistické niky

Díky schopnosti asociovat s různými fotobionty dochází k jevu, který Rolshausen et al. (2020) označují jako rozšíření mutualistické niky. Realizovaný klimatický prostor samotné houby (tedy rozsah teplotních a environmentálních podmínek, ve kterých dokáže přežít) je díky obměně symbiontů širší než nika jedné konkrétní řasy. Tím, že houba podél klimatického gradientu využívá různé fotobionty, může celý symbiotický systém osídlovat výrazně širší geografický i výškový prostor.

6.1.4 Riziko narušení zón obměny

Tato flexibilita má však v kontextu rychlé klimatické změny svá omezení. Místa, kde dochází k přechodu z jedné řasy na druhou (tzv. zóny obměny symbiontů), představují ekologicky citlivé oblasti. Rolshausen et al. (2020) upozorňují, že v důsledku pokračujících změn environmentální selekce, například rychlého oteplování, mohou tyto zóny procházet zásadními změnami. Mohou se smršťovat, rozšiřovat nebo dokonce zcela zaniknout. Schopnost hostitelského druhu reagovat na klimatickou změnu tak bude záviset na tom, zda v měnícím se prostředí nalezne dostupnou fyziologickou variabilitu svých řasových partnerů.

6.2 Koncept holobionta: mikrobiom jako skrytý adaptační mechanismus

Tradiční pohled na lišejník jako na striktní partnerství dvou organismů (mykobionta a fotobionta) je v moderní lichenologii postupně překonáván. Dnes je lišejník chápán jako komplexní mikrobiální ekosystém, tzv. holobiont. Výzkumy využívající moderní metagenomické metody, které umožňují rekonstrukci bakteriálních genomů přímo z

environmentálních vzorků (MAGs), prokázaly, že nedílnou a strukturální součástí těchto symbiotických systémů jsou vysoce specifická společenstva bakterií (Wicaksono et al. 2020).

Tato společenstva nejsou pouze náhodnými pasažéry, ale plní v symbióze zásadní fyziologické funkce. Srovnávací omické přístupy odhalily, že bakterie asociované s lišejníky se aktivně podílejí na obraně proti abiotickému stresu, patogenům a zajišťují přísun klíčových živin, čímž významně přispívají k celkové udržitelnosti a odolnosti symbiózy v měnících se podmínkách (Grube et al. 2015).

V kontextu adaptace na environmentální změny je klíčovou vlastností holobionta jeho dynamika. Mikrobiom lišejníku dokáže flexibilně reagovat na vnější podmínky. Beck et al. (2014) například prokázali, že společenstva endolichenických hub uvnitř stélky procházejí v průběhu roku výraznými sezónními výkyvy, což naznačuje schopnost průběžné restrukturalizace mikrobiomu. Tato mikrobiální flexibilita hraje zásadní roli při přežití v extrémních a silně stresových podmínkách. Jak ukázali West et al. (2018) na příkladu mořských sinicových lišejníků, taxony rostoucí v různých pobřežních zónách (a čelící tak odlišné míře stresu, jako je salinita či vysychání) hostí zcela odlišná a specificky adaptovaná bakteriální společenstva.

Zapojení specifických mikrobiálních partnerů a flexibilní úprava mikrobiomu tak může představovat rychlý a dosud přehlížený mechanismus, kterým lišejníky dokážou tlumit fyziologický stres vyvolaný probíhající klimatickou změnou, a to i v případech, kdy je samotná výměna fotobionta (symbiont turnover) omezena migračními bariérami.

6.3 Cena za ochranu: fotoinhibice, pigmenty a vliv hydratace

S probíhající klimatickou změnou nesouvisí pouze samotné oteplování, ale také výrazné změny světelných podmínek v ekosystémech. V důsledku dřívějšího odtávání sněhové pokrývky v horských oblastech nebo plošného odumírání lesních porostů (např. po kůrovcových kalamitách či větrných disturbancích) jsou lišejníky často náhle vystaveny

extrémním dávkám slunečního záření, což pro mnohé taxony představuje fatální fyziologický stres (Gauslaa & Solhaug 2004).

6.3.1 Fotoinhibice a zranitelnost stínomilných druhů

Vliv nadměrného záření na různé ekologické skupiny lišejníků zkoumali Gauslaa a Solhaug (2004). Ve svém experimentu porovnávali reakci stínomilných druhů (*Lobaria pulmonaria*, *Cetraria islandica*) se světlomilnými druhy (*Xanthoria parietina*, *Flavocetraria nivalis*).

Zásadním zjištěním bylo, že u stínomilných druhů s transparentní svrchní kůrou bez ochranných pigmentů dochází k výraznému poškození fotosystému II, označovanému jako fotoinhibice. Toto poškození přitom nevzniká primárně působením UV záření, ale již při vystavení běžnému fotosynteticky aktivnímu záření (PAR). Pokud je stínomilný lišejník náhle vystaven plnému slunečnímu záření, dochází k poškození fotobionta, protože chybí ochranné stínění ze strany houbového partnera (Gauslaa & Solhaug, 2004).

6.3.2 Parietin a kortikální stínění mykobionta

Světlomilné druhy se tomuto stresu brání syntézou sekundárních metabolitů, které se ukládají v horní kůře stélky a vytvářejí tzv. kortikální stínění (*sun-screening*) fotobionta. U druhu *Xanthoria parietina* jde typicky o oranžový pigment parietin.

Ochrannou funkci tohoto pigmentu experimentálně potvrdili Gauslaa a Solhaug (2004). Když byl parietin ze stélky nedestruktivně odstraněn promytím acetonem, *Xanthoria parietina* ztratila značnou část své odolnosti vůči světelnému stresu a úroveň fotoinhibice se výrazně zvýšila. Tento experiment jasně ukázal, že za odolnost vůči silnému ozáření jsou zodpovědné především optické vlastnosti kůry a fyzické stínění fotobionta pigmenty produkovanými mykobiontem.

6.3.3 Protichůdný vliv hydratace

Výzkum dále odhalil důležitou fyziologickou skutečnost: vliv nadměrného ozáření je silně závislý na stavu hydratace stélky. Různé ekologické skupiny přitom reagují odlišně (Gauslaa & Solhaug, 2004):

- **Stínomilné druhy:** vysoká expozice fotosynteticky aktivnímu záření způsobovala nejzávažnější úroveň fotoinhibice ve vysušeném stavu. Pokud byly stélky během expozice hydratovány, úroveň fotoinhibice se výrazně snížila. Autoři to vysvětlují pravděpodobnou existencí opravných mechanismů, které jsou aktivní pouze při přítomnosti vody.

- **Světломilné druhy:** naopak slunci přizpůsobený druh *Xanthoria parietina* vykazoval opačný vzorec. Nejvyšší fototolerance byla zaznamenána ve vysušeném stavu, zatímco hydratace během expozice silnému záření vedla k vyšší míře fotoinhibice.

Při aplikaci těchto poznatků na reálné ekosystémy je zřejmé, že ztráta vlhkosti, například v důsledku odlesnění, v kombinaci s přímým slunečním zářením představuje pro stínomilné druhy zásadní riziko. Změny ve srážkovém režimu a střídání suchých a vlhkých period tak mohou pro různé druhy lišejníků představovat komplexní a často protichůdnou stresovou zátěž.

6.4 Ztráta dynamiky: stabilizace dun a „dusíková past“

Specifickým fenoménem, který ohrožuje lišejníky v nížinných oblastech, je zánik otevřených dynamických stanovišť, jako jsou vnitrozemské váte písiky. Tyto extrémní, na živiny chudé biotopy s pohyblivým pískem (stanoviště Natura 2000) představují primární útočiště pro bohatá společenstva terikolních lišejníků. Sparrius et al. (2025) ve své rozsáhlé studii z Nizozemska detailně popsali mechanismus, kterým depozice dusíku tato unikátní společenstva postupně likviduje.

6.4.1 Konec pohyblivých písků a nástup lesa

Lichenoflóra vnitrozemských dun je evolučně adaptována na neustálý pohyb písku způsobený větrnou erozí a na absenci konkurenčně silnějších rostlin. Sparrius et al. (2025) však zjistili, že probíhající atmosférická depozice dusíku působí jako rozsáhlé plošné hnojivo, které tento systém stabilizuje.

- Rostoucí depozice dusíku prokazatelně urychlují sukcesní procesy a přibližně zdvojnásobují míru spontánního zalesňování.

- Tyto oblasti tak každoročně ztrácejí rozsáhlé plochy otevřeného biotopu – v Nizozemsku průměrně přibližně 118 ha ročně – ve prospěch náletových dřevin, zejména borovice lesní (*Pinus sylvestris*).

6.4.2 Hlavní konkurent: invazní mech *Campylopus introflexus*

Kromě stínění ze strany stromů odhalila studie zásadní změnu přímo v přízemním patře vegetace. Nástup eutrofizace vede k ústupu lišejníků prostřednictvím silného konkurenta. Zvýšený přísun dusíku totiž vytváří ideální podmínky pro masivní růst invazního mechu *Campylopus introflexus*.

- Tento mech vede s lišejníky přímý a agresivní konkurenční boj o prostor.
- V důsledku této kompetice a postupující sukcese zaznamenali autoři na zkoumaných plochách dramatický pokles abundance suchozemských lišejníků až o 40 %, přičemž nejvíce byly postiženy menší a ekologicky citlivější druhy.

6.4.3 Pasivní ochrana nebo nutnost managementu

Studie Sparriuse et al. (2025) poukazuje na zásadní problém moderní ochrany přírody. Pohyblivý písek postupně zarůstá a celý ekosystém přechází do lesa. Tradiční bezzásahová ochrana by proto v prostředí s vysokou depozicí dusíku vedla k nevyhnutelnému zániku otevřených dunových biotopů.

Aby se lišejníková společenstva zachovala a potlačily se účinky spontánního zalesňování, je nutný aktivní management. Sparrius et al. (2025) uvádějí několik klíčových opatření:

- odstraňování travního drnu za účelem obnovení pohyblivých písků a vytvoření ploch holého substrátu, který mohou kolonizovat raně sukcesní druhy trav, mechů a lišejníků;
- odstraňování náletových stromů a jejich semenáčků, aby se zabránilo postupnému zalesnění lokalit;
- obnova otevřených dunových biotopů odstraňováním lesních porostů, často následovaná odstraněním vegetačního krytu. Rozsáhlejší pastva jelenů či ovcí může navíc zpomalovat sukcesi nebo ji odklonit směrem k vřesovištím místo k lesním porostům.

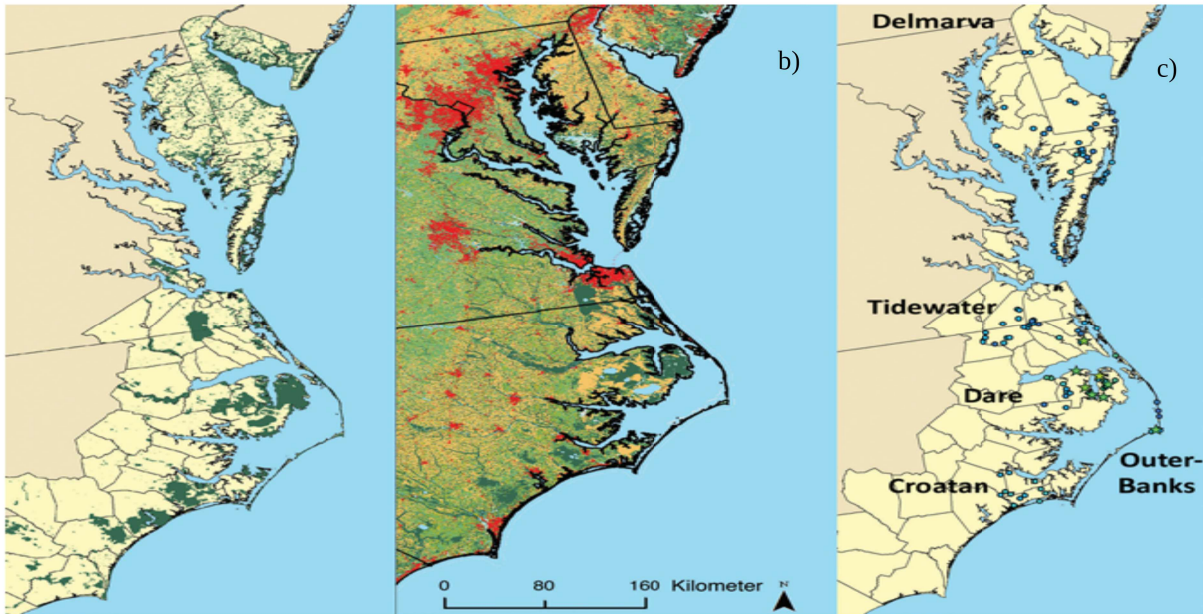
6.5 Fenomén „Coastal Squeeze“ a stoupající hladina oceánů

Zatímco v horských ekosystémech čelí chladnomilné lišejníky tzv. pasti na vrcholu (*summit trap*) (Allen & Lendemer 2016a), v přímořských oblastech představuje specifickou hrozbu zvyšování hladiny světového oceánu (*sea-level rise, SLR*) a s ním spojený fenomén *coastal squeeze* (Lendemer & Allen 2014; Allen & Lendemer 2016b). Tento jev vzniká kombinací postupujícího oceánu a fixních bariér v krajině, například městské zástavby, infrastruktury či intenzivního zemědělství. Ačkoliv by lišejníky teoreticky mohly před stoupající hladinou ustupovat směrem do vnitrozemí, tyto antropogenní bariéry jejich migraci blokují. Fyzická ztráta habitatu tak představuje zásadní faktor při modelování dopadů klimatické změny na pobřežní lichenofloru (McMullin et al. 2019).

6.5.1 Zaplavení hotspotů: atlantská pobřežní nížina

Významný průlom v chápání tohoto rizika přinesla studie Lendemera a Allen (2014). Autoři prokázali, že Atlantská pobřežní nížina (*Mid-Atlantic Coastal Plain, MACP*) ve východní části Severní Ameriky představuje dosud přehlížené centrum lichenologické biodiverzity.

Modely zvyšování hladiny oceánu však ukazují velmi nepříznivý scénář: lokality s nejvyšší diverzitou lišejníků se nacházejí právě v nejnižších nadmořských výškách (Obr. 6) (Lendemer & Allen 2014).



Obr. 6: Geografická analýza fenoménu pobřežní pasti (Coastal Squeeze) v oblasti Atlantské pobřežní nížiny. **(a)** Vymezení stávajících chráněných území (zeleně) na úseku od New Jersey po Severní Karolínu. **(b)** Aktuální využití krajiny (Land Cover) ve sledované oblasti. Městská zástavba (červeně) a zemědělské plochy (žlutě) tvoří migrační bariéry omezující přirozený ústup druhů do vnitrozemí. Přirozené biotopy představují zalesněné vyvýšeniny (světle zeleně) a mokřady (tmavě zeleně). **(c)** Hodnocení biodiverzity lišejníků na studovaných lokalitách. Barevný gradient indikuje druhovou bohatost od nejchudších (nejtmavší modrá, ≤ 17 druhů) po nejbohatší lokality (nejsvětější zelená, ≥ 102 druhů). Významná centra biodiverzity (hotspots) s výskytem více než 80 druhů jsou zvýrazněna hvězdičkou. Tyto nejbohatší lokality leží v nízko položených oblastech bezprostředně ohrožených zaplavením. Převzato z: Lendemer a Allen (2014).

Tento problém následně detailně kvantifikovali Allen a Lendemer (2016b). Na základě analýzy více než 13 000 výskytových záznamů pro 193 druhů lišejníků prokázali, že postupující oceán představuje bezprostřední riziko pro velkou část regionální lichenoflóry. Autoři zároveň zdůrazňují, že při hodnocení budoucího vývoje je nutné zohlednit nejen změny teploty, ale především úbytek dostupné pevniny.

Na tyto práce navázali McMullin et al. (2019), kteří provedli detailní vyhodnocení rizik pro vzácné druhy a společenstva v této oblasti. Zjistili, že i při relativně konzervativních scénářích vzestupu hladiny oceánu dojde během tohoto století k plošnému zaplavení nejbohatších lokalit. Vzácné a endemické taxony proto čelí vysokému riziku odumírání,

protože za hranicí zaplavované zóny se nachází intenzivně využívaná zemědělská a urbanizovaná krajina, která jejich migraci znemožňuje.

6.5.2 Kalifornská past: konec útesových endemitů

Dalším příkladem „pobřežní pasti“ je zánik specifických biotopů na pacifickém pobřeží Kalifornie. Zdejší skalní útesy, staré lesní porosty i dunové systémy hostí vysoce specializované endemické druhy, jejichž ústup do vnitrozemí je blokován rozsáhlou urbanizací a přeměnou krajiny.

Důsledky tohoto fenoménu dokládají hodnocení druhů v rámci Červeného seznamu IUCN:

- **kritická fragmentace habitatu** – extrémním případem je epifytický lišejník *Sulcaria isidiifera* (Carlberg & Knudsen 2007). Tento kriticky ohrožený endemit podle hodnocení IUCN (McMullin et al. 2019; Balderas et al. 2025) přežívá pouze v několika drobných fragmentech starých porostů ve střední Kalifornii.
- **ústup z dunových biotopů** – podobnému tlaku čelí i druh *Sulcaria spiralifera*, vázaný na pobřežní písečné duny. Podle hodnocení IUCN jeho populace dlouhodobě klesá v důsledku úbytku habitatu a ztráty přirozené dynamiky dunových systémů (McMullin et al. 2021).
- **lokální ústup útesových druhů** – výrazným příkladem je terikolní druh *Mobergia calculiformis*, který podle Herrera-Campos et al. (2020) čelí rychlému úbytku v důsledku ztráty vhodných stanovišť.

6.6 Dílčí shrnutí kapitoly 6

Specifické fenomény analyzované v této kapitole ukazují mimořádnou komplexitu dopadů globální změny na lišejníky. Ačkoliv tyto organismy disponují pozoruhodnými adaptačními mechanismy, například schopností obměny fotobiontů podél klimatických gradientů (Rolshausen et al. 2020) či flexibilní restrukturalizací celého mikrobiomu v rámci konceptu holobionta (Wicaksono et al. 2020; West et al. 2018), jejich ekologická plasticita naráží na řadu fyzikálních a ekologických limitů.

Zranitelnost vůči změnám světelného a hydratačního režimu (Gauslaa & Solhaug 2004), urychlená sukcese poháněná depozicí dusíku (Sparrus et al. 2025) i fyzické bariéry spojené s fenoménem pobřežní pasti a vzestupem hladiny oceánu (Lendemer & Allen 2014; Balderas et al. 2025) vedou k fragmentaci populací a k postupnému zániku specializovaných druhů napříč různými typy ekosystémů – od horských oblastí přes vnitrozemské duny až po pobřežní biotopy.

7. Diskuse

Předkládaná bakalářská práce si na základě literární rešerše kladla za cíl zhodnotit vliv klimatické změny na lišejníková společenstva a jejich mikrobiom napříč různými biomy, jako jsou polární oblasti včetně tundry, aridní oblasti a vysokohorské oblasti. Samostatné kapitoly jsou věnovány arкто-alpínské tundře Krkonoš a rovněž specifickým fenoménům od mikroiinterakcí po makrobariéry ovlivňující lišejníková společenstva. Následující syntéza shromážděných poznatků z kapitol 1 až 6 slouží k přímému zodpovězení stanovených výzkumných otázek (VO).

7.1 Ekologická selekce a transformace společenstev (Odpověď na VO 4)

Výzkumná otázka č. 4 se ptala, zda pod tlakem nové klimatické reality probíhá určitá selekce druhů. Rešerše dostupných studií ukazuje, že klimatická změna nevede k uniformnímu plošnému úbytku lišejníků, ale spouští silnou ekologickou selekci. Společenstva se transformují a dochází k posunu od úzce adaptovaných specialistů k přizpůsobivým generalistům.

Tento proces, často označovaný jako termofilizace či biotická homogenizace, je prokazatelný napříč ekosystémy. V alpských údolích Ongaro et al. (2022) zaznamenali invazi teplomilných submediteránních epifytů na úkor chladnomilných druhů. Úspěšnými taxony v tomto selekčním tlaku jsou druhy s širší ekologickou valencí, často epifytické a saxikolní lišejníky (např. *Xanthoria parietina*, *Rhizocarpon geographicum*), které těží z rychlé dynamiky hydratace a dehydratace a dokážou osidlovat obnažené substráty, čímž unikají přímé konkurenci cévnatých rostlin.

7.2 Identifikace ohrožených druhů a příčiny jejich ústupu (Odpověď na VO 1)

První výzkumná otázka směřovala k identifikaci ohrožených druhů. Rešerše ukazuje, že nejzranitelnější jsou taxony vázané na stabilní, chladné a specifické mikroklimatické podmínky. Patří sem zejména:

- **Terikolní arkticko-alpínské druhy** (např. *Cladonia*, *Cetraria*, *Flavocetraria cucullata*, *Solorina crocea*): Tyto druhy jsou celosvětově vytlačovány v důsledku tzv. „zazelenání tundry“ (shrubification), kde podléhají konkurenčnímu vyloučení ze strany expandujících keřů a travin (Cornelissen et al., 2001; Myers-Smith et al., 2011).
- **Cyanolišejníky** (např. druhy rodu *Collema*): V aridních oblastech představují kriticky ohroženou skupinu druhy fixující dusík. K obnovení fotosyntézy vyžadují kapalnou vodu; pouhá vzdušná vlhkost jim nepostačuje (Canali et al., 2025). Oteplování a změny srážek tak vedou k jejich ústupu a ztrátě přísunu dusíku do ekosystému (Finger-Higgins et al., 2022).
- **Pobřežní a útesové endemité** (např. *Sulcaria isidiifera*, *Mobergia calculiformis*): Druhy nízko položených oblastí čelí zániku habitatu v důsledku vzestupu hladiny oceánů (Allen & Lendemer, 2016b).

Hlavní mechanismy ohrožení těchto druhů nespočívají primárně v letálních teplotách, ale v topografických a biologických pastech. V horách jde o fenomén „Summit Trap“ (past na vrcholu), kde druhy při migraci vzhůru přicházejí o fyzický prostor (Allen & Lendemer, 2016a). Na pobřeží jde o „Coastal Squeeze“ (pobřežní past), kdy je ústup do vnitrozemí blokován antropogenními bariérami (McMullin et al., 2019).

7.3 Adaptační potenciál a fyziologické mechanismy (Odpověď na VO 2 a VO 3)

Na otázku, zda mají lišejníky schopnost adaptovat se na nové klimatické podmínky (VO 2), lze odpovědět kladně, ovšem s vědomím limitů této adaptace. Mechanismy, kterými tato adaptace probíhá (VO 3), fungují na úrovni symbiotické plasticity, biochemie a morfologie:

- **Flexibilita mikrobiomu (Symbiont Turnover)**: Jedním z nejvýznamnějších adaptačních mechanismů je schopnost houbového partnera měnit linie fotosyntetického symbionta podél klimatického gradientu. Rolshausen et al. (2020) na rodu *Umbilicaria* prokázali, že mykobiont asociuje v teplejších polohách s teplomilnými liniemi řasy *Trebouxia*, čímž rozšiřuje svou mutualistickou niku. Ongaro et al. (2022) rovněž

dokládají adaptaci prostřednictvím rozšíření druhů vázaných na teplomilnou řasu rodu *Trentepohlia*. Kromě obměny řasového partnera navíc lišejníkový holobiont flexibilně restrukturalizuje celá svá bakteriální a endofytická houbová společenstva. Jak dokládají Beck et al. (2014) a West et al. (2018), složení tohoto doprovodného mikrobiomu dynamicky reaguje na sezónní výkyvy i míru environmentálního stresu (např. napříč různými pobřežními zónami). Tato mikrobiální plasticita představuje rychlý mechanismus, jak tlumit fyziologický stres vyvolaný měnicími se abiotickými faktory (Grube et al., 2015), a to i tehdy, když je prostorová migrace celého lišejníku omezena migračními bariérami.

• **Biochemická obrana a funkční znaky:** Na fyziologické úrovni se lišejníky brání produkcí sekundárních metabolitů. Látky jako parietin či kyselina usnová neplní pouze funkci stínění fotobionta před UV zářením a fotoinhibicí (Gauslaa & Solhaug, 2004), ale působí i jako antioxidanty snižující peroxidaci lipidů při vysychání (Daminova et al., 2024). Pro regulaci hydratace navíc druhy využívají produkci hydrofobinů, jež brání suprasaturaci a zachovávají propustnost pro CO₂ (Canali et al., 2025). Termoregulaci pak ovlivňuje albedo stélky – zatímco melanizace v chladných oblastech pomáhá absorbovat teplo, v aridním klimatu urychluje vysychání, což zvyhodňuje světlejší druhy s vyšší odrazivostí (Stanton et al., 2023).

7.4 Limity adaptace: Energetické kompromisy a migrační zpoždění

Přestože jsou výše popsané adaptační mechanismy vysoce sofistikované, řešerše ukazuje, že v současném tempu klimatické změny narážejí na své limity. Syntéza obranných látek je energeticky nákladná (trade-off). Jak prokázali Dziurowicz et al. (2025), zvýšená produkce kyseliny usnové (umocněná toxickým stresem z akumulace těžkých kovů) negativně koreluje s fotosyntetickou vitalitou. Tím dochází k omezení energie dostupné pro růst a reprodukci.

Druhým limitem je dynamika hydratace. Oteplování a nárůst deficitu tlaku vodní páry (VPD) zkracují dobu, kdy je stélka vlhká. Energie asimilovaná během tohoto úzkého

okna pak často nepokryje ani fixní energetické výdaje na resaturační dýchání, což vede k dlouhodobému uhlíkovému deficitu (Stanton et al., 2023).

Situaci zhoršuje migrační zpoždění (dispersal lag). Gjerde et al. (2012) upozorňují, že i při existenci klimaticky vhodných stanovišť trvá kolonizace pomalu rostoucím lišejníkům 100 až 150 let. Organismy tak často nedokážou držet krok s rychlostí posunu teplotních izoterm (Mallen-Cooper et al., 2023).

7.5 Aplikace na model arкто-alpínské tundry v Krkonoších

Zjištění z globálních ekosystémů jsou do značné míry aplikovatelná na situaci v české arкто-alpínské tundře. Krkonoše představují ostrovní refugium pro vzácné glaciální reliktů (např. *Stereocaulon alpinum*, *Flavocetraria cucullata*), na něž zde působí kombinovaný tlak. Zesponu čelí kompetičnímu vyloučení ze strany cévnatých rostlin (např. *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*), jejichž expanzi urychluje oteplování a historická zátěž depozicemi dusíku a živin (Semelová et al., 2008; Halda et al., 2010). Současne jsou tyto populace shora limitovány absolutní nadmořskou výškou pohorí (1 603 m n. m.), což představuje klasický model „pasti na vrcholu“.

Dlouhodobý monitoring (Špatenková et al., 2013; Malíček & Steinová, 2025) prokazuje degradaci unikátních mikrostanovišť, jakými jsou sněhová vyležiska a vyfoukávané alpínské trávníky. Výsledkem je ústup úzce specializovaných alpínských kryptogamů ve prospěch kompetičně silných generalistů z nižších vegetačních stupňů.

7.6 Výzvy pro ochranu přírody

Získané poznatky naznačují, že tradiční bezzásahová ochrana (in situ) nemusí být pro zachování lišejníkové diverzity dostačující. Udržení ohrožených společenstev si vyžádá inovativní a aktivní management. Mezi tyto přístupy patří cílené odstraňování náletových dřevin a travin na vnitrozemských dunách (Sparrius et al., 2025), ačkoliv to naráží na problém dlouhodobého hromadění dusíku v půdách (Styburski & Skubała, 2026). V extrémních prostředích se jako nadějný jeví koncept dvojího využití (dual-use)

infrastruktury, například využití stabilního mikroklimatu pod solárními panely pro pěstování a obnovu biologických půdních krust (Blanco-Sacristán et al., 2025). Budoucnost zranitelných lišejníkových společenstev tak bude záviset na proaktivní mitigaci kompetičních tlaků a ochraně zbývajících stabilních mikrorefugií.

8. Závěr

Předkládaná bakalářská práce se zabývala vlivy probíhající klimatické změny na společenstva lišejníků napříč globálními ekosystémy. Cílem literární rešerše bylo zhodnotit, jak environmentální změny ovlivňují lišejníkový mikrobiom, fyziologické procesy a geografické rozšíření druhů. Samostatná část práce následně aplikovala tyto globální poznatky na specifickou situaci arкто-alpínské tundry v České republice, konkrétně v pohoří Krkonoše. Na základě syntézy aktuálních vědeckých studií se podařilo naplnit stanovené cíle práce a formulovat odpovědi na vytyčené výzkumné otázky.

Analýza ukazuje, že klimatická změna nevyvolává uniformní plošné odumírání lišejníků, ale spouští výraznou ekologickou selekci (Otázka 4). Dochází k polarizaci druhů, přičemž úspěšnými zástupci jsou především ekologicky tolerantní generalisté a teplomilné druhy, které dokážou rychle osidlovat nově vznikající nebo uvolněné ekologické niky. Výsledkem tohoto procesu je postupná termofilizace společenstev a s ní související biotická homogenizace krajiny.

Naopak mezi nejvíce ohrožené zástupce (Otázka 1) patří úzce specializované chladnomilné a terikolní druhy polárních a alpínských oblastí, dále nízko položené pobřežní endemity a cyanolišejníky v aridních oblastech. Tyto druhy jsou ohroženy především rozpadem vhodných mikrohabitátů, změnami vodního režimu a kompetičním vyloučením ze strany expandujících cévnatých rostlin. V mnoha případech se zároveň dostávají do tzv. topografických pastí, jakými jsou „past na vrcholu“ (Summit Trap) v horských oblastech nebo pobřežní komprese (Coastal Squeeze), kdy fyzické či antropogenní bariéry znemožňují jejich migraci do klimaticky vhodnějších oblastí.

Lišejníky jako poikilohydrické organismy prokazatelně disponují určitým adaptačním potenciálem vůči měnícím se klimatickým podmínkám (Otázka 2), tyto schopnosti však narážejí na významné fyziologické a ekologické limity. Adaptační mechanismy (Otázka 3) se uplatňují jak na úrovni biochemie, tak na úrovni celého symbiotického systému. Významnou roli hraje flexibilita symbiotického systému – a to jak schopnost houbového partnera měnit podél klimatického gradientu linie fotobionta, tak dynamická

restrukturalizace celého doprovodného mikrobiomu v rámci konceptu holobionta. Na biochemické úrovni se lišejníky brání produkcí sekundárních metabolitů (např. parietin, kyselina usnová), které zajišťují fotoprotekci a přispívají ke stabilitě buněčných membrán během vysychání.

Tyto obranné mechanismy jsou však energeticky náročné. V oteplujícím se prostředí, které zkracuje dobu hydratace stélek a zároveň zvyšuje respirační ztráty, se lišejníky mohou dostávat do negativní uhlíkové bilance. V kombinaci s výrazným migračním zpožděním (dispersal lag) to znamená, že rychlost probíhajících klimatických změn může převyšovat přirozenou adaptační a migrační kapacitu mnoha specializovaných druhů.

Tyto globální trendy se výrazně projevují také v arкто-alpínské tundře Krkonoš. Ačkoliv toto území o rozloze přibližně 47 km² stále představuje významné ostrovní refugium pro vzácné glaciální relikty, čelí rostoucímu ekologickému tlaku. Zespodu je tundra ovlivňována oteplováním, historickou zátěží depozicemi živin a s tím spojenou expanzí konkurenčně silných travin a keřů, zatímco shora je limitována maximální nadmořskou výškou pohoří. Unikátní mikrobioty, jako jsou vyfoukávané alpínské trávničky či sněhová vyležiska, postupně degradují, což vede k ústupu původních chladnomilných kryptogamů.

Závěry práce naznačují, že tradiční bezzásahová ochrana (in situ) nemusí být v podmínkách rychle se měnícího klimatu pro dlouhodobé udržení lišejníkové diverzity dostačující. Budoucí ochrana těchto společenstev proto pravděpodobně vyžaduje aktivní přístup zahrnující cílené tlumení kompetičního tlaku expanzivních rostlin, podporu obnovy degradovaných stanovišť a důslednou ochranu zbývajících stabilních mikroklimatických refugií.

Tato práce přináší syntézu aktuálních poznatků o vlivu klimatické změny na lišejníková společenstva napříč kontrastními biomy, včetně polárních, aridních a vysokohorských ekosystémů. Shromážděná data umožňují nahlížet reakce lišejníků v širokém spektru extrémních environmentálních podmínek a identifikovat obecné i specifické mechanismy jejich adaptace a ústupu. Práce tak může sloužit jako referenční rámec pro další výzkum, zejména pro srovnání budoucích změn v čase a prostoru a pro formulaci

nových hypotéz týkajících se ekofyziologie, biotických interakcí a ochrany lišejníků v kontextu probíhající klimatické změny.

Seznam použité literatury

Aartsma P., Asplund J., Odland A., Reinhardt S. & Renssen H. (2020): Surface albedo of alpine lichen heaths and shrub vegetation. – *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 52(1): 312–322.

Allen J. L. (2017): Lichen conservation in eastern North America: population genomics, climate change, and translocations. – Ph.D. dissertation, The City University of New York, New York.

Allen J. L. & Lendemer J. C. (2016a): Climate change impacts on endemic, high-elevation lichens in a biodiversity hotspot. – *Biodiversity and Conservation* 25(3): 555–568.

Allen J. L. & Lendemer J. C. (2016b): Quantifying the impacts of sea-level rise on coastal biodiversity: A case study on lichens in the mid-Atlantic Coast of eastern North America. – *Biological Conservation* 202: 119–126.

Andrzejowska A., Bernatová M., Hájek J., Sekerák J. & Harańczyk H. (2024): Low temperature inhibition of photosystems I and II in Antarctic lichens of various morphotypes. – *Czech Polar Reports* 14(2): 336–348.

Asplund J. & Wardle D. A. (2017): How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties. – *Biological Reviews* 92(3): 1720–1738.

Baldauf S., Porada P., Raggio J., Maestre F. T. & Tietjen B. (2021): Relative humidity predominantly determines long-term biocrust-forming lichen cover in drylands under climate change. – *Journal of Ecology* 109: 1370–1385.

Balderas E., Næsborg R. R., Dart J., Williams C. B., Mulroy M. & Rajakaruna N. (2025): Population assessment and conservation strategies for the critically endangered lichen *Sulcaria isidiifera*. – *Endangered Species Research* 58: 103–121.

Barták M., Hájek J., Halıcı M. G., Bednaříková M., Casanova-Katny A., Váczi P., Puhovkin A., Mishra K. B. & Giordano D. (2023): Resistance of primary photosynthesis

to photoinhibition in Antarctic lichen *Xanthoria elegans*: photoprotective mechanisms activated during a short period of high light stress. – *Plants* 12: 2259.

Beck A., Peršoh D. & Rambold G. (2014): *First evidence for seasonal fluctuations in lichen- and bark-colonising fungal communities.* – *Folia Microbiologica* 59: 155–157.

Beckett R. P., Minibayeva F. V. & Alyabyev A. J. (2011): Patterns of heat production during desiccation and rehydration of lichens with contrasting desiccation tolerances. – *The Lichenologist* 43(2): 178–183.

Belnap J. & Lange O. L. (eds.) (2003): *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management.* – *Ecological Studies* 150, Springer, Berlin & Heidelberg.

Benech A., Pintaldi E., Colombo N. & Freppaz M. (2025): Influence of the climate extreme events recorded in 2022 and 2023 on carbon and nitrogen forms in alpine tundra. – *Journal of Mountain Science* 22(11): 4005–4011.

Berdugo M., Mendoza-Aguilar D.O., Rey A., Ochoa V., Gozalo B., García-Huss L. & Maestre F. T. (2021): Litter decomposition rates of biocrust-forming lichens are similar to those of vascular plants and are affected by warming. – *Ecosystems* (2021) 24: 1531–1544.

Bjerke J. W., Treharne R., Vikhamar-Schuler D., Karlsen S. R., Ravolainen V., Bokhorst S., Phoenix G. K., Bochenek Z., & Tømmervik H. (2017): Understanding the drivers of extensive plant damage in boreal and Arctic ecosystems: Insights from field surveys in the aftermath of damage. – *Science of The Total Environment* 599-600: 1965–1976.

Blanco-Sacristán J., Nelson C., Corrochano-Monsalve M. & Maestre F. T. (2025): *Biological Soil Crusts in the Arabian Peninsula: Ecological Functions, Current Knowledge and Research Gaps.* – *Drylands* 1: 10.1017/dry.2025.10007.

Bukabayeva Z. Abiyev S., Silybayeva B. & Ivachshenko O. (2024): The impact of climate aridification on rare lichen communities. – *Biosystems Diversity* 32(1): 142–149.

Canali G., Nascimbene J. & Thüs H. (2025): Lichen hydration, moisture dynamics and climate change. – *Fungal Biology Reviews* (in press).

- Carlberg T. & Knudsen K. (2007): *Sulcaria isidiifera*, a sponsorship for the CALS Conservation Committee. – *Bulletin of the California Lichen Society* 14(1): 45–47.
- Colesie C., Büdel B., Hurry V. & Green T. G. A. (2018): Can Antarctic lichens acclimatise to changes in temperature? – *Global Change Biology* 24: 1123–1135.
- Cornelissen J. H. C., Callaghan T. V., Alatalo J. M., Michelsen A., Graglia E., Hartley A. E. Hik D. S., Hobbie S. E., Press M. C., Robinson C.H. et al. (2001): Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass?. – *Journal of Ecology* 89: 984–994.
- Daminova A. G., Leksin I. Y., Khabibrakhmanova V. R., Gurjanov O. P., Galeeva E. I., Trifonova T. V., Khamatgalimov A. R., Beckett R. P. & Minibayeva F. V. (2024): The roles of the anthraquinone parietin in the tolerance to desiccation of the lichen *Xanthoria parietina*: physiology and anatomy of the pale and bright-orange thalli. – *International Journal of Molecular Sciences* 25: 7067.
- Dziurawicz P., Fałowska P., Waszkiewicz K., Kamiński A., Nicia P., Zadrożny P., Bejger R., Owczarek P., Opała-Owczarek M., Szymański W. et al. (2025): Metal bioaccumulation and physiological responses of arctic lichens in the face of climate change and pollution. – *Ecological Indicators* 178: 113959.
- Escolar C., Martínez I., Bowker M. A. & Maestre F. T. (2012): Warming reduces the growth and diversity of biological soil crusts in a semi-arid environment: implications for ecosystem structure and functioning. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 3087–3099.
- Fellner R. & Landa J. (2003): Mycorrhizal revival: case study from the Giant Mts., Czech Republic. – *Czech Mycology* 54(3-4): 193–203.
- Ferrenberg S., Reed S. C. & Belnap J. (2015): Climate change and physical disturbance cause similar community shifts in biological soil crusts. – *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)* 112(39): 12116–12121.
- Finger-Higgins R., Duniway M. C., Ficka S., Geiger E. L., Hoover D. L., Pfennigwerth A. A., Van Scoyoc M. W. & Belnap J. (2022): Decline in biological soil crust N-fixing

lichens linked to increasing temperature. – Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS) 119(14): e2120975119.

Finne E. A., Bjerke J. W., Erlandsson R., Tømmervik H., Stordal F. & Tallaksen L. M. (2023): Variation in albedo and other vegetation characteristics in non-forested northern ecosystems: the role of lichens and mosses. – Environmental Research Letters 18: 074038.

Francesconi L., Di Musciano M., Conti M., Di Nuzzo L., Grube M., Vallese C., Mayrhofer H., Martellos S., Nimis P. L., Nascimbene J. et al. (2025): Range shift and climatic refugia for alpine lichens under climate change. – Diversity and Distributions 31: e70079.

Fraser R. H., Lantz T. C., Olthof I., Kokelj S. V. & Sims R. A. (2014): Warming-induced shrub expansion and lichen decline in the Western Canadian Arctic. – Ecosystems 17: 1151–1168.

Frost G. V., Bhatt U. S., Macander M. J., Berner L. T., Walker D. A., Raynolds M. K., Magnússon R. Í., Bartsch A., Bjerke J. W., Epstein H. E. et al. (2025): The changing face of the Arctic: four decades of greening and implications for tundra ecosystems. – Frontiers in Environmental Science 13: 1525574.

Gauslaa Y. & Solhaug K. A. (2004): Photoinhibition in lichens depends on cortical properties and hydration. – The Lichenologist 36(2): 133–143.

Gjerde I., Blom H. H., Lindblom L., Sætersdal M. & Schei F. H. (2012): Community assembly in epiphytic lichens in early stages of colonization. – Ecology 93(4): 749–759.

Grube M., Cernava T., Soh J., Fuchs S., Lassek C., Wegner U., Becher D., Riedel K., Sensen C. W. & Berg G. (2015): Exploring functional contexts of symbiotic sustain in lichen-associated bacteria by comparative omics. – The ISME Journal 9: 412–424.

Guan C., Zhang P., Zhao C. & Li X. (2021): Effects of warming and rainfall pulses on soil respiration in a biological soil crust-dominated desert ecosystem. – Geoderma 381: 114683.

Halda J., Kocourková J., Březina S., Šťastná P. & Ševců A. (2010): Lišejníky v alpínském pásmu Krkonoš (inventarizační průzkum a vegetační monitoring v rámci mezinárodního projektu GLORIA). – *Opera Corcontica* 47: 165–186.

Hansen B. B., Isaksen K., Benestad R. E., Kohler J., Pedersen Å. Ø., Loe L. E., Coulson S. J., Larsen J. O. & Varpe Ø. (2014): Warmer and wetter winters: characteristics and implications of an extreme weather event in the High Arctic. – *Environmental Research Letters* 9: 114021.

He Z., Naganuma T., Sailonga Faluaburu M., Nakai R., Uchida M., Imura S. & Hahn M. W. (2024): Bacterial phylotypes associated with rock-dwelling Umbilicaria lichens in the Arctic/Subarctic regions of North America and Northern Europe. – *Polar Biology* 47: 1527–1541.

Heim R. J., Yurtaev A., Bucharova A., Heim W., Kutskir V., Knorr K.-H., Lampei C., Pechkin A., Schilling D., Sulkarnaev F. et al. (2022): Fire in lichen-rich subarctic tundra changes carbon and nitrogen cycling between ecosystem compartments but has minor effects on stocks. – *Biogeosciences* 19: 2729–2740.

Herrera Campos M. A., Parrinello C. & Bungartz F. (2020): *Mobergia calculiformis*. – The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T175709748A175710672.

Chytrý M., Kučera T., Kočí M., Grulich V. & Lustyk P. (eds.) (2010): Katalog biotopů České republiky (2. vydání). – Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.

IPCC (2021): Technical Summary. In: *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. – Cambridge University Press, Cambridge & New York: 33–144.

Dostupné z: <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/chapter/technical-summary/>

Jandt R., Meyers C. R. & Cole T. (2008): Slow recovery of lichen on burned caribou winter range in Alaska tundra: potential influences of climate warming and other disturbance factors. – Arctic, Antarctic, and Alpine Research 40: 89–95.

Jeník J. (2008): Anemo-orografické systémy v evropských pohořích. – *Geografické rozhledy* 18(2): 4–7.

Kopáček J. & Veselý J. (2005): *Sulfur and nitrogen emissions in the Czech Republic and Slovakia from 1850 till 2000.* – *Environmental Science & Technology* 39: 8775–8783.

Kukavskaya E. A., Zhila S. V. & Panov A. V. (2025): Estimating fuel characteristics in tundra ecosystems of Central Siberia, Russia. – *Journal of Innovative Solutions for Eco-Environmental Sustainability (Special Issue 1)*: 021.

Lange O. L., Belnap J. & Reichenberger H. (1998): Photosynthesis of the cyanobacterial soil crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. – *Functional Ecology* 12: 195–202.

Lange O. L., Green T. G. A. & Heber U. (2001): Hydration-dependent photosynthetic production of lichens: what do laboratory studies tell us about field performance? – *Journal of Experimental Botany* 52: 2033–2042.

Lendemer J. C. & Allen J. L. (2014): Lichen Biodiversity under Threat from Sea-Level Rise in the Atlantic Coastal Plain. – *BioScience* 64(10): 923–931.

Lett S. & Michelsen A. (2014): Seasonal variation in nitrogen fixation and effects of climate change in a subarctic heath. – *Plant and Soil* 379: 509–520.

Li X., Hui R., Tan H., Zhao Y., Liu R. & Song N. (2021): Biocrust research in China: Recent progress and application in land degradation control. – *Frontiers in Plant Science* 12: 757041.

Maes S. L., Dietrich J., Midolo G., Schwieger S., Kumm M., Vandvik V., Aerts R., Althuizen I. H. J., Biasi C., Björk R. G. et al. (2024): Environmental drivers of increased ecosystem respiration in a warming tundra. – *Nature* 629: 105–113.

Maestre F. T., Quero J. L., Gotelli N. J., Escudero A., Ochoa V., Delgado-Baquerizo M., García-Gómez M., Bowker M. A., Soliveres S., Escolar C. et al. (2012): Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. – *Science* 335: 214–218.

Maestre F. T., Escolar C., Ladrón de Guevara M., Quero J. L., Lázaro R., Delgado-Baquerizo M., Ochoa V., Berdugo M., Gozalo B. & Gallardo A. (2013): Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. – *Global Change Biology* 19(12): 3835–3847.

Malíček J. & Steinová J. (2025): Contribution to lichen biota of the Krkonoše Mts, the highest Czech mountain range. – *Herzogia* 38(2): 308–335.

Maliniemi T., Kiilunen P., Bråthen K. A., Kapfer J., Rosendal T. B., Grytnes J.-A., Saccone P. & Virtanen R. (2024): Long-term homogenization of vascular plant and lichen communities across Fennoscandian heath and tundra is linked to the expansion of an allelopathic dwarf shrub. – bioRxiv (preprint).

Mallen-Cooper M., Graae B. J. & Cornwell W. K. (2021): Lichens buffer tundra microclimate more than the expanding shrub Betula nana. – Annals of Botany 128: 407–418.

Mallen-Cooper M., Rodríguez-Caballero E., Eldridge D. J., Weber B., Büdel B., Höhne H. & Cornwell W. K. (2023): Towards an understanding of future range shifts in lichens and mosses. – *Journal of Biogeography* 50(2): 295–308.

McMullin R. T. & Dorin B. C. (2016): The Chic-Choc Mountains are the last southern refuge for arctic lichens in eastern North America. – *Botany (NRC Research Press)* 94(3): 183–194.

McMullin R. T., Allen J. & Lendemer J. (2019): *Sulcaria isidiifera*. – The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T70386122A70386125.

McMullin R. T., Stone D., Lendemer J. & Allen J. (2021): *Sulcaria spiralifera*. – The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T80703106A80703113.

Millanes A. M., Tuovinen Nogerius V., Freire-Rallo S., Diederich P., Perriñez J., Westberg M., Merinero S., Johannesson H. & Wedin M. (2025): Different patterns of frequency, lichen-specificity and thallus positioning between the yeast and filamentous phases of two lichen-inhabiting basidiomycetes. – *Environmental Microbiology* 27: e70203.

- Munzi S., Graça C., Martins D. & Máguas C. (2023): Differential response of two acidophytic lichens to increased reactive nitrogen availability. – *Biologia* 78: 2049–2057.
- Myers-Smith I. H., Forbes B. C., Wilmking M., Hallinger M., Lantz T., Blok D., Tape K. D., Macias-Fauria M., Sass-Klaassen U., Lévesque E. et al. (2011): Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. – *Environmental Research Letters* 6: 045509.
- Ndhlovu N. T., Khuzwayo T. N., Minibayeva F. V. & Beckett R. P. (2025): Subtropical lichens from the Afromontane can display rapid photosynthetic acclimation to simulated climate change. – *Photosynthetica* 63(1): 64–72.
- Nelsen M. P. & Lumbsch H. T. (2020): A data-driven evaluation of lichen climate change indicators in Central Europe. – *Biodiversity and Conservation* 29: 3959–3971.
- Ongaro S., Lione G. & Isocrono D. (2022): Composition and Conservation Value of Epiphytic Lichen Communities on European Ash in the Northwestern Alps: A First Assessment. – *Forests* 13(8): 1288.
- Pauli H., Gottfried M., Dullinger S., Abdaladze O., Akhalkatsi M., Alonso J. L. B. et al. (2012): Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. – Science 336: 353–355.*
- Phoenix G. K., Bjerke J. W., Björk R. G., Blok D., Bryn A., Callaghan T. V., Christiansen C. T., Cunliffe A. M., Davidson S. J., Epstein H. E. et al. (2025): Browning events in Arctic ecosystems: diverse causes with common consequences. – *PLOS Climate* 4(1): e0000570.
- Porada P., Ekici A. & Beer C. (2016): Effects of bryophyte and lichen cover on permafrost soil temperature at large scale. – *The Cryosphere* 10: 2291–2315.
- Pradhan S. P., Bista H., Lamsal B., Deshpande A. G., Jones M. R., Pandey B. P., Weerakoonh G., Baniyai C., B., Sharmac S. & Sutton M. A. (2026): Contrasting physicochemical responses of Himalayan lichens as indicators of nitrogen and heavy metal stress. – *Ecotoxicology and Environmental Safety* 310: 119795.

- Rai H., Kaur S., Nayaka S., Upreti D. K., Bajpai O. & Chatterjee S. (2025a): Range extension of a rare lichen species: evidence of climate change-linked warming in the Himalayas. – National Academy Science Letters (in press).
- Rai H., Khare R., Baniya C. B., Upreti D. K. & Gupta R. K. (2015): Elevational gradients of terricolous lichen species richness in the Western Himalaya. – Biodiversity and Conservation 24: 1155–1174.
- Rai H., Upreti D. K. & Gupta R. K. (2012): Diversity and distribution of terricolous lichens as indicator of habitat heterogeneity and grazing induced trampling in a temperate-alpine shrub and meadow. – Biodiversity and Conservation 21: 97–113.
- Reed S. C., Coe K. K., Sparks J. P., Housman D. C., Zelikova T. J., & Belnap J. (2012): Changes to dryland rainfall result in rapid moss mortality and altered soil fertility. – Nature Climate Change 2: 752–755.
- Reinhardt S., Aartsma P., Skøyen K. & Renssen H. (2022): Shrub encroachment interacts with environmental variation to reduce the albedo of alpine lichen heaths: an experimental study. – Nordic Journal of Botany 2022: e03314.*
- Rolshausen G., Hallmann U., Dal Grande F., Otte J., Knudsen K. & Schmitt I. (2020): Expanding the mutualistic niche: parallel symbiont turnover along climatic gradients. – Proceedings of the Royal Society B 287(1924): 20192311.
- Rousk K., Sorensen P. L. & Michelsen A. (2018): What drives biological nitrogen fixation in high arctic tundra: moisture or temperature?. – Ecosphere 9(2): e02117.
- Semelová V., Hejcman M., Pavlů V., Vacek S. & Podrázský V. (2008): The Grass Garden in the Giant Mts. (Czech Republic): Residual effect of long-term fertilization after 62 years. – Agriculture, Ecosystems & Environment 123(4): 337–342.
- Sparrius L. B., Duijsens M. J., Kollen D., Riksen M. J. P. M. & van Strien A. J. (2025): Nitrogen deposition increases spontaneous forest colonization and decline of lichen vegetation in inland drift sand areas in the Netherlands. – Applied Vegetation Science 28: e70029.
- Stanton D. E., Pringle A. & Horn H. (2023): Lichen ecophysiology in a changing climate. – American Journal of Botany 110(10): e16182.

- Stapper N. J. & John V. (2015): Monitoring climate change with lichens as bioindicators. – *Gefahrstoffe - Reinhaltung der Luft* 75(6): 203–210.
- Styburski J. & Skubała K. (2026): Insights into the effects of ecologically relevant concentrations of nitrate and ammonium on the physiological traits of two lichen species. – *Physiology and Molecular Biology of Plants* (in press).
- Špatenková I., Kocourková J., Váňa J., Halda J., Štursová H., Jankovská V., Šťastná P., Zemanová L., Andrlé J. & Kociánová M. (2013): Snowbeds and their vegetation. – In: Frei E. R. et al. (eds): *Faster, Higher, More? Past, Present and Future Dynamics of Alpine and Arctic Flora under Climate Change. Abstracts.* – Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Birmensdorf: 15.
- Talucci A. C., Loranty M. M. & Alexander H. D. (2022): Siberian taiga and tundra fire regimes from 2001–2020. – *Environmental Research Letters* 17: 025001.
- Weber L., Niittynen P. & Kantelinen A. (2026): Lichens in times of climate change – impacts and responses especially in boreal and polar ecosystems. – *MycoKeys* 128: 29–72.
- Wenzl M., Baumhoer C. A., Dietz A. J. & Kuenzer C. (2024): Vegetation Changes in the Arctic: A Review of Earth Observation Applications. – *Remote Sensing* 16: 4509.
- West N. J., Parrot D., Fayet C., Grube M., Tomasi S. & Suzuki M. T. (2018): *Marine cyanolichens from different littoral zones are associated with distinct bacterial communities.* – *PeerJ* 6: e5208.
- Wicaksono W. A., Cernava T., Grube M. & Berg G. (2020): *Assembly of bacterial genomes from metagenomes of three lichen species.* – *Microbiology Resource Announcements* 9: e00628-20.
- Worthy F. R., Schaefer D. A., Goldberg S. D., Wanasinghe D., Li H., Thiyagaraja V., Xu J. C., Wang L. S. & Wang X. Y. (2025): Simulated climate change impacts health, growth, photosynthesis, and reproduction in high-elevation epiphytic lichens. – *Ecosphere* 16(2): e70224.
- Xu M., Bačkor M., Goga M., Singh G., Biwersi M., Ísleifsdóttir D., Simon A., Moya P., Chiva S., Barreno E. et al. (2025): *Ecological roles of lichen specialized metabolites:*

*from inter-organismal allelopathy to intrathalline interaction with photobionts. –
Biological Reviews (in press).*