

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE



Diurnální změny fotosyntetické aktivity (fluorescence chlorofylu)
arktických půdních krust s dominancí sinic a řas ve výškovém gradientu

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Praha 2024

Diplomant: Bc. Alžběta Paterová
Vedoucí: prof. Ing. Josef Elster, CSc.
Konzultant: Mgr. Eva Hejduková, Ph.D.

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Alžběta Paterová

Aplikovaná ekologie

Název práce

Diurnální změny fotosyntetické aktivity (fluorescence chlorofylu) arktických půdních krust s dominancí sinic a řas ve výškovém gradientu

Název anglicky

Diurnal changes of photosynthetic activity (chlorophyll fluorescence) in Arctic soil crust cyanobacteria and microalgae in elevation gradient

Cíle práce

Ekofyziologická studie biologických půdních krust, kde jsou zastoupeny především sinice a řasy, je zaměřená na posouzení diurnálních a sezonních cyklů (léto 2022 a podzim 2023) fotosyntetické aktivity (fluorescence chlorofylu).

Cílem těchto měření fotosyntézy je získání dat a posouzení, ve kterých diurnálních časových úsecích je fotosyntetická aktivita nejvyšší, a v kterých naopak nejnižší. Diplomová práce bude vypracována za podpory projektu „Origin of resistance to desiccation and cryoinjuries in biological soil crust microalgae of High Arctic, 22-08680L, Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) and GAČR“.

Metodika

Terénní měření (FluorPen) fluorescence chlorofylu biologických půdních krust na třech experimentálních lokalitách ve výškovém gradientu v okolí města Longyearbyen na Svalbardu.

Diurnální a sezonní měření v terénních podmínkách: bude měřen maximální kvantový výtěžek (maximum quantum yield (FV/FM)) za použití přenosného FluorPenu (FP 100 fluorometer, Photon Systems Instruments, Czech Republic).

Doporučený rozsah práce

cca 40 normovaných stran bez příloh

Klíčová slova

fluorescence chlorofylu, biologické půdní krusty, cyanobakterie, řasy, Arktida

Doporučené zdroje informací

- Elster, J., Lukešová, A., Svoboda, J., Kopecký, J. & Kanda, H. 1999: Diversity and abundance of soil algae in the polar desert, Sverdrup Pass, central Ellesmere Island. – Polar Record 35 (194): 231-254.
- Kotas, P., Šantrůčková, H., Elster, J. and Kaštovská, E. 2018: Soil microbial biomass, activity and community composition along altitudinal gradients in the High Arctic (Billefjorden, Svalbard). Biogeosciences, 15, 1879-1894. doi.org/10.5194/bg-15-1879-2018.
- Kvíděrová, J., Souquieres C.-E., Elster, J. 2019: Ecophysiology of photosynthesis of the Vaucheria sp. mats in the Svalbard tidal flat. Polar Science, DOI: 10.1016/j.polar.2018.11.006
- Pushkareva E., Johansen J. R. and Elster J. 2016: Polar desert and semidesert soil crust ecosystem; a review of ecophysiological features of cyanobacteria and microalgae. Polar Biology, DOI: 10.1007/s00300-016-1902-5
- Pushkareva E., Kvíděrová, J., Šimek, M., Elster, J. 2017: Nitrogen fixation and diurnal changes of photosynthetic activity in Arctic soil crusts at different development state. European Journal of Soil Biology 79: 21-31.
- Tashyreva, D. & Elster, J. 2016: Annual cycles of two cyanobacterial mat communities in hydro-terrestrial habitats of the high Arctic. Microbial Ecology, 7:16 DOI 10.3389/fmcb.2016.00016.
-

Předběžný termín obhajoby

2023/24 LS – FŽP

Vedoucí práce

prof. Ing. Josef Elster, CSc.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 4. 3. 2024

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 5. 3. 2024

prof. RNDr. Michael Komárek, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 09. 03. 2024

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma *Diurnální změny fotosyntetické aktivity (fluorescence chlorofylu) arktických půdních krust s dominancí sinic a řas ve výškovém gradientu* vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila, a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědoma, že na moji diplomovou 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 vědoma, že odevzdáním diplomové 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 27. 3. 2024



.....
podpis autora práce

Poděkování

V první řadě bych chtěla poděkovat svému vedoucímu diplomové práce prof. Ing. Josefu Elsterovi, CSc. za jeho vřelou podporu při tvorbě této práce, dále za jeho věcné rady a připomínky. Také jsem vděčná, že mi umožnil, abych byla součástí výzkumného vědeckého týmu a mohla se podílet na terénní práci v Arktidě, která pro mne byla přínosnou a nezapomenutelnou zkušeností.

Dále bych chtěla poděkovat své konzultantce Mgr. Evě Hejdukové, Ph.D. za velmi milou a přínosnou spolupráci a za veškeré zkušenosti, které mi předávala po celou dobu výzkumu.

Děkuji také kolegům z Botanického ústavu AV ČR a Jihočeské univerzity, kteří se podíleli na logistice celého projektu včetně pobytu na Svalbardu a umožnili tak jeho hladký průběh.

Poděkování náleží i mé rodině a přátelům, kteří mě při psaní práce podporovali a s pochopením mi věnovali čas.

Abstrakt

Tato diplomová práce se zaměřuje na ekofyziologii biologických půdních krust (BSC) s převahou sinic a řas, posuzuje diurnální a sezónní cykly (léto 2022 a podzim 2023) fotosyntetické aktivity pomocí fluorescence chlorofylu na třech experimentálních lokalitách ve výškovém gradientu v okolí města Longyearbyen na Svalbardu.

Literární rešerše obsahuje prvotně podrobnou charakteristiku Arktidy v souvislostech globálního oteplování, která je nezbytná pro pochopení fungování arktických ekosystémů a jejich budoucího vývoje. V rámci této klimatické změny se Arktida za poslední dvě desetiletí oteplila o dvojnásobek celosvětového průměru a je očekáváno dodatečné oteplení až o 7 °C. Další část charakterizuje sinice, řasy a BSC, které musí v arktickém prostředí čelit extrémním podmínkám a limitujícím faktorům prostředí omezujících fotosyntézu, růst a reprodukci, jako jsou nízká a měnící se teplota, vysoká intenzita slunečního záření (včetně škodlivých účinků UV záření) během polárních dnů, dlouhá období tmy během polárních nocí, krátké vegetační období, nízká dostupnost živin, vysoká salinita a oxidační stres. Neustále jsou vystavovány cyklům mrazu a tání, výkyvům v sezónních a denních teplotách. Řasy a sinice si dokázaly vytvořit adaptační a aklimatizační strategie, které představují komplexní proces a velké množství synergických adaptací na tyto vzájemně se ovlivňující stresové podmínky arktického prostředí. Tyto strategie jsou popisovány v poslední části literární rešerše.

V této diplomové práci byl měřen maximální kvantový výtěžek (F_v/F_m) charakterizující celkový fyziologický stav BSC. Dále byly měřeny podmínky prostředí a dopočítána relativní rychlost přenosu elektronů (rETR) během fotosyntézy. Bylo zjištěno, že během léta BSC na svazích hory Breinosa dokázaly zůstat aktivní bez větších odchylek v měření S2 (průměr $F_v/F_m=0,55$) a S3 (průměr $F_v/F_m=0,58$). V údolí Bjørndalen (S1) byly pod vlivem stresu (průměr $F_v/F_m=0,35$), nejméně aktivní byly oba dva dny kolem 17:00 a nejvíce aktivní od 23:00 do 5:00. Při podzimním měření na S1 byly BSC vystaveny závažnému stresu (průměr $F_v/F_m=0,2$) s minimem $F_v/F_m=0,1$ v ranních hodinách a maximem $F_v/F_m=0,4$ ve 12:30. U obou měření docházelo k prudkému růstu rETR v dopoledních hodinách a k poklesu ve druhé části dne. Během léta byly zjištěny pozitivní korelace mezi PAR (fotosynteticky aktivním zářením) a rETR (signifikantní na S2 a S3) a negativní korelace mezi PAR a F_v/F_m (signifikantní na S3).

Klíčová slova: Arktida, biologické půdní krusty (BSC), sinice, řasy, fluorescence chlorofylu

Abstract

This master's thesis focusses on the ecophysiology of biological soil crusts (BSC) dominated by cyanobacteria and algae, assessing diurnal and seasonal cycles (summer 2022 and autumn 2023) of photosynthetic activity using chlorophyll fluorescence at three experimental sites in an altitudinal gradient around Longyearbyen, Svalbard.

The literature research provides an initial detailed characterisation of the Arctic in the context of global warming, which is essential for understanding the functioning of Arctic ecosystems and their future dynamics. The Arctic has warmed by twice the global average over the last two decades and additional warming of up to 7 °C is expected due to the climate change. Next section characterizes cyanobacteria, algae and BSC that have to cope with extreme conditions in the Arctic environment and limiting environmental factors that restrict photosynthesis, growth and reproduction, such as low and changing temperatures, high solar radiation intensity (including harmful effects of UV radiation) during polar days, long periods of darkness during polar nights, short growing seasons, low nutrient availability, high salinity and oxidative stress. They are constantly exposed to freeze-thaw cycles and fluctuations in seasonal and diurnal temperatures. Algae and cyanobacteria have been able to develop adaptation and acclimation strategies that represent a complex process and a large number of synergistic adaptations to these interacting stress conditions of the Arctic environment. These strategies are described in the last section of the literature research.

In this master's theses, a maximum quantum yield (F_v/F_m) characterising the overall physiological state of BSC was measured. In addition, the environmental variables were measured and the relative electron transport rate (rETR) during photosynthesis was calculated. It was found that during the summer, BSC on the slopes of the Breinosa mountain were able to remain active without significant deviations in the measurements of S2 (average $F_v/F_m=0,55$) and S3 (average $F_v/F_m=0,58$) measurements. In the Bjørndalen valley (S1), they were under stress (average $F_v/F_m=0,35$), being least active both days around 17:00 and most active from 23:00 to 5:00. In the autumn measurements in S1, BSCs were under severe stress (average $F_v/F_m=0,2$) with a minimum $F_v/F_m=0,1$ in the morning and a maximum $F_v/F_m=0,4$ at 12:30. For both measurements, there was a steep increase in rETR in the morning and a decrease in the second part of the day. During summer, positive correlations between PAR (photosynthetically active radiation) and rETR (significant at S2 and S3) were found and negative correlations between PAR and F_v/F_m (significant at S3).

Keywords: Arctic, biological soil crusts (BSC), cyanobacteria, algae, chlorophyll fluorescence

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Cíle práce	4
3	Literární rešerše.....	5
3.1	Arktida	5
3.1.1	Základní charakteristika	5
3.1.2	Změna klimatu	8
3.1.3	Atmosférická cirkulace	9
3.1.4	Termohalinní cirkulace	10
3.1.5	Arktický led.....	11
3.1.6	Sněhová pokrývka.....	12
3.1.7	Cyklus uhlíku	13
3.1.8	Trvale zmrzlá půda.....	13
3.1.9	Zelenění a hnědnutí tundry.....	14
3.2	Sinice a řasy	16
3.2.1	Prokaryotní sinice (cyanobakterie)	16
3.2.2	Eukaryotní řasy	18
3.3	Biologické půdní krusty	21
3.4	Stresové faktory polárního prostředí	26
3.5	Adaptace na extrémní podmínky	28
3.5.1	Adaptační strategie proti vysychání	28
3.5.2	Adaptační strategie proti mrznutí	30
3.5.3	Komplexní životní cykly	32
3.5.4	Vztahy s jinými organismy	33
4	Souostroví Svalbard a studijní území.....	34
4.1	Klimatické podmínky na Svalbardu.....	34
4.2	Charakteristika studijního území.....	36
5	Metodika	38
6	Výsledky	41
6.1	Maximální kvantový výtěžek (F_v/F_m)	41
6.2	Relativní rychlost přenosu elektronů (rETR).....	42
6.3	Podmínky prostředí	44
7	Diskuse.....	47
8	Závěr	50
9	Přehled literatury a použitých zdrojů	52

1 Úvod

V polárních oblastech došlo v posledních dvou desetiletích k oteplení o dvojnásobek celosvětového průměru (IPCC, 2022; Knutson et al., 2006; Miller et al., 2010b; Notz & Stroeve, 2016) a odhaduje se, že v příštích sto letech postihne Arktidu toto dodatečné oteplení v rozsahu 4 až 7 °C (ACIA, 2004). S globálním oteplováním se v Arktidě velmi rychle projevuje úbytek ledu a sněhu, o něco pomaleji dochází k tání permafrostu a změnám ve vegetaci (Miller et al., 2010a; Notz & Marotzke, 2012). Se změnou klimatu můžeme do budoucna očekávat více extrémů v teplotě, srážkách a obdobích sucha (Wang et al., 2017). Sněhová pokrývka je nejproměnlivějším prvkem kryosféry a její výskyt v Arktidě nadále klesá o 2–4 dny za desetiletí (AMAP, 2017). Od poloviny 20. století je v Arktidě patrný nárůst srážek a vlhkosti. Období od října 2021 do září 2022 bylo třetí nejvlhčí za posledních 72 let (IPCC, 2022), přičemž postupně dojde k přechodu od klimatu s převahou sněhových srážek ke klimatu s převahou dešťových srážek a zároveň vzroste počet silných srážek (Bintanja & Andry, 2017; Kusunoki et al., 2015; McCrystall et al., 2021).

Při tání permafrostu se uhlík uložený v půdě uvolňuje do atmosféry v podobě skleníkových plynů CO₂ a CH₄, což posiluje pozitivní zpětnou vazbu pro globální oteplování (Bowden, 2010; Gruber, 2012; Knoblauch et al., 2021; Schuur et al., 2008, 2015; Serreze et al., 2000; Treat et al., 2015; Zimov et al., 2006). Tundra se otepluje nejrychleji ze všech biotopů na Zemi (Bjorkman et al., 2018) a dochází k jejímu zelenění, které zahrnuje pronikání vegetace na místa, kde se původně nevyskytovala a s tím jsou spojené změny ve složení společenstev (Myers-Smith et al., 2011).

Jedním z nejdůležitějších biologických společenstev, které přispívají k zelenění arktické tundry v odledněných suchozemských oblastech, jsou BSC (biologické půdní krusty), které v různém poměru tvoří půdní částice, řasy, sinice, lišejníky, bakterie, mikroskopické houby a mechorosty (Belnap et al., 2003a; Evans & Johansen, 1999). Sinice a řasy jsou vždy na počátku rostlinné sukcese, avšak jejich ekologická role v polárních ekosystémech je doposud nedostatečně pochopena. BSC jsou ovlivněny mikroklimatem a půdními podmínkami, které se liší napříč gradientem nadmořské výšky od půd s vegetací po neúrodné pouštní půdy (Pushkareva & Elster, 2013). V arktickém prostředí se tato společenstva musí vyrovnávat s extrémními a limitujícími

faktory, které omezují fotosyntézu, růst a reprodukci, např. vysoká intenzita slunečního záření (včetně škodlivých účinků UV záření) během polárních dnů, dlouhá období tmy během polárních nocí, krátké vegetační období, nízká dostupnost živin, vysoká salinita a oxidační stres (Collins & Margesin, 2019; Pichrtová et al., 2020). Opakovaně jsou vystavovány cyklům mrazu a tání, a výkyvům v sezónních a denních teplotách (Láska et al., 2012; Tanghe et al., 2003). Během zimy jsou vysušené a zmrzlé, na jaře musí čelit přivalům tající vody a v létě delším obdobím sucha (Elster, 2002).

Proti vysychání si dokáží osvojit různé strategie. Osmotickému stresu se vyhýbají například změnou složení intracelulárních roztoků (Elster & Benson, 2004; Hawes et al., 1992) či vytvářením ochranných látek (Tanghe et al., 2003; Teoh et al., 2013). Proti škodlivým typům záření či přílišnému osvětlení si dokážou vytvářet pigmenty (Büdel et al., 1997; Joshua et al., 2005) nebo migrovat (Castenholz & Garcia-Pichel, 2013). Při teplotách pod bodem mrazu dokážou snižovat obsah vody uvnitř buňky (Barsanti & Gualtieri, 2014) a vytvářet si řadu proteinů, které je chrání před mrazem (Raymond 2011, Pushkareva 2023). Dále dokážou zvýšit koncentrace polynenasycených mastných kyselin k udržení tekutosti membrán (Teoh, 2013, Barsanti & Gualtieri, 2014) a formovat rohože a slizové shluky (Elster, 2002; Elster & Benson, 2004). Doposud však nebyly dostatečně pochopeny veškeré mechanismy vůči stresům, které sinice a řasy v BSC v extrémních podmínkách polárního prostředí používají. Pochopení adaptačních a aklimatizačních strategií těchto organismů je však zásadní pro hodnocení a předvídání jejich reakcí na změny prostředí, které jsou na základě řady vědeckých výzkumů nevyhnutelné.

V této diplomové práci bude měřena fluorescence chlorofylu, konkrétně maximální kvantový výtěžek (F_v/F_m) charakterizující celkový fyziologický stav organismů v biologických půdních krustách (BSC), který byl v Arktidě v těchto společenstvech doposud měřen pouze ve studiích Pushkareva et al. (2017) a Sehnal et al. (2015) během léta, přičemž podzimní měření dosud nikdo neuskutečnil. Diplomová práce přinese nové údaje o ekofyziologii BSC. Jejím cílem je posoudit, ve kterých diurnálních a sezónních obdobích je fotosyntetická aktivita vyšší, a v kterých naopak nižší.

Tato diplomová práce vznikla za podpory mezinárodního projektu *Origin of resistance to desiccation and cryoinjuries in biological soil crust microalgae of High Arctic*, 22-08680L, *Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) and GAČR*, probíhajícího v letech 2022–2025.

2 Cíle práce

Tato diplomová práce se věnuje ekofyziologické studii biologických půdních krust s převahou sinic a řas. Je zaměřená na posouzení diurnálních a sezónních cyklů (léto 2022 a podzim 2023) fotosyntetické aktivity (fluorescence chlorofylu) na třech experimentálních lokalitách ve výškovém gradientu v okolí města Longyearbyen na Svalbardu. Cílem těchto měření fotosyntézy je posoudit, ve kterých diurnálních a sezónních obdobích je fotosyntetická aktivita vyšší, a v kterých naopak nižší.

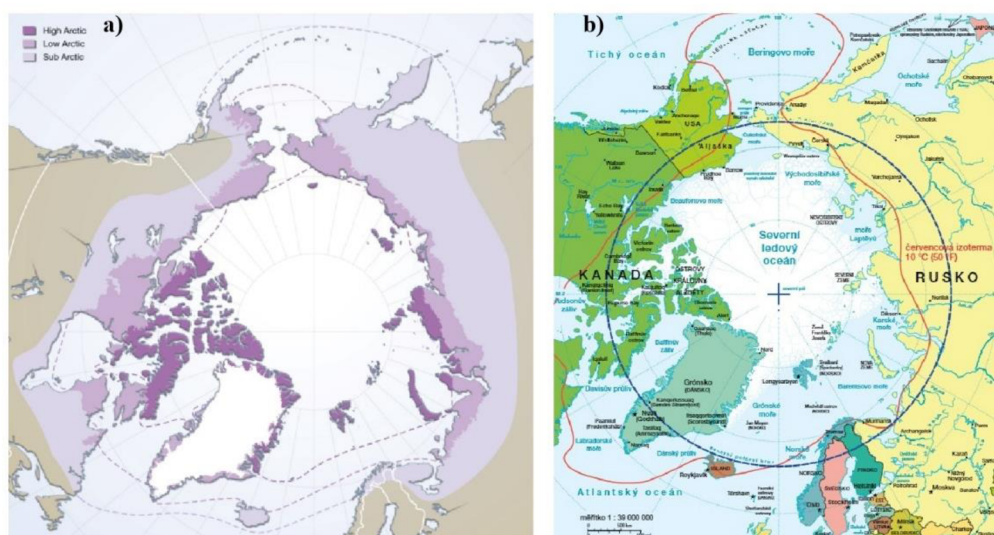
3 Literární rešerše

3.1 Arktida

3.1.1 Základní charakteristika

Arktida je zeměpisně definována jako oblast začínající severním polárním kruhem, ($66^{\circ}33'$ s. š.), která se rozkládá po severní pól (90° s. š.) a pokrývá 8% území světového povrchu (Glomsrød et al., 2021). Toto území zahrnuje Severní ledový oceán včetně okrajových moří a ostrovů, severní části Skandinávie, Grónska, Kanady, Aljašky a Ruska (Turner & Marshall, 2011).

Z ekologického hlediska Arktida začíná na horní hranici boreálního jehličnatého lesa, která je přibližně shodná s červencovou izotermou o 10°C , přičemž tato izoterma se střídavě nachází vně a uvnitř polárního kruhu (Obr. 1 b) (Hund, 2014; Svoboda, 2017). Nad touto horní hranicí lesa brání růstu stromů permafrost a nízké teploty, z hlediska vegetace se jedná o předěl mezi boreálním lesem a tundrou, která je tvořena zónou s křovinnou vegetací (Hund, 2014). V závislosti na těchto hranicích rozloha Arktidy zaujímá mezi 20–30 milionů km^2 . Nejsevernější polohy zahrnuje tzv. Vysoká Arktida, která postupně přechází jižně do Nízké Arktidy po Subarktidu pod polárním kruhem v jeho blízkosti (Obr. 1 a).



Obrázek 1. Geografické oblasti Arktidy (a) (GRID-Arendal, 2010), polární kruh (modře) a červencová izoterma (červeně) (b) (Svoboda, 2017).

V Arktidě žije kolem 10 milionů obyvatel, přičemž více než polovinu populace tvoří obyvatelé Ruské federace (Glomsrød et al., 2015; Schoolmeester, 2019). Larsen & Fondahl (2015) ve své *Zprávě o lidském rozvoji v Arktidě* uvádějí velikost populace 4 miliony obyvatel, což je způsobeno pružnou hranicí arktické oblasti. Arktické regiony tvoří 0,1% světové populace (Glomsrød et al., 2021), přičemž tato populace je etnicky velmi rozmanitá. Lidé začali Arktidu osídlovat na vrcholu poslední doby ledové, odhaduje se před 20 až 30 tisíc lety (ACIA, 2004). Nejvyšší podíl domorodých obyvatel (více než 60 %) je v Grónsku, kanadském Nunavatu a Nanaviku, v severním Quebecu; naopak nejmenší podíl je v Ruské federaci, konkrétně v Murmansku (méně než 1 %), Jamalo–něnetském autonomním okruhu a Tajmyru (1–15 %) (Larsen & Fondahl, 2015).

Arktida se postupně v rámci globálního světa stala více integrovanou a napříč regiony propojenou oblastí spolu se socioekonomickými trendy, jako jsou urbanizace a ekonomická integrace (Nielsen & Wall, 2013). Ekonomika Arktidy je z velké části postavena na těžbě nerostných surovin a rybolovu (ACIA, 2004; Glomsrød et al., 2021); odvětví jako cestovní ruch, řemeslná a umělecká výroba se staly potenciálem na úrovni arktických regionů a místních komunit (Nielsen & Wall, 2013). V roce 2012 arktické regiony tvořily 0,5 % světového HDP, k roku 2018 stoupl na 0,7 %, přičemž největší podíl na HDP tvoří Rusko (73 %), druhá je Aljaška s necelými 10 % (Glomsrød et al., 2021).

Sluneční záření

V polárních oblastech se střídají polární dny a polární noci, jejich počet závisí na zeměpisné šířce. Na hranici polárního kruhu je každý rok nejméně jeden den, kdy Slunce nezapadá (polární den) a jeden den, kdy je nepřetržitě pod obzorem (polární noc). S přibývajícím zeměpisnou šířkou se periody polárních dnů a nocí prodlužují do té míry, že na pólech nastává pouze jeden východ a jeden západ slunce ročně při jarní a podzimní rovnodennosti (Turner & Marshall, 2011). Sluneční záření je hlavním motorem a dodavatelem energie pro všechny světové ekosystémy, přičemž dlouhé období polárních nocí bez sluneční energie a naopak polárních dnů s vysokým příjmem sluneční energie způsobují na naší planetě unikátní sezónnost.

V Arktidě jsou uprostřed léta dny, kdy slunce svítí 24 hodin denně a je zde větší množství slunečního záření než v oblastech, které se nacházejí na rovníku¹. Malá úhlová výška Slunce uprostřed léta a nulová uprostřed zimy však způsobují, že celkové dopadající záření je o 43% nižší než na rovníku (Thomas et al., 2008; Turner & Marshall, 2011). Slunečního záření je v Arktidě nejvíce ve druhé polovině jara a první polovině léta (Thomas et al., 2008). Velká část slunečního záření dopadajícího na povrch se odráží zpět do atmosféry kvůli vysoké odrazivosti sněhového či ledového povrchu. Ukázkovým příkladem je Antarktická náhorní plošina, na které jsou v následku velkého odrazu slunečního záření zpět do atmosféry nejnižší teploty na Zemi (Turner & Marshall, 2011). Průměrné hodnoty odrazivosti povrchu neboli albeda jsou v Arktidě kolem 0,65, v Antarktidě 0,90 (Thomas et al., 2008).

Velká část slunečního záření se odráží zpět do atmosféry, pokud je oblačno (Thomas et al., 2008), např. při červencové jasné obloze může intenzita slunečního záření na Svalbardu dosáhnout 541 Wm^{-2} , při zatažené 271 Wm^{-2} (Láska et al., 2012). Hodnoty dopadajícího záření mohou v Arktidě dosahovat až $1500 \mu\text{mol fotonů m}^{-2} \text{ s}^{-2}$ v závislosti na povětrnostních podmínkách (Stibal et al., 2007). Podle mezinárodní komise pro osvětlování (CIE, 2020) je spektrální rozsah UV záření rozdělen do tří vlnových pásem: 315–400 nm UVA, 280–315 nm UVB a 100–280 nm UVC. Fotosynteticky aktivní záření (PAR) je část slunečního záření, které se pohybuje mezi 400–700 nm, jeho energii používají rostliny při fotosyntéze (Skálová, 2004).

Atmosféra dokáže filtrovat vlnové délky pod 286 nm zejména díky přítomnosti ozonu, který pohlcuje UV záření vlnové délky mezi 320–225 nm a umožňuje pronikání méně škodlivých délek (Thomas et al., 2008). Toto UV záření (nejsilnější je na jaře, nejznatelnější na pólech) je v důsledku úbytku stratosférického ozonu stále větším problémem. Úbytek ozonové vrstvy způsobují chemikálie (především CFC neboli freony), které ve stratosféře rozkládají molekuly ozonu. Jejich používání bylo zakázáno Montrealským protokolem, zůstávají však v atmosféře po další desetiletí (ACIA, 2004). V zimě roku 2011 došlo v Arktidě k rekordnímu 38 % úbytku ozonu o přibližně 160 DU (Arnone et al., 2012). Jarní úbytek stratosférického ozonu je doprovázen anomáliemi v povrchové teplotě a srážkách, přičemž zahrnutí ozonu

¹ Údaje o délce polárních dnů a nocí pro Svalbard a Longyearbyen jsou obsaženy v kapitole 4.1.

do atmosférických modelů může zlepšit předvídatelnost klimatu (Friedel et al., 2022). Arktické ekosystémy nejsou na vysoké UV záření adaptovány a může to pro ně mít dalekosáhlé důsledky (Phoenix & Lee, 2004).

3.1.2 Změna klimatu

Klimatické modely ukazují, že oblasti vysokých zeměpisných šířek se oteplují více než kterékoli jiné oblasti na Zemi. Současné globální oteplování se v následku antropogenní činnosti stalo jedním z aktuálních celosvětových problémů, ke kterému velkou částí přispívá uvolňování skleníkových plynů do ovzduší (AMAP, 2017). Od průmyslové revoluce došlo ke zvýšení CO₂ v atmosféře o 35 % a globální teplota stoupla o 0,6 °C (ACIA, 2004). Množství uhlíku v atmosféře stoupla od posledního glaciálního maxima z 360 Gt na 730 Gt (Zimov et al., 2006). Nejvíce jsou touto změnou zasaženy polární oblasti, kde v posledních dvou desetiletích došlo k oteplení o dvojnásobek celosvětového průměru (IPCC, 2022; Knutson et al., 2006; Miller et al., 2010b; Notz & Stroeve, 2016). Leden 2016 byl v Arktidě o 5 °C teplejší, než je průměr pro tuto oblast z let 1981–2010, což je o 2 °C více než předchozí rekord z roku 2008 (AMAP, 2017). Ve 20. století byla Arktida nejteplejší za posledních 400 let; před rokem 1800 docházelo spíše k regionálním oteplením (Overpeck et al., 1997).

Pro zmírnění klimatické změny je do budoucna klíčová mezinárodní spolupráce (Glomsrød et al., 2021; Post et al., 2019). Globální reakcí je Pařížská dohoda² uzavřená v rámci Rámcové úmluvy Organizace spojených národů, jejíž dlouhodobým cílem je udržení nárůstu globální teploty výrazně pod hranicí 2 °C a zároveň nepřekročení hranice 1,5 °C v porovnání s obdobím před průmyslovou revolucí. Při 2 °C nárůstu globální teploty se teplota v Arktidě zvýší o 3,2 až 6,6 °C (Kaplan & New, 2006). I kdyby došlo k okamžitému a drastickému snížení emisí skleníkových plynů a cíle Pařížské dohody by byly naplněny, nárůst teploty v Arktidě bude nadále pokračovat (ACIA, 2004; AMAP, 2017). Odhaduje se, že v příštích sto letech postihne Arktidu toto dodatečné oteplení v rozsahu 4 až 7 °C (ACIA, 2004), zmíněné snížení však stále

² V současnosti největší mezinárodní smlouva z o změně klimatu.

přispěje ke zmírnění klimatických změn a lepší možnost pro adaptaci ekosystémů na změny.

Pro polární oblasti je v rámci změny klimatu důležitým pojmem tzv. polární amplifikace. Jedná se o jev, při kterém v těchto oblastech dochází k výraznému, až několikanásobnému zvýšení teploty vzduchu ve srovnání s nižšími zeměpisnými šířkami a celosvětovým průměrem, přičemž tyto změny jsou patrné z paleoklimatologických záznamů, současných pozorování a modelových projekcí budoucího klimatu (IPCC, 2022; Miller et al., 2010a; Previdi et al., 2021; Rantanen et al., 2022). Přízemní teplota vzduchu byla od října 2019 do září 2020 druhým nejteplejším pozorovaným obdobím nad Arktidou za posledních sto let (Ballinger et al., 2020). Nárůst oteplení v Arktidě je z většiny příčinou zmenšení mořského ledového pokryvu (Screen & Simmonds, 2010). S úbytky zaledněné a sněhové plochy se totiž snižuje míra albeda. Sluneční záření, které dopadne na povrch, se neodráží zpět do atmosféry a namísto toho je pohlcováno povrchem (Glomsrød et al., 2021; Pithan & Mauritsen, 2014; Riihelä et al., 2013; Schoolmeester, 2019). Sněhová plocha má velmi vysokou odrazivost. Albedo u čerstvě napadaného sněhu je až 90 %, postupně klesá se stářím sněhu a jeho znečištěním (Turner & Marshall, 2011; Wang et al., 2020). Oceán bez ledu má albedo kolem 10 %, s narůstající tloušťkou ledu může dosáhnout odrazivosti až 80 % (Hall, 2004). Tundra má albedo mezi 10–25 % (Elster, 2023). Úbytek ledu a sněhu se projevuje velmi rychle, o něco pomaleji dochází k tání permafrostu a změnám ve vegetaci (Miller et al., 2010a).

3.1.3 Atmosférická cirkulace

Na rovník ročně dopadá zhruba pětinašobně více záření než na póly, což způsobuje velké teplotní rozdíly, které vyrovnává atmosférická a oceánská cirkulace přenosem tepla směrem k pólům. Atmosféra se na tepelném toku podílí 60 % a oceán zbylými 40 % (Turner & Marshall, 2011). Proměnlivost klimatu v atmosférické cirkulaci mezi arktickým a subtropickým Atlantikem určuje Severoatlantická oscilace (NAO). Tato proměnlivost způsobuje změny v přízemní teplotě vzduchu, větru, bouřkách a srážkách; ovlivňuje také výměnu oceánského tepla, proudění a salinitu (Hurrell et al., 2003; Hurrell & Deser, 2009; Mysak, 2001). Obvykle se určuje jako standardizovaný rozdíl tlaku vzduchu mezi azorskou tlakovou výší a islandskou

tlakovou níží. Nejznatelnější změny přináší v zimním období (Pinto & Raible, 2012; Serreze et al., 2000; Wanner et al., 1998). NAO je považována za regionální jev arktické oscilace (AO), která je patrná v oblasti severního Atlantiku a úzce s ní koreluje (Mysak, 2001; Rigor et al., 2002; Wallace, 2000).

Pozitivní fáze NAO (islandská tlaková níže a azorská tlaková výše) přináší silné a časté bouře, které přecházejí přes Atlantik na sever, což způsobuje teplejší a vlhčí zimy v Evropě a na východě USA, a suché a studené zimy v severní Kanadě a Grónsku. Negativní NAO (islandská tlaková výše a azorská tlaková níže) přináší vlhký vzduch do Středomoří a studený vzduch s chladným počasím a sněhem do severovýchodní Evropy a na východ USA (Marshall et al., 2001; Thomas et al., 2008).

3.1.4 Termohalinní cirkulace

V oceánu lze cirkulaci proudů rozdělit na poháněnou větrem, která se nachází ve svrchních stovkách metrů a na termohalinní, která se nachází pod touto vrstvou a je poháněna hustotou vody (Toggweiler & Key, 2003). Termohalinní cirkulaci lze definovat jako oceánský systém mořských proudů, kde dochází k redistribuci tepla oceánem a okolními moři z nízkých do vysokých zeměpisných šířek a k tlakovým rozdílům. Jedná se o cirkulaci hmoty, tepla a soli (Clark et al., 2002; Smedsrud et al., 2013; Stammer et al., 2002). Mořská voda se pohybuje na sever, zhušťuje se a klesá hluboko do oceánu, což pohání termohalinní cirkulaci. Při tvorbě mořského ledu je voda slanější a hustší na povrchu, protože z ledu je uvolňována sůl (ACIA, 2004; Rahmstorf, 2006).

Termohalinní cirkulace přenáší čtvrtinu celkového množství tepla v oceánsko-atmosférické cirkulaci, je také důležitá pro přenos CO₂ do hlubin oceánu. Zpomalení termohalinní cirkulace by představovalo rychlejší nárůst CO₂ v atmosféře a přispělo ke globálnímu oteplování; dále by také znemožnilo vertikální promíchávání sladké vody z ledovců a slané oceánské vody (ACIA, 2004; Toggweiler & Key, 2003; Turner & Marshall, 2011). Největší hustotu mají potápějící se vody v Barentsově moři (Toggweiler & Key, 2003). Golfský proud přenáší nejvíce teplé vody do vyšších zeměpisných šířek, ohřívá větry, zvyšuje vlhkost a přináší následné srážky a bouřky a významně ovlivňuje klima severní polokoule (Palter, 2015; Turner & Marshall, 2011). Vzhledem ke složitosti systému Země a následkům klimatických změn by se mohlo

dojít k neočekávaným změnám v termohalinní cirkulaci (ACIA, 2004), např. snížení hustoty povrchových oceánských vod ve vysokých zeměpisných šířkách v následku oteplení by znemožnilo tvorbu hlubokých vod (Rahmstorf, 2006).

3.1.5 Arktický led

Mořský led má zásadní vliv na klima a oceánografii Arktidy. Kromě toho, že odráží velkou část dopadajícího slunečního záření zpět do atmosféry, také zajišťuje tepelnou izolaci mezi atmosférou a oceánem, ovlivňuje oceánské proudění a poskytuje životní prostředí druhům vázaným na led (Ballinger et al., 2020; Serreze et al., 2009; Turner & Marshall, 2011). Nejvíce mořského ledu se tvoří na konci zimy, kdy pokrývá většinu Severního ledového oceánu včetně přilehlých moří ($15 \times 10^6 \text{ km}^2$), na konci léta klesne jeho množství zhruba na polovinu tohoto maxima (Notz & Marotzke, 2012). Předpokládaný úbytek hmotnostní bilance polárních ledovců mezi lety 2015 a 2100 se pohybuje kolem $16 \pm 7 \%$ (IPCC, 2022). K roku 2007 se oproti 80. letům množství mořského ledu snížilo o 42 %. V současnosti je mořské zalednění z většiny tvořeno mladým, dvou až tříletým ledem. Podíl starého sedmiletého ledu v roce 1988 tvořil 28 %, do roku 2008 klesnul na 5 % (Maslanik et al., 2007). Hlavní příčinou těchto změn jsou emise CO_2 , přičemž k největšímu úbytku ledu dochází v pozdním létě (na 1 t emisí CO_2 ubude 3 m^2 ledu) a nejmírnější je v zimě (na 1 t emisí CO_2 ubude 1 m^2 ledu). Zároveň je zde předpoklad, že Severní ledový oceán bude zcela bez ledu, pokud se od srpna do září bude uvolňovat $800 \pm 300 \text{ Gt}$ emisí CO_2 a od července do října $1400 \pm 300 \text{ Gt}$ emisí CO_2 (Stroeve & Notz, 2018). Tloušťka mořského ledu v Severním ledovém oceánu se v období 1975–2012 snížila o 65 % a průměrný počet dní s mořským ledem klesnul o 10–20 dní za desetiletí (AMAP, 2017). V zimě byl zaznamenán největší úbytek ledu v Barentsově moři (Onarheim & Årthun, 2017; Smedsrud et al., 2013).

Grónský ledovec dosahuje výšky přes 3 km a obsahuje přibližně $3 \times 10^6 \text{ km}^3$ ledu, který se na zvyšování hladiny moří podílí 70 % (Turner & Marshall, 2011). V letech 2011–2014 tvořil úbytek 375 Gt za rok. Pokud by se průměrná roční teplota v Grónsku zvýšila o více než $3 \text{ }^\circ\text{C}$, hladina oceánu by se zvýšila o sedm metrů (AMAP, 2017; Gregory et al., 2004). V porovnání s roky 1980–2000 se objem sladké vody v horní vrstvě Severního ledového oceánu zvýšil o $8\,000 \text{ km}^3$, tedy více než o 11 % (AMAP,

2017). Horní vrstva Severního ledového oceánu má v důsledku jarního tání a velkého přísunu vody z řek nízkou salinitu (Turner & Marshall, 2011).

V polárních mořských ekosystémech se kvůli oteplování a úbytku ledu objevují nepůvodní druhy a mění se ekosystémová biologická rozmanitost (IPCC, 2022). Úbytek mořského ledu bude mít drastický dopad pro živočichy, např. lední medvědy a tuleně. Na druhou stranu umožní potenciální rozvoj lodní dopravy a těžbu ropy na dně moře, což však povede k dalšímu znečišťování životního prostředí a dalšímu ohrožování mořských a pobřežních ekosystémů (ACIA, 2004; IPCC, 2022). Během let 1998–2012 se čistá primární produkce fytoplanktonu v Severním ledovém oceánu zvýšila o 30 % v důsledku úbytku mořského ledu (30 %) a delší vegetační sezóny (70 %) (Arrigo et al., 2008; Arrigo & van Dijken, 2015). Lewis et al. (2020) uvádějí nárůst primární produkce dokonce o 57 %. V mořských ekosystémech tak dochází k reorganizaci celých společenstev (Frainer et al., 2017; Kaartvedt & Titelman, 2018).

3.1.6 Sněhová pokrývka

Sněhová pokrývka je nejproměnlivějším prvkem kryosféry. V Arktidě se vyskytuje 8–10 měsíců v roce, přičemž její výskyt nadále klesá o 2–4 dny za desetiletí. Na základě historických analýz z Arktidy víme, že při oteplení o 1 °C na jaře odtaje 800 000 km² sněhu, na podzim 700 000–800 000 km² sněhu (AMAP, 2017; IPCC, 2022). Zkracování zimní sezóny se sněhovou pokrývkou působí změny v hydrologickém režimu, jako je dřívější odtok vod z řek do Severního ledového oceánu a pobřežních moří, méně sněhu a větší dešťové srážky během zimního období (Adam et al., 2009). Callaghan et al. (2011) dospěli ve své studii k výsledkům, že největší a nejrychlejší pokles vodní hodnoty sněhu a délky trvání sněhové pokrývky byl zaznamenán v přímořských oblastech Arktidy (Aljaška, severní Skandinávie a oblast tichomořského pobřeží Ruska). Do roku 2050 se předpokládá nárůst vodní hodnoty sněhu o 15 % a pokles délky trvání sněhové pokrývky o 10–20 %. Sníh je velmi důležitý pro vegetaci, kterou chrání před extrémně nízkými teplotami, teplotními výkyvy, vysycháním a herbivory (Niittynen & Luoto, 2018).

Od poloviny 20. století je v Arktidě patrný nárůst srážek a vlhkosti, období od října 2021 do září 2022 bylo třetí nejvlhčí za posledních 72 let (IPCC, 2022). Do budoucna se předpokládá další nárůst srážek a přechod od klimatu s převahou

sněhových srážek ke klimatu s převahou dešťových srážek, zároveň vzroste počet silných srážek (Bintanja & Andry, 2017; Kusunoki et al., 2015; McCrystall et al., 2021). Nárůst srážek ovlivňuje přenos atmosférické vlhkosti, povrchový výpar způsobený ústupem mořského ledu a fyzikální procesy přeměňující atmosférickou vlhkost na oblaka a srážky (Bintanja, 2018; Bintanja et al., 2020; Pithan & Jung, 2021).

3.1.7 Cyklus uhlíku

Největší zásobárnou uhlíku (CO_2) je oceán (40 000 Gt), následuje půda (1 500 Gt), atmosféra (730 Gt) a vegetace (650 Gt). Přibližně čtvrtina CO_2 uvolněného antropogenní činností je pohlcována oceánem, což způsobuje jeho okyselení (pokles pH). K rozpouštění CO_2 dochází za vzniku kyseliny uhličitě H_2CO_3 , která po disociaci způsobuje pokles pH a koncentraci aniontů CO_3^{2-} . To znemožňuje tvorbu biogenního uhličitanu vápenatého neboli aragonitu (CaCO_3) mořským organismům, jako jsou měkkýši, korály a plankton, kteří ho potřebují ke tvorbě svého skeletu (AMAP, 2017; Comeau et al., 2009; Gattuso et al., 1998; Jones et al., 2021; Orr et al., 2005; Riebesell et al., 2000). Nárůst toku CO_2 z atmosféry do Severního ledového oceánu se za posledních 30 let ztrojnásobil z 24 Tg za rok na 66 Tg za rok (Bates et al., 2006). Polární oblasti jsou k okyselení v rámci změny klimatu náchylnější, jelikož studená voda dokáže zadržet více CO_2 než teplá voda a sladká voda je náchylnější na změny v kyselosti než slaná voda (Schoolmeester, 2019). Arktida se vyznačuje vysokým obsahem půdní organické hmoty a nízkým obsahem rostlinné biomasy a uhlíku. Primární produkce je v arktických ekosystémech omezena nízkou dostupností živin. V následku pomalé dekompozice mohou být zásoby uhlíku a jiných prvků ve vlhkých částech tundry srovnatelné nebo větší než v mírném pásmu či subtropích (Callaghan et al., 2004).

3.1.8 Trvale zmrzlá půda

Permafrost je trvale zmrzlá půda, která zůstává na teplotě $0\text{ }^\circ\text{C}$ nebo pod ní v délce alespoň dvou po sobě nadcházejících let. Vyskytuje se na 17 % zemského povrchu a čtvrtině severní polokoule, v Arktidě pokrývá většinu území. Jeho součástí je sezónně zmrzlá aktivní vrstva o tloušťce $<1\text{ m}$, ve které se nachází aktivní půdní

organismy. Permafrost zabraňuje tavné vodě ve vsakování, v následku čehož dochází ke vzniku mokřadních ekosystémů (Elster, 2002; Elster & Benson, 2004; Turner & Marshall, 2011). Souvislý permafrost pokrývá kolem $7.6 \times 10^6 \text{ km}^2$ severní polokoule, jeho hranice odpovídá průměrné roční teplotě vzduchu $-8 \text{ }^\circ\text{C}$ (Thomas et al., 2008).

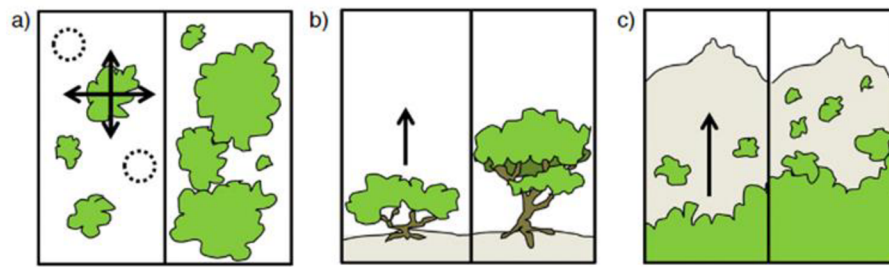
Tloušťka permafrostu se pohybuje od několika metrů až do cca 1,5 km (Turner & Marshall, 2011). Zvýšení teploty permafrostu závisí na klimatu, vegetaci, sněhové pokrývce, tloušťce organické vrstvy a obsahu půdního ledu. Při tání permafrostu se uhlík uložený v půdě uvolňuje do atmosféry v podobě skleníkových plynů CO_2 a CH_4 , což posiluje pozitivní zpětnou vazbu pro globální oteplování (Bowden, 2010; Gruber, 2012; Knoblauch et al., 2021; Schuur et al., 2008, 2015; Serreze et al., 2000; Treat et al., 2015; Zimov et al., 2006). V jaké formě se C uvolní do atmosféry záleží na půdní vlhkosti a teplotě. Oteplení a vysychání vede k vyššímu uvolňování CO_2 , vlhčí podmínky vedou k uvolňování CH_4 , který je při zadržování tepla v půdě 23krát silnější než CO_2 (ACIA, 2004; Lara et al., 2019; Natali et al., 2015; Treat et al., 2015).

Teplota permafrostu se v Arktidě během období 2007-2016 zvýšila na rekordně vysokou úroveň: $0,39 \pm 0,15 \text{ }^\circ\text{C}$ (IPCC, 2022). Teplejší permafrost je náchylnější na klimatické změny (Christiansen et al., 2010). Odhaduje se, že se z permafrostu do roku 2100 uvolní $120 \pm 85 \text{ Gt}$ uhlíku (Schaefer et al., 2014). Při tání permafrost ztrácí svou strukturu, mění se reliéf a vzniká tzv. termokras (Christiansen et al., 2010; Kokelj & Jorgenson, 2013; Zandt et al., 2020). Vzniklé útvary jsou odlišené v závislosti na klimatických a geomorfologických rozdílech a také v závislosti na hydrologickém režimu včetně struktury a obsahu ledu. Jejich velikost se pohybuje od 1 m^2 až po desítky hektarů (Jorgenson & Osterkamp, 2005).

3.1.9 Zelenění a hnědnutí tundry

Tundra se otepluje nejrychleji ze všech biotopů na Zemi (Bjorkman et al., 2018). Ve vysokých zeměpisných šířkách dochází při oteplování klimatu k tzv. zelenění tundry, které zahrnuje pronikání vegetace na místa, kde se původně nevyskytovala a s tím jsou spojené změny ve složení společenstev (Myers-Smith et al., 2011). BSC jsou vždy na počátku rostlinné sukcese a rozšiřují se i do velmi extrémních stanovišť arktických aridních oblastí. Umožňují kolonizaci vyšším rostlinám a následnou sukcesí keřové tundry (Pointing et al., 2015). Mezi faktory ovlivňující trendy zelenění

patří půdní pokryv, půdní vlhkost, povrchová voda, narušení povrchu půdy a dynamika tání sněhu (Elmendorf et al., 2012; Myers–Smith et al., 2011; Pattison et al., 2015).



Obrázek 2. Nárůst pokryvnosti (a), růstového potenciálu (b) a počtynosti keřů (c) (Myers–Smith et al., 2011).

Zvýšení pokryvnosti keřových druhů bylo pozorováno v mnoha oblastech Arktidy. Mezi rozšiřující se druhy patří např. vrba arktická (*Salix arctica*), břiza žláznatá (*Betula glandulosa*), olše zkadeřená (*Alnus crispa*) či jalovec položený (*Juniperus procumbens*) (Cronin et al., 2001; Forbes et al., 2010; Hill & Henry, 2011; Myers–Smith et al., 2011). Nárůst keřových druhů lze rozdělit do těchto kategorií: 1. zvýší se pokryvnost stávajících keřů (Obr. 2 a), 2. zvětší se jejich růstový potenciál (Obr. 2 b), 3. dostanou se za hranici původního areálu, kde dochází ke kolonizaci (Obr. 2 c) (Myers–Smith et al., 2011).

Hnědnutí tundry je naopak spojené se ztrátou fotosyntetické aktivity, biologickými interakcemi, nárůstem odumřelé biomasy či nepříznivými vegetačními podmínkami (Bjerke et al., 2014; Bokhorst et al., 2008). Klimatická změna může vést v tundře k častějším výskytům požáru (Bret–Harte et al., 2013) a ohrozit přežití společenstev, která musejí překračovat prahové hodnoty, jež pro ně mohou být smrtelné: rychlé tání, vystavení vysokým teplotám, následné ochlazení a ztráta izolační sněhové bariéry a vystavení nižším teplotám (Bokhorst et al., 2008). K poškození dochází např. u šichy černé (*Empetrum nigrum*), dryádky osmiplátečné (*Dryas octopetala*) či vřesu obecného (*Calluna vulgaris*) (Phoenix & Bjerke, 2016). Vrstvu tundrové vegetace zabraňují býložravci, kteří neumožňují rostlinám růst do výšky a pomáhají tak předcházet trendu zelenění (Post et al., 2019). V období 1982–2014 zelenění Arktidy kontinuálně vzrostlo o 20 %, hnědnutí o pouhých 2,5 % (Park et al., 2016).

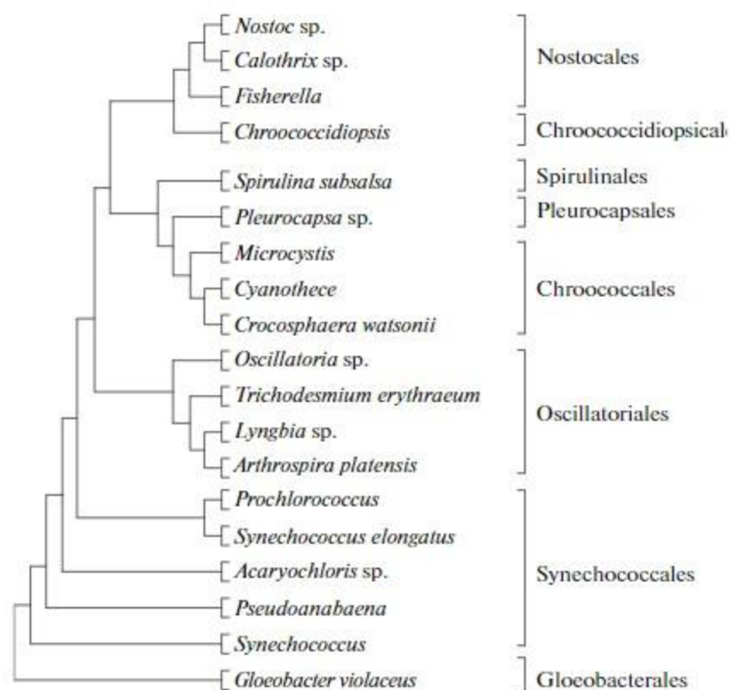
3.2 Sinice a řasy

Sinice a řasy jsou primárními producenty s oxyfototrofní fotosyntézou typickými pro arktické pouště, v nichž se dobře přizpůsobují extrémním a chladným přírodním podmínkám, které ve vysokých nadmořských výškách panují. Zároveň v těchto oblastech postrádají konkurenci a nejsou příliš konzumovány bezobratlými živočichy (Büdel et al., 2016; Elster, 2002; Elster & Benson, 2004; West, 1990). Sinice a řasy jsou v arktických podmínkách důležitým zdrojem potravy pro mnoho půdních bezobratlých živočichů, jako jsou hlístice (Nematoda), mnohonožky (Diplopoda), želvušky (Tardigrada), roztoči (Acari), žížaly a larvy hmyzu, v Arktidě převažují chvostoskokové (Collembola) (Nekrasová et al., 1976; Lukešová & Frouz, 2007). Habitaty, které sinice a řasy obývají, lze v polárních terestricko-periglaciálních oblastech (na základě vodního gradientu a stupně vývoje společenstva) rozdělit na lakustrinní (jezerní), hydro-terestrické (mokřady a podmáčené půdy) a terestrické habitaty. Lakustrinní habitaty jsou oproti dvěma dalšími uvedenými považovány za stabilní prostředí (Elster, 2002). V terestrických prostředích je voda v kapalně formě dostupná pouze po omezenou dobu, např. v podobě tajícího sněhu, deště nebo vodní páry. V hydro-terestrických prostředích se voda vyskytuje většinu léta a na rozdíl od lakustrinních ekosystémů v zimě zamrzá (Elster, 2002).

3.2.1 Prokaryotní sinice (cyanobakterie)

Sinice jsou nejstarší fotoautotrofní organismy na Zemi, jejich stáří je odhadováno na 3,5 miliard let (Schopf, 1970); někteří autoři jejich stáří odhadují o zhruba miliardu let později (Blank & Sánchez-Baracaldo, 2010). Historicky byly sinice řazeny k rostlinám a nazývány "Schizophyceae", "Cyanophyta", "Cyanophyceae" nebo „modrozelené řasy“. Když však bylo prokázáno, že se jedná o prokaryotní organismy, začal se používat název „Cyanobacteria“ (Vidal et al., 2021). Jsou jedinými prokaryoty s oxygenní fotosyntézou (Sánchez-Baracaldo et al., 2022; Shestakov & Karbysheva, 2017), kvůli čemuž byly na jedné straně přiřazovány fykology k eukaryotním řasám a na druhé straně byly bakteriology řazeny k bakteriím kvůli své prokaryotické povaze (Kaštovský, 2023; Oren, 2004; Palinska & Surosz, 2014). Během posledních 30 let došlo v taxonomickém systému sinic k výrazným úpravám, především na základě poznatků z elektronové mikroskopie a molekulárních

metod (Komárek et al., 2014). Komplexní taxonomická klasifikace podle Shestakova & Karbyshevy (2017) rozlišuje osm řádů, které zahrnují 300 rodů (Obr. 3).



Obrázek 3. Taxonomie a fylogenetické vztahy mezi sinicemi (Shestakov & Karbysheva, 2017).

Sinice jakožto prokaryotní organismy na rozdíl od eukaryotních řas nemají buněčné jádro ani buněčné organely (chloroplasty, mitochondrie a diktyozomy), postrádají také bičíky, které můžeme najít u jiných druhů bakterií nebo fytoplanktonu (Kalina & Váňa, 2010). Mají specializované buňky k fixaci dusíku (heterocyty) a k zajištění přezimování (akinetý). Některé sinice vytváří aerotopy, což jsou svazky válcovitých proteinových mikrostruktur, které tvoří plynové měchýřky a umožňují vznášení se ve vodě. Fotosyntetické pigmenty mají uloženy v tylakoidech a fykobilizomech (Vidal et al., 2021; Kalina & Váňa, 2010). Hlavním fotosyntetickým pigmentem je chlorofyl a, který může být doplněn karotenoidy, xantofyly nebo fykobiliproteiny, které obsahují doprovodné pigmenty fykoerytrin a fykocyanin (Dvořák et al., 2017). Sinice nemají pohlavní rozmnožování, rozmnožují pouze nepohlavně. U jednobuněčných typů se buňky dělí na dvě stejné, nebo probíhá dělení ve více vzájemně kolmých rovinách a vznikají kolonie. Mohou vytvářet tzv. beocytý a exocytý, které jsou morfologicky odlišené od mateřských buněk. U vláknitých sinic

je častým typem rozmnožování hormogonie, kdy se vlákna oddělují a dorůstají do původní velikosti (Kalina & Váňa, 2010). Sinice vykazují značnou morfologickou rozmanitost. Mohou být jednobuněčné (Chroococcales) nebo vláknité, které se dále dělí na jednoduché (Oscillatoriales), s heterocyty a pravým nebo nepravým větvením (Nostocales). Jednobuněčné mají kulovité buňky od velikosti 0,2 μm do více než 40 μm , u některých vláknitých forem průměr buňky dosahuje 100 μm (Vidal et al., 2021; Kalina & Váňa, 2010). Odhaduje se, že celková biomasa sinic na Zemi obsahuje 3×10^{14} g uhlíku a tisíc milionů metrických tun (10^{15} g) mokré biomasy (Garcia-Pichel et al., 2009).

Sinice se vyskytují v suchozemských, sladkovodních a mořských biotopech, dokážou přežít téměř ve všech prostředích (Rastogi et al., 2014). V polárních oblastech je můžeme najít v řekách, potocích, jezerech a v půdě, v mořských prostředí se nevyskytují často (Vincent, 2002), např. kvůli jejich pomalému růstu oproti řasám a spásání zooplanktonem (Vincent, 2000). Sinice nejsou nijak zvláště přizpůsobeny nízkým teplotám ve smyslu udržení si rychlého růstu v extrémních podmínkách, avšak dokáží si vytvořit širokou škálu mechanismů, které jim umožní přežítí. (Vincent, 2007). Běžně se vyskytují v symbiotických vztazích s rostlinami, houbami (lišejníky) a eukaryotickými řasami (Rastogi et al., 2014; Whitton & Potts, 2012), nejvýznamnější vztah představuje endosymbióza, díky které mohly vzniknout chloroplasty fotoautotrofních organismů a rostlin (Kalina & Váňa, 2010; McFadden, 1999). Sinice mohou být naopak ostatními organismy a rostlinami chráněny před nepříznivými podmínkami prostředí, např. přílišným ozářením (Adams, 2002).

3.2.2 Eukaryotní řasy

Řasy jsou eukaryotní organismy, které se vyskytují ve všech oceánech a mořích; ve vodním prostředí prodělávaly svůj dlouhý vývoj. Poměrně malý počet řas se přizpůsobil životu v terestrických a aerických ekosystémech (Andersen, 1992; Elster, 2002; Kalina & Váňa, 2010). Celkově se podílejí na 40 % fotosyntézy na Zemi (Andersen, 1992). Nejvíce řas se v půdě nachází na jejím povrchu, s přibývajícím hloubkou počet klesá; v hloubce 1 m jejich počet dosahuje přibližně 10 % velikosti populace na povrchu (Reissler, 2007). Suchozemské řasy napomáhají k přeměně hornin na půdu, k minimalizaci půdní eroze a také ke zvýšení retence vody a

dostupnosti živin pro rostliny rostoucí v okolí (Barsanti & Gualtieri, 2014). Vodní řasy se mohou vyskytovat v planktonní formě, většinou jako jednobuněčné organismy v prosvětleném prostředí vodních ploch. Bentické řasy žijí na dně vodních ploch a mohou se vyskytovat na kamenech (epilitické), v bahně (epipelické), v písku (epipsamické) na rostlinách (epifytické) nebo na živočiších (epizoické) (Barsanti & Gualtieri, 2014; Elster, 2002; Kirst & Wiencke, 1995).

Jejich fylogenetická rozmanitost je velká, odhaduje se, že mohou mít od 30 tisíc do 1 milionu druhů (Guiry, 2012). Existuje velké množství klasifikací na základě různých autorů. Na Obr. 4 můžeme vidět jednu z klasifikací dle F. E. Fritsche, který podle autorů Baweja & Sahoo (2015) navrhnul nejpřijatelnější a nejkompaktnější klasifikaci řas. Řasy na rozdíl od sinic obsahují jádro, vakuoly, mitochondrie, plastidy, endoplazmatické retikulum a Golgiho aparát. Disponují také velkým množstvím rozmanitých typů stélek (Kalina & Váňa, 2010). Vlákňité formy eukaryotických řas jsou dominující složkou hydro-terestrického prostředí (Elster, 2002). Pro polární ekosystémy Arktidy jsou důležitou součástí společenstva řas v BSC, která dokáží přežít extrémní podmínky v období tání a mrznutí, v sezónních a denních výkyvech a při nízkých teplotách (Pushkareva et al., 2016). Řasy se vyskytují v různých formách od pikoplanktonu o průměru 0,2–2,0 μm až po obří chaluhy dlouhými 60 m. Kromě symbiózy s houbami a lišejníky mohou žít uvnitř buněk korálů. Rozmnožují se pohlavně i nepohlavně: vegetativně dělením jedné buňky nebo fragmentací kolonie, nepohlavně tvorbou pohyblivých spor a pohlavně spojením gamet. Pohlavní způsob zahrnuje plazmogamii (spojení buněk), karyogamii (spojení jader), spojení chromozomů/genů a meiózu (Barsanti & Gualtieri, 2014; Kalina & Váňa, 2010).

V tajících sněhových polích můžeme najít tzv. sněžné řasy, které lze zařadit do společenstva organismů žijících ve sněhu označovaného jako kryoseston (Elster, 2002; Nedbalová & Lukavský, 2007). Tyto organismy se musí vyrovnávat s periodickými změnami skupenství sněhu a být připraveny k zahájení metabolické aktivity ihned při rozmrznutí svých buněk (Komárek & Nedbalová, 2007). Většina sněžných řas patří k zeleným řasám tříd Chlorophyceae, Trebouxiophyceae a Charophyceae, přičemž jejich zelenou barvu často přebíjí karotenoidy (Nedbalová & Lukavský, 2007). Nejznámějším karotenoidem je astaxanthin, který je chrání před nadměrným zářením a zvyšuje odolnost proti mrazu (Bidigare et al., 1993). Sníh mohou zbarvovat od zelené přes žlutou, oranžovou, červenou, hnědou či šedou v závislosti na druhu a

environmentálních podmínkách (Elster, 2002). Výjimečně se můžeme setkat i s modrou barvou sněhu, kterou zapříčiňují sinice (Nedbalová & Lukavský, 2007).

S. No.	Class	Orders
1.	Chlorophyceae	Nine
	(Green algae)	Volvocales, chlorococcales, ulotrichales, cladophorales Chaetophorales, oedogoniales, conjugales, siphonales, charales
2.	Xanthophyceae	Four
	(Yellow – green)	Heterochloridales, heterococcales Heterotrichales, heterosiphonales
3.	Chrysophyceae	Three
	(Orange algae)	Chrysomonadales, chrysophaerales Chrysotrichales
4.	Bacillariophyceae	Two
	(Diatoms/yellow or golden brown algae)	Centrales, pennales
5.	Cryptophyceae	Two
	(Nearly brown)	Cryptomonadales, cryptococcales
6.	Dinophyceae	Six
	(Dark yellow or brown)	Desmomonadales, thecatales Dinophysiales, dinoflagellata, dinococcales, dinotrichales
7.	Chloromonadineae	One
	(Bright green)	Chloromonadales
8.	Euglenophyceae	The class has been divided into three families:
		Euglenaceae, astasiaceae, peranemaceae
9.	Phaeophyceae	Nine
	(Brown algae)	Ectocarpales, tilopteridales, cutariales, sporochnales, desmarestiales, laminariales, sphacelariales, dictyotales, fucales
10.	Rhodophyceae	Seven
	(Red algae)	Bangiales, nemalionales, gelidiales, cryptonemiales Gigartinales, rhodymeniales, ceramiales
11.	Myxophyceae	Five
	(Cyanophyceae, blue green algae)	Chroococcales, chamaesiphonales, pleurocapsales nostocales, stigonemales

Obrázek 4. Klasifikace řas podle F. E. Fritsche do 11 tříd a řádů (Baweja & Sahoo, 2015).

3.3 Biologické půdní krusty

Jayne Belnap (2003a) rozlišuje půdní krusty na fyzikální (abiotické) a biologické (biotické). Abiotické půdní krusty jsou svou strukturou odlišené od půdního materiálu vyskytujícího se bezprostředně na povrchu. Vznikají z většiny dopadem dešťových kapek na nechráněný povrch půdy, dále tlakovými silami či evaporací. Biologické půdní krusty (BSC) jsou několikamilimetrové vrstvy na povrchu půdy, které v různém poměru tvoří půdní částice, řasy, sinice, lišejníky, bakterie, mikroskopické houby a mechrosty; v polárním prostředí jsou převládajícím typem vegetace (Belnap et. al., 2003a; Evans & Johansen, 1999). Aktivní vrstva, na jejímž povrchu se BSC nacházejí, je zásobárnou živin a mikrobiálních společenstev (Pushkareva et al., 2020). Pokrývají více než 35 % zemského povrchu a plní důležité ekologické funkce: zabraňují erozi, zajišťují hydrologický cyklus a koloběh živin (Warren & Eldrige, 2003; Bowker et al., 2008; Bu et al., 2014; Zhang et al., 2006). Vyskytují se v arktických, boreálních, mírných, i tropických oblastech na místech, kde je nízká či nulová pokryvnost vegetace. Mají nízké nároky na vlhkost a jako zdroj vody jsou schopny využívat drobné srážky, tající sníh, mlhu či rosu tam, kde nedostatečná vlhkost omezuje růst cévnatých rostlin (Belnap et. al., 2003a).

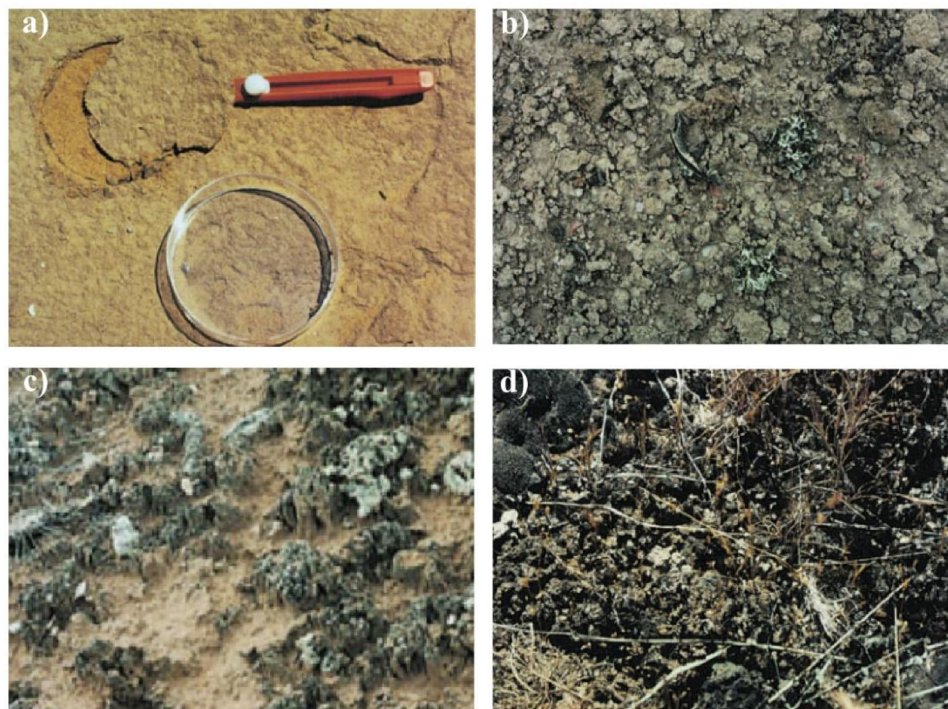
V polárních pouštích BSC podporují uchycení a růst cévnatých rostlin (Belnap et. al., 2003b), koexistují s bylinnou a křovinnou vegetací, a ač jsou charakteristické pro suché oblasti s řídkým výskytem cévnatých rostlin, vzájemně se s nimi ovlivňují. BSC s hrubým povrchem a vyšším obsahem lišejníků či mechů dokážou snadněji zachytit semena cévnatých rostlin a poskytnout příznivé podmínky pro přežití a růst semenáčků (Belnap, 1995; Harper & Marble, 1988). Cévnaté rostliny naopak půdním krustám mohou poskytnout přiměřené zastínění, avšak jejich spadlé listy mohou negativně ovlivňovat mikroprostředí BSC především tím, že změní vlastnosti a obsah živin v půdě a příliš omezí světlo (Cortina et al., 2010; Harper & Marble, 1988; Zhang et al., 2016).

Po ústupu ledovce začínají kolonizovat prostředí nejdříve větší vláknité sinice, následují menší vláknité sinice a zelené řasy (po 1–2 letech) spolu s dalšími mikrobiálními společenstvy, jako jsou archebakterie, heterotrofní bakterie a mikroskopické houby (Belnap et al., 2001; Elster, 2002; Elster, 2023). Po stabilizaci prostředí začínají kolonizovat lišejníky a mechy po 15–20 letech a cévnaté rostliny

po 25–30 letech, přičemž primární sukcese v arktické tundře trvá okolo 3000 let na pobřežních hřebenech a kolem 1000 let v morénách (Elster et al., 1999; Svoboda & Henry, 1987; Tishkov, 1986; Vincent, 2002). Mechy mohou v BSC převažovat v pozdějších sukcesních stádiích, nebo se v tomto společenstvu stát klimaxovými druhy (West, 1990). Sukcesní změny souvisejí především se stářím a chemickým složením půdy (Pessi et al., 2019). Vlhkost půdy nemá vliv na početnost lišejníků, avšak je důležitým faktorem pro početnost mechorostů (Ullmann & Büdel, 2003; Stewart et al., 2011). Vyšší půdní vlhkost koreluje s větším výskytem mechorostů v BSC a obsahem N₂ (Stewart et al., 2011).

BSC jsou typické pro oblasti Vysoké Arktidy. Největší výskyt je zaznamenán v arktické Kanadě, menší množství se jich vyskytuje v Grónsku, na Svalbardu, v Zemi Františka Josefa, v Rusku na souostroví Severnaja Zemlja, poloostrově Tajmyr Peninsula a na Novosibiřských ostrovech (Pushkareva et al., 2016; Williams et al., 2017a). Pro BSC jsou charakteristické tzv. hnědé půdy, které obsahují půdu chudou na živiny a tundrové půdy s větším podílem organické hmoty s lišejníky, mechorosty a cévnatými rostlinami (Bliss et al., 1984; Elster & Devetter, 2023). Mohou se však vyskytovat na různých typech půd s vysokým či nízkým obsahem živin a půdních solí. Zelené řasy prosperují v kyselejších půdách s vyššími srážkami, sinice v zásaditějších půdách s vyšším obsahem soli a nižšími srážkami (Belnap et al., 2003a).

Druhové složení BSC není doposud dostatečně prozkoumáno tak, aby mohly být botanicky kategorizovány. Jayne Belnap (2003a) navrhuje dělení do 4 kategorií dle morfologie jejich povrchu a potenciální evapotranspirace: hladké (smooth) s řasami a sinicemi (Obr. 5 a), drsné (rugorose) s převahou lišejníků a mechů (Obr. 5 b), zpeřené (pinnacled) s dominancí lišejníků a mechů (Obr. 5 c) a zvlněné (rolling) s dominancí sinic, lokálně výskytem mechů a lišejníků (obr. 5 d). Potenciální evapotranspirace je nejvyšší u (a) a postupně se snižuje k (d). V prvních dvou případech půda nikdy nezamrzá (a-b), u dalších dvou dochází opakovaně k zamrzáni (c-d). Měkké a stabilní půdy s jemnou strukturou jsou náchylnější k tvorbě krust než drsné, mrazem zvětralé krusty se sypkým substrátem (Elster et al., 1999).



Obrázek 5. Typy BSC na základě vnější morfologie a potenciální evapotranspirace (Belnap et. al., 2003).

Společenstva BSC jsou schopna fixace dusíku a uhlíku z atmosféry (Elbert et al., 2009; Evans & Johansen, 1999). Dusík (N) je často limitujícím faktorem pro produktivitu ekosystémů (Yergeau et al., 2007). V atmosféře se dusík vyskytuje ve formě N_2 a aby mohl být využit cévnatými rostlinami, musí být nejprve fixován na amoniakální formu (NH_4). Fixace probíhá sinicemi (nebo lišejníky se sinicemi jako fotobiontem) za pomoci enzymového komplexu nitrogenáza (Stal, 2012), přičemž zelené řasy a mechy nejsou této fixace schopny. Nejčastěji se odehrává v heterocytech sinic, což jsou specializované tlustostěnné buňky se zvýšenou respirací a bez fotosystému II (PSII) produkujícího kyslík (Belnap, 2003b; Paerl, 1990). Předpokládá se, že během evoluce sinic fixace dusíku předcházela oxygenní fotosyntéze (Vincent, 2007).

Fixace dusíku je pro společenstva polárních pouští jediným významným zdrojem celkového dusíku. Půdy bez BSC obsahují 0,04 % N a s BSC 0,09 % N (Gold & Bliss, 1995). Dusík se do prostředí dostává biologickou fixací a nitrifikací, opakem je denitrifikace, při které prostředí opouští a může vytvořit skleníkový plyn oxid dusný (N_2O) (Ramond et al., 2022). Odhadovaná míra fixace dusíku BSC krustami (45 Tg za rok) představuje okolo 40 % celosvětového odhadu biologické fixace dusíku

(107 Tg za rok) (Elbert et al., 2009). Většina půdních sinic je schopna fixovat N při teplotách od $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ do $30\text{ }^{\circ}\text{C}$. Vysoká salinita půdy a nízké pH mohou snižovat rychlost fixace. Sinice jsou schopné dusík fixovat i za tmy, pokud mají dostatečné zásoby uhlíku (Belnap, 2003b).

Organismy v BSC jsou poikilohydrické, střídavě vysychají a přijímají vodu, přičemž jejich fotosyntéza a respirace je omezena na krátká období hydratace. Voda je důležitým ekologickým parametrem ovlivňujícím početnost, diverzitu a fotosyntetickou výkonnost BSC (Pushkareva & Elster, 2013). Jakmile mají BSC alespoň trochu vlhkosti k dispozici, použijí ji k fotosyntetickému získávání uhlíku (Lange, 2003; Raggio et al., 2017; Schlensoeg et al., 2013). Optimální teplota pro fotosyntézu je mezi $10\text{--}28\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Lange, 2003). BSC jsou na rozdíl od vyšších rostlin vyschlé a většinu dne neaktivní, takže intenzita fotosyntetické aktivity a doba, po kterou je CO_2 fixován, jsou značně omezeny (Lange et al., 1994). Globální roční čistý příjem uhlíku BSC krustami je $3,6\text{ Pg}$ za rok, což odpovídá okolo 6% odhadovaného globálního čistého příjmu uhlíku suchozemskou vegetací (čistá primární produkce je 60 Pg za rok) (Elbert et al., 2009). Ve studii autorů Pushkareva et al. (2015) se celkový obsah uhlíku ukázal nejnižší u slabě vyvinutých BSC s převahou vláknitých sinic, postupně se zvyšoval a nejvyšší obsah uhlíku dosáhnul v dobře vyvinutých BSC s převahou lišejníků (kde byla také největší bohatost sinic).

BSC mají kohezní vlastnosti především díky sinicím rodu *Microcoleus* a jejich slizovým pochvám, které agregují částice půdy (Belnap et al., 2003a). Další sinice v BSC mohou tvořit skupiny *Synechococcales* (*Leptolyngbya* sp.), *Oscillatoriales* (*Phormidium* sp., *Microcoleus* sp.), *Nostocales* či *Pseudanabaenales* (Belnap et al. 2003a; Pushkareva et al., 2018, 2022). Eukaryotické řasy jsou v BSC zastoupeny především kokálními druhy zelených řas *Chlorophyceae* ze skupin *Chlorococcum*, *Macrochloris* a *Stichococcus*, dále se v nich vyskytují např. *Chromophyta* (hnědé řasy), *Euglenophyta* (krásnoočka), *Diatomophyceae* (rozsivky) a *Xanthophyceae* (Belnap et al., 2003a; Johansen, 1993; Pushkareva et al., 2022).

BSC na Islandu a v Ny-Ålesundu na Svalbardu mají rozdílná společenstva, avšak stejnou biologickou rozmanitost. Nejmenší biologická rozmanitost se ukázala na jihu Svalbardu (Pushkareva et al., 2022). V BSC na Islandu byla zjištěna genetická příbuznost sinic se sinicemi na Svalbardu, což naznačuje, že migrující ptáci jako rybák

polární (*Sterna paradisea*), působí jako vektor přenosu sinic mezi Islandem a Svalbardem. Taxonomická diverzita mikroorganismů v BSC se s přibývajícím nadmořskou výškou zvyšuje (Pushkareva et al., 2021), stejně jako jejich abundance (Pushkareva & Elster, 2013). Vliv na jejich biodiverzitu nadmořská výška nemá (Pushkareva & Elster, 2013).

Výzkumy ukazují, že globální změna klimatu může v budoucnu společenstva BSC zásadně ovlivnit. Zvýšení teploty bude mít negativní dopad na jejich druhovou bohatost, diverzitu (Escolar et al., 2012) a produktivitu (Yoshitake et al., 2010). Nedostatek dešťových srážek může mít negativní dopad především na mechy, přičemž jejich úbytek sníží zachycování rosy a zvýší infiltraci a evaporaci v BSC (Li et al., 2018). Na druhou stranu jejich přílišné zavodnění, např. v podobě četných letních dešťů, jim způsobí rychlý úhyn a přinese nárůst pokryvnosti sinic (Ferrenberg et al., 2015; Zelikova et al., 2012). Pokryvnost lišejníků se během tříletého experimentu při nárůstu teploty o 2,4 °C a 30% poklesem srážek snížila o třetinu (Escolar et al., 2012). Nárůst srážek v kombinaci s oteplením může změnit složení bakteriálního společenstva a snížit početnost sinic (Steven et al., 2015). Výsledky studie (Ferrenberg et al., 2015) naznačují, že klimatická změna by mohla společenstvům v BSC způsobit škody stejně závažného rozsahu, jako jejich mechanické narušování, např. spásáním, sešlapem či technikou.

3.4 Stresové faktory polárního prostředí

Společenstva BSC se musí vyrovnávat s extrémními a limitujícími faktory, které omezují fotosyntézu, růst a reprodukci. Krátká léta a nízký přísun tepelné a světelné energie jsou pro polární ekosystémy charakteristické a mají zásadní vliv na organismy. Organismy v těchto ekosystémech čelí mnoha stresům, jako jsou vysoká intenzita slunečního záření (včetně škodlivých účinků UV záření) během polárních dnů, dlouhá období tmy během polárních nocí, krátké vegetační období, nízká dostupnost živin, vysoká salinita a oxidační stres (Collins & Margesin, 2019; Pichrtová et al., 2020). Půdní substrát je v těchto oblastech chudý na organické látky, pokud není nasycen vodou. Chlad a sucho zpomaluje chemické procesy a rychlost biologické aktivity, nasycení vodou vede k poklesu obsahu solí a k akumulaci organické hmoty (Elster & Benson, 2004).

Na jaře jsou půdy polárních pouští vystavovány velkému přívalu tající vody a v létě delším obdobím sucha (Elster, 2002). BSC musí čelit zaplavení a vysychání, vysokému mrazu a tání a výkyvům v sezónních a denních teplotách (Láska et al., 2012; Tanghe et al., 2003). Arktické ekosystémy často zažívají extrémní proměnlivost klimatu a dalších podmínek na různých časových škálách: mezi roky, ročními obdobími a dny (Jónsdóttir, 2005). Během zimy jsou řasy vysušené a zmrzlé, dokud nedojde k tání, přičemž vyhladovění a nedostatek živin je spojeno s otužováním, které zvyšuje jejich odolnost vůči stresům (Tashyreva & Elster, 2016). Řasy jsou velmi odolné vůči suchu a po rehydrataci se rychle navracejí do původního stavu, přičemž jednotlivé druhy mají rozdílné životní strategie (Elster & Benson, 2004; Pushkareva et al., 2016).

Mráz způsobuje osmotický stres, dehydrataci a kryoporanění, může vést k prasknutí buněk a způsobit jejich smrt (Collins & Margesin, 2019). Řasy a sinice patří díky své odolnosti vůči nízkým teplotám a mrazu mezi psychrofilní nebo psychrotrofní organismy (Elster & Benson, 2004). Psychrofilní organismy mají teplotní optimum do 15 °C, maximální teplotu kolem 20 °C, mohou růst i v teplotách <0 °C (Morita, 1975). S klesající teplotou klesá podíl aktivních molekul a snižuje se rychlost chemické přeměny (Thomas et al., 2008). Vyšší teplotní optimum (nad 15 °C) mají psychrotolerantní organismy, které mají horní teplotní hranici okolo 40 °C. Některé mikroorganismy jsou schopné metabolizovat při -20 °C a přežít teploty až

-40 °C, přičemž při této teplotě ustávají všechny metabolické procesy v buňce (Thomas et al., 2008). Teplotní optimum pro většinu sinic je o několik stupňů vyšší než pro většinu řas (Castenholz, 2015). Řasy také dosahují větší fotosyntézy než sinice, avšak sinice narozdíl od řas dokáží lépe přežít cykly tání a mrznutí a s tím spojené vysychání (Davey, 1989; Šabacká & Elster, 2006).

Řasy skupiny Klebsormidium jsou velmi tolerantní vůči stresu ve vegetativním stavu: při -4 °C nebyl zaznamenán žádný vliv na jejich přežití, přičemž ani zmrazení na -40 °C nebylo pro většinu kmenů fatální (Elster et al., 2008). Teplota -4 °C nezpůsobila signifikantní poškození ani u ostatních druhů zelených řas ze skupin Chlorella, Chlorosarcina, Pseudococcomyxa. Životaschopnost zelených řas však byla po vystavení působení mrazu obvykle nižší než u testovaných druhů sinic. Sinice byly mnohem odolnější, téměř bez újmy dokázaly přežít okamžité zmrazení o teplotě kapalného dusíku, tj. -196 °C (Šabacká & Elster, 2006). Díky této vysoké odolnosti vůči mrazu se zde nabízí možnost, že by mohly být schopné mimozemského života na kryogenních vesmírných tělesech (Vishnivetskaya et al., 2003).

Dalším limitujícím faktorem polárního prostředí je expozice organismů slunečnímu záření (viz kapitola 3.1.1). Zejména krátkovlnné UV-B záření může být letální pro živé organismy, protože DNA absorbuje vlnovou délku do 260 nm. Kratší vlnové délky mohou narušit strukturu DNA, zapříčinit mutace a poškodit další složky buněk jako jsou bílkoviny a fotosyntetické pigmenty (Pattanaik et al., 2007; Thomas et al., 2008). Při vysokém ozáření může rychlost fotosyntézy klesnout a dochází k fotoinhibici v následku absorpce světelné energie, která přesahuje kapacitu chemických reakcí fotosyntézy (Thomas et al., 2008).

Polární organismy se dokáží přizpůsobit a přežít i v nejvíce nehostinných koutech naší planety. Pod zhruba čtyřkilometrovým ledovým příkrovem subglaciálního jezera Vostok mohou se objevovat životaschopná mikrobiální společenstva, která dokážou přežít v trvalé tmě a chladných podmínkách (Elster & Benson, 2004; Karl et al., 1999; Vincent, 1999). V permafrostu dokážou zůstat životaschopné řasy a sinice, i zde si umějí zachovat své morfologické vlastnosti a fotosyntetický aparát. V ablačních částech ledovců se z tajících vod vytváří kryokonity (díry na jejichž dně se nachází minerální sediment, který je osídlen mikrobiálním společenstvem), které se v létě plní vodou a v zimě zamrzají, přičemž se v nich tvoří

společenstva se sinicemi a řasami (Elster & Benson, 2004; Mueller et al., 2001). Dalším příkladem extrémního prostředí, které řasy obývají, jsou sněžová pole (Ling, 1996; Müller et al., 1998; Nedbalová & Lukavský, 2007).

3.5 Adaptace na extrémní podmínky

Pochopení adaptačních a aklimatizačních strategií polárních organismů je zásadní pro hodnocení a předvídání jejich reakcí na změny prostředí. Sinice a řasy si na podmínky arktického klimatu dokázaly vyvinout řadu strategií. Mezi hlavní strategie patří: vyhýbání se (avoidance), ochrana (protection) a vytváření vztahů s jinými organismy, přičemž volba strategie závisí na dostupnosti a skupenství vody (Elster & Benson, 2004). Načasování, doba trvání nepříznivých podmínek a intenzita stresu ovlivňují rozsah poškození buněk (Elster & Benson, 2004). Vysychání a mrznutí jsou dvě obecné skupiny stresů, na které se musejí sinice a řasy v polárním prostředí adaptovat (Kvíděrová et al., 2011; Pichrtová et al., 2016; Pichrtová et al., 2014a; Pichrtová et al., 2014b; Rippin et al., 2017; Šabacká & Elster, 2006; Tashyreva & Elster, 2015). Tyto adaptace představují komplexní proces, který zahrnuje více buněčných procesů (Zhang et al., 2019). Aby sinice a řasy dokázaly v polárním prostředí přežít, musí být schopny vytvářet množství synergických adaptací na vzájemně se ovlivňující stresové podmínky prostředí (Collins & Margesin, 2019). V této kapitole se z tohoto důvodu navzdory kategorizaci adaptační strategie vzájemně prolínají.

3.5.1 Adaptační strategie proti vysychání

Osmotický stres zapříčiňuje zvýšení koncentrace solí nebo nedostatek vody. Během zamrznání může kapalná voda kolem buňky dosáhnout vysoké salinity a buňka může být poškozena. Tvorba ledových krystalků buňku mechanicky narušuje a extracelulární mráz zvyšuje intracelulární koncentraci rozpuštěných látek vedoucí k osmotickému stresu (Pichrtová et al., 2020). Řasy a sinice v polárních prostředích si dokážou vytvořit strategie, aby se tomuto stresu vyhnuly (Vincent, 2007). Jsou schopny měnit složení intracelulárních roztoků (především cukry, cukerné alkoholy a fosfáty) v širokém spektru podmínek prostředí na obranu proti mrznutí a vysychání

(Elster & Benson, 2004; Hawes et al., 1992). U řas skupiny *Zygnema* byly zkoumány populace s ohledem na produkci specializovaných buněk vůči vysychání (Pichrtová et al., 2014b) a ukázalo se, že vysušené krusty byly díky aklimatizaci na sucho otužené a daleko odolnější vůči osmotickému stresu, než populace žijící v mokřem prostředí.

Mezi ochranné látky proti vysychání a mrazu patří buněčné kompatibilní látky, tzv. osmoprotektanty (např. cukry, polyoly, aminokyseliny a jejich deriváty), které kromě aklimatizace na slanost slouží také jako molekuly ochrany proti mrazu a přispívají k vysoké aktivitě enzymů u psychrofilních organismů; chrání proteiny a další makromolekuly před stresem (Tanghe et al., 2003; Teoh et al., 2013). Dalšími kryoprotektivními látkami jsou LEA proteiny (Late embryogenesis abundant proteins), které působí jako antioxidanty a stabilizátory membrán a proteinů během vodního stresu (Tunnacliffe & Wise, 2007). Dokáží si také vytvořit velké množství proteinů EPL (extracelulární polymerní látky), které zpomalují proudění kapalné vody při zamrznání a tání a vytěsňují tvorbu ledových krystalků pryč z buňky (de Los Ríos et al., 2004; Tamaru et al., 2005). EPL chrání buňku před okolním prostředím, jejich hlavními složkami jsou glykany, UVA/B-absorbující pigmenty a vodní stresové proteiny (WspA) (Pattanaik et al., 2007). EPL mají mnoho dalších funkcí, např. odstraňují reaktivní formy kyslíku (ROS) nebo chrání extracelulární proteiny (Collins & Margesin, 2019).

UV-B záření může sinicím a řasám poškodit DNA buněk, narušit fyziologické a chemické procesy v buňkách či poničit proteiny a nukleové kyseliny (Rastogi et al., 2014; Wu et al., 2005). Organismy v BCS si dokáží vyvinout strategie k ochraně před těmito škodlivými účinky nadměrného záření (Belnap et al., 2003a). Poškozené DNA může být opraveno reparací pomocí enzymu fotolyasa nebo excizními opravami pomocí enzymů jako glykosyláza či polymeráza (Sinha & Häder, 2002). Fotoprotektivní pigmenty dokážou pohltit více než 90 % dopadajícího UV záření, čímž minimalizují škodlivé účinky UV záření na živé buňky (Vincent, 2007). Pigmenty sinic obsahují chlorofyl a, karotenoidy a fykobiliproteiny, které je chrání před slunečním zářením (Büdel et al., 1997; Joshua et al., 2005), např. scytonemin u heterocystních sinic *Scytonema* sp. a *Nostoc* sp. (George et al., 2001). Řasy mohou produkovat více než 100 různých karotenoidů s rozmanitou strukturou (Barsanti & Gualtieri, 2014). Sinice v polárních jezerech si vytvářejí pigmenty na ochranu před světlem: povrchová vrstva sinicových rohoží zachycuje UV záření a spodní vrstva

zachycuje PAR s větší vlnovou délkou (Quesada et al., 1999; Bonilla et al., 2005). Většina řas v rohožích má svrchní vrstvu bohatou na karotenoidy, která je ochranou před nadměrným zářením, pod touto vrstvou se hojně nachází chlorofyl obohacený o fytyocyanin (Elster, 2002). Tyto pigmenty také slouží jako antioxidanty proti reaktivním formám kyslíku (ROS), které se v prostředí s nízkou teplotou a vysokým osvětlením běžně vytvářejí (Collins & Margesin, 2019).

Řasy se nejčastěji pohybují bičíky, vláknité sinice přímočarým klouzáním (Elster & Benson, 2004). Tato vertikální migrace vláken se vyskytuje např. u sinic z řádu Oscillatoriales, které jsou schopny klouzavého pohybu a mohou dosáhnout rovnováhy mezi přijímáním dostatečného množství světla pro fotosyntézu a vyhýbání se škodlivému UV záření (Castenholz & Garcia-Pichel, 2013). V suchých polárních oblastech řasy vzestupně migrují v závislosti na stavu vody (Kennedy, 1993). Planktonní druhy taktéž migrují (potápějí se a vznášejí se) pomocí vakuol a v případě bičíkatých řas pomocí bičíků (Reynolds et al., 1987; Ringo, 1967).

3.5.2 Adaptační strategie proti mrznutí

Při vystavení teplotám pod bodem mrazu řasy snižují obsah vody uvnitř buňky, aby zabránily tvorbě ledových krystalů (Barsanti & Gualtieri, 2014). IBP proteiny (ice binding proteins) patří mezi další látky snižující osmotické účinky zmrznutí. Chrání proteiny před denaturací a deaktivací. Tyto proteiny zabraňují růstu a rekrystalizaci ledu a modifikují ledové krystaly (např. v nich dělají dírky) (Raymond, 2011; Raymond & Fritsen, 2000). AFP (Antifreeze proteins) jsou proteiny vázající led, které brání růstu ledových krystalů a chrání tak buňky mikroorganismů před poškozením mrazem (Elster & Benson, 2004; Pushkareva et al., 2023). Tyto proteiny byly nalezeny např. u řas rodu *Chlamydomonas* (Raymond et al., 2009) a sněžných řas rodu *Chloromonas* (Gálvez et al., 2021). Proteiny CSP (Cold shock proteins) pomáhají mikroorganismům přežít rychlý pokles teploty a udržet si fyziologickou výkonnost během chladového stresu (Pushkareva et al., 2023).

S klesající teplotou se snižuje fluidita membrán a zpomaluje se rychlost metabolických reakcí (Pichrtová et al., 2020). Buněčné membrány zajišťují přenos živin a odpadních látek v buňkách a jsou důležitou součástí pro přenos elektronů v buněčném metabolismu (Lyon & Mock, 2014). Zvýšená koncentrace

polynenasycených mastných kyselin (PUFA) je mechanismem proti chladu, který řasy hojně využívají (Teoh et al., 2013). Tato změna poměru nasycených a nenasycených mastných kyselin v lipidech buněčných membrán umožňuje udržení tekutosti (fluidity) membrán i v chladu (Barsanti & Gualtieri, 2014), je také nejběžnějším mechanismem v obraně proti chladu u sinic (Vincent, 2007). Vysoký obsah lipidů je hlavním znakem buněk odolným vůči nepříznivým změnám v prostředí, akumulace těchto lipidů poskytuje zdroj energie a uhlíku a umožňuje rychlý růst na jaře (Pichrtová et al., 2020). Buněčná stěna chrání buňky před vnějším prostředím a před vnitrobuněčným tlakem (turgorem) při nízkých teplotách. Adaptací buněčné stěny na chlad je zvýšená vrstva peptidoglykanu či změny ve struktuře lipopolysacharidu (Collins & Margesin, 2019).

Polární řasy a sinice žijící v hydro–terestrických prostředích mají dvě ochranné strategie, které je chrání před výkyvy vody: vytváření řasových rohoží a slizových shluků (Elster, 2002; Elster & Benson, 2004). Sliz pomáhá zadržovat vodu kolem buněk a chrání je před mrazovým a desikačním stresem (Pichrtová et al., 2020). Vlákniťatá zelená řasa *Klebsormidium* často vytváří několikavrstevné struktury, nebo se proplétá v několikamilimetrových vrstvách svrchní půdy (Karsten & Holzinger, 2014). Zelené vláknité řasy rodu *Zygnema* vytvářejí silné několikamilimetrové vrstvy, kde vlákna ze svrchních vrstev chrání vlákna v hlubších vrstvách (Holzinger et al., 2009; Pichrtová et al., 2014b). Sinice jsou nejúspěšnějšími organismy ve vytváření těchto rohoží, mohou být tvořeny až 40 druhy (Vincent, 2007). Například sinice skupiny *Nostoc* vytvářejí kolonie bohaté na slizy obklopené několikavrstevným obalem. Tyto rohože se dokážou rychle zotavit z mrazu a vysychání a zahájit fotosyntézu již po deseti minutách. K fixaci dusíku dochází po 24 hodinách (Hawes et al., 1992).

3.5.3 Komplexní životní cykly

Komplexní životní cykly zahrnují vývoj klidových (dormantních), vegetativních a reprodukčních stádií, které se v reakci na sezónní výkyvy prostředí mění a jsou důležitou adaptační schopností na extrémní podmínky prostředí (Elster & Benson, 2004). V případě přežívání stresu ve vegetativních stádiích mají buňky sníženou fyziologickou aktivitu v kombinaci s dalšími adaptacemi, např. řasy ze třídy Zygnematophyceae (Pichrtová et al., 2020). Tyto odolné vegetativní buňky se nazývají preakinety; vznikají z mladých vegetativních buněk, které se dále nedělí, hromadí zásobní látky a zesilují buněčné stěny, přičemž nejsou dormantní a při návratu příznivých podmínek prostředí obnovují svou fyziologickou aktivitu (Pichrtová et al., 2020).

Vysušené organismy jsou ve stavu dormance, která jim umožňuje udržet si životaschopnost do dalšího období tání. V tomto stádiu jsou vysoce odolné vůči nízkým teplotám a nadměrnému světlu (Lange, 2003). Dormance umožňuje dlouhodobé přežití se sníženým metabolickým stavem, přičemž v tomto stádiu organismy nejsou schopny reprodukce. O fyziologických mechanismech přezimování v polárních podmínkách je známo málo, víme však, že dormanci předcházejí fyziologické změny jako je akumulace sacharidů, které během dehydratace nahrazují molekuly vody (Elster & Benson, 2004; Pushkareva et al., 2016), např. glukán u rozsivek a škrob u zelených řas (Morgan-Kiss et al., 2006; Van Oijen et al., 2003). Dormanci lze rozdělit na endogenní, která není přímo vyvolaná stresory prostředí a exogenní, kdy se metabolická aktivita sníží v následku stresů prostředí, jako je změna teploty, vyschnutí, vysoká koncentrace solí či nedostatek kyslíku (Rebecchi et al., 2007).

Některé řasy dokáží přežít ve tmě po dobu devíti měsíců (Peters & Thomas, 1996). Během dlouhých období tmy přecházejí k mixotrofii, kde mohou zůstat metabolicky aktivní a při návratu světla obnovit svou fotosyntetickou aktivitu (Kvíděrová et al., 2019; Pichrtová et al., 2020). Nižší míra respirace umožňuje, aby fotosyntéza a růst probíhaly při nižších hladinách osvětlení a díky úspornému využívání zásob umožňuje rostlině přežít ve tmě déle (Thomas et al., 2008). Není však zcela známo, jak dlouho polární organismy v těchto stavech přetrvávají (Elster & Benson, 2004).

3.5.4 Vztahy s jinými organismy

Asociace v polárním suchozemském prostředí poskytují organismům v povrchové vrstvě půdy ochranu před nestabilními extrémními podmínkami, a kromě fyzické ochrany přinášejí vzájemné fyziologické a metabolické výhody (Elster & Benson, 2004; Pushkareva et al., 2016). Příkladem může být asociace řas s houbami v lišejnících, kde houby přispívají k agregaci půdních částic a řasy jsou lišejníky využívány jako fotobionty (Abed et al., 2013; Williams et al., 2017b). Dalším příkladem může být asociace sinic a mechů, kdy sinice získávají od mechů sacharidy, ochranu před vysycháním a UV zářením, přičemž mechy mohou od sinic získat dusík (Zielke et al., 2005).

4 Souostroví Svalbard a studijní území

4.1 Klimatické podmínky na Svalbardu

Souostroví Svalbard o rozloze kolem 60 tis km² se nachází ve Vysoké Arktidě v 74°-81° s. š. a 10°-35° v. d.. Povrch ostrovů je převážně hornatý a členitý, nejvyšším vrcholem je Newtontoppen (1717 m. n. m.). Ledovce pokrývají kolem 57 % povrchu souostroví, přičemž v posledních 32 letech jich odtálo 7 %, což představuje úbytek 9.71 ± 0.53 km³ za rok (Noël et al., 2020; Nuth et al., 2010). Průměrné roční teploty vzduchu se pohybují od -4 °C v J a JZ části a -12 °C na nejvyšších vrcholech. Svalbard se řadí mezi nejteplejší oblasti Arktidy v důsledku severoatlantického proudu, který ovlivňuje západní pobřeží Špicberků, východní pobřeží je ovlivňováno studenými proudy Barentsova moře (Láska, 2023; Jónsdóttir, 2005). Severní část tohoto moře se však rekordně otepluje a úbytek mořského ledu je zde největší v celé Arktidě (Onarheim & Áρθun, 2017). Doba trvání sněhové pokrývky se na Svalbardu během období 1958–2017 zkrátila o dvacet dní, roční nárůst teploty permafrostu (0,06–0,15 °C v různých částech ostrova) je znatelný i v 80 m hloubce (Láska et al., 2012).

Od roku 1971 do roku 2017 bylo na Svalbardu pozorováno oteplení o 3–5 °C, přičemž největší nárůst byl v zimních měsících a nejmenší v letních měsících (Hanssen–Bauer et al., 2019). Průměrné letní teploty se pohybují kolem 5 °C a zimní kolem -16 °C, nejvyšší naměřená teplota přesahovala 21 °C (červenec 2020), nejnižší -46 °C (březen 1986) (Láska, 2023). Podle teplot naměřených v letech 2017–2022 na nejbližších meteorologických stanicích od výzkumných lokalit (viz následující kapitola 4.2) na letišti Svalbard (Norwegian Meteorological Institute, 2023) a v údolí Adventdalen (UNIS Weather stations, 2023), je nejchladnějším měsícem březen s průměrnou teplotou -13 °C (průměrná minima -26 °C) a nejteplejším měsícem červenec s průměrnou teplotou 8 °C (průměrná maxima 15 °C). Průměrná teplota vzduchu přesahuje 0 °C přibližně čtyři měsíce, od začátku června do konce září.

Klimatické rozdíly na Svalbardu jsou ovlivňovány topografií, typem zemského povrchu a vzdáleností od ledovce či oceánu (Láska et al., 2012). V období 2008–2010 na Svalbardu převládala cyklonální aktivita v 58,9 % dnů, přičemž nejvyšší byla během podzimu: 88,2 % a v zimě 86,6 %. Anticyklonální aktivita byla 38,1 %, nejčastěji se vyskytovala v létě (35,3 %) a na jaře (19,0 %) (Láska et al., 2012). Délka

polárního dne na Svalbardu trvá 99–144 dní, délka polárních nocí 84–128 dní. V Longyearbyenu (78°13' s. š. a 15°37' v. d.) začíná polární noc 26. nebo 27. října a končí 14. nebo 15. února, polární léto začíná 19. nebo 20. dubna a končí 23. nebo 24. srpna (Láska, 2023).

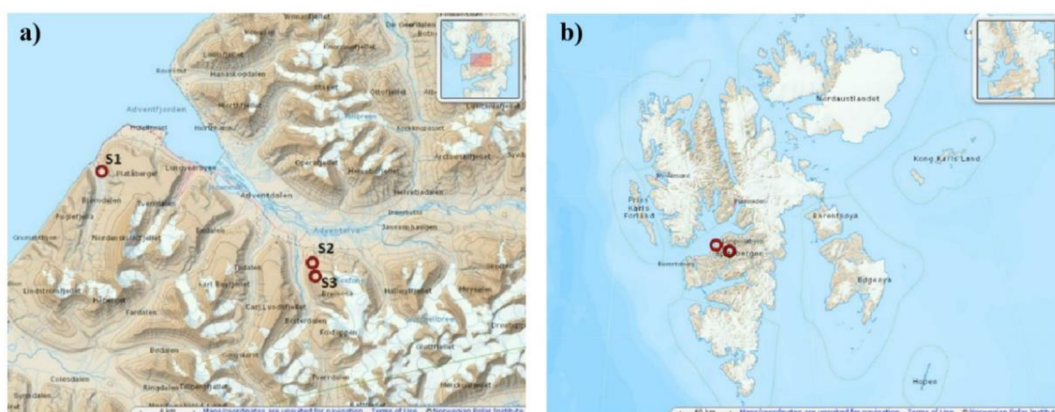
Na základě Köppen–Geigerových klimatických typů je podnebí na Špicberkách klasifikováno jako semiaridní polární tundra (Kottek et al., 2006; Peel et al., 2007). Mořské vzduchové masy se při pohybu na sever ochlazují a přibývá oblačnost, která v arktickém klimatu převažuje. Vzduch je poměrně chladný a není schopen zadržet velké množství vodní páry, takže množství srážek bývá poměrně nízké (Turner & Marshall, 2011). Průměrný roční úhrn srážek v letech 2010–2020 na základě údajů Norského meteorologického ústavu (Norwegian Meteorological Institute, 2023) podle měření z meteorologické stanici na letišti Svalbard činil 221 mm s maximy v srpnu a minimy v květnu.

4.2 Charakteristika studijního území

Během experimentu byly stanoveny tři výzkumné lokality ve střední části Špicberků. První lokalita (S1) se nachází v údolí Bjørndalen a další dvě lokality na svazích hory Breinosa (S2 a S3), viz Obr. 6, Tabulka 1.

Tabulka 1. Základní charakteristika lokalit.

Lokalita	Poloha	Nadmořská výška	Délka lokality	Šířka lokality	Rozloha lokality
S1	78°13'11,5"s.š. 15°19'54,9"v.d.	47 m. n. m.	9,35 m	5,75 m	53,76 m ²
S2	78°09'20,3"s.š. 16°01'52,7"v.d.	409 m. n. m.	8,41 m	2,51 m	21,11 m ²
S3	78°08'47,4"s.š. 16°02'21,5"v.d.	519 m. n. m.	8,3 m	7,65 m	63,5 m ²

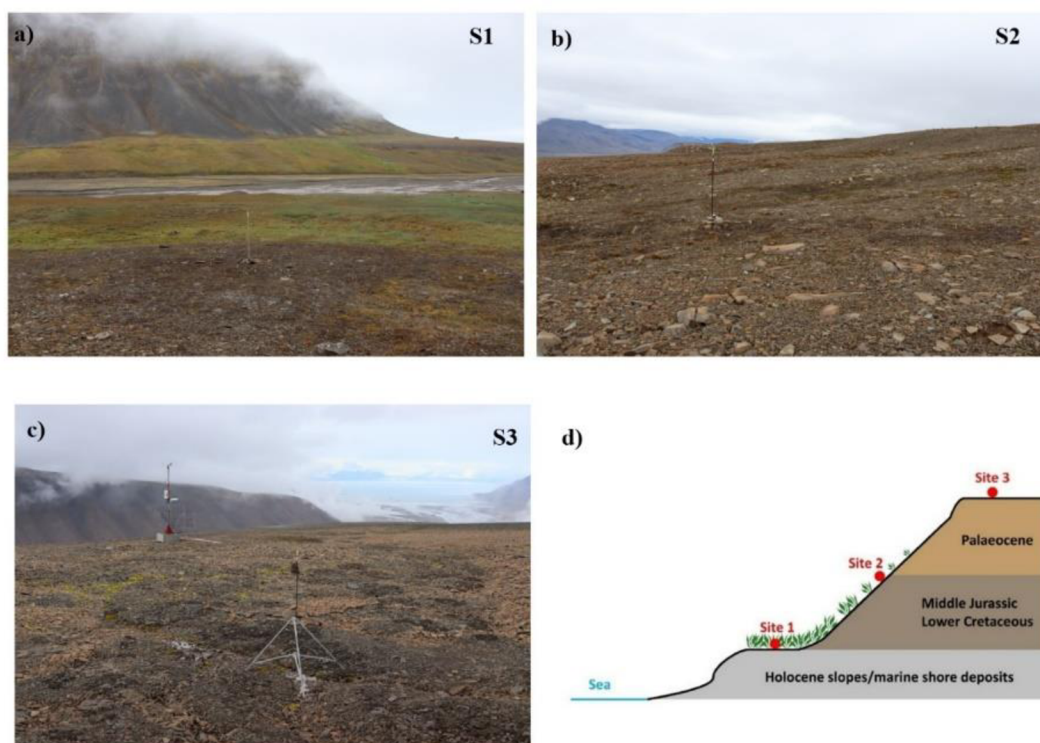


Obrázek 6. Výzkumné lokality v lokálním měřítku (a) a v rámci Svalbardu (b) (Norwegian Polar Institute, 2023).

Pro stanovení vzorků byly vybrány oblasti s minimálně 80 % pokryvností BSC, kde byla přítomna i řídká vegetace. BSC z první lokality (S1) byly ve srovnání s BSC z dalších dvou lokalit (S2 a S3) slabě vyvinuté a obsahovaly velkou diverzitu mechorostů. BSC ze druhé lokality (S2) byly zastoupeny tmavým, vysoce kompaktním a homogenním povrchem krusty, bohatým na sinice. BSC z S3 se od S2 lišily vyšším výskytem společenstva lišejníků. Dominující skupiny sinic na všech lokalitách byly Nostocales a Pseudanabenaes, dominující skupiny řas zastupovaly

skupiny Treuboxyophyceae a Chlorophyceae. Horninové podloží na všech lokalitách tvoří v různém poměru pískovec, siltovec a břidlice, na S1 a S2 se vyskytují také uhelné sloje.

Vegetace na první lokalitě (S1) zahrnuje tyto druhy: lomikámen trsnatý (*Saxifraga cespitosa*), šťovíček vysokohorský (*Oxyria digyna*), kuřička dvoukvětá (*Minuartia biflora*), vrba polární (*Salix polaris*), silenka bezlodyžná (*Silene acaulis*), bika (*Luzula* sp.), mechy. Na druhé lokalitě (S2) se vyskytují mechy rodu ploník (*Polytrichum* sp.), bika (*Luzula confusa*), rožec (*Cerastium arcticum*), lomikámen trsnatý (*Saxifraga cespitosa*), játrovky (*Marchantiophyta*) a lišejníky, na třetí lokalitě (S3) lze najít mech druhu *Aulacomnium turgidum*, lomikámen nicí (*Saxifraga cernua*) či tzv. ledovou trávu (*Phippsia algida*).



Obrázek 7. Fotografie výzkumných lokalit ve výškovém gradientu (a-c) a schéma lokalit na základě geologického vývoje (d).

5 Metodika

BSC byly na začátku experimentu odebírány do proděravěných Petriho misek (průměr 15 cm, hloubka 2,5 cm) a do proděravěných víček od KGEM trubek (viz Obr. 8) (průměr 16 cm, hloubka 4 cm) a umístěny zpět na původní místo (viz Obr. 8 b).



Obrázek 8. Příprava vzorků BSC na lokalitě S1 (a-b).

Měřena byla fluorescence chlorofylu, která patří mezi hojně používaný nástroj pro vyhodnocení fyziologie rostlin s potenciálem poskytnout informace o účinnosti fotosyntézy. Často je proto používána ve studiích, které se věnují vlivu stresu prostředí na rostliny. Dokáže odhalit schopnost rostlin tolerovat tyto stresy prostředí a určit, do jaké míry tyto stresy dokážou poškodit fotosyntetický aparát (Björkman & Demmig, 1987; Maxwell & Johnson, 2000; Murchie & Lawson, 2013).

Měření probíhalo v létě ve dnech 9. a 10.8.2022 (po 6 hodinách na 3 lokalitách) a na podzim 23.10.2023 (po 1,5 hodině na 1. lokalitě³) za použití přenosného FluorPen (FP 100 fluorometer, Photon Systems Instruments, Czech Republic). Před měřením byly BSC zatemněny vždy na 15 minut (viz Obr. 9), např. na základě studií White & Critchley (1999) nebo Pushkareva et al. (2017). K zjištění teploty, fotosynteticky aktivního záření (PAR), vlhkosti vzduchu a půdy, byly na každé lokalitě instalovány datalogery Minikin QTHi, datalogery MicroLog T3 napojené na tři půdní teplotní čidla Pt1000/8 a Microlog SDI-MP spolu se třemi půdními vlhkostními sondami Campbell CS 655, které měřily v hodinovém intervalu.

³ Lokality S2 a S3 nebylo možno měřit kvůli sněhovým podmínkám.



Obrázek 9. Zatemňovací nádoby a měření fluorescence FluorPenem.

Tvorba grafů a statistické analýzy (one-way ANOVA, Tukey's Multiple Comparison Test a korelace) byly vytvořeny v programu GraphPad Prism. Níže jsou popsány dva základní parametry, které byly vyhodnocovány.

Maximální kvantový výtěžek (F_v/F_m)

Maximální kvantový výtěžek (F_v/F_m) charakterizuje celkový fyziologický stav PSII. Pokles F_v/F_m lze interpretovat jako fotoinhibiční poškození spojené se stresem prostředí. Definiuje se jako podíl variabilní (F_v) a maximální fluorescence (F_m). Variabilní fluorescencí (F_v) rozumíme okamžitou hodnotu fluorescence zmenšenou o základní fluorescenci (F_0). Základní fluorescence (F_0) se zjišťuje ozářením předzatemněné rostliny velmi nízkou hodnotou záření, F_m je okamžitá fluorescence dosažená krátce po silném ozáření předzatemněné rostliny.

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$$

Hodnoty F_v/F_m po adaptaci na tmou ukazují potenciální kvantovou účinnost PSII a používají se jako ukazatel fotosyntetického výkonu rostlin, přičemž optimální hodnoty jsou kolem 0,83 (u zdravých rostlin). Za podmínek bez stresu je F_v/F_m u sinic kolem 0,6 a u řas kolem 0,7 (Buchel & Wilhelm, 1993; Kromkamp et al., 1998).

Relativní rychlost přenosu elektronů (rETR)

Relativní rychlost přenosu elektronů (rETR) PSII během fotosyntézy, vypočítá se jako součin Φ_{PSII} (účinnost fotochemie fotosystému II), E (hustota fotonového toku fotosyntézy v $\mu\text{mol fotonů m}^{-2}\text{s}^{-1}$) a koeficientu 0,5 (faktor udávající rozložení energie mezi fotosystémy I a II).

$$rETR = \Phi_{\text{PSII}} \times E \times 0.5$$

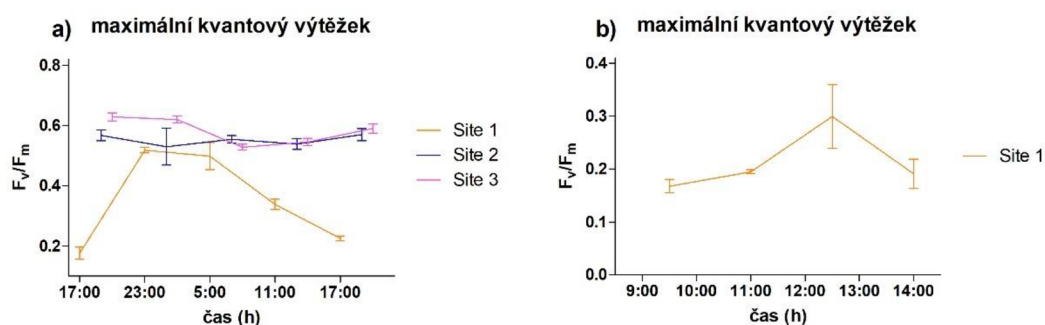
6 Výsledky

6.1 Maximální kvantový výtěžek (F_v/F_m)

První lokalita (S1) se parametrem F_v/F_m výrazně lišila od S2 a S3, které dosahovaly srovnatelných výsledků. Test ANOVA pro F_v/F_m prokázal signifikanci ($P=0,0041$) mezi S1 a S2, S1 a S3, nikoli mezi S2 a S3.

Výsledky letních hodnot na S1 nabývají hodnot od 0,1 do 0,6 a naznačují, že BSC byly oba dva dny nejvíce stresované kolem 17 hodiny a nejméně naopak od 23:00 do 5:00. Na S2 a S3 nabývaly srovnatelných hodnot bez stresu od 0,4/0,5 do 0,6. Při podzimním měření F_v/F_m nabývalo hodnot od 0,1 v ranních hodinách do 0,4 s maximem ve 12:30 h, což značí o vážném stresu. Od 12:30 do 14:00 F_v/F_m poklesl na úroveň ranních hodnot (viz Obr. 10).

Na S1 u obou měření docházelo k výraznému poklesu F_v/F_m na minimální hodnoty ve druhé polovině těchto měření.



Obrázek 10. Maximální kvantový výtěžek (F_v/F_m) z léta (9. a 10. 8. 2022) (a) a podzimu (23. 10. 2023) (b).

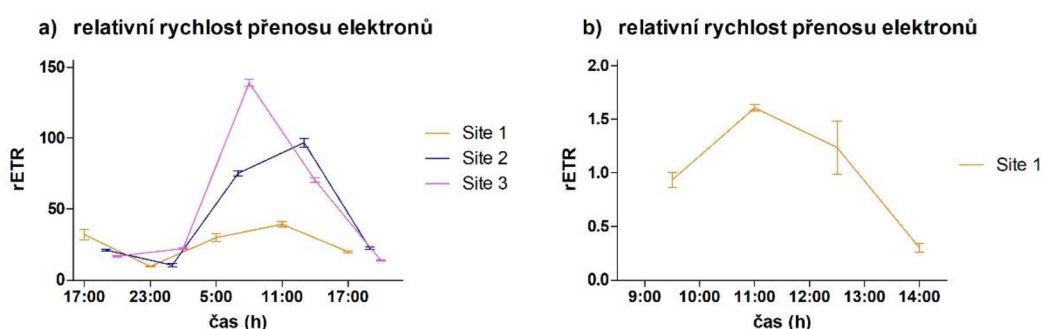
F_v/F_m ukázal signifikantní negativní korelaci s teplotou půdy na S1 ($P=0,0108$, $r=-0,9566$) a s PAR na S3 ($P=0,0444$; $r=-0,8877$), ostatní korelace s environmentálními proměnnými jsou uvedeny v Tab. 2.

Tabulka 1. Přehled korelací pro parametr F_v/F_m . V zeleném čtverci jsou vyznačeny hodnoty, které vyšly signifikantně ($P < 0,05$). Červeně jsou vyznačeny negativní korelace. NA hodnoty představují nedostupná data.

	PAR	teplota vzduchu	teplota půdy	vlhkost	obsah vody v půdě
F_v/F_m S1 léto	$r = -0,8525$ $P = 0,0665$	$r = -0,8150$ $P = 0,0928$	$r = -0,9566$ $P = 0,0108$	NA	NA
F_v/F_m S2 léto	$r = -0,2570$ $P = 0,6764$	$r = 0,3641$ $P = 0,5469$	$r = 0,3570$ $P = 0,5553$	NA	NA
F_v/F_m S3 léto	$r = -0,8877$ $P = 0,0444$	$r = -0,8539$ $P = 0,0655$	$r = -0,6596$ $P = 0,2259$	$r = -0,3801$ $P = 0,5280$	NA
F_v/F_m S1 podzim	$r = 0,5540$ $P = 0,4460$	$r = 0,5881$ $P = 0,5881$	$r = 0,3567$ $P = 0,6433$	$r = 0,3891$ $P = 0,6109$	$r = 0,5049$ $P = 0,4951$

6.2 Relativní rychlost přenosu elektronů (rETR)

Letní hodnoty v průběhu dne na S1 nabývají oproti S2 a S3 nízkých hodnot od 9 do 42, na S2 nabývají hodnot od 7 do 104 (maximum ve 14:00), na S3 nabývají hodnot od 12 do 145 (maximum v 8:00). Test ANOVA pro rETR napříč lokalitami neukázal žádnou signifikanci. Na podzim nabýval rETR velmi nízkých hodnot ve velmi úzkém rozsahu od 0,1 do 1,8, přičemž minimální hodnoty z letního měření tyto hodnoty několikanásobně převyšovaly. U obou měření docházelo k prudkému růstu parametru rETR v dopoledních hodinách a k poklesu ve druhé části dne (viz Obr. 11).



Obrázek 11. Relativní rychlost přenosu elektronů (rETR) z léta léta (9. a 10. 8. 2022) (a) a podzimu (23. 10. 2023) (b).

Při letním měření byly zjištěny silné signifikantní pozitivní korelace mezi rETR a PAR na lokalitách S2 ($P < 0,0001$, $r=0,9997$) a S3 ($P < 0,0001$, $r= 0,9999$) a mezi rETR a teplotou vzduchu na S3 ($P=0,0013$, $r=0,9896$), ostatní korelace s environmentálními proměnnými viz Tab. 3.

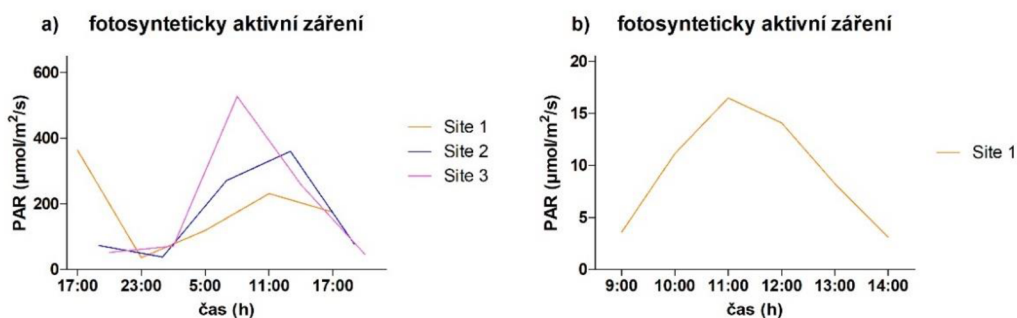
Tabulka 3 – Přehled korelací pro parametr rETR. V zeleném čtverci jsou vyznačeny hodnoty, které vyšly signifikantně ($P < 0,05$). Červeně jsou vyznačeny negativní korelace. NA hodnoty představují nedostupná data.

	PAR	teplota vzduchu	teplota půdy	vlhkost	obsah vody v půdě
rETR S1 léto	$r=0,6959$ $P=0,1918$	$r=0,8339$ $P=0,0792$	$r=0,5696$ $P=0,3161$	NA	NA
rETR S2 léto	$r=0,9997$ $P < 0,0001$	$r=0,7634$ $P=0,1331$	$r=0,4720$ $P=0,4221$	NA	NA
rETR S3 léto	$r=0,9999$ $P < 0,0001$	$r=0,9896$ $P=0,0013$	$r=0,3825$ $P=0,5251$	$r=0,03905$ $P=0,9503$	NA
rETR S1 podzim	$r=0,8835$ $P=0,1165$	$r=-0,7213$ $P=0,2787$	$r=-0,4723$ $P=0,5277$	$r=-0,06186$ $P=0,9381$	$r=-0,4220$ $P=0,5780$

6.3 Podmínky prostředí

Fotosynteticky aktivní záření

Nejnižší letní (9. a 10. 8. 2022) hodnoty PAR byly naměřeny od 19:00 do 5:00 hodin, S1 dosahovalo minima $36,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, S2 $38,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a S3 $71,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nejvyšší celková hodnota PAR ($527 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) byla naměřena v 8:00 na lokalitě S3, na S2 bylo maximum ve 13:00 h ($359,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a na S1 v 17:00 na začátku měření ($363,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), což je vzhledem k průběhu křivek ojedinělé (viz Obr. 12). Test ANOVA pro PAR napříč lokalitami neukázal žádnou signifikanci. V druhé polovině dne hodnoty PAR klesaly na všech lokalitách včetně podzimního měření.



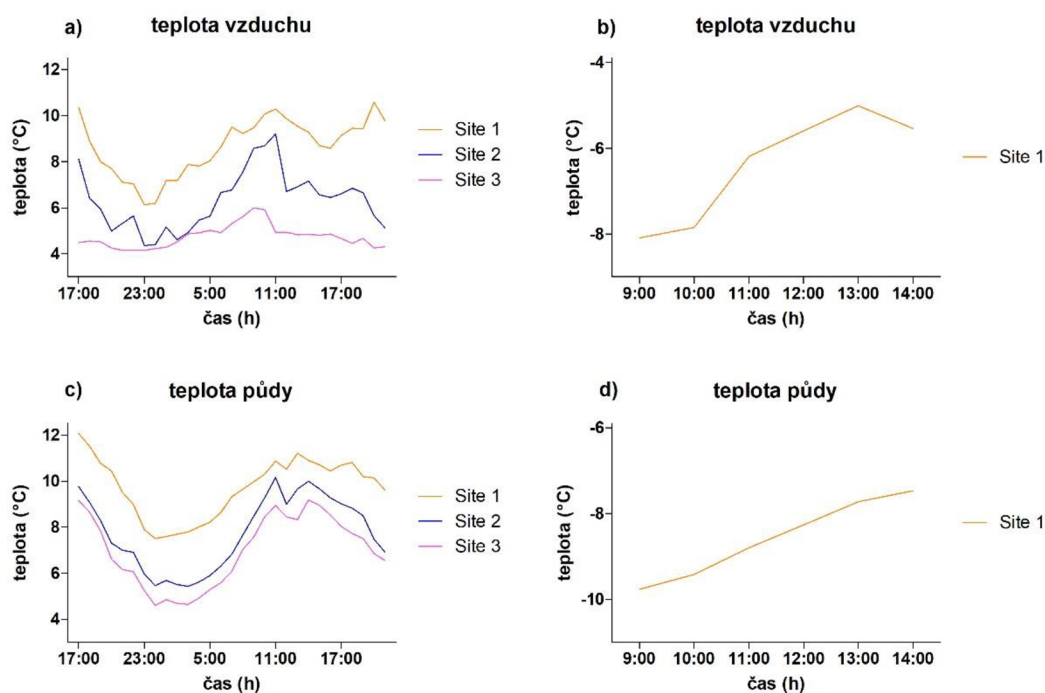
Obrázek 12. Fotosynteticky aktivní záření (PAR) v létě (9. a 10. 8. 2022) (a) a na podzim (23. 10. 2023) (b).

Při podzimních (23. 10. 2023) hodnotách PAR dosahovalo minima $3,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (v 9:00 h) a maxima $16,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (v 11:00 h), přičemž minimální hodnoty z letního měření tyto hodnoty značně převyšovaly (minimální hodnota naměřená na S1 dosahovala $36,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Při letním měření byly prokázány signifikantní pozitivní korelace mezi PAR a teplotou vzduchu na S1 ($P=0,0323$, $r=0,9094$) a S3 ($P=0,0015$, $r=0,9885$) a mezi PAR a teplotou půdy na S1 ($P=0,0199$, $r=0,9346$).

Teplota vzduchu a půdy

Teplota vzduchu a půdy při letním měření (9. a 10. 8. 2022) se vždy pohybovala v kladných hodnotách, podzimní (23. 10. 2023) měření naopak vždy přinášelo záporné hodnoty (viz Obr. 13).



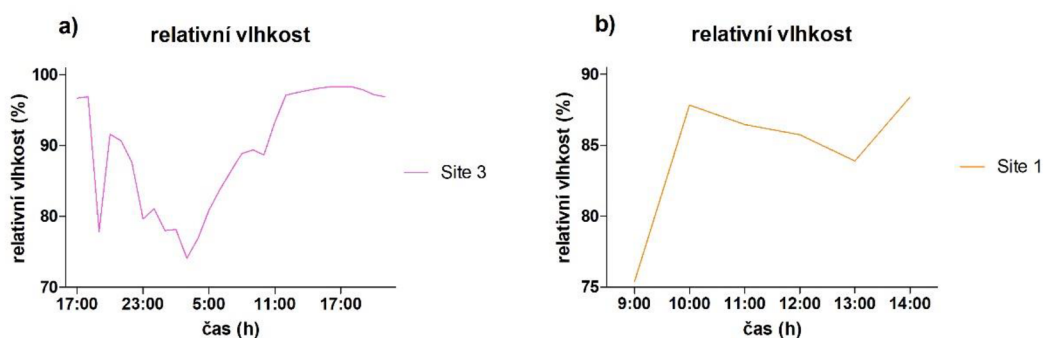
Obrázek 13. Teplota vzduchu v létě (a) a na podzim (b), teplota půdy v létě (c) a na podzim (d). Měření probíhalo ve dnech 9. a 10. 8. 2022 a 23. 10. 2023.

Minimální letní teplota vzduchu na S1 nabývala 7 °C, maximální 11 °C, na S2 bylo minimum 4 °C a maximum 9 °C, na S3 byl teplotní rozsah nejmenší: od 4 °C do 6 °C. Letní teploty půdy na S1 se pohybovaly od 7,5 °C do 12 °C, na S2 od 5,4 °C do 10 °C, na S3 od 4,6 °C do 9 °C. Test ANOVA napříč všemi třemi lokalitami u teploty vzduchu ukázal signifikanci ($P < 0,0001$), u teploty půdy byla signifikance ($P < 0,0001$) zaznamenána mezi lokalitami S1 a S2, S1 a S3, nikoli mezi lokalitami S2 a S3. Podzimní teploty vzduchu se pohybovaly od -5,5 °C do -8 °C, v případě teploty půdy od -7,5 °C do -9,8 °C.

Ve všech případech kromě lokality S3 se ukázala signifikantní korelace mezi teplotou vzduchu a teplotou půdy. Je patrné, že s přibývajícím nadmořskou výškou se teplota půdy a vzduchu napříč lokalitami snižovala.

Vlhkost vzduchu

Vlhkostní údaje z léta jsou dostupné pouze z lokality S3. Letní hodnoty (9. a 10. 8. 2022) vlhkosti se pohybovaly od 73,9 % v 1:00 h do 98 %. Podzimní hodnoty (23. 10. 2023) dosahovaly minima 75,4 % a maxima 88 % (viz Obr. 14).

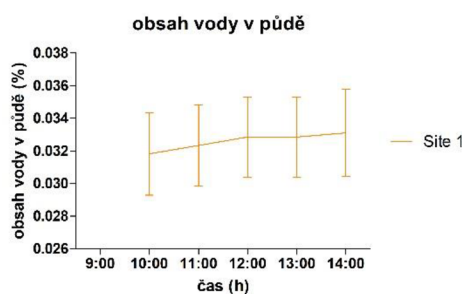


Obrázek 14. Relativní vlhkost v létě (9. a 10. 8. 2022) (a) a na podzim (23. 10. 2023) (b).

Obsah vody v půdě

Data o obsahu půdní vody jsou dostupná pouze z podzimního měření (viz Obr. 15).

Obsah vody v půdě pozitivně koreloval s teplotou vzduchu ($P=0,0275$, $r=0,9186$) a teplotou půdy ($P=0,0076$, $r=0,9658$).



Obrázek 15. Obsah vody v půdě na první lokalitě (S1) při podzimním měření (23. 10. 2023).

7 Diskuse

Maximální kvantový výtěžek (F_v/F_m) napříč lokalitami nebyl signifikantní mezi lokalitami S2 a S3, což může naznačovat podobnost mikroklimatických podmínek těchto lokalit oproti lokalitě S1. Za podmínek bez stresu je F_v/F_m u sinic kolem 0,6 a u řas kolem 0,7 (Buchel & Wilhelm, 1993; Kromkamp et al., 1998), u vyšších rostlin F_v/F_m dosahuje 0,83. Při letním měření byly BSC vystaveny silnému stresu pouze na první lokalitě (S1), kde byl průměr F_v/F_m 0,35 a minima F_v/F_m kolem 0,1. Na lokalitách S2 a S3 dokázaly BSC zůstat aktivní bez větších odchylek v měření: na S2 byl průměr $F_v/F_m=0,55$ a na S3 $F_v/F_m=0,58$. To mohlo být způsobeno tím, že ve vyšších nadmořských výškách (S2 a S3) jsou BSC zásobovány vlhkostí z oblačnosti vysrážením vody z mraků. U moře tato možnost není (S1), BSC jsou vyschlé a daleko méně aktivní, protože nedostatek vody v těchto oblastech limituje fotosyntézu.

Fotosyntetické procesy jsou závislé na teplotě (Lukeš et al., 2014), což při letním měření v této práci mohla naznačovat teplota půdy na S1, která silně negativně korelovala s F_v/F_m ($P=0,0108$, $r=-0,9566$). U ostatních lokalit F_v/F_m ukazoval nesignifikantní pozitivní korelace (S2) nebo negativní korelace (S3) s teplotou vzduchu a půdy. Autoři Sehnal et al. (2015) a Pushkareva et al. (2017) ve svých studiích zjistili negativní korelace mezi teplotou vzduchu a F_v/F_m , přičemž ve studii Pushkareva et. al (2017) byla teplota hlavním faktorem ovlivňujícím fotosyntetickou aktivitu, zatímco vliv PAR nebyl signifikantní; vyšší teploty vedly k inhibici fotosyntetické aktivity, což svědčilo o aklimatizaci BSC na chladné počasí.

Při podzimním měření se hodnoty F_v/F_m v BSC pohybovaly v průměru kolem 0,2. To naznačuje, že byly pod vlivem vážného stresu, avšak stále dokázaly být do jisté míry fyziologicky aktivní. Toto měření bylo uskutečněno 23. 10. 2023, což je těsně před polární nocí, která v Longyearbyenu nastává 27. října. Relativní rychlost přenosu elektronů (rETR) a fotosynteticky aktivní záření (PAR) jsou touto dobou velmi nízké (maximální hodnota PAR dosahuje $16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a maximální hodnota rETR dosahuje 1,68), obsah vody v půdě se tuto dobu pohyboval kolem pouhých 0,03 % a teploty vzduchu a půdy při podzimním měření dosahovaly až $-9 \text{ }^\circ\text{C}$. Aby organismy BSC dokázaly v takovém prostředí přežít, musí být schopny vytvářet množství synergických adaptací na tyto vzájemně se ovlivňující stresové podmínky prostředí (Collins & Margesin, 2019). Mráz řasám a sinicím v BSC může způsobit osmotický

stres, dehydrataci a kryoporanění, což může vést k smrtelnému poškození jejich buněk. Avšak jakožto psychrofilní organismy dokáží nízké teploty přežít, např. změnou poměru nasycených a nenasycených mastných kyselin, snížením obsahu vody uvnitř buněk či vytvářením proteinů, které je ochrání před mrazem.

Během polárního léta jsou BSC naopak vystaveny nepřetržitému dennímu světlu. Proti přílišnému ozáření se řasy a sinice dokáží vyhnout např. tvorbou pigmentů či vertikální migrací. Při vysokém ozáření může totiž rychlost fotosyntézy klesnout a dochází k fotoinhibici v následku absorpce světelné energie, která přesahuje kapacitu chemických reakcí fotosyntézy (Thomas et al., 2008). S rostoucí ozářeností tedy klesá účinnost využití PAR při fotosyntéze. V této práci spolu PAR a rETR pozitivně korelovaly na všech lokalitách u obou měření. Signifikantní korelace těchto dvou parametrů se ukázaly při letním měření na lokalitě S2 ($P < 0,0001$, $r = 0,9997$) a S3 ($P < 0,0001$, $r = 0,9999$). Stejně silnou pozitivní korelaci rETR a PAR potvrdili i Kvíderová et. al (2019). V jejich studii byly hodnoty Φ_{PSII} negativně korelovány s PAR (avšak nebyly signifikantní), což odpovídá výsledkům negativních korelací F_v/F_m s PAR z letních měření této práce (signifikantní pouze u S3 ($P = 0,0444$, $r = -0,8877$)). Tyto korelace by mohly nasvědčovat tomu, že při růstu PAR docházelo k fotoinhibici a fyziologická aktivita BSC se snižovala, což ve své studii potvrdil i Sehnal et al. (2015). V jeho studii však dosahovalo PAR průměrně $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, nejvyšší hodnoty dosahovaly $2258 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, přičemž tento průměr byl vyšší než maximum během měření v této práci ($527 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Hodnoty rETR naznačují, že i když jsou BSC během diurnálního cyklu fyziologicky aktivní a nejsou pod stresem, rychlost fotosyntézy může být pomalá a naopak.

Ač bylo měření ve studii Sehnal et al. (2015) prováděno ve stejné srpnové dny (v jiných letech) jako v této práci, je třeba vzít v potaz mikroklimatické podmínky, zejména oblačnost, která může tento parametr ovlivňovat (Láska et al., 2012). Pokles F_v/F_m by také mohl potvrzovat, že řasy disponují fotoaklimatizačními mechanismy a velmi rychle dokážou reagovat na denní změny v intenzitě záření (Falkowski & LaRoche, 1991). Při podzimním měření však PAR nemělo na F_v/F_m žádný vliv, jelikož bylo velmi slabé (od $3,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ do $16,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Výsledky obou měření této práce ukázaly, že diurnální cykly přinesly pokles fotosyntetické aktivity kolem poledne či ve druhé polovině dne (patrné z hodnot rETR,

který je ukazatelem fotosyntetické aktivity). Tento trend byl zaznamenán i ve studiích Pushkareva et al. (2017), Rivkin & Putt (1987) a Sehnal et al. (2015). Složení organismů v jednotlivých vzorcích BSC a sukcesní stádium, ve kterém se nacházejí, může ovlivňovat jejich reakce na prostředí (Pushkareva et al., 2017), což může do jisté míry zkreslovat výsledky studie této práce. Ve slabě vyvinuté BSC na lokalitě S1 byly změny v F_v/F_m výraznější než u BSC z lokalit S2 a S3, což odpovídá výsledkům studie Pushkareva et al. (2017), kde byly změny slabě vyvinutých BSC ve fotosyntetické aktivitě obvykle výraznější ve srovnání s vyvinutějšími typy BSC. F_v/F_m se postupně zvyšuje se sukcesí od sinicových BSC k lišejníkovým BSC a mechovým BSC ($P < 0,05$), což naznačuje, že maximální účinnost fotosyntézy je vyšší v pozdějších sukcesních stádiích BSC (Lan et al., 2019, Zhang & Zhang, 2014). Složení organismů v BSC je důležité brát v potaz také vzhledem k tomu, že řasy dosahují větší fotosyntézy než sinice (Šabacká & Elster, 2006).

Celkový fyziologický stav organismů v BSC ze svahu hory Breinosa na lokalitách S2 (78°09's. š., 16°02' v. d., průměr $F_v/F_m=0,55$) a S3 (78°08' s. š. 16°01' v. d., průměr $F_v/F_m=0,58$) se ukázal jako srovnatelný s hodnotami ve studii Sehnal et al. (2015), kde Φ_{PSII} dosahovaly v průměru 0,62 (Billefjorden, 78°41' s. š., 16°26' v. d.). Oproti tomu ve studii Pushkareva et. al. (2017) dosahovaly organismy v BSC v zátocce Petunia (78°41's. š., 16°26' v. d) F_v/F_m od 0,25 do 0,47, což naznačuje vážnou míru stresu. Tento stres však neindikoval stav natolik závažný, jako při podzimních hodnotách měření této práce (průměr $F_v/F_m = 0,2$), avšak mohl by být srovnatelný s výsledky z první lokality letního měření z údolí Bjørndalen (78°13' s. š., 15°19' v. d.), kdy F_v/F_m dosahoval v průměru 0,35.

Měření v rámci této práce mohou ovlivňovat také mikroklimatické podmínky prostředí. Nabízí se tím pádem otevřené pole možností pro další výzkumy, které by mohly přinést nové informace o fyziologii BSC z různých částí Arktidy v kombinaci s odlišnými podmínkami prostředí, jako jsou např. teplota, úhrn srážek, vlhkost půdy a vzduchu, oblačnost a vítr. V rámci globální změny klimatu je v Arktidě nevyhnutelný přechod od klimatu s převahou sněhových srážek ke klimatu s převahou dešťových srážek. Zároveň by mělo docházet k větším klimatickým extrémům v teplotě, srážkách a obdobích sucha, což pro sinice a řasy v BSC může představovat zesílení stresových podmínek prostředí. Do jaké míry budou těmito stresy prostředí BSC zasaženy nabízí prostor pro další výzkumy.

8 Závěr

Tato diplomová práce posuzovala diurnální a sezonní cykly (léto 2022 a podzim 2023) fotosyntetické aktivity (fluorescence chlorofylu) na třech experimentálních lokalitách ve výškovém gradientu v okolí města Longyearbyen na Svalbardu. Cílem bylo zjistit, ve kterých diurnálních a sezónních obdobích je fotosyntetická aktivita vyšší, a v kterých naopak nižší. V rámci této práce byl měřen maximální kvantový výtěžek (F_v/F_m) charakterizující celkový fyziologický stav BSC, podmínky prostředí (PAR, teplota vzduchu a půdy, relativní vlhkost vzduchu a obsah vody v půdě) a dále byla dopočítána relativní rychlost přenosu elektronů (rETR) během fotosyntézy.

Během letního měření 9. a 10. 8. 2022 (od 17:00 do 17:00) dosahovaly hodnoty F_v/F_m bez větších odchylek na S2 v průměru 0,55 a na S3 v průměru 0,58, což naznačuje, že BSC na svazích hory Breinosa dokázaly zůstat fyziologicky aktivní po celou dobu měření. V údolí Bjørndalen na S1 dosahoval průměr F_v/F_m 0,35 s většími odchylkami v měření, což naznačuje, že BSC byly pod vlivem stresu. Při tomto stresu F_v/F_m dosahoval nejnižších hodnot oba dva dny v 17:00 a nejvyšších hodnot od 23:00 do 5:00, přičemž touto dobou dokázaly být BSC z S1 srovnatelně fyziologicky aktivní, jako BSC z lokality S2.

Při podzimním měření 23. 10. 2023 od 9:30 do 14:00 (v období denního světla) byly hodnoty F_v/F_m oproti létu mnohem nižší, v průměru dosahovaly 0,2. F_v/F_m nabýval hodnot od 0,1 v ranních hodinách do 0,4 s maximem ve 12:30 h a od 12:30 do 14:00 F_v/F_m poklesl na úroveň ranních hodnot, což může u BSC naznačovat vážnou míru stresu a poukazovat na malou míru fyziologické aktivity. PAR se ukázalo jako významný environmentální faktor. U letního i podzimního měření docházelo k prudkému růstu parametru rETR v dopoledních hodinách a k poklesu ve druhé části dne s minimálními hodnotami na konci měření. Během léta byly zjištěny pozitivní korelace mezi PAR a rETR (signifikantní na S2 a S3) a negativní korelace mezi PAR a F_v/F_m (signifikantní na S3).

V Arktidě byl maximální kvantový výtěžek (F_v/F_m) charakterizující celkový fyziologický stav organismů v BSC doposud měřen pouze během letního období ve studiích Pushkareva et al. (2017) a Sehnal et al. (2015). Tato práce však dokládá, že BSC s dominancí sinic a řas v prostředí Arktidy vykazují jistou míru aktivity i při záporných teplotách. Zvýšení teploty a přílišná vlhkost v důsledku globálního

oteplování by však mohly způsobit pokles jejich produktivity (Yoshitake et al., 2010) a ohrozit jejich druhovou bohatost a diverzitu (Escobar et al., 2012).

9 Přehled literatury a použitých zdrojů

- Abed, R. M. M., Al-Sadi, A. M., Al-Shehi, M., Al-Hinai, S., & Robinson, M. D. (2013). Diversity of free-living and lichenized fungal communities in biological soil crusts of the Sultanate of Oman and their role in improving soil properties. *Soil Biology and Biochemistry*, 57, 695–705. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.07.023>
- ACIA. (2004). *Impacts of a Warming Arctic: Arctic Climate Impact Assessment*. Cambridge University Press.
- Adam, J. C., Hamlet, A. F., & Lettenmaier, D. P. (2009). Implications of global climate change for snowmelt hydrology in the twenty-first century. *Hydrological Processes*, 23(7), 962–972. <https://doi.org/10.1002/hyp.7201>
- Adams, D. G. (2002). Symbiotic Interactions. In: Whitton, B. A., & Potts, M. (Ed.), *The Ecology of Cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space* (pp 523-561), Kluwer Academic Publishers. ISBN 0-306-46855-7
- AMAP. (2017). *Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic*. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP), Oslo, Norway. www.amap.no
- Andersen, R. A. (1992). Diversity of eukaryotic algae. *Biodiversity and Conservation*, 1, 267-292. <https://doi.org/10.1007/BF00693765>
- Arnone, E., Castelli, E., Papandrea, E., Carlotti, M., & Dinelli, B. M. (2012). Extreme ozone depletion in the 2010-2011 Arctic winter stratosphere as observed by MIPAS/ENVISAT using a 2-D tomographic approach. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 12(19), 9149–9165. <https://doi.org/10.5194/acp-12-9149-2012>
- Arrigo, K. R., & van Dijken, G. L. (2015). Continued increases in Arctic Ocean primary production. *Progress in Oceanography*, 136, 60–70. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.05.002>
- Arrigo, K. R., van Dijken, G., & Pabi, S. (2008). Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production. *Geophysical Research Letters*, 35(19), 1-6. <https://doi.org/10.1029/2008GL035028>
- Ballinger, T. J., Overland, J. E., Wang, M., Bhatt, U. S., Hanna, E., Hanssen-Bauer, I., Kim, S.-J., Thoman, R. L., & Walsh, J. E. (2020). *NOAA Arctic Report Card 2020*. <https://doi.org/10.25923/gcw8-2z06>
- Barsanti, L., & Gualtieri, P. (2014). *Algae: Anatomy, Biochemistry, and Biotechnology* (2nd ed.). CRC Press.
- Bates, N. R., Moran, S. B., Hansell, D. A., & Mathis, J. T. (2006). An increasing CO₂ sink in the Arctic Ocean due to sea-ice loss. *Geophysical Research Letters*, 33(23), 11-7. <https://doi.org/10.1029/2006GL027028>

- Baweja, P. & Sahoo, D. (2015). Classification of Algae. In: Sahoo, D., & Seckbach, J. (Ed.) *The Algae World* (Vol. 26, pp 31-55). <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7321-8>
- Belnap, J. (1995). Surface disturbances: Their role in accelerating desertification. *Environmental Monitoring and Assessment*, 37, 39–45. <https://doi.org/10.1007/BF00546879>
- Belnap, J., Kaltenecker, J. H., Rosentreter, R., Williams, J., Leonard, S., & Eldridge, D. (2001). *Biological Soil Crusts: Ecology and Management*. U. S. Department of the Interior.
- Belnap, J. (2003a). Comparative Structure of Physical and Biological Soil Crusts. In: Belnap, J., & Lange, O. L. (Eds), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management* (1st ed., Vol. 150, pp 177-191). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. ISBN 978-3-540-43757-4
- Belnap, J. (2003b). Factors Influencing Nitrogen Fixation and Nitrogen Release in Biological Soil Crusts. In: Belnap, J., & Lange, O. L. (Eds), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management* (1st ed., Vol. 150, pp 241-261). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. ISBN 978-3-540-43757-4
- Belnap, J., Büdel, B., Lange, O. L. (2003a). Biological Soil Crusts: Characteristics and Distribution. In: Belnap, J., & Lange, O. L. (Eds), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. (1st ed., Vol. 150, pp 3-30). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. ISBN 978-3-540-43757-4
- Belnap, J., Prasse, R., Harper, K. T. (2003b). Influence of Biological Soil Crusts on Soil Environments and Vascular Plants. In: Belnap, J., & Lange, O. L. (Eds), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management* (1st ed., Vol. 150, pp 280-300). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. ISBN 978-3-540-43757-4
- Bidigare, R. R., Ondrusek, M., Kennicutt, M., Iturriaga, R., Rodger Harvey, H., Hoham, R. W., Macko, S. A. (1993). Evidence for a photoprotective function for secondary carotenoids of snow algae. *Journal of Phycology*, 29(4), 427–434. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1993.tb00143.x>
- Bintanja, R. (2018). The impact of Arctic warming on increased rainfall. *Scientific Reports*, 8(1), 1-6. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34450-3>
- Bintanja, R., & Andry, O. (2017). Towards a rain-dominated Arctic. *Nature Climate Change*, 7(4), 263–267. <https://doi.org/10.1038/nclimate3240>
- Bintanja, R., Van Der Wiel, K., Van Der Linden, E. C., Reusen, J., Bogerd, L., Krikken, F., & Selten, F. M. (2020). Strong future increases in Arctic precipitation variability linked to poleward moisture transport. *Science Advances*, 6(7), 1-6. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax6869>

- Bjerke, J. W., Rune Karlsen, S., Arild Hogda, K., Malnes, E., Jepsen, J. U., Lovibond, S., Vikhamar-Schuler, D., & Tommervik, H. (2014). Record-low primary productivity and high plant damage in the Nordic Arctic Region in 2012 caused by multiple weather events and pest outbreaks. *Environmental Research Letters*, 9(8), 1-14. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/8/084006>
- Björkman, A. D., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Normand, S., Rüger, N., Beck, P. S. A., Blach-Overgaard, A., Blok, D., Cornelissen, J. H. C., Forbes, B. C., Georges, D., Goetz, S. J., Guay, K. C., Henry, G. H. R., HilleRisLambers, J., Hollister, R. D., Karger, D. N., Kattge, J., Manning, P., ... Weiher, E. (2018). Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*, 562(7725), 57–62. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0563-7>
- Björkman, O., & Demmig, B. (1987). Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170(4), 489–504.
- Blank, C. E., & Sánchez-Baracaldo, P. (2010). Timing of morphological and ecological innovations in the cyanobacteria - A key to understanding the rise in atmospheric oxygen. *Geobiology*, 8(1), 1–23. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2009.00220.x>
- Bliss, L. C., Svoboda, J., Bliss, D. I. (1984). Polar deserts, their plant cover and plant production in the Canadian High Arctic. *Holarctic Ecology*, 7, 305-324. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1984.tb01136.x>
- Bokhorst, S., Bjerke, J. W., Bowles, F. W., Melillo, J., Callaghan, T. V., & Phoenix, G. K. (2008). Impacts of extreme winter warming in the sub-Arctic: Growing season responses of dwarf shrub heathland. *Global Change Biology*, 14(11), 2603–2612. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01689.x>
- Bonilla, S., Villeneuve, V., & Vincent, W. F. (2005). Benthic and planktonic algal communities in a high arctic lake: Pigment structure and contrasting responses to nutrient enrichment. *Journal of Phycology*, 41(6), 1120–1130. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.00154.x>
- Bowden, W. B. (2010). Climate Change in the Arctic - Permafrost, Thermokarst, and Why They Matter to the Non-Arctic World. *Geography Compass*, 4(10), 1553–1566. <https://doi.org/10.1111/j.1749-8198.2010.00390.x>
- Bowker, M. A., Belnap, J., Bala Chaudhary, V., & Johnson, N. C. (2008). Revisiting classic water erosion models in drylands: The strong impact of biological soil crusts. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(9), 2309–2316. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.05.008>
- Bret-Harte, M. S., Mack, M. C., Shaver, G. R., Huebner, D. C., Johnston, M., Mojica, C. A., Pizano, C., & Reiskind, J. A. (2013). The response of Arctic vegetation and soils following an unusually severe tundra fire. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1624), 1-15. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0490>

- Bu, C., Wu, S., Yang, Y., & Zheng, M. (2014). Identification of factors influencing the restoration of cyanobacteria-dominated biological soil crusts. *PLOS ONE*, 9(3), 1-8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090049>
- Buchel, C., & Wilhelm, C. (1993). In vivo analysis of slow chlorophyll fluorescence induction kinetics in algae: progress, problems and perspectives. *Photochemistry and Photobiology*, 58(1), 137–148. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1993.tb04915.x>
- Büdel, B., Dulić, T., Darienko, T., Rybalka, N., & Friedl, T. (2016). Cyanobacteria and Algae of Biological Soil Crusts. In: Eber, B., Büdel, B., Belnap, J. (Eds.), *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (Vol. 226, pp 55–80). https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_4
- Büdel, B., Karsten, U., & Garcia-Pichel, F. (1997). Ultraviolet-absorbing scytonemin and mycosporine-like amino acid derivatives in exposed, rock-inhabiting cyanobacterial lichens. *Oecologia*, 112, 165–172. <https://doi.org/10.1007/s004420050296>
- Callaghan, T. V., Björn, L. O., Chernov, Y., Chapin, T., Christensen, T. R., Huntley, B., Ims, R. A., Johansson, M., Jolly, D., Jonasson, S., Matveyeva, N., Panikov, N., Oechel, W., & Shaver, G. (2004). Effects on the function of arctic ecosystems in the short- and long-term perspectives. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 33(7), 448–458. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-33.7.448>
- Callaghan, T. V., Johansson, M., Brown, R. D., Groisman, P. Y., Labba, N., Radionov, V., Barry, R. G., Bulygina, O. N., Essery, R. L. H., Frolov, D. M., Golubev, V. N., Grenfell, T. C., Petrushina, M. N., Razuvaev, V. N., Robinson, D. A., Romanov, P., Shindell, D., Shmakin, A. B., Sokratov, S. A., ... Yang, D. (2011). The changing face of arctic snow cover: A synthesis of observed and projected changes. *Ambio*, 40(suppl. 1), 17–31. <https://doi.org/10.1007/s13280-011-0212-y>
- Castenholz, R. W. (2015). General Characteristics of the Cyanobacteria. In: Whitman, W. B. (Ed.), *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria* (pp. 1–23). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781118960608.cbm00019>
- Castenholz, R. W., & Garcia-Pichel, F. (2013). Cyanobacterial responses to UV radiation. In: Whitton, B. A. (Ed.), *Ecology of cyanobacteria II: Their diversity in space and time* (pp 481–499). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-3855-3_19
- Christiansen, H. H., Etzelmüller, B., Isaksen, K., Juliussen, H., Farbrot, H., Humlum, O., Johansson, M., Ingeman-Nielsen, T., Kristensen, L., Hjort, J., Holmlund, P., Sannel, A. B. K., Sigsgaard, C., Åkerman, H. J., Foged, N., Blikra, L. H., Pernosky, M. A., & Ødegård, R. S. (2010). The thermal state of permafrost in the nordic area during the international polar year 2007-2009. *Permafrost and Periglacial Processes*, 21(2), 156–181. <https://doi.org/10.1002/ppp.687>
- CIE (2020). CIE Position Statement on Ultraviolet (UV) Radiation to Manage the Risk of COVID-19 Transmission. <https://cie.co.at/files/CIE%20Position%20Statement%20-%20UV%20radiation%20%282020%29.pdf>

- Clark, P. U., Pisias, N. G., Stocker, T. F., & Weaver, A. J. (2002). The role of the thermohaline circulation in abrupt climate change. *Nature*, *415*, 863-869. <https://doi.org/10.1038/415863a>
- Collins, T., & Margesin, R. (2019). Psychrophilic lifestyles: mechanisms of adaptation and biotechnological tools. *Applied Microbiology and Biotechnology*, *103*(7), 2857–2871. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-09659-5>
- Comeau, S., Gorsky, G., Jeffree, R., Teyssié, J.-L., & Gattuso, J.-P. (2009). Impact of ocean acidification on a key Arctic pelagic mollusc (*Limacina helicina*). *Biogeosciences*, *6*, 1877–1882. <https://doi.org/10.5194/bg-6-1877-2009>
- Cortina, J., Martín, N., Maestre, F. T., & Bautista, S. (2010). Disturbance of the biological soil crusts and performance of *Stipa tenacissima* in a semi-arid Mediterranean steppe. *Plant and Soil*, *334*(1), 311–322. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0384-4>
- Cronin, T. W., Caldwell, R. L., & Marshall, J. (2001). Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature*, *6*(9), 546–547. www.nature.com
- Davey, M. C. (1989). The Effects of Freezing and Desiccation on Photosynthesis and Survival of Terrestrial Antarctic Algae and Cyanobacteria. *Polar Biology* *10*, 29-32. <https://doi.org/10.1007/BF00238287>
- De Los Ríos, A., Ascaso, C., Wierzchos, J., Fernández-Valiente, E., & Quesada, A. (2004). Microstructural Characterization of Cyanobacterial Mats from the McMurdo Ice Shelf, Antarctica. *Applied and Environmental Microbiology*, *70*(1), 569–580. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.1.569-580.2004>
- Dvořák, P., Casamatta, D. A., Hašler, P., Jahodářová, E., Norwich, A. R., & Pouličková, A. (2017). Diversity of the cyanobacteria. In: Hallenbeck, P. C. (Ed.), *Modern Topics in the Phototrophic Prokaryotes: Environmental and Applied Aspects* (pp. 3–46). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-46261-5_1
- Elbert, W., Weber, B., Andreae, M. O., & Pöschl, U. P. (2009). Microbiotic crusts on soil, rock and plants Microbiotic crusts on soil, rock and plants: neglected major players in the global cycles of carbon and nitrogen? Microbiotic crusts on soil, rock and plants. *Biogeosciences Discuss*, *6*, 6983–7015. <https://doi.org/10.5194/bgd-6-6983-2009>
- Elmendorf, S. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Björk, R. G., Boulanger-Lapointe, N., Cooper, E. J., Cornelissen, J. H. C., Day, T. A., Dorrepaal, E., Elumeeva, T. G., Gill, M., Gould, W. A., Harte, J., Hik, D. S., Hofgaard, A., Johnson, D. R., Johnstone, J. F., Jónsdóttir, I. S., Jorgenson, J. C., ... Wipf, S. (2012). Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change*, *2*(6), 453–457. <https://doi.org/10.1038/nclimate1465>

- Elster, J. (2002). Ecological Classification of Terrestrial Algal Communities in Polar Environments. In: Beyer, L. & Bölter, M. (Eds.), *Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. (Vol. 154). Springer.
- Elster, J., & Benson, E. (2004). Life in the Polar Terrestrial Environment with a Focus on Algae and Cyanobacteria. In: Fuller B.J., Lane N., Benson E.E. (Eds.), *Life in the Frozen State* (pp 111-150), CRC Press.
- Elster, J., Degma, P., Kováčik, L., Valentová, L., Šramková, K., & Batista Pereira, A. (2008). Freezing and desiccation injury resistance in the filamentous green alga *Klebsormidium* from the Antarctic, Arctic and Slovakia. *Biologia*, 63(6), 843–851. <https://doi.org/10.2478/s11756-008-0111-2>
- Elster, J. (2023). Ústup ledovců a kolonizace odledněného substrátu. In: Elster, J., & Ditrich, O. (Eds). *Polární ekologie Svalbardu* (pp 117-134). Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- Elster, J., & Devetter, M. (2023). Vztahy organismů v půdě a půdních krustách. In: Elster, J., & Ditrich, O. (Eds). *Polární ekologie Svalbardu* (pp 135-151). Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- Elster, J., Lukešová, A., Svoboda, J., Kopecký, J., & Kanda, H. (1999). Diversity and abundance of soil algae in the polar desert Sverdrup Pass, central Ellesmere Island. *Polar Record* 35(194), 231-254. <https://doi.org/10.1017/S0032247400015515>
- Escobar, 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: Biological Sciences*, 367(1606), 3087–3099. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0344>
- Evans, R. D., & Johansen, J. R. (1999). Microbiotic Crusts and Ecosystem Processes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18(2), 183–225. <https://doi.org/10.1080/07352689991309199>
- Falkowski, P. G., & LaRoche, J. (1991). Acclimation to spectral irradiance in algae. *Journal of Phycology*, 27, 8–14. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1991.00008.x>
- Ferrenberg, S., Reed, S. C., Belnap, J., & Schlesinger, W. H. (2015). Climate change and physical disturbance cause similar community shifts in biological soil crusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(39), 12116–12121. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509150112>
- Forbes, B. C., Fauria, M. M., & Zetterberg, P. (2010). Russian Arctic warming and “greening” are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology*, 16(5), 1542–1554. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02047.x>

- Frainer, A., Primicerio, R., Kortsch, S., Aune, M., Dolgov, A. V., Fossheim, M., & Aschan, M. M. (2017). Climate-driven changes in functional biogeography of Arctic marine fish communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *114*(46), 12202–12207. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706080114>
- Friedel, M., Chiodo, G., Stenke, A., Domeisen, D. I. V., Fueglistaler, S., Anet, J. G., & Peter, T. (2022). Springtime arctic ozone depletion forces northern hemisphere climate anomalies. *Nature Geoscience*, *15*(7), 541–547. <https://doi.org/10.1038/s41561-022-00974-7>
- Gálvez, F. E., Saldarriaga-Córdoba, M., Huovinen, P., Silva, A. X., & Gómez, I. (2021). Revealing the Characteristics of the Antarctic Snow Alga *Chlorominima collina* gen. et sp. nov. Through Taxonomy, Physiology, and Transcriptomics. *Frontiers in Plant Science*, *12*, 1-22. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.662298>
- Garcia-Pichel, F., Belnap, J., Neuer, S., & Schanz, F. (2009). Estimates of global cyanobacterial biomass and its distribution. *Algological Studies*, *109*(1), 213–227. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2003/0109-0213>
- Gattuso, J.-P., Frankignoulle, M., Bourge, I., Romaine, S., & Buddemeier, R. W. (1998). Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. *Global and Planetary Change*, *18*, 37–46. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(98\)00035-6](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(98)00035-6)
- George, A. L., Murray, A. W., & Montiel, P. O. (2001). Tolerance of Antarctic cyanobacterial mats to enhanced UV radiation. *Microbiology Ecology*, *37*(1), 91-101. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2001.tb00856.x>
- Glomsrød, S., Duhaime, G., & Aslaksen, I. (2015). *The Economy of the North 2015*. Oslo-Kongsvinger, Arctic Council Secretariat.
- Glomsrød, S., Duhaime, G., & Aslaksen, I. (2021). *The economy of the North - 2020 ECONOR*. Oslo-Kongsvinger, Arctic Council Secretariat.
- Gold, W. G., & Bliss, L. C. (1995). Water Limitations and Plant Community Development in a Polar Desert. *Ecology*, *76*(5), 1558–1568. <https://doi.org/10.2307/1938157>
- Gregory, J. M., Huybrechts, P., & Raper, S. C. B. (2004). Threatened loss of the Greenland ice-sheet. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature02512>
- GRID-Arendal. (2010). Definition of the geographic areas covered in the Arctic Biodiversity Assessment. <https://www.grida.no/resources/6264>
- Gruber, S. (2012). Derivation and analysis of a high-resolution estimate of global permafrost zonation. *Cryosphere*, *6*(1), 221–233. <https://doi.org/10.5194/tc-6-221-2012>
- Guiry, M. D. (2012). How many species of algae are there? *Journal of Phycology* *48*(5), 1057–1063). <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01222.x>

- Hall, A. (2004). The Role of Surface Albedo Feedback in Climate. *Journal of Climate*, 17(7), 1550–1568.
- Hanssen-Bauer, I., Førland, E. J., Hisdal, H., Mayer, S., Sandø, A. B., Sorteberg, A., Adakudlu, M., Andresen, J., Bakke, J., Beldring, S., Benestad, R., Bilt, W., Bogen, J., Borstad, C., Breili, K., Breivik, Ø., Børsheim, K. Y., Christiansen, H. H., Dobler, A., ... Wong, W. K. (2019). *Climate in Svalbard 2100 - a knowledge base for climate adaptation*. <http://www.miljodirektoratet.no/M1242>
- Harper, K. T., & Marble, J. R. (1988). A role for nonvascular plants in management of arid and semiarid rangelands. In: Tueller, P. T. (Ed.), *Vegetation science applications for rangeland analysis and management* (Vol 14, pp 135-169). Kluwer Academic Publishers Group, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-009-3085-8_7
- Hawes, I., Howard-Williams, C., & Vincent, W. F. (1992). Desiccation and recovery of antarctic cyanobacterial mats. *Polar Biology*, 12, 587-594. <https://doi.org/10.1007/BF00236981>
- Hill, G. B., & Henry, G. H. R. (2011). Responses of High Arctic wet sedge tundra to climate warming since 1980. *Global Change Biology*, 17(1), 276–287. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02244.x>
- Holzinger, A., Roleda, M. Y., & Lütz, C. (2009). The vegetative arctic freshwater green alga *Zygnema* is insensitive to experimental UV exposure. *Micron*, 40(8), 831–838. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2009.06.008>
- Hund, A. (2014). *Antarctica and the Arctic Circle: A geographic Encyclopedia of the Earth's polar regions*. (Vols. 1: A–I). Cambridge University Press.
- Hurrell, J. W., & Deser, C. (2009). North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation. *Journal of Marine Systems*, 79, 231–244. <https://doi.org/10.1016/j.marsys.2008.11.026>
- Hurrell, J. W., Kushnir, Y., Ottersen, G., & Visbeck, M. (2003). An overview of the north atlantic oscillation. In *Geophysical Monograph Series* (Vol. 134, pp. 1–35). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1029/134GM01>
- IPCC. (2022). Polar Regions. In: *Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*. Cambridge University Press, pp. 203-320. <https://doi.org/10.1017/9781009157964.005>
- Johansen, J. R. (1993). Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of North America. *Journal of Phycology*, 29, 140–147. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1993.00140.x>
- Jones, E. M., Chierici, M., Menze, S., Fransson, A., Ingvaldsen, R. B., & Lødemel, H. H. (2021). Ocean acidification state variability of the Atlantic Arctic Ocean around northern Svalbard. *Progress in Oceanography*, 199, 1-24. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102708>

- Jónsdóttir, I. S. (2005). Terrestrial Ecosystems on Svalbard: Heterogeneity, Complexity and Fragility from an Arctic Island Perspective. *Biology & Environment Proceedings of the Royal Irish Academy*, 105(3), 155–165. <https://doi.org/10.3318/BIOE.2005.105.3.155>
- Jorgenson, M. T., & Osterkamp, T. E. (2005). Response of boreal ecosystems to varying modes of permafrost degradation. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(9), 2100–2111. <https://doi.org/10.1139/x05-153>
- Joshua, S., Bailey, S., Mann, N. H., & Mullineaux, C. W. (2005). Involvement of phycobilisome diffusion in energy quenching in cyanobacteria. *Plant Physiology*, 138(3), 1577–1585. <https://doi.org/10.1104/pp.105.061168>
- Kaartvedt, S., & Titelman, J. (2018). Planktivorous fish in a future Arctic Ocean of changing ice and unchanged photoperiod. *ICES Journal of Marine Science*, 75(7), 2312–2318. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx248>
- Kalina, T., & Váňa, J. (2010). *Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii*. Univerzita Karlova v Praze, Nakladatelství Karolinum. ISBN 978-80-246-1036-8
- Kaplan, J. O., & New, M. (2006). Arctic climate change with a 2 °C global warming: Timing, climate patterns and vegetation change. *Climatic Change*, 79(3–4), 213–241. <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9113-7>
- Karl, D. M., Bird, D. F., Bjorkman, K., & Houlihan, T. (1999). Microorganisms in the Accreted Ice of Lake Vostok, Antarctica. *Science*, 286, 2144–2147. <https://doi.org/10.1126/science.286.5447.2144>
- Karsten, U., & Holzinger, A. (2014). Green algae in alpine biological soil crust communities: Acclimation strategies against ultraviolet radiation and dehydration. *Biodiversity and Conservation*, 23(7), 1845–1858. Kluwer Academic Publishers. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0653-2>
- Kaštovský, J. (2023). Welcome to the jungle! An overview of modern taxonomy of cyanobacteria. *Hydrobiologia*, 851, 1063–1077. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05356-7>
- Kennedy, A. D. (1993). Water as a Limiting Factor in the Antarctic Terrestrial Environment: A Biogeographical Synthesis. *Arctic and Alpine Research*, 25(4), 308–315. <https://doi.org/10.2307/1551914>
- Kirst, G. O., & Wiencke, C. (1995). Ecophysiology of Polar Algae. *Journal of Phycology*, 31, 181–199. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1995.00181.x>
- Knoblauch, C., Beer, C., Schuett, A., Sauerland, L., Liebner, S., Steinhof, A., Rethemeyer, J., Grigoriev, M. N., Faguet, A., & Pfeiffer, E. M. (2021). Carbon Dioxide and Methane Release Following Abrupt Thaw of Pleistocene Permafrost Deposits in Arctic Siberia. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 126(11), 1–18. <https://doi.org/10.1029/2021JG006543>

- Knutson, T. R., Delworth, T. L., Dixon, K. W., Held, I. M., Ramaswamy, V., Schwarzkopf, M. D., Stenchikov, G., & Stouffer, R. J. (2006). Assessment of Twentieth-Century Regional Surface Temperature Trends Using the GFDL CM2 Coupled Models. *Journal of Climate*, *19*(9), 1624–1651. <https://doi.org/10.1175/JCLI3709.1>
- Kokelj, S. V., & Jorgenson, M. T. (2013). Advances in thermokarst research. *Permafrost and Periglacial Processes*, *24*(2), 108–119. <https://doi.org/10.1002/ppp.1779>
- Komárek, J., Kaštovský, J., Mareš, J., & Johansen, J. R. (2014). Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. *Preslia*, *86*, 295–335.
- Komárek, J., Nedbalová, L. (2007). In: In: Seckbach, J. (ed). *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments* (J. Seckbach, Ed.; Vol. 11). Springer, 321–342. ISBN: 978-1-4020-6111-0
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., & Rubel, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, *15*(3), 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Kromkamp, J., Barranguet, C., & Peene, J. (1998). Determination of microphytobenthos PSII quantum efficiency and photosynthetic activity by means of variable chlorophyll fluorescence. *Marine Ecology - Progress Series*, *162*, 45–55. <https://hdl.handle.net/11245/1.145754>
- Kusunoki, S., Mizuta, R., & Hosaka, M. (2015). Future changes in precipitation intensity over the Arctic projected by a global atmospheric model with a 60-km grid size. *Polar Science*, *9*(3), 277–292. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2015.08.001>
- Kvíděrová, J., Elster, J., & Šimek, M. (2011). In situ response of *Nostoc commune* s.l. colonies to desiccation in Central Svalbard, Norwegian High Arctic. *Fottea*, *11*(1), 87–97. <https://doi.org/10.5507/fot.2011.009>
- Kvíděrová, J., Souquieres, C. E., & Elster, J. (2019). Ecophysiology of photosynthesis of *Vaucheria* sp. mats in a Svalbard tidal flat. *Polar Science*, *21*, 172–185. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2018.11.006>
- Lan, S., Thomas, A. D., Tooth, S., Wu, L., & Hu, C. (2019). Small-Scale Spatial Heterogeneity of Photosynthetic Fluorescence Associated with Biological Soil Crust Succession in the Tengger Desert, China. *Microbial Ecology*, *78*(4), 936–948. <https://doi.org/10.1007/s00248-019-01356-0>
- Lange, O. L., Meyer, A., Zellner, H., & Heber, U. (1994). Photosynthesis and Water Relations of Lichen Soil Crusts: Field Measurements in the Coastal Fog Zone of the Namib Desert. *Functional Ecology*, *8*(2), 253–264. <https://doi.org/10.2307/2389909>
- Lange, O. L. (2003). Photosynthesis of Soil-Crust Biota as Dependent on Environmental Factors. In: Belnap, J., & Lange, O. L. (Eds). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management* (Vol. 150, pp 215-240). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. ISBN 978-3-540-43757-4

- Lara, M. J., Lin, D. H., Andresen, C., Lougheed, V. L., & Tweedie, C. E. (2019). Nutrient Release From Permafrost Thaw Enhances CH₄ Emissions From Arctic Tundra Wetlands. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 124(6), 1560–1573. <https://doi.org/10.1029/2018JG004641>
- Larsen, J. N., & Fondahl, G. (2015). *Arctic Human Development Report*. Nordic Council of Ministers.
- Láska, K. (2023). Klimatické poměry Svalbardu. In: Elster, J., & Ditrich, O. (Eds). *Polární ekologie Svalbardu* (pp 87-97). Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- Láska, K., Witoszová, D., & Prošek, P. (2012). Weather patterns of the coastal zone of Petuniabukta, central Spitsbergen in the period 2008-2010. *Polish Polar Research*, 33(4), 297–318. <https://doi.org/10.2478/v10183-012-0025-0>
- Lewis, K. M., Van Dijken, G. L., & Arrigo, K. R. (2020). Changes in phytoplankton concentration now drive increased Arctic Ocean primary production. *Science*, 369(6500), 198–202. <https://doi.org/10.1126/science.aay8380>
- Li, X. R., Jia, R. L., Zhang, Z. S., Zhang, P., & Hui, R. (2018). Hydrological response of biological soil crusts to global warming: A ten-year simulative study. *Global Change Biology*, 24(10), 4960–4971. <https://doi.org/10.1111/gcb.14378>
- Ling, H. U. (1996). Snow algae of the Windmil Islands region, Antarctica. *Hydrobiologia*, 336, 99–106. <https://doi.org/10.1007/BF00010823>
- Lukeš, M., Procházková, L., Shmidt, V., Nedbalová, L., & Kaftan, D. (2014). Temperature dependence of photosynthesis and thylakoid lipid composition in the red snow alga *Chlamydomonas cf. nivalis* (Chlorophyceae). *FEMS Microbiology Ecology*, 89(2), 303–315. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12299>
- Lukešová A. & Froz, J. (2007). Soil and Freshwater Micro-Algae as a Food Source for Invertebrates in Extreme Environments. In: Seckbach, J. (Ed.), *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments* (Vol. 11). Springer. ISBN: 978-1-4020-6111-0
- Lyon, B. R., & Mock, T. (2014). Polar microalgae: New approaches towards understanding adaptations to an extreme and changing environment. *Biology* 3(1), 56–80. <https://doi.org/10.3390/biology3010056>
- Marshall, J., Kushnir, Y., Battisti, D., Chang, P., Czaja, A., Dickson, R., Hurrell, J., McCartney, M., Saravanan, R., & Visbeck, M. (2001). North Atlantic climate variability: Phenomena, impacts and mechanisms. *International Journal of Climatology*, 21(15), 1863–1898. <https://doi.org/10.1002/joc.693>
- Maslanik, J. A., Fowler, C., Stroeve, J., Drobot, S., Zwally, J., Yi, D., & Emery, W. (2007). A younger, thinner Arctic ice cover: Increased potential for rapid, extensive sea-ice loss. *Geophysical Research Letters*, 34(24), 1-5. <https://doi.org/10.1029/2007GL032043>

- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, *51*(345), 659–668. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- McCrystall, M. R., Stroeve, J., Serreze, M., Forbes, B. C., & Screen, J. A. (2021). New climate models reveal faster and larger increases in Arctic precipitation than previously projected. *Nature Communications*, *12*(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27031-y>
- McFadden, G. I. (1999). Endosymbiosis and evolution of the plant cell. *Current Opinion in Plant Biology*, *2*(6), 513–419. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(99\)00025-4](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(99)00025-4)
- Miller, G. H., Alley, R. B., Brigham-Grette, J., Fitzpatrick, J. J., Polyak, L., Serreze, M. C., & White, J. W. C. (2010a). Arctic amplification: Can the past constrain the future? *Quaternary Science Reviews*, *29*(15–16), 1779–1790. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.02.008>
- Miller, G. H., Brigham-Grette, J., Alley, R. B., Anderson, L., Bauch, H. A., Douglas, M. S. V., Edwards, M. E., Elias, S. A., Finney, B. P., Fitzpatrick, J. J., Funder, S. V., Herbert, T. D., Hinzman, L. D., Kaufman, D. S., MacDonald, G. M., Polyak, L., Robock, A., Serreze, M. C., Smol, J. P., ... Wolff, E. W. (2010b). Temperature and precipitation history of the Arctic. *Quaternary Science Reviews*, *29*(15–16), 1679–1715. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.03.001>
- Morgan-Kiss, R. M., Priscu, J. C., Pockock, T., Gudynaite-Savitch, L., & Huner, N. P. A. (2006). Adaptation and Acclimation of Photosynthetic Microorganisms to Permanently Cold Environments. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *70*(1), 222–252. <https://doi.org/10.1128/mubr.70.1.222-252.2006>
- Morita, R. Y. (1975). Psychrophilic Bacteria. *Bacteriological Reviews*, *39*(2), 144–167. <https://doi.org/10.1128/br.39.2.144-167.1975>
- Mueller, D. R., Vincent, W. F., Pollard, W. H., & Fritsen, CH. (2001). Glacial cryoconite ecosystems: A bipolar comparison of algal communities and habitats. *Nova Hedwigia Beihefte*, *123*, 173–197.
- Müller, T., Bleiß, W., Martin, C., Rogaschewski, S., & Fuhr, G. (1998). Snow algae from northwest Svalbard: their identification, distribution, pigment and nutrient content. *Polar Biology*, *20*(1), 14–32. <https://doi.org/10.1007/s0030000050272>
- Murchie, E. H., & Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, *64*(13), 3983–3998. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert208>

- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilmsking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K. D., MacIas-Fauria, M., Sass-Klaassen, U., Lévesque, E., Boudreau, S., Ropars, P., Hermanutz, L., Trant, A., Collier, L. S., Weijers, S., Rozema, J., Rayback, S. A., Schmidt, N. M., ... Hik, D. S. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: Dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6(4), 1-15. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045509>
- Mysak, L. A. (2001). Patterns of arctic circulation. *Science*, 293(5533), 1269–1270. <https://doi.org/10.1126/science.1064217>
- Natali, S. M., Schuur, E. A. G., Mauritz, M., Schade, J. D., Celis, G., Crummer, K. G., Johnston, C., Krapek, J., Pegoraro, E., Salmon, V. G., & Webb, E. E. (2015). Permafrost thaw and soil moisture driving CO₂ and CH₄ release from upland tundra. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(3), 525–537. <https://doi.org/10.1002/2014JG002872>
- Nedbalová, L., & Lukavský, J. (2007). Historie pozorování barevného sněhu. *Živa*, 104–107. www.cas.cz/ziva
- Nekrasová, K. A., Kozlovskaja, L. S., Domračeva L. I., & Ština, E. A. (1976). The influence of invertebrates on the development of Algae. *Pedobiologia*, 16, 286–297.
- Nielsen, U. N., & Wall, D. H. (2013). The future of soil invertebrate communities in polar regions: different climate change responses in the Arctic and Antarctic? *Ecology Letters*, 16(3), 409–419. <https://doi.org/10.1111/ele.12058>
- Niittynen, P., & Luoto, M. (2018). The importance of snow in species distribution models of arctic vegetation. *Ecography*, 41(6), 1024–1037. <https://doi.org/10.1111/ecog.03348>
- Noël, B., Jakobs, C. L., van Pelt, W. J. J., Lhermitte, S., Wouters, B., Kohler, J., Hagen, J. O., Luks, B., Reijmer, C. H., van de Berg, W. J., & van den Broeke, M. R. (2020). Low elevation of Svalbard glaciers drives high mass loss variability. *Nature Communications*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18356-1>
- Norwegian Meteorological Institute (2023). *Observations and weather statistics*. <https://seklima.met.no/observations/>. Accessed 10 Jan 2022
- Norwegian Polar Institute (2023). *Maps*. <https://geokart.npolar.no/Html5Viewer/index.html?viewer=Svalbardkartet>
- Notz, D., & Marotzke, J. (2012). Observations reveal external driver for Arctic sea-ice retreat. *Geophysical Research Letters*, 39(8), 1-6. <https://doi.org/10.1029/2012GL051094>
- Notz, D., & Stroeve, J. (2016). Observed Arctic sea-ice loss directly follows anthropogenic CO₂ emission. *Science*, 354(6313), 747–750. <https://doi.org/10.1126/science.aag2345>

- Nuth, C., Moholdt, G., Kohler, J., Hagen, J. O., & Kääb, A. (2010). Svalbard glacier elevation changes and contribution to sea level rise. *Journal of Geophysical Research*, *115*(1), 1-16. <https://doi.org/10.1029/2008JF001223>
- Onarheim, I. H., & Árrthun, M. (2017). Toward an ice-free Barents Sea. *Geophysical Research Letters*, *44*(16), 8387–8395. <https://doi.org/10.1002/2017GL074304>
- Oren, A. (2004). A proposal for further integration of the cyanobacteria under the Bacteriological Code. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, *54*(5), 1895–1902. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.03008-0>
- Orr, J. C., Fabry, V. J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S. C., Feely, R. A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R. M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R. G., Plattner, G. K., Rodgers, K. B., ... Yool, A. (2005). Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, *437*(7059), 681–686. <https://doi.org/10.1038/nature04095>
- Overpeck, J., Hughen, K., Hardy, D., Bradley, R., Case, R., Douglas, M., Finney, B., Gajewski, K., Jacoby, G., Jennings, A., Lamoureux, S., Lasca, A., Macdonald, G., Moore, J., Retelle, M., Smith, S., Wolfe, A., & Zielinski, G. (1997). Arctic Environmental Change of the Last Four Centuries. *Science*, *278*(5341), 1251–1256. <https://doi.org/10.1126/science.278.5341.1251>
- Palinska, K. A., & Surosz, W. (2014). Taxonomy of cyanobacteria: A contribution to consensus approach. *Hydrobiologia*, *740*(1), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1971-9>
- Palter, J. B. (2015). The role of the gulf stream in European climate. *Annual Review of Marine Science*, *7*, 113–137. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015656>
- Park, T., Ganguly, S., Tømmervik, H., Euskirchen, E. S., Høgda, K. A., Karlsen, S. R., Brovkin, V., Nemani, R. R., & Myneni, R. B. (2016). Changes in growing season duration and productivity of northern vegetation inferred from long-term remote sensing data. *Environmental Research Letters*, *11*(8), 1-11. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/8/084001>
- Pattanaik, B., Schumann, R., Karsten U. (2007). Effects of Ultraviolet Radiation on Cyanobacteria and their Protective Mechanisms. In: Seckbach, J. (Ed.), *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments* (Vol. 11, pp 31-48). Springer. ISBN: 978-1-4020-6111-0
- Pattison, R. R., Jorgenson, J. C., Raynolds, M. K., & Welker, J. M. (2015). Trends in NDVI and Tundra Community Composition in the Arctic of NE Alaska Between 1984 and 2009. *Ecosystems*, *18*(4), 707–719. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9858-9>

- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11, 1633-1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Pessi, I. S., Pushkareva, E., Lara, Y., Borderie, F., Wilmotte, A., & Elster, J. (2019). Marked Succession of Cyanobacterial Communities Following Glacier Retreat in the High Arctic. *Microbial Ecology*, 77(1), 136–147. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1203-3>
- Peters, E., & Thomas, D. N. (1996). Prolonged darkness and diatom mortality I: Marine Antarctic species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 207, 25–29. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(96\)02520-8](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02520-8)
- Phoenix, G. K., & Bjerke, J. W. (2016). Arctic browning: extreme events and trends reversing arctic greening. *Global Change Biology*, 22(9), 2960–2962. <https://doi.org/10.1111/gcb.13261>
- Phoenix, K., & Lee, J. A. (2004). Predicting impacts of Arctic climate change: Past lessons and future challenges. *Ecological Research*, 19, 65–74. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1703.2003.00609.x>
- Pichrtová, M., Hájek, T., & Elster, J. (2014a). Osmotic stress and recovery in field populations of *Zygnema* sp. (Zygnematophyceae, Streptophyta) on Svalbard (High Arctic) subjected to natural desiccation. *FEMS Microbiology Ecology*, 89(2), 270–280. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12288>
- Pichrtová, M., Hájek, T., & Elster, J. (2016). Annual development of mat-forming conjugating green algae *Zygnema* spp. in hydro-terrestrial habitats in the Arctic. *Polar Biology*, 39(9), 1653–1662. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1889-y>
- Pichrtová, M., Hejduková, E., Nedbalová, L., & Elster, J. (2020). How to survive winter? In: Prisco, G., Edwards, H. G. M., Elster, J., Huiskes, H. L., (Eds.), *Life in Extreme Environments* (pp 101–125). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108683319.008>
- Pichrtová, M., Kulichová, J., & Holzinger, A. (2014b). Nitrogen limitation and slow drying induce desiccation tolerance in conjugating green algae (Zygnematophyceae, Streptophyta) from polar habitats. *PLoS ONE*, 9(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113137>
- Pinto, J. G., & Raible, C. C. (2012). Past and recent changes in the North Atlantic oscillation. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 3(1), 79–90. <https://doi.org/10.1002/wcc.150>
- Pithan, F., & Jung, T. (2021). Arctic Amplification of Precipitation Changes—The Energy Hypothesis. *Geophysical Research Letters*, 48(21), 1-9. <https://doi.org/10.1029/2021GL094977>

- Pithan, F., & Mauritsen, T. (2014). Arctic amplification dominated by temperature feedbacks in contemporary climate models. *Nature Geoscience*, 7(3), 181–184. <https://doi.org/10.1038/ngeo2071>
- Pointing, S. B., Büdel, B., Convey, P., Gillman, L. N., Körner, C., Leuzinger, S., & Vincent, W. F. (2015). Biogeography of photoautotrophs in the high polar biome. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1–12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00692>
- Post, E., Alley, R. B., Christensen, T. R., Macias-Fauria, M., Forbes, B. C., Gooseff, M. N., Iler, A., Kerby, J. T., Laidre, K. L., Mann, M. E., Olofsson, J., Stroeve, J. C., Ulmer, F., Virginia, R. A., & Wang, M. (2019). The polar regions in a 2 °C warmer world. *Science Advances*, 5, 1–12. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw9883>
- Previdi, M., Smith, K. L., & Polvani, L. M. (2021). Arctic amplification of climate change: A review of underlying mechanisms. *Environmental Research Letters*, 16(9), 1–25. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac1c29>
- Pushkareva, E., Barrantes, I., Leinweber, P., & Karsten, U. (2021). Microbial diversity in subarctic biocrusts from west iceland following an elevation gradient. *Microorganisms*, 9(11), 1-15. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9112195>
- Pushkareva, E., Eckhardt, K. U., Hotter, V., Frossard, A., Leinweber, P., Frey, B., & Karsten, U. (2020). Chemical composition of soil organic matter and potential enzyme activity in the topsoil along a moisture gradient in the High Arctic (Svalbard). *Geoderma*, 368, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114304>
- Pushkareva, E., & Elster, J. (2013). Biodiversity and ecological classification of cryptogamic soil crusts in the vicinity of Petunia Bay, Svalbard. *Czech Polar Reports*, 3(1), 7–18. <https://doi.org/10.5817/cpr2013-1-3>
- Pushkareva, E., Elster, J., & Becker, B. (2023). Metagenomic Analysis of Antarctic Biocrusts Unveils a Rich Range of Cold-Shock Proteins. *Microorganisms*, 11(8), 1-10. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11081932>
- Pushkareva, E., Elster, J., Holzinger, A., Niedzwiedz, S., & Becker, B. (2022). Biocrusts from Iceland and Svalbard: Does microbial community composition differ substantially? *Frontiers in Microbiology*, 13, 1-11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1048522>
- Pushkareva, E., Johansen, J. R., & Elster, J. (2016). A review of the ecology, ecophysiology and biodiversity of microalgae in Arctic soil crusts. *Polar Biology*, 39(12), 2227–2240. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1902-5>
- Pushkareva, E., Kvideroová, J., Šimek, M., & Elster, J. (2017). Nitrogen fixation and diurnal changes of photosynthetic activity in Arctic soil crusts at different development stage. *European Journal of Soil Biology*, 79, 21–30. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.02.002>

- Pushkareva, E., Pessi, I. S., Namsaraev, Z., Mano, M. J., Elster, J., & Wilmotte, A. (2018). Cyanobacteria inhabiting biological soil crusts of a polar desert: Sør Rondane Mountains, Antarctica. *Systematic and Applied Microbiology*, *41*(4), 363–373. <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2018.01.006>
- Pushkareva, E., Pessi, I. S., Wilmotte, A., & Elster, J. (2015). Cyanobacterial community composition in Arctic soil crusts at different stages of development. *FEMS Microbiology Ecology*, *91*(12). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiv143>
- Quesada, A., Vincent, W. F., & Lean, D. R. S. (1999). Community and pigment structure of Arctic cyanobacterial assemblages: the occurrence and distribution of UV-absorbing compounds. *Microbiology Ecology*, *28*, 315–323. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1999.tb00586.x>
- Raggio, J., Allan Green, T. G., Sancho, L. G., Pintado, A., Colesie, C., Weber, B., & Büdel, B. (2017). Metabolic activity duration can be effectively predicted from macroclimatic data for biological soil crust habitats across Europe. *Geoderma*, *306*, 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.07.001>
- Rahmstorf, S. (2006). Thermohaline Ocean Circulation. In Elias, S. & Mock, C. J. (Eds), *Encyclopedia of Quaternary Sciences* (pp 1–10). Elsevier.
- Ramond, J.-B., Jordaan, K., Díez, B., Heinzelmann, S. M., & Cowan, D. A. (2022). Microbial Biogeochemical Cycling of Nitrogen in Arid Ecosystems. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *86*(2), 1-40. <https://doi.org/10.1128/membr.00109-21>
- Rantanen, M., Karpechko, A. Y., Lipponen, A., Nordling, K., Hyvärinen, O., Ruosteenoja, K., Vihma, T., & Laaksonen, A. (2022). The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979. *Communications Earth and Environment*, *3*(1), 1-10. <https://doi.org/10.1038/s43247-022-00498-3>
- Rastogi, R. P., Sinha, R. P., Moh, S. H., Lee, T. K., Kottuparambil, S., Kim, Y. J., Rhee, J. S., Choi, E. M., Brown, M. T., Häder, D. P., & Han, T. (2014). Ultraviolet radiation and cyanobacteria. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, *141*, 154–169. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.09.020>
- Raymond, J. A. (2011). Algal ice-binding proteins change the structure of sea ice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*(24). <https://doi.org/10.1073/pnas.1106288108>
- Raymond, J. A., & Fritsen, C. H. (2000). Ice-active substances associated with Antarctic freshwater and terrestrial photosynthetic organisms. *Antarctic Science*, *12*(4), 418–424. <http://journals.cambridge.org>
- Raymond, J. A., Janech, M. G., & Fritsen, C. H. (2009). Novel ice-binding proteins from a psychrophilic antarctic alga (chlamydomonadaceae, chlorophyceae). *Journal of Phycology*, *45*(1), 130–136. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00623.x>
- Rebecchi, L., Altiero, T., & Guidetti, R. (2007). Anhydrobiosis: the extreme limit of desiccation tolerance. *Invertebrate Survival Journal*, *4*(2), 65-81.

- Reissler, W. (2007). The hidden life in algae underground. In: Seckbach, J. (Ed.), *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments* (Vol. 11, pp 49-58). Springer. ISBN: 978-1-4020-6111-0
- Reynolds, C. S., Oliver, R. L., & Walsby, A. E. (1987). Cyanobacterial dominance: The role of buoyancy regulation in dynamic lake environments. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21(3), 379–390. <https://doi.org/10.1080/00288330.1987.9516234>
- Riebesell, U., Zondervan, I., Rost, B., Torell, D. P., Zeebe, R. E., & Morel, F. M. M. (2000). Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Letters to Nature*, 407, 364–367. <https://doi.org/10.1038/35030078>
- Rigor, I. G., Wallace, J. M., & Colony, R. L. (2002). Response of Sea Ice to the Arctic Oscillation. *Journal of Climate*, 15(18), 2648–2663. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2002\)015<2648:ROSITT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2002)015<2648:ROSITT>2.0.CO;2)
- Riihelä, A., Manninen, T., & Laine, V. (2013). Observed changes in the albedo of the Arctic sea-ice zone for the period 1982-2009. *Nature Climate Change*, 3(10), 895–898. <https://doi.org/10.1038/nclimate1963>
- Ringo, D. L. (1967). Flagellar motion and fine structure of the flagellar apparatus in *Chlamydomonas*. *Journal of Cell Biology*, 33(3), 543–571. <https://doi.org/10.1083/jcb.33.3.543>
- Rippin, M., Becker, B., & Holzinger, A. (2017). Enhanced desiccation tolerance in mature cultures of the streptophytic green alga *Zygnema circumcarinatum* revealed by transcriptomics. *Plant and Cell Physiology*, 58(12), 2067–2084. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx136>
- Rivkin, R. B., & Putt, M. (1987). Diel Periodicity of Photosynthesis in Polar Phytoplankton: Influence on Primary Production. *Science*, 238(4831), 1285–1288.
- Šabacká, M., & Elster, J. (2006). Response of cyanobacteria and algae from Antarctic wetland habitats to freezing and desiccation stress. *Polar Biology*, 30(1), 31–37. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0156-z>
- Sánchez-Baracaldo, P., Bianchini, G., Wilson, J. D., & Knoll, A. H. (2022). Cyanobacteria and biogeochemical cycles through Earth history. *Trends in Microbiology*, 30(2), 143–157. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2021.05.008>
- Schaefer, K., Lantuit, H., Romanovsky, V. E., Schuur, E. A. G., & Witt, R. (2014). The impact of the permafrost carbon feedback on global climate. *Environmental Research Letters*, 9(8). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/8/085003>
- Schlenzog, M., Green, T. G. A., & Schroeter, B. (2013). Life form and water source interact to determine active time and environment in cryptogams: An example from the maritime Antarctic. *Oecologia*, 173(1), 59–72. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2608-9>

- Schoolmeester, T., Gjerdi, H. L., Crump, J., Alfthan, B., Fabres, J., Johnsen, K., Puikkonen, L., Kurvits, T., & Baker, E. (2019). Global Linkages: A Graphic Look at the Changing Arctic (rev. 1). Nairobi and Arendal: UN Environment and GRID-Arendal.
- Schopf, J. W. (1970). Pre-Cambrian micro-organisms and evolutionary events prior to the origin of vascular plants. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 45(3), 319–352.
- Schuur, E. A. G., Bockheim, J., Canadell, J. G., Euskirchen, E., Field, C. B., Goryachkin, S. V., Hagemann, S., Kuhry, P., Lafleur, P. M., Lee, H., Mazhitova, G., Nelson, F. E., Rinke, A., Romanovsky, V. E., Shiklomanov, N., Tarnocai, C., Venevsky, S., Vogel, J. G., & Zimov, S. A. (2008). Vulnerability of Permafrost Carbon to Climate Change: Implications for the Global Carbon Cycle. *BioScience*, 58(8), 701–714. <https://doi.org/10.1641/B580807>
- Screen, J. A., & Simmonds, I. (2010). The central role of diminishing sea ice in recent Arctic temperature amplification. *Nature*, 464(7293), 1334–1337. <https://doi.org/10.1038/nature09051>
- Sehnal, L., Barták, M., & Váczi, P. (2015). Diurnal changes in photosynthetic activity of the biological soil crust and lichen: Effects of abiotic factors (Petuniabukta, Svalbard). *Journal of the World Federation of Orthodontists*, 4(2), 158–167. <https://doi.org/10.5817/CPR2014-2-16>
- Serreze, M. C., Barrett, A. P., Stroeve, J. C., Kindig, D. N., & Holland, M. M. (2009). The emergence of surface-based Arctic amplification. *The Cryosphere* 3(1), 11–19. <https://doi.org/10.5194/tc-3-11-2009>
- Serreze, M. C., Walsh, J. E., Chapin III, F. S., Osterkamp, T., Dyurgerov, M., Romanovsky, V., Oechel, W. C., Morison, J., Zhang, T., & Barry, R. G. (2000). Observational Evidence of Recent Change in the Northern High-Latitude Environment. *Climatic Change*, 46, 159–207. <https://doi.org/10.1023/A:1005504031923>
- Shestakov, S. V., & Karbysheva, E. A. (2017). The origin and evolution of cyanobacteria. *Biology Bulletin Reviews*, 7(4), 259–272. <https://doi.org/10.1134/s2079086417040090>
- Sinha, R. P., & Häder, D. P. (2002). UV-induced DNA damage and repair: A review. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 1(4), 225–236. <https://doi.org/10.1039/b201230h>
- Skálová, H. (2004). Jak rostliny mění světelné podmínky ve svém okolí. *Živa*, 201–203.
- Smedsrud, L. H., Esau, I., Ingvaldsen, R. B., Eldevik, T., Haugan, P. M., Li, C., Lien, V. S., Olsen, A., Omar, A. M., Risebrobakken, B., Sandø, A. B., Semenov, V. A., & Sorokina, S. A. (2013). The role of the Barents Sea in the Arctic climate system. *Reviews of Geophysics*, 51(3), 415–449. <https://doi.org/10.1002/rog.20017>

- Stal, L. J. (2012). Cyanobacterial Mats and Stromatolites. In: Whitton, B. A. (Ed.), *Ecology of cyanobacteria II: Their diversity in space and time* (pp 65-126). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-3855-3>
- Stammer, D., Wunsch, C., Giering, R., Eckert, C., Heimbach, P., Marotzke, J., Adcroft, A., Hill, C. N., & Marshall, J. (2002). Global ocean circulation during 1992-1997, estimated from ocean observations and a general circulation model. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 107(9). <https://doi.org/10.1029/2001jc000888>
- Steven, B., Kuske, C. R., Gallegos-Graves, L. V., Reed, S. C., & Belnap, J. (2015). Climate change and physical disturbance manipulations result in distinct biological soil crust communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 81(21), 7448–7459. <https://doi.org/10.1128/AEM.01443-15>
- Stewart, K. J., Lamb, E. G., Coxson, D. S., & Siciliano, S. D. (2011). Bryophyte-cyanobacterial associations as a key factor in N₂-fixation across the Canadian Arctic. *Plant and Soil*, 344(1), 335–346. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0750-x>
- Stibal, M., Elster, J., Šabacká, M., & Kaštovská, K. (2007). Seasonal and diel changes in photosynthetic activity of the snow alga *Chlamydomonas nivalis* (Chlorophyceae) from Svalbard determined by pulse amplitude modulation fluorometry. *FEMS Microbiology Ecology*, 59(2), 265–273. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00264.x>
- Stroeve, J., & Notz, D. (2018). Changing state of Arctic sea ice across all seasons. *Environmental Research Letters*, 13(10). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aade56>
- Svoboda, J. (2017). Arktida mladá a živá. *Vesmír*, 96, 44–46.
- Svoboda, J., & Henry, G. H. R. (1987). Succession in Marginal Arctic Environments. *Arctic and Alpine Research*, 19(4), 373–384. <https://doi.org/10.1080/00040851.1987.12002618>
- Tamaru, Y., Takani, Y., Yoshida, T., & Sakamoto, T. (2005). Crucial role of extracellular polysaccharides in desiccation and freezing tolerance in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(11), 7327–7333. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.11.7327-7333.2005>
- Tanghe, A. N., Van Dijck, P., & Thevelein, J. M. (2003). Determinants of Freeze Tolerance in Microorganisms, Physiological Importance, and Biotechnological Applications. *Advances in Applied Microbiology*, 53, 129-176. [https://doi.org/10.1016/s0065-2164\(03\)53004-0](https://doi.org/10.1016/s0065-2164(03)53004-0)
- Tashyreva, D., & Elster, J. (2015). Effect of nitrogen starvation on desiccation tolerance of Arctic *Microcoleus* strains (cyanobacteria). *Frontiers in Microbiology*, 6(278), 1-11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00278>
- Tashyreva, D., & Elster, J. (2016). Annual Cycles of Two Cyanobacterial Mat Communities in Hydro-Terrestrial Habitats of the High Arctic. *Microbial Ecology*, 71(4), 887–900. <https://doi.org/10.1007/s00248-016-0732-x>

- Teoh, M. L., Phang, S. M., & Chu, W. L. (2013). Response of Antarctic, temperate, and tropical microalgae to temperature stress. *Journal of Applied Phycology*, 25(1), 285–297. <https://doi.org/10.1007/s10811-012-9863-8>
- Thomas, D. N., Fogg, G. E., Convey, P., Fritsen, C., Gili, J.-M., Gradinger, R., Laybourn-Parry, J., Reid, K., & Walton, D. (2008). *The Biology of Polar Regions*. Oxford University Press.
- Tishkov, A. A. (1986). Primary succession in arctic tundra on the west coast of spitsbergen (svalbard). *Polar Geography and Geology*, 10(2), 148–156. <https://doi.org/10.1080/10889378609377282>
- Toggweiler, J. R., & Key, R. M. (2003). Ocean Circulation: Termohaline Circulation. In: North, G. R., Pyle, J., Zhang, F. (Eds.), *Encyclopedia of Atmospheric Sciences* (2nd ed., pp 1549–1555). Elsevier Ltd.
- Treat, C. C., Natali, S. M., Ernakovich, J., Iversen, C. M., Lupascu, M., McGuire, A. D., Norby, R. J., Roy Chowdhury, T., Richter, A., Šantrůčková, H., Schädel, C., Schuur, E. A. G., Sloan, V. L., Turetsky, M. R., & Waldrop, M. P. (2015). A pan-Arctic synthesis of CH₄ and CO₂ production from anoxic soil incubations. *Global Change Biology*, 21(7), 2787–2803. <https://doi.org/10.1111/gcb.12875>
- Tunnacliffe, A., & Wise, M. J. (2007). The continuing conundrum of the LEA proteins. *Naturwissenschaften*, 94(10), 791–812. <https://doi.org/10.1007/s00114-007-0254-y>
- Turner, J., & Marshall, G. J. (2011). *Climate Change in the Polar Regions*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511975431>
- Ullmann, I. & Büdel, B. (2003). Ecological Determinants of Species Composition of Biological Soil Crusts on a Landscape Scale. In: Belnap, J., & Lange, O. L. (Eds.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. (Vol. 150, pp 203–213). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. ISBN 978-3-540-43757-4
- UNIS Weather stations (2023). Adventdalen weather station datasets. <https://www.unis.no/resources/weather-stations/>. Accessed 10 Jan 2022
- Van Oijen, T., Van Leeuwe, M. A., & Gieskes, W. W. C. (2003). Variation of particulate carbohydrate pools over time and depth in a diatom-dominated plankton community at the Antarctic Polar Front. *Polar Biology*, 26(3), 195–201. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0456-x>
- Vidal, L., Ballot, A., Azvedo, S. M., Padisák, J., Welker, M. (2021). Introduction to cyanobacteria. In: Chorus, I., & Welker, M (Eds.), *Toxic Cyanobacteria in Water; A Guide to Their Public Health Consequences, Monitoring and Management* (2nd Ed., pp 163–211). World Health Organization. ISBN: 978-1-003-08144-9
- Vincent, F. W. (2002). Cyanobacterial Dominance in the Polar Regions. In: Whitton, B.A. & Potts, M. (Eds.), *The Ecology of Cyanobacteria* (pp 321–340). Springer, Dordrecht.

- Vincent, W. F. (1999). Icy Life on a Hidden Lake. *Science*, 286, 2094–2095.
<https://doi.org/10.1126/science.286.5447.2094>
- Vincent, W. F. (2000). Evolutionary origins of Antarctic microbiota: Invasion, selection and endemism. *Antarctic Science*, 12(3), 374–385.
<https://doi.org/10.1017/s0954102000000420>
- Vincent W. F. (2007). Cold Tolerance in Cyanobacteria and Life in the Cryosphere. In: Seckbach, J. (Ed). *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments* (Vol. 11, pp 289-301). Springer. ISBN 978-1-4020-6112-7
- Vishnivetskaya, T. A., Spirina, E. V., Shatilovich, A. V., Erokhina, L. G., Vorobyova, E. A., & Gilichinsky, D. A. (2003). The resistance of viable permafrost algae to simulated environmental stresses: Implications for astrobiology. *International Journal of Astrobiology*, 2(3), 171–177. <https://doi.org/10.1017/S1473550403001575>
- Wallace, J. M. (2000). North Atlantic Oscillatiodannular mode: Two paradigms-one phenomenon. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 126, 791–805.
<http://dx.doi.org/10.1256/smsqj.56401>
- Wang, W., Yang, K., Zhao, L., Zheng, Z., Lu, H., Mamtimin, A., Ding, B., Li, X., Zhao, L., Li, H., Che, T., & Moore, J. C. (2020). Characterizing surface albedo of shallow fresh snow and its importance for snow ablation on the interior of the Tibetan plateau. *Journal of Hydrometeorology*, 21(4), 815–827.
<https://doi.org/10.1175/JHM-D-19-0193.1>
- Wang, X., Jiang, D., & Lang, X. (2017). Future extreme climate changes linked to global warming intensity. *Science Bulletin*, 62(24), 1673–1680.
<https://doi.org/10.1016/j.scib.2017.11.004>
- Wanner, H., Brönnimann, S., Casty, C., Gyalistras, D., Luterbacher, J., Schmutz, C., Stephenson, D. B., & Xoplaki, E. (1998). North Atlantic Oscillation – Concept and Studies. *Surveys in Geophysics*, 22, 321-381.
<https://doi.org/10.1023/A:1014217317898>
- Warren, S. D. & Eldrige, D. J. (2003). Biological Soil Crusts and Livestock in Arid Ecosystems: Are They Compatible? In: Belnap, J., & Lange, O. L. (Eds). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management* (Vol. 150, pp 399-415). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. ISBN 978-3-540-43757-4
- West, N. E. (1990). Structure and Function of Microphytic Soil Crusts in Wildland Ecosystems of Arid to Semi-arid Regions. In M. Begon, A. H. Fitter, & A. Macfadyen (Eds.), *Advances in Ecological Research* (Vol. 20, pp 179–223). Elsevier.
- White, A. J., & Critchley, C. (1999). Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research*, 59, 63-72.
<https://doi.org/10.1023/A:1006188004189>

- Whitton, B. A., & Potts, M. (2012). Introduction to the cyanobacteria. In: Whitton, B. A. (Ed.), *Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time* (pp 1–13). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-3855-3_1
- Williams, L., Borchhardt, N., Colesie, C., Baum, C., Komsic-Buchmann, K., Rippin, M., Becker, B., Karsten, U., & Büdel, B. (2017a). Biological soil crusts of Arctic Svalbard and of Livingston Island, Antarctica. *Polar Biology*, *40*(2), 399–411. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1967-1>
- Williams, L., Colesie, C., Ullmann, A., Westberg, M., Wedin, M., & Büdel, B. (2017b). Lichen acclimation to changing environments: Photobiont switching vs. climate-specific uniqueness in *Psora decipiens*. *Ecology and Evolution*, *7*(8), 2560–2574. <https://doi.org/10.1002/ece3.2809>
- Wu, H., Gao, K., Villafañe, V. E., Watanabe, T., & Helbling, E. W. (2005). Effects of solar UV radiation on morphology and photosynthesis of filamentous cyanobacterium *Arthrospira platensis*. *Applied and Environmental Microbiology*, *71*(9), 5004–5013. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.9.5004-5013.2005>
- Yergeau, E., Kang, S., He, Z., Zhou, J., & Kowalchuk, G. A. (2007). Functional microarray analysis of nitrogen and carbon cycling genes across an Antarctic latitudinal transect. *The ISME Journal*, *1*(2), 163–179. <https://doi.org/10.1038/ismej.2007.24>
- Yoshitake, S., Uchida, M., Koizumi, H., Kanda, H., & Nakatsubo, T. (2010). Production of biological soil crusts in the early stage of primary succession on a High Arctic glacier foreland. *New Phytologist*, *186*(2), 451–460. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03180.x>
- Zandt, M. H., Liebner, S., & Welte, C. U. (2020). Roles of Thermokarst Lakes in a Warming World. *Trends in Microbiology*, *28*(9), 769–779. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2020.04.002>
- Zelikova, T. J., Housman, D. C., Grote, E. E., Neher, D. A., & Belnap, J. (2012). Warming and increased precipitation frequency on the Colorado Plateau: Implications for biological soil crusts and soil processes. *Plant and Soil*, *355*(1–2), 265–282. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1097-z>
- Zhang, J., & Zhang, Y. M. (2014). Diurnal variations of chlorophyll fluorescence and CO₂ exchange of biological soil crusts in different successional stages in the Gurbantunggut Desert of northwestern China. *Ecological Research*, *29*(2), 289–298. <https://doi.org/10.1007/s11284-013-1122-1>
- Zhang, Y., Aradottir, A. L., Serpe, M., & Boeken, B. (2016). Interactions of Biological Soil Crusts with Vascular Plants. In: Eber, B., Büdel, B., Belnap, J. (Eds.), *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (Vol. 226, pp 385–406). https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_19

- Zhang, Y. M., Wang, H. L., Wang, X. Q., Yang, W. K., & Zhang, D. Y. (2006). The microstructure of microbiotic crust and its influence on wind erosion for a sandy soil surface in the Gurbantunggut Desert of Northwestern China. *Geoderma*, *132*(3–4), 441–449. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2005.06.008>
- Zhang, Z., Qu, C., Yao, R., Nie, Y., Xu, C., Miao, J., Zhong, B., & Piganeau, G. (2019). The Parallel Molecular Adaptations to the Antarctic Cold Environment in Two Psychrophilic Green Algae. *Genome Biology and Evolution*, *11*(7), 1897–1908. <https://doi.org/10.1093/gbe/evz104>
- Zielke, M., Solheim, B., Spjelkavik, S., & Olsen, R. A. (2005). Nitrogen fixation in the high arctic: Role of vegetation and environmental conditions. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *37*(3), 372–378. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2005\)037\[0372:NFITHA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2005)037[0372:NFITHA]2.0.CO;2)
- Zimov, S. A., Schuur, E. A. G., & Chapin, F. S. (2006). Permafrost and the Global Carbon Budget. *Science*, *312*(5780), 1612–1613. <https://doi.org/10.1126/science.1126279>