

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra pedologie a ochrany půd



Vliv stáří arktických půd na výživu polární vrby (*Salix polaris*)

Diplomová práce

Autor práce: Bc. Alina Gibadullina

Obor studia: Ochrana a využívání přírodních zdrojů

Vedoucí práce: RNDr. Václav Tejnecký, Ph.D.

**Konzultanti diplomové práce: Doc. Ing. Ondřej Drábek, Ph.D.
(KPOP), Mgr. et Ing. Petra Luláková (CPE JU)**

© 2018 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci " Vliv stáří arktických půd na výživu polární vrby (*Salix polaris*)" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala všem, kteří se zasloužili o vznik této diplomové práce. V první řadě mockrát děkuji vedoucímu diplomové práce RNDr. Václavu Tejneckému, Ph.D. za odborné vedení práce a cenné rady, trpělivost, ochotu a vstřícnost při konzultacích, velice děkuji konzultantovi Doc. Ing. O. Drábkovi, Ph.D. za analýzu vzorků. Mgr. et Ing. P. Lulákové za pomoc s odběrem vzorků, poskytnutí map a obrázků a RNDr. T. Hájkovi, Ph.D. za poskytnutí fytoocenologického snímku. Také bych chtěla poděkovat své rodině za morální podporu a pomoc.

Vliv stáří arktických půd na výživu polární vrby (*Salix polaris*)

Souhrn

Během posledních několika desetiletí Arktida se otepluje mnohem rychleji než ostatní oblasti na naší planetě. Ekologickému výzkumu arktické oblasti v současné době se věnuje velká pozornost. Dopady klimatických změn na ekologické systémy jsou obrovské a předpokládá se jejich narůst. V celé Arktidě byla pozorována ztráta rozlohy ledovců v souladu s globálním trendem oteplování. Očekává se, že některé ledovce v příštích desetiletích úplně zmizí. Cílem diplomové práce bylo stanovit množství vybraných biogenních prvků (P, Ca, K, Mg, Fe, S, Zn) ve vzorcích kořenů a listů polární vrby (*Salix polaris*) půdní chronosekvence po ústupu ledovce (Nordenskiöld, Svalbard) a zhodnotit vliv stáří arktických půd na výživu polární vrby. Přírozené půdní chronosekvence jsou již dlouho považovány za optimální pro studium změn v krajině. Vzorky polární vrby byly odebrány ze 4. stanovených deglaciováných zón různého stáří. Množství biogenních prvků ve vzorcích kořenů a listů polární vrby byly stanoveny metodou optické emisní spektrometrie s indukčně vázanou plazmou po rozkladu koncentrovanou HNO₃. Pro stanovení základních anorganických aniontů a nízkomolekulárních organických kyselin ve vodném roztoku (extraktu) byla použita metoda iontové chromatografie. Vyslovená hypotéza, že množství biogenních prvků v rostlině se pohybuje ve značném rozmezí v závislosti na stáří půdy a odpovídá dostupnosti živin v půdě byla potvrzena u všech vzorků: mladé půdy obsahují více P a K, množství Ca v kořenech *S. polaris* roste se stářím. Obsah vybraných biogenních prvků (P, Ca, K, Mg, S, Zn) v listech polární vrby je značně vyšší než ve vzorcích kořenů ve všech případech s výjimkou Fe. Na základě stanovení nízkomolekulárních organických kyselin v kořenech polární vrby se ukázalo, že obsah citronanů a jablečnanů převažuje nad všemi ostatními anionty.

Klíčová slova: arktické půdy, polární vrba, biogenní prvky, výživa rostlin, chronosekvence

The influence of arctic soil age on arctic willow (*Salix polaris*) nutrition

Summary

Over the past few decades, the Arctic has warmed at about twice the rate of the rest of the globe. Ecological research in the Arctic region is currently receiving a great deal of attention. The impact of climate changes on the Arctic ecological systems is large and projected to grow throughout this century and beyond. Glacier mass loss has been observed across the Arctic, consistent with the global trend. Some glaciers are projected to completely disappear in the coming decades. The aim of this study was to determine the amount of selected biogenic elements (P, Ca, K, Mg, Fe, S, Zn) in arctic willow (*Salix polaris*) samples and to analyse the influence of arctic soil age on arctic willow nutrition after the glacier retreat (Nordenskiöld, Svalbard). The Nordeinskiöld Glacier has been retreating in response to global warming. A soil chronosequence and a primary plant succession have been developing in the retreat area. Plant samples of *Salix polaris* were collected at 4 sites of different ages to investigate the changes of soil elements availability along the young chronosequences in the cold climate. The amount of biogenic elements in roots and leaves of polar willow samples was determined by inductively coupled plasma optical emission spectrometry. An ion chromatography method was used to determine the basic inorganic anions and low-molecular-mass organic acids in extract. The hypothesis suggesting a difference between the amounts of elements depending on the age of the soil was confirmed in all samples: young soils contain more P and K, the amount of Ca in *S. polaris* roots grows with age. The content of selected biogenic elements (P, Ca, K, Mg, S, Zn) in leaves of polar willow is higher than in root samples in all cases except for Fe. Based on the determination of low-molecular-mass organic acids in roots of polar willow, the citronate and malate content is higher than all other anions.

Keywords: arctic soil, polar willow, biogenic elements, plant nutrition, chronosequence

Obsah

Úvod.....	1
Cíl práce.....	2
Hypotéza práce	2
1. Arktida.....	3
1.1. Vývoj Arktidy v čase	4
1.2. Klimatické změny a jejich vliv na strukturu arktického ekosystému	4
2. Půdy Arktidy.....	5
2.1. Půdní chronosekvence.....	5
2.2. Arktické půdy.....	6
3. Specifika arktické vegetace	8
3.1. Minerální výživa rostlin	10
3.2. Rostlinná diverzita Vysoké Arktidy a souostroví Svalbard	14
3.2.1. Polární vrba	16
4. Metodika	19
4.1. Charakteristika lokality	19
4.2. Odběr vzorku.....	20
4.3. Příprava vzorků	24
4.4. Analýza vzorků	24
5. Výsledky.....	27
5.1. Stanovení celkového obsahu vybraných biogenních prvků v kořenech a listech polární vrby (<i>Salix polaris</i>).	27
5.2. Obsah organických kyselin ve vzorcích kořenů polární vrby (<i>Salix polaris</i>)	31
5.3. Stanovení obsahu vodorozpustného podílu vybraných biogenních prvků v kořenech polární vrby.	33
5.4. Stanovení základních anorganických aniontů: PO_4^{3-} v kořenech polární vrby.....	34
Diskuze	37
Závěr	40
Seznam použité literatury	41

Úvod

Vývoj přírody arktické oblasti je důležitým ukazatelem a indikátorem intenzity globálních změn, které probíhají na naší planetě. Ekologickému výzkumu arktické oblasti v současné době se věnuje velká pozornost. Důvodem je obrovský význam polárních oblastí pro zachování rovnováhy planetárního systému Země, hlavní příčinou jsou klimatické změny doprovázející se celou řadou důsledků tykajících se plochy Severního ledového oceánu, přilehlých oblastí pobřeží, širšího regionu polárního a subpolárního geografického pásu a celého regionu kanadského arktického souostroví. Arktida se otepluje mnohem rychleji než ostatní oblasti na naší planetě a Barentsovo moře včetně souostroví Svalbard zažívá nejrychlejší nárůst teploty v Arktidě spolu s nejvyšší mírou ztrát mořského ledu (Descamps a kol., 2016). Důležité je věnovat pozornost nejen zde probíhajícím změnám, ale i životu a jeho proměnami v čase.

Během posledních dvou desetiletí došlo k výraznému zvětšení významu dendrochronologických a dendroekologických studií tundrových keřů v důsledku růstu zájmu studovat změny klimatu v polárních oblastech (Buchwal, 2014). Tato diplomová práce je zaměřena na studium vlivů stáří arktických půd souostroví Svalbard na výživu polární vrby (*Salix polaris*), jednoho z nejrozšířenějších druhů listnatých keřů na území Vysoké Arktidy.

Bylo zjištěno, že zatím neexistuje jednotná a zcela aktuální studie, tykající se zvoleného tématu. Práce se skládá z 5. základních kapitol. V jejím literárním přehledu cílem bylo uvést do problematiky arktických půd, jejích vývoje v závislosti na čase, popsat specifiku arktické vegetace a minerální výživu arktických rostlin. V části experimentální bylo potom cílem zjistit a porovnat množství biogenních prvků ve vzorcích kořenů a listů polární vrby (*Salix polaris*), odebraných ze stanovených půdních chronozón po ústupu ledovce Nordenskiöld, přičemž byla vyslovena hypotéza, že množství prvků je ovlivněno stářím půdy a odpovídá dostupnosti živin.

Cíl práce

Cílem práce je stanovit množství vybraných biogenních prvků ve vzorcích kořenů a listů polární vrby (*Salix polaris*) půdní chronosekvence po ústupu ledovce (Nordenskiöld, Svalbard) a zhodnotit vliv staří arktických půd na výživu polární vrby.

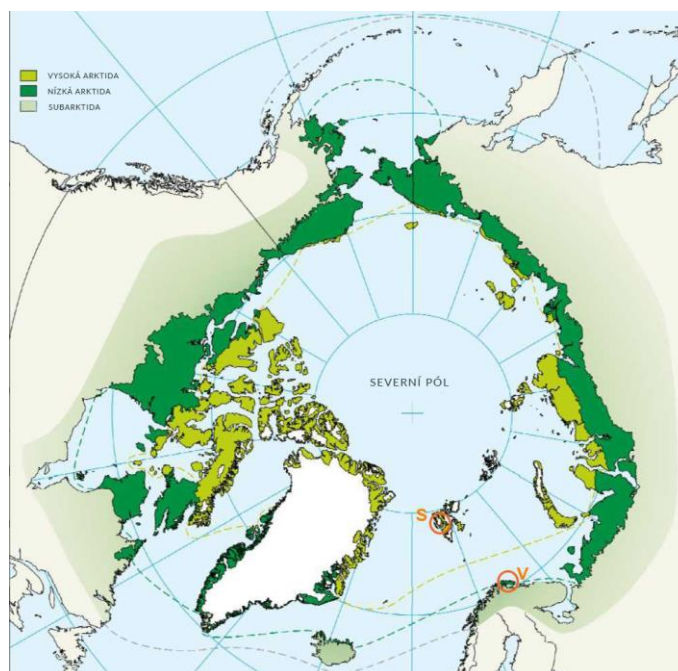
Hypotéza práce

Množství biogenních prvků v rostlině se pohybuje ve značném rozmezí v závislosti na stáří půdy a odpovídá dostupnosti živin v půdě. Obsah vápníku a síry je vyšší ve starších půdách, více fosforu a draslíku obsahují naopak půdy mladé.

1. Arktida

Pod pojmem Arktidy představujeme oblast uvnitř polárního kruhu, ekologicky vymezena Arktida se od této koncepce výrazně odchyluje. Jedná se o cirkumpolární krajinu pokrytou tundrou, která navazuje na severský jehličnatý les – nejrozsáhlejší biot světa. V současnosti má takto vymezená Arktida rozlohu kolem 26,5 mil km², zahrnuje Severní ledový oceán a část severního pobřeží Evropy, Asie a Severní Ameriky (Svoboda, 2017). Ekologickým synonymem pro Arktidu je biot arktické tundry, bezlesé krajiny, která se rozpíná od severní hranice lesa po severní okraje euroasijského a severoamerického kontinentu. Zahrnuje pevninu a ostrovy nad hranicí lesa, ale i řeky, jezera a moře. Pokrývá 2,6 milionu kilometrů čtverečních v Eurasii, 2,1 milionu km² v Grónsku a na Islandu a 2,8 milionu km² na území Ameriky (Svoboda, 2017).

Arktidu nejčastěji dělíme na oblast Vysoké a Nízké Arktidy (viz. Mapa 1). Vysoká Arktida se nachází v severní části oblasti, vyznačuje se nízkými srážkami, extrémně nízkými teplotami, nízkou druhovou diverzitou a rostlinnou produkcí. Je tvořena chladnými arktickými pouštěmi a polopouštěmi, část pokrývají kontinentální ledovce. Pokryvnost sinic, řas, lišejníků a mechů je 50 %, 25 % pokrývají plazící se cévnaté rostliny s mělkým kořenovým systémem (Elster, 2007). Nízká Arktida má větší rostlinnou diverzitu, je tvořena několika kategoriemi vegetace: společenstvem ekotonu a společenstvem tunder, kde najdeme více než 600 druhů cévnatých rostlin (Svoboda, 2017). Tato diplomová práce je zaměřena na oblast Vysoké Arktidy.



Mapa.1. Rozdělení Arktidy. (Upraveno podle COAT (UiT))

1.1. Vývoj Arktidy v čase

Svoboda (2017) uvádí, že geografický a klimatický vývoj Arktidy byl ovlivněn dvěma fyzickými faktory, jsou to:

- Pohyb zemských ker v důsledku rozpadu superkontinentu Pangea¹
- Podstatné ochlazování globálního klimatu spojené se zaledňováním Arktidy v průběhu čtvrtohor².

První ledovce začaly vznikat v arktické oblasti v severní Americe, v Grónsku a na severním pobřeží Sibíře v pleiocénu (před 5 – 1,8 mil. lety). V jižní polární oblasti probíhal proces zalednění daleko dříve, a to již v oligocénu (před 36 až 24 mil. lety). V průběhu posledního glaciálního období byla velká část severní hemisféry pokryta příkrovem kontinentálních ledovců, což dokládá materiál ledovcového původu v sedimentech okrajových moří (k postupu ledovců došlo před 60, 24 - 22 a 17 - 15 tisíci lety). Posledních 150 let je nejteplejším obdobím v Arktidě, teplota vzduchu však stále ještě nedosáhla úrovně z počátku holocénu (Engel, 2006).

1.2. Klimatické změny a jejich vliv na strukturu arktického ekosystému

Současná změna klimatu v Arktické oblasti je zcela reálným jevem, který je doprovázen řadou důsledků. Projevuje se to změnou teploty vzduchu a teploty permafrostu, hloubkou sezonního rozmrazování půdy (Romanovsky a kol., 2010), změny v ekologických procesech, jako je růst a vývoj rostlin, což může vést k přeměnám ekosystémových struktur. I přes velký počet environmentálních a ekologických měření se velice těžce objevují statistické významné trendy. Což je způsobeno především vysokou roční a sezonní variabilitou ve změnách teploty vzduchu a složitosti biologických interakcí. (Hobbie a kol., 2017). Forland a kol. (2012) uvádí, že klimatické modely pro Svalbard (zájmovou oblast této práce) naznačují pokračování aktuálních trendů oteplování až do konce tohoto století. Oteplování je ovšem doprovázeno i dalšími ekologickými změnami: kontaminace prostředí potenciálně rizikovými prvky, ukládání sloučenin dusíku, okyselování, znečištění radioaktivními látkami, zvyšování dávek UV-B záření. Proto negativní důsledky globálního oteplování nemají obdoby v historii celého pleistocenu. Podle Elstera (2007), klimatické změny ovlivní především tyto prvky současných ekosystémů Arktidy:

¹ superkontinent, který se formoval přibližně před 300 miliony let, existoval v paleozoiku a mezozoiku předtím, než se přibližně před 200 miliony let důsledkem deskové tektoniky rozdělil na menší kontinenty

² geologické období posledních tří milionů let, poznamenané globálním poklesem a kolísáním teploty hlavně ve středních a vyšších zeměpisných šířkách

- a) strukturu vegetace,
- b) trofické vztahy,
- c) biodiverzitu.

Předpokládá se, že se zvýší druhová diverzita a produktivita, arktické vegetační stupně se posunou do vyšších nadmořských výšek. Změní se diverzita i areál rozšíření mnoha živočišných druhů, tím se zesilní konkurence, změní se i migrační cesty. Geneticky podmíněné přizpůsobení podmínkám prostředí budou vznikat mnohem vzácněji. Větší rozlohy vegetace budou pohlcovat větší množství sluneční energie, což povede k ještě většímu oteplování zpětné vazby. Rozloha přímořských mokřadů v důsledku tání permafrostu se bude zvětšovat. Zvyšování teploty má vliv i na produkci či absorpci skleníkových plynů půdou a vegetací na zemi i na dně mořských šelfů, oteplování přispěje i ke změnám v cirkulaci uhlíku. (Elster, 2007).

Je nutné konstatovat, že veškeré procesy probíhající na území Arktidy jsou provázané s celosvětovými procesy.

2. Půdy Arktidy

2.1. Půdní chronosekvence

Půdní chronosekvence jsou geneticky příbuzné formy půd, které se vyvinuly za podobných vegetačních, topografických a klimatických podmínek (Harden, 1982). Proces vzniku a vývoje půd nazýváme pedogeneze, Jenny (1941) uvádí, že existuje pět hlavních faktorů ovlivňujících tento proces: klima, reliéf terénu, živé organismy, mateřská hornina a čas. Koncepce půdní chronosekvence předpokládá exponenciální nebo lineární zvýšení nebo snížení vlastností půdy s časem, přičemž ostatní půdotvorné faktory zůstávají konstantní.

Půdní chronosekvence jsou vynikajícími ukazateli rychlosti a směru pedogenních změn v rozmezí desítek až miliónů let a poskytují neocenitelné informace pro testování teorií pedogeneze. Také jsou ústředním tématem geomorfního výzkumu půdy (Huggett, 1998). Najdeme je v mnoha krajinách, včetně písečných dun, ledovců, starých důlních oblastí, záplavových oblastí, říčních a mořských teras. (Schmid, 2013)

Jedním z nejvýznamnějších objevů v pedologii bylo to, že profily půdy zaznamenávají svou vlastní historii (Yaalon, 1983). Pedologický "historický záznam" je však obvykle neúplný a dvojznačný a změny v půdě lze proto obtížně rekonstruovat. Půdní chronosekvence velmi pomáhají při těchto rekonstrukcích. Například podzolová chronosekvence ve Skotské vysočině

poskytla informace o změnách nasycené hydraulické vodivosti v každém půdním horizontu za posledních 13 000 let (Huggett, 1998).

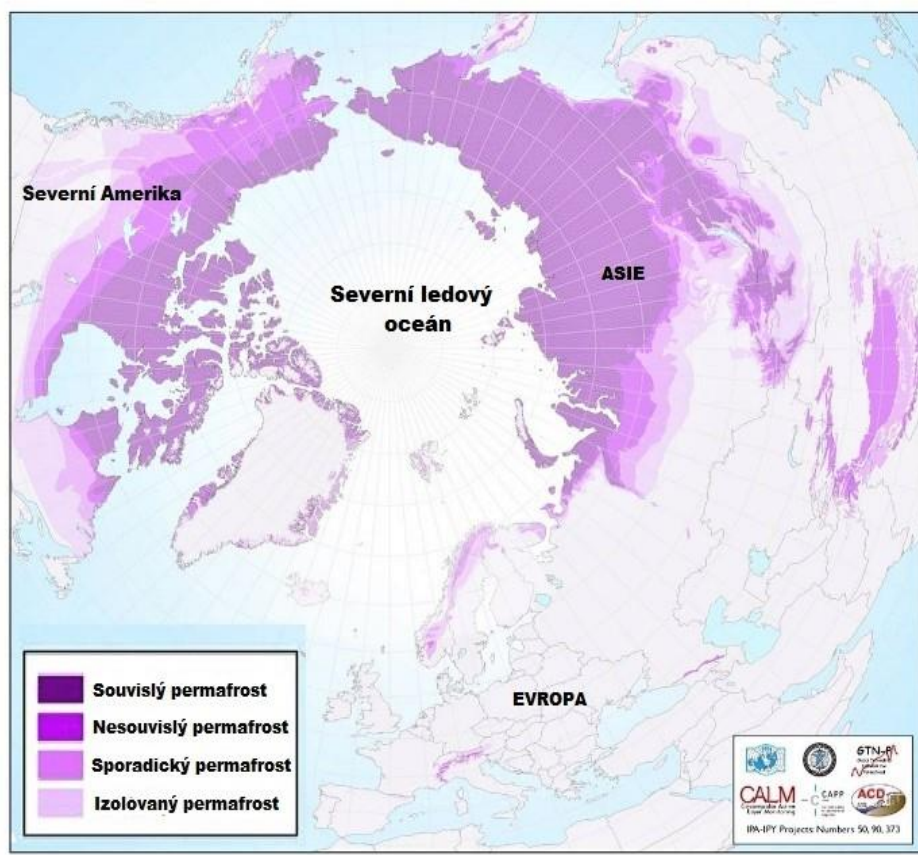
Glaciální oblasti vytvářejí přirozené půdní chronosekvence po ústupu ledovce. Ledovcové chronosekvence jsou již dlouho považovány za optimální pro studium změn v krajině pomocí pedogeneze (Tanner et al., 2013). Messer (1988) pomocí chronosekvence ledovců na území Norska zjistil, že hloubka půdy a obsah půdní organické hmoty větší ve starších půdách, hodnota pH je naopak nižší. Hodkinson (2003) studoval chronosekvence ledovcových forem na Svalbardu a zjistil, že pro zvýšení zastoupení cévnatých rostlin jsou důležité cyanobakterie, které zvyšují množství dostupných živin v půdě. Zajímavé je, že Frenot (1995) během studia antarktických chronosekvencí dospěl k závěru, že v počátečních fázích vývoje fyzikální procesy probíhající v půdě jsou mnohem důležitější než biologické. Například sukcese rostlinných společenstev je úzce spojená s fyzikálními změnami substrátu. Pionýrské druhy se vyznačují velmi mělkým kořenovým systémem, který jim umožňuje kolonizaci na nemodifikovaném substrátu. Rostlinné druhy kořenící hlouběji kolonizují půdu až po stabilizaci povrchu a po zakončení procesu kryogeneze (Tanner a kol., 2013).

2.2. Arktické půdy

Půdy v arktických oblastech v současnosti jsou více pozorované kvůli své citlivosti na klimatické změny (van der Meij a kol., 2016). Je důležité porozumět přírodním procesům a rychlosti vývoje těchto půd. Půdy na Svalbardu byly formovány v podmínkách pobřežních oblastí, obvykle mají mělké profily se špatně diferencovanými genetickými horizonty, textura je písčitá nebo hlinitá, hodnoty pH se pohybují v rozmezí 7 a 8 a obsah organického uhlíku do 10 %. (van der Meij a kol., 2016). Půdy na Svalbardu byly ovlivněny kryogenními procesy a erozí (Lindner, Marks, 1990). Tarnocai (2009) uvádí, že hlavními kryogenními procesy, které ovlivňovaly vznik půd této oblasti, jsou kromě tání a tuhnutí vody také kryoturbace, mrazové vzdouvání, kryogenní třídění, termální krakování a růst masy ledu. Ledovcová eroze obrousila zdejší hory, erodovaný materiál byl uložen na dnech údolí, kde se lze setkat s různými typy morén (Kavan, Křížek, 2014). Morény dělíme podle místa, kde se vzhledem k ledovci nalézají na: přední, boční, střední, spodní a vnitřní. Na Svalbardu jsou nejběžnější přední a boční morény. Jejich uspořádání ukazuje na to, že rozsah ledovců se měnil v čase. V průběhu poslední doby ledové ledovec pokrýval většinu území, na konci posledního glaciálu a během první poloviny holocénu došlo k odlednění a v průběhu malé doby ledové došlo naopak k největšímu postupu (Kavan, Křížek, 2014). V dnešní době, jak již bylo uvedeno, ledovce na zájmovém

území ustupují. Dalším typickým znakem reliéfu Svalbardu jsou rozsáhlé mořské terasy, které dobře dokumentují postupný výzdvih území po posledním zalednění (Kavan, Křížek, 2014).

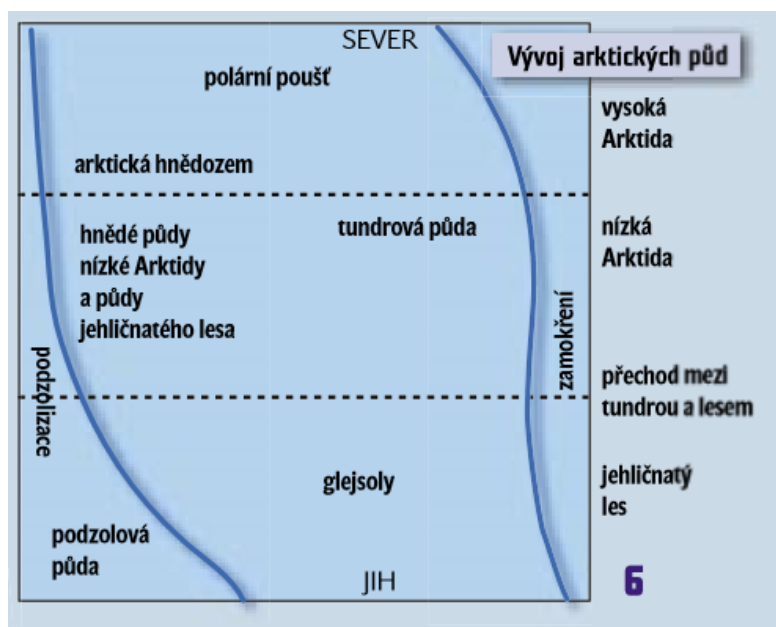
Nezaledněné území Svalbardu je ovlivněno přítomností permafrostu (viz mapa. 2). Permafrost se dá definovat jako půda, sedimenty nebo skalní podloží s průměrnou roční teplotou pod bodem mrazu po dobu dvou a více let (International Permafrost Association, 2010). Fairbredge (1968) a následně i French (2007) pod tímto pojmem představují i půdní substrát, který obsahuje vodu v kapalném skupenství, protože definují permafrost na základě teploty. Charakter permafrostu významně ovlivňuje mineralizační procesy a rozšíření i formy života aktivní vrstvy. Aktivní vrstva permafrostu je přechodně rozmrzající přípovrchová vrstva půdy navazující na permafrost. Každý rok, v pravidelných cyklech, vzniká na různě dlouhé období (2-3 měsíce) jako důsledek rozmrzání svrchních vrstev permafrostu (Jurička a kol., 2013). Na povrchu permafrostu se často vyskytují strukturní půdy, jako jsou ledové klíny, které se mohou spojovat v polygony (Křížek a kol., 2011).



Mapa. 2. Distribuce permafrostu na severní polokouli. (Upraveno podle IPA 2010)

V oblasti permafrostu se tvoří permafrostové půdy. Jsou to kryosoly podle mezinárodní půdní klasifikace (IUSS Working Group WRB, 2014), nebo podle ruského klasifikačního systému – kryozeme. Půdotvorným substrátem bývá pestrá škála materiálů včetně ledovcových

tillů, eolických, naplaveninových, koluviálních a zbytkových materiálů. Kryogenní horizonty se vyznačují promísením půdního materiálu, přerušným průběhem půdních horizontů, vmísením organického materiálu, mrazovým zdvihem, oddělením hrubšího půdního materiálu od jemného a tvorbou trhlin, kamenných kruhů, sítí a polygonů (www.zemepis.com, 2017). Chemický se nejedná o bohaté půdy, protože živiny jsou z aktivní vrstvy snadno vyplaveny.



Obr. 1. Vývoj arktických půd. (Elster, 2007)

Akumulace půdní organické hmoty v permafrostu je ovlivněná dvěma faktory, které zpomalují rychlost rozkladu: (1) nízké teploty a (2) anaerobní podmínky způsobené vysokým obsahem vlhkosti v aktivní vrstvě (Rodionov a kol., 2007). Nízké teploty také ovlivňují biologickou aktivitu v půdě a přítomnost minerálních prvků. Nejvíce se snižuje obsah manganu (Mn) a železa (Fe), následuje síra (S) a oxid uhličitý (CO₂) (Patrick and Jugsujinda, 1992).

Nejmocnější vrstvy permafrostu, které dosahují hloubky až 600 metrů, nacházejí se s nejmocnějších oblastech. Mocnost a rozšíření permafrostu velmi dobře charakterizuje klima a je podobně jako kontinentální zalednění prvkem, který vyrovnává teplotu naší planety (Elster, 2007).

3. Specifika arktické vegetace

Specifika arktické vegetace vychází především z podmínek arktického prostředí. Ze všech ekosystémů na Zemi je zde nejnižší množství živin nutných k výživě rostlin v oběhu, z toho pouze 1 % je v živé biomase. Nízká teplota půdy redukuje aktivitu půdních mikroorganismů. Fixace dusíku je také silně limitovaná nízkou teplotou, velmi vzácný je i fosfor. Omezená

hloubka půdy zamezuje růstu většiny stromů. Výjimkou jsou severoamerický smrk (*Picea mariana*) a sibiřský modřín (*Larix dahurica*). Extrémně variabilní podmínky a nízké množství srážek také značně ovlivňují specifiku vegetace v této oblasti. (Polární výzkum JČU, 2017)

Schopnost cévnatých rostlin přežít a rozmnožovat se v arktickém prostředí je založena na fyziologii celé rostliny ve svém přirozeném prostředí. Bliss (1962) poskytl vynikající shrnutí této adaptační ekologie arktických a alpských rostlin. Larsen (1964) přezkoumal roli fyziologie a prostředí v distribuci arktických rostlin, zatímco Tranquillini (1964) udělal poněkud to samé pro rostliny rostoucí ve vysokých nadmořských výškách.

Hlavní schopnost, kterou arktické rostliny musí mít, je schopnost tolerovat mráz. Je vhodné zmínit, že tuto schopnost má většina rostlin, a to nejen arktických nebo alpských. Nejzřetelnější adaptace na prostředí arktické oblasti se projevuje snížením výšky rostliny. Chladné počasí během některých vegetačních sezon omezuje květ a tím i plodnost rostlin. Avšak po tání sněhové pokrývky všechny tundrové rostliny, dřevnaté nebo bylinné, vykazují extrémně rychlý růst, což je jednou z nejdůležitějších charakteristik takové vegetace. Energie a materiály pro tento rychlý růst jsou dodávány ze sacharidů a lipidů uložených v kořenech a oddencích. Zajímavé je že podle laboratorních studií optimální teploty nutné pro úspěšné klíčení arktických druhů jsou překvapivě vysoké (Billings & Mooney, 1968). Pohybují se v rozmezí 20 °C až 30 °C a jsou srovnatelné s teplotami, které jsou vyžadovány druhy mírného a tropického pásma. Amen (1966) uvádí, že neexistují žádné důkazy, které by naznačovaly, že semena arktických rostlin mohou vyklíčit při teplotách nižších, než 10 °C. Samozřejmě se odkazuje na konstantní teploty. Podle Billings & Mooney (1968) semena arktických druhů dobře vyklíčila, pokud byla vystavena kolísajícím teplotám, ne konstantním. To znamená, že změna teploty je podnětem pro tyto rostliny k zahájení růstu či rozmnožování. Semena arktických druhů rostlin si zachovávají vysokou klíčivost po dlouhé období. Jejich životaschopnost je nepoměrně důležitá vzhledem k tomu, že arktické prostředí nemusí mít vhodné podmínky pro klíčení rostlin každý rok. Možná odpověď na to, jak dlouho arktické rostliny mohou zůstat životaschopná, se nachází v publikaci o klíčivosti semen rostliny *Lupinus arcticus* (Porsild, Harington & Mulligan, 1967). Semena přežila nejméně 10 000 let zmrazení a 12 let po rozmrazení při normální teplotě. Šest semínek vyklíčilo během 48 hodin na vlhkém filtračním papíru, semenáčky byly přeneseny do květináčů a alespoň jeden následně kvetl (Billings & Mooney, 1968).

Arktické rostliny jsou pozoruhodné vysokou rychlostí fotosyntézy při velmi nízkých teplotách, při vyšších teplotách však trpí nevyrovnaným metabolismem uhlíku. Vysoká rychlost dýchání vede k vyčerpání zásob. Jak již bylo uvedeno, nízká teplota půdy redukuje mikrobiální aktivitu a přístupnost minerálních živin nutných k výživě rostlin. Mechanismus, kterým se

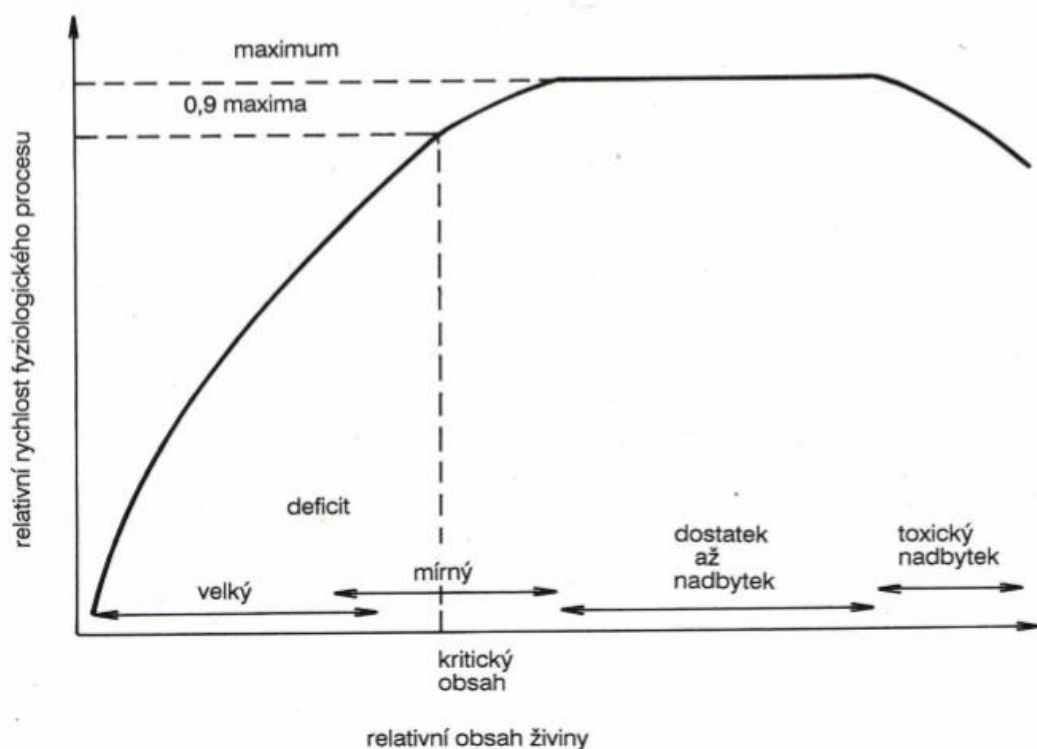
rostliny snaží tuto nevýhodu nahradit, je ukládání minerálních živin v pletivech, resorpce živin z odumřelých tkání a zvýšená rychlost příjmu za nízkých teplot (Rostliny a sníh, IS MU, 2017)

Celá řada vlastností arktických rostlin, kterými se přizpůsobily danému prostředí, je znevýhodňuje v reakci na oteplování. Většina jejich vlastností jim umožňuje žít v extrémním abiotickém prostředí Arktidy, avšak znevýhodňují je v konkurenci s invazními rostlinami přicházejícími z jižnějších oblastí.

3.1. Minerální výživa rostlin

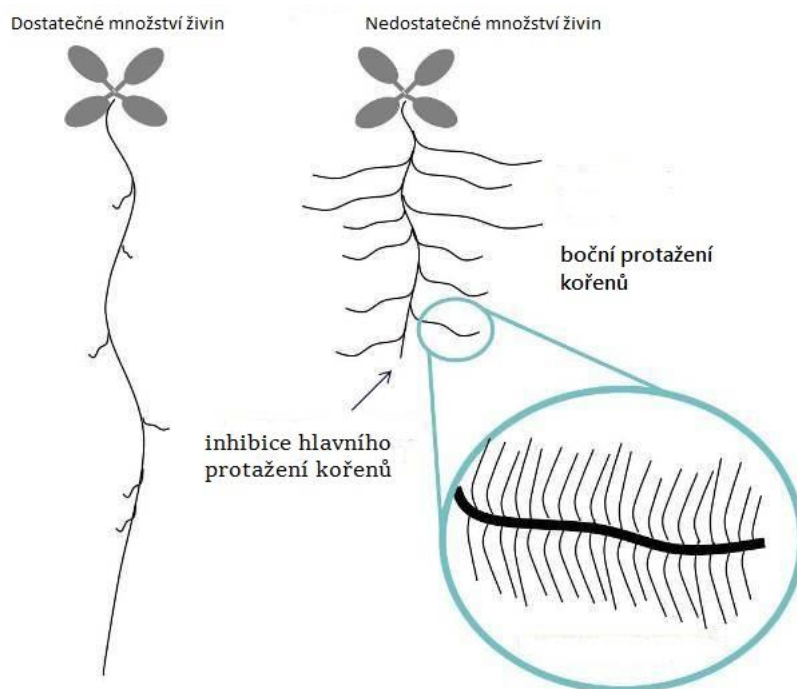
Výživa rostlin je proces přijímání souhrnu látek potřebných pro zdravý vývoj rostliny ve formě rostlinou přijatelné. Hlavními faktory, které ovlivňují množství živin v rostlině, jsou: dostupnost živin v prostředí, schopnost rostlin efektivně živiny přijímat a využívat, velikost ztrát živin z rostliny. (Richter, 2004)

Růst a vývoj rostliny závisí převážně na kombinaci a koncentraci minerálních živin dostupných v půdě (viz. Obr. 2). Nedostatek kteréhokoli z esenciálních prvků je pro existenci rostliny limitující. Nepříznivě působí také nadbytek živin, v krajním případě hovoříme o toxicitě (Morgan, Connolly, 2013).



Obr. 2. Závislost rychlosti fyziologického procesu na dostupnosti živiny (Procházka et al. 1998)

Symptomy nedostatku živin se mohou projevovat například žloutnutím listů, které způsobené snížením produkce chlorofylu, pigmentu potřebného pro fotosyntézu, změnou kořenového systému (viz. Obr. 3) nebo smrti rostlinné tkáně (Morgan, Connolly, 2013).



Obr. 3. Změny kořenového systému v reakci na nedostatek živin. (Upraveno podle Morgan, Connolly, 2013)

Richter (2004) uvádí, že pokud je určitý prvek alespoň jednou v ontogenetickém cyklu rostliny nezbytnou živinou, pak je jednoznačně biogenní povahy. Z praktického hlediska však nelze provádět tak úzkou specifikaci, proto prvky obvykle rozdělujeme do dalších skupin (viz. Tab. 1). Toto rozdělení není úplné, proto ve své práci také uvádím rozdělení Mengela a Kirkby (1978) podle fyziologických a biochemických vlastností (viz. Tab. 2)

Tab. 1. Rozdělení biologicky nejdůležitějších prvků podle Richtera (2004)

Makroelementy	vyskytující se od desetin po desítky procent (C, O, H, N, P, K, Ca, Mg, S)
Mikroelementy	obsah se pohybuje pod desetinu % (Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo, ...)
Užitečné prvky	požadavek na ně je specifický podle druhu rostliny (Na, Cl, Si, Al, Ti, ...)

Tab. 2. Rozdělení živin podle fyziologických a biochemických vlastností. (Mengel a Krikby, 1978)

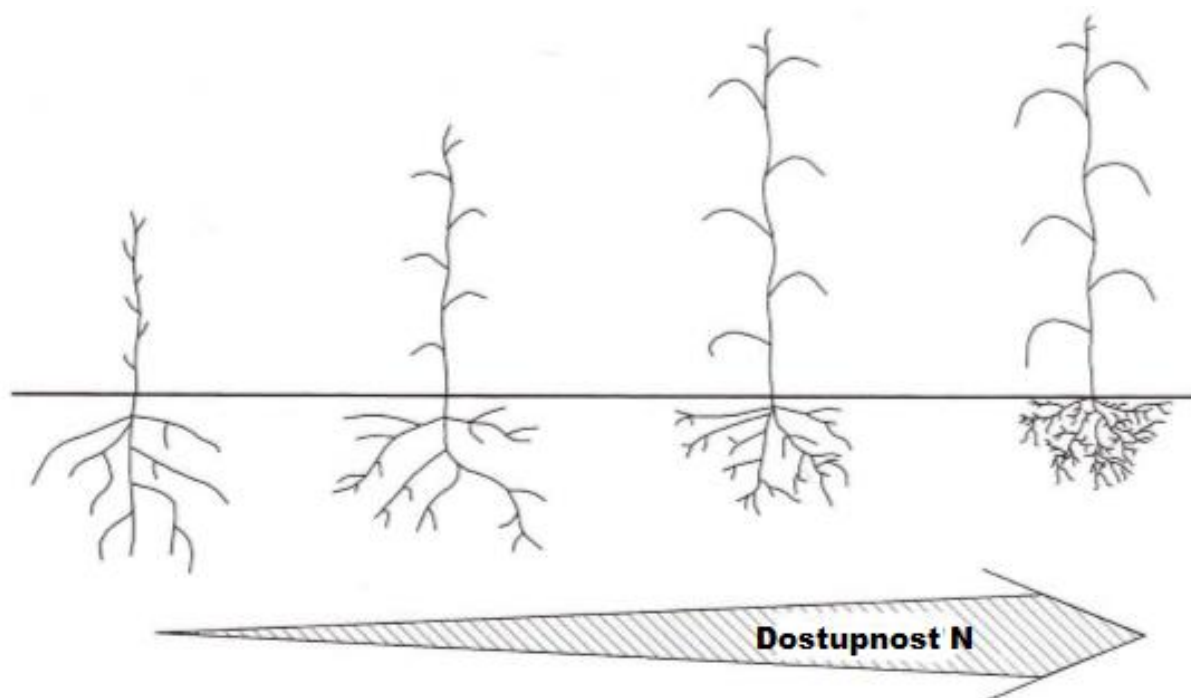
Živina	Příjem	Biochemické funkce v rostlině
C, H, O, N, S	ve formách CO_2 , HCO_3^- , H_2O , O_2 , NO_3^- , NH_4^+ , SO_4^{2-} , SO_2	- hlavní složky organ. látek - základní prvky enzymatických procesů - zúčastňuje se oxidačně redukčních reakcí
P, B, Si	ve formách fosfátů, kys. borité, borátů, křemičitanů	- esterifikace nativních alkoholových skupin - fosfátové estery se zúčastňují přenosu energie
K, Na, Mg, Ca, Mn, Cl	v iontových formách z půdního roztoku	- vyznačují se nespecifickými funkcemi, které řídí osmotický potenciál - specifikují činnost enzymových proteinů - aktivují enzymy - vyrovnávají nedifúzní a difúzní anionty
Fe, Cu, Zn, Mo	ve formách iontů nebo chelátů z půdních roztoků	- převládají v chelátových formách inkorporovaných do prostetických skupin - umožňují elektronový transport se změnami valence

Rostliny získávají živiny z půdy pomocí kořenů. Půda je heterogenní prostředí obsahující půdní částice jako pevnou fázi, půdní roztok a vzduch. Všechny tyto části půdy mají význam pro funkci kořenů (Šetlí a kol., 1998). Podle Iversen a kol. (2015) rostliny, rostoucí v oblasti Vysoké Arktidy hrají klíčovou roli v ekosystémových funkcích této oblasti. Jejichž kořeny mají vyšší koncentrací živin ve srovnání s příbuznými druhy, které nalezneme v mírném pasu.

Navzdory tomu, že se historie výzkumu kořenů v této oblasti probíhá od roku 1964 (Iversen a kol., 2015), jsou naše znalosti o dynamice kořenů v tundře stále omezené. Podle studií Iversen a kol. (2015) priority pro budoucí výzkum spadají do dvou hlavních kategorií: funkce kořenů jednotlivých druhů rostlin v závislosti na jejich formě a kvantifikace kořenové dynamiky v reakci na měnící se podmínky prostředí: oteplování, zvýšená dostupnost živin.

Jak již bylo zmíněno v předchozích kapitolách, nízké letní teploty půdy zpomalují rozklad půdní organické hmoty, mineralizaci živin a výrazně omezují jejich dostupnost pro rostliny. Růst a vývoj rostlin ve Vysoké Arktidě je převážně omezen nízkou dostupností dusíku a fosforu (Schmidt a kol., 2002). Dusík je jednou z makrobiogenních živin, která tvoří významnou část živé hmoty (Barker, Pilbeam, 2007). Je přijímán kořeny rostlin jako ionty NO_3^- nebo NH_4^+ nebo

v aminokyselinách. Nedostatek dusíku má vliv na celou řadu důležitých fyziologických pochodů, jako je asimilace CO_2 a projevuje se inhibicí růstu i vývoje rostliny. Při nižším obsahu dusíku rostlina investuje do rozvoje kořenového systému na úkor nadzemní části – snaha o zajištění dostatečného přísunu limitující živiny (viz. Obr. 4). Chlumská (2011) uvádí, že obsah dusíku je pozitivně korelován s obsahem fosforu v nadzemní i podzemní biomase. Koncentrace dusíku tedy indikuje především fotosyntetickou kapacitu pletiva a efektivitu využití dusíku rostlinou.



Obr. 4. Růst prýtu a kořenů v závislosti na dostupnosti N v prostředí (převzato z Marschner 1995).

Co se týká fosforu, je základním prvkem pro přenos a uchování energie, má vysokou reutilizační (recyklační) schopnost (Barker, Pilbeam, 2007). Je přijímán z půdy ve formě fosfátového aniontu, který je zabudováván do organických sloučenin. Fosfát v rostlině je součástí látek, které slouží k syntéze nukleových kyselin nebo reagují s molekulami, jejichž vnitřní energie se tím zvyšuje a je potom umožněn jejich vstup do dalších metabolických procesů (Praktikum fyziologie rostlin, 2017). Fosfor je důležitý především na začátku růstu a pak je potřebný na založení mohutného květenství. Rostliny obsahující potřebné množství fosforu rychleji přecházejí do generativní fáze růstu (Kováčik, 2007). Na rozdíl od cyklu dusíku, cyklus fosforu je řízen nejen fyzikálně-chemickými, ale i biologickými procesy. Dostupnost fosforu v Arktidě je obvykle vyšší v mladých půdách (Nadelhoffer a kol., 1992).

Tato diplomová práce je ovšem zaměřená i na řadu dalších biogenních prvků, které jsou významné pro výživu rostlin. Jsou to draslík, hořčík, vápník, síra, zinek a železo. Draslíkem

podporována hydratace pletiv a osmoregulace, aktivace enzymů ve fotosyntéze. Jeho nedostatek se projevuje kořenovou hnilobou, zvlněním a zasycháním okrajů listů. Vápník má mnohostranný význam v procesu metabolismu rostlin. Nedostatek se především projevuje tím, že se netvoří kořenové vlásky a kořeny začínají zahnívat. Hořčík zasahuje do celé řady metabolických procesů v rostlině, velice důležitá je jeho funkce v chlorofylu, kde je chelátově vázán v porfyrinovém jádře. Síra je nepostradatelným komponentem thiazolového cyklu. Nízký obsah síry zvyšuje koncentraci dusičnanů v rostlině. Železo ovlivňuje proteinový metabolismus, jeho nedostatek se projevuje snížením obsahu proteinů a růstem hladiny rozpustných organických N sloučenin. Zinek v rostlině má také velký význam. Nedostatek Zn se vyznačuje poškozením funkce chloroplastů a snížením intenzity fotosyntézy. Ovšem, vysoký obsah Zn negativně působí na příjem P a Fe (Richter, 2004).

Množství živin v půdě lze stanovit třemi způsoby: vizuálně, experimentálně a chemicky pomocí prvkové analýzy půd a rostlin (Ulrich a Gesper, 1978). V této diplomové práci obsah živin byl stanoven chemickou analýzou kořenů a listů rostliny.

3.2. Rostlinná diverzita Vysoké Arktidy a souostroví Svalbard

Rostlinná diverzita Arktidy je nízká a snižuje se od hranice lesa směrem k polární poušti vysoké Arktidy. V oblasti vysoké Arktidy se nachází pouze 3 % druhů rostlin žijících na naší planetě. Hojné jsou mechorosty (*Bryophyta*) a lišejníky (*Lichenes*). Arktické rostliny mají podobnou genetickou různorodost jako rostliny mírného pásma, kolísající od velké variability až po velmi nízkou (polární výzkum JČU). Nízká diverzita rostlinných druhů ovšem zvyšuje dominanci vybraných druhů. Zvláště dominantní druhy rostlin a živočichů osídlují široké spektrum biotopů a mají velký význam pro většinu procesů arktického ekosystému.

V arktické oblasti nacházejí největší uplatnění vytrvalé jednoděložné cévnaté rostliny (traviny a nízké keře), které disponují těmito vlastnostmi: květní pupeny se tvoří v předešlé vegetační sezóně, jsou větrosnubné nebo se opylují samy, mají zvýšený počet chromozomů (polyploidie), rozmnožují se především vegetativně.

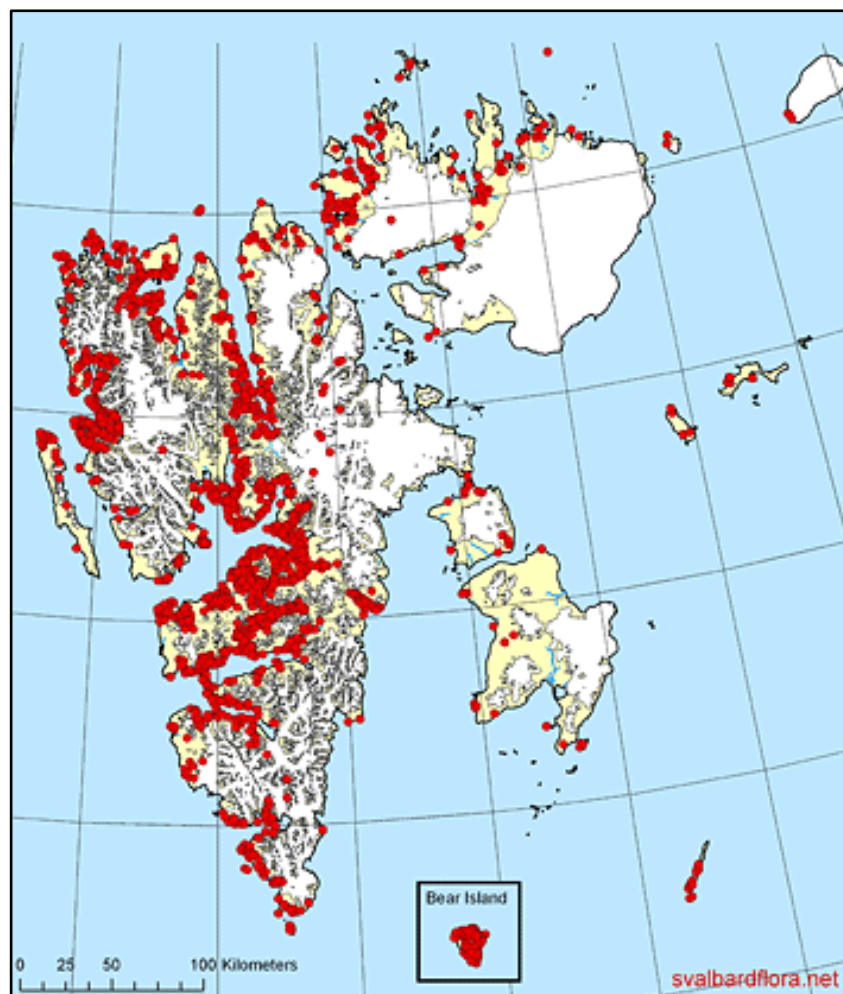
Na Svalbardu najdeme celkem kolem 184 druhů cévnatých rostlin (svalbardflora.no, 2017). Většina rostlin je vázána na relativně teplé a vlhké klima pobřežních oblastí. Základními rostlinnými společenstvy souostroví Svalbard jsou zapojené tundry, které jsou vyvinuty jen na starém nenarušovaném povrchu chráněném v zimě dostatečnou vrstvou sněhu, vyskytuje se zde především *Cassiope tetragona* (vřesovcovité – *Ericaceae*). Vlhčí místa pokrývá tundra s vrbou polární (*Salix polaris*) a na suchých stanovištích nechráněných sněhem převládá dryádka osmiplátečná (*Dryas octopetala*). Nejbohatší jsou tzv. „biodiversity hotspots“ (viz. Obr. 5),

nacházející na výslunných svazích s dostatečnou zásobou vody a současně hnojených trusem z hnízdišť mořského ptactva. Na těchto místech se dá najít společenstva rostlin, které se nevyskytují v okolní tundře a jsou mnohem náročnější na živiny a teplo (Klimešová, Prach, 2012).



Obr. 5. Biodiversity hotspots (Tejnecký, 2016)

Z cévnatých rostlin (viz. Mapa č.3) zde najdeme silenku bezlodyžnou (*Silene acaulis*), lomikámen vstřícnořistý (*Saxifraga oppositifolia*), břízu trpasličí (*Betula nana*), barborku obecnou (*Barbarea vulgaris*). Příkladem druhu endemického je lomikámen svaldbardský (*Saxifraga svaldbardensis*). Vlochyň bahenní (*Vaccinium uliginosum*) a ostružník moruška (*Rubus chamaemorus*) jsou vzácnými druhy (svalbardflora.net, 2017).



Mapa 3. Mapa výskytu cévnatých rostlin na Svalbardu. Zdroj: svalbardflora.net

Velký dopad na floru i faunu Arktidy mohou mít i malé změny v podmínkách prostředí. V důsledku rostoucí koncentrace skleníkových plynů klimatické modely předpovídají teplejší a vlhčí klima na Svalbardu. Hlavní reakcí většiny druhů osídlujících arktickou oblast bude změna jejich geografického rozšíření. Předpokládá se, že se budou rozšiřovat teplomilné druhy, jako je bříza trpasličí (*Betula nana*), Tomkovice (*Hierochloe alpina*).

3.2.1. Polární vrba

Celkem se vyskytuje kolem 600 druhů vrby a všechny pocházejí ze severní polokoule od Arktidy ke kraji subtropů. Co se týče tvaru, nalezneme zde stromy, křoviny, vzácně téměř byliny, plazivé druhy nebo velmi zakrslé. Většina z nich se vyznačuje rychlým růstem, což zapříčiňuje křehkost a také krátkověkost. Patří mezi dvoudomé opadavé (výjimečně stálezelené) rostliny (rostliny.net, 2017).

Na Svalbardu se vyskytují 3 typy vrby: *Salix polaris*, *Salix herbacea* a *Salix reticulata*. Tato diplomová práce je zaměřena na studium polární vrby (*Salix polaris*). Polární vrba (viz. Obr 6, 7) má arkticko-alpskou distribuci a nachází se v širokém spektru biotopů, zejména v oblasti

Vysoké Arktidy (Porsild, 1957). Je to plazivý keřík bylinného vzhledu, 2-9 cm vysoký. Větve jsou krátké, vystoupavé a holé, modravé a červenavě hnědé. Palisty obvykle nejsou. Listy jsou tmavě zelené a zaobleně vejčité, 5-32 mm dlouhé a 8-18 mm široké, okraj celokrajný, bývá načervenalý a ochlupený. Řapíky jsou nažloutlé či načervenalé, dlouhé 0,3-1 cm. Samčí jehnědy jsou dlouhé 1,5 cm, 2 tyčinky, samičí jehnědy dlouhé 1,5-3,5 cm, semeníky kuželovité. Plodem je červenohnědá ochlupená tobolka, její délka je přibližně 4-7 mm (rostliny.net, 2017).

Boulangier-Lapointe a kol. (2014) uvádí, že populační struktura a dynamika polární vrby (*Salix polaris*) jsou ovlivňovány specifickými faktory arktického prostředí. Rychlý ústup ledovce zvyšuje rozsah oblastí, kde v současné době probíhá velice rychlá kolonizace rostlin. Růst keřů je ale stále omezen dostupností vody a odstranění trvalého sněhového pokryvu tento růst bude omezovat ještě víc.



Obr. 6. Vrba polární (*Salix polaris*). (V. Tejnecký, 2016)



Obr. 7. Vrba polární (Salix polaris). (V. Tejnecký, 2016)

4. Metodika

4.1. Charakteristika lokality

Studium vlivu staří půd na výživu polární vrby probíhalo na norském souostroví Svalbard, které se rozprostírá mezi 78 až 81° severní šířky a 10 až 35° východní délky. Svalbard je jednou z nejsevernějších pevnin na světě, přibližně 60 % území je pokryto ledem, 30 % území jsou skály, suť, morény, fluviální sedimenty. Vegetace pokrývá 10 % povrchu v letních měsících, a to převážně v chráněných údolích středního Svalbardu (Edmunds 2009).

Po většinu geologické historie Země bylo souostroví ponořené pod hladinou oceánu. Horninové prostředí Svalbardu lze rozdělit na tři hlavní typy: krystalinikum, tvořené převážně vyvěřelými, metamorfovanými, ale místy také sedimentárními horninami, nemetamorfované sedimentární série a nepevněné kvartérní sedimenty, které jsou především produktem glaciální eroze, mrazového zvětrávání a svahových procesů (Elvevold, 2007). Nahá krajina umožňuje jasný přehled o geologické struktuře souostroví. Přestože je většina území pokryta ledovci, Svalbard je jedním z mála míst na světě, které slouží k pochopení geologické historie planety (Umbreit, 2009).

Jak již bylo zmíněno, většinu území pokrývají ledovce, které vytvořily hlavní formy reliéfu Svalbardu: trogy – údolí s typickým příčným profilem ve tvaru písmene U, fjordy - trogy, které mají v současné době dno zaplavené mořem, čelní a boční moreny, jejichž tvar dokazuje, že se v průběhu času měnil rozsah ledovců, které svého posledního maxima dosáhly na vrcholu poslední doby ledové. Ledovcová eroze obrousila i zdejší hory a propůjčila jim alpínský vzhled (Kavan, Křížek, 2014). V mladém reliéfu Svalbardu, obnaženém po ústupu ledovců, jsou významným činitelem svahové procesy (Jahn, 1967). Svalbard leží v zóně souvislého permafrostu. Mocnost permafrostu se pohybuje od 100 m v blízkosti pobřeží do 500 m v nejvyšších polohách (Humlum a kol., 2003).

Zeměpisná šířka, oceánské proudy a vítr – jsou to faktory, které ovlivňují klima souostroví. Gofský proud, který pokračuje svou Severoatlantickou větví a Norským proudem kolem ostrovů, způsobuje mnohem mírnější podmínky než kdekoli jinde ve stejných zeměpisných šířkách. Průměrná teplota v červenci +5 °C a v lednu -12 °C, Roční úhrn srážek je 400–500 mm, ve vnitrozemí 200 mm. Srážky jsou většinou sněhové (Umbreit 2009). Díky svému členitému reliéfu je Svalbard charakteristický krátkými vodními toky s velkým sklonem. Většina toků je napájena vodou z tajících ledovců. Na mořských terasách a na dně širokých údolí se často vyskytují jezera, na která je často vázán složitý ekosystém (Kavan, Křížek, 2014).

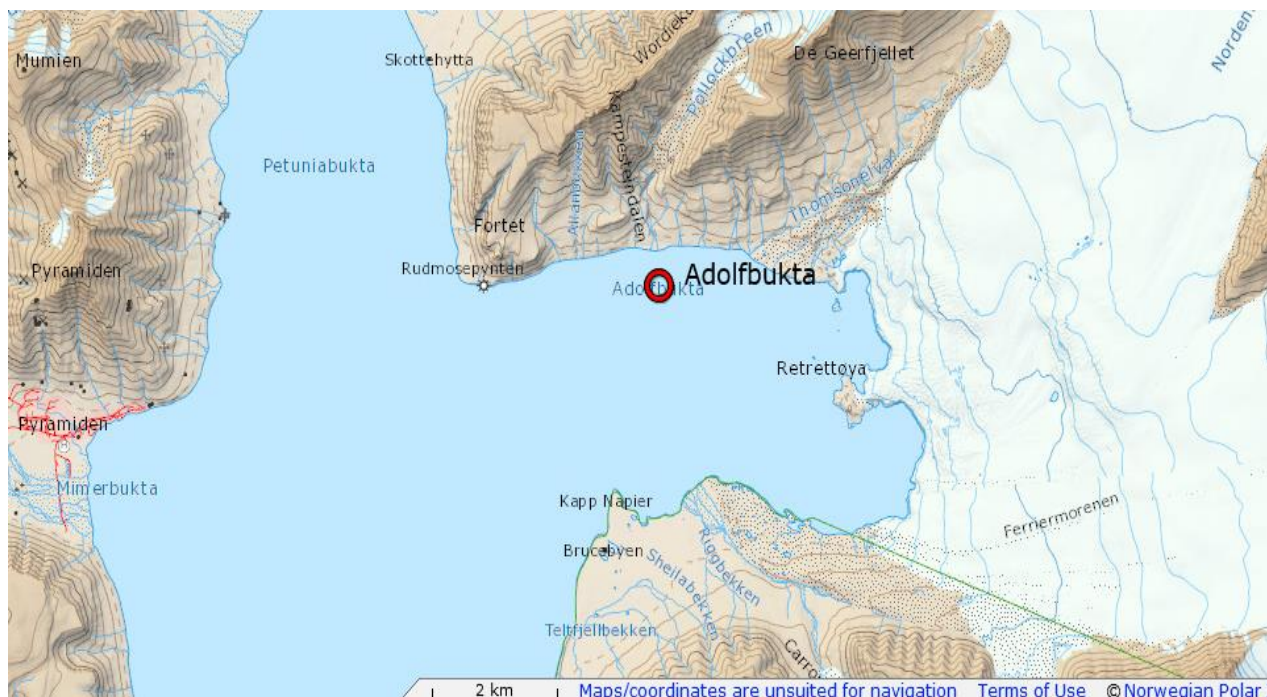
Svalbard patří do biomu arktické tundry s velmi krátkou vegetační sezónou a malou biodiverzitou. Většinu druhů obratlovců, žijících na Svalbardu tvoří ptáci. Patří mezi ně například alkoun malý (*Alle alle*), alkoun tlustozobý (*Uria lomvia*), racek tříprstý (*Rissa tridactyla*), nebo chaluha příživná (*Arctic skua*). Mezi savce, žijící na Svalbardu patří medvěd lední (*Ursus maritimus*), liška polární (*Vulpes lagopus*), nebo Svalbardský poddruh soba polárního (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). Rostlinná diverzita souostroví byla popsána v kapitole 3.2. - „Rostlinná diverzita Vysoké Arktidy a souostroví Svalbard“.

4.2. Odběr vzorku

Odběr vzorku se uskutečnil na lokalitě Adolfbukta (78°40'N, 16°47'E) na předpolí ledovce Nordenskiöld (viz. Mapa X), který ustupuje od vyvrcholení Malé doby ledové na konci 19. století (Rachlewicz et al., 2007). Adolfbukta (viz. Mapa X) je fjord nacházející se v centrální části největšího ostrova Špicberky. Vzorky polární vrby (*Salix polaris*) byly odebrány v červenci roku 2016.



Mapa č. 4. Nordenskiöld (mapcarta.com)



Mapa č. 5. Adolfbukta na mapě Svalbardu (<http://toposvalbard.npolar.no/>)

Zájmová lokalita byla rozdělena na 5 zón podle doby po ústupu ledovce (viz. Mapa 6.) Zóny byly vymezené Petrou Lulákovou (CEP, JU, České Budějovice) v prostředí GIS na základě leteckých snímků Norsk Polar Institut (1936, 1961, 1990 a 2007). Na zájmovém území byl také udělán fytoecologický snímek (T. Hájek, JU ČB) všech druhů přítomných ve vymezeném prostoru se semikvantitativním vyjádřením jejich zastoupení. Na základě tohoto snímku dá se říct, že největší zastoupení ve všech zónách má lomikámen vstřícnohlý (*Saxifraga oppositifolia*), je přítomen i v nejmladší chronozóně (0-25 let) a dryádka osmiplátečná (*Dryas octopetala*). Polární vrba (*Salix polaris*) je třetím nejpočetnějším druhem na vymezeném území, vyskytuje se pouze ve 4. uvedených zónách. V nejmladší zóně polární vrba nalezena nebyla. Proto v této diplomové práci zájmové území bylo rozděleno na 4. zóny.

- 1. zóna (25-50 let)



Obr. 8. 1. stanovená deglaciovaná zóna (Lulaková, 2016)

- 2. zóna (cca. 60 let)



Obr. 9. 2. stanovená deglaciovaná zóna (Luláková, 2016)

- 3. zóna (k 75 letům)



Obr. 10. 3. stanovená deglaciovaná zóna (Luláková, 2016)

- 4. zóna (> 107 let) – zapojená stará tundra. Kontrolní plocha, kde se vyskytují převážně starší jedinci polární vrby. Lze konstatovat, že v předchozích odledněných zónách jsou jedinci první generace.

Z každé stanovené zóny z důvodů malého počtu jedinců bylo odebráno 5. vzorků polární vrby (celkem 20 rostlinných vzorků (viz. Obr.11). Vzorky se odebírali různé velikosti a na postačující vzdálenosti od sebe. Vzorek byl následně uchováván v papírovém sáčku a připraven k homogenizaci.

4.3. Příprava vzorků

Biologické vzorky jsou heterogenní materiály. Pro stanovení celkového obsahu je nutné odebrání reprezentativního vzorku. Před homogenizací vzorky kořenů a listů byly opláchnuty destilovanou vodou a následně se zbavily nadbytečné vody sušením, které proběhlo při laboratorní teplotě 25 °C. Po vysušení heterogenní vzorky byly zhomogenizovány ručním drcením pomocí skleněné misky s tloučkem (viz. Obr. 12).



Obr. 12. Ruční drcení (Gibadullina, 2017)

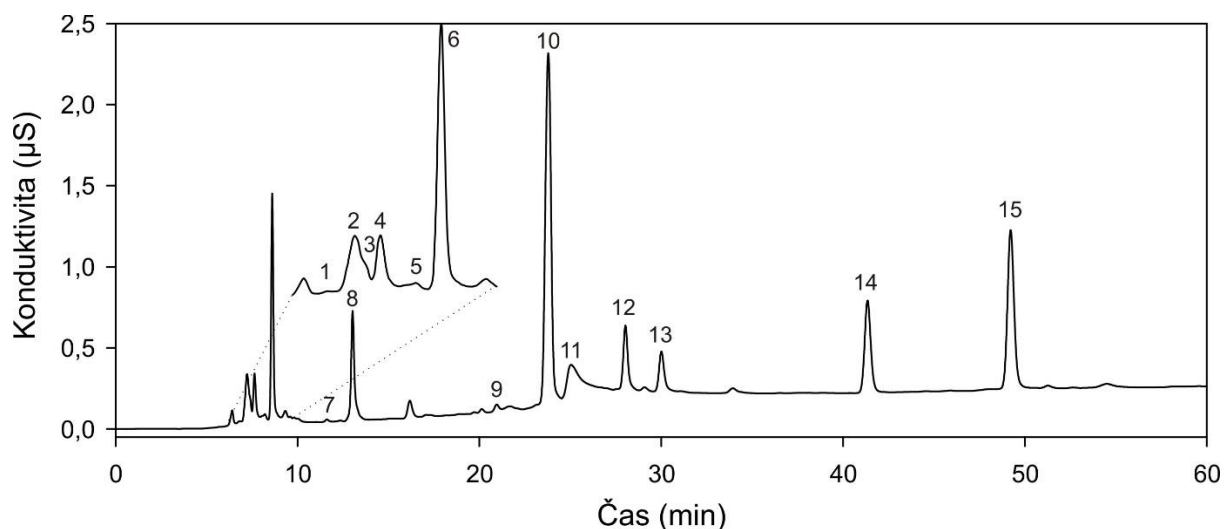
4.4. Analýza vzorků

Byl proveden rozklad koncentrovanou HNO_3 . Homogenizované vzorky polární vrby byly naváženy ($0,5 + 0,005$ g) do uzavíratelných teflonových nádobek Savillex a následně bylo přidáno 5 ml 65 % HNO_3 (Lach-Ner). Pouze víčkem zakryté nádobky byly umístěny do digestoře přes noc za laboratorní teploty a poté byly pevně uzavřeny a zahřívány při teplotě (140°C – 150°C). Extrakt byl před analýzou ICP-OES ředěn (10x) a filtrován přes nylonový membránový filtr ($0,45 \mu\text{m}$).

Rovněž byla provedena extrakce horkou deionizovanou vodou podle Vondráčková a kol. (2015), extrakt byl následně ředěn (10x) a filtrován přes nylonový membránový filtr (0,45 μm).

Pro stanovení celkového obsahu jednotlivých prvků (hlavně P, Ca, Mg, Fe, K) v analyzovaných vzorcích a obsahu prvků ve vodním roztoku byl použit ICP-OES, (DUO iCap 7000, Thermo Scientific, Waltham, MA, USA). Stanovení proběhlo za standardních analytických podmínek. Metoda optické emisní spektrometrie s indukčně vázanou plazmou umožňuje stanovení široké škály hlavních, vedlejších i stopových prvků. Spektrometr využívá principu emise a následné detekce světelného záření ionizovaných prvků přítomných ve vzorku. Zdrojem iontů je argonová plazma. Aerosol vzorku se přivádí do plazmatu, kde dochází k excitaci a ionizaci prvků. Při přechodu prvků do stavů s nižší energií dochází k vyzáření charakteristických kvant záření o určité vlnové délce. Měřením intenzity záření na vhodné linii daného prvku se stanovuje koncentrace ve vzorku metodou kalibrační křivky. Výhodou tohoto přístroje jsou vysoká selektivita a citlivost přístroje, nízké meze detekce, přesnost a správnost (Kanický, 2001).

Pro stanovení základních anorganických aniontů, především PO_4^{3-} , a nízkomolekulárních organických kyselin ve vodném roztoku (extraktu) byla použita iontová chromatografie ICS 1600 (Dionex). Analýza probíhala na AS11-HC analytické koloně s mobilní fází KOH a gradientem 1-35,2 mM po dobu 1-65 min, průtok mobilní fáze byl 1 mL min^{-1} . Analyt byl detekován konduktometricky po snížení vodivosti mobilní fáze pomocí supresoru ASRS 500 – 4 mm a po odstranění uhličitánů pomocí jednotky CRD 200 (Dionex). Chromatografický záznam (viz. Obr. 13) byl zpracováván pomocí programu Chromeleon 6.80 (Dionex, USA). Standardy byly připravovány z 1 g L^{-1} koncentrátů (Analytika, CZ a Inorganic Ventures, USA) nebo byly koncentráty připravovány z čistých chemikálií (p.a. a lepší, např. Sigma-Aldrich, SRN) a deionizované vody (konduktivita $< 0,055 \mu\text{S cm}^{-1}$; Millipore, USA) v rozpětí 0.1- 40 mg L^{-1} . Detekční limity byly spočítány pro každý aniont z poměru signál-šum 3:1 (Shabir, 2003).



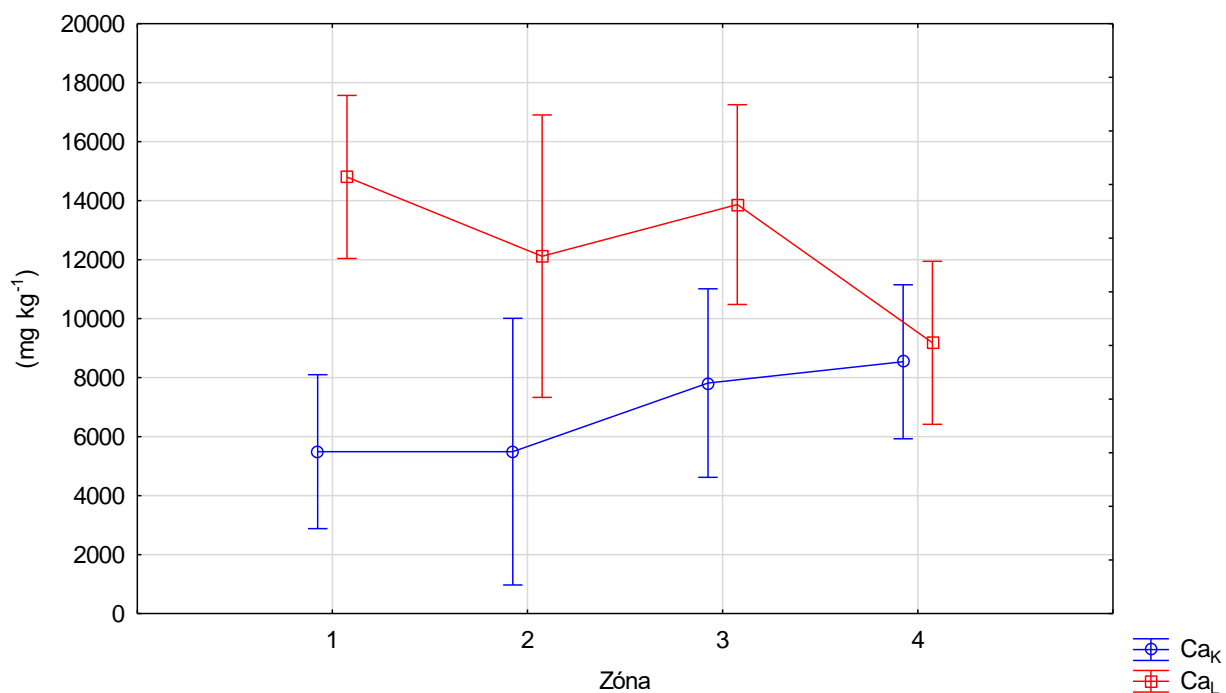
Obr.13. Chromatogram. Každý pík (č. 1-15) odpovídá jedné složce analyzované směsi: 1- chinin, 2 - F^- , 3- mléčnany, 4- octany, 5- propionáty, 6- mravenčany, 7- valerany, 8- Cl^- , 9- NO_3^- , 10- jablečnany, 11- CO_3^{2-} , 12- SO_4^{2-} , 13- šťavelany, 14- PO_4^{3-} , 15- citronany.

Ke statistickému zpracování byl použit program STATISTICA 12. Z jednotlivých měření byly získány hodnoty, které byly pomocí statistické analýzy ANOVA vyhodnoceny. Statisticky významné rozdíly jsou uvedeny na úrovni spolehlivosti 95,0% ($p < 0,05$). Pokud byla nějaká stanovená hodnota nižší než detekční limit používaných analytických metod (IC nebo ICP-OES), byla nahrazena (pro statistické testy) polovinou detekčního limitu. Pro otestování normality byl použit Shapiro-Wilkův test. Test normální rozdělení potvrdil.

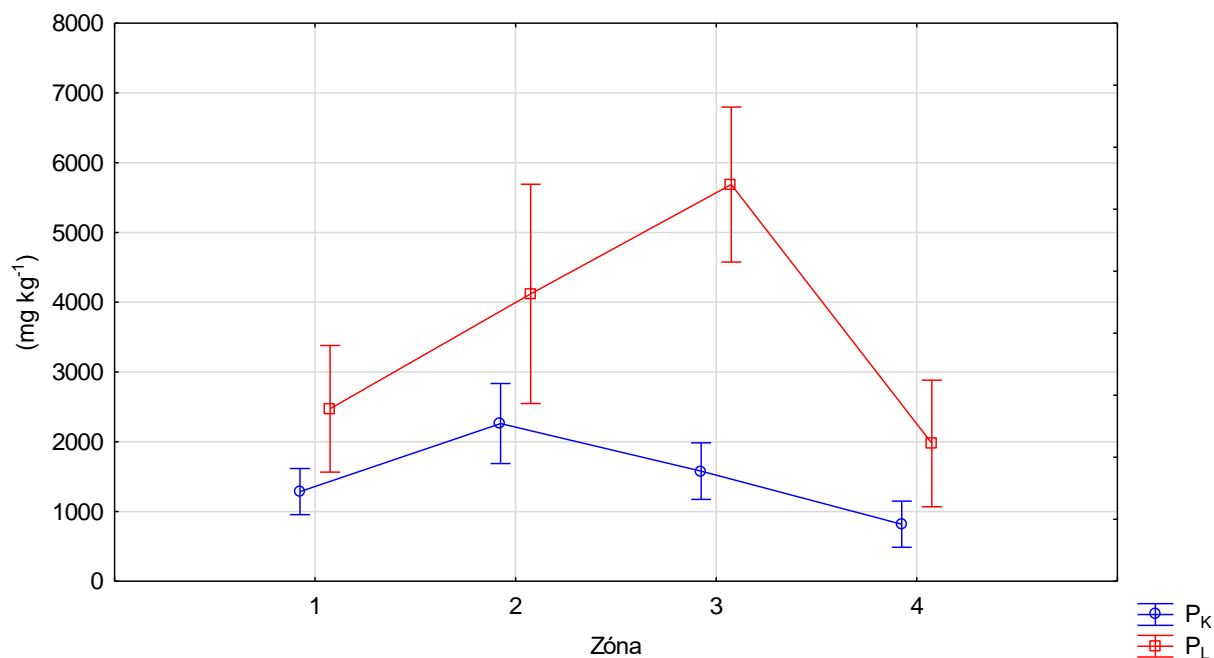
5. Výsledky

5.1. Stanovení celkového obsahu vybraných biogenních prvků v kořenech a listech polární vrby (*Salix polaris*).

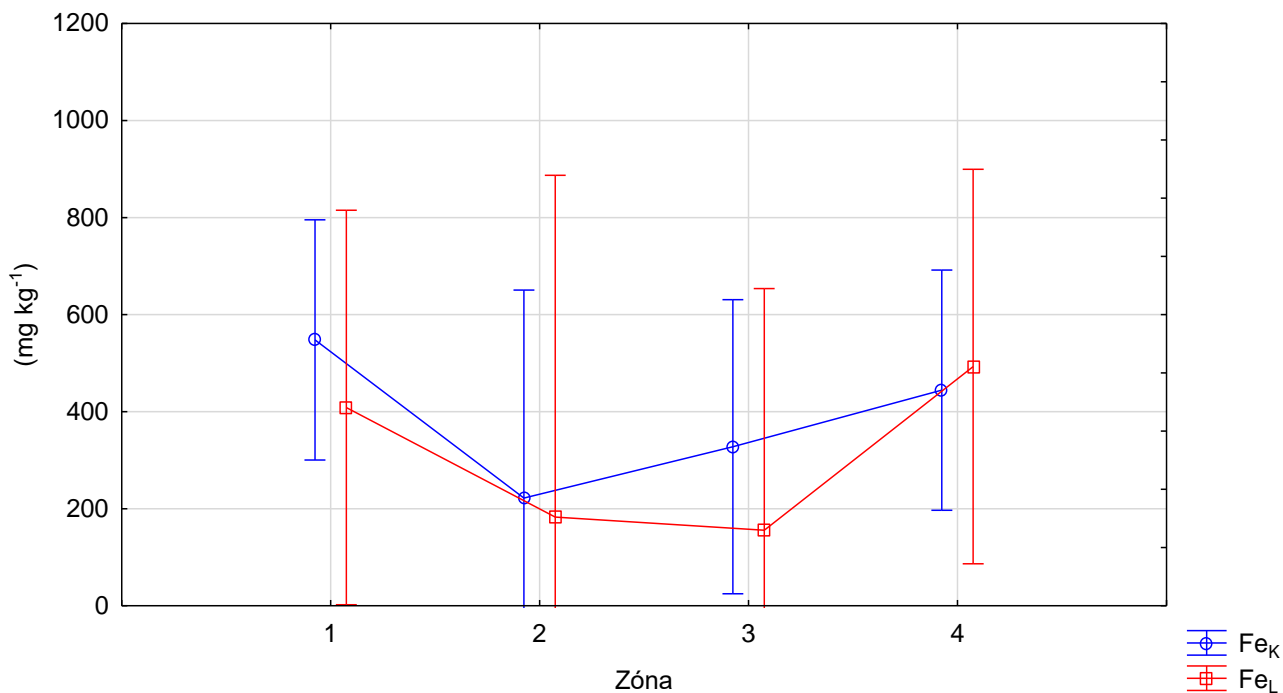
Výsledky stanovení celkového obsahu Ca, K, P, Mg, Fe, S a Zn odebraných ze stanovených půdních chronozón po ústupu ledovce jsou znázorněny v následujících grafech 1-7. Obecně lze konstatovat, že obsah všech uvedených prvků je vyšší v listech než v kořenech. Množství Ca v kořenech narůstá se stářím. V listech obsah Ca naopak významně klesá, nejvyšší hodnota je ve vzorcích z ledovcového předpolí (20000 mg kg^{-1}), nejnižší je v tundře (900 mg kg^{-1}). Obsah P je nízký v mladých (25-50 let) a ve starých půdách (> 107 let), jak v případě kořenů, tak i v případě listů. Vyšší obsah P byl v obou případech pozorován ve 2. a 3. chronozóně. Množství S v kořenech je téměř konstantní ve všech 4. zónách, v listech klesá se stářím půdy. Množství Fe ve vzorcích listů a kořenů má podobný trend. Obsah K v listech je mnohem větší než v kořenech, stejně jak i v případě vápníku, přitom množství draslíku klesá se stářím. Nejvyšší množství K ve vzorcích listů bylo pozorováno ve 2. zóně (20000 mg kg^{-1}). Obsah Mg v kořenech polární vrby je téměř stejné ve všech zónách, v listech klesá se stářím, nejnižší hodnota je 2000 mg kg^{-1} . Obsah Zn je nejnižší ze všech vybraných prvků, které byly stanovené ($150\text{--}350 \text{ mg kg}^{-1}$ v kořenech a $200\text{--}1000 \text{ mg kg}^{-1}$ v listech) a vykazuje stejný trend jak v případě vzorků listů, tak i v případě kořenů.



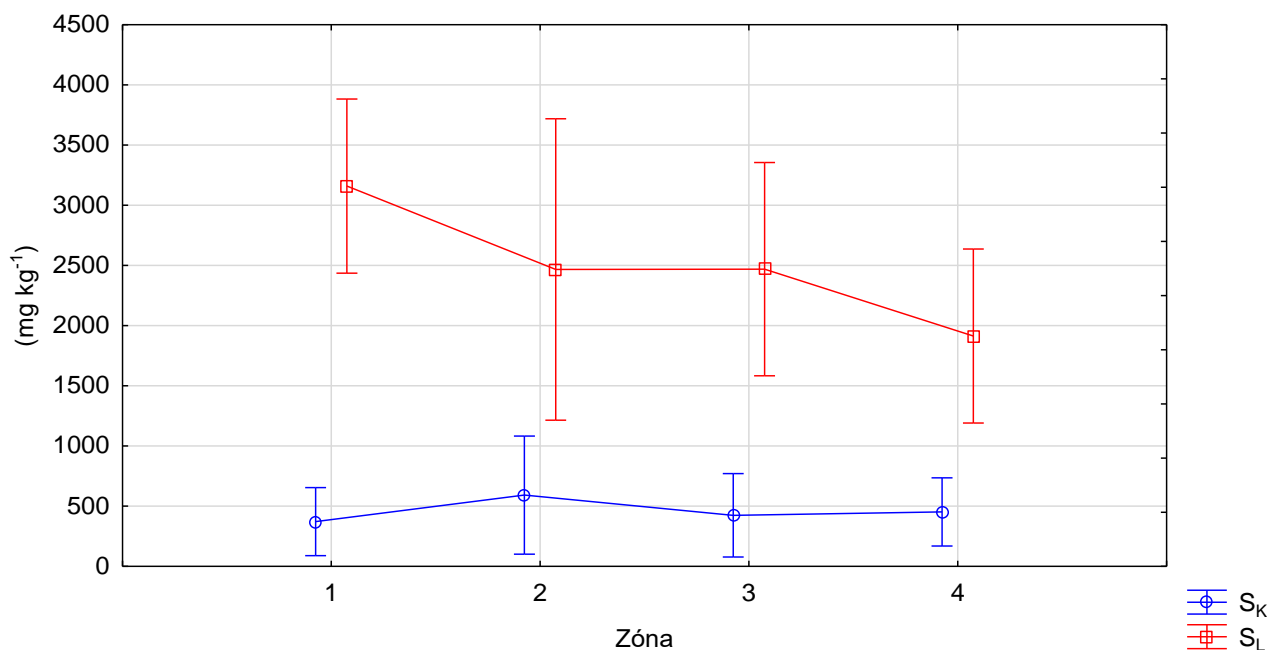
Graf 1. Celkový obsah vápníku ve vzorcích kořenů a listů polární vrby ze stanovených zón různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2. zóna (cca. 60 let), 3. zóna (k 75 letům), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.



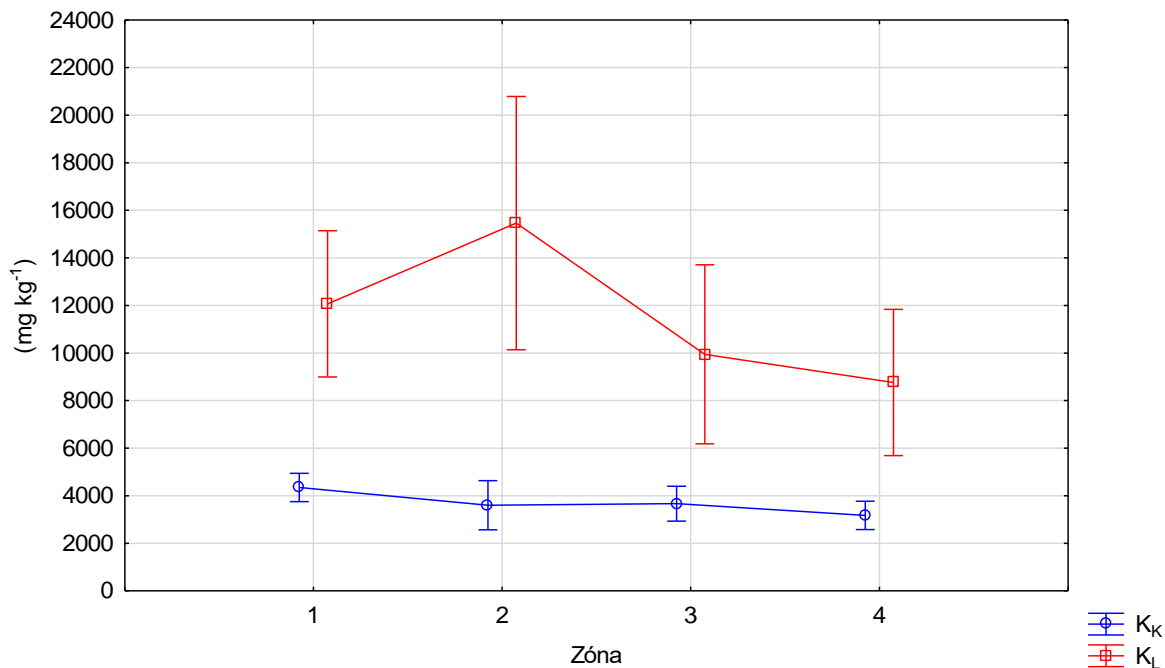
Graf 2. Celkový obsah fosforu ve vzorcích kořenů a listů polární vrby ze stanovených zón různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2. zóna (cca. 60 let), 3. zóna (k 75 letům), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.



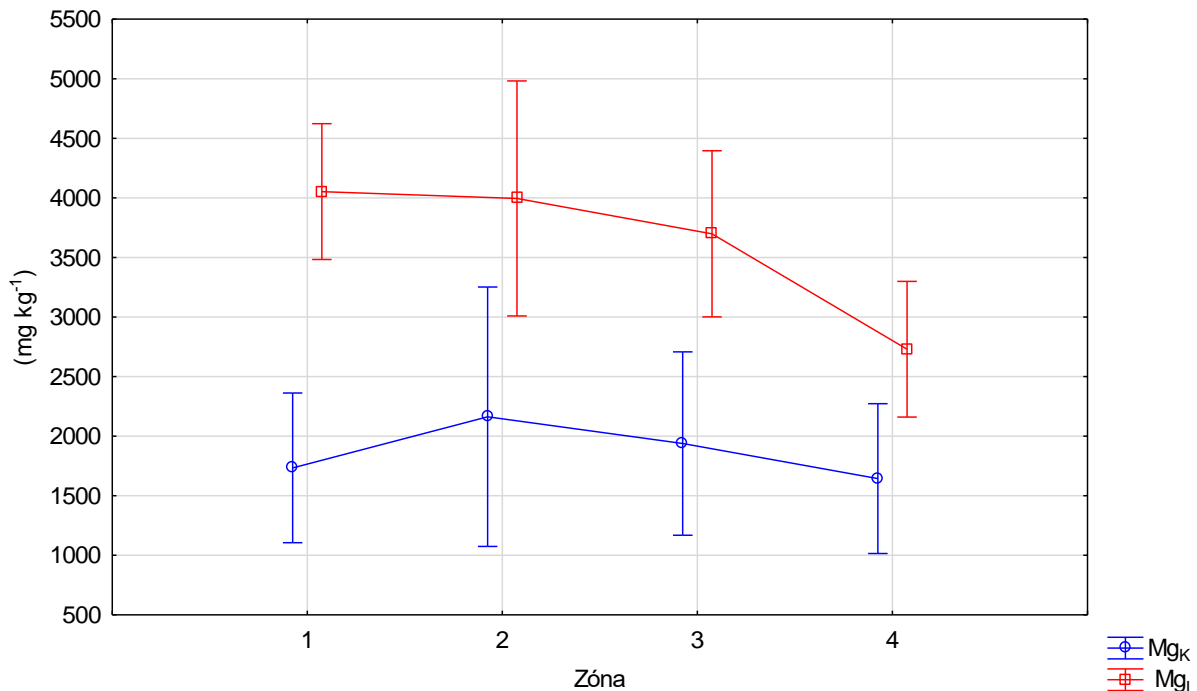
Graf 3. Celkový obsah železa ve vzorcích kořenů a listů polární vrby ze stanovených zón různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2. zóna (cca. 60 let), 3. zóna (k 75 letům), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.



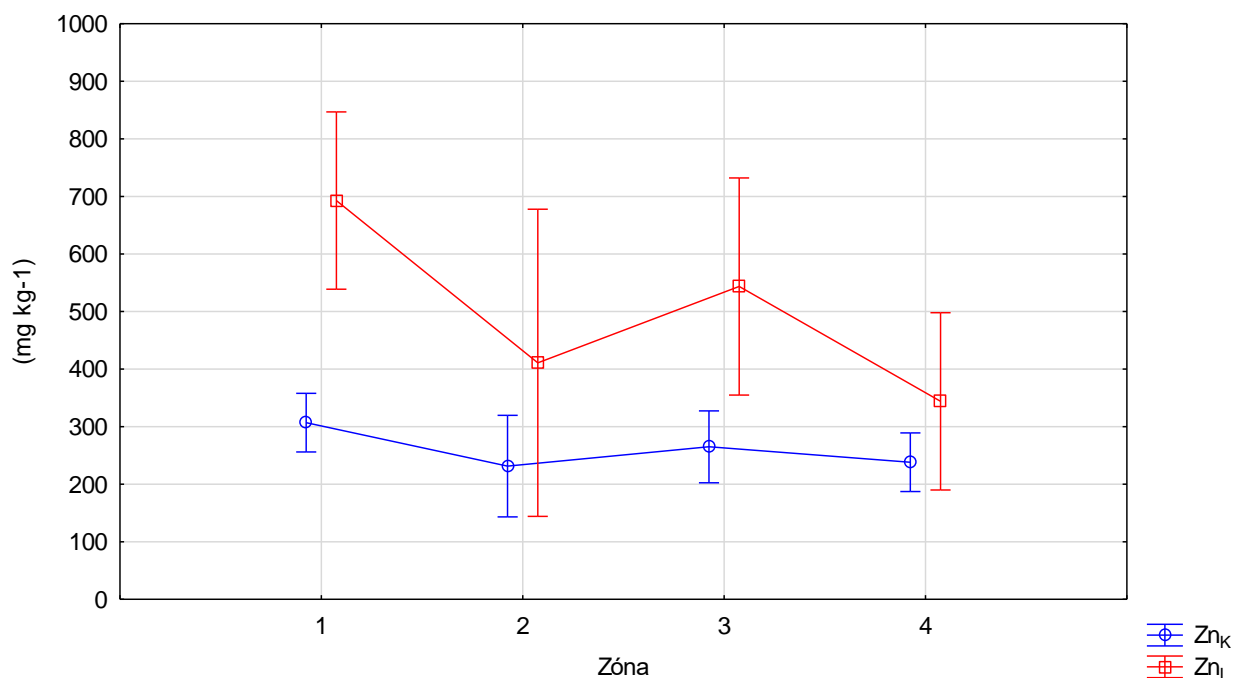
Graf 4. Celkový obsah síry ve vzorcích kořenů a listů polární vrby ze stanovených zón různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2. zóna (cca. 60 let), 3. zóna (k 75 letům), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.



Graf 5. Celkový obsah draslíku ve vzorcích kořenů a listů polární vrby ze stanovených zón různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2. zóna (cca. 60 let), 3. zóna (k 75 letům), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.



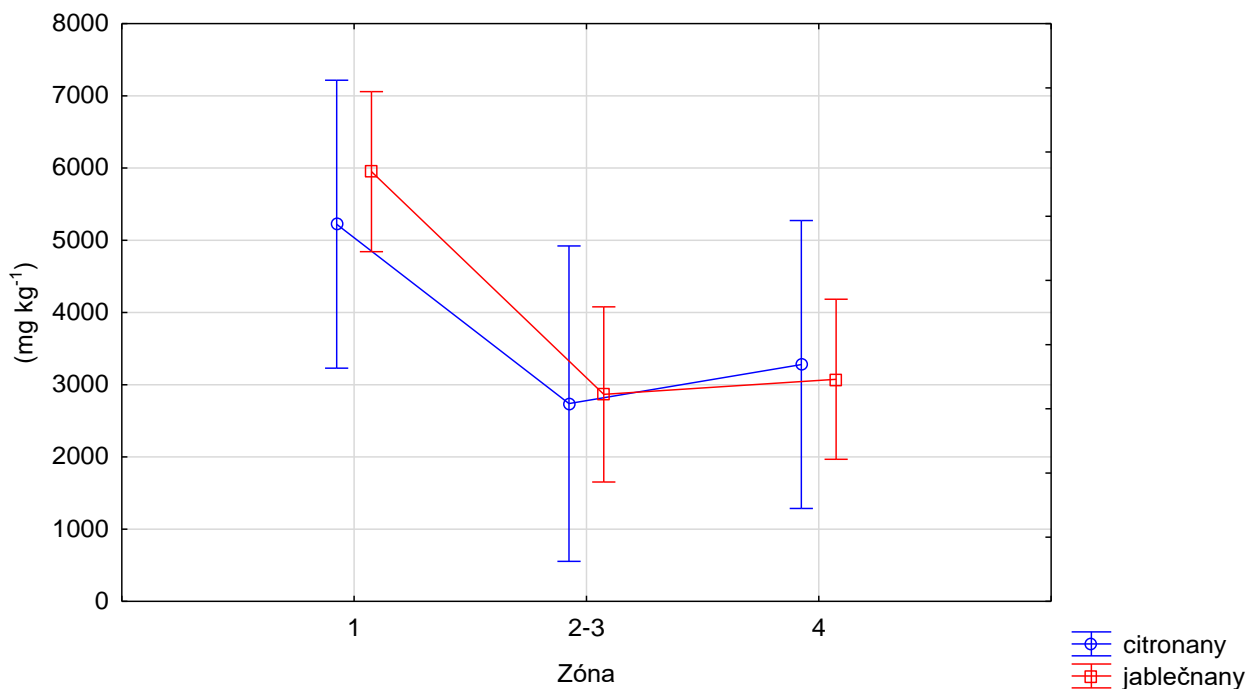
Graf 6. Celkový obsah hořčíku ve vzorcích kořenů a listů polární vrby ze stanovených zón různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2. zóna (cca. 60 let), 3. zóna (k 75 letům), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.



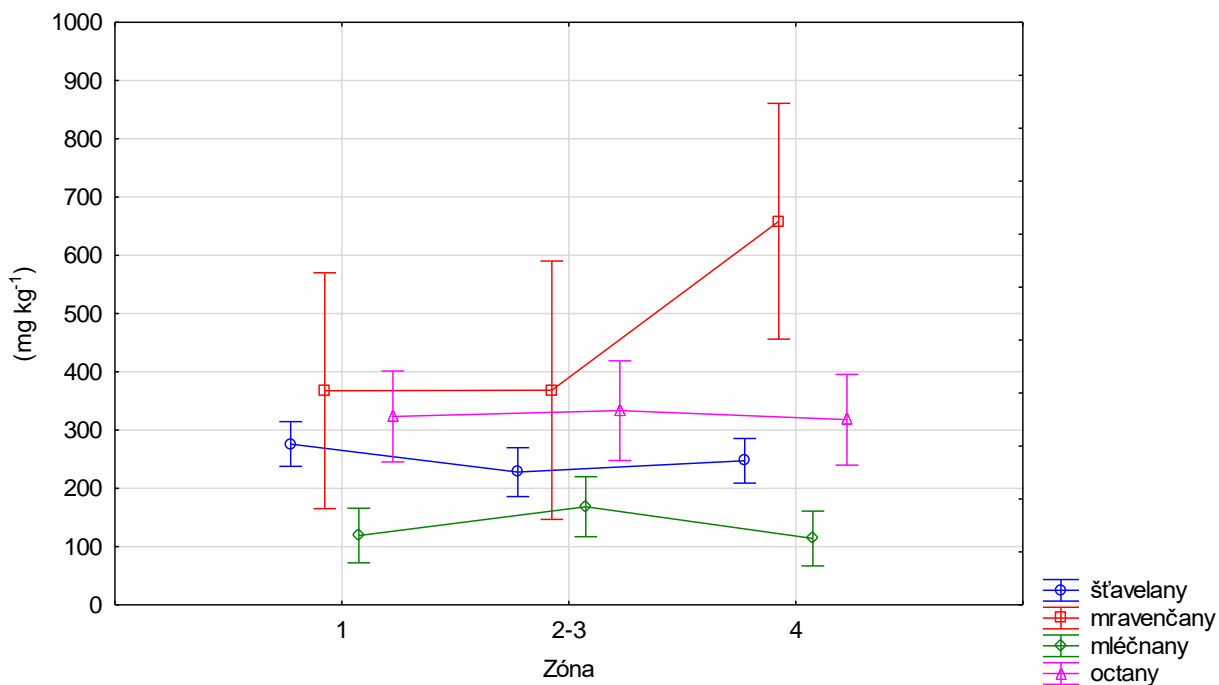
Graf 7. Celkový obsah zinku ve vzorcích kořenů a listů polární vrby ze stanovených zón různého stáří. 1. zóna (25-50 let), 2. zóna (cca. 60 let), 3. zóna (k 75 letům), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.

5.2. Obsah organických kyselin ve vzorcích kořenů polární vrby (Salix polaris)

V této diplomové práci byl taky stanoven obsah organických kyselin v kořenech polární vrby. Zájmová lokalita byla rozdělena do třech zón různého stáří. 2. a 3. zóna z důvodu malého počtu vzorků byly spojené do jedné zóny. 1. zóna (25-50 let), 2-3. zóna (50-75 let), 4. zóna (> 107 let). Bylo zjištěno, že ve zkoumaných vzorcích je nejvíce citronanů a jablečnanů, přičemž naměřené hodnoty ukazují stejný trend: se stářím půdy obsah kyselin klesá, největší množství je v první chronozóně (viz. Graf 8). Množství jablečnanů je významně vyšší ($p < 0,05$) v první zóně oproti ostatním zónám. Obsah šřavelanů, mravenčanů, mléčnanů a octanů je mnohem nižší, přičemž množství soli kyseliny mravenčí narůstá se stářím půdy, množství soli ostatních kyselin je téměř stejné ve všech zónách.



Graf 8. Obsah citronanů a jablečnanů ve vzorcích kořenů polární vrby ze stanovených zón různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2-3. zóna (cca. 70 let), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.

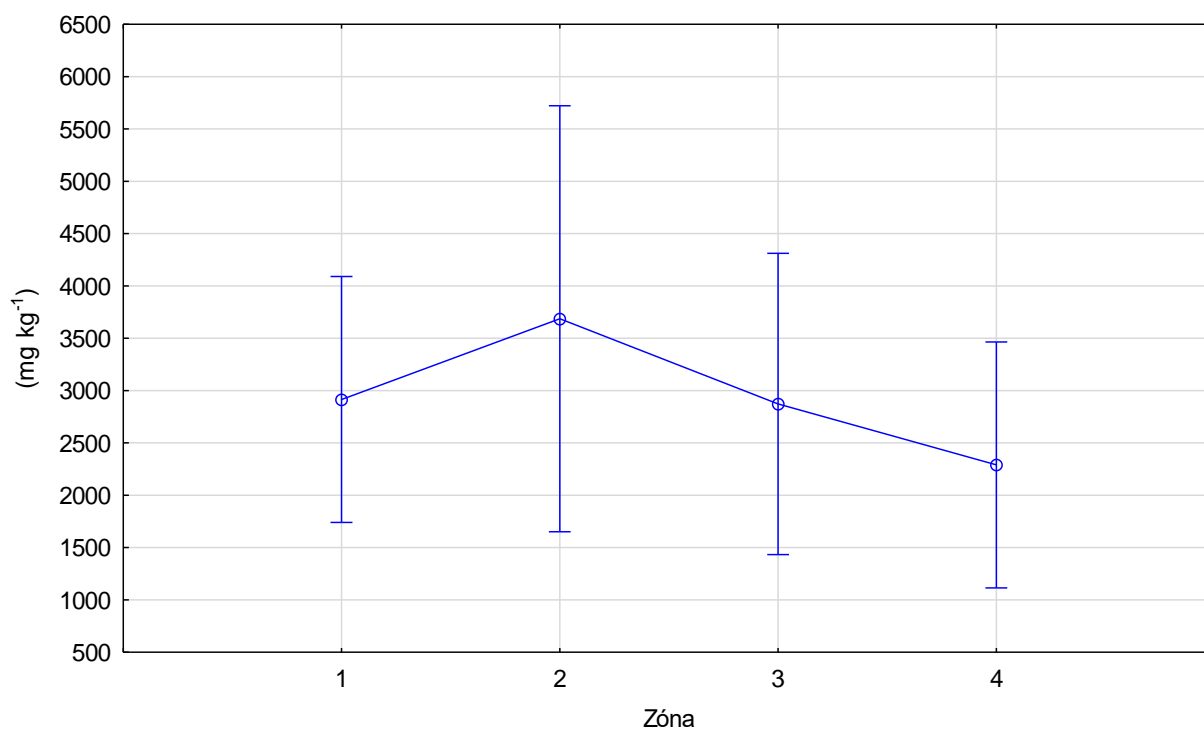


Graf 9. Obsah šťavelanů, mravenčanů, mléčnanů a octanů ve vzorcích kořenů polární vrby ze stanovených zón různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2-3. zóna (cca. 70 let), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.

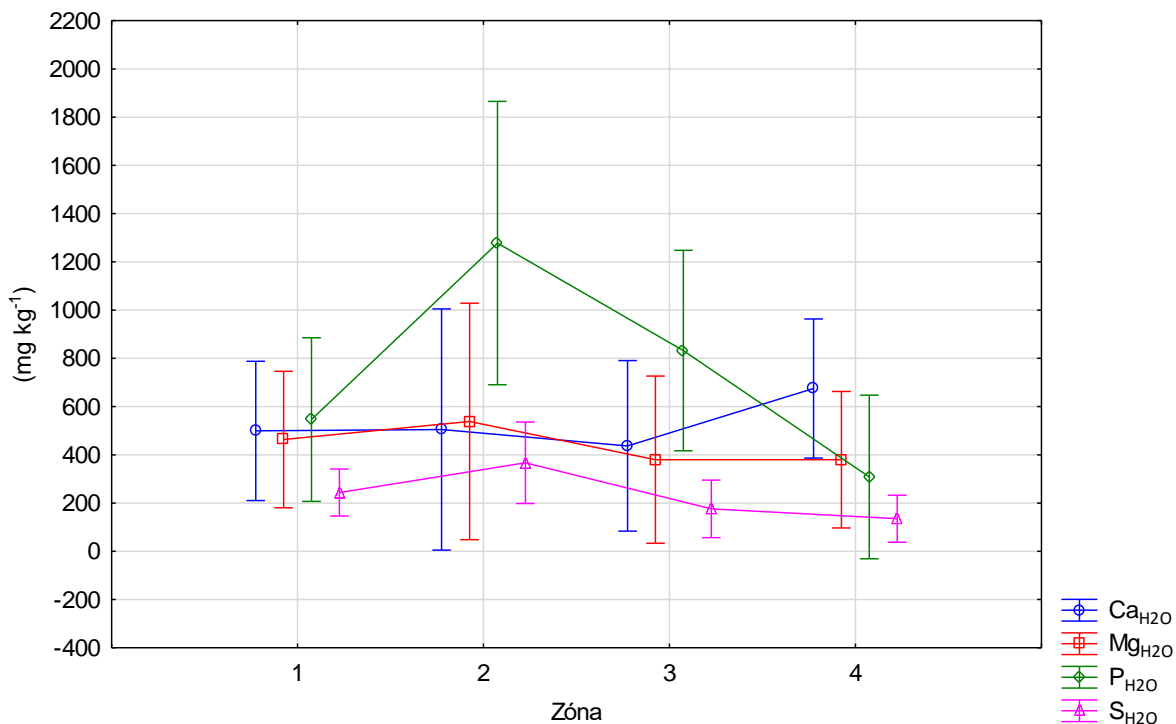
5.3. Stanovení obsahu vodorozpustného podílu vybraných biogenních prvků v kořenech polární vrby.

Byl stanoven obsah vodorozpustných forem vybraných biogenních prvků v kořenech polární vrby. Ukázalo se, že v kořenech je nejvíc vodorozpustného K. Téměř všechno množství celkového K je ve formě vodou extrahovatelné. Zn a Fe je velice málo ($6-90 \text{ mg kg}^{-1}$). Změny množství prvků v závislosti na staří půdy a změny celkového obsahu daného prvku mají stejný trend ve všech případech. Obsah Ca je největší ve 4. zóně. Množství Mg a S je největší ve 2. zóně. P významně narůstá ve 2. zóně, v 1. a 4. zónách je fosforu nejméně.

Graf 10. Obsah vodorozpustného K ve vzorcích kořenů polární vrby ze stanovených zón



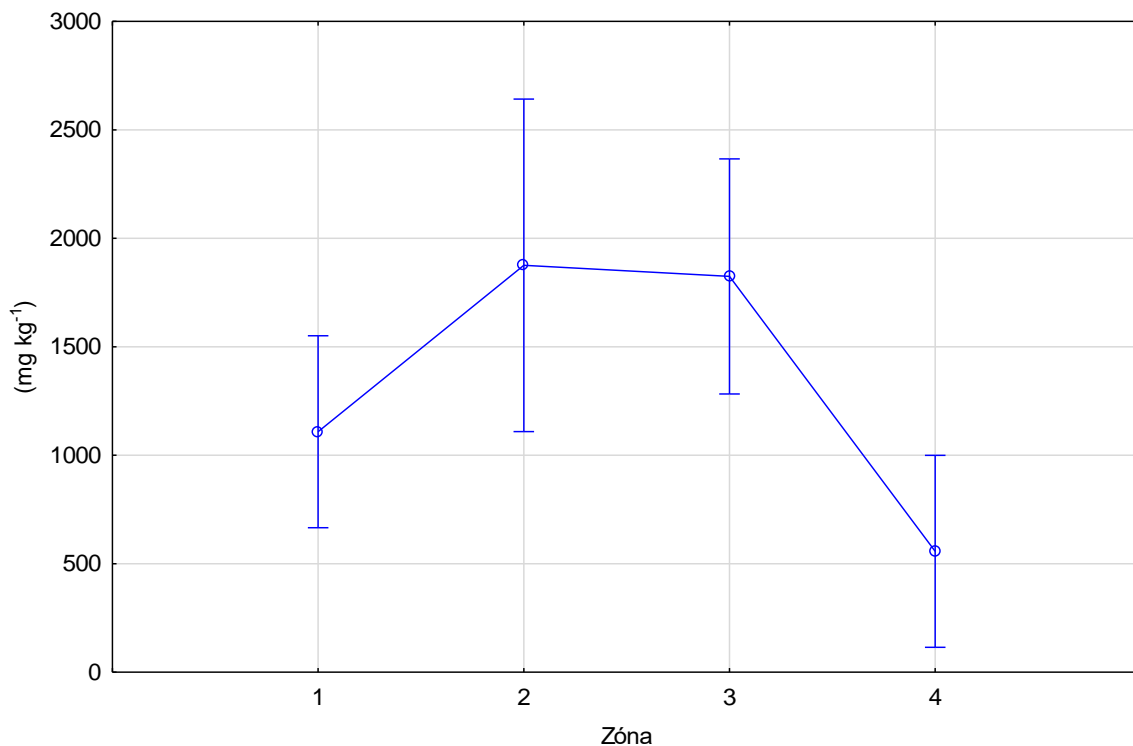
různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2. zóna (cca. 60 let), 3. zóna (k 75 letům), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.



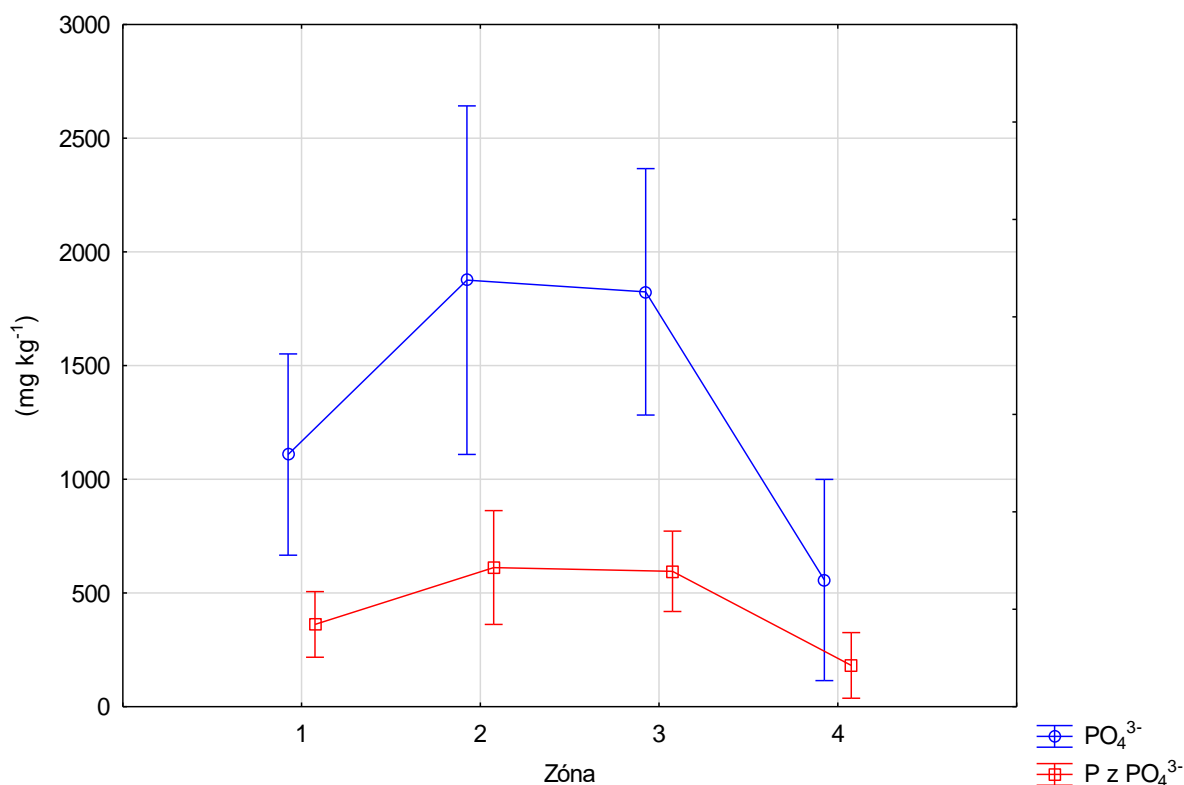
Graf 11. Obsah vodorozpustných forem Ca, P, Mg a S ve vzorcích kořenů polární vrby ze stanovených zón různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2. zóna (cca. 60 let), 3. zóna (k 75 leům), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.

5.4. Stanovení základních anorganických aniontů: PO_4^{3-} v kořenech polární vrby.

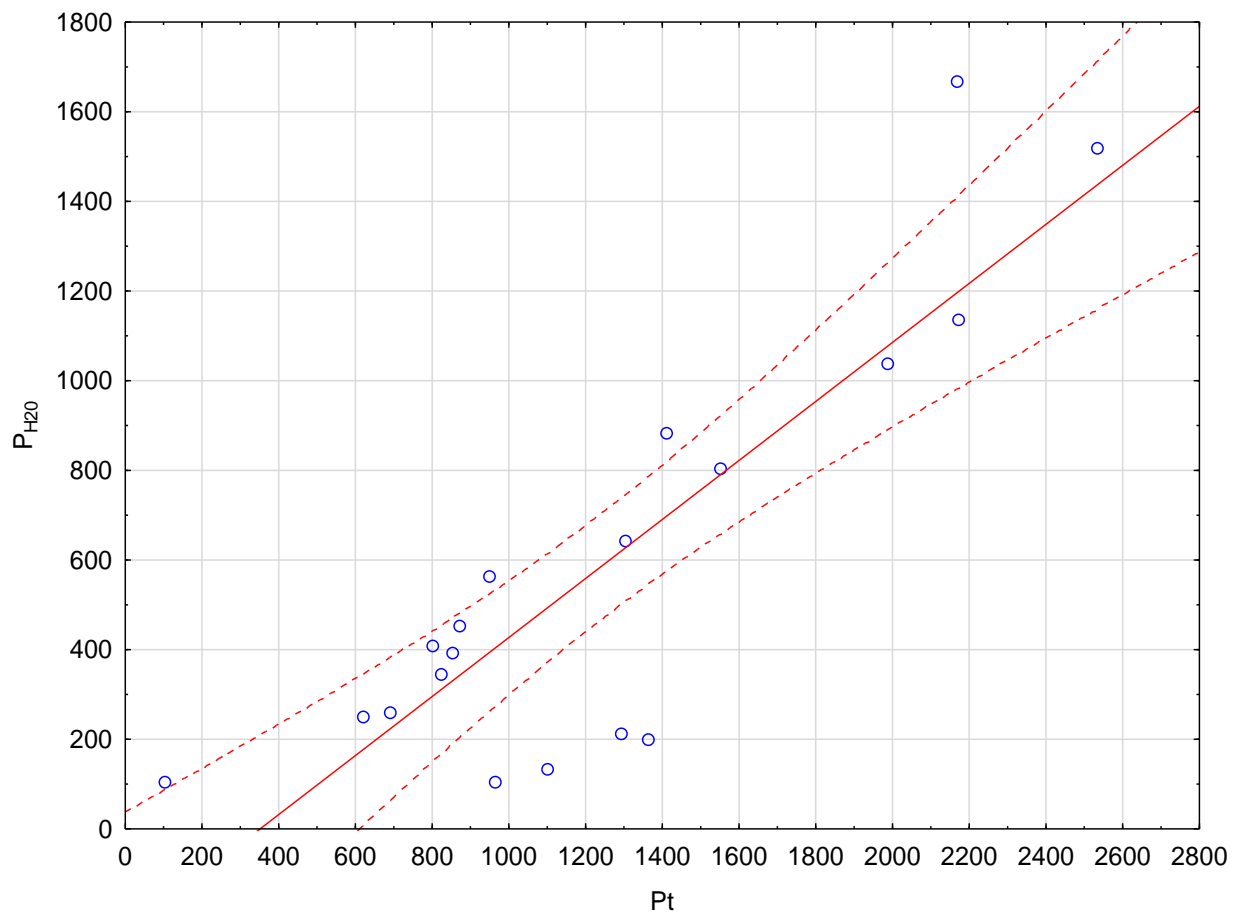
Byl stanoven obsah PO_4^{3-} v kořenech polární vrby. Z grafu č. 12 je patrné, že obsah aniontů se mění se stářím a nejmenší množství je ve 4. zóně. Následně byl přepočítán obsah P z PO_4^{3-} (viz. Graf. 13). Byla zjištěna závislost vodou extrahovatelného výměnného fosforu na celkovém P (viz. Graf 14).



Graf 12. Obsah PO_4^{3-} v kořenech polární vrby ze stanovených zón různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2. zóna (cca. 60 let), 3. zóna (k 75 letům), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.



Graf 13. Obsah P v PO_4^{3-} ($mg\ kg^{-1}$) v kořenech polární vrby ze stanovených zón různého staří. 1. zóna (25-50 let), 2. zóna (cca. 60 let), 3. zóna (k 75 letům), 4. zóna (> 107 let). V grafu jsou znázorněny průměry, vertikální sloupce označují 0,95 intervaly spolehlivosti.



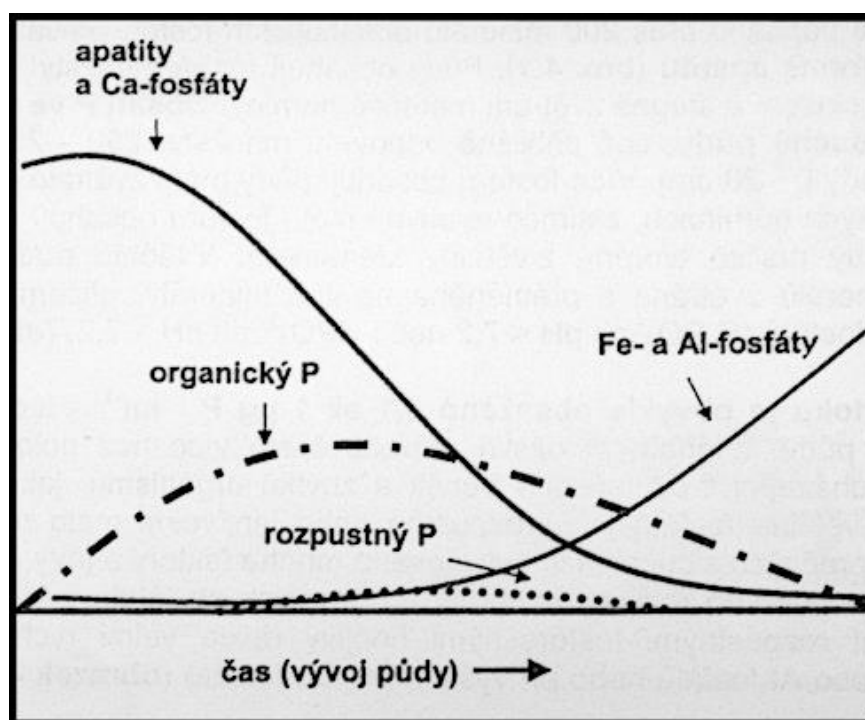
Graf 14. Závislost vodou extrahovatelného výměnného fosforu na celkovém v kořenech polární vrby (mg kg⁻¹). 0,95 interval spolehlivosti. Regresní rovnice: $y = -6,4245 + 0,0143 * x$; $r = 0,8700$, $r^2 = 0,7570$.

Diskuze

V současné době na území Arktidy pozorujeme nejvýraznější a nejrychlejší změny, které probíhají v souvislosti s globálními změny klimatu (Elster, 2007). Je důležité porozumět, jak se tyto změny projevují v konkrétních ekosystémech, jak na to reagují rostliny a živočichové. Tato diplomová práce je zaměřena na studium polární vrby (*Salix polaris*) na předpolí ledovce Nordenskiöld, kde právě dochází k razantnímu ústupu ledovce. Z důvodu velmi pomalého rozkladu se v ekosystému Arktidy hromadí organické látky a minerální živiny, které jsou často limitujícím faktorem rozvoje arktického ekosystému (Elster, 2007). V této práci byl stanoven obsah biogenních prvků (P, Ca, K, S, Zn, Mg, Fe), anorganických aniontů a nízkomolekulárních organických kyselin ve vzorcích kořenů a listů polární vrby z různých chronozón po ústupu ledovce. Morgan a Connolly (2013) uvádí, že růst a vývoj rostlin je především ovlivněn na koncentraci minerálních živin v půdním prostředí. Akumulace prvků v rostlinách a jejich orgánech není stejná. Některé prvky, v závislosti na jejich povaze a pohyblivosti, jsou více uloženy v listech, jiné prvky – v kořenech (Luu Viet Hung a kol., 2011). Na základě provedených analýz v této diplomové práci se ukázalo, že v listech *S. polaris* je zastoupení biogenních prvků (P, Ca, K, S, Zn, Mg) větší než v kořenech. V případě Fe je situace opačná, tento mikroelement se nejvíce shromažďuje v podzemní části polární vrby. To samé naznačují i výsledky Luu Viet Hung a kol. (2011), které zkoumaly akumulaci vybraných biogenních prvků v listech a kořenech bylinných a keřových rostlin. Nejčtenější kation v rostlinách je draslík, což potvrzují i výsledky této diplomové práce. Zvyšující se koncentrace K snižuje příjem Mg^{2+} , Ca^{2+} , NH_4^+ , Zn^{2+} , Mn^{2+} a stimuluje příjem NO_3^- , $H_2PO_4^-$, Cl^- , SO_4^{2-} (Richter, 2004). Obsah K v kořenových vzorcích polární vrby se nemění s věkem, přičemž téměř všechno množství celkového K je ve formě vodou extrahovatelné. Koncentrace draslíku má velký vliv na osmotický tlak a ovlivňuje vodní režim rostlin. Rostliny mohou lépe odolávat suchu i nízkým teplotám (Richter, 2004). Vápník je rostlinou přijímán jako dvoumocný kation Ca^{2+} , jeho obsah podle provedených analýz v kořenech *S. polaris* s věkem roste, což potvrzují výsledky studia množství biogenních prvků v půdních vzorcích na předpolí ledovce Nordenskiöld (Tejnecký, Lulaková, nepublikovaná data).

Rozvoj arktického systému nejvíce limitují fosfor a dusík (Elster, 2007, Vitousek a kol., 2010). Na rozdíl od dusíku, který pochází převážně z atmosférického spadu, hlavním zdrojem fosforu je zvětrávání primárních fosfátových minerálů. Změny v množství P se stářím půdy zkoumali například Walker & Syers (1976) a Egli a kol. (2012). Walker & Syers (1976) navrhli koncepční model, podle kterého se předpokládá, že množství P je obecně nižší ve starších

půdách. Ve výsledcích této práce obsah P v kořenech je nejnižší v nejstarší půdní zóně. Ve starších půdách již je většina fosforečných minerálů zvětrána a přeměněna na jiné minerály, přičemž došlo k uvolnění fosforu ve formě fosfátů (H_2PO_4^- při $\text{pH} < 7,2$ nebo HPO_4^{2-} při $\text{pH} > 7,2$) (Šimek, 2003). Zajímavé je, že se tento model dá aplikovat i pro semiaridní oblasti, což ve své práci naznačují Selmants a Hart (2010). Podle Walker a Syers (1976) ale platí, že nejvíce P je v počátečních stádiích vývoje půd, což je úzce spjato se zvětráváním primárního minerálního fosfátu. V této práci množství P v první stanovené zóně (25-50 let) bylo nízké, což může být způsobeno specifickými podmínkami prostředí. Avšak, v raném stadiu pedogeneze na chronosekvenci Hailuogou se rovněž P rychle ztrácí z půdy (Wu, 2015). Nízký obsah fosforu ve vzorcích vrby lze vysvětlit i tím, že v počátečních fázích růstu rostliny potřebují značné množství P, ale jejich kořenový systém není ještě plně rozvinut, proto má velký význam hladina přijatelného P v blízkosti primárních kořenů. Intenzita příjmu P závisí také na poměru H_2PO_4^- ku HPO_4^{2-} a na přítomnosti Ca^{2+} , NO_3^- a BO_3^{3-} (Richter, 2004).



Obr. 14. Změny forem fosforu v půdě v závislosti na vývoji (stáří) půdy (Pierzynski, Sims a Vance, 2000).

V této diplomové práci byl také stanoven obsah organických kyselin v kořenech polární vrby. Organické kyseliny jsou produktem neúplné oxidace fotosyntetických asimilací, vyrábějí se v metabolických cyklech a cestách a reprezentují přechodné nebo uložené formy pevného uhlíku (Igamberdiev, 2016). Byl stanoven obsah jablečnanů, citronanů, mléčnanů, šťavelanů,

mravenčanů a octanů. Kyseliny jablečná v mnoha rostlinách je nejvíce nahromaděná kyselina a může se podílet na přenosu redoxních ekvivalentů mezi buňkami (Geigenberger and Fernie, 2011; Maurino and Engqvist, 2015). Potvrdilo se to i v případě polární vrby. S obsahem citronanů a jablečnanů v rostlině je úzce spjat obsah Mg, jelikož více než 70 % z celkového obsahu hořčíku v rostlině je ve formě anorganických nebo organických aniontů, což naznačuje Kejř (2007). Jablečnany hrají ústřední roli v metabolismu rostlin. Jejich význam v rostlinné minerální výživě se odráží v úloze, kterou hraje při symbiotické fixaci dusíku, získávání fosforu a toleranci hliníku. Jablečnany a citronany podle Ryan a kol. (2001) pomáhají zvyšovat dostupnost minerálních P rozpuštěním Ca-, Fe- a Al- fosfátů. Předpokládá se, že téměř veškerý fosfor ve vzorcích kořenů *S. polaris* je ve formě pro rostliny dostupné, což vysvětluje zvýšené množství aniontů uvedených kyselin. Výsledky této práce naznačují, že obsah P je nízký v 1. chronozóně, ale obsah jablečnanů a citronanů je v této zóně největší. Rostliny potřebují značné množství fosforu již v počátečních stádiích růstu, proto vyrábějí co nejvíce výše uvedených kyselin. Cesty, kterými organické kyseliny mobilizují fosfáty, nejsou vázány na snižování pH rhizosféry. Například citronany desorbují fosforečnany z povrchů seskvioxidů ligandovou aniontovou výměnou (Parfitt, 1979). Organické kyseliny v kořenových exudátech nejsou důležité jenom pro mobilizaci půdního fosforu, ale i pro příjem mikroelementů. Vysokým obsahem citronanů se snadno vysvětluje i nízký obsah Fe. V takovém případě rostlina tvoří vazače chelátového typu a dochází k vyvázání železa (Richter, 2004). Obsah šťavelanů, mravenčanů, mléčnanů a octanů je mnohem nižší ve srovnání s jablečnany a citronany. Nakata (2003) uvádí, že více než 90 % veškerého vápníku obsaženého v jedné rostlině lze nalézt ve formě Ca-šťavelanů. Ale přesto, že obsah Ca ve vzorcích vrby je poměrně vysoký (900 – 20 000 mg kg⁻¹), podíl vodorozpustného Ca je nízký, což může být způsobeno nízkým obsahem šťavelanů.

Vliv staří půdy na prvkové složení polární vrby je jednoznačný. Ale probíhající procesy vývoje půd a sukcese zůstávají stále nedostatečně prozkoumány, proto naměřené hodnoty je velice obtížné porovnat s dostupnou literaturou. Jedná se o problematiku, které do současné doby nebylo věnováno příliš mnoho pozornosti.

Závěr

V této práci byl zkoumán vliv stáří arktických půd souostroví Svalbard na výživu polární vrby (*Salix polaris*). Na základě analýz byla potvrzena vyslovená hypotéza, že množství biogenních prvků v rostlině se pohybuje ve značném rozmezí v závislosti na stáří půdy a odpovídá dostupnosti živin v půdě. Ukázalo se, že obsah vybraných biogenních prvků (P, Ca, K, Mg, S, Zn) v listech polární vrby (*Salix polaris*) je značně vyšší než ve vzorcích kořenů ve všech případech s výjimkou Fe, jeho obsah v listech a kořenech se téměř neliší a vykazuje stejný trend. Hypotéza, že obsah vápníku je vyšší ve starších půdách se potvrdila pouze v případě kořenových vzorků, obsah Ca v listech se stářím klesá. Obsah síry v kořenových vzorcích různých půdních chronozón nevykazuje statisticky významný rozdíl, obsah S v listech klesá s věkem, což nepotvrzuje vyslovenou hypotézu. Hypotéza, že mladé půdy obsahují více fosforu a draslíku byla potvrzena. V obou případech se ukázalo, že nejnižší obsah uvedených výše prvků v kořenech a listech *S. polaris* je ve 4. půdní chronozóně (> 107 let). Nízký obsah P v první chronozóně lze pravděpodobně vysvětlit vysokým obsahem jablečnanů a citronanů v kořenech vrby. Obsah Mg vykazuje stejný trend ve vzorcích kořenů a listů, to samé i v případě Zn. Na základě stanovení nízkomolekulárních organických kyselin v kořenech polární vrby se ukázalo, že obsah citronanů a jablečnanů převažuje nad všemi ostatními anionty, přičemž trend změny v obou případech klesá se stářím. Obsah mravenčanů naopak s věkem klesá. Množství octanů, mléčnanů a šřavelanů se stářím se nemění.

Seznam použité literatury

AMEN, R. D. (1966): The extent and role of seed dormancy in alpine plants. *The Quarterly Review of Biology*. 41, 271-81.

BARKER, A.V., PILBEAM, D.J. (2007): *Handbook of plant nutrition*. CRC Precc.613

BILLINGS, W. D. & MOONEY, H. A. (1968): The ecology of arctic and alpine plants. *The Quarterly Review of Biology*. (1968), 43, pp. 481-52

BLISS, L. C. (1962): Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. *Arctic* 15

BOULANGER-LAPOINTE, N., LEVESQUE, E., BOUDREAU, S., HENRY, G., SCHMIDT, N. M. (2014): Population structure and dynamics of Arctic willow (*Salix arctica*) in the High Arctic *Journal of Biogeography*., 41

BUCHWAL, A. (2014): Constraints on dendrochronological dating of *Salix polaris* from central Spitsbergen. *Czech polar reports* 4 (1): 73-79

CHLUMSKÁ, Z. (2011): Funkční vlastností vysokohorských rostlin východního Ladaku (SZ Himaláje). Diplomová práce. Jihočeská univerzita c ČB. 80 s.

DESCAMPS, S., AARS, J., FUGLEI, E., KOVACS, K.M., LYDERSEN, C., PAVLOVA, O., PEDERSEN, A., RAVOLAINEN, V., STROM, H. (2016): Climate change impacts on wildlife in a High Arctic archipelago – Svalbard, Norway. *Global Change Biology*, 23/2, pp 490-502

EGLI, M., a kol. (2012): Soil Organic Carbon and Nitrogen Accumulation Rates in Cold and Alpine Environments over 1 Ma. *Geoderma*, 183–184: 109–123.

EMUNDS, D. (2009): *Spitsbergen*. Bradt, Chalfont St Peter, 246 s.

ELSTER, J. (2007): Arktida. Nejrychleji se měnící část naší planety. *Vesmír* 86, 292

ELVEVOLD, S., DALLMANN, W., BLOMEIER, D. (2007): Geology of Svalbard. NORSK POLARINSTITUTT, TROMSØ, 37 s.

ENGEL, Z. (2006): Zalednění arktické oblasti. Geografické rozhledy 2-05

FAIRBRIDGE, R. W. (ed.) (1968): The Encyclopedia of Geomorphology.1. vydání. New York: Reinhold

FORLAND, E.J., BENESTAD, R., HANSEN-BAUER, I., HAUGEN JE., SKAUGEN, TE. (2012): Temperature and precipitation development at Svalbard 1990-2100. Advances in Meteorology, 1-14

FRENCH, H. M. (2007): The Periglacial Environment.3. vydání. Chichester: John Wiley & Sons

FRENOT, Y., VLIET-LANOË, B.V., GLOUGEN, J.C. (1995): Particle Translocation and Initial Soil Development on a Glacier Foreland, Kerguelen Islands, Subantarctic, Arctic and Alpine Research, Vol. 27, No. 2, pp. 107-115

GEIGENBERGER, P., and FERNIE, A. R. (2011). Metabolic control of redox and redox control of metabolism in plants. Antiox. Redox Signal. 21, 1389–1421. doi: 10.1089/ars.2014.601

HARDEN, J.W. (1982): A quantitative index of soil development from field descriptions: examples from a chronosequence in central California. Geoderma 28, 1–28

HOBBIE, J.E., SHAVER, G.R., RASTETTER, E.B., CHERRY, J.E., GOETZ, S.J., GUAY, K.C., GOULD, W.A., KLING, G.W. (2017): Ecosystem responses to climate change at a Low Arctic and a High Arctic long-term research site. Ambio 46, Supplement 1, pp 160-173

HODKINSON, I.D., COULSON, S.I., WEBB N.R. (2003): Community Assembly along Proglacial Chronosequences in the High Arctic: Vegetation and Soil Development in North-West Svalbard, Journal of Ecology, Vol. 91, No. 4, pp. 651-663

HUGGETT, R.J. (1998): Soil chronosequences, soil development, and soil evolution: a critical review. *Catena* 32, 155–172

HUMLUM, O., INSTANES, A., SOLLID, J., L. (2003): Permafrost in Svalbard: a review of research history, climatic background and engineering challenges. *Polar research* 22/2, s. 191–215

IGAMBERDIEV, A., EPRINTSEV, A. (2016): Organic Acids: The Pools of Fixed Carbon Involved in Redox Regulation and Energy Balance in Higher plants. *Frontiers in Plant Science*. 7:1042. doi: 10.3389/fpls.2016.01042

IVERSEN, C.M., SLOAN V.L., SULLIVAN P.F., EUSKIRCHEN E.S., McGUIRE D.A., NORBY R.J., WALKER A.P., WARREN J.M., WULLSCHLEGER S.D. (2015): The unseen iceberg: plant roots in arctic tundra. *New Phytologist* 205, 34–58

IUSS Working Group WRB: World Reference Base for Soil Resources 2014, International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps, World Soil Resources Reports No. 106, FAO, Rome

JAHN, A. (1967): Some features of mass movement on Spitsbergen slopes. *Geografiska Annaler. Series A. Physical Geography*, s. 213–225

JENNY, H. (1941): *Factors of soil formation: a system of quantitative pedology*. McGraw Hill Book Company, Inc., New York, NY, (Reprinted 1994 by Ronald Amundson, Dover)

JUŘIČKA, D., JÁNOŠÍKOVÁ, L., KYNICKÝ, J. (2013): Aktivní vrstva permafrostu a její interakce c okolím. Ústav geologie a pedologie, LDF, Mendelova univerzita, Brno

KANICKÝ, V. (2001): ICP-OES jako analytická metoda. *Spektrometrie s indukčně vázaným plazmatem: sborník příspěvků semináře*, Brno 11.-13. září 2001. 1. vyd. Brno: Masarykova univerzita, 152 s. ISBN 8021027134

KAVAN, J., KŘÍŽEK, M. (2014): Svalbard – země ledu a sněhu. *Geografické rozhledy*, 3/13.

KLIMEŠOVA, J., PRACH, K. (2012): Český botanický výzkum na Svalbardu. Živa 4/2012. 188-189

KOVÁČIK, A. (2007): Výživa a úroveň hnojenia rastlin, ÚVTIP Nitra, ISBN 978-80-98088-59-1

KŘÍŽEK, M., KYSILKA, T., NYPLOVÁ, P. (2011): Ledové klíny a jejich vztah ke klimatu. Geografické rozhledy, 20, 5, s. 28–29

LARSEN, J. A. (1964): The role of physiology and environment in the distribution of arctic plants. Univ. Wis. Dept. Meteorol. Tech. Rep. 16

LINDNER, L., MARKS, L. (1990): Geodynamic aspects of studies of Quaternary inland sediments in South Spetsbergen. Pol. Polar Research., 11, 365-387

LUU VIET HUNG, MASLOV, O., GUSTOVA, M., CHIN TKHI TKHU MI, FUNG KHAK NAM CHO. (2011) Определение распределения микроэлементов по компонентам растительных экосистем. Объединенный институт ядерных исследований, Дубна. Письма в ЭЧАЯ. Т. 8, № 7 (167). С. 690-697

MARSCHNER, H. (1995): Mineral nutrition of higher plants. Annals of Botany 78-4, pp 527-528, ISSN: 0305-7364

MAURINO, V.G., and ENGQVIST, M.K. (2015): 2-Hydroxy acids in plant metabolism. Arabidopsis Book 13:e0182.doi:10.1199/tab.0182

MEIJ, W.M., TEMME A.J.A.M., KLEIJN C.M.F.J.J., REIMANN, T., HEUVELNIK, G.B.M., ZWOLINSKI, Z., RACHLEWICZ, G., RYMER, K., SOMMER, M. (2016): Arctic soil development on a series of marine terraces on central Spitsbergen, Svalbard: a combined geochronology, fieldwork and modelling approach. SOIL, 2, 221-240

MENGEL, K., KRIKBY, E.A. (1978): Principles of plant nutrition. Bern. Int. Potash Inst.

MESSER, A. C. (1988): Regional Variations in Rates of Pedogenesis and the Influence of Climatic Factors on Moraine Chronosequences, Southern Norway, Arctic and Alpine Research, Vol. 20, No. 1, pp. 31-39

MORGAN, J.B., CONNOLLY, E.L. (2013): Plant-Soil interactions: nutrient uptake. Nature Education Knowledge 4(8):2

NADELHOFFER, K.J., GIBBIN, A.E., SHOWER, G.R., LINKINS, A.E. (1992): Microbial processes and plant nutrient availability in Arctic soils. Arctic ecosystems in a changing climate, 281-301

NAKATA, P.A., (2003). Review: Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. Plant Science. 164: 901 – 909.

PATRICK, W. H. and JUGSUJINDA, A. (1992): Sequential reduction and oxidation of inorganic nitrogen, manganese, and iron in flooded soil, Soil Sci. Soc. Am. J., 56, 1071–1073
PARFITT, R.L. (1979): Plant Soil, 53, 55.

PIERZYNSKI, G.M., SIMS, J.T. and VANCE, G.F. (2000): Soils and Environmental Quality. CRC Press, London.

PORSILD, A. (1957): Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago. National Museum of Canada, Ottawa

PORSILD, A. E., HARRINGTON, C. R. & MULLIGAN, G. A. (1967): *Lupinus arcticus* Wats. grown from seeds of Pleistocene age. Science, N. Y. 158, I 13-1

PROCHÁZKA A KOL. (1998): Fyziologie rostlin. Academia Praha

RICHTER, R. (2004): Význam biogenních prvků. Multimediální učební texty z výživy rostlin. Ústav agrochemie a výživy rostlin, MZLU v Brně

RODIONOV, A., FLESSA, H., GRABE, M., KAZANSKY, O. A., SHIBISTOVA, O., and GUGGENBERGER, G. (2007): Organic carbon and total nitrogen variability in permafrost-affected soils in a forest tundra ecotone, *Eur. J. Soil Science.*, 58, 1260–1272

ROMANOVSKY, V.E., SMITH S.L., CHRISTINASEN H.H. (2010): Permafrost thermal state in the polar northern hemisphere during the International Polar Year 2007–2009: A synthesis. *Permafrost and Periglacial Processes* 21: 106–116

SCHMID, G.L., (2013): Soil chronosequences. In: Shroder, J. (Editor in Chief), Pope, G.A. (Ed.), *Treatise on Geomorphology*. Academic Press, San Diego, CA, vol. 4, *Weathering and Soils Geomorphology*, pp. 277–283

SCHMIDT, I.K., JONASSON, S., SHAVER, G.R., MICHELSEN, A., NORDIN, A. (2002): Mineralization and distribution of nutrients in plants and microbes in four arctic ecosystems: responses to warming. *Plant and Soil* 242: 93-106

SCHULZE, J., TESFAYE, M., LITJENS, R.H.M.G., BUCCIARELLI, B., TREPP, G., MILLER, S., SAMAC, S., ALLAN, D., VANCE, C.P. (2002): Malate plays a central role in plant nutrition. *Plant and Soil* 247: 133–139, 2002.

SELMANS, P., HART, S. (2010): Phosphorus and soil development: Does the Walker and Syers model apply to semiarid ecosystems? *Ecology* 91(2):474-84

SHABIR, G.A. (2003): Validation of high-performance liquid chromatography methods for pharmaceutical analysis: Understanding the differences and similarities between validation requirements of the US Food and Drug Administration, the US Pharmacopeia and the International Conference on Harmonization. *Journal of Chromatography A* 987(1–2): 57-66

SVOBODA, J. (2017): Arktida mladá a živá. *Vesmír* 96, pp. 44-46

ŠETLÍ, I., SEIDLOVÁ, F., ŠANTRŮČEK, J. (1998): *Fyziologie rostlin*. Skripta PřF JCU

TRANQUILLINI, W. (1964): The physiology of plants at high altitudes. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 15, 345-62

TANNER, L.H., WALKER, A.E., NIVISON, M., SMITH D.L. (2013): Changes in Soil Composition and Floral Coverage on a Glacial Foreland Chronosequence in Southern Iceland. *Open Journal of Soil Science*. Vol.3 No.4

TARNOCAI, Ch. (2009): Arctic Permafrost Soils. *Permafrost Soils* (eds. R. Margesin), pp. 3-16. Springer, Berlin

VITOUSEK, PM., PORDER, S., HOULTON, BZ., CHADWICK, OA. (2010): Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecol Appl*. 20(1):5-15

VONDRÁČKOVÁ, S., SZÁKOVÁ, J., DRÁBEK, O., TEJNECKÝ, V., HEJCMAN, M., MŮLLEROVÁ, V., TLUSTOŠ, P.(2015): Aluminium Uptake and Translocation in Al Hyperaccumulator *Rumex obtusifolius* Is Affected by Low-Molecular-Weight Organic Acids Content and Soil pH. *PLoS ONE*, 10, e0123351.

ULRICH, A., GERSPER, P.L. (1978): Plant nutrient limitations of tundra plant growth. *Vegetation and Production Ecology of an Alaskan Arctic Tundra*. 457

UMBREIT, A. (2009): Spitzbergen mit Franz-Joseph-Land und Jan Mayen. Stein, Welwer, 517 s

WU, Y., ZHOU, J., BING, H., SUN, H., WANG, J. (2015) Rapid loss of phosphorus during early pedogenesis along a glacier retreat chronosequence, Gongga Mountain (SW China), *PeerJ*:e1377; DOI10.7717/peerj.1377

YAALON, D.H. (1983): Climate, time and soil development. In: Wilding, L.P., Smeck, N.E., Hall, G.F. Eds., *Pedogenesis and Soil Taxonomy: I. Concepts and Interactions*. Elsevier, Amsterdam, pp. 223–251

ELEKTRONICKÉ ZDROJE

IPA. (2010). International Permafrost Association. <http://ipa.arcticportal.org/resources/what-is-permafrost>

COAT (Climate ecological Observatory for Arctic Tundra). The arctic university of Norway.

https://en.uit.no/forskning/forskningsgrupper/sub?p_document_id=341076&sub_id=341470

Zemepis.com

Svalbardflora.net

<http://toposvalbard.npolar.no/>

mapcarta.com

rostliny.net

Polární výzkum JČU. <http://polar.prf.jcu.cz/>

Elektronické studijní materiály, Mendelova univerzita v Brně -

https://is.mendelu.cz/eknihovna/opory/zobraz_cast.pl?cast=71342