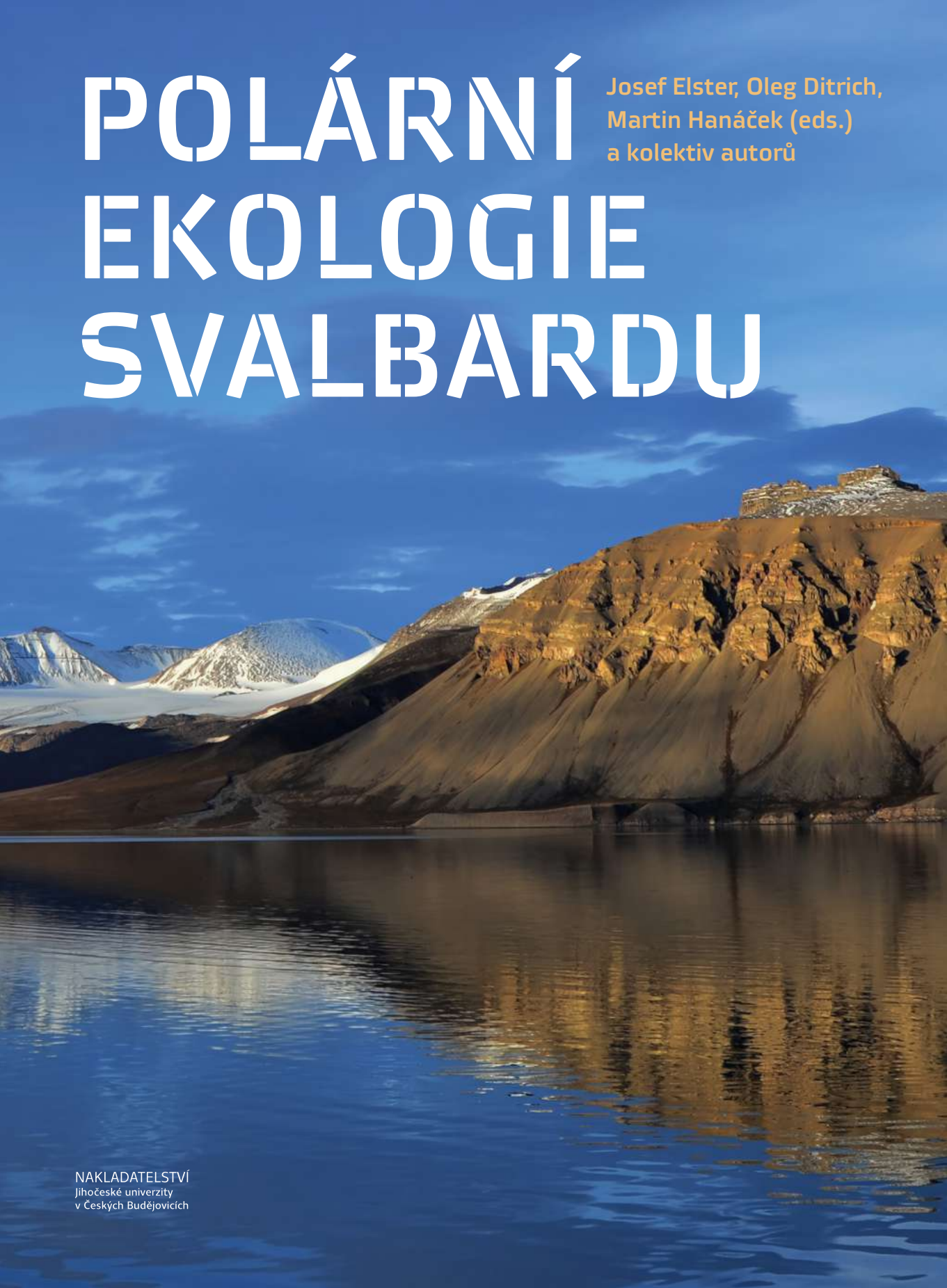
POLÁRNÍ EKOLOGIE SVALBARDU

Josef Elster, Oleg Ditrich,
Martin Hanáček (eds.)
a kolektiv autorů



NAKLADATELSTVÍ
Jihočeské univerzity
v Českých Budějovicích

NAKLADATELSTVÍ
Jihočeské univerzity
v Českých Budějovicích

POLÁRNÍ EKOLOGIE SVALBARDU

Vysokoškolská učebnice

Josef Elster, Oleg Ditrich, Martin Hanáček (eds.)
a kolektiv autorů

2025

KATALOGIZACE V KNIZE – NÁRODNÍ KNIHOVNA ČR

Polární ekologie Svalbardu : vysokoškolská učebnice / Josef Elster, Oleg Ditrich, Martin Hanáček (eds.) a kolektiv autorů. -- Vydání první. -- České Budějovice : Nakladatelství Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, 2025. -- 1 online zdroj. -- (Episteme. Natura)
Anglické resumé
Terminologický slovník. -- Obsahuje bibliografii a rejstříky

ISBN 978-80-7694-010-9 (online ; pdf)

* 574.4/.5(211) * 574 * 591.9(211) * 581.524/.526 * 591.9 * 581.9 * 911.2 * 001.891(211) * 551.5(211) * 551.46 * 502.17 * 502.2 * 55 * (984) * (268) * (075.8) * (0.034.2:08)
– polární ekosystémy -- Špicberky (Norsko : souostroví)
– ekologie -- Špicberky (Norsko : souostroví)
– polární živočichové -- Špicberky (Norsko : souostroví)
– vegetace -- Špicberky (Norsko : souostroví)
– fauna -- Špicberky (Norsko : souostroví)
– flóra -- Špicberky (Norsko : souostroví)
– fyzická geografie -- Špicberky (Norsko : souostroví)
– polární výzkum -- Špicberky (Norsko : souostroví)
– polární meteorologie -- Špicberky (Norsko : souostroví)
– oceánografie -- Severní ledový oceán
– ochrana životního prostředí -- Špicberky (Norsko : souostroví)
– Špicberky (Norsko : souostroví) -- přírodní poměry
– Špicberky (Norsko : souostroví) -- geologické poměry
– učebnice vysokých škol
– elektronické knihy

574 - Obecná ekologie [2]
37.016 - Učební osnovy. Vyučovací předměty. Učebnice [22]

Tato publikace vznikla za podpory Norských fondů EEA and NORWAY GRANTS 2014–2021 v rámci grantového projektu „Polar Ecology Textbook (bilingual version Czech/English), EHP-BFNV-OVNKM-2-068-01-2019" řešeného na Přírodovědecké fakultě Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Využita byla meteorologická data Norského meteorologického ústavu (eKlima.no).

Iceland Liechtenstein Norway grants
Norway grants

Recenzenti:
prof. Kim Holmén, Ph.D.
prof. RNDr. Karel Prach, CSc.

© Alexandra Bernardová, Viktorie Brožová, Miloslav Devetter, Oleg Ditrich, Harald Ellingsen, Josef Elster, Zbyněk Engel, Libor Grubhoffer, Martin Hanáček, Kamil Láska, Linda Nedbalová, Václav Pavel, Tobias Reiner Vonnahme, 2025
© Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Nakladatelství Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, 2025

ISBN 978-80-7694-009-3
ISBN 978-80-7694-010-9 (PDF)

Tato učebnice je věnována 100. výročí platnosti Svalbardské smlouvy (Svalbard Treaty), známé též jako Špicberská dohoda (Spitsbergen Treaty), která je mimo jiné právním základem mezinárodního vědeckého výzkumu Svalbardu. Smlouva vstoupila v účinnost 14. srpna 1925. Československo se stalo signatářskou zemí v září roku 1930, tedy před 95 lety.

Obsah

Předmluva (J. E. Robert Kvile) – – – **11**

Úvod (Josef Elster a Oleg Ditrich) – – – **13**

1. **Svalbard – arktická vědecká laboratoř** (Josef Elster) – – – **27**
2. **Arktické vysokoškolské vzdělávání** (Josef Elster a Harald Ellingsen) – – – **37**
3. **Geografická poloha Svalbardu, místní mořské proudy a mořský zámrz** (Zbyněk Engel) – – – **47**
4. **Geologický a paleoekologický vývoj Svalbardu** (Martin Hanáček a Alexandra Bernardová) – – – **57**
5. **Zalednění Svalbardu v minulosti a současnosti, scénáře budoucího vývoje** (Zbyněk Engel) – – – **75**
6. **Klimatické poměry Svalbardu** (Kamil Láska) – – – **87**
7. **Hydrologické poměry Svalbardu: jezera, mokřady a vodní toky** (Linda Nedbalová, Miloslav Devetter a Josef Elster) – – – **99**
8. **Ústup ledovců a kolonizace odledněného substrátu** (Josef Elster) – – – **117**
9. **Vztahy organismů v půdě a půdních krustách** (Josef Elster a Miloslav Devetter) – – – **135**
10. **Život v mokřadech, jezerech a vodních tocích** (Miloslav Devetter, Linda Nedbalová a Josef Elster) – – – **153**
11. **Život v šelfových mořích a mořské potravní sítě: oceánografická dynamika svalbardských fjordů a šelfových moří** (Tobias Reiner Vonnahme a Oleg Ditrich) – – – **177**
12. **Vegetace Svalbardu, její vznik, vývoj a současná podoba: adaptace arktických rostlin a dopad současné globální klimatické změny na arktickou vegetaci** (Viktorie Brožová) – – – **197**
13. **Ekologie ptáků polárních oblastí a významné druhy ptáků žijících na Svalbardu** (Václav Pavel) – – – **223**
14. **Bezobratlí a obratlovci v terestrických biotopech Svalbardu** (Oleg Ditrich) – – – **237**
15. **Symbiotické vztahy v arktických biotopech: mutualismus, komensalismus, parazitismus – příklady ze Svalbardu** (Oleg Ditrich) – – – **249**
16. **Antropogenní vlivy na Svalbardu v minulosti a nyní: využívání přírody, znečištění a introdukce organismů** (Josef Elster) – – – **279**
17. **Ochrana přírody a životního prostředí na Svalbardu** (Josef Elster) – – – **307**

Závěr (Libor Grubhoffer) – – – **313**

Literatura – – – **319**

Autoři – – – **354**

Summary – – – **356**

Slovníček pojmů – – – **360**

Rejstříky – – – **370**

Předmluva

Česká republika (dříve Československo) provádí výzkum na Svalbardu již přibližně 40 let. Během posledních 10 let získala k účelu tohoto výzkumu k dispozici trvalé prostory v domě Julia Payera v Longyearbyenu, terénní stanici Nostoc a loď RV Clione. To umožnilo rozvoj dobrých vztahů mezi norským a českým polárním akademickým prostředím a institucemi s ním spojenými (kromě jiných i s Centrem polární ekologie Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích). Norské instituce (především Univerzitní centrum Svalbard a Norský polární institut) přispěly odborným obsahem v rámci arktických festivalů v České republice v letech 2019 a 2020/2021. A díky Fondům EHP a Norska jsme mohli realizovat i některé další aktivity, mimo jiné vydání knihy, kterou právě držíte v ruce.

Jako norský velvyslanec v České republice v letech 2018 až 2022 jsem byl potěšen velkým zájmem českého publika o polární oblasti a specifické podmínky, které tam panují. Dnes jsou klimatické změny a jejich důsledky ústředním tématem výzkumu. Pro Norsko je důležité, aby se výzkum-

níci z jiných zemí podíleli na rozvoji znalostí a porozumění tomu, co se s klimatem, a tedy také s životem zvířat a rostlin v Arktidě děje.

Arktida a Antarktida mají zásadní místo v norské historii. Mapování neznámých oblastí a využívání jejich přírodních zdrojů představují důležité kapitoly v příběhu Norska a budování norské národní identity. Životní dílo Fridtjofa Nansena a Roalda Amundsena pokračuje v podobě současného výzkumu v Tromsø i na Svalbardu, který jsme – jak v Longyearbyenu, tak v Ny-Ålesundu – umožnili provádět jiným zemím. Příběh Svalbardu je také příběhem přechodu od těžby uhlí k výzkumu. Veškerá norská těžba uhlí na Svalbardu nyní skončila, s výjimkou Dolu 7, který zásobuje elektrárnu v Longyearbyenu a který má být uzavřen v září 2023.

Díky Smlouvě o Svalbardu (Treaty recognising the sovereignty of Norway over the Archipelago of Spitsbergen) z roku 1920 se souostroví stalo součástí Norska. Smlouva však dává občanům a společnostem všech smluvních stran právo pobývat a působit na Svalbardu, což zahrnuje rovněž provádění výzkumu. Norsko této smlouvě přikládá velký význam a dbá na její správné dodržování.

Kniha *Polární ekologie Svalbardu* podává široký obraz výzkumných aktivit na souostroví Svalbard. Pojednává o jeho přírodě, o životě zvířat a v neposlední řadě i o důsledcích klimatických změn. A ukazuje nám také, jak rozsáhlé jsou nyní naše znalosti díky úsilí našich badatelů.

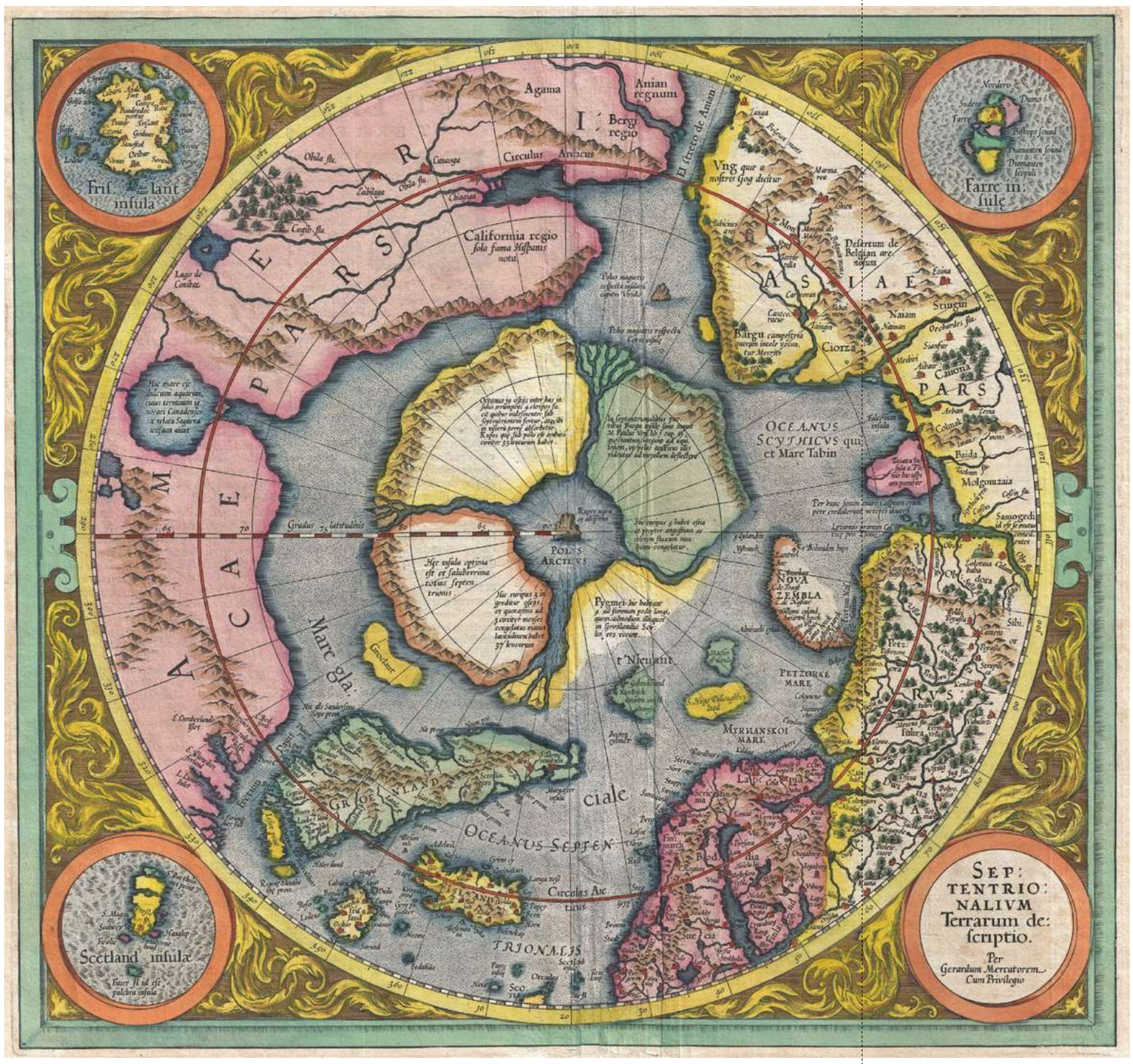
J. E. Robert Kvile
velvyslanec Norského království v České republice

Úvod

Josef Elster a Oleg Ditrich

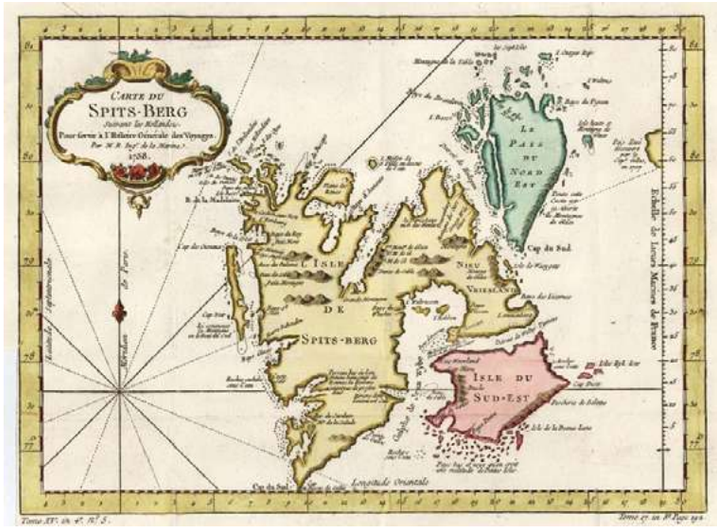
První zmínky o evropském arktickém souostroví nacházíme již v islandských letopisech z roku 1194, kde je také poprvé zmíněn Svalbard, název, který je platný dodnes. Od tohoto data však velmi dlouho nemáme o tomto arktickém souostroví žádné informace, a to až do objevitelské plavby holandského mořeplavce Willema Barentse v roce 1596 (Obr. 1.0). Účelem jeho putování bylo jednak nalezení Severovýchodní mořské cesty, jednak mapování této dosud neznámé části Arktidy. Svalbard neboli Špicberky, jak souostroví pojmenoval právě Barents, se nachází v Severním ledovém oceánu severně od evropské pevniny. Je to skupina ostrovů roztroušených mezi 74° a 81° s. š. a 10° a 34° v. d. a zároveň je to nejsevernější část Norského království. Přísně vzato se Špicberky (norsky Spitsbergen) jmenuje pouze největší ostrov na západě souostroví, označování celého souostroví tímto jménem je ale značně rozšířené, byť nepřesné. Podle Špicberské dohody ze dne 9. února 1920 je souostroví pod přímou suverenitou Norska a podle zákona ze dne 17. června 1925 je rovněž částí Norského království.

Zdroj: Wikimedia. Online. Dostupné z: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Topographic_map_of_Svalbard.svg [cit. 2024-10-04].



Obr. 1.0: První mapa arktické oblasti z roku 1606.

Zdroj: Wikimedia. Online. Dostupné z: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Spitsbergen_1758.jpg [cit. 2024-10-04].



Obr. 2.0: První mapa svalbardského souostroví z roku 1758.

Zdroj: Wikimedia. Online. Dostupné z: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Topographic_map_of_Svalbard.svg [cit. 2024-10-04].

Po první objevitelské cestě Willema Barentse vypukla v této části arktické oblasti velrybářská horečka a po celé 17. století (až do roku 1710) sem vyplouvaly především anglické a holandské lovecké lodě, které zde během relativně krátkého období zdecimovaly mořské savce. Kromě lovu se však tyto výpravy také významně podílely na zmapování této oblasti a dosud na celé řadě lokalit nacházíme pozůstatky z tehdejší velrybářské činnosti. V období mezi lety 1773 až 1839 se zvýšila přítomnost norských lovců a traperů na Svalbardu, ale až po roce 1858 začal zájem o vědecké poznávání souostroví, včetně mapování oblasti, měření klimatických parametrů, popisu geologického vývoje a navazujících biologických výzkumů. Na toto pionýrské objevování Svalbardu navázal v 19. a ve 20. století zájem o ekonomické využití souostroví, pokračování loveckého a rybářského využití území, těžbu nerostných surovin a rozvoj turismu nevyjímaje (Obr. 3.0).

Historie českých (respektive československých) vědeckých aktivit na Svalbardu

Prvním českým vědcem na Svalbardu byl pravděpodobně fyzik profesor František Běhounek (1898 až 1973). Na vzducholodi Italia Umberta Nobileho jako první Čech přeletěl nad severním pólem. Následné ztroskotání při návratu vzducholodi, několikatýdenní pobyt na ledové kře a záchranu sovětským ledoborcem Krasin popsal Běhounek v knize *Trosečníci na kře ledové* (1928).

Před druhou světovou válkou pracoval na Svalbardu český botanik profesor Emil Hadač (1914 až 2003); z tohoto období také pochází Hadačova kniha *Svalbard – studené pobřeží* (1946). Hadač se později zúčastnil rovněž několika československých vědeckých expedic organizovaných Slovenskou akademií věd. V osmdesátých letech 20. století organizovali několik expedic i fyzičtí geografové z Masarykovy univerzity v Brně (MU), kteří o své práci publikovali knihu *Results of investigations of the geographical research expedition Spitsbergen 1985* (Brázdil et al. 1988). Stejná skupina vědců později založila Českou antarktickou vědeckou infra-

<< Obr. 3.0: Zeměpisná mapa Svalbardu.

strukturu „Stanice Johanna Gregora Mendela“ na ostrově James Ross.

Hlavním úkolem expedice Československé akademie věd ve spolupráci s Krátkým filmem Praha v roce 1988 pod vedením profesora Jiřího Komárka bylo natáčení filmů *Na okraji života* a *Člověk a Špicberky* poblíž ruských hornických městeček Barentsburg a Pyramiden. V osmdesátých letech expedice organizovali také čeští speleologové (SPELEO Josefa Řeháka, Semily), kteří ve spolupráci s polskými kolegy studovali ledovcové systémy v jihozápadní části Svalbardu.

Zlaté období českého arktického výzkumu nastalo po sametové revoluci v listopadu 1989. Několik projektů sponzorovaných českými a zahraničními grantovými agenturami proběhlo v západní části souostroví v Ny-Ålesundu a ve spolupráci se skupinami v okolí polské stanice v Hornsundu. Většina těchto projektů byla zaměřena na studium ekologické úlohy sinic a řas v arktických ekosystémech, včetně mikrobiální primární sukcese po odlednění a studia subglaciálních systémů. Některé z těchto projektů probíhaly ve spolupráci se SPELEO Josefa Řeháka, Semily.

Na základě jmenovaných českých vědeckých expedic pozval Norský polární institut (NPI, anglicky Norwegian Polar Institute, norsky Norsk Polarinstitutt, respektive původně anglicky Norway's Svalbard and Arctic Ocean Research Survey, norsky Norges Svalbard-og Ishavs-undersøkelser) české vědce k dlouhodobé spolupráci. V rámci přípravy programu Mezinárodního polárního roku (anglicky International Polar Year) uspořádal NPI seminář na téma Biologická a klimatická diverzita Svalbardu (anglicky Biological and climatic diversity of Svalbard), na němž jsme představili předešlý český výzkum na Svalbardu. NPI následně doporučil zapojení českých odborníků především v oborech mikrobiální a rostlinné ekologie – ekofyziologie a klimatologie – a současně zde bylo navrženo, aby si Česká republika pronajala nebo zrekonstruovala terénní chatu v centrální části Svalbardu (v oblasti zálivu Isfjord). Na základě těchto informací jsme v roce 2006 připravili návrh projektu do programu Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy České republiky (MŠMT ČR) INGO LA341 s názvem „Biologická a klimatická diverzita centrální části arktického souostroví Svalbard“. Projekt byl

Obr. 4.0: (**a**) V zátoce Petuniabukta (též Petunia) byla zřízena automatická meteorologická stanice; (**b**) tímto začala oficiální česká přítomnost a byl zahájen vědecký výzkum na arktickém souostroví Svalbard; (**c**) na přístavní molo ve městě Pyramiden byly dopraveny 2 kontejnery – ubytovací a technický (Archiv CPE).

schválen a s jeho podporou jsme v roce 2007 upravili 2 železné kontejnery (1 ubytovací pro 6 osob a 1 skladovací pro zodiak a malou dílnu), které byly následně dopraveny do Pyramiden (Obr. 4.0b a 4.0c). Současně byla na přilehlé lokalitě instalována automatická klimatická stanice (Obr. 4.0a).

V návaznosti na logistické možnosti kontejnerové stanice byla připravena smlouva mezi Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích (JU) a Arktikugolem o využívání jejich chaty (Obr. 5.0). Přípravu česko-ruské smlouvy schválil také Úřad guvernéra Svalbardu (anglicky Governor of Svalbard, norsky Sysselmesteren på Svalbard) v Longyearbyenu. JU zároveň od Úřadu guvernéra Svalbardu získala povolení provádět v této oblasti dlouhodobý ekologický výzkum, přičemž bezpečnost práce (především obranu proti ledním medvědům) zajistila smluvně s Univerzitním centrem Svalbard (UNIS, anglicky The University Centre in Svalbard, norsky Universitetssenteret på Svalbard AS).

V průběhu projektu (2007 až 2010) byla provedena studie terestrického ekosystému z hlediska mikrobiální (sinice a řasy) a rostlinné (mechorosty a cévnaté rostliny) diverzity a produktivity a současně byly na vybraných lokalitách měřeny klimatické a mikroklimatické faktory, jež diverzitu a produktivitu ovlivňují. Toto studium má v polárních oblastech českou tradici, především ve spolupráci botaniků

Obr. 5.0: Ruská lovecká chata v zátoce Petuniabukta (Archiv CPE).

Přírodovědecké fakulty JU (PřF JU) a Botanického ústavu Akademie věd České republiky (AV ČR) a klimatologů Geografického ústavu Přírodovědecké fakulty MU. Mořská biota byla studována na přilehlém mořském šelfu a popsána byla diverzita živočichů napříč systémem včetně možných fylogenetických vztahů vybraných skupin. Komplexnost ekosystému byla hodnocena na základě rybích parazitů a jejich životních cyklů a některé vybrané skupiny organismů (sinice, řasy, paraziti ryb a jejich mezihostitelé) byly studovány také na molekulární úrovni. Výsledky tohoto prvního projektu byly publikovány ve speciálním čísle polského vědeckého časopisu *Polish Polar Research* (Elster et Rachlewicz 2012).

Česká arktická vědecká infrastruktura „Stanice Josefa Svobody“ na Svalbardu

V průběhu projektu ukončeného v roce 2010 jsme se intenzivně připravovali na dlouhodobý výzkum na Svalbardu. Ze zkušenosti z používání železných kontejnerů a ruské lovecké chaty bylo zřejmé, že je nutné pro něj připravit vhodné podmínky, tj. mimo jiné zřídit laboratoře se základním vybavením, zvýšit možnost dopravy, rozšířit síť automatických klimatických stanic, pořídit vlastní vybavení a zajistit bezpečnost práce na Svalbardu. Dále bylo také potřeba český arktický výzkum postupně zařadit do mezinárodních projektů a mezinárodních institucí koordinujících výzkum Arktidy. V roce 2009 nás MŠMT ČR vyzvalo k přípravě infrastrukturního projektu a po sérii jednání vznikl návrh projektu na vybudování a provoz České vědecké arktické infrastruktury s názvem „CzechPolar – České polární stanice: výstavba a operační náklady, MŠMT – LM2010009“. Od zahájení pravidelných vědeckých expedic jsou veškeré vědecké, pedagogické a provozní aktivity evidovány na webových stránkách Centra polární ekologie (CPE) PřF JU. Česká arktická vědecká infrastruktura byla pojmenována po Josefu Svobodovi (1929 až 2022), politickém vězni z padesátých let 20. století, emeritním profesorovi Torontské univerzity a doktoru honoris causa Masarykovy univerzity v Brně, arktickém

rostlinném a mokřadním ekologovi. V roce 1968 emigroval Josef Svoboda do Kanady, kde absolvoval bakalářské studium rostlinné fyziologie a postgraduální studium arktické ekologie. Od roku 1970 se každoročně účastnil arktických expedic a od roku 1975 je jako odborný asistent na Torontské univerzitě sám organizoval.

Stanici Josefa Svobody na Svalbardu tvoří několik zařízení umístěných v centrální části ostrova Západní Špicberk (Spitsbergen) a samostatná budova v rámci PřF JU v Českých Budějovicích, kde sídlí vědecké pracoviště CPE, jež má za cíl provádět a podporovat výzkum a výuku v polární ekologii právě na PřF JU. CPE sídlí v samostatné budově, kde se nacházejí 4 plně vybavené laboratoře včetně molekulární laboratoře, přednáškové místnosti pro 30 osob, chlazené místnosti pro kultivace a simulaci nízkých teplot v Arktidě či zařízení na sterilní práci, izolaci a amplifikaci DNA a měření fotosyntézy v experimentálně manipulovatelných podmínkách (Obr. 6.0). Další součástí infrastruktury je **Payerův dům**, hlavní základna ve městě Longyearbyen, výchozí bod pro všechny části infrastruktury na Svalbardu, s ubytovací kapacitou 10 osob, kuchyní a hygienickým zázemím, 2 plně vybavenými vědeckými laboratořemi, sklady, dílnou a technickým zázemím pro podporu všech částí infrastruktury (Obr. 7.0). Terénní stanice **Nostoc** (Obr. 8.0), nacházející se 60 km severovýchodně od Longyearbyenu, je složena ze 4 kontejnerů propojených centrálním stanem (stanice zahrnuje 2 ubytovací kontejnery s kapacitou 12 osob, kuchyni a polní laboratoř s technickým zázemím – generátory a základní dílnu). Další 2 kontejnery (zřízené na začátku prvního projektu), které slouží jako sklad a nouzové nocoviště, se nacházejí 6 km od stanice v osadě Pyramiden. Nezbytnou součástí infrastruktury je rovněž výzkumná loď **Clione**, motorová jachta o délce 15 m se 3 kajutami, kuchyňkou, salónem a skladovacími prostory (Obr. 9.0). V závislosti na oblasti plavby loď přepraví až 12 osob.

Vybavení českého vědeckého týmu na Svalbardu zahrnuje také 4 gumové čluny (Obr. 10.0), 2 terénní automobily, bezpečnostní vybavení – ochranu před ledními medvědy (zbraně, signální pistole a signalizace pohybu na hranicích stanice) – a komunikační zařízení pro práci v terénu (satelit-

Obr. 7.0: Vědecká stanice Julia Payera v Longyearbyenu, ČAVI SJS na Svalbardu (Archiv CPE).

Obr. 6.0: Budova Centra polární ekologie (CPE), Česká arktická vědecká infrastruktura „Stanice Josefa Svobody“ (ČAVI SJS) v kampusu Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích (Archiv CPE).

Obr. 8.0: Terénní vědecká stanice Nostoc v zátoce Petuniabukta, ČAVI SJS na Svalbardu (Archiv CPE).

Obr. 9.0: Vědecká motorová jachta Clione (Archiv CPE).

Obr. 10.0: Gumové čluny, ČAVI SJS na Svalbardu (Archiv CPE).

ní telefony a vysílačky). V okolí stanice je rozmístěno několik přístrojů pro dlouhodobý monitoring hlavních ekologických parametrů. Laboratoře jsou vybaveny i dalšími přístroji, jako jsou mikroskopy, lupy, sterilizační jednotky, sterilní boxy, fluorometry atd. Terénní laboratoře jsou zařízeny pro prvotní zpracování vzorků a jejich přípravu na transport do České republiky.

Od roku 2010 byl interdisciplinární český arktický výzkum na Svalbardu prováděn za podpory infrastrukturních projektů: v letech 2010 až 2015 v rámci projektu „CzechPolar – České polární stanice: výstavba a operační náklady, MŠMT – LM2010009“ a v letech 2016 až 2019 v rámci navazujícího projektu „CzechPolarII – České polární infrastruktury, MŠMT – LM2015078“. Zprávy z jednotlivých vědeckých projektů jsou každoročně uveřejňovány na webových stránkách CPE spolu s přehledy všech vědeckých výsledků. Škála vědeckých disciplín zastoupených domácími i zahraničními institucemi a období, během nichž je infrastruktura využívána pro výzkum, se od roku 2010 do roku 2019 velmi rozšířily. V prvních letech se na stanici v letním období vystřídalo okolo 30 pracovníků, zatímco v současnosti je stanice otevřená celoročně s letními i zimními projekty a v různých obdobích na ní působí až 170 pracovníků ročně. Také technická podpora, včetně zajištění bezpečnosti práce, poskytnutá jednotlivým projektům se velmi zvýšila.

Obr. 11.0: Plakát informující o konání Arktického festivalu v roce 2019 (Archiv Arktického festivalu).

V neposlední řadě aktivity České arktické vědecké infrastruktury „Stanice Josefa Svobody“ na Svalbardu napomáhají propagaci české vědy a kultury v zahraničí. V roce 2019 jsme s Ministerstvem zahraničních věcí České republiky (MZV ČR) a UNIS spoluorganizovali vědecko-kulturní festival ke 100. výročí vzniku Československa, k 30. výročí vzniku České republiky a k 10. výročí založení České arktické vědecké infrastruktury. V roce 2019 proběhla česká verze Arktického festivalu (Obr. 11.0), kterou jsme spoluorganizovali za podpory Norských fondů, MZV ČR a norských a severských partnerů v Praze a dalších městech napříč Českou republikou. Česká arktická vědecká infrastruktura tak současně slouží jako „velvyslanectví“ české vědy a kultury v Arktidě.

Kurzy polární ekologie a učebnice polární ekologie

Tato učebnice nepokrývá celé rozsáhlé spektrum problematiky polární ekologie, to ostatně nebylo ani cílem při rozhodnutí o jejím vzniku. Členové autorského kolektivu se účastnili Kurzů polární ekologie, které probíhaly od roku 2010 v oblasti Isfjordu paralelně s postupným budováním české polární infrastruktury. Během těchto kurzů jsme zjistili, že Svalbard, logisticky velmi dobře přístupné území (zvláště pro obyvatele evropských zemí), poskytuje nepřeberné množství příkladů, na nichž lze demonstrovat většinu významných zákonitostí polární ekologie, a že je – obrazně řečeno – sám velmi názornou učebnicí tohoto velmi zajímavého oboru. Během prací v terénu i na výzkumné stanici jsme získali rozsáhlý materiál, který jsme následně použili pro prezentace v teoretických částech kurzu, z nichž jsme často vycházeli i při přípravě této knihy.

Jsme si vědomi, že z těchto skutečností vychází určitá zdánlivá nevyváženost jednotlivých kapitol. Tam, kde se můžeme opřít o vlastní pozorování a výsledky, zabíhá text do větších podrobností, zatímco jinde je stručný a odkazuje především na publikované výsledky jiných týmů. Podle našeho názoru je však šance, že nějaký zajímavý fakt vyvolá zájem o polární ekologii, přednější než snaha pokrýt celou šíři oboru rovnoměrně. Tam, kde je to možné, používáme fotodokumentaci vzniklou během našich terénních expedic (hrazených z grantových prostředků), kterou dle předchozí domluvy poskytli jejich účastníci celému CPE. Právě Archiv CPE je tedy v mnoha případech uveden jako zdroj obrazového materiálu.

Během terénních kurzů jsme si ověřili, že pozorování přímo v terénu nezajímá pouze motivované studenty, nýbrž také kolegy, specialisty jiných oborů, a dokonce též laiky, kteří mají hluboký zájem o dění v přírodě. Snažili jsme se proto učebnici připravit tak, aby sloužila nejen jako pomůcka pro specializovaný kurz, ale i jako zdroj informací pro odborníky různých oborů a zvídavé samouky. Doufáme, že vloží kamínek do mozaiky poznatků o ekologii polárních oblastí a přispěje k polární gramotnosti.

1. Svalbard – arktická vědecká laboratoř

Josef Elster

Arktida je severní polární oblast ohraničená přibližně izotermou 10 °C v nejteplejším měsíci. Zahrnuje Severní ledový oceán, část severního pobřeží Evropy, Asie a Severní Ameriky a rovněž zhruba polovinu území Norska. Troms a Finnmark, kontinentální části Norska, se nacházejí v nejsevernější části Skandinávského poloostrova a společně se souostrovím Svalbard, včetně Medvědího ostrova a ostrova Jan Mayen, jsou součástí arktické oblasti Norska, kde žije přibližně 0,5 milionu obyvatel. Tato část Norska je pro Norské království a pro celý evropský kontinent z ekonomických důvodů velmi důležitá: nachází se zde velké zásoby ropy a zemního plynu a je to rovněž oblast vhodná pro námořní dopravu a mořský rybolov, což jsou spolu s turismem nejrychleji se rozvíjející norské ekonomické aktivity. Norsko a celá Evropa, nearktické části nevyjímaje, potřebují mladé lidi vzdělané v polárních vědách, kteří by se podíleli na rozvoji svých národních států a arktické oblasti. Paralelně s ekonomickým vzestupem arktické části Evropy a s ním souvisejícími změnami klimatu, které se dotýkají celé Evropy

a specificky právě její arktické části, je nutné investovat do výzkumu a vzdělávání, aby byl vytvářen vzdělanostní potenciál na řešení těchto globálních problémů. Spolupráce Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích s akademickými pracovišti v Norsku, jež se zaměřují na výzkum Arktidy, je příkladem dobré participace nearktické země ze střední Evropy na řešení globálních problémů naší planety.

Za podpory Norského parlamentu vznikl 7. března 1928 **Norský polární institut**, vládní vědecká instituce přímo řízená Ministerstvem životního prostředí a klimatu Norska. Hlavním posláním tohoto institutu je provádění organizace vědeckého výzkumu v širokém spektru vědeckých oborů zahrnujícím například fyzickou geografii, kartografii, klimatologii, geologii či glaciologii (včetně environmentálního monitoringu) a vedle toho také vědecké obory zabývající se studiem živé přírody, jež pokrývají molekulární diverzitu a evoluci polárních ekosystémů a reakce společenstev, populací a jednotlivých organismů na změny prostředí Arktidy a Antarktidy.

Obr. 1.1: Logo Norského polárního institutu (NPI).

Obr. 2.1: Ny-Ålesund je nejseverněji položenou obcí na světě. Obec byla založena roku 1916 důlní společností Kings Bay Kull Company z Ålesundu. Ny-Ålesund se stal výchozím místem polárních expedic, jako například cesty Roalda Amundsena vzducholodí Norge na severní pól roku 1926. Po důlním neštěstí v roce 1962 zde byla těžba uhlí ukončena a dnes obec poskytuje zázemí pro výzkumné instituce z celé řady zemí (Archiv CPE).

Od roku 1909 začalo Norské království významně sponzorovat pravidelné vědecké expedice na Svalbard, a vytvořilo tak podmínky ke vzniku mezinárodní Smlouvy o Svalbardu (nebo též Špicberské smlouvy, anglicky Svalbard Treaty, původně Spitsbergen Treaty) v roce 1920. Československo přistoupilo ke Svalbardské smlouvě speciálním zákonem

>> Obr. 3.1:
(**a**) Longyearbyen;
(**b**) Univerzitní centrum Svalbard (UNIS, největší budova uprostřed snímku) v Longyearbyenu (Archiv CPE).

z 31. října 1932. Na základě této smlouvy a jejího vstoupení v platnost v roce 1925 Norský parlament významně navýšil prostředky na výzkum Svalbardu. Po druhé světové válce 1. března 1948 Norský parlament povýšil význam NPI, a to především s cílem, aby se stal jednou z vůdčích institucí v evropském arktickém výzkumu. Od roku 1968 se zprovozněním vědeckého městečka **Ny-Ålesund** (Obr. 2.1) tato ambice začala naplňovat vznikem mezinárodního centra výzkumu Arktidy, jež dnes zahrnuje vědecké stanice 10 států: Francie od roku 1963, Norska od roku 1988, Japonska od roku 1990, Německa a Velké Británie od roku 1991, Holandska od roku 1995, Itálie od roku 1997, Jižní Koreje od roku 2002, Číny od roku 2004 a Indie od roku 2008.

V roce 1993 byl NPI přemístěn z Osla do Tromsø a s tímto přesunem souvisí také zavedení celé řady nových směrů výzkumu. V současném období se NPI soustřeďuje zejména na výzkum zaměřený na problematiku klimatických změn a dále na výzkum a ochranu kulturního dědictví Svalbardu a ostrova Jan Mayen. V neposlední řadě NPI působí jako celosvětové centrum koordinující výzkum Svalbardu.

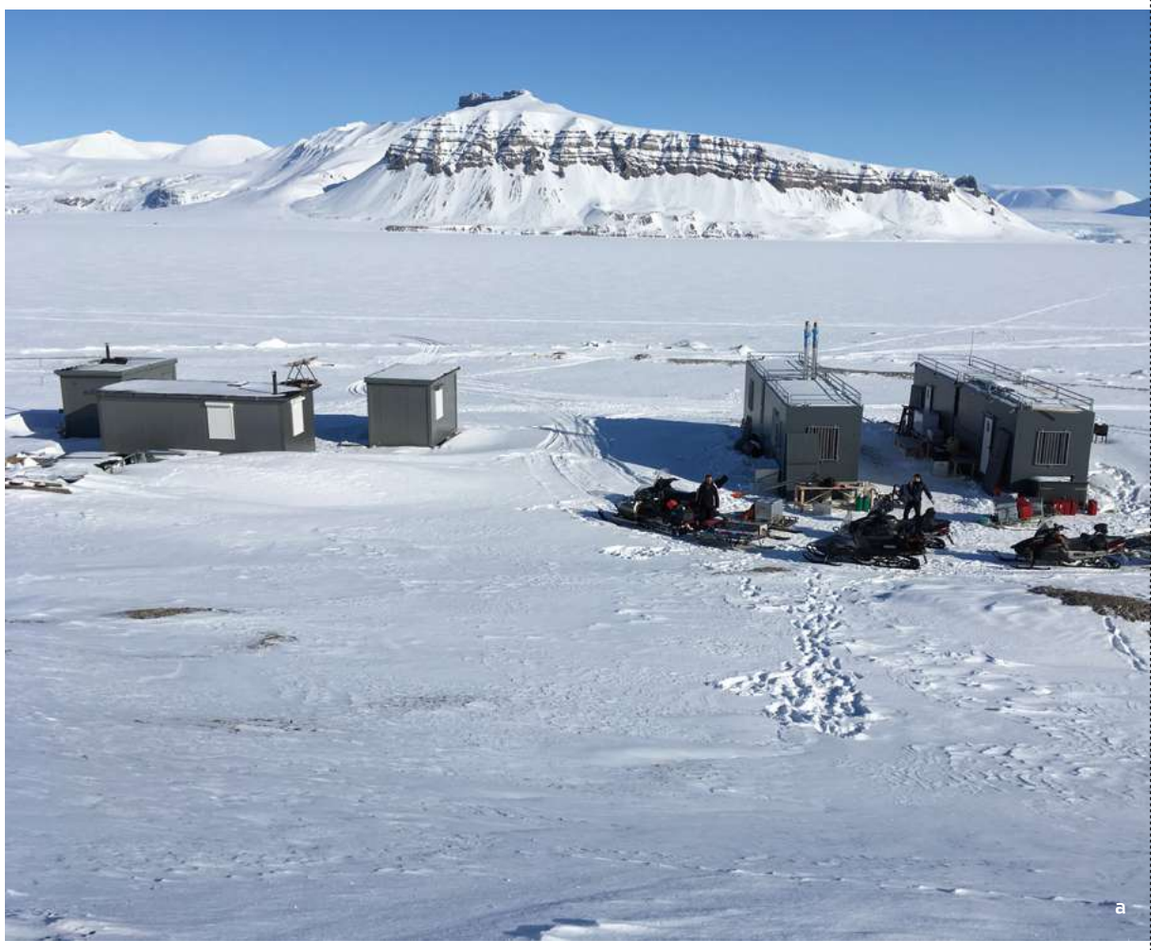
Longyearbyen (Obr. 3.1), správní a administrativní centrum Svalbardu, je současně dalším střediskem výzkumu tohoto norského souostroví. Sídlí zde **Univerzitní centrum Svalbard**, pracoviště výše představeného Norského polárního institutu a **EISCAT** (z anglického European Incoherent Scatter Scientific Association) **Svalbard Radar** měřící fluktuaci elektromagnetického atmosférického vlnění pomocí instalovaných radarů. Instituce EISCAT, provozující toto technické zařízení, je mezinárodním pracovištěm, na jehož činnosti se podílí hned několik států (Čína, Finsko, Japonsko, Švédsko a Velká Británie).

Další významnou vědeckou infrastrukturou v Longyearbyenu je **Svalbardské satelitní centrum** (SvalSat, anglicky Svalbard Satellite Station, norsky Svalbard satelittstasjon), které se nachází na náhorní plošině Platåberget nad svalbardským letištěm. Je to stanice, která je spravována Norskou satelitní službou (KSAT, anglicky Kongsberg Satellite Services), Norskou vzdušnou obranou (anglicky Kongsberg Defence & Aerospace) a Norským vesmírným institutem (NSC, anglicky Norwegian Space Centre). Stanice slouží k řízení satelitního provozu na nízké oběžné dráze, je složena z více než 100 parabolických antén, a je tak jedním z největších center pro řízení satelitního provozu na Zemi. Zajišťuje servis pro široké spektrum zákazníků, například pro Evropskou organizaci pro meteorologické satelity (EUMETSAT, anglicky European Organisation for the Exploitation of Meteorological Satellites), Národní leteckou a vesmírnou agenturu USA (NASA, anglicky National Aeronautics and Space Administration), Evropskou vesmírnou agenturu (ESA, anglicky European Space Agency), Národní oceánologickou a atmosférickou agenturu (NOAA, anglicky National Oceanic and Atmospheric Administration) a celou řadu dalších menších odběratelů požadovaných služeb.

Rovněž důležitou institucí provádějící dlouhodobý vědecký výzkum zaměřený na permafrost je **Centrum pro permafrost Kodaňské univerzity** (CENPERM, anglicky Center for Permafrost), které má pracoviště v údolí Adventdalen. Kromě této vědecké stanice spravuje Kodaňská univerzita několik podobných stanic v Grónsku a severním Švédsku. Hlavním cílem studia je dlouhodobý monitoring chování permafrostu v arktické oblasti. V neposlední řadě v Longyearbyenu sídlí také **Česká arktická vědecká infrastruktura „Stanice Josefa Svobody“**, **dům Julia Payera** a domovský přístav zde má i **výzkumná loď Clione** (o tom podrobněji v úvodní kapitole).

Dalším střediskem vědy je ruské město **Barentsburg** se sídlem ruské uhelné společnosti Trust Arktikugol, kde Ruská akademie věd a Ruský federální hydrometeorologický ústav pro monitoring prostředí neboli Roshydromet provozují své výzkumné programy. Dceřiná společnost Trustu Arktikugol s názvem Grumant spravuje také důlní město **Pyramiden** (Obr. 4.1), které bylo v roce 1998 uzavřeno. V současné době je ve městě jen několik pracovníků společnosti Grumant, kteří zajišťují turistický provoz a správu města. Město je využíváno jako muzeum a turistická atrakce, kde se turisté seznamují se životem sovětských horníků v podmínkách vysoké Arktidy. Ve městě Pyramiden jsou rovněž umístěny kontejnery, které jsme instalovali na městské přístavní molo v roce 2007 a následně jsme je přesunuli na břeh (o tom podrobněji v úvodní kapitole).

Obr. 4.1: Pyramiden (Archiv CPE).



Polská akademie věd založila v roce 1957 svoji vědeckou stanici **Hornsund**, kde probíhají dlouhodobé vědecké programy a monitoring celé řady ekologických parametrů. Na stanici v Hornsundu s celoročním provozem navazují menší vědecké základny několika polských univerzit. V minulosti jsme měli možnost na některých z těchto stanic pracovat. Stanice v zátoce **Petuniabukta**, kterou vybudovala a spravuje Univerzita Adama Mickiewicze v Poznani, se nachází jen několik metrů od naší terénní stanice Nostoc. S kolegy z této univerzity již po několik let velmi úspěšně spolupracujeme (Obr. 5.1).

Další velmi známou univerzitní vědeckou základnou je stanice **Kaffiøyra** toruňské Univerzity Mikuláše Koperníka, která se nachází na severozápadním pobřeží Země Oskara II. Sezónní polskou základnou je pak **Stanice Stanislawa Baranowského** (Obr. 6.1) Vratislavské univerzity, která se nachází nedaleko od hlavní stanice Hornsund v Zemi Wedela Jarlsberga. Na této stanici dlouhodobě pracují čeští ledovcoví speleologové.

Polské polární konsorcium koordinuje vědecké a logistické aktivity včetně zajištění pravidelného zásobování všech polských stanic na Svalbardu. Tento servis využívá také česká arktická infrastruktura, jež každoročně používá polskou **loď Horizont** na dopravu karga na Svalbard.

Obr. 5.1: Paralelně s výstavbou naší stanice Nostoc vybudovali kolegové z Univerzity Adama Mickiewicze v Poznani vlastní stanici, která sousedí s tou naší: (**a**) pohled na zátoku Petuniabukta se stanicí Nostoc (vpravo) a stanicí Poznaňské univerzity (vlevo); (**b**) stanice Nostoc (vlevo) a stanice Poznaňské univerzity (vpravo; Archiv CPE).

Obr. 6.1: (**a**) Stanice Stanislawa Baranowského Vratislavské univerzity, již využívají také (**b**) čeští ledovcoví speleologové (Elster).

Svalbardské vědecké fórum (SSF, anglicky Svalbard Science Forum) koordinuje a eviduje všechny vědecké aktivity probíhající na souostroví a v jeho širokém okolí. Každoročně za pomoci povinné databáze projektů „Research in Svalbard" (RiS) eviduje více než 3 600 projektů z 30 zemí. Díky této otevřené evidenci SSF koordinuje spolupráci a sdílení dat mezi vědeckými týmy a managementem jednotlivých projektů zajišťuje vyšší kvalitu získaných výsledků a vytváří podmínky ke vzájemné informovanosti a k minimalizaci environmentální stopy. Současně zabraňuje překrývání jednotlivých projektů a přispívá k obecné informovanosti o směrech výzkumu, řešitelích a jejich institucích. SSF je přímo řízena **Norskou vědeckou radou**, která s pomocí této instituce zobecňuje získaná data jak v rámci Svalbardu, tak v rámci celé Arktidy i v globálním měřítku.

Další důležitou mezinárodní vědeckou iniciativou, kterou rovněž zřídila Norská vědecká rada, je **Svalbardský integrovaný arktický observační systém** (SIOS, anglicky Svalbard Integrated Arctic Earth Observing System). Tento monitorovací systém, jehož činnost byla zahájena v roce 2010, má za úkol posouzení změn ekosystému Svalbardu a jeho širokého okolí v dlouhých časových řadách. Současně je cílem SIOSu dlouhodobě reagovat na vývoj ekosystému Svalbardu a Arktidy a modifikovat a rozvíjet jejich monitorování. Tohoto observačního systému se účastní 23 institucí z 9 zemí; CPE PřF JU má v této organizaci status pozorovatele. Na základě výročních zpráv a databází, které SIOS průběžně vypracovává, dochází ke kompletnímu posouzení environmentálního stavu souostroví a jeho širokého okolí v dlouhodobých interakcích mezi jednotlivými složkami ekosystému, tj. mezi biosférou, geosférou, atmosférou, kryosférou a hydrosférou, především v návaznosti na probíhající klimatické změny. Tyto závěry jsou následně předávány politickým institucím působícím v rámci Norského království, Evropské unie a zainteresovaných národních vlád.

Obr. 7.1: Logo Svalbardského vědeckého fóra (SSF).

Obr. 8.1: Logo Svalbardského integrovaného arktického observačního systému (SIOS).

Ve spolupráci s výše uvedenými NPI, UNIS, SSF a SIOS na Svalbardu působí celá řada dalších norských vědeckých institucí. V následujícím výčtu vyjmenujeme jen vybrané z nich, které se nejvýznamněji podílejí na řešení ekologických otázek Arktidy. **Norský institut pro výzkum přírody** (NINA, anglicky Norwegian Institute for Nature Research) se specializuje na výzkum interakcí mezi lidskými sídly, přírodními zdroji a biodiverzitou. Pracoviště tohoto institutu jsou rozptýlená po celém Norsku, a to včetně arktické oblasti. **Norský institut pro výzkum atmosféry** (NILU, anglicky Norwegian Institute for Air Research) je dalším velmi důležitým pracovištěm, které se intenzivně zabývá výzkumem atmosférických dějů, především ve spojení s probíhajícími klimatickými změnami v kontinentální části Norska a v oblasti Barentsova moře, Svalbard nevyjímaje. Na výzkum změny klimatu je zaměřeno také **Mezinárodní centrum výzkumu změn klimatu a environmentálních procesů** (CICERO, anglicky Center for International Climate and Environmental Research). Neméně významným vědeckým pracovištěm přispívajícím k výzkumu Arktidy je **Nansenovo environmentální centrum dálkového průzkumu** (NERSC, anglicky Nansen Environmental and Remote Sensing Center), které kombinuje výzkum v oborech fyzické geografie a politologie. V neposlední řadě je jedinečnou a velmi důležitou norskou institucí zabývající se výhradně polárními oblastmi **Norská akademie věd pro polární výzkum** (NVP, anglicky Norwegian Scientific Academy for Polar Research), která byla založena v roce 2008 a sídlí v budově UNISu v Longyearbyenu.

Norsko má také celou řadu smluv vytvářejících podmínky k mezinárodní spolupráci v oblasti výzkumu a vzdě-

lávání v Arktidě (s EU, USA, Kanadou, Ruskou federací, Japonskem, Čínou, Jižní Korejí, Indií a dalšími), na jejichž základě různé státy provozují své vědecké aktivity v norské arktické oblasti. Norsko je aktivním členem mezinárodní **Arktické rady** (anglicky Arctic Council), jíž předsedalo v období zakládání rady v letech 2007 až 2009 a jejíž sekretariát sídlí v Tromsø. Norsko dále například iniciovalo první mezinárodní smlouvu mezi členskými zeměmi Arktické rady, zaměřenou na ochranu mořského ekosystému před znečištěním vznikajícím při těžbě ropy, a současně je členem **Mezinárodní arktické vědecké komise** (anglicky International Arctic Science Committee), jíž v několika obdobích rovněž předsedalo.

Mezinárodní konsorcium terestrického výzkumu a monitoringu Arktidy (INTERACT I, II a III, anglicky International Network for Terrestrial Research and Monitoring in the Arctic) je dlouhodobý infrastrukturní projekt podporovaný Evropskou unií. V současné době sdružuje 88 terénních vědeckých stanic v arktické oblasti (jde o terénní stanice Evropy, Ruska, USA, Kanady, Grónska, Islandu, Faerských ostrovů a Skotska a o vysokohorské vědecké stanice v alpinských oblastech mírného pásma severní polokoule). V těchto částech Arktidy a alpinských oblastí zajišťuje podporu pro široké spektrum mezinárodních vědeckých projektů v rámci takzvaného „Transnational Access Program“. Hlavním úkolem projektu je vytvoření podmínek pro dlouhodobé studium vlivů klimatických změn na arktický ekosystém, na rekonstrukci a predikci jeho vývoje.

Od zahájení řešení pravidelných vědeckých a edukačních projektů CPE PřF JU a vzniku České arktické vědecké infrastruktury „Stanice Josefa Svobody“ na Svalbardu jsou veškeré činnosti navázány především na norské instituce zabývající se ekologickým studiem arktické oblasti a současně jsou začleněny do spolupráce v mezinárodním výzkumu a vzdělávání, které v arktické oblasti probíhají.

Obr. 9.1: Logo Mezinárodního konsorcia terestrického výzkumu a monitoringu Arktidy (INTERACT).

2. Arktické vysokoškolské vzdělávání

Josef Elster a Harald Ellingsen

Vysokoškolské vzdělávání v arktických vědách nabízejí zejména arktické země (Kanada, Dánské království, Faerské ostrovy, Finsko, Grónsko, Island, Norské království, Ruská federace, Švédské království a USA), nicméně v poslední době jej na svých univerzitách začaly podporovat rovněž některé nearktické státy. To se týká také České republiky, kde toto vysokoškolské vzdělávání poskytuje Česká arktická vědecká infrastruktura „Stanice Josefa Svobody“ na Svalbardu, již provozuje Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích v návaznosti na CPE PřF JU (podrobněji níže). Vzdělávací a vědecké instituce, které se zabývají vzděláváním v arktických vědách, jsou sdružovány a koordinovány mezinárodním vzdělávacím konsorciem Arktické univerzity (anglicky University of the Arctic), jehož vytvoření iniciovala v roce 1997 Arktická rada a jež v současné době sdružuje 217 vzdělávacích a vědeckých institucí z celého světa, a to včetně zmíněného CPE PřF JU.

Obr. 1.2: Logo Arktické univerzity (UArctic).

Norské království provozuje 5 univerzit (Oslo, Bergen, Trondheim, Tromsø a Stavanger), které se věnují vzdělávání

arktických vědců. Stejně jako v České republice je i v Norsku vysoké školství rozděleno na 3 po sobě jdoucí stupně: tříletý bakalářský, dvouletý magisterský a tříletý doktorský (v České republice je doktorské studium čtyřleté). Studium na norských univerzitách je zdarma a provoz univerzit hradí Ministerstvo školství a vědy Norska, jež zároveň vyjmenovává možnosti získání studijního stipendia (viz níže).

Univerzitní centrum Svalbard v Longyearbyenu je nejsevernější arktická univerzitní instituce v Norsku i na světě, která se zaměřuje na arktické vzdělávání a výzkum. Byla založena norským Ministerstvem školství a výzkumu v roce 1993. UNIS je řízen správní radou 4 vědeckých univerzit – Oslo, Bergen, Trondheim a Tromsø –, a proto má status jejich fakulty. Současně byly tyto 4 arktické výzkumné univerzity hodnoceny z hlediska vědecké kvality jako nejlepší vědecké a vzdělávací instituce v Norsku.

Univerzita v Oslu (anglicky University of Oslo) je nejstarší (více než 200 let) a nejprestižnější univerzita v Norsku a jedna z předních evropských univerzit (podobně jako Univerzita Karlova v Praze [UK] v České republice). Současný výzkum univerzity je zaměřen na 3 klíčové oblasti: na vědy o živé přírodě, energetiku a severská studia. **Univerzita v Bergenu** (anglicky University of Bergen nebo také Bergen University) se soustředí na mořský výzkum, výzkum klimatu a energetiky a výzkum globálních změn, zatímco **Norská univerzita vědy a technologie v Trondheimu** (NTNU, anglicky Norwegian University of Science and Technology) se zaměřuje na interdisciplinární vědecké a technologické studie.

Třetí největší a nejsevernější univerzita v Norsku a zároveň nejsevernější univerzita na světě je **Univerzita v Tromsø** (UiT, anglicky Arctic University of Norway). Vzhledem k poloze multikulturní Norské arktické univerzity, velmi vzdálené od civilizačních center a obklopené subarktickou přírodou s jejími významnými arktickými projevy, je jedním z nejdůležitějších globálních výzkumných a univerzitních vzdělávacích center v Arktidě. Univerzita v Tromsø nabízí vysokoškolské vzdělávání v těchto vědeckých oborech: lékařské a sociální, biologické a environmentální, vzdělávací a humanitní, technické a ekonomické, právo, cestovní ruch,

sport a umění. Výzkum univerzity se soustředí především na oblasti polární vědy, změny klimatu, arktických domorodých národů, politologie, lékařské biologie, astrofyziky, oceánologie a mořské biologie (bioprospekce), lingvistiky a informatiky. Na univerzitě studuje přibližně 15 500 studentů, z nichž 10 % je mezinárodních, a univerzita zaměstnává 3 300 učitelů, z nichž 20 % představují zahraniční učitelé a výzkumní pracovníci působící na 9 fakultách se zaměřením zejména na arktická studia. Zhruba 20 % kurzů na všech úrovních je vyučováno v angličtině.

Fakulta zemědělských věd, rybářství a ekonomiky UiT ve spojení s Norským polárním institutem hostí program „ARCTOS network". Univerzita dále hostí také FRAM Center (anglicky FRAM – High North Research Center for Climate and the Environment), jež každoročně pořádá mezinárodní konference s názvem Arctic Frontiers, jichž se účastní politici a podnikatelé, aby na nich diskutovali o arktických otázkách. V tomto centru se dále nachází také výše zmíněný sekretariát Arktické rady.

UNIS
The University Centre in Svalbard

Obr. 2.2: Logo Univerzitního centra Svalbard (UNIS).

Univerzitní centrum Svalbard v Longyearbyenu se zaměřuje na vzdělávání a výzkum v následujících oborech: arktická biologie, geologie, geofyzika a technologie pro bakalářské, magisterské a doktorské studium. Vyučovacím jazykem na UNIS je angličtina a poměr zahraničních a domácích studentů je asi 1 : 1, přičemž zahraniční studenti pocházejí ze 43 zemí světa. Na UNIS studuje přibližně 800 studentů všech úrovní a působí zde 12 profesorů, 15 docentů, 36 externích profesorů a 160 externích učitelů. Výzkum a vzdělávání v UNIS jsou založeny na široké mezinárodní spolupráci a řešení velkého množství norských i zahraničních vědeckých projektů zahrnujících především doktorandy a magisterské studenty, včetně studentů z JU a dalších českých univerzit.

UNIS není nezávislou vzdělávací organizací. Samostatně nenabízí ukončení vzdělání na určité úrovni, nýbrž pouze individuální kurzy. Z tohoto důvodu musejí být zahraniční studenti, kteří jsou podporováni některým z mezinárodních studijních projektů (Erasmus+ / Nordlys / Nordplus), současně studenty jedné ze jmenovaných norských univerzit.

Obory studia a výzkumu na UNIS

Arktická biologie

Navzdory drsným přírodním podmínkám Svalbard obývá velmi široká škála organismů od nejjednodušších mikroorganismů přes cévnaté rostliny až po širokou škálu druhů savců a ptáků. Toto rozsáhlé spektrum organismů studují vědci a studenti na všech možných úrovních – počínaje studiem molekulární taxonomie a diverzity, zaměřeným na vznik a rychlost adaptačních schopností jednotlivých druhů, a konče studiem ekologické vazby mezi jednotlivými organismy a fyziologických principů adaptace na měnící se přírodní prostředí. Výzkum a výuka probíhají v terénních a laboratorních cvičeních, stejně jako v přednáškách a seminářích. V arktické biologii nabízí UNIS 16 bakalářských, 16 magisterských a 16 doktorských kurzů.

Arktická geologie

Geologická historie Svalbardu je velmi pestrá (sahá od prekambria po kenozoikum) a zdejší krajina nabízí jedinečné možnosti studia vývoje arktické krajiny, zejména v poslední době ledové čtvrtohor (pleistocénu a holocénu). V tomto dlouhém časovém sledu je možné studovat vývoj krajiny ovlivněný tektonickými, glaciálními, periglaciálními, fluviálními a sedimentárními procesy. V arktické geologii nabízí UNIS 7 bakalářských, 25 magisterských a 17 doktorských kurzů.

Arktická geofyzika

Díky geografické poloze Svalbardu a logistickému zázemí, jež UNIS poskytuje, jsou možnosti geofyzikálního výzkumu a vzdělávání takřka nekonečné – sahají od studia nejhlubších částí Severního ledového oceánu až po studium horního okraje zemské atmosféry. V arktické geofyzice nabízí UNIS 15 bakalářských, 9 magisterských a 8 doktorských kurzů.

Arktická technologie

Arktida poskytuje velké množství a značnou rozmanitost možností z hlediska jak nerostných zdrojů, tak i biotechnologicky zajímavých organismů pro praxi. Vývoj technologií pro praktické využití těchto potenciálních příležitostí je jedním

z nejdůležitějších směrů současné arktické vědy. A začlenění této linie výzkumu je rovněž důležitou součástí vysokoškolského vzdělávání na UNIS. V oblasti „Arctic Technology“ univerzita nabízí 2 bakalářské, 3 magisterské a 3 doktorské kurzy.

Finanční náročnost studia

Vysokoškolské vzdělávání na norských univerzitách je sice bezplatné, zájemci o studium si však musejí uhradit ubytování a leckdy i další se studiem spojené výdaje. Měsíční náklady na pobyt v Longyearbyenu, včetně ubytování a stravy, dosahují přibližně 10 000 NOK (norských korun). Další menší poplatky je nutno uhradit za některé terénní kurzy s využitím specializovaných zařízení. Tyto poplatky včetně zdravotního pojištění mohou činit zhruba 3 000 NOK měsíčně.

Přírodní podmínky Svalbardu spolu s podporou Norského království nicméně umožňují rozvíjet jedinečné zázemí pro vysokoškolské vzdělávání a výzkum na široké mezinárodní a zároveň kvalitní úrovni. Další neméně důležitou funkcí UNIS je vytváření podmínek pro vzdělávání a výzkum v oblasti logistiky a bezpečnosti práce. Kromě vysokého standardu vzdělávání, výzkumu a logistické podpory těchto aktivit má tato instituce také nepopiratelnou společenskou roli v rámci místní komunity Longyearbyen, kde zastupuje norskou arktickou politiku. Všechny tyto aktivity znamenají velký vzdělávací a výzkumný přínos, primárně v oblasti procesů spojených se změnou klimatu a s dlouhodobou udržitelností rozvoje Arktidy, včetně technologických inovací.

Český vzdělávací systém arktické ekologie

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích je veřejná vysoká škola. Skládá se z 8 fakult, které pokrývají širokou škálu oborů od humanitních, ekonomických a pedagogických oborů až po rybářství a zemědělství. Univerzita se zaměřuje na kvalitní výzkum a všech 8 fakult má akreditaci pro vzdělávání studentů až do doktorského stupně. V současné době

na JU studuje více než 13 000 studentů, z nichž více než 600 studuje Ph.D. programy, a univerzita zaměstnává zhruba 800 pracovníků. Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity, která je středně velkou fakultou se silnou výzkumnou podporou, se podílí na nejrůznějších projektech. Kvalitu výzkumu na PřF JU zvyšuje také úzká spolupráce s ústavy AV ČR, které sídlí buď přímo v areálu univerzity, nebo v jeho blízkém okolí. Mezinárodní spolupráce na PřF JU je udržována na úrovni nejen laboratorní spolupráce s mnoha kontakty napříč EU i evropskými zeměmi mimo EU, Japonskem a USA. Fakulta provozuje terénní výzkumné stanice v Papui Nové Guineji a na Svalbardu a nabízí pregraduální a postgraduální studium biologie, chemie, fyziky a matematiky se silným důrazem na nezávislý výzkum. Dlouhodobě úspěšná je PřF JU při zajišťování financování z různých grantů, a to jak na národní, tak i na mezinárodní úrovni.

Jihočeská univerzita
v Českých Budějovicích
University of South Bohemia
in České Budějovice

Obr. 3.2: Logo Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích (JU).

Přírodovědecká
fakulta
Faculty
of Science

Obr. 4.2: Logo Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích (PřF JU).

Stanice Josefa Svobody
Jihočeská univerzita
v Českých Budějovicích
CENTRUM POLÁRNÍ EKOLOGIE

Obr. 5.2: Logo Centra polární ekologie Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích (CPE PřF JU).

BIOLOGICKÉ
CENTRUM
AV ČR, v. v. i.

Obr. 6.2: Logo Biologického centra Akademie věd České republiky, v. v. i. (BC AV ČR, v. v. i.).

Součástí PřF JU je i již výše zmíněné **Centrum polární ekologie**, jehož hlavním cílem je poskytovat pravidelný a dlouhodobý ekologický výzkum v Arktidě a univerzitní výuku Kurzu polární ekologie a souvisejících témat, jež se zaměřují na extrémní arktickou environmentální biologii, včetně mikrobiologie-fykologie, botaniky, zoologie-parazitologie, fyziologie a molekulární biologie. Kromě tohoto

základního kurzu podporovaného MŠMT ČR pracovníci CPE nabízejí několik specializovaných kurzů, které však probíhají nepravidelně a jejich pořádání je závislé na finanční podpoře.

Kurz podporovaný MŠMT ČR byl otevřen studentům přírodovědně orientovaných vysokých škol v České republice. Obory neživé přírody (klimatologie, glaciologie, geologie, geomorfologie, hydrologie a limnologie) byly vedeny odborníky z MUNI a UK a za oblasti živé přírody (mikrobiologie, algologie, botanika, fyziologie rostlin, zoologie a parazitologie) byli zase zodpovědní pracovníci PřF JU. Dvousemestrální Kurz polární ekologie se skládal z týdenního přednáškového soustředění v Českých Budějovicích, kde jednotliví lektoři a studenti vedle výuky připravovali pro každého studenta i specifické terénní vědecké projekty. Po této přípravě odjížděli studenti a jejich školitelé na 2 týdny na Svalbard, kde se uskutečňovala terénní část kurzu. Po návratu ze Svalbardu měli studenti a vedoucí 2 měsíce na analýzu vzorků, vyhodnocení naměřených dat a přípravu prezentací. V říjnu probíhalo víkendové soustředění, během něhož studenti prezentovali své výsledky a psali závěrečný test.

V roce 2012 jsme kromě infrastrukturního projektu obdrželi také projekt na vytvoření vzdělávání v oblasti polární ekologie, včetně podpory výše představeného pořádání kurzů v letech 2012 až 2014 (projekt nesl název „Sestavení pracovního týmu a podmínky pro vzdělávání v oblasti polární ekologie a života v extrémních prostředích“ a byl financován z Evropského sociálního fondu a ze státního rozpočtu ČR). Tento projekt umožnil například i organizaci studentských konferencí Polární ekologie a přípravu vzdělávacího filmu. V roce 2015 byl Kurz polární ekologie podpořen projekty Norských fondů s názvy „Neživá příroda – Masarykova univerzita v Brně“ a „Živá příroda – Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích“. Obě části kurzu probíhaly v úzké spolupráci s UNIS, jejímž studentům byl kurz otevřen (Obr. 7.2, 8.2 a 9.2).

V roce 2016 se uskutečnil první ročník zimního Kurzu polární ekologie (v rámci výše zmíněných projektů „Neživá příroda – Masarykova univerzita v Brně“ a „Živá příroda – Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích“, Obr. 10.2) a v létě téhož roku proběhly dva kurzy – biologická část Kur-

Obr. 7.2: Studentka pozoruje jednoduchým mikroskopem řasu *Prasiola* sp., na niž se specializuje ve svém studiu (Archiv CPE).

zu polární ekologie a Kurz pro Ministerstvo životního prostředí ČR (MŽP ČR); všechny kurzy byly podpořeny z projektů Norského fondu. V letech 2018 a 2019 se uskutečnily letní Kurzy polární ekologie – živá příroda pro studenty PřF JU, jež byly sponzorovány fakultou.

Obr. 8.2: Studenti a jejich školitelé při terénním sběru vodních živočichů (**a**) v moři a (**b**) v ledovcovém jezeru (Archiv CPE).

Obr. 9.2: Účastníci letního Kurzu polární ekologie (Archiv CPE).

Obr. 10.2: Účastníci zimního Kurzu polární ekologie společného pro studenty JU a UNIS (Archiv CPE).

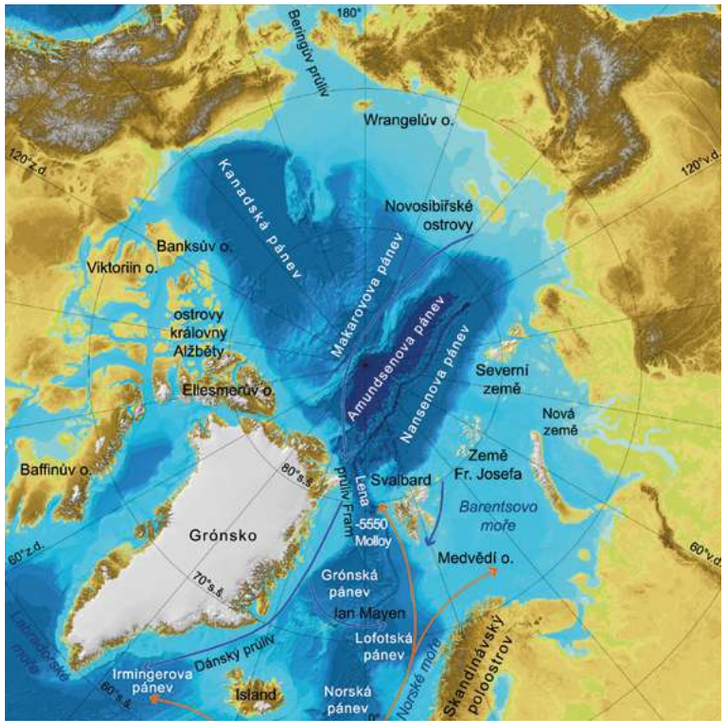
3. Geografická poloha Svalbardu, místní mořské proudy a mořský zámrz

Zbyněk Engel

Poloha souostroví

Norské teritorium Svalbard (doslova „Chladné pobřeží“) zahrnuje arktické ostrovy, které se nacházejí v rozmezí 74° až 81° s. š. a 10° až 35° v. d. (Obr. 1.3). Ostrovní teritorium je součástí severní polární oblasti (Arktidy), geograficky vymezené polárním kruhem (66°33'49'' s. š.). Z polohy souostroví za polárním kruhem vyplývá, že se na ostrovech střídá polární den a polární noc, tedy části roku, během nichž po dobu nejméně jednoho dne zůstává Slunce nad obzorem, respektive pod ním. Délka polárního dne trvá mezi jižní a severní hranicí norského arktického teritoria 99 až 144 dní, délka polárních nocí se pohybuje mezi 84 až 128 dny. V administrativním středisku Longyearbyen (78°13' s. š. a 15°37' v. d.) začíná polární noc po západu Slunce dne 26. nebo 27. října a trvá do 14. nebo 15. února, kdy se Slunce dostane nad obzor na 22 minut. Polární léto trvá od 19. nebo 20. dubna do 23. nebo 24. srpna a při letním slunovratu, který nastává 20. nebo 21. června, Slunce kulminuje 35,2° nad obzorem.

Nejjižnější z ostrovů Svalbardu, Medvědí ostrov (norsky Bjørnøya; 74°20′ až 74°30′ s. š. a 18°45′ až 19°16′ v. d.) leží osamoceně v západní části Barentsova moře (Obr. 1.3), přibližně 420 km severně od pobřeží Skandinávie a necelých 240 km jižně od Západního Špicberku, největšího ostrova souostroví. Severozápadní výspa souostroví (ostrov Amsterdam) je vzdálena 440 km od severovýchodního cípu Grónska a Bílý ostrov (norsky Kvitøya) na východním okraji teritoria se nachází jen 220 km od západních ostrovů Země Františka Josefa. Rossův ostrov, nejsevernější z ostrovů Svalbardu (80°49′44,4″ s. š.), leží blíže k severnímu pólu (1 024 km) než k mysu Nordkapp ve Skandinávii (1 084 km). Více než polovinu rozlohy celého souostroví (61 022 km²) zaujímá ostrov Západní Špicberk (37 673 km²), druhým největším ostrovem pak je Severovýchodní země (norsky Nordaustlandet; 14 443 km²). K velkým ostrovům patří také ostrovy Edgeův (norsky Edgeøya; 5 074 km²), Barentsův (norsky Barentsøya; 1 288 km²), Bílý (682 km²) a Země prince Karla (norsky Prins

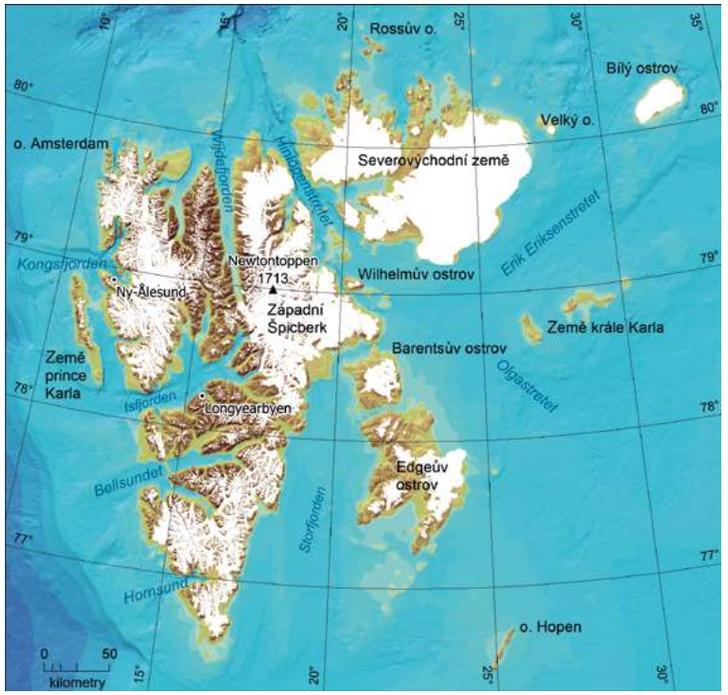


Obr. 1.3: Přehledná mapa Arktidy s hlavními směry povrchových mořských proudů v oblasti Svalbardu (Jakobsson et al. 2012).

Karls Forland; 615 km²); všechny ostatní ostrovy mají rozlohu menší než 200 km². Hlavním sídelním centrem souostroví je Longyearbyen na jižním pobřeží glaciálně modelovaného zálivu Isfjord v centrální části Západního Špicberku.

Povrch ostrovů je převážně hornatý (nejvyšší vrchol Newtontoppen v severovýchodní části Západního Špicberku dosahuje nadmořské výšky 1 717 m) a značně členitý, což je důsledek pestré geologické stavby a ledovcové modelace. Rozsáhlé zalednění pokrývalo v průběhu glaciálů téměř celé souostroví s výjimkou nejvyšších vrcholů a malé části severozápadního pobřeží Západního Špicberku. Ledovce přemodelovaly horninové podloží do podoby členitého alpinského reliéfu s morfologicky výraznými štíty, ostrými skalními hřebeny a hlubokými trogy. Ledovcová eroze udává ráz rovněž odledněným částem ostrovů, jimž dominují rozsáhlé fjordy (Wijdefjord a Isfjord přesahují délkou 100 km) se strmými svahy a výraznými facetami. Ty jsou v současných podmínkách modelovány především periglaciálními a svahovými procesy, na dně odledněných údolí a v pobřežních rovinách (norsky *strandflaten*) se však ve větší míře uplatňuje i morfologické působení vodních toků. Odledněné území zaujímá přibližně 45 % povrchu souostroví (Obr. 2.3) a vzhledem k rychlému ústupu ledovců, které nejsou v rovnováze se současnými klimatickými podmínkami, se bude nadále zvětšovat. Klimatické změny urychlují také degradaci permafrostu (věčně nebo dlouhodobě zmrzlé půdy, která je zmrzlá alespoň po dobu 2 let), zvětšují oblast postiženou sezónním táním a prohlubují mocnost činné vrstvy.

Souostroví se nachází v severozápadním výběžku pevninského šelfu Eurasie, jehož severní okraj v oblasti Barentsova moře zasahuje až do vzdálenosti 1 500 km od pobřeží kontinentu, a je tak nejrozsáhlejším šelfem současných kontinentů. Severně od okraje šelfu se rozprostírá 3 000 až 4 000 m hluboká oceánská pánev Nansenova (Obr. 1.3), která je 1 800 km dlouhým středooceánským hřbetem Gakkelovým oddělena od více než 4 000 m hluboké Amundsenovy pánve. Severozápadní cíp eurasijského šelfu spadá v průlivu Fram mezi Svalbardem a Grónskem do úzké tektonické sníženiny Lena, jediného propojení hlubinných vod severní polární oblasti se světovým oceánem. Ve střední části průlivu,



Obr. 2.3: Topografická mapa Západního Špicberku a přilehlé části souostroví Svalbard (Jakobsson et al. 2012; RGI Consortium 2017).

160 km západně od pobřeží Západního Špicberku, se nachází pánev Molloy (–5 550 m), která je nejhlubším místem oceánského dna v Arktické oblasti. Pánev Molloy ohraničuje na jihu Hovgårdův práh, jehož jižní svah směřuje do pánve Boreas. Ta je společně s Grónskou pánví součástí podmořského okraje severoamerické litosféry mezi Grónskem, ostrovem Jan Mayen a středooceánským hřbetem lemujícím západní pobřeží Svalbardu. Jižně ležící pánve (Lofotská a Norská) jsou již součástí eurasijské litosféry a společně s Grónskou pánví patří k rozhodujícím oblastem cirkulace vod světového oceánu.

Povrchové a hlubokomořské proudy

Svalbard se nachází na pomezí Grónského moře, které omývá západní pobřeží souostroví, a Severního ledového oceánu, jehož periferní chladné vody hnané východními větry proudí západním směrem a obtékají východní a severní pobřeží souostroví. Povrchové vody (do hloubky 1 000 m) Atlantského oceánu přivádí z nižších zeměpisných šířek Severoatlantský proud, na který severně od Britských ostrovů navazuje Norský proud, směřující podél Skandinávského poloostrova na sever (Obr. 1.3). Norský proud se nad Lofotskou pánví dělí na proud Severního mysu, tekoucí do Barentsova moře, a Západošpicberský proud, který obtéká západní pobřeží Svalbardu. Teplý proud je příčinou mírných klimatických podmínek západní části Svalbardu a jeho zesílení v průběhu 20. století vedlo k rozsáhlým změnám přírodního prostředí na ostrově. Západošpicberský proud konverguje s chladnou arktickou vodou na jižním okraji souostroví, kam směřuje Východošpicberský proud, a severozápadně od Svalbardu, kde se relativně teplá a slaná voda z Atlantiku mísí s povrchovou vodou Severního ledového oceánu. Arktická voda proudí průlivem Fram do severní části Grónského moře, odkud v podobě Východogrónského proudu směřuje k Islandu a Dánským průlivem dále na jih posílená teplým Irmingerovým proudem.

Relativně teplá (cca 8 °C) a slaná (více než 35,2 ‰) voda, unášená Norským proudem do západní části souostroví Svalbard, je cyklonálním prouděním v oblasti severoatlantské (islandské) tlakové níže strhávána do vířivého pohybu kolem Norského a Grónského moře. Cirkulačnímu pohybu napomáhají také podmořské prahy na úrovni ostrova Jan Mayen a Dánského průlivu, které tvoří překážku pro jižní proudění a část vody odklánějí k východu. Voda cirkulující kolem Grónského a Norského moře se v chladných podmínkách postupně ochlazuje, a protože je arktický vzduch také mimořádně suchý (v důsledku vymrzání vodní páry v chladném vzduchu), dochází k odpařování vody a ke zvyšování obsahu solí v moři. K nárůstu salinity přispívá rovněž přítok vody ze Severního ledového oceánu, která je následkem sezónní tvorby mořského ledu velmi slaná (přednostní vazba sladké vody při vymrzání ledových krystalů totiž vede k obohacování okolní nezmrzlé vody o soli). Následkem nízkých teplot a narůstajícího obsahu solí se hustota vody v Norském a Grónském moři zvyšuje natolik, že začne klesat na dno oceánské pánve a vytlačovat méně slanou teplejší vodu vzhůru (takzvaná termohalinní cirkulace). Vertikální pohyby mořské vody jsou příčinou hlubokomořské cirkulace,

která je na rozdíl od povrchových mořských proudů poháněných větrem podmíněna rozdíly v hustotě mořské vody.

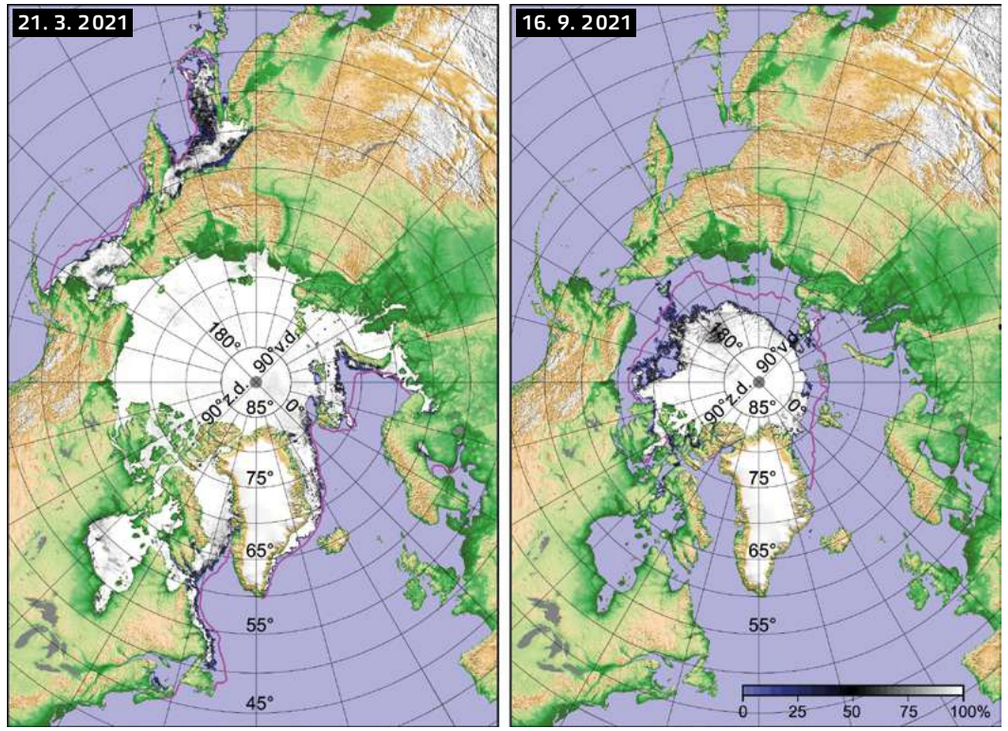
Subarktická oblast oceánu mezi Grónskem, Islandem, Skandinávským poloostrovem a souostrovím Svalbard patří k nejvýznamnějším oblastem vzniku hlubinných vod (Grónské, Labradorské, Weddellovo a Rossovo moře) a spolu s oblastí Labradorského moře je považována za rozhodující pro hlubokomořskou cirkulaci vod světového oceánu. Chladná (méně než 0 °C) a slaná (více než 34,9 ‰) voda odtéká přes Grónsko-islandský a Faerský práh do Irmingerovy a Jihoislandské pánve a dále na jih po dně Atlantského oceánu až do středních zeměpisných šířek jižní polokoule (45 až 60°), kde je silným západním prouděním rozváděna do Indického a Tichého oceánu. V zóně cirkumantarktického proudění dochází také k vzestupným pohybům hlubinné vody, která se následně prostřednictvím chladných proudů (Humboldtův, Benguelský a Západoaustralský) stává součástí povrchové mořské cirkulace. Jedním z nejsilnějších povrchových proudů je Golfský proud, jenž přivádí vodu ze střední části Atlantského oceánu zpět do Norského a Grónského moře, kde se koloběh vod světového oceánu uzavírá.

Systém mořských proudů zásadním způsobem ovlivňuje výměnu tepla na zemském povrchu. Voda má větší měrnou tepelnou kapacitu (4 181,8 $J \cdot kg^{-1} \cdot K^{-1}$ při 20 °C) a řádově vyšší tepelnou vodivost (0,55 až 0,61 $W \cdot m^{-1} \cdot K^{-1}$) než vzduch (1 000 $J \cdot kg^{-1} \cdot K^{-1}$, respektive 0,026 $W \cdot m^{-1} \cdot K^{-1}$), a je proto výrazně účinnější při přenosu tepla z ekvatoriální zóny do oblastí se zápornou energetickou bilancí ve vyšších zeměpisných šířkách. Horizontální přenos tepla prostřednictvím povrchových mořských proudů, kombinovaný s vertikální termohalinní cirkulací a hlubokomořským transportem, se z výše uvedených důvodů označuje jako oceánický výměník. Jeho účinek naznačují povrchové teploty mořské vody, které jsou v oblasti Grónského moře přibližně o 5 °C vyšší než ve srovnatelných zeměpisných šířkách Tichého oceánu. Obdobná srovnání ukazují až o 10 °C vyšší povrchové teploty v jádrových oblastech tvorby hlubinných mořských vod. Teplo přenášené z ekvatoriální zóny Golfským, Severoatlantským, Norským a nakonec Západošpicberským proudem ovlivňuje také klimatické podmínky Svalbardu, které jsou při porovnání s jinými oblastmi ve stejné zeměpisné šířce teplejší, vlhčí a celkově mírnější. K příznivějším životním podmínkám na ostrovech přispívá také omezená doba trvání mořského zámrzu, jenž v důsledku působení mořských proudů uzavírá pobřeží jen na několik dnů až týdnů v průběhu února a března.

Mořský zámrz

Led se v mořské vodě začíná tvořit při poklesu teploty na –1,8 °C, kdy na hladině vznikají krystaly ledu o velikosti 3 až 4 mm. Na klidné hladině vytvářejí krystaly souvislou tenkou vrstvu průhledného ledu (nazývaného nilas), která sílí s dalším přimrzáním ledu (kongelací) na spodní straně. Kongelační led má sloupcovou strukturu, hladkou spodní plochu a ve fjordech Svalbardu jeho tloušťka nepřesahuje 1 m. Na otevřeném moři se krystaly ledu vlivem vlnění koncentrují do kruhových útvarů (takzvaný palačinkový led), jejichž okraje jsou v důsledku vzájemných kontaktů zesílené. Kruhové útvary se postupně zvětšují, nasouvají se přes sebe a vzájemně přimrzají, což vede ke vzniku souvislé vrstvy mořského ledu. Jednoletý led je 1,5 až 2 m silný a na rozdíl od ledu, který vznikl v klidných podmínkách, má členitý spodní okraj. Zatímco převážná část jednoletého ledu v průběhu léta roztaje, zbývající led po skončení sezónního tání opět začne sílit a stává se součástí víceletého ledu. Víceletý led dosahuje až 3m tloušťky a je výrazně pevnější než sezónní led.

Na severních ostrovech Svalbardu se mořský zámrz objevuje v průběhu listopadu, k rozšíření ledu kolem pobřeží Západního Špicberku dochází zpravidla v únoru. Maximální rozšíření mořského zámrzu připadá nejčastěji na březen či duben (Obr. 3.3), rozsáhlý mořský zámrz však může souostroví obklopit i v následujících měsících. Na začátku polárního léta se souvislý zámrz v okolí ostrovů v průběhu několika dnů rozpadá, v úzkých fjordech a průlivech ale často přetrvává ještě v květnu. Na severní pobřeží ostrovů Svalbardu a do průlivu Fram je v průběhu léta unášeno velké množství ledových ker, které se uvolňují z driftujícího



Obr. 3.3: Rozšíření mořského ledu v severní polární oblasti v období maximálního (březen) a minimálního (září) ročního rozsahu mořského zámrzu. Fialová linie vymezuje střední hranici mořského zámrzu v letech 1981 až 2010, škála odstínů šedi znázorňuje stupeň pokrytí mořské hladiny ledem (Melsheimer et Spreen 2021; NSIDC 2021).

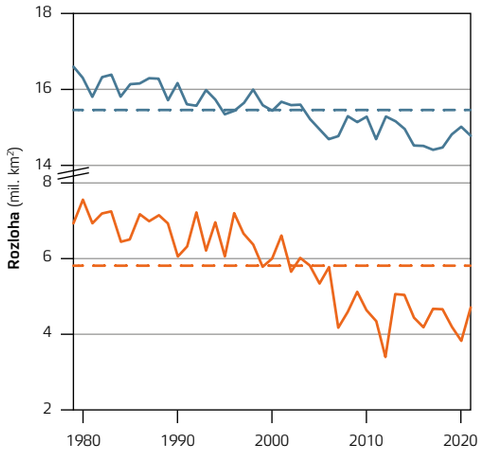
zámrzu Severního ledového oceánu. Průliv Fram (oblast mezi západním pobřežím Svalbardu a východním pobřežím severního Grónska) představuje nejvýznamnější transportní dráhu mořského ledu, jehož průměrné roční množství v rozmezí let 1935 až 2014 odpovídalo 880 000 km². Kromě mořského ledu se v pobřežních oblastech Svalbardu objevuje také množství odlomených částí ledovcových splazů (anglicky *iceberg*). Jejich množství roste v letních měsících, kdy se působením teplé mořské vody zvyšuje intenzita rozpadu (takzvané telení) plovoucích ledovcových splazů (Obr. 4.3).

Množství ledu transportované průlivem Fram meziročně značně kolísá, až do roku 2006 však nevykazovalo statisticky významný trend. Od té doby se množství ledu unášeného do Grónského moře zvětšilo a v některých letech překročilo úhrn 1 milionu km². V letech 1990 až 2012 se průměrné stáří ledu snížilo ze 3 let na 2 roky a zmenšila se také jeho tloušťka. Pozorované změny odpovídají hlavním trendům ve vývoji mořského zámrzu v severní polární oblasti,

Obr. 4.3: Turistická loď před telícím se ledovcem Nordenskiöldbreen (Archiv CPE).

tedy zmenšování rozlohy a tloušťky zámrzu a snižování podílu víceletého ledu. Analýza vývoje zámrzu v Severním ledovém oceánu od roku 1850 odhalila úbytek rozlohy v průběhu dvacátých až čtyřicátých let 20. století a postupně narůstající ztráty od konce let šedesátých. Zatímco v prvním období se změny projevovaly pouze v letní sezóně, v posledních desetiletích jsou trendy patrné i v ostatních částech roku (Obr. 5.3). Hlavními důvody jsou zesílené proudění v severní části Atlantského oceánu a přenos tepla ze středních zeměpisných šířek do arktických vod, které se rovněž projevují ztenčováním mořského ledu a poklesem jeho průměrného stáří. V devadesátých letech 20. století tvořil víceletý led 80 % celkové rozlohy zámrzu severní polární oblasti, v poslední dekádě klesl jeho podíl na pětinu.

Zmenšování rozlohy mořského zámrzu zvyšuje výpar z otevřeného oceánu a přenos tepla do atmosféry, což vede k tvorbě většího množství oblačnosti, intenzivnější cyklonální činnosti a vyšším úhrnům srážek v Arktidě. Změna



Obr. 5.3: Vývoj maximální (modrá linie) a minimální (oranžová linie) roční rozlohy mořského zámrzu Arktidy. Čárkované linie znázorňují průměrnou maximální a minimální hodnotu v letech 1979 až 2021 (NSIDC 2021).

mořského zámrzu také ovlivňuje arktickou a severoatlantskou oscilaci, které modulují klimatické podmínky v širší oblasti severního Atlantiku včetně Evropy. Z globálního hlediska je nejdůležitějším důsledkem úbytku mořského zámrzu změna odrazivosti (takzvaného albeda) zemského povrchu v Arktidě. Zatímco albedo mořského ledu kolísá v závislosti na jeho stáří a fyzikálních vlastnostech v rozmezí 0,5 až 0,9, povrch otevřeného oceánu dosahuje průměrné hodnoty 0,06. Řádový rozdíl v množství odražené energie znamená účinnější pohlcování tepla Severním ledovým oceánem, doprovázené intenzivnějším táním zmenšujícího se mořského zámrzu a plovoucích ledovcových splazů. Pozitivní zpětná vazba zesiluje dopad klimatických změn v Arktidě (anglicky *polar amplification*) a ovlivňuje cirkulační procesy v Severním ledovém oceánu, jež mají dopad na světový oceán a globální klimatický systém.

4. Geologický a paleoekologický vývoj Svalbardu

Martin Hanáček a Alexandra Bernardová

Svalbard je geologická koláž – skládá se z několika částí, které spolu ne vždy prostorově souvisely. Tyto části se nazývají provincie nebo terány a jsou v kontaktu podél takzvaných transformních zlomů (horizontálních posunů). Nejstarší horniny paleoproterozoického stáří (1,75 miliardy let) budují severní část Západního Špicberku východně od Wijdefjordu, samostatné provincie byly součástmi různých oblastí východního a severovýchodního Grónska (kontinentu Laurentia) a jihozápadní provincie byla součástí kontinentu Baltika (prekambrické jádro Evropy, viz Obr. 7.5).

V neoproterozoiku (1 miliarda až 538 milionů let [milion let dále jen Ma z latinského *megaannus*] před recentem) byly Laurentie i Baltika součástmi superkontinentu Rodinia, jenž spojoval prekambrická centra (kratony) všech kontinentů. Rodinia se rozprostírala od rovníku po zhruba 60. rovnoběžku jižní i severní polokoule. Asi před 700 až 600 Ma se Rodinia rozpadla na jednotlivé kontinenty a z většiny z nich se na jižní polokouli zformoval nový superkontinent Gondwana; kontinenty Baltika, Laurentia a Sibiř zůstaly samostatné.

Během neoproterozoika byla většina kontinentů pokryta ledovci; zalednění postihlo i rovníkové kontinenty včetně Laurentie a Baltiky. Jednalo se o globální zalednění za podmínek sněhové koule (anglicky *Snowball Earth*). Neoproterozoické ledovcové sedimenty se vyskytují v širším okolí průlivu Hinlopen a podél západního okraje Západního Špicberku. Zčásti pocházejí z takzvaného marinonského zalednění, které proběhlo asi před 630 Ma. Po skončení neoproterozoického globálního zalednění se svalbardské provincie vyvíjely jako součásti mořských šelfů Laurentie a Baltiky. Byly zaplaveny mořem, v jehož vrstvách se zachovala kambrická, ordovická i silurská fauna (trilobiti, brachiopodi, graptoliti aj.), která byla nalezena v okolí Hornsundu a podél průlivu Hinlopen (laurentská část Svalbardu).

Od konce siluru do začátku karbonu probíhalo nejvíce dynamické období geologické historie Svalbardu. Laurentia a Baltika se spojily do jednoho superkontinentu s názvem Laurussia, a to kolizí, k níž došlo důsledkem subdukce oceánské kůry, která Baltiku od Laurentie původně oddělovala. Při kolizi byly horniny na okrajích obou kontinentů vrásněny a přesouvány přes sebe formou příkrovů. Mocnost kontinentální kůry rostla a její části byly zataženy do hloubky pod zemský povrch, kde proběhla metamorfóza hornin této kůry. Část kůry se roztavila, vzniklo magma a z něj různé vyvřelé horniny. V zóně kontinentální kolize se vytvořilo dlouhé pohoří. Proces vrásnění, metamorfózy a magmatismu související s kolizí zmíněných kontinentů a se vznikem pohoří se nazývá kaledonská orogeneze. Hlavní část pohoří probíhala západní částí Skandinávského poloostrova (okraj Baltiky) a východní částí Grónska (okraj Laurentie). Svalbardské provincie ležely přímo v zóně kontinentální kolize a uvnitř kaledonského pohoří. Vrásnění a metamorfóza postihly hlavně sedimentární horniny ze starších období, vznikly komplexy metamorfních břidlic, kvarcitů a mramorů, některé sedimenty ale metamorfovány nebyly.

Po kolizi se kontinenty nezastavily. Baltika se začala posunovat podél okraje Laurentie, okraje obou kontinentů se deformovaly a také se z nich odlamovaly segmenty kontinentální kůry. Tyto segmenty zůstaly sevřeny v kolizní zóně kontinentů, společně s nimiž se posunovaly. Posuny se děly podél transformních zlomů a posunem jednoho segmentu podél druhého segmentu byly prostorově sblíženy původně individuální svalbardské geologické provincie. Kaledonským spojením původně samostatných provincií začal Svalbard geologicky existovat jako jeden celek, ne ovšem geograficky, protože i sblížené provincie zůstaly součástí okraje Grónska. Grónsko a Svalbard byly od konce kaledonské orogeneze součástí okraje Laurussie a celý kontinent ležel při rovníku. Počínaje devonem se Svalbard na grónském okraji Laurussie a později Eurasie pohybuje od rovníku na sever až do dnešní pozice.

Kaledonský orogén rychle podléhal erozi. Mezihorské i předpolní pánve byly vyplněny erodovaným materiálem (štěrkem, pískem, silty i jíly) a vznikly v nich mocné, červeně a hnědě zbarvené sedimenty, jimž se v geologické terminologii říká „Old Red“. Jedna mezihorská pánev těchto sedimentů vznikla i na Svalbardu: nachází se západně od Wijdefjordu a její okraj začíná západně od města Pyramiden (Mimerdalen, Munindalen). Pánev vznikla na hranici siluru a devonu a sedimentace v pánvi trvala až do konce devonu. Sedimentární výplň tvoří slepence, pískovce, prachovce a jílovce, jež vznikly v prostředí aluviálních kuželů, divočících a meandrujících řek a jezer i brakických lagun. Vodní prostředí obývala diverzifikovaná rybí fauna ze skupiny Agnatha (Heterostraci, Osteostraci) a Gnathostomata (Placodermi, Acanthodii, Crossopterigii), souš kolonizovaly psilofyty. Ve svrchním devonu (stupeň frasn před 380 Ma) vznikly na Svalbardu jedny z nejstarších lesů na Zemi. Stromové patro reprezentovaly plavuně rodu *Protolepidodendropsis*, prvosemenné rodů *Svalbardia* a *Enigmophyton* a stromové kapradiny, zatímco bylinné patro bylo zastoupeno opět plavuněmi a přesličkami. Stromy dosahovaly výšky maximálně 4 m a vytvářely husté porosty ve vlhké půdě močálovité a říční nížiny. Fosilie svrchnodevonského lesa byly objeveny v Munindalenu západně od města Pyramiden a některé stromové plavuně se dokonce zachovaly v růstových pozicích (Obr. 1.4).

Obr. 1.4: Kmeny stromových plavuní *Protolepidodendropsis pulchra* zachované ve slepencích „Old Redu“ v růstové pozici, jeden z nejstarších lesů na Zemi, svrchní devon (frasn), Munindalen (Hanáček).

Na začátku karbonu postihla Svalbard ellesmerská orogeneze způsobená kolizí aljašsko-čukotského minikontinentu se severním okrajem Laurussie, jež zdeformovala

sedimentární výplň devonské pánve. Pohyby ker podél zlomových ploch predisponovaly i reliéf Svalbardu, tvořený hrásťovitými elevacemi (hornatinami, pahorkatinami) a protáhlými pánvemi (nížinami).

Na začátku karbonu došlo mezi Laurussií a Gondwanou ke kolizi a spojením obou superkontinentů vznikla Pangea. Svalbard tato kolize nepostihla, protože kolizní zóna kontinentů ležela na opačné straně Laurussie, ale změnilo se pro něj to, že už dále neležel na severním okraji Laurussie, nýbrž na severním okraji laurussijské části Pangey.

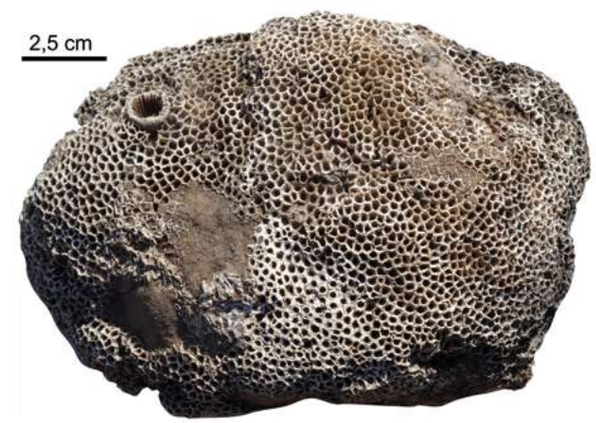
Ve spodním karbonu (mississippu) zůstával severní okraj Pangey v humidním tropickém pásmu. Nížiny pokryly pralesy stromovitých kapraďorostů (Obr. 2.4), jež rostly na záplavové plošině kolem meandrujících řek. Vysoká hladina podzemní vody, záplavy a teplé vlhké klima predisponovaly vznik močálů a rašelinišť, v nichž postupně vznikalo černé uhlí. Mississippské sedimenty s černouhelnými slojemi se vyskytují západně od Petuniabukty. Černé uhlí bylo ve 20. století těženo nad sovětským/ruským městem Pyramiden. Nejvyvinutější uhelné sloje dosahují mocnosti až 9 m.

Pangea se během karbonu posunula na sever, což se v mladším karbonu (pennsylvanu) na severním okraji superkontinentu včetně Svalbardu projevilo přechodem z tropického humidního do subtropického semiaridního klimatu. Prostředí se změnilo v polopouště s efemérními jezery a podél mořského pobřeží vznikly laguny a bahnité plošiny s hypersalinní podpovrchovou vodou (sebchy). Evaporace vody z lagun a sebch vedla k ukládání monominerálních vrstev sádrovce. Úpatí pahorkatin lemovaly aluviální kužely, jejichž klastický materiál původně vznikl na temenech pahorkatin mechanickým zvětráváním v aridním klimatu; sezónní toky pak tento materiál vyplavily na úpatí. Vrstvy s černým uhlím a vrstvy prvních karbonských pouští jsou odkryty v západních svazích Petuniabukty.

Na přelomu karbonu a permu zaplavilo severní okraj Pangey mělké prosvětlené moře, jež obsahovalo typickou biotu závěru paleozoika. Organické vápnité nárůsty (biostromy a biohermy) budovaly hlavně řasy, korálnatci a lilijice (Obr. 3.4); bentos obsahoval také hojné brachiopody a makroskopické foraminifery (fusulinidy). Hladina moře

Obr. 2.4: Kořenonoš stromové plavuně rodu *Stigmaria* s kořeny v pískovci, karbon (mississipp), blok z morény Svenbreenu (Hanáček).

kolísala důsledkem změn v rozsahu pevninských ledovců, které tehdy existovaly na jižní (gondwanské) části Pangey. Růst ledovců způsoboval pokles hladiny oceánu, deglaciace naopak přispívala k růstu hladiny. Při poklesu hladiny se moře na severním okraji Pangey změlčovalo a měnilo v laguny a sebchy s minerály vysráženými z hypersalinní vody, zatímco při růstu hladiny se moře prohlubovalo a na jeho dně se ukládaly vápence. V permu se na vzniku bioherm podíleli hlavně mechovci. V závěru permu ledovce na jižní polokouli definitivně roztály a moře rozsáhle zaplavilo severní okraj Pangey. Jeho hloubka patrně dosahovala až 200 m a na jeho dně se ukládal jemný kal (budoucí břidlice) s pozůstatky houbovců. Mocná souvrství karbonsko-permského moře tvoří impozantní profily v Billefjordu a Sassenfjordu. Vodorovné uložení vrstev na rozlehlé ploše (připomínající ležící knihu) evokuje představu o plochém šelfovém okraji severní Pangey (Obr. 4.4).



Obr. 3.4: Bochníkovitý trs tabulátního koloniálního korálnatce s koralitem solitérního rugózního korálnatce, karbon (moskov) až perm (sakmar), Odindalen (Hanáček).

Již počátkem mezozoika vznikla první kontinentální riftová údolí (příkopové propadliny), která byla iniciální fází rozpadu Pangey. Významný kontinentální rift se v triasu otevíral v linii kaledonid mezi Grónskem a Skandinávským poloostrovem a uvnitř této příkopové propadliny se nacházel i Svalbard. Dno riftu tvořily terestrické nížiny a úzký

<< Obr. 4.4: Souvrství sádrovců, anhydritů, dolomitů, vápenců a břidlic – horizontální laterálně stálé vrstvy mořského šelfu severní Pangey, mocnost souvrství 650 m, karbon (pennsylvan) až perm (guadalup), náhorní plošina Templet (Hanáček).

Obr. 5.4: Ložní žíla bazaltu (doleritu), spodní křída, Husí ostrov (norsky Gåsøyane; Hanáček).

mořský záliv. Od přelomu triasu a jury tento rift spojoval arktický okraj Pangey s tropickou oblastí oceánu Tethys a představoval koridor pro šíření bioty. Proto koncem triasu rostla na Svalbardu obdobná suchozemská flóra jako ve střední Evropě. Důsledkem zdvihu mořské hladiny závěrem jury se rift stal dnem až 200 m hlubokého moře, jehož sedimenty jsou známé mimo jiné ze Svalbardu i z Anglie. Moře obývali gigantičtí pliosauři. Po návratu suchozemských podmínek ve spodní křídě rostly na Svalbardu lesy s jinanem *Ginkgo digitata*, obývané dinosaury ze skupin iguanodontidů a megalosauridů, podobně jako ve wealdské krajině v západní Evropě.

Současně s otevíráním Atlantiku se otevíraly i pánve budoucího Severního ledového oceánu. Extenze kontinentální kůry umožnila, aby skrze kůru proniklo bazické magma, jež pak utuhlo jako pravé a ložní žíly bazaltu (například Høgskulefjellet a Gåsoyane při ústí Billefjordu do Isfjordu, Obr. 5.4).

Skleníkové podnebí mezozoika během jury a křídy přerušovalo opakované ochlazování. V Arktidě vznikal mořský zámrz a v nejvyšších horách patrně i zalednění. Úlomky hornin uvolněné z ledu do mořských usazenin spodnokřídového stáří pocházely mimo jiné i ze Svalbardu. Chladné periody ovšem nezměnily skleníkový trend globálního klimatu. Naopak oteplování pokračovalo začátkem paleogénu a kulminovalo na přelomu paleocénu a eocénu před 56 až 50 Ma (paleocenně-eocenní teplotní maximum a následující raně eocenní teplotní optimum). Jednou z příčin oteplení byl intenzivní vulkanismus spojený s otevíráním Atlantského oceánu podél Grónska. Od rovníků až do polárních šířek severní i jižní hemisféry se rozkládala lesní pásma. Značný šířkový rozsah teplých pásem umožnila konfigurace pevnin, moří a oceánů. Počátkem paleogénu byl vznikající Severní ledový oceán ohříván tropickými vodami skrze Západosibiřský průliv podél Uralu. V Arktidě rostl během paleocénu a začátkem eocénu polární listnatý opadavý les. Přímo na Svalbardu se skládal z rozmanitých listnáčů rodu *Ushia*, *Trochodendroides*, *Ulmites, Platanus*, *Aesculus*, *Corylithes* aj. a dále z jehličnanů *Metasequoia*, *Taxodium* a *Glyptostrobus*. Bylinné patro pak reprezentovaly kapradiny rodu *Osmunda* a až 30 cm

vysoká přeslička *Equisetum arcticum*. Podle charakteru flóry odhadli paleontologové klimatické podmínky Svalbardu na začátku eocénu takto: průměrná roční teplota +11,6 °C (léto +18,7 °C, zima +4,5 °C, absence mrazu), srážky až 1 531 mm za rok. Svalbard se v eocénu nacházel skoro ve své současné severní zeměpisné šířce 75°, a eocenní les tedy existoval v podmínkách střídání polárního dne a polární noci. Počátkem polární noci opadával, což dokazuje tafonomie fosilních listů: listy na vrstevních plochách sedimentů jsou často kompletní a nahromaděné na sobě jako opadanka na dně vodních nádrží (Obr. 6.4). Polární listnatý opadavý les teplých a vlhkých podmínek je unikátem v geologické historii ekosystémů.

V paleogénu postihla Svalbard zatím poslední, takzvaná eurekanská orogeneze. Souvisela s roztahováním oceánské kůry v Atlantském oceánu. Rozšiřování oceánského dna posunovalo Grónsko na severovýchod, přičemž byly deformovány severní okraje Grónska, Kanadského arktického souostroví a západní poloviny Svalbardu. V horninách v důsledku toho vznikly impozantní deformace (Obr. 7.4).

V neogénu pokročilo roztahování oceánského dna severního Atlantiku a Eurasijské pánve Severního ledového oceánu. Rozšiřující se oceány od sebe definitivně odtrhly

Obr. 6.4: Opadanka velkolisté flóry na vrstevní ploše pískovce, eocén, blok z povrchové morény Longyearbreenu (Hanáček).

Obr. 7.4: Eurekanskou orogenezí vzpříčené vrstvy karbonského až křídového stáří, zdvižené na prekambrické metamorfity, Berzeliustinden (1 208 m) v ústí Van Keulenfjordu (Kavanová).

Eurasii a Severní Ameriku, a Svalbard se tak stal okrajem eurasijské kontinentální desky. Svalbard se tektonicky zdvihal a rovněž na něm opět propukl vulkanismus pokračující až do pleistocénu.

Pro recentní podobu Svalbardu je zásadní nástup dlouhodobě chladného polárního klimatu a vznik permafrostu a zalednění. Rozsah zalednění se podstatně mění v závislosti na glaciálních/interglaciálních cyklech, jež jsou zapříčiněny změnami ve tvaru oběžné dráhy Země kolem Slunce z eliptické na kruhovou a naopak (cykly trvající cca 96 000 let [tisíc let dále jen ka z latinského *kiloannus*]), změnami ve sklonu zemské osy (cykly trvající cca 41 ka) a precesí zemské osy (cykly trvající cca 26 ka). Tyto cykly se podle svého objevitele Milutina Milankoviće (1879 až 1958) nazývají Milankovićovy cykly. Astronomické příčiny glaciálních/interglaciálních cyklů by se však neprojevovaly bez vhodné konfigurace pevnin a oceánů. Od jury dodnes se Eurasie a Severní Amerika pohybují do vyšších zeměpisných šířek, a severopolární oblast je tak do značné míry pokryta souší, což je základní predispozice pro vznik ledovců. Zároveň ve středních až ekvatoriálních zeměpisných šířkách pokračuje alpinsko-himálajská orogeneze (zvedání horského pásma od Pyrenejského poloostrova po poloostrov Zadní Indie, zdvih Tibetské plošiny) a rovněž orogeneze zdvihající Kordillery a Andy. Orogeneze způsobují růst nadmořské výšky horských pásem, a tak se stále větší rozloha pohoří dostává nad sněžnou čáru. Důležitou událostí byl posun Antarktidy po jižní polokouli. Antarktida se během křídy a paleogénu oddělila od Indie a Austrálie a přesunula se na jižní pól. Kolem Antarktidy vzniklo samostatné atmosférické a mořské proudění (Antarktický cirkumpolární proud), které kontinent trvale izolovalo od rovníkových vod, a tím jej ochladilo.

Uvedené příčiny (konfigurace pevnin na obou hemisférách a růst pohoří) způsobily vznik prvních horských ledovců v Transantarktickém pohoří v paleocénu před 58 Ma. V Arktidě vznikly nejstarší kenozoické ledovce během eocénu před 47 až 37 Ma v severovýchodním Grónsku. V eocénu před 34 Ma již Antarktidu pokryl souvislý ledovcový štít. Rostoucí ledovce způsobovaly globální pokles hladiny oceánů

a vynořování šelfů (včetně dna Barentsova moře), čímž podporovaly kontinentalitu podnebí a ochlazování v polárních oblastech. Závěrem neogénu došlo k propojení Severní a Jižní Ameriky (Panamská šíje). Nová pevninská bariéra přerušila ekvatoriální proudění mořské vody a v Atlantiku obrátila mořské proudy k Arktidě. Vznikl Golfský a navazující Severoatlantský proud a jejich dílčí větve (Norský a Západošpicberský proud), které do ochlazované Arktidy přinášely srážky. Koncem pliocénu před 2,75 až 2,5 Ma se souvislé zalednění objevilo i v kanadské a eurasijské Arktidě a severním Grónsku. V těchto podmínkách se mohly začít projevovat Milankovićovy cykly a začal glaciální/interglaciální cyklus trvající dodnes. Milankovićovy cykly ovlivňovaly prostředí na Zemi již před kvartérem, ovšem v závislosti na paleogeografii (rozmístění pevnin, oceánů a průlivů). Například v karbonu a permu tyto cykly rovněž řídily změny v rozsahu zalednění a hladiny oceánů. V jiných obdobích ale nelze astronomickou cykličnost v sedimentárním záznamu rozpoznat.

O starších kvarterních zaledněních Svalbardu nemáme mnoho informací, protože důkazy byly destruovány mladšími ledovci. Dobře dokumentovaným obdobím je poslední glaciální maximum (LGM, anglicky *Last Glacial Maximum*), jež na Svalbardu kulminovalo před 24 až 22 ka. Svalbard ležel na okraji Ledovcového štítu Barentsova moře, který byl spojen s Fenoskandinávským a Britsko-irským ledovcovým štítem do takzvaného Evropského komplexu ledovcových štítů (anglicky *European Ice Sheet Complex*). Svalbardské ledovce dosáhly průměrné tloušťky 800 m a maximální tloušťky 2 000 m a pokryly celé souostroví kromě nejvyšších nunataků. Přemodelovaly starší říční údolí do mohutných trogů (údolí neckovitého příčného průřezu), jimiž se pohybovaly jako terestrické ledovcové proudy. Nejvýznamnější ledovcové proudy postupovaly průlivem Hinlopen, Isfjordem, Van Mijenfjordem, Hornsundem a Kongsfjordem, většina ledovcových proudů pak směřovala západním směrem a některé ledovcové proudy dosáhly až okraje eurasijského šelfu Svalbardu. Ledovcový proud v Isfjordu vznikl spojením dílčích proudů v Nordfjordu, Billefjordu a Sassenfjordu. V oblasti Billefjordu byl hlavním ledovcem Nordenkiöldbreen, který směřoval

z Adolfbukty do Billefjordu. Spojené ledovce v Petuniabuktě a Mimerbuktě byly ledovcovými „přítoky“ Nordenskiölbreenu. Dokazují to bludné balvany (ledovcem transportované balvany hornin cizích vůči svému podloží), které nacházíme na jižním pobřeží Adolfbukty a pak zejména podél východního pobřeží Billefjordu, původem pocházející z horninového podkladu Nordensköldbreenu a Lomonosovfonny.

Ústup ledovcového štítu začal v nejvyšších horských oblastech Svalbardu a na západním okraji šelfu již v období před 26 až 16 ka. Šelfový ledovec zanikl v období mezi 20 až 14 ka, poté následoval velmi rychlý rozpad ledovců v trozích: například v Isfjordu trval rozpad ledovce jen cca 1,5 ka a odehrál se před cca 12,5 až 11 ka, tj. na začátku holocénu; naopak zalednění šelfu Barentsova moře ustupovalo mnohem pomaleji. Svalbard byl ledovcem glaciizostaticky zatížen a po deglaciaci následovala rychlá mořská transgrese. Moře zaplavilo trogy, z nichž se od této chvíle staly fjordy, a nové mořské prostředí rychle osídlovala fauna (Obr. 8.4). Odlehčené souostroví se pak začalo zdvihat. Relikty původního pobřeží zůstaly zachovány jako takzvané holocenní mořské terasy, jež tvoří deltové a plážové písky a štěrky. Nejvyšší svalbardská mořská terasa leží 96 m nad dnešní mořskou hladinou, což odpovídá postglaciálnímu zdvihu souostroví. V Billefjordu

Obr. 8.4: Lastura rozchlipky arktické *Mya truncata* v plážových sedimentech terasy 53 m nad současnou mořskou hladinou, velikost schránky 27 × 19 mm, stáří podle radiokarbonového datování 11,2 až 11,4 ka (raný holocén), Mimerdalen (Hanáček).

leží nejvyšší terasy 65 m nad současným mořem a jsou ze samého počátku holocénu. Mezi nejvyššími terasami a pobřežím leží několik nižších terasových stupňů, které korelují s postupným ústupem moře. Dnešní pobřeží je pouze nejmladší fází procesu postglaciálního glaciizostatického zdvihu Svalbardu. Jak zdvih pokračuje, zrychlují se eroze hornin a transport sedimentů z pevniny do mořských fjordů – sedimenty vyplňují fjordy a moře ustupuje. Příkladem trvalého ústupu břežní linie je mělká zátoka Petuniabukta, již intenzivně zaplňují sedimenty z okolních ledovcových i neledovcových řek.

Rozsáhlá deglaciace a vynořování ostrovů po glaciizostatickém odlehčení daly vzniknout rozlehlým plochám obnaženého substrátu. Tak byla vytvořena scéna pro začátek vývoje současné svalbardské flóry, která byla pravděpodobně založena již na začátku holocénu. Paleoekologické záznamy naznačují, že osídlování začalo velmi záhy po ústupu ledovce či po výzdvihu teras nad hladinu moře způsobeném odlehčením povrchu před cca 12 ka (Obr. 9.4).

Příznivé klimatické podmínky raného holocénu (před 11,7 až 8,2 ka) umožnily kolonizaci širokým spektrem druhů, (relativně) teplomilné nevyjímaje. Druhové spektrum (vyšších) rostlin bylo skutečně široké, a naznačovalo tak různorodost prostředí pro uchycení prvních kolonizátorů. Společnou vlastností druhů zachycených v raných fázích osídlování je schopnost transportu na dlouhé vzdálenosti – malá semena a větro- či samosprašnost. Záznamy dokumentují přítomnost druhů suťových svahů, sněhových polí či druhů typických pro arktické pouště. Ve fosilním záznamu jsou z tohoto období uváděny druhy, jejichž současná distribuce na Svalbardu je omezena pouze na nejteplejší místa (například bříza trpasličí *Betula nana* či vrba bylinná *Salix herbacea*). Vlhké klima nahrávalo vlhkomilným druhům, a to pravděpodobně proto, že jejich diaspory snáze překonaly dlouhou vzdálenost při migraci na dřevu ze sibiřských řek.

Období středního holocénu (před 8,2 až 4,2 ka) se vyznačovalo sušším klimatem. Mezi zachycenou vegetací dominují druhy sněhových výležisek, jež jsou později nahrazeny společenstvy polosuchých vřesovišť. Ke konci středního holocénu jsou doložena společenstva s kasiope čtyřhrannou

Obr. 9.4: Půdní profil vyvinutý během holocénu po zániku ledovců posledního glaciálního maxima v Brucebyenu. Holocenní pedologické procesy hrály klíčovou úlohu během kolonizace odledněné souše terestrickým rostlinstvem (Bernardová).

Cassiope tetragona, která vyžaduje mírnější zimy a vyvinutý půdní profil. Její pozdější nástup může být ovšem způsoben i tím, že její refugia po posledním zalednění byla daleko od souostroví Svalbard, pravděpodobně až v Beringově průlivu. Po odlednění se postupně šířila přes celou Arktidu až na Svalbard.

V pozdním holocénu (posledních 4,2 ka) se vegetace stabilizovala do současné podoby. Zajímavým fenoménem je snížení druhové bohatosti oproti ranému holocénu, zachycené v paleoekologických záznamech. To je vysvětlováno tím, že odlednění souostroví a obnažení substrátu sice umožnilo kolonizaci novými druhy, změny klimatu a mezidruhová konkurence nicméně vyselektovaly druhové spektrum do současné podoby.

Chladnější, avšak stále vlhké podmínky favorizovaly vyšší výskyt druhů chladnomilnějších společenstev sněhových výležisek. Stálý výskyt taxonů vyžadujících suché prostředí a teplomilných druhů ve fosilním záznamu ale dokládá pestrou mozaiku ekologických stanovišť v pozdním holocénu a s nimi spojených rostlinných společenstev.

Asi před 5,5 ka začalo chladnější období holocénu, nazývané neoglaciál. Jeho závěrečnou etapou byla malá doba ledová (LIA, anglicky *Little Ice Age*), která vyvrcholila kolem roku 1900. Právě od tohoto data svalbardské ledovce ustupují. Generální ústup byl u některých ledovců přerušován epizodickými rapidními postupy (anglicky *ice-surges*), po nichž následoval opět klidový stav spojený s degradací postoupivších ledovcových čel. To je doloženo například nálezy zachovalých tundrových společenstev mezi vrstvami morénových uloženin (tillu), jako například v předpolí ledovce Werenskiold.

Postup ledovců během LIA a následná deglaciace jsou hlavními faktory vzniku současné ledovcové krajiny, na kterou se soustředí mnoho moderních přírodovědných výzkumů. Ledovce na Svalbardu mají převážně polytermální bazální režim: mocné centrální a horní části splazů mají teplou/mokrou bázi, což znamená, že na kontaktu ledovce a podkladu je kapalná voda, zatímco periferní zóny splazů mají chladnou/suchou bázi, tj. ledovec je přimrzlý k podkladu.

Obr. 10.4: Oblíky v zátoce Adolfbukta, předpolí Nordenskiöldbreenu (Hanáček).

Obr. 11.4: Tillová plošina subglaciálních tillů s bludnými balvany a se sedimentárními valy, jižní předpolí Nordenskiöldbreenu (Hanáček).

Teplá báze s kapalnou vodou umožňuje ledovcům erodovat pevné skalní podloží. Vznikají tak oblíky, což jsou pahorky z tvrdé horniny ohlazené a rýhované ledovcem (Obr. 10.4), které se vyskytují buď izolovaně (například před čelem Svenbreenu), nebo v podobě souvislých oblíkových krajin (například na severním předpolí Nordenskiöldbreenu). V plochém terénu se pod ledovci s teplou bází ukládají subglaciální tilly,

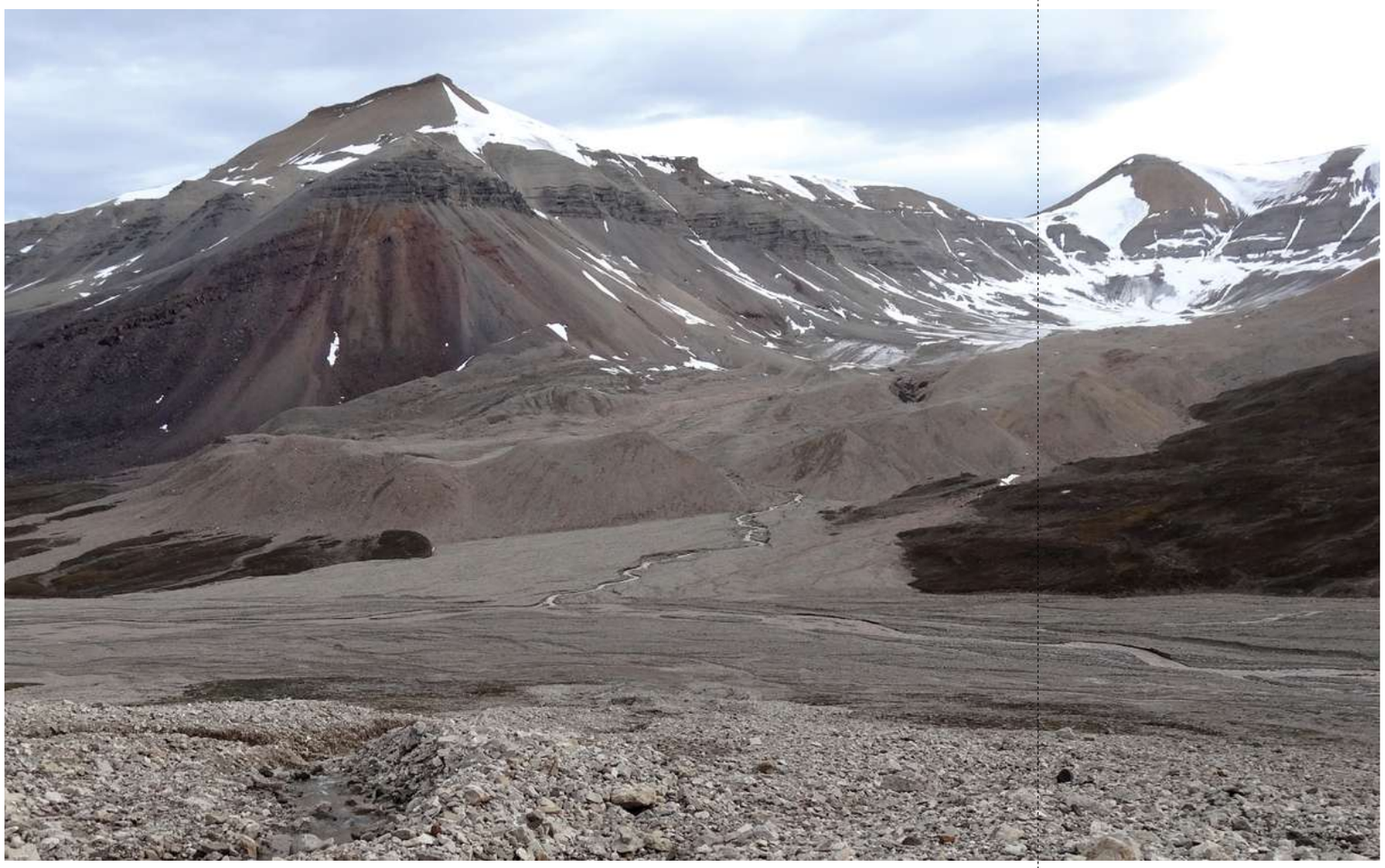
jež se projevují jako tillové plošiny s velkými balvany a dlouhými úzkými sedimentárními valy. Balvany byly taženy ledovcem po podkladu a na příhodných místech se o podložku zablokovaly. Sedimentární hřbety se vytvořily uložením sedimentu z ledovcové báze v energetickém stínu balvanů, tj. ve směru postupu ledovce. Instruktivní tillové plošiny nalezneme na severním i jižním předpolí Nordenkiöldbreenu (Obr. 11.4).

Většinu plochy post-LIA předpolí ledovců tvoří morény s ledovým jádrem (Obr. 12.4). Tyto morény vznikly pod periferními zónami ledovců. Jelikož jsou okraje ledovců přimrzlé k podkladu, blokují postup ledu ze svého zápolí, který má na své bázi vodu. Tlak mobilního zápolí nakonec přimrzlou okrajovou část ledovce zdeformuje, v důsledku čehož má čelo polytermálního ledovce složitou stavbu s vrásami a přesmyky: obsahuje deskovité šupiny čistého ledu, ledu prostoupeného vmrzlým detritem i samotných zmrzlých sedimentů. Během degradace ledovcového čela

Obr. 12.4: Degradující morény s ledovým jádrem před čelem Bertilbreenu (Hanáček).

Obr. 13.4: Pásmo kopečkových morén a kotlíkových jezírek protnuté ledovcovou řekou, LIA, proglaciální zóna Svenbreenu a Hørbyebreenu (Hanáček).

Obr. 15.4: Štěrková lavice a koryta v distální části divočícího výplavového vějíře proglaciální zóny Svenbreenu (Hanáček).



Obr. 14.4: Podkovovitý val latero-frontální morény vyznačující maximální rozsah malého ledovcového splazu v Munindalenu během kulminace LIA. Ledovec splýval s linií morény určitě ještě roku 1936 (snímek z roku 2013; Hanáček).

brání sedimentární materiál, zvláště je-li přítomen ve značném objemu, roztávání ledovce. Výsledkem je terén sestávající z kopečků s ledovým jádrem pokrytým sedimentem, takzvané pásmo kopečkových morén. Výška individuálních kopečků se nejčastěji pohybuje v metrech, průměr naměříme i v desítkách metrů. Kopečkové morény zaujímají většinu rozlohy ledovcového předpolí odledněného po kulminaci malé doby ledové; názornými příklady jsou předpolí Svenbreenu a Hørbyebreenu (Obr. 13.4). Mladé, přímo před současným okrajem ledovce situované kopečkové morény s ledovým jádrem mají dynamický reliéf (Obr. 12.4). Povrch a zejména pak svahy kopečků jsou nestabilní důsledkem degradace ledu a gravitačního sklouzávání sedimentárního materiálu. Starší kopečkové morény podél vnějšího okraje proglaciální zóny mají nivelizovanější reliéf, protože se pokročilou degradací ledu kopečky snížily a stabilizovaly. Tavná voda z těchto morén vyplňuje deprese mezi kopečky, a tak vznikají kotlíková jezírka (anglicky *kettle lakes*). Linii maximálního rozsahu ledovců během LIA u některých případů vyznačuje morfologicky výrazný hřbet latero-frontální morény, například před už skoro zaniklým postranním ledovcem v Munindalenu nebo před Ragnarbreenen či Nordenskiöldbreenem (Obr. 14.4).

Ledovce pokryté detritem se často vyvíjejí v linii spojení 2 ledovcových splazů: splynutím jejich bočních morén vzniká takzvaná střední moréna (například Ebbabreen, jižní část Nordenskiöldbreenu). Detrit také někdy pokrývá ce-

Obr. 16.4: Tříděné polygony na náhorní plošině Yggdrasilkampen, měřítko 1 m (Hanáček).

lá ledovcová čela (například Longyearbreen, Bertilbreen či Muninbreen): na povrch ledovce se dostal vertikálním povrchovým odtáváním ledovce, které odkrylo původně vnitroledovcový (englaciální) materiál.

Vedle kopečkových morén s ledovým jádrem jsou nejvýznamnějšími komponentami post-LIA proglaciální krajiny glaciofluviální sedimenty divočících řek tavné vody, zastoupené hlavně štěrky a štěrkovitými písky, méně už pak písky. Proglaciální řeky jsou dotovány supraglaciálními a subglaciálními potoky, protékají pásmy kopečkových morén a za jejich hranicemi vytvářejí výplavové vějíře (například na pobřeží Petuniabukty). Uvnitř dlouhých údolí (například Munindalen) vznikají protáhlé divočící toky typu „valley trains" a v ústích těchto údolí do velkých údolí (například v ústí Munindalenu do Mimerdalenu) se rovněž formují široké výplavové vějíře. Uvnitř řečišť vznikají vnitrokorytové i postranní lavice, protínané říčními kanály různé velikostní hierarchie (Obr. 15.4). V proglaciální zóně Hørbyebreenu je zachován dlouhý, klikatý štěrko-pískový hřbet – výplň původně podledovcového tunelu (esker).

Spolu s ledovcovými předpolími tvoří nezaledněný povrch Svalbardu tříděné půdy vzniklé opakovaným sezónním táním a zamrzáním aktivní vrstvy permafrostu. Nejčastější jsou tříděné pruhy a tříděné polygony (Obr. 16.4). Podél příkrých stěn fjordů se akumulují typicky vyvinuté koluviálně-aluviální kužely a kuželové delty.

5. Zaledněni Svalbardu v minulosti a současnosti, scénáře budoucího vývoje

Zbyněk Engel

Ledovce patří k nejdůležitějším faktorům ovlivňujícím vývoj přírodního prostředí Svalbardu. V horských oblastech se utvářely již v průběhu neogénu, větší část ostrovů pak začaly pokrývat v chladných obdobích od počátku kvartéru. Dominantním činitelem se ledovce staly před 1 Ma, kdy pokryly téměř celé souostroví a rozšířily se do přilehlých šelfových oblastí. Svalbard byl od té doby jedním z hlavních center rozsáhlého ledovcového štítu v oblasti Barentsova moře, jenž dosáhl svého maximálního územního rozsahu v období kvartéru. Ledovcové štíty vznikaly v oblasti souostroví i v průběhu následujících glaciálů a postupně přetvářely povrch ostrovů i okolního reliéfu, který se následkem mořské transgrese v pozdním glaciálu ocitl pod hladinou oceánu. Poslední ledovcový štít Svalbardu dosáhl svého maximálního rozsahu před 24 až 22 ka a rozpadl se na počátku holocénu. V současnosti pokrývají ledovce přibližně 55 % povrchu souostroví, jejich rozloha se však od devadesátých let 20. století v důsledku klimatických změn rychle zmenšuje. Pokud se trendy místních klimatických podmínek nezmění,

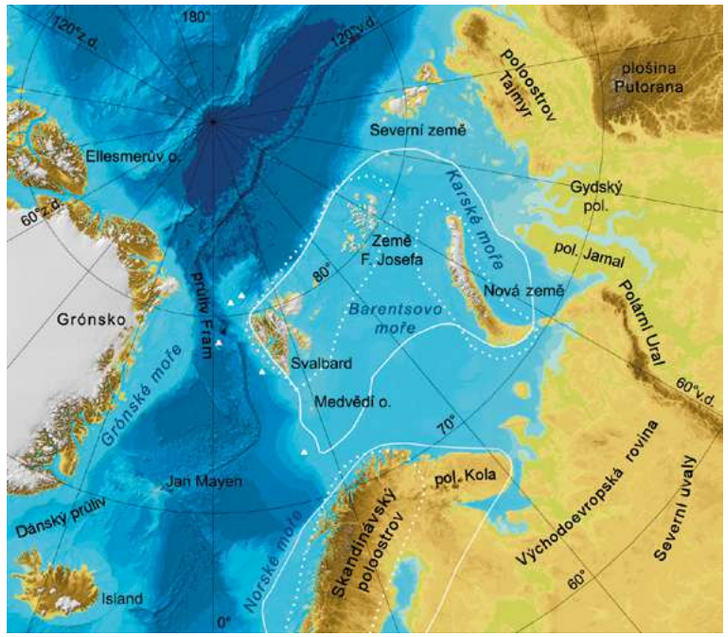
ztratí ledovce Svalbardu do konce 21. století 50 až 85 % objemu a 8 % se budou podílet na vzestupu hladiny světového oceánu z tajících ledovců.

Současné zalednění Svalbardu zaujímá 10 % rozlohy arktických ledovců mimo Grónský ledovcový štít. V eurasijské části Arktidy patří Svalbard společně se souostrovím Země Františka Josefa, Severní země a Nová země k nejvýznamnějším oblastem zalednění. Vzhledem k výraznému západo-východnímu gradientu klimatických podmínek v eurasijské Arktidě se Svalbard nachází v její nejteplejší části s nejvyššími úhrny srážek. Tyto klimatické podmínky jsou společně s polohou souostroví na rozhraní teplých a arktických vod oceánu příčinou vysoké citlivosti místních ledovců na změny atmosférické a oceánské cirkulace. Probíhající klimatické změny v Arktidě jsou navíc výraznější než v nižších zeměpisných šířkách, což se odráží v rychlém úbytku zdejších ledovců a mořského zámrzu. Zesílené projevy globálního oteplování lze ve vysokých severních zeměpisných šířkách na základě modelů cirkulace předpokládat i do budoucna.

Zalednění v období neogénu a kvartérních glaciálů

Současný stav poznatků o zalednění Svalbardu vychází především ze sedimentárních záznamů a z geomorfologických dokladů v okrajové části pevninského šelfu Barentsova moře. Ledovcové sedimenty uložené na ostrovech i tvary zdejšího reliéfu modelované ledovci byly totiž v průběhu následujících glaciálů z velké části destruovány. Základem paleoklimatických a geochronologických rekonstrukcí zalednění jsou proto sedimentární souvrství uložená na úpatí pevninského svahu při vyústění podmořských sníženin, jimiž stékaly ledovce z center zalednění na pevninském šelfu. Tyto sníženiny, často tektonicky podmíněné, jsou ledovci přeměněny do podoby trogů a dosahují hloubek 300 až 500 m. Materiál transportovaný ledovci se ukládal při vyústění trogů, kde tvoří rozsáhlé náplavové kužely. Největší akumulace tohoto typu v Arktidě se nachází jižně od Medvědího ostrova při ústí 750 km dlouhého a 150 až 200 km širokého trogu. Náplavový kužel dosahuje mocnosti 3 až 4 km, zahrnuje souvislý sled sedimentů ukládaných v průběhu posledních 5 Ma, a představuje tak významný stratigrafický záznam podmínek v oblasti Barentsova moře. Vývoj zalednění této oblasti byl rekonstruován také na základě analýz sedimentů z podmořské plošiny Yermak, průlivu Fram a přilehlé části západního pevninského svahu (Obr. 1.5). Velmi dobře dochované jsou sedimentární záznamy a geomorfologické doklady z období posledního kvartérního (viselského) glaciálu, které umožňují poměrně přesně vymezit rozsah dílčích fází zalednění a stanovit jejich stáří.

Horninový materiál v mořských sedimentech svědčí o přítomnosti ledovců v severní polární oblasti dlouho před začátkem kvartéru. Bludné balvany a písčité sedimenty uvolňované z plovoucích ledovců ukazují na zalednění dílčích částí Arktidy již před 46 Ma. Přibližně před 15 Ma dochází na

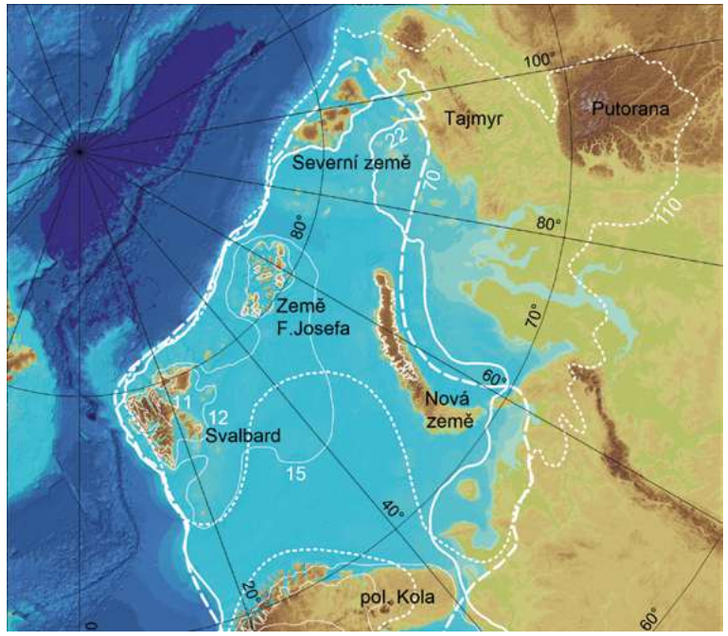


Obr. 1.5: Předpokládaný maximální rozsah zalednění Svalbardu a Barentsova moře ve svrchním pliocénu (tečkovaně) a spodním pleistocénu (bílá čára). Bílé trojúhelníky znázorňují polohu hlubokomořských sedimentárních profilů, které tvoří základ pro rekonstrukci přírodního prostředí zdejší oblasti v pliocénu a pleistocénu (Knies et al. 2009).

severní polokouli k ochlazení, které se časově shoduje s tektonicky podmíněným prohloubením sníženiny Lena v průlivu Fram a s počátkem výměny hlubinné vody mezi Atlantským a Severním ledovým oceánem. Následkem ochlazení se rozloha zalednění Arktidy zvětšuje, což se v mořských sedimentech ze středního miocénu (16 až 12 Ma) projevilo zvýšeným množstvím sedimentů transportovaných ledovci.

Výskyt ledovců na ostrovech Svalbardu a Země Františka Josefa se podařilo prokázat pro období pliocénu (5,3 až 2,6 Ma), a to na základě jílových minerálů v mořských sedimentech. V průběhu spodního pleistocénu (2,6 až 0,8 Ma) došlo v oblasti obou souostroví k opakovanému vzniku ledovcových štítů, které postupovaly oblastí Barentsova moře k jihu a jihovýchodu, kde se spojovaly se zaledněním Nové země. Pevninský šelf byl po většinu tohoto období nad hladinou moře a převážná část ledovců končila na souši. K postupu ledovce na okraj šelfu a k ukládání sedimentů v prostředí okrajového moře na pevninském svahu došlo přibližně před 1 Ma, kdy zalednění severní polární oblasti dosáhlo svého maximálního kvartérního rozsahu. V evropské části Arktidy pokryly ledovcové štíty celý šelf a v souostroví Svalbard dosáhly svého nejzazšího postupu k severu, což dokládají sedimenty na plošině Yemark. Ve stejné době přemodelovaly ledovce povrch ostrovů Svalbardu a reliéfu severozápadní části Západního Špicberku vtiskly jeho výrazný glaciální ráz. Rozsáhlé ledovcové štíty vznikly v oblasti svalbardského souostroví také v průběhu následujících středopleistocenních (0,8 až 0,1 Ma) glaciálů, což dokládá přítomnost 7 až 8 sedimentárních jednotek glaciálního původu v podmořských náplavových kuželech pod západním okrajem šelfu.

V období viselského (würmského) glaciálu (115 až 12 ka) došlo ke 3 hlavním postupům ledovcového štítu Svalbardu, které kulminovaly přibližně před 110, 70 až 60 a 24 až 21 ka. Během prvního postupu se ledovcový štít Svalbardu spojil s centrem zalednění v oblasti Země Františka Josefa a Karského moře, zůstal však pravděpodobně omezený na severní část šelfu (starší hypotéza připouští zalednění téměř celého šelfu). Následující postupy vedly ke vzniku rozsáhlého ledovcového štítu v oblasti Barentsova moře, jenž se na jihu spojo-



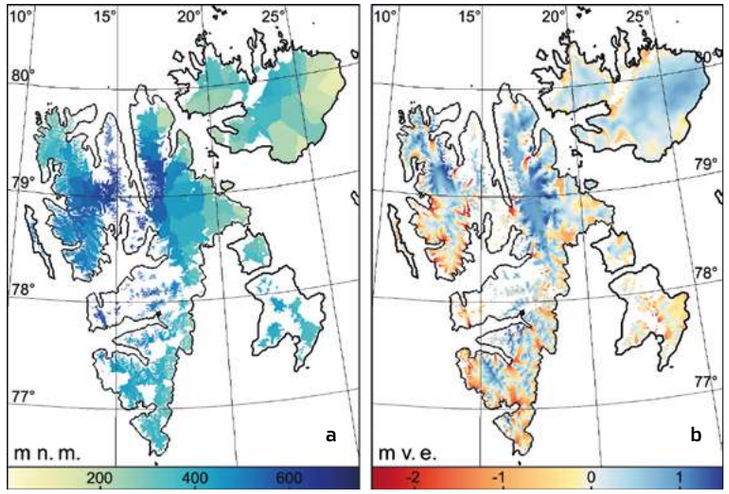
Obr. 2.5: Vývoj zalednění v oblasti Svalbardu a Barentsova moře v období viselského glaciálu. Tečkovaná, čárkovaná a silná nepřerušovaná linie znázorňují rozsah zalednění před 110, 70 a 22 ka, tenké linie vymezují okraj ustupujících ledovců před 15, 12 a 11 ka (Larsen et al. 2006; Hughes et al. 2016).

val s Fenoskandinávským ledovcovým štítem (Obr. 2.5). Ledovcový štít Svalbardu dosáhl největší mocnosti před 70 ka, kdy byly souvisle zaledněny i vnější ostrovy v severozápadní části souostroví. Poslední postup začal před 32 ka a vyvrcholil před 24 až 22 ka, kdy ledovcový štít zasahoval na západní okraj šelfu. Přibližně před 20 ka již ledovcový šít z této oblasti ustupoval a před 14 ka se jeho okraj nacházel při ústí fjordů na západním pobřeží Západního Špicberku. Rychlý ústup pokračoval v závěru pozdního glaciálu a na začátku holocénu (cca 12 až 10,5 ka), kdy došlo k odlednění fjordů a rozpadu ledovcového štítu na jádrové oblasti současného zalednění.

Vývoj zalednění v holocénu

V důsledku ústupu ledovců do vnitřních částí fjordů se uvolnila ústí vedlejších údolí a visutých karů, z nichž začaly do odledněných částí fjordů postupovat splazy údolních a karových ledovců. K největším postupům došlo v rozmezí 11 až 10 ka, do Wijdefjordu a Tempelfjordu však ledovce z bočních údolí sestupovaly ještě po následující tisíciletí. Ve středním holocénu (8,2 až 4,2 ka) ledovcové splazy ustupovaly, velká část ostrovů se odlednila a zalednění přetrvávalo jen ve vyšších polohách. Zalednění dosáhlo minimálního rozsahu pravděpodobně před 8 až 6 ka a soustředěno bylo ve východní části Západního Špicberku a v Severovýchodní zemi. Před 4 ka začalo období posledního postupu ledovců (neoglaciál), které vyvrcholilo v rané fázi malé doby ledové (1 až 0,5 ka). Podle starších názorů dosáhly ledovce v malé době ledové svých největších holocenních rozsahů, současné výzkumy však naznačují, že celkový rozsah zalednění mohl být větší na počátku holocénu. V té době ještě pokrývaly velkou část ostrovů relikty ledovcového štítu ze závěru viselského glaciálu a údolní ledovce postoupily na řadě míst dále než v průběhu neoglaciálu.

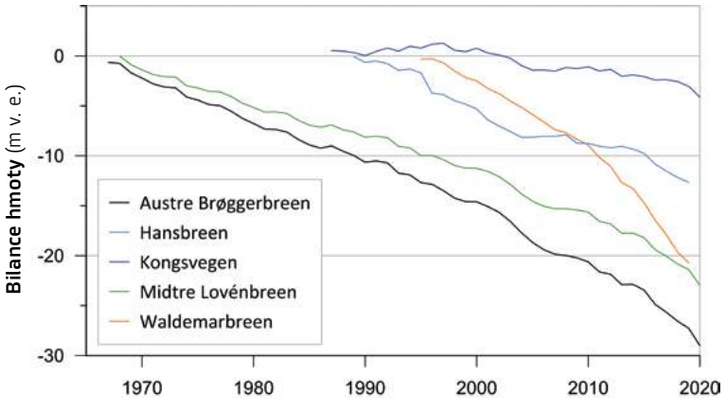
Postupy ledovců doznívaly ještě na počátku 20. století, a období malé doby ledové tak trvalo podstatně déle než v horských oblastech nižších zeměpisných šířek. Ve třicátých letech 20. století se následkem výrazného zvýšení letních teplot vzduchu začal objem ledovců zmenšovat a ztráty hmoty převládaly i v následujícím desetiletí. Po dočasném ochlazení doprovázeném přírůstkem hmoty ledovců v padesátých letech se trend letních teplot znovu obrátil a od poloviny šedesátých let úbytek ledovců převládá. Největší ztráty hmoty byly podobně jako v jiných částech Arktidy zaznamenány na počátku 21. století, kdy ledovce odtávaly čtyřikrát, či dokonce pětkrát rychleji než v předchozích dekádách. Docházelo k nim v západní a jižní části souostroví, příznivější bilanci pak měly ledovce v severovýchodní části Západního Špicberku, v Severovýchodní zemi a na Bílém ostrově (Obr. 3.5). Ablace se projevuje především v nízkých nadmořských výškách, malé ledovce ve střední části Západního Špicberku nicméně ovlivňuje až do nadmořské výšky 1 000 m. Na úbytku současného



Obr. 3.5: (**a**) Prostorové rozložení rovnovážné linie a (**b**) bilance hmoty ledovců na Svalbardu (van Pelt et al. 2019).

zalednění Svalbardu se podílí také telení a odtávání ledovcových splazů v mořském prostředí. V letech 2000 až 2006 byly ztráty hmoty plovoucích splazů srovnatelné s odtáváním ledovců na souši, jejich podíl na úbytku zalednění Svalbardu se však zvyšuje. Celková bilance hmoty ledovců souostroví byla ve 20. století vyrovnaná, po roce 2000 převážně negativní (Obr. 4.5). Průměrné roční ztráty hmoty ledovců v letech 2006 až 2016 odpovídaly na Svalbardu 0,47 m výšky vodního sloupce, což je hodnota srovnatelná s celosvětovým průměrem zaledněných oblastí mimo Grónský a Antarktický ledovcový štít.

Dlouhodobé změny hmoty ledovců Svalbardu ovlivňují kromě klimatických podmínek také cyklické pohyby ledovcových splazů (anglicky *ice-surges*), které se vyznačují střídáním fází rychlého (10^2 až 10^3 m za rok) a pomalého (10^1 m za rok) pohybu. Zatímco klidová fáze zdejších ledovců trvá vyšší desítky až stovky let, k rychlým pohybům dochází v řádu měsíců až let. V období zvýšené aktivity se urychluje transport hmoty z akumulační do ablační zóny ledovců, prodlužuje se délka ledovců a zvyšuje se ablace plovoucích splazů. Rychlé pohyby jsou doprovázeny výraznými postupy ledovcových čel, zejména v případě plovoucích splazů. Extrémní případy rychlých postupů ledovců byly na Svalbardu zaznamenány



Obr. 4.5: Kumulativní bilance hmoty vybraných ledovců na Svalbardu. Polohu ledovců ukazuje Obr. 5.5 (Norsk Polarinstitutt 2020; WGMS 2021).

Obr. 5.5: Současné zalednění na Svalbardu. Tmavě modře jsou zvýrazněny ledovce s nejdelšími řadami bilančních dat, světle modře jsou vyznačeny ledovce uvedené v textu (RGI Consortium 2017).

ve třicátých letech 20. století. V letech 1935 a 1936 postoupil největší ledovec Západního Špicberku Negribreen o 12 km severní částí Storfjordu a v rozmezí let 1937 a 1938 následoval největší zdokumentovaný postup na jižním pobřeží Severovýchodní země, kde se čelo ledovce Bråsvellbreen posunulo o 20 km vpřed do průlivu Erika Eriksena (Obr. 5.5). Četnost rychlých pohybů se od konce 20. století zvýšila, a to patrně v důsledku dlouhodobého vzestupu teplot v Arktidě a následných změn teplotního režimu ledovců a hydrologických podmínek na jejich bázi, které ovlivňují vnitřní dynamiku ledovců.

Současné zalednění a jeho očekávané změny

Charakter současného zalednění Svalbardu, zastoupení typů ledovců na jednotlivých ostrovech a jejich celková rozloha odrážejí geomorfologické a klimatické podmínky souostroví. Příznivé podmínky pro výskyt ledovců indikuje nízká poloha rovnovážné linie (anglicky *equilibrium-line altitude*) ledovců, která ohraničuje horní část ledovců s kladnou bilancí hmoty. Průběh linie určují na Svalbardu především atmosférické srážky, jež dosahují nejvyšších ročních úhrnů v jihovýchodní části souostroví, odkud klesají směrem k severozápadu (viz 6. kapitolu). Ve srážkově bohatší oblasti se linie rovnováhy pohybuje v rozmezí 100 až 400 m, přičemž nejnižších hodnot v rámci celého souostroví dosahuje v Severovýchodní zemi (Obr. 3.5). Poloha rovnovážné linie narůstá do centrální části Západního Špicberku a v blízkosti 79. rovnoběžky kulminuje ve výškách přes 700 m.

V souladu s průběhem rovnovážné linie ledovců jsou nejvíce zaledněny Bílý ostrov (95 %) a Severovýchodní země (74 %) v méně členité severovýchodní části souostroví, kde se na zalednění podílejí především ledovcové čapky (Tab. 1.5). Ledovcové čapky Austfonna (8 067 km^2) a Vestfonna (2 367 km^2) ve východní, respektive západní části Severovýchodní země (Obr. 5.5) jsou největšími ledovci Svalbardu. Ledovce pokrývají také převážnou část (78 %) severovýchodní části Západního Špicberku, která je zaledněna ledovcovými čapkami a dlouhými údolními ledovci. Ledovce jsou desítky kilometrů dlouhé a jejich zdrojové oblasti mají rozlohu v řádu 100 km^2.

Hinlopenbreen, nejdelší údolní ledovec souostroví, dosahuje délky necelých 70 km. V členité západní části Západního Špicberku převažují karové a údolní ledovce, jejichž maximální délka se na severozápadě blíží 50 km (Kronebreen), na jihu pak přesahuje 35 km (Vestre Torellbreen). Nižší ostrovy s méně členitým povrchem ve východní části souostroví jsou zaledněny hlavně ledovcovými čapkami, jež pokrývají 25 až 55 % rozlohy ostrovů. Nejmenší podíl zaledněné plochy má ostrov Země prince Karla, kde se projevuje vliv teplého Západošpicberského proudu a srážkového stínu Západního Špicberku.

Tab. 1.5: Rozloha ledovců na Svalbardu (upraveno podle RGI Consortium 2017).

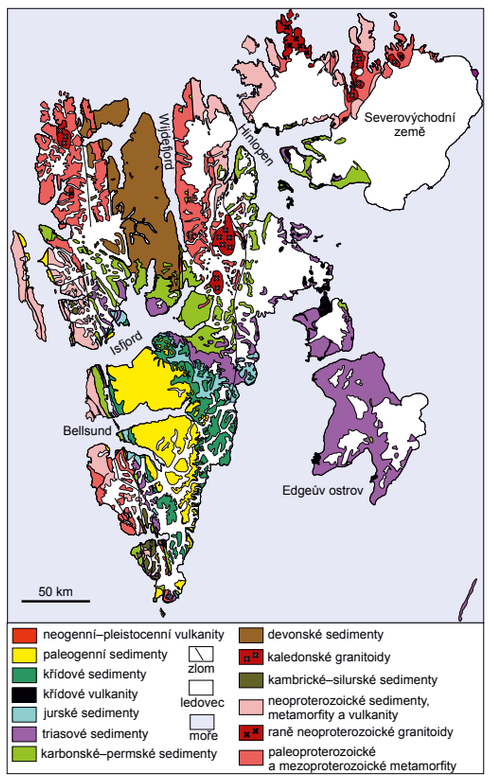
Ostrov (česky/norsky)	**Rozloha ostrova** (km^2)	**Rozloha ledovců** (km^2)	**Podíl zalednění** (%)
Západní Špicberk / Spitsbergen	37 673	20 088	53
Severovýchodní země / Nordaustlandet	14 443	10 683	74
Edgeův/Edgeøya	5 074	1 785	35
Barentsův/Barentsøya	1 288	509	40
Bílý/Kvitøya	682	646	95
Země prince Karla / Prins Karls Forland	615	68	11
Wilhelmův/Wilhelmøya	120	30	25
Velký/Storøya	50	28	55

Ledovce Svalbardu mají většinou polytermální charakter s teplotami blízkými tlakovému tavnému bodu v akumulační oblasti a s převážně chladnými podmínkami v ablační zóně. V celém objemu jsou zmrzlé pouze malé ledovcové čapky a karové ledovce s mocností do 100 m. Chladné podmínky a permafrost v podloží okrajové části ledovců patří mezi příčiny relativně malých bazálních rychlostí zdejších ledovců. Nejnižší rychlosti vykazují ledovce na souši, které se pohybují o několik jednotek až desítek milimetrů za den. Ledovcové splazy ve fjordech a v okrajových mořích dosahují denních rychlostí v řádu metrů, ve fázích rychlého pohybu se však pohybují až o 100 m za den. Většina ledovců (dle některých autorů až 90 %) se následkem střídání fází pomalého a rychlého pohybu vyznačuje cyklicky kolísající délkou. Přibližně 15 % ledovců, jejichž zdrojová oblast zaujímá 68 % celkové rozlohy zalednění Svalbardu, zasahuje do pobřežní zóny, kde dochází k rozpadu (telení) ledovcových splazů na velké bloky ledu (takzvané icebergy, Obr. 6.5). Většina bloků svou delší osou nepřesahuje 10 m, z dlouhých plovoucích splazů na východním pobřeží Severovýchodní země a Bílého ostrova se však oddělují i části ledovců delší než 100 m. Podle Randolphského inventáře je na Svalbardu 1 567 ledovců, které na základě družicových snímků z let 2001 až 2010 zaujímají rozlohu 33 837 km^2. Celkový objem ledovců se odhaduje na 5 000 až 10 000 km^3, čemuž by v případě jejich odtání odpovídal nárůst hladiny světového oceánu o 13 až 24 mm.

Objem ledovců a modelované změny klimatických podmínek Svalbardu se používají pro predikce dalšího vývoje stavu místního zalednění. Roční srážkové úhrny by se měly do konce 21. století podle modelových studií zvýšit přibližně o pětinu a průměrné roční teploty vzduchu by měly vzrůst o 3 až 8 °C (viz 6. kapitolu). V důsledku klimatických změn má narůstat úbytek hmoty ledovců a odtok ze zaledněných povodí. Odtok by měl kulminovat v polovině 21. století, kdy má být až o polovinu vyšší v porovnání se současným sta-

Obr. 6.5: Ledovec Nordenskiöldbreen v zátoce Billefjord je pečlivě monitorován. Jeho ústup je očividný: každoročně ubudou stovky metrů krychlových ledu (Archiv CPE).

vem, poté by měl začít klesat a v závěru 21. století by měl být přibližně o 10 % nižší než v současnosti. Předpokládá se, že podíl tavné vody z ledovců na celkovém odtoku se v průběhu století zvýší ze současných 51 % na 68 %. Ztráta hmoty ledovců Svalbardu na konci století se odhaduje na 50 až 85 % současného objemu, odpovídající příspěvek k nárůstu hladiny světového oceánu je pak odhadován na 10 až 21 mm. Svalbard se má na vzestupu hladiny oceánu z tajících ledovců (mimo ledovcové štíty) v závěru 21. století podílet téměř 8 % (215 ± 21 mm). V rámci Arktidy, na kterou připadá přes 60 % modelovaného nárůstu hladiny, patří Svalbard k nejvýznamnějším zdrojovým oblastem tavných vod s příspěvkem srovnatelným s ledovci v okrajové části Grónska. Objem vody vázané v arktických ledovcích je řádově menší než v případě Grónského ledovcového štítu, v průběhu 21. století však zůstane jednou z hlavních příčin nárůstu hladiny a změn cirkulace světového oceánu.



Obr. 7.5: Zjednodušená geologická mapa Svalbardu bez kvarterních sedimentů (Hanáček, zdroj dat Winsnes 1988; Geology of Svalbard. Online. Dostupné z: geokart.npolar.no/geologi/GeoSvalbard/#10/78.7678/13.7371 [cit. 2024-10-04]).

6. Klimatické poměry Svalbardu

Kamil Láska

Klimatické faktory a jejich význam

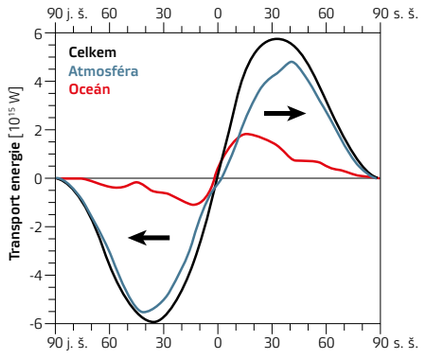
Klimatické podmínky Svalbardu jsou utvářeny souborem klimatotvorných procesů a faktorů, které nejčastěji dělíme na faktory astronomické, geografické (lokální), cirkulační a antropogenní. Hlavním astronomickým faktorem, souvisejícím s oběhem Země kolem Slunce a se sklonem zemské osy, je výška Slunce. Zeměpisná šířka, v níž se souostroví rozkládá (74° až 81° s. š.), proto určuje maximální (polední) výšku Slunce nad obzorem a délku trvání polárního dne a polární noci (viz 3. kapitolu). Při průchodu slunečních paprsků atmosférou dochází při malé výšce Slunce k významnému poklesu intenzity slunečního záření, a to zejména kvůli jeho velké absorpci a značnému rozptylu. Během polárního léta je tento pokles částečně dorovnáván prodlouženým trváním slunečního svitu, v důsledku čehož jsou denní úhrny globálního slunečního záření na Svalbardu (20 až 25 $MJ \cdot m^{-2}$) často srovnatelné s hodnotami naměřenými v České republice (25 až 30 $MJ \cdot m^{-2}$).

Celkový zisk zářivé energie je však zásadním způsobem modifikován fyzikálními vlastnostmi zemského povrchu, především pak jeho odrazivostí (albedem), nebo také jižní či severní orientací svahů. Tento geografický faktor často způsobuje velké prostorové rozdíly v množství energie absorbované zemským povrchem. Oproti povrchu tundry s typickým albedem mezi 0,10 až 0,25, který je schopný přijmout až 90 % dopadajícího slunečního záření, má povrch sněhu a ledu vysokou odrazivost (0,55 až 0,95), a odráží tak většinu zářivé energie. Důsledkem vysoké odrazivosti sněhové pokrývky jsou převládající ztráty energie formou dlouhovlnného vyzařování zemského povrchu a související ochlazování povrchu a přízemní vrstvy atmosféry. Hlavně v období polární noci, na 78. rovnoběžce s trváním od konce října do poloviny února, převažuje v oblasti Svalbardu záporná radiační bilance. Ztráty energie jsou největší v zimních měsících podél západního pobřeží Svalbardu a také v oblasti Grónského moře, kde se pohybují v rozmezí −7 až −8 $MJ \cdot m^{-2}$. Malé prostorové rozdíly s průměrnou hodnotou pouze mezi −3 až −4 $MJ \cdot m^{-2}$ se vyskytují v centrální části Severního ledového oceánu. V místech, kde se v souvislém mořském zámrzu objevují leduprosté plochy (polynie), klesá radiační bilance na hodnotu −5 $MJ \cdot m^{-2}$. Význam polynií spočívá zejména v tom, že se díky rozdílné výměně energie mezi atmosférou a volnou mořskou hladinou přiléhající vzduch ohřívá a současně roste množství vodní páry v atmosféře. V jejich bezprostředním okolí se vytvářejí vhodné podmínky pro rozvoj fytoplanktonu a zooplanktonu, a proto plní důležitou funkci v rámci arktického mořského ekosystému. V okolí Svalbardu se nejbližší polynie vyskytují v oblasti Karského moře a východně položeného moře Laptěvů.

S jarním táním sněhové pokrývky dochází v rozsáhlejších oblastech tundry podél pobřeží Svalbardu k velmi rychlým změnám bilance záření, jež přechází ze záporných do kladných hodnot. Období kladné radiační bilance je však na Svalbardu poměrně krátké – nejčastěji trvá od května do konce srpna. Průměrné úhrny radiační bilance v těchto měsících dosahují podél západního pobřeží ostrova Špicberk 8 až 9 $MJ \cdot m^{-2}$. Nejnižší naměřené hodnoty byly zaregistrovány na ledovcové čapce Austfonna (Severovýchodní země) a činily pouze 2,5 $MJ \cdot m^{-2}$. Naopak největší úhrny radiační bilance se v průběhu léta vyskytují podél okrajů mořského zámrzu (10 až 11 $MJ \cdot m^{-2}$) a v oblastech nepokrytých mořským ledem, například v západní části Barentsova moře a Medvědího ostrova (13 až 14 $MJ \cdot m^{-2}$), kde je výskyt vyšších hodnot podmíněn menším množstvím oblačnosti a narůstající intenzitou globálního záření v okrajových částech Arktidy.

Atmosférická cirkulace

V důsledku vysokých ztrát energie a převažující záporné radiační bilance v oblasti Svalbardu nabývá na významu atmosférická a oceánická cirkulace, jejímž prostřednictvím je z rovníkových oblastí směrem k pólu transportováno velké množství tepelné energie (Obr. 1.6). Na severní polokouli se největší akumulace a transport tepla (cca $5 \cdot 10^{15}$ W) uskutečňují mezi rovníkem a 30° s. š. Směrem k pólu přenáší následně zhruba 60 % energie vzduchové hmoty a zbylých 40 % připadá na mořské proudy. Cirkulační faktory tedy hrají důležitou roli jak v klimatickém systému Svalbardu, tak i v celé arktické oblasti.



Obr. 1.6: Meridionální transport energie od rovníku do oblasti pólů – celkový i rozdělený podle jednotlivých složek, tj. atmosférické a oceánické (Láska, zdroj dat Trenberth et Fasullo 2017).

Atmosférická cirkulace v oblasti Svalbardu je podmíněna rozložením tlakových útvarů, z nichž nejdůležitější jsou severoatlantská (islandská) tlaková níže a oblast (výběžek) vysokého tlaku, jenž je součástí sezónní tlakové výše nad Grónskem. Islandská tlaková níže a z ní vycházející brázda nízkého tlaku vzduchu zasahuje přes severní část Atlantského

oceánu až do oblasti Karského moře a jižní části Svalbardu. Na toto permanentní akční centrum atmosféry je vázána atlantská větev arktické fronty, na níž se stýká studený vzduch z oblasti Severního ledového oceánu s teplejším vzduchem nad Atlantským oceánem. Rozdílné vlastnosti obou vzduchových hmot se projevují intenzivní cyklonální činností (cyklogenezí) a vznikem a pohybem frontálních cyklon, díky nimž může teplejší vzduch pronikat až do oblasti Svalbardu. V podzimních a zimních měsících jsou teplotní rozdíly mezi vzduchovými hmotami největší a projevují se zesílením cyklonální aktivity, naopak v jarních a letních měsících, v důsledku menších teplotních rozdílů nad severní částí Atlantského oceánu, postupně oslabuje také cyklonální aktivita vázaná na islandskou tlakovou níži. Zeslabení cyklonální aktivity na jaře je ovlivněno výběžkem vysokého tlaku vzduchu z grónské tlakové výše, zatímco v létě hraje roli slabě vyjádřená tlaková výše v oblasti pólu.

Popsané tlakové útvary spolu s jejich velkou sezónní proměnlivostí mají rozhodující význam na utváření specifických povětrnostních podmínek v oblasti Svalbardu. Cyklonální proudění vázané na tlakové níže (57 % všech případů) převažuje v průběhu roku nad prouděním anticyklonálním (43 %). V zimě podíl cyklonálních situací roste až na 65 %, což je spojeno se značnou proměnlivostí teploty, velkou oblačností a vypadáváním atmosférických srážek. Nejčastěji se jedná o proudění z východního sektoru podporované tlakovými nížemi nad Norským mořem. V letních měsících je podíl cyklonálního a anticyklonálního proudění vyrovnaný; v červenci se nejčastěji vyskytuje jihovýchodní proudění přinášející do oblasti Svalbardu relativně teplé vzduchové hmoty.

Místní cirkulace a související meteorologické jevy

Hornatý a značně členitý povrch většiny ostrovů ovlivňuje společně s malou výškou Slunce nad obzorem distribuci slunečního záření a vytváří prostorové rozdíly v energetické bilanci a transportu tepla mezi zemským povrchem a atmosférou. Výrazný alpinský reliéf Svalbardu (severní a jižní svahy se klimaticky odlišují) má značný vliv také na pole větru a na deformaci proudění, podmiňující vznik místního proudění a uzavřených cirkulačních systémů, například v údolích a ve fjordech.

Na Svalbardu se nejčastěji vyskytuje místní proudění typu fén (föhn) a bríza a dále pak údolní, horský a katabatický vítr. Fén se zde vyskytuje nejčastěji při východním, severovýchodním nebo západním proudění a důležitou podmínkou pro jeho vznik je směr proudění, který by měl být přibližně kolmý na horský hřeben. Při dostatečně vysoké rychlosti proudění a splnění dalších termodynamických podmínek dochází k nasycení vystupujícího vzduchu a vypadávání srážek na návětrné straně. Vzduch přetékající a sestupující na závětrné straně se projevuje jako suchý a teplý padavý vítr. Fén často doprovází výskyt typické fénové (orografické) oblačnosti pokrývající vrcholové partie hor. Pokud tuto oblačnou hradbu pozorujeme ze závětrné strany pohoří, jeví se nám jako fénová zeď nebo fénový val (Obr. 2.6). Při vzniku fénu dochází na závětrných svazích Svalbardu ke zmenšení úhrnu srážek i četnosti jejich výskytu. Dalším typem proudění je bríza, tedy systém místní (pobřežní) cirkulace s typickou denní periodicitou. Na Svalbardu se bríza vytváří často v období anticyklonální cirkulace nad pobřežní zónou a přilehlou částí moře nebo fjordu.

Obr. 2.6: Oblačný (fénový) val vznikající při přetékání východního proudění přes ledovcovou čapku Lomonosovfonna do zátoky Petuniabukta v centrální části ostrova Západní Špicberk (Láska).

V období záporné radiační bilance (například v nočních hodinách nebo v období polární noci) hrají reliéf a vlastnosti zemského povrchu významnější roli než v období kladné bilance. V důsledku ochlazování zemského povrchu dlouhovlnným vyzařováním se vytvářejí stabilní teplotní stratifikace a výrazné teplotní inverze. S nimi souvisí rovněž výskyt extrémně nízkých minimálních teplot v oblasti Svalbardu, zejména uvnitř úzkých fjordů se strmými svahy (například Billefjord, Kongsfjord, Van Mijenfjord, Wijdefjord).

K největším ztrátám energie a největšímu ochlazování přízemní vrstvy atmosféry dochází na ledovcích. Působením gravitační síly stéká studený a hustý vzduch po povrchu ledovce do údolí, a má proto charakter termicky podmíněného (katabatického) proudění. Tento ledovcový (katabatický) vítr se pohybuje nad povrchem ledovce ve vrstvě o mocnosti jednotek až prvních desítek metrů. Na Svalbardu je výskyt katabatického proudění, na rozdíl od Grónska nebo Antarktidy, méně častým jevem, což souvisí s délkou a se sklonem ledovcových splazů v této oblasti. Ledovcový vítr proto dosahuje v blízkosti pobřeží rychlosti nejčastěji mezi 5 až 10 $m \cdot s^{-1}$ a má trvání několika hodin.

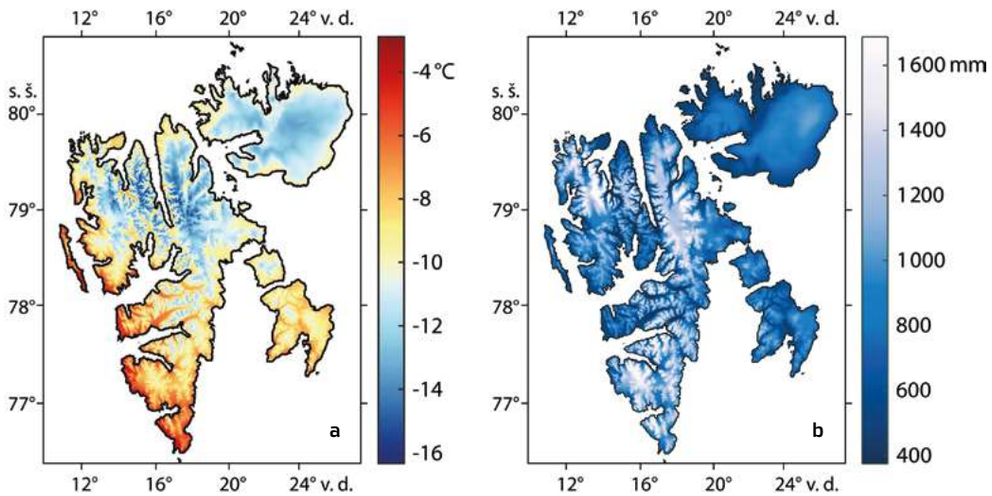
Rozsáhlé horské systémy v souostroví Svalbard vytvářejí dobré podmínky pro vznik vlnového proudění a orografických oblaků druhu *altocumulus lenticularis* (vyvýšená čočkovitá kupa). Ty vznikají v důsledku stacionárního proudění, které je kolmé na orografickou překážku při neutrálním nebo mírně stabilním zvrstvení atmosféry. Na závětrné straně překážky vzniká rotorové proudění s horizontální osou a vlnovou deformací. Vznikající vlny podmiňují výstup vzduchu po přední straně vlny a dochází k ochlazování vzduchu a ke kondenzaci vodní páry. V nejvyšší části vlny se vytváří charakteristický oblak, jenž má podobu čočky nebo disku s protáhlou horizontální osou a výraznými obrysy. V závislosti na teplotní stratifikaci a dynamice proudění nad orografickou překážkou se může vytvářet série vln a může vznikat větší počet oblaků stohovaných nad sebou, případně uspořádaných (replikovaných) v několika řadách do vzdálenosti až několika desítek kilometrů od orografické překážky (Obr. 3.6).

Obr. 3.6: Oblaka druhu *altocumulus lenticularis* nad centrální částí ostrova Západní Špicberk (Láska).

Teplotní a srážkové poměry

Svalbard patří společně s Islandem, zahrnutým do arktické oblasti v návaznosti na Program monitoringu a hodnocení Arktidy (AMAP, anglicky Arctic Monitoring and Assessment Programme), mezi nejteplejší oblasti Arktidy. Jeho západní část celoročně ohřívá Západošpicberský proud, v důsledku čehož jsou klimatické podmínky souostroví při porovnání s jinými oblastmi ve stejné zeměpisné šířce (například vnitrozemskými částmi Kanady nebo Ruska) podstatně mírnější. Tomu odpovídají také průměrné roční teploty vzduchu pohybující se od –4 °C v jižní a jihozápadní části souostroví až po –12 °C na nejvýše položených ledovcích v severní části ostrova Západní Špicberk a Severovýchodní země. Roční chod teploty vzduchu je na meteorologické stanici v Longyearbyen, stejně jako na dalších stanicích Svalbardu, charakterizován jednoduchou vlnou s maximem v červenci (6,4 °C) a minimem v únoru (–13,5 °C). Průměrné měsíční teploty vzduchu v severní části souostroví jsou až o 2 °C nižší než v Longyearbyen; tomu také odpovídají průměrné letní (5,2 °C) a zimní (–15,8 °C) teploty, například v oblasti Severovýchodní země. Dosud nejvyšší teplota

vzduchu (21,7 °C) byla zaznamenána na stanici v Longyearbyen 25. července 2020, a byl tak překonán teplotní rekord (21,3 °C) pozorovaný 16. července 1979; naopak nejnižší teplota (–46,3 °C) byla na stejné stanici zaregistrována 4. března 1986. V prostorovém rozložení teploty vzduchu na Svalbardu je dobře patrný převládající oceánský charakter klimatu s výrazným teplotním gradientem směřujícím od jihozápadní (nejteplejší) do severovýchodní (nejchladnější) části souostroví (Obr. 4.6a). Tyto prostorové teplotní rozdíly jsou největší v zimě (až 7 °C) a také na jaře (3,5 až 4 °C). Obecně lze konstatovat, že uvnitř fjordů má klima (v důsledku orografie a závětrných efektů) více kontinentální charakter, vyznačující se nižšími zimními a vyššími letními teplotami, než podél otevřeného západního pobřeží Svalbardu.



Obr. 4.6: Prostorové rozložení (**a**) průměrné roční teploty vzduchu a (**b**) srážkových úhrnů v oblasti Svalbardu v letech 1961 až 2012 (Láska, zdroj dat van Pelt et al. 2016).

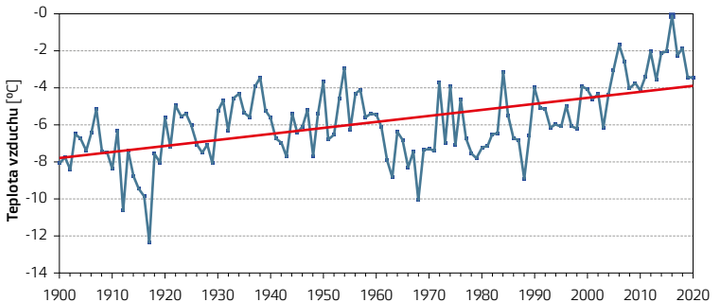
Intenzivní cyklonální činnost vázaná na islandskou tlakovou níži, respektive islandsko-karskou brázdu nízkého tlaku vzduchu, přináší do oblasti Svalbardu velké množství oblačnosti a relativně vysoké srážkové úhrny. Prostorové rozložení srážek je v důsledku výrazného reliéfu souostroví (vlivem návětrných a závětrných efektů) velmi proměnlivé.

Řídká síť meteorologických stanic, nacházejících se nejčastěji v blízkosti pobřeží, komplikuje společně s technicky náročným měřením věrohodnost simulovaných srážkových úhrnů v odlehlých regionech a ve vyšších nadmořských výškách. Nejvyšší (modelové) roční úhrny srážek se vyskytují v západní části souostroví a pohybují se od 500 do 600 mm v blízkosti pobřeží, v nejvyšších (návětrných) lokalitách ostrova Západní Špicberk pak až do cca 1 300 mm (Obr. 4.6b). Mezi další nejvlhčí oblasti patří Edgeův ostrov (s ročními úhrny cca 1 200 mm) a jihozápadní část Severovýchodní země (900 až 1 000 mm). Nejsuššími oblastmi s ročními úhrny mezi 250 až 400 mm jsou naopak závětrné svahy ostrovů, centrální části fjordů (například Billefjord, Van Mijenfjord, Wijdefjord) nebo průlivy mezi ostrovy Západní Špicberk a Severovýchodní země (300 až 400 mm). Srážky jsou po většinu roku sněhové, v letních měsících mají podobu mrholení, případně vytrvalejšího deště, pokud jsou vázány na frontální systémy hlubokých tlakových níží v severní části Atlantského oceánu a Karského moře. Orografické zesílení srážek je v důsledku cyklonální aktivity a zesilujícího přílivu teplého a vlhkého vzduchu z oblasti islandsko-karské brázdy největší na podzim a v zimě. Tomu odpovídá také roční chod srážkových úhrnů s maximálními měsíčními úhrny připadajícími na září (50 až 60 mm). Naopak na jaře (duben, květen) jsou srážkové úhrny nejnižší s typickými úhrny kolem 20 až 25 mm.

Změna klimatu a scénáře budoucího vývoje

Jedny z nejstarších a nejúplnějších meteorologických pozorování v oblasti Svalbardu pocházejí ze zálivu Isfjord v centrální části Západního Špicberku (stanice Longyerabyen letiště, Svalbard [anglicky Svalbard-Airport/Longyearbyen], Isfjord Radio a další). Kompilovaná (homogenizovaná) teplotní řada sahající až do roku 1898 vykazuje výrazný nárůst teplot, který v případě ročních průměrů činí 2,68 °C za 100 let (Obr. 5.6). Nejintenzivněji rostly teploty na jaře (3,98 °C za 100 let) a v zimě (2,98 °C za 100 let), naopak v létě bylo oteplování nejpomalejší (1,08 °C za 100 let). Na tuto skutečnost upozorňuje také nejnovější zpráva Mezivládního panelu pro

změnu klimatu (IPCC, anglicky Intergovernmental Panel on Climate Change) dokládající, že Arktická oblast (vymezená 60° s. š.) se ohřívá až třikrát rychleji než celosvětový průměr. Ohřívání atmosféry v severní části Atlantského oceánu zrychluje zejména od devadesátých let 20. století. K podobnému nebo ještě většímu nárůstu teploty dochází v oblasti Aljašky, západní Kanady a Sibiře, jež se v posledním desetiletí ohřívají oproti celosvětovému průměru dokonce až sedmkrát rychleji.



Obr. 5.6: Kolísání průměrné roční teploty vzduchu doplněná lineárním trendem (červená linie) na stanici Longyerabyen letiště, Svalbard, v letech 1900 až 2020 (Nordli et al. 2014; eklima.no).

Toto arktické (polární) zesílení trendu globálního oteplování se nejčastěji vysvětluje pomocí pozitivní zpětné vazby mezi odrazivostí oceánského povrchu a teplotou moře, respektive teplotou vzduchu. Zmenšení albeda povrchu oceánu, například v důsledku úbytku plochy mořského ledu, způsobí větší absorpci slunečního záření, intenzivní prohřívání povrchové vrstvy oceánských vod a následné rychlejší tání mořského ledu (Obr. 6.6 a 7.6). Výsledkem je další zmenšování plochy mořského zámrzu a větší prohřívání spodních vrstev atmosféry od mořské hladiny nepokryté ledem.

Na rozdíl od teploty vzduchu nevykazují srážkové řady v oblasti Svalbardu jednoznačný dlouhodobý rostoucí či klesající trend. Mohou za to velká meziroční variabilita srážek, lokální vlivy, s nimi související orografické zesílení a v neposlední řadě také přístrojové (systematické) chyby srážkoměrů. Podle některých studií (například Hanssen-Bauer et al. 2019) roční srážkové úhrny mírně rostly v letech 1971 až

Obr. 6.6: Mořská hladina absorbuje mnohem více slunečního záření než ledovce. Na fotografii je ledovec Nordenskiöldbreen v Billefjordu (Archiv CPE).

2017 v oblasti Medvědího ostrova a ostrova Naděje (norsky Hopen). Nárůst činil přibližně 20 až 30 % a ovlivnily ho především větší srážky v zimním a jarním období. Na ostrově Západní Špicberk rostly nejvíce podzimní srážkové úhrny, a to zejména v jeho severní až severovýchodní části. Jako relativně nejsušší se z dlouhodobého hlediska jeví jihozápadní a centrální část ostrova Západní Špicberk, kde byl nevýrazný nebo klesající trend srážkových úhrnů zaznamenán na jaře a v létě. V důsledku postupného ohřívání atmosféry významně roste podíl kapalných srážek, především pak v létě a na podzim. Týká se to hlavně jihozápadní části Západního Špicberku, kde v současnosti dochází k intenzivnějšímu tání sněhové pokrývky, k prodloužení vegetační sezóny a ke značnému úbytku hmoty ledovců.

Modelové odhady vývoje klimatických podmínek podle středního emisního scénáře RCP 4.5 předpokládají v Arktidě nárůst teploty vzduchu v rozmezí 2 až 9 °C do konce století. Většina modelů se shoduje v tom, že v oblasti Svalbardu lze očekávat ještě větší nárůst průměrné roční teploty, a to až o 4 °C, v největším extrému i o 10 °C oproti referenčnímu období let 1971 až 2000. Ještě větší nárůst teploty je do konce tohoto století předpokládán v rámci souostroví na jaře (minimálně o 6 °C) a v zimě (až o 9 °C). Na konci 21. století dle

Obr. 7.6: (**a**) i (**b**) Nádherné ledovcové jeskyně, které ještě v roce 2014 zdobily předpolí ledovce Nordenskiöldbreen, zmizely během několika teplých sezón doslova před očima (Kavan).

odhadů také vzrostou roční srážkové úhrny, a to až o 10 %. S největší pravděpodobností budou na Svalbardu, zejména v jeho severní až severovýchodní části, narůstat podzimní a zimní srážkové úhrny (minimálně o 20 %, v extrémním případě až o 40 %). Současně s nárůstem srážek lze očekávat zvětšování podílu kapalných srážek v zimním období a takzvaný výskyt kapalných srážek na sněhové pokrývce (anglicky *rain-on-snow*). Simulace klimatických modelů dále předpokládají nárůst četnosti extrémních denních srážkových úhrnů přibližně o 20 % oproti referenčnímu období.

7. Hydrologické poměry Svalbardu: jezera, mokřady a vodní toky

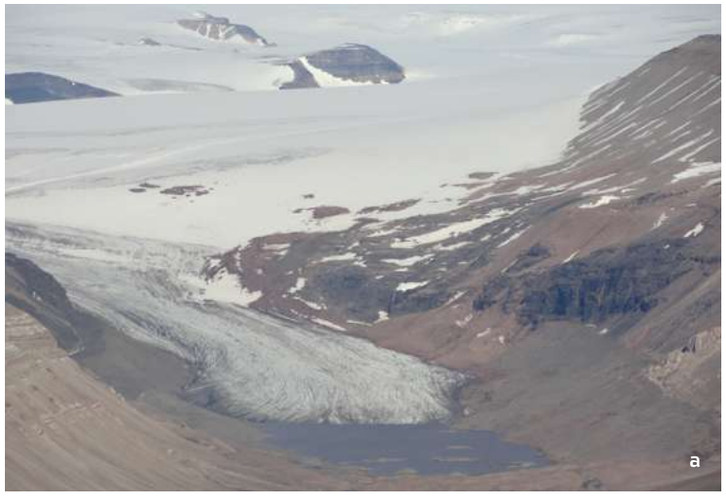
Linda Nedbalová, Miloslav Devetter a Josef Elster

Klasifikace sladkovodních ekosystémů

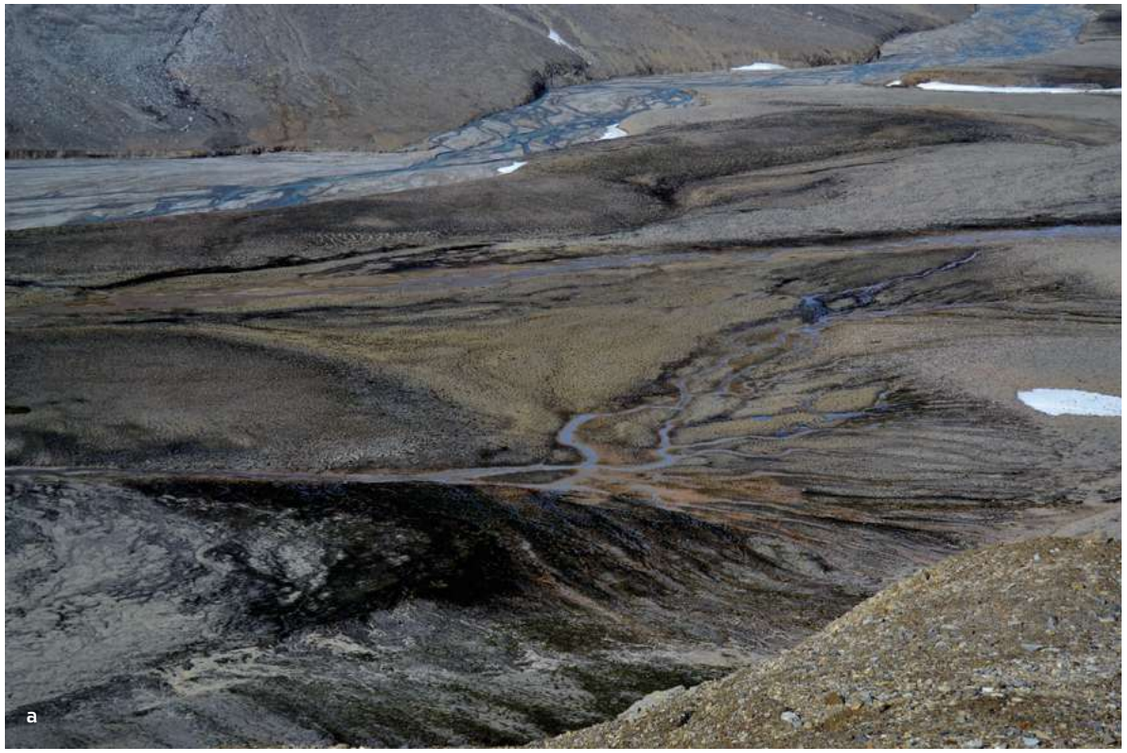
Vzhledem k velmi výrazné sezónnosti (dlouhé zimní periodě a krátkému létu) a přítomnosti permafrostu, který zabraňuje vsakování povrchové tavné vody do podloží, vzniká v období jarního tání velké množství lotických (tekoucích) a lentických (stojatých, respektive stagnantních) sladkovodních efemérních biotopů. V období jarního tání je rozsáhlá část ekosystému tundry pokryta tavnou vodou a rozloha a různorodost sladkovodních biotopů v Arktidě je značná. Ve svažitém terénu tavná voda odtéká a terén rychle vysychá, zatímco v terénních depresích vznikají systémy mělkých mokřadů a podmáčené půdy. Zimní sněhové srážky jsou zdrojem vody pro všechny typy vodních prostředí a jejich tání je často rozloženo do větší části léta; jen v některých případech jsou jezera dotována stálým přítokem. Pro polární podmínky je charakteristický dynamický vznik i zánik sladkovodních ekosystémů (Marszalek et Gorniak 2017), jejichž klasifikace je založena na dostupnosti vody (Elster 2002).

1. **Hydrické ekosystémy** (jezerní, v ojedinělých případech ledovcové toky) jsou systémy, kde je voda v tekutém stavu dostupná celoročně. Tento typ sladkovodních ekosystémů má limnický charakter a existuje dlouhodobě – desítky až tisíce let (Obr. 1.7).

Obr. 1.7: V centrální části Svalbardu, v zátoce Billefjord, kde je lokalizovaná terénní stanice Nostoc, se nachází několik typů jezer: (**a**) proglaciální jezero v předpolí ledovce Ragnar, s nímž je v přímém kontaktu; (**b**) mělké jezero na mořské terase ve staré skotské těžařské osadě Brucebyen, patřící k nejstarším v oblasti; (**c**) krasové jezero v oblasti se sádrovcovými souvrstvími (Mathiesondalen); (**d**) jezírko tektonického původu v předpolí ledovce Nordenskiöld; (**e**) jezero Garmaksla na povrchu tektonicky pokleslé kry (Archiv CPE).



2. **Hydro-terestrické ekosystémy** (mělké mokřady) jsou systémy, kde je voda v tekutém stavu dostupná po většinu letního období. Jedná se jak o lotické (Obr. 2.7), tak o lentické (Obr. 3.7) ekosystémy. Oba typy se liší délkou svého trvání (přítomností sladké vody), trofií (obsahem dostupných živin), obsahem unášených minerálních částic, výskytem fauny a celou řadou dalších ekologických charakteristik (Obr. 4.7). V druhé polovině léta mělké mokřady postupně vysychají a s nástupem zimy vymrzají.



Obr. 2.7: (**a**) Velká četnost a různorodost tekoucích biotopů je důležitou součástí většiny údolí na Svalbardu, na fotografii je zátoka Billefjord; (**b**) drobný sezónní potůček v údolí Endalen v okolí Longyearbyenu (Archiv CPE).

Obr. 3.7: (**a**) Údolí Endalen, mělký stagnantní mokřad (podmáčená louka) v okolí Longyearbyenu; (**b**) paleoekologický výzkum sedimentů v mělkých mokřadech v Brucebyenu (Archiv CPE).

Obr. 4.7: (**a**) Ledovcové řeky unášejí velké množství sedimentu; (**b**) v plochých údolích se velké množství sedimentu usazuje a vytváří různé geomorfologické útvary, na fotografiích je zátoka Billefjord (Archiv CPE).

3. **Terestrický ekosystém** je definován jako prostředí, kde se voda v tekutém stavu nachází jen ve formě adsorpční a kapilární půdní vody a gravitační voda je přítomna pouze po velmi krátké období v průběhu tání sněhu a po srážkách. Voda je zde limitujícím faktorem.

Typy jezer

V prostředí vysoké Arktidy se nacházejí sladkovodní jezera často velmi odlišného původu. To se odráží v rozmanitosti jejich morfometrických, hydrologických a hydrochemických parametrů, které můžeme pozorovat i na malém území. Primárním faktorem podílejícím se na vzniku jezer jsou v Arktidě ledovce a jejich dynamické působení. Svojí činností změnily povrch nejen lokálně, nýbrž i v měřítku celé krajiny. Erozní činností vznikaly četné prohlubně a ohromné množství přenášeného materiálu bylo zase ideálním prostředím pro vznik hrazených jezer a menších vodních ploch. Ledovcová jezera tak můžeme zařadit do několika typů v závislosti na procesech vedoucích k jejich vzniku a na prostředí, v němž vznikala. Kromě jezer ledovcového původu se v Arktidě vyskytují také jezera na mořských terasách, krasová jezera, jezera tektonického původu a jezera prameništní (mokřadní). Zdrojem vody pro všechny typy jezer jsou především zimní sněhové srážky, které jsou v některých případech doplněny postupným táním sněhu v povodí v průběhu léta. Široké spektrum typů jezer s různými podmínkami prostředí najdeme například v okolí české terénní stanice Nostoc v zátoce Petuniabukta (Billefjord, Západní Špicberk, Obr. 1.7).

V textu níže jsou často uvedeny příklady právě z této oblasti. Systematický výzkum tamních jezer začal v rámci terénních Kurzů polární ekologie pořádaných PřF JU v roce 2011. Klasifikace jezer na tomto území, jejich batymetrické mapy a fyzikálně-chemické charakteristiky byly publikovány v práci Čepová 2013. Následující text podává přehled typů jezer v Arktidě podle vzniku na základě klasifikace publikace Pienitz et al. 2008.

Rozmanitou skupinu **ledovcových jezer** můžeme rozdělit na 2 kategorie podle toho, zda jsou v přímém kontaktu

s ledovcem, nebo se už v oblasti vlivu ledovce nenacházejí a jsou jen pozůstatkem jeho dřívější činnosti. Do první skupiny **jezer hrazených ledovcem** se řadí jezera **supraglaciální** (na povrchu ledovců), **englaciální** (uvnitř ledovce), **subglaciální** (přikrytá ledovcem) a **proglaciální** (Obr. 1.7a) či **epiglaciální** (přiléhající k ledovci). Supraglaciální jezera jsou typicky velmi mladá a objevují se jen v období letního tání. Jejich hladina může výrazně kolísat v závislosti na množství dostupné vody a průchodnosti ledovcových toků, které jezero odvodňují. V ablační zóně ledovců najdeme často velmi drobná jezírka okrouhlého tvaru, jež se nazývají kryokonitové jamky a vznikají v důsledku zvýšeného tání v místech pokrytých na povrchu tmavým sedimentem (kryokonitem), který způsobuje snížení albeda. Typicky mají jen několik centimetrů, maximálně desítky centimetrů v průměru a periodicky zamrzají nebo mohou být trvale zamrzlé. Jedná se o významná centra biologické aktivity na ledovcích. Englaciální a subglaciální jezera patří kvůli špatné dostupnosti mezi nejméně prozkoumané typy jezer: ve srovnání s Antarktidou bylo dosud v Arktidě zdokumentováno jen malé množství tohoto typu jezer. Mezi proglaciální jezera řadíme například jezero Ragnar, které je největší v okolí české terénní vědecké stanice Nostoc v zátoce Petuniabukta. Vzniklo v osmdesátých letech 20. století po zrychleném ústupu ledovce, je hrazeno jeho čelní morénou a končí na čele ledovce. Díky pokračujícímu ústupu ledovce se dále zvětšuje, zároveň se však jezero velmi rychle zanáší sedimenty pocházejícími ze subglaciálního toku, jenž ho napájí. Obecně tato jezera obvykle procházejí velmi dynamickým vývojem a často je postihuje katastrofické vylití, když dojde k rychlému protržení hráze. **Epišelfová jezera** jsou podobně jako jezera subglaciální specifická pro polární oblasti. Vznikají tak, že šelfový ledovec zahradí v zálivu sladkovodní odtok z pevniny, který pak vytvoří jezero, jež je ale hydrologicky spojeno s oceánem. Taková jezera jsou trvale zamrzlá, představují velmi extrémní typ sladkovodního prostředí a v současnosti kvůli oteplování rychle mizí. Tyto změny jsou nejlépe zdokumentovány na severním pobřeží Ellesmerova ostrova, kde se ve fjordu Milne nachází v současnosti jediné známé hluboké epišelfové jezero v Arktidě (Veillette et al. 2008).

Druhou skupinu ledovcových jezer tvoří jezera **postglaciální**. Ta vznikla ledovcovou erozí a/nebo sedimentací na v současnosti již odledněném území. Jezera **karová** nebo **hrazená morénou** vznikla činností pevninského ledovce buď prohloubením podloží, nebo zahrazením sníženiny materiálem transportovaným před čelem ledovce. Dělíme je podle doby vzniku na stará (starší než 1 ka) a mladá, jež vznikla většinou po ústupu ledovce od malé doby ledové, a jsou tedy stará maximálně několik stovek let. Stará ledovcová jezera mají dobře stabilizované břehy a nepropustné dno a stabilně zadržují vodu i po roztání okolního permafrostu. Obvykle mají přítok nebo větší povodí, a proto jejich hladina během sezóny tolik nekolísá. Jsou charakteristická relativně velkou hloubkou, v zimě nepromrzají do dna a oživena jsou více druhy organismů než jezera mladá. Specifickým typem mladých jezer jsou nápadně modrá **kotlíková jezera**, která vznikají roztátím ledové čočky (takzvaného mrtvého ledu) v moréně. Obvykle nemají plně stabilizované dno, neboť to je zčásti tvořeno ledem permafrostu a po jeho narušení táním v průběhu letní sezóny mohou kotlíková jezera velmi rychle ztratit vodu. Tato jezera nemají stabilizované břehy, obsahují převážně vodu ze sněhu, v průběhu sezóny mohou vyschnout a jsou oligotrofní. Díky nestabilitě břehů nejsou příliš příhodným prostředím pro tvorbu mikrobiálních nárostů, a většina organismů proto žije ve volné vodě v rámci druhově velmi chudého společenstva. Velké množství těchto jezer se nachází v okolí české vědecké základny Nostoc v zátoce Petuniabukta, přičemž jejich stáří bezpochyby nepřesahuje 100 let.

Nejhojnějším typem jezer v nízké Arktidě jsou pak bezpochyby **termokrasová jezera**, která vyplňují deprese vznikající degradací permafrostu. Jedná se opět o velmi dynamické systémy, ale jejich vývoj není obvykle tak rychlý jako v případě kotlíkových jezer. K jejich odvodnění dochází katastrofickým vylitím nebo postupným vyplněním sedimenty.

Jezera na mořských terasách vznikla v depresích mořského šelfu po roztátí ledu od poslední doby ledové a po následném vyzdvihnutí souše z moře (takzvaný glaciizostatický výzdvih); jejich stáří dosahuje maximálně několika tisíc let. Jedná se o velmi mělká (typicky jejich hloubka nepřesahuje 1 m) stabilní jezera obvykle kruhového tvaru, jež v zimě promrzají až na dno. Tato jezera s vegetací pokrytými břehy jsou atraktivní pro vodní ptáky, kteří se zdržují na březích a vodu eutrofizují. Jejich relativně velké stáří a stabilita z nich činí ideální prostředí pro uchování sedimentů, z nichž lze rekonstruovat vývoj jezer i okolní krajiny v mladším holocénu. Obecně se v průběhu vývoje voda těchto jezer mění ze slané na sladkou, vývoj chemických vlastností vody může být nicméně velmi rozdílný – některá jezera jsou čistě sladkovodní, jiná mohou být až hypersalinní (van Hove et al. 2006). Příkladem tohoto typu jezera je třeba jezero v Brucebyenu v zátoce Billefjord (Obr. 1.7b).

Krasová jezera jsou vázána na přítomnost částečně rozpustných hornin, především sádrovce a vápence, a v polárních oblastech jsou vzácná. V Arktidě jsou příhodné geologické a geomorfologické podmínky pro jejich vznik zejména na Svalbardu, na Sibiři a v Kanadě. Jsou poměrně hluboká a často okrouhlého tvaru nebo protažená ve směru puklin a zlomů. V okolí české stanice je najdeme například v oblasti Mathiesondalen, která je tvořena sádrovcovými souvrstvími. Krasové procesy v těchto klimatických podmínkách jsou relativně pomalé, díky leteckým fotografiím byl však například zdokumentován vznik jednoho ze závrtů mezi lety 1960 a 1990. V oblasti se na vyzdvižené mořské terase holocenního stáří nachází 6 velkých jezer, která dosahují hloubky až 14 m. Kromě několika závrtů částečně zaplněných vodou je důkazem krasového původu i systém podzemního napájení těchto jezer (Obr. 1.7c).

Jezera tektonického původu vznikla v tektonicky podmíněných depresích podložních hornin, mohou mít různou velikost, tvar i hloubku a v závislosti na odlednění mohou být různého stáří. Často jsou bohatě oživena a v Arktidě jsou poměrně vzácná. Nejznámějším příkladem jsou rozlehlá islandská jezera Þingvallavatn a Þórisvatn. Na jejich vzniku se podílela také ledovcová činnost, ale původně se jedná o příkopové propadliny (německy *graben*) vzniklé v zóně divergence na Středoatlantském hřbetu. Menší jezírka vzniklá v tektonicky podmíněných depresích v místech zlomů najdeme například v předpolí ledovce Nordenskiöld v oblasti zátoky Billefjord (Obr. 1.7d). Pro širší okolí Billefjordu je

velmi důležitým jezerem Garmaksla, které vzniklo po poklesu tektonické kry v kolabující útesové severozápadní stěně Billefjordu. Povrch pokleslé kry opírající se o zlomovou plochu se stal dnem mělkého jezera (obr. 1.7e). Z dnových sedimentů Garmaksly bylo odebráno téměř 80 cm dlouhé sedimentární jádro zachycující historii jezera a jeho okolí za období několika tisíc let.

Jezera hrazená sesuvy jsou typická pro hornatý terén a mohou být poměrně rozlehlá a hluboká. Většinou existují jen stovky až tisíce let, neboť jsou náchylná k často katastrofickým vylitím a rychlému vyplnění sedimenty. V Arktidě je jim zatím věnována jen malá pozornost.

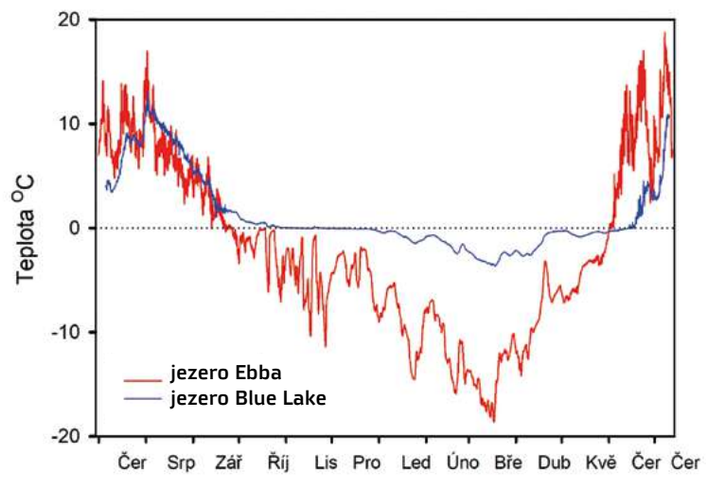
Fluviální jezera vznikla erozní nebo akumulační činností tekoucí vody. Nejhojnější jsou v okolí velkých řek, jako je třeba Lena nebo Mackenzie. Zajímavým typem jsou jezera v plochých nivách řek, v jejichž tvorbě hraje významnou roli usazování eolického (větrem transportovaného) materiálu na březích. Tím vznikají mělké deprese, sycené vodou z tajícího sněhu jednak na místě, jednak z malých povodí stékající pod povrchem po permafrostu. Hladina vody v těchto jezerech a mokřadech obvykle během sezóny klesá a jezera často později úplně vysychají. Jejich stáří dosahuje většinou jen stovek či dokonce jen několika desítek let. Pro polární podmínky je charakteristický průběžný dynamický vznik i zánik mnoha jezer tohoto typu (Marszalek et Gorniak 2017).

V Arktidě nepříliš zastoupená jsou **vulkanická jezera**, jež se vyskytují pouze na Islandu a na Aljašce.

Abiotické podmínky jezer

Polární jezera se obecně vyznačují dlouhým zámrzem, nízkými teplotami vody a extrémními sezónními výkyvy v přísunu sluneční energie díky střídání polárního dne a polární noci. Pokud jde o jejich teplotní charakteristiky, jednotlivé typy jezer podle vzniku se obvykle vyznačují typickým tvarem, který se následně odráží v rozdílných teplotních režimech. U velmi mělkých jezer se v letním období může celý vodní sloupec prohřát výrazně více než v případě hlubokých jezer a jejich teplota vody během slunečných letních

dní běžně přesahuje 10 °C i ve vysoké Arktidě. V zimě mohou mělká jezera naopak promrzat až na dno, což přináší zcela odlišné podmínky pro zde žijící organismy. To je typické i pro mělké mokřady, které patří mezi nejproduktivnější arktické ekosystémy. Obr. 5.7 ilustruje průběh teplot v hloubce 0,5 m ve 2 odlišných typech jezer v oblasti zátoky Billefjord (Petuniabukta). Zatímco jezero Ebba je mělké jezero na mořské terase s hloubkou do 1 m a s velmi malým povodím, které promrzá do dna (červeně), jezero Blue Lake je naproti tomu hlubší (5,5 m), se stabilní výší hladiny, které ani zdaleka nepromrzá (modře). Vegetační sezóna začíná v jezeře Ebba na přelomu května a června, v jezeře Blue Lake téměř o měsíc později. Pokud ovšem Ebba nevyschne, zamrzá i o měsíc dříve. V mělkém jezeře teploty v létě běžně dosahují 10 až 15 °C, v hlubokém jen výjimečně přesáhnou 10 °C. Vrstva ledu na jezeře Blue Lake i dalších jezerech dosahuje mocnosti 130 cm i více, navíc je kryta ještě vrstvou sněhu, jenž brání průniku slunečního svitu na jaře. Led, který uzavírá hladinu vodní plochy 8 měsíců v roce i více nadto brání výměně plynů a může způsobovat hypoxii navzdory převažujícímu oligotrofnímu charakteru jezer. Dlouhodobý zámrz je klíčovou vlastností arktických jezer, jež zásadním



Obr. 5.7: Roční průběh teploty vody v 50cm hloubce ve 2 kontrastních jezerech v okolí české základny – v mělkém jezeře Ebba a hlubokém jezeře Blue Lake (Devetter).

způsobem ovlivňuje i biologické procesy v nich probíhající. V důsledku oteplování dochází v současnosti k prodlužování období bez zámrzu, což nutně vede k podstatným změnám teplotního a světelného režimu jezer (van Hove et al. 2006).

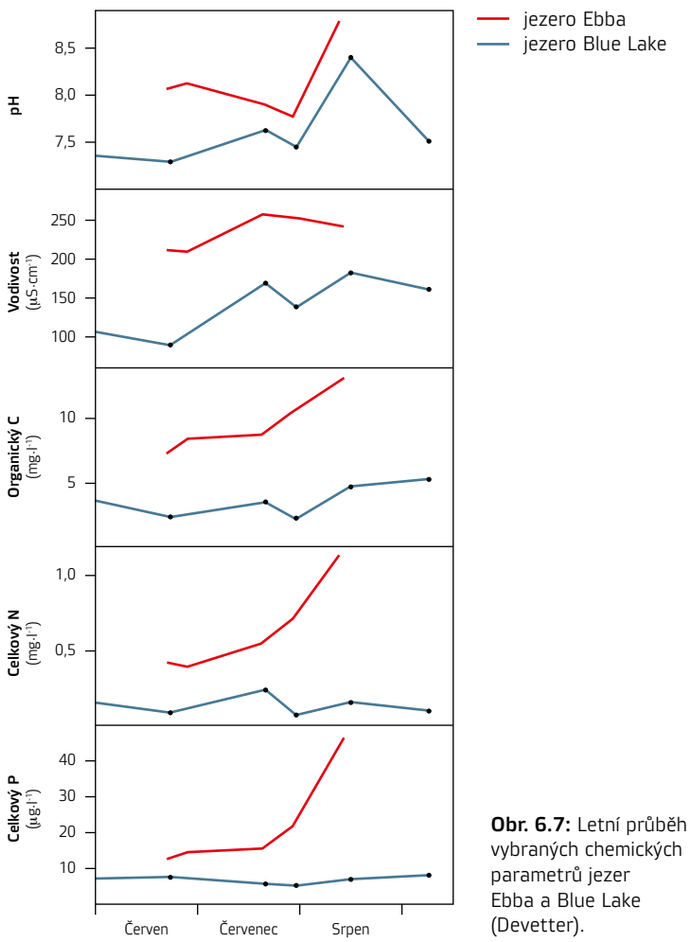
Jezera, která jsou dostatečně hluboká na to, aby mohla stratifikovat, můžeme z hlediska teplotního režimu rozdělit do několika kategorií (Vincent et al. 2008). Obecně ve vysoké Arktidě převažují monomiktická jezera, jež v letním období rozmrzají, míchají se při teplotě blízké 4 °C, a nedochází tedy k jejich teplotní stratifikaci. V mírnějších klimatických podmínkách najdeme i jezera dimiktická (například dlouhodobě studované jezero Toolik Lake na Aljašce), která se míchají dvakrát ročně (na jaře a na podzim) a v létě jsou alespoň na krátké období stratifikovaná. Na opačném konci spektra jsou jezera amiktická, jež jsou trvale zamrzlá a nemíchají se tak jako předchozí 2 typy. K určitému promíchávání vodního sloupce dochází také u amiktických jezer, například díky konvekčnímu míchání, trvale zamrzlá jezera jsou však v porovnání s Antarktidou v Arktidě poměrně vzácná. Posledním typem jsou jezera meromiktická, u nichž nedochází k míchání celého vodního sloupce kvůli výrazným gradientům v salinitě. Častou příčinou meromixe je přítomnost reliktní mořské vody ve spodních vrstvách; příkladem jsou třeba již zmiňovaná jezera na mořských terasách (van Hove et al. 2006). Jiný typ představuje takzvaná krenogenní meromixe, kdy jsou spodní vrstvy jezera ovlivněny prameny s vysokou konduktivitou; příkladem takového jezera je třeba Kongressvatnet nedaleko ústí zátoky Isfjord (Západní Špicberk; Holm et al. 2012).

Roční suma světelného záření se významně snižuje se zvětšující se zeměpisnou šířkou. Uvádí se, že pokles tohoto parametru činí asi 50 %, pokud se posuneme z 30° na 80° zeměpisné šířky. Extrémní světelný režim arktických jezer je dán primárně střídáním polárního dne a polární noci, v oblastech za polárním kruhem je akcentován přítomností ledové a často i sněhové pokrývky na povrchu jezer. Období fotosyntetické aktivity je tak určeno prakticky nulovým svitem v zimě a celodenním svitem v polárním létě. Navíc paprsek světla, dopadající v letním období na hladinu pod malým úhlem, se ze 100 % odráží a pod hladinou je tma rušená jen malým množstvím difuzního záření. Tento stav je běžný po velkou část polárního léta, takže období fotosyntetické produkce je omezeno jen na poměrně krátkou periodu, zároveň ale může v tomto období trvat až 24 hodin. Ve vodním sloupci je průnik světla ovlivněn množstvím rozpuštěných látek a živých i neživých částic, obecně se však polární jezera vyznačují vysokou průhledností. Vzhledem k nízké produktivitě jezer je vliv fytoplanktonu a dalších organismů přítomných ve volné vodě obvykle malý. Sníženou průhlednost můžeme často pozorovat u jezer přímo ovlivněných ledovci díky velkému množství sedimentu, který vzniká jejich erozním působením (ledovcová „mouka“). Z rozpuštěných látek, jejichž vyšší koncentrace najdeme v klimaticky mírnějších oblastech Arktidy, hraje největší roli koncentrace organického uhlíku (Vincent et al. 2008).

Obsah rozpuštěných látek v arktických jezerech se nachází v širokém rozsahu hodnot – některé se vyznačují extrémně nízkou konduktivitou, jiné naopak vysokou salinitou danou přímou blízkostí moře nebo obsahem reliktní mořské vody. Velkou variabilitou se vyznačují i hodnoty pH. Obecně je možné shrnout, že diverzita biogeochemických parametrů jezer je určena povahou jejich kontaktu s mořskými i terestrickými ekosystémy, vlastnostmi geologického podloží a klimatickými podmínkami, které určují například intenzitu zvětrávání nebo charakter vegetace v povodích. V neposlední řadě chemismus ovlivňují biologické procesy probíhající v jezerech; například pH je významně ovlivněno fotosyntetickou aktivitou. Koncentrace živin jsou většinou velmi nízké a dusík nebo fosfor, případně oba prvky společně, patří mezi faktory limitující celkovou produktivitu jezerních ekosystémů (Lyons et Finlay 2008).

Obr. 6.7 ukazuje sezónní změny abiotických podmínek v již zmíněných jezerech Blue Lake a Ebba. V obou jezerech nicméně koncentrace iontů, pH, živin i organického uhlíku velmi kolísá, často v rozsahu značně neobvyklém ve srovnání s jezery v nižších zeměpisných šířkách, což velmi pravděpodobně souvisí s extrémním tlakem bezobratlých konzumentů a predátorů. Variabilitu chemického složení vody jezer na mořských terasách v údolí Ebbadalen v zátoce Petuniabukta studovali Mazurek et al. (2012). Zjištěné sezónní

rozdíly i odlišnosti mezi jednotlivými jezery byly dány zdrojem vody (tání sněhu či permafrostu) a geologickým podložím v kombinaci s intenzitou biologických procesů.



Obr. 6.7: Letní průběh vybraných chemických parametrů jezer Ebba a Blue Lake (Devetter).

Vliv klimatických změn na arktická jezera

Současné výrazné oteplování Arktidy samozřejmě významně ovlivňuje také jezerní ekosystémy. Dlouhodobé sledování několika desítek jezer na Ellesmerově ostrově na severovýchodě Kanady přineslo zjištění, že reakce na zvyšování teploty vzduchu nemusí být plynulá. V roce 2006 došlo náhle

k dramatickému poklesu hladiny nebo dokonce k úplnému vyschnutí sledovaných jezer, jejichž stáří často dosahovalo mnoha tisíc let (Smol et Douglas 2007). Zánik jezer můžeme aktuálně pozorovat také v nízké Arktidě, kde dochází ke kolapsům termokrasových jezer v důsledku pokračujícího tání permafrostu. Studie provedená na rozsáhlém území na Sibiři ukázala, že na sklonku minulého století se během 25 let počet jezer větších než 40 ha snížil o 11 %. Většina z nich samozřejmě nezmizela úplně, ale došlo k jejich významnému zmenšení, takže celková plocha jezer v této oblasti poklesla o 6 % (Smith et al. 2005). Paradoxem je, že růst teplot vzduchu původně vznik termokrasových jezer umožnil, jeho pokračování má pro ně nicméně fatální důsledky.

S oteplováním klimatu souvisí rovněž na první pohled méně nápadné prodlužování období, kdy jsou jezera rozmrzlá. Uvádí se, že za posledních 150 let se doba zámrzu arktických jezer zkrátila průměrně o 2 týdny (Wrona et Reist 2013). I tato poměrně malá změna ale může významně ovlivnit jejich fungování, protože se tím mění množství i spektrální složení slunečního záření vstupujícího do vodního sloupce, jejich tepelná bilance, režim stratifikace a míchání a také přísun látek z povodí.

Pro zdokumentování těchto změn však máme dosud k dispozici dlouhodobá sledování fyzikálně-chemických charakteristik jen pro malé množství arktických jezer. Příkladem je meromiktické jezero Kongressvatnet nedaleko ústí zátoky Isfjord (Západní Špicberk), kde bylo zjištěno, že teplota vzduchu a teplota vody se v období od roku 1962 do roku 2010 zvýšily o 2 °C a hladina jezera poklesla o 4 m. Oteplení se v období stratifikace promítlo také do hypolimnia. Je tedy jasné, že teplotní režim jezer se v závislosti na změnách teploty vzduchu rychle mění. Významný vliv na podmínky v jezerech má ale i ústup ledovců a tání permafrostu (Holm et al. 2012).

Odpověď na otázku, do jaké míry jsou tyto změny v historickém kontextu výjimečné, můžeme najít v jezerních sedimentech, jež představují jedinečné přírodní archivy se záznamem podmínek v jezeře i jeho okolí. Díky sedimentologickým a chemickým analýzám je možné zaznamenat změny prostředí, které se během historie jezera udály. Neméně důležité jsou pak také záznamy tvořené organismy, jejichž

zbytky se dobře zachovávají v sedimentu, jako jsou drobné řasy s křemičitými strukturami (rozsivky či zlativky) a nejrůznější bezobratlí (například perloočky či pakomáři). Druhové složení společenstev je závislé na fyzikálně-chemických vlastnostech vody, a tak můžeme zpětně odhadnout, jaké podmínky prostředí v minulosti panovaly. Paleolimnologické analýzy jsou nyní dostupné z celé řady lokalit včetně okolí české vědecké stanice Nostoc v zátoce Petuniabukta a prokazují náhlou změnu společenstev, která se odehrála v nedávném období. Nejvýraznější změny jsou pozorované ve vysoké Arktidě, kde je oteplování nejrychlejší (Wrona et Reist 2013).

Vodní toky

Potoky a řeky představují význačný rys arktické krajiny a jejich ekologie odráží extrémní podmínky polárního prostředí. Zatímco v Antarktidě jsou tekoucí vody omezené na plošně malá odledněná území a jedná se většinou o velmi krátké toky, v Arktidě najdeme i veletoky, které přinášejí obrovské objemy sladké vody, sedimentů a rozpuštěných látek do oceánu (Jenisej, Ob, Lena a Mackenzie). Jejich rozsáhlá povodí zasahují daleko na jih, a jsou tedy významně ovlivněna lesními ekosystémy. Na druhou stranu existuje obrovské množství toků, jejichž celé povodí se nachází v polárních podmínkách. I v rámci této skupiny však najdeme velmi rozdílné typy – od ledovcových potoků po meandrující, pomalu tekoucí řeky, protékající luční tundrou. Potoky a říčky jsou v období tání zdrojem vody pro mokřady a jezera, které představují významné habitaty z hlediska biodiverzity a produktivity.

Extrémní hydrologický režim arktických toků do značné míry určuje přítomnost permafrostu. Podobně jako v mokřadech a mělkých jezerech je důležitým rysem menších vodních toků vymrzání až na dno s nástupem zimního období, současně naprostá většina srážek padá ve formě sněhu, a po dlouhé období je tak v těchto menších arktických tocích nulový průtok. Na větších řekách se tvoří ledová pokrývka, ale voda pod ledem proudí i během celého zimního období. Na jaře intenzivní tání zvedá průtoky k maximálním hodnotám, kdy během poměrně krátkého období může potokem pro-

téct více než polovina celoročního průtoku. Následuje letní období, kdy dochází k pozvolnému poklesu průtoku a kdy také probíhá většina biologické aktivity v tocích (McKnight et al. 2008; Huryn 2021). Chemické složení toků je ovlivněno kombinací mnoha faktorů, mezi které patří zejména výrazná sezónnost a zdroj tavné vody, geologické podloží, charakter vegetace v povodí a případná interakce s podzemními vodami. Dominantní formou uhlíku je často rozpuštěný organický uhlík, jenž v arktických řekách dosahuje vyšších koncentrací než v řekách mírného pásu; jedná se většinou o alochtonní uhlík pocházející z terestrických ekosystémů. Analogicky převažující formou dusíku bývá rozpuštěná organická frakce, zatímco rozpuštěné formy anorganického dusíku jsou většinou přítomné v podstatně nižších koncentracích. Extrémně nízké koncentrace fosforu nebo dusíku mohou být, podobně jako v případě jezer, jedněmi z faktorů limitujících produktivitu toků (Lyons et Finlay 2008).

Charakter říční sítě na Svalbardu odpovídá morfologii terénu. Na rozdíl od jiných částí Arktidy, například plochých akumulačních regionů Sibiře nebo severní Kanady, se jedná o velmi hornatou oblast s řadou krátkých údolí a výrazným zaledněním. Krátkým a strmým údolím odpovídají také délka a tvar říční sítě společně s dalšími charakteristikami vodních toků, jimiž jsou velký spád, vysoká rychlost proudění a velká unášecí schopnost. Ta má za následek příležitostné překládání koryt, což je jeden z procesů, který aktivně přeměňuje tvář místní krajiny. Z pohledu klasického členění podélného profilu vodního toku zde mají říčky a potoky převážně charakter „horního toku“ a pouze několik nejdelších vodních toků vytváří nivy, kde má vodní tok malý spád i rychlost a meandruje. Koryta potoků jsou většinou velmi nestabilní, což je způsobeno charakterem podloží a absencí vegetace na březích. Časté změny ve tvaru příčného profilu komplikují měření průtoků a instalaci automatického měření hydrostatického tlaku. Nejvýznamnějším zdrojem vody pro toky jsou ledovce, jež jsou rovněž zdrojem materiálu, který ledovec a následně vodní tok unáší. Unášený materiál se transportuje 2 základními způsoby – v suspenzi či jako dnový sediment – a hraje významnou roli při transformaci plochých území protékaných ledovcovými řekami,

jež nazýváme glacifluviální výplavové plošiny. Jedna z nich se nachází v blízkosti české terénní stanice Nostoc v zátoce Petuniabukta před ledovcem Ebbabreen a vykazuje všechny charakteristické znaky divočících toků v předpolí ledovců. Při pohledu z ledovce řečiště začíná jednotlivými zaříznutými koryty, která se po několika stovkách metrů začínají větvit, až se nakonec změní v soustavu velmi širokých a mělkých kanálů (Obr. 7.7). Společně se změnami morfologie se vyvíjejí i sedimenty. Blíže k ledovci se jedná o hrubé štěrky s valouny velkými i více než 20 cm, které se s rostoucí vzdáleností od ledovce zjemňují do štěrků s valouny o velikosti okolo 1 cm. Dále po proudu se do jemných štěrků vkládají polohy písku, až se tok nakonec stane zcela písčitým. Trend vývoje od hrubých štěrků k pískům odráží klesající unášecí schopnost vody v řece.

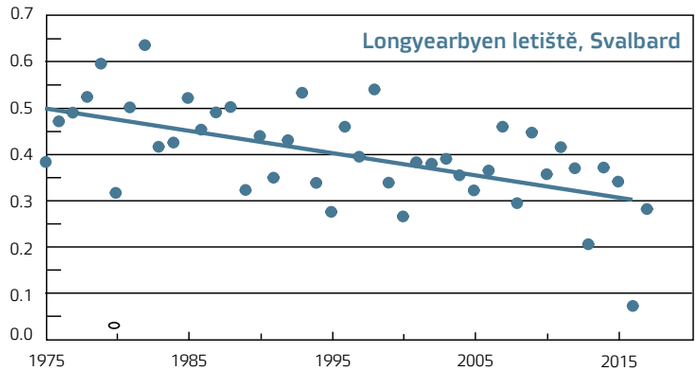
Obr. 7.7: Vývoj koryt v divočící řece ve směru od ledovce Ebbabreen k ústí řeky do zátoky Petuniabukta, pohled z čela ledovce (Hanáček).

8. Ústup ledovců a kolonizace odledněného substrátu

Josef Elster

Sněhová pokrývka v Arktidě je těsně propojená s globální klimatickou změnou a závislá na lokální teplotě a množství srážek. Změny ve sněhových podmínkách se zpětně projevují v místním klimatu a hydrologických parametrech. Na Svalbardu sněhová pokrývka, jejíž trvání odvisí od atmosférické cirkulace, oteplování a zvyšování srážek, včetně intenzity zimních dešťových srážek a oblev (Obr. 1.8), ovlivňuje lokální klimatické podmínky po období 7 až 8 měsíců. V rozmezí let 1958 až 2017 se například snížila perioda, kdy byla krajina v okolí Longyearbyenu pokryta sněhem, z 340 na 320 dní, přičemž pobřežní oblasti jsou pokryté sněhem méně než 300 dní v roce (Hanssen-Bauer et al. 2019).

Terestrické ledovce na Svalbardu jsou velmi komplikovaným systémem, jehož dlouhodobé chování je podmíněno interakcí s klimatem. Přibližně 60 % povrchu souostroví Svalbard pokrývají právě ledovce, za posledních 32 let však 7 % terestrických ledovců odtálo s průměrem 0,2 % za rok. Bilance objemu ledu ve svalbardských ledovcích je negativní zhruba od konce poslední malé doby ledové, tj. od druhé

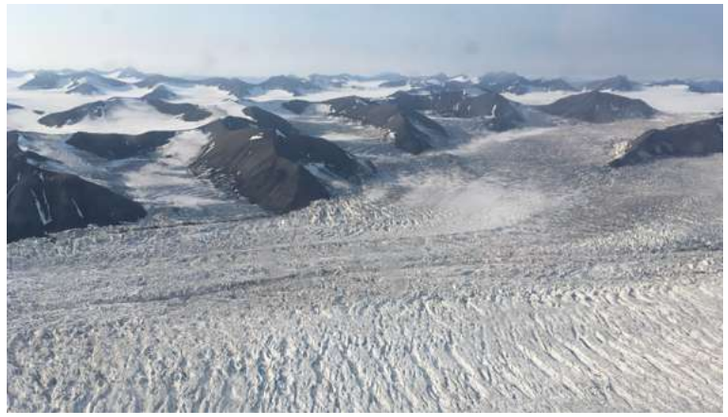


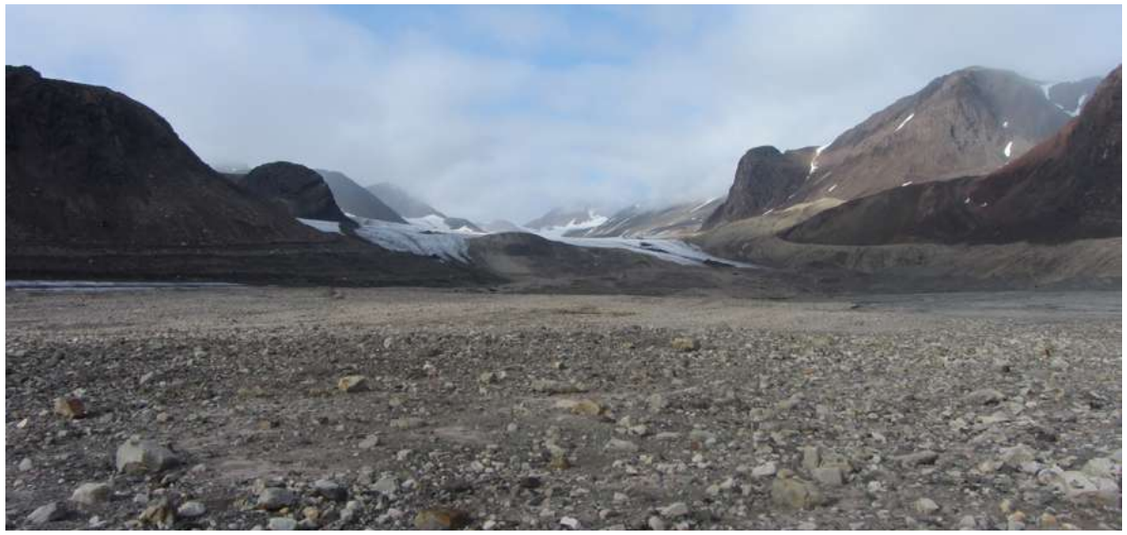
Obr. 1.8: Průměrné roční sněhové srážky (cm) v letech 1975 až 2015 měřené na stanici Longyerabyen letiště, Svalbard (Hanssen-Bauer et al. 2019).

poloviny 19. století (chování ledovců na Svalbardu se věnujeme v 5., 6. a 16. kapitole). Na Svalbardu se nachází 1 100 ledovců větších než 1 km^2, což je asi 10 % arktických terestrických ledovců. Jejich rozloha je velmi rozdílná – od malých jednotlivých ledovců (Obr. 2.8) přes velké spojené údolní ledovce po ledovcové čapky (Obr. 3.8). Většina čel místních ledovců končí na pevnině (Obr. 4.8) a jen přibližně 15 % se telí přímo do moře (Obr. 5.8); množství ledu, které je přímo transportováno do moře, představuje až 60 % z celkového zdejšího koloběhu ledu. Svalbardské ledovce jsou nejčastěji polytermální, což znamená, že jejich led je tvořen směsí studeného a teplého ledu. Obecné informace o sněhových podmínkách a ledovcích na Svalbardu jsme čerpali z Hanssen-Bauer et al. 2019 a Dallmann 2015.

Obr. 2.8: Údolní ledovec Bertilbreen v Billefjordu (Kavan).

Obr. 3.8: Zaledněná krajina Země Oskara II. s mnoha nunataky vyčnívajícími nad led (Archiv CPE).



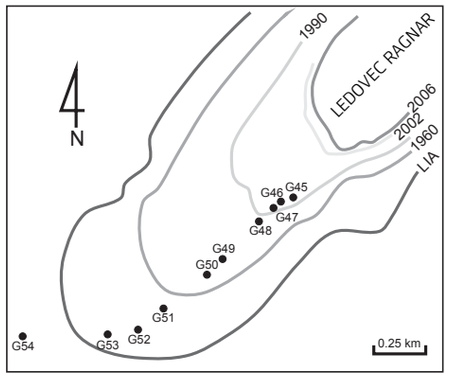


Obr. 4.8: Předpolí ledovce Hørbyebreen v Billefjordu (Archiv CPE).

Obr. 5.8: Ledovec Kronebreen v Kongsfjordu telící se do moře (Archiv CPE).

Nahodilosti a zákonitosti ve vývoji nově odledněných území

Na pevnině představuje nejznámější a nejlépe detekovatelné ubývání ledové masy odtávání čel ledovců (Obr. 6.8). Letecké snímky mapující období od první poloviny 20. století do současnosti ukazují, že čela ledovců na Svalbardu během této doby odtála za 1 rok o 0 až 100 m, což je v průměru o 30 až 40 m ročně. Současně máme na Svalbardu celou řadu ledovců, které se vyznačují periodickým posunem (v periodách několika měsíců nebo roků) ledové masy ve směru zaledněného údolí. Kontinuálně však dochází k opětovnému odtávání čel ledovců a vytváření geomorfologicky velmi komplexního a různorodého periglaciálního (odledněného) území (Obr. 7.8). Nové periglaciální prostředí je tvořeno hustou sítí lotických (Obr. 8.8a) a lentických (Obr. 8.8b) sladkovodních efemérních i stálých a různě velkých biotopů, které společně s rozličně vyvýšenými morénami a odlišnými typy deglaciovaných návrší vytvářejí velmi pestrou mozaiku terestrického (Obr. 9.8) a sladkovodního prostředí. Vývoj těchto odledněných území je dále ovlivňován místním regionálním klimatem, rychlostí odlednění a typem substrátu. Nově odledněný substrát je většinou velmi nestabilní a náchylný na různé geomorfologické narušování, například na sesuvy zeminy spojené s lokálními záplavami. V neposlední řadě lotické sladkovodní systémy transportují velké množství sedimentů, jež jsou generovány ledovcovou abrazí. Ledovcový sediment je následně značně náchylný na další transport, a to jak vodní, tak větrnou erozí.



Obr. 6.8: Ledovec Ragnar v Billefjordu s časovým záznamem chronosekvence odtávání ledu (Prach et Rachlewicz 2012).

Obr. 7.8: Předpolí a morény ledovce Bertilbreen v Billefjordu (Kavan).

Obr. 8.8: (**a**) Ledovcový potok opouštějící ledovec Elsabreen v Billefjordu. Ledovcová voda je bohatá na obsah „Old Red" červených pískovců (Kavan). (**b**) Drobná efemérní jezírka – louže v předpolí ledovce Hørbyebreen v Billefjordu (Archiv CPE).

Obr. 9.8: Předpolí ledovce Nordenskiöldbreen v Billefjordu s mozaikou morén (návrší) a různých mokřadních biotopů (Kavan).

Sukcese života na nově odledněná území

Biologická sukcese, tj. změna složení společenstev, je odpovědí na proměny nebo narušení prostředí, ať už přirozené (například ústup ledovců neboli odlednění), či způsobené lidskou činností (antropogenní narušení). Je to ekologický koncept změn ekosystémů v časovém i prostorovém měřítku na abiotické i biotické úrovni. V ekologii se termín sukcese nejčastěji využívá v rostlinné ekologii, principy sukcese je však možné aplikovat také v mikrobiologických a zoologických oborech a její ekologické a teoretické principy se využívají rovněž při rekonstrukci a revitalizaci narušených prostředí. Vztah faktoru prostředí a procesu sukcese je nicméně velmi komplikovaný a stále do značné míry nepoznaný. Více o rostlinné sukcesi pojednává monografie Prach et Walker 2020.

V Arktidě a na Svalbardu byla biogeochemickému vývoji a mikrobiální a rostlinné sukcesi odledněných území věnována velká pozornost. Proces návratu života na odledněná území je iniciován širokým spektrem organismů – autochtonních (lokálních) i alochtonních (zavlečených). Procesy invazí mikroorganismů se podrobně zabýváme v 16. kapitole.

Mikrobiální společenstva, která začínají proces nástupu života po odlednění, jsou zastoupena především archei, heterotrofními bakteriemi, mikroskopickými houbami, autotrofními prokaryotickými sinicemi (Cyanobacteria, cyanobakterie) a eukaryotickými mikroskopickými řasami (včetně skupin, jež jsou schopny fixovat vzdušný dusík). Mikrobiální složky sukcese po odlednění koncentrují ve svých buňkách minerální látky, významně se podílejí na vývoji půdního horizontu a přispívají k vývoji společenstev kryptogam (mechorostů a lišejníků) a cévnatých rostlin. Obecně při studiu sukcese po odlednění v Arktidě popisujeme vývoj odledněného území v čase, rychlost vývoje biologických společenstev (chronosekvence vývoje) a stav konečného stadia (klimaxu), do něhož biologické společenstvo konkrétní lokality dospěje. Velká ekologická různorodost glaciálního a periglaciálního prostředí, včetně lokálních bodových zdrojů minerálních živin, anorganický dusík obsažený v tajícím sněhu a ledu a staré zásoby organického uhlíku (pocházející z interglaciálních období) nevyjímaje, významně ovlivňuje rozvoj mikrobiálních společenstev na konkrétních odledněných lokalitách. V neposlední řadě mikrobiální společenstva, ale i rostliny a živočichové ledovce, jeho nejbližšího okolí a okolí jeho ústupu do značné míry definují proces nástupu mikrobiálních společenstev na odledněném území.

Charakter ledovce je podstatný pro následnou sukcesi mikroorganismů. Ustupující ledovec a z něho odtávající voda přinášejí množství živin a mikrobiálního inokula, které se na ledovci vytvořilo. Ledovec je velkou továrnou (akvakulturou) fixace uhlíku a dusíku, a díky tomuto vlivu může sukcese probíhat zcela odlišně i na ledovcích, jež od sebe nejsou příliš vzdálené. Dalším neméně důležitým ovlivněním mikrobiální sukcese po odlednění je participace invazních nepůvodních druhů, které se mohou účastnit sukcese v některých krocích vývoje společenstev. Problém invazních druhů diskutovaný v 16. kapitole je na Svalbardu aktuální především v oblastech intenzivně vystavených vlivu člověka, včetně vlivu turismu. Mikroorganismy účastnící se sukcese jsou na povrch ledovců a odledněná území přinášeny větrem, srážkami, migrujícími zvířaty a ptáky žijícími v okolní tundře a opadem z okolního prostředí (horské srázy, stěny, morény atd.). Nejdůležitějším zdrojem inokula mikroorganismů je voda pocházející z tajícího ledovce, tj. přitékající z podledovcového (subglaciálního)

a ledovcového (englaciálního) prostředí a z povrchů tajících ledovců (supraglaciálního prostředí). Voda a mikrobiální inokulum původem z různých částí tajících ledovců se v polytermálních typech ledovců míchají a po opuštění ledovcového prostředí přinášejí do deglaciovaného prostředí velké množství mikrobiálního inokula, včetně mikrobiálního inokula pocházejícího z mikrobiálně nejbohatší zvodnělé povrchové části ledovců. Ablační oblasti ledovců jsou víceméně sladkovodním systémem se značnou primární produkcí. Vyprodukovaný organický uhlík a nashromážděné minerální živiny jsou podstatným příspěvkem v prvních fázích primární sukcese po odlednění. V první fázi sukcese jsou nejdůležitější vliv ledovce a množství minerálních živin a organického uhlíku, mikrobiální inokulum přicházející z ledovce nevyjímaje. Ledovec a odledněné území jsou propojeny pupeční šňůrou – odledněné území dodává prach a živiny na povrch ledovce a ledovec následně vrací prach a živiny s velkým množstvím mikrobiálního inokula.

Jak jsme již uvedli, proces mikrobiální sukcese je podmíněn lokálními hydrologickými poměry. Efemérní tavná voda ledovců a voda pocházející z lokálních úložišť tajícího sněhu představují zdroje vody, jež determinuje proces mikrobiální sukcese. Je přitom nutné rozlišovat:

a) **prostředí mělkých efemérních mokřadů** (lotických nebo lentických), které vznikají při tání sněhu a ledu, což jsou efemérně zaplavované lokality, kde jsou voda a její množství a geologický původ transportovaného sedimentu důležitými ekologickými parametry;

b) **prostředí limitované celoročním nedostatkem vody**, jež představují terénní vyvýšeniny, jako jsou horní části morén, které jsou tvořeny pro vodu snadno propustným substrátem, nebo i dalších terénních vyvýšenin, například drumlinů (geomorfologických glaciálních forem).

Efemérní mokřady – koridory nástupu života po odlednění – typy ledovců

V závislosti na teplotních parametrech ledu rozlišujeme v arktické oblasti 2 základní typy ledovců. V nižších zeměpisných a nadmořských výškách jsou to **polytermální ledovce**, jež se vyznačují mírnějšími teplotami ledu, v některých případech až na hranici mrznutí, a to především ve vnitřních částech ledovce. Tato teplejší část ledu schovaná uvnitř ledovce je na povrchu kryta chladnější vrstvou ledu. V těchto typech ledovců na výškových přelomech a díky mohutnému tání v období ablace vzniká komplikovaný systém ledovcových trhlin a horizontálních a vertikálních kanálů, jež transportují tavnou vodu a ledovcové sedimenty v horizontálním i ve vertikálním směru (Obr. 10.8). Polytermální ledovce se vyznačují častým pohybem, jenž působí velmi abrazivně na podložku ledovce a způsobuje mechanickou erozi. Tavné vody těchto ledovců dopravují značné množství sedimentů.

Dalším typem ledovců jsou takzvané **studené ledovce**, které se na Svalbardu nacházejí především ve vyšších nadmořských výškách a ve vysokých zeměpisných šířkách. Hlavní část ledovcového těla je tvořena ledem o nízké teplotě, jenž je přimrzlý ke své podložce. Tento typ ledovců se vyznačuje minimálním pohybem a současně omezeným erozním vlivem na své podloží. Ledovcová voda stéká v období ablace zejména z povrchu ledovce.

Obr. 10.8: Čelo ledovce Nordenskiöldbreen v zátoce Adolfbukta s množstvím trhlin, ledovcových zlomů a ledovcových věží (Archiv CPE).

Ledovcové potoky – polytermální ledovce

Na Svalbardu v oblasti Ny-Ålesundu v předpolích (periglaciálním prostředí) Východního a Západního polytermálního ledovce Brøgger jsme provedli studii diverzity a relativní produktivity nárostových společenstev sinic a mikroskopických řas ve 2 typech ledovcových potoků a pro srovnání také v potoce syceném tavnou vodou ze sněžníku. V potocích jsme současně analyzovali fyzikálně-chemické parametry ledovcové a tavné vody. Ledovcové vody obsahovaly značné množství unášeného sedimentu, oproti tomu potok napájený ze sněžníku měl vodu bez přítomnosti sedimentů, jeho trvání však bylo pouze efemérní – po období tání sněhu (Kubečková et al. 2001). Relativní produktivitu nárostových společenstev jsme studovali s pomocí umělých nosičů – konkrétně nylonové síťky 10 x 10 cm – umístěných v proudnici potoků. Složení a relativní produktivita nárostových společenstev sinic a řas v odledněné moréně podmiňovaly množství a erozivní aktivita ledovcovou vodou unášených částic sedimentu.

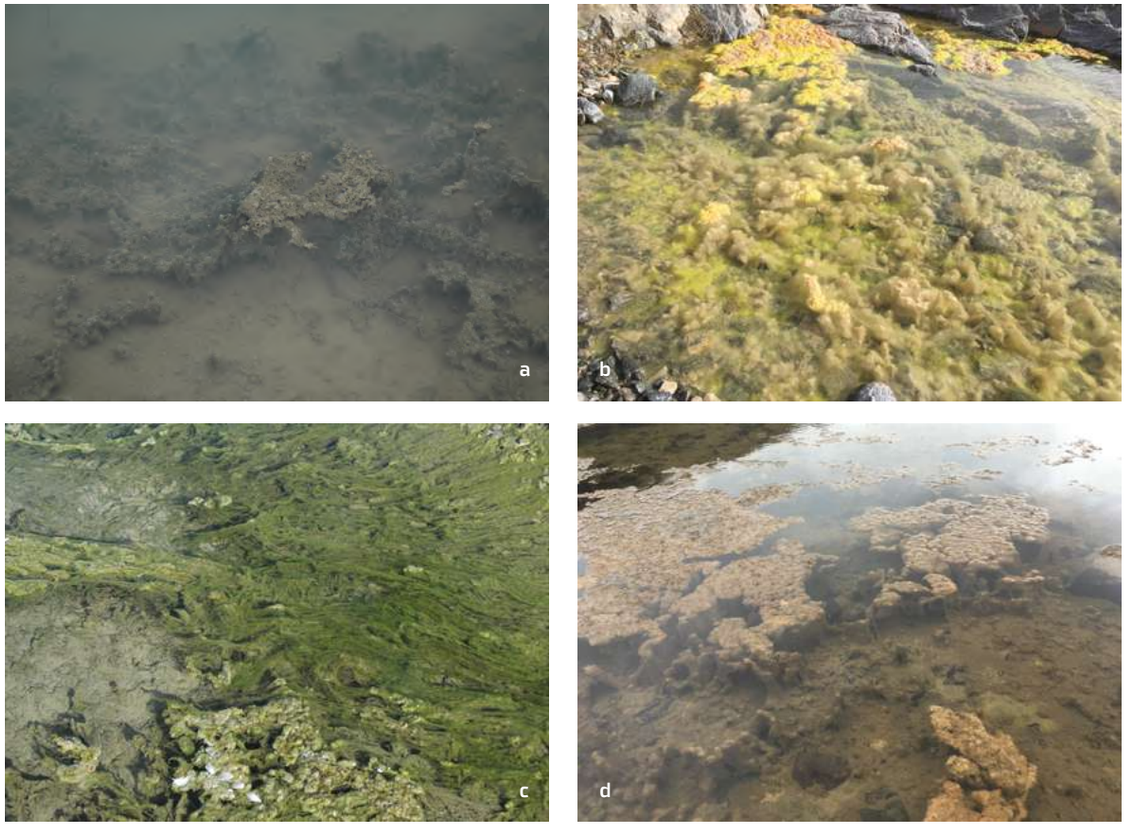
Pro studium jsme vybrali také 3 z geologického hlediska rozdílné ledovcové potoky: (a) velmi nestabilní ledovcový potok s vysokým obsahem červenohnědého pískovcového sedimentu (cca 800 až 1 000 m od čela ledovce), (b) ledovcový potok s vysokým obsahem šedého pískovcového sedimentu (táž vzdálenost) a (c) efemérní, tajícím sněhem napájený potok bez přítomnosti sedimentu (cca 50 až 60 m od sněžného pole). Ve všech 3 typech potoků jsme identifikovali celkem 40 druhů fototrofních organismů – 11 druhů sinic a 29 druhů řas. Velmi nestabilní ledovcový potok s vysokým obsahem červenohnědého pískovcového sedimentu, jenž narušuje nárostová společenstva, byl osídlen pouze sinicemi (*Phormidium autumnale*, *Phormidium amoenum* a *Schizothrix* sp.).

V podobných ledovcových potocích, tentokrát narušovaných vysokým obsahem ledovcového šedého pískovcového sedimentu, se vyskytovaly kromě zmíněných sinic také zelené vláknité řasy *Ulothrix* sp. Tato skupina sinic a řas je velmi flexibilní, rychle osídluje nové substráty i ve vysoce nestabilním a narušovaném prostředí a podílí se na osídlování potoků v nově odledněném prostředí polytermálních ledovců. V analyzovaných datech nebyla nalezena statisticky významná souvislost mezi výskytem sinic a řas a fyzikálně-chemickými vlastnostmi (teplota, pH, konduktivita, NO_3-N, NH_4-N a $P0_4$-P) ledovcové nebo tavné vody ze sněžníků. Statisticky nevýznamná závislost byla nalezena mezi výskytem sinic a řas a obsahem anorganického dusíku (NO_3-N). Sinice a některé řasy jsou velmi flexibilní organismy, schopné osídlovat značně nestabilní a sedimentem narušované prostředí ledovcových potoků.

Ledovcové potoky – studené ledovce

Na ostrově Ellesmere ve vysoké kanadské Arktidě byla provedena studie nástupu života v ledovcovém potoce na odledněném území studeného ledovce Teardrop na ekologickém modelu studia sinic a řas (Elster et al. 1997; Elster et Svoboda 1996; Elster et Svoboda 1995, In: Jenkins, Ferrier et Kirby). V centrální části ostrova Ellesmere (napříč ostrovem z východu na západ) se nachází odledněné údolí Sverdrup Pass, uprostřed něhož profesor Torontské univerzity Josef Svoboda zřídil vědeckou stanici, kde prováděl výzkum se svými studenty. Jeden z jejich projektů byl zaměřen na studium nástupu života po odlednění v ledovcových potocích v předpolí ledovce Teardrop. Bylo zjištěno, že úsek potoka, v němž voda protékala nově odledněnou morénou, je osídlen celou řadou sinic a řas, které zde vytvářejí viditelnou biomasu, a že úsek vzdálenější od čela ledovce, jenž byl odledněn před více než 100 lety, je již kompletně osídlen vegetací cévnatých rostlin a mechorostů.

Fyzikálně-chemické analýzy ledovcové vody ukázaly, že v nově odledněné moréně je dostatek anorganického atmosférického dusíku (NO_3-N) a že jeho obsah se vzdáleností od ledovce rychle klesá. Na základě poměru mezi obsahem anorganického dusíku a fosforu bylo prokázáno, že v úsecích dále od čela ledovce, které jsou již plně pokryty vegetací, je rozvoj sinic a řas limitován nedostatkem dusíku. Ověření limitace rozvoje mikroskopických sinic a řas anorganickým atmosférickým dusíkem bylo provedeno za pomoci manipulativního experimentu, v rámci něhož byly postaveny 3 umělé potoky (dlouhé cca 70 m), které byly napájeny jednak pouze ledovcovou vodou, jednak vodou s přídavkem dusíku a následně také vodou s přídavkem minerálního média pro kulti-



Obr. 11.8: Mělké tekoucí a stagnantní mokřady v periglaciálním prostředí ledovců na Svalbardu osídluje široké spektrum sinic a řas, jež zde velmi často vytvářejí viditelnou biomasu. Z taxonomického hlediska se jedná o druhově bohatá společenstva, přičemž největší biomasu na sinicových lokalitách vytvářejí (**a**) vláknité sinice ze skupiny Oscillatoriales, které jsou často doprovázeny epifytickými rozsivkami. Z rychle rostoucích zelených vláknitých řas jsou nejběžnější zástupci vláknitých spájivek, (**b**) *Zygnema* sp., (**c**) *Klebsormidium* sp. a také (**d**) hnědožlutá řasa ze skupiny Xanthophyceae *Tribonema* sp. (Archiv CPE).

vaci mikroskopických sinic a řas. Tento manipulační terénní experiment prokázal, že rozvoj sinic a řas je podmíněn přítomností anorganického atmosférického dusíku: hledané mikroorganismy se vyskytovaly v dolních částech umělých potoků pouze v umělých stružkách s přídavkem dusíku a minerálního média; ve stružce s ledovcovou vodou byl rozvoj sinic a řas zaznamenán jen v prvních metrech umělého potoka.

Studium osídlování nově odledněných území ukázalo, že ledovcové potoky polytermálních i studených typů ledovců vytvářejí koridory nástupu života po odlednění. A jedny z prvních organismů, které se procesu nástupu života na nově odledněných lokalitách účastní, jsou mikroskopické sinice a řasy.

Kromě mělkých efemérních sladkovodních tekoucích systémů se v periglaciálním prostředí nacházejí různě velká a hluboká ledovcová jezera (více v 7. kapitole) a periodicky se vyvíjejí také **lentické mělké efemérní mokřady** – periodické tůně, louže a drobná jezírka. Mělké lotické a lentické mokřady periglaciálních oblastí většinou vysychají a vymrzají v zimním období, zatímco velká a hluboká glaciální jezera a některé větší glaciální řeky nebo potoky mohou obsahovat tekutou vodu po celé zimní období. Lentické mělké efemérní mokřady v odledněných oblastech jak polytermálních, tak studených ledovců vytvářejí komplikovanou

Obr. 12.8: Mělké tůňky nebo louže v předpolí ledovců, které se v letním období krátkodobě rychle prohřívají, může osídlovat biotechnologicky důležitá a specifická řasa *Haematococcus pluvialis* (Archiv CPE).

mokřadní mozaiku s různorodým trváním přítomnosti tavné vody, obsahem ledovcového sedimentu, fyzikálně-chemickými parametry vody a osídlením mikroorganismy. Nacházíme zde drobná jezírka osídlená velkou biomasou sinic a řas, například vláknitých (Obr. 11.8), jež z taxonomického hlediska představuje značně různorodá společenstva. V některých efemérních loužích, které se v letním období rychle prohřívají, můžeme najít i z hlediska potenciálního biotechnologického využití velmi specifickou řasu *Haematococcus pluvialis* (Obr. 12.8), jež produkuje astaxantin, tj. fotosyntetický pigment ze skupiny karotenoidů, který má antioxidační účinky a používá se k výrobě kosmetických přípravků. Efemérní tůně a louže s vysokým obsahem ledovcového minerálního sedimentu pokrývajícího dno, které jsou z hlediska osídlování mikroorganismy velmi nestabilní, představují co do osídlení sinicemi a řasami značně chudé typy mělkých mokřadů.

Úloha sinic ve vývoji nově odledněných půd

Dobrým příkladem procesu nástupu života na nově odledněné půdy (biologické půdní krusty) je podrobná molekulárně genetická studie chronosekvence diverzity sinic na odledněných půdách několika ledovců v centrální části Svalbardu v zátoce Billefjord (Pessi et al. 2019). Tato studie byla striktně zaměřena na lokality, které jsou celoročně limitovány nedostatkem vody, tj. na terénní vyvýšeniny. Tající tavnou vodou z ledovců jsou tyto lokality zásobovány jen po relativně krátké období, kdy se nacházejí těsně u tajícího ledovce nebo vystupují nad povrch ledovce v ablačních oblastech. Nejčetnějšími organismy, které se účastní nástupu života po odlednění, jsou oxyfototrofní prokaryotní sinice.

Prokaryotní sinice jsou evolučně velmi staré (jejich původ se datuje na začátek evoluce života na naší planetě, tj. do období před cca 3,5 biliony let) fotosyntetické bakterie, které položily základy všem fotosyntetickým rostlinám. Kromě oxygenní fotosyntézy jsou sinice schopny poutat i vzdušný dusík, a tak se vedle přispění k fungování koloběhu uhlíku významně podílejí také na koloběhu dusíku. Sinice jsou rovněž běžným a důležitým komponentem ledovcového ekosystému, v rámci něhož hrají zásadní ekologickou úlohu.

V neposlední řadě jsou sinice extremofilní mikroorganismy, tj. velmi dobře adaptované na život v různorodém extrémním prostředí, především v polárních a vysokohorských podmínkách, protože prospívají v teplotně velmi rozličných poměrech, včetně stresů spojených s vysycháním, se střídáním period vymrzání a s vysokou salinitou (halofilie, alkalofilie, vysoká radiace či chemicky toxické prostředí; Elster et Kvíderová 2014).

Ve studii sukcese sinic (Pessi et al. 2019) na nově odledněné půdy v průběhu 100 let návratu života na Svalbardu byly použity metody epifluorescenční mikroskopie a sekvenování sinicové 16S rRNA. Vývoj společenstva sinic na odledněném území byl charakterizován poklesem jejich biologické diverzity po období prvních 10 až 20 let po odlednění, v následujících 30 až 100 letech snižování diverzity pokračovalo. Změny v diverzitě sinic v sukcesním gradientu byly spojeny s časem odlednění a chemickým složením odledněného substrátu (obsahem vody, organického uhlíku, půdního minerálního dusíku NO_3-N a NH_4-N, draslíku K a sodíku Na). Diverzita sinic v období prvních 10 až 20 let po odlednění byla spojena především s novými genotypy, které nejsou uloženy v centrální genové bance, nebo s genotypy známými zejména z polárního a vysokohorského prostředí. Genotypy sinic z prvních 10 až 20 let po odlednění pocházejí hlavně z prostředí tajících ledovců, zatímco genotypy sinic z pozdějších stadií sukcese 30 až 100 let pocházejí naopak z genotypů globálně široce rozšířených. Studie prokázala, že ablační oblasti polytermálních arktických ledovců vytvářejí ideální prostředí pro rozvoj sinicových akvakultur.

Mikrobiální sukcese – osídlování nově odledněných území

Na dříve uvedené výzkumy, které jsme v minulosti na Svalbardu prováděli, velmi dobře navazuje publikovaná zpráva Pothula et Adams 2022, která sumarizuje výsledky studie chronosekvence sukcese mikroorganismů po odlednění z 95 publikovaných vědeckých článků z celé řady lokalit polárních a alpinských oblastí. Ve studii není uveden rozdíl mezi

nástupem života v mělkých efemérních mokřadech a v lokalitách, jež jsou po většinu roku limitovány nedostatkem vody. Tato velká sumarizační studie pokrývá celé spektrum mikroorganismů (bakterií, fotosyntetických a bezobratlých mikroorganismů), které se účastní procesu sukcese po odlednění, a ukazuje, že existují 2 základní modely osídlování odledněného území.

Dle **prvního modelu** některé taxonomické skupiny zvyšují svoji četnost a biologickou různorodost po celé období vývoje lokálního ekosystému (chronosekvence) až do stadia klimaxu. **Druhý model** sukcese mikroorganismů dokumentuje prvotní nárůst četnosti a diverzity mikroorganismů (viz například studii chronosekvence sinic) s následným poklesem, který je ovlivněn vyčerpáním zdrojů, zejména minerálních látek a tavné ledovcové vody, a následnou konkurencí mezi jednotlivými složkami mikroekosystému.

Chronosekvence vývoje půd po ústupu ledovců v polárním a vysokohorském prostředí

Celkový obsah uhlíku a celkový obsah organického uhlíku v odledněných půdách se postupně zvyšuje s časem odlednění až do doby zhruba 100 let po odlednění, kdy dochází k dramatickému nárůstu obsahu uhlíku. Obsah mikrobiálního uhlíku se postupně zvyšuje v rámci chronosekvence vývoje odledněné půdy, stejně jako se postupně s časem odlednění v půdě zvyšuje obsah celkového dusíku. Obsah amonného a nitrátového dusíku se zvyšuje až do období 500 let po odlednění, následně se obsahy těchto složek dusíku naopak snižují. Obsah dostupného fosforu se zvyšuje v rámci chronosekvence odlednění, zatímco obsah celkového draslíku se s odledněním naopak snižuje až do období 50 let po odlednění a následně se v dalším období zvyšuje. Obsah vody se podobně jako u draslíku snižuje v prvních 50 letech po odlednění a následně se zvyšuje. Obdobný trend ukazují hodnoty konduktivity: v prvních 50 letech jsou vysoké, pak se postupně snižují. Hodnoty pH se snižují v závislosti na čase odlednění.

Sukcese cévnatých rostlin, mechorostů, lišejníků, mikroorganismů a bezobratlých živočichů po ústupu ledovců v polárním a vysokohorském prostředí

Vegetační pokrytí půdy a diverzita cévnatých rostlin, mechorostů a lišejníků (Obr. 13.8) se zvyšují v rámci chronosekvence vývoje odledněného území v návaznosti na biologický vývoj půd (Prach et Rachlewicz 2012). Z heterotrofních bakterií jsou nejčastějšími zástupci nově odledněných půd taxonomické skupiny Proteobacteria, Actinobacteria, Alphaproteobacteria a Acidobacteria. Četnost zástupců Actinobacteria, Chloroflexi a Planctomycetes se rychle zvyšuje v průběhu prvních 50 let po odlednění a následně klesá. Na druhé straně například četnost Bacteroidetes, Proteobacteria a Betaproteobacteria se významně snižuje v rámci časové chronosekvence po odlednění.

Obr. 13.8: Lišejníky rodů *Rhizocarpon*, *Leptogium* a *Melanelia* osídlují skály na Svalbardu záhy po odlednění (Archiv CPE).

Příslušníci skupin Ascomycota a Basidiomycota jsou častými zástupci mikroskopických hub v periodě vývoje půd po odlednění a jejich četnost se zvyšuje v období 0 až 50 let po odlednění; následně se jejich četnost snižuje. Četnost příslušníků Zygomycota se zvyšuje po celé období vývoje odledněných půd, dokonce i po období prvních 100 let. Molekulární diverzita mikroskopických hub se zvyšuje v periodě 0 až 100 let po odlednění a následně se snižuje.

Velmi častou složkou půdy odledněných oblastí jsou všežravé hlístice (Nematoda), jejichž četnost se v průběhu vývoje prostředí po odlednění mění v závislosti na typu potravy, na nějž jsou vázány. Hlístice potravně závislé na rostlinách zvyšují svoji četnost s rostoucím zastoupením rostlin, zatímco hlístice potravně vázané na bakterie zvyšují svoji četnost v prvních 50 letech po odlednění a pak jejich četnost klesá. Četnost hlístic potravně závislých na mikroskopických houbách roste v prvních 50 letech po odlednění a následně rovněž klesá a četnost všežravých hlístic roste v periodě prvních 100 let po odlednění a následně opět klesá.

Chvostoskoci (Collembola), roztoči (Acari) a roupice (Enchytraeidae) zvětšují svoji četnost v návaznosti na časovou chronosekvenci vývoje odledněného území. Chvostoskoci velmi často žijí ve všech typech odledněné půdy a na povrchu tajících ledovců. Pavouci (Araneae) a brouci (Coleoptera) zvyšují svoje zastoupení na odledněných stanovištích zhruba do období 50 let po odlednění, poté jejich četnost stagnuje nebo dokonce klesá.

Chronosekvence vývoje odledněných oblastí spočívá v postupném nárůstu biodiverzity a četnosti mikrobiálních a bezobratlých složek ekosystému současně s obsahem minerálních živin (uhlíku, celkového dusíku a dostupného fosforu). V případě modelu vývoje substrátu po odlednění a postupného nárůstu četnosti a diverzity je tento proces vázán na vývoj vegetace. V případě druhého modelu, jak již bylo uvedeno, někteří zástupci zvyšují svoji četnost a diverzitu především v prvních 50 letech po odlednění a následně jejich četnost i diverzita stagnují nebo se dokonce snižují. V některých případech je tato reakce spojená s postupně se snižujícím pH odledněného substrátu, se snižující se dostupností minerálních látek a s nárůstem vegetace, pročež může nastávat vetší konkurence o zdroje a prostor.

9. Vztahy organismů v půdě a půdních krustách

Josef Elster a Miloslav Devetter

Vývoj půdy v Arktidě je determinován přítomností permafrostu a konkrétními lokálními mikroklimatickými podmínkami. **Permafrost** je hornina, zvětralina nebo půda, jejíž teplota je po dobu minimálně 2 let nižší než 0 °C. Promrzlý horninový detrit různé zrnitosti tvoří mocnou tvrdou krustu. Permafrost zabraňuje vsakování tavné vody do hlubších vrstev a veškerá tavná voda, která vzniká v průběhu jarního a letního tání, vytváří mokřadní ekosystémy (viz 10. kapitolu); současně permafrost neumožňuje výměnu plynů a minerálních látek mezi hlubší zmrzlou vrstvou a povrchovou vrstvou půdy.

Permafrost je důležitou součástí arktického biomu tundry a části sousedící tajgy. Přes léto v Arktidě pravidelně taje vrchní část permafrostu nazývající se **aktivní vrstva**, v níž se vytváří specifický komplikovaný půdní ekosystém se širokým zastoupením půdních organismů. Aktivní vrstva a její povrch, jemuž říkáme **abiotická nebo biologická půdní krusta**, jsou v závislosti na mikroklimatických podmínkách osídleny širokým spektrem mikroorganismů (viry, bakterie,

mikroskopické houby, sinice a řasy), rostlin (mechorosty i cévnaté rostliny) a živočichů (pestrá škála bezobratlých). V situaci, kdy je podloží stále zmrzlé, ale aktivní vrstva sezónně taje, vzhledem k obsahu vody, která při zamrzání a opětovném tání mění objem, vznikají zvláštní povrchové geomorfologické jevy, jejichž příkladem je i tvorba mrazových tříděných půd (polygonální půdy), tříděných svahových pásů, kopečků (thufurů), pals, kryoplanačních teras apod. Pohyb půdních částic, zajišťující střídání zamrzání a tání, limituje přítomnost některých organismů, v důsledku čehož dochází například k narušování kořenových systémů cévnatých rostlin.

Půdní ekosystém Arktidy vytváří komplikovanou mozaiku prostředí, která je z hlediska dlouhodobého vývoje determinována celou řadou ekologických parametrů (například typy geologického substrátu a svažitosti), fyzicko-geografickými parametry prostředí, přítomností a vlastnostmi permafrostu a různorodostí mikroklimatických podmínek, jež společně určují vlastnosti a stav vývoje lokálních typů půd (Tedrow 1977). Stěžejním ukazatelem vývoje půd na konkrétních stanovištích je sezónní přítomnost nebo nepřítomnost vody v tekutém stavu. Na svahových lokalitách

Obr. 1.9: Na svažitých lokalitách s rychlým odtokem sezónní tavné vody se nacházejí špatně vyvinuté, na přítomnost organické hmoty chudé minerální hnědé půdy. Na fotografii je západní část zátoky Petuniabukta (Kavan).

Obr. 2.9: Polygonální půdy v zátoce Petuniabukta (Archiv CPE).

dochází k rychlému odtoku sezónní tavné vody a na těchto suchých stanovištích se jedná především o špatně vyvinuté, na přítomnost organické hmoty chudé minerální **„hnědé“ půdy** (Obr. 1.9). Do této kategorie patří také mrazem narušované polopouštní polygonální půdy (Obr. 2.9). Tyto chudé půdy jsou charakteristické hlavně přítomností zmíněných abiotických nebo biologických půdních krust. V gradientu dostupnosti vody v lépe vyvinutých půdách s větším obsahem organické hmoty, kde je již povrch půdy obohacen kromě biologických půdních krust polopouštní nebo tundrovou vegetací lišejníků, mechorostů a cévnatých rostlin, mluvíme o **„tundrové“ půdě** (Obr. 3.9). Tento typ půdy je již bohatší v obsahu organických látek.

Posledním typem půdy je **„močálová“ půda** (Obr. 5.9), jež představuje vývojově nejstarší typ a nachází se na místech nejdéle odledněných a nevystavených pozdější disturbanci, například vodním tokem. Močálová půda, nejčastěji zastoupená mokrými lukami a mělkými efemérními mokřady, se běžně vyskytuje v blízkosti dna údolí, kde po většinu vegetačního období dochází k akumulaci vody, a tedy i k nasycení půdy vodou. Povrch půdy je zde pokryt mocnými vrstvami vegetace, jež je zastoupena zejména mechorosty a cévnatými rostlinami, především z čeledi Cyperaceae (ostřice, suchopýry aj.). Ve vysoké Arktidě, včetně Svalbardu, je tento

Obr. 3.9: V gradientu dostupnosti vody v lépe vyvinutých půdách s větším obsahem organické hmoty, kde je již povrch půdy obohacen tundrovou vegetací lišejníků, mechorostů a cévnatých rostlin, se nacházejí tundrové půdy. Na fotografii je západní část zátoky Petuniabukta (Archiv CPE).

Obr. 4.9: Kopečková tundra s tufury v zátoce Petuniabukta (Archiv CPE).

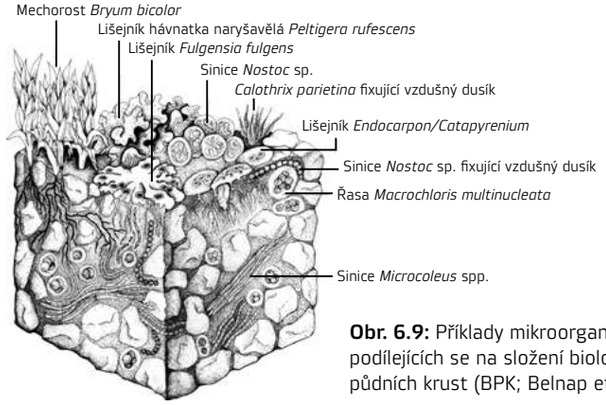
typ podmáčených močálových půd, podmáčených luk a rašelinišť plošně velmi rozšířený a je charakteristický výskytem tufurů (kopečkovité tundry, Obr. 4.9), případně půdních polygonálních útvarů. Močálové půdy se kromě stanovišť na dně údolí ve vysoké Arktidě také velmi hojně vyskytují v subarktické oblasti, kde tvoří nejčastější typ půdního ekosystému. Mocná vrstva vegetace a nerozložené organické hmoty zde zajišťuje tepelnou izolaci a omezuje pronikání tepla do hlubších vrstev půdy, v důsledku čehož část vytvořené vegetace postupně zamrzá do permafrostu uloženého pod aktivní vrstvou. Takové půdy jsou velmi bohaté na obsah organických látek a na některých stanovištích ve vysoké Arktidě dochází k podzolizaci půd, tedy k procesu, během něhož se minerální látky (především železo a hliník) společně s huminovými kyselinami vyplavují do hlubších půdních vrstev. Nejrozšířenějším půdním typem subarktického pásu je podzol.

Obr. 5.9: Močálová půda, nejčastěji zastoupená mokrými lukami s tufury a mělkými efemérními mokřady, se většinou nachází v blízkosti dna údolí, kde po téměř celé vegetační období dochází k akumulaci vody. Na fotografii je západní část zátoky Petuniabukta (Archiv CPE).

Půdní krusty

Půdní krusty – jak **abiotické** (APK), tak **biologické** (BPK) – jsou důležitou strukturální součástí povrchu půdy v aridních a semiaridních oblastech světa (Belnap et Lange 2001). Jejich přítomnost přispívá k charakterizaci půdního povrchu

a hraje důležitou úlohu v celé řadě ekosystémových funkcí povrchu půdy. Je to povrchová vrstva půdy, která se od zbytku sypké půdy liší často ztvrdlým povrchem. **APK** jsou přechodné vrstvy povrchu půdy o tloušťce od méně než 1 mm do několika centimetrů, které jsou současně strukturálně odlišné od materiálu bezprostředně pod nimi. **BPK** (Obr. 6.9) jsou tvořeny společenstvy mikroorganismů, mechorostů a lišejníků žijících na povrchu půdy, plní důležitou ekologickou roli (včetně fixace uhlíku, fixace dusíku a stabilizace půdy), mění půdní albedo a vodní vztahy a ovlivňují klíčivost a úroveň živin u cévnatých rostlin. Podobně jako APK na velmi lokálně klimaticky extrémních stanovištích dosahují minimální tloušťky, v příznivějších podmínkách ovšem dosahují tloušťky až několika centimetrů. Ostrá hranice mezi APK a BPK neexistuje. Oba typy půdních krust zahrnují živé organismy, v abiotických půdách je struktura formována fyzikálně-chemickými procesy, v případě BPK formují strukturu organismy osídlující povrch půdy.



Obr. 6.9: Příklady mikroorganismů podílejících se na složení biologických půdních krust (BPK; Belnap et Lange 2001)

Abiotické půdní krusty (APK)

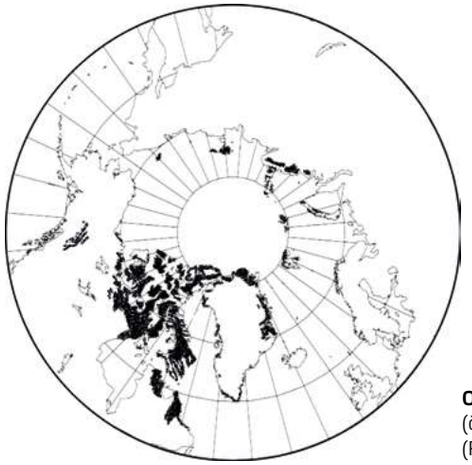
V polárních aridních a semiaridních oblastech jsou to především mikroklimatické podmínky na povrchu půdy, jež přispívají ke vzniku abiotických půdních krust. Povrch půdy vzhledem ke svému zabarvení absorbuje dlouhovlnné sluneční záření, které jednak vysušuje povrch půdy, jednak

ji zahřívá. Současně vlivem vzdušného proudění nad povrchem půdy dochází k rychlému odvátí vzdušné vlhkosti od povrchu půdy a k vysušování. Zahřívání povrchové vrstvy půdy způsobuje vzlínání půdní vlhkosti k povrchu půdy, kde se hromadí vynášené soli. Dobrým a jednoduchým příkladem je otočení kamenů ležících na povrchu půdy v aridních a semiaridních polárních oblastech: na spodní hypolitické straně kamenů často nalézáme viditelnou vrstvu vysrážených solí, již najdeme i na povrchu půdy. Možným ověřením toho, zda je povrchová vrstva půdy tvořena půdními organismy, nebo vysráženými solemi, je hmatový test: je-li povrch půdy tvořen jemnými krystalky a na omak drsný, pak jde o vysrážené soli. Vysrážené soli se účastní vzniku APK a zároveň povrch půdy z hlediska fyzikálně-chemických vlastností značně chemicky extremizují. Přítomnost APK může utěsnit a vyhladit povrchy půdy, a tak snížit infiltraci srážek a celkově vody do půdy a zvýšit objem a rychlost odtoku vody, a rovněž může bránit rozšiřování vegetace cévnatých rostlin. Dalšími fyzikálními faktory, které přispívají ke vzniku APK, jsou srážky, popřípadě tlak šlapáním nebo koly vozidel.

Biologické půdní krusty (BPK)

Biologické půdní krusty, jimž jinak říkáme kryptogamické půdní krusty, jsou struktury na povrchu půdy, které jsou tvořeny společenstvy mikroorganismů (nejčastěji sestávajícími z prokaryotických sinic a eukaryotických řas), mikroskopickými i makroskopickými houbami, lišejníky a mechorosty v různém poměru (Obr. 6.9). Půdní částice v této povrchové vrstvě jsou agregovány společenstvy dříve jmenovaných vysoce specializovaných organismů. BPK se nacházejí především v otevřených prostorech v suchých a extrémně chladných oblastech včetně značné části arktické oblasti (Obr. 7.9) a Svalbardu (Pushkareva et al. 2016), kde extrémní klimatické podmínky brání růstu cévnatých rostlin. Vzhledem k vysoké biologické diverzitě, různorodosti a náročnosti prostředí, které mikroorganismy povrchu půd osídlují, mluvíme o takzvané „evoluční peci“ vytvářející

podmínky k novým adaptacím a tvorbě nových genotypů adaptovaných na speciální extrémní prostředí povrchu půd. Studium ekologické a genetické variability mikroorganismů osídlujících ekosystém BPK poskytuje vhled do adaptivní diverzifikace a do fungování půdního ekosystému (Elster et al. 1999). V mnoha oblastech Arktidy jsou půdní krusty mimořádně dobře vyvinuté (Obr. 8.9) a mohou představovat více než 70 % živého půdního pokryvu. BPK jsou klíčem ke stabilizaci půdy, k zadržování vody a úrodnosti půdy. Biologické složky půdních krust zahrnují sinice a další bakterie, mikroskopické houby, řasy, lišejníky a mechorosty. Obecně prvními organismy kolonizujícími holou půdu jsou sinice a zelené řasy, které mohou být následovány mechorosty, lišejníky nebo také cévnatými rostlinami vyžadujícími stabilní půdní povrch pro růst. Vláknité sinice rodů *Microcoleus* a *Leptolyngbya*, které se v půdě běžně vyskytují, vylučují lepkavý sliz kolem svých vláken. Když jsou navlhčené, pohybují se půdou a zanechávají za sebou stopu lepkavého slizového materiálu, jenž slepuje částice půdy dohromady a vytváří hrudkovitou půdní strukturu. Takto zdrsněný povrch půdy zvyšuje infiltraci srážek, snižuje objem a rychlost odtoku vody a zadržuje semena a organickou hmotu. Na omak je povrch BPK hladký a slizký, a právě ohledání hmatem představuje vhodnou a rychlou metodu, jak rozhodnout, zda se jedná o biologický, nebo o abiotický typ půdní krusty.



Obr. 7.9: Mapa rozšíření BPK (černě) v arktické oblasti (Pushkareva et al. 2016).

>> Obr. 8.9: BPK společně s vegetací mechorostů a cévnatých rostlin vytvářejí komplikovanou mozaiku prostředí. Na fotografii je zátoka Petuniabukta (Archiv CPE).

Klimatická změna a ekologický význam biologických půdních krust

Ve vysoké Arktidě jsou BPK hlavním zdrojem potravy pro mnoho bezobratlých živočichů (Pointing et al. 2015) a prvními kolonizátory zemského povrchu, kteří se vynořují po ústupu ledovců (Pushkareva et al. 2015, 2016). BPK mají globální biogeochemický význam, protože představují asi polovinu fixace atmosférického dusíku na Zemi (Weber et al. 2015). Tato společenstva jsou také důležitými ekosystémovými inženýry a řídí i mnoho dalších procesů, jako jsou stabilizace půdy, infiltrace vody a regulace teploty půdy (Pointing et Belnap 2012), prostřednictvím interakce mezi minerály, buňkami a organickými polymery tvořícími 3dimenzionální struktury podobné rohožím (Elbert et al. 2012). Důležité je, že BPK usnadňují kolonizaci vyššími rostlinami tím, že poskytují živiny a uhlík půdě a podporují klíčení

semen (Borchhardt et al. 2017). Vzhledem k tomu, že je globální oteplování v Arktidě zesíleno (IPCC 2013) a vede k rozsáhlému a často dramatickému tání ledovců, se předpokládá, že BPK usnadní ekologizaci neboli „zelenění Arktidy" (Pointing et al. 2015), tj. jev spojený se zvýšeným pokrytím biomasy BPK a s následným nástupem keřové tundry (Myers-Smith et al. 2015). Sdružené klimaticko-vegetační modely předpovídají potenciální redistribuci a expanzi vegetace v celé Arktidě, přičemž nejméně polovina vegetačních oblastí by se měla přesunout do jiného fyziognomického stavu (Pearson et al. 2013). Globální klimatické modely vývoje vegetace jsou ze své podstaty pouze odborné odhady (IPCC 2013), jejichž prediktivní schopnost závisí také na tom, jak dobře lze odhadnout mikro- a mezoměřítkové změny v biomase a funkci BPK.

Klasifikace biologických půdních krust

Ekologická různorodost a diverzita BPK je značná a odpovídá různorodosti mikroklimatických a geochemických parametrů prostředí povrchu půdy. Diverzita BPK pozitivně ovlivňuje strukturální rozmanitost cévnatých rostlin, protože s vývojem biologického společenstva BPK dochází k postupnému zvyšování půdního obsahu organického uhlíku a minerálních živin, které jsou následně využívány cévnatými rostlinami i bohatým společenstvem půdních konzumentů.

Sinice a řasy biologických půdních krust

Fototrofní mikroorganismy (sinice a řasy) BPK jsou důležité především v raných stadiích osídlování půd. Nízká biomasa sinicové a řasové složky je spojena s minerálním zabarvením povrchu půdy. S vyšším zastoupením sinic a řas na povrchu půdy vzrůstá rozloha různě barevných ploch, včetně ploch lichenizovaných nebo pokrytých mechorosty, přičemž sinicové a řasové složky BPK osídlují několik horních centimetrů půdy (Elster et al. 1999, Pushkareva et Elster 2013). Jedním z ekologického hlediska jednoduchých přístupů ke klasifikaci BPK je hodnocení podle charakteru, zabarvení povrchu půdy a četnosti a diverzity sinic a řas. Na tomto základě byly specifikovány 3 typy půdních krust v centrální

části Svalbardu v zátoce Petuniabukta: 1. černohnědé půdní krusty (s nízkou diverzitou sinic a řas), 2. hnědé půdní krusty (s vysokou diverzitou sinic a řas) a 3. šedohnědé půdní krusty (s nízkou diverzitou sinic a řas). Výskyt podobných typů půdních krust byl porovnáván v různých nadmořských výškách a bylo zjištěno, že nadmořská výška neměla vliv na biodiverzitu sinic a řas, ovlivňovala ovšem jejich hojnost, jež s nadmořskou výškou rostla (Pushkareva et Elster 2013). V půdních krustách nacházejících se v podmínkách s vysokým obsahem vody často dominují sinice ze skupiny *Nostoc* sp. Studie také potvrdila, že tmavá barva půdních krust je způsobena hustotou organismů a temnou barvou sinic, lišejníků a mechorostů. Další možností, jak hodnotit pokryvnost a mikrobiální diverzitu povrchu půdy, je měření fotosynteticky aktivní plochy povrchu půdy pomocí fluorescence chlorofylu (fluorescenční zobrazovací kamera) s následnou mikroskopickou (stereomikroskopie a světelná mikroskopie) analýzou diverzity vyznačených fotosynteticky aktivních míst povrchu půdní krusty. BPK mají značný fotosyntetický potenciál – obsah vody a teplota pozitivně ovlivňují jejich fotosyntetickou aktivitu. Ve většině případů v kryptogamních krustách dominovaly sinice, jako jsou například zástupci rodů *Gloeocapsa*, *Nostoc*, *Microcoleus*, *Scytonema* a *Chroococcus*. Dominantními zelenými řasami byly druhy rodů *Coccomyxa*, *Hormotila* a *Trebouxia*, které se běžně vyskytovaly v lichenizovaných půdních krustách (Pushkareva et Elster 2013).

Ekofyziologické vlastnosti a diverzita sinic v různých stadiích vývoje půdních krust

Také v rámci našeho výzkumu na Svalbardu jsme studovali půdní krusty – od krust špatně vyvinutých, nestabilních a často narušovaných vodní erozí až po lichenizované stabilní krusty, které jsou v prostředí zátoky Petuniabukta běžně zastoupeny. Stanovili jsme gradient 4 stadií vývoje půdních krust – od špatně vyvinutých po velmi dobře vyvinuté – a na tomto gradientu vývoje půdních krust jsme analyzovali molekulární diverzitu sinic 16S rRNA (Pushkareva et al. 2015). Analýzy sekvencí sinic odhalily dominanci taxonomických

skupin patřících do řádů Synechococcales, Oscillatoriales a Nostocales. Nejdominantnější taxonomické skupiny ve 4 studovaných lokalitách byly příbuzné vláknitým sinicím *Leptolyngbya* sp. Druhová diverzita sinic ve studovaných vývojových typech půdních krust se postupně zvyšuje od špatně vyvinutých a často narušovaných půdních krust po středně vyvinuté půdní krusty, naopak v dobře vyvinutých lichenizovaných půdních krustách se diverzita sinic rychle snižuje. Hodnoty pH, amoniakálního dusíku a organického uhlíku v prostředí půdní krusty korelovaly se strukturou společenstev sinic.

Mikrobiální společenstvo sinic BPK zajišťuje fotosyntézu a fixaci vzdušného dusíku, a právě jejich rychlost v diurnálním cyklu byla měřena v souvislosti se studiem biodiverzity sinic na gradientu vývoje BPK (Pushkareva et al. 2017). Odhad mokré biomasy sinic a řas byl proveden v návaznosti na odhad rychlosti fotosyntézy a fixace vzdušného dusíku v gradientu vývoje BPK. Nejnižší mokrá biomasa sinic a řas byla zjištěna ve špatně vyvinutých půdních krustách v důsledku počáteční fáze kolonizace půdy. Gradient vývoje půd od špatně vyvinutých k dobře vyvinutým půdním krustám byl doprovázen rychlostí fotosyntézy a změnou rychlosti fixace vzdušného dusíku. Mokrá biomasa sinic a řas se během vývoje BPK zvyšovala, ale v posledním lichenizovaném stadiu se snížila; rychlost fixace vzdušného dusíku byla na druhé straně největší v počátečním stadiu vývoje BPK a se stářím BPK se postupně snižovala. Denní průběh fotosyntetické aktivity se lišil mezi typy půdních krust vykazujících posuny v denních minimech a maximech; špatně vyvinutá půdní krusta reagovala rychleji na změny teploty a fotosynteticky aktivního záření (PAR). Navzdory různým mikroklimatickým podmínkám během měření byla teplota hlavním faktorem ovlivňujícím fotosyntetickou aktivitu, zatímco účinek PAR nebyl významný. Vyšší teploty vedly k inhibici fotosyntetické aktivity a ke zvýšené disipaci sluneční energie, což naznačuje aklimatizaci/adaptaci fotosyntetických mikroorganismů půdní krusty na chladné prostředí.

Mikrobiální bohatost a aktivita půdy ve výškovém gradientu

Další studie zabývající se ekologickou úlohou BPK v arktickém ekosystému v závislosti na nadmořské výšce a půdním typu (hnědá a tundrová) objasnila prostorovou heterogenitu edafických vlastností půd (teplotní režim, obsah organických látek, dostupnost bazických kationtů, vlhkost, pH) a jejich mikrobiální aktivitu a diverzitu (potenciální mikrobiální dýchání, mikrobiální biomasa a struktura mikrobiálního společenstva za použití analýz fosfolipidových mastných kyselin [PLFA]; Kotas et al. 2018). Během výzkumu byla zjištěna výrazná prostorová heterogenita edafických vlastností mezi lokalitami v různých nadmořských výškách – na přechodu od lokalit s tundrovým typem půd se společenstvy cévnatých rostlin až po hnědé půdy pokryté pouze půdními krustami. Nadmořská výška sice velmi ovlivnila mikrobiální strukturu společenstev, ale překvapivě neovlivnila mikrobiální biomasu půdního společenstva. Na tundrových stanovištích s přítomností a vysokou pokryvností půdy cévnatými rostlinami v nižších nadmořských výškách bylo mikrobiální společenstvo bohaté především na mikroskopické houby a heterotrofní bakterie. Na stanovištích ve vyšších nadmořských výškách s převahou biologických půdních krust dominovalo bakteriální společenstvo zastoupené zejména sinicemi. Společenstvo BPK (hnědý typ půdy) bez přítomnosti vegetace cévnatých rostlin ve vyšších nadmořských výškách hostí mikrobiální společenstvo srovnatelné velikostí a aktivitou s ekosystémem arktické tundry (tundrový typ půdy s vysokou pokryvností cévnatých rostlin). Klíčovými faktory prostředí, které určovaly změny ve velikosti a v aktivitě mikrobiálního půdního společenstva, byly pH půdy, obsah organického uhlíku, vlhkost půdy a dostupnost Mg^{2+} (Kotas et al. 2018).

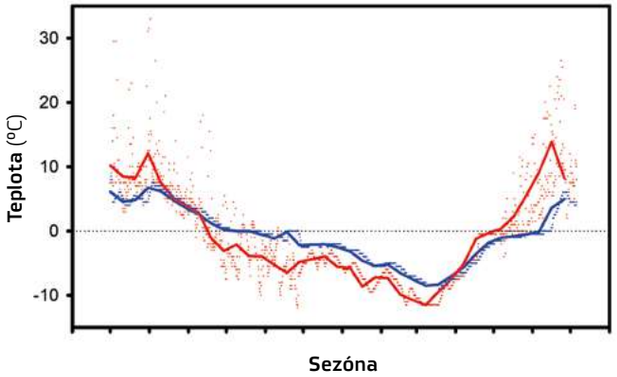
Specifická půda ptačích útesů

Ptačí útesy představují značně unikátní stanoviště. Jsou to jedny z nejstarších lokalit z hlediska vyzdvižení z moře nebo odlednění (byť se kvůli nestabilním, z útesu zvětrává-

jícím horninám, které je zasypávají, neustále mění) a především pak jedny z nejbohatších lokalit z hlediska přísunu živin. Zejména díky živinám pocházejícím od mořských ptáků jsou půdy pod ptačími útesy centrem biodiverzity jak z hlediska vegetace, tak z hlediska oživení půdy (Obr. 9.9). Prudké svahy jsou ideálně exponované letnímu slunci, takže se zároveň jedná také o nejteplejší stanoviště v krajině (Obr. 10.9). Krátkodobě zde může teplota půdy vystoupat dokonce na hodnoty kolem 30 °C, a to i na severních svazích. Půda zde obsahuje poměrně velké množství organické hmoty, převážně ve formě vázané na anorganické částice. Charakteristickým druhem těchto stanovišť je nápadný žlutý arktický chvostoskok *Megaphorura arctica*, který zde vytváří agregace až o několika tisících jedinců (Obr. 11.9). Ptačí útesy jsou nicméně centrem biodiverzity i mnoha dalších skupin půdní fauny, například roupic (Enchytraeidae; Schlaghamerský et Devetter 2019).

Obr. 9.9: Ptačí útesy jsou romantickými místy s nejrozvinutější vegetací i bohatými půdními společenstvy (Devetter).

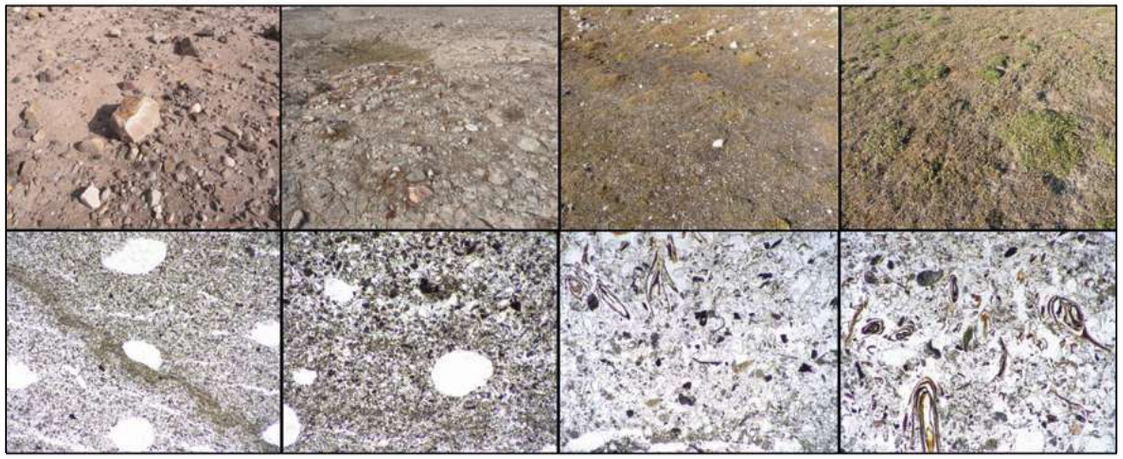
Obr. 11.9: Arktický chvostoskok *Megaphorura arctica* je typickým obyvatelem stanovišť pod ptačími útesy, kde často dochází k nahromadění jedinců na jednom místě (Devetter).



Obr. 10.9: Sezónní změny teploty v půdě pod ptačím útesem v zátoce Skansbukta v hloubce 10 cm (červeně) a 1 m (modře) pod povrchem. Čára značí průměr za 24 hodin, tečky značí jednotlivá měření (Devetter).

Vývoj půdních krust

Charakter BPK úzce souvisí také se stářím substrátu. Zatímco na nedávno obnaženém povrchu v předpolí ledovce jsou krusty málo rozvinuté, na několik set let starém substrátu mohou být rozvinuté co do síly i množství obsažené organické hmoty, která je vhodným měřítkem stupně vývoje (Obr. 12.9), a zřetelně strukturované. Krusty se také často nacházejí na periodicky mrazem narušovaných plochách (například řečiště nebo vyvařované půdy, Obr. 13.9). Na vývojově starších lokalitách jsou BPK postupně nahrazovány cévnatou vegetací a v jejich vývoji hraje významnou roli dostupná vlhkost. Důležitou součástí BPK jsou rovněž konzumenti: vůdčí skupinou ve všech typech krust jsou mikrobivorní půdní hlístice (Nematoda), v rozvinutějších typech se pak přidávají i další potravní strategie a taktéž vířníci (Rotifera), kteří se zde vyskytují velmi často již od nejranějších stadií sukcese. V rozvinutých a na živiny bohatých BPK se dále přidávají želvušky (Tardigrada), půdní roztoči (Acari) a chvostoskoci (Collembola, Obr. 15.9). Abundance mnohých skupin může být v krustách vyšší než v rozvinuté půdě pokryté tundrovou vegetací (Devetter et al. 2021). Tak jako většina lokalit v Arktidě je i půda krust BPK výrazně limitována živinami, a lokální navýšení množství dostupných živin proto může být už zdálky dobře patrné na vegetaci (Obr. 14.9).



Obr. 12.9: Vývoj půdního povrchu na gradientu sukcese po ustupujícím ledovci, stanoviště desítky, stovky a tisíce let staré. Dole půdní výbrus ze stejných lokalit, 100x zvětšeno (Devetter).

Obr. 13.9: Vyvařované polygonální půdy vznikají selektivním zamrzáním. Ve středu polygonu zůstává jemná frakce půdy, zatímco na okrajích se hromadí kameny a půda se zde nepohybuje, tudíž zde může růst trvalá vegetace, jako například dryádka osmiplátečná *Dryas octopetala* (Devetter).

Obr. 14.9: Společenstvo sezónně podmáčené tundry v místě, kde došlo v minulosti k lokálnímu přísunu živin (obvykle ve formě uhynulého zvířete). Místo je rozpoznatelné i po desítkách let (Devetter).

Obr. 15.9: Řasová krusta na povrchu půdy pod ptačím útesem se silným přísunem živin z ptačích exkrementů. Na řasách s dominancí *Prasiola* sp. se živí početné společenstvo chvostoskoků (Devetter).

Obr. 16.9: Stopy lidské techniky zůstávají v tundře jasně patrné mnoho desítek let (Devetter).

Obr. 17.9: Živiny přinášené ledovcovou vodou urychlují vznik krust a vývoj půd (Archiv CPE).

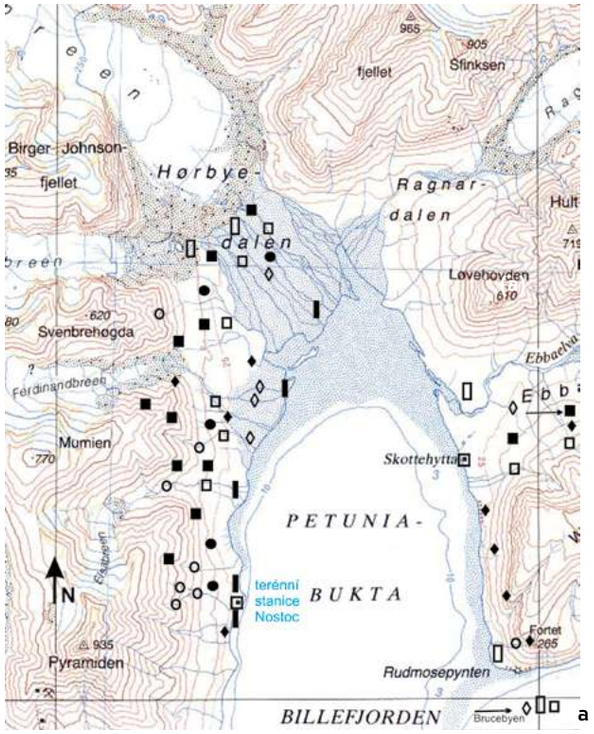
10. Život v mokřadech, jezerech a vodních tocích

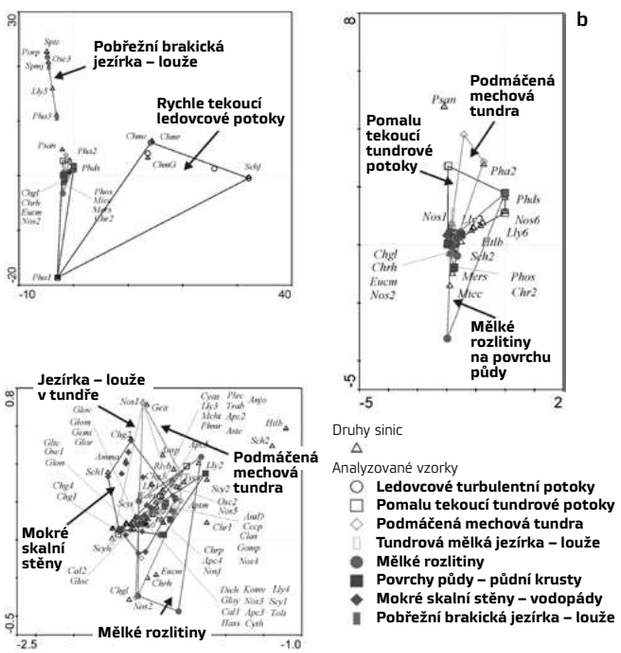
Miloslav Devetter, Linda Nedbalová a Josef Elster

Diverzita sinic a řas

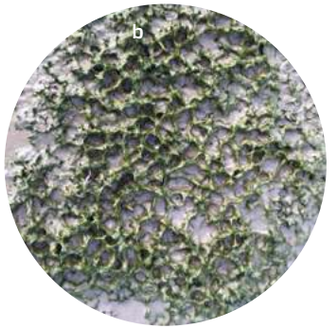
Sinice a eukaryotní řasy jsou nejdůležitějšími primárními producenty arktických sladkovodních biotopů (Elster 2002). Naše znalosti diverzity sinic a řas na souostroví Svalbard jsou však zatím jen velmi povrchní (Skulberg 1996; Kvíderová et al. 2015).

Zatímco některé skupiny sinic a řas osídlují hned několik typů rozdílných biotopů, jiné druhy a skupiny se naopak specializují pouze na jediný typ biotopu (Obr. 1.10; Komárek et al. 2012). V detailní molekulárně genetické studii bylo prokázáno, že vláknité sinice z rodu *Phormidium* pocházející z různých typů biotopů v centrální části Svalbardu nelze odlišit na základě morfologických znaků, geneticky (na základě 16S rDNA a 16S-23S rDNA) se ale rozlišují do několika ekotypů. Například izoláty pocházející ze sladkovodních jezer a mokřadů, kde je voda přístupná po celé letní období, se odlišují od skupiny, která se běžně vyskytuje v rychle vysychajících biotopech. Další geneticky rozdílný ekotyp je





Obr. 1.10: (**a**) Studie diverzity sinic terestrických a sladkovodních biotopů v zátoce Petuniabukta (mapa) ukázala, že sinice jsou zastoupeny na všech studovaných lokalitách; (**b**) některé druhy byly zastoupeny v několika typech biotopů, jiné druhy jsou naopak ekologicky velmi vyhraněné a vyskytují se pouze v jediném typu biotopu (Komárek et al. 2012).



Obr. 2.10: (**a**) Bohaté nárosty invazní řasy *Vaucheria* aff. *compacta* v přílivové oblasti zátoky Adventfjord; (**b**) detail nárostu invazní řasy *Vaucheria* aff. *compacta* v Longyearbyenu (Elster et al. 2023).

tvořen skupinou, která preferenčně osídluje velmi studené biotopy, jako jsou povrchy ledovců, jejich blízké okolí a tající sníh (Strunecký et al. 2012).

Průběžné a dlouhodobé studium diverzity a ekologie sinic a řas společně s monitoringem vybraných parametrů prostředí umožňují zaznamenávat změny ekologických vazeb ve vysoké Arktidě, které jsou spojeny s antropogenními změnami, včetně globálního oteplování. Díky tomuto přístupu lze identifikovat nově zaznamenané druhy sinic a řas, které mohou být považovány za invazní na souostroví Svalbard. Příkladem je třeba šíření invazního druhu bentické řasy *Vaucheria* aff. *compacta* do přílivové oblasti zátoky Advetfjord (Obr. 2.10), jež jsme prokázali v několika studiích (Kvíderová et Elster 2017; Kvíderová et al. 2019; Elster et al. 2023; Souquieres et al. 2023).

Flóra arktických jezer

Růst sladkovodních fotosyntetických organismů je v Arktidě omezen zejména krátkým vegetačním obdobím a nedostatkem živin. Sluneční záření je zcela nedostupné po dlouhé období polární noci a pak ještě dlouho po jejím skončení kvůli přítomnosti ledové pokrývky, která v závislosti na

tloušťce a typu ledu zpravidla efektivně zamezuje průniku světla do vodního sloupce. Krátké arktické léto zase představuje období, kdy je sluneční záření dostupné v průběhu celého dne. Jeho intenzita se však může v závislosti na počasí a denní době dramaticky měnit, jak ukázala i měření nedaleko české terénní stanice v zálivu Petuniabukta (Láska et al. 2012). Díky dlouhodobé přítomnosti kapalné vody jsou nicméně jezera v Arktidě i Antarktidě považována za centra produktivity a biodiverzity, a to zejména v aridních oblastech, kde jsou terestrické ekosystémy výrazně limitovány dostupností vody.

Součástí fytoplanktonu jsou eukaryotní řasy, sinice a anoxygenní fotosyntetické bakterie. Na rozdíl od bentických nárostů prochází biomasa planktonu výraznými změnami, které odrážejí sezónní průběh podmínek prostředí, především dostupnost slunečního záření a živin a také intenzitu predačního tlaku. Je zde zastoupeno velké množství taxonomických skupin řas – od zlativek (Chrysophyceae), zelených řas (Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Zygnematophyceae) a skrytěnek (Cryptophyceae) po obrněnky (Dinophyceae), rozsivky (Bacillariophyceae) a další skupiny. Planktonní sinice (Cyanobacteria) mohou též dominovat, ale jejich role je v porovnání s nárosty méně významná; časté jsou zejména kokální typy (například rod *Synechococcus*),

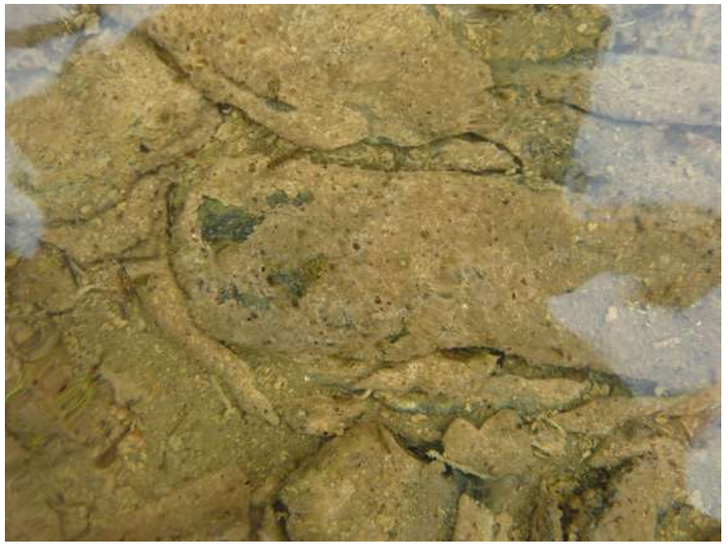
Obr. 3.10: Kolonie zlativek z rodu *Dinobryon* z jezera na pobřeží Isfjordu (Nedbalová).

případně oscillatoriální druhy (Lizotte et al. 2008). Platí také, že se v planktonu nezřídka objevují bentické druhy řas a sinic (Ellis-Evans et al. 2001). Různé skupiny anoxygenních fotosyntetických bakterií mohou za specifických podmínek tvořit většinu biomasy planktonu. Jedná se například o zelené sirné bakterie, které vyžadují anoxické prostředí, a proto je najdeme mimo jiné ve spodních vrstvách meromiktických jezer, jejichž jednotlivé vrstvy vody se nikdy kompletně nepromíchají. V jezerech kanadské vysoké Arktidy se jejich přítomnost projevovala vysokou turbiditou způsobenou částicemi síry, jež byly asociovány s těmito bakteriemi (Van Hove et al. 2006).

Většina arktických jezer patří z hlediska produktivity mezi oligotrofní, až ultraoligotrofní. Jako parametr pro stanovení biomasy fytoplanktonu se nejčastěji používá koncentrace chlorofylu *a*, která se v Arktidě většinou pohybuje v rozmezí od limitu detekce do hodnot v řádu nízkých jednotek mg/m^3. Nejvíce zastoupenou kategorií byla jezera s extrémně nízkými hodnotami (0 až 1 mg/m^3). Mezotrofní jezera jsou podstatně méně častá a najdeme je spíše v nižších zeměpisných šířkách, například na Aljašce, ale i v jiných oblastech. Eutrofní nebo dokonce hypertrofní jezera jsou v obou polárních oblastech vzácná a jsou ovlivňována koloniemi mořských ptáků či savců nebo antropogenním znečištěním (Lizotte et al. 2008).

Jak již bylo zmíněno, produktivita arktických jezer je omezena zejména dostupností světla a živin. Řada řas úspěšných v tomto prostředí proto využívá mixotrofní výživu a získává energii a živiny z organických látek. Mixotrofie zahrnuje spektrum strategií od příjmu rozpuštěných organických látek po konzumaci bakteriálních a jiných drobných buněk. Příkladem jsou třeba zlativky z rodu *Dinobryon*, které jsou běžnou součástí fytoplanktonu jezer v Arktidě (Obr. 3.10). Třeba v jezeře Ward Hunt Lake na kanadském Ellesmerově ostrově (83° s. š.) v planktonu dominoval druh *Dinobryon sociale*, doprovázený dalšími koloniálními zlativkami (Bonilla et al. 2005). Zástupci rodu *Dinobryon* jsou běžní i v jezerech na Svalbardu (Laybourn-Parry et Marshall 2003).

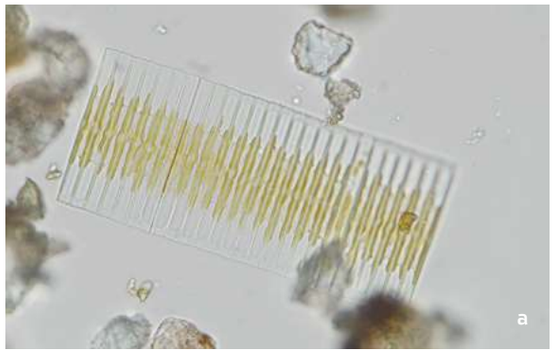
Především v hlubokých jezerech je pak pro optimalizaci získávání sluneční energie klíčová schopnost aktivního

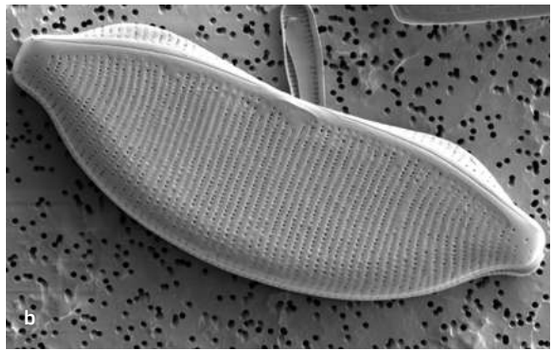


Obr. 4.10: Nárosty v litorálu jezera Ebba v centrální části Svalbardu (Nedbalová).

pohybu vedoucí k převaze bičíkatých forem z různých taxonomických skupin; ostatně i zástupci rodu *Dinobryon* patří mezi bičíkovce. Mělká jezera se v letním období míchají až na dno, a proto v nich schopnost pohybu nepředstavuje tak velkou výhodu.

V jezerech obou polárních oblastí se v porovnání s planktonem bentická společenstva obecně vyznačují vyšší diverzitou a biomasou. Klíčovou roli primárních producentů v bentosu hrají podobně jako v planktonu sinice a řasy. Přítomnost mikrobiálních nárostů s dominující fotosyntetickou složkou je charakteristickým rysem polárních jezer obecně. To může být do značné míry překvapivé v podmínkách extrémně krátké vegetační sezóny, nízkých teplot a limitace živinami. K postupné akumulaci biomasy v některých případech přispívá nízký žrací tlak ze strany bezobratlých konzumentů nebo dokonce jeho úplná absence. Makroskopické nárosty s vertikální strukturou, kde jsou dominantní složkou nejčastěji sinice doprovázené řasami, různými skupinami nefotosyntetických bakterií, případně dalšími skupinami, označujeme jako „mats“ (Obr. 4.10). V mělkých vodách jsou tyto nárosty v Arktidě běžné v různých typech jezer, na rozdíl od Antarktidy zde však nejsou záznamy o jejich výskytu na dně hlubokých trvale zamrzlých jezer. Například v již zmíněném jezeře Ward Hunt Lake se sinicové nárosty skládaly ze 3 vrstev: svrchní, černou tvořili příslušníci rodu *Tolypothrix*, v prostřední, růžové dominovaly sinice z rodů *Pseudanabaena*, *Leptolyngbya* a kolonie *Nostoc* sp. a ve spodní, modrozelené převažovaly různé oscillatoriální druhy. Černé zabarvení bylo způsobeno přítomností scytoneminu, což je pigment chránící buňky před intenzivním UV zářením. V nárostech byly detekovány i mykosporinové aminokyseliny, které také absorbují v oblasti UV záření (Bonilla et al. 2005). Na mělkých lokalitách bez ledové pokrývky jsou totiž organismy vystaveny vysokým dávkám slunečního záření, během polárního dne celých 24 hodin, a akumulace těchto ochranných látek je pro přežití klíčová. Buňky v podpovrchových vrstvách nárostu jsou efektivně zastíněny svrchní vrstvou a řada druhů je navíc schopna aktivně migrovat a najít si místo s optimální ozářeností. Kromě záření je dalším důležitým faktorem teplota, která může v letním období i v průběhu jediného dne značně kolísat. Většina druhů proto není striktně psychrofilní (tj. s teplotním optimem pod 10 °C a úzkým rozsahem tolerovaných teplot), ale jedná se o psychrotrofní typy, které rostou v poměrně širokém teplotním rozmezí. Dosavadní data naznačují, že nárosty nejsou v porovnání s planktonními organismy tak významně limitovány nedostatkem živin, neboť zde dochází k dlouhodobé akumulaci organické hmoty, jež slouží jako jejich zdroj. To ukázaly například terénní experimenty s přidáváním živin do jezera Ward Hunt Lake: zatímco fytoplankton odpovídal prudkým vzestupem biomasy, nárosty na tento zásah nijak nereagovaly (Bonilla et al. 2005).

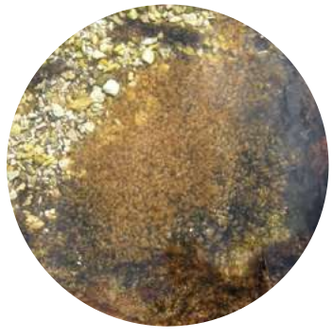




>> Obr. 5.10: Sladkovodní penátní rozsivky ze Svalbardu: (**a**) kolonie druhu *Fragilaria* sp. z nárostového společenstva v potoce v údolí Bjørndalen; (**b**) křemičitá schránka (frustula) druhu *Hantzschia abundans* z krasového jezera v oblasti Mathiesondalen, skenovací elektronový mikroskop (SEM; Hejduková)

Další významnou skupinou fotosyntetických mikroorganismů jsou vedle sinic i penátní rozsivky, které tvoří nárosty na všech typech substrátů a dominantní mohou být zejména na písku nebo jemném sedimentu (Obr. 5.10). Mezi relativně dobře prozkoumané oblasti z hlediska diverzity rozsivek patří okolí zátoky Petuniabukta v centrální části Svalbardu. Na celkem 53 lokalitách bylo nalezeno dohromady 310 taxonů z 59 rodů, přičemž nejčastější byly rody *Achnanthidium* a *Nitzschia*. Zhruba třetinu však nebylo možné určit až na druhovou úroveň, což naznačuje, že rozsivková flóra vysoké Arktidy je dosud jen málo prostudovaná. Mezi hlavní faktory ovlivňující složení společenstev patřily typ habitatu, pH a vliv mořského prostředí (Pinseel et al. 2017). Rozdíly ve složení rozsivkových společenstev byly nalezeny také v jezerech na severním pobřeží západního Svalbardu (Zgrundo et al. 2017) s tím, že dominantními druhy byly zástupci stejných rodů jako v zátoce Petuniabukta.

Kromě sinic a řas jsou fotosyntetické organismy v arktických jezerech zastoupeny rovněž makrofyty, jejichž diverzita se stoupající zeměpisnou šířkou klesá a na úkor cévnatých rostlin se zde za příhodných podmínek mohou uplatňovat mechy (například z rodu *Drepanocladus*). Zatímco v subarktické oblasti se může vyskytovat až několik desítek druhů makrofyt, v jezerech s méně příznivými klimatickými podmínkami je nenajdeme vůbec nebo je počet druhů velmi nízký. Mezi běžné druhy v rámci srovnávací studie diverzity makrofyt zahrnující rozsáhlou oblast od Aljašky po Skandinávii patřily například stolístek střídavokvětý *Myriophyllum alterniflorum*, rdest trávolistý *Potamogeton gramineus* a pryskyřník kořenující *Ranunculus reptans*. Mezi oblasti s nejmenší diverzitou patřilo Grónsko, kde se na většině studovaných lokalit nevyskytoval ani jediný druh cévnatých vodních rostlin (Lento et al. 2019). Jak již bylo zmíněno, fotosyntetizující organismy mohou být v arktických jezerech významně zastoupeny vodními mechy, které tolerují i velmi nízké úrovně slunečního záření a mohou na dně tvořit rozsáhlé „kobercové“ porosty, a zásadně tak přispívat k celkové produktivitě. Podobně jako v případě mikrobiálních nárostů je pro ně typický pomalý růst a v podmínkách nízkých teplot současně ztrácí málo fixovaného uhlíku respirací, rozkladem i konzumací herbivory. To značně limituje využitelnost krátkodobých měření, která mohou poskytnout jen omezený vhled do produkční dynamiky těchto dlouhověkých organismů. Detailní studie založené na sběru dat v delším časovém horizontu jsou vzácné. V kanadském jezeře Char Lake, jež bylo na počátku detailního limnologického výzkumu ve vysoké Arktidě, tvořila díky mechům hrubá primární produkce bentosu 80 % celkové roční produkce jezera. Hloubková hranice růstu mechů pak byla dána průměrnou polohou kompenzačního bodu v průběhu celého roku, jak ve své klasické práci ukázali Welch a Kallf (1974).



Obr. 6.10: Svlečky listonohů *Lepidurus arcticus* nahromaděné u návětrného břehu jezera v Brucebyenu (Devetter).

Fauna arktických jezer – bezobratlí

Vodní prostředí je oživeno omezeným množstvím živočichů schopných přežít v náročných arktických podmínkách. Navzdory leckdy malým rozměrům bývají tyto organismy nápadné, takže si jich často všimne i náhodný pozorovatel.

Listonoh lední *Lepidurus arcticus* (Obr. 6.10) je právě velmi nápadným druhem stojatých vod. Velikostí těla do 30 mm patří spíše mezi menší listonohy, ale v arktickém prostředí představuje výrazný a mnohdy dobře viditelný druh. Vyskytuje se vždy ve stálých vodních plochách nebo na místech, kde se vodní prostředí pravidelně obnovuje (mělká jezera). Snáší i každoroční vysychání, pokud vodní plocha trvá v sezóně dostatečně dlouho na to, aby dospělci dorostli a vytvořili vajíčka. Ta rovněž snáší vysychání i vymrzání a druh se pomocí nich šíří na nové lokality. Listonozi jsou omnivorní a paleta jejich potravy je velmi široká: zahrnuje poměrně nevybíravě prakticky cokoliv stravitelného v okolí od nárostů řas a sinic přes bakterie a organický sediment až po perloočky a larvy pakomárů a jedinců svého vlastního druhu. Potravu jsou schopni lovit nejen na dně, pod povrchem dna, ale i ve vodním sloupci (i když mají omezené plavecké schopnosti). Nesnáší hodnoty salinity nad 2 ‰ rozpuštěných solí a jsou indikátorem vyššího pH vody – kolem 7 a více –, jinak jsou ale listonozi velmi nenároční a snáší teplotní rozsah od 0 do 20 °C za předpokladu dostatku rozpuštěného kyslíku. Vyskytují se obvykle ve velmi čisté vodě, v čistých oligotrofních jezerech s nízkou

Obr. 7.10: Tmavě pigmentovaná perloočka *Daphnia pulicaria* s. l. ze Svalbardu. Na vysunutém postabdomenu jsou viditelné určovací znaky (Devetter).

produktivitou (Lakka 2015) a v hlubokých jezerech, kde nemají přirozené nepřátele, a jsou nejspíše schopni přežívat i více sezón. V mělkých jezerech se stávají potravou rybáků, kteří jsou často příčinou jejich vymizení koncem sezóny. Tam, kde jsou ryby, jsou pro ně listonozi vítanou kořistí a jejich populace jsou rychle decimovány. Ve většině hlubších jezer ale přirozené nepřátele nemají, nepočítáme-li jedince vlastního druhu (Coulson et al. 2014).

Perloočky rodu *Daphnia* jsou nejnápadnější součástí zooplanktonního společenstva. Mnohdy upoutají pozorovatele v jezeře na první pohled, neboť jsou relativně velké (2 až 5 mm) a výrazně tmavě pigmentované (Obr. 7.10). Tmavý pigment se nejčastěji vysvětluje jako ochrana před (UV) přezářením a za nepřítomnosti ryb neexistuje selekční faktor, který by bránil takto vizuálně nápadné adaptaci. Tmavý pigment ovšem nemusí být přítomen vždy, a to ani v jezerech bez ryb; méně pigmentované jsou obvykle perloočky z hlubších vod. Vyskytují se ve většině stálých, stojatých vod i v některých periodických vodách. Taxonomicky se jedná o druhový komplex, někdy udávaný jako *D. pulex*, *D. pulicaria*, *D. middendorfiana* a *D. tenebrosa*, přičemž v mnoha studiích se autoři pro jistotu nepouštějí do detailnějšího určení, tak-

že se můžeme zhusta setkat i s označením *D.* cf. *pulex* nebo *D.* cf. *pulicaria* (Hessen et Leu 2006; Lods-Crozet 2007; Van Geest et al. 2007), jedná se však stále o tutéž skupinu. Vyznačují se velkou klonální diverzitou (Sarnelle et Wilson 2004), přičemž druhy jsou spolehlivě odlišitelné často jen molekulárními metodami. Nejvyšší klonální diverzitu vykazují na lokalitách s vyšší trofií (Alfsnes et al. 2016). Kromě nich se v řadě jezer vyskytuje i *D. longispina*, jež je od předchozích odlišitelná poměrně dobře, ale řada autorů ji přehlíží. Hlavním konzumentem perlooček je listonoh lední, který je zdatný lovec, přestože poměrně špatně plave. V hlubokých jezerech je schopen lovit potravu v omezené vzdálenosti ode dna (cca do 1 m) a ve větších vzdálenostech jsou před ním perloočky poměrně v bezpečí. Další přirozené nepřátele nemají a jsou schopny dorůst nečekaných velikostí (více než 10 mm).

Z dalších perlooček je velmi běžný litorální druh *Macrothrix hirsuticornis* vyskytující se ve většině jezer, obvykle ale v nízkých početnostech, stejně jako *Acroperus harpae*, *Alona guttata* a komplex druhů *Chydorus sphaericus*, které jsou konkurenčně slabší a za vysokého tlaku na potravu nejsou schopny dafniím konkurovat. Přítomnost většího množství druhů a klonů často závisí na oblíbenosti lokality pro vodní ptáky (Alfsnes et al. 2016).

Obr. 8.10: Víříník *Polyarthra dolichoptera* (Jurníček).

Ve vývojově starých a hlubokých jezerech se vyskytují klanonožci (Copepoda). Příslušníci jejich 3 řádů – buchanek (Cyclopoida), vznášivek (Calanoida) a plazivek (Harpacticoida) – jsou poměrně méně častou, leč pravidelnou součástí starých jezer. Buchanky jsou omnivorní a jejich obvyklá potrava se mění během vývoje jedince z nauplia po dospělce, kteří jsou mnohdy draví i kanibalističtí na mladších vývojových stadiích. Nejběžněji se vyskytuje *Cyclops abyssorum*, buchanka známá i z hlubokých a horských jezer Evropy, a *Diacyclops crassicaudis*. Vznášivky jsou herbivoři vodního sloupce a jejich nejhojnějším zástupcem je *Diaptomus* sp. vázaný na vývojově nejstarší jezera. Plazivky *Maraenobiotus brucei* nebo *Tahidius discipes* se vyskytují v sedimentu jezer.

Obr. 9.10: Prameniště (anglicky *seepages*) jsou specifickým domovem některých druhů, například lasturnatek (Ostracoda; Devetter).

Planktonní vířníci (Rotifera) se ve stojatých vodách Arktidy vyskytují také, ale v konkurenci o potravu obvykle nejsou schopni držet krok s perloočkami. Jejich populace jsou relativně vyšší na začátku sezóny (perloočky ještě nedosáhly svého maxima) nebo na jejím konci (perloočky byly zkonzumovány listonohy). Nejčastějšími jsou druhy *Notholca foliacea* a *Polyarthra dolichoptera* (Obr. 8.10). Fenoménem Antarktidy je bdelloidní vířník *Philodina gregaria*, jenž ve svém těle hromadí karotenoidy z potravy, díky čemuž je výrazně oranžový. V mělkých jezerech a tůních vytváří husté populace a často zcela pokrývá dno. Při vyrušení reagují tito

Obr. 10.10: Masový výskyt chvostoskoků na hladině je příznačným jevem malých jezírek v předpolí ledovců (Devetter).

vířníci synchronizovaně, což působí nápadné změny barvy dna, a proto si tyto organismy vysloužily přezdívku plameňáci Antarktidy.

Larvy pakomárů (Chironomidae) jsou jedněmi z nejčastějších organismů arktických sladkých vod. Vyskytují se ve stojatých i v tekoucích vodách a osídlují, v některých případech dokonce masově, většinu starších stálých vodních ploch. Primárně žijí zavrtané v sedimentu nebo na jeho povrchu, především mladší instary se však často vyskytují také ve vodním sloupci a upozorňují na sebe charakteristickým pohybem. Živí se opět velmi širokou paletou potravy od nárostů bakterií a řas po rostlinný detrit a zbytky živočichů. K metamorfóze v dospělce dochází synchronizovaně a masově. Těla imag jsou významným hnojivem pro okolní tundru a způsobují měřitelné ztráty limitujících živin z vodní nádrže. Nejvýznamnějšími druhy jsou *Paratanytarsus austriacus*, *Psectrocladius barbimanus* a *Cricotopus tibialis* (Lods-Crozet et al. 2007; Walseng et al. 2018). Tekoucí vody jsou oživeny larvami pakomárů druhu *Diamesa cinerella*, které obývají nejchladnější toky, vícerem druhů rodu *Paratanytarsus* a některými druhy ze skupiny Orthocladiinae obývajícími toky teplejší (Lento et al. 2021).

Larvy komárů (Culicidae) se vyskytují v mělkých, dočasných mokřadech, v nichž se za slunečných dní prohřívá

voda. Během poslední dekády se komáři díky oteplování značně šíří na sever a roste jejich aktivita.

Chrostíci (Trichoptera) se vyskytují poměrně vzácně ve stálých jezerech; hlavní druh *Apatania zonella* se pak vyskytuje pouze na lokalitách s nízkou konduktivitou a při výtoku z jezera (Walseng et al. 2018). Chrostíci jsou velmi nenápadní a všimnout si jich lze především v době rojení imag, ke kterému dochází jen několik dní v roce, na Svalbardu obvykle v prvních dnech července.

Roupice (Enchytraeidae) jsou máloštětinatí kroužkovci, velmi typičtí především pro půdní prostředí. Některé druhy se ale často vyskytují i ve vodním prostředí, jako například *Marionina* (*M. macgrathi* a *M. ulstrupae*), jež se mnohdy vyskytují na skalnatých pobřežích jezer, která jsou exponovaná vlnám.

Lasturnatky (Ostracoda) jsou velmi typické svým výskytem zejména v mělkých mokřadech na povrchu permafrostu (Obr. 9.10) a v některých morénových jezerech, kde při soustředěném pozorování upoutá jejich pohyb i stopa, již zanechávají v jemném sedimentu. Jsou velké kolem 1 mm a obvykle se vyskytují tam, kde nenajdeme mnoho jiných živočichů (Wojtasik et Kuczynska-Wisnik 2012).

Ne zcela typicky vodními, byť na vodu vázanými, nápadnými organismy jsou chvostoskoci (Collembola). Velmi pravidelně je lze pozorovat na hladině (Obr. 10.10) a na březích vodních nádrží různých velikostí, kde často tvoří nápadné masové populace statisíců jedinců na povrchové vodní blance (díky nesmáčivému povrchu těla) nebo celé nánosy na březích. Tímto způsobem života může fakultativně žít více poměrně nepříbuzných druhů.

Celková druhová diverzita jezer se zvyšuje v souvislosti se změnou klimatu a každým rokem se etablují nové druhy, které se šíří z nižších zeměpisných šířek (Walseng et al. 2018).

Výskyt a role ryb

Sladkovodních ryb se ve vysoké Arktidě vyskytuje velmi málo. V některých jezerech, zvláště pak v těch větších, můžeme najít sivena severního *Salvelinus alpinus*, který je jediným

původním druhem. Je anadromní, což znamená, že se rozmnožuje vždy ve sladké vodě jezer nebo řek, a mimo období rozmnožování žije převážně v příbřežním moři, byť existují i nemigrující, vnitrozemské populace. Jedinci migrující do moře dosahují díky lepší dostupnosti potravy mnohem větších velikostí (Borgstrom et al. 2015). V jezerech siveni zcela zásadně mění společenstva planktonu i bentosu. Jejich nejčastější potravou jsou larvy pakomárů (Chironomidae) a chrostíků *Apatania zonella* (Borgstrom et al. 2018), v menší míře se živí lasturnatkami a buchankami, ale obecně konzumují téměř vše živé včetně menších jedinců svého vlastního druhu. Tam, kde žijí, se prakticky nevyskytují větší perloočky, listonozi ani jiný větší zooplankton. Sami jsou příležitostnou potravou potáplice malé *Gavia stellata* nebo rybáků *Sterna paradisaea* a jsou hostiteli tasemnice *Diphyllobothrium ditremum* (finálním hostitelem je potáplice malá).

V poslední době se na Svalbard rozšířila koljuška tříostná *Gasterosteus aculeatus*, jejíž vliv na oživení jezer bude patrně obdobný, nicméně dosud nebyl prozkoumán.

Život v ledu a pod ledem

Navzdory faktu, že jsou po větší část roku vodní plochy zamrzlé, život zde přežívá i pod ledem. Mělké vodní plochy a toky v zimě zcela promrzají se všemi důsledky pro živé organismy. Jednobuněčné řasy, sinice nebo bakterie jsou v tuto dobu neaktivní, mnohobuněčné organismy toto období přežívají ve formě anhydrobiotických stadií, cyst nebo trvalých vajíček. Anhydrobiózu podstupují bdelloidní vířníci (Rotifera: Bdelloidea), hlístice (Nematoda), želvušky (Tardigrada) a v omezené míře některé larvy hmyzu, například pakomáři (Chironomidae). V nepříznivém období encystují jednobuněčné organismy souhrnně dříve označované jako prvoci (Protozoa). Ve formě trvalých vajíček přežívají perloočky (Cladocera), klanonožci (Copepoda), planktonní vířníci (Rotifera: Monogononta) nebo listonozi *Lepidurus arcticus*.

V jezerech, která nepromrzají, můžeme také v průběhu zimy najít pod ledem společenstva zooplanktonu, díky absenci predátorů často nečekaně bohatá – až v desítkách je-

dinců na litr. Zooplankton je bohatý i přesto, že řadu měsíců prakticky neprobíhá primární produkce a herbivoři musejí být významně potravně limitováni – koncentrace fytoplanktonu se v tuto dobu blíží nule. V jezerech s přítomností ryb (například Linnevatnet) je zimní zooplankton velmi vzácný.

Biodiverzita jezer

Jak již bylo zmíněno v 7. kapitole, jezera v Arktidě jsou různého stáří. Většina jich vznikla během holocénu, a jejich stáří se tedy pohybuje od 10 až 12 ka po pouhých několik let. Oživení jezer z velké části závisí právě na jejich stáří a také na tom, zda obsahují celoročně tekutou vodu. Vysychající a vymrzající lokality jsou výrazně ochuzené, stejně jako jsou druhově chudší mladá jezera (Walseng et al. 2018). To evidentně souvisí s rychlostí kolonizace nových jezer, která je v Arktidě nízká, i se stabilizací břehové linie a dna u starších jezer a s vytvořením zásoby trvalých vajíček v sedimentu. Zároveň ovšem vymrznutí nebo vyschnutí mělkých jezer dává šanci některým druhům bezobratlých, které jsou schopny toto období přežít, byť jinak jsou kompetičně slabé, jako například planktonní vířníci.

Díky nízkým srážkovým úhrnům jsou mnohá jezera v Arktidě bezodtoká a živiny z nich neodcházejí s odtékající vodou (anglicky *nutrient sink*). Přísun těchto živin bývá nízký a ekosystém je navíc ochuzován rojením imag hmyzu, jak bylo zmíněno výše (Luoto et al. 2016). Významný přísun živin naopak znamenají vodní ptáci, pokud danou lokalitu s oblibou navštěvují (Obr. 11.10). Zdroj těchto živin bývá obvykle v moři, kde ptáci hledají potravu, a v některých případech může jejich přísun jezero ovlivnit až k hypertrofii (Van Geest et al. 2007; Walseng et al. 2018; Jensen et al. 2019).

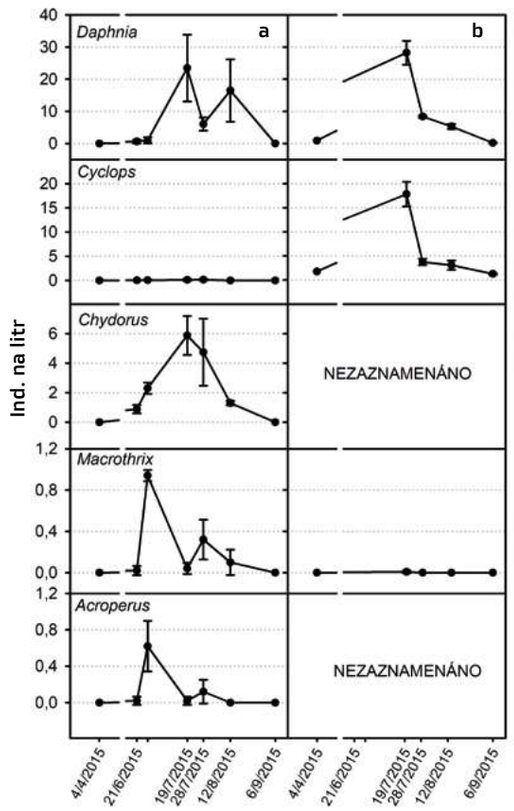
Potravní řetězce a sezónní dynamika jezer

Charakter potravních řetězců v arktických jezerech může být značně rozdílný a reflektuje abiotické podmínky prostředí primárně vázané na klimatické poměry a morfologii

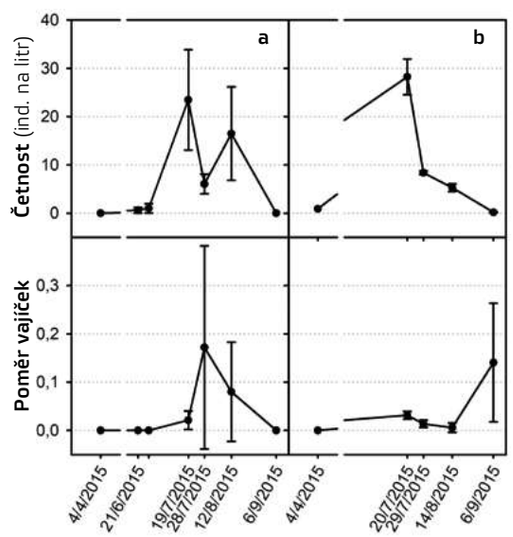
Obr. 11.10: Jezera a mokřady jsou oblíbenou lokalitou vodních ptáků: (**a**) silně eutrofní mělké jezero v zátoce Colesbukta je na snímku zachyceno s hejnem rybáků *Sterna paradisaea*; (**b**) hnízdící kajky mořské *Somateria mollissima* rovněž přispívají k eutrofizaci mokřadů; (**c**) potáplice malé *Gavia stellata* hledají potravu v moři, ale hnízdí na březích jezer (Devetter).

jezerních pánví. V ultraoligotrofních jezerech, která jsou v extrémním případě trvale zamrzlá, hraje klíčovou roli v planktonu takzvaná mikrobiální smyčka, kdy hlavní tok energie a hmoty prochází přes různé skupiny mikroorganismů, jež zahrnují zejména fytoplankton, heterotrofní bakterie a bičíkovce, nálevníky a viry. Nálevníci (Ciliata) se v planktonu vyskytují běžně; jedná se například o druhy *Halteria grandinella*, *Limnostrombidium viride* nebo zástupce

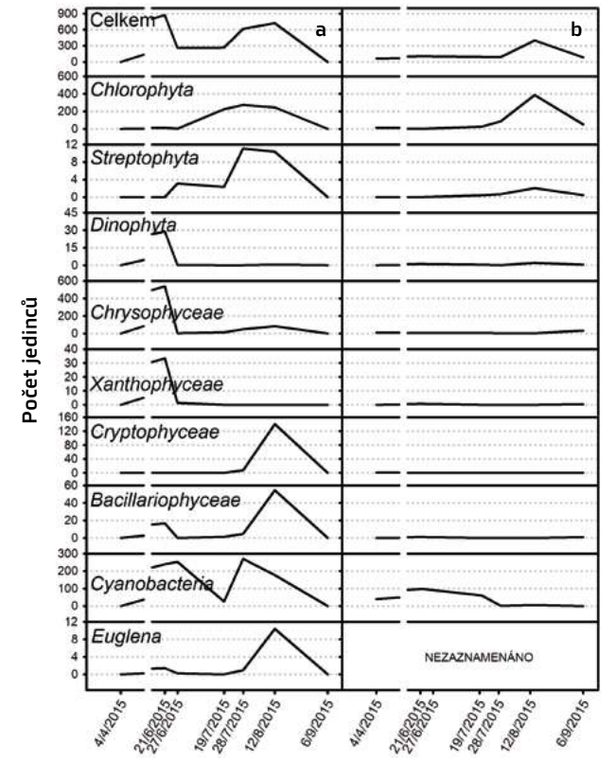
rodů *Strombidium* a *Askenasia* (Petz 2003). Zooplankton tvoří vířníci a korýši, jejichž druhové bohatství v mírnějších klimatických podmínkách stoupá. Například v dlouhodobě studovaném aljašském jezeře Toolik Lake se vyskytovalo několik druhů perlooček a klanonožců. Na rozdíl od Antarktidy hrají v řadě arktických jezer úlohu vrcholových predátorů ryby. V jezeře Toolik Lake najdeme dokonce 5 druhů, které využívají jako potravní zdroj jak plankton, tak bohatá bentická společenstva zahrnující i larvy pakomárů a měkkýše (O´Brien et al. 1997).



Obr. 12.10: Sezónní dynamika zooplanktonu (**a**) mělkého a (**b**) hlubokého jezera na Svalbardu (Horký).



Obr. 13.10: Produkce vajíček perloočky z rodu *Daphnia* v zooplanktonu (**a**) mělkého a (**b**) hlubokého jezera na Svalbardu (Horký).



Obr. 14.10: Sezónní vývoj fytoplanktonu (**a**) mělkého a (**b**) hlubokého jezera na Svalbardu (Horký et Lepšová).

Sezónní dynamika planktonních společenstev je řízena dostupností slunečního záření, které je zdrojem energie pro fytoplankton a fytobentos tvořící základ potravních řetězců. V jezerech bez ryb je klíčová také abundance perlooček z rodu *Daphnia*. Tito korýši neselektivně filtrují seston z vodního sloupce pomocí filtračních hřebínků. Často vytvářejí bohaté populace, jež jsou schopny udržovat hustotu sestonu na velmi nízkých hodnotách a způsobovat velmi silnou mezidruhovou i vnitrodruhovou konkurenci o potravu (Hessen et al. 2004). Důsledkem je i mimořádná průhlednost většiny jezer. Na Obr. 12.10 je vyneseno porovnání sezónní dynamiky zooplanktonu v mělkém, vymrzajícím jezeře Ebba a hlubokém jezeře Blue Lake na Svalbardu. Ačkoliv jsou celkové dosahované abundance zhruba porovnatelné, sezónní průběh je

zcela odlišný. To je dáno jednak pomalým prohříváním hlubokého jezera, jednak vysokou predací listonohy v mělkém jezeře na vrcholu sezóny. Nejlépe je to vidět na tvorbě vajíček perlooček z rodu *Daphnia* (Obr. 13.10). Sezónní průběh fytoplanktonu je silně ovlivněn působením filtrujících perlooček: dokud je jejich význam malý, je fytoplankton tvořen mnoha skupinami i jednotlivými druhy (Obr. 14.10), ovšem jakmile abundance perlooček vzroste, fytoplankton prakticky vymizí a znovu se objeví až po likvidaci perlooček listonohy (Hessen et Leu 2006; Boopathi 2015).

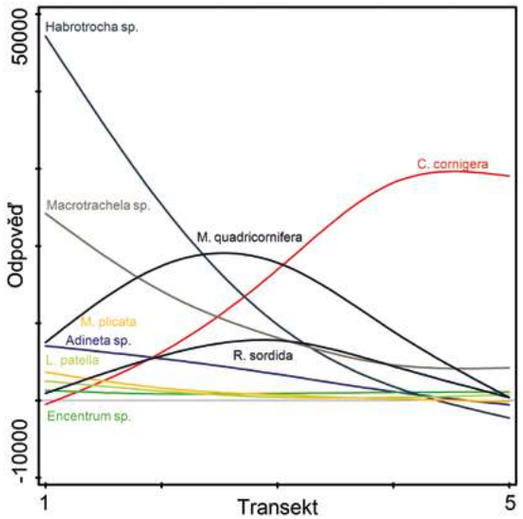
Mělké mokřady a kontinuum souš–mokřad

Specifické oživení mají rovněž trvalé mokřady, kde planktonní společenstva prakticky nejsou vyvinuta, ale vyskytují se zde, podobně jako v mělkých jezerech, bohaté nárosty sinic a řas (Obr. 15.10 a 16.10). Na rozdíl od hlubokých jezer může teplota vody v mokřadech stoupat k hodnotám kolem 20 °C, současně však musejí být organismy adaptovány na velké kolísaní teplot, k němuž dochází často i v průběhu jediného dne, případně na vyschnutí lokality.

Obr. 15.10: Mělké mokřady jsou domovem bohatých nárostů řas a sinic (Elster).

Obr. 16.10: Řasy v mokřadech mají v letním období ideální podmínky a vysokou produkci (Devetter).

Bohatá mohou být i společenstva zoobentosu v litorální vegetaci, svým složením nejvíce připomínající společenstva terestrických mechů (Muchová 2017). Diverzita vířníků na gradientu jezero–tundra rostla a výrazně stoupala také abun-



Obr. 17.10: Ordinace preferencí druhů vířníků na gradientu terestrické–vodní prostředí na Svalbardu (Muchová).

dance jednotlivých skupin. Každý druh vykazoval svá optima na gradientu, nejvíce jich však preferovalo suchá tundrová stanoviště s převahou půdních druhů (Obr. 17.10).

Přítomnost jednotlivých organismů v pro ně netypickém prostředí je pro polární oblasti celkově charakteristická. Příkladů je mnoho: terestrické želvušky (Tardigrada) vytvářejí populace na dně jezer, larvy pakomárů (Chironomidae), jinde typicky bentické, se masově vyskytují v planktonu jezer a v půdě, bentické rody perlooček *Acroperus* a *Macrothrix* se nacházejí v planktonu a půdní chvostoskoci (Collembola) tvoří masové populace na hladině jezer.

Tekoucí vody

Vodní toky v Arktidě jsou příznačné nestabilitou dna a řečiště (Obr. 18.10), což je hlavním faktorem omezujícím rozvoj každého bentického společenstva. Tyto toky také typicky unášejí velké množství nerozpuštěných látek, které způsobují silný zákal (Obr. 19.10). Zásadní pro oživení toků je především jejich stabilnější dno, jež se objevuje například v tocích vytékajících z pramenišť (Obr. 20.10). Podstatná pro výskyt společenstev je rovněž teplota, ne už však původ vody, například z ledovce, jak se předpokládalo v minulosti (Blaen et al. 2014). Mezi další faktory omezující produktivitu patří, podobně jako u jezer, krátká vegetační sezóna, která je navíc charakteristická často velmi výraznými změnami průtoku v průběhu dne i celé sezóny, dále vysoká intenzita slunečního záření, případně vyschnutí či denní cykly vymrzání a tání. Na rozdíl od jezer musejí bentická společenstva přežít také dlouhé vymrznutí během zimního období; pokles teplot pod bod mrazu je však významně ovlivněn výškou sněhové pokrývky. S těmito podmínkami se dokážou nejlépe vyrovnat sinice, někdy mohou

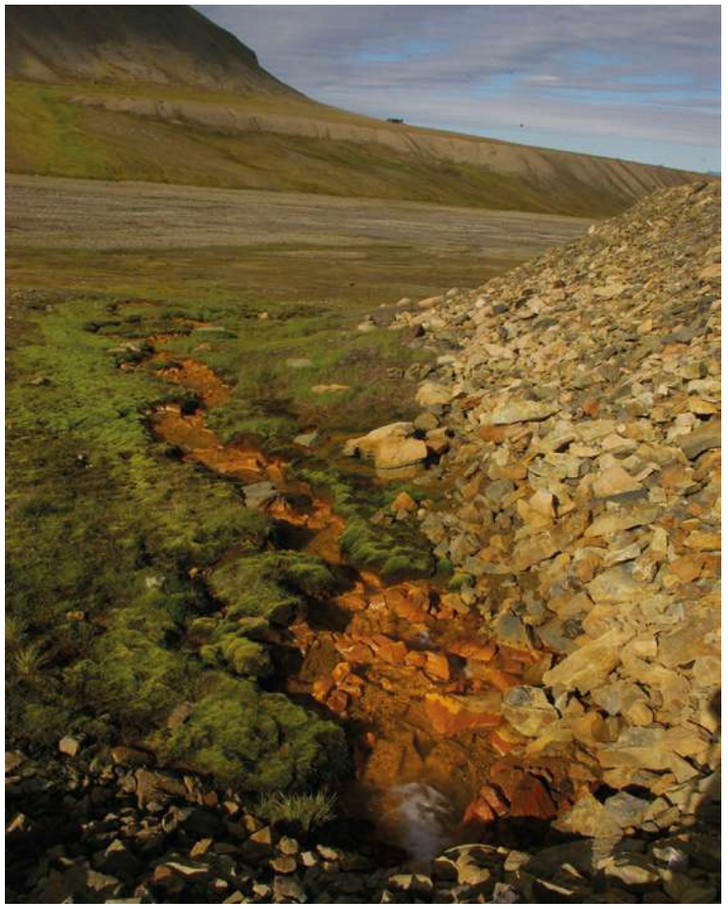
Obr. 18.10: Řečiště jsou v Arktidě značně nestálá (Devetter).

Obr. 19.10: Vodní toky v Arktidě jsou typicky vysoce turbiditní (Devetter).

Obr. 20.10: Některé vodní toky mají nízkou turbiditu, což v kombinaci se stabilním dnem umožňuje rozvoj bentických společenstev (Devetter).

v nárostech dominovat rovněž zelené řasy, rozsivky nebo též mechy (Obr. 21.10; Kosek et al. 2019; Ntougias et al. 2016; Gorniak et al. 2016). Díky stálé dostupnosti světla, případně díky omezené limitaci živinami kvůli fixaci dusíku, může být během krátkého letního období rychlost fotosyntézy nárostů dokonce srovnatelná s lokalitami v mírném pásu.

Vyskytuje se zde velmi málo členovců, neboť ti potřebují více času ke svému vývoji. Navzdory tomu jsou tekoucí vody často oživeny pakomáry *Diamesa cinerella*, jež obývají nejchladnější toky, více druhy rodu *Paratanytarsus* a některými druhy ze skupiny Orthocladiinae, jež obývají toky teplejší. To je zásadní rozdíl oproti Antarktidě, kde spásači nárostů většinou úplně chybějí.



Obr. 21.10: Mechy dominující kolem vodoteče v údolí Adventdalen (Archiv CPE).

11. Život v šelfových mořích a mořské potravní sítě: oceánografická dynamika svalbardských fjordů a šelfových moří

Tobias Reiner Vonnahme a Oleg Ditrich

Vodní masy a proudy v okolí Svalbardu

Mořské ekosystémy Svalbardu jsou velmi variabilní v prostoru i v čase a jsou ovlivňované různými vodními masami a proudy. Abychom porozuměli mořskému ekosystému a mořské potravní síti, musíme ze všeho nejdříve porozumět fyzickým oceánografickým procesům. Svalbardské fjordy a šelfy se vyznačují 3 hlavními vodními masami, jejichž současné typy jsou ovlivněny především topografií šelfového dna (přehled Loeng 1992).

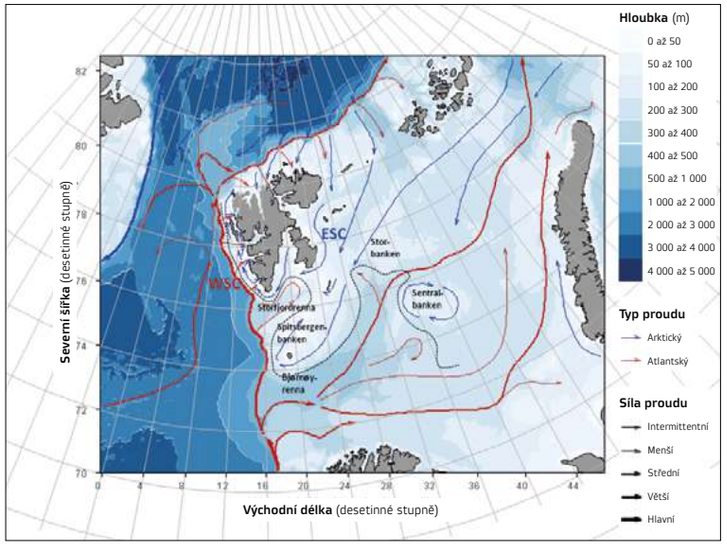
1. Slaná (více než 35 PSU [Practical Salinity Unit neboli gramy soli v 1 kg vody]) a teplá (více než 3 °C) severoatlantská voda se dostává do Barentsova moře jako prodloužení Golfského proudu (Loeng 1992). Teče hlavně podél kontinentálního šelfu západně od Svalbardu jako Západošpicberský proud (WSC, anglicky West Spitsbergen Current, Obr. 1.11). Na své cestě na sever se voda Atlantiku ochlazuje a mísí se s místními vodními masami. Vzhledem k proudu Západních Špicberk

a vysoké zeměpisné šířce je klima na západ od Svalbardu mírné. Část vody z Atlantiku protéká také přes kontinentální šelf jižně od Svalbardu, především přes Bjørnøyrenna a Storfjordrenna (Obr. 1.11). Na polární frontě západně a jižně od Storbanken se voda Atlantiku noří pod arktickou vodu.

2. Arktická vodní masa je brakická (34,4 až 34,8 PSU) a studená (méně než 0 °C) a přichází ze severu a východu Svalbardu (Loeng 1992). Hlavní proud dosahující Svalbardu teče podél jeho východního pobřeží jako Východošpicberský proud (ESC, anglicky Eastern Spitsbergen Current, Obr. 1.11; Haarpaintner et al. 2001). ESC se rozprostírá kolem jižního cípu Svalbardu a teče přes šelf podél západního svalbardského pobřeží, mísí se s WSC a izoluje pobřeží od teplé atlantské vody WSC (Obr. 1.11). ESC vede k chladnějšímu klimatu na východním pobřeží Svalbardu, což umožňuje tvorbu mořského ledu na šelfu. Většina mořského ledu na východě je sezónní a mizí v pozdním létě, na severu a východě ovšem část ledu přetrvává nebo může být dopravena z vyšších zeměpisných šířek.

3. Pobřežní vodní masa je brakická (méně než 34,7 PSU) a relativně teplá (více než 2 °C; Loeng 1992). Je lehčí než arktická či atlantská voda a v létě vede k silně vrstvené vodě u hladiny. Proudy na šelfech jsou typicky homogenní v celém vodním sloupci kromě polární fronty, kde voda z Atlantiku klesá pod arktickou vodu (Loeng 1992). Pobřežní a fjordové systémy jsou stratifikovanější než šelf a mají silnější sezónní dynamiku, která je zásadně ovlivněna místně produkovanou pobřežní vodou (Obr. 2.11). V důsledku velmi čerstvé povrchové vody a izolace fjordů od vody Atlantiku pomocí prahů (dávné morény ve vstupu do fjordu) může docházet k tvorbě mořského ledu, a to i na západním pobřeží (Haarpaintner et al. 2001).

Místní voda může být sezónně významná, zejména pak v oblastech s tvorbou mořského ledu (například severně od polární fronty; Loeng 1992). V zimě zaujímá horních 150 m vodního sloupce arktická voda. V létě tání mořského ledu způsobuje, že se na povrchu vodního sloupce vrství místně vzniklá sladká voda (tavná voda), což vede k izolované stabilní povrchové vrstvě o mocnosti 5 až 20 m (Loeng 1992). Tato vrstva tající vody může vysvětlit vysokou biomasu fy-



Obr. 1.11: Batymetrická mapa Barentsova moře, jeho hlavních arktických a atlantských proudů a spodních struktur, které řídí oceánské proudy nad šelfem. Přibližná poloha polární fronty je vyznačena přerušovanou čarou (Vithakari 2019; Jakobsen et al. 2012; Loeng 1992).

toplanktonu na okrajích ledu (Loeng 1992). Během tvorby mořského ledu je z ledové struktury vylučována velmi slaná a studená solanka a tato hustá vodní hmota klesá ke dnu a tvoří spodní vodu (salinita vyšší než 35 PSU, teplota nižší než –1,5 °C; Loeng 1992). Ta je důležitá pro destabilizaci vodního sloupce v zimě, díky níž dochází k promíchávání prostřednictvím halinní konvekce (Obr. 2.11).

Stratifikace a vertikální míchání

Vertikální stratifikace a míchání jsou hlavními řídícími faktory primární produkce. V zimě je promíchání vodního sloupce klíčové pro zásobování ochuzeného povrchu živinami ze dna. Na jaře může být stratifikovaný vodní sloupec zase podmínkou pro nástup jarního květu, který řasám umožní zůstat ve stabilní povrchové vrstvě s dostatkem světla (Huisman et al. 1999; Sverdrup 1953).

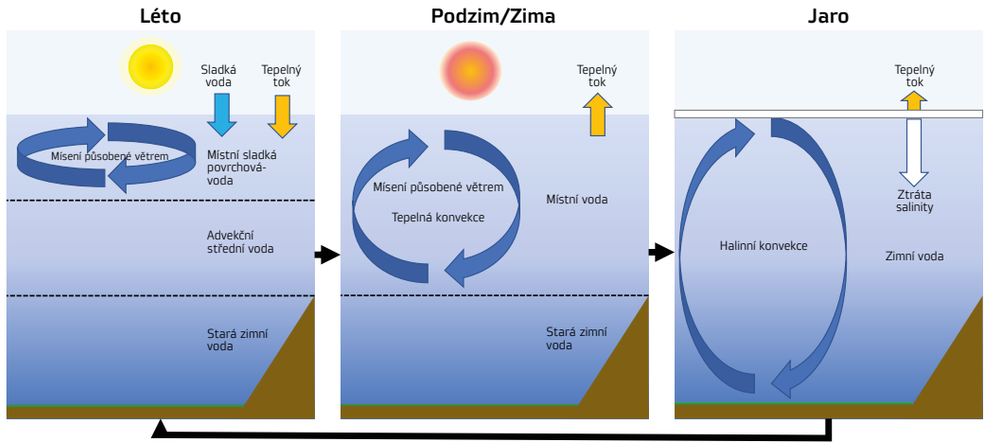
V šelfových oblastech bez ledu umožňuje chlazení povrchové vody v zimě vertikální směšování až do 300 m

(takzvaná tepelná konvekce; Loeng 1992). Jakmile je atmosféra teplejší než voda, voda se začne ohřívat a na jaře se fytoplankton pomalu obnovuje, díky čemuž probíhá primární produkce (Loeng 1992). Jarní vodní květy se mohou rozvinout, jakmile se tepelný tok obrátí do vody, a to ještě předtím, než se povrchová vrstva fyzicky stabilizuje (Harpaintner et al. 2012). Přes léto se vytvoří 10 až 20 m silná dobře promíchaná a stabilní povrchová vrstva, ale turbulentní míchání větrem může vést k teplé povrchové vrstvě o mocnosti dokonce 50 až 60 m (Loeng 1992).

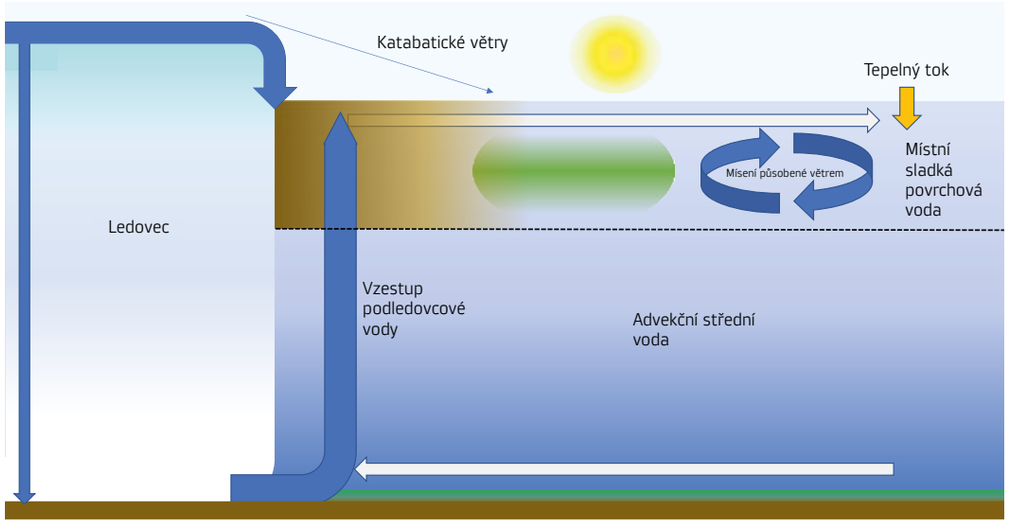
V šelfových oblastech s tvorbou mořského ledu nestačí pro promíchání vodního sloupce tepelná konvekce. Procesy stratifikace a míchání jsou řízeny především tvorbou a táním mořského ledu. Při tvorbě ledu v zimě je slaná a studená solanka vylučována z nově se tvořícího ledu a díky své vysoké hustotě klesá dolů, což vede k halinní konvekci promíchávající vodní sloupec. Na konci jara začne mořský led tát, v důsledku čehož vznikne čerstvá a stabilní vrstva tající vody u hladiny, jež zde umožňuje vznik jarního vodního květu dříve než v oblastech bez ledu. Během léta se vyvine typické vrstvení s 5 až 10 m silnou dobře promíchanou vrstvou tající vody nahoře, s mírně stratifikovanou arktickou vodní vrstvou pod atlantskou vodou a potenciálně i se spodní vodou na dně (Loeng 1992).

Pobřežní vody jsou obecně více stratifikované v průběhu roku, včetně slabé stratifikace v zimě v důsledku vysokých vstupů sladké vody z pevniny (Loeng 1992). Na podzim se zastaví přívod místní sladké vody a povrchová voda se ochlazuje s klesající teplotou vzduchu. Voda se tak zahustí a vertikální promíchání větrem zesílené tepelnou konvekcí je možné do větších hloubek (Obr. 2.11; Cottier et al. 2010). Zvýšený vítr v zimě pak umožňuje smíchání vodního sloupce s vodou bohatou na živiny ze dna, která se dostane na povrch v případě, kdy mořský led chybí (například Marquardt et al. 2016). Mořský led se může tvořit v pozdní zimě a brzy na jaře a může vylučovat velmi slanou a studenou solanku, jež více destabilizuje vodní sloupec a vede k halinní konvekci, případně k promíchání celého vodního sloupce (Obr. 2.11). Tento proces je zvláště důležitý na východě Svalbardu (Haarpaintner et al. 2001). Míchání větrem je blokováno mořským ledem, ale slapové síly a cirkulace v ústí řek mohou vertikální promíchávání stále zvyšovat (Fer et Widell 2007). Jarní květ se vzhledem k celoročnímu slabému rozvrstvení vodního sloupce může rozvinout, jakmile je dostatek světla (Loeng 1992). V létě se vodní sloupec obnovuje velkým množstvím sladkovodních vstupů z tajícího sněhu, ledovců, mořského ledu nebo srážek. Mezilehlá voda je typicky advektivní voda zvnějšku fjordu; na západě Svalbardu je touto vrstvou většinou pozměněná slaná atlantská voda. Pod hloubkou prahu (mělká prastará moréna ve vstupu do fjordu) může přetrvávat stará slaná a studená zimní voda. Dynamika vody v Atlantiku, dosahující fjordu, určuje, zda se může vytvořit mořský led, a v důsledku toho i to, kdy se může vytvořit jarní květ.

Nedávno byl popsán další mechanismus, který umožňuje vysvětlit letní výstupné proudy (anglicky *upwelling*) ve svalbardských fjordech s mořskými koncovými ledovci (Obr. 3.11; Halbach et al. 2019). Odtokové ledovce končící ve fjordu uvolňují velké množství tající vody zpod ledovce do fjordu (takzvaný subglaciální vzestup). Tato sladká voda je lehčí než slaná voda ve fjordu, a tak stoupá a táhne s sebou spodní vodu z fjordu bohatou na živiny (Cape et al. 2019). Silné katabatické větry z ledovce tento efekt zvyšují tím, že vytlačují povrchovou vodu z fjordu (Cottier et al. 2010). Během tohoto procesu se na povrch dostávají nejen živiny, nýbrž také velké množství usazenin.



Obr. 2.11: Roční cyklus mísení vody ve fjordech (Cottier et al. 2010).



Obr. 3.11: Schéma vzestupu přílivové vody (Halbach et al. 2019).

Sedimenty absorbují světlo a omezují primární produkci přímo před ledovcem, přičemž vlastnosti absorpce světla závisejí na typu horninového podloží (Halbach et al. 2019). To obecně vede k letnímu květu indukovanému vzestupem podledovcové vody v určité vzdálenosti od ledovce, kde jsou koncentrace živin stále vysoké, ale většina sedimentů se již usadila (Obr. 3.11).

Se změnou klimatu ustupuje mořský led s přímými důsledky pro oceánografické procesy. S nepřítomností mořského ledu se vítr dostává na vodní hladinu, což usnadňuje mísení, zatímco nedostatek lokálně produkované vody z tání vede na jaře a v létě k absenci stabilní vrstvy sladké vody na vrcholu vodního sloupce. Současně při tvorbě mořského ledu v zimě chybí halinní advekce řízená vyloučením solanky. To může způsobovat snížení mísení na podzim a v zimě a méně stabilní stratifikaci na jaře a v létě (přehled Ingvaldsen et Sundfjord 2018).

Kromě toho mohou být termohalinní účinky na mísení a stratifikaci a mechanické síly, jako jsou přílivové proudy nebo vítr, významné pro místní mísení vodního sloupce (přehled Ingvaldsen et Sundfjord 2018). Přílivové proudy bývají na svalbardském šelfu a ve fjordech poměrně silné. Obvykle jsou silnější v mělčích hloubkách, kde se topografie dna rychle mění, jako jsou zlomy šelfů, břehy a ostrovy. Přílivové proudy mohou tvořit vnitřní přílivové vlny, které většinou stačí pro vertikální mísení a zásobování povrchu spodní vodou, jež je bohatá na živiny. Vertikální míchání založené na přílivových vlnách je důležité v oblasti Spitsbergenbanken (Obr. 1.11), na severním šelfovém svahu a na severu a východě svalbardského souostroví. V těchto oblastech je produktivita vysoká. Silné katabatické větry ve fjordech s ledovci mohou vést ke specifickým cirkulačním vzorcům, jako jsou cirkulace v ústí řek a vzestup ledovce v přílivové vodě (Cottier et al. 2010).

Vývoj mořského ledu

Ve svalbardských fjordech a šelfu je sezónní mořský led hlavním prvkem, který řídí oceánografické a biologické procesy. Sám o sobě je unikátním stanovištěm sestávajícím z potravní sítě mořských ledových řas, bakterií, archeí, virů a vyšších trofických úrovní – od nálevníků a vířníků přes hlístice a různonožce až po ryby (polární tresky). Mořský led může sloužit jako substrát pro strukturu podobnou biofilmu, stabilizovanou extracelulárními polymerními částicemi (Krembs et al. 2000), nacházející se často ve spodní porézní vrstvě mořského ledu. Salinita, selektující organismy přizpůsobené široké škále podmínek prostředí, se zde může pohybovat v rozmezí 0 až 200 PSU a teploty dosahují hodnot od 0 do –15 °C (Gradinger 2001).

Mořský led ve svalbardských fjordech je většinou přítomen sezónně mezi zimou a pozdním jarem, často jako takzvaný „land-fast ice“, tedy led tvořící se v kontaktu se souší či s ledovcem. Severně a východně od Svalbardu se driftující kry vyskytují většinou sezónně, ale mohou být rovněž dopraveny z vyšších zeměpisných šířek během léta a na severovýchodě leckdy přetrvávají i několik let (přehled Vinje 2009).

Mořský led se běžně začíná tvořit jako takzvaný frazilský (jehlový) led z jehličkovitých krystalů o průměru asi 3 až 4 mm. Během tohoto procesu je solný roztok vyloučen z nově se tvořícího ledu a částečně klesá na dno fjordu nebo se koncentruje v matrici velmi slaných kapes a kanálů, kde

se shromažďují organismy a živiny. Při míchání větrem může nově vytvořený frazilský led akumulovat lepkavé částice a organismy z mořské vody (přehled Vonnahme et al. 2020).

Za klidných podmínek, jaké panují například ve fjordech, se může frazilský led spojit s tenkou hladkou vrstvou povrchového ledového sádla (anglicky *grease ice*, Obr. 4.11a) a postupně se přeměnit v tenkou vrstvu ledu, kterému říkáme nilas (Obr. 4.11a a 4.11b). Poté led nilas houstne, získá světlejší barvu a může se začít vrstvit na sebe (takzvaný rafting, Obr. 4.11b). Nakonec se led spojí se stabilní vrstvou s hladkým spodním povrchem (takzvaný ztuhlý led) a zespodu houstne (Obr. 4.11c; přehled Vinje 2009). V systémech silně ovlivněných sladkou vodou, jako jsou svalbardské fjordy v blízkosti ledovců a v zálivech, je mořský led obvykle průhlednější, hustší a má špatně vyvinutou solankovou matrici, jež zde sestává převážně z kapes solanky a postrádá skeletární vrstvu.

Za drsných podmínek, jaké panují v šelfových mořích nebo ve velkých fjordech, se může frazilský led koncentrovat jako rozbředlý led (anglicky *slush ice*), jenž obsahuje frazilský led i sníh (Obr. 4.11d). Rozbředlý led nakonec vytvoří palačinkový led (Obr. 4.11e). Ledové disky se vzájemně

Obr. 4.11: Různé typy mořského ledu: (**a**) ledové sádlo (vpředu) částečně přeměněné na nilas (uprostřed) a led druhého roku (pozadí) severně od Svalbardu v říjnu 2016 (Vonnahme); (**b**) nilaský led s větrem indukovaným raftingem na severním pobřeží Svalbardu v říjnu 2016 (Vonnahme); (**c**) hladký zmrzlý/suchozemský led v Billefjordu v roce 2018 se skeletární vrstvou bohatou na biomasu řas mořského ledu na dně (Šabacká); (**d**) směs rozbředlého ledu a palačinkového ledu v Bellsundu v březnu 2013 (Vonnahme); (**e**) palačinkový led ve Storfjordu východně od Svalbardu v únoru 2013 (Vonnahme); (**f**) hřebenovitý suchozemský led vzniklý za turbulentních podmínek ve Storfjordu východně od Svalbardu v dubnu 2013, včetně ledovcového ledu částečně překrytého sedimentem (vlevo; Vonnahme).

srazí, případně zformují hřebeny nebo po sobě kloužou (rafting). Za těchto podmínek vytvořený mořský led je typicky nerovnoměrný, mimo jiné také na spodní straně (Obr. 4.11f; přehled Vinje 2009).

S přibývající tloušťkou ledu a sněhovou pokrývkou na jaře je spodek ledu izolován od nízkých teplot vzduchu a jeho růst se zpomaluje, až se nakonec zastaví. Na dně ledu se často vytvoří porézní spodní vrstva nazývaná skeletární (Obr. 4.11c), jež funguje jako substrát pro mořské ledové řasy a další malé organismy. Jakmile do ledu pronikne dostatek světla, je umožněn růst mořských ledových řas a potenciálně je možná i tvorba velké biomasy ve skeletární vrstvě. Na konci sezóny se voda a vzduch ohřívají a mořský led začíná tát shora i zespodu a ukončuje se kvetení. V pozdním létě se mohou vyvinout tavná jezírka s vlastními unikátními komunitními strukturami, jež jsou přizpůsobené nízké salinitě.

Biogeochemické cykly

Organická hmota udržující život v oceánech může pocházet z několika zdrojů a je závislá na biogeochemických cyklech. V uhlíkovém cyklu je anorganický uhlík (například CO_2) fixován do biomasy nebo organického uhlíku (autotrofie) pomocí energie světla (fototrofie) nebo chemických reakcí (chemotrofie). Organický uhlík může být dále využit jinými trofickými úrovněmi a zabudován do biomasy (heterotrofy), zatímco část anorganického uhlíku se uvolní. Většina primární produkce v oceánech je založena na fototrofních řasách využívajících světlo jako zdroj energie.

Chemoautotrofní primární produkce ve vodním sloupci využívá především nitrifikaci bakteriemi a archei pomocí oxidace amoniaku a dusitanů jako zdroje energie. Nitrifikátory mohou být důležitými primárními producenty v povrchových vodách během polární noci kvůli absenci světla (Christman et al. 2011). V polární noci je fotosyntéza nedetekovatelná (Kvernvik et al. 2018) a vodní sloupec se promíchá, pročež se v něm výrazně zvýší koncentrace amoniaku (Christman et al. 2011). Zároveň bylo zjištěno, že světlo in-

hibuje nitrifikaci, což je příčinou vyšší rychlosti nitrifikace v polární noci (Christman et al. 2011). Kromě toho může být role primárních producentů neboli nitrifikátorů nepřímo odpovědná za ztrátu dusíku z oceánů. Nitrifikátory přeměňují amoniak na dusičnany, které jsou k dispozici pro denitrifikaci za podmínek nedostatku kyslíku s plynným dusíkem jako konečným produktem.

Hydrotermální aktivity mohou umožnit další chemoautotrofní pochody v bakteriích a archeích, jež využívají oxidaci metanu nebo redukovaných kovů jako zdroj energie. Tyto děje mohou být významné v blízkosti hydrotermálních průduchů nebo průsaků. Na svalbardském šelfu byly jižně od Západního Špicberku nalezeny studené průsaky s aktivními oxidačními činidly metanu (Gründger et al. 2019). Zatímco jejich příspěvek k tvorbě organického uhlíku v mořské potravní síti je omezen na místní bentos, metan oxidující archea hrají důležitou roli při přeměně skleníkového plynu metanu na CO_2 ještě předtím, než se dostane do vodního sloupce a atmosféry.

V pobřežních oblastech může organická hmota pocházet také z pevniny (takzvaná alochtonní organická hmota) a převažovat v ústích řek a ve fjordech, jako je Kongsfjord (Kulinski et al. 2014). Její biologická dostupnost je však v Arktidě obzvláště nízká kvůli jejímu dávnému původu (Kim et al. 2011).

Pro fotosyntetickou primární produkci jsou kromě světla a CO_2 zapotřebí i anorganické živiny. V oceánských systémech je hlavní hnací silou primární produkce dostupnost světla a anorganických živin. Světla s hloubkou ubývá, což umožňuje primární produkci pouze v takzvané eufotické zóně, tj. povrchové vrstvě, kde je světla dostatek. Stabilní povrchová vrstva je často potřebná k tomu, aby masa řas zůstala v eufotické zóně, a tak umožnila rychlejší růst než vertikální ztráty (Sverdrup 1953). Obecně platí, že živiny jsou nejvíce vyčerpány v eufotické zóně; ve větších hloubkách a v sedimentech jsou koncentrace živin nejvyšší díky mikrobiální recyklaci organické hmoty. Starší povrchová voda v Atlantiku má celkově nižší hladiny živin než povrchová voda Arktidy na východě (Owrid et al. 2000). K zásobení eufotické zóny čerstvými živinami je tedy nutné promíchání vodního sloupce (viz výše).

Další vstupy živin pocházejí z půdy. Jak je popsáno ve 12. kapitole, značné množství amoniaku a fosfátu mohou do mořského systému dodávat mořští ptáci. A zvětrávání skalního podloží, někdy zesílené subglaciálním zvětráváním a cykly zmrazování a tání, zase potenciálně dodává silikáty, fosfáty nebo stopové kovy, jako je železo, v závislosti na typu podloží (například Meire et al. 2016; Hawkins et al. 2014; Hawkins et al. 2016). Během toku sladké vody řekami mohou být živiny sice vyčerpány suchozemskou nebo sladkovodní primární produkcí, další živiny jsou nicméně dodávány prostřednictvím remineralizace organické hmoty v půdě, mokřadech nebo jezerech (například Klinger et Erickson 1997).

Potenciálně limitujícími makroživinami, jež jsou zapotřebí v poměrně vysokých koncentracích, jsou: dusík (jako NO_3^-, NO_2^-, NH_4^+), který je důležitý pro stavbu aminokyselin, proteinů a nukleových kyselin; fosfor (jako PO_3^-), který je nutný například k výstavbě ATP a některých aminokyselin; a křemík, který potřebují rozsivky a silikoflageláti pro stavbu svých buněčných stěn. Mikroživiny bývají potřebné ve stopovém množství, stále však mohou být limitující, jako například železo, jež je rozhodující jako kofaktor v proteinech účastnících se řetězců transportu elektronů, ale také v proteinech podílejících se na fixaci plynného N_2; další potenciálně omezující mikroživiny jsou vitamin B12, kobalt a zinek (Moore et al. 2013).

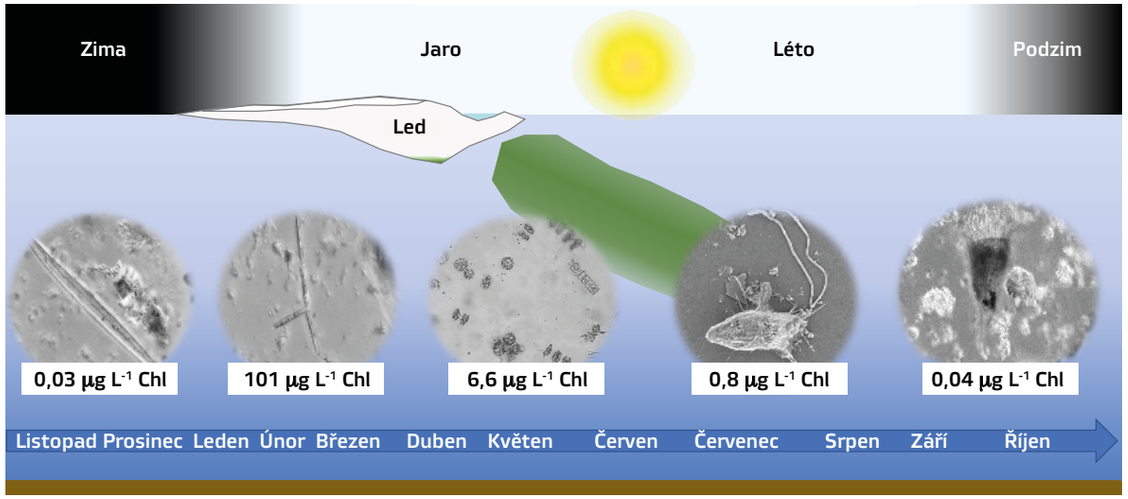
V mořském systému mohou být živiny transformovány (bio-)geochemickými procesy. Forma dusíku je řízena především biologickými procesy. Některé bakterie, jako jsou sinice, mohou vázat atmosférický N_2 do biomasy a zpřístupnit ho ekosystému. Po degradaci organické hmoty se uvolňuje amoniak, který může být absorbován primárními producenty nebo přeměněn na dusitany a dusičnany (nitrifikace). Za podmínek nedostatku kyslíku může být anorganický dusík opět ztracen do atmosféry jako N_2 denitrifikací nebo anaerobní oxidací amoniaku (anammox). V Barentsově moři může dojít k vyčerpání kyslíku v mořském ledu na jaře nebo v sedimentech. Křemík, železo a fosfor jsou většinou cyklovány prostřednictvím geologických procesů s biologicky dostupnými formami fosforu (PO_3^-) a křemíku (SiO_4^-), přičemž fosfáty a křemičitany pocházejí buď z půdy, nebo ze spodní vody.

Organická hmota v oceánech vstupuje do heterotrofní potravní sítě a může zásobovat sekundární producenty (mikroby recyklující organickou hmotu), býložravce (například buchanky) a případně vrcholové predátory (například tuleně). Bakterie a archea jsou klíčové pro recyklaci řasami fixované organické hmoty, již buď přímo přeměňují na anorganické živiny, nebo fixují na biomasu. Bakteriální a archeální biomasa je dostupná pro bakterivorní prvoky a metazoa (například nálevníky), a může tak dosáhnout vyšších trofických úrovní. Viry a fágy často způsobují lýzu bakterií, archeí a řas, což vede k uvolnění intracelulární organické hmoty a živin (takzvaný virový zkrat; přehled Vonnahme et al. 2020). V poslední době byly jako důležitá a hojná mikrobiální skupina pro remineralizaci organické hmoty a lýzu řas popsány houby (Hassett et al. 2019).

Sezónní a prostorová dynamika produkce řas a mikrobiálních společenstev

Na Svalbardu je primární produkce silně řízena sezónními výkyvy v dostupnosti světla a živin, stejně jako přítomností inokula řas (Obr. 5.11) na jaře a žracím tlakem v létě (například Leu et al. 2015; Hegseth et al. 2019). Na jaře, jakmile se vodní sloupec stratifikuje, vysoké koncentrace živin ze zimního mísení umožňují vznik květu fytoplanktonu a mořských ledových řas (Hegseth et al. 2019; Sverdrup 1953). Načasování květu je silně řízeno pokrytím mořským ledem a nemusí k němu dojít dříve než v létě (Owrid et al. 2001). Po květu následuje snížení biomasy a primární produkce v létě v důsledku žracího tlaku, omezení živin a potenciálního omezení světla způsobeného vstupy sedimentů z půdy. Během polární noci od listopadu do ledna je primární produkce světlem limitována a fotosyntéza není detekovatelná (Kvernvik et al. 2018).

Během jarního květu (březen až červen) lze nejvyšší primární produkci a biomasu nalézt ve chvíli, kdy se vodní sloupec začne stabilizovat. Předchozí zimní promíchávání vodního sloupce je klíčové pro pronikání na živiny bohaté spodní vody a sedimentů, včetně spor řas, do horní části vodního sloupce, jež umožňuje mohutný rozvoj biomasy na jaře (Hegseth et al. 2019). V Barentsově moři je sice nejdůležitějším primárním producentem fytoplankton, mořské ledové řasy však k roční primární produkci stále přispívají 20 % (Hegseth 1998).



Obr. 5.11: Sezónní cyklus biomasy řas a společenstev v Billefjordu z polární noční komunity v listopadu 2017 s velmi nízkou biomasou a různorodou komunitou s nálevníky, bičíkovci a rozsivkami. Společenstvo mořského ledu, kterému dominuje rozsivka *Nitzschia frigida* a velmi vysoká biomasa v nejnižších 3 cm v dubnu 2018 a brzy pod ledem s různými pennatními a centrickými koloniálními rozsivkami a relativně vysokou biomasou v dubnu 2019. Nízká biomasa v červenci 2018, kde dominují bičíkovci, a velmi nízká biomasa s nálevníky jako abundantní skupinou na začátku polární noci v říjnu 2019 (Vonnahme et Kravcyk).

U mořského ledu je primární produkce nejvyšší na spodní straně ledu, zatímco na povrchu dominují heterotrofní procesy (Gradinger et Zhang 1997). Květy řas v mořském ledu jsou řízeny hlavně světlem a stabilitou spodní vrstvy ledu. Růst řas mořského ledu lze rozdělit do 3 následujících fází (Leu et al. 2015). Kvůli nedostatku světla v zimě a brzy na jaře je první fáze omezena na heterotrofní společenstva. Jakmile se na dno ledu dostane dostatečné množství světla, mohou se ve druhé fázi vytvořit stabilní květy mořských ledových řas. Ve svalbardských fjordech k tomu obvykle dochází mezi březnem a červnem (Leu et al. 2015; Owrid et al. 2001), kdy je dostatek světla pro produkci biomasy a kdy je přítomna stabilní skeletární vrstva; v šelfových mořích severovýchodně od Svalbardu může tento stav začít později v sezóně. Květ je typicky ukončen ve třetí fázi ztrátou skeletární vrstvy táním ode dna ledu. Charakteristickými mořskými ledovými řasami jsou rozsivky, přičemž společenstvu často dominuje *Nitzschia frigida*, několik druhů z rodů *Fragillariopsis* a *Navicula* tvoří kolonie a běžné jsou i solitérní rozsivky, jako jsou zástupci rodu *Pleurosigma*

(von Quillfeldt et al. 2009). V ledu může dominovat centrická rozsivka *Melosira arctica*, jež běžně tvoří dlouhá vlákna zasahující do vodního sloupce a při unášení ledu přijímá živiny (Owrid et al. 2001).

Mořský led před ledovci se může tvořit dříve a může zesílit díky čerstvější povrchové vodě a přísunu sladké vody, která je dostupná v průběhu zimy a jara, pokud je přítomen teplý mořský ukončující ledovec. Mocné vstupy sladké vody souvisejí s biomasou řas s nízkým obsahem mořského ledu (Rysgaard et al. 2001). Leu et al. (2015) a Rysgaard et al. (2001) navrhli označit jako hlavní příčiny omezení světla zvýšenou akumulaci sněhu a potenciální strhávání sedimentů v ledu; dalším možným vysvětlením je rovněž fyzické narušení sladkovodními pulzy (Rysgaard et al. 2001). Hodně čerstvý mořský led má také velmi malý objem solanky a postrádá skeletární vrstvu. Prostý nedostatek prostoru tedy může být dalším důvodem vysvětlujícím nízkou biomasu v mořském ledu ovlivněném sladkou vodou.

S tajícím mořským ledem se může v povrchové vrstvě vyvinout bohatý květ fytoplanktonu, přičemž světlo již nebude blokováno mořským ledem a sněhem a ve vodním sloupci bude k dispozici dostatek živin. Kromě světla a živin musí být povrchová vrstva dostatečně stabilní, aby se zabránilo rozsáhlé ztrátě biomasy řas z eufotické zóny (Sverdrup 1953). Tání mořského ledu může být jedním ze způsobů, jak vytvořit vrstvený vodní sloupec z čerstvé vody pocházející z tajícího ledu nahoře hlavně ve fjordech a severně od polární fronty. Stratifikace na okraji ledu vyvolaná táním ledu ve skutečnosti vede ke květům s vysokou biomasou (von Quillfeldt et al. 2009). Pokud není přítomen mořský led, zvyšující se teploty vzduchu mohou stabilizovat vodní sloupec, což trvá déle a vede ke slabší stratifikaci než v případě tání mořského ledu. Vodní sloupec nemusí být nutně silně rozvrstvený, ale jakmile je teplota vzduchu trvale vyšší než teplota vody bránící promíchání vodního sloupce, může být povrchová vrstva dostatečně stabilní pro začátek jarního květu (Hegseth et al. 2019). Kromě živin, světla a stabilní povrchové vrstvy je důležité i inokulum řas ze sedimentů. V Kongsfjordu by květy fytoplanktonu mohly vytvořit mocnou biomasu pouze v případě, že by zimní míchání dodalo povrchové vrstvě klidové spory ze sedimentu (Hegseth et al. 2019). Typicky začíná květ fytoplanktonu u druhů vláknitých rozsivek, jako jsou druhy rodů *Thalassiosira*, *Fragillariopsis* nebo *Chaetoceros*, po nichž může potenciálně následovat květ *Phaeocystis* (rod řas patřící do skupiny Haptophyta), jakmile se křemík stane limitujícím (von Quillfeldt 2000). Jarní květ fytoplanktonu v odledněných oblastech Svalbardu je srovnatelný s pobřežními oblastmi a fjordy v severním Norsku.

Letní primární produkce je řízena mořskou ledovou pokrývkou a vodními masami a je prostorově velmi proměnlivá. Ve fjordech primární produkce klesá kvůli omezení živin v eufotické zóně a limitaci světla v pobřežních vodách s vysokým zatížením sedimentů z ledovců a řek (Hegseth et al. 2019). Některé živiny mohou být dodávány prostřednictvím vzestupu vody z ledovce, kde je na živiny bohatá spodní voda strhávána v subglaciálním odtoku a přiváděna na povrch (Halbach et al. 2019). Důležitým zdrojem pro pobřežní systémy mohou být také přímé vstupy z pevniny nebo z trusu mořských ptáků (Kulinski et al. 2014).

Potenciálně mixotrofní (tj. schopní autotrofního a heterotrofního příjmu uhlíku) bičíkovci typicky dominují letním společenstvům ve fjordech. Na západním a jižním šelfu ovlivněném vodou Atlantiku jsou živiny na povrchu vyčerpány a maximum chlorofylu se nachází typicky hlouběji v eufotické zóně, kde je převaha bičíkovců a nálevníků. Ve vodních masách Atlantiku dominují haptofyty, zatímco *Micromonas pusilla* často převládá v arktických nebo pobřežních vodách (Not et al. 2005). Nízká biomasa fytoplanktonu a vysoká biomasa zooplanktonu v oblastech bez ledu ukazují na žrací tlak jakožto důležitý faktor udržující nízkou biomasu řas (Owrid et al. 2000). Směrem k okraji ledu na východě a severu Svalbardu je primární produkce skutečně nejvyšší v létě, přičemž dominují *Chaetoceros socialis* a *Phaeocystsis pouchetii* a hojné jsou mořské ledové řasy. Mělká stratifikace vyvolaná táním ledu na okraji usnadňuje v těchto okrajových částech kvetení (von Quillfeldt et al. 2009). Primární produkce biomasy fytoplanktonu pod letním mořským ledem je nízká a často dominuje *Melosira arctica*, charakteristická víceletá ledová řasa (von Quillfeldt et al. 2009).

Na podzim se přítok sladké vody zastaví. Ve fjordech to vede ke snížení přísunu sedimentů, k omezení světla a ke slabší stratifikaci na povrchu, což umožňuje mísení hlubších vodních mas bohatých na živiny. To může způsobit zvýšenou primární produkci, ale s nástupem polární noci se světlo stává nedostatečným pro detekovatelnou primární produkci a množství řas je nízké. Severně od polární fronty a v některých fjordech může tvorba mořského ledu začít tím, že se z různých hloubek zvedne mořský led, který na své cestě soustředí organismy a částice, jež se do něho nakonec začlení (Petrich et Eicken 2010; Garrison et al. 1989). Organismy mořského ledu jsou dále začleněny prostřednictvím působení vln a vyloučením solanky. Během tohoto procesu se koncentrují hlavně lepkavé částice a organismy, popřípadě silné rozdíly salinity a teploty mořského ledu selektují typické organismy žijící na mořském ledu, jež jsou schopny přežít tuto širokou škálu podmínek prostředí (přehled Deming et Collins 2017; Vonnahme et al. 2020).

Podzimní a zimní společenstva se mění od zastoupení velkých rozsivek k malým penátním druhům, jako jsou příslušníci rodu *Fragillariopsis* (Lizotte 2003). Schopnost vylučovat velká množství exopolysacharidů (EPS) jako potenciálních látek chránících před mrazem pomocí penátních rozsivek může vysvětlit jejich výhodu v zimě (Niemi et al. 2011). Ve společenstvech nakonec dominují drobní zelení bičíkovci (Zhang et al. 1998; Kvernvik et al. 2018; Lizotte 2003), druhy rodu *Micromonas* (rod zelených řas) mohou být nejhojnějšími taxony na začátku a na konci polární noci (Leu et al. 2018; Marquardt et al. 2015) a dalšími hojnými taxony v polární noci jsou řasy rodu *Ostreococcus* (rod jednobuněčných kulovitých zelených řas) a sinice (Vader et al. 2015; Joli et al. 2017; Amargant Arumí 2018). Vzhledem k úplné absenci světla a jakékoliv detekovatelné fotosyntézy jsou nalezené abundance a aktivity řas překvapivě vysoké (Vader et al. 2015; Berge et al. 2015; Kvernvik et al. 2018). Polární noční řasy mohou udržovat fotosyntetický aparát a rychle zahájit fotosyntézu, jakmile se světlo vrátí (Kvernvik et al. 2018). Protože v polární noci nedochází k poškození světlem, nemusí uchování fotosyntetických proteinů vyžadovat příliš mnoho zdrojů. Výhoda rychlého zahájení jarního květu tedy převažuje nad náklady na udržování fotosyntetického aparátu během polární noci (Kvernvik et al. 2018), kdy mohou mikroskopické řasy přežívat díky tvorbě klidových spor ve vodním sloupci nebo sedimentů, využití zásobních látek nebo heterotrofnímu pohlcování uhlíku.

Některé řasy mohou změnit svůj trofický režim z fototrofního na heterotrofní. Organismy schopné fototrofie i heterotrofie se nazývají mixotrofy. Známé mixotrofy, jako jsou nálevníci, obrněnky (Dinophyceae) nebo *Micromonas*, se v případě, kdy se světlo nebo živiny stávají limitujícími, mohou živit bakteriemi nebo jinými řasami. Tyto fagotrofní taxony jsou skutečně běžné ve společenstvech polární noci (například Buchy et al. 2011; Vader et al. 2015). V Adventfjordu dominuje společenstvu řas na začátku a na konci polární noci mixotrofní nanoflagelát *Micromonas* (Marquardt et al. 2016). Rozsivky nejsou schopny pohltit částicovou organickou hmotu, ale mohou přejít do heterotrofního režimu prostřednictvím příjmu rozpuštěné organické hmoty pod světelným omezením (Tuchman et al. 2006). Bylo popsáno, že antarktické rozsivky během polární noci přijímají zvýšené množství cukrů a aminokyselin značených ^{14}C (Palmisano et al. 1985; Rivkin et Putt 1987), a podobné mechanismy přežití jsou pravděpodobně také v Arktidě, jakkoliv je jejich význam kontroverzní (například Zhang et al. 1998).

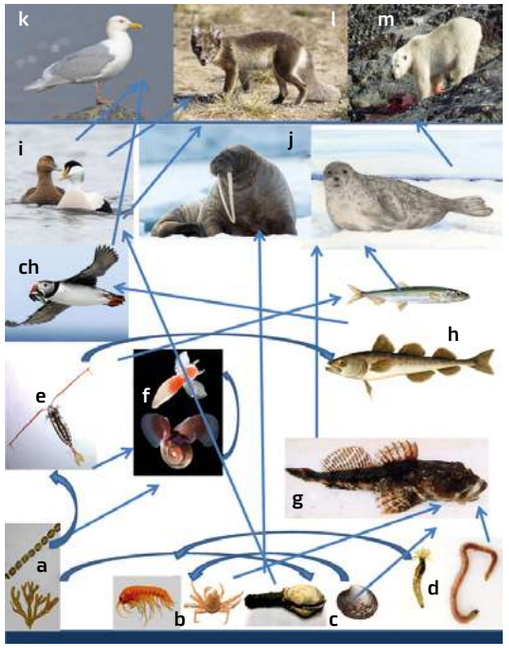
Další strategií pro přežití v zimě je použití zásobních živin, jako jsou lipidy a sacharidy, při současném snížení metabolických aktivit, což může pro mnoho druhů představovat jeden z nejdůležitějších mechanismů (Zhang et al. 1998).

Klidové (odpočívající) spory jsou dalším způsobem, jak přežít polární noc, ale jejich význam není jasný. Bylo zjištěno, že klidové spory jako odpověď na dlouhotrvající tmu tvoří pouze několik druhů (například obrněnky a rozsivky rodu *Chaetoceros*) a jiné je nejsou schopny vytvářet (například rozsivky rodu *Nitzschia*). Klidové spory přezimují většinou v sedimentech, ale v nízkých koncentracích mohou být obsaženy rovněž ve vodním sloupci. Aby se odpočívající spory v sedimentech staly významnými pro jarní květ, je zapotřebí úplné promíchání. Ve skutečnosti byly opožděné jarní květy v Kongsfjordu připisovány nedostatečnému promíchání, což dokazuje význam klidových spor pro tento systém.

Potravní řetězce a přenos živin z moře na pevninu

Biomasa vytvořená primárními producenty je konzumována na všech úrovních. Významné články potravního řetězce jsou znázorněny na Obr. 6.11.

V sedimentech mořského dna žije velké množství živočichů z různých kmenů. Pokud jde o biomasu, významně jsou zastoupeni mnohoštětinatí červi (Annelida), včetně přisedle žijících filtrátorů, a další důležitou skupinou jsou mořští měkkýši, zejména mlži. Na některých místech lze na 1 m^2 dna nalézt až stovky jedinců mlžů rodu *Astarte* s velmi pevnými lasturami odolávajícími většině predátorů. Predátoři upřednostňují mlže s křehčími lasturami; tak třeba rozchlipka arktická *Mya truncata* je oblíbenou kořistí hvězdic (například hvězdice obrovské *Marthasterias glacialis*), dravých plžů (například surmovek *Buccinium* spp.), kajek *Somateria mollissima* a mrožů *Odobenus rosmarus*. V mělkých vodách příbřežní zóny zastávají významnou roli korýši rodu *Gammarus*, kteří v některých místech dosahují



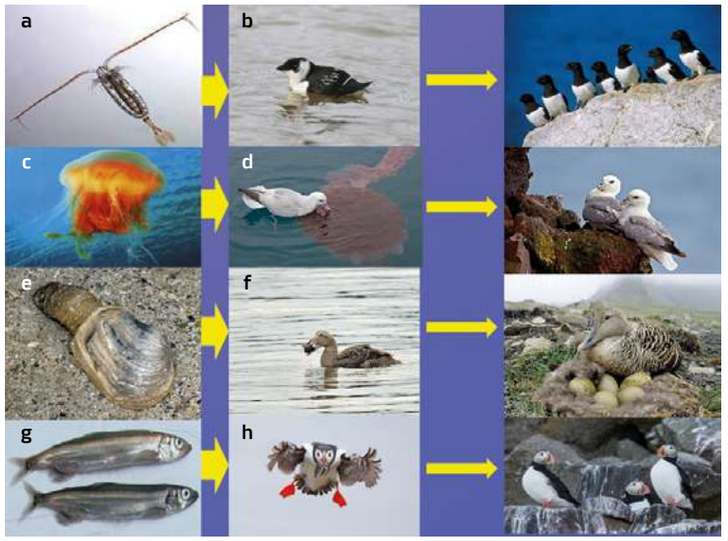
Obr. 6.11: Příklady významných článků potravního řetězce v šelfových mořích Svalbardu od producentů k vrcholovým predátorům: (**a**) primární producenti; (**b**) bentičtí korýši; (**c**) bentičtí měkkýši; (**d**) bentičtí mnohoštětinatci; (**e**) planktonní korýši; (**f**) planktonní měkkýši; (**g**) bentické ryby; (**h**) pelagické ryby; (**ch**) rybožraví ptáci; (**i**) ptáci živící se bentosem; (**j**) ploutvonožci; (**k**) racek šedý *Larus hyperboreus*; (**l**) liška polární *Vulpes lagopus*; (**m**) medvěd lední *Ursus maritimus* (Ditrich).

značné hustoty (Weslawski 1994). Z hlediska toku energie je důležitější planktonní větev potravního řetězce, v rámci níž jsou podstatní především planktonní korýši rodu *Calanus* (zejména *Calanus glacialis* a *Calanus finmarchicus*). Z makroplanktonu stojí za pozornost kromě žebernatek *Mertensia ovum* a *Beröe cucumis* především zadožábří plži trnovka arktická *Limacina helicina* a na ně specializovaný predátor valovka severní *Clione limacina.* Mezi pelagickými rybami zastává významnou úlohu treska polární *Boreogadus saida*, a to hlavně kvůli schopnosti žít pod ledovou pokrývkou a transportovat živiny na odkryté moře a zpět (Lønne et Gulliksen 1989). Sama je oblíbenou kořistí větších pelagických ryb, rybožravých ptáků a ploutvonožců, a přestože je výrazně menší než většina jiných druhů tresek, je významnou rybou pro komerční rybolov.

Mezi ptáky je vrcholovým predátorem Svalbardu racek šedý *Larus hyperboreus*, který díky chybějícím dravcům zaujal jejich ekologickou niku. Přizpůsobil tomu i své chování a hnízdění: zatímco na pevnině se chová, podobně jako jiné druhy racků, společensky, na Svalbardu se projevuje teritoriálně a hnízdo si často staví v blízkosti kolonií jiných druhů ptáků, které využívá jako hlavní zdroj potravy. Polární lišky *Vulpes lagopus* se účastní transportu živin z moře na souš tím, že významnou měrou požírají mršiny vyvržené mořem na břeh. Lední medvědi, skuteční vrcholoví predátoři, jsou specializovaní na lov ploutvonožců, zejména tuleňů. Tímto výčtem jsme popsali jen nápadné články potravního řetězce na Svalbardu. Velmi pečlivě byly potravní řetězce v moři prostudovány a podrobně popsány v oblasti Kongsfjordu (Hop et al. 2002).

Významnou měrou vstupují do potravních řetězců i kytovci, na Svalbardu zejména běluhy *Delphinapterus leucas* a plejtváci malí *Balaenoptera acutorostrata*. Řetězec pokračuje po jejich úmrtí a vyvržení na břeh a podílejí se na něm jak ptáci (buřňáci a racci), tak savci (polární lišky a lední medvědi). S omezením lovu velryb jich ve svalbardských vodách přibývá a jejich mršiny vyvržené na břeh nezřídka pomohou medvědům přežít sezónu bez dostatku mořského ledu.

Hlavní roli při transportu živin z moře na souš hrají mořští ptáci. Výrazné příklady potravně specializovaných ptáků transportujících živiny ilustruje Obr. 7.11.



Obr. 7.11: Výrazné příklady transportu živin z moře na souš na Svalbardu potravně specializovanými ptáky: (**a**) vznášivka lední *Calanus glacialis*; (**b**) alkoun malý *Alle alle*; (**c**) talířovka obrovská *Cyanea capillata*; (**d**) buřňák lední *Fulmarus glacialis*; (**e**) rozchlipka arktická *Mya truncata*; (**f**) kajka mořská *Somateria mollissima*; (**g**) huňáček severní *Mallotus villosus*; (**h**) papuchalk severní *Fratercula arctica* (Ditrich).

Přenos živin z moře na pevninu se u jednotlivých druhů svalbardských ptáků liší, a to zejména kvůli jejich potravní specializaci a způsobu hnízdění. Například alkoun malý *Alle alle* se živí planktonními korýši a jeho hnízdiště se mnohdy nacházejí i ve větších vzdálenostech od moře, což je pro transport živin významné. Buřňák lední *Fulmarus glacialis* sbírá mršiny z mořské hladiny a hnízdí na nepřístupných skalách v blízkosti moře. Kajky mořské *Somateria mollisima* se zase specializují na bentické měkkýše, především mlže s křehkou schránkou, ale při jejich nedostatku konzumují i značné množství ježovek (například *Strongylocentrotus droebachiensis*). Často hnízdí i v místech vzdálených od moře, třeba u sladkovodních jezer, a transportují tak živiny na delší vzdálenost. Rybožravý papuchalk severní *Fratercula arctica* se na Svalbardu specializuje na huňáčky severní *Mallotus villosus* (Obr. 11.13).

12. Vegetace Svalbardu, její vznik, vývoj a současná podoba: adaptace arktických rostlin a dopad současné globální klimatické změny na arktickou vegetaci

Viktorie Brožová

Vznik arktické vegetace a její vývoj do současné podoby

První známky vznikající tundry a metody studia historické vegetace

Arktický biom je ve srovnání s ostatními biomy velmi mladý. Tento biom je například mnohem mladší než alpinské regiony, které byly vždy ovlivněny chladem a vysokým UV zářením, a místní vegetace proto velmi připomíná tu arktickou ve smyslu složení i vzhledu. První vegetace s charakteristickými znaky arktické tundry byly zaznamenány až v době

přibližně před 2,5 Ma,* kdy se Země začala ochlazovat a pomalu se překlápěla z neogénu do pleistocénu. Od té doby v blízkosti pólů postupně dominovala vegetace přizpůsobená chladnějším a drsnějším podmínkám, vznikl arktický biom (Basinger et al. 1994) a došlo k mnoha změnám ve složení vegetace v důsledku poměrně rychlých klimatických změn oscilujících dob ledových (glaciálů) a dob meziledových (interglaciálů). Výsledkem těchto historických procesů, které zanechaly stopy na složení bioty, je recentní arktická vegetace.

Složení historické vegetace lze rekonstruovat různými přístupy. Čím dále do historie jdeme, tím obtížnější je získat dostatek informací o tehdejším prostředí. Nejtradičnější, do historie nejdále sahající, ale také nejméně přesný (nacházíme často jen části organismů a závisíme čistě na morfologické determinaci; Sander et Gee 2021) a nejhůře dostupný zdroj jsou zkameněliny, přičemž nejčastější rostlinné fosilie představují pylová zrna. Vegetaci v mladší historii lze rekonstruovat například na základě pylového záznamu či makrozbytků nebo podle DNA uchované v půdě. Ani jedna z těchto metod však zpravidla nedokáže poskytnout informace starší než několik desítek tisíc let, protože jak rostlinné zbytky, tak DNA časem degradují. Nejhlouběji do historie vegetace v Arktidě se na základě sedimentární DNA dokázali podívat Crump et al. (2021), kteří rekonstruovali vegetaci v severní Kanadě v průběhu předposledního interglaciálu před 130 až 100 ka.

V paleogénu a neogénu, před nástupem kvarterního cyklu ledových a meziledových dob, panovaly v Arktidě mnohem vyšší teploty. Její území pokrývaly souvislé lesy, jak je zřejmé z fosilních nálezů z kanadských ostrovů ve vysoké Arktidě (Basinger et al. 1994) a ze severního Grónska (Boyd 1990). Byli zde nalezeni zástupci čeledí Taxodiaceae, Cupressaceae, Pinaceae, Ginkgoaceae, Platanaceae, Juglandaceae, Betulaceae, Menispermaceae, Cercidiphyllaceae, Ulmaceae, Fagaceae a Magnoliaceae, což naznačuje, že klimatické podmínky byly vlhké a mírné. Především přítomnost Taxodiaceae citlivých na chlad ukazuje, že i tmavé zimy bez

* Pro porovnání: vznik biomu deštného tropického lesa je některými odhadován v období dokonce už před 100 Ma (Upchurch et Wolf 1987; Davis et al. 2005).

slunečního světla byly bez silných mrazů. Ochlazení směrem k pleistocénu začalo přibližně v polovině neogénu, kdy se začaly častěji vyskytovat četné borovice a lesy se přeměnily na poloopadavé (Basinger et al. 1994).

Arktická vegetace v průběhu pleistocénního ochlazení

Období pleistocénu trvalo přibližně od 2,5 Ma do 11,7 ka před současností a jsou pro něj charakteristické série glaciálů a interglaciálů. Během glaciálů byly rozsáhlé oblasti v Arktidě a Antarktidě pokryty ledovými příkrovy. Opakovaná zaledňování a odledňování způsobovala rozsáhlé změny v areálech rozšíření jednotlivých druhů. V případě chladnomilných druhů zvyklých na drsné podmínky a otevřenou vegetaci byly glaciály většinou obdobím prosperity, kdy zaujímaly mnohem rozsáhlejší území než dnes, zatímco v interglaciálech se uchylovaly do okrajových areálů. Opačnou tendenci měly rostliny tolerující drsné arktické podmínky, mající však optimum v mírnějších podmínkách. V obou případech mohla mít tato častá rozpínání, smršťování, ale i přesouvání areálů za následek jejich celkové zmenšení či naprosté vymizení (Clarke et al. 2019; Theodoridis et al. 2017).

Druhy, které přetrvaly dodnes, se v průběhu glaciálů uchylovaly na jižní okraj ledového štítu či do nezaledněných refugií. Nejvýznamnějším z arktických refugií je Beringia, oblast ležící mezi řekou Lenou v severovýchodním Rusku, řekou Mackenzie v severozápadní Americe, Arktickým oceánem, jižní Aljaškou a středními Kurily (Hultén 1937). V pleistocénu byla Beringova úžina nad hladinou moře, a sloužila tudíž jako pevninský most mezi oběma současnými břehy Beringie. Toto území fungovalo nejen jako nezaledněné útočiště, ale mnoho druhů zde přímo vzniklo a dodnes se zde nachází významná druhová a genetická diverzita (Abbott et Brochmann 2003; DeChaine 2008). Ačkoliv byla Beringia jediné nezaledněné refugium v průběhu celého pleistocénu, existovalo v tomto období i několik dalších arktických refugií, ovšem menšího významu či kratšího trvání. Jako důležitá menší refugia se uvádějí centrální Evropa a jižní Ural, na základě genetické jedinečnosti se také předpokládají refugia v oblasti řek Lena a Kolyma (Hewitt 2004). V Severní Americe se pak uvádějí refugia na ostrovech Ellesmere

a Bathurst a rovněž se předpokládají refugia v dalších částech nezaledněného území arktické Kanady, jižně od ledovcového štítu pokrývajícího část USA a na východním pobřeží Severní Ameriky (Hewitt 2004).

Moderní arktická vegetace

Recentní flóra Arktidy začala vznikat s postupným ústupem ledovců poslední doby ledové a od té doby se stále vyvíjí. Poslední glaciální maximum se uvádí před 26,5 až 19 ka (v závislosti na místě; Dyke 2004; Hughes et al. 2016; Young et Briner 2015); tehdy evropský kontinentální ledovec zasahoval až do Polska a Anglie (Hughes et al. 2016). Od této doby se kontinentální ledovce na všech kontinentech plynule a pomalu zmenšovaly a dávaly prostor opětovné kolonizaci rostlinami. Na prahu holocénu začalo také odlednění vysoké Arktidy; postup odledňování byl velmi detailně zaznamenán v publikacích Dyke et al. 2003, Hughes et al. 2016 a Young et Briner 2015.

Nejen pleistocén, nýbrž i holocén znamenal řadu klimatických změn, které měly velký vliv na vegetaci. Postup holocenních klimatických změn byl obdobný napříč Arktidou, byť se místně drobně lišil ve výraznosti změn či v jejich načasování. Průběh holocénu můžeme ilustrovat na souostroví Svalbard (74°20' až 80°50' s. š., 10°30' až 33°30' v. š.), kde byla změna klimatu detailně popsána. Po odlednění nastalo takzvané holocenní klimatické optimum – na Svalbardu zaznamenané velmi brzy, již v období před 10,2 až 9,2 ka –, kdy panovaly nejteplejší a nejpříznivější klimatické podmínky v rámci holocénu (Alsos et al. 2016; Birks 1991; Hald et al. 2004; Hyvärinen 1970; Mangerud et Svendsen 2018; Miller et al. 2010; Salvigsen et al. 1992; Salvigsen et Høgvard 2006; Svendsen et Mangerud 1997) – uvádí se, že na Svalbardu bylo až o 6 °C teplejší podnebí oproti dnešku (Mangerud et Svendsen 2018). Během holocenního optima měl Svalbard nejmenší rozsah zalednění a nejpříznivější teplotní podmínky, takže zde měly možnost založit své populace rostliny tolerující nejvíce kompetici ostatních, ale nejméně drsné klimatické podmínky. Tyto teplomilné druhy měly vhodné období pro šíření obecně, neboť oteplení bylo patrné v celé Arktidě. Po klimatickém optimu nastalo chladnější období, po němž následovalo mírné oteplení, méně intenzivní než v prvním období (Mangerud et Svendsen 2018). Před 6 ka se klima začalo postupně ochlazovat směrem k současným teplotám.

Cesty šíření druhů

Cesty pozvolného šíření rostlin napříč Arktidou jsou dnes již dobře popsány. Většina trajektorií vedla z refugií či z jižních okrajů kontinentálních ledovců na sever a mnoho druhů si našlo cestu také z Beringie směrem na východ či západ. Refugia Skalistých hor zásobila oblasti severní a severozápadní Severní Ameriky, sibiřská refugia sloužila jako zdroj pro celou oblast Sibiře a alpinská pásma Evropy byla podstatná pro evropskou Arktidu (Hewitt 2004). Ačkoliv je pro Arktické rostliny typická disperze na velké vzdálenosti (LDD, anglicky *long-distance dispersal*; Alsos et al. 2015; Muñoz et al. 2004; Nathan 2006; Robledo-Arnuncio et al. 2014; Sauer 1988), a drobnější geografické bariéry tudíž nehrají významnější roli pro úspěšné šíření, několik zásadních bariér šíření omezuje. Obecně lze říci, že bariéry pro šíření představují vodní plochy a horské masivy (pro severoatlantské druhy to jsou Alpy, Apalačské pohoří či Středozemní moře; Hewitt 2004). Hlavní bariéry pro šíření arktických druhů jsou Arktický a Atlantský oceán, Grónský ledovcový štít a Ural, menší bariéry pak představují sibiřské řeky Omolon, respektive Kolyma a Lena (Eidesen et al. 2013).

Prostorové rozšíření jednotlivých druhů je tedy důsledkem jednak již zmíněných historických procesů a geografických omezení, jednak i řady abiotických a biotických faktorů prostředí. Rozšíření druhu na nové místo je podmíněno přítomností vhodného vektoru šíření (ať už jde o vítr, vodní proud, zamrzlé moře, či zvíře; Alsos et al. 2007, 2016), směrem jeho působení a také vzdáleností cílové lokality od zdrojové. A následně, i když se druh dokáže rozšířit, není ještě vůbec jisté, že také dokáže založit životaschopnou populaci – o tom rozhodují až vhodné podmínky prostředí v cílové lokalitě. Pro založení populace je nutné vhodné klima, vhodná velikost lokality, volná nika a často i přítomnost vhodného opylovače. Nedostatek opylovačů v Arktidě kvůli nevhodným klimatickým podmínkám se proto odráží rovněž v re-

produkčních systémech rostlin v Arktidě. Převládá samoopylení nezávislé na opylovačích (Bell et Bliss 1980; Molau 1991; Molau et Prentice 1992; Richards 1986; Savile 1972) a druhy závislé na opylovačích počítáme jen v jednotkách (například tučnice alpská *Pinguicula alpina* na Svalbardu).

Souhrnně lze tedy konstatovat, že současná mladá arktická vegetace je výsledkem součinnosti mnoha biotických i abiotických faktorů a procesů. Dynamická historie Arktidy, během níž docházelo k opakovaným zaledněním rozlehlých částí Arktidy, způsobila změny v areálech rozšíření a flóru ochudila o některé druhy. Přečkávání dob ledových v izolovaných refugiích naopak dalo vzniknout novým druhům a vytvořily se unikátní genetické linie. Zpětné šíření bylo zprostředkováno mnohými vektory (zejména abiotickými) a založení populací často záviselo nejen na vhodných biologických podmínkách (volná nika či přítomnost opylovačů), ale především na těch abiotických (vhodné klima).

Současná arktická vegetace – její vymezení, charakteristika a složení

Definice tundry

Arktida není pevně vymezena, názory na její definici se různí a koncept Arktidy se stal spíše filozofickou otázkou. Nejčastěji bývá definována geograficky – polárním kruhem, 10° červencovou izotermou či rozšířením kontinuálního permafrostu (Vauget et al. 2021). Z vegetačního hlediska je nejrozumnější dívat se na delimitaci Arktidy právě z pohledu vegetace a načrtnout čáru Arktidy podél severní hranice lesa, respektive podél jižní hranice tundry. Tundra v současné době zahrnuje jen malé procento zemského povrchu, což je následek toho, jak malou rozlohu má pevnina okolo severního pólu v porovnání s plochou oceánů. Rozloha tundry v Antarktidě je téměř zanedbatelná kvůli rozsáhlému zalednění pevniny a širokému pásu Jižního oceánu posouvajícímu vegetační stupeň na pevnině mimo Antarktidu rovnou do boreálního stupně (kromě nejjižnější části Patagonie, kde se vyskytuje zonální tundra).

Tundra je definována jako „vegetace nízkého vzrůstu rostoucí nad chladovou hranicí růstu stromů, a to jak ve vysokých nadmořských výškách (alpinská tundra), tak ve vysokých zeměpisných šířkách (arktická tundra)“ (CAVM Team 2003). Pro naše potřeby se zaměříme na tundru definovanou zeměpisnou šířkou, nikoliv nadmořskou výškou, přestože mají oba tyto biotopy mnoho společných znaků.

Složení vegetace v tundře

V arktické tundře nalezneme zhruba 2 218 druhů, jak uvádí databáze panarktické flóry (PAF, anglicky Panarctic Flora; viz panarcticflora.org). Toto číslo je sice jen přibližné, protože taxonomie (obor zabývající se klasifikací organismů) je živý obor a koncept druhu je pojímán každým autorem různě (de Queiroz 1998), ale i přesto se o něj můžeme opřít při porovnání početnosti arktické a celosvětové flóry, která čítá zhruba 300 000 druhů (Christenhusz et Byng 2016). Nízký počet druhů na celý biom není zapříčiněn jen malou rozlohou, ale především drsnými a specifickými podmínkami panujícími v polárních oblastech. Celkem se v arktické tundře nachází 430 rodů v 91 čeledích a jen velmi málo druhů je ryze arktickými specialisty – PAF uvádí pouhých 106 endemických druhů –, což je jeden z následků mladého věku arktického biomu. Kvůli svému mládí a historii poznamenané častými změnami ve složení a v areálech jednotlivých druhů prostředí současné Arktidy neposkytovalo mnoho prostoru pro vývoj endemických druhů. Arktická flóra je naopak složena zejména ze zástupců obecně velmi druhově bohatých čeledí. Mezi dvouděložné čeledě, jež jsou v Arktidě zastoupeny více než 100 druhy, patří Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Fabaceae, Ranunculaceae a Rosaceae, nejpočetnější jednoděložné čeledě jsou pak Cyperaceae a Poaceae.

Jak bylo popsáno v předchozí podkapitole, složení vegetace v jednotlivých částech Arktidy je výsledkem souhry mnoha abiotických i biotických faktorů. V případě šíření na velkou vzdálenost, jež je v Arktidě běžné a u ostrovů dokonce nutné, jde často jen o náhodu z hlediska toho, které druhy se dokážou dostat tak daleko a založit populaci. A tak Svalbard například dílem náhody nemá žádného zástupce

čeledi Fabaceae, ačkoliv je to čeleď v jiných částech Arktidy velmi běžná. Přes tuto zvláštnost je Svalbard nečekaně bohatý, když vezmeme v úvahu jeho polohu ve vysokých zeměpisných šířkách, relativně malou rozlohu a velkou vzdálenost od zdrojových lokalit. Tato bohatost je dána zaprvé přítomností teplého Západošpicberského mořského proudu, omývajícího západní pobřeží souostroví a stabilizujícího klima na souostroví, a zadruhé vyváženou geografickou polohou mezi Sibiří, Skandinávií a Grónskem, přičemž všechny 3 zmíněné pevninské celky slouží jako zdroj rostlinných propagulí (Alsos et al. 2007).

Složení flóry a vegetace na Svalbardu

Na Svalbardu je registrováno zhruba 200 původních druhů, z toho přibližně 20 introdukovaných (viz svalbardflora.no), endemické druhy jsou zde však pouze 2. Prvním z nich je pryskyřník *Ranunculus wiladeri*, který se vyskytuje na jediné lokalitě – mysu Kapp Thordsen. Patří do skupiny apomiktických pryskyřníků *R. auricomus* complex, jež je typická liniemi asexuálních druhů, které se šíří nepohlavně vzniklými semeny. Druhým endemickým druhem je zblochanec *Puccinellia svalbardensis*, jenž má celkem 4 lokality výskytu a rozmnožuje se pohlavně. Jak se tyto druhy dostaly na Svalbard či jak zde vznikly, to je zatím stále záhadou (viz svalbardflora.no).

Charakteristika svalbardské flóry nám obecně může sloužit jako konkrétní příklad menšího vzorku arktické flóry. Na Svalbardu převládají vytrvalé byliny: některé jsou sukulentní, jako například lomikámen vždyzelený *Saxifraga aizoides,* kuřinečka *Honckenya peploides* ssp. *diffusa*; jiné jsou dřevnaté keříky, jako například dryádka *Dryas octopetala,* vrby *Salix* spp., bříza trpasličí *Betula nana,* vlochyně *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, šícha *Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum*; a jen 2 původní druhy jsou jednoleté (světlík *Euphrasia wettsteinii* a rdesno *Koenigia islandica*). Ačkoliv se většina druhů (celkem 60 %) rozmnožuje sexuálně, poměrně velké procento druhů (celkem 22 %) využívá kombinace sexuálního a asexuálního rozmnožování a překvapivě velká část flóry (celkem 17 %) spoléhá pouze na vegetativní rozmnožování (Brochmann et Steen 1999).

Obr. 1.12: Polštářová forma silenky bezlodyžné *Silene acaulis* (Archiv CPE).

Co se týče vzrůstových forem, můžeme se opřít o takzvaný Raunkiærův systém životních forem, který definuje vzrůstové formy podle uložení obnovovacích pupenů (Raunkiaer 1934). V Arktidě dle této definice nerostou stromové formy a – jak už bylo zmíněno – terofyty (jednoleté rostliny) jsou velmi vzácné. Nejběžnější jsou hemikryptofyty (vytrvalé rostliny s obnovovacími pupeny těsně pod povrchem půdy), méně běžné, byť stále velmi časté, jsou pak chamaefyty (vytrvalé rostliny s obnovovacími pupeny do 30 cm nad povrchem půdy) a kryptofyty (dvouleté až vytrvalé rostliny se zásobními orgány pod povrchem půdy; Crawley 1996). Když odhlédneme od tradičních Raunkiærových forem, můžeme v tundře najít také mnoho zajímavých vzrůstových forem, typických právě pro tento biom. Nejtypičtější a nejzřetelnější je takzvaná polštářová forma (Obr. 1.12), která udržuje příznivé klima pro rostlinu. Chrání její orgány před větrnou abrazí, zvyšuje teplotu uvnitř polštáře, zadržuje vlhkost a živiny a díky vysoké abundanci květů přitahuje vyšší počet opylovačů (Reid et al. 2010; Reid et Lortie 2012).

Mechorosty a lišejníky

Dosud jsme se zabývali pouze jedinou částí vegetace, a to cévnatými rostlinami, v Arktidě je ovšem důležité nezapomenout na mechorosty a lišejníky. Zatímco v celosvětovém

měřítku jsou tyto 2 skupiny početně za cévnatými rostlinami, v Arktidě najdeme přibližně stejný počet druhů mechorostů a lišejníků jako cévnatých rostlin (na Svalbardu je tento poměr dokonce posunut ve prospěch mechorostů a lišejníků; Barry et al. 2013).

Mechorosty neboli Bryophyta jsou drobné rostlinky nemající cévní systém, kterým by rozváděly vodu a živiny, jež tudíž vstřebávají svým povrchem. Nedostatek vody ve svém prostředí snadno tolerují a snášejí dlouhodobé vyschnutí. Postrádají také pravé kořeny, a jsou proto přichyceny k půdě jen mělce zapuštěnými rhizoidy. Je zjevné, že jsou to rostliny snášející mnohé drsné podmínky, špatně zvládají jen konkurenci v zapojené vegetaci cévnatých rostlin, jež je snadno připraví o životní zdroje. Díky těmto vlastnostem jsou dobrými pionýrskými druhy nově osídlovaných prostředí s nevyvinutou půdou, jako je například Arktida, kde můžeme podle odhadu Arktické biodiverzity (ABA, anglicky Arctic Biodiversity Assessment; viz www.caff.is) najít 900 druhů z přibližně 13 000 celosvětově popsaných druhů (Magill 2010). Navíc zde nejde jen o druhovou početnost, nýbrž také o dominantní pokryvnost v rámci mnohých biotopů. Na Svalbardu, kde je zaznamenáno více než 370 druhů, tvoří mechorosty dominanty mnoha mokřadních, prameništních, ale i suchých a mezických biotopů (Elvebakk et Prestrud 1996). Jejich vysoká abundance je podmíněna vedle již zmíněných vlastností mechorostů rovněž jejich snadným asexuálním klonálním rozmnožováním, kdy tvoří celé kolonie geneticky identických rostlinek.

Velmi specifickou součástí vegetace jsou lišejníky. Byť se nejedná o jednotlivé rostliny, nýbrž o těsnou symbiózu řas či sinic a hub, mají z historických důvodů svoji vlastní klasifikaci podobnou druhové klasifikaci rostlin. Jejich ekologické vlastnosti se do jisté míry podobají mechorostovým, jejich tolerance k suchu je ale výrazně vyšší, ba dokonce vyhledávají obnažené a vyvýšené povrchy, které jsou prosty jiné vegetace a dobře vystavené slunečnímu záření. Na Svalbardu je popsáno 742 druhů, z nichž 12 druhů zatím nebylo nalezeno jinde a zároveň více než jedna třetina se nachází v oblastech obou pólů (Øvstedal et al. 2009). Ve skutečnosti jsou široké areály a bipolarita pro lišejníky typické (Lücking 2003).

Jak už bylo zmíněno v předchozí podkapitole, arktická flóra je skutečně mladá a málo druhově bohatá. Jistou diverzitu zde však přesto najdeme, a to především mezi lišejníky, mechorosty a v rámci vytrvalých rostlin mezi vytrvalými bylinami.

Vegetační typy v Arktidě – proč existují, čím jsou formované a jejich popis

Arktický biom neboli arktická bioklimatická zóna je podle týmu mapujícího cirkumarktickou vegetaci (CAVM Team 2003) definován jako oblast s tundrou, arktickým klimatem a arktickou flórou, na jihu lemovaná hranicí lesa. Tato definice z Arktidy vylučuje oceánické oblasti Islandu, Aleutské ostrovy a alpinské oblasti.

V rámci Arktidy se ale dají vysledovat velké rozdíly ve složení a struktuře vegetace v závislosti na zemské šířce, jež jsou způsobeny výraznou zonalitou klimatu napříč zeměpisnými šířkami v Arktidě. Světelné a radiační podmínky se zásadně mění s každým stupněm zeměpisné šířky. Pravidelnost klimatické změny se zeměpisnou šířkou může nicméně výrazně vychýlit pozice pevninských celků a mořských proudů, jak již bylo popsáno na systému Svalbardu ovlivněném teplým Západošpicberským proudem (viz 6. kapitolu). Latitudiální zonace je ale přesto zřetelná a dobře definovatelná: obecně můžeme říci, že se stoupající zeměpisnou šířkou a klesající teplotou klesá i vegetační pokryv, podíl organické hmoty v půdě a zásoba živin v půdě, a naopak roste neosídlený prostor a půda je náchylnější na disturbance způsobené klimatem a opakovaným zamrzáním a rozmrzáním půdy (Wookey et al. 2009). Také hloubka aktivní zóny (tj. vrstvy půdy, která přes léto rozmrzá a poskytuje rostlinám prostor pro růst), vodní režim půdy a dopad permafrostu na vegetaci se mění se zeměpisnou šířkou. V nižších šířkách je aktivní vrstva hluboká, a vegetace má tudíž potenciál čerpat živiny i vodu z většího profilu, a být díky tomu bohatší na biomasu a kontinuálně rozšířená. Ve vyšších šířkách je naopak permafrost blízko pod povrchem půdy, pročež je aktivní vrstva mělká, vegetace bývá mnohem méně zapojená a má niž-

ší vzrůst (Wookey et al. 2009). Na základě této zonace bylo popsáno 5 bioklimatických podzón A až E (dále jen „zóny“; CAVM Team 2003).

Zóna A

Jde o nejextrémnější bioklimatickou zónu s průměrnou červencovou teplotou od 0 do 3 °C. Najdeme zde především pustou zem, někdy pokrytou jen lišejníky či mechy vysokými do 2 cm. Mechové patro pokrývá cca 40 % půdy, zatímco cévnaté rostliny nemají pokryvnost větší než 5 % a často vzrůstem nepřevyšují mechovou vrstvu. Celkově se zde vyskytuje méně než 50 druhů rostlin podle místních flór.

Zóna B

Mírnější arktická zóna má průměrnou červencovou teplotu od 3 do 5 °C. Vegetace zde má 2 vrstvy, a to mechovou (1 až 3 cm vysokou) a bylinnou (5 až 10 cm vysokou). V rámci bylinného patra se mohou vyskytovat zakrslé keříky, maximálně však 5 cm vysoké (například *Salix* spp.) Cévnaté rostliny pokrývají 5 až 25 % povrchu půdy, zatímco mechové patro může mít pokryvnost okolo 60 %. Najdeme zde 50 až 100 druhů rostlin podle místních flór.

Zóna C

Ve střední arktické zóně dosahuje střední červencová teplota od 5 do 7 °C. Mechová vrstva je zde vyšší něž v zóně B – dosahuje 3 až 5 cm –, bylinná vrstva dorůstá 5 až 10 cm a zakrslé keříky mohou být až 15 cm vysoké. Pokryvnost vegetace se pohybuje od 5 do 50 %. V této zóně najdeme 75 až 150 druhů rostlin podle místních flór.

Zóna D

Druhá nejmírnější zóna mívá průměrné červencové teploty od 7 do 9 °C. Mechová vrstva zde dosahuje 5 až 10 cm a bylinné patro může obsahovat i zakrslé keříky a dorůstat 10 až 40 cm výšky. Pokryvnost bývá mezi 50 až 80 %; setkáváme se s přerušovaně zapojenou vegetací. Najdeme zde 125 až 250 druhů rostlin podle místních flór.

Zóna E

Nejteplejší arktická zóna má střední červencovou teplotu od 9 do 12 °C. Mechové patro dosahuje výšky 5 až 10 cm a bylinné patro dorůstá do výšky od 20 do 50 cm. Setkáváme se zde už také s pravým keřovým patrem dosahujícím výšky až 80 cm. Vegetace je zapojená s pokryvností 80 až 100 %. Najdeme zde od 200 do 500 druhů rostlin podle místních flór.

Vliv mikroklimatu na vegetaci

Tyto definice samozřejmě odpovídají průměrné charakteristice rozsáhlých území. V detailu můžeme najít více bioklimatických zón na menším území, ba dokonce charakteristiky více zón i na velmi malém území o rozsahu několika čtverečních metrů, což je důsledek hned několika faktorů. Jedním z nich je mělká organická půda, díky níž je vliv podloží výraznější než v nižších šířkách – pH podloží značně ovlivňuje jak složení, tak i denzitu vegetace (Jónsdóttir 2002). Výrazný vliv má rovněž mikrotopografie: drobné rozdíly v topografii (především pak severo-jižní orientace svahu) mohou ovlivnit množství akumulovaného sněhu v zimě, rychlost jeho odtávání, dostupnost vody i větrné podmínky v průběhu vegetační sezóny (Jónsdóttir 2005). Obecně lze říci, že na vyvýšených místech je menší pokryvnost sněhu během zimy kvůli větší větrnosti, sníh zde odtává brzy, aktivní vrstva je zde hlubší, letní teploty jsou vyšší, díky dobré propustnosti půdy a nízké akumulaci organické hmoty se zde nedrží voda, a tak během léta dochází k vysychání (Jónsdóttir 2005). Opačné faktory působí na sněhová výležiska, která se mohou objevovat jen pár metrů vedle vyvýšených míst. Ve výležiskách začíná vegetační sezóna až o několik týdnů později kvůli vysoké akumulaci sněhu v zimě a jeho pozdnímu odtávání. Teploty v létě zůstávají nižší díky více zapojené vegetaci a vysokému potenciálu zadržovat vodu, a proto je mnohem vyšší také akumulace organické hmoty (Jónsdóttir 2005).

Význam gradientů v Arktidě

Další gradienty výrazně ovlivňující změny ve vegetaci můžeme najít směrem od moře, kde klesá salinita, nebo pod ptačími bazary (tj. skalními útvary, které využívají ptačí

kolonie k hnízdění), kde se díky ptačímu trusu akumulují živiny a jejich koncentrace pomalu vyznívá směrem po svahu dolů. Vegetace na tomto specifickém gradientu živin byla dobře popsána na příkladu z ptačího bazaru Casimir Perierkammen na Svalbardu (Odasz 1994). Úzký pruh půdy hned pod bazarem bývá holý, bez vegetace, protože koncentrace živin je zde příliš vysoká. Pod touto „mrtvou zónou" nastupuje vegetace druhově chudá (dominuje lžičník *Cochlearia groenlandica* – Obr. 2.12 – a běžně zde najdeme zblochanec *Puccinellia angustata* a chudiny *Draba arctica* a *D. rupestris*), jedinci jsou zde ale několikanásobně větší, než je na Svalbardu průměrně běžné. To platí i pro následující zónu, která je také druhově velmi chudá (dominuje šťovíček dvoublizný

Obr. 2.12: Lžičník grónský *Cochlearia groenlandica* (Archiv CPE).

Obr. 3.12: Šťovíček dvoublizný *Oxyria digyna* (Archiv CPE).

Obr. 4.12: Rožec arktický *Cerastium arcticum* (Archiv CPE).

Obr. 5.12: Kasiope čtyřhranná *Cassiope tetragona* (Archiv CPE).

Obr. 6.12: Ostřice *Carex nardina* (Archiv CPE).

Oxyria digyna – Obr. 3.12 – a běžně zde najdeme lipnici luční *Poa pratensis* a chudiny *Draba alpina, D. glabela* a *D. micropetala*). Další zóny už netrpí nadmírou živin a diverzita roste. V následující zóně s dominancí rožce arktického *Cerastium arcticum* (Obr. 4.12) najdeme mimo jiné i pampelišku *Taraxacum brachyceras,* lipnice *Poa arctica* a *P. alpina,* rdesno živorodé *Bistorta vivipara* či mochnu *Potentilla hyparctica*. Vegetace v nižších polohách se výrazně liší mezi lokalitami v závislosti na bioklimatické zóně, vlhkostním režimu, expozici svahu a pH půdy. V citovaném článku od Odasz (1994) jsou popisovány ještě 3 vegetační zóny: první s dominancí lomikamene jestřábníkolistého *Saxifraga hieraciifolia*, což odpovídá vlhčí, vysokostébelné tundře s dobře vyvinutou půdou; druhá s dominancí lomikamene trsnatého *Saxifraga cespitosa*, což značí spíše sušší a nižší vegetační typ; a třetí, nacházející se v nejnižší poloze pod ptačím bazarem, takzvaná vegetace keříčková (dryádka *Dryas octopetala,* kasiope čtyřhranná *Cassiope tetragona* – Obr. 5.12 –, a vrba síťnatá *Salix reticulata*) se zastoupením ostřic *Carex misandra, C. rupestris* a *C. nardina* (Obr. 6.12) a některých širokovalenčních bylin (Odasz 1994).

Vzhledem k tomu, že je arktická vegetace tak výrazně proměnlivá i v rámci velmi malých území, je často obtížné definovat správnou bioklimatickou zónu pro větší oblast. Proto byla definována takzvaná zonální vegetace (Walker 2002), tedy vegetace na středně prudkém svahu s průměrnou akumulací sněhu, půdní vlhkostí a disturbancí.

Podrobná vegetační mapa Arktidy

Kvůli variabilitě vegetačních pokryvů v rámci jednotlivých bioklimatických zón vytvořil CAVM Team (2003) na základě rozdílů ve vegetaci podrobnou vegetační mapu celé Arktidy. Tato mapa obsahuje 4 stupně pusté země (nacházející se ve všech arktických zónách), 4 stupně graminoidní tundry (nacházející se rovněž ve všech zónách), 2 stupně tundry s poléhavou vegetací (typické pro zóny B a C), 2 stupně tundry se vzpřímenou keřovou vegetací (zasahující pouze do zón D a E) a 3 stupně mokřadů (patřící do zón B až E), viz popis klasifikace arktické vegetace v následující Tab. 1.12.

Tab. 1.12: Klasifikace arktické vegetace (upraveno podle CAVM Team 2003).

Pustá země (*Barrens*)		
B1 (*cryptogam, herb barren*)	Široké rozmezí suchých až vlhkých pustin s řídce roztroušenou vegetací a velmi nízkou vegetací bylin (například mák *Papaver dahlianum* – Obr. 7.12, chudiny *Draba* spp., lomikámen vstřícnolistý *Saxifraga oppositifolia* – Obr. 8.12), mechorostů a lišejníků.	
B2 (*cryptogam barren complex, bedrock*)	Pustiny typické pro Kanadský štít jsou charakterizovány mozaikou obnaženého skalního podloží s lišejníky, jezery a oblastmi s větší denzitou vegetace.	
B3 (*non-carbonate mountain complex*)	Pustiny vázané na hory (kyselé horniny), kdy s nadmořskou výškou klesá velikost a bohatost vegetace.	Podstupně B3 a B4 odpovídají příslušnosti do jednotlivých bioklimatických subzón (to znamená, že B3a se nachází v zóně A, B3b se nachází v zóně B atd.). Stupně B3n a B4n pak odpovídají nunatakům, tj. skalním masivům vyčnívajícím nad ledovce.
B4 (*carbonate mountain complex*)	Pustiny vázané na hory (bazické horniny), kdy s nadmořskou výškou klesá velikost a bohatost vegetace.	

Obr. 7.12: Mák *Papaver dahlianum* (Archiv CPE).

Obr. 8.12: Porost lomikamene vstřícnolistého *Saxifraga oppositifolia* (Archiv CPE).

Obr. 9.12: Vrba polární *Salix polaris* (Archiv CPE).

Obr. 10.12: Dryádka osmiplátečná *Dryas octopetala* (Archiv CPE).

Graminoidní tundra (*Graminoid tundras*)		
G1 (*rush/grass, forb, cryptogam tundra*)	Vlhká tundra se středním až úplným zapojením vegetace velmi nízkého vzrůstu, s dominantou trav, bik (*Luzula* sp.) a kryptogramických krust. Kromě trav a sítinovitých zde rostou i byliny, mechorosty a lišejníky.	
G2 (*graminoid, prostrate dwarf-shrub, forb tundra*)	Vlhká až suchá tundra nekyselých půd s úplným zapojením vegetace a s dominancí šáchorovitých, zejména ostřic (*Carex* sp.), a poléhavých keříků, jmenovitě vrb (*Salix* spp. – Obr. 9.12), dryádek (*Dryas octopetala* – Obr. 10.12) a ve sněhových výležiskách také kasiope *Cassiope tetragona*. Jde o typicky zonální vegetaci bioklimatické zóny C.	
G3 (*non-tussock sedge, dwarf-shrub, moss tundra*)	Vlhká tundra nekyselých půd s vyvinutou mechovou vrstvou a s dominancí netrsnatých šáchorovitých (zejména *Carex* sp.) a zakrslých keříků do 40 cm výšky (vrby *Salix* spp., pěnišník laponský *Rhododendron lapponicum*).	
G4 (*tussock-sedge, dwarf-shrub, moss tundra*)	Vlhká tundra kyselých půd s mělkou aktivní vrstvou a s dominancí trsnatých suchopýrů *Eriophorum vaginatum*, ostřice *Carex lugens*, zakrslých keříků a mechorostů.	

Tundra s poléhavými keříčky (*Prostrate-shrub tundras*)		
P1 (*prostrate dwarf-shrub, herb tundra*)	Suchá tundra s roztroušenými poléhavými keříčky s maximální výškou 5 cm (*Salix* sp., *Dryas*), graminoidy a bylinami. Na místech bez cévnatých rostlin se často vyskytují lišejníky jakožto zástupci zonální vegetace bioklimatické zóny B.	
P2 (*prostrate/ /hemiprostrate dwarf-shrub tundra*)	Suchá až vlhká tundra s poléhavými až polopoléhavými keříčky do 15 cm výšky (*Cassiope tetragona*).	
Tundra se vzpřímenou vegetací (*Erect-shrub tundras*)		
S1 (*erect dwarf-shrub tundra*)	Tundra s dominujícími keři do 40 cm výšky. Vegetace zóny D.	
S2 (*low-shrub tundra*)	Tundra s keři nad 40 cm výšky (bříza *Betula* sp., brusnice *Vaccinium* spp., rojovník *Ledum palustre*, šícha *Empetrum nigrum*, vrby *Salix* spp., kasiope *Cassiope tetragona*). Vegetace zóny E, v níž můžeme najít roztroušeně se vyskytující borovici *Pinus pumila* (ve východní Sibiři).	
Mokřady (*Wetlands*)		
W1 (*sedge/grass, moss wetland*)	Mokřady chladnějších částí Arktidy s dominancí trav, šáchorovitých (ostřice *Carex* spp., suchopýr *Eriophorum* spp.) a mechorostů.	
W2 (*sedge, moss, dwarf-shrub wetland*)	Mokřady bioklimatické zóny D, v nichž vedle trav, netrsnatých šáchorovitých a mechů rostou i keře do 40 cm výšky (rojovník *Ledum palustre*, vrby *Salix* spp., šícha černá *Empetrum nigrum*, bříza *Betula nana* s.l. a brusnice *Vaccinium* spp.).	
W3 (*sedge, moss, low-shrub wetland*)	Mokřady zóny E s keři nad 40 cm výšky. Kromě zmíněných keřů se zde často vyskytují ostružiník moruška *Rubus chamaemorus* a klikva *Oxycoccus microphyllum*.	

Obr. 11.12: Suchá tundra s jirnicí severní *Polemonium boreale* na suťovém svahu v zátoce Skansbukta (Archiv CPE).

Jak je patrné, arktický biom je velmi bohatý, co se biotopů týče. Najdeme zde velkou variabilitu v abiotických podmínkách, což ovlivňuje lokální vegetační pokryv, a nachází se zde jak polární pouště bez vegetace či s lišejníkovým a mechorostovým pokryvem, tak mokřady a vyvinutá keříčková tundra (Obr. 11.12).

Adaptace arktických rostlin – přizpůsobení se faktorům limitujícím růst rostlin v Arktidě

Adaptace jsou evolucí hluboce zakotveny v genomu organismů. Arktické rostliny tudíž většinou do Arktidy přišly již se specifickými adaptacemi na místní podmínky, jinak by zde nedokázaly založit životaschopné populace. Díky velmi unikátním a drsným podmínkám arktického prostředí musejí být rostliny adaptované mnohými směry. Nejdůležitější z nich je adaptace na nízké teploty, protože teplota je zásadním faktorem pro všechny fyziologické procesy. Arktické rostliny ji podle všeho zvládly dokonale a nepříliš vysoké teploty pro ně nepředstavují překážku, jak vysvětluje ve své rešerši Chapin (1983). Nízké teploty nicméně nepřímo limitují růst a distribuci arktických rostlin působením na jiné biotické a abiotické faktory pro ně určující (Chapin 1983).

Fotosyntéza v Arktidě

Nejdůležitějším fyziologickým procesem pro rostliny je fotosyntéza, díky níž rostliny dokážou vázat uhlík do svých tkání a růst. V temperátních podmínkách je optimální teplota pro fotosyntézu 25 °C, arktické rostliny ovšem dokázaly optimum posunout na 15 °C (Chapin et Oechel 1983; Tieszen 1978), a to díky zvýšené koncentraci enzymu RuBP karboxyláze (Berry et Björkman 1980), který je zodpovědný za efektivitu fotosyntézy. Tato inovace nejenže posunula optimum pro fotosyntézu do nižších hodnot, ale dokonce umožnila fungování fotosyntézy i při 0 °C (Chapin 1983).

Efektivita fotosyntézy je tedy ovlivněna spíše nepřímo dalšími environmentálními faktory včetně nízkých teplot. Jedním z faktorů je například i pozdní tání sněhu a odkrytí vegetace. Sněhová pokrývka taje ve vysoké Arktidě často až koncem června, kdy je solární aktivita ve svém maximu, a rostliny ji proto začnou využívat teprve ve druhé polovině polárního dne, kdy sluneční aktivita začíná klesat (Chapin 1983). Fotosyntéza (tedy celá vegetační sezóna) tudíž probíhá jen krátkou dobu, omezenou na začátku táním sněhu a na konci nástupem polární noci.

Živiny jako limitující faktor

K růstu potřebují rostliny kromě uhlíku také další živiny, především pak dusík a fosfor, které jsou hlavními limitujícími faktory v Arktidě (Bliss et al. 1984; Güsewell 2004; Olofsson et al. 2004; Shaver et al. 1992; Soudzilovskaia et al. 2007; Weintraub et Schimel 2005). Absorpce fosforu je omezena nízkými teplotami v temperátu, v Arktidě se však taková limitace neprojevuje (Chapin et Bloom 1976; McCown 1978). Tentokrát nepozorujeme posun optima, nýbrž rezistenci k nízkým teplotám, to znamená, že optimální teploty k absorpci fosforu jsou stejné jak pro temperátní, tak pro arktické rostliny, ale arktické rostliny nepřestanou s příjmem živin při nízkých teplotách (Chapin 1983). Arktické rostliny jsou konkrétně adaptované na zvýšený příjem fosforu za všech teplotních podmínek (Chapin 1974; McNaughton et al. 1974), tedy i za těch nízkých, čehož docílily zvýšenou respirací (Billings et al. 1971), k níž potřebují zvýšit rovněž příjem dusíku. Kvůli obecné limitaci dusíkem v prostředí ale abnormálně vysoký příjem fosforu není zřetelný a projevuje se jen jeho přítomností za nízkých teplot.

Stejně jako fotosyntéza či příjem fosforu je i příjem dusíku limitován nepřímo jinými faktory, než jsou teplota nebo neschopnost přijímat živiny (Chapin 1983). Arktická půda je totiž obecně velmi chudá na dusík v důsledku pomalého chemického zvětrávání při nízkých teplotách (Ellis 1980) a uzamčení většiny živin v permafrostu (Chapin 1983), a dusík se proto do půdy dostává jen dopadem z atmosféry a fixací (Atkin 1996; Chapin et al. 1980). Důvod omezené fixace můžeme najít v permafrostu položeném mělce pod povrchem půdy. Permafrost totiž zamezuje odtoku akumulované vody ze srážek, pročež v půdě vzniká anaerobní prostředí (Chapin 1983), v němž se z fixátorů drží pouze bakterie, které fixují výrazně méně účinně než houby (Flanagan et Bunnell 1980).

Adaptace pro nízké teploty

Všechny zmíněné prvky rostliny potřebují k růstu – ať už k vegetativnímu, nebo k produkci reprodukčních orgánů. Nepřekvapivě jsou optimální teploty pro růst arktických rostlin nízké (15 až 25 °C; Tieszen 1978), růst je nicméně výrazně limitovaný zmíněnými faktory. Pomalý růst způsobuje specifické arktické růstové formy – drobný vzrůst a časté polštářové či trsnaté formy –, jež jsou vhodné pro udržování o pár stupňů vyšší teploty, než je teplota okolního vzduchu (Bliss 1962; Chapin et al. 1979; Mølgaard 1982; Warren Wilson 1957).

Nízké teploty ovšem nejsou jen prvkem limitujícím růst – za jistých okolností mohou přímo denaturovat proteiny či zničit tkáň neadaptované rostliny tvorbou ledových krystalů v mezibuněčném prostoru. Proti tomu se arktické rostliny brání pomocí proteinů dehydrinů (DHNs), které obecně zabraňují dehydrataci buněk (Tiwari et Chakrabarty 2021). Dehydratace nastává z mnoha příčin: ať už z pouhého nedostatku vody, ze zasolení půdy, z působení těžkých kovů, či právě z mrazu (shrnuto v Hanin et al. 2011; Hara 2010; Tiwari et Chakrabarty 2021). V mrazu je funkcí dehydratace zabránit zmrznutí proteinů, jež jsou na zamrzání citlivé (Hughes et Graether 2011; Rinne et al. 1999; Shi et al. 2016) a mají vliv i na potlačení tvorby ledových krystalů (Wisniewski et al. 1999).

Pro růst arktických rostlin jsou adaptace na místní drsné klimatické podmínky zcela zásadní. Arktičtí specialisti v přizpůsobování se jim velmi dobře uspěli a v růstu je omezují v podstatě jen nedostatečné zdroje, které jsou limitovány nízkými teplotami.

Arktická vegetace a současná změna klimatu – vzájemně se podporující entity

Arktická amplifikace a jiné procesy měnící arktickou vegetaci

Globální klimatická změna je komplexní proces závisející na mnoha faktorech, které se navzájem a často v pozitivní smyčce ovlivňují. V Arktidě jsou klimatické změny výraznější než v nižších zeměpisných šířkách díky fenoménu známému jako „arktická amplifikace" (Serreze et Barry 2011). Hlavní mechanismus této amplifikace spočívá v mizení mořského ledu, a tedy ve snižování albeda a vyšším oteplování, jež vede k dalšímu rozsáhlému roztávání mořského ledu. K tomu se přidružují mnohé procesy menšího rozsahu, biologické procesy nevyjímaje.

K arktické amplifikaci přispívají rovněž změny ve složení a v rozmístění vegetace. Popisu všech dosud známých procesů souvisejících se změnami vegetace v měnícím se klimatu se zevrubně věnují Wookey et al. (2009). Nejvýraznějšími změnami tohoto druhu jsou takzvané „zelenění" (anglicky *greening*) a takzvané „zarůstání keři" (anglicky *shrubification*; Chapin et al. 2005; Elmendorf et al. 2012; Epstein et al. 2004; Myneni et al. 1997; Sturm et al. 2001; Tape et al. 2006), k nimž dochází díky mnoha dohromady spojeným faktorům.

Přibývání keřů a úbytek mechorostů

Prvním a nejlépe viditelným projevem změny ve vegetaci je vyšší vzrůst rostlin, ke kterému dochází v důsledku oteplování. K dosažení většího vzrůstu potřebuje rostlina často pevný, dřevnatý stonek, a to je důvod, proč se zvyšováním vegetace pozorujeme přibývání keřů (Wahren et al. 2005). V zapojené, vysoké vegetaci ubývá mechů a lišejníků kvůli zastínění a zvýšené kompetici o zdroje (Cornelissen et al. 2001; Jägerbrand et al. 2006; Klanderud et Totland 2005; Olofsson 2006; Walker et al. 2006). Lišejníky a mechorosty netrpí jen kompeticí, nýbrž také změnou abiotických podmínek (například vysycháním) na otevřených stanovištích, jež jsou pro ně typická, a to v důsledku oteplení (Cornelissen et al. 2001; Walker et al. 2006). Díky úbytku lišejníků a mechorostů zůstává v půdě více nevyužitých živin a uhynulé mechorosty a lišejníky nadto vrací do půdy živiny uschované v jejich tkáních. Všechny tyto nevyužité a rozložené živiny mohou být v pozitivní smyčce využity cévnatými rostlinami (Wookey et al. 2009).

Následkem mizení mechorostů je rychlejší tání permafrostu a zvětšování aktivní vrstvy (Wookey et al. 2009). Mechorosty totiž fungují jako izolační vrstva pro půdu a snižují výměnu termální energie mezi atmosférou a půdou (Gornall et al. 2007). Vliv na vyšší aktivní vrstvu půdy má i samotná vyšší vegetace, která lépe zachycuje a udržuje sněhovou pokrývku (Elberling 2007; Goetz et al. 2007; Körner 1999). Vyšší sněhovou pokrývkou je půda lépe chráněna před teplotními výkyvy, půdní klima je stabilnější, zvyšuje se mikrobiální aktivita v půdě a dochází k vyšší mineralizaci dusíku (Bardgett et al. 2005; Schimel et al. 2004, 2006; Sturm et al. 2005a, 2005b; Walsh et al. 2005). Musíme ale brát v potaz, že sledování změn v Arktidě je poměrně složité kvůli vysoké heterogenitě prostředí a také kvůli pomalé ekologické odpovědi v nejvíce izolovaných a drsných oblastech (Prach et al. 2009). Vliv globálního oteplování na Arktickou vegetaci musíme proto často posuzovat na delší časové škále, protože dokonce ani s relativně prudkou změnou abiotických podmínek se vegetace nemusí přizpůsobovat okamžitě.

Změna mykorhizních společenstev

S vyššími teplotami v půdě jsou také spojeny vyšší aktivita a růst ektomykorhizních hyf (Clemmensen et al. 2006), pročež dochází ke změně v proporci mykorhizních symbiontů v půdě. Vzhledem k tomu, že u keřů dominuje ektomykorhiza či erikoidní mykorhiza, zatímco byliny a graminoidi mívají arbuskulární mykorhizu (Read et al. 2004), probíhá změna mykorhizních symbiontů paralelně se změnou vegetace ve pro-

spěch keřů. Převládat začínají nearbuskulární symbionti, kteří jsou efektivnější v příjmu dusíku z půdy (Leake et al. 2004).

Ačkoliv všechny dosud popsané změny a pozitivní smyčky vedou ke zvyšování dostupného dusíku v půdě, s posunem od graminoidů a bylin ke keřům se mění také celkový poměr C : N vegetace od nízkého po vysoký. Nedřevnaté rostliny mají poměr C : N nižší než rostliny dřevnaté kvůli převaze zelených fotosyntetizujících pletiv nad dřevnatými (Shaver et al. 2001), což znamená, že vegetace s dominancí dřevnatých rostlin si může dovolit vytvořit více biomasy na jednotku dusíku (Wookey et al. 2009). Jako příklad můžeme uvést studii z Aljašky, kde neopadavá vřesovištní tundra obsahovala o 23 až 25 % více biomasy než vlhká tundra s dominancí graminoidů (Shaver et Chapin 1991).

Krátkodobé výkyvy v prostředí

Kromě zelenění a zarůstání keři dochází i k řadě jiných procesů, jež ale závisejí na dalších klimatických, biologických a výchozích vegetačních podmínkách, a jsou proto místně a časově velmi specifické, často protichůdné, a tudíž je nemůžeme považovat za obecně platné pro oteplující se Arktidu (Beck et Goetz 2011; Elmendorf et al. 2012; Huang et al. 2017; Myers-Smith et al. 2015). Tyto faktory navíc mnohdy působí jen po krátkou časovou dobu, a jejich vliv na vegetaci je tak (na rozdíl od dlouhodobě se zvyšující průměrné teploty) spíše destrukční.

Z těchto místně specifických faktorů je důležité zmínit především změnu způsobenou zvyšující se frekvencí teplých událostí během zimy (anglicky *winter warming events*; Bonsal et al. 2001; Liu et al. 2006; Shabbar et Bonsal 2003). Byly zaznamenány případy změny teploty z −20 °C na +5 °C během 24 hodin (Callaghan et al. 2004; Phoenix et Lee 2004). V průběhu těchto událostí roztaje sníh a vegetace je vystavena teplému podnebí, což spustí různé fyziologické procesy vedoucí k iniciaci růstu (Bokhorst et al. 2010). Růst je následně zprudka zastaven opětovným nástupem mrazů, tentokrát však již rostliny nejsou chráněny sněhovou pokrývkou. To vede k poničení jak podzemních částí (kořenů), tak nadzemních částí (výhony, listové a květní pupeny), a v důsledku toho ke snížení růstu a produkce plodů (Bjerke et al. 2017; Bokhorst et al. 2008, 2009, 2011; Milner et al. 2016). Všechna měření byla provedena jen na keřících, žádné neukazuje míru poničení bylin, graminoidů či mechorostů. Zároveň byla většina studií provedena v nízké Arktidě a jen 2 studie prezentují data z vysoké Arktidy, kde můžeme v souvislosti s teplými zimními událostmi často pozorovat dešťové přeháňky dopadající na sněhovou pokrývku (anglicky *rain-on-snow events*; Ravolainen et al. 2020), které způsobují kromě tání sněhu i tvorbu ledové krusty.

Vedle krátkodobě a nepravidelně působících abiotických faktorů můžeme pozorovat rovněž řadu faktorů biotických. Velkou měrou mohou do struktury vegetace zasahovat například náhlé výkyvy velikostí populací hlodavců, jež mohou být se změnou klimatu častější a mohou se objevovat na nových místech (Bilodeau et al. 2014; Johnson et al. 2011; Olofsson et al. 2012; Ravolainen et al. 2011). Na Svalbardu, našem modelovém systému, se žádní hlodavci přirozeně nevyskytují, existuje tu ale malá a neexpandující populace hraboše *Microtus rossiaemeridionalis* (současný platný název *Microtus levis*, viz 14. a 15. kapitolu; Markova et al. 2016), která byla omylem introdukována z původního areálu sahajícího od jihovýchodní po severní Evropu a která by se mohla za příznivých podmínek rozšířit, a mít tak dopad na místní vegetaci.

Herbivorní tlak ovšem nemusí být pouze krátkodobě působící, nýbrž může jít i o dlouhodobou disturbanci či kombinaci obojího. U krátkodobého působení lze předpokládat zapříčinění zvýšeného růstu, jak bylo pozorováno u sobího okusu na vrbě (Ravolainen et al. 2014), zatímco dlouhodobé působení potlačuje výskyt vrby v místech se zvýšeným herbivorním tlakem (Bråthen et al. 2017). Velký dopad na vegetaci ve vysoké Arktidě mají také husy (na Svalbardu zejména husa krátkozobá *Anser brachyrhynchus*), jež jsou svým působením schopny vytvářet plochy holé země (Ravolainen et al. 2020). Tato obnažená půda má pak jiný vlhkostní režim a reaguje na další abiotické faktory jinak než půda s vegetací, tudíž lze očekávat následný dopad této změny na ekosystém (Ravolainen et al. 2020).

Dalšími krátkodobě působícími a nepravidelnými událostmi mohou být požáry (Mack et al. 2011); jejich reálný

dopad však ještě nebyl zdokumentován. Stejně tak neexistují studie dokumentující zvýšený přísun živin s rostoucími populacemi sobů, hus, případně i mořských ptáků hnízdících na pevnině (Ravolainen et al. 2020).

Ačkoliv je globální klimatická změna dobře dokumentovaná na mnoha místech Arktidy a existují i data z dlouhodobých pozorování, nemůžeme jednoznačně shrnout, jakým směrem se bude změna arktické tundry ubírat. Může za to vysoká heterogenita prostředí, pomalá ekologická odpověď vegetace a kombinace dlouhodobých a krátkodobých klimatických tlaků a výkyvů. Nově nastupující faktory (například požáry) a biotické interakce (například herbivorní tlak) byly zatím prozkoumány jen málo, a jejich vliv na změnu arktické tundry proto nedokážeme predikovat. Abychom lépe porozuměli klimatickým změnám v tundře, musíme situaci nadále monitorovat, vyvíjet realistické modely a inspirovat se rovněž historickým záznamem minulých oteplení.

13. Ekologie ptáků polárních oblastí a významné druhy ptáků žijících na Svalbardu

Václav Pavel

Z celkového počtu ptačích druhů na Zemi (dohromady je dnes známo přes 10 000 druhů ptáků, z toho cca 4 000 druhů nepěvců a cca 6 000 druhů pěvců) jich v polárních oblastech žije pouze malý zlomek. Například v antarktické oblasti (Antarktida včetně subantarktických ostrovů a Jižního oceánu) hnízdí jen asi 40 druhů ptáků a několik dalších desítek druhů se do okolí Antarktidy vzácně zatoulává. Na vlastním Antarktickém kontinentu bylo zaznamenáno pouze 16 hnízdících druhů ptáků: kromě tučňáků (řád Sphenisciformes) jsou to i někteří albatrosi a buřňáci (řád Procellariiformes), kormoráni (řád Pelecaniformes) a rackové, rybáci nebo chaluhy (řád Charadriiformes).

Poblíž severního zeměpisného pólu v Arktidě je složení ptačích společenstev o trochu pestřejší než v Antarktidě, ale přesto zdaleka nedosahuje druhové rozmanitosti mírných, subtropických nebo tropických oblastí. Na Svalbardu a v jeho okolí bylo dosud zaznamenáno 203 ptačích druhů, ovšem jen 28 druhů je považováno za běžně hnízdící, 13 druhů hnízdí vzácně, 12 druhů zahnízdilo alespoň jednou a 150 druhů

ptáků jsou vzácní zatoulanci, kteří v chladných severních oblastech pravděpodobně nehnízdí. Těchto 203 ptačích druhů vysokého severu taxonomicky patří do 17 řádů a 43 rodů, přičemž nejpočetněji jsou zastoupeny řády trubkonosí Procellariiformes, vrubozobí Anseriformes nebo dlouhokřídlí Charadriiformes.

Zjevný nepoměr můžeme pozorovat v polárních oblastech v zastoupení jednotlivých taxonomických skupin ptáků. Zatímco celosvětově představují pěvci asi 60 % ptačích druhů, ani v Antarktidě, ani v Arktidě je téměř nenajdeme. V antarktické oblasti a na přilehlých ostrovech uvnitř antarktické konvergence (cirkumpolární mořský pás obklopující Antarktidu, kde se studené vody Jižního oceánu stýkají a mísí s relativně teplými vodami Atlantského, Indického i Tichého oceánu) pěvci nehnízdí vůbec a pouze vzácně byly některé druhy (například lindušky z rodu *Anthus* a drozdovití z rodu *Turdus*) pozorovány jako zatoulanci v okrajových nejteplejších částech Antarktidy, například na souostroví Jižní Shetlandy. Tuto absenci pěvců lze snadno vysvětlit nedostupností vhodné potravy – v antarktické oblasti se na souši vyskytuje minimum pro ptáky použitelných potravních zdrojů, neboť tu až na pár druhů chvostoskoků a roztočů nenajdeme hmyz, pavoukovce ani jiné bezobratlé živočichy a kromě 1 druhu původní trávy a 1 druhu zavlečeného hvozdíku zde nejsou vyšší rostliny, tedy ani jejich semena, pupeny a jiné pro býložravé nebo všežravé ptáky zásadní energeticky bohaté potravní zdroje. Ve vysoké Arktidě sice hnízdící pěvce nalezneme, ale jsou to jen jednotlivé druhy; na Svalbardu například hnízdí jediný pěvec, a sice sněhule severní *Plecopterax nivalis*.

Společně s nízkým počtem pěvců můžeme v polárních oblastech zaznamenat i omezené zastoupení dravců a sov, kteří jsou rovněž limitováni dostupností vhodné potravy. Zatímco v Antarktidě se tito vrcholoví ptačí predátoři nevyskytují vůbec, ve vysoké Arktidě přece jen několik zástupců nalezneme. Jsou jimi raroh lovecký *Falco rusticollus* a sovice sněžní *Bubo scandiacus*, již vystupují až daleko na sever v oblastech Grónska a na ostrovech v severní Kanadě. Například na Svalbardu nebo na věčně zmrzlých ostrovech severně od ruské pevniny už žádní dravci ani žádné sovy nehnízdí. Roli vrcholových ptačích predátorů v nejchladnějších oblastech potom přebírají dlouhokřídlí a v Antarktidě i Arktidě můžeme potkat například chaluhy z rodu *Stercorarius* (Obr. 1.13), které nejenže se specializují na vybírání hnízd (včetně zabíjení mláďat) a kradení potravy dalším druhům ptáků, nýbrž umí i aktivně lovit dospělce, třeba menších buřňáků kapských *Daption capense* na jihu nebo rybáků dlouhoocasých *Sterna paradisaea* na severu.

Obr. 1.13: Chaluha příživná *Stercorarius parasiticus* nahrazující v potravních řetězcích nehostinné Arktidy dravé ptáky, mys Hotellneset, Svalbard (Pavel).

Většina ptáků v polárních oblastech jsou migranti, kteří přicházejí do vysokých zeměpisných šířek jen na letní sezónu, aby využili zdejší vysokou produkci a nadbytek potravy k výchově mláďat. Půlnoční slunce jim navíc umožňuje vyhledávat potravu po celých 24 hodin denně. Další přidanou hodnotou polárních oblastí pro hnízdící ptáky je i nižší výskyt parazitů (v chladných podmínkách se parazitům daří obecně hůře a po odletu migrantů musejí stálí paraziti trávit většinu roku bez hostitele) a omezená predace (stálí predátoři, například polární lišky *Vulpes lagopus* – Obr. 2.13 – na severu, zažívají období nadbytku potravy během hnízdního období ptáků, ale po zbytek roku musejí přežít ze skromnějších stálých místních zdrojů a ze zásob).

Obr. 2.13: Polární lišky *Vulpes lagopus* spolu s ledními medvědy *Ursus maritimus* představují vrcholové suchozemské savčí predátory Svalbardu (Pavel).

Aby se dlouhá migrace k zemským pólům vyplatila, musí být hojnost potravy, kterou Arktida a Antarktida během astrálního léta ptákům nabízejí, optimálně využita. Polární léto je krátké, a důležitý je tak každý dlouhý den, jejž zde ptáci aktivně stráví. Na konci letního období musejí být mláďata tažných ptáků natolik vzrostlá, aby byla schopná podstoupit dalekou cestu na zimoviště. Polární ptáci proto táhnou na svá hnízdiště hned, jak to dovolí počasí, a okamžitě po příletu stavějí hnízda a kladou vejce. Hnízda často vystýlají prachovým peřím, aby vejce dodatečně izolovali. Například někteří vrubozobí (bernešky rodu *Branta*, husy rodu *Anser* – Obr. 3.13 – nebo kajky rodu *Somateria*) vejce do peří přímo zastýlají a při opuštění hnízda je peřím překrývají, aby inkubovaná vejce neprochladla. Opouštění hnízd ostatně inkubující polární ptáci redukují na minimum a celkově během hnízdění investují veškerou energii do rychlého vyhnízdění. V péči o vejce a mláďata se tak u většiny druhů střídají oba rodiče a u řady druhů také během hnízdění dospělí ptáci žijí z rezerv a hladovějí. Mláďata se obvykle líhnou v čase největší potravní hojnosti: u býložravých ptáků v době, kdy raší trávy a další energeticky využitelné rostliny; u hmyzožravých ptáků v době, kdy je největší hojnost hmyzu; a u mořských ptáků je krmení mláďat koordinované

s největším výskytem mořských bezobratlých (krilu) a drobných ryb. Tato nutnost ideálního načasování líhnutí mláďat s hojností vhodné potravy dělá ptákům zejména v severních zeměpisných šířkách v posledních letech stále větší problémy, protože s prohlubujícími se klimatickými změnami přichází astrální léto na severu stále dříve a ptáci nejsou schopni na takto rychlou změnu klimatu a načasování optimální doby na hnízdění reagovat úpravou migračních zvyků. Některé druhy ptáků proto během hnízdění nenalézají dostatek potravy, vyvádějí stále méně mláďat a jejich populace v posledních letech výrazně klesají. Typickým příkladem severského pěvce, jehož populace v tundře na začátku 21. století značně poklesly a z reliktních hnízdišť ve střední Evropě téměř vymizely, je slavík modráček tundrový *Luscinia svecica*.

Většina živin a energie v oblastech kolem zemských pólů pochází z moře, které v zimních měsících zamrzá, pročež ptáci z těchto oblastí na zimu zmizí na volné (nezamrzající) moře nebo do teplejších krajin blíže k rovníku. Jediným ptačím druhem, jenž se v zimním období vyskytuje v zamrzlých částech Antarktidy na šelfovém ledu, je tučňák císařský *Aptenodytes forsteri*. Tento největší druh tučňáka má nato-

Obr. 3.13: Husa krátkozobá *Anser brachyrhynchus* hnízdí na Svalbardu ve velkých počtech, ale většina jejích vajec a mláďat poslouží jako potrava polárním liškám *Vulpes lagopus* (Pavel).

lik dlouhou dobu inkubace vajec a vývoje mláďat, že musí začínat hnízdění už na počátku zimního období a mláďata se líhnou uprostřed polární zimy, tak aby byla dostatečně vyvinutá, přepeřená a připravená se osamostatnit v období hojnosti během následujícího polárního léta.

Důležitým a často diskutovaným fenoménem je úloha ptáků při transferu energie a živin v polárních ekosystémech. Řada studií prokázala, že mořští ptáci, jakkoliv se jejich počty na hnízdištích jeví impozantně, spotřebovávají ve srovnání s kytovci, ploutvonožci a dalšími vyššími živočichy jen malou část produkce polárních moří. Jejich nezanedbatelný význam ale může spočívat v přenosu živin a energie z moře na pevninu. Koloniální mořští ptáci dělí svůj čas v průběhu hnízdění mezi sběr potravy na moři a péči o hnízda na souši. Zbytky potravy a trus dospělců i mláďat na hnízdištích zůstávají v okolí hnízd, jež takto „pohnojí" (viz 11. kapitolu). A až extrémní koncentrace nutričně bohatého substrátu (guána – vrstvy nahromaděného trusu, zbytků potravy a uhynulých jedinců) pak nalézáme například na úzkém proužku země pod ptačími bazary (útesy, na kterých hnízdí kolonie mořských ptáků, Obr. 4.13). Pokud srovnáme vegetaci rostoucí pod ptačími bazary na dalekém severu s okolní vegetací, zjistíme, že je pod hnízdními útesy mnohem bujnější

Obr. 4.13: Mezi ptačí druhy, které na Svalbardu hnízdí v ptačích bazarech, patří alkoun tlustozobý *Uria lomvia* (Pavel).

a svěžejší. Vědci spočítali, že 70 000 párů alkounů malých, kteří hnízdí na Svalbardu, každoročně pohnojí terestrický ekosystém pod hnízdními útesy 60 t guána v suché váze. To je v polárním nutričně chudém suchozemském ekosystému nezanedbatelné množství „kvalitního hnojiva", byť je jeho distribuce prostorově značně nerovnoměrná.

Na vysokém severu na Svalbardu je jediným ptačím druhem, který zůstává na ostrovech celoročně, endemický bělokur horský špicberský *Lagopus muta hyperborea*, jenž je schopen se během polární zimy uživit ze sporé vegetace na větrem vyfoukaných odkrytých částech tundry, kterou jinak pokrývá souvislá vrstva sněhu a ledu, a pokud je sněhu hodně, je dokonce schopen se při hledání potravy pohybovat i pod ním. Několik dalších druhů ptáků, jako například hoholka lední *Clangula hyemalis*, racek sněžní *Pagophila eburnea* nebo alkoun obecný *Cepphus grylle*, zimuje na volném moři v blízkosti Svalbardu podél okrajů zimního zámrzu a ostatní druhy ptáků odlétají zimovat na jih. Jedním z nejvzdálenějších migrantů je již zmiňovaný pěvec a paradoxně jeden z nejmenších ptáků, kteří se na Svalbardu vyskytují, a sice sněhule severní, která ze Svalbardu odlétá zimovat pravděpodobně až do asijských stepí.

Ptákem, jenž během svého života podniká nejdelší zjištěné migrační cesty a rok co rok přelétá hnízdit do Arktidy a zimovat do Antarktidy, je rybák dlouhoocasý (Obr. 5.13). Tento vynikající letec stráví každoročně na cestách mezi severní a jižní polární oblastí nad oceány zhruba polovinu roku a nalétá přitom více než 50 000 km. Jeho život je unikátní také v tom, že každý rok prožívá 2 polární léta – první během hnízdění v Arktidě a druhé během zimování na mořích v okrajových částech rozmrzlé letní Antarktidy.

Tato schopnost ptáků podnikat dlouhé migrační cesty a navštěvovat při nich různé suchozemské a vodní ekosystémy zřejmě hraje významnou roli při šíření dalších organismů. Skutečnost, že ptáci ve svém peří, na nohou i uvnitř těla přenášejí různé mikroorganismy, sinice a řasy, diaspory vyšších rostlin, nebo dokonce i drobné živočichy, například měkkýše, je všeobecně známá. Některé z těchto organismů jsou vázané na své hostitele/vektory (zejména paraziti), jiné ale ptáky náhodně využijí jen k transportu a po přeno-

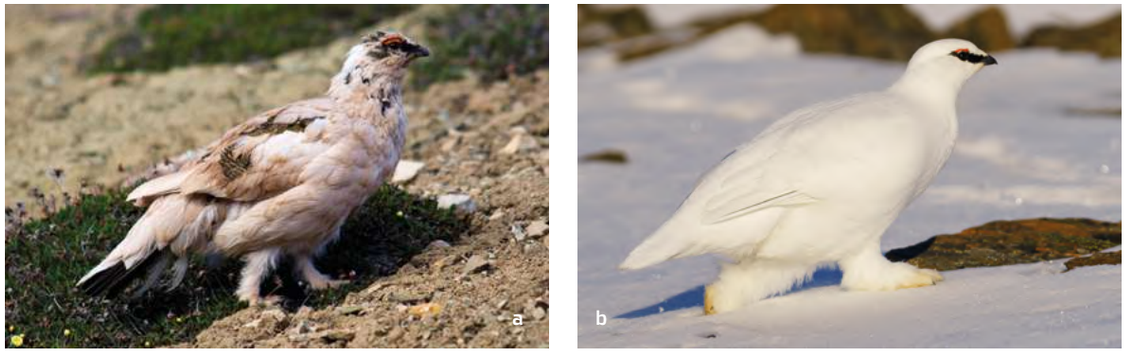
Obr. 5.13: Rybáci dlouhoocasí *Sterna paradisaea* ze Svalbardu každoročně odlétají zimovat až do Antarktidy (Pavel).

su se v novém prostředí bez problémů usazují už nezávisle na svých opeřených „dopravních prostředcích". Takto mohou ptáci mimovolně přispívat k osídlování nových území (v polárních krajinách vznikají taková území často v čerstvě odledněných oblastech při ústupu ledovců nebo v místech, která se z různých důvodů vynořují nad mořskou hladinu). Extrémním příkladem přenosu organismů na obrovské vzdálenosti může být i osídlování odledněných území v rámci Antarktidy: rybák dlouhoocasý je jedním z mála známých přirozených „dopravních prostředků", který již tisíce let pravidelně každoročně vytváří přímou spojnici mezi Arktidou a Antarktidou.

Ptačí společenstva polárních oblastí jsou sice nepoměrně druhově chudší než společenstva v oblastech tropů nebo i mírného pásma, celkové počty jedinců některých druhů jsou však tak obrovské, že polární ptáci patří mezi nejpočetnější ptačí druhy na Zemi. Podle sčítání provedeného ve dvacátých letech 21. století je na světě asi 50 miliard ptáků, přičemž nejrozšířenějším druhem je vrabec domácí *Passer domesticus* s celosvětovou populací čítající 1,6 miliardy jedinců. Mezi nejpočetnější ptačí druhy ovšem patří i v Arktidě žijící racek šedý *Larus hyperboreus*, který je na Zemi zastoupen téměř 1 miliardou jedinců, a racek tříprstý *Rissa tridactyla* s celosvětovou populací 815 milionů jedinců. Relativně velké populace mají ptačí druhy, jež v klimaticky

chladných oblastech hnízdí v typických koloniích. V Antarktické oblasti jsou z tučňáků nejpočetnější tučňák kroužkový *Pygoscelis adeliae* (pravděpodobně přes 10 milionů jedinců) nebo tučňák uzdičkový *Pygoscelis antarcticus* (přes 15 milionů jedinců), kteří hnízdí v obrovských koloniích až o několika desítkách tisíc párů. V ptačích bazarech na dalekém severu patří mezi nejpočetnější druhy už zmiňovaný racek tříprstý a také papuchalk severní *Fratercula arctica* (okolo 14 milionů jedinců) nebo buřňák lední *Fulmarus glacialis* (20 milionů jedinců).

Mnoho druhů ptáků v polárních oblastech je endemity s vyvinutými unikátními ekologickými adaptacemi, které jim umožnily osídlit tato nehostinná místa. Skupinu severských suchozemských ptáků nezávislých na potravních zdrojích z moře, jež ve svých adaptacích na chladné podmínky došla nejdále, představují bělokuři. Například endemičtí bělokuři horští špicberští (Obr. 6.13) jsou stálí ptáci (rezidenti), kteří jako jediní zůstávají na zamrzlé souši na vysokém severu také během mrazivé a chladné zimy. I během polární zimy jsou schopni přežívat na zbytcích sporé vegetace a nejhorší mrazy přečkávají zahrabaní/zapadaní pod izolační vrstvou sněhu. Jako antipredační strategie se u nich vyvinula sezónní změna zbarvení, a tak v letní sezóně nenápadní šedohnědí bělokuři, splývající s kamenitou tundrou, na zimu přepeřují do čistě bílého šatu, jejž narušují jen černě zbarvený zobák, oko a konec ocasu a červený hřebínek nad okem. Drobné černé a červené znaky na zimním peří mají u tohoto sociálního druhu ptáka zřejmě signalizační funkci, a pokud se bíle zbarvený jedinec přikrčí ve sněhem zapadané krajině, dokonale splyne s okolím. Dalšími adaptacemi jsou opeření nohou včetně prstů (zlepšující nejen izolační schopnost běháků, ale i jejich nosnost v měkkém sněhu – jsou to takové přírodní sněžnice) a opeření nostril (pomáhající omezovat ztráty tepla při dýchání). Vnější adaptace doplňují silné běháky s drápy, s jejichž pomocí se bělokuři dokážou zahrabat do ledu a sněhu, případně si pod ledem a sněhem vyhrabat potravu. Drsným severským podmínkám je přizpůsoben rovněž trávicí trakt těchto severských kurů, který je zvětšený (vole a žaludky) a prodloužený (střeva), aby dokázal pojmout velké množství energeticky chudé vegetace,



Obr. 6.13: Bělokur horský špicberský *Lagopus muta hyperborea* (**a**) nenápadný letní šat na zimu vyměňuje za (**b**) bělostné krycí zbarvení (Pavel).

již konzumují, a za pomoci symbiotických mikroorganismů ji maximálně zužitkoval. Adaptace na chlad zahrnují i úpravy cévního systému: tepénky přivádějící okysličenou krev do periferních částí těla jsou už hluboko uvnitř těla propleteny s cévami odvádějícími ochlazenou odkysličenou krev zpátky do těla, což vytváří dokonalý tepelný výměník, který omezuje ztráty tepla například přes běháky. Navíc jsou bělokuři schopni v nohách snížit průtok krve, a v důsledku toho ještě více zamezit tepelným ztrátám. Jestliže ani toto nestačí, postávají na jedné noze, zatímco druhou si chrání hluboko v peří, přiloženou těsně k tělu.

Bělokuři jsou ve vysoké Arktidě na Svalbardu rovněž důležitou složkou potravního řetězce. Jako jediný rezidentní ptačí druh představují jeden z mála v zimě dostupných potravních zdrojů pro rezidentní predátory, jimiž jsou polární lišky.

Tady je důležité zmínit také schopnost rezidentních druhů živočichů vytvářet si na toto chladné a temné období zásoby. Většina druhů takové zásoby vytváří ve formě tuku (například i zmiňovaný bělokur horský na zimu značně „přibere“), nicméně některé druhy, třeba právě uvedené polární lišky, si dělají i „externí zásobárny“, a v letním období tak můžeme pozorovat krvelačné scény, kdy lovící liška vybíjí celé zástupy odrůstajících mláďat severských ptáků (například housat nebo bahňáků) a následně takto ulovenou kořist zahrabává do řady zásobáren připravených na „hladové“ období.

Zajímavou potravní adaptací některých severských druhů ptáků (ale třeba i polárních lišek) je „doprovázení“ polárních medvědů. Typickým příkladem saprofága (mrchožrouta) je třeba i na Svalbardu hnízdící racek sněžní *Pagophila eburnea* (Obr. 7.13). Tento nádherný jediný čistě bílý racek, který se vyskytuje v severských oblastech, kde moře pokrývá led, se sice běžně živí mořskými bezobratlými a rybami, umí si nicméně přilepšovat i na zbytcích kořisti polárních medvědů a případně konzumuje rovněž medvědí trus. Saprofytický způsob obstarávání potravy je ostatně v polárních oblastech zcela běžný a tuto potravní strategii příležitostně provozuje většina druhů racků a chaluh nebo buřňáků. Skupiny těchto ptáků můžeme pozorovat, jak se shromažďují například na mršinách kytovců nebo poblíž kolonií mořských ptáků a ploutvonožců. V poslední době s rostoucím množstvím lidí, kteří přicházejí do Arktidy i Antarktidy buď za prací, nebo jako turisté, se saprofytické druhy ptáků začínají specializovat také na lidské odpadky jako „skládkové“ druhy, a v okolí polárních stanic a severských městeček tak najdeme třeba větší množství hnízdících chaluh a racků (Obr. 8.13) než v okolní přirozené krajině.

Obr. 7.13: Racek sněžní *Pagophila eburnea* na Svalbardu často doprovází lední medvědy *Ursus maritimus* a živí se zbytky jejich kořisti (Pavel).

Obr. 8.13: (**a**) Racek šedý *Larus hyperboreus* se v přítomnosti lidí často specializuje na (**b**) pojídání jejich odpadků (Pavel).

Tento jev, tedy že ptáci vyhledávají sousedství lidí, ale není v Antarktidě a Arktidě omezen jen na saprofitické druhy. „Antropogenní“ kolonie můžeme pozorovat také u dalších druhů ptáků, jako například u rybáků, kteří často hnízdí přímo podél ulic a v okolí staveb uvnitř lidských sídel/zá-

kladen. „Městské“ kolonie rybáků dlouhoocasých najdeme v městečkách Longyearbyen nebo Ny-Ålesund na Svalbardu a podobné kolonie vytváří i rybák jižní (*Sterna vittata*), třeba v bezprostředním okolí základen na Ostrově krále Jiřího na Jižních Shetlandech v Antarktidě. Rybáci mohou uvnitř lidských sídel hledat ochranu před predátory a využívat toho, že pro ně lidé při stavitelských aktivitách vytvářejí nová vhodná hnízdiště (štěrkové plochy), nicméně může jít též o pouhou shodu okolností v tom smyslu, že si lidé stavějí své základny na místech, kde rybáci tradičně hnízdili, a pokud na těchto místech zůstaly vhodné podmínky, rybáci zde s lidmi i nadále koexistují. Drobnou nevýhodu častějšího rušení na hnízdech dokážou rybáci kompenzovat tím, že si na rušení lidmi zvyknou, po vyplašení se na hnízda vracejí rychleji, a celkový čas strávený inkubací tak není výrazně zredukován.

Obr. 9.13: (**a**) i (**b**) Sněhule severní *Plecopterax nivalis* na Svalbardu hojně osídluje (**c**) umělé dutiny v lidských sídlech (Pavel).

Dalším zajímavým příkladem adaptace ptáků na lidmi přetvořenou krajinu je hnízdní kolonie racků tříprstých na domech v opuštěné osadě Pyramiden na Svalbardu. Toto ruské hornické důlní městečko bylo opuštěno v roce 1998 a evakuace obyvatel proběhla tak rychle, že většina mobiliáře zůstala nedotčena na místě. Okna, výklenky a římsy na vylidněných několikapatrových bytových domech a na stavbách bývalého uhelného dolu během pár následujících let obsadili rackové tříprstí a dnes je v Pyramiden prosperující kolonie stovek těchto ptáků, kteří se rychle adaptovali na hnízdění na neobvyklých „umělých útesech“(Obr. 12.13).

Obr. 10.13: Potáplice malá *Gavia stellata* hnízdí na svalbardských jezerech, ale potravu loví především v moři (Archiv CPE).

Lidská sídla na vysokém severu jsou také hojně využívaným hnízdním prostředím pro sněhuli severní *Plecopterax nivalis* (Obr. 9.13), nejsevernějšího severského pěvce. Sněhule hnízdí v přirozené krajině severské tundry ve štěrbinách a v dutinách suti. V severských osadách, kde se kvůli permafrostu domy a technické instalace (potrubí, kabely) stavějí na pilotech nad zemí, vzniká uvnitř těchto instalací velké množství dobře krytých umělých polodutin a štěrbin, jež obsadily právě hnízdící sněhule. Tyto „městské“ populace jsou opět početnější než přirozené populace v nedotčené tundře a v poslední době jsou předmětem intenzivních studií polárních ornitologů (rozsáhlou dlouholetou studii sněhulí v Longyearbyen i v Ny-Ålesundu na Svalbardu provádějí ornitologové z Norské univerzity vědy a technologie v Trondheimu).

Obr. 11.13: Papuchalk severní *Fratercula arctica* hnízdí na nepřístupných skalních útesech a na Svalbardu loví především huňáčky severní *Mallotus villosus* (Archiv CPE).

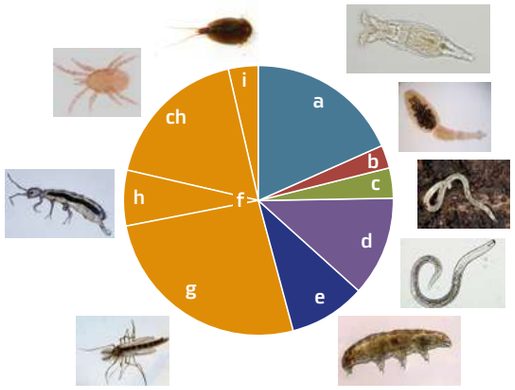
Obr. 12.13:
(**a**) i (**b**) Opuštěný dům v Pyramiden tvoří „umělý útes“ vhodný pro hnízdění racků tříprstých *Rissa tridactyla* (Archiv CPE).

14. Bezobratlí a obratlovci v terestrických biotopech Svalbardu

Oleg Ditrich

V terestrických biotopech polárních oblastí se extrémní podmínky projevují mnohem výrazněji než v mořích, což se značně odráží také v nízkých počtech druhů bezobratlých živočichů i suchozemských obratlovců. Krajně zřetelný je tento jev především na Antarktickém kontinentu, ale shledáváme se s ním i ve vysoké Arktidě. Na Svalbardu a jiných ostrovech vzdálených od pevniny se kromě toho výrazně projevuje rovnovážné pravidlo teorie ostrovní biogeografie: počet druhů na ostrově je určen dynamickou rovnováhou mezi imigrací a extinkcí, což jinak řečeno znamená, že druhy vymírají a přicházejí neustále, a na ostrově vzdáleném od imigračních zdrojů je proto biodiverzita nižší (MacArthur et Wilson 1963). Známý počet druhů pozemní a sladkovodní fauny Svalbardu nyní mírně přesahuje 1 000 druhů (Coulson 2007). Některé velké skupiny (například suchozemští a sladkovodní měkkýši) ve svalbardské fauně úplně chybějí, jiné jsou zastoupeny v nízkých počtech (Obr. 1.14). Nejhojněji se vyskytuje hmyz, který je zastoupen především dvoukřídlými druhy, následují blanokřídlí, zatímco světově nejrozšířenější

řády jsou zastoupeny jen málo (20 druhů brouků a 3 druhy motýlů), pokud nepočítáme druhy na ostrovy náhodně zaváté větrem.



Obr. 1.14: Druhové zastoupení jednotlivých kmenů bezobratlých nalezených v suchozemských a sladkovodních biotopech Svalbardu: (**a**) Rotifera 176; (**b**) Platyhelmintes 27; (**c**) Annelida 36; (**d**) Nematoda 113; (**e**) Tardigrada 89; (**f**) Arthropoda 519; z toho (**g**) Insecta 252; (**h**) Collembola 64; (**ch**) Chelicerata 170; (**i**) Crustacea 33 (Ditrich, zdroj dat Coulson 2013).

Jak je z přehledu patrné, mezi suchozemskými bezobratlými převažují živočichové žijící v půdě, mechu a podobných vlhkých substrátech (vířníci, želvušky, hlístice, kroužkovci a značná část členovců; viz též 10. kapitolu). Některé skupiny hmyzu jsou závislé na primární produkci cévnatých rostlin. Relativně málo jsou zastoupeni draví členovci (pavoukovci a brouci), hojnější jsou parazitoidi (vosičky) a paraziti (některé hlístice, někteří roztoči a ploštěnci; viz též 9. kapitolu). Korýše a četné druhy larev dvoukřídlého hmyzu najdeme ve sladkých vodách, kde se významně zapojují do potravních řetězců (viz též 10. kapitolu). Naopak role suchozemských bezobratlých v potravních řetězcích je málo významná.

Schopnost přežít extrémně nízké teploty a mechanismy adaptace k mrazu se u jednotlivých skupin liší. Larvy některých dvoukřídlých, například *Heleomyza borealis*, mohou přežívat i při nízkých teplotách dosahujících až –60 °C ve zmrazeném stavu (Worland et al. 2000). Larvy tohoto druhu

využívají k přežití rezistenci k odvodnění, zatímco larvy antarktické mouchy *Eretmoptera murphyi* využívají toleranci k odvodnění (Everrat et al. 2014). K přežití extrémně nízkých teplot v zimě v larválním stavu napomáhá teplo rozkládajícího se substrátu, ve kterém žijí. V případě *Heleomyza borealis* je to půda pod ptačími útesy: trusem obohacená půda pod koloniemi racka tříprstého *Rissa tridactyla* má i v krutých zimách průměrnou teplotu –10 °C (Ávila-Jiménez et al. 2010).

Chvostoskoci *Hypogastrura tullbergi* a *Folsomia quadrioculata*, hlístice, půdní roztoči *Diapterobates notatus* a *Ameronothrus lineatus* a roupice *Henlea perpusilla* přežili ve zmrzlém stavu při –22 °C minimálně 4 roky (Coulson et Birkemoe 2000). Příkladem úspěšné strategie je pancířník *Camisia anomia*, všudypřítomný druh vyskytující se v mnoha společenstvech půdních živočichů na Svalbardu. Dospělci druhu *Camisia anomia* mají vyvinutý velmi silný exoskeleton, který je chrání před extrémními podmínkami: jsou aktivní při teplotách pod 0 °C až do –27 °C a přežijí krátké vystavení vysoké teplotě 42,5 °C, jsou vysoce odolní proti vysychání, vydrží ponoření do vody po dobu 10 týdnů a v klidovém stavu přežijí v ledu několikaměsíční zimu. Cenou za tyto výhody je krajně pomalé tempo reprodukce (Hodkinson 2005). Jiným příkladem je mšice kyjatka svalbardská *Acyrthosiphon svalbardicum* specializovaná na dryádku *Dryas octopetala* (Obr. 2.14). Zakladatelky líhnoucí se z přezimovavších vajíček dávají vznik sexuální generaci, což je neobvyklý jev, neboť v temperátních zónách začíná cyklus několika partenogenetickými generacemi a sexuální generace vzniká až koncem sezóny. Celý životní cyklus této kyjatky se přizpůsobuje vnějším podmínkám a zahrnuje viviparní i oviparní generace s cílem naklást co největší počet vajíček, z nichž alespoň část přezimuje (Strathdee et al. 1993). Ani toto efektivní přizpůsobení životního cyklu však neumožňuje kyjatce svalbardské zaujmout celý areál dryádky na Svalbardu. Trvale obývá teplejší lokality a klimaticky příznivé periody využívá k rozšíření svého areálu, pročež je vhodným indikátorovým organismem klimatických změn (Hodkinson et Bird 1998).

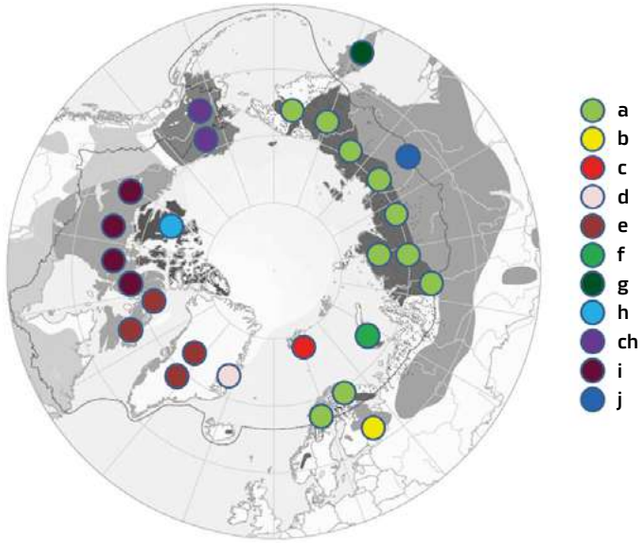
Obr. 2.14: Endemická svalbardská mšice *Acyrthosiphon svalbardicum* sající na květu dryádky *Dryas octopetala* (Coulson 2013).

U obratlovců je nízká biodiverzita v polárních oblastech ještě nápadnější než u bezobratlých. Některé skupiny obratlovců, jako například obojživelníci a plazi, se na extrémní

podmínky vůbec neadaptovaly a ve vysoké Arktidě chybějí. Jiné skupiny se tam vyskytují, avšak ve velmi omezených počtech druhů. 2 druhy sladkovodních ryb, které v současnosti na Svalbardu žijí, jsou zmíněny v 10. kapitole, ptákům je pak věnována 13. kapitola.

Savci žijící na Svalbardu jsou ideálním příkladem pro dokumentování obecných ekologických biogeografických pravidel: Fosterova, Allenova a Bergmannova. Na Zemi žijící živočichové vypadají nebo se chovají podle určitých zásad. Jsou to nejčastěji adaptace na klimatické podmínky, které panují v areálu, v němž konkrétní druh žije. Tato pravidla se mnohdy vztahují pouze na teplokrevné (homoiotermní) živočichy a na jejich hospodaření s teplem. Studenokrevní (poikilotermní) živočichové si stálou teplotu těla neudržují a jejich teplota kolísá s teplotou okolního prostředí. Zatímco u ptáků platí tato pravidla omezeně (velikost a tvar těla u ptáků nejsou tak výrazně ovlivněny díky dokonalé izolaci pomocí peří a obecně menší velikosti těla ptáků), původní svalbardští suchozemští savci jsou přímo učebnicovými příklady, a u jednotlivých druhů proto tato pravidla osvětlíme.

Obr. 3.14: Sob polární špicberský *Rangifer tarandus platyrhynchus* (Archiv CPE).



Obr. 4.14: Geografické rozšíření jednotlivých poddruhů soba polárního *Rangifer tarandus*: (**a**) *R. t. tarandus*; (**b**) *R. t. fennicus*; (**c**) *R. t. platyrhynchus*; (**d**) *R. t. eogroenlandicus*; (**e**) *R. t. groenlandicus*; (**f**) *R. t. pearsoni*; (**g**) *R. t. phylarchus*; (**h**) *R. t. pearyi*; (**ch**) *R. t. granti*; (**i**) *R. t. caribou*; (**j**) *R. t. valentinae* (Ditrich).

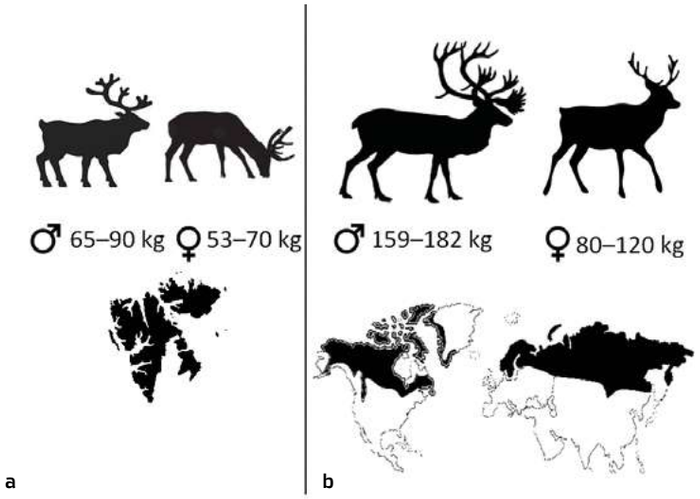
Před příchodem člověka žily na Svalbardu jen 2 druhy suchozemských savců. Jediným býložravým savcem je sob polární špicberský *Rangifer tarandus platyrhynchus*, nejmenší poddruh ze všech sobů. Jeho typickým znakem jsou relativně krátké nohy se širokými kopyty, která mu usnadňují pohyb ve vlhkém nebo zasněženém terénu (Obr. 3.14).

O kořenech této ostrovní populace se vedly spory. Jednu dobu se uvažovalo o jejím západním (kanadském a grónském) původu, a to kvůli podobnosti s dnes již vyhynulým východogrónským poddruhem *Rangifer tarandus eogroenlandicus* a dosud žijícím západogrónským *Rangifer tarandus groenlandicus*. Novější mitochondriální analýzy však potvrdily původní hypotézu o společném původu sobů na eurasijské pevnině i souostrovích, včetně svalbardského *Rangifer tarandus platyrhynchus* (Kvie et al. 2016). Cirkumpolární výskyt jednotlivých poddruhů soba ukazuje schematická mapa (Obr. 4.14). Za zmínku stojí, že na eurasijském kontinentě jsou prakticky všichni sobi domestikováni (lze-li to domestikací nazvat – chovatelé sobů v podstatě sledují

stáda migrující po původních migračních trasách a do jejich života zasahují minimálně), zatímco americké poddruhy se domestikovat nepodařilo. Ostrovní populace sobů domestikovány nejsou a nutno dodat, že se o jejich domestikaci lidé ani nepokoušeli.

Kvůli intenzivnímu lovu hrozilo špicberskému sobovi vyhubení, a proto byl v roce 1925 jeho lov zcela zakázán. Populace se obnovila a od roku 1983 je v omezené míře loven pouze v některých oblastech. V místech, kde se neloví, má velmi krátkou útěkovou vzdálenost. Svalbardská populace sobů tak žije bez predátorů (predace mláďat liškami a predace sobů ledními medvědy byly sice prokázány, ale jejich vliv je zanedbatelný), do značné míry ovlivňuje vegetaci Svalbardu a je ideálním modelem pro studium vlivu herbivorů (Hansen et al. 2007).

Na příkladu soba polárního špicberského lze názorně ilustrovat Fosterovo ostrovní pravidlo, které se zabývá vznikem zakrslých forem živočichů na izolovaných místech. Je pravděpodobné, že vedle geografické izolace hrály při vzniku trpasličích forem určitou roli i nepříznivé klimatické vlivy (Obr. 5.14; Foster 1964).



Obr. 5.14: Poddruhy soba polárního *Rangifer tarandus* ilustrující Fosterovo ostrovní pravidlo: (**a**) *R. tarandus platyrhynchus*; (**b**) *R. tarandus* sspp. (Ditrich).

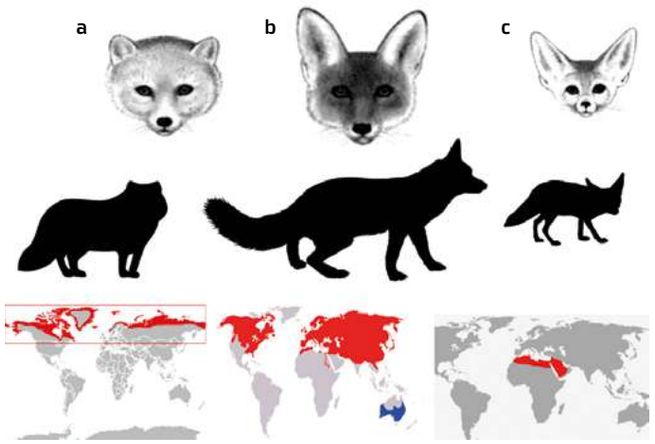
Jediným opravdu suchozemským masožravým savcem na Svalbardu je liška polární *Vulpes lagopus* (Obr. 6.14). Ačkoliv bývávaly svalbardské populace označovány jako poddruh *Vulpes lagopus spitzbergenensis*, bylo v poslední době prokázáno, mimo jiné též studiem parazitů lišek, že populace polárních lišek stále migrují v rámci svého cirkumboreálního rozšíření a jsou schopny překonat i obrovské vzdálenosti mezi pevninami. Využívají k tomu plovoucí kry a schopnost dlouhého hladovění. Schopnost polárních lišek migrovat mezi kontinenty s využitím mořského ledu i ledovců potvrdilo satelitní sledování označených zvířat (Fuglei et Tarroux 2019).

Obr. 6.14: Liška polární *Vulpes lagopus* (Archiv CPE).

Kontinentální polární lišky ve vnitrozemí loví především drobné hlodavce. Na mnoha místech jsou lišky potravními specialisty zaměřenými na některé druhy lumíků a jejich počty na daném území s ročním zpožděním kolísají právě v závislosti na populačních vlnách lumíků (Angerbjorn et al. 1999). Na Svalbardu autochtonní hlodavci nežijí a introdukovaní hraboši *Microtus levis* se vyskytují jen na některých lokalitách a v kolísavých počtech, a právě z tohoto důvodu jsou polární lišky na Svalbardu potravními generalisty. Zatímco lišky žijící na pobřeží se živí ptačími vejci, mláďaty, mršinami (včetně těch, které vyvrhlo moře) a zbytky kořistí

medvědů, vnitrozemské lišky jsou odkázány zejména na lov bělokurů a konzumaci mršin sobů. I na Svalbardu počty lišek kolísají a vysledována byla jejich závislost na množství mršin sobů a počtu hnízd bernešek *Branta leucopsis* (Fuglei et al. 2003). Kožešiny lišek byly v minulých staletích hlavní kořistí svalbardských traperů: s výjimkou rezervací jsou lišky loveny dodnes a traperské stanice norská správa udržuje jako součást kulturního dědictví.

Lišky rodu *Vulpes* jsou velmi vhodným příkladem pro dokumentování Allenova ekologického pravidla (Obr. 7.14; Allen 1877), jež se zabývá stavbou těla navzájem příbuzných teplokrevných živočichů. Toto pravidlo udává, že živočichové žijící ve vyšších zeměpisných šířkách mají menší tělní výběžky (zobáky, uši, ocasy) a končetiny než jejich příbuzní žijící blíže rovníku. Důvodem tohoto morfologického přizpůsobení je zamezení ztrát tepla větším povrchem tělních výběžků u živočichů žijících v chladných oblastech, a naopak rychlejší ochlazování krve u živočichů žijících v oblastech horkých.

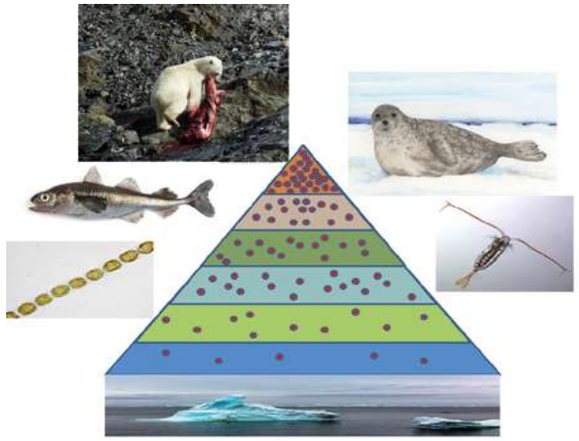


Obr. 7.14: Allenovo pravidlo – délka končetin a uší lišek se zmenšuje se vzrůstající severní šířkou: (**a**) liška polární *Vulpes lagopus*; (**b**) liška obecná *Vulpes vulpes*; (**c**) fenek berberský *Vulpes zerda* (Ditrich).

Vrcholovým predátorem a špičkou potravní pyramidy v Arktidě včetně Svalbardu je lední medvěd *Ursus maritimus* (Obr. 8.14). Jak jeho vědecký název napovídá, v podstatě nejde

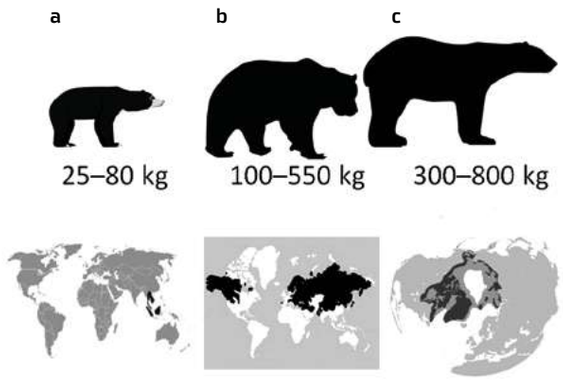
Obr. 8.14: Medvěd lední *Ursus maritimus* (Archiv CPE).

o savce suchozemského, nýbrž mořského. Donedávna se předpokládalo, že se lední medvědi oddělili od linie hnědých medvědů teprve před 150 ka. Tyto odhady však byly chybné, ovlivněné skutečností, že u medvědů docházelo k mezidruhovému křížení s plodnými potomky. Analýza genomu 130 až 115 ka staré fosilie medvěda nalezené na Svalbardu posunula odhad odštěpení linií na 1,6 Ma (Lan et al. 2022). Není nicméně vyloučeno, že se lední medvědi vlivem globálního oteplování na pevninu částečně vrátí. I když jsou stále schopni se s medvědy grizzly křížit, nehrozí jim ztráta genetické integrity (Shafer 2023). Velmi pravděpodobně se přitom zvýrazní změny v potravní preferenci (Obr. 13.14). Ještě v nedávné minulosti byly téměř výlučnou potravou ledních medvědů některé druhy tuleňů, na Svalbardu především tuleň kroužkovaný *Pusa hispida* a tuleň vousatý *Erignathus barbatus*, jejich lov se ovšem s ústupem mořského ledu stává v některých místech obtížnějším. V Arktidě jsou stále častěji pozorováni lední medvědi lovící a požírající soby, sladkovodní i mořské ryby, plenící ptačí hnízda, pojídající mršiny (zejména velryb) a dokonce konzumující rostlinnou stravu (Dyck et Romver 2007; Stirling et Derocher 2012; Gomezano et Rockwell



Obr. 9.14: Schéma hromadění cizorodých látek v potravním řetězci od primárních producentů přes planktonní korýše, ryby a tuleně až po lední medvědy *Ursus maritimus* (Ditrich).

2013; Iversen et al. 2013; Stempniewicz et al. 2021). Lední medvědi dokážou vyšplhat na téměř kolmé kry a dovedou přeskočit až 4m díry v ledu. Jsou to také velmi zdatní plavci, nejlepší ze všech medvědů, neboť plavou rychlostí okolo 10 km/h, umějí se rovněž potápět a pod vodou vydrží až 2 minuty. Pozice na vrcholu potravní pyramidy přináší riziko ohrožení cizorodými látkami (pesticidy, těžkými kovy, radioaktivními izotopy atd., Obr. 9.14).



Obr. 10.14: Bergmannovo pravidlo – tělesná hmotnost medvědů v závislosti na severní šířce: (**a**) medvěd malajský *Helarctos malayanus*; (**b**) medvěd hnědý *Ursus arctos*; (**c**) medvěd lední *Ursus maritimus* (Ditrich).

Obr. 11.14: Hraboš východní *Microtus levis* odchycený v Longyearbyenu (Archiv CPE).

Na medvědech lze velmi názorně demonstrovat Bergmannovo pravidlo popisující tělesnou stavbu příbuzných teplokrevných obratlovců žijících v odlišných klimatických podmínkách. Druhy a poddruhy žijící v chladnějších oblastech jsou zpravidla větší a mohutnější než jejich příbuzní z nižších zeměpisných šířek. Důvodem rozdílu ve velikosti je poměr mezi objemem a povrchem těla: větší živočich má menší poměr povrchu těla vůči objemu, a tím také menší tepelné ztráty na jednotku hmotnosti (Obr. 10.14; Bergmann 1847).

Ani Svalbard se, stejně jako jiné oblasti vysoké Arktidy, nevyhnul introdukci savců. V minulosti naštěstí ztroskotal pokus introdukovat pižmoně *Ovibos moschatus* do blízkosti Longyearbyenu a Ny-Ålesundu (Roberts et Jørgensen 2016). Naopak nezáměrná introdukce hraboše východního *Microtus levis* byla překvapivě úspěšná, na rozdíl od nezáměrné introdukce myši domácí *Mus musculus*, která se jen v malém množství vyskytuje v Barentsburgu. Hraboš východní byl přivezen z Ruska s pící pro dobytek, který byl v šedesátých a sedmdesátých letech chován u hornických osad v oblasti Colesbukta a Grumantbyen (Nyholm 1966). Nejenže

Obr. 12.14: Opuštěná osada Grumantbyen a suťové srázy v její blízkosti jsou místem výskytu hraboše východního *Microtus levis* (Archiv CPE).

v těchto lokalitách přežil, ale rozšířil se až do Longyearbyenu, kde se s ním lze běžně setkat zejména v okolí stanic, na nichž jsou chováni tažní psi (Obr. 11.14).

Z okolí lidských sídlišť se však dostal i na místa člověkem nezasažená a příznivé mikroklima našel v kamenné suti na pobřežních srázech (Obr. 12.14). Populace hrabošů na Svalbardu podléhá výrazné početní fluktuaci (Yoccoz et Ims 1999) a jeho zavlečení sem má význam i pro rozšíření parazitů ohrožujících člověka (viz 15. kapitolu).

Obr. 13.14: Mládě medvěda ledního *Ursus maritimus* se na souši snaží hledat potravu u lidských sídlišť (Archiv CPE).

15. Symbiotické vztahy v arktických biotopech: mutualismus, komensalismus, parazitismus – příklady ze Svalbardu

Oleg Ditrich

Oleg Ditrich

Jednou z nejzajímavějších součástí ekologie je studium vzájemných interakcí mezi organismy. Tyto interakce představují složité sítě zahrnující úroveň vnitrodruhovou a mezidruhovou, neutralismus, kompetici, predaci a mnohé další. V této kapitole se zaměříme na symbiotické vztahy, tedy na soužití 2 nepříbuzných organismů.

Velmi často (ale ne vždy) je jeden ze symbiontů větší (hostitel) a na svém těle nebo uvnitř něj hostí menší symbionty. Symbiotické interakce se navzájem liší nejen mírou vzájemné prospěšnosti z hlediska zúčastněných organismů, nýbrž také mírou těsnosti soužití i mnoha jinými parametry. Z hlediska vzájemné prospěšnosti lze symbiotické vztahy rozdělit na **mutualismus** (ze soužití profitují oba organismy), **komensalismus** (užitek má jen jeden z organismů, a to zpravidla ten menší, a hostiteli jeho přítomnost nevadí ani neprospívá) a **parazitismus** (menší z organismů žije na svém hostiteli nebo v něm, využívá buď jeho potravu, či přímo jeho tkáň, a zpravidla mu škodí). Mezi těmito způsoby

symbiózy není ostrá hranice, a tak se například komensalismus může změnit v parazitismus, pokud se menší ze symbiontů přemnoží nebo pokud hostitel nemá dostatek živin; k podobnému posunu může dojít i při porušení imunitního systému hostitele. Naopak dlouhodobým soužitím se během evoluce v některých případech parazit a hostitel sobě natolik vzájemně přizpůsobili, že nepřítomnost parazita může hostiteli způsobit problémy. Tento případ nejlépe ilustrují studie střevních helmintů u lidí, jejichž důsledné vyhubení přináší problémy s imunitním systémem, který je očekává, a když se jich nedočká, působí potíže (některé alergie a autoimunitní choroby).

Pokud hledáme v publikovaných údajích příklady symbiotických vztahů, překvapivě najdeme nejméně příkladů mutualismu, o něco více záznamů o komensalismu a velké množství údajů se týká parazitismu. To však neodráží skutečnost ohledně četnosti jejich výskytu, nýbrž pouze míru pozornosti, která byla jednotlivým druhům symbiózy věnována. Protože se ale do centra pozornosti odborné veřejnosti dostaly mikrobiomy (střevní, kožní, slizniční aj.), jež mají všichni živočichové a jejichž vztah s hostitelem je většinou bezpochyby mutualistický, je naděje, že se tento poměr v budoucnu obrátí.

Mutualismus

Obecně nejznámějším příkladem mutualistické a během evoluce dlouhodobě fixované symbiózy jsou lišejníky, organismy složené z původně saprofytické houby (mykobiont) a zelené řasy či sinice (fotobiont). Ve vysoké Arktidě včetně Svalbardu najdeme množství druhů často velmi nápadných lišejníků (Obr. 1.15).

Dobrým ilustrativním příkladem mutualismu je mikrobiom zažívacího traktu soba polárního *Rangifer tarandus*, zejména mikrobiom bachoru (rumen) a slepého střeva (cékum; Salgado-Flores et al. 2016). Na Svalbardu se střevní mikrobiom mění v závislosti na sezóně: v zimním období, kdy sobi nemají dostatek cévnatých rostlin a živí se především lišejníky, přibývá v jejich bachoru mikroorganismů schopných stélky lišejníků rozložit (Orphin et al. 1985) a k podobným sezónním

Obr. 1.15: Porost lišejníku *Xanthoria elegans* na kameni v zátoce Petuniabukta. Mykobiontem tohoto druhu je vřeckatá houba a jeho fotobiontem je zelená řasa rodu *Trebouxia* (Archiv CPE).

změnám dochází i v mikroflóře céka (Mathiesen et al. 1987). Mikrobiomy zažívacího ústrojí se liší u nominátního poddruhu soba *Rangifer tarandus tarandus* chovaného na pevnině a u špicberských sobů *Rangifer tarandus platyrhynchus* volně žijících na Svalbardu (Sundset et al. 2007). Této symbióze je přizpůsobena i anatomie zažívacího ústrojí: u svalbardských sobů se na rozdíl od sobů chovaných na pevnině během zimy rumen i cékum zvětšují (Staaland et al. 1979).

Komensalismus

Jako komensalismus bývá zejména v popularizujících médiích označován vztah ledního medvěda a lišky polární, v jehož rámci mají lišky prospěch ze soužití s medvědy proto, že se přiživují na jejich kořisti (při dostatku tuleňů medvědi upřednostňují energeticky bohatý podkožní tuk tuleňů, zatímco svalovinu a zbytek těla nechávají liškám). Také racek sněžní často využívá jako potravu zbytky tuleňů ulovených ledními medvědy (Obr. 2.15; Hamilton et al. 2017).

Obr. 2.15: Racek sněžní *Pagophila eburnea* na mršině vorvaně v zátoce Petuniabukta. Tento ohrožený druh racka žije ve volném komensalismu s ledními medvědy *Ursus maritimus* (Archiv CPE).

Jsou to příklady velmi volné symbiózy, podobně jako vztah lišky a soba. Tento typ mutualistické symbiózy byl pozorován v pevninské tundře osídlené hlodavci: v zimním období lišky doprovázejí soby vyhrabávající ze sněhu lišejníky a využívají takto odkryté kousky tundry ke snadnějšímu lovu lumíků.

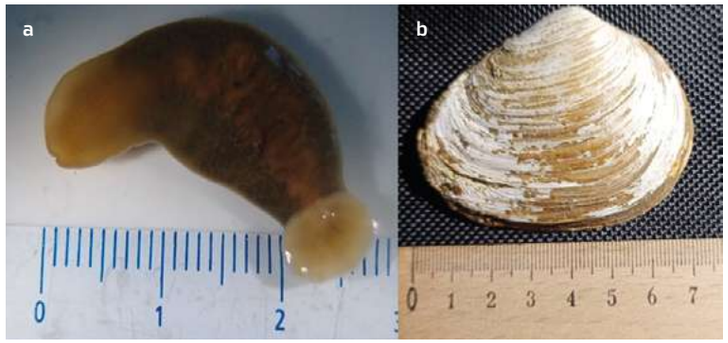
Řadu příkladů symbiózy lze nalézt v moři. Medúzy nebo žebernatky u svalbardských břehů na sobě nezřídka nesou různonohé korýše (Amphipoda) čeledi Hyperiidae. V určité fázi života jde zřejmě pouze o forézi, tedy o transport menšího organismu (foronta) pomocí hostitele, který mu slouží jako dopravní prostředek. Korýši se živí převážně zooplanktonem, jenž se na hostitele nalepí. V případě druhu *Hyperia galba* a medúzy *Cyanea capillata* (Obr. 3.15) však bylo prokázáno, že během životního cyklu korýše jde sice o dočasný (temporátní), nicméně obligatorní parazitismus. V žaludcích *H. galba* byly nalezeny žahavé buňky (nematocyty) hostitelských medúz a bylo zjištěno, že larvy korýše nedospějí, pokud část života neprožijí v gonádách medúz, v nichž se ukrývají a jež požírají (Dittrich 1988).

Jiným příkladem je takzvaný entokomensalismus některých druhů pásnic (Nemertea). Více než polovina rozchlipek arktických *Mya truncata* v mělkých vodách svalbardských fjordů hostí ve své plášťové dutině larvy pásnic *Malacobdella*

Obr. 3.15: Různonohý korýš *Hyperia galba* na medúze *Cyanea capillata* (Archiv CPE).

grossa a ve velkých exemplářích lze nalézt dokonce i dospělé pásnice (Obr. 4.15).

Na rozdíl od volně žijících pásnic, jež jsou dravci, entokomensalistické pásnice ze skupiny Bdellonemerthea konzumují veškeré částice i planktonní organismy nafiltrované žábrami hostitelského mlže (Gibson 1968; Gibson et Jenkins 1969). Ubírají tak sice svému hostiteli potravu, ale vzhledem k jejímu nadbytku (*Mya truncata* žije v sedimentech z ledovce a filtruje často velmi kalnou vodu) to neškodí, a vztah pásnice–mlž je tedy důsledně označován jako komensalismus.

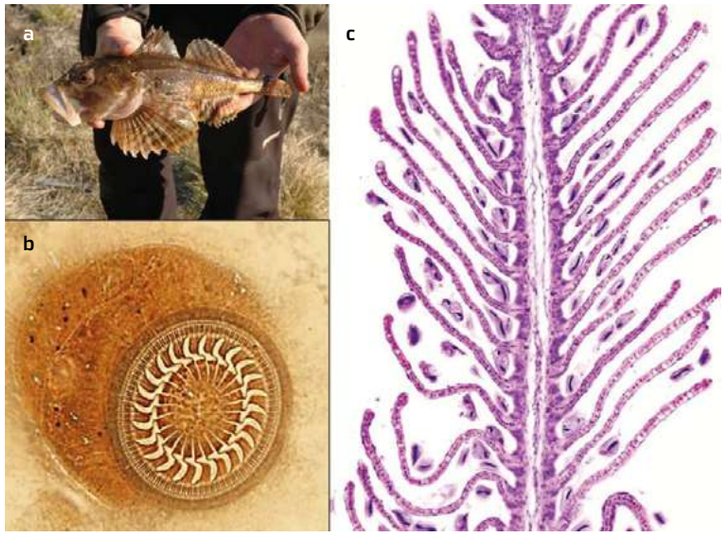


Obr. 4.15: (**a**) Pásnice *Malacobdella grossa* a (**b**) lastura mlže *Mya truncata*, ve které byla nalezena (Archiv CPE).

Za komensalismus můžeme označit rovněž naprostou většinu případů vztahu takzvaných amfizoických améb (měňavek) s jejich (náhodným) hostitelem. Jde o volně žijící améby ze vzájemně nepříbuzných skupin, jež se živí bakteriemi ve (sladké i mořské) vodě nebo v půdě. Velmi dobře se jim daří v dutinách různých vodních bezobratlých živočichů (v hydrocoelech ostnokožců, ve vnitřních žábrách korýšů apod.) a některé amfizoické améby dovedou parazitovat v teplokrevných živočiších včetně člověka. *Naegleria fowleri* u lidí působí primární amébovou encefalitidu a améby rodu *Acanthamoeba* a *Balamuthia* zase způsobují granulomatózní amébovou encefalitidu. Parazitovat v savcích mohou jen améby se schopností množit se v 37 °C, která naštěstí naprosté většině z nich chybí. V žábrách poustevníčka *Pagurus pubescens* ze zátoky Skansbukta v centrální části Svalbardu byla objevena měňavka *Vermistella arctica* (Obr. 5.15; Tyml et al. 2016), která

má sesterský druh *Vermistella antarctica* v Antarktidě. Jde o příklad takzvaného bipolárního výskytu, známého u řady mikroorganismů i mořských bezobratlých živočichů.

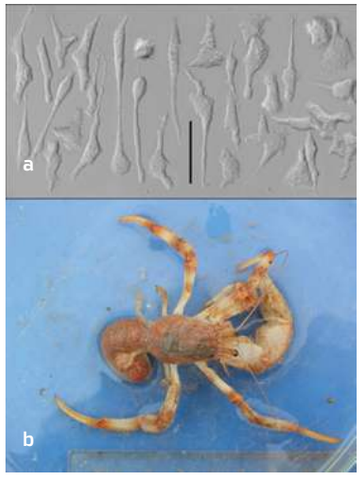
Na hranici mezi komensalismem a parazitismem se pohybuje mnoho druhů brousilek (*Trichodina*) a nálevníků žijících na kůži nebo žábrách ryb. Při výzkumu parazitů mořských vranek *Myoxocephalus scorpius* v zátoce Petuniabukta na Svalbardu nebyl nalezen jediný exemplář ryby, který by na svých žábrách tyto nálevníky neměl (Obr. 6.15).



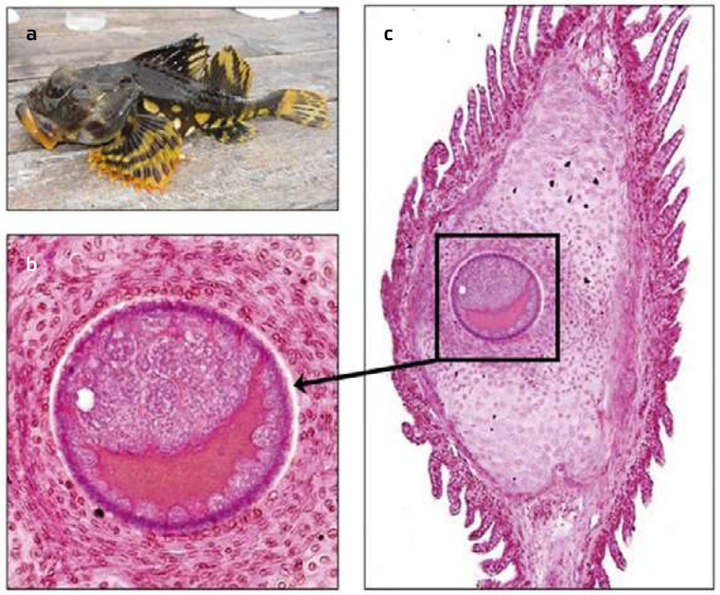
Obr. 6.15: (**a**) Vranka mořská *Myoxocephalus scorpius* a (**b**) komensální nálevník *Trichodina* sp. žijící na jejích žábrách; (**c**) vpravo histologický řez žaberním lístkem vranky (barveno hematoxylinem-eosinem) s četnými trichodinami mezi lamelami (Archiv CPE).

V některých případech se trichodiny rozmnoží natolik, až lze jen stěží uvěřit, že na hostitele nepůsobí. Je tomu ale skutečně tak – studie potvrdily, že jejich množství vranky nijak neovlivnilo (Komendová 2012).

V žaberní tkáni vranek žije i jiný parazitický organismus, a sice *Ïchthyophonus* sp. ze třídy plísňovek (Mycomycetozoa). Ten byl nalezen u 35 % vranek ulovených v zátoce Petuniabukta na Svalbardu, což samo o sobě svědčí o tom, že jeho patogenita není vysoká (Obr. 7.15). Ve značně heterogenní skupině plísňovek, kterou dnes řadíme do příbuzen-



Obr. 5.15: (**a**) Améba *Vermistella arctica* izolovaná ze žaber (**b**) poustevníčka *Pagurus pubescens*, velikost úsečky 20 µm (Archiv CPE).



Obr. 7.15: (**a**) Samec vranky *Myoxocephalus scorpius* a (**b**) plísňovka *Ïchthyophonus* sp. (**c**) v žaberní tkáni vranky (Archiv CPE).

stva hub, však najdeme také závažné patogeny ryb, obojživelníků i teplokrevných živočichů (Mendoza et al. 2002).

Parazitismus

Skutečných parazitů, tedy organismů žijících na úkor svého hostitele, najdeme v mořských živočiších celého světa, včetně arktických oblastí, mnoho. Spíše je těžké najít v moři zvíře bez parazitů, a i když takové zvíře najdeme, nemůžeme si být zcela jistí tím, že některý v nízké intenzitě se vyskytující parazit našemu hledáčku neunikl (takzvaný falešně negativní výsledek parazitologického vyšetření). V následujícím přehledu uvedeme nejvýznamnější skupiny parazitů vyskytujících se v polárních oblastech, s nimiž se setkáváme při parazitologických výzkumech na Svalbardu.

Výtrusovci (Apicomplexa)

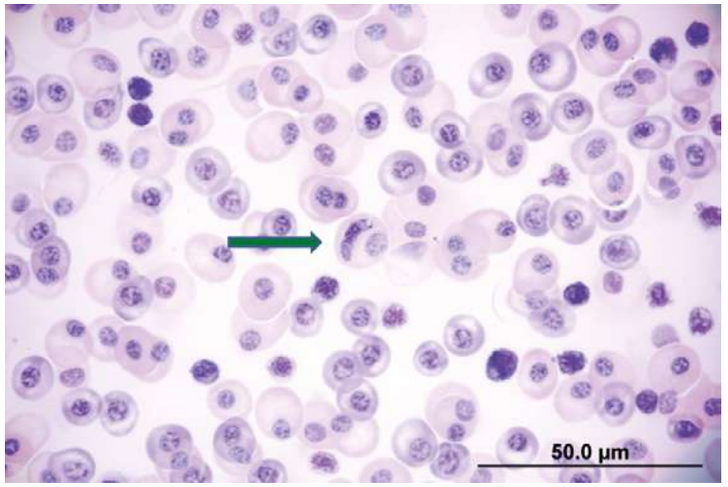
Výtrusovci (Apicomplexa) jsou jednobuněčné eukaryotní organismy (prvoci) infikující snad všechny skupiny živočichů od mnohoštětinatců přes hmyz až po ryby, plazy, ptáky a savce. Patří mezi ně původci závažných infekcí člověka

(malárie, rod *Plasmodium*) a nejrozšířenějších infekcí člověka (toxoplazmóza, původce *Toxoplasma gondi*, jíž je v České republice infikována téměř třetina obyvatel a v některých zemích dokonce většina dospělé populace). Najdeme mezi nimi původce oportunních onemocnění (kryptosporidióza, rod *Cryptosporidium*) i závažných infekcí hospodářských zvířat (například kokcidiózy, rod *Eimeria*, aj.). Typičtí jsou přítomností specifických vnitrobuněčných struktur, jako jsou například apikální komplex nebo zbytkový plastid. Plastid výtrusovců je obalen 4 buněčnými membránami, což prozrazuje, že plastidy jsou původem eukaryotické řasy, které s hostitelským prvokem žily v endosymbióze (fotosyntézou živily sebe i svého hostitele). Hostitelský prvok si endosymbiotickou řasu ponechal i poté, co ztratila schopnost fotosyntézy: potřebuje ji kvůli syntéze životně důležitých látek, protože on sám schopnost jejich syntézy během evoluce ztratil (Oborník 2020). Někteří zástupci výtrusovců jsou monoxeničtí (mohou mít 1 druh hostitele) a šíří se fekálně-orálním transportem (například *Cryptosporidium* spp. a *Eimeria* spp.), jiní ve svém životním cyklu střídají hostitele (například definitivním hostitelem kokcidie *Toxoplasma gondi* jsou kočkovité šelmy a mezihostitelem jsou příslušníci všech savčích řádů, včetně člověka, i ptáci).

Řada výtrusovců infikuje krvinky, a řadíme je tedy mezi krevní parazity. Často je jejich definitivním hostitelem krevsající členovec a mezihostitelem obratlovec; v epidemiologii jsou tito členovci označováni jako přenašeči (například přenašečem malarických plasmodií jsou komáři rodu *Anopheles*). V mořském prostředí jako přenašeči krevních parazitů běžně slouží pijavice (Hirudinea) z kmene kroužkovců (Annelida); některé mořské pijavice (rody *Pontobdella*, *Acanthobdella*, *Calliobdella, Oceanobdella, Platybdella, Heptacyclus*) žijí i v arktických mořích. Pijavka *Heptacyclus scorpii* (dříve uváděná jako *Malmiana scorpii*) parazituje na vrankách rodu *Myoxocephalus.* V jejím sacím ústrojí byl prokázán výskyt sporogonických stadií *Desseria myoxocephali* (Khan 1980). Tato kokcidie byla nalezena ve vrankách na několika lokalitách v Billefjordu (Svalbard); kromě typového hostitele *M. scorpius* také ve vrance severní *Gymnocanthus tricuspis* (Pospíšilová 2014). Další kokcidie nalezená na

Svalbardu patří do rodu *Haemogregarina*, jenž byl popsán již v roce 1885, kdy byl nalezen druh *Haemogregarina stepanowi* parazitující v krvi vodní želvy *Emys orbicularis*. Od té doby bylo popsáno více než 300 druhů rodu *Haemogregarina* a téměř 100 druhů ze 3 dalších rodů Haemogregarin (Desser 1993). Životní cykly *Haemogregarin* – parazitů ryb – jsou heteroxenní (vyžadují více než 1 hostitele pro dokončení životního cyklu), byť v některých případech dochází i k přímému přenosu (Khan 1972). Haemogregariny jsou paraziti červovitého tvaru uvnitř cirkulujících erytrocytů nebo leukocytů. V životním cyklu mají 2 hostitele: zatímco merogonie a gamogonie probíhají v mezihostitelích obratlovců, sexuální stadia, sporogonie a další merogonie probíhají v pijavicích nebo jiných bezobratlých, kteří jsou tedy definitivními hostiteli (Davies 1995). Haemogregariny často infikují rejnoky. Prevalence *Haemogregarina delagei* u rejnoků se různě liší a podle sezóny dosahuje 77 až 91 %. Prevalence infekce *H. delagei* u rejnoků u kanadských břehů v Passamaquoddy Bay byla vyšší než u rejnoků v severním Atlantiku, což autoři studie vysvětlují různými hostitelskými druhy (Siddall et Desser 2001); geografické rozdíly ve výskytu *H. delagei* popisují i jiní badatelé (Khan et al. 1980). Nepohlavní rozmnožování (merogonie) bylo pozorováno v krvi rejnoků výhradně v listopadu, k přenosu *H. delagei* dochází na konci období rozmnožování rejnoků *Amblyraja radiata*, tedy na podzim, a prevalence pohlavních stadií (gamontů) je maximální v zimních měsících (Khan 1972). Různé druhy rodu *Haemogregarina* jsou přenášeny infikovanými stejnonožci (Isopoda) nebo pijavkami v závislosti na geografické poloze: zatímco pijavky byly zaznamenány na severní části polokoule, na jihu jsou vektorem stejnonožci (Davies 1995). Různá vývojová stadia *H. delagei* byla nalezena ve tkáních pijavic *Oxytonostoma typica* (Siddall et Desser 1993), zejména v jejich slinných žlázách (Khan et al. 1980).

Rejnoci hvězdnatí *Amblyraja radiata* jsou dominantní bentičtí obratlovci žijící v hloubce okolo 30 m na pobřeží zátoky Adventfjord blízko Longyerbyenu. V nátěrech z jejich krve byla *Haemogregarina delagei* zjištěna v 90 % a pohlavní stadia (gamonti) se v nich nacházejí již koncem srpna (Obr. 8.15; Jakešová 2017).

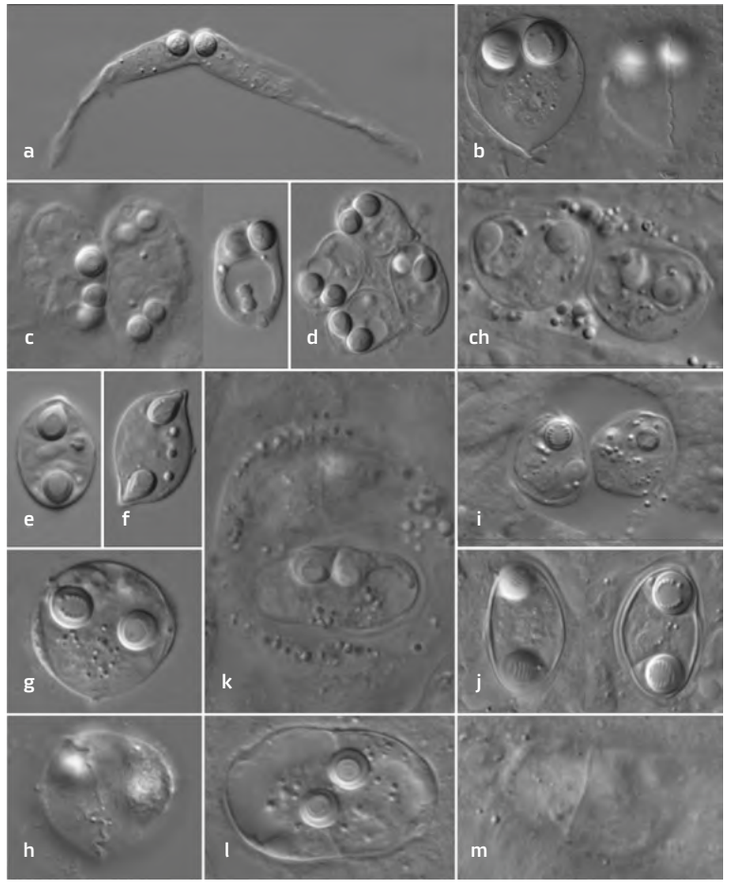


Obr. 8.15: Krevní nátěr rejnoka *Amblyraja radiata*. V erytrocytu uprostřed (šipka) je pohlavní stadium (gamont) *Haemogregarina delagei* (Archiv CPE).

Rybomorky (Myxozoa)

V arktických oblastech byli zaznamenáni také paraziti patřící do kmene rybomorky neboli výtrusenky (Myxozoa). Je to opět výlučně parazitická skupina mikroskopických organismů, které byly dlouhou dobu považovány za podivné prvoky, přestože již od samého jejich popisu byla pozorována jejich mnohobuněčnost (typický znak „buňka v buňce“). Objevily se s největší pravděpodobností koncem starohor někdy v kryogénu (asi před 600 až 700 Ma). V této době se oddělily od svých volně žijících předků žahavců (Cnidaria), kteří zahrnují dobře známé skupiny především mořských korálnatců, medúzovců, čtyřhranek, polypovců a kalichovek. K parazitickému způsobu života přešly v období ediakaru (nejmladší periodě proterozoika), kdy našly své hostitele mezi kroužkovci a mechovkami. V pozdějších obdobích úspěšně zvládly přežívat i v predátorech těchto živočichů a vznikly jejich životní cykly zahrnující obratlovce. Nejdříve infikovaly paryby, tedy chiméry, žraloky a rejnoky (Lisnerová et al. 2022), později přešly na kostnaté ryby a dnes jsou známy rovněž ze savců (Dyková et al. 2011; Székely et al. 2015). Naprostá většina druhů se však nachází ve vodním prostředí – jak u sladkovodních ryb, tak u mořských paryb a ryb včetně arktických.

Na Svalbardu byla identifikována *Ceratomyxa porrecta* u vranky *Myoxocephalus scorpius* (Obr. 9.15; Kodádková et al. 2014). Paraziti čeledi Ceratomyxidae jsou v arktických oblastech přenášeni prostřednictvím mnohoštětinatců



Obr. 9.15: Zralé spory a plasmodia rybomorek (Myxozoa) ze svalbardských ryb fotografované s použitím Nomarskiho kontrastu: (**a**) spora *Ceratomyxa porrecta* (žlučník vranky *Myoxocephalus scorpius*); (**b**) spory *Schulmania aenigmatosa* (močový měchýř platýse *Hippoglossoides platessoides*); (**c**) plasmodium a spora *Parvicapsula irregularis* (ledviny a močový měchýř platýse *H. platessoides*); (**d**) spora *Parvicapsula petuniae* (ledviny a močový měchýř vranky *Gymnocanthus tricuspis*); (**e**) spora *Myxidium gadi* (žlučník *M. scorpius*); (**f**) spora *Myxidium finnmarchicum* (žlučník *M. scorpius*); (**g**) a (**h**) spory *Sinuolinea arctica* (žlučník *M. scorpius*); (**ch**) a (**i**) plasmodia *Zschokkella siegfriedi* (ledviny tresky polární *Boreogadus saida*); (**j**) spora *Zschokkella siegfriedi* (ledviny tresky polární *Boreogadus saida*); (**k**) plasmodia organismu podobného rybomorce *Latyspora* (ledviny slede *Clupea harengus*); (**l**) a (**m**) spory plasmodia organismu podobného rybomorce *Latyspora* (ledviny slede *Clupea harengus*; Kodádková et al. 2014).

(Polychaeta), kteří patří do čeledi Sabellidae (Køie et al. 2008; Kodádková et al. 2014). U vranky *Gymnocanthus tricuspis* na Svalbardu byla popsána *Parvicapsula petuniae* (Parvicapsulidae; Kodádková et al. 2014), v ledvinách svalbardské tresky polární *Boreogadus saida* byla zase nalezena *Zschokkella siegfriedi* (Myxidiidae) a u *Clupea harengus* byla opět v ledvinách identifikována *Latyspora* sp. (Sinuolineidae; Kodádková et al. 2014).

Publikace Kodádková et al. 2014 je zároveň dokladem, jak málo jsou dosud paraziti v Arktidě prozkoumáni. Parazitologický výzkum několika druhů ryb z malé části jediného z mnoha svalbardských fjordů přinesl řadu nových informací: popis 3 pro vědu nových druhů, nové hostitele pro už popsané druhy, nové poznatky o fylogenezi a mnoho dalšího.

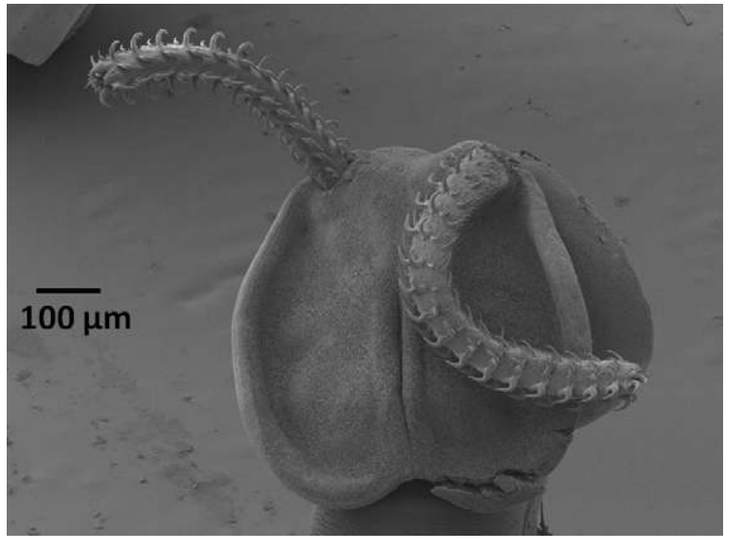
Helminti

Většinu mnohobuněčných parazitů řadíme mezi takzvané helminty. Tento termín nemá žádnou taxonomickou hodnotu a zahrnuje několik mezi sebou vzájemně nepříbuzných skupin živočichů, které kromě mnohobuněčnosti a schopnosti parazitického způsobu života spojuje ve většině případů protáhlý (červovitý) tvar těla. Lidově se jim proto říká „parazitičtí červi". Mezi helminty patří především tasemnice, jednorodí, motolice, hlístice a vrtejši. První 3 z vyjmenovaných řadíme do kmene Platyhelmintes („ploší červi"), podkmene Neodermata. Název plyne ze skutečnosti, že při změně prvního larválního stadia na další stadium dochází k výměně povrchu pokožky: obrvený povrch prvního stadia larvy, jež je volně žijící, je u dalšího, tentokrát již parazitického stadia nahrazen pokožkou utvářenou jako syncytiální (mnohojaderný) neodermis.

Tasemnice (Cestoda)

Tasemnice (Cestoda) jsou výhradně parazitickou skupinou bezobratlých, která je všeobecně známa zejména kvůli zástupcům vyskytujícím se u člověka, najdeme je nicméně téměř u všech skupin obratlovců a řadu bezobratlých živočichů využívají jako mezihostitele (zejména korýše, hmyz, méně často i měkkýše). Doposud bylo popsáno na 6 000 druhů tasemnic z více než 750 rodů, jež řadíme do 19 řádů. Jednotlivé řády jsou charakterizovány především tvarem skolexu (přední části těl, jíž se říká též „hlavička") a bývají specifičtí pro určitou skupinu definitivních hostitelů. Největšího rozmachu diverzity dosáhly tasemnice u paryb, pravděpodobně díky stavbě jejich střeva, které je sice krátké, jeho povrch však velmi zvětšuje spirální řasa zvaná tyflosolis.

U rejnoků a žraloků najdeme zástupce téměř poloviny popsaných řádů (9 z 19), kteří se vyznačují vysokou hostitelskou specifitou (1 druh tasemnice parazituje pouze u 1 druhu paryby) a značnou četností (téměř v každém rejnokovi se vyskytuje několik druhů tasemnic). Zpravidla jde o malé zástupce (nejmenší známý druh dosahuje délky pouze 200 μm, ale nejčastěji tasemnice měří okolo 2 cm). Nejnápadnějším znakem těchto tasemnic z paryb je přítomnost různě tvarovaného skolexu – nezbytného orgánu pro přichycení parazita k epitelu střeva (nebo spirální řasy u paryb) hostitele (Obr. 10.15).

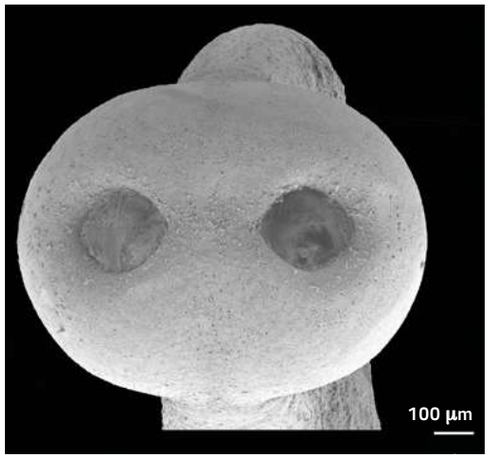


Obr. 10.15: Skolex tasemnice *Grilotia* sp. ze spirální řasy rejnoka *Amblyraja radiata* (Archiv CPE).

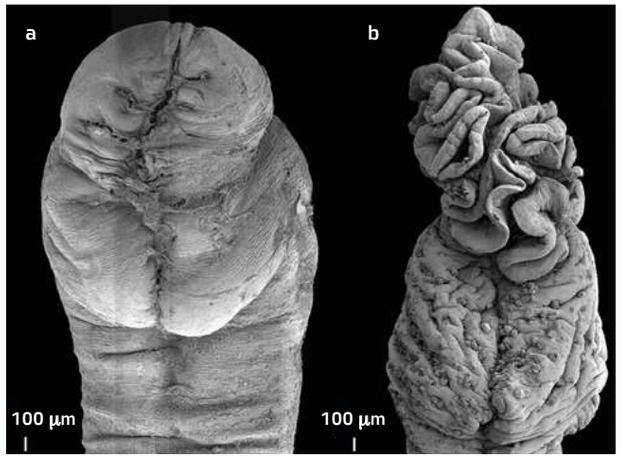
Ve střevě kostnatých ryb žijí tasemnice řádu Spathebothriidea, který má cirkumboreální rozšíření. Ve střevě 5 až 20 % (v závislosti na sezóně) vranek *Myoxocephalus*

scorpius a vzácněji i *Gymnacanthus tricuspis* ulovených na lokalitách zátoky Billefjord na Svalbardu byla nalezena tasemnice *Diplocotyle olriki* (Obr. 11.15; Kuchta et al. 2014).

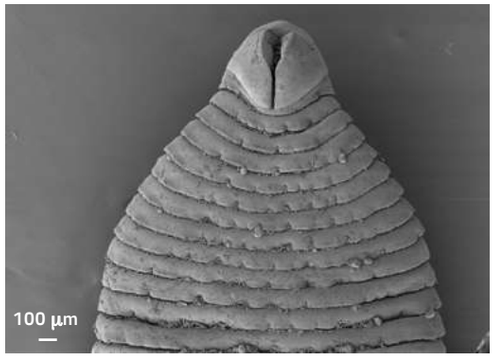
V tělní dutině vranky *M. scorpius* v Billefjordu byla nalezena larva (plerocerkoid) tasemnice *Pyramicocephalus phocarum* (Obr. 12.15a) a ve střevě čerstvě uhynulého tuleně kroužkovaného *Pusa hispida* z téže lokality byly nalezeny



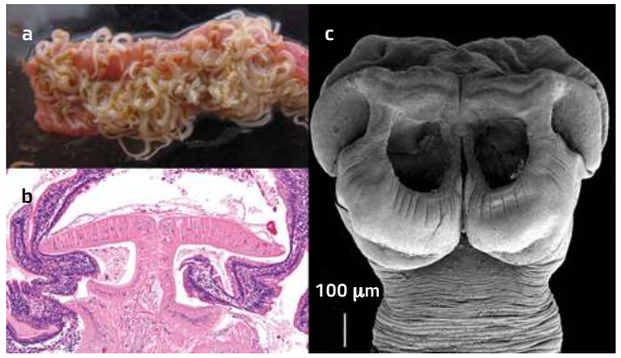
Obr. 11.15: Skolex tasemnice *Diplocotyle olrikii* ze střeva vranky *Myoxocephalus scorpius*, SEM (Kuchta et al. 2014).



Obr. 12.15: Tasemnice *Pyramicocephalus phocarum*, SEM: (**a**) plerocerkoid z tělní dutiny vranky *Myoxocephalus scorpius*; (**b**) skolex dospělé tasemnice ze střeva tuleně kroužkovaného *Pusa hispida* (Schäffner et al. 2018).



Obr. 13.15: Skolex tasemnice *Diphyllobothrium schistochilos* ze střeva tuleně *Pusa hispida*, SEM (Schäffner et al. 2018).



Obr. 14.15: Tasemnice *Tetrabothrius macrocephalus*: (**a**) rozstřihnuté střevo uhynulé potáplice *Gavia arctica* s množstvím tasemnic; (**b**) histologický řez střeva potáplice se skolexem tasemnice *T. macrocephalus* zanořeným do střevní sliznice; (**c**) skolex tasemnice *T. macrocephalus,* SEM (Archiv CPE).

hned desítky dospělých tasemnic téhož druhu (Obr. 12.15b; Schäffner et al. 2018).

Ve střevě téhož tuleně byly nalezeny stovky dospělých tasemnic *Diphyllobothrium schistochilos* (Obr. 13.15), představitele významného rodu (škulovec) parazitujícího v mnoha druzích savců včetně člověka.

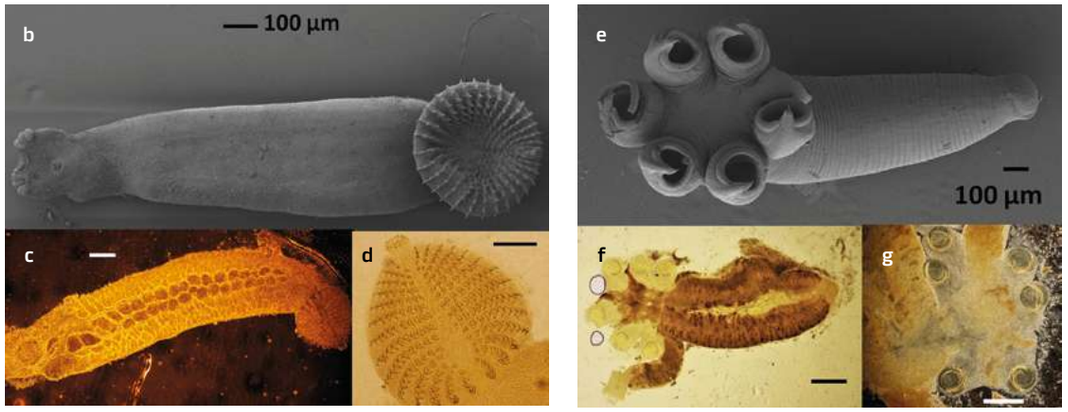
V rybách žijících v arktických mořích parazitují i larvy tasemnic řádu Tetrabothriidea, který má jedinou čeleď Tetrabothriidae s kosmopolitním rozšířením. Definitivním hostitelem tasemnic této čeledi jsou v převážné většině mořští ptáci, v menším měřítku kytovci a ploutvonožci. Ve střevě potáplice severní *Gavia arctica,* která uhynula v zátoce Petuniabukta, byly nalezeny stovky dospělých tasemnic *Tetrabothrius macrocephalus* (Obr. 14.15).

O vlivu tasemnic na zdravotní stav volně žijících zvířat je dosud známo jen málo informací. Na základě Obr. 14.15 (množství tasemnic, míra poškození sliznice) by bylo možné předpokládat, že infekce tasemnice měla podíl na úhynu hostitele. Ve skutečnosti však lze podobně masivní infekce nalézt také u hostitelů bez příznaků onemocnění.

Jednorodí (Monogenea)

Výhradně parazitickou skupinou jsou též jednorodí (Monogenea), třída z kmene ploštěnci (Plathelminthes). Svůj název dostali podle jednoduchých životních cyklů, neboť si vystačí s jediným hostitelem. Dříve byli tito helminti řazeni mezi motolice (jednorodé motolice), molekulární analýzy však prokázaly jejich příbuznost s tasemnicemi.

Paraziti skupiny Monogenea představují významný soubor organismů čítající až 25 000 druhů. Jejich prevalence bývá v hospodářských chovech ryb často vysoká, a může tak vést k významným ztrátám v populaci hostitele. Ačkoliv se zástupci monogeneí vyskytují kosmopolitně a někteří z nich jsou významnými patogeny, znalost biochemické či molekulární podstaty interakce parazit–hostitel je stále značně omezená. Infikují široké spektrum hostitelů, kteří tráví podstatnou část života ve vodě (paryby, ryby, obojživelníci, hroši), naprostá většina z nich však infikuje žábry, kůži nebo ploutve ryb a paryb, včetně těch arktických. Jako příklad ze svalbardských fjordů uvádíme 2 druhy monogeneí infikující



Obr. 15.15: Monogenea parazitující na rejnocích: (**a**) rejnok *Amblyraja radiata*; (**b**) *Acanthocotyle verilli* z kůže, SEM; (**c**) *A. verilli* ve světelném mikroskopu; (**d**) detail pseudohaptoru; (**e**) *Rajonchcotyle emarginata* ze žaber, SEM; (**f**) *R. emarginata* ve světelném mikroskopu; (**g**) detail haptoru (Archiv CPE).

rejnoka hvězdnatého *Amblyraja radiata* (Obr. 15.15a): *Acanthocotyle verrilli* (Obr. 15.15b–d) žijící na kůži a ploutvích rejnoků a *Rajonchocotyle emarginata* (Obr. 15.15e a 15.15f) parazitující na jejich žábrách.

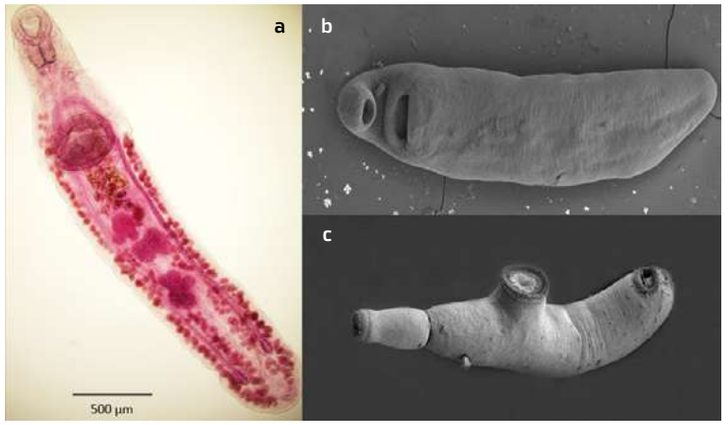
Jde o druhy velmi vhodné pro praktickou demonstraci na terénní stanici, zejména kvůli značné velikosti. *A. verilli* dosahuje až 3 mm a sklerity na přichycovacím orgánu (pseudohaptoru) jsou patrné již při pozorování lupou. *Rajonchcotyle emarginata* je ještě větší (i přes 7 mm) a na bizarním těle je dobře patrný haptor se 6 přísavkami opatřenými sklerotizovanými háčky. Materiál těchto parazitů byl analyzován i molekulárně, což umožnilo upřesnit fylogenetickou pozici obou druhů v rámci třídy Monogenea (Hermans et al. 2021).

Motolice (Trematoda)

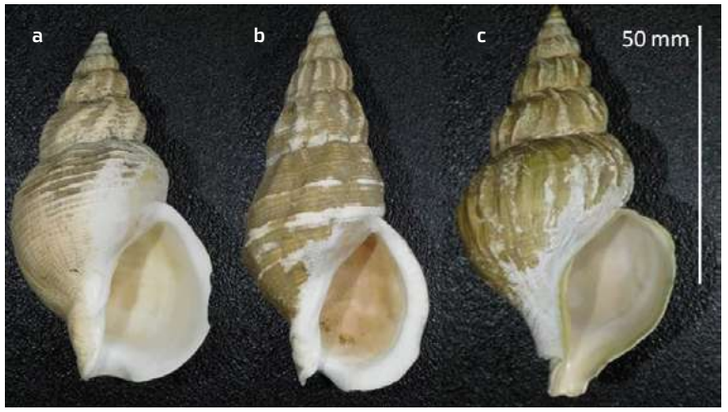
Poslední třídou z podkmene Neodermata jsou motolice (Trematoda). Jejich životní cykly jsou často ještě složitější než cykly tasemnic, s výjimkou bazálních zástupců parazitujících v mlžích – dospělci ostatních motolic parazitují v převážné většině u obratlovců. Výjimečně jako ektoparaziti žijí na žábrách ryb (čeleď Syncoeliidae) nebo pod rybími šupinami (Transversotrematidae), naprostá většina druhů však žije endoparaziticky ve střevě či v játrech, méně často v krevním řečišti, v plicích, ve slinivce apod. Prvním mezihostitelem, infikovaným larvou zvanou miracidium, jsou měkkýši; o jedné ze vzácných výjimek se zmíníme dále. Miracidium se pohybuje pomocí obrveného povrchu ve vodě a vyhledává hostitelského plže; u některých druhů se z vajíčka líhne až v zažívacím traktu plže, jímž je pozřeno. V prvním hostiteli se miracidium vyvine ve sporocystu a nepohlavně se množí, výsledkem čehož jsou dceřiné sporocysty nebo redie. Dalším nepohlavním množením vznikají cerkárie, které u většiny druhů opouštějí prvního mezihostitele a vyhledávají druhého. Druhým mezihostitelem, v němž se cerkárie encystuje a vyvine v klidové stadium neboli metacerkárii, mohou být různé druhy bezobratlých (nejčastěji měkkýši či korýši) nebo i studenokrevných obratlovců. Druhý mezihostitel ovšem není nezbytný a cerkárie se mohou encystovat na různých površích (vodní rostliny) a mohou tvořit takzvanou adoleskárii. Další vývoj v dospělou motolici nastává v definitivním hostiteli, do něhož se metacerkárie dostane většinou pozřením druhého mezihostitele.

Životní cykly některých skupin motolic se mohou od tohoto obecného schématu lišit. Například u schistosom, původců závažných onemocnění hostitele, vniká cerkárie rovnou do definitivního hostitele a dospívá v jeho krevním řečišti. Na rozdíl od většiny ostatních motolic, které jsou hermafroditické, jsou schistosomy gonochoristé. Ve vysoké Arktidě, kde převážně chybějí sladkovodní či suchozemští plži, využívá značná část motolic jako prvního mezihostitele mořské měkkýše a dospělce pak najdeme především v rybách, v mořských savcích či ve vodních ptácích. Typickými parazity ryb jsou příslušníci kosmopolitně rozšířené čeledi Opecoelidae. Dospělci této čeledi parazitují zejména v trávicím

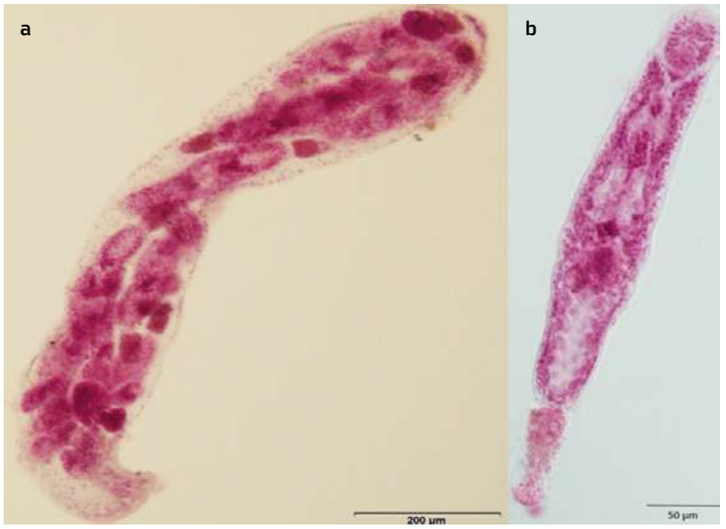
traktu paprskoploutvých ryb, a to jak v litorálním pásmu, tak v pelagiálu, či dokonce i v bathyálu a abysálu. Na Svalbardu se s nimi lze setkat hlavně u bentických vranek: například v zátoce Petuniabukta je hostí 48 až 85 % vranek mořských *Myoxocephalus scorpius* a 32 až 67 % vranek severních *Gymnocanthus tricuapis*. U *M. scorpius* převažuje motolice *Podocotyle atomon* (Obr. 16.15), zatímco u *G. tricuspis* převládá druh *Anomalotrema koiae*; vzácné ale nejsou ani infekce oběma druhy u jediné ryby. Životní cyklus mají podobný: prvním mezihostitelem jsou v této oblasti surmovky čeledi Buccinidae (*Buccinium undatum*, *B. polare*, *B. glaciale* a *Plicifusus kroyeri*, Obr. 17.15), druhým mezihostitelem jsou různonožci (Amphipoda). Tyto motolice využívají nepříliš rozšířenou strategii infekce druhého hostitele.



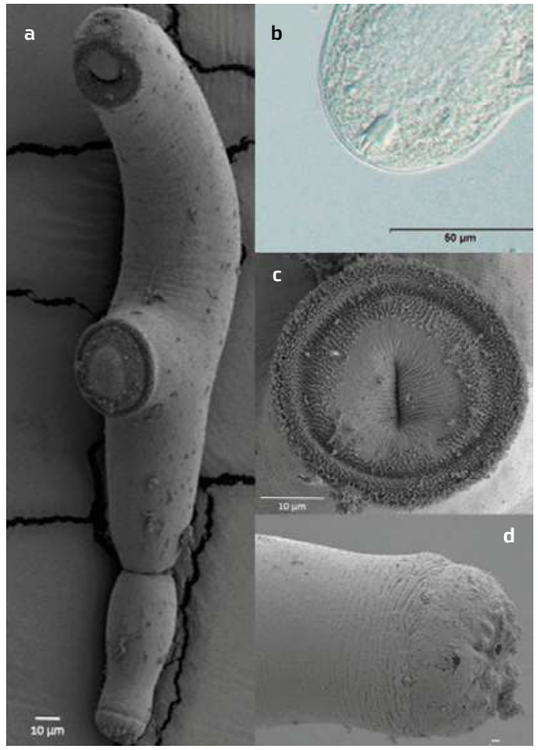
Obr. 16.15: Motolice *Podocotyle atomon* ze střeva vranky *Myoxocephalus scorpius*: (**a**) dospělá motolice barvená železitým acetokarmínem; (**b**) dospělá motolice, SEM; (**c**) cerkárie z plže *Buccinium undatum*, SEM (Archiv CPE).



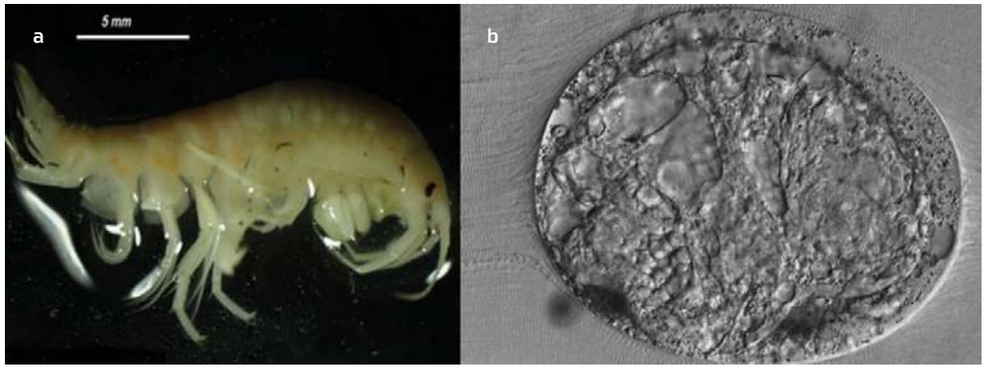
Obr. 17.15: Mezihostitelé motolic čeledi Opecoelidae ze zátoky Petuniabukta: (**a**) *Buccinum undatum*; (**b**) *B. glaciale*; (**c**) *Plicifusus kroyeri* (Archiv CPE).



Obr. 18.15: Larvální stadia *Anomalotrema koiae* získaná z hepatopankreatu plže *Plicifusus kroyeri*: (**a**) dceřiná sporocysta; (**b**) cerkárie barvená karmínem (Novotný 2021).



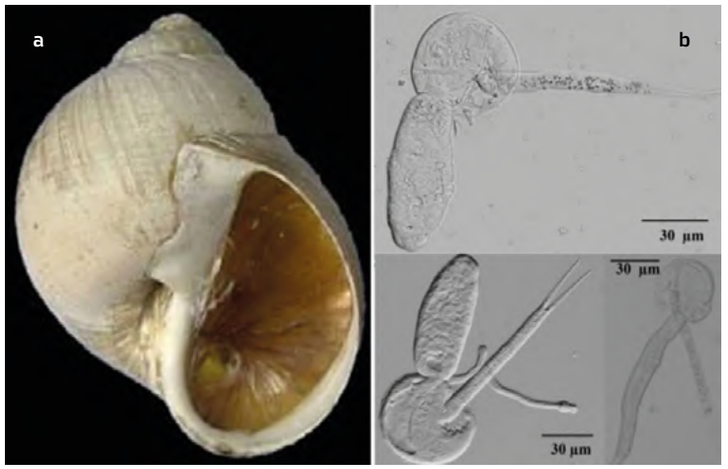
Obr. 19.15: Cerkárie *Anomalotrema koiae* z hepatopankreatu surmovky *Buccinum polare*: (**a**) SEM snímek celého těla; (**b**) stylet (trn na předním konci těla); (**c**) břišní přísavka; (**d**) posteriorní konec ocásku (Archiv CPE).



Obr. 20.15: Motolice *A. koiae* ve druhém mezihostiteli: (**a**) blešivec *Gammarus setosus* infikovaný pozřením hepatopankreatu parazitovaného plže *Buccinum glaciale*; (**b**) metacerkárie *A. koiae* zapouzdřená ve svalovině *G. setosus* (Archiv CPE).

Naprostá většina motolic se snaží svému prvnímu hostiteli příliš neublížit (kromě kastrace, která je častá), aby vyrostl, přežil co nejdéle, a umožnil jim tak vyprodukovat co největší počet cerkárií, jež z měkkýše vyplouvají a aktivně vyhledávají druhého mezihostitele. Cerkárie *P. atomon* a *A. koiae* však z hostitelských plžů nevyplouvají (krátký ocásek jim ani efektivní pohyb ve volné vodě neumožňuje – Obr. 18.15 a 19.15), hostitelského plže usmrtí a počkají, až jej připlavou aktivně pozřít mrchožraví různonožci, převážně blešivci z čeledi Gammaridae.

Po pozření proniknou do svaloviny blešivců, encystují se v metacerkárii, což bylo opakovaně experimentálně prokázáno (Obr. 20.15), a počkají na okamžik, kdy je různonožec pozřen rybou, v jejímž střevě dospějí, a uzavřou tak svůj životní cyklus (Ditrich et al. [dosud nepublikováno]).



Obr. 21.15: První mezihostitel motolice *Derogenes varicus*: (**a**) hostitelský plž *Euspira pallida*; (**b**) cerkárie *D. varicus* vyplouvající z jeho hepatopankreatu (Archiv CPE).

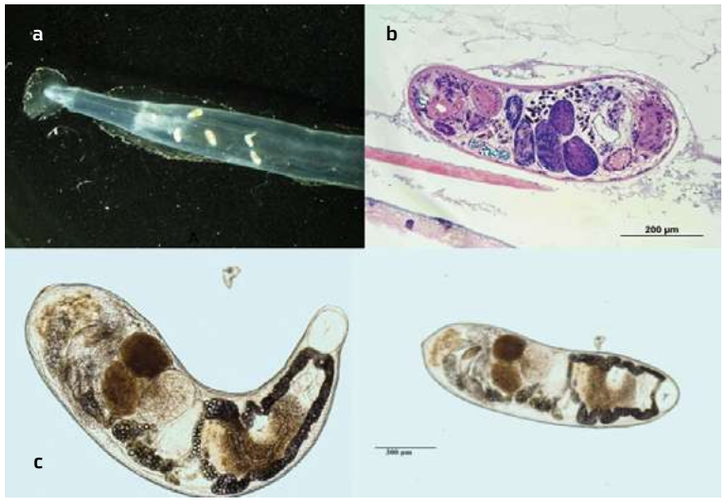
V zažívacím ústrojí ryb na pobřeží Svalbardu se též hojně vyskytují motolice nadčeledi Hemiuroidea. V četném množství je nacházíme v žaludku, v žaludečních přívěscích a ve střevě různých druhů ryb, zejména tresek polárních *Boreogadus saida* a tresek atlantských *Gadus morhua* (Branišová 2020). Zajímavý životní cyklus má motolice *Derogenes varicus*, jejíž cerkárie vyplouvají z dravého plže *Euspira pallida* (Obr. 21.15).

Obr. 22.15: Motolice *Derogenes varicus*: (**a**) definitivní hostitel huňáček severní *Mallotus villosus*; (**b**) dospělá motolice ze žaludečního přívěsku huňáčka (Archiv CPE).

Cerkárie této motolice jsou cystoforní (anglicky *cystophorous*), vznášejí se ve vodě a pomalými pohyby dlouhého ocásku lákají druhého mozihostitele (planktonní korýše), aby je pozřel (Koie 1979). Spolu s ním je pak následující stadium, tj. metacerkárie, pozřeno dalším hostitelem. Do cyklu může vstupovat řada takzvaných paratenických hostitelů, jimiž metacerkárie projde beze změny (Krupenko et al. 2022). Definitivním hostitelem pak bývá nejčastěji pelagická ryba (Obr. 22.15).

V některých případech ovšem může metacerkárie pohlavně dospět už v paratenickém hostiteli, následně produkovat vajíčka, a životní cyklus tak zkrátit (takzvaná proge-

netická metacerkárie). Na Svalbardu v zátoce Adolfbukta se zřídka, ale ve velkém množství vyskytují ploutvenky *Eukrohnia* sp. infikované progenetickými metacerkáriemi *Derogenes varicus* (Obr. 23.15). Alternativní cesty v životních cyklech a jejich zkrácení můžeme považovat za přizpůsobení se parazitů extrémním životním podmínkám.



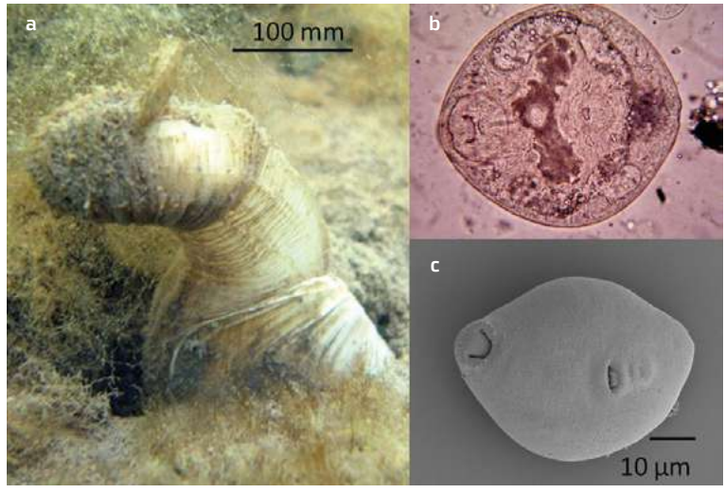
Obr. 23.15: Progenetické metacerkárie *Derogenes varicus*: (**a**) ploutvenka *Eukrohnia* sp. s metacerkáriemi v tělní dutině, nativní preparát; (**b**) histologický řez ploutvenkou *Eukrohnia* sp. s metacerkáriemi barvený hematoxylinem-eosinem; (**c**) progenetické metacerkárie z ploutvenky *Eukrohnia* sp. (Archiv CPE).

V krevním řečišti platýsů parazituje motolice *Aporocotyle simplex*, jež se obvykle nachází v srdeční komoře, břišní aortě a žaberních tepnách, v některých případech ji můžeme nalézt dokonce i za očnicí (Thulin 1980). Při vysoké intenzitě nákazy způsobují vajíčka nekrózu v žaberních tepnách a srdečním svalu (Thulin 1980). Prvním mezihostitelem této motolice je mnohoštětinatec *Artacama proboscidea*, u něhož mohou její larvální stadia vyvolat obranné reakce, které vedou ke sterilitě jedince a k ochabnutí svalstva. U takto oslabených jedinců může při těžkém zamoření dojít k prasknutí tělní stěny, což způsobí jejich úmrtí (Koie 1982).

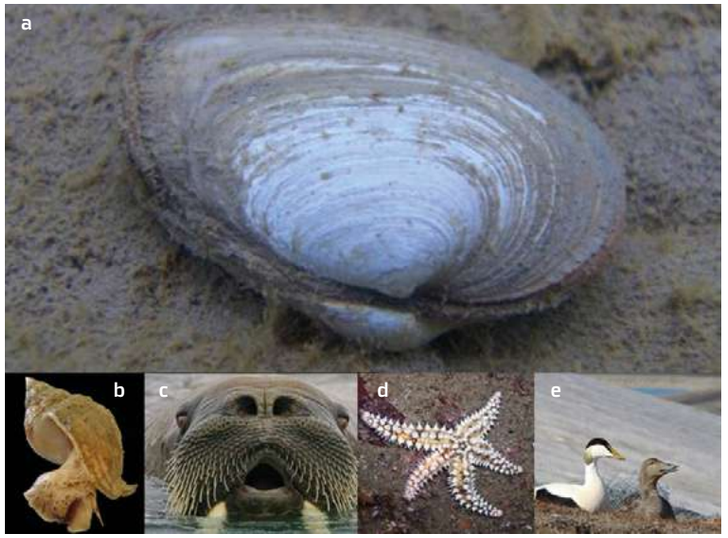
Nejčastějším definitivním hostitelem *A. simplex* je platýs drsný *Hippoglossoides platessoides*. V pobřežních vodách Svalbardu u Longyearbyenu přesahuje prevalence *A. simplex* u tohoto hostitele 27 % (Obr. 24.15).

Obr. 24.15: (**a**) Platýs drsný *Hippoglossoides platessoides* a (**b**) dospělá motolice *Aporocotyle simplex* z jeho žaberní tepny (Archiv CPE).

Popsanou kastraci a ochabnutí svalstva mnohoštětinatce *A. proboscidea* infikovaného *A. simplex* lze považovat za příklad manipulace hostitele parazitem. Infikovaný hostitel neinvestuje energii do potomstva, takže jí zbývá více pro parazita. Ochablá svalovina neumožní rychlé zatažení



Obr. 25.15: (**a**) Rozchlipka arktická *Mya truncata* zanořená v sedimentu; (**b**) cerkarieum *Gymnophalus* sp. z jejího hepatopankreatu; (**c**) SEM snímek cerkarieum (Archiv CPE).



Obr. 26.15: (**a**) Rozchlipka arktická *Mya truncata* infikovaná motolicí *Gymnophalus* sp. je na povrchu sedimentu vystavena predaci dravých (**b**) plžů, (**c**) mrožů, (**d**) hvězdic i (**e**) kajek (Archiv CPE).

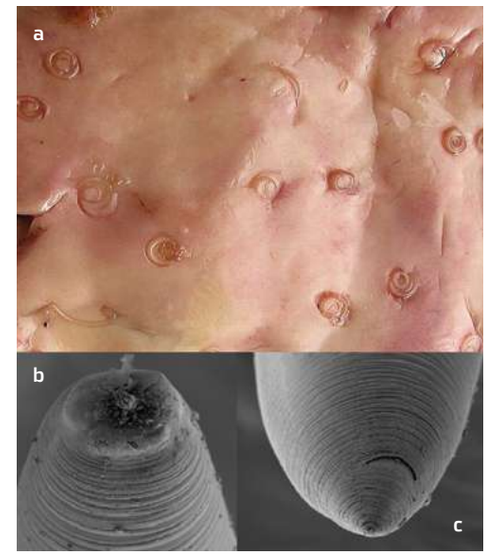
těla do sedimentu, a hostitel je tak vystaven predaci. Podobně jako jiné manipulace to zvyšuje pravděpodobnost uzavření vývojového cyklu a zajištění potomstva parazita.

Ještě názornějším příkladem manipulace je motolice *Gymnophalus* sp., parazit kajky mořské *Somateria mollissima*. Jejím prvním i druhým mezihostitelem ve svalbardských fjordech je rozchlipka arktická *Mya truncata*, která žije zanořená v sedimentu a vodu k dýchání i filtrování potravy si přivádí do plášťové dutiny sifonem (Obr. 25.15).

Jakmile metacerkárie v rozchlipce vyspějí a jsou schopny infikovat kajky, přimějí rozchlipku vylézt ze sedimentu, a vystavit se tak predátorům, kajky nevyjímaje (Obr. 26.15). Výsledkem je opět zvýšení pravděpodobnosti dokončení vývojového cyklu.

Hlístice (Nematoda)

Typické parazity arktické oblasti představují hlístice čeledi Anisakidae. Jejich prvním mezihostitelem jsou planktonní korýši, druhým mezihostitelem jsou pak ryby, v nichž se larvy zapouzdří a čekají, až bude napadená ryba pozřena rybožravým ptákem nebo savčím hostitelem ze skupiny kytovců či ploutvonožců, kteří jsou definitivními hostiteli těchto parazitů. Pokud je však infikovaná ryba pozřena dravou rybou, larva se přemístí do nového (tedy paratenického) hostitele. V místech výskytu ploutvonožců, jímž je i Svalbard, není snadné nalézt rybu, která by larvami anisakidů nebyla infikována. Ve svalovině ryb na Svalbardu často nacházíme příslušníky rodů *Contracaecum* a *Pseudoterranova*, zatímco v játrech a dalších vnitřních orgánech se objevují především zástupci rodu *Anisakis* (Obr. 27.15).



Obr. 27.15: (**a**) Játra tresky polární *Boreogadus saida* s larvami hlístice *Anisakis* sp. a SEM snímky (**b**) předního a (**c**) zadního konce larvy (Archiv CPE).

Konzumace nedostatečně upravených ryb infikovaných larvami anisakidních hlístic může být riskantní rovněž pro člověka. Hrozí nepříjemné a někdy i nebezpečné onemocnění projevující se ostrými bolestmi žaludku, jež způsobují larvy, které se po natrávení dostanou ven z napadeného masa a snaží se zavrtat do žaludeční stěny člověka (Buchmann et Mehrdana 2016). Bez rizika není ani konzumace tepelně upravených nebo zmrazených a rozmrazených ryb. Uhynulé hlístice rodů *Anisakis* a *Pseudoterranova* mohou být zdrojem nebezpečných látek, jež dokážou vybudit imunitní systém člověka a způsobit alergickou reakci v podobě mírné kopřivky až anafylaktického šoku (Nieuwenhuizen et Lopata 2013).

Korýši (Crustacea)

V polárních mořích se vyskytuje také řada parazitických korýšů (Crustacea). Ti se parazitickému způsobu života přizpůsobili natolik, že podstatným způsobem změnili vzhled a už jen málo se podobají svým volně žijícím předkům. Jako příklad ze Svalbardu uvádíme parazitického klanonožce *Omnatokoita elongata* parazitujícího na oku žraloka malohlavého *Somniosus microcephalus* (zvaného též žralok grónský). Tito žraloci jsou v pobřežních litorálních vodách hojní v hloubkách pod 50 m a infekce tímto parazitem působí jejich částečnou či úplnou slepotu (Obr. 28.15), což jim však nečiní přílišné potíže, protože žraloci malohlaví zrak téměř nevyužívají. Podle některých údajů je parazit schopen bioluminiscence, a je-li tomu tak, pak by mohlo jít o mutualistický vztah, neboť světélkování v hloubce by mohlo přilákat kořist (Bjørn 1961). Jiný druh ektoparazitické buchanky se vyskytuje na kůži tresek (Obr. 29.15).

Obr. 28.15: Klanonožec *Omnatokoita elongata* na oku žraloka *Somniosus microcephalus* uvízlého v tenatech v blízkosti Longyearbyenu (Archiv CPE).

Korýši ze skupiny kořenohlavci (Rhizocephala) mají komplikovaný cyklus a v dospělosti se korýšům vůbec nepodobají. Produkují malá vajíčka, z nichž se líhnou samičí larvy, které vyhledávají kraby. Na nich se změní ve stadium zvané kentrogon, jež samo sebe injikuje do krabí tkáně, kraba kastruje a v jeho těle vytvoří spleť vláken, jež se koncentrují kolem krabího střeva. Po svléknutí hostitele vyhřezne z jeho těla vakovitý útvar zvaný externa. Ta je vyhledávána samčím kentrogonem, který se líhne z větších vajíček, opět sám sebe injikuje do externy a posléze ji oplodní. Externa dozraje a vyprodukuje oplozená vajíčka – velká a malá. V arktických vodách se často setkáváme s kořenohlavcem *Peltogaster paguri*, jenž na rozdíl od příbuzných z mírného pásu kastruje jen samičky svého hostitele, jímž je poustevníček *Pagurus pubescens* (Reinhard 1942). U poustevníčků ve svalbardských fjordech se *Peltogaster paguri* vyskytuje zcela běžně (Obr. 30.15).

Obr. 29.15: Parazitická buchanka *Clavella adunca* na tresce polární *Boreogadus saida* (Archiv CPE).

Obr. 30.15: Kořenohlavec *Peltogaster paguri* na poustevníčkovi *Pagurus pubescens* (Archiv CPE).

Arktičtí paraziti suchozemských živočichů

Terestrické biotopy polárních oblastí jsou charakteristické svou relativní jednoduchostí, nízkou diverzitou s krátkými potravními řetězci a limitovanou pružností a kapacitou pro adaptaci na klimatické změny (Callaghan et al. 2004; Hoberg et al. 2012). Navíc v polárních oblastech často neexistují základní a dlouhodobé záznamy o diverzitě parazitů (počet-

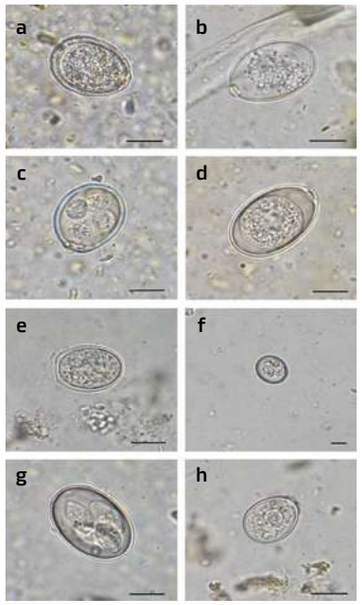
nost nebo hostitelské a geografické rozšíření), a to dokonce ani u velmi dobře známých hostitelských druhů živočichů (Hoberg et Kutz 2013). Existují však výjimky: například o parazitech zažívacího ústrojí sobů lze najít množství informací, protože parazitologickému vyšetření je dobře přístupný materiál ze zvířat jak chovaných, tak i lovených. A totéž se týká i parazitofauny soba polárního špicberského *Rangifer tarandus platyrhynchos*. Populace svalbardských sobů je se stoprocentní prevalencí parazitována hlísticemi *Marshallagia marshalli*, jež jsou výborně adaptované na přenos v extrémních podmínkách Arktidy tím, že jejich vajíčka i larvy dobře snášejí nízké teploty (Carlsson et al. 2013). Ve slezu (abomassum) svalbardských sobů žije 5 dalších druhů hlístic a není vyloučeno, že některé z nich byly introdukovány domestikovanými soby používanými některými výpravami při dobývání severního pólu (Bye et Halvorsen 1983). Kromě hlístic hostí svalbardská populace sobů i tasemnici *Moniezia benedini* (Bye 1985) a několik druhů kokcidií (Obr. 31.15) a mikrosporidií *Enterocytozoon bieneusi* (Myšková 2014).

Mnohem méně je prozkoumána parazitofauna lišky polární *Vulpes lagopus*, protože materiál je hůře dostupný a většina informací je získána z koprologických analýz (Myšková et al. 2019). Pozoruhodná je historie tasemnice liščí *Echinococcus multilocularis* na Svalbardu. Jak už bylo zmíněno ve 14. kapitole, v minulosti na souostroví nežili hlodavci, a životní cyklus tohoto parazita, který může být velmi nebezpečný také pro člověka, zde tudíž nemohl probíhat. Introdukce hraboše *Microtus levis* však jeho průběh umožnila (Henttonen et al. 2001), a infikované lišky se tak vyskytují především na lokalitách, kde se hraboší populace udržela (Obr. 32.15).

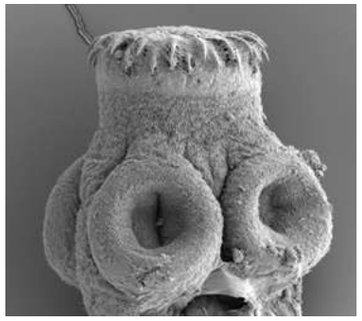
Na základě podobných nálezů jsou svalbardští návštěvníci instruováni, aby nepili povrchovou neupravenou vodu kvůli možné kontaminaci vajíčky tohoto parazita. Pravděpodobnost infekcí člověka sice není na Svalbardu ve srovnání například se střední Evropou vysoká, ale předběžná opatrnost je namístě.

Dalšími arktickými parazity potenciálně ohrožujícími člověka jsou svalovci *Trichinella* spp. V Arktidě se vyskytuje především druh *Trichimella nativa* u lišek *V. lagopus* a ledních medvědů *U. maritimus*, do životního cyklu jsou nicméně zapojeni i ploutvonožci a parateničtí hostitelé z několika skupin bezobratlých (Obr. 33.15; Oksanen et al. 2022). U svalbardských lišek dosahuje prevalence v dospělosti až 36 %, a to díky požírání mršin (Prestrud et al. 1993).

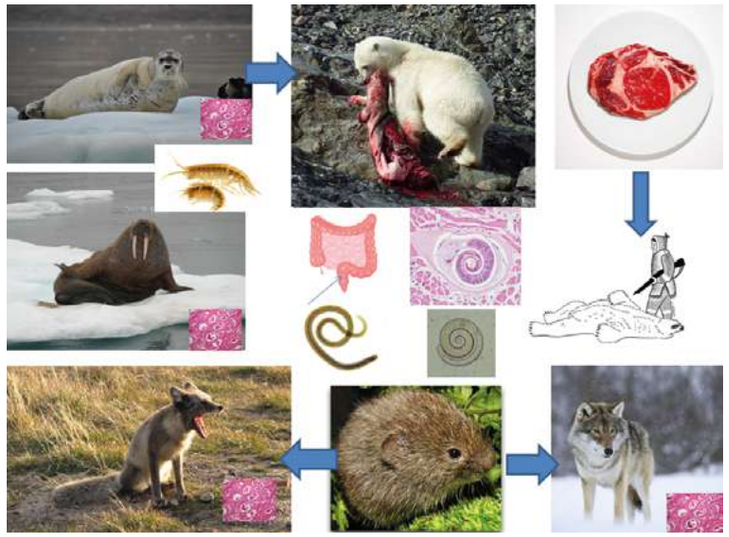
Ačkoliv byly v minulosti zaznamenány infekce lidí po požití masa ledních medvědů a minimálně 1 expedice k severnímu pólu zahynula po požití nedostatečně tepelně upraveného medvědího masa (Akuratov 1964), dnes je nebezpečí lidských nákaz z těchto zdrojů nízké (Dupouy-Camet 2017).



Obr. 31.15: Oocysty kokcidií z trusu soba polárního *Rangifer tarandus*, flotace, měřítko 10 µm: (**a**) *Eimeria polaris*; (**b**) *Eimeria* sp.; (**c**) *Eimeria* sp.; (**d**) *E. arctica*; (**e**) *Eimeria* sp.; (**f**) *E. tarandina*; (**g**) *E. rheindyria*; (**h**) *E. mayeri* (Archiv CPE; Myšková 2014).



Obr. 32.15: Skolex tasemnice liščí *Echinococcus multilocularis* ze střeva lišky polární *Vulpes lagopus* sražené autem u osady Nybyen poblíž Longyearbyenu, SEM (Archiv CPE).



Obr. 33.15: Schéma životního cyklu svalovců *Trichinella* spp. v podmínkách Arktidy (Ditrich, zdroj dat Oksanen et al. 2022).

Obr. 34.15: Komár *Aëdes nigripes* sající na návštěvníkovi Svalbardu (Archiv CPE).

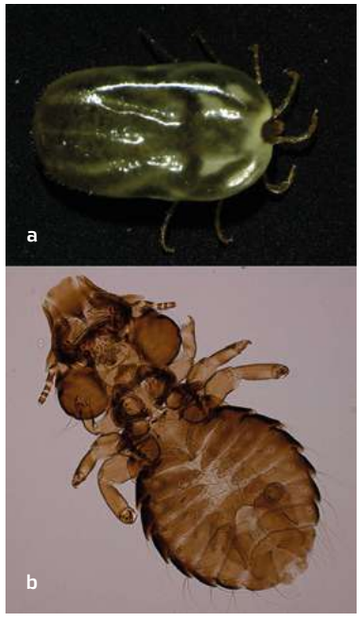
Krevsající ektoparaziti

Zatímco v subarktických oblastech se místy vyskytují krevsající dvoukřídlí (především muchničky z čeledi Simuliidae a tiplíci z čeledi Ceratopogonidae) v takových množstvích, že to v minulosti bránilo jejich osídlení lidmi, ve vysoké Arktidě se tito členovci objevují jen v omezených počtech druhů i jedinců. Například na Svalbardu z krevsajících dvoukřídlých najdeme jediný druh komára, jímž je *Aëdes nigripes* sající především na ptácích a sobech. Přestože v bezvětrných

slunečných dnech dovede návštěvníky Svalbardu pěkně potrápit (Obr. 34.15), je to druh spíše obtížný než nebezpečný.

Podobná situace je u krevsajících roztočů: na Svalbardu se vyskytuje jediný druh klíštěte, a sice *Ixodes uriae* (Obr. 35.15a), jenž parazituje v koloniích alkounů *Uria lomvia* a méně v koloniích racků tříprstých *Rissa tridactyla*. Více než 70 % racků v Pyramiden hostí také ektoparazitické peřovky *Saemundssonia lari* (Obr. 35.15b).

V arktických podmínkách je role krevsajících členovců jakožto přenašečů infekcí obratlovců, včetně virových, velmi omezena. Intenzivní pátrání po arbovirech (anglicky *arthropod born virus*) u výše popsaných svalbardských potenciálních přenašečů skončilo negativním výsledkem (Müllerová et al. 2018; Černý et al. 2021).



Obr. 35.15:
(**a**) Klíště *Ixodes uriae* z alkouna tlustozobého *Uria lomvia*;
(**b**) peřovka *Saemundssonia lari* z racka tříprstého *Rissa tridactyla* (Archiv CPE).

16. Antropogenní vlivy na Svalbardu v minulosti a nyní: využívání přírody, znečištění a introdukce organismů

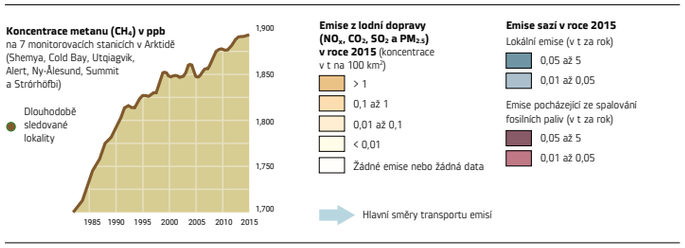
Josef Elster

Obecná představa o Arktidě je, že se jedná o nevlídnou, izolovanou a lidmi minimálně osídlenou a využívanou končinu. Arktida je však geograficky různorodou oblastí, jejíž centrální a největší část tvoří stále ještě ledem pokrytý Severní ledový oceán a lokální moře, k nimž přiléhá věnec eurasijské a severoamerické pevniny s celou řadou ostrovů. A díky cirkulaci mořských a vzdušných proudů a také díky blízkosti průmyslových oblastí severní hemisféry naší Země je Arktida otevřeným a relativně dostupným teritoriem. Následující přehled vývoje klimatu v arktické oblasti přinášíme na základě zprávy Organizace spojených národů (OSN, anglicky United Nations Organization) z Programu OSN pro životní prostředí (UNEP, anglicky United Nations Environment Programme) z roku 2019 (Schoolmeester et al. 2019).

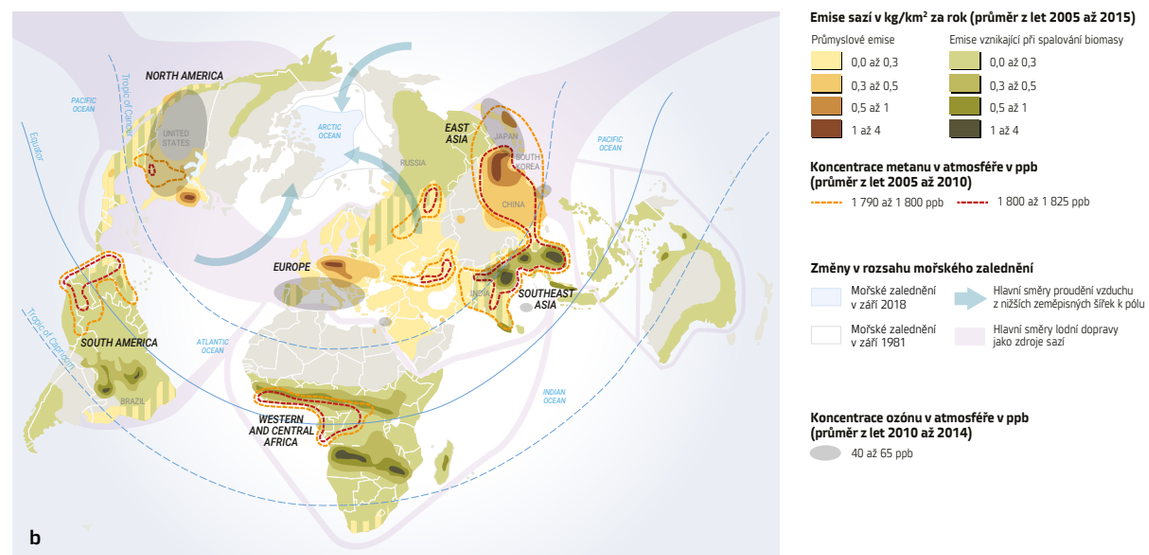
Antropogenní vlivy zodpovědné za oteplování Arktidy

Oxid uhličitý (CO_2), metan (CH_4), troposférický ozón (O_3) a při spalování vznikající mikročástečky uhlíku – saze (takzvaný černý uhlík, anglicky *black carbon*) jsou „skleníkové plyny“ nebo též takzvané „krátkodobé zdroje znečištění“ atmosféry (Obr. 1.16a). Do atmosféry se dostávají v souvislosti se širokou škálou lidské činnosti a jsou přímo nebo nepřímo zodpovědné za antropogenní oteplování celé naší planety včetně arktické oblasti, kam pronikají za pomoci vzdušných proudů. Jejich koncentrace v atmosféře Země roste od vzniku zemědělství a od počátku průmyslové revoluce. Vedle nepříznivého vlivu na oteplování tyto látky také negativně působí na všechny složky přírody, dopady na lidské zdraví nevyjímaje. Zatímco oxid uhličitý zůstává v atmosféře po velmi dlouhé období (tisíce let), koncentrace metanu, ozónu a množství mikročásteček uhlíku se rychle mění. Metan v návaznosti na jeho produkci a ekologické faktory, které ovlivňují jeho chemické změny, sice v atmosféře přetrvává „pouze“ několik let, jeho vliv na oteplování je však v porovnání s oxidem uhličitým mnohonásobně větší. Metan kromě přímého působení na oteplování ovlivňuje také tvorbu troposférického ozónu, který je rovněž přímým přispěvatelem k oteplování. Mikročástečky uhlíku přetrvávají v atmosféře jen po krátké období, přesto však k arktické oblasti přiléhající průmyslové zóny s vysokou intenzitou emisí významně přispívají k oteplování Arktidy (Obr. 1.16b), neboť mikročástečky uhlíku deponované na sněhu a ledu absorbují sluneční záření, a tak zrychlují tání zmrzlé vody. Země Arktické rady se na svém zasedání v roce 2017 mimo jiné dohodly, že v období od roku 2017 do roku 2025 dojde ke snížení emisí mikročásteček uhlíku o 25 až 33 %.

a



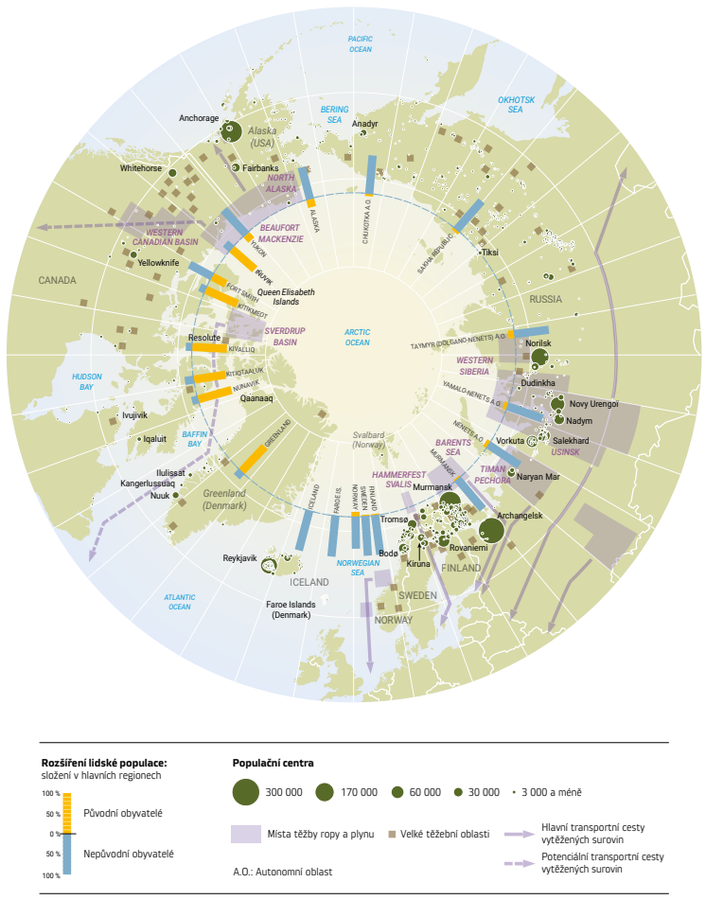
Obr. 1.16: (**a**) Zdroj a šíření krátkodobého znečištění v Arktidě. Šipky ukazují, ze kterých částí severní hemisféry se krátkodobé zdroje znečištění do Arktidy dostávají. >> (**b**) Zdroje a oblasti, z nichž se do Arktidy dostávají mikročástečky uhlíku – sazí (Schoolmeester et al. 2019).



b

Obyvatelé Arktidy

V Arktidě žije kolem 4 milionů obyvatel, ale jen asi 10 % z nich jsou původní obyvatelé, již jsou zastoupeni celou řadou národů hovořících různými jazyky. Obyvatelé jednotlivých částí Arktidy jsou sdruženi do regionálních oblastí, přičemž přibližně 70 % obyvatel žije v ruské oblasti Arktidy a největší zastoupení původních obyvatel je v Grónsku a severní Kanadě. Na ostrovech Norského, Barentsova (včetně Svalbardu) a Karského moře, moře Laptěvů a Východosibiřského moře z důvodu velké vzdálenosti od osídlených kontinentů původní obyvatelé nežijí.



Rozšíření lidské populace: složení v hlavních regionech

100 %, 50 %, 0 %, 50 %, 100 %: Původní obyvatelé; Nepůvodní obyvatelé

Populační centra

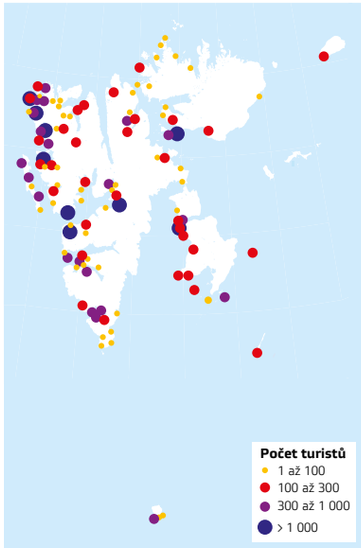
300 000; 170 000; 60 000; 30 000; 3 000 a méně

Místa těžby ropy a plynu; Velké těžební oblasti; Hlavní transportní cesty vytěžených surovin; Potenciální transportní cesty vytěžených surovin

A.O.: Autonomní oblast

Obr. 2.16: Geografické rozšíření lidské populace v Arktidě včetně nepůvodních obyvatel koncentrovaných v průmyslových oblastech (Schoolmeester et al. 2019).

Obr. 2.16 dokumentuje rozmístění obyvatel v Arktidě včetně velikosti lidských sídel v rozdílných geografických částech. Z hospodářského hlediska představují nejdůležitější odvětví této oblasti těžba surovin (diamantů, železa, zinku, ropy a zemního plynu), těžba dřeva a průmyslové rybářství. Vzhledem ke geografickému rozmístění a sociálnímu složení obyvatel je vliv změn klimatu na obyvatele Arktidy velmi rozdílný.



Obr. 3.16: Průměrné roční počty turistů na lokalitách Svalbardu v letech 2001 až 2010 (Elster, zdroj dat Hagen et al. 2012).

Život lidí na Svalbardu

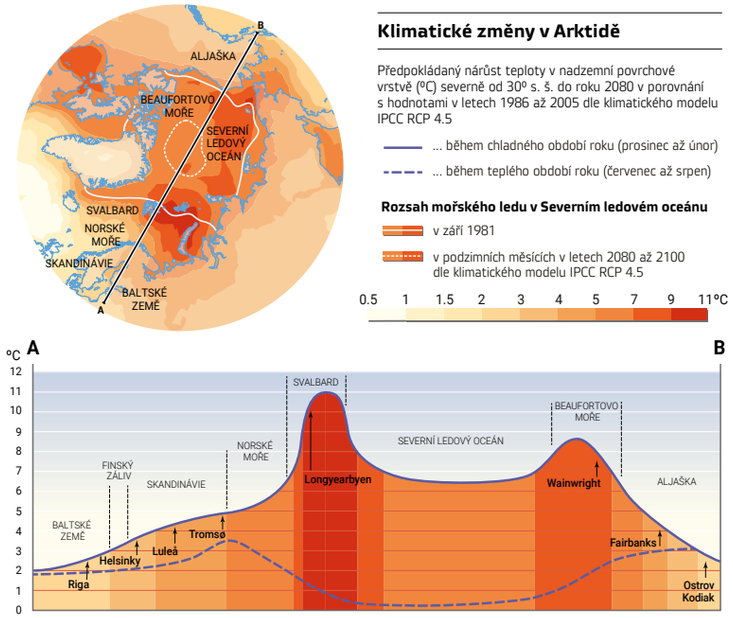
Svalbardská smlouva podepsaná v Paříži v roce 1920 a platná od roku 1925 zaručovala prvním 14 státům rovné podmínky při komerčním využívání souostroví a okolních teritoriálních vod. Od počátku minulého století spočívala hlavní hospodářská aktivita v těžbě uhlí, jež začala být významně utlumována až na začátku 21. století. Dnešní struktura zaměstnanosti na Svalbardu je tvořena pracovníky společnosti Store Norske těžící uhlí a především pak zaměstnanci ve službách včetně podpory turismu (Svalbard navštíví ročně kolem 80 000 turistů). Obr. 3.16 dokumentuje lokality navštěvované turisty a každoroční četnost těchto návštěv. Značnou část zaměstnanosti na Svalbardu představují rovněž pracovníci v akademickém sektoru (okolo 350 milionů NOK je rok co rok investováno do výzkumu). Dalšími státy, které se intenzivně podílejí na výzkumu Svalbardu, jsou například Německo, Polsko, Itálie, Velká Británie, Francie, Čína a Jižní Korea, přičemž největší část výzkumu je zaměřena na fyzikální geografii a biologii.

Kromě norské těžební společnosti Store Norske na Svalbardu působí také ruská společnost Trust Arktikugol, která provozuje doly v blízkosti Barentsburgu, kde pracuje okolo 400 horníků. Na celém Svalbardu žije v současnosti okolo 2 500 obyvatel. Jejich počet a zaměstnanecké spektrum se velmi často mění, a to zejména v závislosti na ročním období. Trvale osídleny jsou Longyearbyen a Barentsburg, asi 25 obyvatel žije taktéž trvale ve vědeckém městečku Ny-Ålesund a několik polských vědců působí celoročně na vědecké základně v Hornsundu. Údaje o sociálních podmínkách na

Svalbardu jsme čerpali z publikací vydávaných Statistickým úřadem Norska (anglicky Statistics Norway; viz www.ssb.no).

Klimatické změny a jejich vliv na ekosystém Arktidy

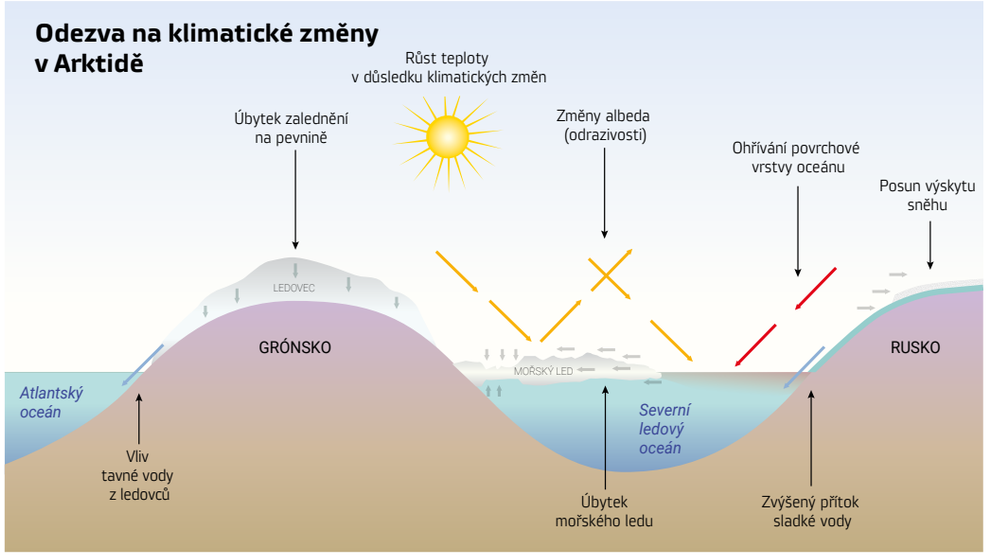
Na vládní konferenci zemí Arktické rady ve Fairbanksu v roce 2017 bylo konstatováno, že za klimatické změny a znečištění v Arktidě jsou zodpovědné všechny průmyslově vyspělé země. Závěrečná deklarace uvádí, že produkce skleníkových plynů s navazujícím oteplováním a znečištěním, které se do Arktidy dostává přenosem na dlouhé vzdálenosti, významně ovlivňuje arktický ekosystém, rychlé změny v biodiverzitě Arktidy nevyjímaje. Jak je patrné z Obr. 4.16 a 5.16, lokální svalbardská populace a hospodářské aktivity na souostroví jsou zanedbatelné a celé toto území je ovlivněno především globálními procesy a výše zmíněným transportem znečištění na dlouhé vzdálenosti.



Obr. 4.16: Předpokládaný nárůst teploty v arktické oblasti v nadzemní povrchové vrstvě do roku 2080 v porovnání s obdobím let 1986 až 2005 dle klimatického modelu IPCC RCP 4.5 (Schoolmeester et al. 2019).

Globální oteplování, způsobené zejména antropogenními emisemi oxidu uhličitého a ostatních skleníkových plynů, je dlouhodobý, velmi postupný a změny působící proces, který významně a intenzivně ovlivňuje mořský i pevninský ekosystém Arktidy. Odezva na něj je značně různorodá a mnohdy těžko dokumentovatelná. Nejčastějšími projevy oteplování v Arktidě jsou výskyty klimatických extrémů, jakými jsou třeba lokální hurikány, a snadno pozorovatelnými důsledky jsou rovněž zkracování zimních období a výskyt zimních oblev a dalších výkyvů v průběhu ročního cyklu počasí. V subarktické části Arktidy dochází například ke vzniku velkoplošných požárů, které jsou odpovědí na dlouhodobá sucha v rozsáhlých kontinentálních oblastech. Pro změny v subarktické oblasti se vžil termín „hnědnutí Arktidy" (anglicky *browning of the Arctic*); ve vysoké Arktidě naopak s táním ledovců a rozvojem vegetace dochází k takzvanému „zelenění Arktidy" (anglicky *greening of the Arctic*). Mezivládní panel pro změnu klimatu analyzuje a předpovídá odezvu na posun klimatu za použití několika klimatických scénářů. Jedním ze scénářů, který považujeme za nejrealističtější, je prognóza RCP 4.5 na období od září roku 1981 do září roku 2080 až 2100. Přiložený Obr. 4.16 dokumentuje nárůst teploty napříč arktickou oblastí v zimním a letním období a reakci pokrytí Arktického oceánu mořským ledem.

Komplexnost a propojenost jednotlivých dějů souvisejících s klimatickou změnou v Arktidě dobře ilustruje Obr. 5.16. S narůstající teplotou atmosféry dochází k tání ledovců na pevnině (především v Grónsku) a snižuje se taktéž plocha a mocnost zalednění Arktického oceánu. Současně se zmenšuje rozloha a doba pokrytí pevniny sněhem (v důsledku zkracování zimních období a nárůstu zimních oblev, jak bylo uvedeno výše). Tím se snižuje albedo čili část slunečního záření, které se odráží od pevniny a moře pokrytého ledem a sněhem (od moře a pevniny pokrytých sněhem a ledem se odrazí 80 až 90 % dopadajícího slunečního záření). Nepřítomnost ledu a sněhu má za následek pohlcování (absorpci) velkého množství slunečního záření do prostředí (do vodní hladiny a pevniny bez sněhu a ledu se absorbuje 80 až 90 % sluneční energie). Albedo a odraz či pohlcování sluneční energie jsou principiální fyzikální faktory, jež



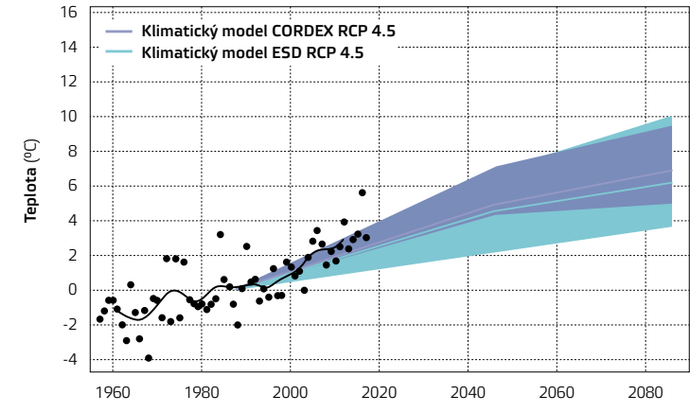
Obr. 5.16: Schéma ilustrující odezvu jednotlivých typů ekosystémů v arktické oblasti na klimatické změny. Šipky znázorňují pohlcování sluneční energie (červeně), odraz (žlutě), odtávání sněhu a ledu (černě) a odtok roztáté vody (modře; Schoolmeester et al. 2019).

významně ovlivňují tok energie arktickým ekosystémem. Schéma principu albeda je dokumentováno na Obr. 5.16.

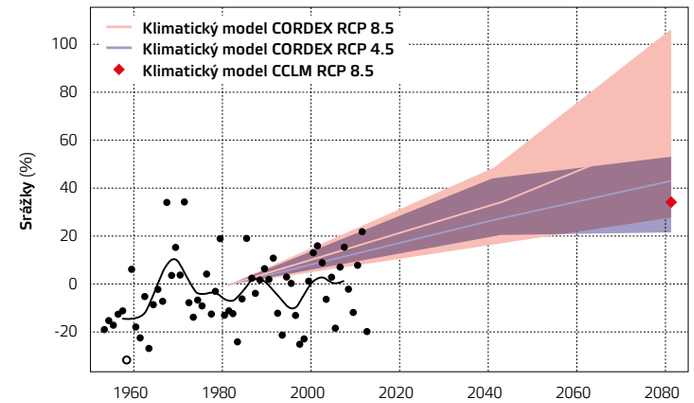
Klimatické změny a jejich vliv na ekosystém Svalbardu

Jak již bylo představeno v předešlé podkapitole (Obr. 4.16), souostroví Svalbard je oblastí, která je nejvíce postižena oteplováním (v období od roku 1971 do roku 2017 došlo ke zvýšení teploty o 3 až 5 °C), a to se všemi důsledky, které tento proces doprovázejí. Informace o změně klimatu na Svalbardu jsme čerpali z Hanssen-Bauer et al. 2019.

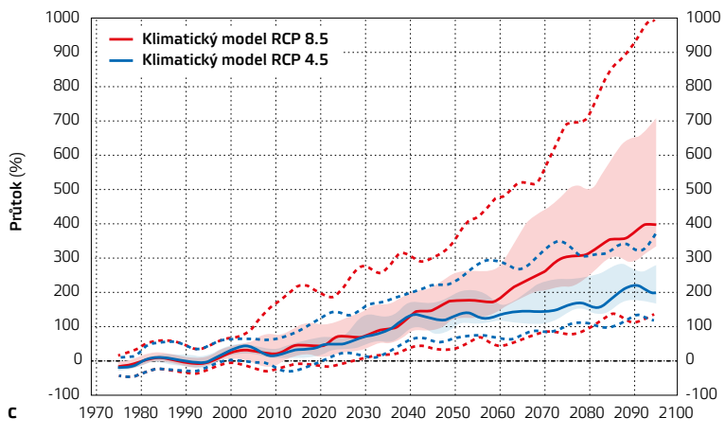
Data jsme převzali na základě dříve představeného mírnějšího klimatického modelu RCP 4.5, jenž předpokládá, že se po roce 2040 podaří snížit emise skleníkových plynů. Dle tohoto modelu je očekáván nárůst průměrné roční teploty na Svalbardu v obdobích mezi lety 1971 až 2000 a 2071 až 2100 o 7 °C (Obr. 6.16a) a současně dle něho dojde k 45% navýšení srážek, které se budou vyskytovat v častých silných lijácích (Obr. 6.16b). To by mělo mít za následek dramatické zvýšení průtoků řek (Obr. 6.16c) a tání ledovců, zkrácení období, kdy je krajina Svalbardu pokrytá sněhem, a četnější



a



b



c

Obr. 6.16: Data o Svalbardu projektovaná na základě nejpravděpodobnějšího klimatického modelu IPCC RCP 4.5: (**a**) nárůst průměrné teploty; (**b**) nárůst průměrných srážek s jejich odhadovaným zvýšením o 45 %; (**c**) dramatické zvýšení průměrného ročního průtoku řek a rychlosti tání ledovců v důsledku nárůstu průměrných srážek (Hanssen-Bauer et al. 2019).

výskyt zimních oblev. V návaznosti na stoupající teplotu vzduchu dle modelu RCP 4.5 vzroste rovněž teplota mořské vody v okolí Svalbardu, a to o 1 °C, a sníží se salinita. Zvýšení teploty a srážek významně prodlouží vegetační období (ze 3 na 6 měsíců) a zkrátí zimní periodu (z 9 na 6 měsíců).

Tající kryosféra Arktidy

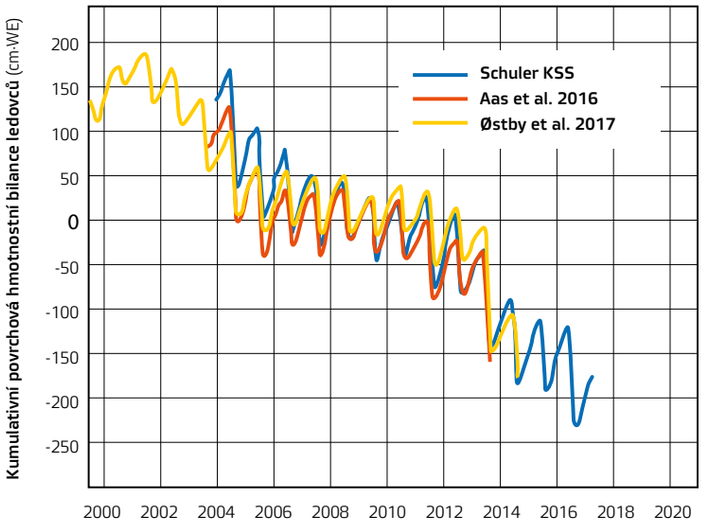
Pevninské a mořské ledovce společně s mocností a délkou sněhové pokrývky rychle reagují na oteplování (Obr. 7.16). Tání ledu a sněhu významně ovlivňuje všechny fyzikální, chemické a biologické procesy, které probíhají v pevninských i mořských částech Arktidy. Dle výsledků z dlouhodobého satelitního monitoringu se rozloha mořského zalednění od roku 1979 snížila o 40 % a některé matematické modely dokonce předpokládají, že Severní ledový oceán bude již v druhé polovině tohoto století v některých letních obdobích bez mořského ledu. Rovněž rychlost úbytku pevninských ledovců, především grónského kontinentálního ledovce, je velmi alarmující. S táním pevninského ledu úzce souvisí i zvyšující se hladina světových oceánů, jež se projevuje celkovou erozí pobřeží a poškozením urbanizovaných přímořských oblastí. Ubývání ledové pokrývky Arktického oceánu a expanze hospodářských aktivit do Arktidy současně ovlivňují také cirkulaci mořských proudů a geografickou výměnu mořské vody různých vlastností (hustší, více slané a studené hlubinné mořské vody s vodou menší hustoty, méně slanou, brakickou a teplejší). To má dopad na intenzitu výměny energie pomocí mořských a následně vzdušných geografických cirkulací, příkladem čehož je třeba zeslabení vlivu Norského proudu v severní části Atlantského oceánu. Další rychlá změna se týká chování sezónního pokrytí krajiny sněhem. V rozmezí let 1982 a 2011 klesl počet dní, kdy je krajina pokryta sněhem, v eurasijské arktické oblasti o 12,6 dne a v severoamerické arktické oblasti o 6,2 dne. Změny kryosféry spojené s intenzitou přítoků vody z velkých řek ústících do okrajových moří Severního ledového oceánu dokumentuje přiložený Obr. 7.16, jenž ukazuje vliv tání kryosféry na Arktidu.

Obr. 7.16: Schéma charakterizující změny v rozsahu pevninských a mořských ledovců společně s typickou mocností a délkou sněhové pokrývky v arktické oblasti (Schoolmeester et al. 2019).

Tající kryosféra Svalbardu

Pevninské ledovce jsou velmi komplikovaným systémem a jejich dlouhodobé chování je podmíněno interakcí s klimatem. Na Svalbardu je chování pevninských ledovců monitorováno od druhé poloviny 19. století a za pomoci celé řady metod je vývoj zalednění rekonstruován za období od začátku holocénu, tj. posledních cca 11,7 ka. K rekonstrukci vývoje zalednění se používají rozličné geomorfologické metody zaměřené na vývoj ledovcových morén a kombinované s datováním vegetace, substrátu a jezerního sedimentu. Za použití těchto metod bylo prokázáno, že posun okrajů ledovců

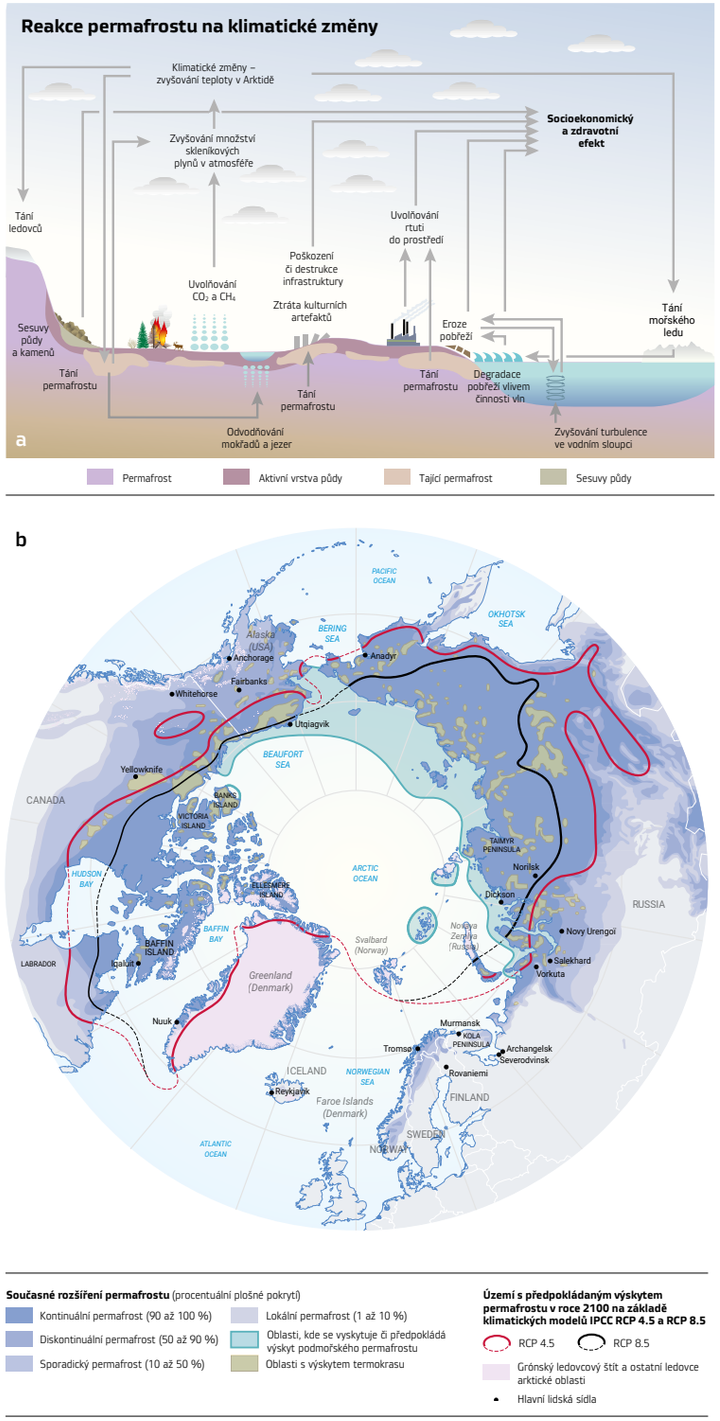
vždy neodpovídá celkové hmotnostní bilanci ledovců, protože dochází k periodickým posunům ledu. Přesto tato měření přispívají k upřesnění celkové bilance ledovců na Svalbardu, kde za posledních 32 let odtálo přibližně 7 % pevninských ledovců s průměrem 0,2 % za rok (Obr. 8.16). Na celém souostroví Svalbard nejsou v současné době pevninské ledovce, které by zvyšovaly svoji plochu zalednění. Také na základě geodetického měření hmotové bilance ledovců bylo prokázáno, že hmota pevninského ledu na Svalbardu ubývá (v jižní části souostroví je obecně ubývání ledovců rychlejší než na severu). O zalednění podrobněji pojednává 5. kapitola.



Obr. 8.16: Úbytek ledovců na Svalbardu (Hanssen-Bauer et al. 2019).

Tající permafrost v Arktidě

Permafrost se nachází na 22 % povrchu naší planety (v severní polokouli zabírá 15 milionů km²) a značně rozšířen je rovněž v Arktidě, kde zasahuje i do některých částí mořského šelfu. Uvnitř permafrostu se nachází 1 500 bilionů t zamrzlého uhlíku, tedy dvakrát více než je obsaženo v atmosféře Země. Procesy spojené s fyzikálními, chemickými

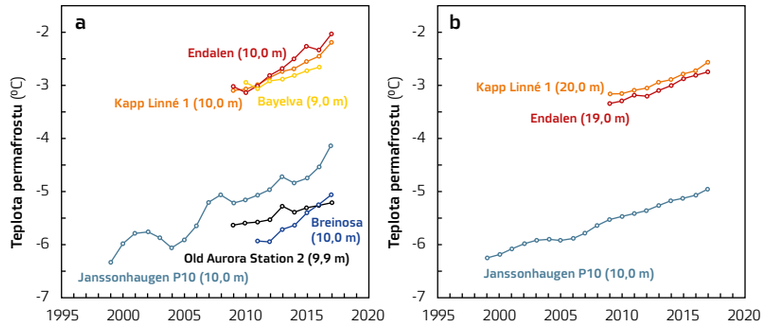


Obr. 9.16:
(**a**) Schéma změny arktických biotopů pod vlivem tání permafrostu;
(**b**) vývoj tání arktického permafrostu na základě klimatických modelů IPCC RCP 4.5 a RCP 8.5 (Schoolmeester et al. 2019).

a biologickými změnami permafrostu způsobenými oteplováním jsou velmi intenzivně studovány a monitorovány ve všech částech Arktidy. Ačkoliv v posledním období nebylo uvolňování skleníkových plynů z tajícího permafrostu vysoké, očekává se, že s nárůstem teploty budou hodnoty uvolňovaných plynů mnohonásobně vyšší. Koncentrace skleníkových plynů v atmosféře, rychlost oteplování a tání permafrostu s následným uvolňováním skleníkových plynů jsou vzájemně propojené procesy, a proto tání permafrostu představuje globálně značně nebezpečný proces. Současně tání permafrostu přispívá ke změně arktických biotopů (k vysychání mokřadů, ke vzniku požárů či k degradaci tundry) a velmi významně narušuje urbanizovanou část Arktidy, její sociální strukturu nevyjímaje (Obr. 9.16a). Termokrasová jezera, která vznikají v terénních depresích po roztátém permafrostu, mohou působit jako vodiče vyšší teploty do hlubších vrstev permafrostu a způsobovat tání permafrostu a emise skleníkových plynů ze starších a hlubších vrstev permafrostu. Dle více optimistického klimatického modelu RCP 4.5 by byl permafrost zachován ve velké části Kanadského arktického souostroví a ve značné části sibiřské oblasti (Obr. 9.16b).

Permafrost na Svalbardu a nebezpečí jeho tání

Od roku 2000 je zaznamenávána narůstající teplota permafrostu v oblasti Aljašky, vysoké kanadské Arktidy a Svalbardu, a právě na Svalbardu je z oblasti vysoké Arktidy oteplování permafrostu největší. Mocnost svalbardského permafrostu je kolem 100 m v údolích a 400 až 500 m v horských oblastech. V pobřežních oblastech s vysokou sněhovou pokrývkou jsou teploty permafrostu nejvyšší, v centrální části Svalbardu v okolí Longyearbyenu, Barentsburgu a oblasti Kapp Linne sezónní teplota na povrchu půdy kolísá od –1,3 do –4,1 °C a v hloubce vrtů v permafrostu, kde nedochází k sezónním výkyvům teploty, se teplota pohybuje od –2,6 do –5,2 °C. V jižní části Svalbardu v okolí Hornsundu je permafrost nejteplejší a teplota v hloubce 2 m se pohybuje kolem –1,1 °C, nejstudenější permafrost je na druhé straně, tedy v severozápadní části Svalbardu v oblasti Ny-Ålesundu s teplotou –2,8 °C. Ve vrtech, kde se měří teplota permafrostu, je od roku 2000 zaznamenáván postupný nárůst teplot v hloubkách od 10 do 20 m (Obr. 10.16). Roční nárůst teploty permafrostu v hloubce 20 m (Obr. 10.16b) v různých částech Svalbardu se pohybuje v rozmezí 0,06 až 0,15 °C a dokonce i v hloubce 80 m je tento nárůst stále detekovatelný. Rovněž hloubka aktivní vrstvy se postupně zvětšuje: v období mezi lety 1999 až 2018 se ročně zvýšila o 1,6 cm a pohybuje se od 49 do 300 cm. Na základě rychlosti oteplování permafrostu již diskutovaný klimatický model RCP 4.5 předpovídá, že do konce století v některých oblastech Svalbardu do určitých hloubek a v jistých typech substrátu permafrost degraduje. Postupná degradace permafrostu bude mít velký vliv na celý geo- a ekosystém Svalbardu a bude se projevovat především ve svahových a příbřežních oblastech vznikem sněhových a sněho-bahenných, případně sněho-kamenných sesuvů, zvýšenou soliflukcí a dalšími geomorfologickými projevy spojenými s nestabilitou zvodnělé povrchové aktivní vrstvy půdy.

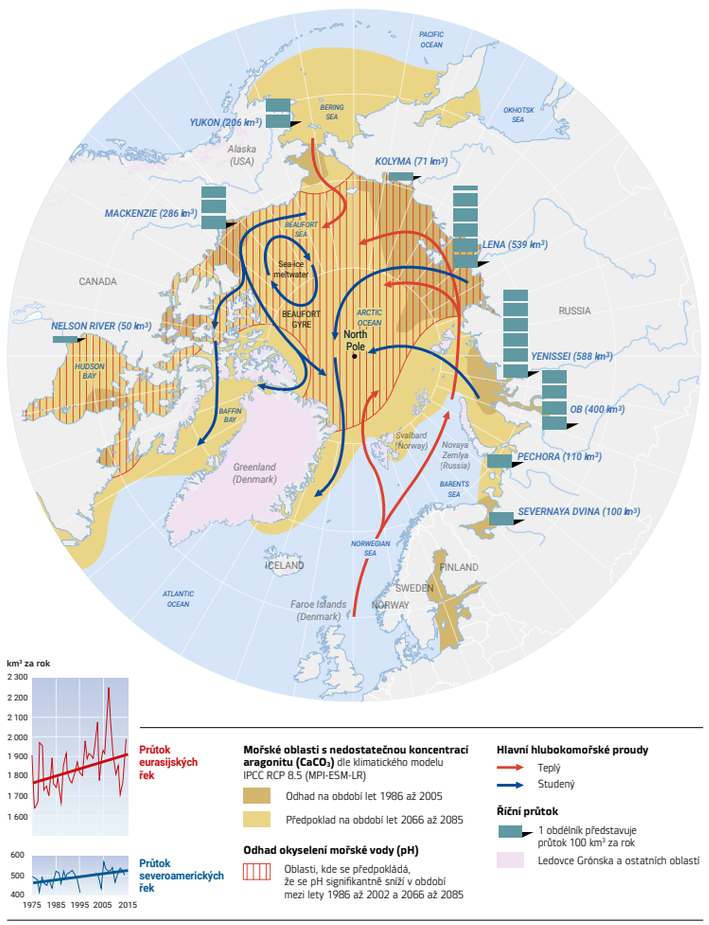


Obr. 10.16: Grafy charakterizující nárůst teploty permafrostu na vybraných lokalitách Svalbardu v hloubce (**a**) 10 m a (**b**) 20 m (Hanssen-Bauer et al. 2019).

Acidifikace Arktického oceánu

Voda světových oceánů se díky antropogenní produkci oxidu uhličitého okyseluje (tj. snižuje se její alkalita, respektive má nižší hodnoty pH). Čím více emisí CO_2 se dostává do atmosféry, tím více mořská voda pohlcuje oxid uhličitý,

který snižuje její pH. Od počátku průmyslové revoluce se povrchová vrstva v oceánech okyselila o 30 %. Kyselejší mořská voda je chudší na sloučeniny uhličitanu vápenatého (Obr. 11.16), jejž potřebují mořské organismy ke stavbě svých koster a ulit. Brakická voda Arktického oceánu je na změny kyselosti zvláště náchylná, neboť je méně slaná (do Arktického oceánu přitéká ohromné množství sladké vody z velkých sibiřských a severoamerických řek) a studená, tudíž se v ní oxid uhličitý snadněji rozpouští. Z těchto důvodů je Severní ledový oceán s organismy, které v něm žijí, vystaven velkému stresu z nedostatku uhličitanu vápenatého. Tento stres se projevuje na úrovni jednotlivých organismů a předpokládá se, že bude ovlivňovat celý ekosystém arktických moří



Obr. 11.16: Charakteristika vývoje okyselování Severního ledového oceánu dle různých klimatických modelů v závislosti na ostatních ekologických faktorech spojených s probíhajícími klimatickými změnami (Schoolmeester et al. 2019).

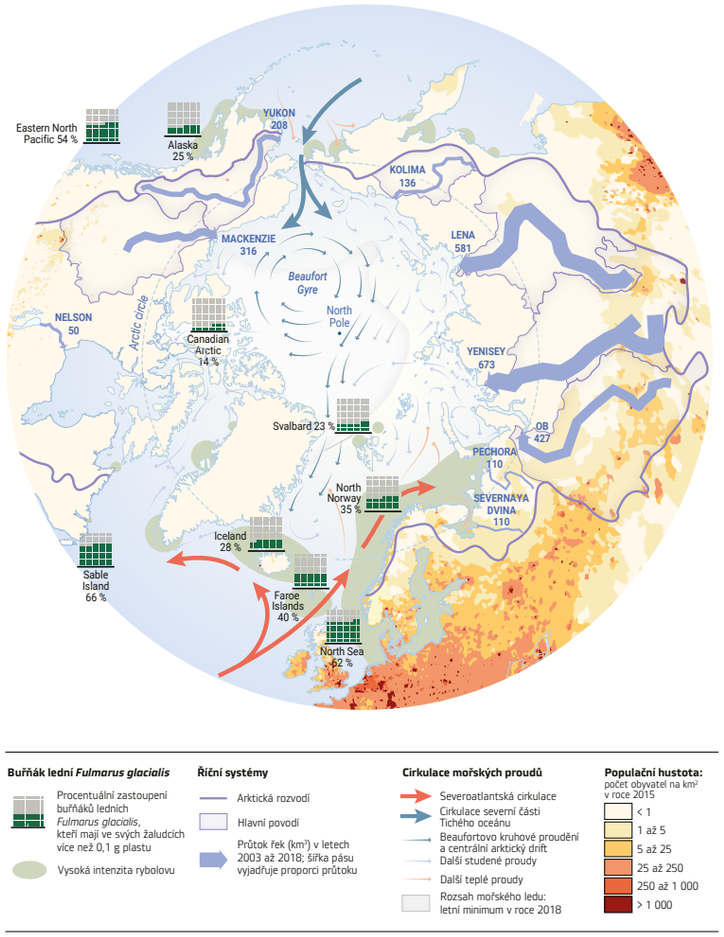
a oceánu, především pak na úrovni potravních řetězců. Chemické složení mořské vody v okolí Svalbardu a obsah uhličitanu vápenatého v ní se velmi proměňují – jak v souvislosti s přítokem sladké vody z tajících ledovců, tak v souvislosti se sezónními změnami v produkci fytoplanktonu (zvýšená fotosyntéza) a fytobentosu (zvýšené čerpání oxidu uhličitého). Zejména východní oblasti Svalbardu mohou být potenciálně vystaveny okyselování a nedostatku uhličitanu vápenatého.

Znečištění Arktidy

Ačkoliv znečištění všeho typu působí především lokálně, díky mořským a vzdušným proudům a také díky vyústěním velkých sibiřských a severoamerických řek do arktické oblasti je tato část naší planety „skládkou“ odpadu, který se sem dostává z celého světa. Jedovaté látky pocházející ze znečištění jsou obsaženy ve vzduchu, ve vodě, ve sněhu, v ledu, v půdě i v živých organismech. Některé jedovaté látky původem z odpadu se dostávají do potravních řetězců a způsobují zdravotní problémy.

Jedny z nejnebezpečnějších jsou jedovaté průmyslově vyráběné organické látky, například pesticidy a jejich produkty rozkladu. Byť jsou tyto látky v arktické oblasti používány jen výjimečně, jsou zde akumulovány, neboť se sem dostávají přenosem na dlouhé vzdálenosti, a uskladněny po dlouhé období. Jejich zvýšené koncentrace byly společně s vysokou koncentrací rtuti zdokumentovány v různých oblastech Arktidy jako toxická součást tkání některých organismů.

Další důležitý typ znečištění pro arktickou oblast představují mikro- a nanoplasty, které znečišťují moře, oceány a pobřeží a ze socioekonomického hlediska způsobují největší problém současnosti. Ve světových oceánech se aktuálně nachází kolem 150 milionů t plastů, jež se mořskými a vzdušnými proudy dostávají do všech, a to i těch geograficky nejizolovanějších, oblastí světa (Obr. 12.16). Převážná většina plastů, které znečišťují Arktidu, pochází z jiných oblastí. Lokální přispění je velmi malé a významněji se na něm podílí pouze arktický průmyslový rybolov.

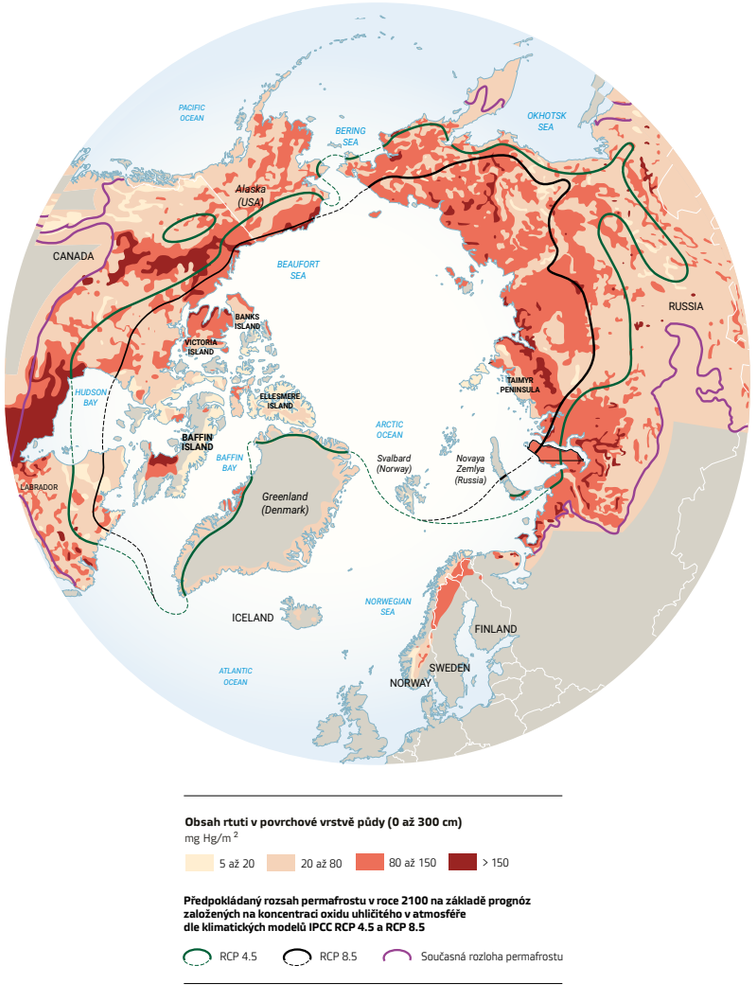


Obr. 12.16: Cesty, kterými se mikro- a nanoplasty dostávají do arktické oblasti, a obsah plastů v zažívacím traktu buřňáka ledního *Fulmarus glacialis* (Schoolmeester et al. 2019).

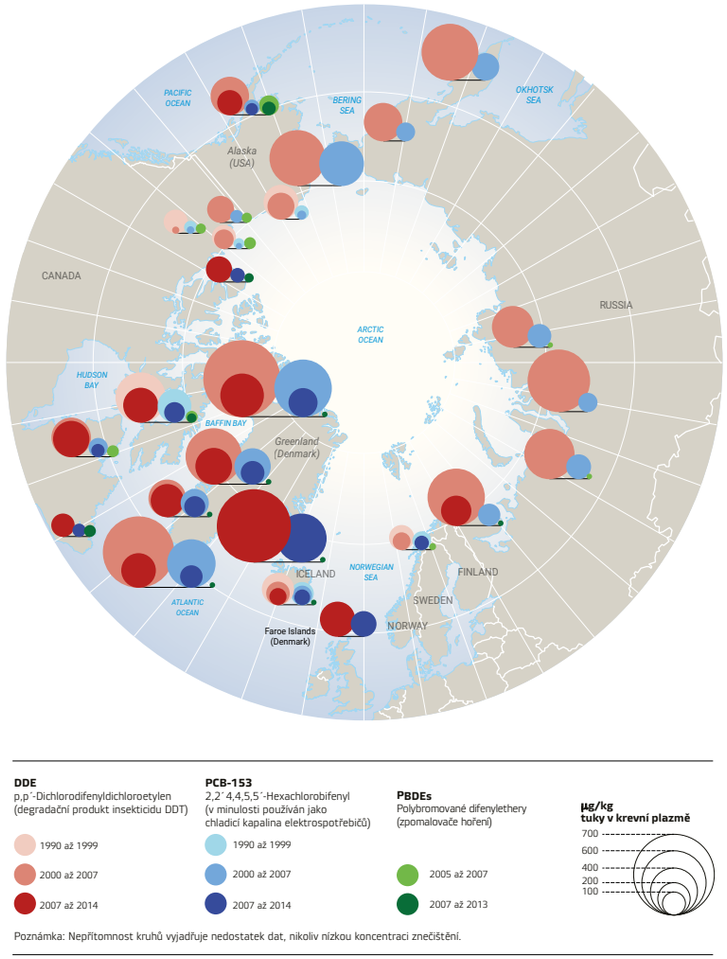
Rtuť, jeden z nebezpečných těžkých kovů, se dostává do životního prostředí širokou škálou hospodářských činností a do Arktidy je přenášena vzdušnými proudy na dlouhé vzdálenosti. V Arktidě se následně kumuluje v půdě a permafrostu, kde se chemicky a biochemicky váže do složitých sloučenin (Obr. 13.16). Zatím není příliš známo, jaký vliv bude mít oteplování na uvolňování toxických složek rtuti do prostředí, je pouze patrné, že koncentrace rtuti uložené v arktické oblasti jsou vysoké.

Znečištění, které jsme popsali v odstavcích výše, ovlivňuje zdraví a fungování všech složek ekosystému – od člověka a ostatních vrcholových konzumentů až po ekologické

vztahy terestrického i mořského systému Arktidy. Jedovaté průmyslově vyráběné organické látky a některé z těžkých kovů (například již zmíněná rtuť) se akumulují v potravních řetězcích a u vrcholových konzumentů a predátorů (včetně člověka) se hromadí v tkáních a ovlivňují zdraví (hormonální a imunitní systémy) místních populací. Lokální populace jsou většinou závislé na místních zdrojích potravy, a tak se při konzumaci potravin dostávají do jejich organismů i cizorodé jedovaté látky, které jim způsobují zdravotní problémy. Obr. 14.16 ukazuje obsah vybraných jedovatých látek v krvi a mateřském mléce žen v Arktidě. Obr. 15.16 dokumentuje



Obr. 13.16: Obsah rtuti charakterizovaný na mapě různě sytými barvami (Schoolmeester et al. 2019).

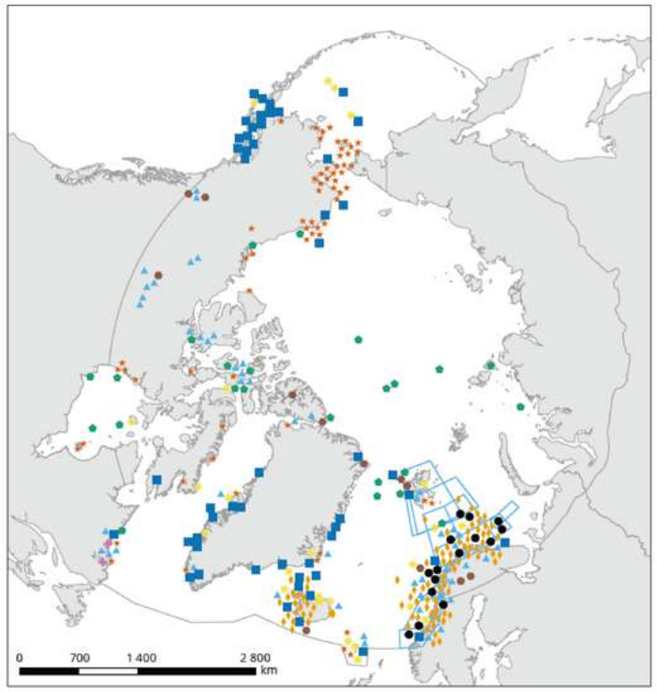


Obr. 14.16: Hladina polutantů v krvi či mateřském mléce žen v plodném věku v Arktidě (Schoolmeester et al. 2019).

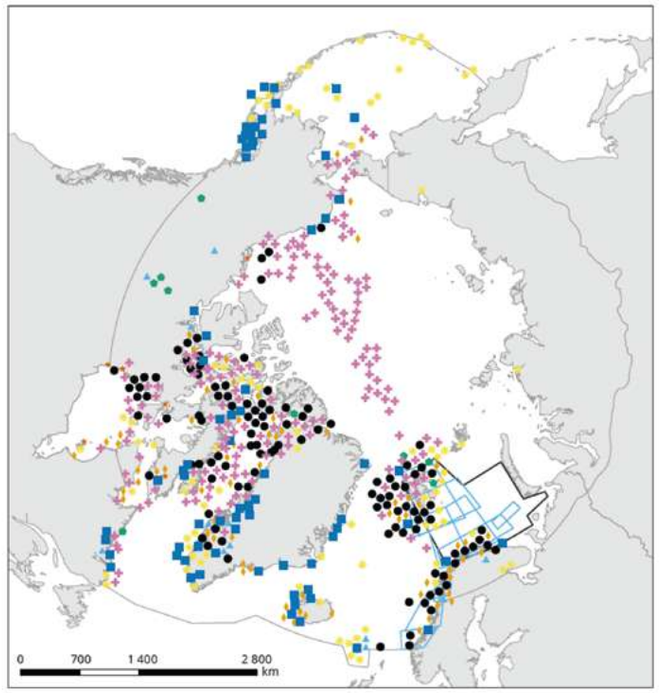
současné monitorovací lokality na chemické kontaminanty napříč Arktidou ve všech typech prostředí (atmosférické depozice, vodní sediment, pláže, led a sníh, voda, bezobratlí, ryby, mořští ptáci a savci).

Znečištění mořského i suchozemského arktického prostředí plasty a mikroplasty je jedním z environmentálně nejpalčivějších problémů současnosti. Země Arktické rady se domluvily na detailním monitoringu a navrhly metodiku dlouhodobého sledování. Informace o znečištění plasty a mikroplasty jsme čerpali z AMAP 2021. Obr. 16.16 dokumentuje lokality, v nichž aktuálně probíhá monitoring výskytu plastů a mikroplastů ve všech výše zmíněných typech prostředí.

Obr. 15.16: Průběžně monitorované znečištění napříč arktickou oblastí. **Barevné značky – typy prostředí:** černé kolečko – mokřadní sediment; modrý čtverec – pláže; modrý trojúhelník – ryby; zelený pětiúhelník – led a sníh; růžový kosočtverec – bezobratlí; pěticípá hvezdička – savci; vícecípá hvězdička – mořští ptáci; modré ohraničení – místa mořského rybolovu; tenká čára – oblast AMAP (AMAP 2021).



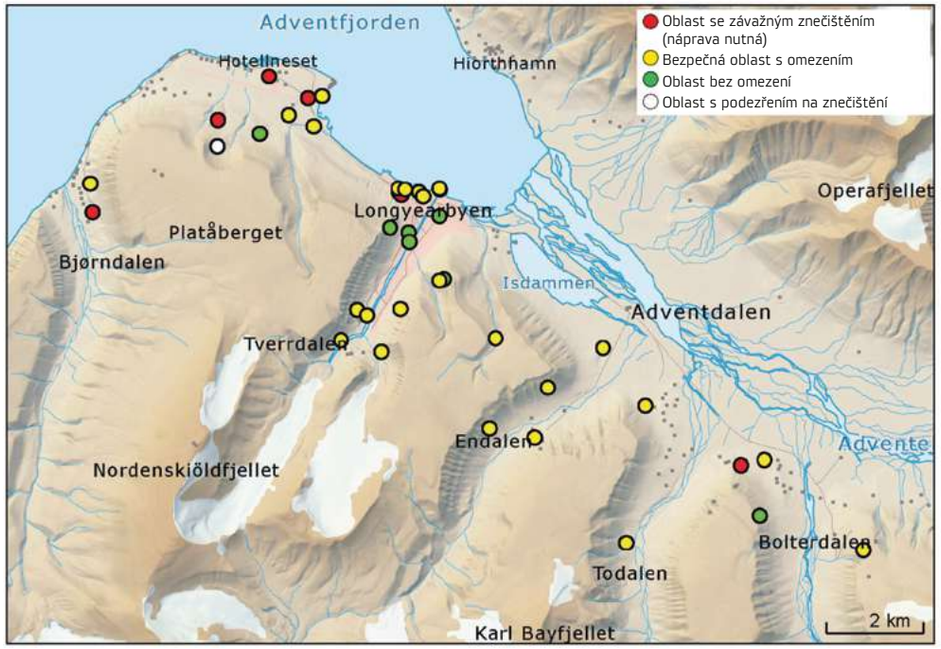
Obr. 16.16: Znečištění Arktidy plasty a mikroplasty monitorované ve vyznačených oblastech Arktidy. **Barevné značky – typy prostředí:** černé kolečko – sediment v mokřadech; modrý čtverec – pláže; modrý trojúhelník – ryby; zelený šestiúhelník – led a sníh; oranžový kosočtverec – bezobratlí; červená pěticípá hvězdička – savci; žlutá vícecípá hvězdička – mořští ptáci; fialový kříž – voda; modrá linie – lov ryb; tlustá černá čára – mořský sediment; tenká černá čára – oblast AMAP (AMAP 2021).



Znečištění Svalbardu

Souostroví Svalbard má díky své geografické poloze a současně díky specifickým klimatickým podmínkám, jež zde panují, významné postavení z hlediska znečištění a dalo by se říci, že je jakýmsi rezervoárem znečištění v Arktidě (Granberg, Ask et Gabrielsen 2017). Tato oblast je, stejně jako i celá Arktida, znečištěna především látkami, které jsou přenášeny z jižněji položených industriálních oblastí Eurasie. Na Svalbardu je prováděn dlouhodobý důsledný monitoring spojený s průzkumem jednak transportu znečištění na dlouhé vzdálenosti, jednak také znečištění z lokálních zdrojů, jež je spojeno s těžebními aktivitami (znečištění těžkými kovy a kyselinami), a zdrojů ropných látek a skládek domovního odpadu (polycyklických aromatických uhlovodíků, polychlorovaných bifenylů, pesticidů, těžkých kovů atd.). Některé v minulosti kontaminované lokality již byly nebo dnes jsou asanovány (přehled kontaminace prostředí v okolí Longyearbyenu je dokumentován na Obr. 17.16). Současně je u celé řady historicky významných industriálních lokalit stále prováděn monitoring stavu znečištění a jsou připravovány další asanační práce. Databázi znečištění spravuje Norská environmentální agentura (NEA, anglicky Norwegian Environmental Agency; viz grunn.miljodirektoratet.no).

Obr. 17.16: Kontaminované lokality v okolí Longyearbyenu (Gronberg et al. 2017).



Obr. 18.16: Plasty znečištěná pláž na ostrově Severovýchodní země v zátoce Goosbukta (Archiv CPE).

Rovněž mořské i terestrické prostředí Svalbardu je velmi intenzivně vystaveno znečištění plasty a mikroplasty. Souostroví a jeho okolní mořský ekosystém jsou podrobně monitorovány na přítomnost tohoto typu znečištění. Úřad guvernéra Svalbardu organizuje pro dobrovolníky takzvané „Sběrové akce“, v rámci nichž vyjíždí loď guvernéra do různých pobřežních oblastí a dobrovolníci sbírají na plážích a v jejich okolí nashromážděný odpad. Jednou z lokalit, která byla v minulosti v rámci takové akce vyčištěna, je Severovýchodní země, severní část souostroví, konkrétně zátoka Goosbukta v Brennevinsfjordu (Obr. 18.16).

Migrace a invaze organismů

V Arktidě žije přibližně 21 000 druhů rostlin, hub, hmyzu, bezobratlých živočichů, ryb, ptáků a savců. Ptáků zde žije asi jedna třetina všech druhů na planetě a většina z nich je svým potravním řetězcem vázána na mořský ekosystém: například u vrubozobých (husy či kachny) jsou více než dvě třetiny druhů hnízdně vázány na arktický nebo subarktický ekosystém. Velké procento druhů organismů žijících v Arktidě migruje mezi arktickou oblastí a mírným pásmem, mezi terestrickým a mořským prostředím. Přehled vývoje migrace a invaze nových druhů do Arktidy vzhledem k antropogenním změnám v této části světa přinášíme na základě zprávy OSN z Programu OSN pro životní prostředí z roku 2019 (Schoolmeester et al. 2019). Hlavní migrační směry mezi arktickou oblastí a mírným zeměpisným pásmem dokumentuje Obr. 19.16. Migrační směry, intenzita a časování migrace jsou ovlivněny celou řadou přirozených i antropogenně podmíněných změn a opačně má migrace vybraných druhů velký dopad na ekonomický rozvoj konkrétních oblastí, například turismu včetně sportovního lovu.

S rozvojem lidské civilizace a s ní související schopnosti cestovat a objevovat všechny části naší planety jsou spojeny

Rozšíření divokých a domestikovaných sobů
- Karibu
- Sob

Početní trendy v populaci karibů a sobů
- Růst
- Pokles

- Rozloha mořského ledu v září 2018
- Hranice Ochrany arktické flóry a fauny (CAFF)
- Hlavní vodní přehrady
- Komerční průmyslový rybolov v létě a na podzim
- Hlavní ptačí migrační trasy
- Řeky, v nichž migrují ryby mezi mořským a sladkovodním prostředím

Hlavní migrační trasy mořských savců
- **Kytovci:** běluha severní *Delphinapterus leucas*, narval jednorohý *Monodon monoceros*, velryba grónská *Baleana mysticetus*, plejtvákovec šedý *Eschrichtius robustus*
- **Ploutvonožci:** mrož lední *Odobenus rosmarus*, lachtan medvědí *Callorhinus ursinus*, tuleň vousatý *Erignathus barbatus*

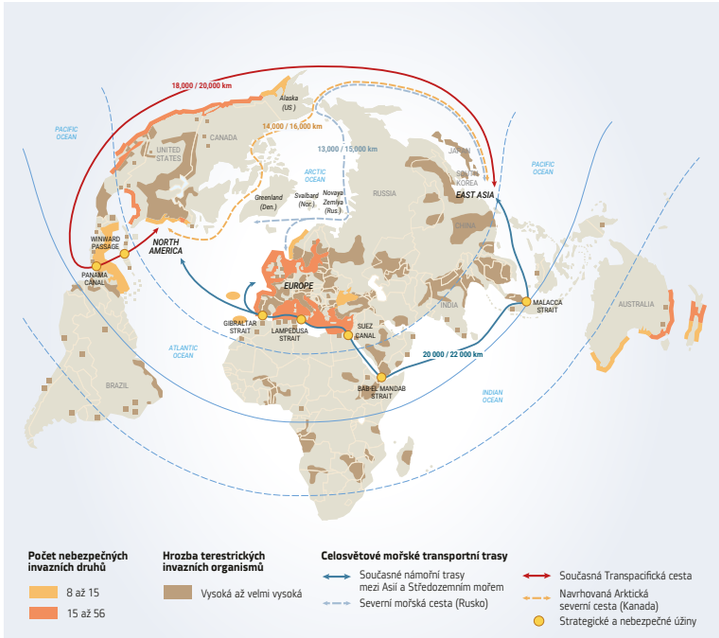
Obr. 19.16: Hlavní migrační trasy organismů mezi mírnou oblastí a Arktidou (Schoolmeester et al. 2019).

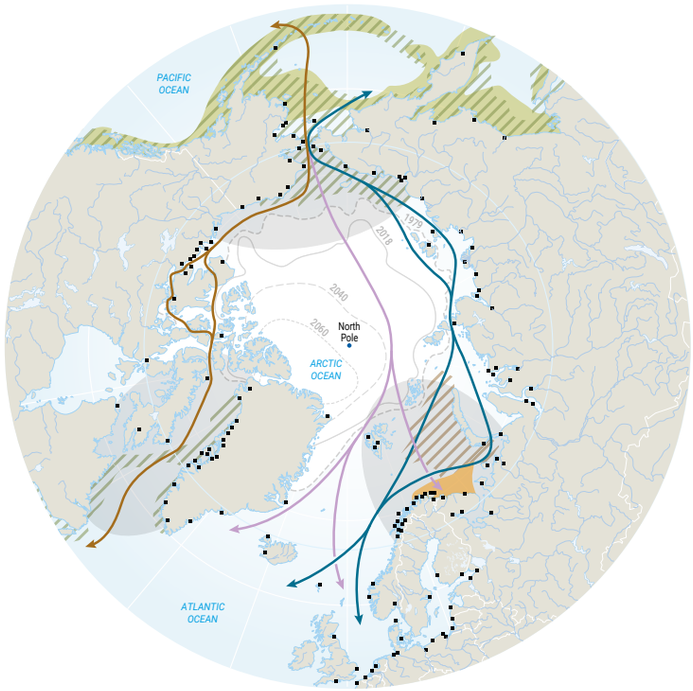
rovněž právě přenosy a invaze nových druhů. Odhaduje se, že kolem 480 000 invazních druhů bylo přeneseno do různých částí Země v návaznosti na migraci a cestování lidí (Obr. 20.16). V některých případech jsou migrující druhy pro lokální ekosystém pohromou, neboť vytlačují původní druhy a významně ochuzují lokální biodiverzitu. Invaze nových druhů je po mechanickém narušení lokálních biotopů nejdůležitějším negativním efektem ovlivňujícím biodiverzitu v konkrétních oblastech. V Arktidě, v porovnání s ostatními částmi Země, nebyla doposud zaznamenána tak velká migrace nových druhů jako ve zbytku světa. Výjimku představuje rozšíření norka amerického *Neovison vison* na Islandu

a ve Skandinávii v souvislosti s šířením kožešinových farem a hospodářsky významného pacifického kraba kamčatského *Paralithodes camtschaticus* do Barentsova moře, jež přineslo ekonomický prospěch Norsku i Ruské federaci. Ohromný dopad na invazi nových druhů do lokálních moří severoasijské oblasti bude mít v následujících letech oteplování a odledňování Arktického oceánu a budování Severozápadní mořské dopravní námořní trasy (transportního spojení Evropy a Asie).

Globální šíření nakažlivých nemocí (dobrým příkladem z posledních let je globální pandemie onemocnění COVID-19) do oblastí se sníženou imunitou, mezi něž patří i většina území v Arktidě, kde žijí původní obyvatelé, je rovněž důsledkem zvýšené migrace a cestování. Často zde dochází k přenosu virové, bakteriální, parazitické, popřípadě i houbové nákazy mezi zvířaty a člověkem. Přenos probíhá skrze přímý kontakt, hmyzem, potravinami a různými odpady kontaminovanými parazity. Obr. 22.16 dokumentuje oblasti, kde byla v současné době detekována ohniska infekčních chorob.

Obr. 20.16: Přehled pevninské migrace invazních organismů do Arktidy v globálním měřítku (Schoolmeester et al. 2019).





Transportní cesty
... aktuálně otevřené
- Severní mořská cesta
- Severozápadní cesta

... otevřené v blízké budoucnosti
- Transarktická mořská cesta
- Hlavní přístavy

Rozloha mořského ledu v létě
- 2018
- 1979

Předpověď na letní období
- 2040
- 2060

Antropogenní aktivity podporující invazi nových druhů (námořní turismus, těžba surovin, ropy a plynu, průmyslový rybolov, vypouštění balastní vody)

Výskyt kraba v Barentsově moři

1. Původní rozšíření
- Krab kamčatský *Paralithodes camtschaticus*
- Krab sněžný *Chionoecetes opilio*

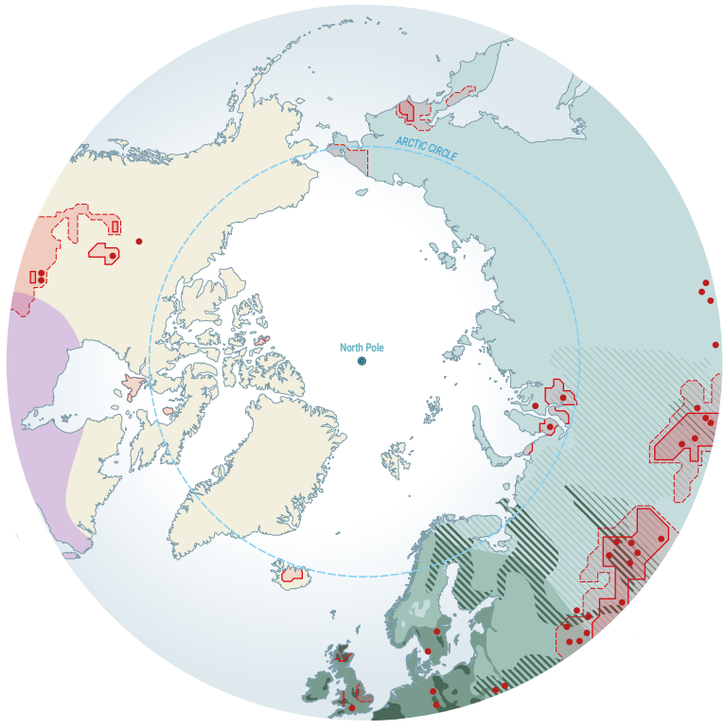
2. Oblast, kde probíhá invaze
- Krab kamčatský *Paralithodes camtschaticus*
- Krab sněžný *Chionoecetes opilio*

Obr. 21.16: Přehled mořské migrace invazních organismů do Arktidy v globálním měřítku (Schoolmeester et al. 2019).

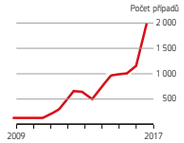
Migrace a invaze organismů na Svalbard

Přítomnost a častá výměna lidí v různých oblastech Arktidy společně s vlivem oteplování zvyšují pravděpodobnost výskytu nových invazních druhů v lokálních biotopech. Lidská sídla a jejich nejbližší okolí jsou místa s druhovou rozmanitostí, včetně přítomnosti nově příchozích invazních druhů. Na souostroví Svalbard, jež představuje jednu z nejvíce navštěvovaných oblastí Arktidy, byla v nedávné době provedena podrobná studie (Bartlett et al. 2021) výskytu invazních druhů cévnatých rostlin, která se zaměřila na výskyt invazních rostlin v lokalitách sídlišť, v místech velmi často navštěvovaných s pravděpodobností obohacení živinami a na

hnízdních lokalitách mořských ptáků s vysokým obohacením živinami. Přinesla důkazy o ruderalizaci neboli „zesmetištnění" především Barentsburgu a jeho nejbližšího okolí. Ruderalizace Barentsburgu umožnila například zavlečení kerblíku lesního *Anthriscus sylvestris* a rychlou expanzi pampelišek smetánek (*Taraxacum* sect. *Ruderalia*). Celkem bylo v lidských sídlech a jejich nejbližším okolí a v hnízdištích mořských ptáků na Svalbardu zaznamenáno 36 druhů invazních cévnatých rostlin.



Výskyt lymské boreliózy v Kanadě



Geografické rozšíření klíštěte *Ixodes ricinus*, které přenáší lymskou boreliózu v závislosti na vhodnosti klimatických podmínek

Situace v roce 2013
- Velmi nízké
- Nízké
- Střední
- Vysoké

Předpokládané rozšíření v roce 2080 podle klimatického modelu IPCC, scénář B2, zpráva 4
- Nízké
- Střední
- Vysoké

Klimatický model IPCC, scénář B2 je založený na lokálních podmínkách (ekonomických, sociálních a environmentálních), nikoliv na globálních procesech (scénář B1).

Rozšíření klíštěte *Ixodes scapularis*, které přenáší lymskou boreliózu, v letech 2040 až 2080 dle klimatického modelu IPCC RCP 8.5

Vzplanutí antraxu (sněť slezinná) podle Světové organizace zdraví zvířat (OIE) a Pro-MED v letech 2005 až 2016

Rozšíření antraxu na základě vhodnosti klimatických podmínek
- Současná situace
- Předpověď na rok 2050 založená na předpokladu oteplování za použití trendu v radiačním působení 4.5 na m²

Obr. 22.16: Šíření infekčních chorob na severní polokouli s vyznačenými lokalitami jejich zvýšeného záznamu (Schoolmeester et al. 2019).

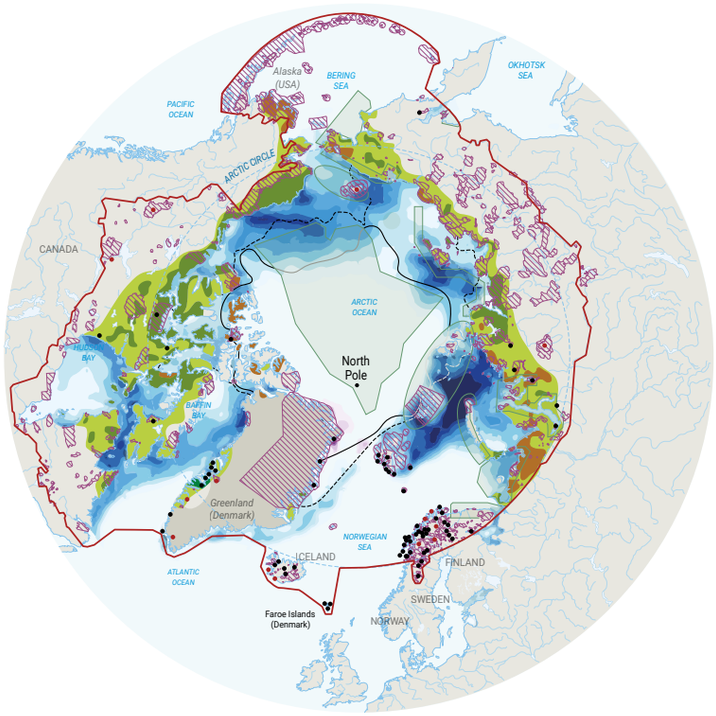
Z hlediska složení terestrických bezobratlých je Svalbard jedním z nejdetailněji prostudovaných míst z celé Arktidy (Caulson 2015). Bylo zde zjištěno 15 invazních bezobratlých živočichů, a to zejména v souvislosti s dovozem půd, který probíhal v oblastech ruských sídlišť (v současné době je dovoz půd na Svalbard přísně zakázán). K nejznámějším invazním druhům patří motýli (Lepidoptera) a mouchy (Diptera). O zavlečeném hraboši *Microtus levis* více pojednávají kapitoly 14. a 15.

V důsledku oteplování a celkového zvýšení antropogenního vlivu (především nárůstu průmyslového rybolovu a námořní dopravy) je svalbardský mořský ekosystém vystaven intenzivní atlantifikaci, jež je spojena s rostoucím výskytem nepůvodních druhů (Hopkins 2002; Ware et al. 2014; van den Heuvel-Greve et al. 2021). Například v jemném sedimentu v pobřežní oblasti Kongsfjord bylo za pomoci molekulárních metod nalezeno 299 druhů korýšů, z nichž 7 představovalo pro oblast Svalbardu zcela nové druhy.

17. Ochrana přírody a životního prostředí na Svalbardu

Josef Elster

Vzhledem ke všem změnám přírodního prostředí v Arktidě (posun hranice lesa, tání permafrostu a mořského zámrzu, zvyšující se teploty, invaze nových druhů atd.) je nutné, aby část pevnin a oceánů měla nějaký status ochrany. Ochrana arktické přírody zahrnuje asi 17 % pevninského a 10 % mořského ekosystému Arktidy (Obr. 1.17). Informace o ochraně arktické přírody jsme čerpali ze zprávy OSN z Programu OSN pro životní prostředí z roku 2019 (Schoolmeester et al. 2019). Ochrana je zaměřena zejména na omezení nebo vyloučení přímých antropogenních zásahů a v některých případech je propojena s detailním a dlouhodobým komplexním monitoringem a následným managementem chráněného území. Z mezinárodního hlediska je však status ochrany přírody velmi různorodý a stupeň ochrany a s ní souvisejícího managementu je značně rozdílný. Ochrana mořského ekosystému a její úroveň v Arktidě je minimální a zahrnuje především přímořské oblasti a oblasti mořských šelfů. S rychlým úbytkem mořského zalednění a s nástupem konvenčního rybolovu je negativním antropogenním vlivům vystavena



Normalizovaný rozdílový vegetační index (NDVI)
Procentuální změna v letech 1982 až 2012
- −40 až 0 %
- 0 až 25 %
- 25 až 50 %
- Ekologicky a biologicky hodnotné mořské oblasti

Chráněné oblasti
- Oblasti s ochranou přírody
- Oblast CAFF
- Chráněné mokřadní oblasti (Ramsar)
- Oblast CAFF

Oblasti, které jsou v letním období bez mořského ledu
Změny v pokrytí mořským ledem v letech 1982 až 2012
−40 % −20 % 0 20 % 40 %

Změny v rozsahu mořského zalednění
- v září 1981
- v září 2018

Obr. 1.17: Chráněná území arktické oblasti (Schoolmeester et al. 2019).

velká část Arktického oceánu. Ochrana přírody pevninské i mořské části Arktidy je v současné době jedním z nejdůležitějších globálních mezinárodněprávních úkolů.

Ochrana přírody a organizace domácího i mezinárodního výzkumu na Svalbardu probíhají pod patronací norské vlády, kterou reprezentuje Úřad guvernéra Svalbardu a jeho Oddělení pro ochranu přírody, a dalších institucí zřízených norskou vládou (například Svalbardského vědeckého fóra, které je řízeno Norským vědeckým konciliem [anglicky Research Council of Norway]). Regulace výzkumu a ochrana přírody podléhají Svalbardskému zákonu o ochraně životního prostředí (anglicky Svalbard Environmental Protection

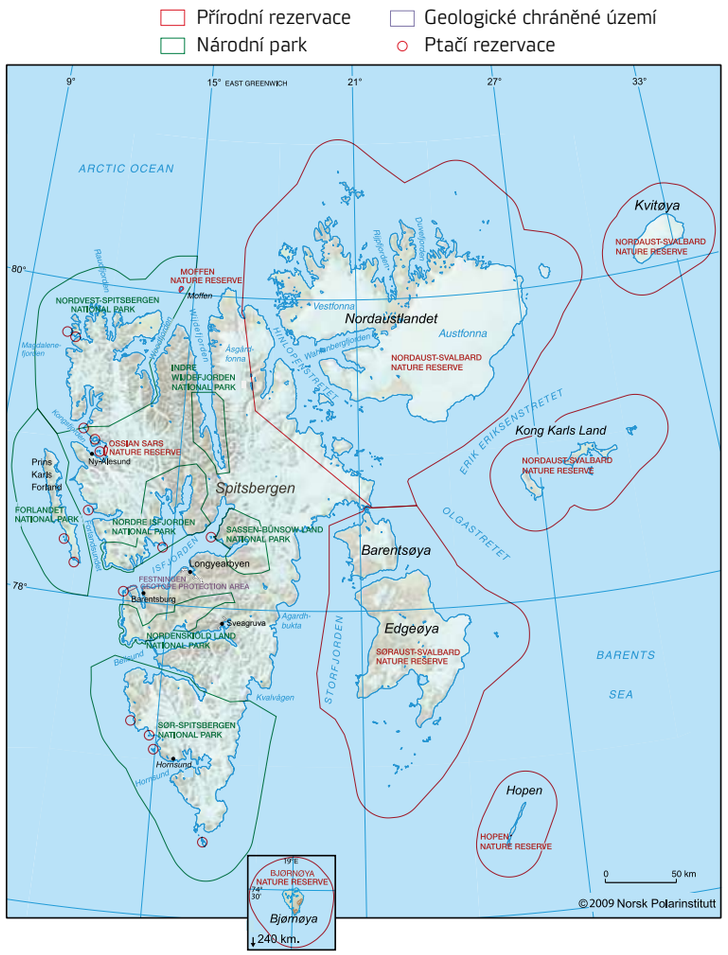
Act) z 1. července 2002, jenž specifikuje průběh ochrany krajiny, flóry, fauny a kulturního dědictví Svalbardu. Úřad guvernéra Svalbardu na základě tohoto zákona také vydává povolení na terénní výzkum, včetně povolení všech vědeckých instalací, které se nacházejí ve volné přírodě.

Téměř 350 let po objevení Svalbardu bylo souostroví vystaveno nemilosrdnému využívání přírodních zdrojů. V roce 1920 byla ratifikována Špicberská smlouva a Norsko získalo nad souostrovím Svalbard suverenitu. O 5 let později byl na základě této smlouvy přijat zákon o Špicberkách. Smlouva a zákon položily základy pro dlouhodobé a udržitelné řízení zdrojů souostroví. Poté, co zákon vstoupil v platnost, bylo mezi chráněné uvedeno několik druhů zvířat a spolu s nimi přišly první chráněné přírodní oblasti. První 2 oblasti ochrany rostlin byly zřízeny již v roce 1932.

Na konci šedesátých let minulého století vznikla celá řada zákonů na ochranu životního prostředí Svalbardu (zákony vstoupily v platnost v roce 1973). Sílící zájem o ropu, plyn, uhlí a průzkum nerostných surovin v návaznosti na rostoucí cestovní ruch přiměl Norské království k rozšíření ochrany přírody Svalbardu: konkrétně došlo k založení 3 velkých národních parků, 2 velkých přírodních rezervací a 15 ptačích rezervací.

Chráněná území na Svalbardu jsou rozdělena do různých kategorií podle toho, co má být chráněno a jak přísně. V Norsku, včetně Svalbardu, rozlišujeme mezi národními parky, chráněnými krajinnými oblastmi, přírodními rezervacemi, chráněnými oblastmi speciálních biotopů a mořskými chráněnými oblastmi. Několik oblastí korálových útesů je také chráněno proti vlečným sítím pro lov při dně. V současné době máme na Svalbardu 7 velkoplošných chráněných území, respektive parků, 6 přírodních rezervací, 1 geologické chráněné území a 15 ptačích rezervací (Obr. 2.17).

V roce 1998 byla vyhodnocena úspěšnost ochrany chráněných území na Svalbardu. Hodnocení odhalilo, že biologicky nejproduktivnější a druhově nejbohatší oblasti souostroví byly mezi oblastmi, jež získaly ochranu v roce 1973, nejméně zastoupeny. Na základě tohoto zjištění byl v roce 1998 zahájen nový plán ochrany, který byl dokončen prostřednictvím výše zmíněného zákona o ochraně životního prostředí



Obr. 2.17: Velkoplošná chráněná území na Svalbardu: 7 národních parků (zeleně), 6 přírodních rezervací (červeně), 1 geologické chráněné území (fialově) a 15 ptačích rezervací (červené kroužky; NDNM 2012).

na Svalbardu schváleného na podzim roku 2003. Od 1. ledna 2004 bylo provedeno rozšíření územní hranice kolem Svalbardu ze 4 na 12 námořních mil. Hlavním principem zákona o ochraně životního prostředí na Svalbardu z roku 2001 je, že zde máme chráněné oblasti, které:

1. zahrnují plnou rozmanitost přírodních prostředí a typů krajiny;
2. přispívají k ochraně oblastí významných pro přírodní nebo kulturní historii;
3. chrání mořské a suchozemské ekosystémy;
4. přispívají k zachování divoké, nenarušené přírody a nedotčeného přírodního prostředí.

Současná chráněná území pokrývají 65,2 % rozlohy Svalbardu o celkové rozloze 39 815 km². Z mořských oblastí v rámci územní hranice obklopující Svalbard je nyní chráněno 84,7 % území.

Na Svalbardu bylo vyhlášeno 7 **národních parků** (NP; s plochou 1 100 až 13 200 km²), jejichž režim ochrany však není jednotný. V širším okolí správního města Longyearbyen je lze navštěvovat a jsou v nich povoleny činnosti neškodící přírodě, zatímco odlehlejší NP mají podmínky přísnější. Obecně je v NP zakázáno stavět budovy, zkoumat ložiska a těžit nerostné suroviny, ukládat odpady, pohybovat se s motorovými vozidly, vjíždět do nich s plavidly, která nesplňují daný standard kvality pohonných hmot, sbírat rostliny a fosilie, lovit a rušit živočichy (zahrnuje-li NP moře, podmínky se týkají i jeho dna). Výjimku ze zákazu (například pro výzkum) uděluje guvernér souostroví.

Další kategorií ochrany přírody je 6 **přírodních rezervací** (9 až 55 500 km²) s podobnými, ale přísnějšími limitami, než jsou v NP. Z rozhodnutí guvernéra mohou být navíc ještě zesíleny, a to až do absolutní ochrany rezervace a úplného zákazu vstupu.

Z hlediska ochrany biodiverzity jsou významné **ptačí rezervace**, jež představují celkem 15 území (0,4 až 36 km²), z nichž 5 je současně ramsarskými lokalitami. Většinou se jedná o malé ostrovy nebo skalní útesy s početnými hnízdními koloniemi mořských ptáků, které podléhají zvláštnímu režimu se zákazem vstupu v hnízdním období mezi 15. květnem a 15. srpnem a s minimálním odstupem 300 m, jež musejí dodržovat plavidla na mořské hladině.

Poslední kategorii ochrany představuje ochrana **geologicky významných lokalit**, již v současnosti zastupuje jediné území na západním pobřeží Svalbardu (17 km²) chránící unikátní geologickou a paleoentomologickou lokalitu.

A konečně Norské království chrání také **kulturní dědictví** Svalbardu. Obecně jsou chráněny veškeré stavby, artefakty a další pozůstatky po lidské činnosti na souostroví pocházející z období před rokem 1946. Nesmějí být ničeny či sbírány (mimo jiné včetně opracovaných kusů dřeva) a nesmí s nimi být ani manipulováno. Nejcennější lokality byly prohlášeny za chráněná místa kulturního dědictví, na 10 z nich

je vstup zakázán úplně a do 100 m od ostatních není dovoleno tábořit (Obr. 3.17). Souostroví jako celek je zařazeno na předběžném Seznamu světového kulturního a přírodního dědictví UNESCO.**

Obr. 3.17: Místa k táboření je nutno vybírat alespoň 100 m od památek kulturního a přírodního dědictví UNESCO. Oblíbené tábořiště je v zátoce Skansbukta (Archiv CPE).

** Další informace o ochraně přírody Svalbardu je možné nalézt v publikaci NDNM. 2012: *Protected areas in Svalbard – securing internationally valuable cultural and natural heritage* a na internetových stránkách těchto institucí: Úřad guvernéra Svalbardu, Norský polární institut, Direktorium pro kulturní dědictví (anglicky Directorate for Cultural heritage) a Norské ředitelství pro péči o přírodu (anglicky Norwegian Directorate for Nature Management).

Závěr

Výpravy za hlubším poznáním vysoké Arktidy už dávno nejsou pouhou touhou po dobrodružství z objevování dosud neznámého v tomto odlehlém koutě naší planety. Polární krajiny na obou pólech Země patří k nejméně pohostinným místům, kam může noha člověka vstoupit, a historie jejich objevování a poznávání je spojena s mnoha pohnutými příběhy. Není jistě žádné překvapení, že ani Češi nemohli v minulosti mezi vyznavači dobrodružství polárních krajin chybět: kdo by neznal jméno Jana Eskymo Welzla (1868 až 1948), legendárního náčelníka eskymáků a dobrodruha. Nás však zajímají především odvážní výzkumníci, kteří se vydávali za odborným poznáním vysoké Arktidy. Za všechny jmenujme fyzika Františka Běhounka, geologa Josefa Sekyru (1928 až 2008), astronoma Antonína Mrkose (1918 až 1996) a samozřejmě také Josefa Svobodu, Kanaďana českého původu, který se významným způsobem zasloužil o poznání chování rostlin v extrémních podmínkách biotopů kanadské části vysoké Arktidy.

Na pracovištích Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích a spolupracujících institucí

napříč naší republikou se daří úspěšně rozvíjet polární vědecký výzkum nejen v nejrůznějších oblastech věd o živé i neživé přírodě, ale také v oblasti věd společenských včetně politických a bezpečnostních studií. Naši výzkumníci si počínají zdatně, vždyť jinak by si nemohli vysloužit patřičné mezinárodní uznání v silné konkurenci světových velmocí a též zemí s dlouhou tradicí výzkumu polárních oblastí na severu i jihu, jež nás konečně začaly brát vážně. Díky tomu se Česká republika postupně stává členem široké rodiny zemí s pokročilým polárním výzkumem a členskou zemí respektovaných mezinárodních organizací pro vysokou Arktidu a Antarktidu. Takový respekt se získává jednak vědeckými aktivitami a organizací konferencí hostících mezinárodně respektované odborníky, jednak sdílením našich výzkumných infrastruktur, vybudovaných a udržovaných vlastními silami. Za velkým úspěchem vždy stojí enormní úsilí a nasazení jedinců, kteří pro svou myšlenku žijí. V případě výzkumu ve vysoké Arktidě to je Josef Elster, jenž navázal na odkaz svých učitelů Jiřího Komárka a česko-kanadského polárníka Josefa Svobodu a šel cílevědomě za myšlenkou vybudovat naši vlastní výzkumnou základnu na Svalbardu. Uspěl a Česká arktická vědecká infrastruktura „Stanice Josefa Svobody" na Svalbardu spatřila světlo světa v Longyearbyenu v roce 2014. Josefu Elsterovi a později se připojivšímu Olegu Ditrichovi patří hlavní zásluha za to, že se od vzniku této výzkumné stanice systematicky rozvíjí náš intenzivní výzkum ve vysoké Arktidě a že k sezónním výzkumným pobytům na základnu přijíždějí desítky vědeckých pracovníků, studentů a jejich profesorů, a to zdaleka nejen z mateřské Jihočeské univerzity, nýbrž i z dalších českých i zahraničních univerzit a neuniverzitních výzkumných pracovišť, jakými jsou třeba ústavy AV ČR.

Dnes již nikdo nepochybuje o tom, že zachování polárních ekosystémů je nutnou podmínkou pro udržitelnost života na naší planetě, pro udržitelný vývoj lidské společnosti. Hlavní pozornost polárního výzkumu prováděného v náročných podmínkách Arktidy se proto soustřeďuje na projekty směřující k samé podstatě globální klimatické změny, k úloze moderních technologií v čase probíhajících změn klimatu, k chování a přístupům moderního člověka z hlediska

udržitelnosti života na naší planetě, k možnostem nápravy nežádoucího dopadu všech neuvážených kroků lidstva na přírodní prostředí a konečně k zamyšlení se nad možnostmi samotné vědy, totiž nad tím, zda vědecké poznání samo o sobě dokáže zodpovědět všechny otázky a umožní kýženou nápravu.

V oblasti ekologie je polární výzkum zaměřen na mikrobiální, rostlinná či živočišná společenstva včetně sinic, řas a cévnatých rostlin, půdní mikrobiotu a členovce, ale také ptačí faunu, migrující druhy a jejich úlohu při šíření původců nákaz nevyjímaje. Dnes, v současné epoše tání a ustupování ledovců a odhalování terestrických ekosystémů, již zdaleka nestačí popisovat různé formy života v polárních biotopech, aniž by byly zkoumány v interakci s faktory extrémního prostředí Arktidy, oblasti věčně zmrzlé půdy.

Tání ledovců na naší planetě, včetně těch v polárních oblastech Antarktidy a vysoké Arktidy, je přesvědčivým důsledkem globální klimatické změny, již spustila lidská civilizace extenzivním zacházením s přírodními zdroji, exponenciálním růstem ekonomických výkonů, ale též populací v přelidněných zemích světa a celkově nezodpovědným přístupem ke správě přírodního bohatství naší planety. Každého, koho nenechává klidným globální klimatická změna a její dopad na podmínky pro udržitelnost života na Zemi, by mělo zajímat, jak se projevuje právě v polárních oblastech s obrovskou, leč omezenou kapacitou energie k uchránění naší planety před fatálními důsledky této změny. Právě zabránění postupu nebo alespoň minimalizování dopadů globální klimatické změny je obrovským úkolem, před kterým lidstvo dnes stojí. To se zcela jistě neobejde bez moderního multidisciplinárního přístupu odborníků z oblasti věd o živé i neživé přírodě, ale též z oblasti věd humanitních, společenských a bezpečnostních. Věda a experimentální výzkum jako projevená forma lidské inteligence jsou jedinou nadějí pro lidstvo a jeho udržitelný vývoj.

Libor Grubhoffer
16. dubna 2023

Literatura

Abbott R. J., Brochmann C. 2003: History and evolution of the arctic flora: In the footsteps of Eric Hultén. *Mol. Ecol.* 12: 299–313.

Akkuratov V. 1964: Dolgoye puteshestviye v nikuda (O puteshestvii S. Andr´ee na vozdushnom share k Severnomu polyusu, 1897); A long journey to nowhere (About S. Andrée's journey in a balloon to the North Pole, 1897). *Vokrug sveta*. 1: 1–46 (In Russian).

Alfsnes K., Hobæk A., Wieder L. J., Hessen D. O. 2016: Birds, nutrients, and climate change: mtDNA haplotype diversity of Arctic *Daphnia* on Svalbard revisited. *Polar Biol.* 39: 1425–1437.

Allen J. A. 1877: The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Rev*. 1: 108–140.

Alsos I. G., Ehrich D., Eidesen P. B., Solstad H., Westergaard K. B., Schönswetter P., Tribsch A., Birkeland S., Elven R., Brochmann C. 2015: Long-distance plant dispersal to North Atlantic islands: Colonization routes and founder effect. *AoB PLANTS*. 7: plv036.

Alsos I. G., Ehrich D., Seidenkrantz M. S., Bennike O., Kirchhefer A. J., Geirsdottir A. 2016: The role of sea ice for vascular plant dispersal in the Arctic. *Biol. Lett.* 12: 20160264.

Alsos I. G., Eidesen P. B., Ehrich D., Skrede I., Westergaard K., Jacobsen G. H., Landvik J. Y., Taberlet P., Brochmann C. 2007: Frequent long-distance plant colonization in the changing Arctic. *Science*. 316: 1606–1609.

Alsos I. G., Sjögren P., Edwards M., Landvik J., Gielly L., Forwick M., Coissac E., Jakobsen L., Føreid M., Pedersen M. 2016: Sedimentary ancient DNA from Lake Skartjørna, Svalbard: assessing the resilience of arctic flora to Holocene climate change. *Holocene*. 26: 627–642.

AMAP. 2021: AMAP Arctic Climate Change Update 2021: Key Trends and Impacts. AMAP. 148 pp.

Amargant A. M. 2018: Arctic marine microbial ecology during the Svalbard Polar Night (Master's thesis). *UiT Norges arktiske universitet*. 56 pp.

Ambrožová K., Láska K. 2017: Air temperature variability in the vertical profile over the coastal area of Petuniabukta, central Spitsbergen. *Pol. Polar Res*. 38: 41–60.

Anderson N. 2015: Paleontologists Unearth Tropical Fossil Forests in Norway. Online. Science News. Dostupné z: http://www.sci-news.com/paleontology/tropical-fossil-forests-svalbard-norway-03449.html [cit. 2024-10-04].

Angerbjorn A., Tannerfeldt M., Erlinge S. 1999: Predator–prey relationships: arctic foxes and lemmings. *J. Animal Ecol.* 68: 34–49.

Atkin O. K. 1996: Reassessing the nitrogen relations of Arctic plants: a mini review. *Plant Cell Environ*. 19: 695–704.

Ávila-Jiménez M. L., Coulson S. J., Solhøy T., Sjöblom A. 2010: Overwintering of terrestrial Arctic arthropods: the fauna of Svalbard now and in the future. *Polar Res.* 29: 127–137.

Bachy C., López-García P., Vereshchaka A., Moreira D. 2011: Diversity and vertical distribution of microbial eukaryotes in the snow, sea ice and seawater near the North Pole at the end of the polar night. *Front. Microbiol*. 2: 106.

Baranowski S., Karlén, W. 1976: Remnants of Viking Age tundra in Spitsbergen and northern Scandinavia. *Geogr. Ann. A: Phys. Geogr*. 58: 35–40.

Bardgett R. D., Bowman W. D., Kaufmann R., Schmidt S. K. 2005: A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends Ecol. Evol.* 20: 634–641.

Barry R. G., Hall-McKim E. 2018: Polar Environments and Global Change. *Cambridge University Press*. 342 pp.

Barry T., Berteaux D., Bültmann H., Christiansen J. S., Cook J. A., Dahlberg A., Daniëls F. J. A., Ehrich D., Fjeldså J., Fridriksson F. 2013: Arctic Biodiversity Assessment 2013. *CAFF*. 678 pp.

Bartlett J. C., Westergaard K. B., Paulsen I. M. G., Wedegärtner R. E. M., Wilken F., Ravolainen V. 2021: Moving out of town? The status of alien plants in high-Arctic Svalbard, and a method for monitoring of alien flora in high-risk, polar environments. *Ecol. Solut. Evid*. 2: e12056.

Basinger J. F., Greenwood D. R., Sweda T. 1994: Early tertiary vegetation of Arctic Canada and its relevance to paleoclimatic interpretation. In: Cenozoic plants and climates of the Arctic. *Springer*. 175–198 pp.

Beck P. S. A., Goetz S. J. 2011: Satellite observations of high northern latitude vegetation productivity changes between 1982 and 2008: Ecological variability and regional differences. *Environ. Res. Lett*. 6: 045501.

Běhounek F. 1928: Trosečníci na ledové kře. *Mars*. 287 pp.

Bell K. L., Bliss L. C. 1980: Plant reproduction in a high arctic environment. *Arct. Antarct. Alp. Res*. 12: 1–10.

Belnap J., Lange O. L. (eds.). 2001: Biological Sopuil Crusts: Structure, Function, and Management. Ecological Studies. *Springer*. 150 pp.

Berge J., Renaud P. E., Darnis G., Cottier F., Last K., Gabrielsen T. M., Johnsen G., Seuthe L., Weslawski M., Leu E., Moline M., Nahrgang J., Søreide J., Varpe Ø., Lønne O. J., Daase M., Falk-Petersen S. 2015: In the dark: a review of ecosystem processes during the Arctic polar night. *Prog. Oceanogr.* 139: 258–271.

Bergmann C. 1847: Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien.* 3: 595–708.

Berry C. M., Marshall J. E. A. 2015: Lycopsid forests in the early Late Devonian paleoequatorial zone of Svalbard. *Geology*. 43: 1043–1046.

Berry J., Björkman O. 1980: Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol*. 31: 491–543.

Billings W. D., Godfrey P. J., Chabot B. F., Bourque D. P. 1971: Metabolic acclimation to temperature in arctic and alpine ecotypes of *Oxyria digyna*. *Arct. Antarct. Alp. Res*. 3: 277–289.

Bilodeau F., Gauthier G., Fauteux D., Berteaux D. 2014: Does lemming winter grazing impact vegetation in the Canadian Arctic? *Polar Biol.* 37: 845–857.

Birks H. H. 1991: Holocene vegetational history and climatic change in west Spitsbergen – plant macrofossils from Skardtjørna, an Arctic Lake. *Holocene*. 1: 209–218.

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

Bjørn B. 1961: Copepod *Ommatokoita elongata* (Grant) in the eyes of the Greenland shark – a possible cause of mutual dependence. *Nature*. 191: 829–830.

Blaen P. J., Brown L. E., Hannah D. M., Milner A. M. 2014: Environmental drivers of macroinvertebrate communities in high Arctic rivers (Svalbard). *Freshwater Biol*. 59: 378–391.

Blaszczyk M., Jania J. A., Hagen J. O. 2009: Tidewater glaciers of Svalbard: recent changes and estimates of calving fluxes. *Pol. Polar Res*. 30: 85–142.

Bliss A., Hock R., Radić V. 2014: Global response of glacier runoff to twenty-first century climate change. *J. Geophys. Res. Earth Surf*. 119: 717–730.

Bliss L. C. 1962: Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. *Arctic*. 15: 117–144.

Bliss L. C., Svoboda J., Bliss D. I. 1984: Polar deserts, their plant cover and plant production in the Canadian High Arctic. *Holarct. Eco*. 7: 305–324.

Blix A. S. 2005: Arctic animals and their adaptations to live on the Edge. *Tapir Academic Press*. 296 pp.

Bokhorst S., Bjerke J. W., Bowles F. W., Melillo J., Callaghan T., Phoenix G. K. 2008: Impacts of extreme winter warming in the sub-Arctic: Growing season responses of dwarf shrub heathland. *Glob. Change Biol*. 14: 2603–2612.

Bokhorst S., Bjerke J. W., Davey M. P., Taulavuori K., Taulavuori E., Laine K., Callaghan T., Phoenix G. K. 2010: Impacts of extreme winter warming events on plant physiology in a sub-Arctic heath community. *Physiol. Plant*. 140: 128–140.

Bokhorst S., Bjerke J. W., Street L. E., Callaghan T. V., Phoenix G. K. 2011: Impacts of multiple extreme winter warming events on sub-Arctic heathland: Phenology, reproduction, growth, and CO2 flux responses. *Glob. Change Biol*. 17: 2817–2830.

Bokhorst S., Bjerke J. W., Tømmervik H., Callaghan T. V., Phoenix G. K. 2009: Winter warming events damage sub-Arctic vegetation: Consistent evidence from an experimental manipulation and a natural event. *J. Ecol*. 97: 1408–1415.

Bonilla S., Villeneuver V., Vincent W. F. 2005: Benthic and planktonic algal communities in a high Arctic lake: pigment structure and contrasting responses to nutrient enrichment. *J. Phycol*. 41: 1120–1130.

Bonsal B. R., Zhang X., Vincent L. A., Hogg W. D. 2001: Characteristics of daily and extreme temperatures over Canada. *J. Climat*. 14: 1959–1976.

Boopathi T., Faria D. G., Lee M-D., Lee J., Chang M., Ki J-S. 2015: A molecular survey of freshwater microeukaryotes in an Arctic reservoir (Svalbard, 79 degrees N) in summer by using next--generation sequencing. *Polar Biol*. 38: 179–187.

Borchhardt N., Baum C., Mikhailyuk T., Karsten U. 2017: Biological soil crusts of arctic svalbard-water availability as potential controlling factor for microalgal biodiversity. *Front. Microbiol*. 8: 1485.

Borgstrøm R., Aas M., Hegseth H., Dempson J. B., Svenning M. A. 2018: *Lepidurus arcticus* (Crustacea: Notostraca); an unexpected prey of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in a High Arctic river. *Boreal Env. Res*. 23: 149–157.

Borgstrøm R., Isdahl T., Svenning M-A. 2015: Population structure, biomass, and diet of landlocked Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in a small, shallow High Arctic lake. *Polar Biol*. 38: 309–317.

Boyd A. 1990: The Thyra Ø flora: Toward an understanding of the climate and vegetation during the early tertiary in the High Arctic. *Rev. Palaeobot. Palynol*. 62: 189–203.

Branišová V. 2020: Motolice nadčeledi Hemiuroidea v rybách a ploutvenkách na Svalbardu. Č. Bud., bakalářská práce (Bc.). Přírodovědecká fakulta, *JU v Českých Budějovicích*. 56 pp.

Bråthen K. A., Ravolainen V. T., Stien A., Tveraa T., Ims R. A. 2017: Rangifer management controls a climate-sensitive tundra state transition. *Ecol. Appl*. 27: 2416–2427.

Brázdil R., Chmal H., Kida J., Klementowski J., Konečný M., Pereyma J., Piasecki J., Prošek P., Sobik M., Szczepankiewicz--Szmyrka A. 1988: Results of investigations of the geographical research expedition Spitsbergen 1985. *Univerzita J. E. Purkyně v Brně*. 337 pp.

Brochmann C., Steen S. W. 1999: Sex and genes in the flora of Svalbard – implications for conservation biology and climate change. In: Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk--Naturvitenskapelig Klasse, Skrifter. *Ny Serie*. 38: 33–72.

Brown E., Coiling A., Park D., Phillips J., Rothery D., Wright J. 2001: Ocean Circulation. 2nd Edition. Oxford: *Butterworth-Heinemann*. 288 pp.

Buchmann K., Mehrdana F. 2016: Effects of anisakid nematodes *Anisakis simplex* (s.l.), *Pseudoterranova decipiens* (s.l.) and *Contracaecum osculatum*. (s.l.) on fish and consumer health. *Food Waterborne Parasitol*. 4: 14–22.

Budantsev L. Y., Golovneva L. B. 2009: Fossil flora of Arctic – II – Palaeogene flora of Spitsbergen. *Maraphon*. 399 pp. (In Russian).

Bye K., Halvorsen O. 1983: Abomasal nematodes of the Svalbard reindeer (*Rangifer tarandu platyrhynchus* Vrolik). *J. Parasitol*. 19: 101–105.

CAFF and PAME. 2017: Arctic Invasive Alien Species: Strategy and Action Plan, Conservation of Arctic Flora and Fauna and Protection of the Arctic Marine Environment Akureyri, Iceland. *CAFF, PAME*. 20 pp.

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., Elster J.,

Jónsdóttir I. S., Laine K., Taulavuori K., Taulavuori E., Zöckler C. 2004: Responses to projected changes in climate and UV-B at the species level. *Ambio*. 33: 418–435.

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., Henttonen H. 2004: Effects on the structureof Arctic ecosystems in the short – and long-term perspectives. *Ambio*. 33: 436–447.

Cape M. R., Straneo F., Beaird N., Bundy R. M., Charette M. A. 2019: Nutrient release to oceans from buoyancy-driven upwelling at Greenland tidewater glaciers. *Nat. Geosci*. 12: 34.

Carlsson A. M., Irvine R. J., Wilson K., Coulson S. J. 2013: Adaptations to the Arctic: low-temperature development and cold tolerance in the free-living stages of a parasitic nematode from Svalbard. *Polar Biol*. 36: 997–1005.

CAVM Team, Walker S. A., Tirahan N. G. 2003: Circumpolar Arctic Vegetation. US Fish and Wildlife Service. Scale 1: 7,000,000.

Clarke C. L., Edwards M. E., Gielly L., Ehrich D., Hughes P. D. M., Morozova L. M., Haflidason H., Mangerud J., Svendsen J. I., Alsos I. G. 2019: Persistence of arctic-alpine flora during 24,000 years of environmental change in the Polar Urals. *Sci. Rep*. 9: 19613.

Clemmensen K. E., Michelsen A., Jonasson S., Shaver G. R. 2006: Increased ectomycorrhizal fungal abundance after long-term fertilization and warming of two arctic tundra ecosystems. *New Phytol.* 171: 391–404.

Clifton A. J. 2012: The Eocene flora of Svalbard and its climatic signifikance. MS. *Univesity of Leeds*. 401 pp.

Cocks L. R. M., Torsvik T. H. 2011: The Palaeozoic geography of Laurentia and western Laurussia: A stable craton with mobile margins. *Earth Sci. Rev*. 106: 1–51.

Cornelissen J. H. C., Callaghan T. V., Alatalo J. M., Michelsen A., Graglia E., Hartley A., Hik D., Hobbie S., Press M., Robinson C., Henry G., Shaver G., Phoenix G., Gwynn-Jones D., Jonasson S., Chapin III F. S., Molau U., Neill Ch., Lee J., Aerts R. 2001: Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *J. Ecol*. 89: 984–994.

Cottier F. R., Nilsen F., Skogseth R., Tverberg V., Skarðhamar J., Svendsen H. 2010: Arctic fjords: a review of the oceanographic environment and dominant physical processes. *Geol. Soc. Spec. Publ*. 344: 35–50.

Coulson S. J. 2007: The terrestrial and freshwater invertebrate fauna of the High Arctic Archipelago of Svalbard. *Zootaxa*. 1448: 41–45.

Coulson S. J. 2013: The terrestrial invertebrate fauna of the Svalbard archipelago in a changing world: History of research and challenges. *Canad. Entomol*. 145: 131–146.

Coulson S. J. 2015: The alien terrestrial invertebrate fauna of the High Arctic Archipelago of Svalbard: potential implications for the native flora and fauna. *Polar Res*. 34: 27364.

Coulson S. J., Birkemoe T. 2000: Long-term cold tolerance in Arctic invertebrates: recovery after 4 years at below –20° C. *Canad. J. Zool*. 78: 2055–2058.

Coulson S. J., Convey P., Aakra K., Aarvik L., Avila-Jiménez M., Babenko A., Biersma E., Boström S., Brittain J., Carlsson A. M., Christoffersen K., De Smet W., Ekrem T., Fjellberg A., Füreder L., Gustafsson D., Gwiazdowicz D., Hansen L., Hullé M., Zmudczyńska-Skarbek K. 2014: The terrestrial and freshwater invertebrate biodiversity of the archipelagoes of the Barents Sea, Svalbard, Franz Josef Land and Novaya Zemlya. *Soil Biol. Biochem*. 68: 440–470.

Crawley M. J. 1996: Life history and environment. In: Plant ecology. *Blackwell Science*. 73–131 pp.

Crump S. E., Fréchette B., Power M., Cutler S., de Wet G., Raynolds M. K., Raberg J. H., Briner J. P., Thomas E. K., Sepúlveda J., Shapiro B., Bunce M., Miller G. H. 2021: Ancient plant DNA reveals High Arctic greening during the Last Interglacial. *Proc. Natl. Acad. Sci*. 118: e2019069118.

Čepová D. 2013: Jezerní ekosystémy vybrané oblasti souostroví Špicberky. Olomouc, bakalářská práce (Bc.). Přírodovědecká fakulta, *Univerzita Palackého v Olomouci*. 49 pp.

Dallmann W. K. 1999: Litostratigraphic Lexicon of Svalbard. Upper Palaeozoic to Quaternary Bedrock, Review and Recommendations for Nomenclature Use, Committee on the Stratigraphy of Svalbard. *Norsk Polarinstitutt*. 320 pp.

Dallmann W. K., Piepjohn K., Blomeier D. 2004: Geological map of Billefjorden. Central Spitsbergen, Svalbard with geological excursion guide. *Norsk Polarinstitutt*.

Dallmann W. K. (ed.). 2015: Lithostratigraphic Lexicon of Svalbard. Review and recommendations for nomenclature use. Upper Palaezoic to Quaternary Bedrock. *Norsk Polarinstitutt*. 318 pp.

Davies A. J. 1995: The biology of fish haemogregarines. *Adv. Parasitol*. 36: 117–203.

Davies B. J., Hambrey M. J., Smellie J. L., Carrivick J. L., Glasser N. F. 2012: Antarctic Peninsula Ice Sheet evolution during the Cenozoic Era. *Quat. Sci. Rev.* 31: 30–66.

Davis C. C., Webb C. O., Wurdack K. J., Jaramillo C. A., Donoghue M. J. 2005: Explosive radiation of Malpighiales supports a mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *Am. Nat*. 165: 36–65.

Day J., Bamber J., Valdes P., Kohler J. 2012: The impact of a seasonally ice-free Arctic Ocean on the temperature, precipitation and surface mass balance of Svalbard. *Cryosphere*. 6: 35–50.

DeChaine E. G. 2008: A bridge or a barrier? Beringia's influence on the distribution and diversity of tundra plants. *Plant. Ecol. Divers*. 1: 197–207.

Deming J. W., Collins R. E. 2017: Sea ice as a habitat for bacteria, archaea and viruses. In: N. D. Thomas (ed.). Sea ice. *Wiley*. 326–351 pp.

DeQueiroz K. 1998: The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. A conceptual unification and terminological recommendations. In: J. D. Howard, S. H. Berlocher (eds.). Endless forms: species and speciation. *Oxford University Press*. 57–75 pp.

Desser S. S. 1993: The Haemogregarinidae and Lankesterellidae. In: J. P. Kreier (ed.). Parasitic Protozoa. Second Edition. *Academic Press, New York*. 4: 247–272.

Dittrich B. 1988: Studies on the life cycle and reproduction of the parasitic amphipod *Hyperia galba* in the North Sea. *Helgol. Wiss. Meeresunters*. 42: 79–98.

Dupouy-Camet J., Bourée P., Yera H. 2017: *Trichinella* and polar bears: a limited risk for humans. *J. Helminthol*. 91: 440–446.

Dyck M., Romver S. 2007: Observations of a wild polar bear (*Ursus maritimus*) successfully fishing Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Fourhorn sculpin (*Myoxocephalus quadricornis*). *Polar Biol*. 30: 1625–1628.

Dyke A. S., Moore A., Robertson L. 2003: Deglaciation of North America *Geol. Surv. Can*. Open File 1574.

Dyková I., Tyml T., Kostka M. 2011: Xenoma-like formations induced by *Soricimyxum fegati* (Myxosporea) in three species of shrews (Soricomorpha: Soricidae), including records of new hosts. *Folia Parasitol*. 58: 249–256.

Ehlers B. M., Jokat W. 2013: Paleo-bathymetry of the northern North Atlantic and consequences for the opening of the Fram Strait. *Mar. Geophys. Res*. 34: 25–43.

Eidesen P. B., Carlsen T., Molau U., Brochmann C. 2007: Repeatedly out of Beringia: *Cassiope tetragona* embraces the Arctic. *J. Biogeogr*. 34: 1559–1574.

Eidesen P. B., Ehrich D., Bakkestuen V., Alsos I. G., Gilg O., Taberlet P., Brochmann C. 2013: Genetic roadmap of the Arctic: Plant dispersal highways, traffic barriers and capitals of diversity. *New Phytol*. 200: 898–910.

Elberling B. 2007: Annual soil CO_2 effluxes in the High Arctic: the role of snow thickness and vegetation type. *Soil Biol. Biochem*. 39: 646–654.

Elbert W., Weber B., Burrows S., Steinkamp J., Büdel B. 2012: Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nat. Geosci.* 5: 459–462.

Ellis S. 1980: An investigation of weathering in some arctic-alpine soils on the northeast flank of Oksskolten, North Norway. *J. Soil Sci*. 31: 371–385.

Ellis-Evans J. C., Galchenko V., Laybourn-Parry J., Mylnikov A. P., Petz W. 2001: Environmental characteristics and microbial plankton activity of freshwater environments at Kongsfjorden, Spitsbergen (Svalbard). *Arch. Hydrobiol*. 152: 609–632.

Elmendorf S. C., Henry G. H. R., Hollister R. D., Björk R. G., Bjorkman A. D., Callaghan T. V., Collier L. S., Cooper E. J., Cornelissen J. H. C., Day T. A. 2012: Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: Heterogeneity over space and time. *Ecol. Lett*. 15: 164–175.

Elster, J. 2002: Ecological classification of terrestrial algal communities of polar environment. In: L. Beyer, M. Boelter (eds.). GeoEcology of Terrestrial Oases. *Ecological Studies, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg*. 303–319 pp.

Elster J., Kvíderová J. 2011: Cyanobacteria. In: M. Gargaud, R. Amils, J. C. Quintanilla, H. James, II. Cleaves, W. M. Irvine, D. L. Pinti, M. Viso (eds.). Encyclopedia of Astrobiology. *Springer*. 394–397 pp.

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 Rec*. 35: 231–254.

Elster J., Rachlewicz G. (eds.). 2012: Petuniabukta, Billefjorden in Svalbard: Czech-Polish long term ecological and geographical research. *Pol. Polar Res*. 33: 289–295.

Elster J., Souquieres C.-E., Jadrná I., Škaloud P., Søreide J. E., Kvíderová J. 2023: Invasive *Vaucheria* aff. *compacta* (Xanthophyceae) and its distribution over a high arctic tidal flat in Svalbard. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 281: 108206.

Elster J., Svoboda J. 1995: In situ simulation and manipulation of a glacial stream ecosystem in the Canadian High Arctic. In: A. Jenkins, R. C. Ferrier, C. Kirby (eds.). Ecosystem manipulation experiments: scientific approaches, experimental design and relevant results. *Ecosyst. Res. Rep*. 20: 254–263.

Elster J., Svoboda J. 1996: Algal diversity, seasonality, and abundance in, and along glacial stream in Sverdrup Pass, 79°N, Central Ellesmere Island, Canada. *Mem. Natl. Inst. Polar Res., Spec. Issue.* 51: 99–118.

Elster J., Svoboda J., Komárek J., Marvan P. 1997: Algal and cyanoprocaryote communities in a glacial stream, Sverdrup Pass, 79°N, Central Ellesmere Island, Canada. *Arch. Hydrobiol., Suppl. bd. Algol. Stud*. 85: 57–93.

Elvebakk A., Prestrud P. 1996: A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae, and cyanobacteria. *Norsk polarinstitutt.* 395 pp.

Epstein H. E., Beringer J. W. A., Gould A. H., Lloyd A., Thompson C., Chapin I. I. I., Stuart F., Michaelson G., Ping Ch., Rupp T., Walker D. 2004: The nature of spatial transitions in the Arctic. *J. Biogeogr.* 31: 1917–1933.

Esau I., Repina I. 2012. Wind climate in Kongsfjorden, Svalbard, and attribution of leading wind driving mechanisms through turbulence-resolving simulations. *Adv. Meteorol*. 16: 568454.

Etzelmüller B., Guglielmin M., Hauck Ch., Hilbich Ch., Hoelzle M., Isaksen K., Noetzli J., Oliva M., Ramos M. 2020: Twenty years of European mountain permafrost dynamics – the PACE legacy. *Environ. Res. Lett*. 15: 104070.

Everatt M. J., Convey P., Worland M. R., Bale J. S., Hayward S. A. L. 2014: Contrasting strategies of resistance vs. tolerance to desiccation in two polar dipterans. *Polar Res*. 33: 22963.

Farnsworth W. R., Ingólfsson Ó., Alexanderson H., Allaart L., Forwick M., Noormets R., Retelle M., Schomacker A. 2020: Holocene glacial history of Svalbard: Status, perspectives and challenges. *Earth Sci. Rev*. 208: 103249.

Fer I., Widell K. 2007: Early spring turbulent mixing in an ice-covered Arctic fjord during transition to melting. *Cont. Shelf Res*. 27: 1980–1999.

Flanagan P. W., Bunnell F. L. 1980: Microflora activities and decomposition. In: J. Brown, P. C. Miller, L. L. Tieszen, F. L. Bunnell (eds.). An arctic ecosystem: the coastal tundra at Barrow, Alaska. *Dowden Hutchinson and Ross*. 291–334 pp.

Foster J. B. 1964: The evolution of mammals on islands. *Nature.* 202: 234–235.

Fuglei E., Øritsland N. A., Prestrud P. 2003: Local variation in arctic fox abundance on Svalbard, Norway. *Polar Biol*. 26: 93–98.

Garrison D. L., Close A. R., Reimnitz E. 1989: Algae concentrated by frazil ice: evidence from laboratory experiments and field measurements. *Antarct. Sci*. 1: 313–316.

Geology of Svalbard. Online. Dostupné z: www.npolar.no/en/themes/the-geology-of-svalbard/ [cit. 2024-10-04].

Gibson R. 1968: Studies on the biology of the entocommensal rhynchocoelan *Malacobdella grossa*. *J. Mar. Biol. Ass*. 48: 637–656.

Gibson R., Jennings B. 1969: Observations on the diet, feeding mechanisms, digestion, and food reserves of the entocommensal rhynchocoelan *Malacobdella grossa*. *J. Mar. Biol. Ass*. 49: 17–32.

Gion A. M., Williams S. E., Müller R. D. 2017: A reconstruction of the Eurekan Orogeny incorporating deformation constraints. *Tectonics*. 36: 304–320.

Goetz S. J., Mack M. C., Gurney K. R., Randerson J. T., Houghton R. A. 2007: Ecosystem responses to recent climate change and fire disturbance at northern high latitudes: observations and model results contrasting northern Eurasia and North America. *Environ. Res. Lett.* 2: 045031.

Gormezano L. J., Rockwell R. F. 2013: What to eat now? Shifts in polar bear diet during the ice-free season in western Hudson Bay. *Ecol. Evol*. 3: 3509–3523.

Gornall J. L., Jónsdóttir I. S., Woodin S. J., van der Wal R. 2007: Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. *Oecologia*. 153: 931–941.

Gorniak D., Marszalek H., Jankowska K., Dunalska J. 2016: Bacterial community succession in an Arctic lake-stream system (Brattegg Valley, SW Spitsbergen). *Boreal Env. Res.* 21: 115–133.

Gradinger R. R. 2001: Adaptation of Arctic and Antarctic ice metazoa to their habitat. *Zoology*. 104: 339–345.

Gradinger R., Zhang Q. 1997: Vertical distribution of bacteria in Arctic Sea ice from the Barents and Laptev Seas. *Polar Biol*. 17: 448–454.

Granberg M. E., Ask A., Gabrielsen G. W. 2017: Local contamination in Svalbard. Overview and suggestions for remediation actions. *Norsk Polarinstitutt*. 48 pp.

Greenwood S. L., Winsborrow M. C. M., Hughes A. L. C. 2021: The European Ice Sheet Complex. In: D. Palacios, P. D. Hughes, J. M. García-Ruiz, N. Andrés (eds.). European Glacial Landscapes. Maximum Extent of Glaciations. *Elsevier*. 29–36 pp.

Gründger F., Carrier V., Svenning M. M., Panieri G., Vonnahme T. R., Klasek S., Niemann H. 2019: Methane-fuelled biofilms predominantly composed of methanotrophic ANME-1 in Arctic gas hydrate-related sediments. *Sci. Rep*. 9: 1–10.

Güsewell S. 2004: N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytol*. 164: 243–266.

Haarpaintner J., O'Dwyer J., Gascard J. C., Haugan P. M., Schauer U., Østerhus S. 2001: Seasonal transformation of water masses, circulation and brine formation observed in Storfjorden, Svalbard. *Ann. Glaciol*. 33: 437–443.

Hadač E. 1946: Svalbard – studené pobřeží. Světem a přírodou. *Josef R. Vilímek*. 124 pp.

Hagen D., Vistad O. I., Eide N. E., Flyen A. C., Kirstin Fange K. 2012: Managing visitor sites in Svalbard: from a precautionary approach towards knowledge-based management. *Polar Research* 31: 18432.

Hagen J. O., Liestøl O., Roland E., Jørgensen T. 1993: Glacier atlas of Svalbard and Jan Mayen. *Norsk Polarinstitutt*. 141 pp.

Halbach L., Assmy P., Vihtakari M., Hop H., Duarte P., Wold A., Wulff A., Steen H., Assmy P. 2019: Tidewater glaciers and bedrock characteristics control the phytoplankton growth environment in an Arctic fjord. *Front. Mar. Sci*. 6: 254.

Hald M., Ebbesen H., Forwick M., Godtliebsen F., Khomenko L., Korsun S., Ringstad Olsen L., Vorren T. O. 2004: Holocene paleoceanography and glacial history of the West Spitsbergen area. Euro-Arctic margin. *Quat. Sci. Rev.* 23: 2075–2088.

Halverson G. P., Maloof A. C., Hoffman P. F. 2004: The Marinoan glaciation (Neoproterozoic) in northeast Svalbard. *Basin Res*. 16: 297–324.

Hambrey M. J., Glasser N. F. 2012: Discriminating glacier thermal and dynamic regimes in the sedimentary record. *Sediment. Geol*. 251–252: 1–33.

Hambrey M. J., Huddart D., Bennett M. R., Glasser N. F. 1997: Genesis of hummocky moraines by thrusting in glacier ice: evidence from Svalbard and Britain. *J. Geol. So*c. 154: 623–632.

Hamilton C. D., Kovacs K. M., Ims R. A., Aars J., Strøm H., Lydersen C. 2017: Spatial overlap among an Arctic predator, prey, and scavenger in the marginal ice zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser*. 579: 45–53.

Hanin M., Brini F., Ebel C., Toda Y., Takeda S., Masmoudi K. 2011: Plant dehydrins and stress tolerance: versatile proteins for complex mechanisms. *Plant Signal. Behav.* 6: 1503–1509.

Hansen B. B., Henriksen S., Aanes R., Saether B. E. 2007: Ungulate impact on vegetation in a two-level trophic system. *Polar Biol.* 30: 549–558.

Hanssen-Bauer I., Førland E. J., Hisdal H., Mayer S., Sandø A. B., Sorteberg A. (eds.). 2019: Climate in Svalbard 2100 – a knowledge base for climate adaptation, Norwegian Environment Agency (Miljødirektoratet). *NCCS report*. 1: 2387–3027.

Hara M. 2010: The multifunctionality of dehydrins: an overview. *Plant Signal. Behav.* 5: 503–508.

Harland W. B. 1997: The Geology of Svalbard. *Geol. Soc. Lond*. 521 pp.

Hassett B. T., Borrego E. J., Vonnahme T. R., Rämä T., Kolomiets M. V., Gradinger R. 2019: Arctic marine fungi: biomass, functional genes, and putative ecological roles. *The ISME journal*. 13: 1484–1496.

Hawkings J. R., Wadham J. L., Tranter M., Raiswell R., Benning L. G., Statham P. J., Tedstone A., Nienow P., Lee K., Telling J. 2014: Ice sheets as a significant source of highly reactive nanoparticulate iron to the oceans. *Nat. Commun*. 5: 3929.

Hawkings J. R., Wadham J., Tranter M., Telling J., Bagshaw E., Beaton A., Simmons S., Chandler D., Tedstone A., Nienow P. 2016: The Greenland Ice Sheet as a hot spot of phosphorus weathering and export in the Arctic. *Glob. Biogeochem. Cycles*. 30: 191–210.

Hegseth E. N. 1998: Primary production of the northern Barents Sea. *Polar Res.* 17: 113–123.

Henttonen H., Fuglei E., Gower C. N., Haukisalmi V., Ims R. A., Niemimaa J., Yoccoz N. G. 2001: *Echinococcus multilocularis* on Svalbard: introduction of an intermediate host has enabled the local life cycle. *Parasitol*. 123: 547–552.

Hermans R., Vanhove M. P. M., Ditrich O., Tyml T., Gelnar M., Artois T., Kmentová N. 2021: Parasitic flatworms infecting thorny skate, *Amblyraja radiata*: Infection by the monogeneans *Acanthocotyle verrilli* and *Rajonchocotyle emarginata* in Svalbard. *Parasitol Int*. 81: 102261.

Hessen D. O., Blomqvist P., Dahl-Hansen G., Drakare S., Lindstrom E. S. 2004: Production and food web interactions of Arctic freshwater plankton and responses to increased DOC. *Arch. Hydrobiol*. 159: 289–307.

Hessen D. O., Leu E. 2006: Trophic transfer and trophic modification of fatty acids in high Arctic lakes. *Freshwater Biol*. 51: 1987–1998.

Hewitt G. M. 2004: Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol*. 359: 183–195.

Hoberg E. P., Galbreath K. E., Cook J. A., Kutz S. J., Polley L. 2012: Northern host parasite assemblages: history and biogeography on the borderlands of episodic climate and environmental transition. *Adv. Parasitol*. 79: 1–97.

Hoberg E. P., Kutz S. J. 2013: Parasites. In: H. Meltofte (ed.). Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. *Conservation of Arctic fauna and flora. Narayana Press*. 528–557 pp.

Hodkinson I. D. 2005: Adaptations of invertebrates to terrestrial Arctic environments. *Trans. Royal Norwegian Soc. of Sci. Letters*. 2: 44.

Hodkinson I. D., Bird J. 1998: Host-specific insect herbivores as sensors of climate change in arctic and Alpine environments. *Arct. Antarct. Alp. Res*. 30: 78–83.

Holm T. M., Koinig K. A., Andersen T., Donali E., Hormes A., Klaveness D., Psenner R. 2012: Rapid physicochemical changes in the high Arctic Lake Kongressvatn caused by recent climate change. *Aquat. Sci.* 74: 385–395.

Hop H., Pearson T., Hegset E. N., Kovacs K. M., Wiencke Ch., Kwasniewski S., Eiane K., Mehlum F., Gulliksen B., Wlodarska-Kowalczuk M., Lydersen Ch., Weslawski J. M., Cochrane S., Gabrielsen G. W., Leakey R. J. G., Lønne O. J., Zajaczkowski M., Falk-Petersen S., Kendall M., Wängberg S. A., Bischof K., Voronkov A. Y., Kovaltchouk N. A., Wiktor J., Poltermann M., di Prisco G., Papucci C., Gerland S. 2002: The marine ecosystem of Kongsfjorden. *Svalbard Polar Research*. 21: 167–208.

Hopkins Ch. C. E. 2002: Introduced marine organisms in Norwegian waters, including Svalbard. In: E. Leppäkoski, et al. (eds.). Invasive Aquatic Species of Europe. *Kluwer Academic Publisher*. 240–252 pp.

Huang M. T., Piao S. L., Janssens I. A., Zhu Z. C., Wang T., Wu D. H., Ciais P., Myneni R. B. 2017: Velocity of change in vegetation productivity over northern high latitudes. *Nat. Ecol. Evol*. 1: 1649–1654.

Hughes A. L. C., Gyllencreutz R., Lohne Ø. S., Mangerud J., Svendsen J. I. 2016: The last Eurasian ice sheets – a chronological database and time-slice reconstruction. *Boreas.* 45: 1–45.

Hughes S., Graether S. P. 2011: Cryoprotective mechanism of a small intrinsically disordered dehydrin protein. *Protein Sci.* 20: 42–50.

Huisman J. E. F., van Oostveen P., Weissing F. J. 1999: Critical depth and critical turbulence: two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms. *Limnol. Oceanogr*. 44: 1781–1787.

Hultén E. 1937: Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period. *Bokförlags aktiebolaget Thule*. 168 pp.

Huryn A. D. 2021: Ecology of Arctic Streams and Rivers. In: D. N. Thomas (ed.). Arctic Ecology. *John Wiley & Sons*. 181–218 pp.

Hyvärinen H. 1970: Flandrian pollen diagrams from Svalbard. *Geogr. Ann. A: Phys. Geogr.* 52: 213–222.

Chapin F. S. 1983: Direct and indirect effects of temperature on Arctic plants. *Polar Biol*. 2: 47–52.

Chapin F. S. III, Bloom A. J. 1976: Phosphate absorption: adaptation of tundra graminoids to a low temperature, low phosphorus environment. *Oikos*. 26: 111–121.

Chapin F. S. III, Miller P. C., Billings W. D., Coyne P. I. 1980: Carbon and nutrient budgets and their control in coastal tundra. In: J. Brown, P. C. Miller, L. L. Tieszen, F. L. Bunnell (eds.). An Arctic Ecosystem. The Coastal Tundra at Barrow, Alaska. *Dowden Hutchinson and Ross, Stroudsburg*. 458–482 pp.

Chapin F. S. III, Van Cleve K., Chapin M. C. 1979: Soil temperature and nutrient cycling in the tussock growth form of *Eriophorum vaginatum* L. *J. Ecol*. 67: 169–189.

Chapin F. S. III. 1974: Morphological and physiological mechanisms of temperature compensation in phosphate absorption along a latitudinal gradient. *Ecology*. 55: 1180–1198.

Chapin F. S., Oechel W. C. 1983: Photosynthesis, respiration, and phosphate absorption by *Carex aquatilis* ecotypes along latitudinal and local environmental gradients. *Ecology*. 64: 743–751.

Chapin F. S., Sturm M., Serreze M. C., McFadden J. P., Key J. R., Lloyd A. H., McGuire A. D., Rupp T. S., Lynch A. H., Schimel J. P., Beringer J., Chapman W. L., Epstein H. E., Euskirchen E. S., Hinzman L. D., Jia G., Ping C. L., Tape K. D., Thompson C. D., Walker D. A., Welker J. M. 2005: Role of land-surface changes in arctic summer warming. *Science*. 310: 657–660.

Christenhusz M. J. M., Byng J. W. 2016: The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*. 261: 201–217.

Christman G. D., Cottrell M. T., Popp B. N., Gier E., Kirchman D. L. 2011: Abundance, diversity, and activity of ammonia-oxidizing prokaryotes in the coastal Arctic Ocean in summer and winter. *Appl. Environ. Microbiol*. 77: 2026–2034.

Ingólfsson Ó., Landvik J. Y. 2013: The Svalbard–Barents Sea ice-sheet – Historical, current and future perspectives. *Quat. Sci. Rev*. 64: 33–60.

Ingvaldsen R., Sundfjord A. 2018: Physical Oceanography of northern Svalbard and adjacent Arctic Ocean. In: P. Wassmann (ed.). At the Edge… *Orkana forlag*. 115–123 pp.

Isaksen K., Nordli Ø., Ivanov B., Køltzow M. A. Ø., Aaboe S., Gjelten H. M., Mezghani A., Eastwood S., Førland E., Benestad R. E., Hanssen-Bauer I., Brakkan R., Sviashchennikov P., Demin V., Revina A., Karandasheva T. 2022: Exceptional warming over the Barents area. *Sci. Rep.* 12: 9371.

Iversen M., Aars J., Haug T., Alsos I. G., Bachmann L., Kovacs K. M. 2013: The diet of polar bears (*Ursus maritimus*) from Svalbard, Norway, inferred from scat analysis. *Polar Biol*. 36: 561–571.

Jägerbrand A. K., Lindblad K. E. M., Björk R. G., Alatalo J. M., Molav U. 2006: Bryophyte and lichen diversity under simulated environmental change compared with observed variation in unmanipulated alpine tundra. *Biodivers. Conserv*. 15: 4453–4475.

Jakobsson M., Mayer L. A., Bringensparr C., Castro C. F., Mohammad R., Johnson P., Ketter T., Accettella D., Amblas D., An L., Arndt J. E., Canals M., Casamor J. L., Chauché N., Coakley B., Danielson S., Demarte M., Dickson M. L., Dorschel B., Dowdeswell J. A., Dreutter S., Fremand A. C., Gallant D., Hall J. K., Hehemann L., Hodnesdal H., Hong J., Ivaldi R., Kane E., Klaucke I., Krawczyk D. W., Kristoffersen Y., Kuipers B. R., Millan R., Masetti G., Morlighem M., Noormets R., Prescott M. M., Rebesco M., Rignot E., Semiletov I., Tate A. J., Travaglini P., Velicogna I., Weatherall P., Weinrebe W., Willis J. K., Wood M., Zarayskaya Y., Zhang T., Zimmermann M., Zinglersen K. B. 2012: The International Bathymetric Chart of the Arctic Ocean (IBCAO) Version 3.0. *Geophys. Res. Lett*. 39: L12609.

Johanessen O. M., Bobylev L. P., Shalina E. V., Sandven S. 2020: Sea Ice in the Arctic. *Springer*. 579 pp.

Johnson D. R., Lara M. J., Shaver G. R., Batzli G. O., Shaw J. D., Tweedie C. E. 2011: Exclusion of brown lemmings reduces vascular plant cover and biomass in Arctic coastal tundra: Resampling of a 50+ year herbivore exclosure experiment near Barrow. Alaska. *Environ. Res. Lett.* 6: 045507.

Joli N., Monier A., Logares R., Lovejoy C. 2017: Seasonal patterns in Arctic prasinophytes and inferred ecology of Bathycoccus unveiled in an Arctic winter metagenome. *ISME J*. 11: 1372–1385.

Jónsdóttir I. S. 2005: Terrestrial ecosystems on Svalbard: heterogeneity, complexity and fragility from an Arctic Island perspective. *Biol. Environ*. 105: 155–165.

Khan R. A. 1972: Developmental stages of *Haemogregarina delagei* Laveran and Mesil in an elasmobranch, *Raja radiata* Donovan. *Canad. J. Zool*. 50: 906–907.

Khan R. A. 1980: The leech as a vector of a fish piroplasm. *Canad. J. Zool*. 58: 1631–1637.

Kim J. H., Peterse F., Willmott V., Kristensen D. K., Baas M., Schouten S., Sinninghe Damsté J. S. 2011: Large ancient organic matter contributions to Arctic marine sediments (Svalbard). *Limnol. Oceanogr*. 56: 1463–1474.

Klanderud K., Totland Ø. 2005: Simulated climate change altered dominance hierarchies and plant community diversity of an alpine biodiversity hotspot. *Ecology*. 86: 2047–2054.

Klinger B. A., Haine T. 2019: Ocean Circulation in Three Dimensions. *Cambridge University Press*. 491 pp.

Klinger L. F., Erickson III D. J. 1997: Geophysiological coupling of marine and terrestrial ecosystems. *J. Geophys. Res. Atmos. Res*. 102: 25359–25370.

Kniese J., Matthiessen J., Vogt Ch., Laberg J., Hjelstuen B., Smelror M., Larsen E., Andreassen K., Eidvin T., Vorren T. 2009: The Plio-Pleistocene glaciation of the Barents Sea-Svalbard region: a new model based on revised chronostratigraphy. *Quat. Sci. Rev*. 28: 812–829.

Kodádková A., Dyková I., Tyml T., Ditrich O., Fiala I. 2014: Myxozoa in high Arctic: Survey on the central part of Svalbard archipelago. *Intl. J. Parasitol: Parasites and Wildl*. 3: 41–56.

Køie M. 1979: On the morphology and life-history of *Derogenes varicus* (Müller 1784) Looss, 1901 (Trematoda, Hemiuridae). *Z. Parasitenkd*. 59: 67–78.

Køie M. 1982: The redia, cercaria and early stages of *Aporocotyle simplex* Odhner, 1900 (Sanguinicolidae) – a digenetic trematode which has a polychaete annelid as the only intermediate host. *Ophelia*. 21: 115–145.

Køie M., Karlsbakk E., Nylund A. 2008: The marine herring myxozoan *Ceratomyxa auerbachi* (myxozoa: Ceratomyxidae) uses *Chone infundibuliformis* (Annelida: Polychaeta: sabellidae) as invertebrae host. *Folia Parasitol*. 55: 100–104.

Kolendowicz L., Pólrolniczak M., Kendzierski S., Szyga-Pluta K., Láska K. 2021: Influence of atmospheric circulation on cloudiness and cloud types in Petuniabukta and Svalbard-Lufthavn in summer 2016. *Atmosphere*. 12: 724.

Komárek J., Kováčik L., Elster J., Komárek O. 2012: Cyanobacterial diversity of Petunia-Bukta, Billefjorden, central Svalbard. *Pol. Polar Res*. 33: 347–368.

Komendová K. 2012: Histologické vyhodnocení parazitární zátěže na modelu *Myoxocephalus scorpius* a *Gymnocanthus tricuspis* – *Trichodina* spp. Č. Bud., bakalářská práce (Bc.). Zdravotně sociální fakulta, *JU v Českých Budějovicích*. 67 pp.

Körner C. 1999: Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. *Springer*. 1066 pp.

Kosek K., Luczkiewicz A., Koziol K., Jankowska K., Ruman M., Polkowska Ż. 2019: Environmental characteristics of a tundra river system in Svalbard. Part 1: Bacterial abundance, community structure and nutrient levels. *Sci. Tot. Environ*. 653: 1571–1584.

Kotas P., Šantrůčková H., Elster J., Kaštovská E. 2018: Soil microbial biomass, activity and community composition along altitudinal gradients in the High Arctic (Billefjorden, Svalbard). *Biogeosciences*. 15: 1879–1894.

Kovács K. M., Lydersen C. H. (eds.). 2006: Birds and mammals of Svalbard. Tromso: Polarhåndbok No. 13. *Norwegian Polar Inst*. 203 pp.

Krembs C., Gradinger R., Spindler M. 2000: Implications of brine channel geometry and surface area for the interaction of sympagic organisms in Arctic Sea ice. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*. 243: 55–80.

Krupenko D., Kremnev G., Gonchar A., Uryadova A., Miroliubov A., Krapivin V., Skobkina O., Gubler A., Knyazeva O. 2022: Species complexes and life cycles of digenetic trematodes from the family Derogenidae. *Parasitol*. 149: 1590–1606.

Kubečková K., Elster J., Kanda H. 2001: Periphyton ecology of glacial and snow-fed streams, Ny-Ålesund, Svalbard: the influence of discharge disturbances due to sloughing, scraping and peeling. In: J. Elster, J. Seckbach, W. Vincent, O. Lhotský (eds.). Algae and Extreme Environments – Ecology and Physiology. *Nova Hedwig. Beih*. 123: 141–172.

Kuchta R., Pearson R., Scholz T., Ditrich O., Olson P. 2014: Spathebothriidea: survey of species, scolex and egg morphology, and interrelationships of a non-segmented, relictual tapeworm group (Platyhelminthes: Cestoda). *Folia Parasitol*. 61: 331–346.

Kuliński K., Kędra M., Legeżyńska J., Gluchowska M., Zaborska A. 2014: Particulate organic matter sinks and sources in high Arctic fjord. *J. Mar. Syst.* 139: 27–37.

Kvaček Z. 2010: Forest flora and vegetation of the European early Palaeogene – a review. *Bull. Geosci*. 85: 63–76.

Kvernvik A. C., Hoppe C. J. M., Lawrenz E., Prášil O., Greenacre M., Wiktor J. M., Leu E. 2018: Fast reactivation of photosynthesis in arctic phytoplankton during the polar night. *J. Phycol*. 54: 461–470.

Kvíderová J., Elster J. 2017: *Vaucheria* – a xanthophycean alga from Svalbard intertidal zone. *Czech Polar Rep.* 7: 233–335.

Kvíderová J., Elster J., Iliev I. 2015: Exploitation of databases in polar research – data evaluation and outputs. *Czech Polar Rep*. 5: 143–159.

Kvíderová J., Souquieres C.-E., Elster J. 2019: Ecophysiology of photosynthesis of the *Vaucheria* sp. mats in the Svalbard tidal flat. *Polar Sci.* 21: 172–185.

Kvie K. S., Heggenes J., Anderson D. G., Kholodova M. V., Sipko T., Mizin I., Roed K. H. 2016: Colonizing the high Arctic: mitochondrial DNA reveals common origin of Eurasian archipelagic reindeer (*Rangifer tarandus*). *PLoS One.* 11: e0165237.

Lakka H-K. 2015: Description of the male *Lepidurus arcticus* (Branchiopoda: Notostraca) and the potential role of cannibalism in defining male form and population sex ratio. *J. Crust. Biol.* 35: 319–329.

Lan T., Leppälä K., Tomlin C., Talbot S. L., Sage G. K., Farley S. D., Shideler R. T., Bachmann L., Wiig Ø., Albert V. A., Salojärvi J., Mailund T., Drautz-Moses D. I., Schuster S. C., Herrera-Estrella L., Lindqvist C. 2022: Insights into bear evolution from a Pleistocene polar bear genome. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 119: e2200016119.

Landvik J. Y., Brook E. J., Gualtieri L., Raisbeck G., Salvigsen O., Yiou F. 2003: Northwest Svalbard during the last glaciation: Ice-free areas existed. *Geology*. 31: 905–908.

Larsen E., Kjaer K., Demidov I., Funder S., Grøsfjeld K., Houmark-Nielsen M., Jensen M., Linge H., Lyså A., Larsen B., Grøsfjeld S., Norway G. 2006: Late Pleistocene glacial and lake history of northwestern Russia. *Boreas*. 35: 394–424.

Láska K., Witoszová D., Prošek P. 2012: Weather patterns of the coastal zone of Petuniabukta, central Spitsbergen in the period 2008–2010. *Pol. Polar Res*. 33: 297–318.

Laybourn-Parry J., Marshall W. A. 2003: Photosynthesis, mixotrophy and microbial plankton dynamics in two high Arctic lakes during summer. *Polar Biol*. 26: 517–524.

Leake J. R., Johnson D., Donnelly D. P., Muckle G. E., Boddy L., Read D. J. 2004: Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canad. J. Bot*. 82: 1016–1045.

Lento J., Culp J. M., Levenstein B., Aroviita J., Baturina M., Bogan D., Brittain J., Chin K., Christoffersen K., Docherty C., Friberg N., Ingimarsson F., Jacobsen D., Lau D., Loskutova O., Milner A., Mykrä H., Novichkova A., Olafsson J., Goedkoop W. 2022: Temperature and spatial connectivity drive patterns in freshwater macroinvertebrate diversity across the Arctic. *Freshwater Biol*. 67: 159–175.

Lento J., Goedkoop W., Culp J., Christoffersen K. S., Fannar Lárusson K., Fefilova E., Guðbergsson G., Liljaniemi P., Ólafsson J. S., Sandøy S., Zimmerman Ch., Christensen T., Chambers P., Heino J., Hellsten S., Kahlert M., Keck F., Laske S., Lau D. Ch. P., Lavoie I., Levensttein B., Mariash H., Rühland K., Saulnier-Talbot E., Schartau A. K., Svenning M. 2019: State of the Arctic Freshwater Biodiversity. Conservation of Arctic Flora and Fauna International Secretariat, Akureyri, Iceland. 978-9935-431-77-6.

Leu E., Mundy C. J., Assmy P., Campbell K., Gabrielsen T. M., Gosselin M., Juul-Pedersen T., Gradinger R. 2015: Arctic spring awakening – Steering principles behind the phenology of vernal ice algal blooms. *Prog. Oceanogr.* 139: 151–170.

Lisnerová M., Alama Bermejo G., Bouberlová K., Schaeffner B., Nkabi N., Holzer A., Bartošová-Sojková P., Martínek I. 2022: An ancient alliance: Matching evolutionary patterns of cartilaginous fishes (Elasmobranchii) and chloromyxid parasites (Myxozoa). *Infect. Genet. Evol*. 103: 105346.

Liu X. D., Yin Z. Y., Shao X., Qin N. 2006: Temporal trends and variability of daily maximum and minimum, extreme temperature events, and growing season length over the eastern and central Tibetan Plateau during 1961–2003. *J. Geophys. Res. Atmos*. 111: D19109.

Lizotte M. P. 2003: The microbiology of sea ice. In: D. N. Thomas, G. S. Dieckmann (eds.). Sea Ice: An Introduction to its Physics, Chemistry, Biology and Geology. *Blackwell Sci. Oxford*. 184–210 pp.

Lizotte M. P. 2008: Phytoplankton and primary production. In: W. F. Vincent, J. Laybourn-Parry (eds.). Polar Lakes and Rivers. *Oxford University Press*. 157–178 pp.

Lods-Crozet B., Lencioni V., Brittain J. E., Marziali L., Rossaro B. 2007: Contrasting chironomid assemblages in two high Arctic streams on Svalbard. *Fund. Appl. Limnol*. 170: 211–222.

Loeng H. 1991: Features of the physical oceanographic conditions of the Barents Sea. *Polar Res*. 10: 5–18.

Lønne I. 2016: A new concept for glacial geological investigations of surges, based on High-Arctic examples (Svalbard). *Quat. Sci. Rev*. 132: 74–100.

Lønne O. J., Gulliksen B. 1989: Size, age and diet of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1773), in ice covered waters. *Polar Biol*. 9: 189–191.

Lücking R. 2003: Takhtajan's floristic regions and foliicolous lichen biogeography: A compatibility analysis. *Lichenologist*. 35: 33–54.

Luoto T. P., Oksman M., Ojala A. E. K. 2016: Invertebrate communities of the High Arctic ponds in Hornsund. *Pol. Polar Res*. 37: 105–119.

Łupikasza E. 2010: Long-term variability of precipitation form in Hornsund (Spitsbergen) in relation to atmospheric circulation (1979–2009). *Geogr. Bull.* 3: 65–86.

Lyons W. B., Finlay J. C. 2008: Biogeochemical processes in high-latitude lakes and rivers. In: W. F. Vincent, J. Laybourn-Parry (eds.). Polar Lakes and Rivers. *Oxford University Press*. 137–156 pp.

MacArthur R. H., Wilson E. O. 1963: An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*. 17: 373–387.

Mack M. C., Bret-Harte M. S., Hollingsworth T. N., Jandt R. R., Schuur E. A. G., Shaver G. R., Verbyla D. L. 2011: Carbon loss from an unprecedented Arctic tundra wildfire. *Nature.* 475: 489–492.

Magill R. E. 2010: Moss diversity: New look at old numbers. *Phytotaxa*. 9: 167–174.

Mangerud J., Svendsen J. I. 2018: The Holocene Thermal Maximum around Svalbard, Arctic North Atlantic; molluscs show early and exceptional warmth. *Holocene*. 28: 65–83.

Markova E., Sibiryakov P., Ehrich D. 2016: Surviving in the High Arctic: dental variation in a casually introduced population of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) on Svalbard. *Acta Zool*. 97: 442–453.

Marquardt M., Vader A., Stübner E. I., Reigstad M., Gabrielsen T. M. 2016: Strong seasonality of marine microbial eukaryotes in a high-arctic fjord (Isfjorden, in West Spitsbergen, Norway). *Appl. Environ. Microbiol*. 82: 1868–1880.

Marszalek H., Gorniak D. 2017: Changes in water chemistry along the newly formed High Arctic fluvial-lacustrine system of the Brattegg Valley (SW Spitsbergen, Svalbard). *Env. Earth Sci*. 76: 449.

Martín-Español A., Navarro F., Otero J., Lapazaran J., Blaszczyk M. 2015: Estimate of the total volume of Svalbard glaciers, and their potential contribution to sea-level rise, using new regionally based scaling relationships. *J. Glaciol*. 61: 29–41.

Mathiesen S. D., Orpin C. G., Greenwood Y., Blix A. S. 1987: Seasonal changes in the caecal microflora of the High Arctic Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). *Appl. Environ. Microbiol.* 53: 114–118.

Maturilli M., Herber A., König-Langlo G. 2015: Surface radiation climatology for Ny-Ålesund, Svalbard (78.9° N), basic observations for trend detection. *Theor. Appl. Climatol*. 120: 331–339.

Mazurek M., Paluszkiewicz R., Rachlewicz G., Zwolinski Z. 2012: Variability of water Chemistry in tundra lakes, Petuniabukta Coast, Central Spitsbergen, Svalbard. *Sci. World J*. 4: 596516.

McCown B. H. 1978: The interactions of organic nutrients, soil nitrogen, and soil temperature and plant growth and survival in the arctic environment. In: L. L. Tieszen (ed.). Vegetation and Production Ecology of an Alaskan Arctic Tundra. *Springer*. 435–456 pp.

McKnight D. M., Gooseff M. N., Vincent W. F., Peterson B. J. 2008: High-latitude rivers and streams. In: W. F. Vincent, J. Laybourn-Parry (eds.). Polar Lakes and Rivers. *Oxford University Press*. 83–102 pp.

McNaughton S. J., Campbell R. S., Freyer R. A., Mylroie J. E., Rodland K. D. 1974: Photosynthetic properties and root chilling responses of altitudinal ecotypes of *Typha latifolia L. Ecology*. 55: 168–172.

Meire L., Meire P., Struyf E., Krawczyk D. W., Arendt K. E., Yde J. C., Meysman F. J. R. 2016: High export of dissolved silica from the Greenland Ice Sheet. *Geophys. Res. Lett*. 43: 9173–9182.

Melsheimer Ch., Spreen G. 2021: AMSR-E ASI sea ice concentration data, Arctic, version 5.4 (NetCDF). Institute of Environmental Physics, *University of Bremen*.

Mendoza L., Taylor J. W., Ajello L. 2002: The class mesomycetozoea: a heterogeneous group of microorganisms at the animal-fungal boundary. *Annu. Rev. Microbiol*. 56: 315–344.

Mikko V. 2019: PlotSvalbard: PlotSvalbard – Plot research data from Svalbard on maps. R package version 0.8.5. Online. Dostupné z: https://github.com/MikkoVihtakari/PlotSvalbard [cit. 2024-10-04].

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., Herbert T., Hinzman L., Kaufman D., MacDonald G., Polyak L., Robock A., Serreze M. C., Smol J., Wolff E. W. 2010: Temperature and precipitation history of the Arctic. *Quat. Sci. Rev.* 29: 1679–1715.

Miller K. G., Browning J. V., Schmelz W. J., Kopp R. E., Mountain G. S., Wright J. D. 2020: Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records. *Sci. Adv*. 6: eaaz1346.

Milner J. M., Varpe Ø., van der Wal R., Hansen B. B. 2016: Experimental icing affects growth, mortality, and flowering in a high Arctic dwarf shrub. *Ecol. Evol*. 6: 2139–2148.

Molau U. 1991: Gender variation in *Bartsia alpina* (Scrophulariaceae), a subarctic perennial hermaphrodite. *Am. J. Bot*. 78: 326–339.

Molau U., Prentice H. C. 1992: Reproductive system and population structure in three arctic *Saxifraga* species. *J. Ecol*. 80: 149–161.

Mølgaard P. 1982: Temperature observations in high arctic plants in relation to microclimate in the vegetation of Peary Land, North Greenland. *Arct. Antarct. Alp. Res*. 14: 105–115.

Möller M., Kohler J. 2018: Differing climatic mass Balance evolution across Svalbard glacier regions over 1900–2010. *Front. Earth Sci*. 6: 128.

Moon T., Ahlstrøm A., Goelzer H., Lipscomb W., Nowicki S. 2018: Rising Oceans Guaranteed: Arctic Land Ice Loss and Sea Level Rise. *Current Climate Change Reports* 4: 211–222.

Moore C. M., Mills M. M., Arrigo K. R., Berman-Frank I., Bopp L., Boyd P. W., Pedersen T. J., Hopwood M. J., Rysgaard S., Jickells T. D. 2013: Processes and patterns of oceanic nutrient limitation. *Nat. Geosci*. 6: 701–710.

Moreno-Ancillo A. 1997: Allergic reactions to *Anisakis simplex* parasitizing sea food. *Ann. Allergy Asthma Imm*. 43: 12–13.

Muchová K. 2017: Závislost společenstev půdních vířníků (Rotifera) na gradientu vlhkosti v polárních podmínkách. Ostrava, magisterská práce (Mgr.). Přírodovědecká fakulta, *Ostravská univerzita*. 54 pp.

Müllerová J., Elsterová J., Černý J., Ditrich O., Žárský J., Culler L. E., Kampen H., Walther D., Coulson S., Růžek D., Grubhoffer L. 2018: No indication of arthropod-vectored viruses in mosquitoes (Diptera: Culicidae) collected on Greenland and Svalbard. *Polar Biol*. 11: 1581–1586.

Muñoz J., Felicísimo Á. M., Cabezas F., Burgaz A. R., Martínez I. 2004: Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. *Science*. 304(5674): 1144–1147.

Myers-Smith I. H., Elmendorf S. C., Beck P. S. A., Wilmking M., Hallinger M., Blok D., Tape K. D., Rayback S. A., et al. 2015: Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome. *Nat. Clim. Chang.* 5: 887.

Myers-Smith I. H., Elmendorf S. C., Beck P. S. A., Wilmking M., Hallinger M., Blok D., Tape K. D., Rayback S. A., Macias-Fauria M., Forbes B. C., Speed J. D. M., Boulanger-Lapointe N., Rixen C., Lévesque E., Schmidt N. M., Baittinger C., Trant A. J., Hermanutz L., Collier L. S., Dawes M. A., Lantz T. C., Weijers S., Jørgensen R. H., Buchwal A., Buras A., Naito A. T., Ravolainen V., Schaepman-Strub G., Wheeler J. A., Wipf S., Guay K. C., Hik D. S., Vellend M. 2001: Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome. *Nat. Clim. Change*. 5: 887–891.

Myneni R. B., Keeling C. D., Tucker C. J., Asrar G., Nemani R. R. 1997: Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*. 386: 698–702.

Myšková E. 2014: Střevní paraziti obratlovců na Svalbardu. Č. Bud., diplomová práce (Mgr.). Přírodovědecká fakulta, *JU v Českých Budějovicích*. 66 pp.

Myšková E., Brož M., Fuglei E., Kvičerová J., Mácová A., Sak B., Kváč M., Ditrich O. 2019: Gastrointestinal parasites of arctic foxes (*Vulpes lagopus*) and sibling voles (*Microtus levis*) in Spitsbergen, Svalbard. *Parasitol. Res*. 118: 3409–3418.

Nathan R. 2006: Long-distance dispersal of plants. *Science*. 313: 786–788.

Nedbal V., Láska K., Brom J. 2020: Mitigation of arctic tundra surface warming by plant evapotranspiration: Complete energy balance component estimation using LANDSAT satellite data. *Remote Sens*. 12: 3395.

Nieuwenhuizen N. E., Lopata A. L. 2013: *Anisakis* – a food-borne parasite that triggers allergic host defences. *Int. J. Parasitol*. 43: 12–13.

Nordli Ø., Przybylak R., Ogilvie A. E. J., Isaksen K. 2014: Long-term temperature trends and variability on Spitsbergen: the extended Svalbard Airport temperature series, 1898–2012. *Polar Res*. 33: 21349.

Norsk Polarinstitutt. 2020: Cumulative mass balance for glaciers in Svalbard. Online. Oslo: *Norsk Polarinstitutt*. Dostupné z: http://www.mosj.no/en/climate/land/mass-balanceglaciers.html [cit. 2024-10-04].

Not F., Massana R., Latasa M., Marie D., Colson C., Eikrem W., Pedros-Alio C., Valot D., Simon N. 2005: Late summer community composition and abundance of photosynthetic picoeukaryotes in Norwegian and Barents Seas. *Limnol. Oceanogr*. 50: 1677–1686.

Novotný D. 2021: Životní cyklus motolice *Anomalotrema koiae* Gibson & Bray, 1984 (Digenea: Opecoelidae) na souostroví Svalbard. Č. Bud., diplomová práce (Mgr.). Přírodovědecká fakulta, *JU v Českých Budějovicích*. 46 pp.

NSIDC. 2021: Minimum and maximum extent values and dates for each month and year, with rankings. *Boulder*: *NSIDC.*

Ntougias S., Polkowska Z., Nikolaki S., Dionyssopoulou E., Stathopoulou P., Doudoumis V., Ruman M., Kozak K., Namiesnik J., Tsiamis G. 2016: Bacterial community structures in freshwater polar environments of Svalbard. *Microb. Envir*. 31: 401–409.

Nuth C., Kohler J., König M., Deschwanden A., Hagen J., Kääb A., Moholdt G., Pettersson R. 2013: Decadal changes from

a multi-temporal glacier inventory of Svalbard. *Cryosphere*. 7: 1603–1621.

Nyholm E. S. 1966: Observations on some birds and mammals of Spitsbergen. *Ann. Zoolog. Fennici*. 3: 173–175.

O'Brien W. J., et al. 1997: The limnology of Toolik Lake. In: A. M. Milner, M. W. Oswood (eds.). Freshwaters of Alaska. Ecological Studies, vol. 119. *Springer*. 61–106 pp.

Oborník M. 2020: Photoparasitism as an intermediate state in the evolution of Apicomplexan parasites. *Trends in Parasitol*. 36: 727–734.

Odasz A. M. 1994: Nitrate reductase activity in vegetation below an arctic bird cliff, Svalbard, Norway. *J. Veg. Sci.* 5: 913–920.

Oksanen A., Kärssin A., Berg R. P. K. D., Koch A., Jokelainen P., Sharma R., Jenkins E., Loginova O. 2022: Epidemiology of *Trichinella* in the Arctic and subarctic: A review. *Food Waterborne Parasitol.* 28: e00167.

Olofsson J. 2006: Short- and long-term effects of changes in reindeer grazing pressure on tundra heath vegetation. *J. Ecol*. 94: 431–440.

Olofsson J., Stark S., Oksanen L. 2004: Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra. *Oikos*. 105: 386–396.

Olofsson J., Tommervik H., Callaghan T. V. 2012: Vole and lemming activity observed from space. *Nat. Clim. Change*. 2: 880–883.

Orpin C. G., Mathiesen S. D., Greenwood Y., Blix A. S. 1985: Seasonal changes in the ruminal microflora of the high arctic Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). *Appl. Environ. Microbiol.* 50: 144–151.

Overrein O. 2015: Experiencing Svalbard's wildlife. *Norwegian Polar Inst*. 24 pp.

Øvstedal D., Tønsberg T., Elvebakk A. 2009: The lichen flora of Svalbard. *Sommerfeltia*. 33: 3–393.

Owrid G., Socal G., Civitarese G., Luchetta A., Wiktor J., Nöthig E. M., Andreassen I., Schauer U., Strass V. 2000: Spatial variability of phytoplankton, nutrients and new production estimates in the waters around Svalbard. *Polar Res*. 19: 155–171.

Palmisano A. C., Kottmeier S. T., Moe R. L., Sullivan C. W. 1985: Sea ice microbial communities. IV. The effect of light perturbation on microalgae at the ice-seawater interface in McMurdo Sound, Antarctica. Marine ecology progress series. *Oldendorf*. 21: 37–45.

Pearson R. G., Phillips S. J., Loranty M. M., Beck P. S. A., Damoulas T., Knight S. J., Goetz S. J. 2013: Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nat. Clim. Change*. 3: 673–677.

Pessi I. S., Pushkareva E., Lara Y., Borderie F., Wilmotte A., Elster J. 2019: Marked primary succession of cyanobacterial communities following glacier retreat in the High Arctic. *Microb. Ecol*. 77: 136–147.

Petrich C., Eicken H. 2010: Growth, structure and properties of sea ice. In: D. N. Thomas, S. D. Dieckmann (eds.). Sea Ice, 2nd edn. *Wiley*. 23–77 pp.

Petz W. 2003: Ciliate biodiversity in Antarctic and Arctic freshwater habitats – a bipolar comparison. *Eur. J. Protist*. 39: 491–494.

Phoenix G. K., Lee J. A. 2004: Predicting impacts of Arctic climate change: past lessons and future challenges. *Ecol. Res*. 19: 65–74.

Pienitz R., Doran P. T., Lamureux S. F. 2008: Origin and geomorphology of lakes in the polar regions. In: W. F. Vincent, J. Laybourn-Parry (eds.). Polar Lakes and Rivers. *Oxford University Press*. 25–41 pp.

Piepjohn K., Dallmann W. K. 2014: Stratigraphy of the uppermost Old Red Sandstone of Svalbard (Mimerdalen Subgroup). *Polar Res*. 33: 1–22.

Pinseel E., Van de Vijver B., Kavan J., Verleyen E., Kopalová K. 2017: Diversity, ecology and community structure of the freshwater l ittoral diatom flora from Petuniabukta (Spitsbergen). *Polar Biol*. 40: 533–551.

Pointing S. B., Belnap J. 2012: Microbial colonization and controls in dryland systems. *Nature Rev. Microbiol*. 10: 551–562.

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. *Front. Plant Sci*. 6: 692.

Polyakov I. V., Pnyushkov A. V., Alkire M. B., Ashik I. M., Baumann T. M., Carmack E. C., Goszczko I., Guthrie J., Ivanov V. V., Kanzow T., Krishfield R., Kwok R., Sundfjord A., Morison J., Rember R., Yulin A. 2017: Greater role for Atlantic inflows on sea-ice loss in the Eurasian Basin of the Arctic Ocean. *Science* 356: 285–291.

Pospíšilová I. 2014: Krevní paraziti ryb na Svalbardu. Č. Bud., diplomová práce (Mgr.). Přírodovědecká fakulta, *JU v Českých Budějovicích*. 78 pp.

Pothula K. S., Adams B. J. 2022: Community assembly in the wake of glacial retreat: A meta-analysis. *Glob. Change Biol*. 28: 6973–6991.

Prach K., Košnar J., Klimešová J., Hais M. 2009: High Arctic vegetation after 70 years: a repeated analysis from Svalbard. *Polar Biol.* 33: 635–639.

Prach K., Rachlewicz G. 2012: Succession of vascular plants in front of retreating glaciers in central Spitsbergen. *Pol. Polar Res.* 33: 319–328.

Prach K., Walker R. L. 2020: Comparative Plant Succession among Terrestrial Biomes of the World. *Cambridge University Press*. 412 pp.

Prestrud P., Stuve G., Holt G. 1993: The prevalence of *Trichinella* sp. in Arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Svalbard. *J. Wildl. Dis*. 29: 337–340.

Prošek P. 2013: Antarktida. *Academia*. 345 pp.

Przybylak R. 2003: The Climate of the Arctic, Atmospheric and Oceanographic Sciences Library 26. *Springer*. 272 pp.

Przybylak R., Araźny A., Kejna M. 2012: Topoclimatic Diversity in Forlandsundet Region (NW Spitsbergen) in Global Warming Conditions. *Oficyna Wydawnicza Turpress*. 174 pp.

Pushkareva E., Elster J. 2013: Biodiversity and ecological classification of cryptogamic soil crusts in the vicinity of Petunia Bay, Svalbard. *Czech Polar Rep*. 3: 7–18.

Pushkareva E., Johansen J. R., Elster J. 2016: Polar desert and semidesert soil crust ecosystem; a review of ecophysiological features of cyanobacteria and microalgae. *Polar Biol*. 39: 2227–2240.

Pushkareva E., Kvíderová J., Šimek M., Elster J. 2017: Nitrogen fixation and diurnal changes of photosynthetic activity in Arctic soil crusts at different development state. *Eur. J. Soil Biol*. 79: 21–31.

Pushkareva E., Pessi I. S., Wilmotte A., Elster J. 2015: Cyanobacterial community composition and impact of nutrient availability in Arctic soil crusts at different stages of development. *FEMS Microbiol. Ecol*. 91: fiv143.

Raunkiær C. 1934: The life forms of plants and statistical plant geography; Being the collected papers of C. Raunkiær. *Clarendon Press*. 632 pp.

Ravolainen V. T., Brathen K. A., Ims R. A., Yoccoz N. G., Henden J. A., Killengreen S. T. 2011: Rapid, landscape scale responses in riparian tundra vegetation to exclusion of small and large mammalian herbivores. *Basic Appl. Ecol*. 12: 643–653.

Ravolainen V. T., Brathen K. A., Yoccoz N. G., Nguyen J. K., Ims R. A. 2014: Complementary impacts of small rodents and semi-domesticated ungulates limit tall shrub expansion in the tundra. *J. Appl. Ecol.* 51: 234–241.

Ravolainen V., Soininen E. M., Jónsdóttir I. S., Eischeid I., Forchhammer M., van der Wal R., Pedersen Å. 2020: High Arctic ecosystem states: Conceptual models of vegetation change to guide long-term monitoring and research. *Ambio*. 49: 666–677.

Read D. J., Leake J. R., Perez-Moreno J. 2004: Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canad. J. Bot*. 82: 1243–1263.

Reid A. M., Lamarque L. J., Lortie C. J. 2010: A systematic review of the recent ecological literature on cushion plants: champions of plant facilitation. *Web Ecol*. 10: 44–49.

Reid A. M., Lortie C. J. 2012: Cushion plants are foundation species with positive effects extending to higher trophic levels. *Ecosphere*. 3: 1–18.

Reinhard E. G. 1942: Studies on the life history and host-parasite relationship of *Peltogaster paguri*. *Biological Bull*. 83: 401–415.

RGI Consortium. 2017: Randolph glacier inventory – a dataset of global glacier outlines: version 6.0. *Boulder: NSIDC*.

Richards A. J. 1986: Plant Breeding Systems. *Garland Science*. 529 pp.

Rinne P. L., Kaikuranta P. L., van der Plas L. H., van der Schoot C. 1999: Dehydrins in cold-acclimated apices of birch (*Betula pubescens* Ehrh.): production, localization and potential role in rescuing enzyme function during dehydration. *Planta*. 209: 377–388.

Rivkin R. B., Putt M. 1987: Heterotrophy and phototrophy by Antarctic microalgae: light-dependent incorporation of amino acids and glucose. *J. Phycol*. 23: 442–452.

Roberts P., Jørgensen D. 2016: Animals as instruments of Norwegian imperial authority in the interwar Arctic. *J. Hist. Environ. Soc*. 1: 65–87.

Robledo-Arnuncio J. J., Klein E. K., Muller-Landau H. C., Santamaría L. 2014: Space, time and complexity in plant dispersal ecology. *Mov. Ecol*. 2: 1–17.

Sale I. 2006: A Complete Guide to Arctic Wildlife. *Firely Books*. 464 pp.

Salgado-Flores A., Hagen L. H., Ishaq S. L., Zamanzadeh M., Wright A. D., Pope P. B., Sundset M. A. 2016: Rumen and cecum microbiomes in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) are changed in response to a lichen diet and may affect enteric methane emissions. *PLoS One*. 11: e0155213.

Salvigsen O., Forman S. L., Miller G. H. 1992: Thermophilous molluscs on Svalbard during the Holocene and their paleoclimatic implications. *Polar Res*. 11: 1–10.

Salvigsen O., Høgvard K. 2006: Glacial history, Holocene shoreline displacement and palaeoclimate based on radiocarbon ages in the area of Bockfjorden, north-western Spitsbergen, Svalbard. *Polar Res*. 25: 15–24.

Sander P. M., Gee C. T. 2021: Introduction to the limits of the fossil record. In: Fossilization: Understanding the Material Nature of Ancient Plants and Animals, 1. *JHU Press*. 288 pp.

Sarnelle O., Wilson A-E. 2005: Local adaptation of *Daphnia pulicaria* to toxic cyanobacteria. *Limnol. Oceanogr*. 50: 1565–1570.

Sauer J. D. 1988: Plant Migration: The Dynamics of Geographic Patterning in Seed Plant Species. *University of California Press*. 298 pp.

Savile D. B. 1972: Arctic Adaptations in Plants. Monograph no. 6. *Canada Dept. of Agricultur*. 81 pp.

Seo M., Kim H.-C., Seong N.-H., Sim S., Han K.-S. 2023: Variability of surface radiation budget over Arctic during two recent decades from perspective of CERES and ERA5 data. *Remote Sens*. 15: 829.

Serreze M. C., Barry R. G. 2011: Processes and impacts of Arctic amplification: A research synthesis. *Glob. Planet Change*. 77: 85–96.

Sevestre H., Benn D., Luckman A., Nuth Ch., Kohler J., Lindbäck K., Pettersson R. 2018: Tidewater glacier surges initiated at the terminus. *J. Geophys. Res. Earth Surf*. 123: 1035–1051.

Shabbar A., Bonsal B. 2003: An assessment of changes in winter cold and warm spells over Canada. *Natural Hazards*. 29: 173–188.

Shafer C. L. 2023: Contribution of hybridization between polar bears and grizzly bears to polar bear extinction. *Wild. Lett.* 1: 178–193.

Shannon S., Smith R., Wiltshire A., Payne T., Huss M., Betts R., Caesar J., Koutroulis A., Jones D., Harrison S. 2019: Global glacier volume projections under high-end climate change scenarios. *Cryosphere*. 13: 325–350.

Shaver G. R., Billings W. D., Chapin F. S., Giblin A. E., Nadelhoffer K. J., Oechel W. C., Rastetter E. B. 1992: Global change and the carbon balance of Arctic ecosystems: Carbon/nutrient interactions should act as major constraints on changes in global terrestrial carbon cycling. *Bioscience*. 42: 433–441.

Shaver G. R., Bret-Harte S. M., Jones M. H., Johnstone J., Gough L., Laundre J., Chapin F. S. 2001: Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity. *Ecology*. 82: 3163–3181.

Shaver G. R., Chapin F. S. III. 1991: Production: biomass relationships and element cycling in contrasting arctic vegetation types. *Ecol. Monogr*. 61: 1–31.

Shi J., Liu M., Chen Y., Wang J., Lu C. 2016: Heterologous expression of thedehydrin-like protein gene AmCIP from *Ammopiptanthus mongolicus* enhances viability of *Escherichia coli* and tobacco under cold stress. *Plant Growth Regul.* 79: 71–80.

Shirihai H. 2008: The Complete Guide to Antarctic Wildlife: Birds and Marine Mammals of the Antarctic Continent and the Southern Ocean. *Princeton University Press.* 544 pp.

Schäffner B., Kuchta R., Ditrich O. 2018: A century of taxonomic uncertainty: redescription of two species of tapeworms (*Diphyllobothriidea*) from Arctic seals. *Polar Biol.* 41: 2543–2559.

Scheibner C., Hartkopf-Fröder C., Blomeier D., Forke H. 2012: The Mississippian (Lower Carboniferous) in northeast Spitsbergen (Svalbard) and a re-evaluation of the Billefjorden Group. *E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung*. 163: 293–308.

Schimel J. P., Bilbrough C., Welker J. A. 2004: Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities. *Soil Biol. Biochem*. 36: 217–227.

Schimel J. P., Fahnestock J., Michaelson G., Mikan C., Ping C. L., Romanovsky V. E., Welker J. 2006: Cold-season production of CO_2 in arctic soils: can laboratory and field estimates be reconciled through a simple modeling approach? *Arct. Antarct. Alp. Res*. 38: 249–256.

Schlaghamerský J., Devetter M. 2019: Enchytraeid assemblages at the foot of a talus slope in Skansbukta on the Arctic Island of Spitsbergen. *Soil Org*. 91: 97–100.

Schoolmeester T., Gjerdi H. L., Crump J., Alfthan B., Fabres J., Johnsen K., Puikkonen L., Kurvists T., Baker E. 2019: Global Linkages / A graphic look at the changing Arctic. *UN Environment and GRID-Arendal, Nairobi and Arendal.* 56 pp.

Schuler T. V., Kohler J., Elagina N., Hagen J., Hodson A., Jania J., Kääb A., Luks B., Malecki J., Moholdt G., Pohjola V., Sobota I., Pelt W. 2020: Reconciling Svalbard glacier mass balance. *Front. Earth Sci*. 8: 156.

Siddall M. E., Desser S. 1992: Ultrastructure of gametogenesis and sporogony of *Haemogregarina* (sensu lato) *myoxocephali* (Apicomplexa: Adeleina) in the leech *Malmiana scorpii*. *J. Protozool*. 39: 545–554.

Siddall M. E., Desser S. 2001: Developmental stages og *Haemogregarina delagei* in the leech *Oxytonostoma typica*. *Canad. J. Zool*. 79: 1897–1900.

Skulberg O. M. 1996: Terrestrial and limnic algae and cyanobacteria. In: A. Elvebakk, P. Prestrud (eds.). A Catalogue of Svalbard Plants, Fungi, Algae and Cyanobacteria. *Norsk Polarinstitutt Skrifter*. 383–395 pp.

Smedsrud L. H., Halvorsen M., Stroeve J. C., Zhang R., Kloster K. 2017: Fram Strait sea ice export variability and September Arctic sea ice extent over the last 80 years. *Cryosphere.* 11: 65–79.

Smelror M., Petrov O. V., Larssen G. B., Werner S. 2009: Atlas Geological History of the Barents Sea. *Geological Survey of Norway*. 135 pp.

Smelror M., Petrov. O. 2018: Geodynamics of the Arctic: From proterozoic orogens to present day seafloor spreading. *J. Geodyn*. 121: 185–204.

Smith L. C., et al. 2005: Disappearing Arctic lakes. *Science*. 308: 1429.

Smol J. P., Douglas M. S. V. 2007: Crossing the final ecological threshold in high Arctic ponds. *PNAS*. 104: 12395–12397.

Soudzilovskaia N. A., Onipchenko V. G., Cornelissen J. H. C., Aerts R. 2007: Effects of fertilization and irrigation on 'foliar afterlife' in alpine tundra. *J. Veg. Sci*. 18: 755–766.

Souquieres C-E., Kvíderová J., Søreide J. E., Elster J. (2023): Extensive felt-like carpets of invasive *Vaucheria* aff. *compacta* and abiotic environmental factors influencing its abundance in Adventfjorden tidal flat, Svalbard. *Polar Biol.* 23: 1307–1320.

Staaland H., Jacobsen E., White R. G. 1979: Comparison of the digestive tract in Svalbard and Norwegian reindeer. *Arct. Antarct. Alp. Res*. 11: 457–466.

Stange R. 2012: Spitsbergen – Svalbard. A Complete Guide around the Arctic Archipelago (3rd ed.). *Rolf Stange Publ*. 512 pp.

Statistics Norway. Online. Dostupné z: www.ssb.no [cit. 2024-10-04].

Stempniewicz L., Kulaszewicz I., Aars J. 2021: Yes, they can: polar bears *Ursus maritimus* successfully hunt Svalbard reindeer *Rangifer tarandus platyrhynchus*. *Polar Biol*. 44: 2199–2206.

Stirling I., Derocher A. E. 2012: Effects of climate warming on polar bears: a review of the evidence. *Glob. Change Biol*. 18: 2694–2706.

Stocker T. F., Qin D., Plattner G.-K., Alexander L. V., Allen S. K., Bindoff N. L., Breon F.-M., Church J. A., Cubasch U., Emori S., Forster P., Friedlingstein P., Gillett N., Gregory J. M., Hartmann D. L., Jansen E., Kirtman B., Knutti R., Krishna Kumar K., Lemke P., Marotzke J., Masson-Delmotte V., Meehl G. A., Mokhov I. I., Piao S., Ramaswamy V., Randall D., Rhein M., Rojas M., Sabine C., Shindell D., Talley L. D., Vaughan D. G., Xie S.-P. 2013: Technical Summary. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, P. M. Midgley (eds.)]. *Cambridge University Press*. 1585 pp.

Strathdee A. T., Bale J. S., Block W. C., Webb N. R., Hodkinson I. D., Coulson S. J. 1993: Extreme adaptive life cycle in a high arctic aphid, *Acyrthosiphon svalbardicum*. *Ecol. Entomol*. 18: 254–258.

Strunecký O., Komárek J., Elster J. 2012: Biogeography of *Phormidium autumnale* (Oscillatoriales, Cyanobacteria) at western and central Svalbard. *Pol. Polar Res*. 33: 369–382.

Stull R. B. 1988: An Introduction to Boundary Layer Meteorology. *Kluwer Academic Publishers*. 670 pp.

Sturm M., Douglas T., Racine C., Liston G. E. 2005: Changing snow and shrub conditions affect albedo with global implications. *J. Geophys. Res. Biogeosci*. 110: G01004.

Sturm M., Racine C., Tape K. 2001: Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature*. 411: 546–547.

Sturm M., Schimel J., Michaelson G., Welker J., Oberbauer S., Liston G., Fahnestock J., Romanovsky V. 2005: Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland. *BioScience*. 55: 17–26.

Stürmerová K. 2007: Arktida a Antarktida: život ve věčném ledu. *Knižní klub*. 301 pp.

Sundset M. A., Præsteng K. E., Cann I. K. O., Mathiesen S. D., Mackie R. I. 2007: Novel rumen bacterial diversity in two geographically separated sub-species of reindeer. *Microb. Ecol*. 54: 424–438.

Svalbard Environmental Protection Act. 2001. Online. Dostupné z: https://www.regjeringen.no/en/dokumenter/svalbard-environmental-protection-act/id173945/ [cit. 2024-10-04].

Svalbard Statistics. 2005: Oslo-Kongsvinger: *Statistics Norway*. 247 pp.

Svendsen J. I., Mangerud J. 1997: Holocene glacial and climatic variations on Spitsbergen, Svalbard. *The Holocene*. 7: 45–57.

Sverdrup H. U. 1953: On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 18: 287–295.

Székely C., Cech G., Atkinson S. D., Molnár K., Egyed L., Gubányi A. 2015: A novel myxozoan parasite of terrestrial mammals: description of *Soricimyxum minuti* sp. n. (Myxosporea) in pygmy shrew *Sorex minutus* from Hungary. *Folia Parasitol*. 62: 045.

Tape K., Sturm M., Racine C. 2006: The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Glob. Change Biol*. 12: 686–702.

Tedrow J. C. F. 1977: Soils of the Polar Landscapes. *Rutgers University Press*. 638 pp.

Theodoridis S., Randin C., Szovenyi P., Boucher F. C., Patsiou T. S., Conti A. E. 2017: How do cold-adapted plants respond to climatic cycles? Interglacial expansion explains current distribution and genomic diversity in *Primula farinosa.* L. *Syst. Biol*. 66: 715–736.

Thomas D. N., Fogg G., Convey P., Fritsen Ch., Gili J. M., Gradinger R., Laybourn-Parry J., Reid K., Walton D. 2008: The Biology of Polar Regions. *Oxford University Press*. 394 pp.

Thulin J. 1980: A redescription of the fish blood-fluke *Aporocotyle simplex* Odhner, 1900 (Digenea, Sanguinicolidae) with comments on its biology. *Sarsia.* 65: 35–48.

Tieszen L. L. 1978: Summary. In: L. L. Tieszen (ed.). Vegetation and Production Ecology of an Alaskan Arctic Tundra. *Springer*. 621–645 pp.

Tiwari P., Chakrabarty D. 2021: Dehydrin in the past four decades: From chaperones to transcription co-regulators in regulating abiotic stress response. *Curr. Opin. Biotechnol*. 3: 249–259.

Trenberth K. E., Fasullo J. T. 2017: Atlantic meridional heat transports computed from balancing Earth's energy locally. *Geophys. Res. Lett*. 44: 1919–1927.

Tripati A. K., Eagle R. A., Morton A., Dowdeswell J. A., Atkinson K. L., Bahé Y., Dawber C. F., Khadune E., Shaw R. M. H., Shorttle O.,

Thanabalasundaram L. 2008: Evidence for glaciation in the Northern Hemisphere back to 44 Ma from ice-rafted debris in the Greenland Sea. *Earth Planet. Sci. Lett*. 265: 112–122.

Tuchman N. C., Schollett M. A., Rier S. T., Geddes P. 2006: Differential heterotrophic utilization of organic compounds by diatoms and bacteria under light and dark conditions. In: Advances in Algal Biology: A Commemoration of the Work of Rex Lowe. *Springer*. 1: 67–177 pp.

Turner J., Marshall G. J. 2011: Climate Change in the Polar Regions. *Cambridge University Press*. 436 pp.

Tyml T., Kostka M., Ditrich O., Dyková I. 2016: *Vermistella arctica* n. sp. nominates the genus *Vermistella* as a candidate for taxon with bipolar distribution. *J. Eukar. Microbiol*. 63: 210–219.

Upchurch G. R., Wolf J. A. 1987: Mid-Cretaceous to early tertiary vegetation and climate: evidence from fossil leaves and woods. In: E. M. Friis, W. G. Chaloner, P. R. Crane (eds.). The Origin of Angiosperms and Their Biological Consequences. *Cambridge University Press*. 75–105 pp.

Vader A., Marquardt M., Meshram A. R., Gabrielsen T. 2015: Key Arctic phototrophs are widespread in the polar night. *Polar Biol.* 38: 13–21.

Vaguet Y., Ourng C., Moriconi-Ebrard F. 2021: Is the Arctic really a frontier? Settlement dynamics within various Arctic Limits based on the Arcticapolis geohistorical database. *Espace populations sociétés*. 2020/3–2021/1.

Van den Heuvel-Greve M. J., van den Brink A. M., Glorius S. T., de Groot G. A., Laros I., Renaud P. E., Pettersen R., Węslawski J. M., Kuklinski P., Murk A. J. 2021: Early detection of marine non-indigenous species on Svalbard by DNA metabarcoding of sediment. *Polar Biol*. 44: 653–665.

Van Geest G. J., Hessen D. O., Spierenburg P., Dahl-Hansen G. A. P., Christensen G., Faerovig P. J., Brehm M., Loonen M. J. J. E., Van Donk E. 2007: Goose-mediated nutrient enrichment and planktonic grazer control in arctic freshwater ponds. *Oecologia*. 153: 653–662.

Van Hove P., Belzille C., Gibson J. A. E., Vincent W. F. 2006: Coupled landscape-lake evolution in High Arctic Canada. *Can. J. Earth Sci*. 43: 533–546.

Van Pelt W. J. J., Kohler J., Liston G. E., Hagen J. O., Luks B., Reijmer C. H., Pohjola V. A. 2016: Multidecadal climate and seasonal snow conditions in Svalbard. *J. Geophys. Res. Earth Surf.* 121: 2100–2117.

Van Pelt W., Pohjola V., Pettersson R., Marchenko S., Kohler J., Luks B., Hagen J., Schuler T., Dunse T., Noël B., Reijmer C. 2019: A long-term dataset of climatic mass balance, snow conditions, and runoff in Svalbard (1957–2018). *Cryosphere*. 13: 2259–2280.

Veillette J., Mueller D. R., Antoniades D., Vincent W. F. 2008: Arctic epishelf lakes as sentinel ecosystems: Past, present and future. *J. Geophys. Res*. 113: G04014.

Vincent W. F., MacIntyre S., Spigel R. H., Laurion I. 2008: The physical limnology of high-latitude lakes. In: W. F. Vincent, J. Laybourn-Parry (eds.). Polar Lakes and Rivers. *Oxford University Press*. 65–81 pp.

Vinje T. 2009: Sea-ice. In: E. Sakshaug, G. H. Johnsen, K. M. Kovacs (eds.). Ecosystem Barents Sea. *Tapir Academic Press*. 65–83 pp.

Voldstad L. M. H. 2018: The Holocene vegetation history of an isolated, high-arctic plant diversity hot spot. Master's Thesis. Faculty of Environmental Sciences and Natural Resource Management, *Norwegian University of Life Sciences, Ås*. 44 pp.

Von Quillfeldt C. H. 2000: Common diatom species in Arctic spring blooms: their distribution and abundance. *Botanica Marina*. 43: 499–516.

Von Quillfeldt C. H., Hegseth E. N., Jonhsen G., Sakshaug E., Syvertsen E. E. 2009: Ice algae. In: E. Sakshaug, G. Johnsen, K. M. Kovacs (eds.). Ecosystem Barents Sea. *Tapir Academic Press.* 285–302 pp.

Vonnahme T. R., Dietrich U., Hassett B. T. 2020: Progress in Microbial Ecology in Ice-Covered Seas. In: YOUMARES 9-The Oceans: Our Research, Our Future. *Springer*. 261–277 pp.

Vorren T. O., Gibbard P., Hughes P. D. 2011: Glacial History of the Barents Sea Region. In: E. Jürgen, P. L. Gibbard, P. D. Hughes (eds.). Quaternary Glaciations – Extent and Chronology: a closer look. *Elsevier*. 361–372 pp.

Wahren C. H. A., Walker M. D., Bret-Harte M. S. 2005: Vegetation responses in Alaskan arctic tundra after 8 years of a summer warming and winter snow manipulation experiment. *Glob. Change Biol.* 11: 537–552.

Wala V. T., Ziemniak G., Majka J., Faehnrich K., McClelland W. C., Meyer E. E., Manecki M., Bazarnik J., Strauss J. V. 2021: Neoproterozoic stratigraphy of the Southwestern Basement Province, Svalbard (Norway): Constraints on the Proterozoic-Paleozoic evolution of the North Atlantic-Arctic Caledonides. *Precambrian Res*. 358: 1–30.

Walker D. A. 2002: Hierarchical subdivision of Arctic tundra based on vegetation response to climate, parent material and topography. *Glob. Change Biol*. 6: 19–34.

Walker M. D., Wahren C. H., Hollister R. D., Henry R. D., Ahlquist G. H. R., Alatalo L. E., Bret-Harte J. M., Calef M. S., Callaghan M. P., Carroll T. V., Epstein A. B., Jonsdottir H. E., Klein I. S., Magnusson J. A., Molau B., Oberbauer U., Rewa S. F., Robinson S. P.,

Shaver C. H., Sudin G. R., Thompson K. N., Tolvanen C. C., Totland A., Turner O., Tweedie P. L., Webber C. E., Wookey P. A. 2006: Plant com-munity responses to experimental warming across the tundra biome. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A*. 103: 1342–1346.

Walseng B., Jensen T., Dimante-Deimantovica I., Christoffersen K. S., Chertoprud M., Chertoprud E., Novichkova A., Hessen D. O. 2018: Freshwater diversity in Svalbard: providing baseline data for ecosystems in change. *Polar Biol*. 41: 1995–2005.

Walsh J. E., Anisimov O., Hagen J. O. M., Hagen J. O., Jakobsson T., Oerelemans J., Prowse T., Romanovsky V., Savelieva N., Serreze M., Shiklomanov A. I., Solomon S. 2005: Cryosphere and Hydrology. Chapter 6. In: ACIA. Arctic Climate Impact Assessment. *Cambridge University Press*. 183–242 pp.

Ware Ch., Berge J., Sundet J. H., Kirkpatrick J. B., Coutts A. D. M., Jelmert A., Olsen S. M., Floerl O., Wisz M. S., Alsos I. G. 2014: Climate change, non-indigenous species and shipping: assessing the risk of species introduction to a high-Arctic Archipelago. *Diversity Distrib*. 20: 10–19.

Warren W. J. 1957: Observations on the temperatures of arctic plants and their environment. *J. Ecol*. 45: 499–531.

Weber B., Wu D., Tamm A., Ruckteschler N., Rodriguez-Caballero E., Steinkamp J., Meusel H., Elbert W., Behrendt T., Sörgel M., Cheng Y., Crutzen P. J., Su H., Pöschl U. 2015: Biological soil crusts accelerate the nitrogen cycle through large NO and HONO emissions in drylands. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A*. 112: 15384–15389.

Weintraub M. N., Schimel J. P. 2005: Nitrogen cycling and the spread of shrubs control changes in the carbon balance of arctic tundra ecosystems. *Bioscience*. 55: 408–415.

Welch H. E., Kallf J. 1974: Benthic photosynthesis and respiration in Char Lake. *J. Fish. Res. Board Can*. 31: 609–620.

Weslawski J. M. 1994: *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda) from Svalbard and Franz Josef Land. Distribution and density. *Sarsia North Atlantic Marine Science*. 79: 145–150.

Westergaard K. B., Alsos I. G., Popp M., Engelskjøn T., Flatberg K. I., Brochmann C. 2011: Glacial survival may matter after all: Nunatak signatures in the rare European populations of two west arctic species. *Mol. Ecol*. 20: 376–393.

WGMS. 2021: Fluctuations of Glaciers Database. Zurich: World Glacier Monitoring Service.

Winsnes T. S. 1988: Bedrock map of Svalbard and Jan Mayen 1 : 1 000 000.

Wisniewski M., Webb R., Balsamo R., Close T. J., Yu X. M., Griffith M. 1999: Purification, immunolocalization, cryoprotective, and antifreeze activity of PCA60: a dehydrin from peach (*Prunus persica*). *Physiol. Plant*. 105: 600–608.

Wojtasik B., Kuczynska-Wisnik D. 2012: Temperature shock tolerance and heat shock proteins in Arctic freshwater ostracod *Candona rectangulata* – preliminary results. *Pol. Polar Res.* 33: 199–206.

Wookey P. A., Aerts R., Bardgett R. D., Baptist F., Bråthen K., Cornelissen J. H. C., Gough L., Hartley I. P., Hopkins D. W., Lavorel S., Shaver G. R. 2009: Ecosystem feedbacks and cascade processes: Understanding their role in the responses of Arctic and alpine ecosystems to environmental change. *Glob. Change Biol.* 15: 1153–1172.

Worland M. R., Block W., Grubor-Lajsic G. 2000: Survival of *Heleomyza borealis* (Diptera, Heleomyzidae) larvae down to –60 °C. *Physiol. Entomol*. 25: 1–5.

Wrona F. J., Reist J. D. 2013: Freshwater ecosystems. In: H. Meltofte (ed.). Arctic Biodiversity Assessment. *Conservation of Arctic Flora and Fauna*. 443–486 pp.

Yoccoz N. G., Ims R. A. 1999: Demography of small mammal in cold regions: the importance of environmental variability. *Ecol. Bull*. 47: 137–144.

Young N. E., Briner J. P. 2015: Holocene evolution of the western Greenland Ice Sheet: Assessing geophysical ice-sheet models with geological reconstructions of ice-margin change. *Quat. Sci. Rev.* 114: 1–17.

Zemp M., Huss M., Thibert E., Eckert N., McNabb R., Bannwart J., Barandun M., Machguth H., Nussbaumer S., Gärtner-Roer I., Thomson L., Maussion F., Kutuzov S., Cogley J. 2019: Global glacier mass changes and their contributions to sea-level rise from 1961 to 2016. *Nature*. 562: 382–386.

Zgrundo A., Wojtasik B., Convey P., Majewska R. 2017: Diatom communities in the High Arctic aquatic habitats of northern Spitsbergen (Svalbard). *Polar Biol*. 40: 873–890.

Zhang Q., Gradinge R., Spindler M. 1998: Dark survival of marine microalgae in the high Arctic (Greenland Sea). *Polarforschung*. 65: 111–116.

Autoři

Mgr. **Alexandra Bernardová**, Laboratoř archeobotaniky a paleoekologie, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Česká republika

Mgr. **Viktorie Brožová**, Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Česká republika

RNDr. **Miloslav Devetter**, Ph.D., Biologické centrum AV ČR, v. v. i., Ústav půdní biologie a biogeochemie, České Budějovice, Česká republika

doc. RNDr. **Oleg Ditrich**, CSc., Centrum polární ekologie a Katedra parazitologie, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, a Biologické centrum AV ČR, v. v. i., Parazitologický ústav, České Budějovice, Česká republika

prof. **Harald Ellingsen**, Ph.D., Oddělení mořské technologie a inženýrské vědy a technologie, Fakulta inženýrské vědy a technologie, Norská univerzita vědy a technologie v Trondheimu (NTNU), Norsko

prof. Ing. **Josef Elster**, CSc., Centrum polární ekologie, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, a Oddělení algologie, Botanický ústav AV ČR, v. v. i., Třeboň, Česká republika

doc. RNDr. **Zbyněk Engel**, Ph.D., Katedra fyzické geografie a geoekologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova, Praha, Česká republika

prof. RNDr. **Libor Grubhoffer**, CSc., dr. h. c. mult., Biologické centrum AV ČR, v. v. i., Parazitologický ústav, České Budějovice, a Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Česká republika

Mgr. **Martin Hanáček**, Ph.D., Geografický ústav a Ústav geologických věd, Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita, Brno, Česká republika

doc. Mgr. **Kamil Láska**, Ph.D., Geografický ústav, Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita, Brno, Česká republika

doc. RNDr. **Linda Nedbalová**, Ph.D., Katedra ekologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova, Praha, a Oddělení algologie, Botanický ústav AV ČR, v. v. i., Třeboň, Česká republika

RNDr. **Václav Pavel**, Ph.D., AOPK ČR, Správa CHKO Orlické hory, Rychnov nad Kněžnou, Česká republika

MSc. **Tobias Reiner Vonnahme**, Ph.D., Grónské klimatické vědecké centrum, Nuuk, Grónsko

Summary

The polar regions have received increased scientific and public interest in recent years. Both the Arctic and Antarctic have been recognized as key regions in regulating the global climate, and polar ecosystems have been identified to be particularly susceptible to ongoing environmental changes. This book aims to stimulate a broad audience to think about the Arctic by highlighting the remarkable breadth of what it means to study its ecology. This text is suitable for senior undergraduate and graduate students taking courses in polar ecology. It will also be of value and use to professional and amateur ecologists requiring a concise overview of the topic.

This textbook does not cover the entire broad spectrum of polar ecology issues. The members of the author's collective participated in polar ecology courses, which have been taking place since 2010 in the Isfjord area, at the same time as the gradual building of the Czech polar infrastructure. During these courses, the authors realized that Svalbard, a logistically very accessible area (especially for residents of European countries), provides an abundance of examples on which most of the crucial laws of polar ecology can be demonstrated and that it is, figuratively speaking, a very illustrative textbook of this exciting field. During the work in the field and at the research station, extensive material has been obtained, which is subsequently used for presentations in the theoretical parts of the course. Most of the examples used for illustration of the relations between arctic organisms and the environment originated in this material. The authors know that a specific apparent imbalance of individual chapters stems from these facts. Where they can rely on their observations and results, the text goes into greater detail; elsewhere, it is brief and refers mainly to the published results of other teams. The chance that some exciting fact will arouse interest in polar ecology is better than trying to cover the entire field evenly. Where possible, photo documentation created during field expeditions is used.

In the introductory chapters, the Svalbard archipelago is presented as an "Arctic scientific laboratory" and a place suitable for higher education in various fields of polar ecology. Information on the geographical location of Svalbard, local sea currents and sea ice is also provided. Experts in geology and paleoecology combined their efforts to outline the ancient and recent past of Svalbard, its geological and paleoecological development. The past is also dealt with in the chapter devoted to the glaciations of Svalbard; however, it also presents the current state and possible future development scenarios, especially concerning global warming. Information about the climatic conditions in Svalbard is based not only on the measurements of our automatic stations located in the area of interest and recording data for many years but also on data provided mainly by Norwegian collaborators. The hydrological conditions of Svalbard are presented using the examples of lakes, wetlands and watercourses and their changes during the past and seasons of the year. Microscopic organisms living on snow and ice are an example of the ability of some species to adapt to extreme living conditions after the retreat of the glaciers and the colonization of the deglaciated substrate and the succession of characteristic communities from bacteria, cyanobac-

teria and algae to biomes with predominant higher plants and animals. The relationships of organisms in soil and soil crusts are described in detail, like life in wetlands, lakes, streams, and small rivers. Life on the sea and shelf seas surrounding Svalbard is described using oceanographic dynamics of fjords and shelf, biogeochemical cycles, seasonal and spatial dynamics of algae production and communities, food web in the sea and nutrient transport to terrestrial biotopes. The ecology of the birds of the polar regions is presented again mainly with the help of essential bird species living in Svalbard. Some general ecological rules (Foster's, Allen's and Bergman's) are illustrated in the examples of animals living in this archipelago. Attention is also paid to critical parts of ecology, which are neglected in some other textbooks devoted to polar regions: symbiotic relationships (mutualism, commensalism, parasitism); organisms found on Svalbard were again chosen as examples. The final chapters deal with anthropogenic influences on Svalbard in the past and now: exploitation of nature, environmental pollution, intentional and unintentional introduction of organisms, and last but not least, the protection of nature and the environment in Svalbard.

Slovníček pojmů

A

abiotický
Související s neživou přírodou; bez živých organismů.

abundance
Počet jedinců na jednotku plochy či prostoru.

Agnatha
Kruhoústí neboli bezčelistnatci, skupina vodních obratlovců objevující se v kambriu a existující dodnes. Živí se filtrováním živin z vody.

albedo
Míra odrazivosti povrchu tělesa. Na Zemi se nejvíce dopadajícího záření odráží od čerstvého sněhu.

anhydrobióza
Z *an* = bez, *hydro* = voda, *biosis* = život; metabolický stav nastávající v podmínkách extrémního vyschnutí, při němž se dočasně zastavuje metabolismus.

antipredační strategie
Chování umožňující úspěšnost přežití útoku, jejž predátor vede proti své kořisti. Během evoluce se u různých druhů živočichů vyvinula řada rozličných antipredačních strategií, z nichž jedinec při napadení predátorem vybírá v rámci daných podmínek tu nejvhodnější.

antropogenní
Procesy způsobené aktivitou člověka, respektive projevy lidské civilizace. V Arktidě jde hlavně o změny způsobené kontaminací oceánu, povrchových a podzemních vod, lovem vybraných živočichů, lokálně zástavbou, těžbou nerostných surovin, ale i klimatickými změnami vyvolanými lidskou aktivitou mimo polární oblasti.

Arktikugol
Sovětská a později ruská státní těžební společnost působící na Svalbardu založená roku 1931.

atlantifikace
Příliv teplé vody ze severního Atlantiku do Severního ledového oceánu.

autotrofie
Způsob, jímž autotrofní organismy získávají uhlík z anorganických látek (zpravidla z oxidu uhličitého) a syntetizují si z něj uhlíkaté řetězce. Heterotrofní organismy to na rozdíl od nich nedokážou a jako zdroj uhlíku využívají organické látky vytvořené jinými organismy.

B

bentos
Bentické organismy; organismy obývající dno.

biodiverzita
Rozmanitost života; bohatství organismů a genů v ekosystému.

biomasa
Souhrn látek tvořících těla organismů.

brakická voda
Voda, která má salinitu vyšší než sladká voda, ale nižší než voda mořská. Vyskytuje se v místech, kde se mořská voda mísí s vodou sladkou, nejčastěji při ústí řek.

bríza
Pobřežní vítr podmíněný nerovnoměrným zahříváním povrchu souše a vody.

C

cerkárie
Poslední larvální stadium vývojového cyklu motolice v mezihostitelském plži. Vzniká ze zárodečných buněk dceřiné redie či dceřiné sporocysty.

Clione
1. Valovka, rod zadožábrého plže.
2. Název výzkumné motorové jachty Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích operující ve svalbardských vodách.

D

definitivní hostitel
Organismus, v němž se parazit rozmnožuje pohlavně.

deglaciace
Odkrytí zaledněného povrchu v důsledku dlouhodobého ústupu ledovců.

diaspora
Rostlinný orgán pohlavního či nepohlavního původu, který může dát vzniknout novému jedinci a jímž se jedinci rozšiřují.

disperze
Rozmístění jedinců v populaci.

E

efemérní
Pomíjivý, krátkodobý.

ektoparazit
Vnější cizopasník. Opakem je **endoparazit**.

endemit
Organismus, který vznikl a je rozšířen jen v omezeném území a jinde se nevyskytuje. Vztahuje se k určitému místu či ke konkrétní oblasti.

endoparazit
Parazit uvnitř hostitele. Opakem je **ektoparazit**.

englaciální
Vnitroledovcový; vnitřní prostředí ledovce s dutinami a sedimenty.

eolický
Větrem formovaný. Eolické procesy zahrnují větrnou erozi, transport a ukládání sedimentů.

epiglaciální
Procesy nebo jevy přiléhající k ledovci.

esker
Protáhlý, úzký hřbet tvořený štěrkopísčitými sedimenty, které ukládaly vodní toky v dutinách ve spodní části ledovce.

eukaryotický organismus
Organismus s pravým jádrem, které prokaryotickým organismům chybí.

eutrofní
Vody nebo půdy bohaté na živiny, zejména na dusík a fosfor.

evaporit
Sedimentární hornina vzniklá odpařením vody z roztoku a krystalizací rozpuštěných minerálů. Na Svalbardu tyto horniny vznikaly v karbonu a permu na okraji superkontinentu Pangea.

F

fén
Teplý suchý padavý vítr vyskytující se na závětrné straně hor.

flóra
Původně rostlinstvo; nyní kromě rostlin zahrnuje i řasy, sinice a fotosyntetické bakterie.

fluviální
Vzniklý erozní a sedimentační činností vodního toku.

fototrofie
Způsob, jímž fototrofní organismy získávají ze světla energii pro tvorbu organických sloučenin. Jde zejména o zelené rostliny, řasy, sinice a fotosyntetizující bakterie. U těchto organismů se fototrofie pojí s autotrofií, existují však i fotoheterotrofní bakterie.

fytoplankton
Planktonní společenstvo jednobuněčných fotosyntetizujících mikroorganismů, volně se vznášejících v prosvětlené povrchové vodě oceánů i dalších vodních ploch.

G

geochronologické metody
Způsoby určování stáří hornin, minerálů a organických látek.

glaciál
Doba ledová; chladné období v pleistocénu vyznačující se růstem ledovcových štítů a horských ledovců. Glaciály se střídaly s meziledovými dobami neboli interglaciály, během nichž docházelo k oteplení, k zániku efemérních ledovcových štítů a ke změnám vegetačního pokryvu rozsáhlých oblastí. Tyto klimatické cykly jsou podmíněny rozmístěním pevnin a oceánů na Zemi a řízeny takzvanými **Milankovićovými cykly**. Jako ledové doby se někdy označují i chladná období v holocénu (neoglaciál, například malá doba ledová), které ale neodpovídají glaciálům v pravém slova smyslu. Jako glaciály se nepřesně nazývají i období zalednění v předkvarterní minulosti, které naopak odrážejí dlouhodobější klimatické změny, než jaké reprezentují pleistocenní glaciály.

glacieustatické pohyby
Změny úrovně hladiny oceánu následkem změn objemu vody vázané v ledovcových štítech. Růst ledovců vyvolává pokles hladiny, zatímco jejich tání působí její vzestup.

glaciizostatické pohyby
Vertikální pohyby litosféry vyvolané změnami zatížení zemského povrchu ledovci. Hmotnost ledovců zatlačuje litosféru do podložní astenosféry (plastické zóny zemského pláště). Táním ledovců se litosféra odlehčuje a zdvihá.

Gnathostomata
Čelistnatí vodní i suchozemští obratlovci. Nejstaršími zástupci byli vodní živočichové rybovitého vzhledu silurského a devonského stáří, známí i ze Svalbardu: trnoploutví (Acanthodii), pancířatí (Placodermi) a paryby (Chondrichthyes). Pancířatí a trnoploutví vyhynuli již v paleozoiku.

gradient
Spád, směr růstu; změna veličiny na jednotku vzdálenosti. V ekologii se vyskytuje gradient tepelný, výškový, hloubkový a další.

H

halinní konvekce
Vertikální pohyb oceánické vody vyvolaný rozdílnou koncentrací soli (viz též **termohalinní cirkulace**).

hemikryptofyt
Vytrvalá až dvouletá rostlina s obnovovacími pupeny při povrchu země, krytá živými či odumřelými listy a jinými orgány. Jde například o rostliny s přízemními listovými růžicemi, trsnaté rostliny, korovité a lupenité lišejníky či játrovky.

herbivor
Býložravec; živočich pojídající pouze či téměř výhradně rostliny nebo jejich části, ve vodním prostředí též sinice a řasy.

hlístice
Nematoda, kmen prvoústých živočichů ze skupiny Ecdysozoa. Zahrnují volně žijící (především půdní) i parazitické druhy.

holocén
Epocha kvartéru, která začala po skončení poslední doby ledové před 11,7 ka a trvá dodnes.

hypertrofní
Vody nebo půdy vysoce úživné, bohaté na živiny, zejména na dusík a fosfor.

Ch

chamaefyt
Rostlina, jejíž obnovovací pupeny se nacházejí do výšky 30 cm nad povrchem země. V nepříznivém období jsou tyto pupeny kryty šupinami nebo jinými orgány k tomu uzpůsobenými.

chronosekvence
Soubor různě starých sukcesních stadií studovaných v daný okamžik na jediné lokalitě.

chvostoskoci
Collembola, starobylá skupina šestinohých.

I

interglaciál
Teplejší období mezi glaciály (viz též **glaciál** a **Milankovićovy cykly**).

introdukce
Úmyslné nebo i neúmyslné zavlečení nepůvodního druhu na lokalitu či nové území.

invazní
Též invazivní. Nepůvodní druh, který se na dané území dostal s přispěním člověka a kterému se podařilo zde zdomácnět a samovolně a nekontrolovaně se šířit, s čímž může souviset úbytek původních druhů.

K

ka
Z latinského *kiloannus*; jednotka času značící tisíc let.

kar
Ledovcem vyhloubená svahová sníženina, ohraničená strmými skalními stěnami a plochým dnem. Dno karu je od okolního reliéfu oddělené takzvaným karovým stupněm. Pokud je dno karu zahloubené pod úroveň karového stupně, může být kar vyplněn jezerem.

katabatický vítr
Vítr podmíněný sestupným prouděním chladného vzduchu.

kolonizace
Osídlování nového území či niky populací organismů.

kongelační led
Led se sloupcovitou strukturou, který vzniká vymrzáním vody na povrchu ledu.

koprologický
Týkající se studia stolice nebo trusu; makroskopické i mikroskopické vyšetřování zbytků potravy, parazitů, okultního krvácení a podobně.

kras
Soubor jevů a povrchových tvarů podmíněných rozpouštěním hornin (hlavně karbonátů a evaporitů) a opětovným vysrážením rozpuštěných látek z roztoku.

kraton
Horninový komplex prekambrického stáří, geologicky nejstarší a tektonicky stabilní část kontinentu.

kryosféra
Část přírodního prostředí Země, kde se voda nachází v pevném skupenství. Zahrnuje mořský a sladkovodní led, sněhovou pokrývku, ledovce a ledovcové štíty, půdní led a permafrost.

kryptofyt
Dvouletá až vytrvalá rostlina přežívající část svého života v zásobních orgánech pod zemí (geofyt) nebo mající obnovovací pupeny pod vodou (hydrofyt). Mezi kryptofyty patří kvetoucí rostliny, kapradiny, mechorosty, řasy a houby.

kvartér
Útvar kenozoika, který začal před 2,58 Ma a trvá dodnes. Pro kvartér je typické střídání ledových a meziledových dob.

L

lentický
Stojatý, stagnantní; lentický ekosystém se vyznačuje absencí fluviálních proudů.

lichenizace
1. Vznik lišejníku z houby trvalým soužitím s fotobiontem, tedy s řasou či sinicí.
2. Prorůstání půdní krusty lišejníkem.

litorál
Pásmo, jehož ekologické podmínky jsou silně ovlivněny blízkým oceánem, mořem nebo vodní nádrží, a kde proto často žijí specifické litorální organismy. Litorál se dělí na 4 pásma:
- epilitorál, který není omýván vodou;
- supralitorál neboli oblast příboje;
- eulitorál, který je trvale omýván vodou;
- infralitorál neboli mělčina.

Longyearbyen
Původně americká hornická osada založená roku 1906 kvůli těžbě uhlí. Později osada přešla pod norskou správu a postupně vyrostla v politické, ekonomické a turistické centrum Svalbardu. Sídlí zde úřady norské správy, Univerzitní centrum Svalbard (UNIS), podniky a instituce základní občanské vybavenosti i firmy nabízející turistické vyžití. Za městem bylo zbudováno Špicberské globální úložiště semen a mezinárodní letiště.

lotický
Tekoucí; lotický ekosystém se vyznačuje neustálým pohybem fluviálních proudů.

M

Ma
Z latinského *megaannus*; jednotka času značící milion let.

makrofyty
Vyšší rostliny, mechy, chaluhy, parožnatky a ruduchy.

makroplankton
Plankton o velikosti 2 až 20 cm.

malá doba ledová
Často uváděná formou zkratky LIA z originálního anglického názvu *Little Ice Age*. Zatím poslední období rozsáhlého postupu ledovců během holocénu (viz **neoglaciál**) probíhající od 14. do přelomu 19. a 20. století našeho letopočtu. Počátek i konec LIA v různých částech světa jsou závislé na klimatických podmínkách. Na Svalbardu LIA skončila mezi roky 1890 až 1920, nejčastěji se uvádí rok 1900.

manipulace hostitele
Schopnost parazita účelně měnit chování svého hostitele, a tím zvyšovat pravděpodobnost svého přenosu do dalšího hostitele. Parazit-manipulátor tak získává selekční výhodu oproti ostatním nemanipulujícím jedincům, což se projeví v jeho větším reprodukčním úspěchu. V konečném důsledku to vede k fixaci genů zodpovědných za manipulaci v dané populaci parazita.

metacerkárie
Finální larvální stadium v životním cyklu motolic.

mezihostitel
Organismus, v němž dochází k nepohlavnímu rozmnožování parazita nebo k vývoji jednotlivých larválních stadií. Mezihostitelem jsou většinou bezobratlí živočichové, ale mohou jimi být i obratlovci včetně člověka.

mezotrofní
Vody a půdy se střední trofií neboli obsahem živných látek.

Milankovićovy cykly
Periodické změny tvaru oběžné dráhy Země, sklonu a precesního pohybu zemské osy podmíněné gravitačním působením těles Sluneční soustavy, jež byly pojmenovány po srbském vědci Milutinu Milankovićovi (1879 až 1958), který astronomické cykly spojil s klimatickými změnami v kvartéru. Tyto astronomické cykly určovaly střídání dob ledových a meziledových. Ve starší části kvartéru (před 2,58 Ma až cca 1,2 až 0,75 Ma) se střídal větší počet krátkých glaciálů řízených cyklem náklonu zemské osy (cca 40 ka) a poté následovalo období glaciálů řízených změnami ve tvaru zemské orbity (cca 100 ka). Tyto stotisícileté glaciály byly střídány jen krátkými interglaciály (cca 10 až 15 ka). Zatím poslední glaciál skončil před 11,7 ka, kdy začal současný interglaciál (holocén). Milankovićovy cykly ovlivňovaly klima i v některých předkvartérních geologických obdobích, například v karbonu a permu tyto cykly rovněž řídily změny v rozsahu zalednění a hladiny oceánů. V jiných obdobích ale nelze astronomickou cykličnost v sedimentárním záznamu rozpoznat kvůli značnému šířkovému rozsahu teplého podnebí.

mixotrofie
Kombinace heterotrofního a autotrofního způsobu výživy.

moréna
Akumulace ledovcem transportovaného sedimentu. Nejčastěji má podobu obloukovitého valu lemujícího proglaciální zónu (laterofrotnální moréna), většího počtu symetrických pahorků (kopečková moréna), série nižších hřbetů před ledovcovým čelem (náporové morény), plošiny s paralelními valy a velkými balvany (tillová plošina), protáhlého valu po stranách ledovce (boční moréna) či v dotykové linii spojených ledovců (střední moréna) nebo povrchového pokryvu ledovce (svrchní moréna).

N

nekton
Organismy aktivně se pohybující ve vodním sloupci.

neoglaciál
Období chladnějšího klimatu v rámci holocénu spojené s postupy ledovců. Zatím posledním neoglaciálním obdobím byla **malá doba ledová**.

nika
Ekologická nika; souhrn životních podmínek, které umožňují životaschopnou existenci populace určitého druhu. Tyto podmínky jsou určovány faktory prostředí, které lze dělit na abiotické (například teplota, vlhkost a sluneční záření) a biotické (například přítomnost potravy, predátorů a zdrojů).

nilas
Tenká vrstva mořského ledu.

Nostoc
1. Jednořadka, rod sinic.
2. Název terénní základny České arktické vědecké infrastruktury „Stanice Josefa Svobody“ v zátoce Petuniabukta na Svalbardu.

Ny-Ålesund
Hornické městečko, jehož historie začíná roku 1610 objevem zdejšího uhlí. Dobývání a s ním spojená výstavba započaly až roku 1916. Původně neslo název Brandal City nebo Kings Bay. Těžba ale nebyla výnosná a po tragickém důlním neštěstí roku 1962 byla zastavena. Od druhé poloviny šedesátých let jsou zde zakládány výzkumné stanice a městečko se stalo výchozím bodem polárních expedic a vědeckým centrem.

O

oligotrofní
Vody nebo půdy chudé na živiny, zejména na dusík a fosfor.

omnivor
Všežravec; organismus, zpravidla živočich, bez specializace na příjem výhradně masité nebo výhradně rostlinné potravy.

orogeneze
Desítky milionů let trvající geotektonický proces zahrnující deformace zemské kůry, metamorfózu hornin, tavení hornin a magmatismus. Orogeneze provází srážku 2 kontinentálních litosférických desek, kolizi kontinentu a ostrovního pásma nebo subdukci oceánské desky pod okraj kontinentu. Povrchovým projevem orogeneze je pásemné pohoří.

orografický
Ovlivněný tvarem zemského povrchu, zejména pohořími.

P

palačinkový led
Mořský led formovaný srážkami s okolními ledovými útvary na otevřeném moři.

paleoklimatická rekonstrukce
Rekonstrukce změn klimatu v geologické historii Země podložená souborem nepřímých indikátorů přírodních podmínek, takzvanými proxy daty.

paratenický hostitel
Hostitel, v němž se parazit nijak nevyvíjí a v podstatě čeká na to, až se dostane do definitivního hostitele. Paratenický hostitel usnadňuje parazitovi přenos do definitivního hostitele nebo jej chrání před nepříznivým prostředím.

partenogeneze
Vývin nového jedince ze samičího vajíčka neoplozeného samčí pohlavní buňkou. Je principiálně podobná u rostlin i u živočichů, ale u rostlin se označuje spíše jako apomixie.

pelagický
Obývající oblast volné vody oceánů, moří či jezer. Druhy pohybující se bezprostředně nad dnem jsou řazeny spíše mezi bentické.

permafrost
Hornina, zvětralina nebo půda, jejíž teplota je po dobu 2 let či více nižší než 0 °C.

pesticid
Látka určená k tlumení chorob rostlin a k hubení plevelů nebo živočišných škůdců.

plankton
Organismy vznášející se ve vodním sloupci. Na rozdíl od aktivně se pohybujícího nektonu se pohybují pasivně vlivem proudů a turbulencí.

pleistocén
Epocha kvartéru zahrnující dobu před 2,58 Ma až 11,7 ka. V pleistocénu proběhly ledové doby řízené **Milankovićovými cykly**. Závěr poslední doby ledové je současně i koncem pleistocénu.

Pliosaurus
Zástupce vyhynulého rodu dravých mořských plazů ze skupiny Plesiosauria obývajících jurská moře. Vyznačoval se krátkým krkem a mohutnou hlavou. Svalbardské nálezy pliosaurů jsou největšími exempláři tohoto rodu na světě a ukazují na délku zvířete až 13 m.

polytermální ledovec
Ledovec, jehož akumulační oblast a okraje jsou přimrzlé k podkladu a pod jehož hlavní částí splazu vzniká tlakovým táním kapalná voda.

postglaciální období
Období od konce posledního glaciálu.

predace
Dravý způsob života, kdy predátor aktivně vyhledává a loví kořist jako svou potravu.

predátor
Živočich živící se dravým způsobem, lovem a zabíjením kořisti.

prevalence
1. Převládání, převaha, obecné rozšíření.
2. Podíl počtu jedinců trpících danou nemocí v rámci celkového počtu všech jedinců ve sledované populaci. Prevalence je vztažena k určitému časovému okamžiku (momentu) a obvykle se vyjadřuje v procentech.

proglaciální zóna
Předpolí ledovce; oblast působení procesů spojených s degradací ledovce, tedy se vznikem morénových polí a sníženin po odtání pohřbeného ledu, dynamické erozi a sedimentaci ledovcových toků. Vzácně může být proglaciální zóna zahrazena morénou a zalita jezerem napájeným tavnými vodami.

prvosemenné
Skupina rostlin devonské a karbonské flóry tvořící dřevnaté stromy a keře podobné nahosemenným rostlinám, ale stále se rozmnožující výtrusy.

pseudokras
Tvary reliéfu podobné krasovým, které vznikají současně se vznikem horniny (například dutiny v lávách) nebo následným mechanickým rozpadem hornin, nikoliv rozpouštěním, jak je tomu v případě krasu.

psilofyty
Nejstarší skupina suchozemských výtrusných cévnatých rostlin, existující od spodního siluru do spodního karbonu.

PSU
Z anglického *Practical Salinity Unit*; jednotka salinity vyjadřující hodnotu 1 g soli na 1 000 g vody.

psychrotrofní
Schopný růst i při nízkých teplotách.

Pyramiden
Původně švédská osada založená roku 1910. V roce 1927 osadu koupil SSSR, který zde ve druhé polovině 20. století vybudoval hornické město. Ve svahu stejnojmenné pyramidálně tvarované hory nad městem se těžilo karbonské černé uhlí. Od ukončení těžby v roce 1998 je (dnes ruské) město postupně přebudováváno pro turistické a vědecké účely.

R

Randolphský inventář ledovců
Databáze ledovců, jejichž rozloha přesahuje 0,01 km²; databáze je pojmenována po obci na východě USA, kde byla příprava inventarizace zahájena.

Raunkiærovy formy
Systém dělení rostlin podle jejich charakteristického tvarového přizpůsobení se ekologickým podmínkám do 6 skupin: epifyty, fanerofyty, chamaefyty, kryptofyty, hemikryptofyty a terofyty.

refugium
Oblast mimo hlavní areál, ve které se zachoval druh organismu z předcházejícího období díky příznivým podmínkám pro přežití.

rezidentní druh
Původní, též autochtonní druh, tj. takový, který se na daném místě vyskytuje přirozeně, tj. vznikl nebo doputoval na danou lokalitu bez přičinění člověka.

rezistence
Odolnost organismu vůči nepříznivým vlivům vnitřního a vnějšího prostředí.

roupice
Enchytraeidae, čeleď máloštětinatých kroužkovců.

roztoči
Acari, nejrozmanitější a druhově nejbohatší řád pavoukovců.

ruderalizace
„Zesmetištění“ krajiny; proces, kdy v důsledku změn v biologických kvalitách stanoviště dochází k jeho kolonizaci ruderálními druhy na úkor druhů původních, a to zpravidla vlivem lidské činnosti.

Ř

řasy
Algae, jednoduché fotosyntetizující organismy. Zahrnují vzájemně nepříbuzné skupiny, takže jsou definovány jako autotrofní fotosyntetizující organismy vyjma vyšších rostlin.

S

salinita
Slanost; podíl minerálních látek – solí rozpuštěných ve vodě. Jednotkou salinity je **PSU**.

sebcha
Přímořská plošina s vysokou hladinou podzemní hypersalinní vody; oblast intenzivní evaporace.

sinice
Cyanobakterie, Cyanobacteriota, kmen prokaryotických organismů schopných fotosyntézy. Jsou jednobuněčné, ale často tvoří kolonie nebo vlákna.

sněhová koule
Anglicky *Snowball Earth*; hypotéza globálního zalednění Země v prekambriu.

sněžník
Část sněhové pokrývky, která buď roztaje ve vrcholném létě (sezónní sněžník), nebo přetrvá několik let a zanikne až během mimořádně teplého roku (trvalý sněžník).

solanka
Roztok anorganické soli (obvykle chloridu sodného) ve vodě o koncentracích od 3,5 %, což je obvyklá koncentrace mořské vody, po 26 %, což je koncentrace nasyceného roztoku.

Store Norske
Norská těžební společnost těžící uhlí na Svalbardu.

stratifikace
1. V hydrologii označuje rozvrstvení vodního sloupce moří nebo sladkovodních nádrží na základě rozdílné teploty (a tedy hustoty).
2. V geologii je synonymem slova zvrstvení, tj. uspořádání sedimentů do vrstev s odlišnými vlastnostmi, nejčastěji s různou zrnitostí sedimentů.

subglaciální
Pod ledovcem; zóna na rozhraní ledovce a skalního podloží. U polytermálních ledovců dochází v této zóně k abrazi horninového podkladu a k odlamování, posunování, obrušování, rýhování a drcení horninových úlomků, které se stávají základní součástí subglaciálních tillů i glacifluviálních sedimentů.

sukcese
Nesezónní, směrovaný a kontinuální proces kolonizace a zániku populací jednotlivých druhů na určitém místě.

supraglaciální
Na povrchu ledovce; oblast ledovce, kam z okolních skalních stěn dopadá horninový detrit (úlomky, drť), který je následně ledovcem pasivně transportován (přemísťován), aniž by docházelo k opracování horninových částic. Tyto si proto uchovávají velmi ostrohranný tvar. V supraglaciálním prostředí proudí toky tavné vody, které se zahlubují do svažitého čela ledovce a intenzivně čelní zónu rozrušují.

svalbardské ledovce
Nejmenšími rozměry se vyznačují karové ledovce (například Elsabreen), které vznikají ve svahových depresích (karech) na horském úbočí. Pokud splaz ledovce sestupuje údolím, označuje se jako údolní ledovec (například

Bertilbreen, Ferdinandbreen, Svenbreen, Hørbyebreen, Muninbreen, Ragnarbreen, Ebbabreen či Nordenskiöldbreen). Největší rozlohu na Svalbardu zaujímají ledovcové čapky (například Lomonosovfonna, Austfonna či Vestfonna), které pokrývají temena náhorních plošin.

Š

šelf
Plochý okraj kontinentu, oddělený kontinentálním svahem od oceánského dna. V současnosti je většina šelfů zaplavena mělkými (šelfovými) moři, během glaciálů se však šelfy stávaly součástí souše.

T

tafonomie
Poddisciplína paleontologie zabývající se fosilizací a pohřbívacími procesy významnými pro paleoekologické interpretace.

tavná voda
Voda vzniklá táním ledu nebo sněhu.

tektonický
Související s plastickými i křehkými deformacemi zemské kůry.

temperát
Temperátní zóna; mírný boreomeridionální pás. Jedná se o biogeografickou oblast charakteristickou teplým létem s dešti a mírnou zimou. Odpovídajícím biomem jsou opadavé listnaté lesy, velkoplošně přeměněné na pole a louky.

tepelná konvekce
Šíření tepla prouděním.

terán
Blok zemské kůry s vlastní horninovou náplní nebo s vlastními společenstvy fosilií, a tedy i s geologickou historií odlišnou od sousedních částí zemské kůry, od kterých je oddělen zlomy. Původně šlo o samostatný ostrov, řetěz sopečných ostrovů, malý kontinent nebo výběžek kontinentu, který byl později tektonicky začleněn do většího bloku zemské kůry.

terestrický
Pevninský, suchozemský.

termohalinní cirkulace
Systém oceánské cirkulace řízený rozdílnou teplotou a salinitou vod v různých částech a hloubkách oceánu.

termokras
Soubor jevů v nezpevněných zvětralinách či sedimentech podmíněný sezónním zámrzem vody a táním podzemního ledu.

till
Sediment vzniklý přímým působením ledovce. Nejčastěji vzniká v subglaciální zóně a sestává z částečně zaoblených, rýhovaných horninových úlomků a z jemnozrnné hmoty. Dalším častým typem je supraglaciální till, který se uvolňuje z povrchu a nitra ledovce a obsahuje neopracované ostrohranné částice s minimálním podílem jemnozrnné hmoty.

tolerance
Schopnost organismu snášet odchylky faktorů prostředí od optima.

transformní zlom
Zlom, podél něhož se sousední kry zemské kůry pohybují paralelně takzvaným horizontálním posunem.

trog
Údolí vymodelované ledovcem, který prohluboval dno a stěny stávajícího údolí.

tříděné polygony a pruhy
Struktury ostrohranných balvanů a jemných sedimentů či zvětralin uspořádaných do podoby mnohoúhelníků, respektive pruhů protáhlých po svahu. Vytřídění hrubých a jemných úlomků je výsledkem vertikálních a horizontálních pohybů, které jsou podmíněné změnami objemu zemin při opakovaném zámrzu a tání.

turbidita
Zákal; obsah nerozpustných částic ve vodě.

U

ultraoligotrofní
Vody a půdy bez živin, zejména bez dusíku a fosforu.

V

vnitrovodní led
Soubor volných, náhodně orientovaných ledových krystalů různých tvarů, například kotoučů, dendritů či jehel. Tvoří se v zimním období v řekách, jezerech a nádržích, když dochází k přechlazení vody při turbulentním proudění. Vzniká také v oceánech, kde k přechlazení vody přispívá působení větru, vln a studeného vzduchu.

vodní květ
Přemnožení vodních mikroorganismů, zejména sinic, projevující se zeleným zbarvením.

výležisko
Též výležiště. Místo, kde se díky mikroklimatickým podmínkám udržuje sněhová pokrývka (takzvaný sněžník) déle než v okolí.

Z

zooplankton
Plankton tvořený heterotrofními organismy, zejména živočichy a prvoky.

Rejstříky*

Rejstřík geografických a paleogeografických názvů

A
Adolfbukta 5, 67, 70, 125, 270, 316, 317, 359, 391
Adventdalen 31, 176
Adventfjord 155, 193, 257
Ålesund 28
Aleutské ostrovy 207
Aljaška 96, 108, 110, 157, 160, 170, 199, 220, 292
aljašsko-čukotský minikontinent 59
Alpy 201
Amsterdam (ostrov) 48
Amundsenova pánev 49
Antarktický cirkumpolární proud 65, 224
Antarktický ledovcový štít 81
Antarktida 12, 28, 65, 92, 105, 110, 114, 156, 158, 164, 165, 170, 176, 199, 202, 223–227, 229, 230, 233, 234, 254, 314, 315
Apalačské pohoří 201
Asie 27, 303
Atlantský oceán (Atlantik) 51, 52, 55, 56, 63, 64, 66, 78, 89, 90, 95, 96, 177–181, 186, 191, 201, 224, 257, 288
Austfonna 83, 88

B
Baltika 57, 58
Barentsovo moře 35, 48, 49, 51, 66, 67, 75–79, 89, 177, 179, 187, 189, 282, 303
Barentsøya (Barentsův ostrov) 48, 84
Bathurst 200
Bellsund 184
Benguelský proud 52
Bergen 37, 38
Beringia 199, 201
Beringův průliv (úžina) 69, 199
Bertilbreen 71, 74, 118, 121, 387
Berzeliustinden 64, 65
Billefjord 61, 63, 66, 67, 85, 92, 95, 97, 100, 102–104, 107–109, 118–121, 123, 125, 130, 136–139, 142, 154, 184, 189, 256, 262
Bjørndalen 158
Bjørnøya (Medvědí ostrov) 27, 48, 76, 89, 97
Bjørnøyrenna 178
Blue Lake 109, 111, 112, 171
Bråsvellbreen 83
Brennevinsfjord 301
Britsko-irský ledovcový štít 66
Brøgger 126
Brucebyen 68, 100, 103, 107, 161
Barentsburg 18, 31, 247, 283, 292, 305

C
Casimir Perierkammen 210
Colesbukta 168, 247

* Tučně vyznačená čísla stran odkazují k vysvětlení hesla ve Slovníčku pojmů.

Č
Čína 30, 36, 283

D
Dánské království 37
Dánský průliv 51

E
Ebba (jezero) 109, 111, 112, 158, 171
Ebbabreen 6, 7, 73, 116
Ebbadalen 111, 359
Edgeøya (Edgeův ostrov) 48, 84, 95
Ellesmerův ostrov 105, 112, 127, 157, 199
Elsabreen 121
Endalen 102, 103, 293
Eurasie, eurasijský 49, 50, 59, 65, 66, 76, 241, 279, 288, 300
Eurasijská pánev 64
Evropa, evropský 13, 26–28, 36, 38, 42, 56, 57, 63, 78, 164, 199, 200, 201, 221, 227, 276, 303
Evropský komplex ledovcových štítů 66

F
Faerské ostrovy 36, 37
Faerský práh 52
Fairbanks 284
Fenoskandinávský ledovcový štít 66, 79
Ferdinandbreen 318, 391
Finsko 30, 37
Formidablebreen 388, 389
Francie 30, 283

G
Gakkelův hřbet 49
Garmaksla 100, 108
Gåsoyane (Husí ostrov) 63
Gerritelva 316, 317
Golfský proud 52, 66, 177
Gondwana 57, 60, 61
Goosbukta 301
Grónská pánev 50
Grónské moře 50–52, 54, 88
Grónsko, grónský 31, 36, 37, 48–50, 52, 54, 57–59, 61, 63–66, 86, 89, 92, 160, 198, 204, 224, 241, 282, 285
Grónsko-islandský práh 52
Grónský ledovcový štít 76, 86, 201, 288
Grumantbyen 247

H
Hinlopenbreen 84
Høgskulefjellet 63
Holandsko, holandský 13, 17, 30
Hopen (ostrov Naděje) 97
Hørbyebreen 10, 72–74, 119, 121, 391
Hornsund (fjord) 58, 66, 292
Hornsund (vědecká stanice) 18, 33, 283
Hotellneset 225
Hovgårdův práh 50
Humboldtův proud 52

Ch
Char Lake 161
„Chladné pobřeží“ 47

I
Indický oceán 52, 224
Indie 30, 36, 65
Irmingerova pánev 52
Irmingerův proud 51
Isfjord 18, 26, 49, 63, 66, 67, 95, 110, 113, 156, 356
Isfjord Radio (meteorologická stanice) 95
Island, islandský 13, 36, 37, 51, 52, 93, 107, 108, 207, 302
Itálie 30, 283

J
Jan Mayen 27, 30, 50, 51
Japonsko 30, 36, 42
Jenisej 114
Jihoislandská pánev 52
Jižní Amerika 66
Jižní Korea 30, 36, 283
Jižní oceán 202, 223, 224
Jižní Shetlandy 224, 234
Josephbukta 390

K
Kanada, kanadský 22, 36, 37, 66, 93, 96, 107, 112, 115, 127, 157, 161, 198, 200, 224, 241, 257, 282, 292, 313, 314
Kanadské arktické souostroví 64, 198, 292
Kanadský štít 212
Kapp Linne 292, 293
Kapp Thordsen 204
Karské moře 78, 88, 90, 95
Kolyma 199, 201
Kongressvatnet 110, 113
Kongsfjord 66, 92, 119, 186, 190, 193, 195, 306

Kronebreen 84, 119
Kurily 199
Kvitøya (Bílý ostrov) 48, 83–85

L

Labradorské moře 52
Laurentia 57, 58
Laurussia 58–60
Ledovcový štít Barentsova moře 66
Lena (řeka) 108, 114, 199, 201
Lena (tektonická sníženina) 49, 78
Linnevatnet 168
Lofotská pánev 51
Lomonosovfonna 91
Longyearbreen 64, 74
Longyearbyen (město) 11, 12, 20, 22, 23, 28, 30, 31, 35, 38, 39, 41, 47, 49, 102, 103, 117, 155, 234, 235, 247, 248, 270, 274, 277, 283, 292, 300, 311, 314, 364
Longyearbyen (meteorologická stanice) 93–95, 118

M

Mackenzie 108, 114, 199
Mathiesondalen 100, 107, 158
Milne 105
Mimerbukta 67
Mimerdalen 59, 67, 74
Mittag-Lefflerbreen 388, 389
moře Laptěvů 88, 282
Muninbreen 74
Munindalen 59, 72–74

N

Nansenova pánev 49
Negribreen 83
Německo 30, 283
Newtontoppen 49
Nordaustlandet (Severovýchodní země) 48, 80, 83–85, 88, 93, 95, 301
Nordenskiöldbreen (ledovec Nordenskiöld) 5, 55, 70, 73, 85, 97, 98, 100, 107, 123, 125, 316, 317, 391
Nordfjord 66
Nordkapp 48
Norská pánev 50
Norské moře 51, 90
Norsko 11, 12, 27, 35, 36, 309
Norský proud 51, 288
Nová země 76, 78
Ny-Ålesund 12, 18, 28, 30, 126, 234, 235, 247, 283, **365**
Nybyen 277

O

Ob 114
Odindalen 61
Omolon 201
Oslo 37, 38
Ostrov Jamese Rosse 18
Ostrov krále Jiřího 234

P

Panamská šíje 66
pánev Boreas 50
pánev Molloy 50
Pangea 60, 61, 63, 361
Paříž 283
Passamaquoddy Bay 257
Patagonie 202
Petuniabukta 19, 20, 23, 33, 60, 67, 68, 74, 91, 104–106, 109, 111, 114, 116, 136–139, 142, 145, 154, 156, 160, 251, 252, 254, 263, 266, 365, 387, 391
Platåberget 30
Polsko, polský 18, 21, 33, 200, 283
proud Severního mysu 51
průliv Erika Eriksena 83
průliv Fram 49, 51, 53, 54, 77, 78
průliv Hinlopen 58, 66
Pyramiden (hora) 366
Pyramiden (město) 18, 19, 20, 22, 31, 33, 59, 60, 234, 236, 278, 366

R

Ragnar (jezero) 100, 105
Ragnarbreen (ledovec Ragnar) 73, 100, 120
Rodinia 57
Rossovo moře 52
Rossův ostrov 48
Rusko (Ruská federace), ruský 18, 20, 21, 31, 36, 37, 60, 93, 199, 224, 234, 247, 282, 283, 303, 306, 360, 366

S

Sassenfjord 61, 66
Severní Amerika, severoamerický 27, 50, 65, 66, 199–201, 242, 279, 288, 294, 295
Severní ledový oceán (Arktický oceán) 13, 27, 40, 50, 51, 54–56, 63, 64, 78, 88, 90, 199, 279, 285, 288, 294, 303, 308, 360
Severní země 76
Severoatlantský proud 51, 52, 66, 177
Sibiř, sibiřský 57, 68, 96, 107, 113, 115, 201, 204, 214, 292, 294, 295
Skalisté hory 201
Skandinávský poloostrov (Skandinávie) 27, 48, 51, 52, 58, 61, 160, 204, 303
Skansbukta 149, 215, 253, 312
Skotsko 36, 100
Spitsbergen (ostrov Západní Špicberk) 12, 13, 15, 17, 22, 48–50, 53, 57, 58, 78–80, 83, 84, 88, 91–93, 95, 97, 104, 110, 113, 186
Spitsbergenbanken 183
Stavanger 37
Storbanken 178
Storfjord 83, 184
Storfjordrenna 178
Storøya (Velký ostrov) 84
Středoatlantský hřbet 107
Středozemní moře 201
Subarktická oblast 52, 139, 160, 277, 285
Svenbreen 60, 70, 72, 73
Sverdrup Pass 127

Š

Švédsko 30, 31, 37, 366

T

Teardrop 127
Tempelfjord 80
Templet 63
Tethys 63
Þingvallavatn 107
Þórisvatn 107
Tichý oceán (Pacifik) 52, 224, 303
Toolik Lake 110, 170
Troms 27
Tromsø 12, 30, 36–38
Trondheim 37, 38, 235

U

Ural 63, 199, 201

V

Van Keulenfjord 64, 65
Van Mijenfjord 66, 92, 95
Velká Británie 30, 283
Vestfonna 83
Vestre Torellbreen 84
Východogrónský proud 51
Východosibiřské moře 282
Východošpicberský proud 51, 178

W

Ward Hunt Lake 157, 159
Weddellovo moře 52
Werenskiold 69
Wijdefjord 49, 57, 59, 80, 92, 95
Wilhelmøya (Wilhelmův ostrov) 84

Y

Yermak 77
Yggdrasilkampen 74

Z

Západoaustralský proud 52
Západošpicberský proud 51, 52, 66, 84, 93, 177, 204, 207
Západosibiřský průliv 63
Země Františka Josefa 48, 76, 78
Země Oskara II. 33, 119
Země prince Karla (Prins Karls Forland) 48, 84
Země Wedela Jarlsberga 33

Věcný rejstřík

A
abiotický 108, 111, 122, 135, 137, 139, 140, 142, 168, 201–203, 215, 219, 221, **360**
abundance 149, 158, 171–173, 189, 192, 205, 206, **360**
adaptace
  na chlad/mráz 146, 215, 217, 231, 232, 238
  na klimatickou změnu / přírodní prostředí 40, 142, 197–222, 240, 275
  na lidmi přetvořenou krajinu 234
  na UV záření 162
  potravní 231
albedo 56, 140, 205, **362**
aluviální kužel 60, 74
amplifikace
  arktická 218
anhydrobióza 167, 360
antipredační strategie 231, **360**
antropogenní 87, 122, 155, 157, 233, 279–307, **360**
atlantifikace 306, **360**
atlantská větev arktické fronty 90
autotrofie 185, **360**

B
bentos, bentický 60, 155–158, 161, 167, 170, 174, 175, 194, 196, 257, 266, **361**
biodiverzita 114, 134, 145, 146, 148, 156, 168, 206, 237, 239, 302, 311, **361**
bioherma 60, 61
biom
  arktický 135, 197, 198, 203, 205, 207, 215
biomasa 127, 128, 144, 146, 147, 156, 178, 184, 188–191, 194, 207, **361**
biostroma 60
brakická voda 178, 288, 294, **361**
bríza 91, **361**

C
CAVM Team 203, 207, 208, 212
cerkárie 265–269, **361**
cirkulace
  atmosférická 76, 89, 91, 117
  hlubokomořská 51, 52, 67, 171, 172, 186, 194, 295, **361**
  povrchová 52
  (termo)halinní 51, 52, 181, 183, 362, **368**
cirkumantarktické proudění 52
cyklonální aktivita (cyklogeneze) 55, 90, 94, 95

Č
černé uhlí 60, 366
činná (aktivní) vrstva 74, 135, 136, 207, 209, 213, 219, 293

D
deglaciace 61, 67–69, **360**
diaspora 68, 229, **361**
disturbance 137, 207, 211, 221

E
endosymbióza 256
englaciální 74, 105, 124, **361**
esker 10, 74, **361**, 391
eutrofní 157, 168, **361**

F
fén (föhn) 91, **361**
fénová (orografická) oblačnost 91
fénová zeď 91
fénový val 91
flóra 63, 155, 160, 361
fluviální 108, **362**–364
fotosyntéza 22, 130, 146, 176, 185, 188, 192, 216, 217, 256, 367
fototrofie 185, 193, **362**
fytoplankton 88, 111, 156, 157, 159, 168, 169, 171, 172, 180, 188, 189, 191, 295, **362**

G
glacifluviální výplavová plošina 116
glaciizostatický 67, 68, 106, **361**
gradient 76, 131, 137, 138, 145–147, 150, 173, 209, 210, **362**
grónská tlaková výše 90

H
halinní konvekce 179, 180, **362**
hemikryptofyt 205, **362**
herbivorní tlak 221, 222
horizontální posun 57

Ch
chamaefyt 205, **362**, 366

I
iceberg 54, 85
ice-surges 81
islandsko-karská brázda nízkého tlaku vzduchu 94, 95

K
kaledonské pohoří 58
kaledonský orogén 59
kapalné srážky na sněhové pokrývce 98
kar 80, **363**
klimatotvorné faktory 87
kolonizace 68, 69, 117, 120, 143, 146, 168, 200, **363**
kompilovaná (homogenizovaná) teplotní řada 95
kongelace 53
kontinentální rift 61, 63
kotlíkové jezero (*kettle lake*) 73

L
led
  jednoletý (sezónní) 53
  kongelační 53, **353**
  mořský 180–185, 190, 192, 365
  palačinkový 53, 183, 184, **365**
  víceletý 53, 55
ledovcová čapka 83, 84
ledovec
  karový 80
  polytermální 71, 84, 118, 124–126, 128, 129, 131, **366**
  údolní 80, 83, 84, 118, 121
litorál 158, **363**
lotický 101, 120, 124, 129, **364**

M
malá doba ledová (LIA) 69–74, 80, 106, 117, 120, 362, **364**, 365, 391
marinonské zalednění 58
mezotrofní 157, **364**
mikrobiom 250, 251
Milankovićovy cykly 65, 66, 362–**364**
mokřad 99, 101, 103, 114, 124, 128, 129, 137, 139, 168, 172, 214, 215
moréna
  boční 73, 364
  kopečková 72–74, **364**
  latero-frontální 72, 73, **364**
  s ledovým jádrem 71, 73, 74
  střední 73, **365**
mořská terasa 67, 68, 100, 104, 106, 107, 110, 111
mořské proudy
  hlubokomořské 50
  povrchové 50, 52
mořský zámrz 47, 53–56, 63, 73, 88, 89, 96, 307

N
náplavový kužel 76–78
nekton **365**, 366
nika 195, 201, **365**
nilas 53, 184, **365**

O
oblík 70
oceánický výměník 52
„Old Red“ 59
oligotrofní 106, 109, 157, 161, **365**
omnivorní, omnivor 161, 164, **365**
orogeneze
  alpinsko-himálajská 65
  ellesmerská 59
  eurekanská 64
  kaledonská 58
oscilace
  arktická 56
  severoatlantská 56

P
paleocenně-eocenní teplotní maximum 63
parazit 248, 250, 254–257, 260, 263, 264, 270, 272–275, 361, 363–365
permafrost 31, 49, 65, 74, 84, 99, 106, 108, 112–113, 135, 136, 139, 166, 202, 207, 217, 219, 235, 290–293, 296, 307, **365**, 387, 391
plankton 156–158, 167, 169, 170, 174, **366**
polar amplification 56
polární den 47, 64, 87, 108, 110, 159, 216
polární kruh 47, 110, 202
polární listnatý opadavý les 63, 64
polární noc 47, 64, 87, 88, 92, 108, 110, 155, 185, 186, 188, 189, 192, 193, 216
polosuché vřesoviště 68
polynie 88
polytermální bazální režim 69
poslední glaciální maximum 63, 66, 200
postglaciální zdvih 67, 68
potravní řetězec (síť, pyramida) 168, 177, 183, 186, 188, 194, 195, 232, 244, 246

predátor 111, 167, 170, 188, 194, 195, 225, 226, 232, 234, 242, 297, **366**
primární produkce, primární producent 124, 153, 158, 161, 168, 179, 180, 182, 185, 187–194, 238, 246
provincie (geologická) 57–59
příkopová propadlina 61, 107
psychrofilní 159
psychrotrofní 159, **366**
půdní krusta 130, 135–151

R

Randolphský inventář 85
raně eocenní teplotní optimum 63
refugium 69, 199–202, **366**
rotorové proudění 93
rovnovážná linie ledovců (*equilibrium-line altitude*) 81, 83

Ř

řeka (tok)
divočící 59, 74, 116
meandrující 59, 60, 114

S

sádrovec 60, 63, 100, 107
sebcha 60, 61, **367**
severoatlantská (islandská) tlaková níže 51, 81
sněhová koule (*Snowball Earth*) 57, **367**
sněhové výležisko 209, 213, **368**
srážkové úhrny 85, 91, 94, 98
strandflate 49
střední emisní scénář RCP 4.5 97, 284, 285, 288, 293
subglaciální till 70, 364, **368**
sukcese 18, 122–124, 131–133, 149, 150, 363, **367**
symbióza 206, 219, 220, 232, 249–252

Š

šelf 66, 67, 76, 78, 79, 177, 178, 182, 183, 186, 191, 290, 307, **367**

T

tafonomie 64, **368**
telení (ledovců) 54, 81, 85
teplota vzduchu
nejnižší 94
nejvyšší 93
průměrná měsíční 96, 208
průměrná roční 64, 85, 93, 94, 96, 97
terán 57, **368**
tillová plošina 70, 71, 364
transformní zlom 57, 59, **368**
trog 49, 66, 67, 76, **368**
tříděná půda 74, 136, 387, 391
tříděný polygon 74
tříděný pruh (pás) 74, 136, 387, 391
tundra 88, 99, 135, 138, 139, 144, 147, 150, 173, 197, 202, 203, 212–215, 220, 222, 229, 235, 252, 292

V

„valley train“ 74
viselský glaciál 74, 78–80
vítr
horský 91
katabatický 91, 92, 181, 183
údolní 91
výplavový vějíř 73, 74
vyvýšená čočkovitá kupa (*altocumulus lenticularis*) 92, 93

W

wealdská krajina 63

Z

zooplankton 88, 167, 168, 170, 171, 191, **368**

Ž

žíly
bazaltové 63

Rejstřík taxonomických názvů*

A

Acanthamoeba 253
Acanthobdella 256
Acanthocotyle verrilli 264
Acanthodii 59
Acari 134, 149, **367**
Acidobacteria 133
Acroperus 174
harpae 163
Actinobacteria 133
Acyrthosiphon svalbardicum 239
Aëdes nigripes 277
Aesculus 63
Agnatha 59
Achnanthidium 160
albatros 223
alkoun
malý 196, 229
obecný 229
tlustozobý 228, 278
Alle alle 196
Alona guttata 163
Alphaproteobacteria 133
Amblyraja radiata 257, 258, 261, 264
Ameronothrus lineatus 239
Amphipoda 252, 266
Anisakis 273
Annelida 194, 238, 256
Anomalotrema koiae 266–268
Anopheles 256
Anser 226
brachyrhynchus 221, 227
Anseriformes 224
Anthriscus sylvestris 305
Anthus 224
Apatania zonella 166, 167
Apicomplexa 255
Aporocotyle simplex 270, 271
Aptenodytes forsteri 227
Araneae 134
archea 183, 185, 186, 188
Artacama proboscidea 270, 271
Arthropoda 238
Ascomycota 133
Askenasia 170
Astarte 194
Asteraceae 203

B

Bacillariophyceae 156
Bacterodeites 133
bakterie 122, 130–135, 142, 147, 156–158, 161, 165, 167, 169, 183, 185–188, 193, 217, 253, 361, 362
Balaena mysticetus 302
Balaenoptera acutorostrata 195
Balamuthia 253
Basidiomycota 133
Bdelloidea 167
bělokur 231, 232, 244
běluha 195
severní 302
berneška 226, 244
Beröe cucumis 195
Betaproteobacteria 133
Betula nana 68, 204, 214
Betulaceae 198
horský špicberský 229, 231, 232
Bistorta vivipara 211
Boreogadus saida 195, 259, 260, 269, 273, 275
brachiopody 60
Branta 226
leucopsis 244
Brassicaceae 203
brousilka 254
brusnice 214
Bryophyta 206
bříza trpasličí 68, 204, 214
Bubo scandiacus 224
Buccinidae 266
Buccinium 194
glaciale 266
polare 266, 267
undatum 266
buchanky 164, 167, 188, 274, 275

* Taxonomické názvy v tomto rejstříku se řídí standardem mezinárodní encyklopedie rostlin, hub a živočichů BioLib. Online. Dostupné z: https://www.biolib.cz/cz/main/ [cit. 2024-10-04].

buřňák 195, 223, 233
kapský 225
lední 196, 231, 296

C

Calanoida 164
Calanus 195
glacialis 195, 196
finmarchicus 195
Calliobdella 256
Callorhinus ursinus 302
Camisia anomia 239
Carex 213, 214
lugens 223
misandra 211
nardina 211
rupestris 211
Caryophyllaceae 203
Cassiope tetragona 69, 210, 211, 213, 214
Cepphus grylle 229
Cerastium arcticum 210, 211
Ceratomyxa porrecta 259
Ceratomyxidae 259
Ceratopogonidae 277
Cercidiphyllaceae 198
Cestoda 260
Clangula hyemalis 229
Clavella adunca 275
Clione 361
limacina 195
Clupea harengus 259, 260
Coccomyxa 145
Cochlearia groenlandica 210
Collembola 134, 149, 166, 174, 238, **363**
Contracaecum 273
Copepoda 164, 167
Corylithes 63
Cricotopus tibialis 165
Crossopterigii 59
Crustacea 238, 274
Cryptophyceae 156
Cryptosporidium 256
Culicidae 165
Cupressaceae 198
Cyanea capillata 156, 252
Cyanobacteria 123, 156
cyanobakterie 123, **367**
Cyclopoida 164
Cyclops abyssorum 164
Cyperaceae 137, 203

Č

čtyřhranky 258

D

Daphnia 162, 170–172
longispina 163
middendorfiana 162
pulex 162, 163
pulicaria 162
tenebrosa 162
Delphinapterus leucas 195, 302
Derogenes varicus 268–270
Desseria myoxocephali 256
Diacyclops crassicaudis 164
Diamesa cinerella 165
Diapterobates notatus 239
Diaptomus 164
Dinobryon 156–158
Dinophyceae 156, 193
dinosauři 63
Diphyllobothrium
ditremum 167
schistochilos 262, 263
Diplocotyle olriki 262
dlouhokřídlí 224, 225
Draba 212
alpina 211
arctica 210, 211
glabela 211
micropetala 211
rupestris 210
Drepanocladus 160
drozdovití 224
dryádka osmiplátečná 150, 204, 211, 213, 214, 239
Dryas octopetala 150, 204, 211, 213, 214, 239
dvoukřídlí 238, 277

E

Echinococcus multilocularis 276, 277
Eimeria 256, 276
arctica 276
mayeri 276
polaris 276
rheindyria 276
tarandina 276
Empetrum nigrum 214
ssp. *hermaphroditum* 204
Enchytraeidae 134, 148, 166, **367**
Enigmophyton 59
Enterocytozoon bieneusi 276
Equisetum arcticum 64
Eretmoptera murphyi 239
Erignathus barbatus 245, 302, 359
Eriophorum vaginatum 213, 214
Eschrichtius robustus 302
Eukrohnia 270
Euphrasia wettsteinii 204
Euspira pallida 268, 269

F

Fabaceae 203
Fagaceae 198
Falco rusticollus 224
fenek berberský 244
Folsomia quadrioculata 239
foraminifery 60
Fragillariopsis 189, 191, 192
Fratercula arctica 196, 231, 235
Fulmarus glacialis 196, 231, 296
fusulinidy 60

G

Gadus morhua 269
Gammarus 194
settosus 268
Gasterosteus aculeatus 167
Gavia
stellata 167, 168, 235
arctica 262, 263
Ginkgo digitata 63
Ginkgoaceae 198
Gloeocapsa 145
Glyptostrobus 63
Gnathostomata 59
Grilotia 261
Gymnocanthus tricuspis 256, 259, 260, 266
Gymnophalus 271, 272

H

Haemogregarina 257
delagei 257, 258
stepanowi 257
Haematococcus pluvialis 129, 130
Halteria grandinella 169
Haptophyta 191
Harpacticoida 164
Helarctos malayanus 246
Heleomyza borealis 238, 239
Henlea perpusilla 239
Heptacyclus scorpii 256
Heterostraci 59
Hippoglossoides platessoides 259, 270, 271
Hirudinea 256
hlístice 134, 149, 167, 183, 238, 239, 260, 272, 273, 276, **363**
hmyz 167, 168, 224, 226, 237, 238, 255, 260, 301, 303
hoholka lední 229
Honckenya peploides ssp. *diffusa* 204
Hormotila 145
houbovci 61
houby 123, 134, 135, 141, 142, 147, 188, 217, 250, 251, 363
hraboš 221, 243, 248, 276, 306
východní 247
huňáček severní 196, 235, 269
husa 222, 226, 301
krátkozobá 221, 227
hvězdice obrovská 194
Hyperia galba 252
Hypogastrura tullbergi 239

Ch

Chaetoceros 191, 193
socialis 193
chaluha 223, 225, 233
příživná 225
Charadriiformes 224
Chelicerata 238
chiméry 258
Chionoecetes opilio 304
Chironomidae 165, 167, 174
Chloroflexi 133
Chlorophyceae 156
Chroococcus 145
chrostíci 166, 167
Chrysophyceae 156
chudina 210–212
chvostoskoci 134, 148, 149, 151, 165, 166, 174, 224, 239, **363**
Chydorus sphaericus 163

I

iguanodontidi 63
Ichthyophonus 254, 255
Insecta 238
Ixodes
ricinus 305
scapularis 305
uriae 278

J
jednorodí 260, 263
jinan 63
jirnice severní 215
Juglandaceae 198

K
kajka 226
  mořská 168, 194, 196, 272
kalichovky 258
kapradiny 59, 63, 363
  stromové 59
kapraďorosty 60
karibu 302
kasiope čtyřhranná 210, 211
kerblík lesní 305
Klebsormidium 128
klíšťata 278
kokcidie 256, 276
koljuška tříostná 167
komáři 165, 166, 256, 277
korálnatci 60, 61, 258
  rugózní 61
  tabulární 61
klanonožci 164, 167, 170, 274
klikva 214
Koenigia islandica 204
korýši 170, 171, 194–196, 238, 246, 252, 253, 260, 265, 269, 272, 274, 306
kořenohlavci 274, 275
krab 303, 304
  kamčatský 303, 304
  sněžný 304
kuřinečka 204
kyjatka svalbardská 239
kytovci 195, 228, 233, 263, 272

L
Lagopus muta hyperborea 229, 232
lachtan medvědí 302
Larus hyperboreus 194, 195, 230, 233
lasturnatky 164, 166, 167
Latyspora 259, 260
Ledum palustre 214
Lepidurus arcticus 161–163, 167
Leptolyngbya 142, 146, 158
lilijice 60
Limacina helicina 195
Limnostrombidium viride 169
linduška 224
lipnice 211
  luční 211
listonoh 164, 167, 172
  lední 161, 163
lišejníky 123, 133, 137–139, 141, 142, 145, 205–208, 212–215, 218, 219, 250–252, 362, 363
liška 232, 243, 252
  obecná 244
  polární 194, 195, 225–227, 232, 242–244, 251, 276, 277
lomikámen
  jestřábníkolistý 211
  trsnatý 211
  vstřícnolistý 212, 213
  vždyzelený 204
Luscinia svecica 227
lžičník 210

M
Macrothrix 174
  hirsuticornis 163
Magnoliaceae 198
mák 212
Malacobdella grossa 252, 253
Mallotus villosus 196, 235
Malmiana scorpii 256
Maraenobiotus brucei 164
Marionina
  macgrathi 166
  ulstrupae 166
Marthasterias glacialis 194
medúza 252
medúzovci 258
medvěd 244–247
  grizzly 245
  hnědý 245, 246
  lední 20, 22, 194, 195, 226, 232, 233, 244–246, 248, 251, 252, 277
  malajský 246
megalosauridi 63
Megaphorura arctica 148, 149
mechorosty 20, 123, 127, 133, 135, 137, 138, 140–142, 144, 145, 205–207, 212–215, 218–221, 363
mechovky 258
měkkýši 170, 194, 196, 229, 237, 260, 265, 268
Melosira arctica 190, 191
Menispermaceae 198
Mertensia ovum 195
Metasequoia 63
Microcoleus 142, 145
Micromonas 192, 193
  pusilla 191
Microtus
  levis 221, 243, 247, 276, 306
  rossiaemeridionalis 221
mikrosporidie 276
mlži 194, 196, 253, 265
mnohoštětinatci 194, 255, 259, 270, 271
modráček tundrový 227
mochna 211
Moniezia benedini 276
Monodon monoceros 302
Monogenea 263, 264
Monogononta 167
motolice 260, 263, 265, 266, 268–270, 272, 361, 364
mrož 194, 272, 390
  lední 302, 390
muchničky 277
Mus musculus 247
Mya truncata 67, 194, 196, 252, 253, 271, 272
Myoxocephalus 256
  scorpius 254, 255, 259, 261, 262, 266
Myriophyllum alternifolium 160
myš domácí 247
Myxidium
  finnmarchicum 259
  gadi 259
Myxozoa 258, 259

N
Naegleria fowleri 253
nálevníci 169, 183, 188, 189, 191, 193, 254
narval jednorohý 302
Navicula 189
Nematoda 134, 149, 167, 172, 238
Nemertea 252
Neodermata 260
Neovison vison 302
Nitzschia 160
  frigida 189
norek americký 302
Nostoc 145, 146, 159, **365**
Nostocales 146
Notholca foliacea 164

O
obojživelníci 239
obratlovci 237, 239, 247, 256–258, 260, 265, 278, 360, 362, 364
obrněnky 156, 193
Oceanobdella 256
Odobenus rosmarus 194, 302, 390
Omnatokoita elongata 274
Opecoelidae 265, 266
Orthocladiinae 165
Oscillatoriales 128, 146
Osmunda 63
Osteostraci 59
Ostracoda 164
Ostreococcus 192
ostružiník moruška 214
ostřice 137, 211, 213, 214
Ovibos moschatus 247
Oxycoccus microphyllum 214
Oxyria digyna 210, 211
Oxytonostoma typica 257

P
Pagophila eburnea 229, 232, 233, 252
Pagurus pubescens 253, 254, 275
pakomáři 114, 161, 165, 167, 170, 174, 176
pampeliška 211
  smetánka 305
pancířníci 239
Papaver dahlianum 212
papuchalk severní 196, 231, 235
Paralithodes camtschaticus 303, 304
Paratanytarsus 165
  austriacus 165
Parvicapsula
  irregularis 259
  petuniae 259, 260
Parvicapsulidae 260
paryby 258, 261, 263
pásnice 252, 253
Passer domesticus 230
pavouci 134
pavoukovci 224, 238, 367
Peltogaster paguri 275
pěnišník laponský 213
perloočky 114, 161–164, 167, 170–172, 174
peřovky 278
pěvci 223, 224, 227, 235
Phaeocystsis pouchetii 191
Philodina gregaria 164
Phormidium 153
  amoenum 126
  autumnale 126
pijavice 256, 257
pijavka 256

Pinaceae 198
Pinguicula alpina 202
pižmoň 247
Placodermi 59, 362
Planctomycetes 133
Plasmodium 256
Platanaceae 198
Platanus 63
Platybdella 256
Platyhelmintes 238, 260
platýs 259, 270, 271
  drsný 271
plavuně 59, 60
plazi 239
plazivky 164
Plecopterax nivalis 224, 234, 235
plejtvák malý 195
plejtvákovec šedý 302
Pleurosigma 189
Plicifusus kroyeri 266, 267
Pliosaurus **366**
pliosauři 63, 366
plísňovky 254, 255
ploutvenky 270
ploutvonožci 194, 195, 228, 233, 263, 273, 277
plži 194, 195, 265–268, 272
Poa
  alpina 211
  arctica 211
  pratensis 211
Poaceae 203
Podocotyle atomon 266, 268
Polemonium boreale 215
Polyarthra dolichoptera 163, 164
Polychaeta 260
polypovci 258
Pontobdella 256
Potamogeton gramineus 160
potáplice
  malá 167, 168, 235
  severní 262, 263
Potentilla hyparctica 211
poustevníček 253, 254, 275
Prasiola 44, 151
Procellariiformes 224
Proteobacteria 133
Protolepidodendropsis 59
  pulchra 59
prvoci 167, 188, 255, 256, 258
prvosemenné 59, **369**
pryskyřník 204
  kořenující 160
přesličky 59, 64
Psectrocladius barbimanus 165
Pseudoterranova 273
psilofyty 59, **366**
ptáci 147, 168, 187, 194, 195, 223–233, 256, 263, 265, 277, 298, 299
Puccinellia svalbardensis 204, 210
Pusa hispida 245, 262
Pygoscelis
  adeliae 231
  antarcticus 231
Pyramicocephalus phocarum 262

R

racek 195, 233, 278
  sněžní 229, 232, 233, 251, 252
  šedý 194, 195, 230, 233
  tříprstý 230, 231, 236
Rajonchocotyle emarginata 264
Rangifer tarandus 241, 242, 250, 276
  caribou 241
  eogroenlandicus 241
  fennicus 241
  granti 241
  groenlandicus 241
  pearsoni 241
  pearyi 241
  platyrhynchus 240–242, 251, 276
  tarandus 241, 251
  valentinae 241
Ranunculaceae 203
Ranunculus
  auricomus 204
  reptans 160
  wiladeri 204
raroh lovecký 224
rdesno 204
  živorodé 211
rdest trávolistý 160
rejnok 257, 258, 261, 264
  hvězdnatý 264
Rhizocephala 274
Rhododendron lapponicum 213
Rissa tridactyla 230, 236, 239, 278
rojovník 214
Rosaceae 203
Rotifera 149, 164, 167, 238
roupice 134, 148, 166, 239
rozchlipka arktická 67, 194, 196, 252, 253, 271, 272
rozsivky 114, 128, 156, 160, 175, 187, 189–193
roztoči 134, 149, 224, 238, 239, 278, **367**
rožec arktický 210, 211
Rubus chamaemorus 214
různonožci 183, 252, 266, 268
rybák 162, 167, 233
  dlouhoocasý 225, 229, 230, 234
  jižní 234
rybomorky 258, 259
ryby 170, 183, 194, 245, 246, 254, 255, 258, 263, 266, 272, 298, 299

Ř

řasy 18, 20, 21, 44, 60, 114, 123, 126–130, 135, 140–142, 144–146, 151, 153, 155–157, 160, 161, 165, 167, 173

S

Sabellidae 260
Saemundssonia lari 278
Salix 204, 208, 213, 214
  herbacea 68
  polaris 213
  reticulata 211
savci 17, 40, 157, 195, 240, 241, 243, 245, 247, 253, 255, 256, 258, 263, 265, 272, 298, 299, 301
Saxifraga
  aizoides 204
  cespitosa 211
  hieracifolia 211
  oppositifolia 212, 213
Scytonema 145
schistosomy 265
Schizothrix 126
Schulmania aenigmatosa 259
Silene acaulis 205
silenka bezlodyžná 205
Simuliidae 277
sinice 18, 20, 21, 123, 126–133, 140–147, 153–158, 160, 161, 167, 172, 175, 187, 192, 206, 229, 250, 315, 361–363, 365, **367**
Sinuolinea arctica 259
skrytěnky 156
slavík modráček tundrový 227
sleď 259
sněhule severní 224, 229, 234, 235
sob 222, 242, 244, 245, 250–252, 276, 277, 302
  polární 250, 251
  polární špicberský 240, 241, 251, 276
  západogrónský 241
Somateria 226
  mollissima 168, 194, 196, 272
sovice sněžní 224
spájivky 128
Spathebothriidea 261
Stercorarius parasiticus 225, 359
Sterna
  paradisaea 167, 168, 225, 230
  vittata 234
Stigmaria 60
stolístek střídavokvětý 160
Strombidium 170
suchopýr 137, 213, 214
surmovka 194, 266, 267
Svalbardia 59
světlík 204
Synechococcales 146
Synechococcus 156

Š

šáchorovité 213
šícha 204, 214
šťovíček dvoublizný 210

T

Tahidius discipes 164
talířovka obrovská 196
Taraxacum
  brachyceras 211
  sect. *Ruderalia* 305
Tardigrada 149, 167, 174, 238
tasemnice 167, 260–263, 265, 277
  lišší 276, 277
Taxodiaceae 198
Taxodium 63
Tetrabothrius macrocephalus 262, 263
Thalassiosira 191
tiplíci 277
Toxoplasma gondi 256
Trebouxia 145, 251
treska
  atlantská 269
  polární 183, 195, 259, 260, 273
Tribonema 128
Trichinella 276, 277
  nativa 276

Trichodina 254
Trichoptera 166
trnovka arktická 195
Trochodendroides 63
trubkonosí 224
tučňáci 223
tučňák
císařský 227
kroužkový 231
uzdičkový 231
tučnice alpská 202
tuleň 188, 195, 245, 246, 251, 262, 263
kroužkovaný 245, 262
vousatý 245, 302, 359
Turdus 224

U
Ulmaceae 198
Ulmites 63
Uria lomvia 228, 278
Ursus
arctos 246
maritimus 194, 244–246, 248, 277
Ushia 63

V
Vaccinium 214
uliginosum ssp. *microphyllum* 204
valovka severní 195
Vaucheria compacta 155
velryba grónská 302
Vermistella
antarctica 254
arctica 253, 254
viry 135, 169, 188
vířníci 149, 163–165, 167, 168, 170, 172, 173, 183, 238
vlochyně 204
vrabec domácí 230
vranka 254–256, 259, 262, 266
mořská 254
severní 256
vrba 204, 213, 214, 221
bylinná 68
polární 213
síťnatá 211
vrubozobí 224
Vulpes 244
lagopus 194, 195, 225, 226, 243
vulpes 244
zerda 244
výtrusenky 258
výtrusovci 255, 256
vznášivka lední 196
vznášivky 164, 195

X
Xanthophyceae 128

Z
zadožábří 195
zblochanec 204, 210
zlativky 114, 156, 157
Zschokkella siegfriedi 259, 260
Zygnema 128
Zygnematophyceae 156
Zygomycota 143

Ž
žebernatky 195
želva vodní 257
želvušky 149, 167, 174, 238
žraloci 258, 261
žralok malohlavý 274

Rejstřík institucí, společností, infrastruktur, vědeckých programů, dokumentů a akcí

A
Arktická biodiverzita (ABA) 206
Arktická rada 36, 37, 39, 281, 284, 298

B
Biologická a klimatická diverzita centrální části arktického souostroví Svalbard 18
Biologická a klimatická diverzita Svalbardu 18
Botanický ústav Akademie věd České republiky, v. v. i. 21

C
Centrum polární ekologie (CPE) 11, 21, 22, 25, 26, 35–37, 42, 43
Centrum pro permafrost (CENPERM) 31
Clione (výzkumná loď) 11, 22, 24, 31, **361**
CzechPolar – České polární stanice: výstavba a operační náklady 21, 25, 356
CzechPolarII – České polární infrastruktury 25

Č
Česká antarktická vědecká infrastruktura „Stanice Johanna Gregora Mendela“ 17, 18
Česká arktická vědecká infrastruktura „Stanice Josefa Svobody“ 21, 22, 25, 31, 36, 37, 314, 365
Československá akademie věd 18
Český arktický festival 11, 25

D
Direktorium pro kulturní dědictví 312
dům Julia Payera (Payerův dům) 11, 22, 23, 31

E
EISCAT 30
Evropská organizace pro meteorologické satelity (EUMETSAT) 31
Evropská unie (EU) 35, 36
Evropská vesmírná agentura (ESA) 31
Evropský sociální fond 43

F
FRAM Center 39

G
Grumant 31

H
Horizont (loď) 33
Hornsund (vědecká stanice) 18, 33, 283

J
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích (JU) 11, 20–22, 28, 35–37, 39, 41–44, 46, 104, 313, 314, 361

K
Kaffiøyra (vědecká stanice) 33
Kings Bay Kull Company 28
Kodaňská univerzita 31
Krátký film Praha 18
Kurz polární ekologie 26, 42–46, 104

M
Masarykova univerzita (MU) 17, 21, 43
Mezinárodní arktická vědecká komise 36
Mezinárodní centrum výzkumu změn klimatu a environmentálních procesů (CICERO) 35
Mezinárodní konsorcium terestrického výzkumu a monitoringu Arktidy (INTERACT) 36
Mezinárodní polární rok 18
Mezivládní panel pro změnu klimatu (IPCC) 95, 96, 144, 285, 287, 291
Ministerstvo školství a vědy Norska 38
Ministerstvo školství, mládeže a tělovýchovy České republiky (MŠMT ČR) 18, 21, 25, 43
Ministerstvo zahraničních věcí České republiky (MZV ČR) 25
Ministerstvo životního prostředí a klimatu Norska 28
Ministerstvo životního prostředí České republiky (MŽP ČR) 44

N

Nansenovo environmentální centrum dálkového průzkumu 35
Národní letecká a vesmírná agentura USA (NASA) 31
Národní oceánologická a atmosférická agentura (NOAA) 31
Norská akademie věd pro polární výzkum 35
Norská environmentální agentura (NEA) 301
Norská satelitní služba (KSAT) 30
Norská univerzita vědy a technologie (NTNU) 38, 235
Norská vědecká rada 34
Norská vzdušná obrana 30
Norské fondy 11, 43, 44
Norské království 12, 13, 27, 28, 35, 37, 41, 309, 311
Norské ředitelství pro péči o přírodu 312
Norský institut pro výzkum atmosféry (NILU) 35
Norský institut pro výzkum přírody (NINA) 35
Norský polární institut (NPI) 11, 18, 28, 30, 39, 312
Norské vědecké koncilium 308
Norský vesmírný institut (NSC) 30
Nostoc (terénní stanice) 11, 22, 23, 33, 100, 104–106, 114, 116, **365**

O

Organizace spojených národů (OSN) 279, 301, 307

P

Polská akademie věd 33
Polské polární konsorcium 33
Program monitoringu a hodnocení Arktidy (AMAP) 93, 298, 299
Program OSN pro životní prostředí z roku 2019 (UNEP) 279, 301, 307

R

Randolphský inventář 85
Ruská akademie věd 31
Ruský federální hydrometeorologický ústav 31

S

Seznam světového kulturního a přírodního dědictví UNESCO 312
Slovenská akademie věd 17
SPELEO Josefa Řeháka 18
Stanice Stanislawa Baranowského 33, 34
Statistický úřad Norska 284
Store Norske 283, **367**
Svalbard Radar 30
Svalbardská smlouva (Špicberská smlouva/dohoda) 12, 13, 28, 30, 283, 309
Svalbardské satelitní centrum (SvalSat) 30
Svalbardské vědecké fórum (SSF) 34, 35, 308
Svalbardský integrovaný arktický observační systém (SIOS) 34, 35
Svalbardský zákon o ochraně životního prostředí 308–310

T

Torontská univerzita 21, 22, 127
Trust Arktikugol 20, 31, 283, **360**

U

Univerzita Adama Mickiewicze v Poznani 33
Univerzita Karlova (UK) 38, 43
Univerzita Mikuláše Koperníka 33
Univerzita v Bergenu 37, 38
Univerzita v Oslu 37, 38
Univerzita v Tromsø 37, 38
Univerzitní centrum Svalbard (UNIS) 11, 20, 25, 28, 30, 35, 38–41, 43, 46, 364
Úřad guvernéra Svalbardu 20, 301, 308, 309, 311, 312

V

Vratislavská univerzita 33, 34

Nečíslované fotografie

Obr. na str. 5: Ledovec Nordenskiöldbreen sestupující do zátoky Adolfbukta, pohled od severu (Hanáček).

Obr. na str. 6–7: Ledovec Ebbabreen v zátoce Petuniabukta (Archiv CPE).

Obr. na str. 10: Esker v proglaciální zóně ledovce Hørbyebreen, pohled od ledovce do předpolí (Hanáček).

Obr. na str. 316–317: Výplavová plošina divočící řeky Gerritelva před LIA laterofrontální morénou ledovce Nordenskliöldbreen na jižním pobřeží zátoky Adolfbukta (Archiv CPE).

Obr. na str. 318: Ledovec Ferdinandbreen v roce 2014. V důsledku oteplování klimatu tento ledovec již zcela zanikl (Hanáček).

Obr. na str. 359: Tuleň vousatý *Erighnatus barbatus* na ledové kře v zátoce Adolfbukta (Lulák).

Obr. na str. 387: Degradace permafrostu umocněná tepelným a výmolovým účinkem tekoucí vody (takzvanou termoerozí). Na fotografii je okraj proglaciálního toku severozápadně od zátoky Petuniabukta (Hanáček).

Obr. na str. 388–389: Mohutný údolní ledovec Mittag-Lefflerbreen s postranním ledovcem Formidablebreenem (Lulák).

Obr. na str. 390: Díky důsledné ochraně se lovem téměř vyhubený mrož lední *Odobenus rosmarus* úspěšně navrací na svalbardské pláže. Na fotografii je zátoka Josephbukta jižně od Bellsundu (Kavanová).

POLÁRNÍ EKOLOGIE SVALBARDU

Vysokoškolská učebnice

Josef Elster, Oleg Ditrich, Martin Hanáček (eds.)
a kolektiv autorů

Vydalo Nakladatelství Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích,
Branišovská 1645/31a, 370 05 České Budějovice, nju.jcu.cz,
v edici Episteme: Natura

Editoři Josef Elster, Oleg Ditrich a Martin Hanáček
Odpovědná redaktorka Kateřina Selner
Jazyková korektura Tereza Knotová
Literatura Vendula Branišová
Rejstříky Oleg Ditrich a Martin Hanáček
Obrazový materiál (vyjma Archiv CPE a kolektiv autorů)
Eva Hejduková, Dominik Horký, Jan Jurníček, Jan Kavan,
Veronika Kavanová, Olga Lepšová, Martin Lulák,
Kristýna Muchová a Marie Šabacká
Grafická úprava a sazba Barbora Solperová
Tisk INPRESS a. s., Žerotínova 554, 370 04 České Budějovice

Vydání první, České Budějovice 2025

ISBN 978-80-7694-009-3
ISBN 978-80-7694-010-9 (PDF)

Hørbyebreen
Ragnarbreen
Lomonosovfonna
N
Ebbabreen
Svenbreen
Muninbreen
Ferdinandbreen
Bertilbreen
Ebbadalen
Nostoc
Elsabreen
Petuniabukta
Pyramiden
935 m
Munindalen
Adolfbukta
Nordenskiöldbreen
Pyramiden
Mimerdalen
Billefjord
Mimerbukta
Blue
Lake
Brucebyen
Yggdrasilkampen
0 1 2 3 km

V polárních oblastech se nacházejí jedinečné, ale zranitelné a často i ohrožené ekosystémy, které si zasluhují podrobnější studium. Pro Evropany je ideálním místem pro první seznámení se s polárními oblastmi arktické souostroví Svalbard, neboť je to místo logisticky dobře přístupné a současně nabízející člověkem dosud velmi málo ovlivněné biotopy, které mají díky přísné ochraně norské správy velkou naději na to, že zůstanou zachovány i pro příští generace. Svalbard je zároveň jakousi živoucí učebnicí, pomocí níž lze ilustrovat obecné ekologické zákonitosti sahající od neživé přírody přes mikroorganismy až k cévnatým rostlinám a živočichům včetně člověka. Autoři této knihy – odborníci z různých přírodovědných oborů – vybrali nejnázornější příklady těchto zákonitostí ze svalbardské přírody, aby s nimi seznámili širokou veřejnost. Kniha může sloužit jako příručka pro studenty vysokých i středních škol, ale také jako zdroj základních informací o polární ekologii pro zájemce o tuto pozoruhodnou disciplínu.