

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Anna Skácelová

Vliv klimatických změn v zimním období na vegetaci
Effect of climate change in winter on vegetation

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel:

prof. RNDr. Zuzana Münzbergová, PhD.

Praha, 2023

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „Vliv klimatických změn v zimě na vegetaci“ vypracovala samostatně a s použitím uvedené literatury a pramenů.

V Praze, dne 4.5. 2023

Poděkování

Moc děkuji prof. RNDr. Zuzaně Münzbergové, PhD., za odborné vedení, ochotu a poskytnutí rad při zpracování mé bakalářské práce.

Obsah

1	Mikrobiální aktivita a mineralizace živin v zimním období.....	1
1.1	Sněhová pokrývka a mineralizace živin	1
1.2	Změny v mineralizaci živin v souvislosti s fenoménem zelenání Arktidy	2
1.3	Půdní vlhkost	2
1.4	Vliv oteplování na složení mikrobiálního společenstva půdy	3
2	Změny fenologie rostlin v zimním období	4
2.1	Změny fenologie růstu.....	4
2.1.1	Změny fenologie růstu dřevin	4
2.2	Změny fenologie reprodukce rostlin.....	6
2.2.1	Změny fenologie kvetení	6
2.2.2	Změny fenologie klíčení	7
2.3	Rizika mrazového poškození v zimním období	8
2.3.1	Krátkodobá teplá období v zimě	8
2.3.2	Vliv mrazového poškození na rostliny.....	8
2.3.3	Adaptace rostlin na zimu	9
3	Změny fyziologie rostlin v zimním období.....	10
3.1	Změny fotosyntetické kapacity	10
3.1.1	Fyziologie jarního přerušování dormance	10
3.1.2	Změny fotosyntetické kapacity rostlin	11
3.2	Změny fyziologie reprodukce	12
3.2.1	Vliv teplot na reprodukční orgány rostlin	12
3.2.2	Vliv teplot na dormanci semen.....	13
4	Změny rostlinných společenstev a rozšíření druhů	13
4.1	Změna zastoupení rostlinných druhů ve společenstvu.....	13
4.2	Změna distribuce rostlinných druhů v zeměpisných šířkách a nadmořských výškách.....	15
5	Metodiky výzkumu klimatických změn v zimním období.....	17
5.1	Relevance měření	17
5.2	Metody simulace zimních klimatických změn	18

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá zimní klimatickou změnou a jejím vlivem na vegetaci. Zaměřuje se na důležitost sněhové pokrývky ve vztahu k teplotě půdy, její vlhkosti a míře mikrobiální aktivity a mineralizace živin. Následně jsou probrány efekty těchto faktorů na rostliny. A to konkrétně změny jejich fenologie, fyziologie a změny rostlinných společenstev. Do práce je zahrnuta i krátká kapitola o metodách výzkumu zimních klimatických změn na vegetaci. Tato práce se pokouší shrnout poznatky ve výše popsané oblasti a zároveň se snaží identifikovat mezery ve výzkumu dané problematiky.

Klíčová slova: zimní klimatická změna, mineralizace živin, změny rostlinné fenologie

Abstract

This bachelor's thesis focuses on winter climate change and its impact on vegetation. It examines the importance of snow cover in relation to soil temperature, moisture, and the degree of microbial activity and nutrient mineralization. That is followed by a discussion of the effects of these factors on plants, specifically changes of their phenology, physiology, and changes of plant communities. This thesis also includes a brief chapter on research methods for studying winter climate change on vegetation. The aim of this work is to try to summarize current knowledge in the aforementioned area and identify gaps in research of this topic.

Key words: winter climate change, nutrient mineralization, changes of plant phenology

Úvod

O vlivu klimatických změn v zimním období na vegetaci se na rozdíl od vlivu klimatických změn v růstové sezóně ví velmi málo. Přesto má zimní klimatická změna klíčovou roli ve změnách rostlinného růstu a vývoje. Tato problematika mě oslovila, protože zimní oteplování začalo být během mého života čím dál víc patrné a zajímá mě, jak by mohlo ovlivňovat rostliny. Cílem této práce je shrnout aktuální poznatky na toto téma. Současně se práce pokusí identifikovat mezery v poznání tohoto tématu a navrhnout možnosti dalšího výzkumu.

Zimní klimatická změna zahrnuje procesy jako úbytek srážek a tím pádem úbytek sněhové pokrývky. Vegetační sezóna je prodloužena, což znamená, že zimní období je zkráceno. Průměrná teplota zimního období je v důsledku klimatické změny zvýšená, ale teploty jsou lokálně více variabilní. To může vést například ke střídavému napadnutí a tání sněhové pokrývky v krátkém časovém období. Ke konci zimního období tyto variability mohou vést k mrazovému poškození rostlin, kvůli jejich časování životních etap. Všechny tyto procesy jsou popsány v jednotlivých kapitolách.

Na začátek této práce jsem se rozhodla zařadit kapitolu o tom, jak je zimní klimatickou změnou (hlavně sněhovou pokrývkou a změnami její mocnosti) ovlivněna půda a procesy v ní probíhající. Toto je důležité popsat na začátku, aby tyto mechanismy mohly být zmíněny v dalších kapitolách v souvislosti s dalšími tématy. Klimatické změny v zimním období mohou ovlivňovat fenologii růstu a reprodukce rostlin, dále pak jejich fyziologii a rostlinná společenstva i rozšíření druhů. Změny ve fenologii, fyziologii a rostlinných společenstvech a rozšíření druhů jsou hlavními kapitolami této práce. Do kapitoly o změnách fenologie rostlin jsem se rozhodla zařadit i podkapitolu o rizicích mrazového poškození rostlin v důsledku zimní klimatické změny. Mrazové poškození a posun fenologie rostlin jsou totiž úzce propojeny, protože pokud je rostlina mrazově poškozena, může se narušit i načasování jejích životních etap. Kapitola o změnách fyziologie rostlin v důsledku zimní klimatické změny se skládá z větší části z podkapitoly o změnách fotosyntetické kapacity. Změny rostlinných společenstev jsou v této práci popsány ve dvou rovinách, a to změny zastoupení druhů v rámci společenstva a změny distribuce rostlinných druhů podél klimatického gradientu. Na konec své práce jsem zařadila poměrně krátkou kapitolu o metodikách výzkumu zimní klimatické změny, která shrnuje to, jaké metody převažovaly v mých zdrojových článcích.

1 Mikrobiální aktivita a mineralizace živin v zimním období

Zimní oteplování způsobuje mimo jiné tání sněhové pokrývky, což má vliv na teplotu a vlhkost půdy. Tyto dva faktory mají efekt na mikroorganismy, které určují, kolik bude pro vegetaci v půdě dostupného dusíku. V této kapitole podrobněji rozeberu souvislosti mezi zimním oteplením, mírou mikrobiální aktivity, mineralizací živin a změnami vegetace.

1.1 Sněhová pokrývka a mineralizace živin

Míra mineralizace půdy závisí na době setrvání sněhové pokrývky a její mocnosti. Tyto dva faktory totiž ovlivňují schopnost půdy hromadit neorganický dusík (Williams et al., 1996), tedy dusík ve formě NH_3 (amoniak), NH_4^+ (amonný kation), NO_2^- (dusitany) a NO_3^- (dusičnany). Mineralizace je proces uvolňování živin při rozkladu organických látek mikroorganismy na látky neorganické. Minerální živiny se tak vracejí zpět do půdy, odkud je rostliny v této formě mohou přijmout (Šimek et al., 2021). Energie, kterou potřebují rozkládající mikroorganismy pro svůj metabolismus, vzniká štěpením vazeb (při čemž je kyslík použit jako oxidační činidlo) na oxid uhličitý a minerální látky. Pod silnější sněhovou pokrývkou je půda více chráněna před fluktuací teplot, než půda pod slabší sněhovou pokrývkou nebo pod žádnou (Bokhorst et al., 2009). Teplejší půda znamená větší produktivitu mikroorganismů a tím pádem vyšší obsah dostupného dusíku pro rostliny (Cleland et al., 2006) (Hollesen et al., 2015) (Brooks et al., 1996). Experimenty s navýšenou sněhovou pokrývkou na daných plochách ukazují, že se na nich množství anorganického dusíku může zvýšit až dvakrát v porovnání s maximálními hodnotami dusíku v kontrolním měření. Množství sněhové pokrývky má tedy výrazný vliv na dostupnost dusíku pro rostliny (Williams et al., 1996).

Půdní procesy jsou během zimní sezóny velice proměnlivé a jsou senzitivní ke klimatickým změnám. Zimní teploty půdy regulují nejen mineralizaci v zimě, ale v celém zimním období, to znamená i na podzim a na jaře. Fluktuace teplot v těchto částech roku zase může ovlivnit mineralizaci v letním období. V oblastech, kde je vysoká živinová limitace růstu, je pochopení toho, kdy jsou zdroje živin dostupné pro rostliny, klíčové pro porozumění dynamice daných společenstev a obecně tomu, jak funguje cyklus živin v ekosystému v souvislosti s daným ročním obdobím (J. P. Schimel et al., 2004). Průměrné jarní a zimní teploty se navíc v poslední době významně zvyšují a to způsobuje, že sníh rychleji taje a půda se rychleji ohřeje (Hollesen et al., 2015), což znamená vyšší mikrobiální aktivitu.

1.2 Změny v mineralizaci živin v souvislosti s fenoménem zelenání Arktidy

Změny v mineralizaci živin v důsledku změn podmínek v zimě pravděpodobně souvisí i s fenoménem zelenání Arktidy (Hollesen et al., 2015). Některé druhy rostlin ovlivňují mineralizaci a to má pak lokální vliv na společenstvo tundry. Zelenání způsobují keřky, které dokáží efektivněji využít živiny, které poskytla delší vegetační sezóna, vyšší teploty a tím pádem vyšší a delší mikrobiální aktivita, než ostatní rostliny v tundře. Tato zvýšená dostupnost živin, díky delší mikrobiální aktivitě, funguje v Arktidě v létě i v zimě, protože obě období procházejí zvyšováním průměrných teplot. Efekty klimatických změn v letním a zimním období jsou tedy úzce provázány. Keřky kolem sebe navíc zachycují více sněhu než půda s mechy a lišejníky, nebo případně jen permafrost. Pod touto vrstvou sněhu je velká aktivita mikrobů (Tape et al., 2010). Faktory jako dominantní životní forma rostlin a změny klimatu tedy ovlivňují půdní mikrobiální aktivitu v zimě (Sturm et al., 2005).

1.3 Půdní vlhkost

Půdní vlhkost ovlivňuje půdní mikrobiální aktivitu, mineralizaci půdních živin, rychlost difúze plynů a mikrobiální respiraci (Bian et al., 2022). Děje se to, protože mikroby a jejich enzymy jsou ovlivňovány změnou vlhkosti (Geisseler et al., 2011). Mikroby při snížené vlhkosti musí vyrovnávat osmotický balanc (J. Schimel et al., 2007) a vytvářet extracelulární substance, které vylepšují difúzní vlastnosti půdy (Or et al., 2007). To vše pak vede ke snížené půdní rozkladací mikrobiální aktivitě (J. Schimel et al., 2007). Půdní vlhkost také nesmí být moc velká, protože pak vzniká anaerobní prostředí, ve kterém aerobní mikroby nemohou odvádět svoji práci a respirovat. Míra půdní vlhkosti má tedy výrazný vliv na to, v jaké míře bude mikrobiální mineralizace na dané lokalitě probíhat.

Půdní vlhkost a teplota půdy jsou spolu úzce provázány a ovlivňují se navzájem. Když se navýší míra půdní vlhkosti, navýší se i kapacita půdy pro absorpci slunečního záření, což vede k absorpci tepla a zvýšené teplotě půdy (AL-KAYSSI et al., 1990). Když je půdní vlhkost malá, změny v teplotě půdy mají větší vliv, než když je vlhkost větší (Zhang et al., 2020). Půdní vlhkost tedy mění tepelnou kapacitu půdy (AL-KAYSSI et al., 1990). Když je na daném místě sněhová pokrývka, izoluje vlhkost pod sebou, protože voda se nemá kam vypařit. Jedním z důsledků zimních klimatických změn je střídavé rozmrzání a zamrzání půdy. Zamrzlá půda tak může být rychle přikryta novým sněhem a vzhledem k izolačním vlastnostem sněhu zůstane zamrzlá a nemohou tam probíhat mechanismy jako aktivita mikroorganismů a mineralizace živin. Takto

zamrzlá půda přikrytá sněhovou pokrývkou může mít oddálený nástup tání na jaře, což ovlivní všechny organismy na dané ploše (National Snow and Ice Data Center).

1.4 Vliv oteplování na složení mikrobiálního společenstva půdy

Klimatické změny mají vliv i na složení mikrobiálního společenstva půdy. Experimentální oteplování například může změnit poměr gram-pozitivních a gram-negativních bakterií (Classen et al., 2015), důkazem toho může být vyšší množství substancí produkovaných gram-negativními bakteriemi v půdě, která byla oteplována (Zogg et al., 1997). Výsledky studií, které se tématem oteplování v souvislosti se změnou složení mikrobiálního společenstva zabývaly, si však často protirečí. Záleží totiž na složení konkrétního společenstva a interakcích, které v něm probíhají. Záleží tedy na interakcích mezi mikrobiálním společenstvem, půdou a rostlinami na daném místě (Zhang et al., 2020) (Classen et al., 2015). Bylo prokázáno, že složení půdního mikrobiálního společenstva se změní, když je v experimentu konkrétní malá plocha (v podobě drnu) autory experimentu přesunuta, například z lesa na louku (Waldrop & Firestone, 2006). Tyto dvě prostředí se liší mimo jiné mírou dopadajícího záření na povrch půdy a tím pádem teplotou půdy. Lze tedy předpokládat, že složení půdního mikrobiálního společenstva závisí i na teplotě.

Malá nebo žádná sněhová pokrývka nebrání výměně plynů mezi půdou a vzduchem. Mikroorganismy tak mohou dobře fungovat, ale je to výhodné jen když teploty nejsou příliš nízké a půda nezamrzne, protože bez izolačních vlastností sněhové pokrývky se snižuje rozdíl teplotou půdy a teplotou vzduchu. Faktory jako zimní teploty a sněhová pokrývka tedy jednoznačně ovlivňují půdní vlhkost a míru půdní mikrobiální aktivity. To má pak vliv na množství živin v půdě a tím je ovlivněn růst rostlin. Tato problematika je poměrně dobře prostudována.

2 Změny fenologie rostlin v zimním období

Zvyšující se průměrné teploty v zimním období jsou jedním z faktorů, které mají vliv na změny ve fenologii rostlin. Tyto faktory urychlují nebo oddalují to, kdy rostliny zahájí jednotlivé životní fáze. Tato kapitola se věnuje tomu, jak zimní klimatické změny ovlivňují fenologii růstu rostlin a také fenologii reprodukce rostlin, tedy kdy rostliny zahájí svou vegetativní fázi a fázi tvorby reprodukčních orgánů a semen.

2.1 Změny fenologie růstu

Jedním z důsledků zimní klimatických změn je prodloužení vegetační sezóny a počet dní, ve kterých mají rostliny možnost provádět svůj růst a vývoj (Wipf et al., 2006). Rostliny díky tomu mají možnost vytvořit více nadzemní biomasy (Kreyling et al., 2019). Mnoho druhů rostlin bylo simulováním podmínek zimní klimatické změny v pokusech značně ovlivněno. Některé druhy však v reakci na odlišné podmínky naopak nijak významně neposunuly svou fenologii (Wipf et al. 2006). Na prodlouženou vegetační sezónu odpovídají některé dřeviny větší mírou druhotného tloušťnutí (Hollesen et al., 2015). Uspíšená fenologie ovšem může přijít za cenu mrazového poškození (Suonan et al., 2017). Studie se shodují v tom, že rostliny rostou rychleji, když je zvýšená teplota v růstové i dormantní sezóně (Henry & Molau, 1997). Teplejší zimy mohou mít ale nepřímý efekt na podmínky následujícího léta, takže je obtížné určit, co je efektem zimního a co letního oteplování. Vzhledem k tomu, že podle klimatických modelů se bude míra oteplování zvyšovat, popsany efekt posunu fenologie bude zřejmě pokračovat. Množství rostlinných druhů, u kterých nastanou změny ve fenologii, se s postupující klimatickou změnou očekává stále více.

Vyšší teploty na jaře vedou k rychlejšímu vytvoření nových listů. Oteplování během zimy také o pár dní tvorbu listů schopných asimilace urychluje. Pokud se ale bude oteplovat během podzimu, výsledky budou opačné – tvorba listů se na jaře zpozdí až o několik dní (Beil et al., 2021). Podle Beil et al. (2021) má tedy na zpožděnou fenologii na jaře vliv spíše zkrácená zima, tedy poměrně vysoké teploty na podzim.

2.1.1 Změny fenologie růstu dřevin

Dormance přezimujících pupenů, které v sobě chrání listová primordia před nepříznivými vnějšími podmínkami, je zimním oteplováním narušena (Malyshev, 2020). Tyto pupeny se formují ke konci vegetativní sezóny a zabránění jejich rozvinutí zajišťuje hormonální kontrola

aktivních asimilujících listů. Až do jara pak pupeny musí být v dormantním stavu (Lang, 1994). V důsledku narušení dormance pak může být fenologie oddálená nebo urychlená (Malyshev, 2020). Tyto přezimující pupeny potřebují pro ukončení své dormance určité množství tepla, takzvané požadavky na stimulaci. Hloubka dormance se je s těmito požadavky úzce propojena. Požadavky na stimulaci jsou čím dál tím vyšší, s tím, jak stoupá průměrná teplota. Zvyšující se teploty během podzimu mohou oddálit indukci dormance a změnit její hloubku (Beil et al., 2021). Když se podmínky v době dormance takto změní, změní se i požadavky rostlin na ukončení dormance, pravděpodobně bude potřeba delší chladná perioda. Pokud ale budou takzvaná krátkodobá teplá období v zimě (viz 2.3.1 Krátkodobá teplá období v zimě) čím dál více frekventovaná, bude tato chladná perioda chybět. To znamená, že pupeny budou mít na jaře vyšší hloubku dormance, než by měly bez zimních změn teplot. Otevření pupenů tak bude na jaře oddáleno (Cannell & Smith, 1986), protože požadavek na proběhnutí chladné periody nebyl naplněn (Chamberlain & Wolkovich, 2021).

Fenologie otevírání pupenů může být ale i urychlená. To se děje, když přijdou vyšší teploty až po již proběhlé chladné periodě (Malyshev, 2020). V tomto bodě jsou totiž pupeny v ekodormantní fázi, kde nízké teploty tolik neovlivňují hloubku dormance. Vyšší teploty mají potenciál hloubku dormance hodně redukovat. Je to tak proto, že vyšší teploty naplní požadavky pupenů na ukončení dormance (Kramer, 1994) (stimulaci růstu) a tím pádem urychlí otevření pupenů (Malyshev, 2020). Rostliny mají adaptace na to, aby nedošlo k otevření pupenů v zimě vlivem krátkodobých událostí, charakteristických vysokými teplotami. Dormanci pupenů totiž nekontroluje jen teplota, ale i fotoperioda. Jejich efekty jsou spolu provázané (Vitasse & Basler, 2013). Dlouhá denní fotoperioda může pomoci při jarním přerušení dormance, a to i pokud požadavek na proběhnutí chladného období nebyl ještě úplně naplněn (Vitasse & Basler, 2013). Krátká denní fotoperioda snižuje citlivost pupenů k vysokým teplotám během zimního období (Malyshev et al., 2018). Tyto mechanismy jsou druhově specifické, protože čas indukce dormance pupenů se mezidruhově liší. Je tudíž možné, že ta stejná krátkodobá zvýšení teplot v zimním období, budou mít signifikantní efekt na jeden druh a na druhý druh ne tak významný efekt (Malyshev, 2020). Adaptací rostlin je i již zmiňovaný požadavek na proběhnutí chladné periody, aby se tak zabránilo otevření pupenů v zimě. Pokud se ale budou teploty v zimním období dále zvyšovat, tento požadavek nemusí být naplněn (Chamberlain & Wolkovich, 2021).

Jak moc se budou změny ve fenologii dřevin projevovat záleží i na nadmořské výšce, ve které dané stromy rostou. Ve vyšších nadmořských výškách probíhá větší oteplování a očekává se, že tento trend bude pokračovat i v budoucnu (Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015). Vyšší zimní teploty mají na fenologii stromů signifikantně větší efekt v nižších nadmořských výškách, než ve vyšších nadmořských výškách Alp (Asse et al., 2018). Je možné, že v budoucnu se vlivem zimního oteplování rozrůzní míra posunutí fenologie druhů v nižších nadmořských výškách a druhů rostoucích ve vyšších nadmořských výškách.

2.2 Změny fenologie reprodukce rostlin

2.2.1 Změny fenologie kvetení

To, jak moc se bude posouvat fenologie kvetení rostlin v reakci na zimní oteplování, záleží na tom, jakou mají dané rostliny fenologii za normálních podmínek. Protože rostliny, které kvetou brzy na jaře odpovídají na zimní změnu teplot jinak než ty, které kvetou uprostřed léta (Suonan et al., 2017). Pokud jde o to, které z těchto dvou skupin jsou k zimnímu oteplování citlivější, různé studie prezentují odlišné výsledky. Podle výzkumu autorů Suonan et al. (2017) jsou k zimním klimatickým změnám citlivější druhy (jejich fenologie je více posunuta), které rostou během léta, než ty, které rostou na jaře. Naopak podle více studií, například Sherry et al. (2007) a Wolkovich et al. (2012), jsou k zimní změně teplot citlivější druhy, které kvetou předtím, než kvete většina ostatních rostlin v jejich společenstvu. Reakce na změnu teplot je druhově specifická, protože druhy se mezi sebou liší citlivostí diferenciace květního primordia na teploty (Wang et al., 2014). Zimní oteplování tak může měnit fenologii jen některých rostlin ve společenstvu.

To, jak se květní fenologie posune, záleží na mnoha dalších faktorech. Některé rostliny v reakci na zimní oteplování kvetou dříve, protože jim vyšší teploty pro zahájení reprodukce vyhovují. To ukázal například manipulativní experiment autorů Bjorkman et al. (2015). Relativně vysoké teploty ve vegetativní růstové sezóně mohou vést k dřívějšímu kvetení, ovšem květy mohou být malé (Khodorova & Boitel-Conti, 2013). Některé druhy ale potřebují pro indukcii kvetení chladovou periodu (Chouard, 1960), takže jejich nároky na indukcii kvetení nemusí být v důsledku zimních zvyšujících se teplot naplněny. Ony tak mohou mít narušený mechanismus dormance a mohou vykvétat později. Kvetení může být opožděno i kvůli delšímu setrvání sněhové pokrývky (Bjorkman et al., 2015). Záleží nejen na druhu, ale i na prostředí, ve kterém se individuální rostlina nachází (Bjorkman et al., 2015). Posun květní fenologie by mohl

vést k vyšší fitness rostlin, protože dřívější kvetení prodlouží dobu, ve které budou mít plody možnost zrát (Suonan et al., 2017). Dřívější vykvetení rostlin má ale samozřejmě i svoje nevýhody, například možnost minout se s opylovači (Suonan et al., 2017) a také to, že když se vlivem dřívějšího kvetení posune čas reprodukce, rostliny ještě nebudou mít nashromážděné takové množství živin, které by bylo potřeba pro tvorbu kvalitních semen (Zinn et al., 2010).

2.2.2 Změny fenologie klíčení

Zimní klimatická změna pravděpodobně ovlivňuje i klíčení semen. Podle Covell et al. (1986) teplota přímo ovlivňuje dormanci, klíčení a přežití semen. Podle některých studií, například Vaughn et al. (2022), zimní oteplování nemá signifikantní vliv na klíčení rostlin. Podle jiných autorů ale krátkodobé teplé zimní periody a celkové zimní oteplování vliv mají. Některé druhy potřebují k indukci klíčení chladovou periodu, čemuž se říká jarovizace. Je to mechanismus, který zajišťuje stimulaci klíčení semen (Chouard, 1960). Pokud se naruší probíhající zimní jarovizace semen vlivem krátkodobého zvýšení teplot, ještě nevyklíčené semeno může vejít do sekundární dormance (Mumford, 1988). Odpověď klíčení na zimní oteplování se ovšem mezi druhy liší. U některých druhů se míra klíčení snížila s experimentálně změněnými podmínkami. Zajímavé je, že vliv extrémního zvýšení teploty v rámci krátké časové periody na tyto druhy neměl signifikantní efekt (Flanigan et al., 2020). Čím jsou semena starší, tím menší na ně mají změny teplot vliv, protože jejich teplotní nároky byly již naplněny a ona zahájila své klíčení, takže ani při extrémní změně teplot už se nevrátí do dormance (Flanigan et al., 2020).

Na fenologii klíčení semen má vliv i sněhová pokrývka, hlavně její mocnost a čas jejího roztání (Billings & Bliss, 1959). Způsob odpovědi semen na ni se ovšem mezi druhy liší. Semena některých druhů stromů zvyšují rychlost svého klíčení, když je sněhová pokrývka přes zimu kontinuální a má velkou mocnost. Jiné druhy naopak zvyšují rychlost a míru klíčení, když je sněhu na povrchu půdy méně (Drescher & Thomas, 2013). Míra sněhové pokrývky v zimě nemá vliv na semena jen v zimě, ale ovlivňuje i vývin semenáčků na jaře. Mezidruhová odpověď je tu podle Drescher & Thomas (2013) stejná, a to že míra přežití semenáčků po zimním období se zvyšuje s větší mocností a delším setrváním sněhové pokrývky v zimě. Čas, kdy semena vyklíčí, ovlivňuje více faktorů. Je to teplota, fotoperioda, pH půdy a vlhkost půdy (Koger et al., 2004). Tyto faktory mohou být zimními změnami teplot a nepravidelností sněhové pokrývky pozměněny. To pak může ovlivnit dobu, kdy semena vyklíčí.

2.3 Rizika mrazového poškození v zimním období

Vlivem zimní fluktuace teplot může rostliny postihnout mrazové poškození. To ovlivňuje nejen jejich přezimující části, ale i jejich vegetativní a reprodukční orgány. Může se projevit například tvorbou ledu v pletivech, což může mít za následek až smrt buňky. Důsledky mrazového poškození se navíc neprojevují jen v zimě, ale mají v brzkém jaře vliv například na tvorbu semen.

2.3.1 Krátkodobá teplá období v zimě

Krátkodobé teplé období (v angličtině „warm spell“) je událost v zimním období, kdy se vyskytnou vysoké teploty nepoměrné k právě probíhajícímu období. Tyto události mohou mít vliv na fenologii rostlin, protože zasahují do dormance jejich přezimujících částí. Mohou vést k přerušení dormance a ovlivnit vývoj pupenů, a to obzvláště u druhů, které potřebují pro otevření svých pupenů jen krátkou chladovou periodu (Ladwig et al., 2019). Tento vývoj je pak později narušen navrácením nízkých teplot a mladé pletivo je poškozeno a je narušena jeho fenologie, což se pak projeví na jaře (Chapman et al., 2020). Aby se zabránilo nastartování vývoje pupenů během krátkodobého teplého období, většina boreálních a temperátních stromů k tomu má vyvinutou adaptaci zvanou endodormance. Ta je indukována a může probíhat jenom když je strom vystaven chladu po určité časové období (Lang et al. 1987). Změna rozsahu zimních teplot a prodloužení krátkodobých teplých období tedy mohou vést k narušení fenologie rostlin poškozováním vývoje jejich orgánů.

2.3.2 Vliv mrazového poškození na rostliny

Rostliny, které jsou vystaveny jarním mrazům mají delší dobu takzvaného vegetativního risku. Ta se popisuje jako čas mezi otevřením pupenů a tím, kdy jsou již listy venku a schopné asimilace. Pokud se zkombinuje zimní zvýšení teplot a pozdně jarní mrazy, dobu vegetativního risku to ještě prodlouží (Chamberlain & Wolkovich, 2021). To znamená, že se prodlouží doba, kdy jsou rostliny nejméně odolné vůči mrazovému poškození.

Mrazové poškození se týká i podzemních rostlinných orgánů. Tenké kořeny jsou náchylné k mrazovému poškození, když půda zmrzne. Právě tyto tenké kořínky jsou ale důležité pro vodní a minerální transport a tím pádem velmi důležité pro prosperitu rostliny. Na nadzemních částech rostlin jsou prozkoumané stresové adaptace jako je avoidance nebo tolerance stresu, tedy buď vyhýbání se stresu nebo vytvoření nějakého přizpůsobení, které pomůže rostlině stres zvládnout. Kvůli praktickým problémům s výzkumem typu adaptace kořenů není zatím

známo, zda se stresu ve svém přirozeném prostředí vyhýbají nebo ho tolerují (Ambroise et al., 2020). Ale mohou v sobě mít geny pro tvorbu antifreezing proteinů, nebo jiné adaptace (stejně jako mají nadzemní orgány rostlin), které jsou již popsány výše. Některé jednoděložné rostliny se dokonce na konci vegetativní sezóny zbavují kořenů, podobně jako listů (Ambroise et al., 2020).

Mrazové poškození a jeho dopady na rostliny dál podrobněji zmiňuje kapitola 3 (Změny fyziologie rostlin v zimním období).

2.3.3 Adaptace rostlin na zimu

Rostliny žijící v oblastech, kde se pravidelně objevuje sněhová pokrývka a chladné teploty, mají na tyto podmínky vyvinuté adaptace. Jednoleté rostliny sázejí na přezimování ve formě semen, víceleté pak například na tvorbu hlíz nebo cibulí. Takové rostliny přečkají zimu pod zemí a když se teploty zvýší, vytvoří znovu vegetativní orgány a vykvetou. Chamaefytické rostliny, což jsou například malé keřiky jako brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), chrání přes zimu před nízkými teplotami izolační vlastnosti sněhové pokrývky. Sněhová pokrývka chrání i takzvané hemikryptofyty, což je například pampeliška lékařská (*Taraxacum officinale*). Přezimující listy mají totiž tyto rostliny těsně u země. U dřevin zůstávají vegetativní části přes celou zimu, u jehličnanů většinou zůstávají stálezelené listy, u listnatých stromů většinou veškeré listy před zimou spadnou a zůstávají pouze dřevnaté části a přezimující pupeny, které chrání listová primordia před mrazem (Raunkiaer, 1934).

Další adaptací na chladné podmínky je otužování. To probíhá před započítím zimní periody na přezimujících částech rostlin. Otužovat se dokáží mnohé druhy rostlin. Mezi ně patří většina stromů, které rostou v oblastech s chladnými zimami. Hlavním problémem rostlin při nízkých teplotách je tvorba intracelulárního ledu v jejich pletivech. Tvorba extracelulárního ledu je pro rostliny také nebezpečná, protože led vytvořený mimo buňky k sobě osmoticky přitahuje vodu, která je v buňkách. Těm pak hrozí buněčná dehydratace (Ruelland et al., 2009). Temperátní dřeviny proto syntetizují protimrazové proteiny (Bredow & Walker, 2017). Dalším mechanismem proti dehydrataci buněk je tvorba cukrů v buňce, které k sobě osmoticky přitahují vodu a ona tak neuniká z buňky (Wanner & Junttila, 1999). Tyto molekulární mechanismy však nemohou být rostlinami používány ve stejné intenzitě po celé zimní období. Když se blíží jaro, musejí investovat energii do tvorby pupenů a asimilujících orgánů (Vitra et al., 2017). Chladné období zahrnující podzim i jaro je teplotně variabilní a přezimující části

rostlin včetně pupenů procházejí různými fázemi souvisejícími se změnami teplot. Je nejisté, jak moc budou tyto mechanismy ovlivněny pokračujícím zimním oteplováním (Kalberer et al., 2006).

Teploty v zimním období mají jednoznačný vliv na fenologii rostlin a případné mrazové poškození rostlin. Jen málo studií se zabývá vlivem zimního oteplování na čas vyklíčení semenáčků rostlin. Kvalita květů a semen by se taky mohla vlivem zimních změn teplot měnit, ovšem moc studií se tímto tématem také nezabývá. Chybí studie na téma celkového růstu rostlin v souvislosti se zimní klimatickou změnou, například změna velikosti a morfologie listů nebo listových růžic.

3 Změny fyziologie rostlin v zimním období

Fyziologie v sobě zahrnuje veškeré chemické interakce, které jsou potřebné pro funkci rostliny. Proto změny ve fyziologii rostlin významně ovlivňují všechny ostatní změny (například změny fenologie), kterými rostliny v reakci na dané vnější podmínky prochází. Tato kapitola se zaměřuje hlavně na změny fotosyntetické kapacity rostlin v reakci na zimní klimatickou změnu. Dále je zde popsáno ovlivnění složek reprodukčního cyklu výkyvy teplot.

3.1 Změny fotosyntetické kapacity

3.1.1 Fyziologie jarního přerušení dormance

Když se na jaře přeruší dormance, hraje velkou roli fotosystém II (PS II). Ten totiž začne být víc efektivní a rostliny tak mohou naplno začít využívat vyšší jarní teploty pro svůj růst (Adams lii et al., 2002). Vývin přezimujících pupenů, které v sobě přes zimu chrání primordia vegetativních orgánů, je na jaře spojen s rehydratací a mobilizací karbohydrátů. Tím se zvyšuje respirace (Jouve et al., 2007). Tyto mechanismy jsou stejné, jako když je vývoj přezimujících pupenů iniciován zimním oteplením (Bokhorst et al., 2010). To, jestli je rostlina pod nějakým stresem nebo má porušený vývoj v důsledku zimní klimatické změny se dá změřit pomocí několika aspektů. To jsou například míra fluorescencence chlorofylu, míra fotosyntézy samotné a míra respirace (Bokhorst et al., 2010).

Fyziologické mechanismy jinak související s jarem (přerušování dormance pupenů) mohou být v rostlinách odstartovány v zimě vlivem krátkodobých událostí s vysokými teplotami (Bokhorst et al. 2010).

3.1.2 Změny fotosyntetické kapacity rostlin

Fotosyntetická kapacita listů se během jejich vývoje značně mění. Největší fotosyntetickou kapacitu mají dospělé listy, které mají velké množství chloroplastů v buňkách a tlustý palisádový parenchym (Pallardy a Kozlowski, 2008). Když je list narušen, jeho fotosyntetická kapacita se změní. Víceleté rostliny, které si ponechávají listy i v zimě, mohou v tomto období i fotosyntetizovat (Saarinen et al., 2011). Vzhledem k tomu, že se očekává, že trend mírných zim bude pokračovat, měla by v zimě vzrůstat i metabolická aktivita rostlin (Saarinen et al., 2011).

Po poškození rostlinných pletiv se jejich fotosyntetická kapacita sníží a rostlina nemůže tak dobře prosperovat. Výkyvy teplot a teplotní stresy z nich pramenící také indukují tvorbu volných kyslíkových radikálů, které způsobují poškození buněk a potenciálně buněčnou smrt (Apel & Hirt, 2004). Zimní změny teplot poškozují hlavně výhonky, a to pak snižuje fotosyntetickou kapacitu celé plochy, která byla takto poškozena (Bokhorst et al. 2010). Sníží se i vyprodukovaná nadzemní biomasa, protože některé výhonky jsou změnou teplot usmrceny (Bokhorst et al. 2010). Změny zimních teplot mohou mít ale i další důsledky. Když jsou rostliny během zimních měsíců manipulativně vystaveny střídavě vysokým a nízkým teplotám, fotosyntetická kapacita se rychle navýší, protože rostliny rychle obnoví fotosyntézu. Pokud jsou ale rozdíly teplot příliš velké, rostlinám bude trvat déle, než se z velmi nízkých teplot vzpamatují a začnou ve vyšších teplotách fotosyntetizovat (Saarinen et al., 2011). Schopnost rostlin obnovit fotosyntézu pravděpodobně závisí více na vnějších klimatických faktorech, jako je teplota a množství sněhové pokrývky, které předcházejí krátkodobé události s vysokými teplotami, než na vnitřních faktorech, jako je indukovaná dormance (Saarinen et al., 2011).

Nízké teploty obecně omezují růst rostlin více než jejich fotosyntetickou kapacitu. Protože fotosyntéza při delší fotoperiodě běží, cukry se hromadí v listech a zároveň je jejich nedostatek v oblastech, kam mají být floémem dopraveny, protože je nízkými teplotami ovlivněn i jejich transport (Lundell et al., 2008). Důsledkem teplotního stresu ale může být i inhibice

fotosyntézy (Zinn et al., 2010). Stres způsobený nízkými teplotami a zároveň poměrně dlouhou fotoperiodou snižuje aktivitu enzymu Rubisco a poškozuje elektrotransportní řetězec (Allen & Ort, 2001).

Sněhová pokrývka chrání rostliny nejen před fluktuací teplot, ale na jaře chrání i fotosyntetický aparát některých druhů před světelným poškozením (Adams III et al., 2002). Nižší stálezelené rostliny tak nemusí moc regulovat svou fotosyntézu směrem k nižší výkonnosti, protože jsou poměrně dlouho přikryty sněhem. Naopak větší rostliny jako například stálezelené stromy musí ustát prodloužení délky fotoperiody ale zároveň nízké teploty a navíc ještě nedostatek živin (Warren, 2004). Pod stejnými podmínkami se mohou ocitát stále častěji všechny rostliny, kvůli stupňující se frekvenci krátkodobých zimních událostí s vysokými teplotami. Sněhová pokrývka totiž jejich následkem roztaje a poté se vzduch znovu ochladí, takže rostliny budou procházet fluktuací teplot a nadměrným osvětlením, před kterými by je jinak ochránila izolační vlastnosti sněhové pokrývky (Lundell et al., 2008). Vyšší zimní teploty mohou vést ke zvýšení respirace a snižovat tak karbohydrátové zásoby, což povede ke ztrátě mrazové odolnosti (Lundell et al., 2008). Na druhou stranu se ale během krátkodobého zvýšení teplot může spustit fotosyntéza (Adams III et al., 2002), díky které se karbohydrátové zásoby doplní. Stálezelené rostliny by tak mohly mít výhodu nad opadavými dřevinami a ostatními rostlinami, které přezimují bez orgánů schopných asimilace (Larsen et al. 2007).

3.2 Změny fyziologie reprodukce

3.2.1 Vliv teplot na reprodukční orgány rostlin

K teplotám jsou citlivé všechny složky reprodukčního cyklu. Míra dopadu teplotního stresu na rostliny je regulována jeho intenzitou a délkou (Zinn et al., 2010). Na výkyvy teplot je obzvláště citlivý pyl, a to hlavně ve fázi dělení. Nenaplnění určitého rozmezí teplot může u pylu vést až ke stoprocentní sterilitě. K teplotním stresům je velmi citlivý také proces prorůstání pylové láčky do semeníku. Optimální teplota pro tento proces se ovšem liší mezidruhově. Dalším důsledkem teplotního stresu může být asynchronizace vývoje samičích a samčích reprodukčních orgánů. Poškozeny mohou být jednak pletiva plnicí funkce reprodukce (plodolisty a tyčinky), jednak i samotné gamety (Zinn et al., 2010). Rostliny, které kvetou brzy na jaře, když ještě teploty hodně fluktuují v závislosti i na sněhové pokrývce, tedy mohou procházet teplotními stresy a vývoj jejich reprodukčních orgánů jimi může být ovlivněn.

3.2.2 Vliv teplot na dormanci semen

Zvyšování průměrných teplot ovlivňuje vývoj semen, hlavně jejich dormanci v zimním období. Pokud jsou vysoké teploty během vývoje semen, hloubka jejich dormance v zimě bude menší (Huang et al., 2014). Vliv teploty na klíčení je podrobněji popsán v podkapitole Změny fenologie reprodukce. U některých druhů může být ovlivněna i velikost semen, v závislosti na tom, jak vysoká byla teplota, když se začalo semeno vyvíjet v mateřské rostlině (Hedhly et al., 2007). Oteplování v zimě a v létě je velmi úzce propojeno, protože to jak kvalitní bude mít semeno dormanci a bude pak odolávat zimním změnám teplot, závisí na tom, jaké budou teploty v létě při jeho maturaci. Teploty povrchu půdy ale v zimě fluktuují, například kvůli nekonzistentnosti sněhové pokrývky důsledkem krátkodobých událostí s vyššími teplotami. Semenům s menší hloubkou dormance se důsledkem těchto událostí může dormance úplně přerušit. Pokud vyklíčí, budou následně mrazově poškozeny, když se vrátí nižší teploty.

Fyziologie rostlin je zimními klimatickými změnami tedy rozhodně ovlivněna, a to hlavně v oblasti změn fotosyntetické kapacity. Ta často souvisí s mrazovým poškozením rostlin. Teplota má jednoznačný vliv na vývoj reprodukčních orgánů rostlin a semen, tudíž jejich celkovou reprodukci.

4 Změny rostlinných společenstev a rozšíření druhů

Vlivem zimní klimatické změny se mění druhové zastoupení společenstva. Dále se mění distribuce druhů v ekosystémech, příkladem je posouvání některých druhů do vyšších nadmořských výšek. Vlivem těchto posunů se na daných lokalitách může měnit například rychlost obratu živin, což pak lokalitu dále ovlivňuje. V této kapitole budou tyto důsledky zimní klimatické změny na změny rostlinných společenstev a rozšíření druhů podrobněji probrány.

4.1 Změna zastoupení rostlinných druhů ve společenstvu

Rostliny ve společenstvu mají mezi sebou určitou komplementaritu, aby vedle sebe mohly koexistovat. Jednotlivé rostlinné druhy se mezi sebou mohou lišit fenologií, délkou kořenů, poměrem nadzemní a podzemní biomasy nebo velikostí jedince (Gulmon et al., 1983). Tato komplementarita má pozitivní důsledky nejen pro jednotlivé druhy, ale pro celé společenstvo jako celek. Množství druhové diverzity nejspíš zvyšuje produktivitu společenstva (De Aguiar et al., 2013) , i když např. ve studii od Hooper & Vitousek (1998) se tato hypotéza nepotvrdila.

Vzájemná komplementarita se týká i kvetení. V oblastech, kde kvetou všechny rostliny v poměrně krátkou dobu, mohou i malé změny ve fenologii kvetení narušit komplementaritu rostlin ve společenstvu. Rostliny totiž kvůli narušení vzájemné komplementarity mohou mít problém s opylováním nebo s nashromážděním dostatečného množství živin na produkci kvalitních semen (Zinn et al., 2010).

Změny druhového složení společenstva mohou mít potenciálně vliv na celý ekosystém. Může se totiž měnit míra dekompozice a obrát živin. Tyto změny jsou pro ekosystém důležitější než krátkodobé fyziologické změny rostlin, které jsou ve většině případů vratné (Kreyling et al., 2019).

Změna množství vyprodukované nadzemní biomasy může souviset se změnou druhového složení společenstva, protože druhy, které jsou větší, tak jsou také díky prodloužené vegetační sezóně i více produktivní. Jsou tedy zimním oteplováním kompetičně zvýhodněny vůči malým druhům a postupně mohou ve společenstvu převládnout, čímž změní množství biomasy (Kreyling et al., 2019).

Klimatická změna má vliv na to, jakým způsobem bude společenstvo reagovat na disturbance (Henn & Damschen, 2022), protože v klimatickou změnou pozměněném společenstvu mohou dominovat invazní druhy, které budou na disturbance odpovídat jinak, než druhy původní (Groves et al., 2020). Disturbance navíc mohou měnit půdní vlastnosti, jako například obsah živin a teplotu. Načasování určitých disturbancí, jako například kompletní odstranění spadaneho listí a větví z povrchu půdy na podzim, má dokonce vliv na načasování jarního tání sněhu (Henn & Damschen, 2022). Podle studie Henn & Damschen (2022) mají na změnu diverzity společenstva větší vliv disturbance. Změna zimních teplot podle této studie tak velký vliv na změnu skladby společenstva nemá. Experiment Kreyling et al. (2019) ale ukazuje, že zimní oteplování může mít na druhové složení společenstva poměrně velký vliv, a to dokonce větší než letní oteplování, kvůli prodloužení vegetační sezóny.

Které druhy dokáží profitovat benefitovat ze zimních změn teplot a zvýšit tak své kompetiční schopnosti? V boreálním lese to mohou být rostliny v bylinném patře, které nejsou moc závislé na hloubce sněhové pokrývky. Tyto rostliny by tak s postupující zimní klimatickou změnou mohly postupně kompetičně převládnout nad současnými dominantními rostlinami bylinného patra, které jsou závislé na hluboké a konzistentní sněhové pokrývce (Kreyling et al., 2012). Je

to například brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) (Kreyling et al., 2012). Protože bylinné patro má velký vliv na biogeochemii lesa (Buchmann' & Gebauer, 2023), mohly by změny druhového složení bylinného patra být poměrně zásadní pro půdní vlastnosti a cyklus živin lesa. Ovšem to, že by tyto druhy v blízké budoucnosti opravdu převládly nad zatím dominantními druhy bylinného patra, je velmi nepravděpodobné (Kreyling et al., 2012).

V kapitole o Mikrobiální aktivitě a mineralizaci živin v zimním období je již zmíněn fenomén zelenání Arktidy. Ten je způsoben právě změnou druhového složení společenstva. Malé keře, které zelenání způsobují, benefitují z prodloužení vegetační sezóny, protože jsou větší a produktivnější než jiná tundrová vegetace, jako například lišejníky. Tyto keříky poměrně zásadně mění půdní vlastnosti tím, že kolem sebe zachycují hodně sněhu, pod kterým může být velká mikrobiální aktivita (Hollesen et al., 2015). Keříky tak mají pro sebe ještě více živin a mohou dále násobit svou produktivitu. Pro růst těchto keřů jsou ale důležité i jarní teploty. Ty totiž určí, jak moc budou rostliny moci využít živiny, které se v půdě nahromadily přes zimu (Krab et al. 2017). Definitivní efekt zimního oteplování na rostlinný růst tak může být z velké části určen teplotami na jaře a v létě. Teploty mohou působit na druhy rostlin s odlišnou mrazovou tolerancí odlišným způsobem (Taschler & Neuner, 2004). Toto platí především v arktické tundře dominované keříky, protože druhy tohoto společenstva se mezi sebou odlišují mírou tolerance pro drsnost klimatu v dormantní sezóně. Keříky jsou vůči drsnému klimatu v podobě fluktuace zimních teplot a mrazového poškození odolnější (Saccone et al., 2017).

4.2 Změna distribuce rostlinných druhů v zeměpisných šířkách a nadmořských výškách

S postupující klimatickou změnou (která zahrnuje i klimatické změny v zimě) mnoho rostlinných druhů postupuje po klimatickém gradientu. Klimatický gradient zahrnuje rozdíly v teplotě, srážkách, vlhkosti a dalších klimatických faktorech, které se liší v různých zeměpisných šířkách a nadmořských výškách. Pro rostlinná společenstva ve vyšších nadmořských výškách toto může mít poměrně velký dopad, protože nově přichozí druhy mohou ovlivnit fungování společenstva, jak je již vysvětleno v této kapitole a v kapitole Mikrobiální aktivita a mineralizace živin v zimním období. Není ovšem jisté, jak moc je změna geografické distribuce druhů ovlivněna zimním oteplováním, protože některé krátkodobé změny v distribuci rostlinných druhů mohou být způsobeny čistě změnou využívání dané plochy nebo přirozenými změnami abundance a distribuce rostlinných druhů (Parmesan & Yohe, 2003).

Změny distribuce rostlin jsou často dány tolerancí jednotlivých druhů ke klimatickým faktorům, jako jsou srážky a teplota (Grace, 2008), nebo mohou být dány biotickými interakcemi (Cornelissen et al., 2001). Změna rostlinných společenstev vlivem změn teplot je obzvláště patrná se stoupající nadmořskou výškou (a zeměpisnou šířkou), protože tam je zastoupení druhů dáno hlavně jejich tolerancí k nízkým teplotám (Körner, 2003) (1. kapitola)

Distribuce druhů se mění z velké části i působením člověka. Nicméně aby se daný rostlinný druh mohl v novém prostředí zůstat natrvalo a kolonizovat jej, musí pro tento druh být podmínky nového prostředí vhodné (Aerts et al., 2006). Jak je již popsáno v předchozích kapitolách, zimní oteplování vede k větší míře růstu rostlin a prodloužení vegetační sezóny. To je nejspíš důvod, proč se některé subtropické nebo i tropické druhy přesouvají do zeměpisných šířek, kde je klima chladnější (Osland et al., 2021), (Pauchard et al., 2016). Dojde tak k rozšíření jejich areálu.

Nejvíce se zatím oteplují vyšší zeměpisné šířky. Očekává se, že tento trend bude dále pokračovat (Serreze & Francis, 2006). Podle predikcí se proto budou měnit optimální životní podmínky mnoha druhů severních temperátních a boreálních lesů a druhy se budou posouvat více na sever, a to až stovky kilometrů (Jump et al., 2009). Ovšem to, jestli druhy novému prostředí dostatečně rychle kompletně přizpůsobí, se pak odrazí na skutečném posunu distribuce druhů (Pauchard et al., 2016). Také je nejisté, jestli rychlost posunu druhů dokáže držet krok s postupující klimatickou změnou (Hampe, 2011).

Druhy z nižších nadmořských výšek se kolonizují vyšší nadmořské výšky rychleji, než se původní druhy vyšších nadmořských výšek stíhají přesouvat ještě výše (Aerts et al., 2006). S tímto souvisí i posun horní hranice lesa. Nad hranicí lesa se nachází bezlesí, které je charakteristické bylinnými a travinnými druhy. V českých pohořích jako jsou Krkonoše a Hrubý Jeseník se za posledních osmdesát let posouvá horní hranice lesa o necelý půlmetr ročně výše (Janík T., 2015). Posun druhů může být ovlivněn nejen teplotními faktory, ale i těmi topografickými. Druhy stromů se totiž mohou dostat na hranici horských hřbetů, kde již pro jejich růst nejsou vhodné podmínky. Navíc za mizením bezlesí v českých pohořích nad horní hranicí lesa může stát i opuštění jeho udržování pastvou. Posun horní hranice lesa je významněji ovlivněn změnami zimních teplot než změnami letních teplot (Janík T., 2015).

Rostlinná společenstva vyšších nadmořských výšek mají potenciál obsahovat endemické druhy, protože prostředí bezlesí je ve vyšších nadmořských výškách poměrně izolované a navíc je tam velká heterogenita terénu, což podporuje speciaci (Körner, 2003) (1. kapitola). Rostlinná společenstva bezlesí ovšem mohou být s posunem hranice lesa kompetičně vyloučeny a musí si tak najít refugia. Jako refugia jim slouží například skály nebo útesy. Tak mohou původní druhy vyšších nadmořských výšek přetrvávat na místě, které obsadila stromová vegetace (Bruun & Moen, 2003). Místa sloužící jako takováto refugia budou s postupující hranicí lesa čím dál tím více potřebná, aby se zachovaly druhy bylin, které na daném místě rostly původně (Greenwood & Jump, 2014). Nicméně prázdná refugia v nově vytvořeném lese, která nejsou vhodná pro lesní kolonizaci, nebudou stačit k udržení rozsahu druhů, které tvořily původní bezlesí. A to protože původní habitaty druhů bezlesí se od těchto nových refugií lišila mimo jiné mikroklimatem a substrátem (Greenwood & Jump, 2014). Pokud bude hranice lesa dál postupovat, očekává se extinkce některých druhů bezlesí (Greenwood & Jump, 2014).

Je vysoce nepravděpodobné, že by v krátké době došlo k nahrazení jednoho ekosystému jiným. Spíše se očekává vytvoření nových rostlinných společenstev obsahujících druhy z lesního společenstva i společenstva bezlesí. A to kvůli odlišné migrační rychlosti jednotlivých druhů a rozdílů v jejich toleranci k zastínění stromovým patrem (Greenwood & Jump, 2014).

5 Metodiky výzkumu klimatických změn v zimním období

Klimatické změny v zimním období dostávají při výzkumu klimatických změn menší pozornost než změny v letním období. Navíc změny v obou těchto obdobích jsou spolu úzce propojené a je složité rozklíčovat, co je efektem které z nich. Tato kapitola popisuje metody výzkumu zimního oteplování v souvislosti s jeho důsledky pro rostliny a jejich životní prostředí.

5.1 Relevance měření

Aby byly výsledky měření relevantní, je nutné před samotným začátkem experimentu podrobně popsat vlastnosti místa, na kterém se daná měřená plocha nachází. Výsledky stejného měření mohou být totiž jiné v závislosti na tom, jaké má vlastnosti plocha, na které měření probíhá. Popisuje se regionální klima, průměrné roční srážky a průměrné teploty v jednotlivých částech roku. Při zkoumání klimatických změn v zimním období se také zjišťuje průměrná sněhová pokrývka z několika předchozích zim. Pozornost je věnována i rostlinným kořenům, například do jaké dosahují hloubky. Měří se také pH půdy. Může se i popsat, jaký byl

na dané ploše v posledních letech management, tedy pokud je to louka, tak jestli byla sečena a pokud ano, tak kolikrát do roka. Nebo jestli byla v poslední době na dané ploše použita nějaká hnojiva. Popisuje se, jaké jsou na měřené ploše druhy rostlin a může být uvedeno, jaký mají typ fotosyntézy a jejich vlastnosti, například jestli jsou to kompetičně silné druhy, jestli je některý z nich dominantní nebo jak velkou má plocha druhovou diverzitu (Kreyling et al., 2019).

Efekty klimatických změn mohou být pomalé a dlouhodobé, proto jsou experimenty, které probíhaly po několik let více relevantní, než ty krátkodobé. Pro relevanci experimentů mají také velký význam kontrolní měření. Když se vlastnosti kontrolní plochy liší od vlastností manipulované plochy, víme, že výsledky experimentu nejsou jen náhodné události (Torday & Baluška, 2019).

5.2 Metody simulace zimních klimatických změn

Metod simulace zimní klimatické změny na experimentálních plochách je celá řada. Plochy mohou být zahřívány infračervenými lampami (Kreyling et al., 2019) nebo podzemními topnými spirálami (Kreyling et al., 2010). Jiný typ ploch může být s přihozeným sněhem. Nad jinými plochami může být zkonstruována stříška, která zabraňuje sněhové pokrývce a srážkám obecně na dané ploše, z čehož se pak dá studovat vliv vlhkosti v půdě. Tyto různé metody mohou být mezi sebou kombinované. Abychom věděli, jakou simulaci na plochách provádět, je důležité si říct, jaké parametry chceme měřit. Na měření samotné se mohou využívat čidla, například pro měření vlhkosti a teploty. Data z různých typů ploch se pak z čidel odečtou. Pokud má rostlina vlivem vnějších podmínek poškozené vegetativní části, může mít sníženou fotosyntetickou kapacitu (Bokhorst et al., 2009).

Infračervené lampy jsou umístěné v takové výšce, aby nebránily vegetaci v růstu. Na měřené ploše je míra oteplování homogenní (Kreyling et al., 2019). K oteplování se také může použít metoda Open-top chamber. Open-top chambers jsou speciální komory, ve kterých může být uděláno specifické klima, například zvýšená teplota (Henry & Molau, 1997). V pokusu může dál probíhat zavedený management daných ploch, například sečení. Když se vegetace poseče, infračervené lampy se opět sníží na optimální výšku, ve které byly před tím, než vegetace přes léto narostla hodně do výšky (Kreyling et al., 2019).

Během experimentu se v různých časových obdobích odebírají vzorky s parametry, ze kterých je patrná odpověď rostlin na podmínky experimentu. Například potenciální prodloužení vegetační sezóny se kvantifikuje obsahem chlorofylu nebo mírou zelenosti ve vegetativních částech rostlin během roku. Data jsou odebírána ze středů měřených ploch. Je to kvůli potenciálním teplotním gradientům, které jsou tvořeny rostoucí vzdáleností od infračervených lamp. Tyto gradienty mohou mít na vegetaci efekty, které by narušily přesnost měření (Kreyling et al., 2019).

V experimentu může být porovnávána ekologická relevance zimního a letního oteplování, jako to udělali Kreyling et al. 2019. Manipulace teplot pak probíhá v daném roce buď v zimě nebo v létě.

Případně mohou autoři experimentu porovnávat efekty přirozeného zimního oteplování na vegetaci a manipulovaná data ve stejném časovém období. Tak to udělali například Bokhorst et al. ve studii, která vyšla v roce 2009, protože před tím v zimě na přelomu roku 2007 a 2008 se vyskytlo významné oteplení.

Když je zkoumaná plocha velká, může se pro měření fotosyntetické aktivity rostlin použít metoda NDVI (Normalized difference vegetation index). Index se počítá podílem rozdílů mezi téměř infračerveným světlem (near-infrared light, NIR) a červeným viditelným světlem (Red) (Cherlinka, V., nedatováno). Pomocí této metody se pak dá porovnat míra poškození vegetace na zkoumaných plochách a plochách kontrolních, případně plochách v okolí, protože díky této metodě se dá pracovat ve velkém měřítku. Bokhorst et al. simulovali extrémní zimní oteplení. V experimentu se sníh vlivem zvýšené teploty rozpustil za velmi krátkou dobu a vegetace pak byla na pár dní vystavena poměrně velkým teplotám a zahřívána. V experimentu byla pro podrobnější výsledky provedena kromě NDVI metody i pozemní měření a měřen poměr poškozených výhonků.

$$\text{NDVI} = \frac{(\text{NIR} - \text{Red})}{(\text{NIR} + \text{Red})}$$

Pokud jsou k dispozici klimatická data za delší časové období a data o růstu konkrétního druhu, mohou se porovnávat a dají se tak vysledovat určité trendy. Dělalí to tak Hollesen et al. ve studii, která vyšla jako článek v roce 2015. Autoři měli k dispozici klimatická data za posledních sto let. Dalším dlouhodobým experimentem je ITEX (International tundra experiment). Probíhá od roku 1990 a zahrnuje zahřívání ploch tundry v open-top chambers.

Další metodou používanou v ITEX je manipulace se sněhovou pokrývkou tak, aby se prodloužila vegetační sezóna. V experimentu je monitorována fenologie, růst a reprodukce většiny tundrových druhů (Henry & Molau, 1997).

Simulace zimních klimatických změn je v experimentech často dost extrémní a s největší pravděpodobností neukazuje blízkou budoucnost. Pokusy tohoto typu však mají potenciál odhalit trendy, které jsou již v současné době v terénu pozorovatelné (Prach, b.r.).

Závěr

Cílem této práce bylo shrnout problematiku zimní klimatické změny a navrhnout možnosti dalšího výzkumu.

První kapitola popisovala změnu půdních vlastností a procesů vlivem zimních klimatických změn. Důležitým faktorem je tu sněhová pokrývka, která má dobré izolační vlastnosti a ovlivňuje vlastnosti půdy, jako její teplotu, vlhkost a míru mikrobiální aktivity. Pokud je v zimním období kontinuální velké množství sněhové pokrývky, půda je izolovaná od fluktuace teplot a mikrobiální aktivita může probíhat. Pokud se ale mocnost sněhové pokrývky v zimě mění, půda může procházet cykly střídavého tání a zamrznání, což má vliv na její vlastnosti již uvedené výše.

Rostlinná fenologie se vlivem změny teplot jednoznačně posunuje. Změny zimních teplot hrají velkou roli v procesu načasování otevírání přezimujících pupenů u dřevin. Tato podkapitola popisuje studie, ve kterých zimní oteplování posunulo fenologii tvorby nových listů na jaře, ovšem některé tyto studie prezentují oddálení fenologie a některé naopak uspíšení. Kvůli vyšším zimním teplotám se sice uspíší tvorba listů, ovšem pokud budou vyšší teploty na podzim, tvorba listů se naopak zpozdí. Nabízí se, že by se tak mohly dané procesy vyrovnat (protože zimní klimatická změna se může projevit teplým podzimem i zimou) a fenologie by nastala v normálním čase. Ovšem ve hře je tolik faktorů a tolik záleží na konkrétních podmínkách, že se to nedá určit s jistotou. Druhou podkapitolou jsou změny rostlinné reprodukce. Zde je popsáno uspíšení nebo naopak oddálení kvetení vlivem zimní klimatické změny. Rostliny žijící v temperátních a chladných podmínkách pro vykvetení potřebují chladovou periodu. Pokud proběhne zimní oteplení, tento požadavek nemusí být splněn a fenologie kvetení se oddálí. Dále je tu zmíněna i problematika klíčení semen, které si prošla změnou zimních teplot. Dormance semena může být narušena změnami zimních teplot například vlivem změn v mocnosti sněhové pokrývky. Kapitola o fenologii zahrnuje i podkapitolu o mrazovém poškození rostlin. Je zde stručně popsán mechanismus mrazového poškození na molekulární úrovni a jsou zde uvedeny rostlinné adaptace na přečkání zimního období. Také je zde popsán fenomén krátkodobých zvýšení teplot v zimním období (v angličtině warm spells) a jejich souvislost s mrazovým poškozením a vlivem na rostlinnou fenologii.

Zimní klimatické změny mají jednoznačný vliv i na fyziologii rostlin. Změny fotosyntetické kapacity jsou způsobeny hlavně mrazovým poškozením, které může být následkem kolísání mocnosti sněhové pokrývky a střídavým mrznutím a táním. Druhá podkapitola stručně shrnuje fyziologii reprodukce a její změny vlivem kolísání zimních teplot.

Poslední velkou kapitolou jsou Změny rostlinných společenstev a rozšíření druhů rostlin vlivem zimní klimatické změny. Nejprve je zde popsána změna složení rostlinných společenstev vlivem zimního oteplování a prodlužování vegetační sezóny. Některé druhy profitují ze změn zimních teplot a je možnost, že by mohly s postupující zimní klimatickou změnou méně odolné druhy ze společenstva vykompetovat. Opět ale záleží na mnoha faktorech a teplota sama o sobě neurčuje to, jak může druh na dané ploše prosperovat, protože ve hře jsou například interakce s dalšími rostlinami, mikroorganismy a disperze semen. Se změnou složení společenstva souvisí fenomén zelenání Arktidy, který je v této kapitole (a v kapitole o mikrobiální aktivitě) popsán. Dále jsou v této kapitole shrnuty změny distribuce rostlinných druhů podél klimatického gradientu, a to jak v rámci nadmořské výšky, tak i zeměpisné šířky. Rostliny z tropů a subtropů se mohou šířit i do vyšších zeměpisných šířek vlivem změny klimatu. Dále se kvůli oteplování posouvá horní hranice lesa a hrozí, že důsledkem toho vymizí některé druhy horského bezlesí.

Úplně poslední kapitolou jsou metodiky výzkumu zimních klimatických změn, kde jsou vybrány některé zdrojové články a popsány jejich metody, například zahřívání rostlin infračervenými lampami.

V mnoha případech se dá říct, že je vegetace proti zimním klimatickým změnám, které jsou patrné v současné době, celkem odolná. Experimenty se zahříváním nebo úplnou redukcí sněhové pokrývky a následně velmi nízkými teplotami, jsou často dost extrémní a pravděpodobně nesimulují blízkou budoucnost. Ovšem trendy, které tyto pokusy ukazují, jsou v menší či větší míře pozorovatelné i v terénu. Například bych poukázala na poměrně dobře zdokumentovaný posun horní hranice lesa v českých pohořích vlivem zvyšování průměrných teplot.

Problematika zimních klimatických změn nutně vyžaduje další výzkum. A to hlavně ve změnách fenologie reprodukce rostlin a tom, jak posun jejich kvetení a klíčení ovlivňuje jejich komplementaritu ve společenstvu. Dále chybí výzkum vlivu zimní klimatické změny na

celkovou reprodukci rostlin, například jestli je nějak ovlivněn počet semen rostlin nebo počet, velikost a kvalita květů. Vliv zimních klimatických změn na celkový růst rostlin by také zasluhoval další výzkum, například jak je ovlivněna velikost listů nebo i listových růžic a květů. Právě tomuto se budu mimo jiné věnovat ve své magisterské práci. Pokus je lokalizován na šumavské louce na Dobré vodě. Výzkum zatím probíhá na jednom druhu (*Primula elatior*), ale postupně se přesune na více druhů, aby se mohl zjistit vliv zimní klimatické změny na vegetaci.

Zdroje

Adams Iii, W. W., Demmig-Adams, B., Rosenstiel, T. N., Brightwell, A. K., & Ebbert, V. (2002).

Photosynthesis and Photoprotection in Overwintering Plants. *Plant Biology*, 4(5), 545–557.

<https://doi.org/10.1055/s-2002-35434>

Aerts, R., Cornelissen, J. H. C., & Dorrepaal, E. (2006). Plant performance in a warmer world: General responses of plants from cold, northern biomes and the importance of winter and spring

events. *Plant Ecology*, s11258-005-9031–1. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9031-1>

AL-KAYSSI, A. W., Al-Karaghoul, A. A., & Hasson, A. M. (1990). *Influence of Soil Moisture Content on Soil Temperature and Heat Storage under Greenhouse Conditions*.

Allen, D. J., & Ort, D. R. (2001). Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate

plants. *Trends in Plant Science*, 6(1), 36–42. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01808-2](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01808-2)

Ambroise, V., Legay, S., Guerriero, G., Hausman, J.-F., Cuypers, A., & Sergeant, K. (2020). The Roots of Plant Frost Hardiness and Tolerance. *Plant and Cell Physiology*, 61(1), 3–20.

<https://doi.org/10.1093/pcp/pcz196>

Apel, K., & Hirt, H. (2004). REACTIVE OXYGEN SPECIES: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55(1), 373–399.

<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>

Asse, D., Chuine, I., Vitasse, Y., Yoccoz, N. G., Delpierre, N., Badeau, V., Delestrade, A., & Randin, C. F. (2018). Warmer winters reduce the advance of tree spring phenology induced by warmer

springs in the Alps. *Agricultural and Forest Meteorology*, 252, 220–230.

<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.01.030>

Beil, I., Kreyling, J., Meyer, C., Lemcke, N., & Malyshev, A. V. (2021). Late to bed, late to rise—Warmer autumn temperatures delay spring phenology by delaying dormancy. *Global Change Biology*,

27(22), 5806–5817. <https://doi.org/10.1111/gcb.15858>

- Bian, H., Li, C., Zhu, J., Xu, L., Li, M., Zheng, S., & He, N. (2022). Soil Moisture Affects the Rapid Response of Microbes to Labile Organic C Addition. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*, 857185. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.857185>
- Billings, W. D., & Bliss, L. C. (1959). An Alpine Snowbank Environment and Its Effects on Vegetation, Plant Development, and Productivity. *Ecology*, *40*(3), 388–397. <https://doi.org/10.2307/1929755>
- Bjorkman, A. D., Elmendorf, S. C., Beamish, A. L., Vellend, M., & Henry, G. H. R. (2015). Contrasting effects of warming and increased snowfall on Arctic tundra plant phenology over the past two decades. *Global Change Biology*, *21*(12), 4651–4661. <https://doi.org/10.1111/gcb.13051>
- Bokhorst, S. F., 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. *Journal of Ecology*, *97*(6), 1408–1415. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01554.x>
- Bredow, M., & Walker, V. K. (2017). Ice-Binding Proteins in Plants. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 2153. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02153>
- Brooks, Paul D., Williams, Mark W., & Schmidt, Steven K. (1996). Microbial activity under alpine snowpacks, Niwot Ridge, Colorado. *Biogeochemistry*, *32*(2). <https://doi.org/10.1007/BF00000354>
- Bruun, H. H., & Moen, J. (2003). Nested communities of alpine plants on isolated mountains: Relative importance of colonization and extinction: Colonization and extinction on isolated mountains. *Journal of Biogeography*, *30*(2), 297–303. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00806.x>
- Buchmann, N., & Gebauer, G. (2023). Partitioning of ¹⁵N-labeled ammonium and nitrate among soil, litter, below- and above-ground biomass of trees and understory in a 15-year-old *Picea abies* plantation.
- Cannell, M. G. R., & Smith, R. I. (1986). Climatic Warming, Spring Budburst and Forest Damage on Trees. *The Journal of Applied Ecology*, *23*(1), 177. <https://doi.org/10.2307/2403090>

- Classen, A. T., Sundqvist, M. K., Henning, J. A., Newman, G. S., Moore, J. A. M., Cregger, M. A., Moorhead, L. C., & Patterson, C. M. (2015). Direct and indirect effects of climate change on soil microbial and soil microbial-plant interactions: What lies ahead? *Ecosphere*, *6*(8), art130. <https://doi.org/10.1890/ES15-00217.1>
- Cleland, E. E., Chiariello, N. R., Loarie, S. R., Mooney, H. A., & Field, C. B. (2006). Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(37), 13740–13744. <https://doi.org/10.1073/pnas.0600815103>
- Cornelissen, J. H. C., Callaghan, T. V., Alatalo, J. M., Michelsen, A., Graglia, E., Hartley, A. E., Hik, D. S., Hobbie, S. E., Press, M. C., Robinson, C. H., Henry, G. H. R., Shaver, G. R., Phoenix, G. K., Gwynn Jones, D., Jonasson, S., Chapin, F. S., Molau, U., Neill, C., Lee, J. A., ... Aerts, R. (2001). Global change and arctic ecosystems: Is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass?: *Global change and arctic lichen decline. Journal of Ecology*, *89*(6), 984–994. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2001.00625.x>
- COVELL, S., ELLIS, R. H., ROBERTS, E. H., & SUMMERFIELD, R. J. (1986). The Influence of Temperature on Seed Germination Rate in Grain Legumes: I. A COMPARISON OF CHICKPEA, LENTIL, SOYABEAN AND COWPEA AT CONSTANT TEMPERATURES. *Journal of Experimental Botany*, *37*(5), 705–715. <https://doi.org/10.1093/jxb/37.5.705>
- De Aguiar, M. I., Fialho, J. S., De Araújo, F. D. C. S., Campanha, M. M., & De Oliveira, T. S. (2013). Does biomass production depend on plant community diversity? *Agroforestry Systems*, *87*(3), 699–711. <https://doi.org/10.1007/s10457-012-9590-9>
- Drescher, M., & Thomas, S. C. (2013). Snow cover manipulations alter survival of early life stages of cold-temperate tree species. *Oikos*, *122*(4), 541–554. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20642.x>
- Flanigan, N. P., Bandara, R., Wang, F., Jastrzębowski, S., Hidayati, S. N., & Walck, J. L. (2020). Germination responses to winter warm spells and warming vary widely among woody plants in a temperate forest. *Plant Biology*, *22*(6), 1052–1061. <https://doi.org/10.1111/plb.13152>

- Geisseler, D., Horwath, W. R., & Scow, K. M. (2011). Soil moisture and plant residue addition interact in their effect on extracellular enzyme activity. *Pedobiologia*, *54*(2), 71–78.
<https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2010.10.001>
- Grace, J. (2008). CLIMATIC TOLERANCE AND THE DISTRIBUTION OF PLANTS. *New Phytologist*, *106*, 113–130. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04686.x>
- Greenwood, S., & Jump, A. S. (2014). Consequences of Treeline Shifts for the Diversity and Function of High Altitude Ecosystems. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *46*(4), 829–840.
<https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.829>
- Groves, A. M., Bauer, J. T., & Brudvig, L. A. (2020). Lasting signature of planting year weather on restored grasslands. *Scientific Reports*, *10*(1), 5953. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62123-7>
- Gulmon, S. L., Chiariello, N. R., Mooney, H. A., & Chu, C. C. (1983). Phenology and resource use in three co-occurring grassland annuals. *Oecologia*, *58*(1), 33–42.
<https://doi.org/10.1007/BF00384539>
- Hampe, A. (2011). Plants on the move: The role of seed dispersal and initial population establishment for climate-driven range expansions. *Acta Oecologica*, *37*(6), 666–673.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.05.001>
- Hedhly, A., Hormaza, J. I., & Herrero, M. (2007). Warm temperatures at bloom reduce fruit set in sweet cherry. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, *81*, 158 - 164.
<https://ojs.openagrar.de/index.php/JABFQ/article/view/2163>
- Henn, J. J., & Damschen, E. I. (2022). Grassland management actions influence soil conditions and plant community responses to winter climate change. *Ecosphere*, *13*(10).
<https://doi.org/10.1002/ecs2.4270>
- Henry, G. H. R., & Molau, U. (1997). Tundra plants and climate change: The International Tundra Experiment (ITEX). *Global Change Biology*, *3*(S1), 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1997.gcb132.x>

- Hollesen, J., Buchwal, A., Rachlewicz, G., Hansen, B. U., Hansen, M. O., Stecher, O., & Elberling, B. (2015). Winter warming as an important co-driver for *Betula nana* growth in western Greenland during the past century. *Global Change Biology*, *21*(6), 2410–2423. <https://doi.org/10.1111/gcb.12913>
- Hooper, D. U., & Vitousek, P. M. (1998). EFFECTS OF PLANT COMPOSITION AND DIVERSITY ON NUTRIENT CYCLING. *Ecological Monographs*, *68*(1), 121–149. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1998\)068\[0121:EOPCAD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1998)068[0121:EOPCAD]2.0.CO;2)
- Huang, Z., Footitt, S., & Finch-Savage, W. E. (2014). The effect of temperature on reproduction in the summer and winter annual *Arabidopsis thaliana* ecotypes Bur and Cvi. *Annals of Botany*, *113*(6), 921–929. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu014>
- Chamberlain, C. J., & Wolkovich, E. M. (2021). Late spring freezes coupled with warming winters alter temperate tree phenology and growth. *New Phytologist*, *231*(3), 987–995. <https://doi.org/10.1111/nph.17416>
- Chapman, S. C., Murphy, E. J., Stainforth, D. A., & Watkins, N. W. (2020). Trends in Winter Warm Spells in the Central England Temperature Record. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, *59*(6), 1069–1076. <https://doi.org/10.1175/JAMC-D-19-0267.1>
- Chouard, P. (1960). Vernalization and its Relations to Dormancy. *Annual Review of Plant Physiology*, *11*(1), 191–238. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.11.060160.001203>
- Jouve, L., Jacques, D., Douglas, G. C., Hoffmann, L., & Hausman, J.-F. (2007). Biochemical characterization of early and late bud flushing in common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Plant Science*, *172*(5), 962–969. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.02.008>
- Jump, A. S., Mátyás, C., & Peñuelas, J. (2009). The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(12), 694–701. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.007>

- Kalberer, S. R., Wisniewski, M., & Arora, R. (2006). Deacclimation and reacclimation of cold-hardy plants: Current understanding and emerging concepts. *Plant Science*, *171*(1), 3–16.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.02.013>
- Khodorova, N., & Boitel-Conti, M. (2013). The Role of Temperature in the Growth and Flowering of Geophytes. *Plants*, *2*(4), 699–711. <https://doi.org/10.3390/plants2040699>
- Koger, C. H., Reddy, K. N., & Poston, D. H. (2004). Factors affecting seed germination, seedling emergence, and survival of texasweed (*Caperonia palustris*). *Weed Science*, *52*(6), 989–995.
<https://doi.org/10.1614/WS-03-139R2>
- Körner, C. (2003). Plant ecology at high elevations. In C. Körner (Ed.), *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* (s. 1–7). Springer Berlin Heidelberg.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8_1
- Kramer, K. (1994). Selecting a Model to Predict the Onset of Growth of *Fagus sylvatica*. *The Journal of Applied Ecology*, *31*(1), 172. <https://doi.org/10.2307/2404609>
- Kreyling, J., Beierkuhnlein, C., & Jentsch, A. (2010). Effects of soil freeze–thaw cycles differ between experimental plant communities. *Basic and Applied Ecology*, *11*(1), 65–75.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.07.008>
- Kreyling, J., Grant, K., Hammerl, V., Arfin-Khan, M. A. S., Malyshev, A. V., Peñuelas, J., Pritsch, K., Sardans, J., Schloter, M., Schuerings, J., Jentsch, A., & Beierkuhnlein, C. (2019). Winter warming is ecologically more relevant than summer warming in a cool-temperate grassland. *Scientific Reports*, *9*(1), 14632. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51221-w>
- Kreyling, J., Haei, M., & Laudon, H. (2012). Absence of snow cover reduces understory plant cover and alters plant community composition in boreal forests. *Oecologia*, *168*(2), 577–587.
<https://doi.org/10.1007/s00442-011-2092-z>
- Ladwig, L. M., Chandler, J. L., Guiden, P. W., & Henn, J. J. (2019). Extreme winter warm event causes exceptionally early bud break for many woody species. *Ecosphere*, *10*(1).
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2542>

- Lang, G. A. (1994). Dormancy—The Missing Links: Molecular Studies and Integration of Regulatory Plant and Environmental Interactions. *HortScience*, 29(11), 1255–1263.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.29.11.1255>
- Lundell, R., Saarinen, T., Åström, H., & Hänninen, H. (2008). The boreal dwarf shrub *Vaccinium vitis-idaea* retains its capacity for photosynthesis through the winter. *Botany*, 86(5), 491–500.
<https://doi.org/10.1139/B08-022>
- Malyshev, A. V. (2020). Warming Events Advance or Delay Spring Phenology by Affecting Bud Dormancy Depth in Trees. *Frontiers in Plant Science*, 11, 856.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00856>
- Malyshev, A. V., Henry, H. A. L., Bolte, A., Arfin Khan, M. A. S., & Kreyling, J. (2018). Temporal photoperiod sensitivity and forcing requirements for budburst in temperate tree seedlings. *Agricultural and Forest Meteorology*, 248, 82–90.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.09.011>
- Mountain Research Initiative EDW Working Group. (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, 5(5), 424–430.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2563>
- Mumford, P. M. (1988). Alleviation and induction of dormancy by temperature in *Impatiens glandulifera* Royle. *New Phytologist*, 109(1), 107–110. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb00224.x>
- National Snow And Ice Data Center. Snow. [zpřístupněno- 30.4. 2023]
<https://nsidc.org/cryosphere/snow>.
- Or, D., Phutane, S., & Dechesne, A. (2007). Extracellular Polymeric Substances Affecting Pore-Scale Hydrologic Conditions for Bacterial Activity in Unsaturated Soils. *Vadose Zone Journal*, 6(2), 298–305. <https://doi.org/10.2136/vzj2006.0080>
- Osland, M. J., Stevens, P. W., Lamont, M. M., Brusca, R. C., Hart, K. M., Waddle, J. H., Langtimm, C. A., Williams, C. M., Keim, B. D., Terando, A. J., Reyier, E. A., Marshall, K. E., Loik, M. E., Boucek, R.

- E., Lewis, A. B., & Semionoff, J. A. (2021). Tropicalization of temperate ecosystems in North America: The northward range expansion of tropical organisms in response to warming winter temperatures. *Global Change Biology*, 27(13), 3009–3034.
<https://doi.org/10.1111/gcb.15563>
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pauchard, A., Milbau, A., Albiñ, A., Alexander, J., Burgess, T., Daehler, C., Englund, G., Essl, F., Evengård, B., Greenwood, G. B., Haider, S., Lenoir, J., McDougall, K., Muths, E., Nuñez, M. A., Olofsson, J., Pellissier, L., Rabitsch, W., Rew, L. J., ... Kueffer, C. (2016). Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: New challenges for ecology and conservation. *Biological Invasions*, 18(2), 345–353.
<https://doi.org/10.1007/s10530-015-1025-x>
- Prach, K. (b.r.). *Vliv změn klimatu na rostliny*– dostupné na https://www.learned.cz/userfiles/pdf/prednasky-cleny-odborne/Prach_klimaticka_zmenaUS.pdf [datum stažení - 1.5. 2023]
- Ruelland, E., Vaultier, M.-N., Zachowski, A., & Hurry, V. (2009). Chapter 2 Cold Signalling and Cold Acclimation in Plants. In *Advances in Botanical Research* (Roč. 49, s. 35–150). Elsevier.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(08\)00602-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(08)00602-2)
- Saarinen, T., Lundell, R., & Hänninen, H. (2011). Recovery of photosynthetic capacity in *Vaccinium vitis-idaea* during mild spells in winter. *Plant Ecology*, 212(9), 1429–1440.
<https://doi.org/10.1007/s11258-011-9918-y>
- Saccone, P., Hoikka, K., & Virtanen, R. (2017). What if plant functional types conceal species-specific responses to environment? Study on arctic shrub communities. *Ecology*, 98(6), 1600–1612.
<https://doi.org/10.1002/ecy.1817>
- Serreze, M. C., & Francis, J. A. (2006). The Arctic Amplification Debate. *Climatic Change*, 76(3–4), 241–264. <https://doi.org/10.1007/s10584-005-9017-y>

- Sherry, R. A., Zhou, X., Gu, S., Arnone, J. A., Schimel, D. S., Verburg, P. S., Wallace, L. L., & Luo, Y. (2007). Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(1), 198–202. <https://doi.org/10.1073/pnas.0605642104>
- Schimel, J., Balsler, T. C., & Wallenstein, M. (2007). MICROBIAL STRESS-RESPONSE PHYSIOLOGY AND ITS IMPLICATIONS FOR ECOSYSTEM FUNCTION. *Ecology*, *88*(6), 1386–1394. <https://doi.org/10.1890/06-0219>
- Schimel, J. P., Bilbrough, C., & Welker, J. M. (2004). Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities. *Soil Biology and Biochemistry*, *36*(2), 217–227. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.09.008>
- Sturm, M., Schimel, J., Michaelson, G., Welker, J. M., Oberbauer, S. F., Liston, G. E., Fahnestock, J., & Romanovsky, V. E. (2005). Winter Biological Processes Could Help Convert Arctic Tundra to Shrubland. *BioScience*, *55*(1), 17. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0017:WBPCHC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0017:WBPCHC]2.0.CO;2)
- Suonan, J., Classen, A. T., Zhang, Z., & He, J. (2017). Asymmetric winter warming advanced plant phenology to a greater extent than symmetric warming in an alpine meadow. *Functional Ecology*, *31*(11), 2147–2156. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12909>
- Šimek, M., Hynšt, J., & Malý, S. (2021). Živá půda 10. Minerální živiny. *Živa*, *6*/2021, 319. <https://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/ziva-puda-10-mineralni-ziviny.pdf>
- Tape, K. D., Lord, R., Marshall, H.-P., & Ruess, R. W. (2010). Snow-mediated ptarmigan browsing and shrub expansion in arctic Alaska. *Écoscience*, *17*(2), 186–193. <https://doi.org/10.2980/17-2-3323>
- Taschler, D., & Neuner, G. (2004). Summer frost resistance and freezing patterns measured in situ in leaves of major alpine plant growth forms in relation to their upper distribution boundary. *Plant, Cell and Environment*, *27*(6), 737–746. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01176.x>

- Torday, J. S., & Baluška, F. (2019). Why control an experiment?: From empiricism, via consciousness, toward Implicate Order. *EMBO Reports*, 20(10). <https://doi.org/10.15252/embr.201949110>
- Vaughn, W. R., Taylor, A. R., MacLean, D. A., & D'Orangeville, L. (2022). Simulated winter warming has negligible effects on germination success of Acadian Forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 52(2), 250–260. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2021-0105>
- Vitasse, Y., & Basler, D. (2013). What role for photoperiod in the bud burst phenology of European beech. *European Journal of Forest Research*, 132(1), 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0661-2>
- Vitra, A., Lenz, A., & Vitasse, Y. (2017). Frost hardening and dehardening potential in temperate trees from winter to budburst. *New Phytologist*, 216(1), 113–123. <https://doi.org/10.1111/nph.14698>
- Waldrop, M. P., & Firestone, M. K. (2006). Response of Microbial Community Composition and Function to Soil Climate Change. *Microbial Ecology*, 52(4), 716–724. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9103-3>
- Wang, S. P., Meng, F. D., Duan, J. C., Wang, Y. F., Cui, X. Y., Piao, S. L., Niu, H. S., Xu, G. P., Luo, C. Y., Zhang, Z. H., Zhu, X. X., Shen, M. G., Li, Y. N., Du, M. Y., Tang, Y. H., Zhao, X. Q., Ciais, P., Kimball, B., Peñuelas, J., ... Zhang, F. W. (2014). Asymmetric sensitivity of first flowering date to warming and cooling in alpine plants. *Ecology*, 95(12), 3387–3398. <https://doi.org/10.1890/13-2235.1>
- Wanner, L. A., & Junntila, O. (1999). Cold-Induced Freezing Tolerance in Arabidopsis1. *Plant Physiology*, 120(2), 391–400. <https://doi.org/10.1104/pp.120.2.391>
- Warren, C. (2004). Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 9(6), 270–274. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.04.004>
- Williams, M. W., Brooks, P. D., Mosier, A., & Tonnessen, K. A. (1996). Mineral nitrogen transformations in and under seasonal snow in a high-elevation catchment in the Rocky Mountains, United States. *Water Resources Research*, 32(10), 3161–3171. <https://doi.org/10.1029/96WR02240>

- Wipf, S., Rixen, C., & Mulder, C. P. H. (2006). Advanced snowmelt causes shift towards positive neighbour interactions in a subarctic tundra community: SNOWMELT AND NEIGHBOUR INTERACTIONS IN SUBARCTIC TUNDRA. *Global Change Biology*, *12*(8), 1496–1506. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01185.x>
- Wolkovich, E. M., Cook, B. I., Allen, J. M., Crimmins, T. M., Betancourt, J. L., Travers, S. E., Pau, S., Regetz, J., Davies, T. J., Kraft, N. J. B., Ault, T. R., Bolmgren, K., Mazer, S. J., McCabe, G. J., McGill, B. J., Parmesan, C., Salamin, N., Schwartz, M. D., & Cleland, E. E. (2012). Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, *485*(7399), 494–497. <https://doi.org/10.1038/nature11014>
- Zhang, Z., Pan, Z., Pan, F., Zhang, J., Han, G., Huang, N., Wang, J., Pan, Y., Wang, Z., & Peng, R. (2020). The Change Characteristics and Interactions of Soil Moisture and Temperature in the Farmland in Wuchuan County, Inner Mongolia, China. *Atmosphere*, *11*(5), 503. <https://doi.org/10.3390/atmos11050503>
- Zinn, K. E., Tunc-Ozdemir, M., & Harper, J. F. (2010). Temperature stress and plant sexual reproduction: Uncovering the weakest links. *Journal of Experimental Botany*, *61*(7), 1959–1968. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq053>
- Zogg, G. P., Zak, D. R., Ringelberg, D. B., White, D. C., MacDonald, N. W., & Pregitzer, K. S. (1997). Compositional and Functional Shifts in Microbial Communities Due to Soil Warming. *Soil Science Society of America Journal*, *61*(2), 475. <https://doi.org/10.2136/sssaj1997.03615995006100020015x>