

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra botaniky**

**Vliv environmentálních faktorů na diverzitu  
lišejníkových fotobiontů**

The effect of environmental variables on diversity of lichen photobionts

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE



**Tereza Červenková**

**Školitel: doc. Mgr. Pavel Škaloud, Ph.D.**

**duben 2015**

## **Poděkování**

Tímto bych ráda poděkovala svému školiteli bakalářské práce panu doc. Mgr. Pavlu Škaloudovi, Ph.D. za jeho výdrž a ochotu vždy poradit, dále za cenné připomínky během zpracování této literární rešerše a hlavně za užitečné nápady k tomuto tématu. Mé velké poděkování patří také mé matce bc. Pavlíně Červenkové, která mi jako čerstvý bakalář mnohokrát pomohla v oblasti, co se týče struktury bakalářské práce a jejími pravidly psaní. Nakonec děkuji svému pracovnímu týmu, který mi v době vytváření této práce poskytl příjemné pracovní prostředí a podporu.

# ABSTRAKT

Lišejníky jsou synergickým spojením nejméně dvou organismů, heterotrofní houby a fotosyntetické řasy nebo sinice. Toto sdružení má za následek, že interagující organismy jsou daleko tolerantnější vůči environmentálním vlivům, jelikož tyto organismy si vzájemně poskytují určité výhody, které by jako volně žijící jedinci nebyly schopné získat.

Je všeobecně známo, že houbovní partneři z lišejníku jsou daleko méně citliví, co se týče přírodních podmínek, jakými jsou např. teplota, nadmořská výška, množství srážek nebo typ a složení substrátu. Proto také mají houby tvořící lišejníky daleko větší ekologické valence než s nimi interagující fotobionti, z nichž většina rodů a druhů je adaptovaná pouze na určité podmínky prostředí. Z tohoto důvodu jsou to právě symbiotické řasy a sinice, které pravděpodobně z velké míry určují prvotní vznik lišejníku na dané lokalitě.

Tato rešerše je převážně věnována adaptabilitě fotoautotrofních symbiontů lišejníků, tj. kokálních zelených řas a sinic, na environmentální podmínky. Ekologické rozrůznění fotobiontů má přímý vliv na jejich genetickou diferenciaci a tím i na diferenciaci samotných druhů lišejníků. Bohužel se v mnoha studiích většinou autoři zabývají pouze diverzitou makroskopického symbiotického partnera, tj. mykobionta, a ekologie fotobiontů je často přehlížena nebo nedostatečně prozkoumána. Z tohoto důvodu jsou hypotézy o ekologických nárocích a šíři ekologické valence lišejníků pravděpodobně často zkreslené.

**Klíčová slova:** fotobiont, mykobiont, diverzita, specificita, selektivita, environmentální podmínky

# ABSTRACT

Lichens represent a synergistic combination of at least two organisms, a heterotrophic fungus and a photosynthetic alga or a cyanobacterium. This association has resulted in a symbiotic organism, which is well tolerant to environmental influences. In fact, symbiotic relationship provides mutual benefit for both organisms.

It is generally well known that the fungal partners of lichens are far less sensitive to environmental conditions, such as the temperature, altitude, rainfall or the type and composition of the substrate, in comparison to their algal partners. Therefore, lichen forming fungi have much wider ecological valences than the photobionts interacting with them. Indeed, most of the photosynthetic genera and species are adapted only to certain environmental conditions. For this reason, the symbiotic algae and cyanobacteria probably play a major role during the initial lichen formation on the site.

This thesis focuses on the adaptability of photoautotrophic symbionts of lichens, coccoid green algae and cyanobacteria, to environmental conditions. Ecological diversification of photobionts has a direct impact on their genetic differentiation and thus to differentiate lichen species themselves. Unfortunately, in many studies the authors mostly dealt with the diversity of macroscopic symbiotic partners only. The ecology of the photobionts was often overlooked or poorly explored. Therefore, our recent knowledge of the lichen ecology can be significantly distorted.

**Keywords:** photobiont, mycobiont, diversity, specificity, selectivity, environmental conditions

# OBSAH

1. ÚVOD.....	6
2. MUTUALISMUS TYPU LICHENISMUS .....	7
3. VZNIK SYMBIOZY .....	9
3.1 FORMOVÁNÍ KONTAKTU HOUBA-ŘASA .....	9
3.2 PROCESY VZNIKU ASOCIACE .....	11
3.2.1 kospeciace a koevoluce .....	11
4. GENETICKÁ DIFERENCIACE LIŠEJNÍKŮ .....	12
4.1 ROZMANITOST FOTOBIONTŮ .....	13
5. VARIABILITA SYMBIOTICKÝCH ASOCIACÍ .....	14
5.1 DOSTUPNOST ŘAS A ZPŮSOB JEJICH PŘENOSU.....	15
5.2 HOUBOVÁ SPECIFICITA.....	16
5.3 HOUBOVÁ SELEKTIVITA.....	17
6. VLIV TYPU ROZMNOŽOVÁNÍ NA DIVERZITU FOTOBIONTŮ .....	18
7. VLIV ENVIRONMENTÁLNÍCH PODMÍNEK NA DIVERZITU FOTOBIONTŮ .....	20
7.1 KLIMATICKÉ VLIVY.....	22
7.2.1 vliv teploty a množství srážek .....	22
7.1.2 vliv nadmořské výšky.....	24
7.1.3 vliv zeměpisné šířky.....	27
7.1.4 diverzita v Antarktidě .....	27
7.1.5 specializace fotobiontů na světelné podmínky .....	27
7.1.6 městské části vs. předměstí.....	28
7.1.7 vliv kapalné vody.....	29
7.1.8 globální oteplování.....	29
7.2 VLIV SUBSTRÁTU .....	29
8. ZÁVĚR .....	32
SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY.....	33

# SEZNAM OBRÁZKŮ

<b>Obrázek 1:</b> Model relichenizace v reprodukčním cyklu lišejníků. ....	10
<b>Obrázek 2:</b> Možnosti diverzifikace genetické kombinace mezi mykobiontem a fotobiontem v lišejníku <i>Parmotrema tinctorium</i> . ....	13
<b>Obrázek 3:</b> Hypotetický model houbo-řasové asociace, který ukazuje interakci mezi partnery a mechanismy, které ji vytvářejí. ....	15
<b>Obrázek 4:</b> Rozmanitost <i>Nostoc</i> genotypů. ....	18
<b>Obrázek 5:</b> Model distribuce druhů v oblasti Liguria v Itálii. ....	21
<b>Obrázek 6:</b> Mapa podílu (vyjádřeno v %) druhů lišejníků . ....	23
<b>Obrázek 7:</b> Výškové rozdělení 2 houbových genofondů A a B (A), 2 řasových genofondů P1 a P2 (B), a 4 sdružení mezi nimi (C). ....	25
<b>Obrázek 8:</b> Geografická lokace horských svahů Uholka a Syrokyi Luh s pravěkými bukovými lesy ve východní Evropě. ....	26
<b>Obrázek 9:</b> Distribuce <i>Cladonia subtenuis</i> a podíl jejich hlavních řasových subtypů (clades) v různých lokalitách na území Floridy a východního pobřeží Severní Ameriky. ....	26

# 1. ÚVOD

Lišejníky byly dříve často považovány za terestrické nižší rostliny, jelikož nemají kořeny, nevytvářejí květy ani stomata (průduchy) a jejich mechanismus fotosyntézy je značně jednodušší na rozdíl od rostlin vyšších (Kershaw, 1985). Bylo také myšleno, že zelené řasy uvnitř lišejníkových stélek jsou pouze strukturami nepohlavního rozmnožování. Tyto dvě hypotézy jsou již dnes překonány a nyní je upřednostněn názor, že lišejníky jsou ve skutečnosti symbiotické organismy, což bylo poprvé vyřčeno švýcarským botanikem Simonem Schwendenerem roku 1867 (Schwendener, 1869). Fosilní záznamy ukazují, že houby asociovaly s fotobionty už před 400 miliony lety, kdy byla objevena interakce *Nothia aphylla* se třemi endofytickými houbami. Anatomie a životní vlastnosti *N. aphylla* naznačují, že rostliny jsou zvláště citlivé na kolonizaci houbami (Krings, 2007).

Relativně nedávno začalo být zřejmé, že lišejníky jsou výbornými indikátory atmosférického znečištění a proto se využívají se pro monitorování oxidu siřičitého (Kershaw, 1985). Pro indikaci jsou používány především makroskopické stélky lišejníku, tedy mykobiont. Současné studie se ovšem přiklání k tomu, že na této vlastnosti lišejníků mají vyšší zásluhu spíše symbiotické řasy nebo sinice, které jsou na tyto a jiné environmentální podmínky častěji a více citlivé (Domínguez-Morueco et al., 2013). I přesto, že fotobionti vykazují vyšší citlivost, se při studiu ekologie lišejníků autoři vždy více soustředí na makroskopického houbového partnera.

Fotobionti mají na rozdíl od převážně kosmopolitních druhů mykobiontů (James a White, 1987) většinou mnohem užší životní optimum, které je vytvářeno pomocí přírodních vlivů, jako je teplota vzduchu a s ní související nadmořská výška. Dále za distribuci fotobiontů může množství srážek, zeměpisná šířka nebo prvkové složení substrátu. Všechny tyto faktory a spousta dalších a adaptace na ně mohou za to, že rody symbiotických řas a sinic se diverzifikují a jednotlivé druhy se vyskytují pouze v určitém specifickém prostředí (Werth a Sork, 2014).

Cílem této bakalářské práce je literární rešerše ekologického rozrůznění fotobiontů, tedy prostudovat různé vlivy na diverzitu fotobiontů lišejníků a převážně se zaměřit na environmentální podmínky, jelikož genetickou diferenciaci lišejníkových fotobiontů vytváří hlavně geografie habitatu, jeho klima a ekologické specializace řas na tyto faktory. Environmentální vlivy jsou zde rozděleny do dvou velkých skupin, na klimatické faktory a substrátové vlastnosti.

## 2. MUTUALISMUS TYPU LICHENISMUS

Spolužití minimálně dvou různých organismů zvaný lichenismus je příkladem obligátní symbiózy, která je nutná k přežití daných interagujících partnerů. Z obecného hlediska jde tedy o životně důležité symbiotické spojení nejméně dvou velmi odlišných organismů - heterotrofní houby, která je v lišejníku nazývána mykobiontem, a fotosyntetické sinice zvané cyanobiont nebo častěji jednoduché jednobuněčné zelené řasy neboli fykobiont (del Campo et al., 2012). Obligátní, tedy nutný k přežití, je tento vztah pouze z houbového hlediska, zelené řasy totiž mohou v určitých vhodných podmínkách přetrvávat i mimo lišejníkovou stélku (Mukhtar et al., 1994). Tento typ interakce a soužití organismů představuje poměrně dobře vyvážený symbiotický systém, často je i považován za soběstačný, ač miniaturní ekosystém se zelenou řasou či sinicí jako primárním producentem (Honegger, 1991, cit. podle Casano et al., 2010).

Tento mutualistický vztah tvoří důležitou část biodiverzity, jelikož jsou lišejníky velmi hojné v široké škále suchozemských ekosystémů. Lišejníky jsou v tropických, mírných a boreálních regionech organismy málo konkurence schopní, naopak v chladné Antarktidě jsou dokonce dominantní životní strategií (Domaschke et al., 2012).

Lišejníky je schopna tvořit skoro polovina známých druhů hub ze skupiny *Ascomycetes*, což odpovídá zhruba 16 000 druhům (Yahr et al., 2006; Eriksson, 2006). Počet rodů fotobiontů tvořící lišejníky je podstatně nižší, přičemž jedněmi z nejběžnějších rodů zelených řas, které tvoří lišejníkové sdružení s mykobiontem, jsou rody *Trebouxia sensu lato* a *Asterochloris*, které jsou spojovány až s 50% všech lišejníků. Zdá se, že tyto rody nejsou volně žijící a existují pouze jako symbionti (Piovár et al., 2010). Existuje ovšem i opačný názor, který možný výskyt volně žijících podporuje (Ahmadjian, 1988). Pokud jde o cyanolišejníky, tak jejich nejběžnějším fotobiontem jsou sinice patřící do rodu *Nostoc* (Rikkinen et al., 2002).

Co se týče výhodnosti interakce, mykobionti využívají svého řasového partnera pro získání uhlíku, který je fixován v cukru, přesněji řečeno v glukóze, která je produktem fotosyntézy fotoautotrofních organismů (Werth a Sork, 2010). Na druhou stranu fotobiont využívá houbu k ochraně a k řízení toku vody. Díky tomu jsou zelené řasy schopné přežít a množit se i v podmínkách prostředí, ve kterých by se jinak jejich volně žijící příbuzní neuplatnili (Blaha et al., 2006). Lišejníková stélka nabízí speciální stanoviště pro řasové symbionty, jelikož pro ně tvoří přírodní růstové komůrky z hyf a tím tvoří ochrannou vrstvu kolem řasy a podílí se na transferu vody (Rikkinen, 1995). I přes tyto všechny možné výhody existují důkazy o tom, že houba může kultivovat řasu, která tyto důležité vlastnosti nemusí získat a dokonce může být řasa



houbou v krajních případech až parazitována (Richardson, 1999).

Díky vzájemnému soužití houby a řasy, popřípadě sinice, je umožněno všem těmto partnerům dařit se i v lokalitách, které by jinak byly ostatním Eukaryotickým organismům nedostupné. Důkazem jsou nálezy lišejníků v extrémních podmínkách, včetně pouští a vysokých hor (del Campo et al., 2012). Tato schopnost tolerance krajně životních podmínek není ovšem k dispozici samostatně pro oba partnery mutualismu (de Vera et al., 2008), jelikož partneři spolu synergicky vytváří symbiotický fenotyp, který má v oblasti životního prostředí toleranci daleko vyšší, než houbové a řasové druhy odděleně (Werth a Sork, 2014). Schopnost řas adaptovat se novým nebo měnícím se habitatům má totiž obecně vliv na celý lišejník, který se poté snadněji přizpůsobí přetváření prostředí (Piercey-Normore, 2006).

Lišejníky mají poikilohydrickou povahu, což znamená, že spoléhají na dostupnost vzdušné vlhkosti pro metabolické procesy. Chybějící aktivní metabolismus pro zachování vlhkosti stélky v době sucha nejspíše naznačuje silný vliv životního prostředí na symbiotickou adaptaci na specifická stanoviště (Piercey-Normore a Deduke, 2011). Tato vlastnost má i výhodu v tom, že za suchého období je stélka snadno různými vlivy rozlámána a poté snadněji rozptýlena (Yahr et al., 2004).

Lišejníky jsou výbornými bioindikátory znečištění, jelikož dokáží akumulovat polutanty z ovzduší nebo z půdy, přičemž fotobionti jsou ve většině případů daleko citlivější, než jejich houboví partneři (Domínguez-Morueco et al., 2013). Míra citlivosti lišejníků je u různých druhů odlišná. Příkladem druhu, který je ke znečištění relativně tolerantní, je lišejník *Evernia mesomorpha*, který je také jedním z druhů, který se objevuje mezi prvními sukcesními druhy při obnově po škodě způsobené znečištěním (Gunn et al., 1995). Dalším příkladem na znečištění málo citlivého lišejníku je *Parmelia sulcata*, který je schopný žít ve velmi rozdílných podmínkách prostředí a stanovišť (Hawksworth a Rose, 1970). Naopak druh *Lobaria pulmonaria* je na antropogenní vlivy velmi citlivý, a to převážně na znečištění vzduchu, lesní hospodářství a fragmentaci biotopu (Gauslaa, 1995). Fotobionti jsou vzhledem k jejich citlivosti, adaptaci na vysoušení, relativnímu rychlému růstu in vitro a vysoké regeneraci vhodní pro mikrobiologické testování. Lišejníky jsou v neposlední řadě také ekologicky významné organismy, protože hrají klíčovou roli při tvorbě půdy (Domínguez-Morueco et al., 2013).

### 3. VZNIK SYMBIOZY

#### 3.1 FORMOVÁNÍ KONTAKTU HOUBA-ŘASA

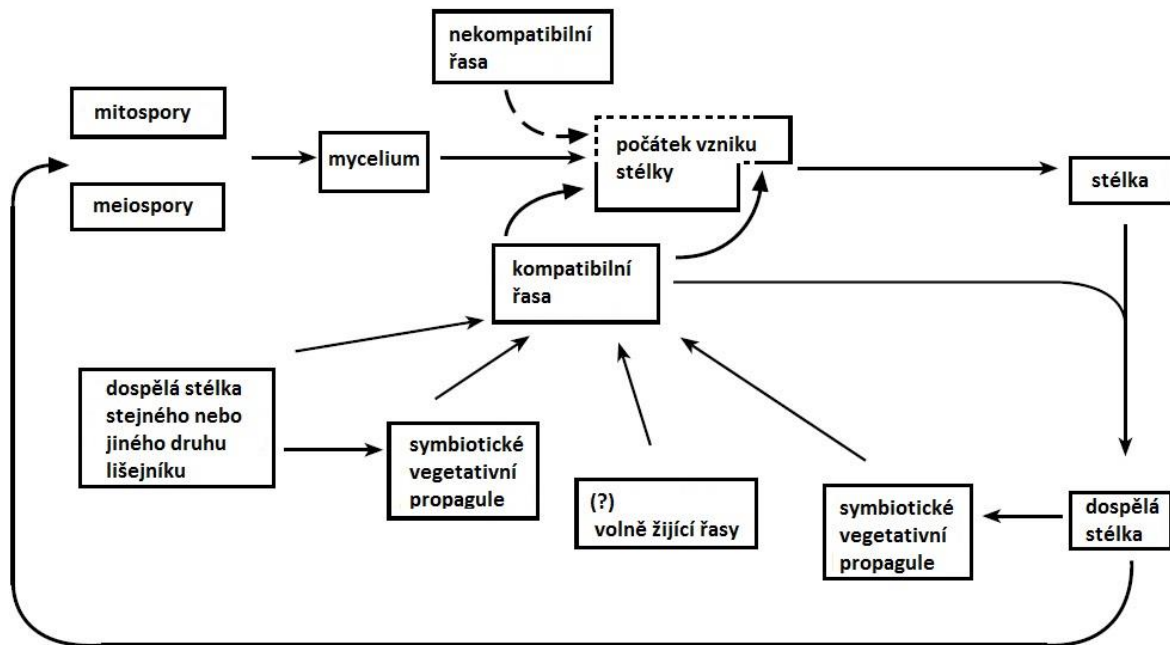
Postup biologické evoluce zásadně závisí na vývoji adaptivních mechanismů, v případě lišejníků jde o zvýšení rezistence k extrémním životním podmínkám (Margulis, 1992).

Důležité funkční interakce mezi fotobionty a mykobionty a případně dalšími symbionty jako jsou sinice (Grube a Berg, 2009) naznačují, že tito partneři se vyvinuli současně. Tento předpoklad je snadno pochopitelný u lišejníků s vertikálním přenosem fotobionta, tedy u asexuálních druhů, kde je fotobiont rozptýlen ve vegetativních fragmentech obsahující oba symbionty (del Campo et al., 2012). Nicméně nový fotobiont může být také začleněn do houbového klíčení spor nebo vegetativní struktury, což má za následek horizontální přenos (Nelsen a Gargas, 2007). Vertikální přenos fotobiontů probíhá zpravidla u asexuálních druhů hub, horizontální naopak u sexuálních druhů (Cassie a Piercey-Normore, 2008; Werth a Sork, 2010).

V časném vývoji lišejníků, jak sexuálních tak asexuálních, existuje fáze nediferencované stélky. Jde o fázi, ve které je formován kontakt mezi houbou a řasou (Yahr et al., 2004), dále je tato fáze také považována za vhodnou pro nahrazování fotobiontů jinými druhy, které se nacházejí v daném prostředí poblíž, nebo mohou být tito fotobionti dokonce ukradeni ze stélky jiných, lokálně blízkých lišejníků (Friedl, 1987). Kontakt mezi mykobiontem a fotobiontem je vytvořen u všech asexuálních a u některých sexuálně se rozmnožujících lišejníků. Existují ovšem i případy, kdy může dojít k zániku kontaktu mezi symbionty u nepohlavně se rozmnožujících druhů lišejníků a poté může následovat zmíněné nahrazování řas. “Switching“, neboli nahrazování řas, sice není v přírodě příliš známé, avšak při kultivaci lišejníků se ukázalo, že houboví symbionti mohou přežít paraziticky v kontaktu s nekompatibilní nebo s nesymbiotickou řasou (Ahmadjian a Jacobs 1981), což lichenizované houbě umožní přežít do té doby, než se zasociuje s kompatibilnějším fotobiontem (Obrázek 1) (Yahr et al., 2004). Toto přepínání fotobiontů by mělo zvětšovat oblast výskytu a zvyšovat počet ekologických nik mykobiontů (Fernández-Mendoza et al., 2011). Bylo zjištěno, že suboptimální řasové kmeny by mohly být ve stélce udržovány, ale na velmi nízké frekvenci v porovnání s nejhojnějším a nejvýhodnějším kmenem fotobionta (Muggia et al., 2014) a mohou tak přispívat k symbiotické stabilitě za proměnlivých podmínek prostředí (Casano et al., 2010).

Úspěšná relichenizace tedy závisí na environmentálních a fyziologických faktorech, zvláště na schopnosti mykobionta vytvářet alternativní partnerství v rámci dané lokality (Romeike et al., 2002). V mírném habitatu se všeobecně vyskytuje vyšší rozmanitost řasových

genotypů, naopak více omezující stanoviště mají k dispozici jen omezený výběr fotobiontů vzhledem k vyššímu selekčnímu tlaku (Doering a Piercey-Normore, 2009). Lišejníky, které jsou závislé na relichenizaci v rámci distribuce, obsahují partnery, které jsou vůči sobě méně selektivní (viz. dále).



**Obrázek 1:** Model relichenizace v reprodukčním cyklu lišejníků.

Klíčící houbové spory (mitospory nebo zoospory (meiospory)) tvoří houbové mycelium neboli podhoubí. Po kontaktu mycelia s potenciálním fotobiontem se začíná tvořit lichenizovaná stélka. Počáteční jednoduchá nevrstevnatá stélka ovšem může být i tvořena z nekompatibilních řas, nicméně pro další rozvoj stélky je nutný kompatibilní fotobiont, jelikož podnět, který způsobuje transformaci v dospělou zralou stélku je k dispozici pouze u kompatibilních řas. Zmíněná forma “před-stélky“ může být velmi důležitá v průběhu životního cyklu, protože umožňuje mykobiontovi přežít až do doby, kdy je vhodný fotobiont k dispozici. Potenciální zdroje fotobionta mohou být symbiotické řasy nebo sinice nebo vegetativní lišejníkové propagule (např. fragment stélky, isidia nebo soredia), které pocházejí buď ze stejného, nebo z jiného druhu lišejníku. Dodatečně mohou být kompatibilní řasové buňky začleněny do stélky později. Se vznikem spor ze životní cyklus uzavírá (podle Back et al., 1998).

Většina lišejníků je bipartitních, menšina poté tripartitních. Pojem bipartitní lišejník znamená, že mykobiont je spojován pouze s jedním fotobiontem na rozdíl od druhů tripartitních, kde se mykobiont spojuje se dvěma fotobionty - fotosyntetickými řasami a dusík fixujícími sinicemi. Pro příklad většina bipartitních druhů *Nephroma* jsou epifytické nebo litofytické druhy a běžně se vyskytují ve vlhkých starých lesích, kdežto všechny tripartitní druhy rostou běžně v přízemní vrstvě spolu s mechorosty v subarktických lesích a v rašeliništích. Oba symbiotičtí partneři mají genetické rozdíly mezi jednotlivými geografickými oblastmi. Byly zjištěny různé

*Nostoc* genotypy v různých stélkách v rámci stejné geografické oblasti. Nicméně na druhou stranu bylo nalezeno spojení více druhů *Nephroma* se stejnými *Nostoc* genotypy (viz. dále) (Fedrowitz et al., 2012).

## **3.2 PROCESY VZNIKU ASOCIACE**

Procesy, kterými vznikají asociace mezi houbou a řasou, popřípadě sinicí, jsou dvojího původu, evolučního nebo neevolučního (stochastického). Evolučními procesy může být např. adaptivní koevoluce, kodisperze nebo kospeciace. Náhodný, tedy stochastický proces je například genetický drift, disperze nebo pravděpodobnost sdružení na základě dostupnosti partnerů (Yahr et al., 2004).

### **3.2.1 kospeciace a koevoluce**

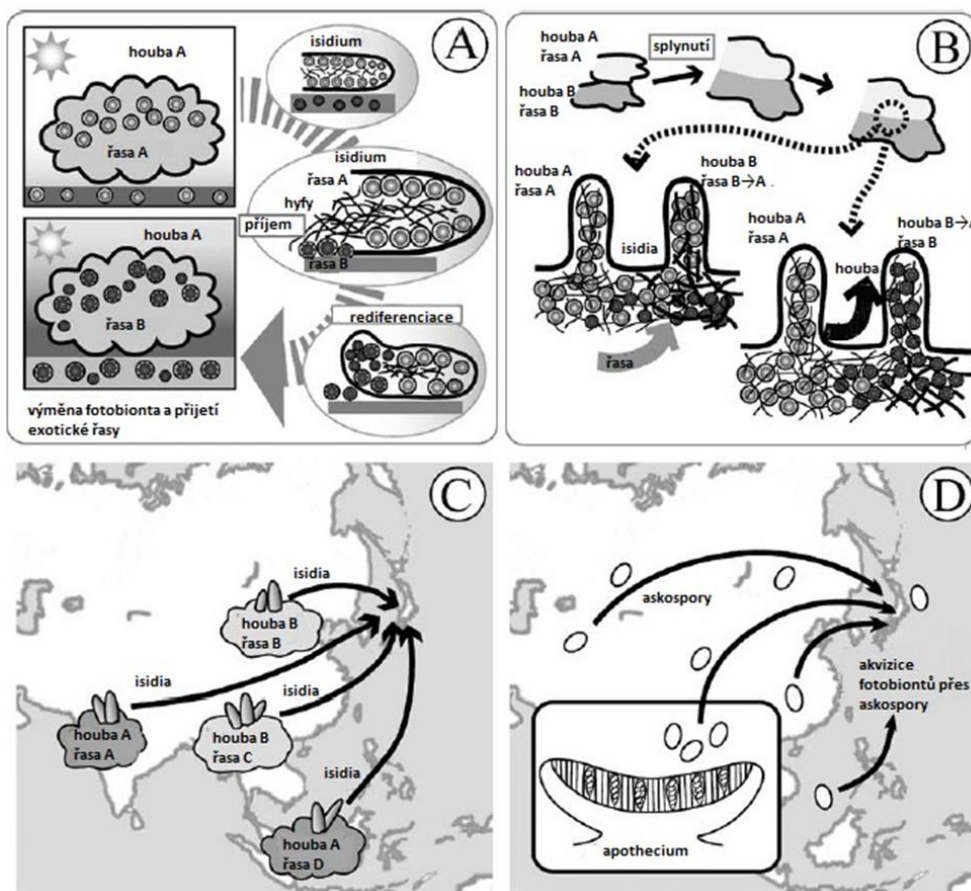
Kospeciace anebo společná evoluce řasových a houbových druhů v rámci lišejníků je často zamítnuta z toho důvodu, že fotobionti většinou asociují s více různými houbovými druhy nebo dokonce rody. Příkladem je lišejník *Cladonia*, který obsahuje jako fotobionty zelené řasy z rodu *Asterochloris*, které se spojují s mnoha různými mykobionty (Yahr et al., 2004).

Vzhledem k intimní souvislosti mezi řasou a houbou je zde myšlenka, že lišejníky vznikly procesem dlouhé symbiotické interakce a koevoluce, která je často definována jako vzájemný evoluční přechod mezi dvěma organismy, které mohou mít koordinované speciace a adaptace. Koevoluce zahrnuje vzájemné evoluční změny, jelikož každý z partnerů symbiózy má vliv na fitness spoluasociujících organismů (Thompson, 1994).

Pro důkaz koevoluce je nutné viditelné zvýšení fitness obou symbiontů, tedy výhodnosti sdružení, které vyplývá ze vzájemné genetické změny (Thompson, 1994). Druhou možností důkazu koevoluce je nepřímé prokázání pomocí paralelní kladogeneze nebo kospeciace mezi symbiotickými liniemi (Hafner a Page, 1996). Pro přijetí paralelní kladogeneze je nutný vertikální přenos řasových partnerů. Naopak v případě horizontálního přenosu řasových partnerů mezi houbovými liniemi (tzv. přepínání řas) je tato hypotéza striktně zamítnuta. Nicméně, díky rozporům mezi fylogenezemi symbiontů se dnes vědci spíše přiklání k hypotéze přepínání vysoce vybraných genotypů řas, k čemuž dochází opakovaně (Piercey-Normore a DePriest, 2001).

## 4. GENETICKÁ DIFERENCIACE LIŠEJNÍKŮ

Lišejníky jsou často vysoce geneticky rozmanité a existuje mnoho možností kombinací genotypů fotobiontů a mykobiontů. Pro vysvětlení vysoké genetické diferenciace kombinací je použit lupenitý lišejníkový druh *Parmotrema tinctorum*, který se vyskytuje až v 28 různých genetických kombinacích (kombinace 4 genotypů mykobionta a 21 genotypů fotobionta *Trebouxia corticola*), které jsou s velkou pravděpodobností ovlivněny čtyřmi možnými mechanismy: výměnou fotobionta, fúzí lišejníkových stélek a dále také rozptýlením na velkou vzdálenost isidiemi nebo askospory (viz. Obrázek 2). Tento druh vytváří apothecia (plodnice) jen poměrně zřídka a šíří se zásadně vegetativně, což jen podporuje fakt, že několik stejných kombinací bylo nalezeno v určité oblasti, avšak v důsledku rediferenciace stélky mohou být fotobionti nahrazeni jinými, více kompetitivními exotickými fotobionty, které jsou mnohem více adaptivní vzhledem k životnímu prostředí. Dalším možným vysvětlením je výměna řas mezi geneticky různými jedinci, stejně tak jako průnik hyf mykobionta do jiné stélky (Ohmura et al., 2006), v neposlední řadě rozptýlení suchých diaspor (soredií) (Romeike et al., 2002) nebo askospor, které mohou být snadno rozptýleny větrem (Harada, 2003).



**Obrázek 2:** Možnosti diverzifikace genetické kombinace mezi mykobiontem a fotobiontem v lišejníku *Parmotrema tinctorium*.

- A) výměna původních fotobiontů za kompatibilní řasu na substrátu nebo z jiné lišejníkové stélky
- B) výměna fotobiontů nebo mykobiontů díky fúzi mezi geneticky různými jedinci
- C) geneticky rozmanití jednotlivci jsou rozptýleni z různých geografických důvodů
- D) velké množství askospor je široce distribuováno prostřednictvím rozptýlení na velkou vzdálenost od několika jednotlivců, kteří produkují apothecia (podle Ohmura et al., 2006)

## **4.1 ROZMANITOST FOTOBIONTŮ**

Genetickou diferenciaci lišejníkových fotobiontů vytváří geografie habitatu, jeho klima a ekologické specializace řas na tyto faktory (Werth a Sork, 2014). Genetická diverzita populací tedy úzce souvisí s jejich schopností přizpůsobit se měnícím se podmínkám životního prostředí a na jejich budoucím evolučním potenciálu (Domaschke et al., 2012).

Zelené řasy asociující s houbou se obvykle z lišejníkové stélky nerozptylují, jejich pohyb kolem je tedy velmi omezený (Nash, 1996). K rozptýlení řasových partnerů může ale dojít například při poškození lišejníkové stélky díky okusu býložravci nebo díky úhynu houbového partnera. Poté může za vhodných vlhkých podmínek dojít k rozptýlení řasových zoospor, mobilních bičíkatých buněk (Friedl a Büdel, 1996 cit. podle Yahr et al., 2004). Toto skoro striktní omezení rozptýlení naznačuje, že populace fotobionta může vykazovat značné genetické diferenciaci na různých lokalitách. Pokud je tedy fotobiont omezen na symbiotický lichenizovaný fenotyp, tak poté očekáváme rozsáhlou genetickou diferenciaci, ale je-li zde i volně žijící fotobiont s potenciálem pro disperzi na dlouhé vzdálenosti, pak naopak očekáváme jen velmi malou genetickou variabilitu v rámci lokality. V případě, že je fotobiont adaptován na konkrétní prostředí, nemusí po rozptýlení na jiný habitat vždy dojít k úspěšnému uchycení (Werth a Sork, 2010). Stejně tak, pokud se mění podmínky prostředí, tak může dojít k tomu, že jsou někteří řasoví partneři ztraceni a mykobiont tvoří symbiózu znovu s novými fotobionty, které jsou vhodnější pro dané životní podmínky (Piercey-Normore, 2006). Také bylo i prokázáno, že různé druhy mykobiontů mohou tvořit asociaci se stejným druhem fotobionta v rámci stanoviště (Beck et al., 1998).

Jednotlivé řasové genetické sekvence mají mezi sebou vyšší podobnost než houbové sekvence (u řas se jedná o více jak 95% pravděpodobnost, u hub se jedná o 81-95%), což nejspíše vysvětluje menší variabilitu mezi řasovými symbionty než mezi houbovými a to díky delší divergenci hub, jejich vyšší mutační rychlosti nebo díky silné houbové selekci, výběru

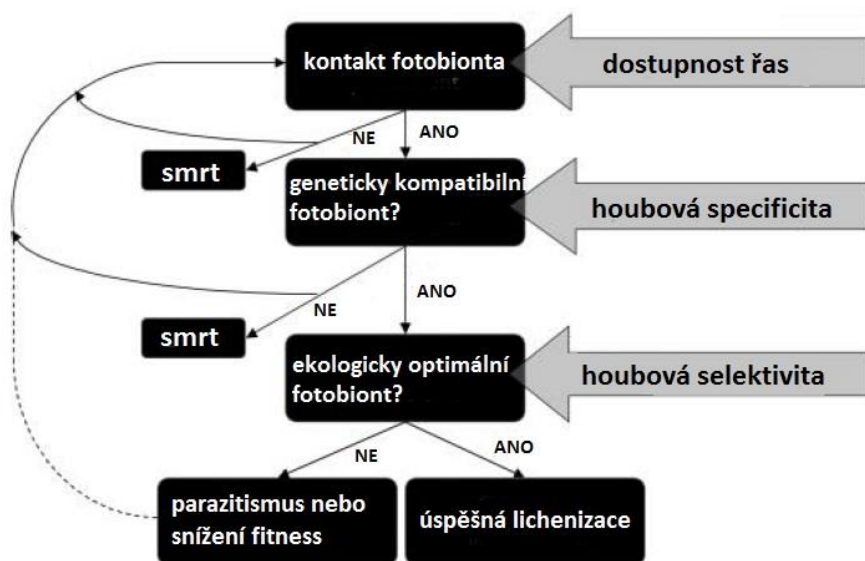
řasových genotypů (Piercey-Normore a DePriest, 2001).

Dalším důvodem nižší diferenciací fotobiontů může být také hypotéza, že symbiotický partner, který žije uvnitř druhého, podléhá méně genetickým změnám, jelikož se nachází v relativně stabilním prostředí (Law a Lewis, 1983). Naopak mykobiont je vystaven daleko většímu tlaku abiotických faktorů než fotobiont uvnitř stélky a tím dochází více k adaptabilním genetickým změnám (Peksa, 2011), jako bylo prokázáno například v lišejnících *Cladonia* (Piercey-Normore a DePriest, 2001) nebo *Omphalina*, která asociuje se zelenou řasou *Coccomyxa* (Zoller a Lutzoni, 2003).

Lichenizovaná houba je na určité lokalitě omezena na úzkou skupinu řas hned několika mechanismy: omezenou disperzní schopností fotobiontů nebo jejich striktním vegetativním rozmnožováním, dále fylogenetickým omezením nebo přímou genetickou kompatibilitou, ekologickou dominancí či zvýšenou pravděpodobností výskytu jednoho kompatibilního druhu, v neposlední řadě selektivitou a preferencí pro konkrétní partnery, a nakonec vlivem náhodných procesů, jako je drift, bottleneck efekt, atd. (Yahr et al., 2006).

## 5. VARIABILITA SYMBIOTICKÝCH ASOCIACÍ

Variabilitu symbiotických asociací ovlivňuje více faktorů, jako je houbová specificita, houbová selektivita, dostupnost fotobionta a jeho způsob přenosu (Obrázek 3). Tyto faktory utvářejí biologickou rozmanitost, tedy biodiverzitu lišejníků. Specializace v symbióze může nastat samostatně prostřednictvím přímé volby interagujících partnerů nebo také ekologickými mechanismy (zeměpisná poloha, teplota, světelné podmínky, atd.). Vzory asociací mezi symbionty jsou tedy vytvářeny kombinací vnitřních (genetické omezení) a vnějších faktorů (dostupnost partnera a fitness v určitém místě) (Yahr et al., 2006). Různá morfologie stélky jednoznačně od sebe odděluje konkrétní druhy, nicméně je známo, že mnoho lišejníků hromadí genetické rozdíly a to bez sebemenší změny na jejich morfologii stélky, na což jsou lišejníky poměrně dosti náchylní (Fedrowitz et al., 2012).



**Obrázek 3:** Hypotetický model houbo-řasové asociace, který ukazuje interakci mezi partnery a mechanismy, které ji vytvářejí. Řasová dostupnost určuje, jaké fotobionty houba kontaktuje, houbová specificita určuje vytvářet prvotní fáze stélky lišejníku a houbová selektivita určuje konečné složení stélky (podle Yahr et al., 2006).

## 5.1 DOSTUPNOST ŘAS A ZPŮSOB JEJICH PŘENOSU

Řasy jsou široce rozptýleny, dá se říci možná až globálně, a to hlavně díky větrnému proudění a snadnému přenosu řasových buněk a soredií (Tormo et al., 2001). Tímto širokým rozšířením zajišťují kontinuální a rozmanitý zdroj potenciálních řasových partnerů. Dostupnost je limitována vnějším prostředím, jelikož podmínky daného stanoviště, jako jsou v první řadě úhrn srážek, nadmořská výška a typ podlaží, omezují výběr fotobiontů (Piercey-Normore a Deduke, 2011).

Jedním z nejdůležitějších mechanismů, které řídí symbiotickou asociaci, je způsob přenosu symbiontů. Pokud se houby v lišejnících rozmnožují pohlavně pomocí výtrusů, pak je vyžadována asociace s fotobionty *de novo* v každé generaci. Na druhou stranu, pokud se lišejníky rozmnožují vegetativně pomocí fragmentů, tak tyto fragmenty obsahují oba symbionty – obsahují houbové tkáně i buňky fotobionta a asociace *de novo* není potřebná (Yahr et al., 2004).



## 5.2 HOUBOVÁ SPECIFICITA

Specificitou je myšlen taxonomický rozsah přijatelných partnerů (Yahr et al., 2004) a je většinou používána pouze z hlediska houbového partnera, nikoliv z hlediska řasového symbionta, jelikož fylogenetická rozmanitost řas není tolik známá jako houbová. Dalším důvodem může být také to, že specificita řas je méně omezená, což znamená, že určitý mykobiont může být omezen na určitý řasový druh, ale zároveň se tento fotobiont může spojovat s více houbovými rody. Houbová specificita je geneticky podmíněná kompatibilita, která má za následek velmi těsné asociace mezi partnery (Yahr et al., 2006). Dle míry specificity se druhy lichenizovaných hub rozdělují do tří skupin: fotobiontí specialisté, intermediaté a generalisté. Míra specificity se často liší dle lokace, jelikož mykobiota mohou mít na různých místech k dispozici různý počet fotobiontů (Yahr et al., 2004). Vysokou specificitou je, pokud jeden houbový taxon nebo genotyp vždy asociuje s jedním řasovým; naopak nízká specificita znamená, že více než jeden taxon či genotyp asociuje s více řasovými dle ekologických podmínek (Piercey-Normore, 2006). Příklady generalistů jsou zjištěny u lišejníků s širokým geografickým rozsahem a dostatkem ekologických nik, jelikož tyto lišejníky se mohou lokálně spojit se substrátově adaptovanými fotobionty v klimaticky různých regionech (Fernández-Mendoza et al., 2011).

Například lišejníky rodu *Cladonia* jsou vysoce specifické. Většina druhů *Cladonia* totiž tvoří symbiotické interakce pouze s jedním subtypem fotobiontů, kterým je v tomto případě jednobuněčná řasa *Asterochloris*, což znamená, že mykobionti v tomto lišejníku jsou řasoví specialisté (druhy *C. dimorphaclada*, *C. substacea*, *C. evansii*, *C. perforata*, *C. prostata* a *C. subtenuis*). Ovšem existují i druhy jako *C. leporina* a *C. pachycladodes*, kteří jsou řasoví generalisté a ty tvoří interakci s více než jedním druhem fotobionta (Yahr et al., 2004).

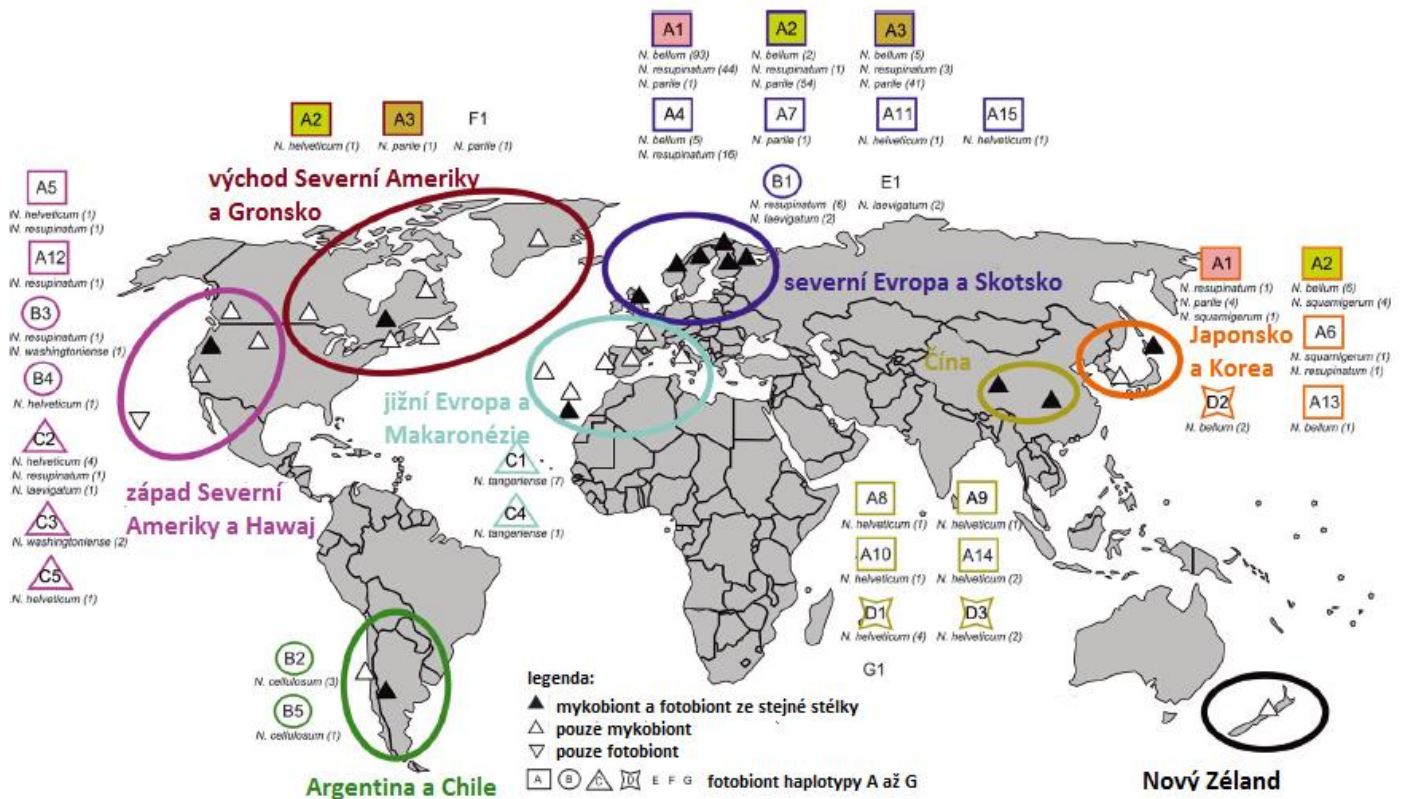
*Cladonia subtenuis* je na Floridě asociována s jednou linií řasy *Asterochloris* (subtyp IIa) (Yahr et al., 2004), která se na jiných lokalitách nevyskytuje, z čehož vyplývá, že houboví symbionti zde mají relativně vysokou specificitu pro řasového partnera. Nicméně *C. subtenuis* byla nalezena na většině území východu Severní Ameriky a tudíž musí tvořit partnerství i s jinými druhy řas, což napovídá tomu, že houbová specificita se v tomto případě snižuje se zvyšující se zeměpisnou šířkou. Na Floridě je mykobiont omezen zcela pouze na jeden genotyp řas (IIa), naproti tomu v jiných oblastech Severní Ameriky mykobiont asociuje i s jinými genotypy (IIb, IIc, IId), což dokazuje nedostatek specificity. Lze tedy říci, že lišejník *C. subtenuis* je obecně specifický na subtyp II, ale nikoliv na jednu určitou linii v rámci této skupiny (Obrázek 8) (Yahr et al., 2006).

### 5.3 HOUBOVÁ SELEKTIVITA

Frekvence sdružení s kompatibilním partnerem tedy selektivita je dynamická a závislá na prostředí, je tedy určitou mírou ekologické specializace (Yahr et al., 2006). Selektivita je v lišejníku nerovná, neboť houby si mohou vybírat velmi specifické řasové genotypy, na druhou stranu jsou řasy vysoce tolerantní a asociují s několika houbovými partnery (Piercey-Normore a DePriest, 2001). Selektivita je stejně jako specificita převážně zkoumána z houbového pohledu (Fedrowitz et al., 2012), jelikož houboví partneři v lišejníku jsou více selektivní než jejich řasoví partneři (Tschermak-Woess, 1988). Pokud je selektivita vysoká, znamená to, že houba interaguje s řasovým druhem, který je v daném prostředí méně častý než druhy jiné; nízkou selektivitou je myšleno, že houba asociuje spíše s častějšími druhy fotobiontů (Piercey-Normore, 2006). Selektivita se stejně jako specificita liší dle habitatu a umožňuje tak houbě si vybírat fotobionty, které jsou vhodné pro danou oblast (Yahr et al., 2006). Ač se zdá, že specificita a selektivita jsou v korelaci, není to vždy nutné. Například nízká specifická selektivita může být spojena s vysokou selektivitou ve formě preferovaného sdružení s pouze jednou linií (Yahr et al., 2004).

Některé druhy lišejníku *Nephroma* jsou široce rozšířeny na severní polokouli a rod jako celek má téměř kosmopolitní rozšíření. I přes to je ale mnoho druhů poměrně variabilních, jak morfologicky, tak i chemicky (James a White, 1987). Některé druhy tohoto lišejníku se spojují s konkrétními genotypy sinicového rodu *Nostoc* v rámci většího geografického měřítka, což dokazuje, že tyto houby jsou vysoce selektivní s ohledem na volbu fotobionta. Stále ale platí, že lokální selektivita je daleko vyšší ve srovnání se selektivitou globální, celosvětovou. Příkladem vysoké selektivity ve výběru fotobionta přes obrovskou geografickou vzdálenost je druh *Nephroma partile*, který asociuje s *Nostoc* genotypem A3 a to jak v Evropě, tak i v Severní Americe (Obrázek 4). Další druh *N. resupinatum* nejspíše zahrnuje několik nepopsaných taxonů, a tvoří sesterskou linii k ostatním druhům *Nephroma*. *N. helveticum* sestává ze dvou navzájem heterogenních skupin: *Nephroma helveticum* – komplex A, který se vyskytuje v severní Eurasii a na východě Severní Ameriky (*Nephroma helveticum* Ach. subsp. *helveticum*) a *N. helveticum* – komplex B objevující se v mírných a tropických oblastech identifikovány jako rody *N. tropicum*, *N. isidiosum* a *N. cellulosum* var. *Isidiosum*. Stejně tak byl do dvou robustních poddruhů rozdělen i druh *N. bellum*. První poddruh se vyskytuje v severní Eurasii a Severní Americe, zatímco druhý je znám z východu Asie. U několika druhů byly zjištěny různé genotypy sinice *Nostoc* v rámci stejné nebo odlišné geografické oblasti – například promiskuitní *N. bellum* je v Evropě spojen s genotypy A1-A4, naproti tomu v Japonsku s genotypy A2, A13 a D2. Na druhou stranu, mnoho druhů obsahuje stejné sinicové genotypy vázané na danou lokalitu výskytu (Obrázek 4)

(Fedrowitz et al., 2012).



**Obrázek 4:** Rozmanitost *Nostoc* genotypů.

Haplotypy fotobiontů A-G jsou rozlišeny dle geometrických tvarů s genotypy, které jsou označeny čísly. Geografické regiony jsou odlišeny barevně. Identické genotypy fotobiontů byly prokázány ve 3 případech: A1, A2 a A3 (podle Fedrowitz et al., 2012).

## 6. VLIV TYPU ROZMNOŽOVÁNÍ NA DIVERZITU FOTOBIONTŮ

Lišejníky se množí buď askospory, které jsou produktem sexuálního rozmnožování, nebo vegetativně pomocí diaspor, tj. pomocí isidií nebo soredií (Ohmura et al., 2006).

Mykobiont, který je součástí lišejníkové stélky, může ovlivnit růst a reprodukci fotobionta, až když je zahájena interakce mezi houbou a řasou, popřípadě sinicí (Ahmadjian a Jacobs, 1981). Poté, co houba vybere vhodného fotobionta, může houba pěstovat tohoto fotobionta v tzv. monokulturách (Piercey-Normore a Deduke, 2011).

Vegetativním rozmnožováním se vytvářejí soredia, které obsahují oba symbionty, naopak sexuálním rozmnožováním vytváří houbový partner askospory, které řasového fotobionta neobsahují, čímž podporují nové kombinace symbiocy při každém případě rozptýlení.

Množením sorediemi by se tedy měla vyloučit možnost transferu řas mezi houbovými genotypy a měla by být podporována stejná genetická kombinace ve všech potomcích (Piercey-Normore a Deduke, 2011), nicméně transfer řasových genotypů například mezi houbovými partnery ve striktně asexuálním rodu lišejníku *Lepraria* je i přes to prokázán. Proto je u mnoha lišejníků větším limitujícím faktorem pro spojení řasy a houby ekologická preference řasy, než dostupnost řas díky různým reprodukčním způsobům (Nelsen a Gargas, 2008). Citlivost řasových partnerů na prostředí je tedy důležitým faktorem pro zachování diverzity symbiontů v rámci lišejníkových asociací (Piercey-Normore a Deduke, 2011).

V symbióze, kde se uplatňuje horizontální přenos fotobiontů, se partneři odpojují během pohlavního rozmnožování houbového partnera (Honegger et al., 2004). Výsledkem rozmnožování jsou askospory, které klíčí a vyhledávají nové řasové partnery. Tím dochází k relichenizaci, což vede k znatelným rozdílům v genetické struktuře symbiotických partnerů (Werth a Sork, 2010).

Asociace několika různých řasových genotypů s jedním houbovým genotypem podporuje hypotézu o horizontálním přenosu symbionta. Sexuální strategie houbového partnera má tudíž za následek, že k relichenizaci musí dojít v každé nové generaci de novo (Yahr et al., 2006). Naopak přísně vertikální přenos vede obecně k podobným genetickým strukturám mezi symbionty (Werth a Sork, 2010), nicméně asymetrie genového toku mezi symbiotickými partnery může vést k různé genetické struktuře (Sullivan a Faeth, 2004).

Pokud je vztah mezi mykobiontem a fotobiontem v daném prostředí optimální, pak převažujícím způsobem rozmnožování u druhů se smíšenými asexuálními a sexuálními propagačními systémy je rozmnožování asexuální. Naopak při změně prostředí vzniká suboptimální symbióza, čímž se snižuje globální fitness a může být preferována sexuální reprodukce, poskytující přístup k novým partnerům (del Campo et al., 2012).

## 7. VLIV ENVIRONMENTÁLNÍCH PODMÍNEK NA DIVERZITU FOTOBIONTŮ

Pokud by byl mykobiont schopen pro fotobionta vytvořit zcela stabilní životní podmínky, pak by byl výskyt fotobiontů ovlivněn pouze vlastnostmi habitatu. Přesto byly u mnoha různých druhů fotobiontů nalezeny určité vzory jejich distribuce (Peksa, 2011).

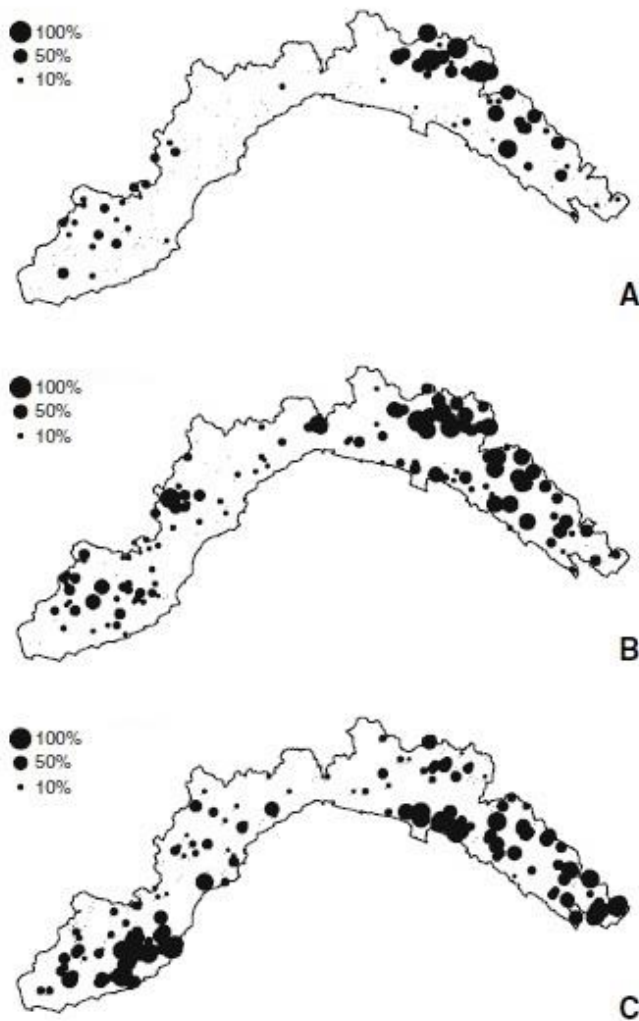
Je všeobecně známo, že některé linie fotobiontů, jako je například *Trebouxia jamesii* nebo některé *Nostoc*, jsou široce rozptýlené a tím pádem i více přizpůsobivé environmentálním podmínkám. Avšak na druhou stranu existují i linie, které se objevují jen v určitých regionech a jsou tedy přizpůsobené pouze určitým podmínkám prostředí (Peksa, 2011).

Diverzita fotobiontů lišejníků je tedy ovlivněna především vnějšími environmentálními podmínkami daného habitatu. Fotobionti mohou být ovlivnitelní jak klimatickými, tak i substrátovými podmínkami. Mezi klimatické vlivy patří např. úhrn srážek, teplota, nadmořská výška, struktura lesa nebo vliv mikropolutantů; mezi ty substrátové poté např. druhy stromů u epifytických druhů nebo chemismus půd a hornin mající vliv na terestrické druhy lišejníků.

Druhovou bohatost v teplých oblastech (nízkých zeměpisných šířkách) představuje především množství vody, ve studených oblastech (vysokých zeměpisných šířkách) naopak množství energie (Hawkins et al., 2003). Lišejníky obecně mají velmi širokou škálu optima z hlediska vlhkosti, teploty, kvality substrátu, stability substrátu, přísunu živin, atd., nicméně platí několik hypotéz: 1) druhová bohatost lišejníků je zvyšována větším úhrnem srážek; 2) zvýšená teplota ve vlhké oblasti má efekt pozitivní, ale v suchých oblastech negativní; 3) epifytická druhová bohatost se zvyšuje také s výškou lesa a to díky větší kontinuitě lesa (Marini et al., 2011).

Distribuce jednotlivých druhů lišejníků může být užitečným nástrojem pro posuzování bioklimatických vlastností území, jelikož tyto symbiotické organismy, na rozdíl od vyšších rostlin a živočichů, jsou více selektivně rozmístěny podél ekologických gradientů a lokální klima hraje hlavní roli (Nimis a Losi, 1984). Například region Ligurie, který se nachází v severozápadní Itálii, je významný výraznými přechody životního prostředí. Tento region je rozdělen do 4 hlavních bioklimatologických oblastí: 1) montánní s nadmořskou výškou nad 1000m.n.m. s dominujícími bukovými lesy; 2) vlhký submediterán 400-1000m.n.m. s lesy dubo-habrovými; 3) Středomoří 0-800m.n.m. v pobřežních oblastech; a 4) suchý sub-mediterán v údolí řeky Pád (Nimis, 2003). Co se týče lišejníků, ty jsou rozděleny dle ekologické odpovědi na klimatické proměnné do tří skupin korelujících víceméně s klimatickým rozdělením výše:

skupina související se studeným vlhkým klimatem v oblastech Ligurských Apenin a přímořských Alp (např. *Parmelina pastillifera*, *Hypogymnia physodes*, *Buellia griseovirens*), dále skupina vyskytující se ve vlhkém klimatu s širším gradientem teploty převážně na východě regionu (*Flavoparmelia caperata*, *Parmotrema chinense*, *Normandina pulchella*), a nakonec skupina adaptovaná na teplé klima, ať už suché nebo vlhké, v pobřežním pásu (*Xanthoria parietina*, *Flavoparmelia soredians*, *Heterodermia obscurata*, *Parmotrema reticulatum*) (Obrázek 5) (Giordani a Incerti, 2007).



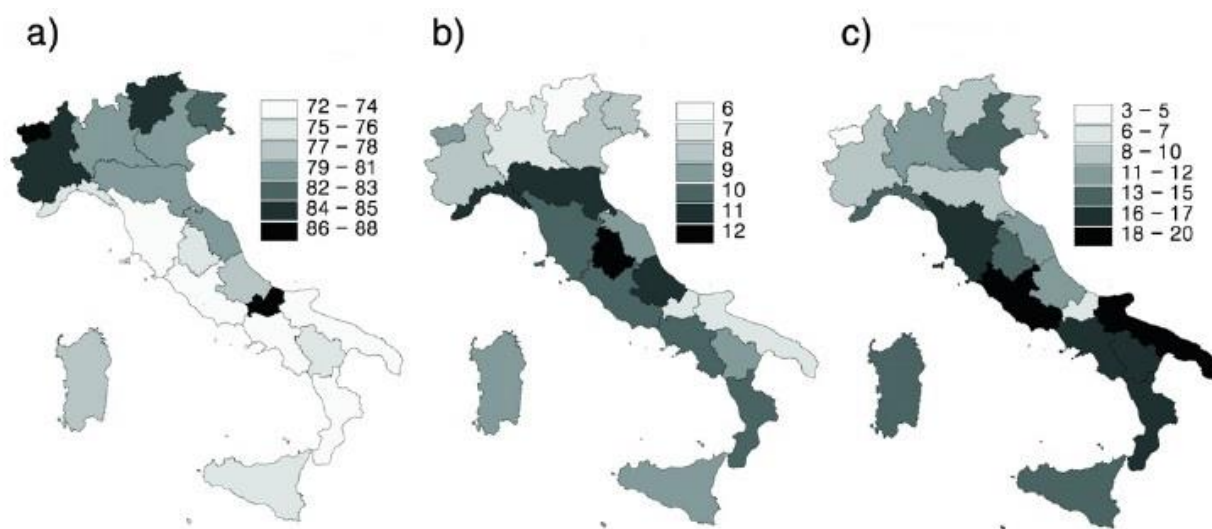
**Obrázek 5:** Model distribuce druhů v oblasti Liguria v Itálii.

Skupina A ukazuje horskou distribuci (východní Ligurské Apeniny a Přímořské Alpy), B obsahuje lišejníky, které jsou umístěny převážně v týlových oblastech východní části regionu a druhy C jsou rozmístěny po úzkém pobřežním pásu a to jak na východě i na západě (podle Giordani a Incerti, 2007).

## 7.1 KLIMATICKÉ VLIVY

### 7.2.1 vliv teploty a množství srážek

Srážky jsou dominantní hnací silou lišejníkové druhové bohatosti a to bez ohledu na typu fotobionta, což jedinečně potvrzuje, že deštivé klima je klíčovým faktorem druhově bohatého společenství (Giordani a Incerti, 2007). Vlhké deštivé regiony jsou totiž charakteristické delším obdobím s velkou vzdušnou vlhkostí, která je vhodná pro růst a rozmnožování lišejníků. Teplota je pozitivně vztažena k druhové bohatosti lišejníků, jejichž fotobiontem je řasa *Trentepohlia*; naopak u lišejníků obsahující zelenou chloroidní řasu nebo sinici, se nenašla souvislost s tímto faktorem (Marini et al., 2011). Velká většina lišejníků je v symbióze s kokálnými zelenými řasami, jejichž druhová bohatost je pozitivně spojená s množstvím srážek a výškou lesa (Will-Wolf et al., 2006). Výskyt epifytických lišejníků se sinicemi silně souvisí s vlhkostí vzduchu (Goward a Spribille, 2005), jelikož sinice potřebují pro aktivaci fotosyntézy tekutou vodu (Lange et al., 1993). Cyanolišejníky jsou velmi citliví na sucho a proto jich je co se týče např. Itálie, více na západní straně a na severu v oblasti Alp, kde se vyskytují vlhké lesy horského pásu (Marini et al., 2011). Lišejníky s řasovým partnerem *Trentepohlia* mají fotosyntetické optimum v teplém stinném místě. Tyto lišejníky lze najít na stanovištích s vysokou vzdušnou vlhkostí - subtropický a tropický pás a oblasti s pobřežním vlivem (Obrázek 6) (Nimis a Tretiach, 1995). Očekává se, že současné globální oteplování a s ním spojené zvyšování teploty nemá negativní vliv, u *Trentepohlia* se dokonce uvažuje o vlivu pozitivním. Daleko větší vliv než globální oteplování má na diverzitu intenzivní lesní hospodářství, které způsobuje vážný dopad na druhové bohatství lišejníků s kokálnými zelenými řasami. U lišejníků s rodem *Trentepohlia* a sinicemi ovšem nebyl zcela negativní vliv pozorován (Marini et al., 2011).



**Obrázek 6:** Mapa podílu (vyjádřeno v %) druhů lišejníků v symbióze s a) chlorokoidními zelenými řasami, b) sinicemi a c) Trentepohlií v 20 regionech Itálie (podle Marini et al., 2011).

Další příklad vlivu teploty a míry ozáření na diverzitu fotobiontů je znám u druhu *Ramalina farinacea*, který představuje příklad, kdy houbový druh asociuje se dvěma různými fotobionty rodu *Trebouxia*. Tito fotobionti, označené jako linie TR1 a TR9, spolu sice ve stélce koexistují, ale liší se ve fyziologických reakcích na různé podmínky prostředí. Fotobionti linie TR9 preferují relativně vysoké teploty spojené s vysokou ozářeností, naopak fotobionti linie TR1 mají optimum spíše v nízkých nebo středních teplotách (del Campo et al., 2012; Casano et al., 2010). Je tedy možné, že mykobiont v tomto lišejníku využívá dva typy řas ve stresujících a měnících se podmínkách prostředí, čímž si zvyšuje proti změnám toleranci (zvyšuje si ekofyziologické fitness). Z toho také plyne dominance k určitému typu řasy dle habitatu – linie TR1 se dominantně vyskytuje na Pyrenejském poloostrově, linie TR9 spíše na Kanárských ostrovech (del Campo et al., 2012).

Globálně distribuovaný a ekologicky variabilní krustozní lišejník *Tephromela atra* roste na různých substrátech (křemičité a vápencové skály, beton i kůra), v různých nadmořských výškách a obecně v rozdílných ekologických podmínkách, včetně mořského pobřeží, suchých středomořských oblastí a dokonce i chladných vysokohorských stanovišť. Druhy rodu *Tephromela* rostoucí v Alpách a ve vysokých polohách v Peru jsou vysoce specifické vůči fotobiontům. Mykobionti totiž tvoří symbiotickou interakci pouze s fotobionty druhu *Trebouxia simplex*, který se obecně vyskytuje v lišejnících studených stanovišť (Muggia et al., 2014).

*Cetraria aculeata* je extrémně široce rozšířený druh lišejníku i přes to, že se jedná o lišejník rozmnožující se převážně vegetativně pomocí fragmentů. Tento druh se totiž vyskytuje v arktické tundře, stejně tak jako ve stepích a boreálních a mírných oblastech. *C. aculeata* je velmi specifickým druhem, jelikož se spojuje pouze s jednou fylogenetickou linií zelené řasy *Trebouxia jamesii*, nicméně její alelická diverzita je vysoká. Proto je tento druh lišejníku také silně selektivním - vybírá totiž různé haplotypy dle odlišných ekologických podmínek, v první řadě dle teploty. U druhu *C. aculeata* variabilita fotobiontů také vysvětlována pomocí jejich vertikálního přenosu. Tyto předpoklady vysvětlují, že ačkoliv se řasy šíří společně s houbovým partnerem, tak značná část jejich genetické variability je dána klimatem. Mykobiont totiž asociuje přednostně s těmi druhy, které jsou lokálně adaptované (Fernández-Mendoza et al., 2011), jak už bylo zmíněno výše.

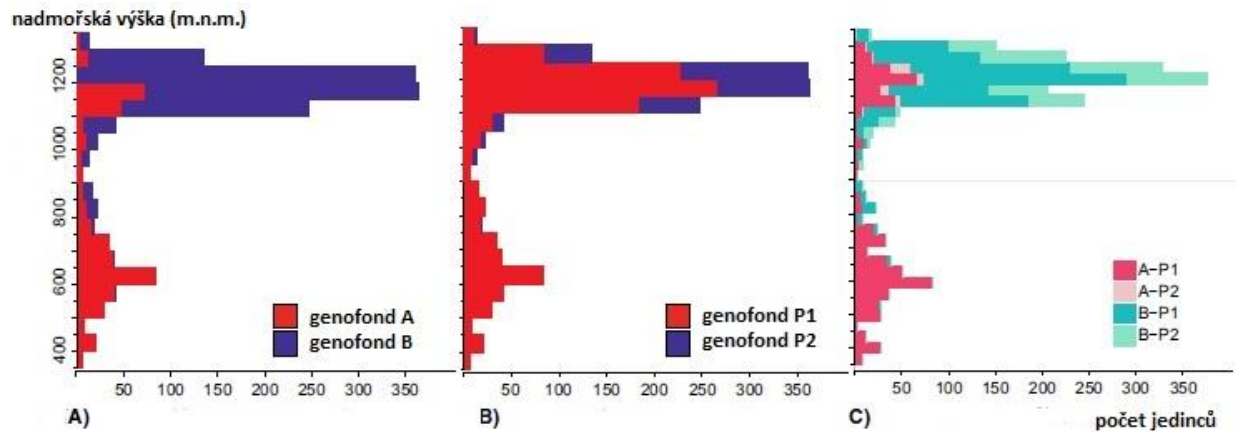


### 7.1.2 vliv nadmořské výšky

Lišejník *Lecanora rupicola*, jehož řasovým partnerem je rod *Trebouxia*, roste na skalách s vyšším obsahem křemíku. Tento druh lišejníku je fertilní, tudíž vytváří plodnice s askospory, což naznačuje, že má velmi nízký stupeň selektivity pro fotobionty a může asociovat s různými druhy řas. Naopak jiné druhy *Lecanora*, například *L. lojkaeana* a *L. rouxii*, jsou sterilní a vytváří soredie, které obsahují oba lišejníkové partnery. *L. rupicola* má širokou ekologickou amplitudu – tento druh byl totiž nalezen jak v chladných vysokohorských biotopech, tak i v nížinných oblastech Středomoří. Vysokohorské populace *L. rupicola* obsahují nejčastěji fotobionty *T. simplex*, přičemž tento druh fotobionta nebyl nalezen v nížinných oblastech Středomoří (Blaha et al., 2006). Tato nepřítomnost v nížinách je nejspíše zapříčiněna nepříznivými klimatickými podmínkami, tedy sluncem exponovanými skalními povrchy, kde příliš vysoké teploty zamezují reprodukci *T. simplex*, na které jsou adaptované jiné druhy. Optimální teploty pro rozmnožování, tedy pro tvorbu spor, jsou daleko nižší, nedosahující ani 20°C (Blaha et al., 2006; Tschermak-Woess, 1988).

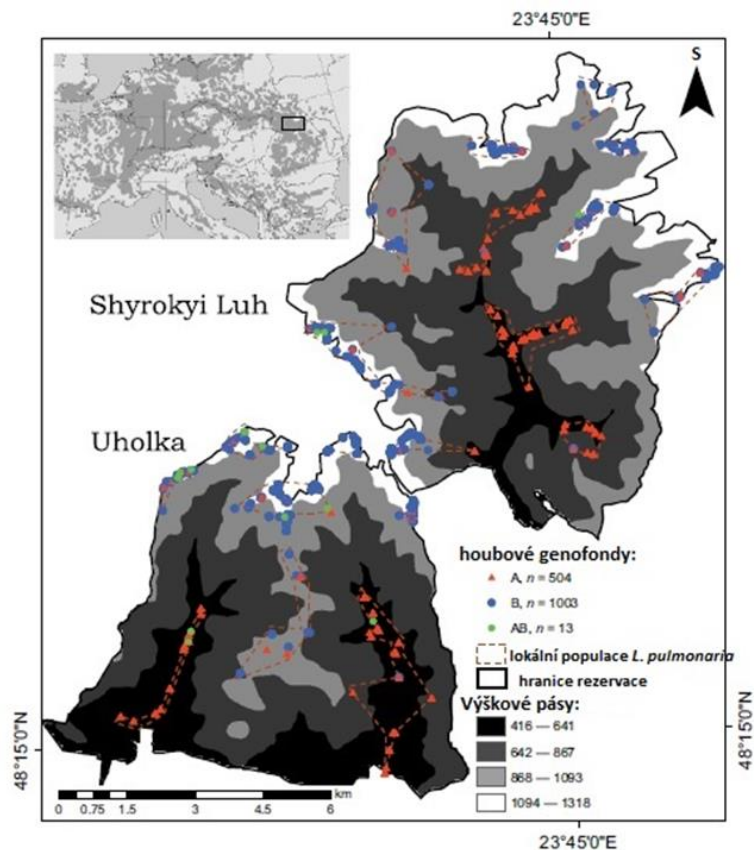
Další fotobiont, který se diverzifikuje dle nadmořské výšky je *Dictyochloropsis reticulata*, který se vyskytuje uvnitř lupenitého lišejníku kolonizujícího stromy *Lobaria pulmonaria*, který vytváří tripartitní lišejníkovou symbiózu, jelikož vedle primární zelené řasy zde najdeme i sekundárního fotobionta, kterým je sinice (Nadyeina et al., 2013). Tento druh je epifytem prvotních nebo starých bukových lesů v kontinentální Evropě, regionálně může být ovšem nalezen i v zalesněných pastvinách a kaštanových sadech, kde stromy často přetrvávají po staletí (Júriado et al., 2011). Se samotným faktorem nadmořské výšky souvisí dále také několik environmentálních faktorů, jako je teplota vzduchu, sluneční záření a vzdálenost od vody. Výška stélky lišejníků souvisí se stupněm kontinuity lesa a také na poloze na stromě, jelikož čím výše na kmeni se lišejník nachází, tím více je pro ně světlo dostupné (Nadyeina et al., 2014). U daného druhu existují dva různé houbové (A a B) a řasové (P1 a P2) genofondy, z nichž častějšími jsou B (téměř 66%) a P1 (Obrázek 7). Většina mykobiontů je přiřazena ke genofondům A nebo B, ale několik jedinců má hybridní sterilní genofond AB – tito jedinci jsou rozmístěny pouze podél vysokých svahů a údolí, nikoliv ve vysokých horách kolem vrchní hranice lesa. Nejčastější asociace, tedy B-P1, je distribuována převážně nad 900m.n.m. Další kombinace genofondů A-P1 je jako jediná nížinná, vyskytuje se v blízkosti řek na spodních částech svahů a podél údolí, nicméně se tato kombinace vyskytuje i ve vyšších nadmořských výškách, což vede k tomu, že její životní optimum je daleko širší, než u předešlé kombinace. Obě zbylé asociace s řasovým genofondem P2 se nacházejí pouze v oblastech nad 900m.n.m. Z toho vyplývá, že řasový genofond P2 je jasně

spřízněn s vysokohorskými oblastmi, zatímco genofond P1 se vyskytuje podél celého výškového spádu. Co se týče mykobionta, genofond A obsahuje nížinné a lužní populace okolo řek a genofond B roste ve vyšších nadmořských výškách převážně daleko od toků (Obrázek 7 a 8) (Nadyeina et al., 2013).



**Obrázek 7:** Výškové rozdělení 2 houbových genofondů A a B (A), 2 řasových genofondů P1 a P2 (B), a 4 sdružení mezi nimi (C).

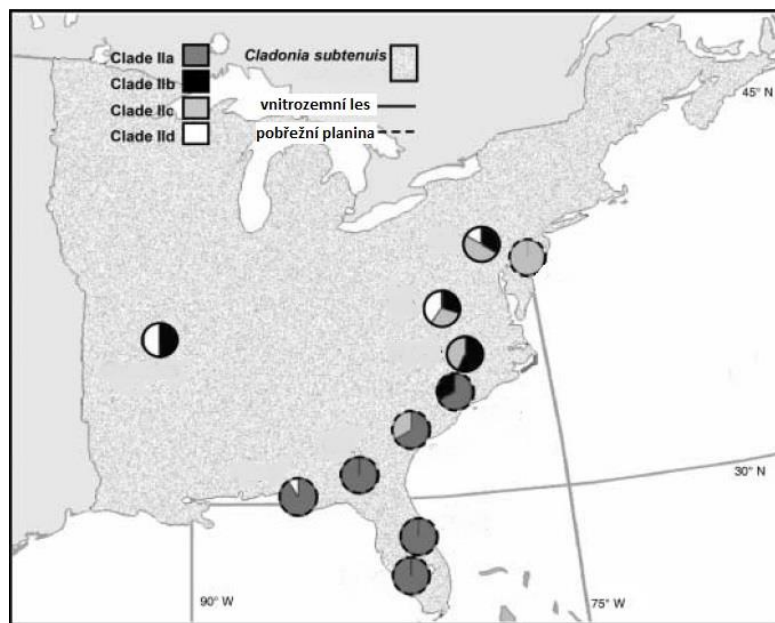
Nejčastější sdružení B-P1 bylo distribuováno převážně v nadmořské výšce nad 900m.n.m. Kombinace A-P1 je sice méně častá, ale za to je rovnoměrně rozložena po celý výškový spád (350-1350m.n.m.). Nakonec kombinace s řasovým genofondem P2 jsou stejně jako v prvním případě omezeny na oblasti nad 900m.n.m. (podle Nadyeina et al., 2013).



**Obrázek 8:** Geografická lokace horských svahů Uholka a Syrokyi Luh s pravěkými bukovými lesy ve východní Evropě.

Šedé odstíny ukazují výškové pásy. Stromy s *Lobaria pulmonaria*, které obsahují houbový genofond A jsou označeny červenou barvou, genofond B modrou barvou a hybridi AB barvou zelenou (podle Nadyeina et al., 2013).

Houba *Xanthoparmelia*, vyskytující se v subalpínské oblasti v jižním Utahu, asociuje spolu se zelenými řasami *Trebouxia*, které jsou velmi flexibilní. V těchto subalpínských podmínkách byly nalezeny převážně řasy patřící do subtypu *T. arboricola* nebo *T. gigantea*, které se dále diverzifikují v rámci stanoviště dle určitých nik. Nicméně žádné jasné vzory sdružení dle zeměpisné polohy nebyly nalezeny. Existují tedy lokálně specifické rozdíly v rozmanitosti fotobiontů, které spolu s nízkou selektivitou dokazují, že flexibilita fotobiontů může hrát velmi významnou roli v úspěšné kolonizaci lišejníků (Leavitt et al., 2013).



**Obrázek 9:** Distribuce *Cladonia subtenuis* a podíl jejich hlavních řasových subtypů (clades) v různých lokalitách na území Floridy a východního pobřeží Severní Ameriky.

Koláčové grafy pro pobřežní pláně jsou značeny čárkovaně, plné čáry obklopují místa ve vnitrozemí. Odstín bílá až černá znázorňuje různé subtypy řas (podle Yahr et al., 2006).

### 7.1.3 vliv zeměpisné šířky

Na obrázku 9 je vyznačena frekvence řasových subtypů lišejníku *C. subtenuis*, které jsou nerovnoměrně distribuovány napříč jednotlivými oblastmi na Floridě a na východním pobřeží Severní Ameriky. Bylo zjištěno, že specializace těchto subtypů řas není predikována pouze houbovými liniemi, ale závisí především na místním prostředí. Naopak lze říci, že za distribuci různých houbových genetických variací nemohou geografické faktory, jelikož houbové populace jsou panmiktického rozsahu. Zatímco se všechny řasové genotypy subtypu IIa (tmavě šedá) vyskytují v jižní pobřežní pláni jižně od 35° severní šířky, naopak většina řas patřící do genotypu IIb (černá) a IIc (světle šedá) byla nalezena ve vyšších zeměpisných šířkách. Genotyp IID je pak spíše adaptován na vnitrozemské klima lesů (Obrázek 9) (Yahr et al., 2006).

### 7.1.4 diverzita v Antarktidě

Lišejník *Cetraria aculeata* je příkladem druhu, jehož fotobiontí populace v Antarktidě mají nízkou genetickou rozmanitost. Všeobecně platí, že mykobiontí populace jsou nejvíce diverzifikovány v arktických oblastech, na rozdíl od fotobiontů, které vykazují největší diverzitu v oblastech mírného pásma. Směrem k pólům se rozmanitost snižuje a to výrazněji k Antarktidě než k Arktidě, což naznačuje hypotézu, že při určování variability antarktických populací fotobiontů hrají ekologické faktory menší roli. *C. aculeata* se v první řadě diverzifikovala v oblasti Arktidy a později byl tento druh rozšířen dále na jižní polokouli. Proto je velmi pravděpodobné, že snížená genetická rozmanitost na jižním pólu je způsobena efektem zakladatele (tzv. founder efekt) a kolonizací na velkou vzdálenost (Domaschke et al., 2012). Životní prostředí Antarktidy patří k nejnepříznivějším na Zemi (nízké teploty, silný vítr, extrémní sucho a dlouhodobá tma), nicméně globální změny klimatu zapříčiňují v posledních letech nárůst teploty (Turner et al., 2005) a tím se rozšiřuje dostupnost stanovišť vhodných pro růst lišejníků a jejich rozmnožování.

### 7.1.5 specializace fotobiontů na světelné podmínky

Velmi specifický druh lišejníku *Ramalina menziesii* se zaměřuje na asociaci s konkrétním fotobiontem *Trebouxia decolorans*. Na rozdíl od mykobionta, který neprojevil žádnou diferenciaci genotypu, co se týče růstu na různých druzích *Quercus* (*Q. agrifolia*, *Q. douglasii* a *Q. lobata*), genotypy fotobiontů vykazovaly silnou substrátovou diferenciaci. *R. menziesii* je

tudíž místně přizpůsoben druhům *Quercus* díky specializaci řasových partnerů. Druhy *Quercus* se liší v prvé řadě kvalitou stanoviště, jelikož *Q. agrifolia* je stálezelený, neopadavý druh a zbylé dva jsou opadavé. Bylo zjištěno, že *R. menziesii* se obecně hojněji vyskytuje na opadavých druhích dubů, jelikož porost tvořený *Q. agrifolia* je mnohem uzavřenější, než u lesů opadavých, kde *R. menziesii* dosahuje v zimě rychlejšího růstu. Stromy totiž po opadu umožní větší průnik světla, které autotrofní řasy potřebují pro pohon mechanismu fotosyntézy. Existují ovšem linie *Trebouxia*, které jsou obecně adaptovanější na mikroklima v zastíněných lesích, i linie, které jsou naopak adaptovány na podmínky, které poskytují opadavé lesy. Ačkoliv se tato diference řasových symbiontů jeví na první pohled jako příklad substrátové specificity, ve skutečnosti jde jen o další příklad vlivu klimatu, konkrétně množství dostupného světla. Dříve bylo myšleno, že dalšími potenciálními faktory, které by mohly ovlivnit rozdíly v genetické struktuře fotobiontů, jsou také chemické a fyzikální vlastnosti kůry stromů. Nicméně v korunové oblasti stromů, nejsou rozdíly kůry napříč druhy stromů tolik výrazné, a tudíž se tento faktor nebere jako zcela významný jako výše uvedené sluneční záření (Werth a Sork, 2010).

### 7.1.6 městské části vs. předměstí

*Parmotrema tinctorium* se šíří zásadně vegetativně pomocí isidií. Mykobiont je vysoce selektivní k fotobiontům, jelikož všichni fotobionti byli identifikováni jako *Trebouxia corticola*. *T. corticola* v současnosti obsahuje několik fylogenetických skupin, což naznačuje velkou genetickou diverzifikaci. Genetická diverzita fotobiontů v městských částech je velmi chudá, na rozdíl od předměstí, kde je daleko vyšší. Toto může být způsobeno efektem úzkého hrdla zakladatele v populacích, které se zotavují z dřívějšího poškození znečištěním, nebo také variabilní selektivitou *P. tinctorium* v závislosti na prostředí (Ohmura et al., 2006).

Nízká diverzita *P. tinctorium* je v městské oblasti okolo přístavu Shizimu v Japonsku, kde bylo v 70. letech minulého století velmi silně znečištěno ovzduší vysokou koncentrací oxidu siřičitého. Výskyt tohoto druhu byl zcela eliminován v oblastech nad 0,02ppm SO<sub>2</sub> po několik let (Sugiyama, 1973). Výrazná změna nastala po roku 1967, kdy byl vyhlášen Základní zákon pro environmentální znečištění (*Basic Law for Environmental Pollution*), díky kterému byla koncentrace SO<sub>2</sub> snížena na 0,01ppm, která již pro tento druh není limitující. Nízká genetická diverzita v městské oblasti může být dána kromě jiných faktorů i tím, že pouze přísně kompatibilní řasa může být fotobiontem lišejníků v těžkém prostředí (Ohmura et al., 2006).

### 7.1.7 vliv kapalné vody

Fotobionti získané z ombrofobních, neboli lišejníků, které nesnášejí celoroční a vydatné deště, jsou geneticky odlišné od těch, které se běžně vyskytují v ombrofilních (dešťomilných) druzích. Tento faktor spolu s dalšími, jako je například teplotní a světelný režim způsobuje například disperzi řasových linií druhu *Asterochloris* (Peksa, 2011).

Ombrofobní druhy žijí na lokalitách, jako jsou skalní převisy nebo určité části kmenů stromů. Tyto habitaty jsou víceméně chráněné před deštěm a světlem, avšak jsou významné vysokou vzdušnou vlhkostí a pára je zde jediným zdrojem vody. Fakt, že v těchto podmínkách jsou suchomilnější druhy schopny přežít, závisí hlavně na tom, že jejich stélka postrádá některé složité struktury a tím je umožněna účinná absorpce vody ze vzduchu. Na druhou stranu dešťomilné druhy lišejníků vyžadují vystavení přímému dešti a slunečním paprskům. Bylo opravdu prokázáno, že v těchto odlišných životních podmínkách se vyskytují odlišné genotypy řas. Nicméně se abnormálně může vyskytnout možnost, že dešť preferující genotypy mohou být nalezeny v ombrofobních druzích lišejníků či naopak. Například ombrofobní druh *Lepraria rigidula* byl označen v některých případech jako ombrofilní díky specifickému stanovišti, kterým byly mechorosty pokryté a dešti vystavené okraje skály (Peksa a Škaloud, 2011).

### 7.1.8 globální oteplování

Dopad celosvětové změny klimatu na diverzitu lišejníků je relativně nedávný problém detailněji studovaný posledních několik desítek let. Z dlouhodobějšího sledování nicméně vyplývá, že lišejníky reagují na globální oteplování (Insarov et al., 1999). Například v Nizozemsku klesá počet arktických a alpsko / boreálně-montánních druhů, zatímco (sub)tropické druhy jsou invazní (van Herk et al., 2002). Naopak v západní Evropě se zdá, že epifytických druhů je v důsledku globálního oteplování spíše více (Aptroot a van Herk, 2007).

## 7.2 VLIV SUBSTRÁTU

Mnoho druhů lišejníků roste na kovem znečištěném substrátu. Míru snášenlivosti kovů udává v lišejníku fotobiont, který je na tento typ znečištění více citlivý, než jeho partner (Peksa, 2011).

Příkladem různé citlivosti vůči chemickému složení podkladu lišejníků je řasový rod *Asterochloris*, kde nejméně dvě linie jsou detekovatelné dle této ekologické charakteristiky.

Jeden genotyp se vyskytuje v lišejnících, které rostou na křemičitých horninách; druhá naopak v lišejnících, které se křemíku v horninách vyhýbají a rostou na horninách chudých na tento prvek, jako jsou břidlice a čediče (Peksa, 2011).

Komunita *Acarosporetum sinopicae* obsahuje chalkogenní lišejníky, které rostou mezi kameny obsahující těžké kovy, převážně síran železitý (Beck, 1999). Jelikož z asociace lišejníku je na těžké kovy citlivějším partnerem fotobiont než mykobiont (Bačkor et al., 2010), lze toto extrémní životní prostředí považovat jako vysvětlení výskytu jediného druhu fotobionta, *Trebouxia jamesii*. V rámci tohoto druhu byly definovány ale dva rozdílné poddruhy, které se liší jak morfologicky, tak molekulárně. Nový poddruh *T. jamesii subsp. angustilobata* se liší od typické *T. jamesii subsp. jamesii* tím, že má krenulátní chloroplast (chloroplastové laloky jsou mnohem jemnější), nicméně pyrenoid mají oba poddruhy stejný (nezřetelný, centrální). *T. jamesii subsp. jamesii* je schopen růst i v kapalných roztocích  $\text{FeCl}_2$ , kdežto jiné kmeny *T. jamesii*, které nerostou na horninách s velkým množstvím kovů, nejsou schopny tolerovat vysoké koncentrace železa (Beck, 1999).

Lišejníky rostoucí v oblastech s vysokým obsahem těžkých kovů jsou známé tím, že množství těchto kovů hromadí ve svých stélkách. Příkladem je například *Lecidea lactea*, která roste na měďných pyritových skalách ve Skandinávii, a obsahuje ve své sušině až 5% mědi (Purvis et al., 1987). Lišejníky rodu *Cetraria* a *Cladonia* jsou k pokladu připevněny jen malou plochou a proto obsah mědi v jejich stélkách je daleko nižší. Avšak například stélky druhů *Cladonia cf. novochlorophaea* a *Cladonia pyxidata* vykazují vyšší obsah tohoto prvku. Tento vyšší obsah kovu lze vysvětlit tím, že tyto druhy jsou silněji spojené se substrátem, což vede k vyššímu zachycení půdních částic. Obdobně lze vysvětlit vyšší obsah těžkých kovů u druhu *C. pleurota* rostoucího v Ontariu v Kanadě (Bačkor a Fahselt, 2004). Nicméně vztah mezi výskytem fotobiontího druhu a množstvím mědi v lišejníkové stélce nebyl nalezen. Stejně druhy řas se totiž vyskytovaly ve stélkách s vysokým i s nízkým obsahem tohoto prvku. Například *Asterochloris clade A* byl nalezen, jak v *C. cf. Novochlorophaea*, tak i v *C. mitis*, který obsahuje čtyřikrát méně mědi, než druh předešlý (Bačkor et al., 2010).

U charakteristického norského lišejníku *Lobaria pulmonaria* bylo zjištěno, že obývá převážně odvodňovací kanály pod ránami na starých kmenech různých listnatých stromů (např. *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia* a *Betula pubescens*), nikoliv na jehličnatých, které v těchto lesích dominují. Tyto oblasti kanálků jsou bohatší na minerály a mají vyšší pH než zbytek kůry, která je spíše pokryta acidofilními epyfitickými společenstvy (např. *Pseudevernia*). *Lobaria* byl dříve lišejníkem v Evropě všudypřítomným, a toto jeho

omezení na mikrohabitat souvisí pravděpodobně s negativním účinkem kyselého deště. Kvůli kyselému dešti totiž klesá pH, čímž se snižuje schopnost fixace dusíku sinicového symbionta rodu *Nostoc* (Gilbert, 1986). Dalším problémem jsou také moderní lesnické metody (Gauslaa, 1995). Díky kácení lesů se snižuje početnost druhů a *L. pulmonaria* se dnes považuje za indikátor starých lesů s dlouhou ekologickou spjitostí (Rose, 1988). Dalším faktorem, který výrazně ohrožuje tento druh lišejníku, je vyšší znečištění vzduchu, jelikož *Lobaria* je velmi citlivý na obsah oxidu siřičitého ve vzduchu (Hawksworth a Rose, 1970). V dnešní době je výskyt *Lobaria* převážně omezen na oblasti s velkým obsahem vápníku v půdě, které jsou částečně odolné vůči acidifikaci a udržují tak vyšší pH (Gauslaa, 1985).

Další příklad vlivu substrátu je výrazný u cyanolišejníků, které obsahují sinice rodu *Nostoc*. Rod *Nostoc* je na základě molekulárních dat rozdělen do dvou podskupin: epifytické druhy lišejníků obsahují sinice patřící do *Nephroma* skupiny, naproti tomu fotobionti pozemských cyanolišejníků, symbionti z kořenů cykasů a vojně žijící druhy patří do skupiny *Peltigera*. Rozšíření cyanolišejníků je převážně ovlivněno několika klíčovými druhy (např. *N. parile* a *P. tripophylla*), které produkují masivní množství symbiotických diaspor. Okrajové druhy, jako jsou *N. bellum* a *N. resupinatum* produkují pouze spory hub a mohou být do značné míry závislé na rozšíření základních druhů vhodných cyanobiontů. Bylo také zjištěno, že se mnoho diaspor klíčových druhů rozšíří na suboptimální substrát. Tím dojde k jejich rozpadu a uvolnění cyanobiontů, které mohou být následně včleněny do stélek mykobiontů okrajových druhů (Rikkinen et al., 2002).

Dalším faktorem, který vytváří vliv substrátu na diverzitu fotobiontů, je stáří lesa, jelikož čím je les starší, tím jsou stromy vyšší a substrátově stabilnější (Moning et al., 2009). Naopak zkrácené cykly mladého podrostu mají pravděpodobně negativní dopad na většinu druhů lišejníků vzhledem k vysoké disturbanci a nízké kontinuitě lesa (Marini et al., 2011). Společně s lesním hospodářstvím má věk lesa také nepřímý vliv prostřednictvím mikroklimatických podmínek, jelikož uvnitř starých narušených lesů má mikroklima tendenci být vyrovnané a vlhčí a tím favorizuje růst druhů mající rádi vlhkost (Ellis et al., 2009). Tato interakce mezi strukturou lesa a klimatem byla prokázána na místní úrovni, ale stále není jasná a patrná na úrovni biogeografické (Marini et al., 2011).



## 8. ZÁVĚR

Tato literární rešerše shrnula nejvýznamnější vlivy prostředí na lišejníkové stélky a poukázala na to, že nejen houbová selektivita a specificita, ale i dostupnost řas v určitém habitatu, je důležitým mechanismem v diverzifikaci a druhů lišejníků samotných. Je to právě ekologická diferenciacie fotobiontů, která je důležitým faktorem pro rozšíření lišejníků. Naneštěstí je ale diverzita symbiotických řas a sinic často opomíjena a mnoho studií se zaměřuje pouze na diverzitu mykobiontů. Je dokonce možné, že ekologické hypotézy založené pouze na diverzitě makroskopických členů lišejníků, tj. houbové složky, nám přináší pouze částečný, mnohdy dokonce i velmi nepřesný a zkreslený pohled na reálné ekologické nároky a ekologické valence lišejníkových symbiotických asociací. To může mít ve výsledku i zásadní význam pro ochranu lišejníkových společenstev, která je velmi často špatně stanovená. Dalším poznatkem v této rešerši je nedostatečné množství výzkumů týkající se substrátových podmínek a přizpůsobení lišejníků na ně, což by bylo vhodné do budoucna zlepšit.

## SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- AHMADJIAN, V., J. B. JACOBS (1981): Relationship between fungus and alga in the lichen *Cladonia cristatella*. *Nature* 289(5794): 169.
- AHMADJIAN, V. (1988): The lichen alga *Trebouxia*: does it occur free-living? *Plant Systematics and Evolution* 158(2): 243-247.
- APTROOT, A. a C. M. van HERK (2007): Further evidence of the effects of global warming on lichens, particularly those with *Trentepohlia* phycobionts. *Environmental Pollution* 146: 293-298.
- BAČKOR, M. a D. FAHSELT (2004): Physiological attributes of the lichen *Cladonia pleurota* in heavy metal-rich and control sites near Sudbury (Ont., Canada). *Environmental and Experimental Botany* 52(2): 149-159.
- BAČKOR, M., O. PEKSA, P. ŠKALOUD a M. BAČKOROVÁ (2010): Photobiont diversity in lichens from metal-rich substrata based on ITS rDNA sequences. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 73(4): 603-612.
- BECK, A., T. FRIEDL a G. RAMBOLD (1998): Selectivity of photobiont choice in a defined lichen community: inferences from cultural and molecular studies. *New Phytologist* 139(4): 709-720.
- BECK, A. (1999): Photobiont inventory of a lichen community growing on heavy-metal-rich rock. *Lichenologist* 31(5): 501-510.
- BLAHA, J., E. BALOCH a M. GRUBE (2006): High photobiont diversity associated with the euryoecious lichen-forming ascomycete *Lecanora rupicola* (Lecanoraceae, Ascomycota). *Biological Journal of the Linnean Society* 88(2): 283-294.
- CAMPO, E. M. del, S. CATALÁ, J. GIMENO, A. del HOYO, F. MARTÍNEZ-ALBEROLA, L. M. CASANO, M. GRUBE a E. BARRENO (2012): The genetic structure of the cosmopolitan three-partner lichen *Ramalina farinacea* evidences the concerted diversification of symbionts. *FEMS Microbiology Ecology* 83(2): 310-323.
- CASANO, L. M., E. M. del CAMPO, F. J. GARCÍA-BREIJO, J. REIG-ARMIÑANA, F. GASULLA, A. del HOYO, A. GUÉRA a E. BARRENO (2010): Two *Trebouxia* algae with different physiological performances are ever-present in lichen thalli of *Ramalina farinacea*. *Environmental Microbiology* 13(3): 806-818.
- CASSIE, D. M. a M. D. PIERCEY-NORMORE (2008): Dispersal in a sterile lichen-forming fungus, *Thamnia subuliformis* (Ascomycotina: Icmadophilaceae). *Botany* 86(7): 751-763.
- DOERING, M. a M. D. PIERCEY-NORMORE (2009): Genetically divergent algae shape an epiphytic lichen community on Jack Pine in Manitoba. *The Lichenologist* 41(1): 69-80.
- DOMASCHKE, S., F. FERNÁNDEZ-MENDOZA, M. A. GARCÍA, M. P. MARTÍN a Ch. PRINTZEN (2012): Low genetic diversity in Antarctic populations of the lichen-forming ascomycete *Cetraria aculeata* and its photobiont. *Polar Research* 31(0).
- DOMÍNGUEZ-MORUECO, N., H. MORENO, E. BARRENO a M. CATALÁ (2013): Preliminary assessment of terrestrial microalgae isolated from lichens as testing species for environmental monitoring: Lichen phycobionts present high sensitivity to environmental micropollutants. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 99: 35-44.

- ELLIS, Ch. J., R. YAHR a B. J. COPPINS (2009): Local extent of old-growth woodland modifies epiphyte response to climate change. *Journal of Biogeography* 36(2): 302-313.
- ERIKSSON, O. E. (2007): Outline of *Ascomycota*. *Myconet* 13: 1-58.
- FEDROWITZ, K., U. KAASALAINEN a J. RIKKINEN (2012): Geographic mosaic of symbiont selectivity in a genus of epiphytic cyanolichens. *Ecology and Evolution* 2(9): 2291-2303.
- FERNÁNDEZ-MENDOZA, F., S. DOMASCHKE, M. A. GARCÍA, P. JORDAN, M. P. MARTÍN a C. PRINTZEN (2011): Population structure of mycobionts and photobionts of the widespread lichen *Cetraria aculeata*. *Molecular Ecology* 20(6): 1208-1232.
- FRIEDL, T. (1987): Thallus Development and Phycobionts of the Parasitic Lichen *Diploschistes Muscorum*. *The Lichenologist* 19(2): 183-191.
- FRIEDL, T. a B. BÜDEL (1996): "Photobionts". In *T. H. Nash 3, Lichen biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- GAUSLAA, Y. (1985): The Ecology of *Lobarion Pulmonariae* and *Parmelion Caperatae* in *Quercus* Dominated Forests in South-West Norway. *The Lichenologist* 17(2): 117-140.
- GAUSLAA, Y. (1995): The *Lobarion*, an epiphytic community of ancient forests threatened by acid rain. *Lichenologist* 27(1): 59-76.
- GILBERT, O. (1986): Field evidence for an acid rain effect on lichens. *Environmental Pollution Series A, Ecological and Biological* 40(3): 227-231.
- GIORDANI, P. a G. INCERTI (2007): The influence of climate on the distribution of lichens: a case study in a borderline area (Liguria, NW Italy). *Plant Ecology* 195(2): 257-272.
- GOWARD, T. a T. SPRIBILLE (2005): Lichenological evidence for the recognition of inland rain forests in western North America. *Journal of Biogeography* 32(7): 1209-1219.
- GRUBE, M. a G. BERG (2009): Microbial consortia of bacteria and fungi with focus on the lichen symbiosis. *Fungal Biology Reviews* 23(3): 72-85.
- GUNN, J., W. KELLER, J. NEGUSANTI, R. POTVIN, P. BECKETT a K. WINTERHALDER (1995): Ecosystem recovery after emission reductions: Sudbury, Canada. *Water, Air, & Soil Pollution* 85(3): 1783-1788.
- HAFNER, M. S. a R. D. M. PAGE (1996): Molecular phylogenies and host-parasite cospeciation: gophers and lice as a model system. *The Royal Society Publishing* 349(1327): 77-83.
- HAWKINS, B. A., R. FIELD, H. V. CORNELL, D. J. CURRIE, J.-F. GUÉRGAN, D. M. KAUFMAN, J. T. KERR, G. G. MITTELBACH, T. OBERDORFF, E. M. O'BRIEN, E. E. PORTER a J. R. G. TURNER (2003): Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84(12): 3105-3117.
- HAWKSWORTH, D. L. a F. ROSE (1970): Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens. *Nature* 227(5254): 145.
- HARADA, H. (2003): Does *Parmotrema tinctorum* reproduce by ascospores? *Lichenology* 2: 37-40.
- HERK, C. M. van, A. APTROOT, a H. F. van DOBBEN (2002): Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming. *The Lichenologist* 34(2): 141-154.

- HONEGGER, R. (1991): "Fungal evolution: symbiosis and morphogenesis". In *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation*. Margulis, L., and Fester, R. (eds). Cambridge, MA, USA: The MIT Press.
- HONEGGER, R., U. ZIPPLER, H. GANSNER a S. SCHERRER (2004): Mating systems in the genus *Xanthoria* (lichen-forming ascomycetes). *Mycological Research* 108(5): 480-488.
- INSAROV, G. E., S. M. SEMENOV, I. D. INSAROVA (1999): A system to monitor climate change with epilithic lichens. *Environmental Monitoring Assessment* 55(2): 279-298.
- JAMES, P. W. a F. J. WHITE (1987): Studies on the Genus *Nephroma* I. The European and Macaronesian Species. *The Lichenologist* 19(3): 215-268.
- JÜRIADO, I., J. LIIRA, D. CSENSICS, I. WIDMER, C. ADOLF, K. KOHV a Ch. SCHEIDEGGER (2011): Dispersal ecology of the endangered woodland lichen *Lobaria pulmonaria* in managed hemiboreal forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 20(6): 1803-1819.
- KERSHAW, K. A. (1985): *Physiological ecology of Lichens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KRINGS, M., T. N. TAYLOR, H. HASS, H. KERP, N. DOTZLER a E. J. HERMSEN (2007): Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses. *New Phytologist* 174(3): .648-657.
- LANGE, O. (1993): Further evidence that activation of net photosynthesis by dry cyanobacterial lichens requires liquid water. *The Lichenologist* 25(2): 175-189.
- LAW, R. a D. H. LEWIS (1983): Biotic environments and the maintenance of sex-some evidence from mutualistic symbioses. *Biological Journal of the Linnean Society* 20(3): 249-276.
- LEAVITT, S. D., M. P. NELSEN, H. Thorsten LUMBSCH, L. A. JOHNSON a L. L. St. CLAIR (2013): Symbiont flexibility in subalpine rock shield lichen communities in the Southwestern USA. *The Bryologist* 116(2): 149-161.
- MARGULIS, L. (1992): *Symbiosis in cell evolution: Microbial Communities in the Archean and Proterozoic Eons*, W.H. Freeman.
- MARINI, L., J. NASCIMBENE a P. L. NIMIS (2011): Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: Photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Science of The Total Environment* 409(20): 4381-4386.
- MONING, Ch., S. WERTH, F. DZIOCK, C. BÄSSLER, J. BRADTKA, T. HOTHORN a J. MÜLLER (2009): Lichen diversity in temperate montane forests is influenced by forest structure more than climate. *Forest Ecology and Management* 258(5): 745-751.
- MUGGIA, L., S. PEREZ-ORTEGA, T. KOPUN, G. ZELNIG a M. GRUBE (2014): Photobiont selectivity leads to ecological tolerance and evolutionary divergence in a polymorphic complex of lichenized fungi. *Annals of Botany* 114(3): 463-475.
- MUKHTAR, A., J. GARTY a M. GALUN (1994): Does the lichen alga *Trebouxia* occur free-living in nature: further immunological evidence. *Symbiosis* 17(2/3): 247-253.
- NADYEINA, O., L. DYMYTROVA, A. NAUMOVYCH, S. POSTOYALKIN, S. WERTH, S. CHEENACHAROEN a Ch. SCHEIDEGGER (2013): Microclimatic differentiation of gene pools in the *Lobaria pulmonaria* symbiosis in a primeval forest landscape. *Molecular Ecology* 23(21): 5164-5179.

- NADYEINA, O., L. DYMYTROVA, A. NAUMOVYCH, S. POSTOYALKIN a Ch. SCHEIDEGGER (2014): Distribution and dispersal ecology of *Lobaria pulmonaria* in the largest primeval beech forest of Europe. *Biodiversity and Conservation* 23(13): 3241-3262.
- NASH, T. H. (1996): *Lichen biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- NELSEN, M. P. a A. GARGAS (2007): Dissociation and horizontal transmission of codispersing lichen symbionts in the genus *Lepraria* (Lecanorales: Stereocaulaceae). *New Phytologist* 177(1): 264-275.
- NIMIS, P. L. a L. LOSI (1984): *Lichens as phytoclimatic indicators in the Trieste Karst*. Gortania.
- NIMIS, P. L. a M. TRETJACH (1995): The lichens of Italy - a phytoclimatical outline. *Cryptohamic Botany* (2): 199-208.
- NIMIS, P. L. (2003): *Checklist of the Lichens of Italy 3.0*. University of Trieste, Dept of Biology.
- OHMURA, Y., M. KAWACHI, F. KASAI a M. M. WATANABE (2006): Genetic combinations of symbionts in a vegetatively reproducing lichen, *Parmotrema tinctorum*, based on ITS rDNA sequences. *The Bryologist* 109(1): 43-59.
- PEKSA, O. (2011): The study of photobionts in the lichenized genus *Lepraria*. Univerzita Karlova.
- PEKSA, O. a P. ŠKALOUD (2011): Do photobionts influence the ecology of lichens? A case study of environmental preferences in symbiotic green alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae). *Molecular Ecology* 20(18): 3936-3949.
- PIERCEY-NORMORE, M. D. a P. T. DEPRIEST (2001): Algal switching among lichen symbioses. *American Journal of Botany* 88(8): 1490.
- PIERCEY-NORMORE, M. D. (2006): The lichen-forming ascomycete *Evernia mesomorpha* associates with multiple genotypes of *Trebouxia jamesii*. *New Phytologist* 169(2): 331-345.
- PIERCEY-NORMORE, M. D. a Ch. DEDUKE (2011): Fungal farmers or algal escorts: lichen adaptation from the algal perspective. *Molecular Ecology* 20(18): 3708-3711.
- PIOVÁR, J., E. STAVROU, J. KADUKOVÁ, T. KIMÁKOVÁ a M. BAČKOR (2010): Influence of long-term exposure to copper on the lichen photobiont *Trebouxia erici* and the free-living alga *Scenedesmus quadricauda*. *Plant Growth Regulation* 63(1): 81-88.
- PURVIS, O. W., J. A. ELIX, J. A. BROOMHEADJ a G. C. JONES (1987). The Occurrence of Copper—norstictic Acid in Lichens from Cupriferous Substrata. *The Lichenologist* 19(2): 193-203.
- RICHARDSON, D. S. H. (1999): War in the world of lichens: parasitism and symbiosis as exemplified by lichens and lichenicolous fungi. *Mycological Research* 103(6): 641-650.
- RIKKINEN, J. (1995): What's behind the pretty colours? A study on the photobiology of lichens. *Bryobrothera*.
- RIKKINEN, J., I. OKSANEN, K. LOHTANDER (2002): Lichen guilds share related cyanobacterial symbionts. *Science* 297(5580): 357-357.
- ROMEIKE, J., T. FRIEDL, G. HELMS a S. OTT (2002): Genetic diversity of algal and fungal partners in four species of *Umbilicaria* (lichenized Ascomycetes) along a transect of the Antarctic Peninsula. *Molecular Biology and Evolution* 19(8):1209-1217.
- ROSE, F. (1988): Phytogeographical and ecological aspects of *Lobarion* communities in Europe. *Botanical Journal of the Linnean Society* 96(1): 69-79.

- SCHWENDENER, S. (1869): *Die Algentypen die Flechtengonidien*. Program Rektoratsfeier, University Basel.
- SULLIVAN, T. J. a S. H. FAETH (2004): Gene flow in the endophyte *Neotyphodium* and implications for coevolution with *Festuca arizonica*. *Molecular Ecology* 13(3): 649-656.
- SUGIYAMA, K. (1973): Distribution of *Parmelia tinctorum* in urban area in Japan. *Miscellanea Bryologica et Lichenologica* 6(6): 93-94.
- THOMPSON, J. N (1994). *The Coevolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- TURNER, J., S. R. COLWELL, G. J. MARSHALL, T. A. LACHLAN-COPE, A. M. CARLETON, P. D. JONES, V. LAGUN, P. A. REID a S. IAGOVKINA (2005): Antarctic climate change during the last 50 years. *International Journal of Climatology* 25(3): 279-294.
- TORMO, R., D. RECIO, I. SILVA a A. F. MUÑOZ (2001): A quantitative investigation of airborne algae and lichen soredia obtained from pollen traps in south-west Spain. *European Journal of Phycology* 36(4): 385-390.
- TSCHERMARK-WOESS, E. (1988): "The algal partner". In: Galun, ed. *CRC Handbook of Lichenology*, CRC Press, Boca Raton.
- VERA, J.-P. de, P. RETTBERG a S. OTT (2008): Life at the Limits: Capacities of Isolated and Cultured Lichen Symbionts to Resist Extreme Environmental Stresses. *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 38(5): 457-468.
- WERTH, S., V. L. SORK (2010): Identity and genetic structure of the photobiont of the epiphytic lichen *Ramalina menziesii* on three oak species in southern California. *American Journal of Botany* 97(5): 821-830.
- WERTH, S., V. L. SORK (2014): Ekological specialization in *Trebouxia* (Trebouxiophyceae) photobionts of *Ramalina menziesii* (Ramalinaceae) across six range-covering ecoregions of western North America. *American Journal of Botany* 101(7): 1127-1140.
- WILL-WOLF, S., L. H. GEUSNER, P. NEITLICH a A. H. REIS (2006): Forest lichen communities and environment – How consistent are relationships across scales?. *Journal of Vegetation Science* 17(2): 171-184.
- YAHR, R., R. VILGALYS a P. T. DEPRIEST (2004): Strong fungal specificity and selectivity for algal symbionts in Florida scrub *Cladonia* lichens. *Molecular Ecology* 13(11): 3367-3378.
- YAHR, R., R. VILGALYS a P. T. DEPRIEST (2006): Geographic variation in algal partners of *Cladonia subtenuis* (Cladoniaceae) highlights the dynamic nature of a lichen symbiosis. *New Phytologist* 171: 847-860.
- ZOLLER, S. a F. LUTZONI (2003). Slow algae, fast fungi: exceptionally high nucleotide substitution rate differences between lichenized fungi *Omphalina* and their symbiotic green algae *Coccomyxa*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2003 29(3): 629-640.