Úvod

Rozmnožování může obecně probíhat dvěma základními způsoby – pohlavně výměnou genetického materiálu mezi různými jedinci či nepohlavně, vznikem geneticky identického potomstva (de Meeûs et al., 2007; Bocharova & Kozevich, 2011). V řadách zástupců lišejníků pozorujeme taktéž oba typy rozmnožování. Při jejich generativním rozmnožování vzniká pohlavním procesem spora, která na vhodném stanovišti vyklíčí v hyfu, a asociuje se s volně žijící řasou/sinicí, případně fotobiontem jiného lišejníku (Bowler & Rundel, 1975; Friedl, 1987). Nepohlavní rozmnožování může probíhat různými způsoby. Jedná se např. o vznik nepohlavních spor v tzv. pyknidách, fragmentaci stélky či tvorbu vegetativních propagulí specializovaných pro tento typ rozmnožování – sorédií, izídií, granulí apod. Poslední dvě jmenované struktury vyrůstají na povrchu stélky a mají s danou stélkou stejnou vnitřní stavbu. Sorédie naproti tomu tvoří pouze několik buněk z vrstvy fotobionta obalených hyfami, čímž se od zbytku vegetativních propagulí velmi odlišují (Bowler & Rundel, 1975).

V dnešních dnech jsou lišejníky definovány jako ekosystémy (Hawksworth & Grube, 2020). Samotný vznik těchto ekosystémů je však doposud zahalen velkým množstvím otázek. Součástí tohoto ekosystému jsou vedle notoricky známých hlavních symbiotických partnerů fotobionta a mykobionta také bakterie, kvasinky, lichenikolní houby, protista a viry (např. Uphof, 1925; Wilkinson et al., 2015; Spribille et al., 2016; Petrzik et al., 2019; Hawksworth & Grube, 2020). Kromě toho tuto novou definici podpořil i objev vícero řas uvnitř jedné stélky lišejníku, tzv. plurality fotobiontů (např. Dal Grande et al., 2018; Vančurová et al., 2020).

Pluralita fotobiontů je mezi lichenology známým fenoménem již od roku 2010, kdy byla poprvé studována cíleně a zdokumentována jak molekulárně, tak morfologicky pomocí mikroskopie (Del Campo et al., 2010). Do té doby o ní máme jen několik málo zmínek (např. Ahmadjian, 1967; Ohmura et al., 2006; Piercey-Normore, 2006). Celkově byla doposud pluralita fotobiontů ve stélce popsána ve více než pěti desítkách publikací. Jen malé množství z nich se však věnovalo výhradně tomuto tématu.

Hypotéz o vzniku plurality fotobiontů ve stélce lišejníku existuje několik. Může vznikat na počátku procesu lichenizace asociací klíčící spory s několika fotobionty zároveň tzv. horizontálním přenosem (Bhattacharya et al., 1996; Werth & Sork, 2010; Dal Grande et al., 2018) či začleňováním dalších fotobiontů do stélky během života, tzv. vertikálním přenosem (Ohmura et al., 2006; Piercey-Normore, 2006; Werth & Sork, 2010; Mansournia et al., 2012; Dal Grande et al., 2014; Onuț-Brännström et al., 2018).

Ačkoliv je pluralita fotobiontů přímo studována již po dobu více než deseti let, stále zůstává nezodpovězeno mnoho otázek. Vznik plurality fotobionů ve stélkách je prozatím obklopen především velkým množstvím hypotéz a není zdaleka dostatečně prozkoumán. Z tohoto důvodu je tématem této diplomové práce studium vztahu typu rozmnožování lišejníků a zastoupení řas v jednotlivých stélách. Konkrétně si tato práce kladla otázku, zda se počet fotobiontů uvnitř stélek nepohlavních lišejníků a lišejníků rozmnožujících se především pohlavně vzájemně liší. V rámci studia vegetativního rozmnožování se práce zaměřila pouze na rozšiřování pomocí sorédií. Molekulární analýzy pomocí Illumina metabarcodingu a Sangerovského sekvenování i morfologické ananlýzy pomocí světelné mikroskopie (LM) a transmisní elektronové mikroskopie (TEM) byly prováděny na vybraných zástupcích rodu *Cladonia*. Výsledky práce přinášejí nepřímo odpovědi na otázky týkající se vzniku a šíření plurality fotobiontů.

Zdroje

Ahmadjian V. 1967. The Lichen Symbiosis*.* Blaisdell Publishing Company, USA.

Bhattacharya D., Friedl T. & Damberger S. 1996. Nuclear-encoded rDNA group I introns: origin and phylogenetic relationships of insertion site lineages in the green algae. Molecular Biology and Evolution. 13: 978–989.

Bocharova E.S. & Kozevich I.A. 2011. Modes of reproduction in sea anemones (Cnidaria, Anthozoa). Biol Bull Russ Acad Sci. 38: 849–860.

Bowler P.A. & Rundel P.W. 1975. Reproductive strategies in lichens. Botanical Journal of the Linnean Society. 70: 325–340.

Dal Grande F., Alors D., Divakar P.K., Bálint M., Crespo A. & Schmitt I. 2014. Insights into intrathalline genetic diversity of the cosmopolitan lichen symbiotic green alga Trebouxia decolorans Ahmadjian using microsatellite markers. Molecular Phylogenetics and Evolution. 72: 54–60.

Dal Grande F., Rolshausen G., Divakar P.K., Crespo A., Otte J., Schleuning M. & Schmitt I. 2018. Environment and host identity structure communities of green algal symbionts in lichens. New Phytologist. 217: 277–289.

Del Campo E., Gimeno J., De-Nova J., Casano L., Gasulla F., García Breijo F., Reig Armiñana J. & Barreno E. 2010. South European populations of Ramalina farinacea (L.) Ach. share different Trebouxia algae. pp. 247–256.

Friedl T. 1987. Thallus Development and Phycobionts of the Parasitic Lichen *Diploschistes Muscorum*. The Lichenologist. 19: 183–191.

Hawksworth D.L. & Grube M. 2020. Lichens redefined as complex ecosystems. New Phytologist 227: 1281–1283.

Mansournia M.R., Wu B., Matsushita N. & Hogetsu T. 2012. Genotypic analysis of the foliose lichen Parmotrema tinctorum using microsatellite markers: association of mycobiont and photobiont, and their reproductive modes. The Lichenologist. 44: 419–440.

de Meeûs T., Prugnolle F. & Agnew P. 2007. Asexual reproduction: Genetics and evolutionary aspects. Cellular and Molecular Life Sciences. 64: 1355–1372.

Molins A., García-Breijo F.-J., Reig Armiñana J., Del Campo E.M., Casano L. & Barreno Rodriguez E. 2013. Coexistence of different intrathalline symbiotic algae and bacterial biofilms in the foliose Canarian lichen Parmotrema pseudotinctorum. *Vieraea. Folia Scientarum Biologicarum Canariensium*, 41, 349–370.

Muggia L., Pérez-Ortega S., Kopun T., Zellnig G. & Grube M. 2014. Photobiont selectivity leads to ecological tolerance and evolutionary divergence in a polymorphic complex of lichenized fungi. Annals of Botany. 114: 463–475.

Ohmura Y., Kawachi M., Kasai F., Watanabe M.M. & Takeshita S. 2006. Genetic combinations of symbionts in a vegetatively reproducing lichen, Parmotrema tinctorum, based on ITS rDNA sequences. The Bryologist. 109: 43–59.

Ohmura Y., Takeshita S. & Kawachi M. 2019. Photobiont diversity within populations of a vegetatively reproducing lichen, Parmotrema tinctorum, can be generated by photobiont switching. Symbiosis. 77: 59–72.

Onuț-Brännström I., Benjamin M., Scofield D.G., Heiðmarsson S., Andersson M.G.I., Lindström E.S. & Johannesson H. 2018. Sharing of photobionts in sympatric populations of Thamnolia and Cetraria lichens: evidence from high-throughput sequencing. Scientific Reports. 8: 4406.

Ott S. 1987a. Reproductive strategies in lichens. pp. 81–93. Progress and Problems in Lichenology in the Eighties, J. Cramer in Gebr. Bomtraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin, Stuttgart.

Ott S. 1987b. Sexual reproduction and developmental adaptations in Xanthoria parietina. Nordic Journal of Botany. 7: 219–228.

Petrzik K., Koloniuk I., Sehadová H. & Sarkisova T. 2019. Chrysoviruses Inhabited Symbiotic Fungi of Lichens. Viruses. 11: 1120.

Piercey-Normore M.D. 2006. The lichen-forming ascomycete Evernia mesomorpha associates with multiple genotypes of Trebouxia jamesii. New Phytologist. 169: 331–344.

Spribille T., Tuovinen V., Resl P., Vanderpool D., Wolinski H., Aime M.C., Schneider K., Stabentheiner E., Toome-Heller M., Thor G., Mayrhofer H., Johannesson H. & McCutcheon J.P. 2016. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. Science. 353: 488–492.

Uphof J.C.Th. 1925. Purple bacteria as symbionts of a lichen. Science. 61: 67–67.

Vančurová L., Kalníková V., Peksa O., Škvorová Z., Malíček J., Moya P., Chytrý K., Černajová I. & Škaloud P. 2020. Symbiosis between river and dry lands: Phycobiont dynamics on river gravel bars. Algal Research. 51: 102062.

Wedin M., Maier S., Fernandez-Brime S., Cronholm B., Westberg M. & Grube M. 2016. Microbiome change by symbiotic invasion in lichens. Environmental Microbiology. 18: 1428–1439.

Werth S. & Sork V.L. 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: 821–830.

Wilkinson D.M., Creevy A.L., Kalu C.L. & Schwartzman D.W. 2015. Are heterotrophic and silica-rich eukaryotic microbes an important part of the lichen symbiosis?. Mycology. 6: 4–7.