

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program:
Ekologická a evoluční biologie



Heda Ghlimová

Lišejníky na substrátech bohatých na kovy s důrazem na hadce
Lichens on metal-rich substrates with emphasis on serpentinites

Typ závěrečné práce:
Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Jana Steinová, Ph. D.

Praha 2021

Poděkování

Ráda bych poděkovala své školitelce Mgr. Janě Steinové, Ph. D. za cenné rady při psaní této práce, ale také za přátelský přístup, podporu a čas, který mi věnovala.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 05. 05. 2021

Podpis

Abstrakt

Hadec (serpentinít) je ultramafická hornina pokrývající asi 1 % zemského povrchu, která obsahuje vysoký obsah těžkých kovů jako Ni, Cr, Co a naopak nízký obsah základních prvků N, P, K. Vysoká koncentrace Mg pak snižuje dostupnost Ca pro rostliny. Hadce nevynikají pouze chemismem – jsou také např. špatně tepelně vodivé a půdy, které na hadcovém podloží vznikají, jsou považovány za neúrodné. Tento komplex vlastností způsobuje u cévnatých rostlin vznik tzv. serpentinomorfóz a také podporuje vznik endemismu. U hub se však tyto adaptace nevyskytují, u lišejníků a mechorostů se vyskytují pouze částečně. V této bakalářské práci jsou shrnuty základní fyziologické mechanismy myko- i fotobionta, díky kterým mohou lišejníky přežívat na substrátech s vysokým obsahem těžkých kovů – jedná se především o extracelulární příjem kovů (navázání na ligandy buněčných stěn), intracelulární příjem (a následná detoxikace pomocí metalothioneinů a fytochelatinů) a dále o vyloučení kovů na povrch hyf mykobionta nebo na povrch stélky (navázání na oxaláty a sekundární metabolity). V práci jsou také shrnuty morfologické adaptace, které se u lišejníků objevují v reakci na toto toxické prostředí (např. vyšší vrstva dřene, hustší a početnější rhiziny). V neposlední řadě práce porovnává reakce na hadcový substrát mezi cévnatými rostlinami, mechorosty, houbami a lišejníky.

Klíčová slova: lišejníky, hadec, těžké kovy, akumulace, serpentinomorfózy, fotobionti

Abstract

Serpentine is an ultramafic rock covering about 1 % of the Earth's surface. Serpentine contains a high content of heavy metals such as Ni, Cr, Co and, conversely, low content of major nutrients N, P, K. The high concentration of Mg reduces the availability of Ca to plants. Serpentinities are not distinguished only by their chemistry – they are also, for example, poorly thermally conductive and soils that form on the serpentine subsoil are considered infertile. This complex of properties causes the formation of so-called serpentinomorphoses in vascular plants and also promotes the development of endemism. However, these adaptations do not occur in fungi and in lichens and bryophytes they occur only partially. This bachelor thesis summarizes the basic physiological mechanisms by which myco- and photobionts ensure the survival of lichens on substrates with high content of heavy metals – it is above all extracellular absorption of metals (binding to cell wall ligands), intracellular absorption (and subsequent detoxification with metallothionein and phytochelatin), and exclusion of metals on the surface of mycobiont hyphae or on the surface of the thallus (binding to oxalates and secondary metabolites). The bachelor thesis also summarizes the morphological adaptations that occur in lichens in response to this toxic environment (e. g. thicker layer of medulla, denser and more numerous rhizinae). Finally, the bachelor thesis compares the reactions of vascular plants, bryophytes and lichens to the serpentine substrate.

Keywords: lichens, serpentine, heavy metals, accumulation, serpentinomorphoses, photobionts

Obsah

1	Úvod	1
2	Substráty bohaté na kovy	2
2.1	Hadce	2
2.1.1	Ekologie	2
2.1.2	Hadce v ČR	4
2.2	Další substráty bohaté na kovy	5
3	Těžké kovy	5
4	Reakce na toxické prostředí	6
4.1	Cévnaté rostliny	7
4.2	Houby	11
4.3	Lišejníky	12
4.3.1	Fyziologické mechanismy	12
4.3.1.1	Absorpce kovů	12
4.3.1.2	Vylučování kovů	17
4.3.1.3	Syntéza fytochelatinů	19
4.3.2	Vliv na morfologii lišejníků	20
5	Lišejníky na hadcích	21
6	Fotobionti	24
7	Závěr	26
8	Seznam literatury	27

1 Úvod

Lišejníky jsou známy svou schopností akumulovat ve stélkách poměrně vysoké koncentrace těžkých kovů. Tyto kovy mohou pocházet z atmosféry – do lišejníků se pak dostávají ze suché nebo mokré atmosférické depozice přes svrchní povrch stélky, nebo ze substrátu – do lišejníků se pak dostávají skrze spodní povrch stélky. Většina studií, zabývajících se vztahem lišejníků a těžkých kovů, se zaměřuje spíše na příjem kovů z atmosféry a využití lišejníků coby organismů vhodných pro biomonitoring. Menší část studií se pak věnuje příjmu těžkých kovů ze substrátu a jejich působení na fyziologii nebo morfologii lišejníků. Substráty s vysokým obsahem těžkých kovů jsou většinou antropogenního původu – jedná se o nejrůznější pozůstatky po těžební činnosti, kterými jsou např. výsypky, avšak existují i přírodní substráty obohacené o těžké kovy – těmi mohou být vulkanické horniny nebo hadce.

Hadce jsou floristicky významným fenoménem, neboť kromě vysoké koncentrace těžkých kovů obsahují také vysoký obsah hořčíku. Naopak je zde nedostatek základních biogenních prvků (dusíku, fosforu, draslíku) a vápníku. Pokud k těmto chemickým vlastnostem přičteme ještě zvláštní fyzikální vlastnosti, kterými jsou špatná tepelná vodivost nebo nízká retenční kapacita vody, je zjevné, že hadcová stanoviště budou významně ovlivňovat růst rostlin i jejich fyziologii. Důležité je také zmínit, že hadce často tvoří otevřené výchozy, kde může na organismy působit další limitující faktor – vysoká ozářenost a s ní spojené sucho.

Ve své bakalářské práci bych se zaměřuji právě na hadcové substráty a jejich vliv na jednotlivé skupiny organismů (cévnaté rostliny, houby a lišejníky), přičemž lišejníkům je věnován největší prostor. Shrnuji zde dosavadní poznatky o fyziologických mechanismech, které umožňují lišejníkům přežít na substrátech s vysokým obsahem těžkých kovů, ale také poznatky o vlivu těžkých kovů na morfologii lišejníků. Jelikož však hadce nepůsobí na organismy pouze chemismem (který může být podobný i na jiných substrátech), nýbrž celým komplexem vlastností, je jedna kapitola věnována právě vlivu hadců na společenstva lišejníků.

2 Substráty bohaté na kovy

2.1 Hadce

Hadec (serpentinit) je ultramafická hornina, která pokrývá cca 1 % zemského povrchu – nikdy však netvoří rozsáhlé celky, vyskytuje se roztroušeně v mase jiné horniny (Kolář & Vít, 2008).

Serpentinit vznikl serpentinizací (Harrison & Rajakaruna, 2011), tedy hydrotermálním procesem, při kterém jsou silikátové minerály bohaté na hořčík přeměněny, nebo nahrazeny serpentinovými minerály (McGraw-Hill, 2003). Hlavním minerálem, který v hadci najdeme, je serpentín (jeden z minerálů serpentinové skupiny [Fogy 1906]) – tento termín se v nejužším slova smyslu vztahuje na malou skupinu minerálů podobného chemického složení, která je produktem hydrotermální alterace (Proctor & Woodell, 1975), jedná se tedy např. o olivín, ze kterého serpentín vznikl (Hons, 2017). Serpentin – souhrnným vzorcem $\text{Mg}_6\text{Si}_4\text{O}_{10}(\text{OH})_8$ – lze rozdělit do dvou tříd, které se vzájemně liší nejen původem, ale hlavně obsahem minoritních prvků (právě na základě tohoto obsahu byly třídy vymezeny). Mezi minoritní prvky řadíme nikl (Ni), chrom (Cr), kobalt (Co) a skandium (Sc) – v serpentinech **třídy A** nalezneme vysoký obsah těchto prvků (Ni jen částečně), v **třídě B** jsou zastoupeny v mnohem menším množství, a spolu s tím mají pravděpodobně i nižší obsah železa (Fe). Serpentin třídy B ale obsahuje vyšší hladinu vápníku (Ca) a jsou asociovány s minerály obsahujícími Ca. To je důležitá informace, neboť vápník zmírňuje toxicitu těžkých kovů a hořčíku (Mg), které jsou v hadcích zastoupeny ve vysoké míře. Co se vzniku minerálů týče, třída A vznikla odvozením hydrotermální alterací od ultramafických magmatických hornin, zatímco třída B od hornin bohatých na Mg, kterými jsou např. různé typy metamorfních dolomitů a vápenců (Faust *et al.*, 1956).

Hadcové a ultramafické horniny se vzájemně velmi liší v chemickém i minerálním složení, lze ale očekávat složení z různých kombinací minerálů olivínů, orthorombických nebo monoklinických pyroxenů, rohovce a sekundární alterace produktů těchto minerálů (např. serpentinová skupina, amfibol, mastek) (Wyllie, 1967). Doplnkovými minerály ultramafických hornin jsou potom magnetit, biotity, mastek – proporce těchto minerálů se liší od horniny. Jediným společným znakem je vždy relativně vysoká hladina železa a hořčíku (hadce jsou tvořeny převážně vodnatým křemičitanem železatohořečnatým [Kolář a Vít 2008]) a relativně nízká hladina křemíku. Mnoho hornin má také nízký obsah vápníku (Ca), draslíku (K), fosforu (P), dusíku (N), molybdenu (Mo) a také vysoký obsah Ni, Cr a Co (Krause, 1958 cit. v Proctor & Woodell 1975). Ni, Cr a Co řadíme mezi těžké kovy, které ve vyšších koncentracích působí toxicky – mohou způsobovat např. poruchy fotosyntézy nebo potlačení růstu rostlin. (Kolář & Vít, 2008).

2.1.1 Ekologie

Proces, při kterém vznikají hadcové půdy, závisí na klimatu, čase, reliéfu a biotických faktorech stejně tak jako na matečném materiálu. Z tohoto důvodu se na serpentinovách horninách tvoří mnoho typů půd. Ačkoliv se hadcové půdy vzájemně velmi liší, jsou charakteristické řadou fyzikálních i chemických vlastností a jsou považovány za intra- nebo azonální k regionu, ve kterém se vyskytují (Proctor & Woodell, 1975). Tvoří tak

ekologické ostrovy zasazené do masy odlišného typu hornin – proto mohou být analyzovány pomocí konceptů ostrovní biogeografie (MacArthur & Wilson, 1967; Kruckeberg, 1991; Harrison, 2017). Odlišnost od oceánických ostrovů můžeme pozorovat zejména v tom, že hadcové ostrovy nejsou obklopeny prostorem bez vegetace, ale prostorem s odlišnou vegetací, která může do hadcového ostrova pronikat. Díky tomu se na hadcích vyskytují druhy, které jsou příbuznější druhům z okolních biotopů než druhům z jiných hadcových ostrovů. Dalším rozdílem pak může



Obrázek 1 Kontaktní zóna mezi amfibolitem (vlevo) a serpentinitem (vpravo) na hoře Mont Albert v provincii Québec v Kanadě (Boyd, Kruckeberg, a Rajakaruna, 2009)

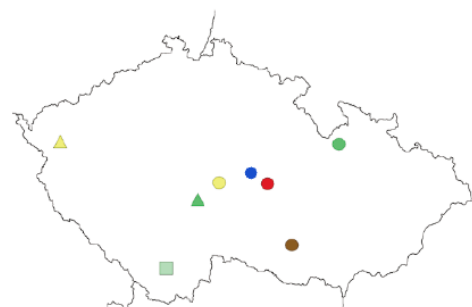
být fakt, že rostlina, která by chtěla hadcový ostrov osídlit, musí být na podmínky, které zde panují, připravena – musí tedy umět překonat nejen bariéru geografickou, ale také ekologickou. Pro osídlení hadce tak nestačí pouhá schopnost disperze (Kolář & Vít, 2008). Na okrajích ostrovů se setkává hadcová půda s nehadcovou (**Obrázek 1**), což se projevuje i na růstu rozdílné vegetace v ostrově a mimo ostrov – právě odlišná vegetace upoutala pozornost vědců. Je proto paradoxní, že tato hranice (kontaktní zóna) pozornosti vědců ve větší míře uniká (Boyd *et al.*, 2009).

Půdy pozorované v temperátních regionech bývají obzvlášť na příkrých svazích mělké a kamenité (Rune 1953; Spence, 1957). V takových půdách se špatně drží voda a kořeny mohou pronikat jen do určité hloubky. Z toho vyplývá, že rostliny vyskytující se na těchto půdách často trpí suchem a roste jich zde málo. Tato skutečnost může ještě zhoršit problémy se suchem, jelikož jsou rostliny vystaveny nadměrnému slunečnímu záření a větru (můžeme hovořit o pozitivní zpětné vazbě) (Proctor & Woodell, 1975). Rostliny proto musí být schopné tolerovat jak chemismus půdy, tak sucho (Walker, 1954). Ferreira a Wormell (1971) zmiňují tři limitující faktory růstu vegetace, a to povrch půdy, vystavení rostlin vnějším podmínkám a nedostatek minerálů v půdě. Ve svém pokusu dokázali změnu v pokryvu i složení vegetace po aplikaci hnojiva NPK – z toho vyplývá, že hlavním limitujícím faktorem je nedostatek minimálně jednoho z prvků N, P, K v hadcových půdách. Toto tvrzení potvrzují i jiné studie – např. Spence a Millar (1963); Proctor a Woodell (1971). Je důležité, že ne všechny hadce mají nízkou hladinu hlavních živin (N, P, K). Na Moravě se nacházejí hadcové půdy s normální hladinou nutrientů – tzv. rendziny (Pelíšek 1939 cit. Proctor a Woodell 1975), stejně tak se od nehadcové půdy neliší půda na serpentinitu z Cornwallu. (Proctor, 1971). Obecně se však hadcová půda považuje za neúrodnou (Proctor & Woodell, 1975). K tomu jistě přispívá i fakt, že jsou hadce a hadcové půdy špatně tepelně vodivé a dochází tak ke značnému kolísání teplot během dne a noci (např. k ohřevům až o 24 °C, kdy teplota může dosáhnout i 50 °C) (Hrudička, 1937).

2.1.2 Hadce v ČR

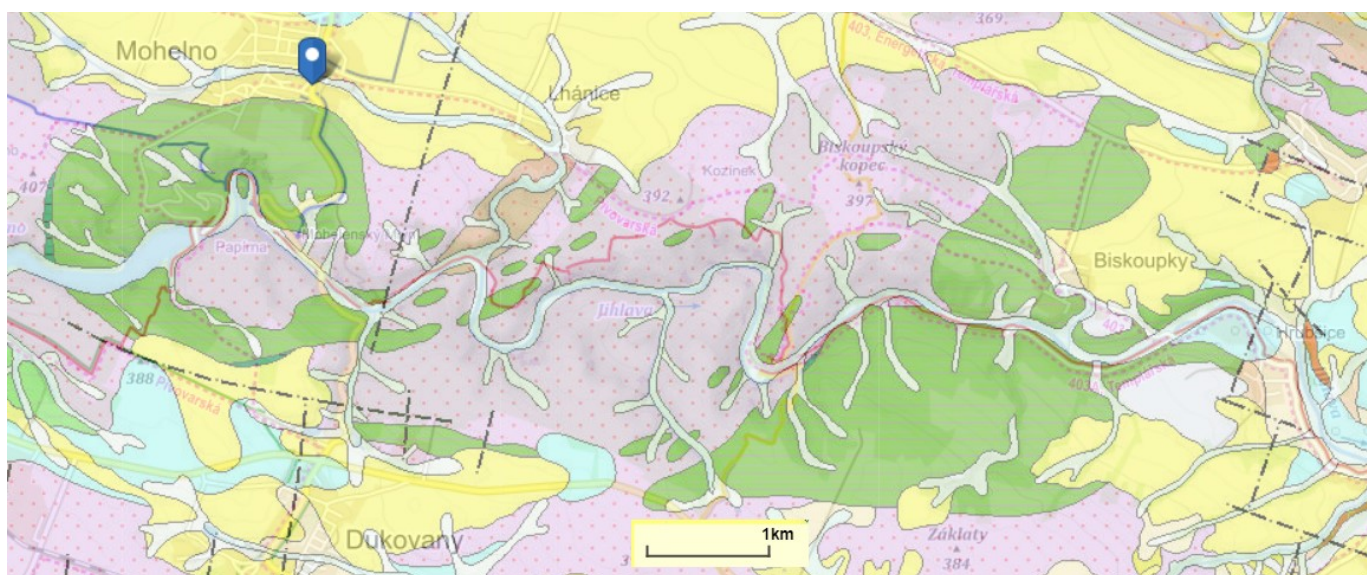
V České republice nalezneme 8 významnějších hadcových lokalit: Slavkovský les, Křemže, Mladá Vožice, dolnokralovické hadce, Borek u Chotěboře, Staré Ransko, Mohelno a Raškov (**Obrázek 2**). Tyto lokality se od sebe liší jak abiotickými faktory (rozdílná nadmořská výška, geomorfologie i rozdílný úhrn srážek), tak faktory biotickými (odlišné vegetační a fytogeografické vazby) (Kolář & Vít, 2008).

Naši nejvýznamnější a nejznámější lokalitou jsou hadce u Mohelna. Jedná se o dva poměrně rozsáhlé hadcové ostrovy, které jsou od sebe vzdálené asi 6,5 km (**Obrázek 3**). Nachází se zde čtyři chráněná území: NPR Mohelenská hadcová step, PR Biskoupská hadcová step, PR Dukovanský mlýn a PR Nad řekami. Tato oblast je také nejlépe prozkoumaná – první geobotanické práce se objevují již v první polovině 20. století (např. Suza 1922; 1928; 1931) a zájem o tuto oblast stále trvá (např. Chytrý a Vicherek 1996). V porovnání s ostatními hadcovými lokalitami v ČR jsou hadce u Mohelna rozhodně nejpestřejší, co se vegetace týče (Suza, 1928). Mezi endemity této hadcové oblasti můžeme zařadit *Asplenium serpentini* (sleziník hadcový), *A. adulterinum* (s. nepravý) a *Cerastium alsinifolium* (rožec kuřičkolistý). Nalezneme zde ale i čistě bazifilní druhy jako např. *Asplenium ruta muraria* (sleziník routička) (Suza, 1922). Také je zde velmi dobře patrný rozdíl mezi hadcovou a nehadcovou vegetací, který se projevuje především absencí rostlin čeledi *Ericaceae* (vřesovcovité) na serpentinitech, zatímco na sousedícím granulitu tvoří významný pokryv (Suza, 1922).



Nejvýznamnější hadcové lokality v České republice: ● Borek u Chotěboře, ● Mohelno, ● dolnokralovické hadce, ▲ Slavkovský les, ■ Křemže, ▲ Mladá Vožice, ● Raškov, ● Staré Ransko

Obrázek 2 Hadcové lokality v ČR (Vít a Kolář 2008)



Obrázek 3 Hadce u Mohelna (zeleně) (<https://mapy.geology.cz/geo/>)

2.2 Další substráty bohaté na kovy

Substráty s vysokým obsahem kovů můžeme rozdělit do dvou skupin s ohledem na zdroj kovů. Mezi přírodní zdroje můžeme zařadit především sopečnou činnost, ale také lesní požáry. Sopečná činnost produkuje substráty s vysokým obsahem Cd, Ni, Hg, Cr, As a Cu, půda vzniklá po lesních požárech pak obsahuje především Mn, Zn a Cu (Fargašová, 2009).

Hutnictví, hornictví a čištění kovů jsou významnými antropogenními zdroji těžkých kovů (např. As, Cu, Zn, Mn, Cr) v prostředí (Fargašová, 2009; Alloway, 2012). Jako další antropogenní zdroje lze uvést např. spalování fosilních paliv (zdroj především V a Ni, ale také Hg, Se, Sn, Sb, As, Cu), automobilovou dopravu (zdroj Pb) i zemědělství (zdroj Cd) (Fargašová, 2009). Do půd se kovy většinou dostávají skrze atmosférickou depozici (suchou i mokrou), tekoucí vodu, sesuv kontaminovaného materiálu směrem k neznečištěné půdě nebo skrze dopravní prostředky znečištěné kontaminovaným materiálem, nebo jej převážející (např. nákladní automobily). Znečištění může probíhat v lokálním i světovém měřítku (Alloway, 2012). V dnešní době antropogenní zdroje významně převyšují zdroje přírodní (Fargašová, 2009).

I tyto kontaminované oblasti jsou však osidlovány různými druhy lišejníků (např. *Lecidea fuscoatra*, *Stereocaulon vesuvianum*) (Nash, 1975; Purvis & Halls, 1996; Vingiani *et al.*, 2012). Mechanismy, díky kterým mohou v tomto prostředí růst se shodují s mechanismy z hadcových substrátů. Stejně tak lze očekávat, že budou mít tyto substráty na společenstva lišejníků (ale i morfologii jednotlivých stélek) obdobné efekty jako hadce (Alexander *et al.*, 2006).

3 Těžké kovy

Pro těžké kovy existuje mnoho definic – nyní se však nejčastěji používá definice od Lapedese (1974) (cit. v Nieboer & Richardson, 1980), který mezi těžké kovy řadí všechny prvky s hustotou vyšší než 5 g cm^{-3} . Raudenská *et al.* (2012) ale jako těžké kovy označuje kovy o hustotě vyšší než $4,5 \text{ g cm}^{-3}$. Nieboer & Richardson (1980) zmiňují, že vymezení těžkých kovů na základě jejich hustoty není přesné, na což navazují Pourret & Hursthouse (2019), kteří ve své práci podotýkají, že se kvůli současným definicím setkávají v jedné skupině kovy, polokovy a nekovy. Navrhují proto nahrazení pojmu „těžké kovy“ pojmem „potenciálně toxické prvky“.

Jisté však je, že těžké kovy můžeme rozdělit na esenciální a toxické (Raudenská *et al.*, 2012; Pourret & Hursthouse, 2019). Esenciální kovy jsou důležité pro správné fungování organismů, ale pokud se jich v organismu nahromadí moc, mohou působit toxicky (Antonovics, 1971). Skupina toxických kovů se váže na funkční skupiny biomolekul, čímž může měnit jejich funkci i strukturu. Toxické kovy také mohou nahrazovat některé esenciální – může docházet k náhradě Ca za Pb nebo Zn za Cd (Raudenská *et al.*, 2012).

Nieboer & Richardson (1980) rozdělili těžké kovy do tří skupin podle afinity jednotlivých prvků k ligandům S, N a O. Prvky tvořící **třidu A** jsou silně afinní k ligandům obsahujícím O – jedná se např. o karboxylovou, fosfátovou nebo alkoholovou skupinu. S nimi také tvoří nejstabilnější komplexy. Prvky **třídy B** pak tvoří nejstabilnější komplexy např. s aminoskupinou, sulfhydrylovou nebo disulfidovou skupinou – tyto

skupiny poskytují jako donor S nebo N, ke kterým jsou prvky třídy B nejvíce afinní. Prvky nacházející se ve třetí skupině jsou prvky hraniční mezi oběma třídami, jelikož dokážou tvořit komplexy se skupinami poskytujícími O, S i N. Rozdělení prvků do jednotlivých skupin a jejich umístění v periodické tabulce je znázorněno níže (Obrázek 4).

Legend:

- Třída A
- Hraniční prvky
- Třída B

Lanthanoidy

Aktinoidy

Obrázek 4 Periodická tabulka prvků ukazující rozdělení prvků do tříd A, B a do skupiny hraničních prvků (upraveno podle: Nieboer & Richardson, 1980)

4 Reakce na toxické prostředí

Jsou-li organismy vystaveny toxickému prostředí, dochází u nich ke spuštění několika mechanismů, díky kterým dokážou v takovém prostředí přežít. U rostlin lze nalézt nejrůznější morfologické, fyziologické a biochemické adaptace – tedy změny geneticky fixované a dlouhodobé (Bohnert *et al.*, 1995; Lichtenthaler, 1996). U rostlin, na které působí obecně jakýkoliv stresor (např. vysoký obsah těžkých kovů, vysoká ozáření, sucho, nebo také mráz, nedostatek živin atp.), dochází nejprve k aklimaci, neboli otužení, kdy se spouští základní obranné mechanismy proti stresoru (Lichtenthaler, 1996). V tuto chvíli se mohou rostliny vydat dvěma cestami, na jejichž konci je zvýšená odolnost rostlin vůči danému stresoru. První cestu představuje avoidance, neboli vyhnutí se stresu. Jedná se o přizpůsobení životního cyklu tak, aby byly stresoru vystaveny co nejméně (např. přežití období sucha v podzemních orgánech). Druhá cesta je cesta rezistence, tedy schopnosti rostliny dané nepříznivé podmínky do jisté míry tolerovat (např. u stálezelených keřů v Mediteránu) (Lambers *et al.*, 2008; Basu *et al.*, 2016).

Některé reakce na hadcový substrát nejsou typické pouze pro něj, ale jedná se o adaptace na kterékoliv stanoviště s podobnými vlastnostmi – např. na suchých, vysoce ozářených stanovištích nalezneme s velkou pravděpodobností rostliny, které budou hustěji ochlupené, případně budou mít redukováné orgány a voskový povlak.

Každá skupina organismů na hadce reaguje jiným způsobem, proto zde pro přehlednost uvádím souhrnnou tabulku, která porovnává přítomnost či absenci reakcí jednotlivých skupin organismů na hadcový

substrát (**Tabulka 1**). Jednotlivé dílčí fenomény u cévnatých rostlin, hub a lišejníků budou podrobněji popsány dále v textu.

	nanismus	nízká biodiverzita	vysoká specifita	vysoký stupeň endemismu	xeromorfní znaky	ovlivnění pohlavního rozmnožování	hyperakumulace
cévnaté rostliny	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
mechorosty	?	×	×	×	✓	✓	✓
houby	×	×	×	×	×	×	✓
lišejníky	✓	×	×	×	✓	✓	✓

Tabulka 1 Porovnání reakcí na hadcových substrát u jednotlivých skupin organismů.

4.1 Cévnaté rostliny

O rostlinách rostoucích na hadcích se jako první zmínil Andrea Cesalpino v roce 1583. Rostlinu nalezenou na toskánských hadcích pojmenoval „*Lunaria quarta alias Alysson*“, tato rostlina podle popisu odpovídá rostlině *Alyssum bertolonii* (tařinka), kterou lze v dané oblasti stále nalézt. Vědci se ale o hadcovou vegetaci začali ve větší míře zajímat až v polovině 19. století (Proctor & Woodell, 1975).

Odpověď rostlin na serpentínové půdy se na první pohled projevuje morfologickou odlišností oproti rostlinám z nehadcových půd. Nejčastěji se objevuje šest modifikací, z nichž nejsnáze pozorovatelné jsou: zakrslost celé rostliny (**Obrázek 6**), silnější šedavý, namodralý nebo bělavý voskový povlak, který lze snadno setřít (takový povlak lze také nalézt například na plodech révy vinné – *Vitis vinifera*); redukce listů i jiných orgánů a plagiotropický¹ a keříčkový růst. Mezi modifikace, které nelze na první pohled spatřit, lze zařadit mnohem lépe vyvinutý kořenový systém a zkrácenou dobu pohlavního vývoje (Messori, 1936; Pichi-Sermolli, 1948 cit. v Proctor a Woodell 1975). Mezi další pozorované, ale nikoliv tolik rozšířené modifikace můžeme zařadit

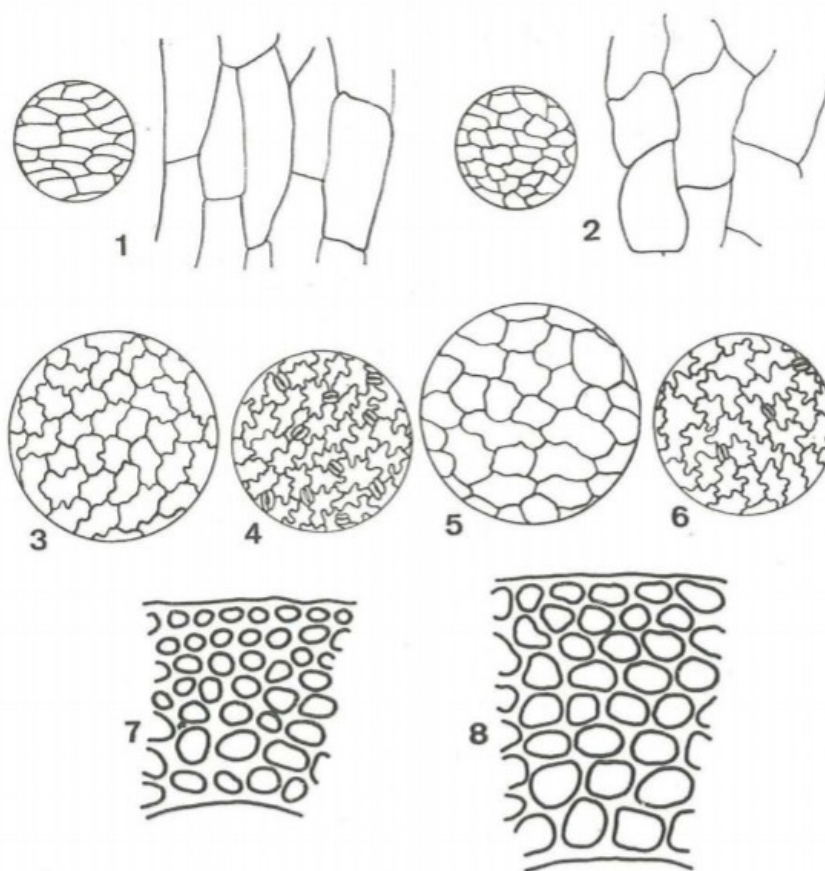
Název rostliny	Počet stromat na 1 mm ² epidermis			
	Spodní strana listu		Svrchní strana listu	
	Hadec	Váp./Dol.	Hadec	Váp./Dol.
<i>Silene nutans</i> L.	104	152	96	120
<i>Genista silvestris</i> SCOP. subsp. <i>dalmatica</i> (BARTL.) LINDB.	80	88	72	104
<i>Symphandra hofmanni</i> PANT.	80	168	—	—
<i>Polygala supina</i> SCHREB.	64	80	80	112
<i>Silene cucubalus</i> WIBEL		104		72
<i>Silene willdenowii</i> SWEET var. <i>serpentina</i> RITT-STUDN.	40		40	

Tabulka 2 Počet stromat na jednotku plochy na hadci a vápenci (Váp.) nebo dolomitu (Dol.) (upraveno podle: Ritter-Studnička, 1972)

¹ Plagiotropismus = směr růstu pod určitým úhlem, který se liší od směru stimulu

prodlouženou dobu pohlavního vývoje (Proctor & Woodell, 1971; Ritter-Studnička, 1972). Nezřídka můžeme pozorovat i hustěji ochlupené listy. Všechny tyto znaky dávají celkový dojem xeromorfismu. Novák (1928) (cit. v Proctor a Woodell 1975) zavedl pro tyto typické morfologické adaptace termín **serpentinomorfózy**. Serpentinomorfózy jsou pravděpodobně částečně fixovány geneticky, ale částečně se jedná o modifikaci způsobenou vlivem prostředí (Proctor & Woodell, 1975).

Ritter-Studnička (1972) provedla srovnávací studii, při které zkoumala anatomické modifikace rostlin z hadců v porovnání s rostlinami z vápenců a dolomitů. Zjistila, že se liší v několika anatomických znacích. Hadcové rostliny mají větší buňky některých parenchymatických tkání, obzvláště epidermis – boční stěny těchto buněk jsou slaběji zvlněné než u rostlin na vápencích. Dalším znakem, na který se Ritter-Studnička zaměřila, byl počet průduchů na jednotku plochy. Na hadcích počet průduchů jednoznačně klesá (**Tabulka 2, Obrázek 5**).



Obrázek 5 Anatomické modifikace rostlin z hadcové půdy

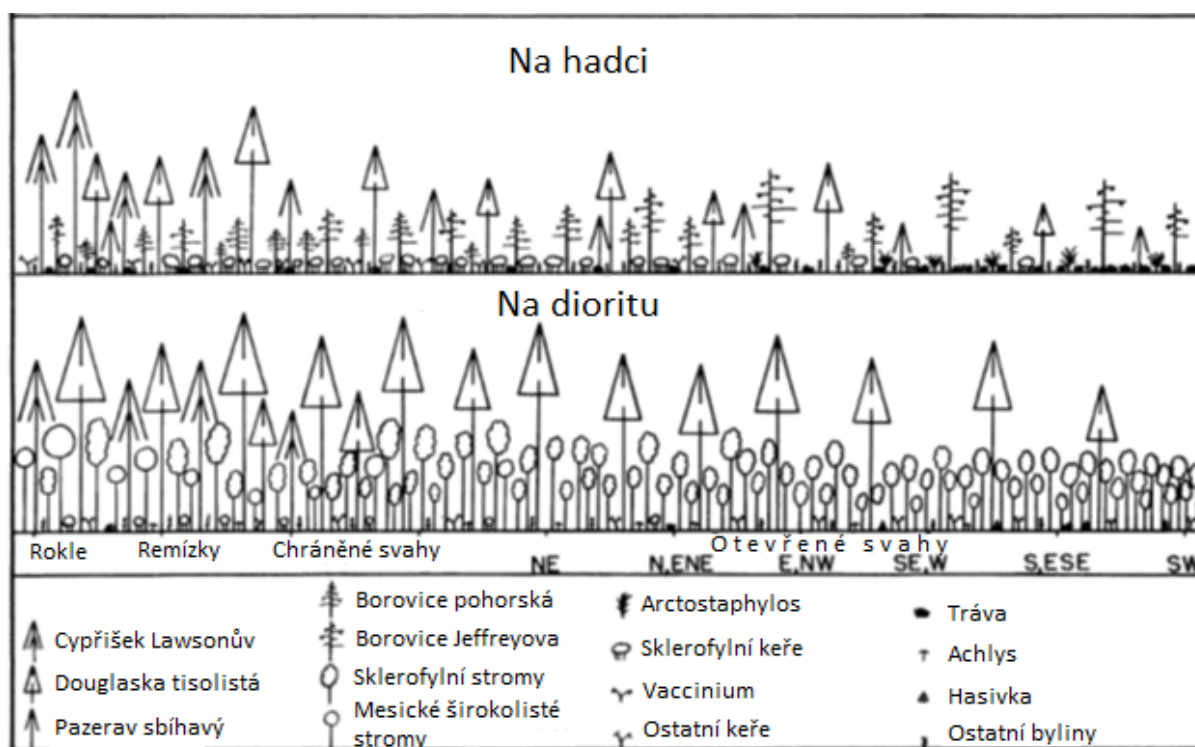
- 1-2:** Epidermis pavézy *Genista sylvestris* subsp. *dalmatica* var. *dinarica*
1. běžný vzhled buněk u rostlin z dolomitu
 2. zvětšené a protáhlé buňky rostlin ze serpentinitu
- 3-6:** *Symphyandra hofmannii*
3. běžný vzhled epidermis svrchní strany listu rostlin z vápence
 4. běžná koncentrace průduchů na spodní straně listu rostlin z vápence
 5. slaběji zvlněné buňky epidermis svrchní strany listu rostlin ze serpentinitu
 6. snížená koncentrace průduchů na spodní straně listu rostlin ze serpentinitu
- 7-8:** *Sedum acre* – chlorchym lodyhy
7. běžný vzhled buněk u jedinců z vápence
 8. zvětšené buňky bohaté na cytosol u jedinců ze serpentinitu
- (Ritter-Studnička 1972)

Změny lze pozorovat i na příčném řezu – hadcové rostliny mají nejčastěji zúžené a prodloužené palisádové buňky, které jsou navíc vzájemně těsně spojené. Houbový parenchym, který se nachází pod palisádovými buňkami, tvoří širší vrstvu a jeho buňky vykazují palisádový charakter (např. u *Lotus corniculatus*). V houbovém parenchymu nalezneme také větší intercelulární prostor, díky kterému probíhá výměna plynů rychleji (např. *Polygala supina*). Na hadcích mají rostliny vyšší obsah cytosolu v buňkách, na základě čehož se u nich vyvinuly tzv. sukulentní struktury. Sukulence je pro rostliny (zejména pro rostliny vyskytující se na extrémních stanovištích, mezi které můžeme hadce zařadit) z mnoha důvodů výhodná – nese s sebou větší objemy buněk, díky čemuž dokáže rostlina lépe hospodařit s vodou a může si tedy dovolit zpomalený metabolismus. Ten s sebou přináší i zpomalený vývoj životních procesů – rostliny na hadcích se v porovnání s nehadcovou vegetací vyvíjejí opožděně, a to zejména v době rozkvetu. *Astragalus onobrychis* L. var. *chlorocarpus* je např. na dolomitech již zežloutlý, zatímco na hadci v plném květu. To způsobuje prodlouženou délku života, která může být v extrémních podmínkách rovněž výhodná. Později nastupující deštivé počasí může být rostlinami ještě využito a také se obecně zvyšuje zisk rostlin, díky čemuž mohou vyrovnávat drsné podmínky. Zvýšená míra sukulence ale nemůže být považována za obecný znak hadcových rostlin (Ritter-Studnička, 1972).

Jak už bylo zmíněno v kapitole 2.1.1, můžeme hadce klasifikovat jako ostrovy, které se vyznačují menším vzrůstem vegetace – a tím pádem i vyšší mírou prosvětlení. Díky tomu se zde mohou nacházet reliktní druhy, které na hadcové ostrovy ustoupily před rozšířením zapojeného lesa – našly zde své refugium, ve kterém přežívají. Kromě reliktních druhů ale můžeme na hadcích nalézt i druhy endemické (Kolář & Vít, 2008). Mnoho serpentinitových druhů se stalo, či ještě stále stává, endemity díky procesu vyčerpání biotopu. Dalším způsobem, jak se druh může stát endemickým, je odlišení lokální, na hadce adaptované populace od rodičovského druhu (Kruckeberg, 1954). Pokud bychom rostliny specializované na serpentinitové půdy přesadili do půd nehadcových, dařilo by se jim tam lépe, ale přesto se tam nevyskytují. Je možné, že je to kvůli příliš vysoké kompetici, ve které nejsou schopné obstát, tudíž zůstávají izolované na hadcové půdě (Kruckeberg, 1951).

Zajímavé je, že různé růstové formy rostlin mohou hadce obsadit s různou pravděpodobností. Obecně lze říci, že jehličnany (především borovice), stálezelené sklerofylní keře a trávy a ostřice budou mít na hadcích větší úspěch než listnaté stromy, listnaté opadavé keře a mnoho širokolistých rostlin. Většinou lze ale na hadcích nalézt jeden dominantní druh, případně kombinaci tří adaptovaných forem: jehličnany, tlustolisté keře a travnaté rostliny (**Obrázek 6**) (Whittaker, 1954).

Nepříznivé fyzikální podmínky ale nejsou jediným faktorem, který způsobuje, že jsou hadcové půdy klasifikované jako neúrodné. Svou roli zde hraje i charakteristický chemismus půdy (viz kapitolu 2.1). Kvůli vysokému obsahu Mg je pro rostliny obtížné získávat z půdy vápenaté ionty (Ca^{2+}) – Mg snižuje dostupnost Ca, kterého je v hadcových půdách nedostatek. Důležitý je celkový poměr Ca:Mg, který charakterizuje možnosti rostliny získávat z půdy Ca^{2+} ionty. Tento poměr je na normálních, nehadcových půdách vyšší než 1, u půd hadcových může být poměr i nižší než 0,4 (Alexander *et al.*, 2007; Kolář & Vít, 2008). Důležitost poměru Ca:Mg pro růst rostlin zmiňuje ve své práci již Loew (1892). Hadcová vegetace přednostně přijímá Ca oproti Mg, avšak lze nalézt i rostliny, které obsahují více Mg. Pokud bychom umístili nehadcové rostliny do hadcové půdy, budou



Obrázek 6 Změny vegetace podle vlhkostního gradientu (vlevo nejvlhčí, vpravo nejsušší) v nízkých nadmořských výškách (2000 stop, tedy asi 600 m. n. m.) na serpentinitu a křemenném dioritu v Siskiyou Mountains v jihozápadním Oregonu (upraveno podle: Whittaker, 1954)

většinou méně schopné selektivního příjmu Ca a omezení příjmu Mg (Walker, 1954). V hadcových půdách nalezneme i vysoký obsah těžkých kovů – konkrétně Ni, Cr, Co a Cu, na který musí rostliny reagovat.

Toxicitu Ni způsobuje nedostatek Fe v půdě (Hunter & Vergnano, 1953; Crooke & Inkson, 1955), projevuje se – podobně jako toxicita způsobená Co – nekrózou listů (na listech se tvoří bílé podélné pruhy) (Hunter & Vergnano, 1953) a také intervenální chlorózou nových listů (tedy žloutnutím listů mezi zelenými žilkami). Dalším znakem mohou být šedo zelené listy a hnědé, zakrnělé kořeny i vzrůst (Kabata-Pendias & Pendias, 2001). Nutno však podotknout, že se nemusí projevovat obecně na všech serpentinitech (Hunter & Vergnano, 1953), jelikož toxicita Ni stoupá v kyselém prostředí a v půdách bohatých na Mg a N (Hunter & Vergnano, 1952). Dalšími faktory, které ji ovlivňují, je obsah Ca v půdě, jelikož sám o sobě dokáže ovlivnit toxicitu Ni – s vyššími hladinami Ca dochází k redukci nekrózy rostlin způsobené Ni (Crooke & Inkson, 1955). V některých rostlinách dokáže Ni neutralizovat vysoké hladiny Mg a zastupovat tak Ca – např. v rostlině *Alyssum bertolonii*, první popsané hadcové rostlině. *Alyssum bertolonii* zároveň patří mezi tzv. hyperakumulátory, tedy rostliny, které ve svých stélkách dokážou akumulovat velké množství těžkých kovů (Minguzzi a Vergnano 1948 cit. v Proctor a Woodell 1975; Kolář a Vít 2008). K čemu přesně hyperakumulace rostlinám slouží, není jasné – může jít o obranu před herbivory a patogeny nebo o pomoc v kompetici (náhradu alelopatických látek) (Kolář & Vít, 2008).

Toxicita těžkých kovů je velmi variabilním faktorem, protože obsah těžkých kovů závisí na geologickém podloží, ale také neznáme podíl celkového množství těžkých kovů, který je dostupný pro rostliny – u každé půdy může být jiný v závislosti na pH a redoxním potenciálu.

4.2 Houby

Houby hrají hlavní roli v koloběhu prvků a přeměně organických i anorganických substrátů – mají tak významnou funkci v biogeochemických procesech. Díky tomu ovlivňují produktivitu rostlin, mobilitu toxických látek i látek ovlivňujících lidské zdraví nebo socioekonomické faktory (Gadd 2007). Co se mykorrhizních hub týče, mohou redukovat přenos toxických kovů z půdy k hostitelským rostlinám (Hartley *et al.*, 1997; Adriaensen *et al.*, 2004), které pak mohou půdy s těmito prvky lépe tolerovat (Wilkinson & Dickinson, 1995).

Mnoho kovů je pro růst hub a jejich metabolismus esenciálních (jedná se např. o Ca, Cu, Fe, Mg, K, Na a Zn), avšak i zde záleží na jejich množství. Esenciální i neesenciální kovy mohou ve větším množství působit toxicky (Gadd 1993), což se může projevit např. rozpadem buněčných i organelových membrán nebo blokováním funkčních skupin, enzymů a jiných významných biologických molekul, které za normálních okolností chrání proti škodlivým efektům volných radikálů generovaných během metabolismu (Gadd 2007). Mnoho hub si proto vyvinulo rozmanité mechanismy (aktivní i náhodné), které jim dovolují přežít, růst a plodit na substrátech s vysokým obsahem kovů (Branco, 2010). I mezi houbami se však – stejně jako u rostlin – najdou hyperakumulátoři, kteří ve svých stélkách dokážou akumulovat velké množství některých toxických kovů jako Pb (*Coprinus comarum*) nebo Cd (*Agaricus macrosporus*) (Sesli & Tüzen, 1999; Alonso *et al.*, 2003; García *et al.*, 2009; Falandysz *et al.*, 2011). Pokud bychom se zaměřili na akumulaci kovů v plodnicích makromycetů, zjistili bychom, že se zde většina kovů nedistribuuje rovnoměrně – nejvyšší obsah kovů se nachází v klobouku, obzvláště v hymenoforu, nižší ve sporách a zbytku klobouku, nejnižší obsah potom nalezneme v třeni. Celkový obsah kovů v plodnici ovlivňuje mnoho faktorů jako složení substrátu, stáří mycelia, druh houby, biochemické a chemické parametry (Gast *et al.* 1988; Gadd 1993; Kalač a Svoboda 2000; Nikkarinen a Mertanen 2004; Kalač 2010). Branco (2010) označuje za nejvýznamnější faktory druh houby a typ substrátu, na kterém houba roste. Za méně významné faktory pak můžeme považovat atmosférickou depozici a velikost a stáří plodnice (Kalač & Svoboda, 2000).

Výzkum hub na hadcích provází velké množství hypotéz, které odrážejí vzorce získané při studiu rostlin. Tyto hypotézy jsou však často mylné, jelikož houby se na substrátech s vyšším obsahem kovů chovají jinak než rostliny. Předpokládalo se například, že houby na hadcích budou následovat trend nízké biodiverzity, vysoké specializace a výskytu endemitů (stejně jako cévnaté rostliny), avšak ukazuje se, že pro ektomykorrhizní houby (EMH) nepředstavují hadce silnou fyziologickou bariéru, na kterou by se musely specializovat. Hadcová společenstva EMH jsou druhově početná a nejsou složená z hub specializovaných na hadce, v některých případech byla na hadcích dokonce vyšší diverzita EMH než na nehadcových lokalitách (Branco, 2010). Diverzita EMH není limitována ani chemickými zvláštnostmi hadcových půd – mezi hadcovými a nehadcovými oblastmi nejsou rozdíly ve struktuře společenstev EMH (Urban *et al.*, 2008; Moser *et al.*, 2009; Branco & Ree, 2010). Hlavní rody EMH nalezené na hadcích se často vyskytují také na nedalekých nehadcových lokalitách v okolí (Moser *et al.*, 2009; Branco & Ree, 2010; Gladish *et al.*, 2010). Na hadcových substrátech zatím nebyly objeveny žádné houbové endemické druhy, ale ani rody, čeledi, řády nebo kmeny, které by hadce preferovaly, nebo se jim naopak vyhýbaly (Moser *et al.*, 2009; Branco & Ree, 2010; Gladish *et al.*, 2010). Nutno však podotknout, že informací o houbách (ať už makro- nebo mikromycetech) je velmi málo a jistě by si tato oblast zasloužila větší

pozornost. Další hypotézou, která byla vyvrácena, je ta, že tmavě zbarvené EMH mohou být na hadcích početnější, nebo dokonce dominantní, jelikož obsahují v buňkách melanin, který dokáže adsorbovat těžké kovy (Gadd a de Rome 1988; Meharg a Cairney 1999). Toto ovšem nepotvrdili Moser *et al.* (2005) ve své srovnávací studii EMH na kořenech *Quercus garryana* (dub Garryův), jelikož tmavé mykorhizní morfotypy byly početnější na nehadcových lokalitách jižního Oregonu (kde byla studie prováděna) oproti hadcovým. Vyšší koncentrace prvků jako Fe, Ni a Cr tedy nemusí selektovat vysoce melanizované mykorhizní houby (Moser *et al.*, 2005). Očekávalo se také, že na hadcích budou pod vlivem xerických podmínek vznikat spíše hypogeické plodnice (Castellano *et al.* 2004 v Southworth, Tackaberry, a Massicotte 2014), ale zdá se, že hypogeické plodnice na hadcích spíše naopak méně početné (Gladish *et al.*, 2010) a lze tedy předpokládat, že hadce podporují oba typy růstu plodnic – epi- i hypogeický (Southworth *et al.*, 2014).

Houby, které tvoří arbuskulární mykorhizu (AMH), jsou na hadcích také početné – kolonizují kořeny rostlin srovnatelně jako na nehadcových substrátech (Hopkins, 1987), kolonizují dokonce i hyperakumulátory Ni jako *Berkheya coddii* (Turnau & Mesjasz-Przybylowicz, 2003). Obecně lze říci, že rostlinní hyperakumulátoři Ni jsou mykorhizní, avšak silnější hyperakumulátoři jsou méně kolonizováni AMH než slabší (Amir *et al.*, 2007). Co se liší, je rychlost kolonizace, která je na hadcích vyšší. AMH jsou zároveň účinnější v podpoře růstu a příjmu P. Na příjem Ni a Ca AMH žádný vliv nemají, na příjem Mg mají pouze mírný efekt (Doubková *et al.*, 2012). Obecně může být vliv AMH na příjem Ca a Mg rostlinami a translokaci daných prvků z kořenů do výhonů jak pozitivní, tak negativní (Pairunan *et al.*, 1980; Kothari *et al.*, 1990). AMH také tvoří srovnatelně dlouhé extraradikální mycelium na obou typech substrátu (Doubková *et al.*, 2012).

4.3 Lišejníky

4.3.1 Fyziologické mechanismy

4.3.1.1 Absorpce kovů

Lišejníky pokrývají 6–8 % zemského povrchu a jsou primárními kolonizátory hornin. Především v polárních oblastech hrají významnou roli při biogeochemických cyklech prvků a přispívají k vytváření půdy (Nash, 2008). Jsou schopné akumulovat prvky z atmosféry (skrže mokrou a suchou depozici), ale také ze substrátu – tyto dva zdroje je nutné rozlišit. Prvním způsobem, jak zjistit, odkud dané prvky pochází, je výpočet faktoru obohacení (EF – enrichment factor) (Paukov *et al.*, 2015):

$$EF = \frac{(X/\text{porovnávaný prvek}) \text{ v lišejníku}}{(X/\text{porovnávaný prvek}) \text{ v substrátu}}$$

(Puckett & Finegan, 1980)

Pokud je získaná hodnota EF vysoká, jedná se o vzdušný zdroj prvků, nízká hodnota naopak značí zdroj substrátový. Druhou metodou je porovnání poměru Cu:Zn v zemské kůře a v lišejnících – čím je výsledná hodnota poměru v lišejníku blíží hodnotě poměru v zemské kůře, tím spíše pocházejí akumulované prvky ze substrátu (Paukov *et al.*, 2015). Právě typ substrátu může být odpovědný za obsah prvků akumulovaných v lišejnících – lišejníky ze silikátových hornin mají ve svých stélkách vyšší obsah Pb a Zn, zatímco na horninách

ultrabazických převažují prvky jako Cr, Mn a Ni (Lounamaa, 1956 cit. v Tyler, 1989). Pokud bychom se zaměřili na těžké kovy, dokážou je lišejníky absorbovat a akumulovat v množství, které výrazně převyšuje jejich fyziologické potřeby (Garty, 2001). Jelikož je příjem těžkých kovů hlavně fyzikálně-chemický děj, je pH jedním z nejdůležitějších faktorů, které ovlivňují příjem těžkých kovů. Snížením pH se může zvýšit rozpustnost některých kovů, čímž se zvýší jejich biologická dostupnost. Zároveň dochází k většímu příjmu kovů při vyšších teplotách (Nieboer *et al.*, 1976).

Některé lišejníky rostoucí na substrátech bohatých na kovy jsou běžně se vyskytující druhy, které dokážou zvýšené množství kovů tolerovat, díky čemuž se zde mohou vyskytovat. Jiné druhy se na tyto kovy obohacené substráty specializují – jejich rozšíření je disjunktivní. Většinu lišejníků vyhledávající substráty s těžkými kovy lze zařadit do rodů *Acarospora*, *Aspicilia*, *Lecanora*, *Lecidea*, *Porpidia*, *Rhizocarpon* a *Tremolecia* (Purvis & Halls, 1996; Nash, 2008, Bačkor & Fahselt 2004a).

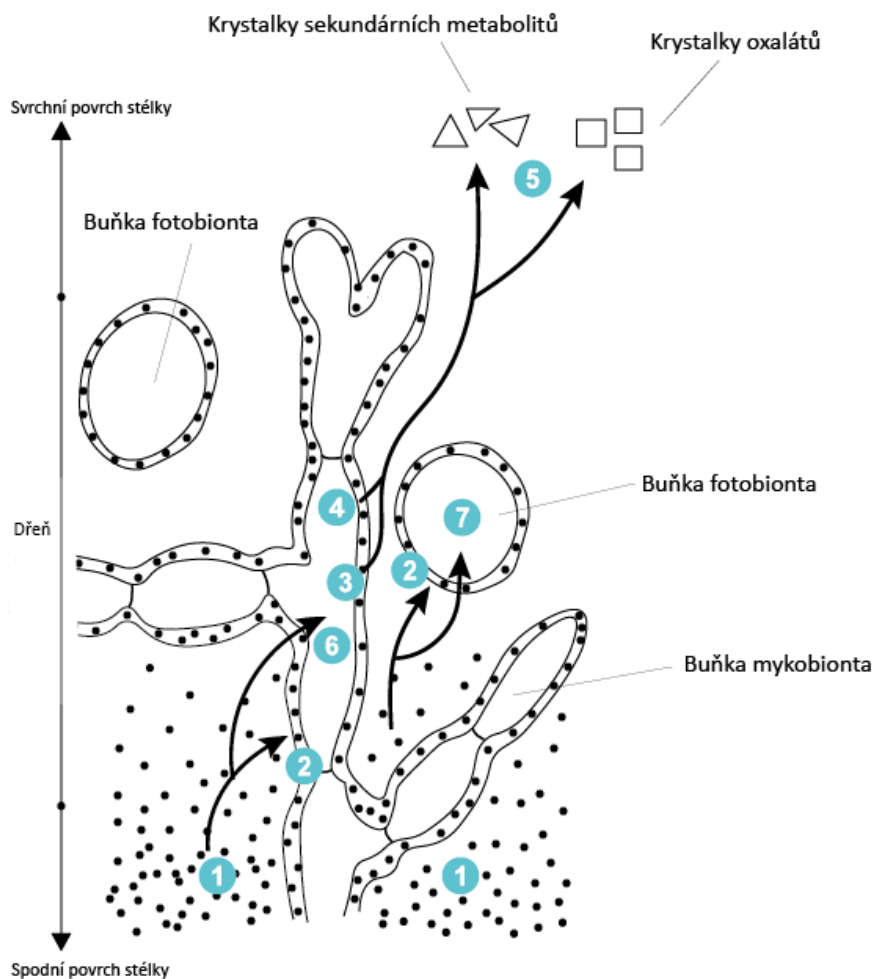
Na první pohled by se mohlo zdát, že se obsah těžkých kovů v lišejníku v čase pouze zvyšuje, není tomu tak však úplně. Příjem kovů může být ovlivněn počasím – při dešti může docházet k uvolnění částic na povrch stélky lišejníku (k vymývání kovů) a celkový obsah kovů se tedy sníží, zatímco v suchém období zůstává obsah kovů vyšší (Brown & Brown, 1991). Na druhou stranu se při srážkách mohou kovy ze substrátu rozpouštět, což jejich příjem naopak zvyšuje (Knops *et al.*, 1991). Prvky mohou ve stélce zůstat po dobu 2-5 let (Walther *et al.*, 1990). Toxicitu kovů určují chemické i fyzikální faktory, kterými jsou: nadbytek kovů, jejich chemická forma, rozdílná rozpustnost ve vodě, pH a teplota (Bačkor & Loppi, 2009).

Lišejníky využívají dva mechanismy absorpce kovů ze substrátu:

1. Extracelulární příjem skrze proces výměny iontů
2. Intracelulární příjem

Všechny hlavní mechanismy, díky kterým v lišejníku dochází k detoxikaci těžkých kovů, přehledně shrnuje **Obrázek 7** (níže).

Ionty kovů se vyskytují jako kationty, které jsou ve stélkách lišejníků drženy primárně mimo cytoplazmu foto- a mykobiontů (Nash, 2008). **Extracelulární (mimobuněčný) příjem** spočívá v tom, že po vstupu kationtů do stélky dojde k nahrazení iontu vodíku (nebo jiného kovu, který je slaběji vázán) na vazebném místě na, nebo v buněčné stěně. Tato vazebná místa (nazývaná ligandy), se kterými tvoří kationty komplex, jsou pravděpodobně tvořena hlavně sloučeninami z karboxylové (-COOH) a fenolické (-OH) skupiny (Puckett *et al.*, 1973; Nieboer *et al.*, 1976). Kationty navázané na ligandech zůstávají znehybněné na povrchu buněk a nedostanou se tedy rovnou do jejich vnitřního prostoru – takto vázané těžké kovy nejsou považovány za toxické (Tyler, 1989). Dříve se předpokládalo, že buněčné stěny působí pro těžké kovy jako „nárazník“ (Brown & Bates, 1972; Brown & Slingsby, 1972), díky kterému neprojdou dovnitř buněk a lišejníky tak dokážou lépe přežít na stanovištích s vysokými koncentracemi těchto kovů (Laaksovirta & Olkkonen, 1977; Seaward *et al.*, 1978). Výměnná místa



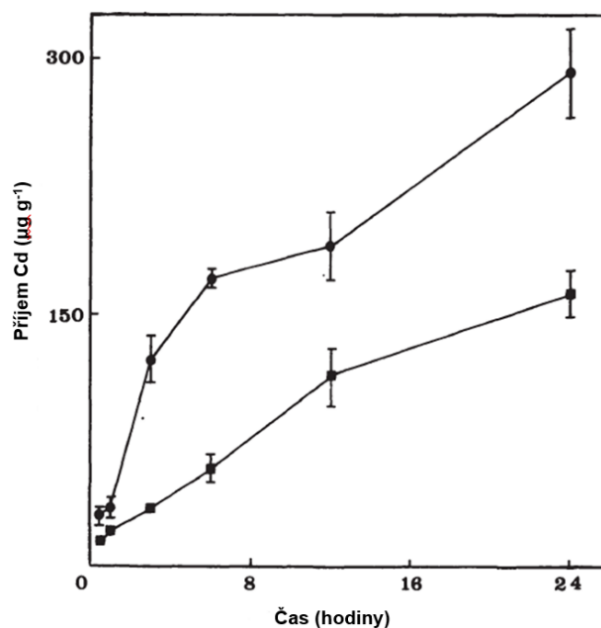
Obrázek 7 Schéma absorpčních mechanismů lišejníků

- 1 – vnik těžkých kovů do mezibuněčných prostor lišejníku
- 2 – navázání na ligandy buněčných stěn mykobionta i fotobionta
- 3 – tvorba komplexů těžkých kovů a sekundárních metabolitů
- 4 – tvorba komplexů těžkých kovů a oxalátů
- 5 – některé sekundární metabolity (např. kys. usnová) a oxaláty se nevyklučují pouze na povrchu hyf, ale také na povrchu stélky lišejníku
- 6 – těžké kovy pronikají dovnitř buňky mykobionta, který spouští syntézu metalothioneinů a glutathionů
- 7 – těžké kovy pronikají dovnitř buňky fotobionta, který spouští syntézu fytochelatinů

(ligandy) kationtů v buněčných stěnách, však působí spíše jako rezervoár kationtů pro intracelulární příjem než jako obrana proti nim (Brown & Beckett, 1985). Ligandy se vyskytují v/na buněčných stěnách obou biontů, ale ty od mykobionta jsou nejspíš důležitější, jelikož jich je větší množství (lišejník je tvořen až z 90 % právě mykobiontem [Tyler, 1989; Bačkor & Loppi, 2009]) (Nieboer *et al.*, 1979; Goyal & Seaward, 1982a; Brown & Beckett, 1985). Asta & Garrec (1980) (cit. v Tyler, 1989) zjistili, že 66 % Ni^{2+} přijatého stélkou bylo asociováno s mykobiontem, zatímco zbylých 34 % s fotobiontem. Jedná se tedy o pasivní proces iontové výměny (Tuominen, 1967) modifikovaný tvorbou komplexu kovu a iontu (Puckett *et al.*, 1973; Nieboer *et al.*, 1976). Toto tvrzení podporuje i fakt, že mrtvá stélka dokáže absorbovat více kovů než stélka živá (Nieboer *et al.*, 1976). Extracelulární výměna iontů je velmi rychlý děj (ionty jsou absorbovány v rámci 1 hodiny), který může být doprovázen intracelulární akumulací kovů (Nieboer *et al.*, 1976).

O intracelulárním (vnitrobuněčném) příjmu

hovoříme, pokud kationty kovů proniknou přes buněčnou stěnu do cytoplazmy. Může k němu docházet až po extracelulární absorpci, ale také současně s ní. U lišejníků z míst, která jsou kontaminovaná těžkými kovy, dochází k přenosu kationtů z ligandů na buněčných stěnách do buňky v menší míře a celková rychlost jejich přenosu je také menší (**Obrázek 8**) (Brown & Beckett, 1985). Některé ionty těžkých kovů mají nižší afinitu k ligandům buněčných stěn (např. Cd a Zn) a mohou tedy do jisté míry pronikat přes plazmatickou membránu do cytoplazmy – opakem může být např. Pb, které má afinitu k ligandům vysokou a intracelulárně je přítomno v minimálním množství (Tyler, 1989). Díky tomu se nepředpokládá, že by existoval jakýkoliv specifický mechanismus tolerance



Obrázek 8 Přenos pulzu Cd z buněčné stěny do buňky u druhů *Peltigera horizontalis* (z nekontaminované oblasti = ●) a *Peltigera membranacea* (z kontaminované oblasti = ■) (upraveno podle: Brown & Beckett, 1985)

Pb v cytoplazmě (Brown & Slingsby, 1972). O Cu a Ni neexistuje dostatek studií, ale lze předpokládat, že budou mít své místo někde uprostřed mezi výše zmíněnými skupinami (podobně jako většina ostatních těžkých kovů) (Tyler, 1989). I v případě intracelulárního příjmu hraje roli množství daného kovu v podloží a jeho biologická dostupnost – v případě vystavení lišejníku zvýšeným koncentracím těžkých kovů může dojít k výraznému zvýšení propustnosti plazmatické membrány (Tyler, 1989). Kationty nejsou absorbovány stejnou měrou, ale dochází mezi nimi k jisté kompetici – např. Zn, dokáže inhibovat 32 % intracelulárního příjmu Cd, ještě více inhibují Co, Mg, Mn a Ni, a to až 40-50 % celkového příjmu Cd. Zn a Cd se vyskytují v prostředí často společně (Beckett & Brown, 1984a) – kompetice mezi ionty tedy může redukovat příjem toxických iontů do cytoplazmy (Beckett & Brown, 1984b). Tímto způsobem redukovaný příjem Cd byl zaznamenán například u rodu *Peltigera*. Kompetitivní vyloučení iontů z cytoplazmy můžeme považovat za jeden z tolerančních mechanismů (Beckett & Brown, 1984b). Svou úlohu v rámci intracelulární absorpce také hraje to, zda je lišejník v době příjmu kationtů vysušený, či vlhký. Vysušený lišejník přijme intracelulárně více kationtů, jelikož mohou do buňky vstoupit skrze plazmatické membrány, které byly zničeny vlivem stresu z desikace (Farrar & Smith, 1976; Buck & Brown, 1979; Brown & Beckett, 1985). Toto by mohlo být důležité pro lišejníky na hadcích, které jsou stresem z desikace ohrožené v důsledku tamních vysokých teplot. I v případě vnitrobuněčného příjmu lze pozorovat rozdíly nejen mezi jednotlivými taxony, ale také mezi populacemi jednoho druhu (Tyler, 1989).

Toxicita těžkých kovů se může projevit jak na morfologii lišejníků (viz kapitulu 4.3.2), tak na jejich fyziologii. Dříve se předpokládalo, že těžké kovy mohou způsobit inhibici fotosyntézy a ničení buněčných membrán (Puckett, 1976; Puckett & Burton, 1981). Tyto studie však byly krátkodobé, a navíc pracovaly s mnohonásobně vyššími koncentracemi kovů, než ve kterých se kovy v přírodě běžně vyskytují, což způsobilo, že se v lišejnících spustil extra- i intercelulární příjem kovů najednou (k čemuž v přírodě běžně nedochází) (Brown & Beckett, 1985). Nyní se předpokládá, že citlivým monitorem fyziologického poškození je fotosyntéza,

jelikož k jejímu utlumení dochází buď při nízkých koncentracích prvků, nebo po kratší době jejich působení (Nieboer *et al.*, 1979; Brown & Beckett, 1983, 1984). Optimální metabolický stav může být udržován právě fotosyntézou, tudíž její utlumení může poškodit metabolismus lišejníku (Brown & Beckett, 1985). Co se samotného chlorofylu ve fotobiontech týče, Cd, Co, Ni a Pb nezpůsobily žádné poškození, roztoky Cu a Ag po delší době vystavení lišejníku (15 hodin) roztoku kovů způsobily posun absorpčních vrcholů červeného i modrého světla o 10 nm ke kratším vlnovým délkám a menší schopnost absorpce (Puckett, 1976). Přítomnost těžkých kovů ve stélce může zapříčinit také ztrátu K z buněk. Nízké koncentrace Ni, Co, Cd a Pb způsobily jen nepatrnou ztrátu K z buněk, ale při vyšších koncentracích došlo k prudkému nárůstu ztráty K (Brown & Slingsby, 1972; Puckett, 1976). K prudkému nárůstu ztráty K nejspíše došlo kvůli škodlivým změnám v polopropustnosti membrány (Passov *et al.* 1961 cit. v Puckett, 1976). Úbytek buněčného K se děje v buňkách obou symbiontů, avšak u fotobionta byla zaznamenána menší ztráta K z buněk, díky čemuž lze předpokládat, že poškození buněk fotobionta bylo méně rozsáhlé (Goyal & Seaward, 1982a). Podle toho, kolik K z buňky ubude, lze odhadovat míru poškození membrán (Brown & Beckett, 1985). Zničení membrán má samozřejmě vliv na intracelulární příjem kationtů, který se tím zvyšuje (Brown & Beckett, 1985). Velká ztráta K z buněk může být kritická pro enzymatickou aktivitu (Suelter, 1970), dokonce může způsobit i buněčnou smrt (McBrien & Hassall, 1965).

Některé lišejníky jsou schopné tolerovat velmi vysoké koncentrace těžkých kovů – až 312 $\mu\text{g g}^{-1}$ Ni (Tomassini *et al.*, 1976), 1000-25000 $\mu\text{g g}^{-1}$ Zn (Nash, 1975), 1000-4900 $\mu\text{g g}^{-1}$ Cu (Alstrup & Hansen, 1977), 111-270 $\mu\text{g g}^{-1}$ Pb (Laaksovirta *et al.*, 1976). Existují ale i citlivé druhy, pro které představuje hraniční hodnotu, při které ještě dokážou přežít, pouhých 80 $\mu\text{g g}^{-1}$ Cu (Tyler, 1989). Již v roce 1963 stanovili Lange & Ziegler tři základní mechanismy, díky kterým dokážou lišejníky tolerovat vysoké koncentrace těžkých kovů. První mechanismus spočívá v rezistenci plazmatické membrány myko- i fotobionta vůči těžkým kovům. Dalším mechanismem je tvorba komplexů navázáním iontů kovu na ligandy buněčných stěn obou biontů – tedy extracelulární příjem, jak byl popsán výše. Posledním popsáním mechanismem je zadržení iontů v méně citlivých (a tedy i metabolicky méně aktivních) částech stélky a transport iontů do těchto oblastí vně cytoplazmy – především skrze buněčné stěny a mezibuněčné prostory. Tento třetí mechanismus hraje u lišejníků významnou roli. Tato tři vysvětlení tolerance jsou stále podporována (např. Bačkor & Loppi, 2009). Účinným tolerančním mechanismem je také kompetitivní vyloučení iontů, které bylo popsáno výše. V případě vstupu těžkých kovů do buňky mykobionta, dochází k syntéze metallothioneinů a glutathionů. Metallothioneiny jsou nízkomolekulární intracelulární proteiny, které obsahují vysoký podíl aminokyseliny cysteinu (až 1/3 hmotnosti), který způsobuje jejich vysokou afinitu k těžkým kovům (Raudenská *et al.*, 2012). Glutathion je tripeptid, který také obsahuje velké množství cysteinu (Khullar & Reddy, 2016). Tyto molekuly zajišťují homeostázu jednotlivých buněk (nejen u hub, ale i u jiných organismů, např. savců), jelikož po syntéze metallothioneinů dochází k jejich navázání na těžké kovy a tím i k detoxikaci těchto kovů (Zelená *et al.*, 2004; Khullar & Reddy, 2016). Toleranční mechanismus fotobiontů (syntéza fytochelatinů) je popsán v kapitole 4.3.1.3.

Obsah stopových prvků v jednotlivých částech lišejníků se velmi liší (Loppi *et al.*, 1997) Většinou však lze nejvíce těžkých kovů nalézt ve starších (středních) částech stélky, zatímco na periferních částech je koncentrace nižší (Loppi *et al.*, 1997; Bargagli & Mikhailova, 2002). V periferních částech stélky jsou nejvíce

koncentrované prvky potřebné pro metabolismus (Co, Cu, Mo, Zn), jelikož tyto části stélek jsou nejvíce metabolicky aktivní. Naopak v metabolicky neaktivní střední části (ve dřeni) lze najít prvky, které metabolismus limitují (Al, Cd, Pb). Cu, Mn, Mo a Zn byly nalezeny v různých částech stélky, díky čemuž můžeme předpokládat, že se mohou přemísťovat z jedné části stélky do druhé (Loppi *et al.*, 1997). Mn a Zn se nevyskytují pouze v jedné části stélky, ale jsou spíše mobilní (Pakarinen, 1985). Svrchní i spodní povrch stélky je schopný translokace kovů z roztoku do i uvnitř stélky. Významnou roli hrají při akumulaci kovů rhiziny (pokud jsou na lišejníku přítomny). Hlavní funkcí rhizin je přichycení lišejníku k substrátu a spolu se spodním povrchem stélky slouží také k absorpci vody. Akumulace kovů do rhizin redukuje množství kovů dostupných pro translokaci k fotobiontovi a do dřene. Kationty kovů se sice mohou z rhizin přesunout až do svrchního povrchu stélky, ale celková kapacita kovů absorbovaných lišejníky s rhizinami je významně vyšší než u lišejníků s rhizinami odstraněnými (Goyal & Seaward, 1982a).

4.3.1.2 Vylučování kovů

Některé lišejníky dokážou vylučovat určité těžké kovy ve formě oxalátových krystalů. Je to velmi častý a efektivní způsob extracelulární detoxikace těžkých kovů (Bačkor & Loppi, 2009). Jedná se např. o druhy *Acarospora rugulosa* (**Obrázek 9**) a *Lecidea theiodes*, které obsahují >5 % Cu v sušině a Cu vylučují ve formě oxalátů mědi na povrch hyf mykobionta (Purvis, 1984). Neděje se tak pouze s Cu, ale i s ostatními kovy jako např. Pb a Zn v lišejníku *Diploschistes muscorum* (Sarret *et al.*, 1998). Na hadcích lze v lišejnících často nalézt dihydrát oxalátu hořečnatého (Wilson *et al.*, 1981). Oxaláty mohou mít kromě detoxikace ještě jednu funkci – na extrémních stanovištích, která jsou více ozářena sluncem, se vyskytují ve formě povrchových usazenin nebo jako



Obrázek 9 *Acarospora rugulosa* (Bouda, F. – Atlas českých lišejníků)

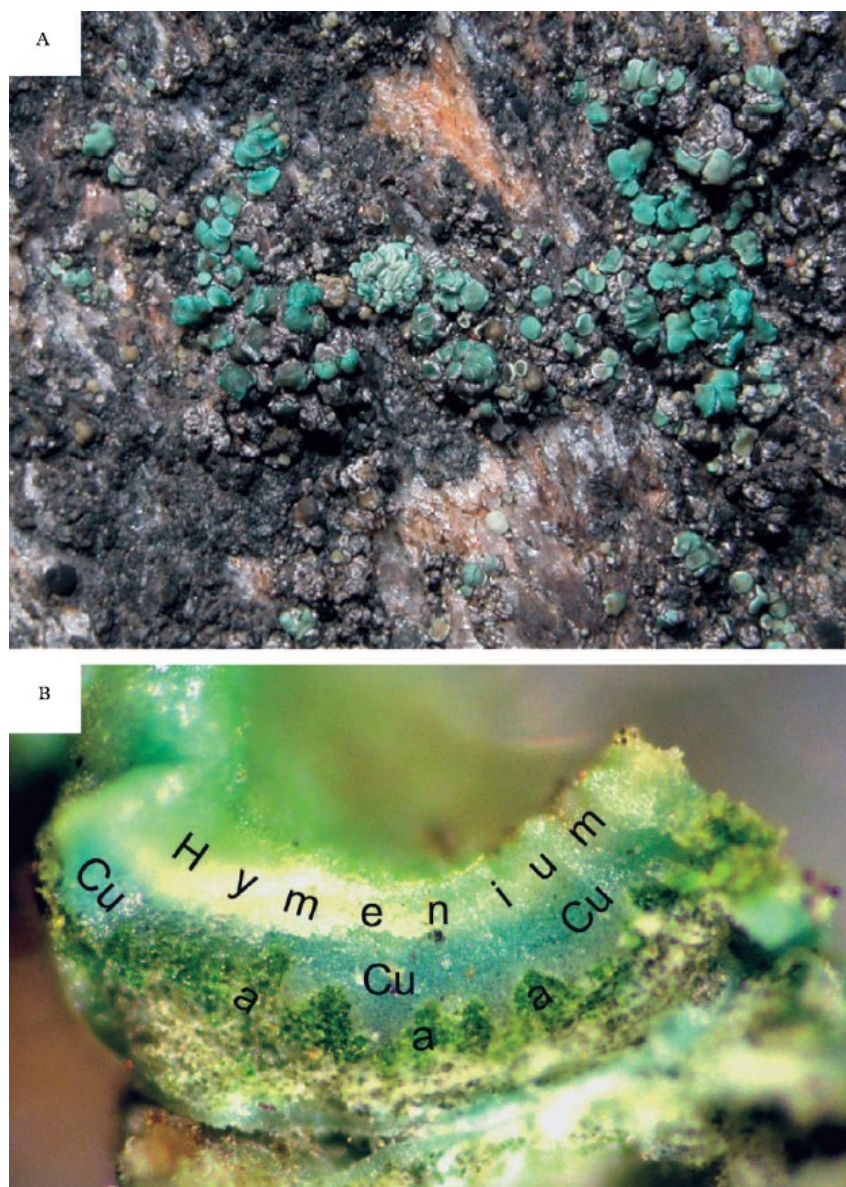
pruina² na povrchu stélky. Díky tomu jsou fotobionti chráněni před nadměrným ozářením, které by je mohlo poškodit (Purvis, 2000).

Lišejníky produkují primární (intracelulární) a sekundární (extracelulární) metabolity. Mezi primární metabolity řadíme např. proteiny, aminokyseliny, karotenoidy, polysacharidy a vitamíny (Fahselt, 1994a; Nash, 2008). Nejčastěji je nalezneme v buněčných stěnách nebo protoplastu obou symbiontů (Hale, 1983 cit. v Nash, 2008). Primární metabolity zastávají základní metabolické procesy a, na rozdíl od metabolitů sekundárních, nejsou zapojené do vylučování kovů (Bačkor & Loppi, 2009).

Sekundární metabolity lišejníků jsou produkovány výhradně mykobiontem – tvoří povrchové krystaly na houbových hyfách (nebo v jejich těsné blízkosti) (Fahselt *et al.*, 1973; Honegger, 1986; Ahmadjian & Jacobs, 1985 cit. v Fahselt, 1994b) a představují většinu všech organických sloučenin v lišejníku (Nash, 2008). Jejich obsah většinou dosahuje 0,1–5 % suché hmotnosti stélky (Fahselt, 1994b), avšak v některých případech představuje až 20 % sušiny (Barnes *et al.*, 1992). Tyto látky patří mezi deriváty aminokyselin, alifatické kyseliny, dibenzofurany, terpenoidy, depsidy, depsidony a další sloučeniny (Huneck, 1999). Celkem známe více než 1000 sek. metabolitů (Goga *et al.* 2020), z nichž je většina typická pro lišejníky a jen malá skupina (cca 50–60) se vyskytuje i v jiných volně rostoucích houbách a vyšších rostlinách (Nash, 2008). Sekundární metabolity zastávají širokou škálu ekologických rolí – mají alelopatické (Cardarelli *et al.*, 1997), antiherbivorní (Lawrey, 1986) či antibiotické účinky (Ingolfssdottir *et al.*, 1985), zároveň také zvyšují permeabilitu buněčné stěny fotobionta (Kinraide & Ahmadjian, 1970) a některé z nich (norstiktová, psoromová, usnová a isousnová kyselina) tvoří komplexy s kovy – díky čemuž mohou lišejníkům zajišťovat jejich přísun ze substrátu (Schatz, 1962; Purvis *et al.*, 1987; Jones, 1988). Tyto sloučeniny ale také dokážou zajistit extracelulární znehybnění kovů (Purvis & Pawlik-Skowrońska, 2008), které se tedy nedostanou dovnitř buněk obou biontů. *Acarospora smaragdula* a *Lecidea lactea*, rostoucí na substrátech obohacených o měď, tvoří např. v kůře komplexy Cu s norstiktovou kyselinou – samotné lišejníky díky tomu mají výrazně zelené zbarvení (Purvis *et al.*, 1987). I mezi lišejníky se najdou hyperakumulátoři, např. druh *Lecanora polytropa* dokáže akumulovat až 109 $\mu\text{mol g}^{-1}$ Cu do apotecíí (**Obrázek 10**), celkové množství akumulované Cu je pak dvakrát větší (Pawlik-Skowrońska *et al.*, 2006). Přesný mechanismus tolerance Cu zde není znám, avšak je pravděpodobné, že souvisí s výskytem šťavelové, citronové a jablečné kyseliny v apotecíích (Whiting *et al.*, 2004; Pawlik-Skowrońska *et al.*, 2006). Tyto kyseliny hrají významnou roli v detoxikaci a toleranci kovů u rostlin a hub (Hall, 2002). Kyselina usnová (jeden z nejrozšířenějších sekundárních metabolitů lišejníků) může tvořit komplexy s Cu, Ni, Fe a Al (Bačkor & Fahselt, 2004b), avšak nechrání tím fotobionta – Cu i kys. usnová totiž mohou být i fytotoxické – mohou inhibovat růst fotobionta, jeho životaschopnost a také fluroescenci chlorofylu *a* (Bud'ová *et al.*, 2006). To jen potvrzuje předpoklad Bačkora *et al.* (1998), že navzdory mnoha ekologickým rolím, které sekundární metabolity bezpochyby zastávají, mohou být fytotoxické a nepříznivě ovlivňovat růst buněk fotobionta. In vitro fungují sek.

² Pruina je struktura na povrchu lišejníků (především rodu *Physcia* a *Physconia*), která vypadá jako jinovatka (Hale a Cole, 1988 cit. v Heidmarsson, 1996).

metabolity jako chelatátory kationtů (včetně kationtů těžkých kovů), ale zda takto fungují i ve stélkách lišejníků, ještě není zcela prozkoumáno – stejně jako vliv těchto sloučenin na metabolické procesy (Bačkor & Loppi, 2009).



Obrázek 10 *Lecanora polytropa*

A – zářivě modro-zelený vzorek z měděného dolu, Švédsko (Purvis)

B – příčný řez apoteciem ukazující jasně tyrkysovou vrstvu (Cu) pod hymeniem, nad a mezi zubatou vrstvou fotobionta (a).

(Pawlik-Skowrońska & Purvis, 2006)

4.3.1.3 Syntéza fytochelatinů

U vyšších rostlin, řas a některých hub dochází po vniknutí iontů toxických kovů do buněk k produkci fytochelatinů (Hayashi *et al.*, 1986; Gekeler *et al.*, 1988; Sanità di Toppi *et al.*, 1998, 2002; Skowroński *et al.*, 1998). Fytochelatiny (PC) jsou peptidy odvozené od glutathionu, jejichž součástí je sulfhydrylová (thiolová) skupina, která je schopná vyvázat těžké kovy, čímž jim zabraňuje ve volné cirkulaci v cytosolu buněk (Grill *et al.*, 1985). Jejich hlavní funkcí je transport těžkých kovů do vakuol, kde dochází k jejich imobilizaci (Pal & Rai, 2010). Lze předpokládat, že v řasách i vyšších rostlinách indikují PC biologickou dostupnost těžkých kovů a stres

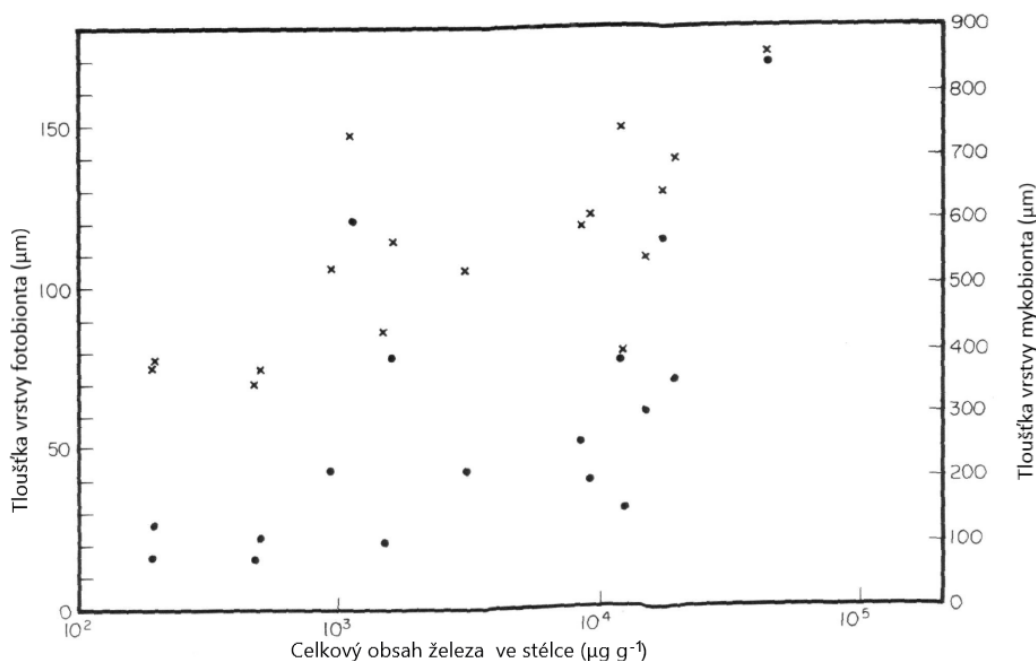
z ní (Skowroński *et al.*, 1998; Ernst *et al.*, 2000; Pawlik-Skowrońska, 2000), nemusí být ale ukazatelem tolerance těžkých kovů (Schat & Kalff, 1992; Sanità di Toppi & Gabbrielli, 1999). I některé lišejníky odpovídají na přítomnost těžkých kovů biosyntézou PC – neprodukují je však oba symbionti, nýbrž pouze řasový (nikoliv sinicový) fotobiont – (aposymbioticky kultivovaní mykobionti z oddělení *Ascomycota* neprodukovaly PC ani v jediném případě) (Pawlik-Skowrońska *et al.*, 2002). Nejlépe prozkoumané jsou především jednobuněčné řasy rodu *Trebouxia* – na substrátech obohacených o kovy lze často v lišejnících nalézt fotobionta druhu *Trebouxia jamesii* (Beck, 1999). Když byly volně rostoucí chlorofytní řasy a lišejníky vystaveny stejným koncentracím těžkých kovů (Cd a Pb), byla v lišejnících zjištěna 15–140x nižší celková koncentrace PC oproti volně rostoucím řasám (Pawlik-Skowrońska, 2000) – tento fakt lze vysvětlit tak, že fotobionti jsou vystaveni biologicky dostupným kovům v mnohem menší míře než volně rostoucí řasy. To podporuje hypotézu, že většina kovů v lišejníku je vázána mykobiontem, jak již bylo zmíněno výše. Lišejníky se sinicovým a řasovým fotobiontem se vzájemně liší – ty, které obsahují fykobionta (zvláště z třídy *Trebouxiophyceae*), syntetizují PC a vykazují vyšší odolnost vůči těžkým kovům (Branquinho *et al.*, 1997). Lišejníky tak mohou díky chlorofytnímu fotobiontovi získat ekologickou výhodou v oblastech kontaminovaných těžkými kovy (Pawlik-Skowrońska *et al.*, 2002). Syntéza PC však není hlavním detoxikačním mechanismem v lišejnících, tím nadále zůstává extracelulární absorpce a znehybnění kationtů těžkých kovů pomocí sekundárních metabolitů. To bylo prokázáno ve studii Pawlik-Skowrońska & Bačkora (2011), kde v lišejnících z oblastí obohacených o těžké kovy se díky sekundárním metabolitům dostalo méně iontů Zn a Pb k fotobiontům, které tím pádem produkovaly menší množství fytochelatinů.

4.3.2 Vliv na morfologii lišejníků

Studii zabývajících se vlivem substrátů s vysokým obsahem kovů na morfologii lišejníků je velmi málo. Nejvíce citovaná (a také nejpodrobnější) je práce Goyal & Seaward (1982b), která se však zabývá pouze dvěma druhy rodu *Peltigera* – *Peltigera canina* a *P. rufescens*. Výsledky této studie můžeme zobecnit pouze částečně, jelikož některé druhy např. vůbec nemají rhiziny nebo žilky, tudíž se u nich morfologické změny těchto struktur nemohou projevit. Neznamená to ale, že u těchto druhů nedojde k pozměnění jiných morfologických struktur. Morfologické změny způsobené vysokým obsahem kovů v substrátu byly jinak pozorovány spíše zřídka (Tyler, 1989).

Goyal & Seaward (1982b) zjistili, že na substrátech s vysokým obsahem kovů může docházet k redukci nejen celkové velikosti stélky (toto zaznamenali v oblastech znečištěných automobilovou dopravou i Lawrey & Hale [1979]), ale také délky rhizin. Právě morfologie rhizin je kovy významně ovlivněna – lišejníky z kontaminovaných oblastí mají rhiziny kratší, ale zato tlustší a také hustěji rostlé. Rhiziny se významně podílejí na akumulaci těžkých kovů ve stélce, velké množství kovů zůstává imobilizováno právě zde (viz kapitulu 4.3.1.1). Může také docházet k tmavnutí rhizin až na tmavě hnědou barvu. Stejně se mohou zbarvovat také žilky, které se nacházejí na spodní straně lišejníků a jsou tedy (stejně jako rhiziny) přímo vystavené působení kovů. U žilek může docházet také k hojnějšímu větvení. Co se celkové tloušťky stélky týče, dochází k jejímu zvětšení, a to především díky zbytnění dřene. Ztloustnutí dřenevé vrstvy způsobuje mykobiont, který při dlouhodobém

vystavení kovům může nabývat na objemu, neboť hlavně na jeho povrchu dochází k navázání kationtů kovů na ligandy, případně sekundární metabolity nebo oxaláty. Obecně lze ale říci, že s rostoucí koncentrací kovů se zvětšuje tloušťka vrstvy jak mykobionta, tak i fotobionta (**Tabulka 3**) (Goyal & Seaward, 1982b).



Tabulka 3 Tloušťka řasové (×) a houbové (●) vrstvy *Peltigera* spp. ve vztahu k obsahu železa. upraveno podle: (Goyal & Seaward (1982b)

Vlivem působení kovů může docházet také k morfologickým změnám reprodukčních struktur – lišejníky mohou tvořit méně apotecií, kvůli čemuž u nich dochází méně často k pohlavnímu rozmnožování, ale naopak produkují více konidií zajišťujících množení nepohlavní (Nash & Gries, 1995). Cu může zapříčinit abnormální růst apotecií (např. jejich zkroucení), změnu barvy stélky (např. u *Tuckermopsis sepinicola*), ale také sníženou produkci soredií (např. u *Hypogymnia physodes*) (Mikhailova, 2007). Mn pak způsobuje stejně jako Cu pokles v produkci soredií i změnu barvy stélky (Hauck & Paul, 2005).

5 Lišejníky na hadcích

První studie věnovaná lišejníkům rostoucím na hadcích vznikla v tehdejší Československu – jedná se o studii západočeských serpentinitů od Jindřicha Suzy (1927). Některá zjištění z jeho práce jsou stále považována za relevantní a jsou i dnes hojně citována (např. Proctor & Woodell, 1975; Favero-Longo *et al.*, 2004). Kromě České republiky jsou ale lišejníky na hadcích studovány i jinde v Evropě a Americe – např. v Itálii (Favero-Longo *et al.*, 2018), Rusku (Paukov *et al.*, 2015), ve státě Maine v USA (Harris *et al.*, 2007) nebo v provincii Québec v Kanadě (Sirois *et al.*, 1988). Mnoho lokalit s ultramafickými horninami však zůstává dále neprozkoumáno, či dokonce neobjeveno člověkem (Favero-Longo *et al.*, 2018).

Existují dvě hypotézy zabývající se vlivy, které určují složení lichenoflóry na ultramafických horninách. První předpokládá, že jsou lišejníky k těžkým kovům různě citlivé, a proto jsou to právě kovy, kdo mohou působit změny ve společenstvech (Bačkor & Loppi, 2009). Druhá hypotéza naopak těžkým kovům důležitost nepřikládá



Obrázek 11 *Candelariella vitellina* (Malíček, J. – Atlas českých lišejníků)

a jako hlavní vliv na společenstva lišejníků uvádí (spolu)působení různých aspektů substrátu (nejen jeho chemismu, ale i fyzikálních vlastností) a mikroklimatu (Paukov, 2009). Jistý je fakt, že ačkoliv je diverzita na hadcích velmi proměnlivá, v porovnání s ostatními horninami lze hadce považovat za substráty s vysokou diverzitou druhů lišejníků (Favero-Longo *et al.*, 2004; Harris *et al.*, 2007). Vysoká diverzita je nejspíše způsobena chemickými vlastnostmi substrátu (rostou zde lišejníky preferující granit, bazalt a gabro, ale lze zde nalézt i vápnomilné druhy), ale také environmentálními faktory (např. velké množství vhodných mikrostanoivišť) (Paukov, 2009). Nutno podotknout, že na růst lišejníků na hadcích ve vysokých nadmořských výškách má větší vliv právě nadmořská výška – vliv substrátu zůstává upozaděm (Hafellner, 1991). To potvrzuje tvrzení, že se lišejníky obecně vyznačují spíše nízkou specifitou pro hadcový substrát (Harris *et al.*, 2007), ale existují i druhy, které hadcový substrát naopak vyhledávají (Suza, 1927; Lämmermayr, 1937; Ritter-Studnička & Klement, 1968; Sánchez-Biezma & López de Silanes, 1999). Zdá se, že to, jestli se na hadci daný druh bude vyskytovat, nebo ne, ovlivňuje spíše pH než dostupnost těžkých kovů (Paukov, 2009). Některé druhy se totiž v určitých regionech světa hadcům vyhýbají, zatímco jinde se může jednat o druh běžně se na hadcích vyskytující – jako příklad lze uvést široce rozšířený druh *Rhizocarpon geograficum*, který se v Severní Americe (Kruckeberg, 1992) a Rusku (Paukov, 2009) na hadcích vůbec nevyskytuje, ale v Evropě se jedná o druh na hadcových stanovištích běžně rostoucí (Paukov, 2009).

Díky vysokému obsahu těžkých kovů podporují hadce růst metalofytů (Purvis & James, 1985), ale také se zde objevují typická společenstva serpentinyofytů (Suza, 1927; Favero-Longo *et al.*, 2004). Některé charakteristické serpentinyofytí druhy se využívají k syntaxonomické definici serpentiniolních společenstev (Favero-Longo *et al.*, 2004). Na různých místech existují různé syntaxonomické skupiny – např. na Balkáně se jedná o asociaci *Aspicilietum ochraceae* s druhy *Aspicilia crusii*, *A. polychroma* var. *ochracea*, *A. serpentinicola*, *Caloplaca crenularia* (původně *C. festiva*) a *Placodium diffractum* (Krause & Klement, 1958; Krause & Klement 1962 cit. v Favero-Longo *et al.*, 2004), v Německu je charakteristickou serpentiniolní asociací *Aspicilietum serpentinicolae* s typickým druhem *Aspicilia serpentinicola* a doplňujícími druhy *Acarospora suzai*, *Caloplaca crenularia*, *C. fuscoatra*, *C. irrubescens*, *Candelariella vitellina* (**Obrázek 11**), *Lecidella carpathica*,

Rhizocarpon viridiatrum (**Obrázek 12**) (Wirth, 1972 cit. v Favero-Longo *et al.*, 2004). Důkazy, které o serpentinofytech máme, jsou ale zatím stále nedostatečné (Favero-Longo *et al.*, 2004), jelikož mnoho lišejníků, které byly v minulosti považovány za druhy vázané pouze na hadce, bylo později objeveno na silikátovém i bazickém podkladu (Hafellner, 1991). Některé lišejníky typické pro silikátový podklad však na hadcových substrátech nikdy nedosahují takových velikostí jako např. na amfibolitech, které těmto hadcovým lokalitám mohou sousedit. Druhy rostoucí na silně kyselém podkladu pak mohou na hadcích chybět úplně (Suza, 1927).



Obrázek 12 *Rhizocarpon viridiatrum*
(Bouda, F. – Atlas českých lišejníků)

Díky suchu a vysokým teplotám umožňují hadce růst xerotermofytních druhů, a to zejména na exponovaných stanovištích. Jedním takovým druhem je např. *Caloplaca fuscoatra*, kterou na západočeských hadcích u Mariánských Lázní zaznamenal již Suza (1927). Jedná se o ocelově šedomodrý lišejník pokrývající svislé výslunné hadcové stěny. To, že na hadcích dochází k vysokým ohřevům, ale může být pro řadu jiných



Obrázek 13 *Xanthoria candelaria* (Hollinger, J – Ways of Enlichenment)

druhů lišejníků limitujícím faktorem (Suza, 1927). Na mnoha místech na hadcích částečně nebo úplně chybí pokryv cévnatými rostlinami, které by substrát dokázaly dostatečně zastínit – díky tomu lze na hadcích velmi často nalézt světlomilnou lichenofloru (Sánchez-Biezma Serrano & Álvarez Andrés, 2001; Piervittori *et al.*, 2004 obojí cit. v Favero-Longo *et al.*, 2004). Na některých místech hadcových lokalit lze nalézt i čistě nitrofilní (koprofilní) druhy – objevují se především na vyvýšených místech, na vrcholcích skal, kde dochází k vyměšování ptáků. Tato společenstva bývají malá, omezená pouze na rozlohu exkrementu a jeho nejbližší okolí. Typickým zástupcem těchto společenstev můžeme označit druhy *Ramalina capitata* a *Xanthoria candelaria* (**Obrázek 13**) (Suza, 1927). Některé hadce jsou významně obohaceny o Cu nebo Fe, díky čemuž tvoří lišejníky formy zbarvené do zelenomodra (vlivem Cu) nebo okrova (vlivem Fe). Jedná se např. o druhy *Aspicilia polychroma* var. *ochracea* (Krause & Klement, 1958) nebo *Lecidea macrocarpa* f. *oxydata* (Ritter-Studnička & Klement, 1968), které na ultramafických horninách v Bosně a Laponsku produkovaly vlivem Fe právě okrové formy (Favero-Longo *et al.*, 2004).

Zatímco u cévnatých rostlin existuje velké množství hadcových endemitů, u lišejníků se tento trend nepotvrzuje – celosvětově je známo jen málo lišejníků z hadců, které by byly endemické. Dříve byly za hadcové

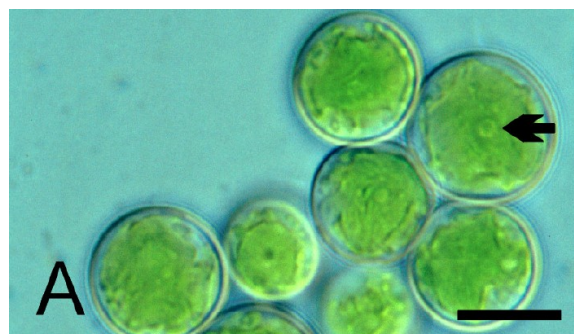
endemity považovány následující druhy: *Acarospora oligospora*, *Aspicilia* cf. *lapponica*, *Bacidia herbarum*, *Fuscopannaria leucophaea*, *F. praetermissa*, *Peltula euploca*, *Spilonema revertens*, *Verrucaria caerulea*, *V. viridula* (Paukov, 2009). Tyto druhy však byly později nalezeny i na jiných typech hornin, např. vápenci nebo bazaltu (Wirth, 1995 cit. v Paukov, 2009).

6 Fotobionti

Fotobionty lišejníků tvoří buď zelená řasa, nebo sinice, výjimečně obě tyto skupiny. Lišejníkové symbiózy se účastní přibližně 200 druhů řas a sinic (Muggia *et al.*, 2020), přičemž nejčastějšími rody zelených řas, které tvoří fotobionty lišejníků, jsou: *Trebouxia*, *Trentepohlia*, *Coccomyxa*, *Myrmecia*, *Dictyochloropsis*, nejčastějšími rody sinic jsou potom: *Nostoc*, *Scytonema*, *Stigonema*, *Gleocapsa*, *Calothrix*. Na rozdíl od mykobionta se mnoho sinic i zelených řas (např. z řádu *Trentepohliales*) vyskytuje v přírodě jako volně žijící organismy, avšak jiní fotobionti (např. z rodu *Trebouxia*) se volně vyskytují jen výjimečně (Ahmadjian, 1993).

Fotobionti jsou citlivější k abiotickému stresu než jejich houboví partneři (Ahmadjian, 1993; Bačkor & Fahselt, 2008; Bačkor *et al.*, 2010), proto lze předpokládat, že právě tolerantní fotobiont může ovlivnit rozšíření lišejníku a osídlení toxických substrátů s vysokým obsahem těžkých kovů (Osyczka *et al.*, 2021). Nadbytek těžkých kovů může způsobit plazmolýzu buněk, únik elektrolytů, otok tylakoidů v chloroplastech a krist v mitochondriích a celkově snižovat životaschopnost fotobionta (Bačkor & Fahselt, 2008). Zároveň často dochází k potlačení růstu fotobionta, díky čemuž lze rozpoznat prostředí, které je pro lišejníky toxické (Nash, 1975; Bačkor *et al.*, 1998; Bačkor & Fahselt, 2008; Rola *et al.*, 2021). V prostředí s vysokým obsahem těžkých kovů dochází ve vrstvě fotobionta také k nahloučení jednotlivých buněk fotobionta k sobě (Rola *et al.*, 2021).

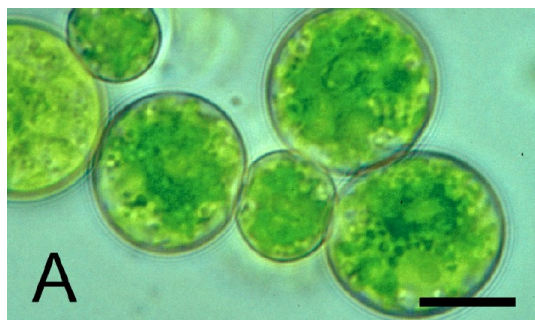
Fotobionti vykazují různou citlivost k přítomnosti těžkých kovů v prostředí – např. fotosyntéza lišejníků obsahujících sinicového fotobionta byla více citlivá k přítomnosti Zn, Cd a Cu než fotosyntéza řasového symbionta (Brown & Beckett, 1983). Citlivost řasových



Obrázek 14 *Trebouxia jamesii* (Beck, 2002)

fotobiontů se však vzájemně také liší (Bačkor *et al.*, 2010). Beck (1999) studoval devět druhů na horninách s vysokým obsahem Fe, přičemž všechny obsahovaly stejného fotobionta – *Trebouxia jamesii* (Obrázek 14). Díky tomu začal předpokládat, že jsou fotobionti zapojení do mechanismu tolerance těžkých kovů. Fotobionty, kteří tolerují těžké kovy, lze nalézt i mezi jinými druhy rodu *Trebouxia* (Bačkor *et al.*, 2010). Ačkoliv je to nejspíš právě citlivější fotobiont, kdo určuje rozšíření lišejníku, nelze říct, že by se do něj nezapojoval i mykobiont. Mykobionti se vzájemně liší mírou specifity vůči fotosyntetizujícímu partnerovi. Někteří mykobionti jsou při výběru vhodných fotobiontů vysoce vybíraví, jiní jsou naopak při výběru fotobionta pružnější (označovaní za generalisty). Nižší míra specifity umožňuje obsadit více typů stanovišť, a to včetně těch extrémních (Piercey-Normore & DePriest, 2001; Beck, 2002; Vančurová *et al.*, 2018, Osyczka *et al.*, 2021). Lze tedy předpokládat, že široce rozšířené lišejníky (obývající různé typy stanovišť) budou obsahovat mykobionta, který není příliš

selektivní vůči fotobiontům (Vančurová *et al.*, 2018), a fotobionta, který je v prostředí běžně dostupný (Osyczka *et al.*, 2021).



Obrázek 15 Fotobiont rodu *Asterochloris*, konkrétně *Asterochloris irregularis* (Beck, 2002)

Některé druhy lišejníků dokážou během životního cyklu vystřídat více řasových partnerů, nebo dokonce mohou své fotobionty měnit s jinými druhy rostoucími v těsné blízkosti (Piercey-Normore & DePriest, 2001; Ertz *et al.*, 2018). Mezi typické lišejníkové fotobionty můžeme zařadit např. zástupce rodu *Asterochloris* (**Obrázek 15**), které ale mohou být kvůli stresu z těžkých kovů nahrazeny jinými symbionty, např. z rodu *Trebouxia* nebo *Chloroidium* (Beck, 2002). Vyskytují-li se lišejníky v narušeném prostředí, kde dochází k častým změnám podmínek, může lišejník obsahovat i více fotobiontů, přičemž jeden z nich se může časem ukázat jako nejvhodnější pro dlouhodobou symbiózu (Muggia *et al.*, 2014). Právě schopnost udržet ve stélce více různých fotobiontů může být důležitá pro přežití na nestabilních stanovištích (Osyczka *et al.*, 2021). Mykobionti však většinou preferují spojení pouze s jedním rodem – jako příklad lze uvést rody lišejníků *Cladonia*, *Diploschistes*, *Lepraria* a *Stereocaulon*, které jasně dávají přednost řasám z rodu *Asterochloris*, zatímco mykobionti rodu *Cetraria*, *Lecidea* či *Xanthoparmelia* preferují řasy rodu *Trebouxia* (Peksa, 2011). V jedné stélce lišejníku se však mohou zároveň vyskytovat i řasové symbionti z různých rodů. Jako příklady lze uvést druhy *Diploschistes muscorum*, *Psora decipiens* či *Stereocaulon* spp., které byly dříve spojovány pouze s fotobionty rodu *Asterochloris*. *Diploschistes muscorum* však může ve své stélce v různých poměrech obsahovat řasy rodů *Asterochloris*, *Trebouxia* i *Dictyochloropsis* (Friedl, 1987; Wedin *et al.*, 2016), *Psora decipiens* může obsahovat různé druhy rodů *Asterochloris*, *Trebouxia* a *Myrmecia* (Williams *et al.*, 2017; Ruprecht *et al.*, 2020), a *Stereocaulon* spp. může obsahovat kromě rodu *Asterochloris* také rody *Vulcanochloris* a *Chloroidium* (Vančurová *et al.*, 2018).

Dosud nebyla provedena žádná komplexní studie o vlivu hadcových substrátů na fotobionty lišejníků a je tedy otázkou, zda mají hadce na fotobionty stejný vliv jako jiné antropogenní substráty s vysokým obsahem těžkých kovů (např. výsypky).

7 Závěr

Hadce představují pro organismy toxické prostředí kvůli komplexu vlastností, který tvoří vysoká ozářenost, sucho, nízká retenční kapacita vody, nízký obsah prvků N, P, K, Ca a vysoký obsah prvků Ni, Cr, Co, Mg. Jednotlivá hadcová stanoviště se však vzájemně velmi různí. Mohou se lišit v obsahu těžkých kovů, množství mikrostanovišť na nich se vyskytujících, ale také celkových klimatických podmínkách. Tato heterogenita znesnadňuje srovnávací studie mezi jednotlivými hadcovými stanovišti, stejně jako zobecňování poznatků získaných z jednotlivých hadcových lokalit.

Hadcovým substrátem jsou nejvíce ovlivněny cévnaté rostliny (**Tabulka 1**), které tvoří řadu tzv. serpentinomorfóz. Mezi ně můžeme zařadit nanismus, keříčkovitý růst, redukci listů, hustší ochlupení listů, voskový povlak na listech a lépe vyvinutý kořenový systém. Lišejníky na hadcový substrát také reagují, ovšem nejsou ovlivňovány do takové míry jako cévnaté rostliny – může se u nich objevit menší velikost stélky, vyšší vrstva dřeně a hustší, početnější rhiziny. Právě zmíněné dvě poslední serpentinomorfózy mají významný podíl na akumulaci těžkých kovů ve stélce. Ta se děje nejprve na extracelulární úrovni, kdy dochází k navázání kationtů těžkých kovů na ligandy buněčných stěn obou symbiontů a k navázání na sekundární metabolity a oxaláty vylučované mykobiontem na povrch hyf. Je-li však koncentrace příliš vysoká, nebo působí-li těžké kovy na lišejník dlouho, mohou kationty vnikat dovnitř buněk myko- i fotobionta. Každý z nich má své vlastní mechanismy, díky kterým kovy uvnitř buněk detoxikují – mykobiont syntetizuje metallothioneiny, na které se těžké kovy naváží a tím se detoxikují, fotobiont dokáže tvořit analogní látky fytochelatin, které také těžké kovy vyváží a transportují je do vakuol, kde dochází k jejich detoxikaci.

Fotobionti jsou k těžkým kovům citlivější, i kvůli tomu lišejník do procesu detoxikace kovů nejprve zapojuje hlavně mykobionta, který také tvoří až 90 % stélky (Ahmadjian, 1993). V současnosti se předpokládá, že je to především fotobiont, kdo určuje rozšíření lišejníků, a to právě díky své vyšší citlivosti. Mykobiont může rozšíření lišejníku ovlivňovat výběrem fotobiontů, které jsou k toxicitě z přítomnosti těžkých kovů tolerantnější (např. fotobionti ze skupiny zelených řas rodu *Trebouxia*) (Beck, 1999). Zatím nebyla provedena žádná studie pojednávající o vlivu hadců na fotobionty lišejníků. Je tedy otázkou, zda zde nalezneme stejné rody zelených řas jako na antropogenních substrátech s vysokým obsahem těžkých kovů (které se ale mohou lišit svými fyzikálními vlastnostmi), případně zda se na těchto lokalitách vyskytují i sinicové fotobionti. Ti nedokážou syntetizovat fytochelatin, tudíž jim schází významný vnitrobuněčný detoxikační mechanismus – údaje v literatuře neuvádějí, zda mají sinicové symbionti jiný mechanismus sloužící k detoxikaci kovů uvnitř buněk. Další nedostatečně prozkoumanou problematikou jsou změny v morfologii lišejníků z hadcových substrátů. Některé morfologické změny byly pozorované (a popsány) pouze jednou a v dalších studiích již potvrzené nebyly. To může být důsledkem variability hadcových substrátů z různých lokalit, ale také nedostatkem studií na toto téma.

Jelikož kolem lišejníků na hadcových lokalitách existuje stále mnoho nezodpovězených otázek, ráda bych své další studium směřovala právě tímto směrem. Konkrétně bych se ráda zaměřila na fotobionty lišejníků z hadcových substrátů, o kterých nám zatím poznatky zcela chybí.

8 Seznam literatury³

- Adriaensen K., van der Lelie D., Van Laere A., Vangronsveld J. & Colpaert J.V. 2004. *A zinc-adapted fungus protects pines from zinc stress*. New Phytologist. **161**: 549–555.
- Ahmadjian V. 1993. *The lichen symbiosis*. John Wiley, New York. 266 s.
- *Ahmadjian V. & Jacobs J.B. 1983. *Algal-fungal relationships in lichens: recognition, synthesis and development*. s. 147–172. In: Goff L.J. (ed), *Algal symbiosis*, Cambridge University Press, Londýn. (In: Fahselt, 1994b)
- Alexander E.B., Coleman R.G., Keeler-Wolfe T. & Harrison S.P. 2007. *Serpentine geoecology of western north america: geology, soils, and vegetation*. Oxford University Press, New York. 528 s.
- Alloway B.J. 2012. *Sources of heavy metals and metalloids in soils*. s. 11–50. In: Alloway B.J. (ed), *Heavy metals in soils*, Springer Netherlands, Dordrecht.
- Alonso J., García M.A., Pérez-López M. & Melgar M.J. 2003. *The concentrations and bioconcentration factors of copper and zinc in edible mushrooms*. Archives of Environmental Contamination and Toxicology. **44**: 180–188.
- Alstrup V. & Hansen E.S. 1977. *Three species of lichens tolerant of high concentrations of copper*. Oikos. **29**: 290–293
- Amir H., Perrier N., Rigault F. & Jaffré T. 2007. *Relationships between Ni-hyperaccumulation and mycorrhizal status of different endemic plant species from New Caledonian ultramafic soils*. Plant and Soil. **293**: 23–35.
- Antonovics J. 1971. *Heavy metal tolerance in plants*. Advances in Ecological Research. **7**: 1–85.
- * Asta J. & Garrec J.P. 1980. *Étude de la répartition du calcium, potassium, magnésium et phosphore dans les différentes couches anatomiques de dix lichens par analyse directe a la microsonde électronique*. Cryptogamic. Bryologie, lichenologie. **1**: 3–20. (In: Tyler, 1989)
- Báčkor M. & Fahselt D. 2004a. *Using EDX-microanalysis and X-ray mapping to demonstrate metal uptake by lichens*. Biologia, Bratislava. **59**: 39–45.
- Báčkor M. & Fahselt D. 2004b. *Physiological attributes of the lichen Cladonia pleurota in heavy metal-rich and control sites near Sudbury (Ont., Canada)*. Environmental and Experimental Botany **52**: 149–159.
- Báčkor M. & Fahselt D. 2008. *Lichen photobionts and metal toxicity*. Symbiosis. **46**: 1–10.
- Báčkor M., Hudák J., Repčák M., Ziegler W. & Bačkorová M. 1998. *The influence of pH and lichen metabolites (vulpinic acid and (+) usnic acid) on the growth of lichen photobiont Trebouxia irregularis*. The Lichenologist. **30**: 577–582.
- Báčkor M. & Loppi S. 2009. *Interactions of lichens with heavy metals*. Biologia plantarum **53**: 214–222.
- Báčkor M., Peksa O., Škaloud P. & Bačkorová M. 2010. *Photobiont diversity in lichens from metal-rich substrata based on ITS rDNA sequences*. Ecotoxicology and Environmental Safety. **73**: 603–612.
- Bargagli R. & Mikhailova I. 2002. *Accumulation of Inorganic Contaminants*. s. 65–84. In: Nimis P. L., Scheidegger C., Wolseley P. A. (ed), *Monitoring with lichens — monitoring lichens*, Springer Netherlands, Dordrecht.
- Barnes J.D., Balaguer L., Manrique E., Elvira S. & Davison A.W. 1992. *A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants*. Environmental and Experimental Botany. **32**: 85–100.
- Basu S., Ramegowda V., Kumar A. & Pereira A. 2016. *Plant adaptation to drought stress*. F1000Research. **5**: 1554–1564.
- Beck A. 1999. *Photobiont inventory of a lichen community growing on heavy-metal-rich rock*. The Lichenologist. **31**: 501–510.
- Beck A. 2002. *Selektivität der Symbionten schwermetalltoleranter Flechten*. Ludwig-Maximilians-Universität, Mnichov. 194 s.
- Beckett R.P. & Brown D.H. 1984a. *The control of cadmium uptake in the lichen genus Peltigera*. Journal of Experimental Botany. **35**: 1071–1082.
- Beckett R.P. & Brown D.H. 1984b. *The relationship between cadmium uptake and heavy metal tolerance in the lichen genus Peltigera*. New Phytologist. **97**: 301–311.
- Bohnert H.J., Nelson D.E. & Jensen R.G. 1995. *Adaptations to environmental stresses*. The Plant Cell. **7**: 1099–1111.

³ hvězdička (*) značí sekundární citaci

- Boyd R.S., Kruckeberg A.R. & Rajakaruna N. 2009. *Biology of ultramafic rocks and soils: Research goals for the future*. Northeastern Naturalist. **16**: 422–440.
- Branco S. 2010. *Serpentine soils promote ectomycorrhizal fungal diversity*. Molecular Ecology. **19**: 5566–5576.
- Branco S. & Ree R.H. 2010. *Serpentine soils do not limit mycorrhizal fungal diversity*. PLoS ONE. **5**: 1–7.
- Branquinho C., Brown D.H., Máguas C. & Catarino F. 1997. *Lead (Pb) uptake and its effects on membrane integrity and chlorophyll fluorescence in different lichen species*. Environmental and Experimental Botany. **37**: 95–105.
- Brown D.H. & Bates J.W. 1972. *Uptake of lead by two populations of Grimmia doniana*. Journal of Bryology. **7**: 187–193.
- Brown D.H. & Beckett R.P. 1983. *Differential sensitivity of lichens to heavy metals*. Annals of Botany. **52**: 51–57.
- Brown D.H. & Beckett R.P. 1984. *Uptake and effect of cations on lichen metabolism*. The Lichenologist. **16**: 173–188.
- Brown D.H. & Beckett R.P. 1985. *The role of the cell wall in the intracellular uptake of cations by lichens*. s. 247–258. In: Brown D.H. (ed), Lichen physiology and cell biology, Springer US, Boston, MA.
- Brown D.H. & Brown R.M. 1991. *Mineral cycling and lichens: the physiological basis*. The Lichenologist. **23**: 293–307.
- Brown D.H. & Slingsby D.R. 1972. *The cellular location of lead and potassium in the lichen Cladonia rangiformis (L.) hoffm.* New Phytologist. **71**: 297–305.
- Buck G.W. & Brown D.H. 1979. *The effect of desiccation on cation location in lichens*. Annals of Botany. **44**: 265–277.
- Bud'ová J., Bačkor M., Bačkorová M. & Židzik J. 2006. *Usnic acid and copper toxicity in aposymbiotically grown lichen photobiont Trebouxia erici*. Symbiosis. **42**: 169–174.
- Cardarelli M., Serino G., Campanella L., Ercole P., Nardone F.D.C., Alesiani O. & Rossiello F. 1997. *Antimitotic effects of usnic acid on different biological systems*. Cellular and Molecular Life Sciences. **53**: 667–672.
- Chytrý M. & Vicherek J. 1996. *Přirozená a polopřirozená vegetace údolí řek Oslavy, Jihlavy a Rokytne. Přírodovědný sborník Západočeského muzea v Třebíči*. **22**: 1–125.
- Crooke W.M. & Inkson R.H.E. 1955. *The relationship between nickel toxicity and major nutrient supply*. Plant and Soil. **6**: 1–15.
- Doubková P., Suda J. & Sudová R. 2012. *The symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi contributes to plant tolerance to serpentine edaphic stress*. Soil Biology & Biochemistry. **44**: 56–64.
- Ernst W.H.O., Nelissen H.J.M. & Bookum W.M.T. 2000. *Combination toxicology of metal-enriched soils: physiological responses of a Zn- and Cd-resistant ecotype of Silene vulgaris on polymetallic soils*. Environmental and Experimental Botany. **43**: 55–71.
- Ertz D., Guzow-Krzemińska B., Thor G., Lubek A. & Kukwa M. 2018. *Photobiont switching causes changes in the reproduction strategy and phenotypic dimorphism in the Arthoniomycetes*. Scientific Reports. **8**: 1–14.
- Fahselt D. 1994a. *Carbon metabolism in lichens*. Symbiosis. **17**: 127–182.
- Fahselt D. 1994b. *Secondary biochemistry of lichens*. Symbiosis. **16**: 117–165.
- Fahselt D., Hayden D.B. & Miranda M. 1973. *Structure of the lichen Parmelia aurulenta*. Canadian Journal of Botany. **51**: 2197–2200.
- Falandysz J., Frankowska A., Jarzyńska G., Dryżalowska A., Kojta A. K. & Zhang D. 2011. *Survey on composition and bioconcentration potential of 12 metallic elements in King Bolete (Boletus edulis) mushroom that emerged at 11 spatially distant sites*. Journal of Environmental Science and Health Part B. **46**: 231–246.
- Fargašová A. 2009. *Distribúcia kovov v životnom prostredí*. PríF, UK, Bratislava. 25 s.
- Farrar J.F. & Smith D.C. 1976. *Ecological physiology of the lichen Hypogymnia physodes. III. the importance of the rewetting phase*. New Phytologist. **77**: 115–125.
- Faust G.T., Murata K.J. & Fahey J.J. 1956. *Relation of minor-element content of serpentines to their geological origin*. Geochimica et Cosmochimica Acta. **10**: 316–320.
- Favero-Longo E., Isocrono D. & Piervittori R. 2004. *Lichens and ultramafic rocks: a review*. The Lichenologist. **36**: 391–404.
- Favero-Longo S.E., Matteucci E., Giordani P., Paukov A.G. & Rajakaruna N. 2018. *Diversity and functional traits of lichens in ultramafic areas: a literature-based worldwide analysis integrated by field data at the regional scale*. Ecological Research. **33**: 593–608.

- Ferreira R.E.C. & Wormell P.** 1971. *Fertiliser response of vegetation on ultrabasic terraces on Rhum*. Transactions of the Botanical Society of Edinburgh. **41**: 149–154.
- Fogy D.** 1906. *Serpentin, Meerschaum und Gymnit (sechste Mitteilung über die Darstellung der Kieselsäuren)*. 1081–1094.
- Friedl T.** 1987. *Thallus development and phycobionts of the parasitic lichen Diploschistes muscorum*. The Lichenologist. **19**: 183–191.
- Rune O.** 1953. *Plant life on serpentines and related rocks in the north of Sweden*. Acta Phytogeographica Suecica. **31**: 1–139.
- Gadd G.M.** 1993. *Interactions of fungi with toxic metals*. New Phytologist. **124**: 25–60.
- Gadd G.M.** 2007. *Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation*. Mycological Research. **111**: 3–49.
- Gadd G.M. & de Rome L.** 1988. *Biosorption of copper by fungal melanin*. Applied Microbiology and Biotechnology. **29**: 610–617.
- García M.Á., Alonso J. & Melgar M.J.** 2009. *Lead in edible mushrooms: Levels and bioaccumulation factors*. Journal of Hazardous Materials. **167**: 777–783.
- Garty J.** 2001. *Biomonitoring atmospheric heavy metals with lichens: Theory and application*. Critical Reviews in Plant Science. **20**: 309–371.
- Gast C.H., Jansen E., Bierling J. & Haanstra L.** 1988. *Heavy metals in mushrooms and their relationship with soil characteristics*. Chemosphere. **17**: 789–799.
- Gekeler W., Grill E., Winnacker E.-L. & Zenk M.H.** 1988. *Algae sequester heavy metals via synthesis of phytochelatin complexes*. Archives of Microbiology. **150**: 197–202.
- Gladish S., Frank J. & Southworth D.** 2010. *The serpentine syndrome below ground: ectomycorrhizas and hypogeous fungi associated with conifers*. Canadian Journal of Forest Research. **40**: 1671–1679.
- Goga M., Elečko J., Marcinčinová M., Ručová D., Bačkorová M., Bačkor M.** 2020. *Lichen Metabolites: An Overview of Some Secondary Metabolites and Their Biological Potential*. In: Mérillon JM., Ramawat K. (ed) Co-Evolution of Secondary Metabolites. Reference Series in Phytochemistry. Springer, Cham.
- Goyal R. & Seaward M.R.D.** 1982a. *Metal uptake in terricolous lichens III translocation in the thallus of Peltigera canina*. New Phytologist. **90**: 85–98.
- Goyal R. & Seaward M.R.D.** 1982b. *Metal uptake in terricolous lichens II effects on the morphology of Peltigera canina and Peltigera rufescens*. New Phytologist. **90**: 73–84.
- Grill E., Winnacker E.-L. & Zenk M.H.** 1985. *Phytochelatin: the principal heavy-metal complexing peptides of higher plants*. Science. **230**: 674–676.
- Hafellner V.J.** 1991. *Die Flechtenflora eines hochgelegenen Serpentinistockes in den Ostalpen (Österreich, Steiermark)*. Mitteilungen Naturwissenschaftlichen Verein für Steiermark. **121**: 95–106.
- * **Hale M.E.** 1967. *The biology of lichens*. Edward Arnold., Londýn. 176 s. (In: Nash, 2008)
- Hale M.E. & Cole M.** 1988. *Lichens of California*. University of California Press, Berkley. 254 s.
- Hall J.L.** 2002. *Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance*. Journal of Experimental Botany. **53**: 1–11.
- Harris T.B., Olday F.C. & Rajakaruna N.** 2007. *Lichens of pine hill, a peridotite outcrop in Eastern North America*. Rhodora. **109**: 430–447.
- Harrison S.** 2017. *Testing spatial ecological theory on californian serpentine outcrops: a review*. Annales Zoologici Fennici. **54**: 71–82.
- Harrison S. & Rajakaruna N.** 2011. *Serpentine: the evolution and ecology of a model system*. University of California Press, 460 s.
- Hartley J., Cairney J.W.G. & Meharg A.A.** 1997. *Do ectomycorrhizal fungi exhibit adaptive tolerance to potentially toxic metals in the environment?*. Plant and Soil. **189**: 303–319.
- Hauck M. & Paul A.** 2005. *Manganese as a site factor for epiphytic lichens*. The Lichenologist. **37**: 409–423.
- Hayashi Y., Nakagawa C.W. & Murasugi A.** 1986. *Unique properties of cd-binding peptides induced in fission yeast, Schizosaccharomyces pombe*. Environmental Health Perspectives **65**: 13–19.

- Heidmarsson S.** 1996. *Pruina as a taxonomic character in the lichen genus Dermatocarpon*. The Bryologist. **99**: 315–320.
- Honegger R.** 1986. *Ultrastructural studies in lichens II. Mycobiont and photobiont cell wall surface layers and adhering crystalline lichen products in four Parmeliaceae*. New Phytologist. **103**: 797–808.
- Hons R.J.** 2017. *Atlas našich hornin*. Aladin agency, Praha. 199 s.
- Hopkins N.** 1987. *Mycorrhizae in a California serpentine grassland community*. Canadian Journal of Botany. **65**: 484–487.
- Hrudička J.** 1937. *Klimatografie jihozápadní Moravy se zřetelem k poměrům refugia mohelenského*. s. 5–47. In: Mohelno: soubor prací věnovaných studiu významné památky přírodní, Svaz pro ochranu přírody a domoviny v zemi Moravskoslezské, Brno.
- Huneck S.** 1999. *The significance of lichens and their metabolites*. Naturwissenschaften. **86**: 559–570.
- Hunter J.G. & Vergnano O.** 1952. *Nickel toxicity in plants*. annals of applied biology. **39**: 279–284.
- Hunter J.G. & Vergnano O.** 1953. *Nickel and cobalt toxicities in oat plants*. Annals of Botany. **17**: 317–328.
- Ingolfssdottir K., Bloomfield S.F. & Hylands W.P.J.** 1985. *In vitro evaluation of the antimicrobial activity of lichen metabolites as potential preservatives*. Antimicrobial Agents and Chemotherapy. **28**: 289–292.
- Jones D.** 1988. *Lichens and pedogenesis*. In: Galun M. (ed), CRC Handbook of Lichenology, vol. III, CRC Press, Boca Raton. 146 s.
- Kabata-Pendias A. & Pendias H.** 2001. *Trace elements in soils and plants*. CRC Press, Boca Raton, Fla. 413 s.
- Kalač P.** 2010. *Trace element contents in European species of wild growing edible mushrooms: A review for the period 2000–2009*. Food Chemistry. **122**: 2–15.
- Kalač P. & Svoboda L.** 2000. *A review of trace element concentrations in edible mushrooms*. Food Chemistry. **69**: 273–281.
- Khullar S. & Reddy M.S.** 2016. *Ectomycorrhizal fungi and its role in metal homeostasis through metallothionein and glutathione mechanisms*. Current Biotechnology. **5**: 1–11.
- Kinraide W.T.B. & Ahmadjian V.** 1970. *The effects of usnic acid on the physiology of two cultured species of the lichen alga Trebouxia puyum*. The Lichenologist. **4**: 234–247.
- Knops J.M.H., Nash Iii T.H., Boucher V.L. & Schlesinger W.H.** 1991. *Mineral cycling and epiphytic lichens: implications at the ecosystem level*. The Lichenologist. **23**: 309–321.
- Kolář F. & Vít P.** 2008. *Endemické rostliny českých hadců I. Zvláštnosti hadcových ostrovů*. Živa. 14–17.
- Kothari S.K., Marschner H. & Römhild V.** 1990. *Direct and indirect effects of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on acquisition of mineral nutrients by maize (Zea mays L.) in a calcareous soil*. New Phytologist. **116**: 637–645.
- * **Krause W.** 1958. *Andere Bodenspezialisten*. s. 755–806. In: Adriani M.J., Åslander A., Baumeister W., Bergmann W., Biebl R., v. Boguslawski E., Ellenberg H., Eschrich W., Fischer H., Gessner F., Hewitt E.J., Jensen H.L., Kalle K., Krause W., Leyton L., Linnemann G., Melin E., Metzner H., Michael G., Pirson A., Robertson R.N., Russell R.S., Scharrer K., Schmucker Th., Steiner M., Stenlid G., Stiles W., Tamm C.O., Wiklander L., & v. Witsch H. (ed), Die Mineralische Ernährung der Pflanze / Mineral Nutrition of Plants, Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. (In: Proctor & Woodell, 1975)
- Krause W. & Klement O.** 1958. *Zur Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 3. Felsflechten Gesellschaften im Gosrovic Gebiet (Bosnien) und Zlatibor-Gebirge (Serbien)*. Vegetatio Acta Geobot. **8**: 1–19.
- * **Krause W. & Klement O.** 1962. *Zur Kenntnis der Flora und Vegetation aus Serpentinstandorten des Balkans. 5. Flechten und Flechtengesellschaften auf Nord-Euboa (Griechenland)*. Nova Hedwigia. **4**: 189–262. (In: Favero-Longo et al., 2004)
- Kruckeberg A.R.** 1951. *Intraspecific variability in the response of certain native plant species to serpentine soil*. American Journal of Botany. **38**: 408–419.
- Kruckeberg A.R.** 1954. *Plant species in relation to serpentine soils*. Ecology. **35**: 267–275.
- Kruckerberg A.R.** 1991. *An essay: Geoedaphics and island biogeography for vascular plants*. Aliso. 13: 225–238.
- Kruckeberg A.R.** 1992. *Plant life of western North American ultramafics*. s. 31–73. In: Roberts B.A. & Proctor J. (ed), The Ecology of Areas with Serpentinized Rocks, Springer Netherlands, Dordrecht.

- Laaksovirta K. & Olkkonen H.** 1977. *Epiphytic lichen vegetation and element contents of Hypogymnia physodes and pine needles examined as indicators of air pollution at Kakkola, W Finland*. Finnish Zoological and Botany Publishing Board. **14**: 112–130.
- Laaksovirta K., Olkkonen H. & Alakuijala P.** 1976. *Observations on the lead content of lichen and bark adjacent to a highway in Southern Finland*. Environmental Pollution 1970. **11**: 247–255.
- Lambers H., Chapin F.S. & Pons T.L.** 2008. *Plant physiological ecology*. Springer New York, New York. 605 s.
- Lämmermayr V.L.** 1937. *Übereinstimmungen und Unterschiede in der Pflanzendecke über Serpentin und Magnesit*. Mitteilungen de Naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark, Graz. **71**: 41–62.
- Lange O.L. & Ziegler H.** 1963. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft – Der Schwermetallgehalt von Flechten aus dem Acarosporetum sinopicae auf Erzschlackenhalden des Harzes*. Mitteilungen der floristischen Soziol. Arbeitsgemeinschaft, neue Folge. 156–183.
- * **Lapedes D.N.** 1974. *Dictionary of scientific and technical terms*. McGraw-Hill, New York. 674 s. (In: Nieboer & Richardson, 1980)
- Lawrey J.D.** 1986. *Biological role of lichen substances*. The Bryologist. **89**: 111–122.
- Lawrey J.D. & Hale M.E.** 1979. *Lichen growth responses to stress induced by automobile exhaust pollution*. Science. **204**: 423–424.
- Lichtenthaler H.K.** 1996. *Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants*. Journal of Plant Physiol. **148**: 4–14.
- Loew O.** 1892. *Über die physiologischen Funktionen der Calcium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus*. Flora oder allgemeine botanische Zeitung. **75**: 368–394.
- Loppi S., Nelli L., Ancora S. & Bargagli R.** 1997. *Accumulation of Trace Elements in the Peripheral and Central Parts of a Foliose Lichen Thallus*. The Bryologist. **100**: 251–253.
- * **Lounamaa K.J.** 1956. *Trace elements in plants growing wild on different rocks in Finland*. Annales Botanici Societatis Zoologicae Fennicae Vanamo. **29**: 1–195. (In: Tyler 1989)
- Lyon G.L., Peterson P.J., Brooks R.R. & Butler G.W.** 1971. *Calcium, magnesium and trace elements in a New Zealand serpentine flora*. The Journal of Ecology. **59**: 421–429
- MacArthur R.H. & Wilson E.O.** 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, 224 s.
- McBrien D. & Hassall K.A.** 1965. *Loss of cell potassium by Chlorella vulgaris after contact with toxic amounts of copper sulphate*. Physiologia Plantarum. **18**: 1059–1065.
- McGraw-Hill** 2003. *Dictionary of geology and mineralogy*. McGraw-Hill, New York. 420 s.
- Meharg A.A. & Cairney J.W.G.** 1999. *Co-evolution of mycorrhizal symbionts and their hosts to metal-contaminated environments*. Advances in Ecological Research. **30**: 69–112.
- * **Messeri A.** 1936. *Ricerche sulla vegetazione dei dintorni di firenze: 4. — la vegetazione delle roccie ofiolitiche di Monte Ferrato (Presso Prato)*. Giornale botanico italiano. **43**: 277–372. (In: Proctor & Woodell 1975)
- Mikhailova I.N.** 2007. *Populations of epiphytic lichens under stress conditions: survival strategies*. The Lichenologist. **39**: 83–89.
- * **Minguzzi C. & Vergnano O.** 1953. *Il contenuto di elementi inorganici delle piante della formazione ofiolitica dell'impruneta (Firenze)*. Giornale botanico italiano. **60**: 287–319. (In: Proctor & Woodell, 1975)
- Moser A.M., Frank J.L., D'Allura J.A. & Southworth D.** 2009. *Ectomycorrhizal communities of Quercus garryana are similar on serpentine and nonserpentine soils*. Plant and Soil. **315**: 185–194.
- Moser A.M., Petersen C.A., D'Allura J.A. & Southworth D.** 2005. *Comparison of ectomycorrhizas of Quercus garryana (Fagaceae) on serpentine and non-serpentine soils in southwestern Oregon*. American Journal of Botany. **92**: 224–230.
- 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.
- Muggia L., Nelsen M.P., Kirika P.M., Barreno E., Beck A., Lindgren H., Lumbsch H.T. & Leavitt S.D.** 2020. *Formally described species woefully underrepresent phylogenetic diversity in the common lichen photobiont genus Trebouxia (Trebouxiophyceae, Chlorophyta): An impetus for developing an integrated taxonomy*. Molecular Phylogenetics and Evolution. 149: 106821.

- Nash T.H. 1975. *Influence of effluents from a zinc factory on lichens*. Ecological Monographs. **45**: 183–198.
- Nash T.H. 2008. *Lichen biology*. Cambridge University Press, New York. 486 s.
- Nash T.H. & Gries C. 1995. *The use of lichens in atmospheric deposition studies with an emphasis on the Arctic*. The Science of the Total Environment. **160–161**: 729–736.
- Nieboer E., Puckett K.J. & Grace B. 1976. *The uptake of nickel by Umbilicaria muhlenbergii: a physicochemical process*. Canadian Journal of Botany. **54**: 724–733.
- Nieboer E. & Richardson D.H.S. 1980. *The replacement of the nondescript term 'heavy metals' by a biologically and chemically significant classification of metal ions*. Environmental Pollution. **1**: 3–26.
- Nieboer E., Richardson D.H.S., Lavoie P. & Padovan D. 1979. *The role of metal-ion binding in modifying the toxic effects of sulphur dioxide on the lichen Umbilicaria muhlenbergii I. Potassium efflux studies*. New Phytologist. **82**: 621–632.
- Nikkarinen M. & Mertanen E. 2004. *Impact of geological origin on trace element composition of edible mushrooms*. Journal of Food Composition and Analysis. **17**: 301–310.
- * Novák F.A. 1928. *Quelques remarques relatives au problème de la végétation sur les terrains serpentiniques*. Preslia. **6**: 42–71. (In: Proctor & Woodell, 1975)
- Osyczka P., Lenart-Boroń A., Boroń P. & Rola K. 2021. *Lichen-forming fungi in postindustrial habitats involve alternative photobionts*. Mycologia. **113**: 43–55.
- Pairunan A.K., Robson A.D. & Abbott L.K. 1980. *The effectiveness of vesicular-arbuscular mycorrhizas in increasing growth and phosphorus uptake of subterranean clover from phosphorus sources of different solubilities*. New Phytologist. **84**: 327–338.
- Pakarinen P. 1985. *Mineral element accumulation in bog lichens*. s. 185–192. In: Brown D.H. (ed), Lichen Physiology and Cell Biology, Springer US, Boston, MA.
- Pal R. & Rai J.P.N. 2010. *Phytochelatin: peptides involved in heavy metal detoxification*. Applied Biochemistry and Biotechnology. **160**: 945–963.
- Paukov A.G. 2009. *The lichen flora of serpentine outcrops in the Middle Urals of Russia*. Northeastern Naturalist. **16**: 341–350.
- Paukov A.G., Teptina A.Yu. & Pushkarev E.V. 2015. *Heavy metal uptake by chemically distinct lichens from Aspicilia spp. growing on ultramafic rocks*. Australian Journal of Botany. **63**: 111–118.
- Pawlik-Skowrońska B. 2000. *Relationships between acid-soluble thiol peptides and accumulated Pb in the green alga Stichococcus bacillaris*. Aquatic Toxicology. **50**: 221–230.
- Pawlik-Skowrońska B. & Bačkor M. 2011. *Zn/Pb-tolerant lichens with higher content of secondary metabolites produce less phytochelatin than specimens living in unpolluted habitats*. Environmental and Experimental Botany. **72**: 64–70.
- Pawlik-Skowrońska B., Purvis O.W., Pirszel J. & Skowronski T. 2006. *Cellular mechanisms of Cu-tolerance in the epilithic lichen Lecanora polytropa growing at a copper mine*. The Lichenologist. **38**: 267–275.
- Pawlik-Skowrońska B., di Toppi L.S., Favali M.A., Fossati F., Pirszel J. & Skowronski T. 2002. *Lichens respond to heavy metals by phytochelatin synthesis*. New Phytologist. **156**: 95–102.
- Peksa O. 2011. *The study of photobionts in the lichenized genus Lepraria*. Univerzita Karlova, Praha.
- * Pelíšek J. 1939. *Böden des Steppengebietes von Mohelno und kurze Charakteristik der westmährischen Böden*. Arch. Natur. u. Heimatschutz Mähreschles. Lande. 1–128. (In: Proctor & Woodell, 1975)
- * Pichi-Sermolli R. 1948. *Flora e vegetazione: delle serpentine e delle altre ofioliti dell'alta valle del Tevere (Toscana)*. Webbia. **6**: 3–378. (In: Proctor & Woodell, 1975)
- Piercey-Normore M.D. & DePriest P.T. 2001. *Algal switching among lichen symbioses*. American Journal of Botany. **88**: 1490–1498.
- * Piervittori R., Isocrone D., Favero-Longo S.E. & De Nicoló A. 2004. *Indagini floristiche ed ecologiche sui licheni degli ambienti ofiolitici del Parco Naturale del Mont Avic: influenza della natura geologica del substrato sulle comunità licheniche rupicole e terricole*. In: Piervittori R. & Siniscalco C. (ed), Proceedings of Workshop „Biodiversità vegetale in ambienti ofiolitici“, Champdepraz-Aosta, 2–5 luglio 2003, Revue Voldôtaine Historie Naturelle 58: in press
- Pourret O. & Hursthouse A. 2019. *It's time to replace the term „heavy metals“ with „potentially toxic elements“ when reporting environmental research*. International Journal of Environmental Research and Public Health. **16**: 1–6.

- Proctor J.** 1971. *The plant ecology of serpentine: II. Plant response to serpentine soils.* Journal of Ecology. **59**: 397–410.
- Proctor J. & Woodell S.R.J.** 1975. *The ecology of serpentine soils.* Advances Ecological Research. **9**: 255–366.
- Proctor J. & Woodell S.R.J.** 1971. *The plant ecology of serpentine: I. Serpentine vegetation of England and Scotland.* Journal of Ecology. **59**: 375–395.
- Puckett K.J.** 1976. *The effect of heavy metals on some aspects of lichen physiology.* Canadian Journal of Botany. **54**: 2695–2703.
- Puckett K.J. & Burton M.A.S.** 1981. *The effect of trace elements on lower plants.* s. 213–238. In: Lepp N.W. (ed), Effect of Heavy Metal Pollution on Plants, Springer Netherlands, Dordrecht.
- Puckett K.J. & Finegan E.J.** 1980. *An analysis of the element content of lichens from the Northwest Territories, Canada.* Canadian Journal of Botany. **58**: 2073–2089.
- Puckett K.J., Nieboer E., Gorzynski M.J. & Richardson D.H.S.** 1973. *The uptake of metal ions by lichens: a modified ion-exchange process.* New Phytologist. **72**: 329–342.
- Purvis O.W.** 1984. *The occurrence of copper oxalate in lichens growing on copper sulphide-bearing rocks in Scandinavia.* The Lichenologist. **16**: 197–204.
- Purvis O.W.** 2000. *Lichens.* Natural History Museum, Londýn. 112 s.
- Purvis O.W.** 2014. *Adaptation and interaction of saxicolous crustose lichens with metals.* Botanical Studies. **55**: 1–14.
- Purvis O.W., Elix J.A., Broomhead J.A. & Jones G.C.** 1987. *The occurrence of copper—norstictic acid in lichens from cupriferous substrata.* The Lichenologist. **19**: 193–203.
- Purvis O.W. & Halls C.** 1996. *A review of lichens in metal-enriched environments.* The Lichenologist. **28**: 571–601.
- Purvis O.W. & James P.W.** 1985. *Lichens of the coniston copper mines.* The Lichenologist. **17**: 221–237.
- Purvis O.W. & Pawlik-Skowrońska B.** 2008. *Lichens and metals.* s. 175–200. In: British Mycological Society Symposia Series, Elsevier,
- Raudenská M., Šmerková K., Tanhäuserová V., Gumulec J., Hlavna M., Stalzmachová M., Pácal L., Babula P., Adam V., Eckschlagner T., Kizek R. & Masařík M.** 2012. *Metallothionein a jeho role v detoxikaci těžkých kovů a predispozici k chorobám.* Praktický lékař. **92**: 322–326.
- Ritter-Studnička H.** 1972. *Die erhöhte Sukkulenz bei Serpentinpflanzen.* Phytion Austria. **14**: 239–249.
- Ritter-Studnička H. & Klement O.** 1968. *Über Flechtenarten und deren Gesellschaften auf Serpentin in Bosnien.* Österreichische botanische Zeitschrift. **115**: 93–99.
- Rola K., Lenart-Boroń A., Boroń P. & Osyczka P.** 2021. *Heavy-metal pollution induces changes in the genetic composition and anatomical properties of photobionts in pioneer lichens colonising post-industrial habitats.* Science of the Total Environment. **750**: 1–12
- Ruprecht U., Fernández-Mendoza F., Türk R. & Fryday A.M.** 2020. *High levels of endemism and local differentiation in the fungal and algal symbionts of saxicolous lecideoid lichens along a latitudinal gradient in southern South America.* The Lichenologist. **52**: 287–303.
- Sánchez-Biezma M.J. & López de Silanes M.E.** 1999. *Porpidia nadvornikiana, a species of ultrabasic rocks: second record for Europe.* The Lichenologist. **31**: 637–648.
- * **Sánchez-Biezma Serrano M.J. & Álvarez Andrés J.** 2001. *Líquenes de las rocas ultramáficas en la Sierra de A Capelada (A Coruña, NW de España).* Botanica Complutensis. **25**: 261–269.
- Sanità di Toppi L. & Gabbrielli R.** 1999. *Response to cadmium in higher plants.* Environmental and Experimental Botany **41**: 105–130.
- Sanità di Toppi L., Lambardi M., Pazzagli L., Cappugi G., Durante M. & Gabbrielli R.** 1998. *Response to cadmium in carrot in vitro plants and cell suspension cultures.* Plant Science. **137**: 119–129.
- Sanità di Toppi L., Prasad M.N.V. & Ottonello S.** 2002. *Metal chelating peptides and proteins in plants.* s. 59–93. In: Prasad M.N.V. & Strzałka K. (ed), Physiology and Biochemistry of Metal Toxicity and Tolerance in Plants, Springer Netherlands, Dordrecht.
- Sarret G., Manceau A., Cuny D., Van Haluwyn C., Déruelle S., Hazemann J., Soldo Y., Eybert-Bérard L. & Menthonnex J.** 1998. *Mechanisms of lichen resistance to metallic pollution.* Environmental Science & Technology. **32**: 3325–3330.

- Schat H. & Kalff M.M.A. 1992. *Are phytochelatins involved in differential metal tolerance or do they merely reflect metal-imposed strain?* Plant Physiology. **99**: 1475–1480.
- Schatz A. 1962. *Pedogenic (soil-forming) activity of lichen acids*. Die Naturwissenschaften. **49**: 518–519.
- Seaward M.R.D., Goyal R. & Byliška E.A. 1978. *Heavy metal content of some terricolous lichens from minerla-enriched sites in northern England*. The Naturalist. **103**: 135–141.
- Sesli E. & Tüzen M. 1999. *Levels of trace elements in the fruiting bodies of macrofungi growing in the East Black Sea region of Turkey*. Food Chemistry. **65**: 453–460.
- Singh G., Dal Grande F., Divakar P.K., Otte J., Crespo A. & Schmitt I. 2017. *Fungal–algal association patterns in lichen symbiosis linked to macroclimate*. New Phytol. **214**: 317–329.
- Sirois L., Lutzoni F. & Grandtner M.M. 1988. *Les lichens sur serpentine et amphibolite du plateau du mont Albert, Gaspésie, Québec*. Canadian Journal of Botany. **66**: 851–862.
- Skowroński T., Knecht J.A.D., Simons J. & Verkleij J.A.C. 1998. *Phytochelatin synthesis in response to cadmium uptake in Vaucheria (Xanthophyceae)*. European Journal of Phycology. **33**: 87–91.
- Southworth D., Tackaberry L.E. & Massicotte H.B. 2014. *Mycorrhizal ecology on serpentine soils*. Plant Ecology & Diversity. **7**: 445–455.
- Spence D.H.N. 1957. *Studies on the vegetation of shetland: I. the serpentine debris vegetation in Unst*. Journal of Ecology. **45**: 917–945.
- Spence D.H.N. & Millar E.A. 1963. *An experimental study of the infertility of a Shetland serpentine soil*. Journal of Ecology. **51**: 333–343.
- Suelter C.H. 1970. *Enzymes activated by monovalent cations*. Science. **168**: 789–795.
- Suza J. 1922. *Xerothermní květena podkladů serpentínových na dolním toku Jihlavy*. Časopis Moravského musea zemského. 1–35.
- Suza J. 1927. *Lichenologický ráz západočeských serpentínů*. Časopis Moravského musea zemského. **25**: 1–32.
- Suza J. 1928. *Geobotanický průvodce serpentínovou oblastí u Mohelna na jihozápadní Moravě (ČSR)*. Rozpravy České akademie věd a umění. Třída II, Mathematicko-přírodnická.. **37**: 1–126.
- Suza J. 1931. *Srovnávací studie o lišejníkové flóře serpentínů (Mohelno, Gurhof a Kraubath)*. Sborník Přírodovědecké společnosti v Moravské Ostravě. **6**: 231–256.
- Tomassini F.D., Puckett K.J., Nieboer E., Richardson D.H.S. & Grace B. 1976. *Determination of copper, iron, nickel, and sulphur by X-ray fluorescence in lichens from the Mackenzie Valley, Northwest Territories, and the Sudbury District, Ontario*. Canadian Journal of Botany. **54**: 1591–1603.
- Tuominen Y. 1967. *Studies on the strontium uptake of the Cladonia alpestris thallus*. Annales Botanici Fennici. **4**: 1–28.
- Turnau K. & Mesjasz-Przybyłowicz J. 2003. *Arbuscular mycorrhiza of Berkheya coddii and other Ni-hyperaccumulating members of Asteraceae from ultramafic soils in South Africa*. Mycorrhiza. **13**: 185–190.
- Tyler G. 1989. *Uptake, retention and toxicity of heavy metals in lichens*. Water. Air. Soil Pollut. **47**: 321–333.
- Urban A., Puschenreiter M., Strauss J. & Gorfer M. 2008. *Diversity and structure of ectomycorrhizal and co-associated fungal communities in a serpentine soil*. Mycorrhiza. **18**: 339–354.
- Vančurová L., Muggia L., Peksa O., Řídká T. & Škaloud P. 2018. *The complexity of symbiotic interactions influences the ecological amplitude of the host: A case study in Stereocaulon (lichenized Ascomycota)*. Molecular Ecology. **27**: 3016–3033.
- Vingiani S., Adamo P. & Terribile F. 2012. *Lichen-rock interaction in volcanic environments: evidences of soil-precursor formation*. Geophysical Research Abstracts. **14**: 7943–7944.
- Walker R.B. 1954. *Factors affecting plant growth on serpentine soils*. Ecology. **35**: 259–266.
- Walther D.A., Gerald J.R., Beck J.N., Young J.C., Callahan J.D. & Marcon M.F. 1990. *Temporal changes in metal levels of the lichens Parmotrema praesorediosum and Ramalina stenospora, southwest Louisiana*. Water, Air and Soil Pollution. **53**: 189–200.
- Wedin M., Maier S., Fernandez-Brime S., Cronholm B., Westberg M. & Grube M. 2016. *Microbiome change by symbiotic invasion in lichens: Microbiome change by symbiotic invasion in lichens*. Environmental Microbiology. **18**: 1428–1439.

- Whiting S.N., Reeves R.D., Richards D., Johnson M.S., Cooke J.A., Malaisse F., Paton A., Smith J.A.C., Angle J.S., Chaney R.L., Ginocchio R., Jaffre T., Johns R., McIntyre T., Purvis O.W., Salt D.E., Schat H., Zhao F.J. & Baker A.J.M. 2004. *Research priorities for conservation of metallophyte biodiversity and their potential for restoration and site remediation*. Restor. Ecol. **12**: 106–116.
- Whittaker R.H. 1954. *The vegetational response to serpentine soils*. Ecology. **34**: 275–285.
- Wilkinson D.M. & Dickinson N.M. 1995. *Metal resistance in trees: the role of mycorrhizae*. Oikos. **72**: 298.
- Williams L., Colesie C., Ullmann A., Westberg M., Wedin M. & Büdel B. 2017. *Lichen acclimation to changing environments: Photobiont switching vs. climate-specific uniqueness in Psora decipiens*. Ecology and Evolution. **7**: 2560–2574.
- Wilson M.J., Jones D. & McHardy W.J. 1981. *The weathering of serpentinite by Lecanora atra*. The Lichenologist. **13**: 167–176.
- Wilson S.B. & Nicholas D.J.D. 1967. *A cobalt requirement for non-nodulated legumes and for wheat*. Phytochemistry. **6**: 1057–1066.
- * Wirth V. 1972. *Die Silikatflechten-Gemeinschaften im ausseralpinen Zentraleuropa*. Verlag von J. Cramer, Lehre. 313 s.
- * Wirth V. 1995. *Die Flechten Baden-Württembergs. Teil 1 und 2*. Eugen Ulmer, 1006 s.
- Wyllie P.J. 1967. *Ultramafic and related rocks*. J. Wiley and Sons, New York. 464 s.
- Zelená J., Potěšil D., Vacek J., Adam V., Hradecký J., Průša R. & Vojtěšek B. 2004. *Metallothionein jako prognostický marker nádorového onemocnění*. Klinická onkologie. **17**: 190–195.

Internetové zdroje

- Bouda F. *Acarospora rugulosa* [foto]. Jáchymov, Krušné hory 2017. In: Atlas českých lišejníků [online]. [Cit. 9. 4. 2021]. Dostupné z: <https://dalib.cz/image/web/549>
- Bouda F. *Rhizocarpon viridiatrum* [foto]. Itálie 2021. In: Atlas českých lišejníků [online]. [Cit. 25. 4. 2021]. Dostupné z: <https://dalib.cz/image/web/1391>
- Česká geologická služba. 2021. *Geologická mapa ČR [1:50 000]* [online]. [Cit. 21. 3. 2021]. Dostupné z: mapy.geology.cz/geo/
- Hollinger J. *Xanthoria candelaria* [foto]. California, Mendocino Coast 2007. In: Ways of Enlichenment [online]. [Cit. 25. 4. 2021]. Dostupné z: https://www.waysofenlichenment.net/lichens/Xanthoria/candelaria/Xanthoria_candelaria-jason-2_0070224-9-35%251.jpg
- Maliček J., *Candelariella vitellina* [foto]. NPR Drbákov – Albertovy skály, střední Čechy 2020. In: Atlas českých lišejníků [online]. [Cit. 25. 4. 2021]. Dostupné z: <https://dalib.cz/image/web/476>