

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI



**Věra Vtípilová**

Interakce lišejníků a bezobratlých živočichů s důrazem na roztoče  
Interaction of lichens and invertebrates with emphasis on mites

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jana Steinová, Ph.D.

Praha, 2021

**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, 06.05.2021

Věra Vtípilová

**Poděkování:**

Děkuji své školitelce, Janě, za pomoc, trpělivost a neskutečnou laskavost při provázení mou první vědeckou prací.

Také děkuji svému příteli, bez kterého bych se k lichenologii vůbec neodhodlala, a také svým rodičům za dodávání síly při studiu vysoké školy.

## **Abstrakt**

Lišejníky interagují s mnoha skupinami bezobratlých živočichů. Mezi nejčastější patří Acari (roztoči), Gastropoda (plži), Rotifera (vířníci), Nematoda (hlístice), Tardigrada (želvušky), Protozoa (prvoci), Collembola (chvostokoci) a Insecta (hmyz) a to převážně Psocoptera (pisivky), Lepidoptera (motýli) a Coleoptera (brouci). Tito živočichové využívají lišejníky především pro úkryt a potravu. Lišejníky mají různé obranné mechanismy, jak se spásání bránit, např. pomocí sekundárních metabolitů. Na druhou stranu bezobratlí lišejníků často zprostředkovávají šíření. Určité lišejníky mohou růst na schránkách i na povrchu těla některých žijících bezobratlých živočichů. Ve své práci popisují jednotlivé skupiny bezobratlých živočichů, které jsou v interakci s lišejníky, a uvádím konkrétní příklady těchto interakcí. Důraz je kladen na roztoče, protože jsou jedni z nejdůležitějších spásáčů lišejníků a budu se jim věnovat ve své diplomové práci.

## **Klíčová slova**

lišejníky, bezobratlí živočichové, Acari, interakce, disperze, sekundární metabolity

## **Abstract**

Lichens interact with many groups of invertebrates. Acari (mites), Gastropoda (gastropods), Rotifera (rotifers), Nematoda (nematodes), Tardigrada (tardigrades), Protozoa (protists), Collembola (springtails) and Insecta (insects), especially Psocoptera (book and bark lice), Lepidoptera (butterflies and moths) and Coleoptera (beetles) represent the most common groups. These animals use lichens as a shelter and food. Lichens have different defence mechanisms, for example, secondary metabolites. On the other hand, invertebrates often mediate the dispersal of lichens. Some lichens can grow on shells or a body surface of living invertebrates. In my thesis, I describe individual groups of invertebrates that interact with lichens, and I mention specific examples of these interactions. A special emphasis is given on mites because they are one of the most important consumers of lichens, and I will pay attention to them in my diploma thesis.

## **Key words**

lichens, invertebrates, Acari, interactions, dispersion, secondary metabolities

# Obsah

1. Úvod.....	1
2. Bezobratlí ve vztahu s lišejníky.....	1
3. Acari (roztoči) .....	3
3.1. Stručná charakteristika roztočů .....	3
3.2. Interakce s lišejníky .....	4
3.3. Druhy roztočů interagující s lišejníky .....	6
3.4. Vlivy na společenstva roztočů.....	8
3.4.1. Typ stélky lišejníků .....	8
3.4.2. Druhy lišejníků .....	9
3.4.3. Druhy stromů.....	10
3.4.4. Nadmořská výška .....	10
3.4.5. Sezónnost.....	10
3.4.6. Expozice vzhledem ke světovým stranám.....	10
3.5. Význam interakcí pro roztoče .....	10
3.5.1. Potrava.....	11
3.5.2. Úkryt.....	12
3.5.3. Rozmnožování.....	12
3.6. Význam interakcí pro lišejníky .....	13
3.7. Význam interakcí pro ekosystém .....	13
4. Vodní fauna .....	14
4.1. Rotifera (vířníci).....	14
4.2. Tardigrada (želvušky).....	15
4.3. Nematoda (hlístice) .....	16
4.4. Protozoa (prvoci).....	17
5. Mollusca (měkkýši).....	18
6. Collembola (chvostokoci).....	21
7. Insecta (hmyz).....	21
7.1. Psocoptera (pisivky).....	22

7.2. Thysanoptera (třásněnky) .....	22
7.3. Orthoptera (rovnokřídli) .....	22
7.4. Isoptera (termiti) .....	22
7.5. Formicidae (mravenci) .....	23
7.6. Lepidoptera (motýli) .....	23
7.7. Coleoptera (brouci) .....	24
7.8. Neuroptera (sít'okřídli) .....	25
7.9. Embioptera (snovatky) .....	26
8. Araneae (pavouci) .....	26
9. Mycetozoa (hlenky) .....	27
10. Ostatní bezobratlí .....	28
11. Obranné mechanismy lišejníků .....	28
12. Závěr .....	30
13. Použitá literatura .....	31
14. Internetové zdroje .....	38
15. Zdroje obrázků .....	38

# 1. Úvod

V této bakalářské práci se věnuji interakcím lišejníků s bezobratlými živočichy. Porozumění těmto interakcím je důležité pro komplexní pochopení fungování ekosystémů, ve kterých se lišejníky vyskytují. Tyto znalosti jsou mimo jiné potřebné i pro ochranu přírody, jelikož jen těžko můžeme chránit ohrožené druhy, pokud nerozumíme jejich interakcím s dalšími organismy a tedy i fungování ekosystémů v širším kontextu.

Cílem této práce je představit hlavní skupiny bezobratlých, které jsou často spojovány s lišejníky, popsat jak tyto interakce vypadají a jaké výhody či naopak nevýhody přinášejí interagujícím organismům.

Zaměřuji se především na roztoče, protože jsou to jedni z úplně nejdůležitějších a nejčastějších bezobratlých živočichů interagujících s lišejníky. Zároveň je pro mě podstatné se o nich dozvědět co nejvíce, protože se jim budu později podrobněji věnovat v průběhu magisterského studia.

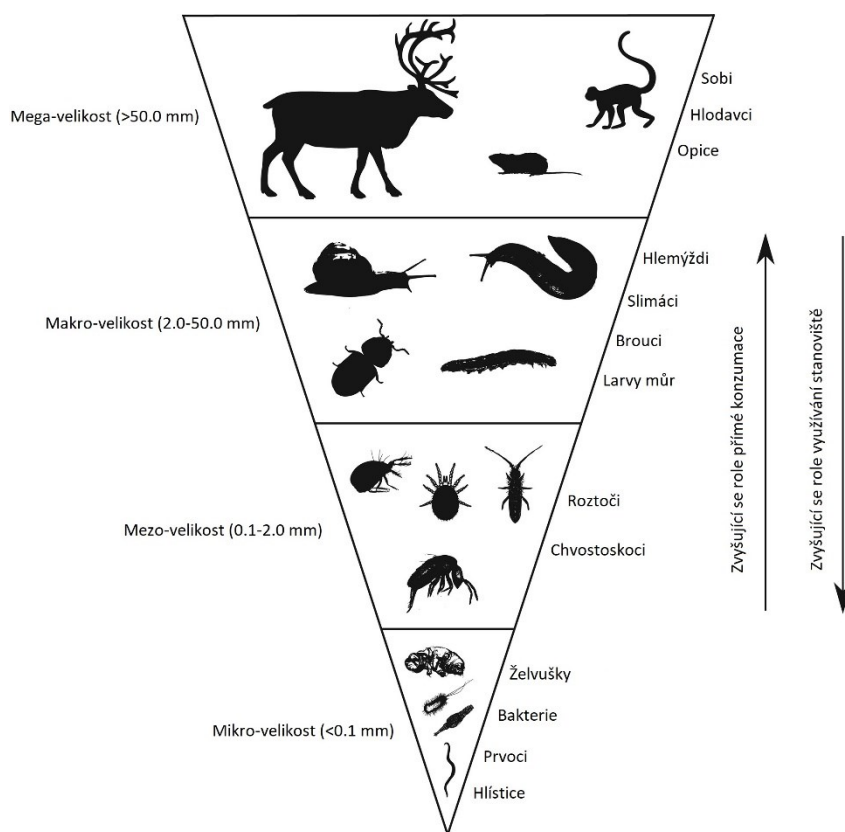
Práce je členěna na kapitoly popisující jednotlivé skupiny bezobratlých a jejich vazbu na lišejníky. Tyto kapitoly jsou seřazeny dle četnosti výskytu uváděných organismů na lišejnících, přičemž vnitřní členění kapitoly věnující se hmyzu je uspořádáno podle příbuznosti jednotlivých skupin.

České názvy druhů živočichů jsou převzaty z biolib.cz a stejně tak zařazení do systému. České názvy druhů lišejníků jsem čerpala z práce Liška (2010) a aktuální latinské názvy jsem hledala na stránkách The British Lichen Society ([britishlichensociety.org.uk](http://britishlichensociety.org.uk)).

## 2. Bezobratlí ve vztahu s lišejníky

Mnoho zástupců bezobratlých žije v kontaktu s lišejníky a vytváří s nimi různé pevné vazby. Bezobratlí využívají lišejníky především jako úkryt a potravu (Peake a James 1967; Gerson 1973; Asplund 2010). Obecně platí pravidlo, že pro malé druhy živočichů představují lišejníky především útočiště, zatímco větším druhům slouží lišejníky spíše jako potravina (což znázorňuje např. pyramida na obrázku níže; Obr. 1) (Asplund a Wardle 2017).





**Obr. 1** Pyramida živočichů závislých na lišejnících (Asplund a Wardle 2017)

Lišejníky představují pro bezobratlé živočichy extrémní biotopy (Smrž a Kocourková 1999), protože mají dvě fáze, které se často a obvykle i rychle střídají – suchou (kdy lišejníky ztrácí většinu své vody a organismům na nich žijícím hrozí dehydratace) a mokrou (kdy naopak vodu rychle získávají) (Sjursen a Sømme 2000). Jejich obyvatelé si s takovými rychle se měnícími podmínkami musí umět poradit. Bezobratlé na základě jejich reakce na tyto změny dělíme na dvě skupiny: specialisté se při změně podmínek přesunou na jiné (příhodnější) stanoviště, zatímco generalisté jsou schopni se vyrovnat s oběma extrémy (suchem i mokrem; Glime 2017). Další extrém, kterému jsou bezobratlí žijící v lišejnících vystaveni, je teplota. Např. v Norsku, kde byly zkoumány podmínky bezobratlých žijících v asociaci s lišejníky, bylo změřeno, že v zimě mohou mít lišejníky až  $-36^{\circ}\text{C}$  a v létě až  $55^{\circ}\text{C}$  (Sjursen a Sømme 2000).

Pro téměř všechny bezobratlé spjaté s lišejníky platí, že jsou častější na lupenitých lišejnících než na keříčkovitých a korovitých (Stubbs 1989; Fröberg et al. 2003), což může být dáno tím, že v lupenitých lišejnících je více nik pro malé bezobratlé (Fröberg et al. 2003).

Lišejníky mohou být bezobratlými využívány pro úkryt skrz maskování (pokrývání se fragmenty lišejníků či poskytování povrchu vlastního těla, na kterém může lišejník žít) a mimikry (evolučně

vyvinuté zbarvení a tvar těla sloužící ke splynutí s pozadím (v tomto případě s lišejníkem) (Gerson 1973; Nash 2008).

Dalším obecným pravidlem pro všechny bezobratlé je, že konzumují především oblasti svrchní kůry (kortex) a fotobiontího patra (Coker 1967; Frøberg et al. 1993; Prinzing 1999; Asplund 2011; Meier et al. 2002).

Bezobratlí se na oplátku podílí na šíření lišejníků (Smith 1921; Seaward 1988; Nash 2008). Někdy na sebe dokonce aktivně nanášejí části lišejníků (především sorédie). Bezobratlí se takto maskují a souběžně s tím napomáhají lišejník šířit. U létajících bezobratlých může docházet k šíření na velké vzdálenosti. Obvykle však účast na šíření probíhá pasivně v důsledku pastvy, kdy bezobratlí stélky fragmentují. Jednotlivé fragmenty se pak mohou šířit pomocí větru. (Nash 2008). Tato tzv. epizoochorie (tedy šíření na povrchu těla živočichů) hraje v případě šíření lišejníků v porovnání s větrem spíše minoritní roli (Asplund 2010).

Lawrey (1980) uvádí, že licheno-herbivorní aktivity významně napomáhají recyklaci esenciálních minerálních prvků v terestrických ekosystémech, vzhledem k tomu, že lišejníky akumulují řadu prvků, které se vrací do ekosystému skrz trus herbivorních bezobratlých. Nash (2008) vybízí ke studiu interakcí bezobratlých a lišejníků, neboť látky znečišťující prostředí mají negativní vliv na lišejníky a tím dále ovlivňují i jejich primární konzumenty a následně jejich predátory.

O významu jednotlivých skupin bezobratlých interagujících s lišejníky se autoři vědeckých studií vždy neshodují a často kladou důraz především na ty organismy, které sami zkoumají. Nicméně dle počtu nalezených bezobratlých a jejich dopadů na lišejníky lze odhadnout, že mezi nejdůležitější skupiny patří roztoči, plži, vířníci, hlístice, želvušky, prvoci, chvostoskoci a hmyz - to převážně pisivky, motýli a brouci. Méně důležitými skupinami pak jsou pavouci, hlenky a další (viz dále).

### **3. Acari (roztoči)**

#### **3.1. Stručná charakteristika roztočů**

Roztoči jsou infratřídou ze třídy Arachnida (pavoukovci). Jsou tedy příbuzní pavoukům (Araneae), se kterými mají společné, že mají osm končetin. Larvální stádia roztočů však mají jen šest nohou. Životní cyklus roztočů obsahuje larvální stádium, několik stádií nymf a dospělců (Glime 2017). Roztoči jsou velcí od 0,1 mm do 10 mm; větších velikostí dosahují především klíš'ata (Ixodia) a sametky - čeled' Trombididae (Prostigmata) (Walter et al. 1996).

Acari obsahují dva nadřády; Acariformes a Parasitiformes (Arribas et al. 2020). Parasitiformes obsahují pro člověka významné řády; Ixodida (klíš'ata), Mesostigmata (čmelíkovci) a Holothyrida (celoštitníkovci) (Walter 1996). Acariformes se dělí do čtyř skupin; Oribatida (pancířníci), Astigmata (zákožkovci), Prostigmata (sametkovci) a Endeostigmata (Pachl et al. 2021). Klasifikace roztočů není

definitivně dořešena a názory na ni se díky postupně se rozvíjejícím molekulárním metodám vyvíjejí (Lozano-Fernandez et al. 2019). V této práci zůstávám u tradičního rozdělení vzhledem k tomu, že takto bývá k roztočům obvykle přistupováno v odborných pracích zaměřených na interakce s lišejníky.

Roztoči jsou velmi běžní a jsou k nalezení v téměř všech známých terestrických, mořských i sladkovodních biotopech. Mnoho z nich tvoří asociace i s většími organismy, jako jsou vyšší rostliny, kapradiny, mechy, lišejníky a členovci (Arthropoda), či parazitují na savcích, ptácích, plazech i obojživelnících, na které mohou mít zásadní dopad (Walter et al. 1996).

Roztoči jsou jedni z nejstarších terestrických živočichů, jejichž fosílie jsou známy z raného devonu (Walter et al. 1996). Celkem bylo dosud popsáno kolem 50 000 druhů roztočů (Selden et al. 2008).

### **3.2. Interakce s lišejníky**

Interakce roztočů s lišejníky jsou v kontextu interakcí bezobratlých s lišejníky poměrně často zkoumaným tématem, ačkoliv studie řešící toto téma jsou spíše starší (např. Stubbs 1995; Meier et al. 2002; Reutimann a Scheidegger 1987; Fröberg et al. 2003; Smrž a Kocourková 1999). Nejvíce zkoumaným tématem je vazba společenstev roztočů na konkrétní druhy lišejníků (např. Seyd a Seaward 1984; Wehner et al. 2016; Stubbs 1989; Materna 2000). Naopak jednotlivé biologické fenomény s roztoči a lišejníky související, např. šíření lišejníků, lišejníky jako potrava, vlivy na společenstva roztočů apod. jsou komplexně studovány spíše výjimečně.

Roztoči jsou běžnými obyvateli lišejníků (Seyd a Seaward 1984; Seaward 1988; Stubbs 1989; Smrž a Kocourková 1999; Root et al. 2007 a další). Např. Smrž a Kocourková (1999) uvádějí, že při studiu 92 vzorků lišejníků (náležejících pouze dvěma druhům; z různých nadmořských výšek z různých druhů stromů) našli roztoče na každém zkoumaném vzorku (byť na některých vzorcích jich bylo velmi málo).

Root et al. (2007), kteří popsali roztoče žijící na epifytických lišejnicích v Adirondackém pohoří ve státu New York, uvádějí, že na celkové ploše zkoumaných lišejníků (0,26 m<sup>2</sup>) našli 877 jedinců a 24 druhů roztočů. Jiný přepočítal Stubbs (1989), který se zabýval složením členovců na epifytických lišejnicích v Maine (USA) a který stanovil průměrně 36 roztočů na jeden gram suché váhy lišejníku (Stubbs 1989).

Ačkoliv lišejníky představují poměrně extrémní biotop (Smrž a Kocourková 1999; Sjørnsen a Sømme 2000), roztoči je preferují jako svůj habitat více než holou kůru stromů, což prokázala studie Root et al. (2007).

Na lišejnicích se mohou vyskytovat různá vývojová stádia roztočů: obvykle je na nich nejméně larev a poměry dospělců a nymf se mohou lišit (Fröberg et al. 2003).

Roztoče žijící na lišejnících dělíme na tři základní skupiny dle síly jejich vazby k lišejníkům (Seyd a Seaward 1984). První skupina (označovaná Seydem a Seawardem jako A) je tvořena roztoči, kteří jsou na lišejníky plně vázaní a jen výjimečně byli spatřeni jinde (to je označováno jako náhodné rozšíření). Skupinu B tvoří roztoči preferující lišejníky jako nejvhodnější stanoviště a zdroj potravy, ale žijící i na jiných rostlinách (často na meších), popřípadě jsou na lišejníky plně vázaná pouze nedospělá stádia. Skupina C obsahuje druhy, které nacházíme na lišejnících, ale stejně tak jsou běžní i v jiných biotopech (jsou to obvykle běžné všudypřítomné druhy především z řádu Oribatida) (Seyd a Seaward 1984; Materna 2000).

Nejčastější skupinou roztočů asociovanou s lišejníky je řád Oribatida (Søchting a Gjelstrup 1985; Smrž a Kocourková 1999, Seyd a Seaward 1984). Root et al. (2007) ve své studii našli na lišejnících pouze roztoče náležející do tohoto řádu. Někdy jsou dokonce uváděni i jako nejčastější terestriční bezobratlí obývající lišejníky. Stubbs (1989) např. uvádí, že v jeho studii tvořili až 86% z celkové zjištěné terestrické fauny (a z nalezených Arachnida tvořil řád Oribatida dokonce 98%).

Ve studii Materny (2000) z Krkonoš bylo na saxikolních lišejnících nalezeno 47 druhů z tohoto řádu.

Mimo Oribatida bývají v asociaci s lišejníky dále uváděni zástupci skupin Prostigmata (=Actinedida), Mesostigmata (=Gamasida) a Astigmata (=Acaridida) (André 1979; Søchting a Gjelstrup 1985; Smrž a Kocourková 1999).

Nejčastější z těchto zbývajících skupin je řád Prostigmata a to konkrétně čeleď Tydeidae, dále pak i čeledi Eupalopsellidae, Paratydeidae a Camerobiidae (Søchting a Gjelstrup 1985). Dle Andrého (1979) však řád Prostigmata tvořil jen 9,6% všech jím nalezených členovců na keříčkovitých lišejnících. Početně jich sice bylo ve srovnání s jinými skupinami zjištěno méně, ale druhově se jednalo o velmi bohatou skupinu (bylo nalezeno 54 druhů). Jedním z nejfrekventovanějších prostigmatických roztočů na lišejnících byl *Triophtydeus lebruni* (André 1979).

Dalším řádem v pořadí, co se týče početnosti, jsou Mesostigmata (dle Andrého (1986) tvořily 1,49% ze všech členovců) a to především rod *Typhlodromus* z čeledi Phytoseiidae (André 1979). V České republice byl z této skupiny na lišejníku nalezen druh *Uropoda sp.* (Smrž a Kocourková 1999).

Mimo tyto skupiny bylo spatřeno na lišejnících i několik jedinců z řádu Astigmata (konkrétně *Tyrophagus sp.*; Smrž a Kocourková 1999).

Odlišné výsledky uvádí André (1984) zabývající se diverzitou členovců žijících na lišejnících, který zjistil, že řád Oribatida zaujímal pouze 33,6% z nalezených členovců na lišejnících. Z toho lze vyvodit, že poměry mezi jednotlivými skupinami se mohou lokálně výrazně lišit, pravděpodobně v závislosti na environmentálních proměnných.

### 3.3. Druhy roztočů interagující s lišejníky

Seyd a Seaward (1984) uvádí nejméně 83 druhů náležejících do řádu Oribatida, kteří asociují s lišejníky. Mezi nejhojnější uváděné rody patří: *Carabodes* (Materna 2000), *Dometorina*, *Oribatula*, *Peloribates*, *Phauloppia*, *Pirnodus*, *Provertex* (Seyd a Seaward 1984).

V následující tabulce (Tab. 1) jsem shrnula druhy, které byly často citovány a byly označovány za hojné (tedy vyskytovaly se ve významně velkých počtech), níže pak jednotlivé druhy popisují.

Časté druhy roztočů nalézané na lišejnících (všichni z řádu Oribatida)	
Druh roztoče	Studie
<i>Camisia invenusta</i>	Seyd a Seaward (1984); Fröberg et al. (2003)
<i>Camisia segnis</i>	Seyd a Seaward (1984); Fröberg et al. (2003)
<i>Carabodes labyrinthicus</i>	André (1979); Söchting a Gjelstrup (1985); Smrž a Kocourková (1999); Wehner et al. (2016); Prinzing 1999)
<i>Carabodes marginatus</i>	Materna (2000); Wehner et al. (2016)
<i>Eremaeus oblongus</i>	André (1979); Smrž a Kocourková (1999)
<i>Mycobates carli</i>	Materna (2000)
<i>Mycobates parmeliae</i>	Seyd a Seaward (1984); Söchting a Gjelstrup (1985)
<i>Phauloppia coineaui</i>	(Söchting a Gjelstrup (1985); Smrž a Kocourková (1999)
<i>Phauloppia lucorum</i>	André (1979); Fröberg et al. (2003); Root et al. (2007); Prinzing (1999)
<i>Trichoribates trimaculatus</i>	André (1979); Söchting a Gjelstrup (1985); Smrž a Kocourková (1999); Meier et al. (2002); Fröberg et al. (2003)
<i>Zygoribatula exilis</i>	Smrž a Kocourková (1999); Materna (2000); Wehner et al. (2016)

**Tab. 1:** Tabulka častých druhů roztočů s vypsány mi studiemi, ve kterých byl daný druh uveden.

Jako úplně nejčastěji nalézaný druh na lišejnících je uváděn *Trichoribates trimaculatus* (Obr. 2) (André 1979; Söchting a Gjelstrup 1985; Meier et al. 2002; Fröberg et al. 2003). V České republice byl zjištěn především v nížinách (Smrž a Kocourková 1999).



**Obr. 2** *Trichoribates trimaculatus* (autor: R. Penttinen 2012)

Dalšími široce rozšířenými roztoči jsou zástupci rodu *Phauloppia* a to především druh *Phauloppia lucorum* (André 1979; Fröberg et al. 2003; Root et al. 2007) a *P. coineau* (Søchting a Gjelstrup 1985). *P. coineau* byl v České republice dominantním druhem především ve vyšších nadmořských výškách (a obecně byl zjištěn jako velmi hojný druh, Smrž a Kocourková 1999). Druh *P. lucorum* je uváděn jako roztoč, který nemá preference pro určitý druh lišejníku, jelikož byl v pokusu Fröberga et al. (2003) nalezen na všech studovaných druzích lišejníků.

Silnou vazbu na lišejníky mají dle studie z Krkonoš (Materna 2000) roztoči rodu *Carabodes*, známé jsou druhy *C. labyrinthicus* (André 1979; Søchting a Gjelstrup 1985; Smrž a Kocourková 1999) a *C. marginatus* (Materna 2000). Tento rod dominoval na lišejnících i ve studii Wehnera et al. (2016).

Dalším hojně citovaným rodem je rod *Mycobates* se zástupci *M. parmeliae* (Seyd a Seaward 1984; Søchting a Gjelstrup 1985) a *M. carli*, který je uváděn jako úzce vázaný na lišejníky, i když byl spatřen i na meších (Materna 2000).

Relativně častým druhem je i *Eremaeus oblongus* (André 1979), který v ČR není vázaný na nadmořskou výšku (Smrž a Kocourková 1999). Dalším poměrně hojným rodem je *Camisia* sp., konkrétně pak *Camisia invenusta* či *Camisia segnis* (Seyd a Seaward 1984; Fröberg et al. 2003).

Často citovaným druhem s vazbou na lišejníky je *Oribatula exilis* (= *Zygoribatula exilis*) (Smrž a Kocourková 1999; Materna 2000; Wehner et al. 2016). V ČR byl nalezen jen ve vyšších nadmořských výškách (Smrž a Kocourková 1999; Materna 2000).

Následující zástupci roztočů byli zmíněni jen v jedné studii a nelze je tedy považovat za běžně se vyskytující (i proto nejsou uvedeny v tabulce výše), ačkoliv je autoři v některých případech označují za nejhojnější v jejich studii. Patří sem: *Humerobates arborea* (Stubbs 1995), *Lepidozetes singularis* (Smrž a Kocourková 1999), *Liebstadia similis* (Sowter 1971), *Ommatocephus ocellatus* (Seyd a Seaward 1984), *Oppia myrmecophila* (Meier et al. 2002), *Oribatula* cf. *pallida* (Materna 2000), *Tectocephus sarekensis*, *Tectocephus velatus* (Wehner et al. 2016) a *Trhypochtonius tectorum* (Meier et al. 2002). Všechny tyto uvedené druhy patří do řádu Oribatida. Vizually nejnápadnějšími druhy asociovaným s lišejníky jsou pravděpodobně velcí červení prostigmatičtí roztoči z čeledi *Bdellidae* (Søchting a Gjelstrup 1985) či *Trombidium* sp. z čeledi *Trombidiidae* (Obr. 3) (Sowter 1971).



**Obr. 3** Zástupce čeledi Trombidiidae (autor: M. Whitehead, převzato z: Glime, 2017)

### **3.4. Vlivy na společenstva roztočů**

Mnoho studií se zabývalo společenstvy roztočů (např. André 1979; 1984; Seyd a Seaward 1984; Søchting a Gjelstrup 1985; André 1986; Smrž a Kocourková 1999; Materna 2000; Fröberg et al. 2003; Root et al. 2007), aby zjistily, které vlivy určují výskyt jednotlivých druhů roztočů a také jejich početnost. Mezi tyto studované vlivy patří morfologické typy lišejníků, druhy lišejníků, druhy stromů, na kterých lišejníky rostou, nadmořská výška, roční období či světová strana, na kterou je lišejník exponován. Níže tedy jednotlivé vlivy rozebírám podrobněji.

#### **3.4.1. Typ stélky lišejníků**

Společenstva roztočů se zcela určitě liší kvalitativně (druhovým složením) i kvantitativně (celkovou četností) podle typu stélky (rozlišujeme lupenité, keříčkovité a korovité) (André 1979; 1984; Søchting a Gjelstrup 1985; Fröberg et al. 2003; Root et al. 2007).

Je zřejmé, že se roztoči mnohem více vyskytují na lupenitých lišejnících než na korovitých. Tomu naznačuje i studie Roota et al. (2007), kde na korovitém lišejníku *Pertusaria velata* našli mnohem menší hustotu roztočů než na lišejnících lupenitých (*Flavoparmelia caperata* a *Punctelia rudecta*), ovšem mezi těmito druhy s lupenitou stélkou již rozdíl v hustotě nebyly. Je to pravděpodobně dáno tím, že tyto druhy obsahují více nik pro malé bezobratlé než korovité lišejníky (Fröberg et al. 2003).

### 3.4.2. Druhy lišejníků

Ze studie Seyda a Seawarda je patrné, že na druhové složení společenstev roztočů mají dále vliv jednotlivé druhy lišejníků (Seyd a Seaward 1984). Mnoho druhů roztočů totiž preferuje konkrétní druhy lišejníků (Fröberg et al. 2003). Fröberg et al. (2003) uvádí, že v jejich studii byli roztoči v průměru specializovaní na dva druhy lišejníků, oproti tomu jeden lišejník hostil obvykle více druhů roztočů.

Níže je tabulka (Tab. 2) shrnující příklady zkoumaných druhů lišejníků asociovaných s mnoha roztoči.

Druhy lišejníků asociované s roztoči		
Druh lišejníku	Typ stélky	Studie
<i>Anaptychia runcinata</i>	lupenitý	Søchting a Gjelstrup (1985)
<i>Caloplaca citrina</i>	korovitý	Seyd a Seaward (1984)
<i>Caloplaca marina</i>	korovitý	Søchting a Gjelstrup (1985)
<i>Candelariella aurella</i>	korovitý	Seyd a Seaward (1984)
<i>Collema polycarpon</i>	lupenitý	Fröberg et al. (2003)
<i>Evernia prunastri</i>	keříčkovitý	André (1979); Prinzing (1999)
<i>Flavoparmelia caperata</i>	lupenitý	Stubbs (1995)
<i>Hypogymnia physodes</i>	lupenitý	Smrž a Kocourková (1999)
<i>Lecanora dispersa</i>	korovitý	Seyd a Seaward (1984)
<i>Lecanora muralis</i>	korovitý	Fröberg et al. (2003)
<i>Lecanora rupicola</i>	korovitý	Søchting a Gjelstrup (1985)
<i>Lepraria lobificans</i>	korovitý	Stubbs (1995)
<i>Parmelia saxatilis</i>	lupenitý	Seyd a Seaward (1984); Søchting a Gjelstrup (1985)
<i>Parmelia sulcata</i>	lupenitý	Stubbs (1995); Smrž a Kocourková (1999)
<i>Physcia adscendens</i>	lupenitý	Fröberg et al. (2003)
<i>Ramalina farinacea</i>	keříčkovitý	André (1979)
<i>Ramalina siliquosa</i>	keříčkovitý	Søchting a Gjelstrup (1985)
<i>Schaereria fuscocinerea</i> var. <i>fuscocinerea</i>	korovitý	Søchting a Gjelstrup (1985)
<i>Hydropunctaria maura</i>	korovitý	Søchting a Gjelstrup (1985)
<i>Xanthoria parietina</i>	lupenitý	Seyd a Seaward (1984); Søchting a Gjelstrup (1985); Meier et al. (2002); Fröberg et al. (2003)
zástupci rodu <i>Verrucaria</i>	korovitý	Seyd a Seaward (1984)

**Tab. 2** Příklady zkoumaných lišejníků, na kterých byli nalezeni roztoči

Zajímavým příkladem interakce lišejníků a roztočů, který není uveden v tabulce, je druh *Cladonia norvegica*, který může na stélce vytvářet červené skvrny (Ruoss et al. 1987). Ty způsobuje pravděpodobně kyselina rhodokladonová (známá jinak z apothécií červenoplodých dutohlávek), která je zřejmě produkována v reakci na napadení roztoči (Liška et al. 1999; Ahti et al. 2013). Identita roztočů způsobující tuto nápadnou barevnou reakci není dosud známa. Liška et al. (1999) uvádí, že kyselina rhodokladonová představuje ochranu před dalším okusem. Zajímavé je, že druh *Cladonia norvegica* byl původně popsán z okolí Trondheimu bez těchto skvrn (Tønsberg a Holien 1984).



### 3.4.3. Druhy stromů

Druhy stromů, na kterých lišejníky obývané roztoči rostou, mohou mít patrně v některých případech vliv na druhové složení roztočů (André 1979). Tento vliv ovšem nezaznamenali Smrž a Kocourková (1999) ve své studii o dvou lupenitých družích lišejníků. Jako možné vysvětlení tohoto rozporu s výsledky Andrého uvádějí odlišné podmínky u lupenitých lišejníků, které studovali oni (*Hypogymnia* a *Parmelia*) ve srovnání s keříčkovitými (*Ramalina* a *Evernia*), na kterých roztoče zkoumal právě André (1979).

### 3.4.4. Nadmořská výška

Ukázalo se, že výskyt jednotlivých druhů roztočů určuje nadmořská výška (Smrž a Kocourková 1999; Materna 2000). Některé druhy (např. *Lepidozetes singularis*, *Phauloppia coineaui* a *Zygoribatula exilis*) jsou k nalezení například pouze ve vysokých nadmořských výškách a jiné dominují spíše v nížinách (např. *Trichoribates trimaculatus*) (Smrž a Kocourková 1999). Na druhou stranu existují i druhy se širší ekologickou amplitudou - například roztoč druhu *Eremaeus oblongus* není vázán na nadmořskou výšku a je k nalezení v různých výškových stupních.

Vliv nadmořské výšky potvrzuje i Materna, který studoval složení druhů roztočů na lišejnících v gradientu nadmořské výšky v Krkonoších. Tento výsledek vysvětluje tím, že ve vyšších nadmořských výškách již nejsou lesy a objevují se tam více odkryté biotopy, zatímco lesy v nižších polohách mají stabilnější prostředí a žijí tam tedy běžné druhy roztočů, typické pro lesní půdu (Materna 2000).

### 3.4.5. Sezónnost

Několik studií se věnovalo vlivu ročních období na roztoče žijící na lišejnících. André (1984) nezjistil výkyvy v početnosti roztočů z řádu Oribatida v průběhu roku, avšak zaznamenal rozdíly u řádů Prostigmata (=Actinedida) a Mesostigmata (=Gamasida) (André 1986). Tyto kvantitativní změny se lišily napříč druhy. Více se tomuto tématu André věnoval ve své studii (André 1986).

### 3.4.6. Expozice vzhledem ke světovým stranám

Jako další faktor, který může ovlivňovat výskyt roztočů na lišejnících, je expozice ke světovým stranám. Søchting a Gjelstrup (1985) zjistili, že značná část prostigmatických roztočů na *Ramalina siliquosa* byla hojnější na lišejnících rostoucích na severně exponovaných stranách.

## 3.5. Význam interakcí pro roztoče

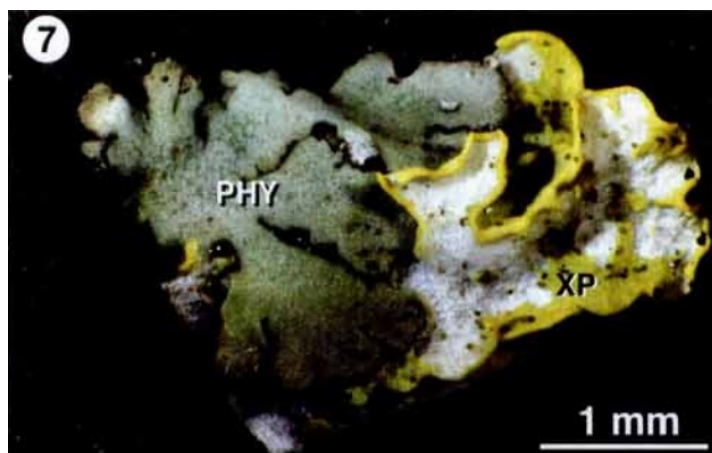
Lišejníky poskytují bezobratlým živočichům potravu, úkryt, ale i místo pro rozmnožování (respektive snášení vajíček) (Seyd a Seaward 1984; Asplund a Wardle 2017). Nejvíce zkoumaným tématem je využití lišejníků jako vhodného stanoviště (např. Seyd a Seaward 1984; Wehner et al. 2016; Stubbs 1989; Materna 2000). Niže popisují jednotlivé dílčí funkce lišejníků pro roztoče.

### 3.5.1. Potrava

V odborné literatuře nejsou k dispozici žádné studie, které by se přímo věnovaly potravní specializaci roztočů na lišejníky, informace jsem tedy čerpala z prací primárně zaměřených na jiné téma.

Ačkoliv asociace některých druhů roztočů (především Oribatida) a lišejníků jsou velmi úzké, nemusí to vždy znamenat, že se roztoči lišejníky živí, mohou je využívat jako úkryt či se živit mikroorganismy na nich žijících (Seyd a Seaward 1984). Lze však přepokládat, že se roztoči materiálem, který ze 100% tvoří jejich okolní prostředí (tedy lišejníky), obvykle i živí (Woodring a Cook 1962).

Dále uvedu konkrétní příklady, kdy roztoči lišejníky opravdu využívají jako potravu. Askospory a buňky fotobionta lišejníku *Xanthoria parietina* byly nalezeny ve střevech a výkalech roztočů z řádu Oribatida (Meier et al. 2002), čímž se prokázalo, že roztoči představují jeden z vektorů rozšiřování lišejníků. Okus roztoči byl v tomto případě patrný již při pohledu na zkoumané stélky (Obr. 4). V jiné studii našel Sowter (1971) lišejník, který byl natolik spasen roztoči, že ani nešel identifikovat.



**Obr. 4** Srovnání okusované *Xanthoria parietina* (XP) a neokusované *Phaeophyscia orbicularis* (PHY) (Meier et al. 2002)

Na druhou stranu však existují i lišejníky, na kterých sice roztoči žijí, ale vůbec je nekonzumují. Příkladem může být druh *Phaeophyscia orbicularis*, na kterém v přírodě nikdy nebyly viděny okusy a ani nebyl konzumován roztoči v laboratoři (Meier et al. 2002).

Roztoči náležící do řádu Oribatida se obvykle dělí na mikrofytofágy, což je skupina živící se mikroorganismy (houby, řasy, kvasinky a bakterie) a na makrofytofágy, kteří se živí především rozkládajícími se rostlinnými pletivy včetně lišejníků (Krantz a Lindquist 1979). Hubert et al. (2001) uvádí ještě třetí skupinu, nazývanou panfytofágové, což jsou roztoči využívající obě výše zmíněné strategie.

Woodring a Cook (1962) uvádějí, že materiál pro makrofytofágy musí být nejprve rozložen houbami, aby mohl být následně konzumován roztoči. Roztoči, kteří se lišejníky primárně neživí, takto houbami

či bakteriemi předtrávené (tj. shnilé a plesnivé) lišejníky příležitostně zkonsumují, pokud nemají nic jiného k jídlu.

Seyd a Seaward (1984) uvádí, že roztoči požívají pouze vlhké lišejníky a ne ty suché a tvrdé.

Nejen, že jsou roztoči vybíraví, co se týče vlhkosti či rozloženosti lišejníkového materiálu, navíc mají preference i pro určité části stélek lišejníků. Z okusů je patrné, že konzumují jen svrchní kortex a fotobiontí vrstvu. Oproti tomu spodní kortex a rhiziny nebývají okusovány téměř nikdy (Meier et al. 2002). Jako pravděpodobné vysvětlení se nabízí, že tato preference vůči určitým částem stélky může být dána sekundárními metabolity, které se vyskytují v různých částech stélky (Asplund 2011).

Dalším faktorem, který ovlivňuje potravní preference roztočů, je životní stadium, ve kterém se roztoč právě nachází (Seyd a Seaward 1984). Meier et al. (2002) uvádí, že dospělci a deutonymfy okusují kortex a fotobiontové patro jakékoliv části lišejníku, zatímco larvy preferují hymeniální, subhymeniální a fotobiontové patro především u mladých apothécií. To bylo patrné i na výkalech, jelikož měly různou barvu. Dospělci mívají hlavně tmavě hnědé výkaly, zatímco larvy světle hnědé až zelené. Hnědé jsou, pokud obsahují askospory a zbytky parafýzy, zatímco zelené jsou, když jsou bohaté na buňky fotobionta a pak mohou být ještě žluto-oranžové, které obsahují zbytky svrchního kortexu. Jedná se o barvy výkalů při okusu *Xanthoria parietina*, kde svrchní kortex obsahuje mykobiontí sekundární metabolity – parietin a kyselinu parietinovou, což jsou antrachinony světle žluté barvy. Zajímavé je, že tyto látky projdou střevem roztočů v nezměněné formě a roztočům nijak neuškodí (Meier et al. 2002).

### 3.5.2. Úkryt

Další podstatnou funkcí lišejníků pro roztoče je ochrana před predátory a klimatickými podmínkami (jako je vítr, slunce či déšť). Seyd a Seaward (1984) uvádí, že je pravděpodobné, že se roztoči schovávají pod stélky lišejníků během zimy.

Jako ochranu před predátory využívají lišejníky pravděpodobně např. larvy roztoče *Mycobates parmeliae*, které mají jasně oranžovou barvu nápadně se podobající barvě *Xanthoria parietina* (Seyd a Seaward 1984).

### 3.5.3. Rozmnožování

Další aspekt, ve kterém jsou lišejníky pro roztoče pravděpodobně významné, je rozmnožování roztočů a to především kladení vajíček (Seyd a Seaward 1984). O tom, jak přesně roztočům lišejníky pomáhají v rozmnožování, toho však příliš nevíme. Lze nicméně předpokládat, že vzhledem k tomu, jak často roztoči lišejníky obývají, je pravděpodobné, že se v nich i rozmnožují.

### 3.6. Význam interakcí pro lišejníky

Vztahy mezi lišejníky a roztoči mají zřejmě výhodu i pro lišejníky. S velkou pravděpodobností totiž roztoči pomáhají lišejníkům v šíření (Meier et al. 2002). Naznačuje tomu např. studie zabývající se četností roztočů na lišejnících, kde na jednom druhu roztoče byly zjištěny sorédie, které nesl na setech na povrchu těla (Root et al. 2007). Podobné zjištění uvádí i Smith (1921), který popisuje roztoče poprášené sorédiemi. Tato hypotéza o vzájemné prospěšnosti obou skupin je podpořena velkým množstvím roztočů asociovaných s lišejníky.

Hypotézu o šíření lišejníků roztoči podporují mimo náhodná pozorování i studie přímo zaměřené na toto téma. Stubbs (1995) se např. věnoval disperzi lišejníků pomocí roztočů. Všiml si, že roztoči nosí sorédie různých druhů lišejníků (*Flavoparmelia caperata*, *Parmelia sulcata* a *Lepraria lobificans*), které pak za sebou zanechávají na kůře stromů či na dalších lišejnících. Pozorováním získal Stubbs průměrnou rozptylovou vzdálenost sorédií od původního lišejníku na substrát vhodný pro růst lišejníků, která byla  $3,88 \pm 2,2$  cm. Do tohoto průměru ale nepočítal (pro svoji ojedinelost) nejdelší zaznamenanou vzdálenost, která byla 47,3 cm. V pokusu bylo zaznamenáno, že 25% roztočů se podílelo na transportu sorédií, a že 11% roztočů sorédie dokonce odneslo na vhodný substrát. Jedná se tedy pravděpodobně o důležitý mutualistický vztah, což je podpořeno i tím, že Stubbs nikdy nepozoroval, že by tyto roztoči konzumovali sorédie (živil se pouze hyfami hub a buňkami řas).

Existují však i případy, kdy naopak zkonzumování lišejníkových reprodukčních struktur může přispět k šíření lišejníků. Například druh *Xanthoria parietina* bývá hojně okusován roztoči. Ve studii Meiera et al. (2002) byly ve střevech roztočů nalezeny jeho askospory a buňky fotobionta (rodu *Trebouxia*), které prošly střevem v neporušené formě - i když v případě buněk *Trebouxia* přežily průchod střevem hlavně buňky malé a stále ještě uzavřené v mateřské buňce. Přesto lze předpokládat, že se jedná o běžný způsob vegetativního šíření lišejníků na krátké i dlouhé vzdálenosti (Meier et al. 2002).

Meier et al. (2002) uvádí, co se následně děje se sporami lišejníku a buňkami fotobionta po průchodu trávicím traktem. Za vhodných podmínek vyklíčí askospory během pár dní přímo z výkalů. Stejně tak ve výkalech narostou buňky fotobionta, i když to bylo v případě zmiňovaného experimentu patrné až po několika měsících. Přestože je těchto případů růstu přímo ve výkalech poměrně málo, je možné, že v přírodě jsou živé buňky ve výkalech úspěšnější.

### 3.7. Význam interakcí pro ekosystém

Z hlediska koloběhu živin mohou licheno-herbivorní aktivity (obsahující i herbivorní roztoče) přispívat k významnému přesunu esenciálních minerálních prvků v terestrických ekosystémech. Lišejníky totiž akumulují ve své stélce řadu prvků (např. vápník, měď, draslík, olovo a další) (Clair et al. 2002). To bylo potvrzeno ve studii Lawrey (1980), který prokázal transport vápníku od lišejníků k jejich spásáčům - roztočům.

## 4. Vodní fauna

Vodní fauna je pojem hojně používaný v odborné literatuře, který zahrnuje všechny skupiny organismů, které potřebují vlhké prostředí, aby mohli být metabolicky aktivní (Seaward 1988; Stubbs 1989; German a Foster 2012).

Z vodní fauny se na lišejnících vyskytují kmeny Rotifera, Nematoda, Tardigrada (Stubbs 1989; Wallace a Snell 2010; German a Foster 2012; Šatkauskienė 2014) a bývalá říše Protozoa (Seaward 1988; Šatkauskienė 2014; Collins a Goudie 2020).

Stubbs (1989) ve své studii našel na lišejnících různé bezobratlé, z nichž zástupci vodní fauny zaujímali 75%.

Vzhledem k nízkému počtu studií, které jsou k tématu dostupné, je patrné, že tyto skupiny nebyly v minulosti příliš zkoumané. Tento trend se postupně mění v posledních letech, kdy počet publikací věnující se tomuto tématu pozvolna stoupá. I přesto však Asplund a Wardle (2017) uvádějí, že o této skupině na lišejnících je stále k dispozici nedostatek informací.

### 4.1. Rotifera (vířníci)



**Obr. 5** *Philodina nemoralis* (autor: M. Plewka 2013)

Z vodní fauny žijící na lišejnících (Nematoda, Tardigrada a Rotifera) tvoří vířníci naprostou většinu, Stubbs (1989) uvádí 79%. Všichni zástupci patří do třídy Bdelloidea (pijavenky) (Stubbs 1989; Šatkauskienė 2014; Collins a Goudie 2020). Jako nejvhodnější se zdají být pro vířníky povrchy lupenitých a keříčkovitých lišejníků (Stubbs 1989). Byli nalezeni především na těchto druzích lišejníků: *Buellia disciformis* (Stubbs 1989), *Flavoparmelia caperata* (German a Foster 2012), *Melanelixia subaurifera*, *Pertusaria trachythallina*, *Ropalospora chlorantha* (dříve *Bacidia chlorantha*) (Stubbs 1989) a *Xanthoria parietina* (Šatkauskienė 2014).

Bdelloidea se vyskytují jak na terestrických, tak i ve vodních biotopech (Zeng et al. 2020). Lišejníky (společně s mechy a játrovkami) jsou typické tím, že poskytují z části oba typy stanovišť. Jejich obyvatelé musí často procházet fází, kdy jsou zavodněné, a poté fází, kdy vysychají (Wallace a Snell 2010). Třída Bdelloidea obsahuje převážně filtrátory živící se především řasami a prvoky, které se nacházejí právě na lišejnících (Collins a Goudie 2020).

Při nedostatku vlhkosti, tvoří vířníci různé formy dormance (klidových stádií), přičemž Bdelloidea tvoří krátkodobé dormance jakožto reakci na rychle se měnící podmínky (Ricci 2001). Využívají pro to obvykle prostředí s nepravidelným povrchem obsahující rýhy a mezery, kam se mohou nejlépe schovat. Takovýto typ prostředí představují právě lupenité a keříčkovité lišejníky. Obecně platí, že čím větší plochu lišejník má, tím více úkrytů poskytuje a zároveň nabízí více potravy (Stubbs 1989). Při studiu vlivu sezonality bylo prokázáno, že vířníci nejsou ovlivněny ročním obdobím a vyskytují se na lišejnících ve stabilních počtech po celý rok (German a Foster 2012).

Vířníci mohou být důležití v šíření lišejníků. Na druhu *Xanthoria parietina* byli zkoumáni vířníci, kteří konzumují askospor, které v sobě shromažďují (vejdou se do nich desítky askospor). Ve studii Pyatt (1968) bylo zkoumáno klíčení spor z uhynulých vířníků. Pokud bylo v těle vířníka nashromážděno více než 20 spor, po šesti dnech z nich vyklíčilo kolem 15%, a naopak v případě, že bylo askospor uvnitř vířníka méně, docházelo zpravidla k poškození askospor a žádné neklíčily. Je to dáno tím, že pokud je askospor v těle vířníka mnoho, vířník je nedokáže strávit, díky čemuž askospory přežijí. Pokud jsou pak vířníci spláchnuti vodou z povrchu apothécií, může dojít k transportu požitých askospor na poměrně velké vzdálenosti (Pyatt 1968).

O výskytu vířníků na lišejnících v ČR dosud nebyly publikovány žádné údaje, avšak máme informace ze sousedních zemí (ze slovenských a polských Tater) (Bielańska-Grajner et al. 2011). Autoři této studie našli na lišejnících zástupce následujících rodů: *Adineta*, *Habrotrocha*, *Mniobia*, *Philodina* (Obr. 5) a další.

## 4.2. Tardigrada (želvušky)



Obr. 6 Tardigrada – ilustrace (převzato z earthlife.net)

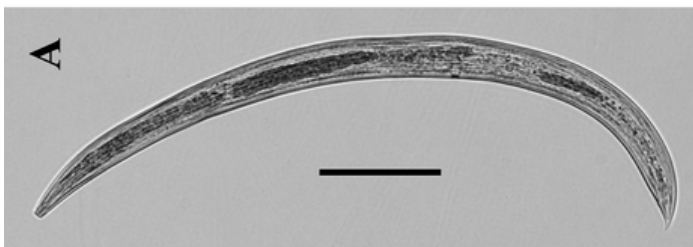
Želvušky (Tardigrada; Obr. 6) jsou hojně rozšíření mikroskopičtí bezobratlí (Argue 1971), ačkoliv někdy bývají mylně považovány za vzácné (Beasley 1978). Lišejníky pro ně představují vhodná stanoviště; Beasley (1978) uvádí, že v jeho studii se více než polovina ze všech sebraných želvušek vyskytovala na lišejnících, výrazně méně jich bylo na meších a játrovkách. Dle Collinse a Goudieho (2020) jsou na lišejnících dokonce častější než vířníci a hlístice.

Dle Stubbs (1989) zauímají želvušky cca 14% z celkové vodní fauny vyskytující se na lišejnících. Lišejníky poskytují želvuškám příznivé mikroklima s vhodnými místy pro jejich kolonizaci. Dosud byly zaznamenány na následujících druzích lišejníků: *Flavoparmelia caperata* (German a Foster 2012), *Lecanora thysanophora*, (Stubbs 1989), *Lobaria scrobiculata*. (Collins a Goudie 2020), *Parmelia sulcata*, *Pertusaria trachythallina* (Stubbs 1989) a *Xanthoria parietina* (Šatkauskienė 2014).

Stejně jako v případě vířníků i želvušky preferují lupenité a keříčkovité lišejníky, naopak korovité jsou pro ně nevhodné. Jako pravděpodobné vysvětlení tohoto jevu jsou odlišné retenční schopnosti jednotlivých typů stélek: zatímco keříčkovité a lupenité stélky zadržují nejvíce vody, tak naopak korovité lišejníky bývají nejsušší (Horning et al. 1978). Stejně jako vířníci musí být i želvušky schopné žít v rychle se měnícím prostředí lišejníků (Kimmel a Meglitsch 1969; Wallace a Snell 2010).

Jako nejhojnější rody na lišejnících bývají obvykle uváděny rody spíše s širokou ekologickou amplitudou, např. masožravé a všežravé rody *Macrobiotus* (Meininger et al. 1985; Šatkauskienė 2014; Collins a Goudie 2020) a *Milnesium* (Meininger et al. 1985; Collins a Goudie 2020); dále pak rod *Hypsibius* (Argue 1971; Beasley 1978; Hidalgo a Coombs 1985; Collins a Goudie 2020), který dle Kimmel a Meglitsch (1969) obývá širokou škálu lišejníků, či druh *Echiniscus wendti* a další (Collins a Goudie 2020). Druhy *Pseudechiniscus suillus* a *Ramazzottius oberhaeuseri* (= *Hypsibius oberhaeuseri*) byly v některých oblastech světa nalezeny pouze na lišejnících a to konkrétně na stélce druhu *Lobaria pulmonaria* (Argue 1971).

### 4.3. Nematoda (hlístice)



**Obr. 7** *Eudorylaimus piceae* (Wu et al. 2018)

Další skupinou bezobratlých vyskytujících se na lišejnících jsou hlístice, avšak podle jejich nízké četnosti (dle Stubbs (1989) tvoří jen 7% z vodní fauny vyskytující se na lišejnících) lze usuzovat, že

lišejníky nejsou pro hlístice pravděpodobně důležitým stanovištěm. Lišejníky, na kterých se hlístice vyskytovaly nejčastěji, jsou *Cladonia glauca* (Siddiqi a Hawksworth 1982), *Flavoparmelia caperata* (German a Foster 2012), *Haematomma pustulatum*, *Pertusaria trachythallina* (Stubbs 1989) a *Xanthoria parietina* (Šatkauskienė 2014). U hlístic je pravděpodobné, že některé z nich jsou specializované na lišejníky, protože některé jejich druhy jsou udávány pouze z lišejníků (Siddiqi a Hawksworth 1982).

Ve studii, kdy byla sledována preference hlístic vůči lupenitým či keříčkovitým lišejníkům, bylo ukázáno, že hlístice preferují spíše lupenitou stélku. Na lupenitých stélkách bylo zjištěno více jedinců než na keříčkovitých, ačkoliv druhová diverzita byla na obou typech stélky srovnatelná (Bokhorst et al. 2015).

Na lišejnících žijí hlístice především omnivorní (všežravé) a dále hlístice živící se bakteriemi (Bokhorst et al. 2015).

Hojným rodem hlístic vyskytujícím se na lišejnících je např. rod *Eudorylaimus* (Obr. 7). Tyto hlístice jsou známy především jako predátoři vajíček roztočů, ačkoliv se mohou živit i řasami, houbami či prvoky (Collins a Goudie 2020). Druhy, které se živí lišejníky, se dělí na ty, které preferují fotobionta (např. *Ottolenchus cabi*), a ty, které preferují mykobionta (např. *Aphelenchoides lichenicola*) (Siddiqi a Hawksworth 1982).

Vazba na lišejníky bývá hojně uváděna i u nově popsaných druhů hlístic. Druh *Aphelenchoides gorganensis* pravděpodobně parazituje především na lišejnících (tedy je tzv. lichenikolní) (Miraeiz et al. 2017). Dalším poměrně nedávno popsaným druhem je *Laimaphelenchus preissii*, který se žíví epifytickými lišejníky (a houbami) (Zhao et al. 2006).

#### **4.4. Protozoa (prvoci)**

Ačkoliv Protozoa se jako název říše dnes již nepoužívá (protože se nejedná o monofyletickou skupinu) (Macháček et al. 2016), rozhodla jsem se s tímto termínem pro jednoduchost pracovat a tuto skupinu jednobuněčných heterotrofních (či mixotrofních) organismů zpracovat v této práci jako celek.

Různí zástupci prvoků jsou častými obyvateli lišejníků a vyskytují se na nich ve velkém množství (Collins a Goudie 2020). Na lišejnících byly nalezeny např. rody *Arcella* (z říše Amoebozoa) či *Assulina* (z říše Rhizaria), které byly zaznamenány na druhu *Xanthoria parietina* (Šatkauskienė 2014).

Protozoa přežívají suché období na lišejnících ve formě cyst, a buď jsou následně větrem transportovány do jiného prostředí, či nepříznivé období přečkají na lišejníku, dokud se opět nezavodní (Seaward 1988).

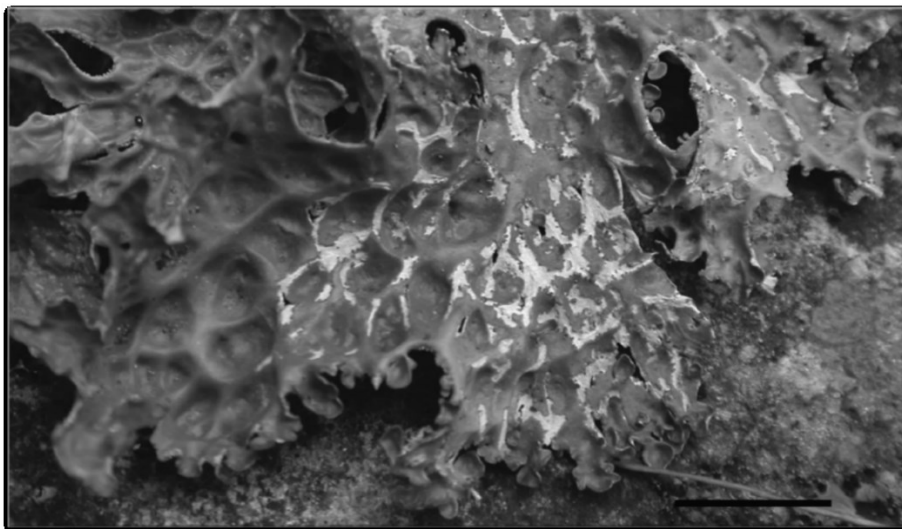


## 5. Mollusca (měkkýši)

Interakce lišejníků a měkkýšů jsou poměrně dobře zpracovaným tématem, kterému se věnuje řada studií (např. Coker 1967; Peake a James 1967; McCarthy a Healy 1978; Lawrey 1983; Fröberg et al. 1993; Baur et al. 1994; Lücking a Bernecker-Lücking 2000; Gauslaa et al. 2006; Asplund et al. 2010; Černajová a Svoboda 2014). Tyto studie jsou zaměřeny především na účinky sekundárních metabolitů lišejníků.

Obecně platí, že lišejníky poskytují měkkýšům potravu a úkryt (Peake a James 1967; Asplund 2010). Zajímavé je, že v odborné literatuře nejsou zaznamenány případy, kdy by interakce s lišejníky tvořily jiné druhy měkkýšů než ze třídy Gastropoda (plži).

Obvykle lišejníky představují potravu či úkryt pro měkkýše, avšak někdy mohou naopak ulity měkkýšů představovat substrát pro růst lišejníků. Lišejníky se mohou vyskytovat na schránkách suchozemských, ale i mořských měkkýšů, které byly přineseny přílivem. Na schránkách bývají především bazifilní lišejníky či lišejníky acidofilní s tolerancí pro zásaditý substrát (Peake a James 1967).



**Obr. 8** okus – *Lobaria pulmonaria* (Gauslaa et al. 2006)

Jak již bylo uvedeno výše, tak fakt, že se Gastropoda živí lišejníky, byl potvrzen mnoha studiemi (Coker 1967; Peake a James 1967; McCarthy a Healy 1978; Lawrey 1983; Fröberg et al. 1993; Baur et al. 1994; Gauslaa et al. 2006; Asplund et al. 2010; Černajová a Svoboda 2014). Plži tedy společně s roztoči a některými druhy hmyzu představují důležité spásáče lišejníků (Seaward 1988), některými autory jsou dokonce považováni za ty nejdůležitější (Lücking a Bernecker-Lücking 2000). Asplund (2010) uvádí, že je po celém světě známo nejméně 64 druhů terestrických plžů, kteří se živí lišejníky.

Ohledně potravních preferencí měkkýšů nejsou autoři ve svých závěrech vždy jednotní. Z některých studií vyplynulo, že plži nemají konkrétní preference, co se týče druhů lišejníků (Fröberg et al. 1993;

Lücking a Bernecker-Lücking 2000). Jiné studie však naopak ukazují silné potravní preference plžů (Baur et al. 1994; Asplund et al. 2010; Černajová a Svoboda 2014). Potravní preference mohly vzniknout přirozeným rozdělením nik, aby nedocházelo k mezidruhové kompetici, anebo nezávislou adaptací na různé druhy lišejníků (Baur et al. 1994).

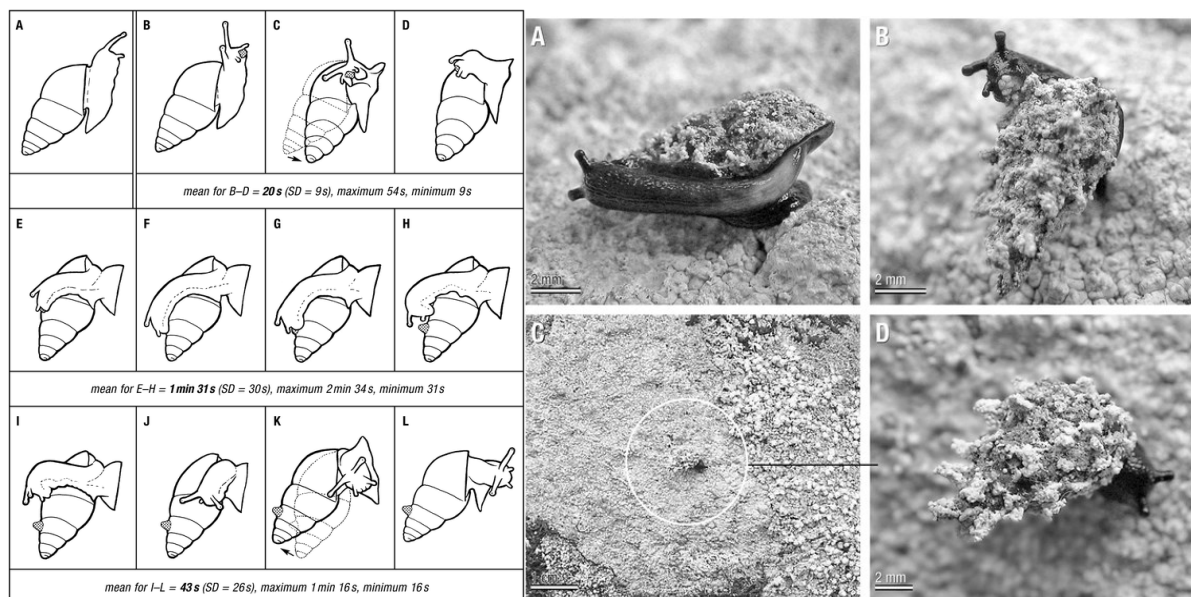
Z hlediska preferovaných částí stélky platí, že měkkýši spásají především kůru a fotobiontovou vrstvu a zanechávají po sobě bílou dřev (Obr. 8) (Coker 1967; Peake a James 1967; Fröberg et al. 1993). Další pro měkkýše atraktivní části lišejníků představují apothécia a isidie (Coker 1967). Při srovnání lišejníků s apothécií a perithécií byla plži významně více poškozena apothécia než perithécia, což je pravděpodobně způsobeno tím, že zanořená perithécia jsou před pastvou lépe chráněna (Fröberg et al. 1993).

Mollusca, která jsou v literatuře označována jako lichenovorní, patří výhradně do třídy Gastropoda a řádu Pulmonata (plicnatí). Konkrétně se jedná o druhy *Balea perversa* (čeled' Clausiliidae) (Fröberg et al. 1993; Baur et al. 1994), *Candidula intersecta* (= *Candidula caperata*) (Hygromiidae) (Peake a James 1967), *Clausilia bidentata* (Clausiliidae) (Fröberg et al. 1993), *Cochlodina cerata* (Clausiliidae) (Černajová a Svoboda 2014), *Helicigona lapicida* (Helicidae) (Fröberg et al. 1993), *Chondrina clienta* (Chondrinidae) (Fröberg et al. 1993; Baur et al. 1994), *Lehmannia marginata* (Limacidae) (Coker 1967; Černajová a Svoboda 2014) či *Limax flavus* (Limacidae) (McCarthy a Healy 1978).

Dále uvádím výčet druhů lišejníků, které byly spásány v různých studiích. Nejedná se tedy o výčet obecně preferovaných lišejníků, ale spíše o příklady těch, na kterých bylo spásání zaznamenáno a které jsou tedy alespoň některými plži konzumovány: *Aspicilia calcarea* (Fröberg et al. 1993; Baur et al. 1994), *Aspicilia cinerea*, *Aspicilia gibbosa*, *Caloplaca flavovirescens* (Lawrey 1983), *Hypogymnia physodes* (Coker 1967), *Melanohalea exasperata*, *Melanohalea exasperatula*, *Parmelina tiliacea* (Černajová a Svoboda 2014), *Pertusaria pertusa* (Coker 1967), *Tephromela atra*, *Verrucaria nigrescens* (Fröberg et al. 1993) a často také rody *Lecanora* (Coker 1967), *Melanelixia* (Černajová a Svoboda 2014) a *Parmelia* (Coker 1967; Černajová a Svoboda 2014). Více zdrojů uvádí, že často okusována bývá *Lobaria pulmonaria* (Coker 1967; Gauslaa et al. 2006), avšak přesto není preferována, pokud se v okolí vyskytují pro plže chutnější druhy rodu *Lobaria*, jako je *L. amplissima* a *L. scrobiculata* (Asplund et al. 2010).

Mimo potravu mohou Gastropoda využívat lišejníky pro úkryt před predátory a nepříznivými klimatickými podmínkami (Peake a James 1967; Alonso et al. 1995; Baur a Baur 1997; Asplund 2010). Malé druhy plžů (z rodů: *Abida*, *Balea*, *Clausilia*, *Cochlodina*, *Lauria*, *Pupilla*, *Pyramidula* a *Vertigo*) obvykle využívají jako úkryt různé výčnělky na kamenech či kmenech stromů; obdobně jim ale slouží členité stélky lišejníků (Peake a James 1967). Např. druh *Balea perversa* se schovává pod stélkou lišejníku *Xanthoria parietina*, kterou také zároveň konzumuje (Baur a Baur 1997).

Další příkladem využití lišejníku coby úkrytu uvádí Allgaier (2007), který zaznamenal u druhu *Napaeus barquini*, že si aktivně pokrývá svoji ulitu stélkami lišejníků (Obr. 9). Takováto kamufláž může navíc sloužit jako potravní rezerva, neboť se plži při nedostatku potravy pasou na lišejnících vyskytujících se na vlastních ulitách (Asplund 2010). V případě *N. barquini* jsou dokonce lišejníky pro ně jedinou potravou (Allgaier 2007). Obdobný způsob chování byl pozorován i u dalších druhů rodu *Napaeus* (Alonso et al. 1995).



**Obr. 9** *Napaeus barquini* – aktivní nanášení lišejníků na ulitu; vlevo ilustrace: A – pastva, B-D – otočení hlavy k povrchu ulity, E-H – aplikace a formování výčnělku, I-L – zatažení do původní polohy; vpravo fotografická dokumentace (Allgaier 2007)

Plži se výrazně podílí na šíření lišejníků a to především díky fragmentaci stélek lišejníků při pastvě a díky slizu, který produkují. Fragmenty lišejníků se díky slizovitému lepivému povrchu těla plžů zachytávají na jejich těle a jejich ulitách. K tomuto přichytávání dochází stejně jako u roztočů v průběhu spásání (Peake a James 1967).

Na mořském pobřeží se vyskytují lišejníky na schránkách žijících i mrtvých měkkýšů. Přílipky (z třídy Gastropoda), přestože mají pomalé pohyby, napomáhají alespoň omezenému šíření askospor. Z hlediska rozšiřování lišejníků jsou ale více užitečné díky spásání, při kterém přispívají k fragmentaci stélky lišejníků. Takto vzniklé fragmenty stélek se mohou dále transportovat na velké vzdálenosti pomocí mořských vln (Nash 2008). Fragmentace spásáním hraje významnou roli i u terestrických plžů. Díky okusu plži jsou malé části stélek odnášeny větrem na velké vzdálenosti (Asplund 2010).

V trusu plžů byly nalezeny životaschopné spory a buňky fotobionta, což poukazuje na další možný mechanismus šíření lišejníkových propagulí na několik metrů od původního místa (McCarthy a Healy 1978; Fröberg et al. 2001). Po smáčení ve vodě se spory a buňky řas z trusu odloučily. Je pravděpodobné,

že k tomu dochází i v přírodě za pomoci deště, větru apod. a spory pak následně mohou vyklíčit (McCarthy a Healy 1978).

## 6. Collembola (chvostokoci)

Někteří chvostokoci využívají lišejníky coby potravu (Seaward 1988), jiní je využívají pouze jako úkryt (Messuti a Kun 2007). Spásáním mohou chvostokoci lišejníkům způsobovat velké škody, na druhou stranu jsou ale pravděpodobně velmi důležití pro šíření lišejníků (Seaward 1988).

Chvostokoci jsou poměrně častými obyvateli lišejníků (Stubbs 1989). Ve studii Søchtingse a Gjelstrupa (1985) bylo na některých druzích lišejníků nalezeno stejné množství chvostokoků jako roztočů a na některých lišejnících byli zaznamenáni pouze chvostokoci. Chvostokoci byli nalezeni ve větších počtech (jedinců i druhů) na lupenitých lišejnících (ve srovnání s keříčkovitými a korovitými druhy) (Søchting a Gjelstrup 1985; Fröberg et al. 2003; Bokhorst et al. 2015). Více druhů chvostokoků bylo zjištěno na lišejnících schopných fixovat dusík, což potvrzuje hypotézu, že čím vyšší je koncentrace dusíku a fosforu, tím kvalitnější potravu takovéto lišejníky pro chvostokoky představují (Bokhorst et al. 2015).

Mezi nalezené chvostokoky na lišejnících patří zástupci rodů *Anurophorus*, *Xenylla* (Obr. 10) (Søchting a Gjelstrup 1985; Fröberg et al. 2003), dále druhy *Entomobrya nivalis* (André 1979; Fröberg et al. 2003), *Orchesella cincta* (Prinzing 1999) a *Pachytullbergia scabra* (Messuti a Kun 2007).



**Obr. 10** Rod *Xenylla* (autor: Jan van Duinen 2014)

## 7. Insecta (hmyz)

Mnoho zástupců hmyzu používá lišejníky jako úkryt a někteří je i konzumují (Gerson 1973). Hmyz patří mezi nejdůležitější spásáče lišejníků (společně s roztoči a měkkýši) (Seaward 1988). Je také důležitý pro šíření lišejníků, o čemž svědčí případy, kdy byl nalezen hmyz poprášený sorédiemi (např. Smith

1921). Některé hmyzí larvy si z fragmentů lišejníků tvoří jakýsi obal, který pak při ekdyzi (svlékání) ztrácí, čímž také nepřímo přispívají k šíření lišejníků (Nash 2008).

### 7.1. Psocoptera (pisivky)

Pisivky využívají lišejníky jako potravu (Henderson a Hackett 1986; Seaward 1988; Prinzing 1999; Lücking a Bernecker-Lücking 2000), úkryt (André 1979; Søchting a Gjelstrup 1985; Henderson a Hackett 1986) a jako kamufláž (Henderson a Hackett 1986). Pravděpodobně se podílí na šíření lišejníků, jelikož na nich byly nalezeny lišejníkové stélky, které se na ně přichytily během spásání (Henderson a Hackett 1986). Lücking a Bernecker-Lücking (2000) považují pisivky spolu s plži dokonce za nejdůležitější spásače lišejníků. Ve studii Stubbs (1989) byly však pisivky poměrně vzácné a tvořili méně než 1% nalezené fauny na lišejnících.

### 7.2. Thysanoptera (třásněnky)

Další skupinou žijící na lišejnících jsou třásněnky (Søchting a Gjelstrup 1985; Monteiro 2002; Frøberg et al. 2003). Lišejníky někdy využívají i jako potravu (Mound 2005).

### 7.3. Orthoptera (rovnokřídli)

Rovnokřídli používají mimize lišejníků, aby byli hůře viditelní pro predátory a také se jimi živí (Seaward 1988; Braun 2011). Nymfy druhu *Lichenodraculus matti* (Obr. 11) perfektně mimikují epifytické lišejníky a jsou na nich i potravně závislé (Braun 2011).



Obr. 11 *Lichenodraculus matti* (Braun 2011)

### 7.4. Isoptera (termity)

Mezi termity byli pozorováni zástupci rodu *Hospitalitermes*, kteří se živí převážně lišejníky (a to hlavně korovitými) (Kalshoven 1958; Jones a Gathorne-Hardy 1995). Vzhledem k tomu, že tito termity podnikají dlouhé cesty za lišejníky, ačkoliv mají v okolí jinou potravu (mechy a další materiál), je pravděpodobné, že lišejníky mají pro termity tohoto rodu opravdu velký význam (Collins 1979).

## 7.5. Formicidae (mravenci)

Mravenci, ač se lišejníky neživí, mohou být důležití pro jejich šíření. Na jejich těle byly totiž nalezeny sorédie a díky tomu, že mají mravenci vysokou pohyblivost, mohou sorédie odnést daleko od původního místa (Bailey 1970; Lorentsson a Mattsson 1999). Lücking a Bernecker-Lücking (2000) se domnívají, že mravenci se mohou významně podílet na šíření foliokolních lišejníků.

## 7.6. Lepidoptera (motýli)

Lepidoptera využívají lišejníky pro maskování (Cook 2003; Nash 2008; Sugiura 2016) a pro potravu (Wessels a Wessels 1991) - například larvy můry rodu *Eilema* (česky příhodně zvaný lišejníkovec) (Pöykkö a Hyvärinen 2003) či tropické druhy spjaté s foliokolními lišejníky (Lücking a Bernecker-Lücking 2000).

Ikonicky známým příkladem motýla, který interaguje s lišejníky je *Biston betularia* (drsnokřídlec březový, Obr. 12) (Nash 2008). Na počátku 19. stol. se v Británii zvýšila úroveň znečištění ovzduší, v následku čehož vymizelo velké množství lišejníků, což dále vedlo k vymizení světlé formy drsnokřídlece (následkem zvýšeného predáčního tlaku vůči této formě) a začala dominovat forma tmavá. Od 50. let 20. stol. začaly ve Velké Británii dominovat takové druhy lišejníků a řas, které vytvářely monotónní zelené pozadí a pro můru tak byly obě morfy stejně výhodné (predátoři totiž v takových podmínkách konzumují obě formy ve stejné míře; Cook 2003; Nash 2008). V posledních desetiletích došlo opět k nárůstu diverzity lišejníků a současně narostla i ptačí fauna. Jako důsledek tlaku predace došlo poměrně rychle k nárůstu světlé morfy (Nash 2008). Jiní autoři se však domnívají, že je tento vztah možná zbytečně přeceňován a lišejníky v něm určující roli nehrají (Grant et al. 1996).



**Obr. 12** *Biston betularia* – světlá a tmavá morfa, vlevo na lišejníku, vpravo na holé kůře (Rudge 2016)

Dalším příkladem interakce s lišejníky jsou lichenofágní larvy motýlů v jižní Africe, které žijí na pískovcových útvarech. Jedná se o vakonošovitě (Psychidae). Tyto larvy využívají krystaly křemenu, který je uvolňován zvětráváním endolitických lišejníků (lišejníky prorůstající horniny). Křemenné částičky pak larvy využívají pro tvorbu úkrytu – v angličtině označovaném „bags“ (anglický název pro vakonoše je bagworms) (Wessels a Wessels 1991). Tyto larvy si někdy tvoří svoje „schránky“ i přímo z lišejníků (Obr. 13) (Sugiura 2016). Larvy tohoto druhu využívají lišejníky i jako potravu (Wessels a Wessels 1991).



**Obr. 13** *Luffia ferchaultella* (Psychidae) (převzato z eakringbirds.com)

### 7.7. Coleoptera (brouci)

Někteří brouci jsou lichenovorní (Nabozhenko et al. 2017), např. v Africe byli nalezeni brouci konzumující *Teloschistes capensis* (Wessels et al. 1979). Na lišejnících ve Švédsku byli nalezeni brouci rodu *Enicmus* (Fröberg et al. 2003).

Lišejníky však mohou naopak žít na krovkách brouků, a to zejména nosatců (Curculionoidea, Obr. 14) (Nash 2008). Takovéto lišejníky jsou označovány jako epizoické. Konkrétním příkladem epizoického lišejníku je endemický druh *Gymnopholus lichenifer* z Papua Nová Guinea (Gressitt a Sedlacek 1970). Pro nosatce má tato interakce výhodu, že jsou chráněni před predátory. Krovky nosatců jsou pro růst lišejníků uzpůsobeny různými morfologickými modifikacemi (prohlubně, chlupy apod.) (Gressitt 1977).

Zajímavostí je, že tyto epizoické lišejníky na Papua Nová Guinea byli dokonce obývány roztoči (Gressitt a Sedlacek 1970; Nash 2008).





**Obr. 14** Zástupce Curculionoidea (nosatci) (autor: P. Bertner 2010)

### **7.8. Neuroptera (sít'okřídli)**

Larvy *Leucochrysa pavida* (čeled' Chrysopidae = zlatoočky) sbírají malé kusy lišejníků a nosí je na zádech, aby se tak ochránily před predátory (Obr. 15) (Skorepa a Sharp 1971).



**Obr. 15** *Leucochrysa pavida* (Glime 2016)

Ve studii popisující první domnělý dochovaný případ mimize lišejníků hmyzem rekonstruovali vědci vztah mezi fosilním rodem sít'okřídlych *Lichenipolystoechotes* a fosilním lišejníkem *Daohugouthallus ciliiferus* (Obr. 16) (Fang et al. 2020). Autoři uvádějí, že tento vztah je pravděpodobně starý 165 milionů let a je ukázkou toho, že mimize lišejníků existují již velmi dlouho.





**Obr. 16** Fosilní *Lichenipolystoechotes* s fosilním lišejníkem *Daohugouthallus ciliiferus* – ilustrace rekonstrukce (Fang et al. 2020)

### **7.9. Embioptera (snovatky)**

Snovatky příležitostně konzumují lišejníky a tvoří si v nich své hedvábné sítě a využívají je tak pro úkryt (Seaward 1988; Gerson 1973).

## **8. Araneae (pavouci)**

Pavouci jsou další skupinou bezobratlých žijící na lišejnících. Ačkoliv nejsou na lišejnících příliš častí (Søchting a Gjelstrup 1985; Seaward 1988; Stubbs 1989), tak Bailey (1970) uvádí, že by mohli být užiteční v šíření epifytických lišejníků díky svým sítím, na kterých jsou často nalepeny sorédie přenesené vzduchem. Pomocí větru a vody pak mohou být dále přeneseny ze sítí na kůru stromů (Bailey 1970).

V práci Søchting a Gjelstrup (1985) byli pavouci nalezeni v hojném počtu na druhu *Ramalina siliquosa*. Keříčkovitý typ lišejníků vyhovoval především pavoukům z čeledi Salticidae (skákavkovití) a Araneidae (křížákovití), protože byli (na rozdíl od menších skupin) schopni překonávat větší proluky mezi jednotlivými laloky. Na lupenitých stélkách lišejníků byly zjištěny velmi malé druhy pavouků, které jsou schopny se schovat mezi lupeny (Søchting a Gjelstrup 1985).

Ve studii provedené v jižní Africe (Mukherjee et al. 2010) autoři potvrdili význam lišejníků coby významného stanoviště pro pavouky, když našli více pavouků na lišejnících než v křovinné vegetaci. Někteří z nich jsou na lišejnících vysoce závislí (Mukherjee et al. 2010).

Některé druhy pavouků napodobují lišejníky, což je zvýhodňuje jednak při lovu kořisti a dále při úkrytu před predátory. Příkladem je druh *Pandercetes gracilis* (maloočka lišejníková, Obr. 17) (Zedda a Rambold 2015).



**Obr. 17** *Pandercetes gracilis* (autor: M. Yeo nedatováno)

Někteří pavouci maskují své sítě lišejníky a zástupci z čeledi Thomisidae (běžníkovití) si dokonce z lišejníků (především z provazovek) staví hnízda, aby ochránili svá vajíčka, zmiňuje Mukherjee et al. (2010) a Zedda a Rambold (2015). V tundře se naopak mnoho pavouků schovává v lišejnících. Literárních zdrojů o tomto tématu je však poskrovnu (Mukherjee et al. 2010).

## 9. Mycetozoa (hlenky)

Hlenky se obvykle vyskytují na rozkládajícím se dřevě, listí či humusu, avšak známé jsou i druhy, které žijí i na lišejnících či na nich dokonce parazitují (Smith 1921; Sanderson 1922). Konkrétním příkladem může být *Listerella paradoxa* (třída Myxomycetes), která typicky obývá podécia dutohlávek, např. druhů *Cladonia arbuscula* (Hafellner 2008; Zhurbenko a Pino-Bodas 2017) a *C. rangiferina* (Smith 1921). Na dutohlávkách byla dále nalezena hlenka *Licea pusilla* (třída Myxomycetes) (Eliasson a Gilert 1982).

Pravým parazitem lišejníků je druh *Licea parasitica* (třída Myxomycetes), který parazituje na stélce lišejníků z čeledi Physciaceae, ale byl zaznamenán i na jedincích z čeledi Parmeliaceae. Oproti ostatním zástupcům Mycetozoa produkuje tento druh ze spor améby. Následně se jeho růžovo-červené plazmodium zavrtává do stélky lišejníku a živí se jeho hyfami. Pokud je těchto hlenek ve stélce lišejníku velké množství, tak jsou vidět i pouhým okem a vypadají jako růžové či šedé (při tvorbě sporangii) skvrny na lišejnících (Smith 1921).

## 10. Ostatní bezobratlí

Z hmyzu byly nalezeny na lišejnících ještě Diptera (dvoukřídli) (Stubbs 1989; Fröberg et al. 2003), Dermaptera (škvoři) (Gerson 1973), Ephemeroptera (jepice) (Stubbs 1989), Hemiptera (polokřídli) (Gerson 1973; Stubbs 1989) a Plecoptera (pošvatky) (Gerson 1973).

V malé míře byly na lišejnících nalezeny zástupci Annelida (kroužkovci) (Lücking a Bernecker-Lücking 2000) – konkrétně Oligochaeta (máloštětinatci) (Seaward 1988), Crustacea (korýši) - konkrétně Amphipoda (různonožci) (Seaward 1988) a Isopoda (stejnonožci) (André 1979) a Myriapoda (stonožkovci) (Seaward 1988; Stubbs 1989).

## 11. Obranné mechanismy lišejníků

Spásání bezobratlými vytváří na lišejníky intenzivní tlak, který dokonce může vést k ovlivnění četnosti a distribuci druhů lišejníků (Černajová a Svoboda 2014). Lišejníky se proti tomuto tlaku brání rozličnými obrannými mechanismy.

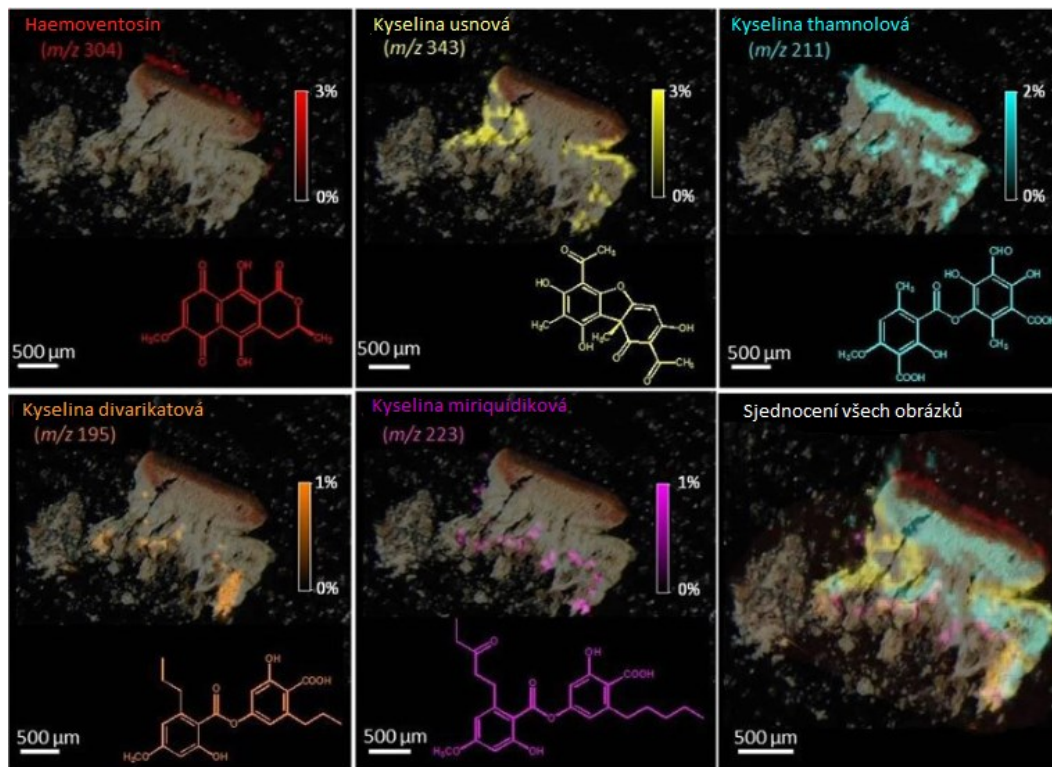
Mezi tyto mechanismy patří např. rychlý růst (nahrazující zkonsumované stélky), účinná disperze (která umožňuje lišejníku dostat se na místa, kde herbivoři nejsou, např. do korun stromů), nízká koncentrace základních prvků, která snižuje kvalitu potravy či vysoká koncentrace obranných látek (tzv. sekundárních metabolitů) (Lawrey 1983).

Ochrana sekundárními metabolity je do určité míry nejednoznačná; sekundární metabolity mají jednak i mnoho jiných funkcí a některé sloučeniny slouží jako ochrana pro určité druhy lišejníků, avšak pro jiné ne (Baur et al. 1994; Seyd a Seaward 1984; Asplund et al. 2010). Ve své studii Seyd a Seaward (1984) např. zjistili, že druh *Parmelia saxatilis* obsahuje roztoče, zatímco *Parmelia omphalodes* ne. Oba druhy však produkují shodné sekundární metabolity (tj. atranorin, kyselinu lobarovou a kyselinu salazinovou). Vlivu sekundárních metabolitů na roztoče se ve své studii věnovali i Reutimann a Scheidegger (1987), kteří prokázali, že sekundární metabolity druhu *Cetraria islandica* roztoče odpuzují, zatímco sekundární metabolity *Cladonia symphyocarpia* naopak roztoče přitahují.

Lawrey (1983) zjistil, že plži si nevybírali druhy nejvíce bohaté na živiny, naopak se jim spíše vyhýbali. Toto zjištění poukazuje na fakt, že lišejníky nejvíce bohaté na živiny obsahují také často více sekundárních metabolitů. Zdá se tedy, že často spíše než o potravní preferenci jde o vyhýbání se (avoidanci) některým konkrétním druhům (obsahujícím odpuzující sekundární metabolity) (Lawrey 1983) jako je např. *Pertusaria amara* a *Letharia vulpina* (Coker 1967).

Funkci sekundárních metabolitů coby látek odrazujících bezobratlé od spásání prokázaly i recentnější studie, např. Asplund a Wardle (2013) či Černajová a Svoboda (2014). V druhé uvedené studii byly acetonem opláchnuté lišejníky (tj. lišejníky ze kterých byly vymyty sekundární metabolity)

konzumovány více než ty neopláchnuté. Toto téma podrobně zpracovala Černajová (2013) ve své diplomové práci.



**Obr. 18** Zobrazení výskytu jednotlivých sekundárních metabolitů u *Ophioparma ventosa* s pomocí molekulárního mapování (Le Pogam et al. 2016)

Sekundární metabolity nejsou ve stélce distribuovány rovnoměrně, ale vyskytují se v různých místech ve stélce lišejníků (Obr. 18) (např. Le Pogam et al. (2016). Metabolity, které jsou na povrchu apothécií, mají pravděpodobně chránit reprodukční orgány proti UV záření, ale mají i účinky antibakteriální a antifungální. V sorálech druhu *Lobaria scrobiculata* zdokumentovali Asplund et al. (2010) vysokou koncentraci meta-scrobiculinu, výsledkem čehož bylo, že sorály nebyly vůbec napadeny plíží. Toto zjištění podporuje hypotézu, že lišejníky chrání své reprodukční orgány produkcí většího množství sekundárních metabolitů (Asplund a Wardle 2017).

Gauslaa (2009) zmiňuje obecné pravidlo, že sekundární metabolity vyskytující se ve svrchní kůře chrání lišejník především před slunečním zářením. Jako argument uvádí, že některé z běžných sekundárních metabolitů vyskytujících se v kůře (např. parietin) ochranu před herbivory nezprostředkovávají. Kyselina usnová se nachází v oblastech svrchní kůry a ve vrstvě fotobionta, proto Gauslaa (2009) i Le Pogam et al. (2016) předpokládají, že chrání fotobionta před nadměrným slunečním zářením, avšak z dalších studií (Nimis a Skert 2006; Cetin et al. 2008) je patrné, že má toxické účinky na herbivorní hmyz a chrání tedy pravděpodobně zároveň lišejníky před spásáním. Asplund et al. (2010) zjistili, že plíže se však kyselině usnové nevyhýbají. Metabolity ve dřeni (např. kyseliny vulpinová a pinastrová) ochranu



před zářením neposkytují a nejspíš mají především funkci anti-herbivorní (Gauslaa 2009; Solhaug a Gauslaa 2012).

Toto rozdělení vysvětluje, proč bezobratlí herbivoři spásají jen svrchní kůru a fotobiontí vrstvu a dřeni se vyhýbají (Asplund 2011).

Toxické účinky sekundárních metabolitů řeší konkrétně Gastropoda tím, že se často živí více druhy lišejníků, jelikož tak dosáhnou vyváženého složení stravy a mohou tak minimalizovat toxické účinky sekundárních metabolitů (Baur et al. 1994).

Praktické využití sekundárních metabolitů toxických pro hmyz navrhuje Emsen et al. (2015). Vybízejí k využívání lišejníků jako přírodních insekticidů (konkrétně se zabývali účinky na zemědělského škudce *Sitophilus granarius* – pilous černý). Tento návrh ovšem nepovažuji za úplně šťastný vzhledem k nepraktickým aspektům použití (jako je nedostatečné množství lišejníků a jejich pomalý růst, znehodnocení potravin postříkaných insekticidem z extraktů z lišejníků atd.).

## 12. Závěr

Ve své práci jsem obsáhla nejčastější skupiny bezobratlých (Acari (roztoci), Gastropoda (plži), Rotifera (vířníci), Nematoda (hlístice), Tardigrada (želvušky), Protozoa (prvoci), Collembola (chvostoscoci) a Insecta (hmyz) a to převážně Psocoptera (pisivky), Lepidoptera (motýli) a Coleoptera (brouci), které interagují s lišejníky, a uvedla jsem konkrétní příklady těchto interakcí. Vztah bezobratlých živočichů s lišejníky byl hodnocen především z hlediska funkce lišejníku v této asociaci (úkryt, potrava či místo pro rozmnožování), druhového zastoupení (jak bezobratlých, tak lišejníků), významu těchto asociací pro lišejníky (především podíl na šíření lišejníků) a obranných mechanismů lišejníků vůči spásání.

Ačkoliv vědeckých studií na toto široké téma je k dispozici poměrně velké množství, tak informace (především o některých dílčích tematech) jsou stále spíše nekompletní. Nejprostudovanějšími se zdají být interakce s plži a to především v kontextu sekundárních metabolitů. Naopak mezi nejméně zkoumaná témata patří interakce s hmyzem a pavouky.

V navazující magisterské práci se budu věnovat druhu *Cladonia norvegica*, který reaguje na roztoče tvorbou červených skvrn. Informace o této asociaci jsou stále neúplné – není např. známo, jaké druhy roztočů tuto dutohlávkou spásají. Další podstatnou otázkou je, proč na některých lokalitách lišejník tyto skvrny netvoří a zda je produkce tohoto barviva tedy spojená pouze s určitými druhy roztočů.

### 13. Použitá literatura

AHTI T., S. STENROS a R. MOBERG, 2013. Nordic lichen flora, Volume 5 Cladoniaceae. 5. vydání. *Svenska Botaniska Föreningen*. ISBN 978-91-85221-29-5.

ALLGAIER Ch., 2007. Active camouflage with lichens in a terrestrial snail, *Napaeus (N.) barquini* Alonso and Ibáñez, 2006 (Gastropoda, Pulmonata, Enidae). *Zoological Science*. **24**(9), 869–876. ISSN 0289-0003. Dostupné z: doi:10.2108/zsj.24.869

ALONSO M. R., F. HENRÍQUEZ a M. IBÁÑEZ, 1995. Revision of the species group *Napaeus variatus* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) from the Canary Islands, with description of five new species. *Zoologica Scripta*. **24**(4), 303–320. ISSN 1463-6409. Dostupné z: doi:10.1111/j.1463-6409.1995.tb00477.x

ANDRÉ H. M., 1979. Notes on the ecology of corticolous epiphyte dwellers. 1. The mite fauna of fruticose lichens. *Recent Advances in Acarology*. **1**, 551–557.

ANDRÉ H. M., 1984. Notes on the ecology of corticolous epiphyte dwellers. 3. Oribatida. *Acarologia*. **25**(4), 385–396.

ANDRÉ H. M., 1986. Notes on the ecology of corticolous epiphyte dwellers. 4. Actinedida (especially Tydeidae) and Gamasida (especially Phytoseiidae). *Acarologia*. **27**(2), 107–115. ISSN 2107-7207.

ARGUE C. W., 1971. Some terrestrial tardigrades from New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Zoology*. **49**(3), 401–415. Dostupné z: doi:10.1139/z71-060

ARRIBAS P., C. ANDÚJAR, M. L. MORAZA, B. LINARD, B. C. EMERSON a A. P. VOGLER, 2020. Mitochondrial metagenomics reveals the ancient origin and phylodiversity of soil mites and provides a phylogeny of the Acari. *Molecular Biology and Evolution*. **37**(3), 683–694. ISSN 0737-4038. Dostupné z: doi:10.1093/molbev/msz255

ASPLUND J., 2010. Lichen-gastropod interactions: Chemical defence and ecological consequences of lichenivory. Philosophiae Doctor (PhD) Thesis. D. Ås, Norway: Department of Ecology and Natural Resource Management. *Norwegian University of Life Sciences*. ISBN 978-82-575-0914-9. Dostupné z: <https://nmbu.brage.unit.no/nmbu-xmlui/handle/11250/2429655>

ASPLUND J., 2011. Snails avoid the medulla of *Lobaria pulmonaria* and *L. scrobiculata* due to presence of secondary compounds. *Fungal Ecology*. **4**(5), 356–358. ISSN 1754-5048. Dostupné z: doi:10.1016/j.funeco.2011.05.002

ASPLUND J., P. LARSSON, S. VATNE a Y. GAUSLAA, 2010. Gastropod grazing shapes the vertical distribution of epiphytic lichens in forest canopies. *Journal of Ecology*. **98**(1), 218–225. ISSN 1365-2745. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01584.x>

ASPLUND J. a D. A. WARDLE, 2013. The impact of secondary compounds and functional characteristics on lichen palatability and decomposition. *Journal of Ecology*. **101**(3), 689–700. ISSN 1365-2745. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12075>

ASPLUND J. a D. A. WARDLE, 2017. How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties. *Biological Reviews*. **92**(3), 1720–1738. ISSN 1469-185X. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/brv.12305>

BAILEY R. H., 1970. Animals and the dispersal of soredia from *Lecanora conizaeoides* NYL. Ex cumb. *The Lichenologist*. **4**(3), 256–256. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:10.1017/S0024282970000294

- BAUR A., B. BAUR a L. FRÖBERG, 1994. Herbivory on calcicolous lichens: different food preferences and growth rates in two co-existing land snails. *Oecologia*. **98**(3), 313–319. ISSN 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00324219
- BAUR B. a A. BAUR, 1997. *Xanthoria parietina* as a food resource and shelter for the land snail *Balea perversa*. *The Lichenologist*. **29**(1), 99–102. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:10.1017/S0024282997000145
- BEASLEY C. W., 1978. The Tardigrades of Oklahoma. *The American Midland Naturalist*. **99**(1), 128–141. ISSN 0003-0031. Dostupné z: doi:10.2307/2424938
- BIELAŃSKA-GRAJNER I., J. EJSMONT-KARABIN a N. YAKOVENKO, 2011. Bdelloidea (Rotifera) from the Tatra National Park, with some species newly found in Poland. *Fragmenta Faunistica*. **54**(2), 103–111. ISSN 0015-9301. Dostupné z: doi:10.3161/00159301FF2011.54.2.103
- BOKHORST S., J. ASPLUND, P. KARDOL a D. A. WARDLE, 2015. Lichen physiological traits and growth forms affect communities of associated invertebrates. *Ecology*. **96**(9), 2394–2407. ISSN 1939-9170. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1890/14-1030.1
- BRAUN H., 2011. The little lichen dragon—an extraordinary katydid from the Ecuadorian Andes (Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae, Dysoniini). *Zootaxa*. **3032**(1), 33–39. ISSN 1175-5334. Dostupné z: doi:10.11646/zootaxa.3032.1.3
- CETIN H., O. TUFAN-CETIN, A. O. TURK, T. TAY, M. CANDAN, A. YANIKOGLU a H. SUMBUL, 2008. Insecticidal activity of major lichen compounds, (–)- and (+)-usnic acid, against the larvae of house mosquito, *Culex pipiens* L. *Parasitology Research*. **102**(6), 1277–1279. ISSN 1432-1955. Dostupné z: doi:10.1007/s00436-008-0905-8
- CLAIR S. B. St., L. L. St. CLAIR, D. J. WEBER, N. F. MANGELSON a D. L. EGGETT, 2002. Element accumulation patterns in foliose and fruticose lichens from rock and bark substrates in Arizona. *The Bryologist*. **105**(3), 415–421. ISSN 0007-2745, 1938-4378. Dostupné z: doi:10.1639/0007-2745(2002)105[0415:EAPIFA]2.0.CO;2
- COKER P. D., 1967. Damage to lichens by gastropods. *The Lichenologist*. **3**(3), 428. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:10.1017/S0024282967000465
- COLLINS M. a I. GOUDIE, 2020. The tardigrade and associated micrometazoa of the textured lungwort lichen, *Lobaria scrobiculata*, in eastern Newfoundland, Canada. *Journal of Agriculture & Life Sciences*. **7**(2), 7–13. ISSN 2375-4222, 2375-4214. Dostupné z: doi:10.30845/jals.v7n2p2
- COLLINS N. M., 1979. Observations on the foraging activity of *Hospitalitermes umbrinus* (Haviland), (Isoptera: Termitidae) in the Gunong Mulu National Park, Sarawak. *Ecological Entomology*. **4**(3), 231–238. ISSN 1365-2311. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1979.tb00580.x
- COOK L. M., 2003. The rise and fall of the *Carbonaria* form of the peppered moth. *The Quarterly Review of Biology*. **78**(4), 399–417. ISSN 0033-5770. Dostupné z: doi:10.1086/378925
- ČERNAJOVÁ I., 2013. Lichenofágia na pozadí sekundárnych metabolitov. Diplomová práca. Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta UK.
- ČERNAJOVÁ I. a D. SVOBODA, 2014. Lichen compounds of common epiphytic Parmeliaceae species deter gastropods both in laboratory and in Central European temperate forests. *Fungal Ecology*. **11**, 8–16. ISSN 1754-5048. Dostupné z: doi:10.1016/j.funeco.2014.03.004

- ELIASSON U. a E. GILERT, 1982. A SEM–study of *Listerella paradoxa* (Myxomycetes). *Nordic Journal of Botany*. **2**(3), 249–255. ISSN 1756-1051. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1982.tb01186.x>
- EMSEN B., E. YLDRIRIM a A. ASLAN, 2015. Insecticidal activities of extracts of three lichen species on *Sitophilus granarius* (L.) (Coleoptera: Curculionidae). *Plant Protect. Sci.* **51**(3), 155–161. ISSN 1212-2580. Dostupné z: doi:[10.17221/101/2014-PPS](https://doi.org/10.17221/101/2014-PPS)
- FANG H., C. C. LABANDEIRA, Y. MA, B. ZHENG, D. REN, X. WEI, J. LIU a Y. WANG, 2020. Lichen mimesis in mid-Mesozoic lacewings. *eLife*. **9**, e59007. ISSN 2050-084X. Dostupné z: doi:[10.7554/eLife.59007](https://doi.org/10.7554/eLife.59007)
- FRÖBERG L., A. BAUR a B. BAUR, 1993. Differential herbivore damage to calcicolous lichens by snails. *The Lichenologist*. **25**(1), 83–95. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:[10.1006/lich.1993.1015](https://doi.org/10.1006/lich.1993.1015)
- FRÖBERG L., L. O. BJÖRN, A. BAUR a B. BAUR, 2001. Viability of lichen photobionts after passing through the digestive tract of a land snail. *The Lichenologist*. **33**(6), 543–545. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:[10.1006/lich.2001.0355](https://doi.org/10.1006/lich.2001.0355)
- FRÖBERG L., T. SOLHØY, A. BAUR a B. BAUR, 2003. Lichen specificity of Oribatid mites (Acari; Oribatida) on limestone walls in the Great Alvar of Öland, Sweden. *Entomologisk tidskrift*. **124**(3), 177–182. ISSN 0013-886X.
- GAUSLAA Y., H. HOLIEN, M. OHLSON a T. SOLHØY, 2006. Does snail grazing affect growth of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria*? *The Lichenologist*. **38**(6), 587–593. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:[10.1017/s0024282906006025](https://doi.org/10.1017/s0024282906006025)
- GAUSLAA Y., 2009. Ecological functions of lichen compounds. *Rundgespräche der Kommission für Ökologie*. **36**, 95–108. ISSN 0938-5851.
- GERMAN B. P. a J. R. FOSTER, 2012. Difference in the aquatic micro-invertebrate fauna of two common foliose epiphytic lichens.
- GERSON U., 1973. Lichen-arthropod associations. *The Lichenologist*. **5**(5–6), 434–443. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:[10.1017/S0024282973000484](https://doi.org/10.1017/S0024282973000484)
- GLIME J. M., 2017. Chapter 9-1 -Arthropods: Mites (Acari). *Bryophyte Ecology Volume 2: Bryological Interaction*. Dostupné z: <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology2/9>
- GRANT B. S., D. F. OWEN a C. A. CLARKE, 1996. Parallel rise and fall of melanic peppered moths in America and Britain. *Journal of Heredity*. **87**(5), 351–357. ISSN 0022-1503. Dostupné z: doi:[10.1093/oxfordjournals.jhered.a023013](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a023013)
- GRESSITT J. L. a J. SEDLACEK, 1970. Papuan weevil genus *Gymnopholus*: supplement and further studies in epizoic symbiosis. *Pacific Insects*. **12**(4), 753–762.
- GRESSITT J. L., 1977. Papuan weevil genus *Gymnopholus*: third supplement with studies in epizoic symbiosis. *Pacific Insects*. **17**(2–3), 179–195.
- HAFELLNER J., 2008. Zur Diversität lichenisierter und lichenicoler Pilze im Gebiet der Koralpe (Österreich: Kärnten und Steiermark, Slowenien). *Mitt Naturwiss Ver Steiermark*. **138**, 29–112.
- HENDERSON A. a D. J. HACKETT, 1986. Lichen and algal camouflage and dispersal in the psocid nymph *Trichadenotecnum fasciatum*. *The Lichenologist*. **18**(2), 199–200. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:[10.1017/S0024282986000257](https://doi.org/10.1017/S0024282986000257)



- HIDALGO H. a D. COOMBS, 1985. Tardigrada from Missouri. *Transactions of the Kansas Academy of Science (1903-)*. **88**(3/4), 121–134. ISSN 0022-8443. Dostupné z: doi:10.2307/3627882
- HORNING D. S. Jr., R. O. SCHUSTER a A. A. GRIGARICK, 1978. Tardigrada of New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*. **5**(2), 185–280. ISSN 0301-4223. Dostupné z: doi:10.1080/03014223.1978.10428316
- HUBERT J., M. ŽILOVÁ a S. PEKÁR, 2001. Feeding preferences and gut contents of three panphytophagous oribatid mites (Acari: Oribatida). *European Journal of Soil Biology*. **37**(3), 197–208. ISSN 1164-5563. Dostupné z: doi:10.1016/S1164-5563(01)01083-4
- JONES D. T. a F. GATHORNE-HARDY, 1995. Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis* (Termitidae: Nasutitermitinae) in the rain forest of Brunei, north-west Borneo. *Insectes Sociaux*. **42**(4), 359–369. ISSN 1420-9098. Dostupné z: doi:10.1007/BF01242164
- KALSHOVEN L. G. E., 1958. Observations on the black termites, *Hospitalitermes* Spp., of Java and Sumatra. *Insectes Sociaux*. **5**(1), 9–30. ISSN 1420-9098. Dostupné z: doi:10.1007/BF02222427
- KIMMEL R. a P. MEGLITSCH, 1969. Notes on Iowa Tardigrades. *Proceedings of the Iowa Academy of Science*. **76**(1), 454–462. ISSN 0085-2236.
- KRANTZ G. W. a E. E. LINDQUIST, 1979. Evolution of phytophagous mites (Acari). *Annual Review of Entomology*. **24**(1), 121–158. ISSN 0066-4170. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.en.24.010179.001005
- LAWREY J. D., 1980. Calcium accumulation by lichens and transfer to lichen herbivores. *Mycologia*. **72**(3), 586–594. ISSN 0027-5514. Dostupné z: doi:10.1080/00275514.1980.12021221
- LAWREY J. D., 1983. Lichen herbivore preference: a test of two hypotheses. *American Journal of Botany*. **70**(8), 1188–1194. ISSN 1537-2197. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1983.tb12467.x
- LE POGAM P., B. LEGOUIN, A. GEAIRON, H. ROGNIAUX, F. LOHÉZIC-LE DÉVÉHAT, W. OBERMAYER, J. BOUSTIE a A.-C. LE LAMER, 2016. Spatial mapping of lichen specialized metabolites using LDI-MSI: chemical ecology issues for *Ophioparma ventosa*. *Scientific Reports*. **6**(1), 37807. ISSN 2045-2322. Dostupné z: doi:10.1038/srep37807
- LIŠKA J. 2010. Česká jména lišejníků. *Příroda*. **29**, 67–135. ISSN 1211-3603.
- LIŠKA J., Z. PALICE a Š. BAYEROVÁ, 1999. *Cladonia luteoalba* a *C. norvegica* - nové dutohlávký pro ČR. *Bryonora*. **23**, 4–7. ISSN 0862-8904.
- LORENTSSON S. a J.-E. MATTSSON, 1999. New reports of soredia dispersed by ants, *Formica cunicularia*. *The Lichenologist*. **31**(2), 204–207. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:10.1017/S0024282999000262
- LOZANO-FERNANDEZ J., A. R. TANNER, M. GIACOMELLI, R. CARTON, J. VINTHER, G. D. EDGECOMBE a D. PISANI, 2019. Increasing species sampling in chelicerate genomic-scale datasets provides support for monophyly of Acari and Arachnida. *Nature Communications*. **10**(1), 2295. ISSN 2041-1723. Dostupné z: doi:10.1038/s41467-019-10244-7
- LÜCKING R. a A. BERNECKER-LÜCKING, 2000. Lichen feeders and lichenicolous fungi: Do they affect dispersal and diversity in tropical foliicolous lichen communities? *Ecotropica*. **6**, 23–41.

- MACHÁČEK T., V. HAMPL a K. MIKEŠOVÁ, 2016. Moderní pohled na vyšší systematiku eukaryot (učební text pro žáky středních škol). Elektronická příloha k článku Proměny vyšší systematiky eukaryot a její odraz ve středoškolské biologii (Živa 2016, 1: 27–30). *Časopis ŽIVA*. 1–14.
- MATERNA J., 2000. Oribatid communities (Acari: Oribatida) inhabiting saxicolous mosses and lichens in the Krkonoše Mts. (Czech Republic). *Pedobiologia*. **44**(1), 40–62. ISSN 0031-4056. Dostupné z: doi:10.1078/S0031-4056(04)70027-X
- MCCARTHY P. M. a J. A. HEALY, 1978. Dispersal of lichen propagules by slugs. *The Lichenologist*. 2007/03/28 vyd. **10**(1), 131–132. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:10.1017/S002428297800016X
- MEIER F. A., S. SCHERRER a R. HONEGGER, 2002. Faecal pellets of lichenivorous mites contain viable cells of the lichen-forming ascomycete *Xanthoria parietina* and its green algal photobiont, *Trebouxia arboricola*. *Biological Journal of the Linnean Society*. **76**(2), 259–268. ISSN 0024-4066, 1095-8312. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8312.2002.tb02087.x
- MEININGER C. A., G. W. UETZ aj. A. SNIDER, 1985. Variation in epiphytic microcommunities (tardigrade-lichen-bryophyte assemblages) of the Cincinnati, Ohio area. *Urban Ecology*. **9**(1), 45–61. ISSN 0304-4009. Dostupné z: doi:10.1016/0304-4009(85)90016-6
- MESSUTI M. I. a M. KUN, 2007. The occurrence of *Pachytullbergia scabra* (Collembola: Pachytullbergiidae) on *Pseudocyphellaria granulata* (lichenized Ascomycota). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. **66**(1–2), 177–179. ISSN 0373-5680.
- MIRAEIZ E., R. HEYDARI a W. BERT, 2017. *Aphelenchoides gorganensis* n. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae), a new species from Iran. *European Journal of Plant Pathology*. **149**(1), 157–169. ISSN 1573-8469. Dostupné z: doi:10.1007/s10658-017-1175-z
- MONTEIRO R. Ch., 2002. The Thysanoptera fauna of Brazil. *Thrips and Tospoviruses: proceedings of the 7th international symposium on Thysanoptera*. 325–240.
- MOUND L. A., 2005. Thysanoptera: diversity and interactions. *Annual Review of Entomology*. **50**(1), 247–269. ISSN 0066-4170, 1545-4487. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ento.49.061802.123318
- MUKHERJEE A., B. WILSKE, R. A. NAVARRO, A. DIPPENAAR-SCHOEMAN a L. G. UNDERHILL, 2010. Association of spiders and lichen on Robben Island, South Africa: a case report. *Journal of Threatened Taxa*. **2**(4), 815–819. ISSN 0974-7907. Dostupné z: doi:10.11609/JoTT.o2295.815-9
- NABOZHENKO, M. V., B. KESKIN a S. V. NABOZHENKO, 2017. Life forms and strategies of lichen-feeding darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini). *Entomological Review*. **97**(6), 735–746. ISSN 1555-6689. Dostupné z: doi:10.1134/S0013873817060045
- NASH III T. H., 2008. Lichen Biology. 2. vydání. *Cambridge University Press*. ISBN 978-0-511-41407-7. Dostupné z: www.cambridge.org/9780521871624
- NIMIS P. L. a N. SKERT, 2006. Lichen chemistry and selective grazing by the coleopteran *Lasioderma serricorne*. *Environmental and Experimental Botany*. **55**(1), 175–182. ISSN 0098-8472. Dostupné z: doi:10.1016/j.envexpbot.2004.10.011
- PACHL P., M. UUSITALO, S. SCHEU, I. SCHAEFER a M. MARAUN, 2021. Repeated convergent evolution of parthenogenesis in Acariformes (Acari). *Ecology and Evolution*. **11**(1), 321–337. ISSN 2045-7758. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1002/ece3.7047
- PEAKE J. F. a P. W. JAMES, 1967. Lichens and mollusca. *The Lichenologist*. 2007/03/28 vyd. **3**, 425–428. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:10.1017/S0024282967000453

- PÖYKKÖ H. a M. HYVÄRINEN, 2003. Host preference and performance of lichenivorous *Eilema* spp. larvae in relation to lichen secondary metabolites. *Journal of Animal Ecology*. **72**(3), 383–390. ISSN 0021-8790.
- PRINZING A. J., 1999. Wind-acclimated thallus morphogenesis in a lichen (*Evernia prunastri*, Parmeliaceae) probably favored by grazing disturbances. *American Journal of Botany*. **86**(2), 173–183. ISSN 1537-2197. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.2307/2656934>
- PYATT F. B., 1968. The occurrence of a rotifer on the surfaces of apothecia of *Xanthoria parietina*. *The Lichenologist*. **4**(1), 74–75. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:[10.1017/S0024282968000125](https://doi.org/10.1017/S0024282968000125)
- REUTIMANN P. a Ch. SCHEIDEGGER, 1987. Importance of lichen secondary products in food choice of two oribatid mites (Acari) in an alpine meadow ecosystem. *Journal of Chemical Ecology*. **13**(2), 363–369. ISSN 1573-1561. Dostupné z: doi:[10.1007/BF01025896](https://doi.org/10.1007/BF01025896)
- RICCI C., 2001. Dormancy patterns in rotifers. *Hydrobiologia*. **446**(1), 1–11. ISSN 1573-5117. Dostupné z: doi:[10.1023/A:1017548418201](https://doi.org/10.1023/A:1017548418201)
- ROOT H. T., G. G. MCGEE a R. A. NORTON, 2007. Arboreal mite communities on epiphytic lichens of the Adirondack Mountains of New York. *Northeastern Naturalist*. **14**(3), 425–438. ISSN 1092-6194, 1938-5307. Dostupné z: doi:[10.1656/1092-6194\(2007\)14\[425:AMCOEL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1656/1092-6194(2007)14[425:AMCOEL]2.0.CO;2)
- RUOSS Von E., H. MAYRHOFER a W. PONGRATZ, 1987. Eine Rentier- und eine Becherflechte neu für die Steiermark. *Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark*. **117**, 105–110.
- SANDERSON A. R., 1922. Notes on Malayan Mycetozoa. *Transactions of the British Mycological Society*. **7**(4), 239–256. ISSN 0007-1536. Dostupné z: doi:[10.1016/S0007-1536\(22\)80021-8](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(22)80021-8)
- SEAWARD M. R. D., 1988. Contribution of lichens to ecosystem. In: CRC Handbook of Lichenology. 2. vydání. CRC Press, Inc., s. 107–129. ISBN 0-8493-3582-5.
- SELDEN P. A., A. S. BAKER a K. J. PHIPPS, 2008. An oribatid mite (Arachnida: Acari) from the Oxford Clay (Jurassic: Upper Callovian) of South Cave Station Quarry, Yorkshire, Uk. *Palaeontology*. **51**(3), 623–633. ISSN 1475-4983. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2008.00769.x>
- SEYD E. L. a M. R. D. SEAWARD, 1984. The association of oribatid mites with lichens. *Zoological Journal of the Linnean Society*. **80**(4), 369–420. ISSN 0024-4082. Dostupné z: doi:[10.1111/j.1096-3642.1984.tb02552.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1984.tb02552.x)
- SIDDIQI M. R. a D. L. HAWKSWORTH, 1982. Nematodes associated with galls on *Cladonia glauca*, including two new Species. *The Lichenologist*. **14**(2), 175–184. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:[10.1017/S0024282982000310](https://doi.org/10.1017/S0024282982000310)
- SJURSEN H. a L. SØMME, 2000. Seasonal changes in tolerance to cold and desiccation in *Phauloppia* sp. (Acari, Oribatida) from Finse, Norway. *Journal of Insect Physiology*. **46**(10), 1387–1396. ISSN 0022-1910. Dostupné z: doi:[10.1016/S0022-1910\(00\)00061-5](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(00)00061-5)
- SKOREPA A. C. a A. J. SHARP, 1971. Lichens in „packets" of lacewing larvae (Chrysopidae). *The Bryologist*. **74**(3), 363–364. ISSN 0007-2745, 1938-4378. Dostupné z: doi:[10.2307/3241643](https://doi.org/10.2307/3241643)
- SMITH A. L., 1921. Lichens. *University Press*. 148–268.
- SMRŽ J. a J. KOCOURKOVÁ, 1999. Mite communities of two epiphytic lichen species (*Hypogymnia physodes* and *Parmelia sulcata*) in the Czech Republic. *Pedobiologia*. **43**(5), 385–390. ISSN 0031-4056.

SØCHTING U. a P. GJELSTRUP, 1985. Lichen communities and the associated fauna on a rocky sea shore on Bornholm in the Baltic. *Ecography*. **8**(1), 66–75. ISSN 0906-7590, 1600-0587. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-0587.1985.tb01155.x

SOLHAUG K. A. a Y. GAUSLAA, 2012. Secondary lichen compounds as protection against excess solar radiation and herbivores. In: U. LÜTTGE, W. BEYSCHLAG, B. BÜDEL a D. FRANCIS, ed. *Progress in Botany 73*. Berlin, Heidelberg: Springer, *Progress in Botany*, s. 283–304. ISBN 978-3-642-22746-2. Dostupné z: doi:10.1007/978-3-642-22746-2\_11

SOWTER F. A., 1971. Mites (Acari) and lichens. *The Lichenologist*. **5**(1–2), 176–176. ISSN 0024-2829, 1096-1135. Dostupné z: doi:10.1017/S0024282971000185

STUBBS C. S., 1989. Patterns of distribution and abundance of corticolous lichens and their invertebrate associates on *Quercus rubra* in Maine. *The Bryologist*. **92**(4), 453–460. ISSN 0007-2745. Dostupné z: doi:10.2307/3243665

STUBBS C. S., 1995. Dispersal of soredia by the oribatid mite, *Humerobates arborea*. *Mycologia*. **87**(4), 454–458. ISSN 0027-5514. Dostupné z: doi:10.1080/00275514.1995.12026554

SUGIURA S., 2016. Bagworm bags as portable armour against invertebrate predators. *PeerJ*. **4**, e1686. ISSN 2167-8359. Dostupné z: doi:10.7717/peerj.1686

ŠATKAUSKIENĖ I., 2014. Microfauna of lichen (*Xanthoria parietina*) in Lithuania: diversity patterns in polluted and non-polluted sites. *Baltic Forestry*. **18**, 255–265. ISSN 2029-9230.

TØNSBERG T. a H. HOLIEN, 1984. *Cladonia* (sect. *Cocciferae*) *norvegica*, a new lichen species. *Nordic Journal of Botany*. **4**(1), 79–82. ISSN 1756-1051. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1984.tb01978.x

WALLACE R. L. a T. W. SNELL, 2010. Chapter 8 - Rotifera. In: James H. THORP a Alan P. COVICH, ed. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates (Third Edition)*. San Diego: Academic Press, s. 173–235. ISBN 978-0-12-374855-3. Dostupné z: doi:10.1016/B978-0-12-374855-3.00008-X

WEHNER K., R. A. NORTON, N. BLÜTHGEN a M. HEETHOFF, 2016. Specialization of oribatid mites to forest microhabitats—the enigmatic role of litter. *Ecosphere*. **7**(3). ISSN 2150-8925. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1002/ecs2.1336

WESSELS D. C. J., L. A. WESSELS a W. H. HOLZAPFEL, 1979. Preliminary report on lichen-feeding Coleoptera occurring on *Teloschistes capensis* in the Namib Desert, South West Africa. *The Bryologist*. **82**(2), 270–273. ISSN 0007-2745, 1938-4378. Dostupné z: doi:10.2307/3242084

WESSELS D. C. J. a L. A. WESSELS, 1991. Erosion of biogenically weathered Clarens sandstone by lichenophagous bagworm larvae (Lepidoptera; Psychidae). *The Lichenologist*. **23**(3), 283–291. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:10.1017/S0024282991000439

WOODRING J. P. a E. F. COOK, 1962. The biology of *Ceratozetes cisalpinus* Berlese, *Scheloribates laevigatus* Koch, and *Oppia neerlandica* Oudemans (Oribatei), with a description of all stages. *Acarologia*. **4**(1), 101–137. ISSN 0044-586X.

ZEDDA L. a G. RAMBOLD, 2015. The diversity of lichenised fungi: Ecosystem functions and ecosystem services. In: Dalip Kumar UPRETI, Pradeep K. DIVAKAR, Vertika SHUKLA a Rajesh BAJPAI, ed. *Recent Advances in Lichenology: Modern Methods and Approaches in Lichen Systematics and Culture Techniques, Volume 2*. New Delhi: Springer India, s. 121–145. ISBN 978-81-322-2235-4. Dostupné z: doi:10.1007/978-81-322-2235-4\_7

ZENG Y., N. WEI, Q. WANG, N. S. IAKOVENKO, Y. LI a Y. YANG, 2020. Bdelloid rotifers (Rotifera, Bdelloidea) of China: diversity and new records. *ZooKeys*. **941**, 1–23. ISSN 1313-2989. Dostupné z: doi:10.3897/zookeys.941.50465

ZHAO Z. Q., K. A. DAVIES, I. T. RILEY a J. M. NOBBS, 2006. *Laimaphelenchus preissii* sp. nov. (Nematoda: Aphelenchina) from Native Pine Callitris Preissii in South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*. **130**(1), 10–16. ISSN 0372-1426, 2204-0293. Dostupné z: doi:10.1080/3721426.2006.10887044

ZHURBENKO M. a R. PINO-BODAS, 2017. A revision of lichenicolous fungi growing on *Cladonia*, mainly from the northern hemisphere, with a worldwide key to the known species. *Opuscula Philolichenum*. **16**, 188–266.

## 14. Internetové zdroje

WALTER D. E., 1996. Parasitiformes. Holothyran, ticks and mesostigmatic mites. The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/> [online] [vid. 2021-05-01]. Dostupné z: <http://tolweb.org/Parasitiformes/2566/1996.12.13>

WALTER D. E., Gerald KRANTZ a Evert LINDQUIST, 1996. Acari. The Mites. The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/> [online] [vid. 2021-05-01]. Dostupné z: <http://tolweb.org/Acari/2554/1996.12.13>

ZICHA O., 1999-2021. BioLib: Biological Library [online] [vid. 2021-05-01]. Dostupné z: <http://www.biolib.cz>

ANONYM, nedatováno. The British Lichen Society | Promoting the Study, Enjoyment and Conservation of Lichens [online] [vid. 2021-05-04]. Dostupné z: <https://www.britishlichensociety.org.uk/>

## 15. Zdroje obrázků

**Obr. 1** - ASPLUND J. a D. A. WARDLE, 2017. How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties. *Biological Reviews*. **92**(3), 1720–1738. ISSN 1469-185X. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/brv.12305>

**Obr. 2** - PENTTINEN R., 2012. BOLD Systems: Taxonomy Browser - *Trichoribates trimaculatus* {species}. BOLD: The Barcode of Life Data System ([www.barcodinglife.org](http://www.barcodinglife.org)) [online] [vid. 2021-05-03]. Dostupné z: [https://v3.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser\\_Taxonpage?taxid=535301](https://v3.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=535301)

**Obr. 3** - GLIME J. M., 2017. Chapter 9-1 -Arthropods: Mites (Acari). In: *Bryophyte Ecology Volume 2: Bryological Interaction*. Dostupné z: <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology2/9>

**Obr. 4** - MEIER F. A., S. SCHERRER a R. HONEGGER, 2002. Faecal pellets of lichenivorous mites contain viable cells of the lichen-forming ascomycete *Xanthoria parietina* and its green algal photobiont, *Trebouxia arboricola*. *Biological Journal of the Linnean Society*. **76**(2), 259–268. ISSN 0024-4066, 1095-8312. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8312.2002.tb02087.x

**Obr. 5** - PLEWKA Michael, 2013. Bdelloid rotifer fauna of Germany and neighbouring countries: *Philodina nemoralis* BRYCE 1903 (Philodinidae, Bdelloidea, Rotifera Syndermata.) [online] [vid. 2021-05-03]. Dostupné z: <https://www.plingfactory.de/Science/Atlas/KennkartenTiere/Rotifers/01RotEng/source/Philodina%20nemoralis.html>

**Obr. 6** - RAMEL Gordon, nedatováno. Tardigrades: Facts About The Virtually Indestructible „Water Bears". EarthLife [online]. [vid. 2021-05-03]. Dostupné z: <https://www.earthlife.net/inverts/tardigrada.html>

**Obr. 7** - WU W.-J., Ch. XU, D. WANG a H. XIE, 2018. A new species of the genus *Eudorylaimus* Andrassy, 1959 (Nematoda: Dorylaimida: Qudsianematidae) associated with *Picea crassifolia* in China. *Zootaxa*. **4526**(4), 576–588. ISSN 1175-5326, 1175-5334. Dostupné z: doi:10.11646/zootaxa.4526.4.9

**Obr. 8** - GAUSLAA Y., H. HOLIEN, M. OHLSON a Torstein SOLHØY, 2006. Does snail grazing affect growth of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria*? *The Lichenologist*. **38**(6), 587–593. ISSN 0024-2829. Dostupné z: doi:10.1017/s0024282906006025

**Obr. 9** - ALLGAIER Ch., 2007. Active camouflage with lichens in a terrestrial snail, *Napaeus (N.) barquini* Alonso and Ibáñez, 2006 (Gastropoda, Pulmonata, Enidae). *Zoological Science*. **24**(9), 869–876. ISSN 0289-0003. Dostupné z: doi:10.2108/zsj.24.869

**Obr. 10** - DUINEN Jan van, 2014. *Xenylla maritima* or *X. humicola* [foto]. flickr.com [online]. [vid. 2021-05-03]. Dostupné z: <https://www.flickr.com/photos/fotos-janvanduinen/14722232798/>

**Obr. 11** - BRAUN H., 2011. The little lichen dragon—an extraordinary katydid from the Ecuadorian Andes (Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae, Dysoniini). *Zootaxa*. **3032**(1), 33–39. ISSN 1175-5334. Dostupné z: doi:10.11646/zootaxa.3032.1.3

**Obr. 12** - RUDGE D.W., 2016. Industrial Melanism, History of. In: Richard M. KLIMAN, ed. *Encyclopedia of Evolutionary Biology*. Oxford: Academic Press, s. 255–258. ISBN 978-0-12-800426-5. Dostupné z: doi:10.1016/B978-0-12-800049-6.00009-3

**Obr. 13** - PENDLETON T. a D. PENDLETON, 1997. Psychidae moths in Nottinghamshire. [www.eakringbirds.com](http://www.eakringbirds.com) [online] [vid. 2021-05-03]. Dostupné z: <http://www.eakringbirds.com/eakringbirds2/mothspsychids.htm>

**Obr. 14** - BERTNER Paul, 2010. Madagascar Part XXIII [foto]. Digital Photography Forums [online] [vid. 2021-05-03]. Dostupné z: <https://photography-on-the.net/forum/showthread.php?t=1177276>

**Obr. 15** - GLIME J. M., 2016. Volume 2, Chapter 12-8: Terrestrial Insects: Holometabola - Megaloptera & Neuroptera. *Bryophyte Ecology Subchapters*. Dostupné z: <https://digitalcommons.mtu.edu/bryo-ecol-subchapters/158>

**Obr. 16** - FANG H., C. C. LABANDEIRA, Y. MA, B. ZHENG, D. REN, X. WEI, J. LIU a Y. WANG, 2020. Lichen mimesis in mid-Mesozoic lacewings. *eLife*. **9**, e59007. ISSN 2050-084X. Dostupné z: doi:10.7554/eLife.59007

**Obr. 17** - YEO Melvyn, nedatováno. Lichen huntsman spider - Stock Image - C038/7258 [foto]. Science Photo Library [online] [vid. 2021-05-03]. Dostupné z: <https://www.sciencephoto.com/media/918000/view/lichen-huntsman-spider>

**Obr. 18** - LE POGAM P., B. LEGOUIN, A. GEAIRON, H. ROGNIAUX, F. LOHÉZIC-LE DÉVÉHAT, W. OBERMAYER, J. BOUSTIE a A.-C. LE LAMER, 2016. Spatial mapping of lichen specialized metabolites using LDI-MSI: chemical ecology issues for *Ophioparma ventosa*. *Scientific Reports*. **6**(1), 37807. ISSN 2045-2322. Dostupné z: doi:10.1038/srep37807