

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Katedra botaniky

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Zuzana Vaiglová**

Diverzita zelených řas tvořících lišejníkové symbiotické interakce

Diversity of green algae identified as lichen photobionts

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Pavel Škaloud, Ph.D.

Praha, 2015

## **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, 11.5.2015

Podpis

## **Poděkování**

Na tomto místě bych chtěla poděkovat zejména svému školiteli Pavlovi Škaloudovi, který vedl mou bakalářskou práci, ochotně odpovídal na všechny dotazy a předával své velké nadšení pro bádání.

Děkuji také Ondřejovi Peksovi za cenné připomínky k práci a rady ohledně lišejníků, jejich fotobiontů a celé problematiky. Můj dík patří i celému algologickému a lichenologickému oddělení za množství nových poznatků, informací a přátelský a motivující přístup, který mě inspiruje k další práci.

## **Abstrakt**

Tato práce se zabývá zelenými řasami, které jsou v literatuře zmiňovány jako fotobionti lišejníků. Podrobněji se věnuji jednotlivým rodům vývojové větve Chlorophyta ve třídách Ulvophyceae, Trebouxiophyceae a Chlorophyceae. Zabývám se fylogenetickou pozicí rodů, definuji jejich morfologii a zejména analyzuji jejich účast v lišejníkových symbiózách. Srovnávám poznatky založené na tradičních morfologických metodách s údaji z moderních molekulárních studií.

Za potvrzené lišejníkové fotobionty považuji rody *Trentepohlia*, *Cephaleuros*, *Phycopeltis* a *Dilabifilum* ze třídy Ulvophyceae a rody *Dictyochloropsis*, *Chloroidium*, *Elliptochloris*, *Coccomyxa*, *Diplosphaera*, *Auxenochlorella*, *Myrmecia*, *Asterochloris*, *Trebouxia*, *Coccobotrys* a *Leptosira* ze třídy Trebouxiophyceae. Řasy *Chlorella* a *Stichococcus* nejsou na úrovni rodu dobře definovány, jako fotobionti jsou však často zmiňovány. *Prasiola* tvoří asociaci s houbovým partnerem, ale povaha jejich soužití není vyjasněná. Lišejníková symbióza rodů *Parachloroidium*, *Pseudochlorella* a *Gloeocystis* nebyla molekulárně potvrzena a vyžaduje další výzkum.

## **Klíčová slova**

fotobiont, lišejník, zelené řasy, Chlorophyta, diverzita, fylogeneze, Trebouxiophyceae

## **Abstract**

This thesis is focused on green algae, which have been recorded as lichen photobionts. The thesis consists of description of genera from the green algal from classes Ulvophyceae, Trebouxiophyceae and Chlorophyceae. I focused on phylogenetics position of genera, I define their morphology and I summarize their participation in lichen symbiotic relationships. I compare evidences based on the traditional morphological methods and modern molecular data.

The following genera can be stated to uncertainly represent lichen photobionts: *Trentepohlia*, *Cephaleuros*, *Phycopeltis* and *Dilabifilum* from the class Ulvophyceae, and *Dictyochloropsis*, *Chloroidium*, *Elliptochloris*, *Coccomyxa*, *Diplosphaera*, *Auxenochlorella*, *Myrmecia*, *Asterochloris*, *Trebouxia*, *Coccobotrys* and *Leptosira* from the class Trebouxiophyceae. The genera *Chlorella* and *Stichococcus* are morphologically poorly defined, but they are commonly reported as lichen photobionts. *Prasiola* associates with the mycobiont, but the identity of their partnership is not certainly defined. The lichen symbiosis of genera *Parachloroidium*, *Pseudochlorella* and *Gloeocystis* has not been confirmed by molecular methods, so far.

## **Key words**

photobiont, lichen, green algae, Chlorophyta, diversity, phylogeny, Trebouxiophyceae

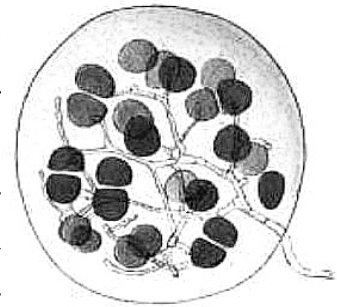
## Obsah

<b>1 Úvod</b> .....	<b>1</b>
<b>2 Lišejníková symbióza</b> .....	<b>2</b>
<b>3 Stavba a rozmnožování lišejníků</b> .....	<b>3</b>
<b>4 Systematická část</b> .....	<b>4</b>
4.1 třída: Ulvophyceae.....	4
4.1.1 řád: Trentepohliales.....	4
4.1.2 řád: Ulvales.....	7
4.2 třída: Trebouxiophyceae.....	8
4.2.1 Watanabea-clade.....	9
4.2.2 Botryococcus-clade.....	11
4.2.3 Prasiola-clade.....	14
4.2.4 řád: Chlorellales.....	17
4.2.5 řád: Trebouxiales.....	20
4.2.6 Trebouxiophyceae incertae sedis.....	23
4.3 třída: Chlorophyceae.....	24
4.3.1 řád: Sphaeropleales.....	24
4.3.2 řád: Chlamydomonadales.....	25
4.3.3 Chlorophyceae incertae sedis.....	25
4.4 Chlorophyta <i>incertae sedis</i> .....	26
<b>5 Závěr</b> .....	<b>26</b>
<b>Použitá literatura</b> .....	<b>28</b>

# 1 Úvod

Lišejník je definován jako organismus, který je tvořený trvalou symbiózou houby a řasy či sinice. Houbového partnera zde nazýváme mykobiontem, fotosyntetizujícího partnera fotobiontem.

Jako první vyslovil myšlenku dualismu lišejníků švýcarský botanik a rostlinný anatom Simon Schwendener v roce 1867 na botanické konferenci v Rheinfeldenu. O dva roky později vydal knihu „Die Algentypen der Flechtengonidien“, čili „Druhy řas lišejníkových gonidií“. Gonidiemi se tehdy nazývaly řasy či sinice, uvězněné v lišejníkové stélce. Jde o je paralelu ke slovu konidie – oba útvary byly do té doby považovány za částice sloužící k nepohlavnímu rozmnožování lišejníků. Knihu Schwendener doprovodil názornými ilustracemi lišejníkových řezů a v nich přítomných řas (obr. 1). Ačkoliv jeho myšlenka nebyla až do konce 19. století obecně přijímána, ukázala se jako správná. Roku



Obrázek 1: sinice *Gloeocapsa* z lišejníku rodu *Omphalina* obalená houbovými vlákny (Schwendener 1869)

1939 se dokonce povedlo uskutečnit první resyntézu lišejníku za laboratorních podmínek z původně samostatné houbové a řasové kultury (Honegger 2000).

Mykobiont zajišťuje organismu zejména uchycení k substrátu, hospodaření s vodou a prostředí pro život řasy. Tvoří obvykle většinu objemu stélky lišejníku. Fotobiont, jak napovídá název (pochází z řeckých slov *photos*, světlo a *bios*, život) má ve vztahu na starost výživu prostřednictvím fotosyntézy. Tomu je přizpůsobená jeho morfologie – nemusí čelit takovým selekčním tlakům, jako jeho volně žijící příbuzní, naopak vše je podřízeno maximální produkci živin (Honegger 1992). Proto je morfologie fotobiontů značně uniformní a jejich determinace obtížná (Tschermak-Woess 1988).

Věda, která se zabývá lišejníky, se nazývá lichenologie. Většinu pozornosti však soustředí právě na houbového partnera – podle něj jsou lišejníky řazené do biologického systému, podle něj jsou pojmenované (Greuter et al. 1988). Známe případy, kdy může jeden mykobiont spolupracovat s různými druhy řas (Kroken a Taylor 2000), lichenologie je však popisuje jako jeden druh lišejníku.

Asymetrii v poznání vidíme i u počtu popsáných druhů – mykobiontů známe asi 14 tisíc, některé novější studie uvádí až 17 500 druhů (Nelsen et al. 2011), fotobiontů (řasových i sinicových) pouze kolem stovky druhů z přibližně čtyřiceti rodů (Tschermak-Woess 1988). Předpokládaná diverzita je však daleko větší, což se ukázalo zejména se zavedením moderních metod založených na srovnávání sekvencí genů (Blaha et al. 2006). Nyati et al. (2014) uvádí, že na úrovni druhu byli do dnešní doby určeni fotobionti jen asi ze 2 % všech lišejníků.

Cílem mé práce je zhodnotit reálnou diverzitu fotobiontů v rámci vývojové linie Chlorophyta. Srovnám stav znalostí o fotobiontech před molekulární érou s poznatky aktuálními. Charakterizují řasové rody, které jsou zmiňované jako fotobionti lišejníků.

## 2 Lišejníková symbióza

Lichenizované houby tvoří přibližně 20 % ze všech známých druhů hub (Kirk et al. 2001).

Houbový partner je ve většině případů zástupce hub vřeckovýtrusných, Ascomycota, v menší míře stopkovýtrusných, Basidiomycota. Například Honegger (2009) uvádí, že ze všech dosud popsanych druhů lišejníků jich 99 % patří mezi vřeckovýtrusné. Stejně tak v review o půl století starším najdeme lišejníky rozdělené do 73 čeledí, z nichž pouze jedna náleží mezi Basidiomycota (Just 1946).

Oproti tomu řasoví partneři pocházejí z nejrůznějších, často nepříbuzných linií: od zelených řas z vývojové větve Archaeplastida (kterým se budu věnovat i já ve své práci), přes Xanthophyceae s druhem *Heterococcus caespitosus* v lišejnících rodu *Verrucaria* (Thüs et al. 2011) až po chaluhy (Phaeophyceae) patřící mezi Stramenopila. Příkladem je lišejník *Verrucaria tavaresiae*, jehož fotobiontem je chaluha *Petroderma maculiforme* (Sanders et al. 2004).

S těmito neobvyklými fotobionty často tvoří symbiózy čeleď Verrucariaceae – asociuje i se skupinami či rody, které nenajdeme v žádné jiné čeledi lišejníků. K tvorbě takových kuriózních interakcí mají sklon obzvláště druhy s jednoduchou korovitou stélkou. Ty naopak příliš nespoupracují s jinak velmi běžnými fotobionty, jakými jsou rody *Trebouxia*, *Trentepohlia* nebo *Asterochloris* (Thüs et al. 2011).

Voytsekhovich et al. (2011a) popisuje jako fotobionta některých lišejníků rodu *Placynthiela* a *Micarea* řasu *Interfilum* z vývojové větve Streptophyta. Tento rod je blízcí příbuzný rodu *Klebsormidium* (Rindi et al. 2011) a ani jeden z nich dosud nebyl jako fotobiont zaznamenán. Stejně tak není jako fotobiont prokazatelně potvrzená žádná jiná řasa z vývojové větve Streptophyta (Friedl a Bhattacharya 2002).

V neposlední řadě se setkáme u mnoha lišejníků s partnery sinicovými, nejčastějšími jsou rody *Nostoc* a *Scytonema* (O'Brien et al. 2013), přičemž rod *Nostoc* se zdá být fakultativně symbiotický (tedy stejné druhy, které tvoří fotobionty, nacházíme i volně žijící) (Lücking et al. 2009), zatímco lichenizované a nelichenizované druhy rodu *Scytonema* tvoří nezávislé linie (O'Brien et al. 2005).

Některé lišejníky mají více fotosyntetizujících partnerů, pocházejících z nepříbuzných skupin organismů. Například lišejník *Peltigera aphthosa* je asociován se zelenou řasou rodu *Coccomyxa* (ta ve stélce převažuje) a se sinicí *Nostoc*, která je soustředěna v oblastech stélky nazývaných cefalodia. V tomto chimerickém soužití, tedy v asociaci s řasou a současně sinicí, žijí přibližně 3–4 % lišejníků (Brodo a Richardson 1978, Tschermak-Woess 1988).

Dalším symbiotickým vztahem mezi houbou a řasou je mykofykobióza. Dochází typicky k asociaci houby a mořské makrořasy. Zatímco u lišejníku dojde k vytvoření nové stélky, která nepřipomíná ani jednoho z partnerů, zde dominuje stélka řasová, jež si zachovává svojí podobu. Houba zde spolupracuje i s řasami ze skupin, které nejsou známy z lišejníků. Příkladem je ruducha rodu *Apophlaea* v asociaci s vřeckovýtrusnou houbou *Mycrosphaerella apophlaeae* (Kohlmeyer a Hawkes 1983).



Zcela jinou kategorii tvoří lichenikolní lišejníky – to jsou takové, které jsou vázané na jiné lišejníky, přinejmenším část svého životního cyklu. Hostitelský lišejník pak slouží jako zdroj výživy či jako příležitost pro získání fotobionta. Lichenikolní lišejník v tomto případě může být parasymbiontem, ale i parazitem (Lawrey a Diederich 2003).

### 3 Stavba a rozmnožování lišejníků

Stélky lišejníků rozlišujeme podle jejich celkové morfologie na tři hlavní skupiny: 1.) frutikózní, neboli keříčkovité 2.) foliózní, neboli lupenité 3.) krustózní, neboli korovité. Až 75 % lišejníků patří do poslední skupiny. Tvoří korovité stélky, které jsou celou plochou přirostlé k podkladu. Zbýlých 25 % lišejníků je buď keříčkovitých, či lupenitých. Keříčkovité jsou přichycené k povrchu jen v jednom místě, lupenité větší plochou stélky, ale od podkladu se odchlípují a vytváří trojrozměrné struktury (Honegger 2009).

Podle distribuce buněk fotobionta dělíme stélky na homeomerické, ve kterých je fotobiont rovnoměrně rozptýlen v celém objemu stélky, a heteromerické, kde je soustředěn pouze v tenké vrstvě blízko povrchu lišejníku (Honegger 1987).

Lišejníky se rozmnožují vegetativně: pomocí fragmentů stélky, či tvorbou útvarů soredií, izidií či blastidií. Kulovité soredie jsou hydrofóbní a vhodné pro šíření větrem za suchého počasí. Mohou i elektrostatickými silami ulpívat na kutikulách, peří či srsti živočichů a být tak rozneseny s jejich pomocí (Honegger 2009). Díky tomu jsou schopny se šířit i na velkou vzdálenost. Izidie jsou větší (obvykle nad 100  $\mu\text{m}$ ), těžší útvary prstovitého tvaru s hydrofilním povrchem, které se šíří na kratší vzdálenost (Ott 1987, Vondrák et al. 2013). Blastidii nazýváme výrůstky stélky, obvykle menší, než izidie, ale větší, než soredie. Mají protáhlý či nepravidelný tvar, na bázi se zužují. Na lišejníkové stélce jsou nepravidelně rozptýleny. Soredie naopak většínou agregují ve struktury nazývané sorály (Vondrák et al. 2013).

Druhou možností je rozmnožování sexuální, homologické sexuálnímu rozmnožování volně žijících hub. Je častější u lišejníků s korovitou stélkou, než u keříčkovitých či lupenitých druhů. Zásadní nevýhodou je zde to, že ve vzniklá spora si po vyklíčení musí najít nového vhodného fotobionta (Bowler a Rundel 1975).

## 4 Systematická část

### 4.1 třída: Ulvophyceae

#### 4.1.1 řád: Trentepohliales

Významnou skupinou zelených řas, která je mezi fotobionty hojně zastoupená, je řád Trentepohliales s jedinou čeledí Trentepohliaceae. Patří do třídy Ulvophyceae a je blízce příbuzný řádům Bryopsidales, Cladophorales či Dasycladales, které obsahují především mořské zástupce (Lewis a McCourt 2004). Jako adaptace k životu na souši slouží jim chemická látka podobná sporopoleninu, obsažená v buněčných stěnách (Good a Chapman 1978). Díky studiím genových sekvencí a přítomnosti dalších znaků, jako jsou plasmodesmy v buněčné stěně či tvorba fragmoplastu (Rindi et al. 2006), kterými se liší od příbuzných řádů, je dosti pravděpodobné, že se skutečně jedná o monofyletickou linii (Lopez-Bautista et al. 2002).

Tento řád obsahuje čtyři rody: *Trentepohlia* (Martius 1817), *Phycopeltis* (Millardet 1870) a parazitické *Stomatochroon* (Palm 1934) a *Cephaleuros* (E. M. Fries 1832) (Nelsen et al. 2011). Tradičně zařazovaný byl rod *Printzina*, ale netvoří monofyletickou linii a neměl by být odlišován od rodu *Trentepohlia* (Hametner et al. 2014a). Někteří autoři vyčleňují ještě rod *Physolinum*, ale moderní studie potvrzují, že to, stejně jako v případě rodu *Printzina*, nekoresponduje s fylogenezí (Lopez-Bautista 2006). V rámci uvedených rodů je popsáno přibližně 100 druhů. Nicméně, výsledky studií založených na analýze genů ukazují, že morfologické znaky, na kterých je postavena tradiční taxonomie, jsou fylogeneticky irelevantní. Pravděpodobně i samotné rody jsou polyfyletické, druhů ve skutečnosti existuje daleko více a je tedy možné, že dojde ke změnám i na úrovni rodů (Rindi et al. 2009, Hametner et al. 2014b). Lopez-Bautista (2006) dokonce naznačuje, že jediným monofyletickým rodem řádu je *Cephaleuros* – nicméně dotyčná molekulární studie byla provedena pouze na jednom genu (18S rDNA) a uvedená skutečnost vyžaduje další přezkoumání (Rindi et al. 2009).

Z tohoto řádu byly jako fotobionti lišejníků popsány rody *Trentepohlia* (potažmo *Printzina* a *Physolinum* (Nelsen et al. 2011)), *Phycopeltis* a *Cephaleuros*.

Nelsen et al. (2011) odhaduje, že přibližně 23 % lichenizovaných hub je asociováno s řasou z řádu Trentepohliales. Rozmístění těchto lišejníků na Zemi je ovšem značně nerovnoměrné, v mírném pásu se odhaduje jen asi 9 % takových zástupců. Největší zastoupení mají jak samotné řasy, tak jejich lišejníky, v tropech, tam je s nimi podle odhadů asociována téměř polovina všech lichenizovaných hub (Nelsen et al. 2011 podle Ahmadjian 1967). V současné době se však i v mírném pásu začínají tyto řasy hojněji vyskytovat, stejně jako se zvyšuje počet lišejníků s tímto fotobiontem. Je to dáváno do souvislosti se změnami klimatu, tedy zejména s oteplováním a změnou distribuce srážek (Aptroot a Van Herk 2007, Van Herk et al. 2009). Jejich výskyt byl potvrzen i například v belgických jeskyních (Garbacki 1999). Hametner et al. (2014a) uvádí jako nejčastější partnery pro řasy řádu Trentepohliales lišejníkové třídy Arthoniaceae, Graphidaceae a Pyrenulaceae.

Fotobionta z tohoto řádu má celá řada folikolních lišejníků (tedy těch, které rostou na listech rostlin) (Chapman a Waters 2002). Pro tento způsob života je ideální právě rozšíření v tropech, kde se jim nabízí celá řada neopadavých listnatých dřevin – jejich listy rostou řadu let a pokryvnost folikolními lišejníky či řasami dosahuje desítek procent. Na tuto skutečnost se adaptovaly i například některé tropické žáby, které mají na sobě mimikry, připomínající folikolní lišejníky (Farkas et al. 1989).

Jedním z typických rysů řádu je tvorba rozmnožovacích útvarů gametangií (v nich se tvoří dvoubičíkaté gamety) a zoosporangií (zde vznikají čtyřbichíkaté zoospory). Ovšem žije-li řasa jako fotobiont lišejníku, jejich tvorbu zastaví (Nakano a Ihda 1996).

U řas tohoto řádu bylo pozorováno, že v mnohých případech vede soužití s houbou k destrukci jejich buněk, k tenčení stěn a k dalším změnám, které se zdají být pro řasy nevýhodné. To nás vede k úvaze nad charakterem jejich vztahu – je možné, že houbový partner (přínejmenším u některých druhů) na svém fotobiontu parazituje (Chapman a Waters 2002).

### rod: *Trentepohlia*

Nejpočetnějším rodem řádu Trentepohliales je *Trentepohlia* (Obr. 2). Jde o vláknitou, větvenou řasu, pro kterou je typická akumulace karotenoidních granulí v cytoplasmě, jež způsobují její oranžové zbarvení. V případě lichenizace se tyto metabolity produkují v menší míře (fotoprotektivní funkci zastávají houbové hyfy obklopující buňky fotobionta). Dalšími znaky jsou tvorba sexuálních i asexuálních rozmnožovacích útvarů a také aerofytický způsob života – roste zejména na kůře či listech stromů, na kamenech, případně může porůstat lidské stavby (Chapman a Waters 2002, Rindi a Guiry 2002, Hametner et al. 2014b). Hoek (1994) uvádí, že rod *Trentepohlia* zahrnuje 40 druhů - tato informace se však po moderních studiích genů ukazuje jako mylná, protože tradiční morfologické znaky (např. tvar buněk)



Obrázek 2: *Trentepohlia umbrina* (Ettl a Gärtner 1995)

se skutečnou fylogenezí nekorrespondují. Druhů bude ve skutečnosti daleko více (Lopez-Bautista 2006). Hametner et al. (2014a) již zmiňuje druhů 49 a dalších osm druhů označovaných jako *Printzina*.

Lišejníky s fotobiontem rodu *Trentepohlia* jsou v mnohém netypické: například stavba stélky může být kvůli vláknitosti řasy odlišná od asociací s kokálními řasami (jakých je mezi řasovými fotobionty většina). Lišejník *Coenogonium interplexum* má vláknitou oranžovou stélku, která je svým vzhledem mnohem bližší řase, nežli houbě (Chapman a Waters 2002). Někteří autoři se na základě studia ultrastruktury lišejníků *Trypethelium ochroleucum*, *Trypethelium tropicum*, *Anisomeridium tuckerae*, *Arthonia rubella* (a dalších) domnívají, že soužití mykobionta a fotobionta má v tomto případě blíže k parazitismu, nežli mutualismu. Řasové buňky, které obsahovaly haustoria, byly v horším stavu, než ty, které haustoria neobsahovaly (Matthews 1989). U lišejníku *Coenogonium interplexum* se setkáváme s tím, že nelichenizovaná *Trentepohlia* dovede úspěšně osidlovat stejná stanoviště, na kterých roste v lichenizované formě. Tento fakt může být

také indikátorem toho, že jde spíše o vztah parazitický – řasa zde spojením s mykobiontem nezískává výhodu ve schopnosti osídlit nové prostředí (Honegger 1992, Chapman a Waters 2002).

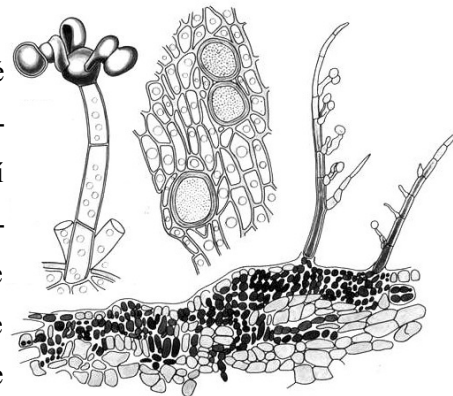
U těchto lišejníků byly zaznamenány případy, kdy jeden mykobiont byl schopen asociovat s více druhy fotobionta (Nelsen et al. 2011).

Elisabeth Tschermak-Woess (1988) uvádí jako fotobionty devět druhů rodu *Trentepohlia*, ovšem včetně *Trentepohlia* sp., tedy nemůžeme tento počet brát jako relevantní – stejně, jako je nejasný počet druhů tohoto rodu celkem, ještě méně je zřejmé, kolik druhů asociuje s houbami a tvoří lišejníky. Z širokého spektra lišejníků s fotobiontem rodu *Trentepohlia* uvedu ještě rody *Byssocaulon*, *Cystocoleus*, *Enterographa*, *Encephalograph*, *Sagenidium*, *Rocella*, *Gyalecta* a *Mycoporum* (Tschermak-Woes 1988, Chapman a Waters 2002, Ertz et al. 2009, Hametner et al. 2014b).

Hametner et al. (2014a) izolovali fotobionty lišejníků rodu *Graphis* (*G. propinqua*, *G. scripta*, *G. submarginata*) a zkoumali jejich fylogenezi molekulárními metodami. Identifikovali řasy *Printzina lagenifera* a *Trentepohlia* sp., nicméně opět prokázali, že se oba rody prolínají a řasa *Printzina* netvoří monofyletickou skupinu. Jimi získané sekvence byly příbuzné dalším sekvencím fotobiontů různých lišejníků, avšak vzájemná příbuznost mezi nimi a dalšími příbuznými druhy nebyla vyhodnocena s dostatečnou statistickou podporou. Nicméně tento nedávný výzkum potvrdil širokou genetickou diverzitu fotobiontů rodu *Trentepohlia*, po-  
tažmo *Printzina*.

### rod: *Cephaleuros*

*Cephaleuros* (Obr. 3) patří stejně jako *Trentepohlia* mezi vláknité řasy často červené barvy, ale jeho morfologie je složitější, přizpůsobená parazitickému způsobu života – přizpůsobuje se jako subkutikulární parazit na listech cévnatých rostlin. Jeho vlákna se pod kutikulou listu bohatě větví a tvoří specializované buňky – sporangiofory, které vyčnívají ven na povrch listu (Suto a Ohtani 2009). Zejména ve vlhkém prostředí napadá i ekonomicky významné plodiny, jako je čaj, káva, palma olejná, avokádo i některé kultivary citrusů (Nelson 2008). Jako hostitelé rodu *Cephaleuros* je popsáno například 218 rodů cévnatých rostlin z Mexického zálivu nebo 119 z Brazílie (Holcomb 1986).



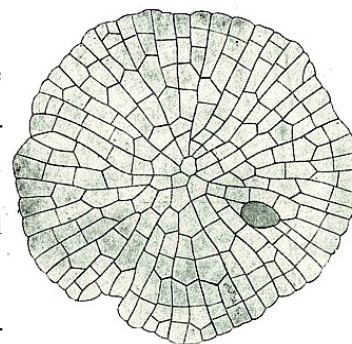
Obrázek 3: *Cephaleuros virescens* (J. van Vliet 1934)

*Cephaleuros* byl popsán jako fotobiont 14 druhů folikolních lišejníků rodů *Strigula* a *Raciborskiella* (Lopez-Bautista et al. 2002). Elisabeth Tschermak-Woess (1988) zmiňuje jako fotobionta druh *C. virescens* a *Cephaleuros* sp. (nebylo provedeno přesné určení). Na základě pozorování ultrastruktury lišejníku *Strigula elegans* se lze opět domnívat, že soužití řasy a houby má v tomto případě blíže k parazitismu (ze strany houby), než mutualismu. Současně i tento lišejník je sám subkutikulárním parazitem cévnatých rostlin (Chapman

1976). Rod celkem zahrnuje kolem 15 druhů (Thompson a Wujek (1997), Lopez-Bautista (2006) uvádějí 13 druhů, Hametner et al. (2014a) již 17 druhů).

#### rod: *Phycopeltis*

*Phycopeltis* (Obr. 4) je aeroterestrickou řasou a největší diverzity dosahuje stejně jako ostatní řasy tohoto řádu v tropech. Ve vlhku spolu s foliokolními lišejníky hojně porůstá neopadavé listy dřevin. Pozorován byl ale i například v Irsku na listech břečťanu (*Hedera helix*) (Tschermak-Woess 1988). Na rozdíl od předchozího rodu však není parazitický, často jej můžeme najít i na kůře nebo kamenech. Tvoří jej dichotomicky větvená vlákna, srůstající v diskovitou, pseudoparenchymatickou stélku (Chapman a Waters 2002). Opět může díky karotenoidům vykazovat oranžové nebo červené zbarvení.



Obrázek 4: *Phycopeltis arrundinacea* (Printz 1921)

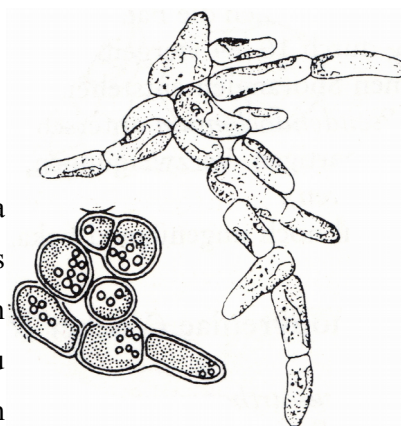
Velmi neobvyklý je fakt, že si *Phycopeltis* i v rámci lišejníku zachoval svou reprodukční nezávislost a je schopen tvorby rozmnožovacích propagulí – byla pozorována tvorba gametangií a v nich bičíkatých gamet. Výzkum byl prováděn na lišejníku *Phyllophiale*. V laboratoři je obtížné kultivovat lišejník takovým způsobem, aby přirozeně rostl a procházel svým životním cyklem. Zde byla použita metoda, kdy se do přírodního prostředí (do nížinného lesa v Brazílii) umístila plastická destička a na ní řada krycích sklíček. Byly ponechány na místě a v intervalech cca 3–6 týdnů docházelo k odebírání sklíček a jejich pozorování pod světelným mikroskopem (Sanders 2002).

*Phycopeltis* je fotobiontem několika druhů tropického parazitického (či částečně parazitického) korovitého lišejníku *Chroodiscus*, který parazituje na lišejnících rodu *Porina*, ve kterých je také fotobiontem *Phycopeltis* (některé druhy z obou rodů však asociují s rodem *Trentepohlia*) (Lücking a Grube 2002). Dalšími lišejníky s tímto fotobiontem jsou například subtropické korovité rody *Anisomeridium*, *Mazosia*, *Opegrapha*, *Graphis* či *Schismatomma* (Chapman a Waters 2002). Rindi et al. (2009) uvádějí v rámci rodu *Phycopeltis* popsanych celkem 26 druhů.

#### 4.1.2 řád: Ulvales

##### rod: *Dilabifilum*

*Dilabifilum* (Tschermak-Woes 1970) je vláknitá, větvená, aerofytická řasa s protáhlými, cylindrickými buňkami a parietálním chloroplastem s pyrenoidem (Ettl a Gärtner 1995, obr. 5). Tvoří sporangia a v nich aplanospory či čtyřbičíkaté zoospory. V lišejníku může mít řasa podobu samostatných buněk, se stále dobře patrným parietálním chloroplastem (Tschermak-Woess 1970). Také při lichenizaci ztrácí schopnost tvorby sporangií (Thüs et al. 2011).



Obrázek 5: *Dilabifilum arthropyreniae* (Ettl a Gärtner 1995)

Rod *Dilabifilum* byl zaznamenán jako volně žijící z pramenů v Anglii či z jezera v Dánsku (Johnson a John 1990), jako fotobionta jej najdeme například v některých vodních lišejnících rodu *Verrucaria*, (*V. aquatilis*). Druh *D. arthopyreniae* byl poprvé vyzolován z mořského lišejníku *Arthopyrenia sublitoralis*, nicméně podle pozdějších pozorování nešlo o fotobionta, ale jen o epifyta dotyčného lišejníku (Ahmadjian 1967).

Tradičně byly popisovány tři druhy rodu *Dilabifilum* (Tschermak-Woess 1988), ale tento údaj je opět třeba srovnat s moderními fylogenetickými daty. Thüs et al. (2011) izolovali fotobionty z lišejníků čeledi Verrucariaceae a podle této studie tvoří rod *Dilabifilum* dobře podpořenou, monofyletickou linii, sesterskou s rody *Kornmannia* a *Blidingia*. Ve studii se rod vyskytoval v mořských korovitých lišejnících *Hydropunctaria maura* a *Wahlenbergiella striatula*, a ve sladkovodních *Hydropunctaria rheitrophila* a *Verrucaria aquatilis*. Fylogeneze fotobionta ale nekorespondovala ani s prostředím, ve kterém lišejník žije (mořské či sladkovodní), ani s výběrem houbových partnerů, ani s morfologickými znaky. Zkoumání fotobiontů rodu *Dilabifilum* byli v této studii na základě analýzy dvou genů (*rbcL*, *nuSSU*) rozděleni do devíti linií, což indikuje skrytou genetickou diverzitu rodu.

## 4.2 třída: Trebouxiophyceae

Trebouxiophyceae byla definována jako třída chlorofytních řas, ve vegetativním stavu bezbičíkatých, jednobuněčných, sarcinoidních či vláknitých, které žijí obvykle terestricky, zřídka i ve sladké vodě, a často se vyskytují jako fotobionti lišejníků (Friedl 1995). Tato životní strategie vznikla v rámci třídy několikrát nezávisle na sobě (Friedl a Bhattacharya 2002).

Jako samostatná, monofyletická třída byla Trebouxiophyceae vyčleněna na základě sekvence jaderně kódované malé ribozomální podjednotky (18S rRNA) v roce 1995 (Friedl 1995). Předtím byla většina dnešních zástupců zařazena ve třídě Pleurostrophyceae – tato třída byla definována morfologicky a podle ultrastrukturálních znaků, jako byla orientace bičíkových kořenů zoospor (CCW – proti směru hodinových ručiček) a charakteru buněčného dělení. Potvrdilo se však, že samotný rod *Pleurastrum* je polyfyletický a řasa, která si ponechala název *Pleurastrum*, náležela už do třídy Chlorophyceae (Friedl a Zeltner 1994) a třída tak byla přejmenována. Na základě analýzy 18S rDNA byly do třídy Trebouxiophyceae přiřazovány další rody, například *Chlorella* a *Oocystis*. (Lewis a McCourt 2004).

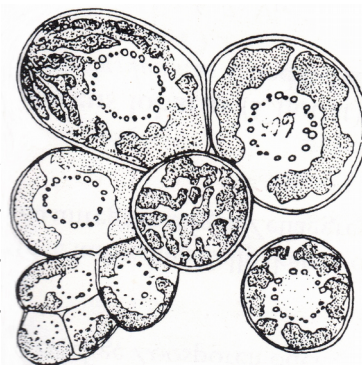
Trebouxiophyceae spolu se třídami Ulvophyceae a Chlorophyceae (případně Chlorodendrophyceae) jsou nejpokročilejšími skupinami vývojové větve Chlorophyta. Vyjma Chlorodendrophyceae jde o rozmanité a druhově bohaté třídy, které osidlují moře, sladké vody i terestrické ekosystémy. Chlorophyceae převládají ve vodách sladkých, Ulvophyceae slaných a zástupce Trebouxiophyceae najdeme nejčastěji na souši, či žijící v symbióze nejen s houbami, ale i s korálnatci (Letsch et al. 2009), slunivkami (Bubeck 2005), nálevníky (Sommaruga a Sonntag 2009) či nezmary (Kovačević et al. 2010).

Nicméně, v poslední době s rozvojem sekvenačních metod a možnosti provádění studií více genových sekvencí zároveň se ukazuje, že třída Trebouxiophyceae, jak byla definována, není monofyletická. Lemieux et al. (2014) publikovali fylogenezi třídy Trebouxiophyceae a její vztah ke třídám Ulvophyceae a Chlorophyceae. Rozlišili dvě skupiny: rozsáhlejší, sesterskou linii ke třídám Ulvophyceae a Chlorophyceae, a druhou, která se od předchozí skupiny na bázi odvětvuje. Zahrnuje řád Chlorellales a třídu Pedinophyceae. Nicméně, v uspořádání řasových rodů do řádů a cladů v následující části práce budu vycházet z fylogenetických stromů zejména z práce Neustupa et al. (2013) (Příloha 1), v případě neshody uvedu srovnání se závěry studie Lemieux et al. (2014) (Příloha 2).

#### 4.2.1 *Watanabea*-clade

**rod: *Apatococcus* (= *Protococcus*)**

*Apatococcus* (Brand 1925) (Obr. 6) je kokální, aerofyticky rostoucí zelená řasa, porůstající kameny, borku stromů či lidské stavby. Stejně jako u ostatních řas třídy Trebouxiophyceae (vyjma rodu *Prasiola*) u ní není známé pohlavní rozmnožování (Ettl a Gärtner 1995, Gärtner a Stoyneva 2003). Neustupa et al. (2013) tento rod řadí do příbuznosti rodu *Leptosira*, spolu se kterým tvoří sesterskou skupinu k *Watanabea*-cladu a rodu *Dictyochloropsis*.



Obrázek 6: *Apatococcus lobatus* (Ettl a Gärtner 1995)

Tschermak-Woess (1988) uvádí ve spojitosti s tímto rodem mnoho houbových partnerů: *Dermatocarpon miniatum*, *Endocarpon pusillum*, *Thelidium perexiguum*, *Verrucaria tristis*, *Staurothele catalepta*, *Thelidium pavrum* a další. Celou řadu z nich zařadil Thüs et al. (2011) do své molekulárně fylogenetické studie a ani v jednom výskytu rodu *Apatococcus/Protococcus* jako fotobionta nepotvrdil – stejně jako v případě rodu *Nannochloris* byly fotobionti identifikováni jako rod *Diplosphaera*. Stejně tak Honegger (2012) uvádí *Apatococcus* výslovně jako rod, který se jako fotobiont lišejníků nevyskytuje.

Můžeme se tedy domnívat, že jeho předchozí určení bylo chybné, způsobené nedostatečným množstvím znaků (například z důvodu absence struktur spojených s rozmnožováním) a obtížnému pěstování druhu v kultuře (Škaloud 2014, os. sděl.).

**rod: *Dictyochloropsis***

Podle Lemieux et al. (2014) je *Dictyochloropsis* (Geitler 1966) (Obr. 7) součástí *Watanabea*-cladu, oproti tomu Neustupa et al. (2013) jej vyčleňují jako outgroup, tvořící k *Watanabea*-cladu sesterskou linii.

Řasu najdeme v podobě samostatných, kulovitých či mírně eliptických buněk s houbovitým, síťovitým chloroplastem s laloky, který je u mladých buněk nástěnný a u starších se přesouvá z okrajů do středu buňky. Chloroplast je zá-



Obrázek 7: *Dictyochloropsis splendida* (Ettl a Gärtner 1995)

kladním rozlišovacím znakem jednotlivých druhů tohoto rodu (Škaloud et al. 2005). Neobsahuje pyrenoid. V buňce rozeznáváme strukturu diktyozómů (čili útvarů Golgiho aparátu).

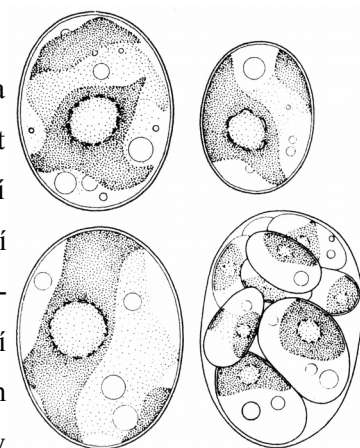
Patří mezi rody široce rozšířené mezi lišejníkovými fotobionty, je uváděn jako jeden z pěti nejčastějších řasových fotobiontů (Friedl 1995). Stejně jako např. u řasy *Trebouxia* zde nebyla zpočátku vyjasněna otázka, zda se jeho lichenizované druhy vyskytují i volně žijící (Gärtner 1994), později byl potvrzen jejich výskyt i jako aerofytických terestrických řas rostoucích na kůře, skalách či půdě. Příležitostně tvoří slizovitý obal. *Dictyochloropsis* se rozmnožuje tvorbou autospor (4–16 v buňce), dvoubičíkatých zoospor či aplanospor (16–64 v buňce). Je-li lichenizován, kumuluje menší množství škrobu oproti volně žijícímu stavu a diktyozómy v buňce nejsou patrné při pozorování světelným mikroskopem. Rozmnožuje se pak výhradně pomocí autospor (Ettl a Gärtner 1995, Tschermak-Woess 1988).

Tradičně se popisují čtyři druhy: *D. splendida*, *D. symbiontica*, *D. reticulata* a *D. irregularis*. První dva jmenované byly dále rozšířeny o několik variet (Škaloud et al. 2005). Všechny jsou zmiňovány jako fotobionti lišejníků, najdeme je v rodech *Megalospora*, *Pseudocyphellaria*, *Sticta*, *Chaenothecopsis*, *Lecania*, *Lobaria*, *Crocodia*, *Brigantiaea* a řadě dalších. Známé a studované je zejména spojení foliózním lišejníkem *Lobaria pulmonaria* (Tschermak-Woess 1984, Beck et al. 1998, Dal Grande et al. 2014).

Nicméně, nedávná molekulárně fylogenetická studie těchto fotobiontů asociujících se zástupci čeledi Lobariaceae ukazuje, že je rod *Dictyochloropsis sensu lato* polyfyletický. Analýza sekvencí genů 18S rDNA, rbcL a ITS odhalila rozdělení do dvou subtypů: v prvním byly řasy pouze volně žijící (označované zde převážně jako *Dictyochloropsis* sp.), ve druhém ty, které se účastní lišejníkových symbióz i volně žijící. Stejně jako v případě mnoha jiných zelených řas zde byla objevena vysoká kryptická diverzita (Dal Grande et al. 2014). Polyfyletičnost rodu potvrdili ve své studii i Thüs et al. (2011).

### rod: *Chloroidium*

*Chloroidium* (Nadson 1906) (Obr. 8) je hojná terestrická a planktonní řasa eliptického tvaru s parietálním chloroplastem, pro kterou je typická schopnost tvorby cukerného alkoholu ribitolu. Porůstá kůru stromů, ale i antropogenní substráty a účastní se lišejníkových symbióz. Druhy rodu *Chloroidium* tvoří monofyletickou skupinu v rámci třídy Trebouxiophyceae a dříve byly popisovány jako *Chlorella saccharophila*, *Chlorella ellipsoidea* (Obr. 8) a další řasy klasifikované jako rod *Chlorella*, avšak eliptického tvaru. S typovým druhem, *Chlorella vulgaris*, ale nejsou blízce příbuzné a tak byly vyčleněny do vlastního rodu (Darienko et al. 2010).



Obrázek 8: *Chlorella ellipsoidea* (Ettl a Gärtner 1995)

Jak řasa samotná, tak lišejníky s ní asociované, jsou často přítomné na extrémních stanovištích (Darienko et al. 2010, Vančurová 2012). *Chloroidium* aktuálně zahrnuje čtyři druhy, z čehož dva (*C. ellipsoideum*, *C. angustelloipsoideum*) byly zaznamenány jako fotobionti lišejníků, např. v řadě druhů rodu *Stereocaulon* (*S.*



*vesuvianum*, *S. spathuliferum*, *S. nanodes*, *S. pileatum*), které rostly na stanovištích s přítomností těžkých kovů (lišejníky rodu *Stereocaulon* však asociují i s řasou *Asterochloris*) (Škaloud a Peksa 2010, Vančurová 2012). Rod *Chloroidium* byl popsán i z vodního lišejníku *Verrucaria praetermissa*, ovšem podle Thüs et al. (2011) se v tomto případě nejedná o hlavního fotobionta dotyčného lišejníku. Zajímavostí je, že v laboratorních podmínkách byl po resyntéze mykobionta *Cladonia rangiferina* s fotobiontem *Chloroidium ellipsoideum* zaznamenán vznik parazitické interakce (ze strany houby) (Athukorala et al. 2013).

Vzhledem k tomu, že byl tento rod řadu let označován jako *Chlorella* a k jeho obnovení jako samostatné linie došlo až roku 2010, je velmi těžké zpětně dohledat, které z předchozích záznamů o lišejníkové symbióze se jej týkají. Mnohdy mohlo jít skutečně o rod *Chlorella*, někdy o jiný řasový rod s podobnou morfologií.

#### rod: *Parachloroidium*

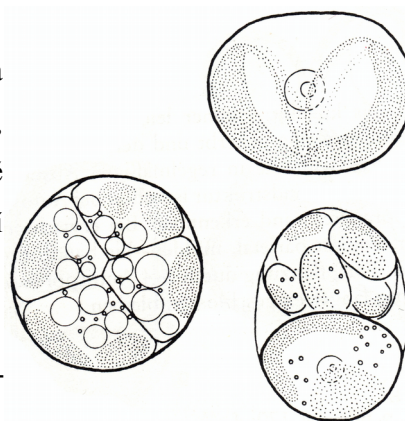
*Parachloroidium* (Neustupa a Škaloud 2013) je kokální zelená řasa kulového nebo eliptického tvaru, obsahující parietální či šálkovitý chloroplast bez patrného pyrenoidu, nicméně se shlukem globulí, které mají jeho funkci. Buňky žijí samostatně a rozmnožují se tvorbou autospor. Řasa byla popsána z kortikolních biofilmů ve Středomoří a tvoří sesterskou skupinu k rodu *Chloroidium*. Znamé jsou dva druhy: *P. lobatum* a *P. laureanum*. Od příbuzných rodů byly odlišeny pomocí molekulárních metod.

Neustupa a Škaloud (2013) uvádí, že sekvence ITS získaná v minulosti (ve studii Gassula et al. 2010) z fotobionta lišejníku *Lobaria pulmonaria*, se podobá sekvencím rodu *Parachloroidium* (Neustupa a Škaloud 2013). Dále však tato asociace nebyla studována.

### 4.2.2 *Botryococcus-clade*

#### rod: *Elliptochloris*

*Elliptochloris* (Tschermak-Woess 1980a) (Obr. 9) je eliptická či kulovitá řasa s šálkovitým chloroplastem rozděleným do dvou širokých laloků, bez patrného pyrenoidu (Ettl a Gärtner 1995). Laloky jsou na jedné straně buňky spojeny tenkým můstkem, poblíž kterého se obvykle nachází jádro. Na druhé straně buňky je patrná část cytoplasmy bez chloroplastu. Buňky se neobalují slizem. Kumulují škrob v podobě drobných zrníček. Buněčná stěna je tenká u volně žijících i lichenizovaných řas. Rozmnožuje se tvorbou dvou typů autospor: první jsou relativně velké, kulovité, a tvoří se po dvou či čtyřech, druhé jsou protáhlé, drobnější, v buňce jich



Obrázek 9: *Elliptochloris subsphaerica*, tvorba autospor (Ettl a Gärtner 1995)

vzniká 16–32. Produkce bičíkatých stádií nebyla pozorována. Rod se svým typovým druhem *Elliptochloris bilobata* byl popsán jako fotobiont lišejníku *Catolechia wahlenbergi*, nalezeného v rakouských Alpách (Tschermak-Woess 1980a, Tschermak-Woess 1988).

Součástí rodu se na základě morfologických znaků a pozorování životního cyklu (zejména přítomnost zmíněných dvou typů autospor) staly řasy *E. reniformis* (bývalá *Chlorella*) a *E. subsphaerica* (bývalá *Pseudochlorella*), z nichž žádná není lichenizovaná a plastidy obou druhů obsahují pyrenoid (Ettl a Gärtner 1995). Jejich molekulárně fylogenetická analýza však ukázala, že do rodu *Elliptochloris* nepřísluší (Karsten et al. 2005).

V rámci poměrně nedávné morfologické studie, zaměřené především na stavbu chloroplastu, byly definovány další druhy: *E. incisiformis* a *E. perforata* (Hoffmann et al. 2007). Další výzkum (např. fylogenetický či zaměřený na jejich účast v lišejníkových symbiózách) zatím neproběhl.

Posledním zmiňovaným a velmi pozoruhodným druhem rodu je *Elliptochloris marina*, žijící jako endosymbiont mořských sasank *Anthopleura elegantissima* a *Anthopleura xanthogrammica*. To, že fylogeneticky opravdu patří do linie rodu *Elliptochloris* (resp. k linii *E. bilobata*) bylo potvrzeno i na základě molekulárně fylogenetické studie genů SSU rDNA a rbcL. *E. marina* má taktéž podobu sférických buněk s dvoulaločným chloroplastem, u kterého, shodně jako u *E. bilobata*, není ve světelném mikroskopu patrný pyrenoid – ovšem pozorování TEM odhalilo uvnitř plastidu strukturu, o které se autoři výzkumu domnívají, že jde o pyrenoid (Letsch et al. 2009). Toto soužití sasanky s trebouxiophytní řasou je neobvyklé, sasanky standardně žijí v symbióze se zcela nepříbuznými organismy, se zooxanthelami – obrněnkami rodu *Symbiodinium* z vývojové větve Alveolata (LaJeunesse a Trench 2000).

*Elliptochloris* je uváděn jako fotobiont lišejníku *Micarea prasina* (Tschermak-Woess 1988), nedávné články se však v tomto případě spokojují s konstatováním, že fotobiontem je „zelená, přibližně kulatá řasa“ či že se fotobiont „jeví jako rod *Elliptochloris*“ (Czarnota a Guzow-Krzemińska 2010, Ekman a Svensson 2014), ale molekulárně jeho identita potvrzena ani vyvrácena nebyla. Tschermak-Woess (1988) dále uvádí lišejníky *Protothelenella corrosa* a *Protothelenella sphinctrinoides*. *Elliptochloris bilobata* byl také izolován z antarktických korovitých lišejníků *Buellia* sp. a *Leproloma* sp. (Aoki et al. 1998).

Poslední asociací řasy *Elliptochloris*, kterou zmíním, je lišejník *Baeomyces rufus* (Tschermak-Woess 1988). Trembley et al. (2002) provedl a popsal resyntézu tohoto lišejníku. Jde o poměrně široce rozšířený druh, porůstá zejména zastíněná a vlhká místa, ale byl pozorován i na okrajích silnic, kde tvořil společenstvo s mechy (Jahns 1982). Stélka lišejníku je zelenobílá, krustózní až práškovitá, a mohou z ní vyrůstat hnědé plodnice.

### rod: *Coccomyxa*

*Coccomyxa* (Smidle 1901) (Obr. 10) je řasa protáhlého, eliptického tvaru, která se sdružuje do makroskopických slizovitých kolonií, zpočátku beztvarych, u starších kolonií tvoří sliz soustředné kapsy kolem buněk. Samotné buňky mohou být dorzoventrálně zploštělé a obsahují šálkovitý či parietální chloroplast, který vyplňuje zhruba dvě třetiny buňky. Rozmnožuje se pouze nepohlavně prostřednictvím malého množství autospor (obvykle 2–4)

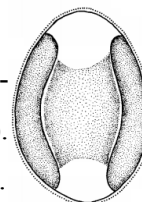


Obrázek 10: *Coccomyxa gloeobotrydiformis* (Ettl a Gärtner 1995)

(Ettl a Gärtner 1995). Lichenizovaná řasa má tenkou buněčnou stěnu a často tvoří lipidická tělíska. Nebylo pozorované pronikání houbových hyf dovnitř řasových buněk (Peveling a Galun 1976).

*Coccomyxa* je poměrně početný rod, aktuálně obsahuje kolem 20 druhů (Guiry a Guiry 2015), avšak jak ukazují molekulární studie, reálná diverzita je větší a zatím nepopsaná (Zoller a Lutzoni 2003). Dříve byl rozlišován ještě rod *Pseudococcomyxa* (popsán roku 1953) ale fylogenetické studie ukázaly, že se o samostatný rod nejedná (Muggia et al. 2011).

Jde převážně o terestrické řasy, několik málo zástupců bylo nalezeno i ve sladkovodním či mořském prostředí, ale nebyla u nich potvrzena příslušnost k rodu *Coccomyxa* (Guiry a Guiry 2015). Druh *C. parasitica* změnil životní strategii a stal se parazitem: tvoří léze na orgánech mlžů (Obr. 11). I tento parazitický zástupce stále obsahuje zelené chloroplasty s chlorofylem (Stevenson a South 1974). *Coccomyxa* napadá i ekonomicky významné druhy, např. slávku jedlou *Mytilus edulis* (Zuykov et al. 2014). Nesmí však být zaměňován s rodem *Coccomyxa* (Léger et Hesse 1907), což je parazit ryb patřící mezi rybomorky (Myxozoa: Mycosporea) (Diamant et al. 2007, Heiniger et al. 2011).



Obrázek 11: *C. parasitica*, parazit mlže *Placopecten magellanicus* (Stevenson a South 1974)

*Coccomyxa* může žít i v symbióze s nálevníky (Hoshina a Imamura 2008) či jinanem dvoulaločným (*Ginkgo biloba*) (Trémouillaux-Guiller et al. 2002).

*Coccomyxa* je fotobiontem lišejníku *Omphalina*. Tento houbový rod obsahuje přibližně 40 druhů, lichenizovaných je z nich 8 a bylo navrženo vyčlenit je do samostatného rodu *Lichenomphalia* (Zoller a Lutzoni 2003, Zoller a Lutzoni 2003 podle Redhead et al. 2002). Zatímco rod *Omphalina* se zdá být polyfyletický, lichenizovaná *Lichenomphalia* tvoří monofyletickou linii (Palice et al. 2005). Náleží do skupiny Basidiomycota – z nenápadné zelené stélky vyrůstají až 2,5 cm vysoké bazidiokarpy hnědé, béžové, až žluté barvy.

Zajímavý je i druh *Schizoxylon albescens*, který může žít buď saprotrofně na tlejícím dřevě, či asociuje s řasou *Coccomyxa* a vytváří lišejník (Muggia et al. 2011).

*Coccomyxa* však asociuje s mnoha dalšími lišejníky, Tschermak-Woess (1988) uvádí přes 20 druhů z rodů *Baeomyces*, *Nephroma*, *Multicavula*, *Solorina*, *Icmadophila*, *Peltigera* a *Omphalina* (výše diskutovaná). Zmiňuje v souvislosti s nimi 15 druhů či poddruhů rodu *Coccomyxa*, z nichž jsou v současnosti uznávané druhy *C. ellipsoidea* (= *Pseudococcomyxa ellipsoidea*), *C. glaronensis*, *C. ovalis* (dnes nazývaná *C. solorinae-saccatae*), *C. mucigena*, *C. peltigerae* (spolu s *C. peltigerae variolosae* a *C. peltigerae venosae*), *C. pringhsheimii* a *C. solorinae* (spolu s *C. solorinae-bisporae*, *C. solorinae-croceae* a *C. solorinae-saccatae*) (Tschermak-Woess 1988, Voytsekhovich et al. 2011b, Guiry a Guiry 2015). *C. icmadophilae* byla synonymizována s polární *C. subellipsoidea* (Blanc et al. 2012) a není jasné, zda jde skutečně o tutéž řasu.

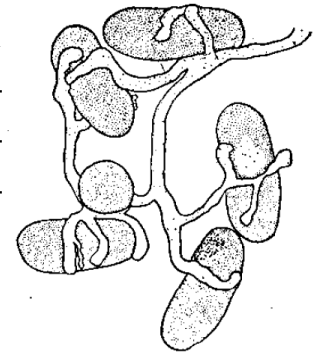
### 4.2.3 *Prasiola*-clade

#### rod: *Stichococcus*

*Stichococcus* (Nägeli 1949) je hojná zelená řasa žijící ve vodě i aerofyticky, tvořená snadno rozpadavými vlákny. Jednotlivé buňky jsou protáhlé, cylindrické, mohou být lehce zahnuté, se zaoblenými rohy. Mají tenkou buněčnou stěnu a obsahují parietální chloroplast zasahující jen do části buňky, s i bez pyrenoidu (Raths 1938, Ettl a Gärter 1995).

Do třídy Trebouxiophyceae byl rod začleněn teprve poměrně nedávno na základě analýzy 18S rDNA (Katana et al. 2001), v minulosti se řadil do blízkosti streptofytní řasy *Klebsormidium* (Handa et al. 2003).

V dizertační práci švýcarské lékárnice Hermine Raths z roku 1938 byl uveden jako symbiont celé řady druhů lišejníků *Coniocybe* a *Chaenotheca*. Raths zde přiznává, že je obtížné rozeznat *in situ* identitu fotobionta (gonidie), ale přesto uvádí, že nepochybuje o správnosti jeho určení z roztakového preparátu. Z kultur fotobionta, které získala, stanovila celou řadu druhů tohoto rodu (Raths 1938) (Obr. 12).



Obrázek 12: gonidie rodu *Stichococcus* z lišejníku *Chaenotheca stemonea* (Raths 1938)

Účast řasy rodu *Stichococcus* na lišejníkové symbióze byla potvrzena i v řadě dalších studií včetně molekulárních (Ahmadjian a Jacobs 1970, Tibell a Beck 2001, Thüs et al. 2011, Fontaine et al. 2012).

Nicméně, na základě moderních fylogenetických studií se zdá, že samotný rod *Stichococcus* není monofyletický (Handa et al. 2003) a v nedávné době se pro některé druhy ustanovily nové rody, např. druh *S. ampuliformis* byl spolu s druhem *Marvania aerophytica* popsán jako příslušník nového rodu, *Pseudomarvania* (Eliáš a Neustupa 2009). Genetická diverzita rodu však podrobněji studována nebyla a lze předpokládat, že řada druhů bude následovat stejný osud, jako bývalý druh *S. ampuliformis*, a budou přiřazeny k rodům jiným. Některé se například podle analýz zdají být součástí rodu *Diplosphaera (sensu lato)* (Thüs et al. 2011).

Před potvrzením účasti rodu *Stichococcus* na lišejníkové symbióze a její četnosti je tedy nejprve třeba provést molekulárně fylogenetickou analýzu a určit, které z řas do tohoto rodu přísluší. Zatím můžeme pouze konstatovat, že lichenizace fotobiontem morfologicky blízkým tomuto rodu není výjimečným jevem. S řasou typu *Stichococcus* se setkáváme například u lišejníků rodů *Staurothele* (s výjimkou druhů *S. fissa* a *S. frustulenta*), *Chaenotheca*, nebo druhů *Endocarpon pusillum* a *Dermatocarpon rivulorum* (Tschermak-Woess 1988, Ahmadjian 1993, Thüs et al. 2011, Fontaine et al. 2012)

#### rod: *Diplosphaera*

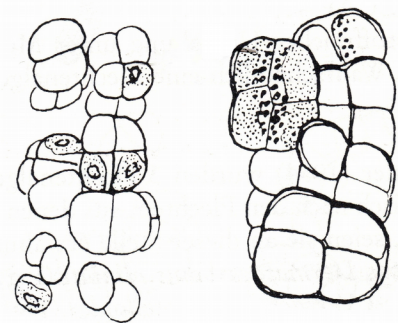
*Diplosphaera* (Bialosuknia 1909) je zelená kokální řasa, pro kterou je typické uspořádání ve dvou či vícebuněčných balíčcích, které vznikají při buněčném dělení. Snadno se však rozpadají na jednotlivé buňky. Obsahují parietální chloroplast s pyrenoidem. Rozmnožování realizují tvorbou aplanospor, zoospory u nich ne-

byly pozorovány. Vyskytují se volně žijící v půdě, i jako fotobionti lišejníků (Ettl a Gärtner 1995). Tradičně jsou popisovány dva druhy: *D. chodatii* (Obr. 13) a *D. mucosa*, v souvislosti s lišejníkovou symbiózou je zmiňovaný jen druh *D. chodatii* (Fontaine et al. 2013).

Podle Thüs et al. (2011) je součástí rodu *Diplosphaera* i řada linií, které jsou pojmenované jako *Stichococcus* (tedy vykazují jeho morfologii a do dvou či vícebuněčných balíčků se nesdružují). *Diplosphaera* tvoří sesterskou linii k rodům *Desmococcus*, *Rosenvingiella* a *Prasiola*.

Záznamy o účasti řasy *Diplosphaera* na lišejníkové symbióze jsou poměrně staré a založené na morfologických a ultrastrukturálních znacích.

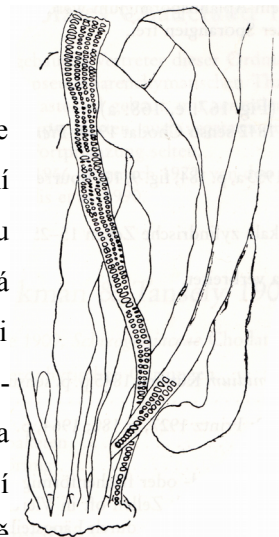
Řeháková (1968) uvádí jako její houbové partnery řadu druhů rodu *Dermatocarpon* (*D. arnoldianum*, *D. luridum*, *D. miniatum* a *D. rivulorum*), *Staurothele* (*S. caesia*, *S. clopima*, *S. clopimoides*, *S. fissa*, *S. frustulenta* a *S. rufa*) a *Verrucaria* (*V. acrotelloides*, *V. dufourii*, *V. myriocarpa* a *V. tristis*), nedávné molekulární studie tyto partnery potvrzují a doplňují. Mezi lišejníky s fotobiontem rodu *Diplosphaera* náleží dále např. zástupci rodů *Flakea*, *Polyblastia*, *Agonimia*, *Neocatapyrenium*, *Normandina* či *Endocarpon* (Thüs et al. 2011).



Obrázek 13: *Diplosphaera chodatii* (Ettl a Gärtner 1995)

#### rod: *Prasiola*

U řasy rodu *Prasiola* (Agardh 1821) bylo jako na jediné z třídy Trebouxiophyceae (příp. spolu s rodem *Leptosira*) pozorováno pohlavní rozmnožování. Po oplození vzniká zygota, ze které vyrůstá vláknitá forma řasy s podélně vroubkovanou buněčnou stěnou. Z ní podélným dělením a posléze dělením ve více rovinách vzniká makroskopická, plochá stélka (Obr. 14). Ta se poté mozaikovitě rozdělí na oblasti samčích (světlejších) a samičích (tmavších) gametangií, synchronně dochází k meióze, tvorbě samičích nepohyblivých a samčích dvouubičíkatých gamet, oplození a vzniku nové zygoty (Cole a Akintobi 1963). Schopnost rozmnožovat se pohlavně mají mořské druhy jako *P. stipitata* a *P. meridionalis*, ostatní se rozmnožují nepohlavně pomocí aplanospor či fragmentací stélky (Rindi 2010).



Obrázek 14: *Prasiola calophylla* (Ettl a Gärtner 1995)

Tato řasa osidluje jak terestrické prostředí (Neustupa 1998), tak sladkovodní biotopy (Broady 1989, Rodriguez et al. 2007) i mořské pobřeží (Rindi 2010) a to zejména v polárních a temperátních oblastech, ale její výskyt byl hlášen i ze Středozemního moře (Motti et al. 2005). Morfologie rodu je velmi variabilní – od jednoduchých vláken, přes balíčkovité kolonie buněk až po makroskopické ploché listovité stélky. Jednotlivé buňky obsahují axiální, hvězdicovitý chloroplast s centrálním pyrenoidem. Zejména na základě znaků jako velikost stélky, tvar a velikost buněk a průběh životního cyklu byly rozlišovány jednotlivé druhy (Ettl a Gärtner 1995, Rindi 2010).

Rindi et al. (2007) na základě molekulárně fylogenetické studie (srovnání sekvencí genů pro *rbcL* a 18S rRNA) rozlišil rod *Prasiola* na tři dobře podpořené subtypy: v jednom se nachází mořské druhy, ve druhém terestrické a sladkovodní druhy s vláknitou stélkou a ve třetím terestrické či supralitorální druhy s vějířovitou, listovitou stélkou. Molekulárně byla potvrzená blízká příbuznost rodu *Prasiola* s rodem *Rosenvingiella* (Sherwood et al. 2000).

Zvláštní symbiotický vztah má zástupce rodu *Prasiola* s houbou čeledi Verrucariaceae *Mastodia tessellata* (též *Turgidosculum complicatum*), nicméně jeho povaha není zcela vyjasněná. Někteří jej označují za mykofykobiózu (Paracer a Ahmadjian 2000), jiní za typ lišejníku (Smith a Gremmen 2001). Sanders et al. (2004) uvádí, že současná definice neumožňuje zahrnout druh *Mastodia tessellata* mezi lišejníky – jeho morfologie totiž nepřipomíná běžnou stélku lišejníku, převládá listovitá, tmavě zelená či zelenohnědá stélka řasy (Obr. 15). Dorůstá až 1 cm a tvoří se na ní černá askomata (plodnice houby) a konidiomata (útvary nepohlavního rozmnožování houby). Její méně početné hyfy prorůstající stélkou rozdělují buňky řasy na skupiny po čtyřech či do řad (Paracer a Ahmadjian 2000, Smith a Gremmen 2001).



Obrázek 15: *Prasiola borealis* s černými askomaty a konidiomaty houbového partnera *Mastodia tessellata* (Kohlmeyer 2004)

Řasoví partneři patří v rámci rodu do více linií, blízkým druhům *Prasiola borealis* a *P. crista* ssp. *antarctica* (Kohlmeyer et al. 2004, Perez-Ortega et al. 2010). Obě zmíněné řasy patří do stejného subtypu (podle Rindi et al. 2007). Pokud žijí tyto řasy v asociaci s houbou, vyskytují se častěji i na exponovanějších a sušších místech v přílivové zóně, protože přítomnost symbionta jí umožňuje lepší hospodaření s vodou (Paracer a Ahmadjian 2000).

V rámci rodu je v současnosti známo kolem třiceti druhů (Rindi 2010, Guiry a Guiry 2015) a zatím nebyla popsána žádná jiná symbióza s houbovým partnerem vyjma výše zmíněné *M. tessellata* (Thüs et al. 2011).

### rod: *Desmococcus*

*Desmococcus* (Brand 1925) (Obr. 16) je zelená kokální řasa, sdružující se do kubických balíčků, které se někdy mohou spojovat v krátká rozpadavá vlákna. Buňky obsahují parietální chloroplast s drobným pyrenoidem. Kromě buněčného dělení se řasa rozmnožuje nepohlavně pomocí aplanospor či čtyřbíčkatých zoospor (Ettl a Gärtner 1995). Porůstá kmeny stromů, kameny, zdi, preferuje chladné podnebí a vyskytuje se i za polárním kruhem (Broady 1981). Molekulárně byla potvrzena příbuznost řasy s rody *Prasiola* a *Rosenvingiella*, spolu s kterými tvoří sesterskou linii k rodu *Diplosphaera* (Neustupa et al. 2011, Thüs et al. 2011). Dříve byl tento rod synonymizován s rodem *Protococcus*, resp. *Apatococcus* (Gärtner a Ingolic 1998).



Obrázek 16: *Desmococcus olivaceus* (Ettl a Gärtner 1995)

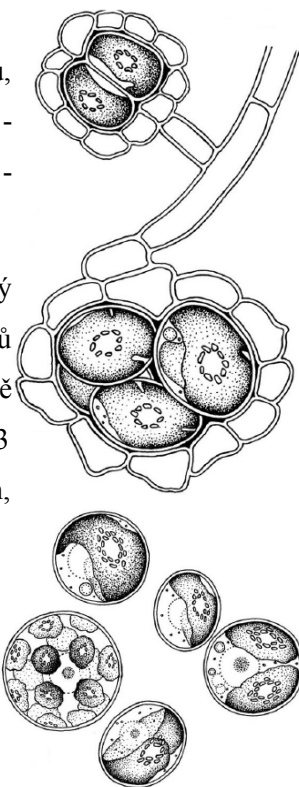
O jeho případné účasti v lišejníkové symbióze se zmiňuje Brand (1925) a vzhledem k předchozí synonymizaci s rodem *Protococcus* (který taky bývá v souvislosti s lichenizací uváděn) bychom o něm jako o fotobiontovi mohli uvažovat (Ahmadjian 1967). Nicméně současné studie tento fakt nepotvrzují (Thüs et al. 2011) a Honegger (2012) jej dokonce uvádí jako příklad řasy, která se této interakce nikdy neúčastní.

#### rod: *Pseudochlorella*

*Pseudochlorella* (Lund 1955) je eliptická či kokální řasa s tenkou buněčnou stěnou, která se někdy obaluje slizovou kapsou. Obsahuje deskovitý či šálkovitý chloroplast, na okrajích laločnatý, s jedním kulatým pyrenoidem. Rozmnožuje se pomocí eliptických autospor, kterých vzniká 2–16 v jedné buňce (Ettl a Gärtner 1995).

V současnosti známe tři druhy, *P. pyrenoidosa*, *P. pringsheimii* (dříve nazývaný *Chlorella pringsheimii*) a *P. subsphaerica* (dříve na základě morfologických znaků řazen do rodu *Elliptochloris*). Kmen blízký *P. pringsheimii* byl vyizolován ze silně kyselého prostředí bývalého dolu (optimální růst kmen vykazoval v rozmezí pH 3 až 5 (Hirooka et al. 2014)). Řasa byla nalezena ale i například v půdě v Alpách, rostoucí na kůře stromů či ve sladkých vodách v Turecku (Reisigl 1964, Gärtner 1994, Baytut et al. 2014)

Tschermak-Woess (1988) zmiňuje jako lišejníky asociované s fotobiontem rodu *Pseudochlorella* druhy *Stereocaulon microcarpum*, *Stereocaulon strictum*, *Micarea assimilata* a *Trapeliopsis granulosa*. Ettl a Gärtner (1995) uvádí druh *P. pyrenoidosa* jako fotobionta lišejníků rodu *Lecidea*. Voytsekhovich et al. (2011a) potvrzuje jeho přítomnost v lišejníku *Micarea assimilata* a doplňuje druh *Placynthiella dasaea* (Obr. 17). Lišejníkový rod *Phyllopsora* zmiňuje Rikkinen a Poinar (2008) jako další asociaci řasy *Pseudochlorella*, avšak přiznává, že jeho fotobionti nebyli dosud detailně zkoumáni.

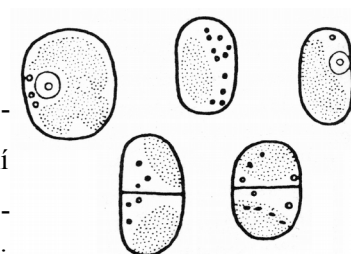


Obrázek 17: *Pseudochlorella*, buňky obalené hyfami *Placynthiella dasaea* (nahore) a samostatné buňky fotobionta (Voytsekhovich 2011)

#### 4.2.4 řád: Chlorellales

##### rod: *Nannochloris*

*Nannochloris* (Naumann 1921) (Obr. 18) je kokální eliptická řasa, která se nesdružuje do kolonií. Buňky existují samostatně či v páru a obsahují parietální chloroplast (Ettl a Gärtner 1995). Je to drobná vodní řasa, snášející široké rozmezí salinity i teploty, různé druhy tohoto rodu se vyskytují ve sladkých i slaných vodách (Witt et al. 1981).



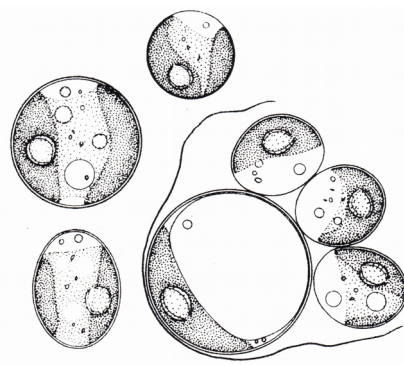
Obrázek 18: *Nannochloris normandinae* (Ettl a Gärtner 1995)

Druh *Nannochloris normandinae* byl popsán jako fotobiont lišejníku *Normandina pulchella* (Tschermak-Woess 1988), nicméně při molekulární analýze téhož rodu lišejníku nebyl výskyt řasy *Nannochloris* po-

tvrzen a jako fotobiont byla vždy nalezena *Diplosphaera* (Thüs et al. 2011). Žádný článek, který by dotyčnou řasu v souvislosti s lišejníky zmiňoval, již od roku 1990 nevyšel (vyjma citací z původního článku od Elizabeth Tschermak-Woess). Cytologická studie lišejníku *Normandina pulchella* (Mares et al. 1993) popisuje fotobionta jako silnostěnnou řasu s jedním laločnatým chloroplastem, s pyrenoidem a obsahujícím škrobové i lipidické granule a pro jeho určení se opět odkazuje na Tschermak-Woess. Domnívám se, že o jeho skutečné asociaci s mykobiontem lze značně pochybovat, je pravděpodobné, že při určování došlo k záměně s rodem *Diplosphaera*.

### rod: *Chlorella*

*Chlorella* (Beijerinck 1890) se svým typovým druhem *Chlorella vulgaris* (Obr. 19) byla definována jako kokální, samostatně žijící řasa s hladkou buněčnou stěnou bez slizového obalu (Ettl a Gärtner 1995). Z této jednoduché stavby vyplýval nedostatek morfologických znaků, pomocí kterých by bylo možné odlišit jednotlivé druhy a dokonce rody od sebe. V rámci rodu *Chlorella* tak bylo v průběhu doby popsáno více než 100 různých druhů (Bock et al. 2011, Guiry a Guiry 2015) a to na základě tvaru buněk, biochemických znaků, struktury buněčné stěny, přítomnosti či nepřítomnosti pyrenoidu a dalších vlastností. Součástí rodu byly druhy sladkovodní (Hirayama et al. 1989), mořské (Andreoli et al. 1999) i půdní (Chader et al. 2009).



Obrázek 19: *Chlorella vulgaris*  
(Ettl a Gärtner 1995)

Fylogenezí se zabývaly nově i studie založené na srovnávání sekvencí genů. Pomocí nich byla zjištěna jak pozice rodu uvnitř třídy Trebouxiophyceae, tak rozdělení linie na dvě vývojové větve: 1.) *Parachlorella* a příbuzné rody, 2.) *Chlorella* a příbuzné rody. V okolí kokálních řas *Chlorella* a *Parachlorella* se tak ocitly morfologicky rozličné rody, které byly do té doby zařazovány do jiných skupin. Například bylo zjištěno, že příbuzným rodu *Chlorella* je rod *Micractinium*, tvořící kolonie vybavené ostny, *Actinastrum*, spojující se do hvězdicovitých kolonií, či *Heynigia* se sférickými buňkami vzájemně propojenými můstky z buněčné stěny. Příbuzným rodu *Parachlorella* je rod *Dictyosphaerium* s morfologií podobnou rodu *Heynigia*, či *Closteriopsis* s protáhlými buňkami obsahujícími množství pyrenoidů (Krienitz et al. 2004, Luo et al. 2010).

Naopak, u mnoha řas, které byly považovány za součást rodu *Chlorella*, bylo odhaleno, že se jedná o vzájemně zcela nepříbuzné druhy a jejich podoba je pouze ekologickou adaptací. Bock et al. (2011) uvádí, že v současnosti by mělo nést rodové jméno *Chlorella* pouze pět z původních druhů: *C. vulgaris*, *C. lobophora*, *C. sorokiniana*, *C. heliozoae* a *C. variabilis*. Dále na základě molekulárně fylogenetické analýzy definuje dalších devět nových druhů. Žádný z těchto 14 druhů není uveden jako fotobiont lišejníku – vyskytují se však planktonní i půdní druhy, i druhy žijící jako endosymbionti jiných organismů: *C. heliozoae* existuje v symbióze s centrohelicí slunivkou *Acanthocystis turfacea*, několik linií *C. vulgaris* zas spolupracuje s různými druhy nálevníků – *Paramecium bursaria*, *Coleps hirtus*, *Euplotes daidaleos* či *Climatostomum virens* (Pröschold et al. 2011).



Ostatní druhy rodu *Chlorella* byly přejmenovány a nyní náleží do rodů *Chloroidium* (Darienko et al. 2010), *Parachlorella* (Krienitz et al. 2004), *Watanabea*, *Mychonastes*, *Scenedesmus*, *Muriella* a dalších (Huss et al. 1999).

Tschermak-Woess (1988) uvádí jako lichenizované řasy *C. lichina*, *C. saccharophila*, *C. ellipsoidea* a *C. sphaerica* z lišejníků *Lecidella elaeochroma* (podle studie Beck et al. (1998) založené na srovnání ITS sekvencí však tento rod asociuje s *Trebouxia arboricola*), *Placynthiella* (bez bližšího určení), *Chaenothecopsis exsertum*, *Chrysothrix chlorina*, *Trapelia coarctata*, *Woessia fusarioides* a *Pseudocyphellaria* (více druhů či poddruhů).

Řada autorů uvádí i u dalších lišejníků rod *Chlorella* jako fotobionta – často však jen pod označením *Chlorella* sp. (Hoshina a Imamura 2009, Muggia et al. 2013). Vzhledem k obtížnému určování druhů tohoto rodu je nutné přijímat informace o přítomnosti rodu *Chlorella* v konkrétních lišejnících vždy s obezřetností. To, zda se skutečně jedná o příslušníka rodu, či o jinou kokální řasu, která je pouze morfologicky blízká rodu *Chlorella*, bude nutné posoudit molekulárně, protože morfologické a ultrastrukturální znaky v tomto případě nejsou dostačující pro bezpečné určení.

Fotobionty v minulosti určené jako *Chlorella* je nutné také podrobit molekulární analýze, protože je možné, že jsou součástí druhu, který s druhem *Chlorella vulgaris* netvoří monofyletickou linii. V tom případě by měl být klasifikován jako součást rodu jiného.

#### **rod: Auxenochlorella**

*Auxenochlorella* (Kalina a Punčochářová 1987) je monotypický rod, obsahuje tedy pouze jediný druh – *Auxenochlorella protothecoides*. Molekulární studie však naznačují, že je v rámci rodu skrytá genetická diverzita. Darienko a Pröschold (2015) navrhují na základě fylogenetického výzkumu jeden z druhů, dříve náležící k rodu *Chlorella*, který se vyskytuje jako endosymbiont nezmara (*Hydra*) z kmene žahavců, přejmenovat na *Auxenochlorella symbiontica*. Studie také odhalily některé dosud nepopsané linie rodu (Pröschold et al. 2011, Kulichová et al. 2014, Darienko a Pröschold 2015).

*Auxenochlorella* příslušela dříve k rodu *Chlorella*, ale s typovým rodem *Chlorella vulgaris* netvoří monofyletickou linii (Pröschold et al. 2011).

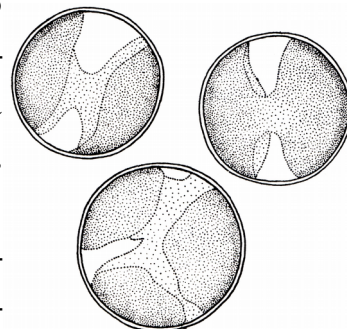
Thüs et al. (2011) uvádí jako fotobionta lišejníku *Psoroglaena stigonemoides* řasu *Auxenochlorella* sp., stejně tak i Nyati et al. (2007). Nejedná se však o tutéž linii, jako dosud popsáný druh *A. protothecoides*. *A. protothecoides* se jako fotobiont lišejníků nevyskytuje (Nyati et al. 2007). Je to mixotrofní řasa známá především z kortikolních mikrohabitátů (Kulichová et al. 2014), její výskyt je dáván do souvislosti s mizotoky dotyčných stromů (Darienko a Pröschold 2015).

#### 4.2.5 řád: Trebouxiales

Pro rody tohoto řádu je lišejníková symbióza typickou životní strategií: *Trebouxia* (Puymaly 1924) je vůbec nejčastějším lišejníkovým fotobiontem (Tschermak-Woess 1978, Honegger 2012) a i *Myrmecia* (Printz 1920) a *Asterochloris* (Tschermak-Woess 1980b) patří mezi rody hojně se účastníci těchto symbióz (Leliaert et al. 2012).

##### rod: *Myrmecia*

*Myrmecia* (Obr. 20) je kokální řasa, roste samostatně či se sdružuje do málo početných skupin. Samotné buňky jsou kulovité, mírně eliptické či hruškovité. Obsahují parietální nebo šálkovitý chloroplast bez pyrenoidu, který bývá rozdělen do 2–4 laloků. Rozmnožují se tvorbou dvouubičkatých zoospor, aplanospor či autospor (Ettl a Gärtner 1995). Rod obsahuje jak lichenizované, tak volně žijící, terestrické zástupce (Friedl a Bhattacharya 2002). V lichenizovaném stavu dosahují buňky menší velikosti, než v kultuře. Z rozmnožovacích propagulí pak tvoří pouze autospory. Chloroplast může být pozměněn a tím je ztížena identifikace fotobionta (Tschermak-Woess 1988).



Obrázek 20: *Myrmecia bisecta* (Ettl a Gärtner 1995)

Spolu s rody *Trebouxia* a *Asterochloris* náleží do řádu Trebouxiales (Friedl 1995, Neustupa et al. 2013, Lemieux et al. 2014), ale dlouho byla považována za příbuznou řasu rodu *Dictyochloropsis* (řada jeho druhů byla součástí rodu *Myrmecia*) (Friedl 1995). Dříve hojně uváděný fotobiont *M. reticulata* nyní náleží do rodu *Dictyochloropsis*.

V současnosti rod obsahuje osm druhů (Guiry a Guiry 2015), z toho je jako fotobiont zmiňován *M. biatorellae*, molekulární studie Thüs et al. (2011) dále uvádí řadu linií *Myrmecia* sp., příbuzných *M. biatorellae*, *M. israelensis* a *M. astigmatica*. Tvoří symbiózu s korovitými až lupenitými lišejníkovými rody *Placidium* a *Heteroplacidium*, které náleží do jedné vývojové větve v rámci čeledě Verrucariaceae.

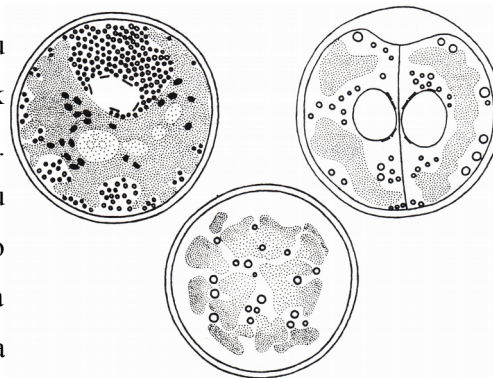
Tschermak-Woess (1988) zmiňuje dále jako mykobionty rody *Catapyrenium*, *Dermatocarpon* (molekulární studie však tuto asociaci nepotvrzují (Thüs et al. 2011, Fontaine et al. 2012)), *Lecidea*, *Lobaria* (potvrzuje Cordeiro et al. 2012), *Polysporina*, *Sarcogyne*, *Verrucaria* a *Psora*.

Nicméně, v posledních letech, po nástupu molekulárních metod, již nebyl rod *Myrmecia* v roli fotobionta důkladněji studován.

##### rod: *Asterochloris*

*Asterochloris* je kokální, sférická, eliptická či hruškovitá řasa s hvězdicovitým chloroplastem rozděleným do několika laloků, který obsahuje jeden, ale i více pyrenoidů (Ettl a Gärtner 1995). Může se rozmnožovat pomocí zoospor, aplanospor i autospor, kterých vzniká v buňce velké množství (Škaloud a Peksa 2008).

Typový druh *A. phycobiontica* byl roku 1980 vyčleněn z rodu *Trebouxia* (Tschermak-Woess 1980b), v řadě dalších prací však byl nadále uváděn jako *Trebouxia phycobiontica* (Obr. 21). Ovšem v tomto pojetí byl rod *Trebouxia* (vzhledem k příbuznému rodu *Myrmecia*) parafyletický (Friedl 1995) a ustanovení nového rodu bylo nutné. V průběhu zejména 80. a 90. let tak byla tato řasa střídavě označována jako *Trebouxia* a *Asterochloris* (Ettl a Gärtner 1995, Friedl 1995). Sledovaným znakem zde byla například schopnost tvorby autospor (Škaloud a Peksa 2008).



Obrázek 21: *Trebouxia phycobiontica*, nyní *Asterochloris phycobiontica* (Ettl a Gärtner 1995)

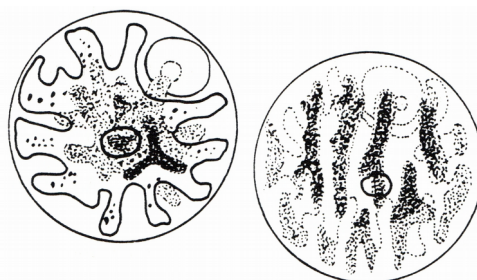
Rod patří mezi nejčastější řasové fotobionty lišejníků (Škaloud a Peksa 2010). Podle Honegger (2012) zahrnuje sedm druhů, databáze Algaebase uvádí druhů osm (Guiry a Guiry 2015). Typový *A. phycobiontica* byl popsán jako fotobiont lišejníku *Varricellaria carneonivea* (dnes *Anzina carneonivea*), dalšími druhy jsou *A. erici*, *A. excentrica*, *A. glomerata*, *A. italiana*, *A. irregularis* a *A. magna* (Škaloud a Peksa 2008, Guiry a Guiry 2015), opět v minulosti zařazované do rodu *Trebouxia*. V některých případech jsou označovány jako *Trebouxia* i nadále (Lokajová et al. 2014). Od něj se však odlišují jak molekulárně, tak změnou tvaru a postavení chloroplastu před buněčným dělením (Škaloud a Peksa 2008 podle Friedl a Gärtner 1988). Všechny uvedené druhy se vyskytují jako fotobionti lišejníků. Škaloud et al (2015).

Druhová diverzita však bude ve skutečnosti vyšší, Škaloud a Peksa (2010) ve své studii vymezili 16 monofyletických linií v rámci rodu, přičemž většina z nich nebyla shodná s dříve popsanými druhy. Šest bylo popsáno ve studii Škaloud et al (2015).

Zmíněné druhy rodu *Asterochloris* (uváděné někdy jako *Trebouxia*) asociují s řadou zástupců rodů *Cladonia*, *Lepraria*, *Cladia*, *Pilophorus*, *Stereocaulon* (*S. dactylophyllum*, *S. saxatile* a další) (Nelsen a Gargas 2007) či *Diploschistes muscorum* (Škaloud a Peksa 2010). Jednotlivé druhy rodu tak spolupracují s mnoha rozdílnými lišejníky, které se mohou morfologicky i ekologicky významně lišit.

### rod: *Trebouxia*

*Trebouxia* (Puymary 1924) (Obr. 22) je zelená, kokální, sférická řasa, obsahuje centrální hvězdicovitý chloroplast s krátkými laloky a jedním i více pyrenoidy (Friedl 1989). Buněčná stěna je tenká a nebaluje se slizem. Řasa se rozmnožuje pomocí zoospor nebo autospor, kterých je v buňce menší počet, než v případě rodu *Asterochloris* (Ettl a Gärtner 1995). Ahmadjian (2002) dokonce popisuje vlastní pozorování sexuálního rozmnožování a splývání gamet, které jsou údajně k nerozeznání od zoospor. Jiní autoři uvádí opak (Kroken a Taylor 2000) a většina ostatních se o možnosti pohlavního rozmnožování v rámci rodu *Trebouxia* vůbec nezmiňuje.



Obrázek 22: *Trebouxia jamesii* (Ettl a Gärtner 1995)

*Trebouxia* je nejdiverzifikovanějším rodem řádu Trebouxiales a současně nejčastějším fotobiontem lišejníků vůbec. Ahmadjian (2002) uvádí, že partnera tohoto rodu (vč. rodu *Asterochloris*) má více než polovina všech lišejníků, odhady se ale liší například kvůli ne vždy jasnému vymezení obou zmíněných rodů. Kroken a Taylor (2000) hodnotí zastoupení fotobionta rodu *Trebouxia* (vč. rodu *Asterochloris*) na 20 % lišejníků, s tím, že celá třída Trebouxiphyceae asociuje s 50–70 % lišejníků.

Existenci samostatných rodů *Asterochloris* a *Trebouxia* potvrzují svým výběrem partnerů i sami mykobionti: lišejníková čeleď Cladoniaceae (obsahující především keříčkovité zástupce) preferuje *Asterochloris*, čeleď Lecanoraceae (s převahou lišejníků korovitých) rod *Trebouxia* (Rambold et al. 1998).

Předmětem diskusí je stále fakt, zda dokáže *Trebouxia* existovat i volně žijící, či se vyskytuje pouze v lichenizované formě. Ahmadjian (1988, 2002) zastává názor, že *Trebouxia* je lichenizovanou formou řasy *Pleurastrum*, volně žijící se nevyskytuje a řídká pozorování řasy bez houbového partnera vysvětloval tím, že jde o nárost vzniklý z nepohlavní rozmnožovací částice lišejníku (která obsahuje oba partnery). Oproti tomu Tschermak-Woess (1978), Bubrick et al. (1984) či Mukhtar et al. (1994) jsou přesvědčeni o existenci volně žijící řasy *Trebouxia*. To potvrzují i některé nedávné studie, včetně molekulárních (Wornik a Grube 2009 podle Capitelli et al. 2007 a Taylor 1999, Beck et al. 2014 podle Sanders 2005 – zde proběhlo pozorování podobnou metodou umístění sklíček do přirozeného prostředí, jaká je popsána u rodu *Phycopeltis*), stále se však objevují názory z obou táborů (Piercey-Normore 2006).

Blaha et al. (2006) ve studii fotobiontů lišejníku rodu *Lecanora* (Lecanoraceae) vymezuje několik poměrně vzdálených linií rodu *Trebouxia*, označených *T. decolorans*, *T. incrustata*, *T. impressa*, *T. potteri/flava*, *T. simplex* a tři další, nepříbuzné dosavadním druhům. Kroken a Taylor (2000) rozděluje fotobionty rodu *Trebouxia* izolované z lišejníku *Letharia* také do řady větví, které jsou si evolučně velmi vzdáleny. Později bylo molekulárně prokázáno, že se mnohé z nich skládají z několika dalších linií, které by měly být vymezeny jako samostatné druhy (Helms et al. 2001). To vše ilustruje velkou a zatím nezachycenou komplexitu rodu, který skrývá množství nepopsaných linií a druhů.

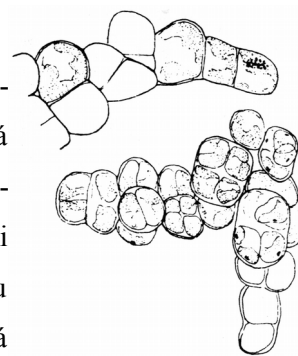
Vzhledem k tomu, že je *Trebouxia* nejhojnějším lišejníkovým fotobiontem a ke zmíněnému kvantu druhů, se kterými asociuje, nelze na tomto místě uvádět výčet druhů či rodů spolupracujících mykobiontů. Hojná je tato řasa např. v rámci zmíněné čeledi Lecanoraceae (Blaha et al. 2006), Physciaceae (Helms 2003) či Teloschistaceae (Nyati et al. 2014), naopak čeleď Verrucariaceae vyhledává spíše méně obvyklé fotobionty (Thüs et al. 2011). V oblastech s extrémními podmínkami, např. v oblastech suchých, převládají mezi lišejníky zástupci asociující s rodem *Trebouxia*. Příkladem je keříčkovitý lišejník *Teloschistes* z pouště Namib (Honegger 2012 podle Lange et al. 1990).

Podle Honegger (2012) zahrnuje rod 23 druhů, podle Algaebase 28 (Guiry a Guiry 2015). Nicméně, jak bylo řečeno, druhový koncept tohoto rodu stále není jasně stanoven.

#### 4.2.6 Trebouxiophyceae *incertae sedis*

##### rod: *Coccobotrys*

*Coccobotrys* (Chodat 1913) je zelená řasa zařazovaná tradičně do řádu Chaetophorales, třídy Chlorophyceae (Guiry a Guiry 2015). Nicméně recentní fylogenetická studie (Thüs et al. 2011) ji řadí spolu s příbuznou řasou *Leptosira* do třídy Trebouxiophyceae, jako sesterskou skupinu k řádu Trebouxiales. Je tvořena buňkami sdruženými do balíčků, shluky buněk se mohou dále větvit. Samotné buňky jsou kulaté, s parietálním chloroplastem bez pyrenoidu, ve starších nacházíme škrobová zrna. Tvoří sporangia s dvoubičíkatými zoosporami a aplanosporami (Ettl a Gärtner 1995). V dospělosti se buňky obalují slizem (Broady a Ingerfeld 1993).



Obrázek 23: *Coccobotrys verrucariae* (Ettl a Gärtner 1995)

*Coccobotrys verrucariae* (Obr. 23) byl pozorován i volně žijící, jako součást mikrobiálních krust (Flechtner et al. 2008). Tento rod je uváděn jako fotobiont lišejníků *Verrucaria nigrescens*, *Lecidea fuliginea* (Ettl a Gärtner 1995) a *Botryorepraria lesdainii* (Canals et al. 1997, Roldán a Hernández-Mariné 2009).

Ettl a Gärtner (1995) uvádí tři popsané druhy tohoto rodu, z toho dva fotobionty. Internetová databáze řas Algaebase obsahuje druhy pouze dva: *C. mucosus* a *C. verrucariae* (Guiry a Guiry 2015).

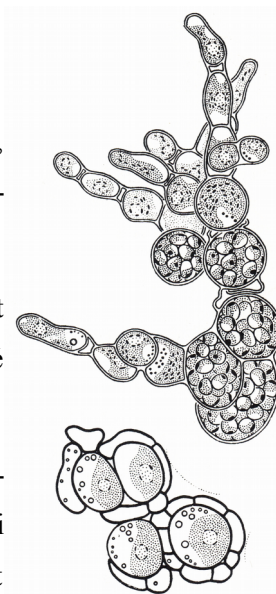
##### rod: *Leptosira*

*Leptosira* (Borzi 1883) (Obr. 24) je řasa tvořící chomáčky z krátkých, rozpadavých, větvených vláken. Samotné buňky mají kulovitý či nepravidelný tvar a obsahují parietální chloroplast s množstvím škrobových zrn.

Rozmnožuje se pomocí zoospor, aplanospor a byla u ní pozorována tvorba izogamet – mohla by být po řase *Prasiola* druhou z třídy Trebouxiophyceae, u které je známé pohlavní rozmnožování (Ettl a Gärtner 1995).

Neustupa et al. (2013) tento rod řadí do příbuznosti rodu *Apatococcus*, spolu se kterým tvoří sesterskou skupinu k *Watanabea*-cladu a rodu *Dictyochloropsis*. Oproti tomu Lemieux et al. (2014) jej staví do příbuznosti řádu Microthamniales. Thüs et al. (2011) uvádí rod *Leptosira* spolu s rodem *Coccobotrys* jako sesterskou skupinu řádu Trebouxiales.

Tschermak-Woess (1988) zmiňuje rod *Leptosira* jako fotobionta lišejníků *Veizdaea aestivalis* a *Thrombium epigaeum*. Ve druhém jmenovaném byla pozorována tvorba sporangii řasovým partnerem (Nakano a Ihda 1996 podle Tschermak-Woess 1953). Dalšími zúčastněnými lišejníky jsou *Ma-centina stigonemoides* (Roldán et al. 2004) či *Placynthiella uliginosa* (Voytsekhovich et al. 2011a). Nicméně asociace této řasy s houbovými partnery byly zatím studovány poměrně málo.

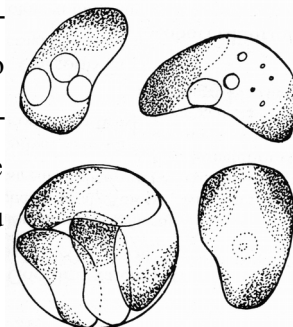


Obrázek 24: *Leptosira thrombii*, rozvinutá stélka (nahore), buňky omotané hyfami (dole) (Ettl a Gärtner 1995)

## rod: *Neocystis*

*Neocystis* (Hindák 1988) je zelená řasa, může mít kokální, oválný, srpkovitý, někdy i nepravidelný tvar. Obsahuje parietální chloroplast a rozmnožuje se pomocí autospor. Známé druhy terestrické, porůstající kameny i antropogenní substráty (např. sochy (Darienko et al. 2013)), i planktonní, žijící ve sladkých vodách. Podle Lemieux et al. (2014) tvoří rod *Neocystis* sesterskou skupinu k řádu Prasiolales – nachází se na jejich bázi.

Studie Eliáš et al. (2013) ukázala zajímavou skutečnost: několik řasových kmenů, původně řazených do různých druhů i rodů (*Ellipsoidion*, *Neocystis*, *Nephrodiella*), morfologicky rozdílných, se po molekulární analýze ukázaly jako blízce příbuzné a byly zařazeny do pouhých dvou druhů stejného rodu: *Neocystis brevis* a *Neocystis mucosa*. Setkáváme se zde tedy s odlišnou situací, než u celé řady jiných řas: obvykle nalézáme morfologicky sobě podobné řasy, u kterých molekulární analýza ukáže velkou skrytou diverzitu a nespočet neodhalených druhů.



Obrázek 25: *Coccomyxa brevis* (Ettl a Gärtner 1995)

Voytsekhovich et al. (2011a) uvádí rod *Neocystis* jako fotobionta lišejníku *Micarea misella*. Je to první zmínka o tomto rodu jako fotobiontu, proto vyžaduje ještě další prozkoumání (včetně molekulární analýzy, která v tomto výzkumu neproběhla). Vzhledem k podobnosti s řasou *Coccomyxa brevis* (Obr. 25), která se lišejníkových symbióz prokazatelně účastní, se lze domnívat, že mohlo dojít k chybnému určení.

## 4.3 třída: *Chlorophyceae*

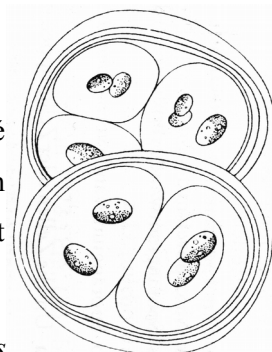
Podle Rambold et al. (1998) je s fotobionty třídy Chlorophyceae asociováno osm rodů lišejníků. Nicméně od té doby došlo k tolika taxonomickým změnám, že tento údaj můžeme brát pouze jako orientační v tom smyslu, že oproti třídě Trebouxiophyceae či Ulvophyceae se zástupci třídy Chlorophyceae účastní lišejníkových symbióz v daleko menší míře.

### 4.3.1 řád: *Sphaeropleales*

#### rod: *Gloeocystis*

*Gloeocystis* (Nägeli 1849) (Obr. 26) je řasa schopná tvořit makroskopické slizovité kolonie, ve kterých jsou nepravidelně roztroušené skupiny buněk v soustředných slizovitých kapsách. Buňky jsou eliptické či kulovité a obsahují parietální chloroplast s pyrenoidem. *Gloeocystis* se rozmnožuje tvorbou autospor (Ettl a Gärtner 1995).

Tschermak-Woess (1988) uvádí *Gloeocystis* jako fotobionta lišejníků *Bryophagus* (syn. *Cryptophagus*) *gloeocapsa*, *Lecidea fuliginosa* a *Epigloea bactrospora*. Ovšem novější články mluví v souvislosti s těmito lišejníky často pouze o fotobion-



Obrázek 26: *Gloeocystis polydermatica* (Ettl a Gärtner 1995)

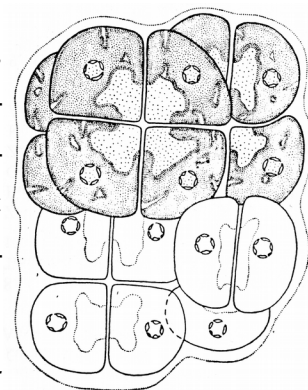
tovi, který svou podobou *Gloeocystis* připomíná a jeho lichenizaci nepotvrzují ani nevyvrací (Baloch et al. 2009, Vondrák et al. 2010).

V současné době je popsanych přibližně 10 druhů (Guiry a Guiry 2015).

#### 4.3.2 řád: Chlamydomonadales

rod: *Chlorosarcinopsis*

*Chlorosarcinopsis* (Herndon 1958) (Obr. 27) má mírně zploštělé, kulovité buňky, které se sdružují do kubických či nepravidelných balíčků, s parietálním nebo šálkovitým chloroplastem obsahujícím jeden i více pyrenoidů. Rozmnožuje se asexuálně tvorbou dvoubičíkatých zoospor, aplanospor, či sexuálně pomocí izogamet (Ettl a Gärtner 1995). Žije v půdě, byl izolován například z Negevské pouště v Izraeli (Friedmann et al. 1965) nebo ze středního Texasu (Cain 1964).



Obrázek 27: *Chlorosarcinopsis deficiens* (Ettl a Gärtner 1995)

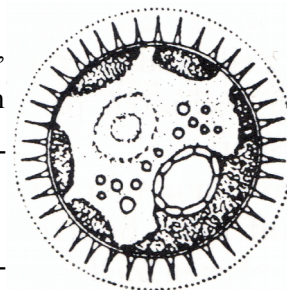
Podle Tschermak-Woess (1988) asociuje rod *Chlorosarcinopsis* s lišejníky *Lecidea lapicida* a *Lecidea plana*. Nicméně Beck (1999) ve své studii uvádí jako fotobionta *Lecidea lapicida* řasu *Trebouxia jamesii* subsp. *angustilobata* a Ettl a

Gärtner (1995) popisují všechny druhy rodu *Chlorosarcinopsis* pouze jako terestrické, vyskytující se v půdách, nikoliv jako fotobionty.

#### 4.3.3 Chlorophyceae incertae sedis

rod: *Trochiscia*

*Trochiscia* (Kützing 1834) (Obr. 28) je kokální řasa se silnější buněčnou stěnou, opatřenou pravidelnými, rovnými, krátkými výrůstky. Bývá obklopena slizovitým obalem. Buňka obsahuje nástěnný chloroplast, obvykle s jedním pyrenoidem. Porůstá skály či kůru stromů, vyžaduje nicméně vlhké prostředí (Ettl a Gärtner 1995).



Obrázek 28: *Trochiscia aciculifera* (Ettl a Gärtner 1995)

Fylogenetická pozice této řasy je nejasná, podle Buchheim et al. (2001) tvoří na základě srovnání sekvencí 26S a 18S rDNA spolu s rody *Cylindrocapsa*, *Elakatothrix* a *Treubaria* sesterskou skupinu k řádům Chaetophorales, Chaetopelti-

dales, Chlamydomonadales, Sphaeropleales a Oedogoniales ze třídy Chlorophyceae. Campo et al. (2010) uvádí tento rod také ve třídě Chlorophyceae, pozici však blíže nespecifikuje. Ve webově databázi Algaebase nalezneme informaci o její příslušnosti do čeledi Oocystaceae, která patří např. podle fylogenetické studie Pažoutová et al. (2010) na základě sekvencí 18S do řádu Chlorellales, třídy Trebouxiophyceae. Pröschold et Leliaert (2007) řadí čeleď Oocystaceae tamtéž. Kustatscher et al. (2014) uvádí rod *Trochiscia* v čeledi Oocystaceae. Atici (2009) při popisu nového druhu tohoto rodu, uvádí rod také v čeledi Oocystaceae, tu ale jako součást třídy Chlorophyceae.

Ettl a Gärtner (1995) nepřipouštějí, že by se rod *Trochiscia* vyskytoval jako fotobiont lišejníků, naopak Tschermak-Woess (1988) píše, že se jako fotobiont účastní symbiozy v lišejnících *Polyblastia hyperborea* a *Polyblastia amota*. Nedávné studie však u lišejníků rodu *Polyblastia* jako fotobionta zmiňují pouze řasu *Diplosphaera* (Thüs et al. 2011) nebo jen blíže neurčenou zelenou řasu (Savić a Tibell 2008).

Je patrné, že u tohoto rodu bude nutné prověřit jak jeho fylogenetickou pozici, tak to, zda je schopen asociace s mykobiontem a tvorby lišejníku – dosavadní znalosti jsou neúplné a nejednoznačné. To platí i pro předchozí rody *Chlorosarcinopsis* a *Gloeocystis*, u kterých také nejsou o tomto přesvědčivé důkazy.

#### 4.4 Chlorophyta *incertae sedis*

rod: *Pleurococcus*

Tuto řasu uvádí mezi fotobionty lišejníků například Ahmadjian (1993), avšak její identita není dosud vyjasněná. Různí autoři *Pleurococcus* synonymizují s rody *Prasiococcus* či *Prasiolopsis* (Ettl a Gärtner 1995), *Apatococcus* (Tiano et al. 1995, Lastra et al. 2000), *Desmococcus* (Buczko a Németh 2009, Knopova a Akam 2014) a dalšími zelenými kokálnými řasami. Algaebase (Guiry a Guiry 2015) řadí *Pleurococcus* do třídy Chlorophyceae, řádu Chaetophorales a uvádí popsanych šest druhů, avšak celkově rod hodnotí jako nejistý a vyžadující další prostudování.

## 5 Závěr

Některé řasy vývojové větve Chlorophyta zvolily jako svou životní strategii symbiózu s houbami a společně tvoří komplexní organismy, lišejníky. Každý z partnerů má v soužití svou roli a lišejník nevznikne bez účasti obou. Přesto je většina dosavadních studií soustředěna na mykobionta a žádná souhrnná práce o fotobiontech, která by reflektovala i současné molekulární poznatky, nevznikla.

Ve své bakalářské práci jsem charakterizovala řasové rody z linie Chlorophyta, které jsou jako fotobionti v literatuře zmiňováni. Stručně jsem je popsala a pokusila jsem se posoudit, zda je jejich tradiční určení v souladu s nedávnými poznatky.

Vývojová linie Chlorophyta obsahuje 15 dobře definovaných a molekulárně potvrzených rodů lišejníkových fotobiontů, u dalších šesti zmiňovaných existují pochybnosti, či je nutné provést revizi na úrovni rodu. Sedm, se kterými se v literatuře jako s fotobionty můžeme setkat, tuto interakci podle moderních výzkumů netvoří.

V následující tabulce tato fakta shrnuji (Tabulka 1). Zeleně označené rody jsou potvrzenými fotobionty, žlutě zbarvené nejsou potvrzené či jde o nejednoznačně definovaný rod, u červených současně názory předpokládají, že v lišejníkové symbióze nežijí.



Tabulka 1: Přehled zmiňovaných rodů

Rod	Poznámka
<i>Trentepohlia</i>	rod je hojným lišejníkovým fotobiontem
<i>Cephaleuros</i>	rod je lišejníkovým fotobiontem
<i>Phycopeltis</i>	rod je lišejníkovým fotobiontem
<i>Dilabifilum</i>	rod je lišejníkovým fotobiontem
<i>Apatococcus</i>	rod není molekulárně potvrzen jako lišejníkový fotobiont
<i>Dictyochloropsis</i>	je hojným lišejníkovým fotobiontem, samotný rod je však polyfyletický
<i>Chloroidium</i>	rod je fotobiontem lišejníků, zejména vyhledávajících extrémní stanoviště
<i>Parachloroidium</i>	rod může být lišejníkovým fotobiontem, vztah však dosud nebyl studován
<i>Elliptochloris</i>	rod je fotobiontem a současně tvoří řadu dalších symbiotických interakcí
<i>Coccomyxa</i>	rod je poměrně hojným lišejníkovým fotobiontem
<i>Stichococcus</i>	rod je fotobiontem, ale není dobře definován a prolíná se s rodem <i>Diplosphaera</i>
<i>Diplosphaera</i>	rod je poměrně hojným lišejníkovým fotobiontem
<i>Prasiola</i>	rod tvoří symbiózu s houbou, avšak není jasné, zda jde o lišejník či mykofykobiózu
<i>Desmococcus</i>	rod není molekulárně potvrzen jako lišejníkový fotobiont
<i>Pseudochlorella</i>	rod je často zmiňován jako fotobiont, ale nebyl molekulárně potvrzen
<i>Nannochloris</i>	rod není molekulárně potvrzen jako lišejníkový fotobiont
<i>Chlorella</i>	rod je v minulosti mnohokrát zmiňován jako fotobiont, ale není dobře definován
<i>Auxenochlorella</i>	rod je lišejníkovým fotobiontem
<i>Myrmecia</i>	rod je poměrně hojným fotobiontem lišejníků
<i>Asterochloris</i>	rod je hojným fotobiontem lišejníků
<i>Trebouxia</i>	rod je nejčastějším fotobiontem lišejníků
<i>Coccobotrys</i>	rod je lišejníkovým fotobiontem
<i>Leptosira</i>	rod je fotobiontem, vztah však dosud nebyl důkladněji studován
<i>Neocystis</i>	rod pravděpodobně není lišejníkovým fotobiontem
<i>Gloeocystis</i>	účast rodu na lišejníkové symbióze nebyla molekulárně potvrzena ani vyvrácena
<i>Chlorosarcinopsis</i>	rod podle molekulárních studií fotobiontem není
<i>Trochiscia</i>	molekulární studie lichenizaci rodu nepotvrzují
<i>Pleurococcus</i>	rod není spolehlivě definován

## Použitá literatura

- AHMADJIAN, Vernon, 1967. A guide to the algae occurring as lichen symbionts: isolation, culture, cultural physiology, and identification. *Phycologia*. roč. 6, č. 2, s. 127–160.
- AHMADJIAN, Vernon, 1993. The lichen photobiont: What can it tell us about lichen systematics? *Bryologist*. s. 310–313.
- AHMADJIAN, Vernon a J. B. JACOBS, 1970. The ultrastructure of lichens III. Endocarpon pusillum. *The Lichenologist*. roč. 4, č. 04, s. 268–270.
- AHMADJIAN, Vernon, 1988. The lichen alga *Trebouxia*: does it occur free-living? *Plant Systematics and Evolution*, 158.2-4: 243-247.
- AHMADJIAN, Vernon, 2002. *Trebouxia*: reflections on a perplexing and controversial lichen photobiont. In: *Symbiosis*. B.m.: Springer, s. 373–383
- AINSWORTH, Geoffrey Clough, Guy Richard BISBY, P. M. Kirk et al., 2001. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. Oct. 2001. 9th edition. *CABI Publishing*, Wallingford
- ANDREOLI, C.; RASCIO, Nicoletta; CASADORO, G., 1978. *Chlorella nana* sp. nov.(Chlorophyceae): a new marine *Chlorella*. *Botanica Marina*, 21.4: 253-256.
- AOKI, Mie, Taketo NAKANO, Hiroshi KANDA a Hironori DEGUCHI, 1998. Photobionts isolated from Antarctic lichens. *Journal of Marine Biotechnology*. roč. 6, s. 39–43.
- APTROOT, A. a VAN HERK, C. M., 2007. Further evidence of the effects of global warming on lichens, particularly those with *Trentepohlia* phycobionts. *Environmental Pollution*, 146.2: 293-298.
- ATHUKORALA, Sarangi N.P; Erwin HUEBNER a Michele D. PIERCEY-NORMORE, 2013. Identification and comparison of the 3 early stages of resynthesis for the lichen *Cladonia rangiferina*. *Canadian journal of microbiology*, 60.1: 41-52.
- ATICI, Tahir, 2009. *Trochiscia* (Chlorococcales) a new taxon from Central Anatolian Region, Turkey. *African Journal of Biotechnology* roč. 8, č. 11.
- BALOGH, E.; GILENSTAM, G.; WEDIN, M., 2009. Phylogeny and classification of *Cryptodiscus*, with a taxonomic synopsis of the Swedish species. *Fungal Diversity*, 38: 51-68.
- BAYTUT, Özgür, Cem Tolga GÜRKANLI, Arif GÖNÜLOL a İbrahim ÖZKOÇ, 2014. Molecular phylogeny of *Chlorella*-related chlorophytes (Chlorophyta) from Anatolian freshwaters of Turkey. *Turkish journal of botany*. roč. 38, s. 600–607.
- BECK, Andreas, 1999. Photobiont inventory of a lichen community growing on heavy-metal-rich rock. *The Lichenologist*. roč. 31, č. 05, s. 501–510.
- BECK, Andreas, Thomas FRIEDL a Gerhard RAMBOLD, 1998. Selectivity of photobiont choice in a defined lichen community: inferences from cultural and molecular studies. *New Phytologist*. roč. 139, č. 4, s. 709–720.
- BECK, Andreas, P. K. DIVAKAR, N. ZHANG, M. C. MOLINA a L. STRUWE, 2014. Evidence of ancient horizontal gene transfer between fungi and the terrestrial alga *Trebouxia*. *Organisms Diversity & Evolution*, 1-14.
- BEYERINCK, M. W., 1890. Culturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. *Botanische Zeitung* 47: 725-739, 741-754, 757-768, 781-785.
- BIALOSUKNIA, M. W., 1909. Sur un nouveau genre de Pleurococcacées. *Bull. Soc. Bot. Genève*, sér 2.1: 101-104.
- BLAHA, Juliane, Elisabeth BALOGH a Martin GRUBE, 2006. High photobiont diversity associated with the euryoecious lichen-forming ascomycete *Lecanora rupicola* (Lecanoraceae, Ascomycota). *Biological Journal of the Linnean Society*. roč. 88, č. 2, s. 283–293.
- BLANC, Guillaume, Irina AGARKOVA, Jane GRIMWOOD, Alan KUO, Andrew BRUEGGEMAN, David D. DUNIGAN, James GURNON, Istvan LADUNGA, Erika LINDQUIST, Susan LUCAS et al., 2012. The genome

- of the polar eukaryotic microalga *Coccomyxa subellipsoidea* reveals traits of cold adaptation. *Genome Biology*. roč. 13, č. 5, s. R39.
- BOCK, Christina, Lothar KRIENITZ a Thomas PROESCHOLD, 2011. Taxonomic reassessment of the genus *Chlorella* (Trebouxiophyceae) using molecular signatures (barcodes), including description of seven new species. *Fottea*. roč. 11, s. 293–312.
- BORZI, Antonino; Francesco Maria RAIMONDO a Luigi Naselli FLORES, 1883 Studi algologici: saggio di ricerche sulla biologia delle alghe: (fascicoli I. e II-tavole I-XXXI). *Edizioni "Naturama"*
- BOWLER, P. A. a P. W. RUNDEL, 1975. Reproductive strategies in lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society*. roč. 70, č. 4, s. 325–340.
- BRAND, F. a S. STOCKMAYER, 1925. Analyse der aërophilen Grünalgenanflüge, insbesondere der pleurococoiden Formen. Herausgegeben von S. Stockmayer. *Archiv für Protistenkunde* 52: 265-355.
- BROADY, Paul A., 1981. The ecology of sublithic terrestrial algae at the Vestfold Hills, Antarctica. *British Phycological Journal*. 9., roč. 16, č. 3, s. 231–240
- BROADY, Paul A., 1989. The distribution of *Prasiola calophylla* (Carmich.) Menegh. (Chlorophyta) in Antarctic freshwater and terrestrial habitats. *Antarctic science*. 1.02: 109-118.
- BROADY, Paul A. a Manfred INGERFELD, 1993. Three new species and a new record of chaetophoracean (Chlorophyta) algae from terrestrial habitats in Antarctica. *European Journal of Phycology*., roč. 28, č. 1, s. 25–31
- BRODO, I. M. a D. H. S. RICHARDSON, 1978. Chimeroid associations in the genus *Peltigera*. *Lichenologist* 10: s. 157-170
- BUBECK, J. A., 2005. Isolation and characterization of a new type of chlorovirus that infects an endosymbiotic *Chlorella* strain of the heliozoon *Acanthocystis turfacea*. *Journal of General Virology*, roč. 86, č. 10, s. 2871–2877
- BUBRICK, P., Margalith GALUN a A. FRENDSORFF, 1984. Observations on free-living *Trebouxia* De Puymalyand *Pseudotrebouxia* Archibald, and evidence that both symbionts from *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. can be found free-living in nature. *New Phytologist*, 97.3: 455-462.
- BUCHHEIM, Mark A., Eugenia A. MICHALOPULOS a Julie A. BUCHHEIM, 2001. Phylogeny of the Chlorophyceae with special reference to the Sphaeropleales: a study of 18S and 26S rDNA data. *Journal of Phycology*, 37.5: 819-835.
- BUCZKÓ, K. a J. NÉMETH, 2009. Contribution to the knowledge of Cyanobacteria and the algal flora of the Aggtelek National Park. In: Flora of the Aggtelek National Park, Cryptogams. Budapest: Hungarian Natural History Museum
- CAIN, Joseph, 1964. A preliminary survey of the algal flora of soils of certain areas of Texas. *The Southwestern Naturalist*, 166-170.
- CAMPO, Eva M. del, Alicia del HOYO, Leonardo M. CASANO, Fernando MARTÍNEZ-ALBEROLA a Eva BARRENO, 2010. A rapid and cost-efficient DMSO-based method for isolating DNA from cultured lichen photobionts. *Taxon*. s. 588–591.
- CANALS, A., et al., 1997. *Botryolepraria*, a new monotypic genus segregated from *Lepraria*. *The Lichenologist*, 29.04: 339-345.
- CAPPITELLI, Francesca, et al., 2007. Synthetic consolidants attacked by melanin-producing fungi: Case study of the biodeterioration of Milan (Italy) Cathedral marble treated with acrylics. *Applied and environmental microbiology*. 73.1: 271-277.
- CHADER, Samira; Hocine HACENE a Spiros N. AGATHOS, 2009. N. Study of hydrogen production by three strains of *Chlorella* isolated from the soil in the Algerian Sahara. *International journal of hydrogen energy*, 34.11: 4941-4946.
- CHAPMAN, Russell L., 1976. Ultrastructure of *Cephaleuros virescens* (Chroolepidaceae; Chlorophyta). I. Scanning electron microscopy of zoosporangia. *American Journal of Botany*, 1060-1070.

- CHAPMAN, Russell L. a Debra A. WATERS, 2002. Lichenization of the Trentepohliales. In: *Symbiosis B.m.: Springer*, s. 359–371.
- CHODAT, R., 1913. Monographie d'Algues en culture pure. *Materiaux pour la flore cryptogamique suisse*. Vol. IV., fasc. 2.
- COLE, Kathleen a Samuel AKINTOBI, 1963. The life cycle of *Prasiola meridionalis* Setchell and Gardner. *Canadian Journal of Botany*, 41.5: 661-668.
- CORDEIRO, Lucimara M.C., Flávio BEILKE, Franciele Lima BETTIM, Vanessa de Fátima REINHARDT, Yan-na D. RATTMANN a Marcello IACOMINI, 2012. (1→2) and (1→6)-linked  $\beta$ -d-galactofuranan of microalga *Myrmecia biatorellae*, symbiotic partner of *Lobaria linita*. *Carbohydrate Polymers*. 11., roč. 90, č. 4, s. 1779–1785
- CZARNOTA, Paweł a Beata GUZOW-KRZEMIŃSKA, 2010. A phylogenetic study of the *Micarea prasina* group shows that *Micarea micrococca* includes three distinct lineages. *The Lichenologist*. 1., roč. 42, č. 01, s. 7
- DAL GRANDE, Francesco, Andreas BECK, Carolina CORNEJO, Garima SINGH, Saran CHEENACHAROEN, Matthew P. NELSEN a Christoph SCHEIDEGGER, 2014. Molecular phylogeny and symbiotic selectivity of the green algal genus *Dictyochloropsis* s.l. (Trebouxiophyceae): a polyphyletic and widespread group forming photobiont-mediated guilds in the lichen family Lobariaceae. *New Phytologist*. 4., roč. 202, č. 2, s. 455–470
- DARIENKO, Tatjana, Markus GRUBER, Thomas PRÖSCHOLD a Michael SCHAGERL, 2013. Terrestrial microalgae on Viennese buildings. Dostupné z: <http://217.149.229.10/umweltschutz/nachhaltigkeit/pdf/gruber-markus-2013.pdf>
- DARIENKO, Tatyana, Lydia GUSTAVS, Opayi MUDIMU, Cecilia Rad MENENDEZ, Rhena SCHUMANN, Ulf KARSTEN, Thomas FRIEDL a Thomas PRÖSCHOLD, 2010. *Chloroidium*, a common terrestrial coccoid green alga previously assigned to *Chlorella* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *European Journal of Phycology*. 2., roč. 45, č. 1, s. 79–95
- EKMAN, Stefan a Måns SVENSSON, 2014. *Brianaria* (Psoraceae), a new genus to accommodate the *Micarea sylvicola* group. *The Lichenologist*, 46.03: 285-294.
- ELIÁŠ, Marek, 2009. *Pseudomarvania*, gen. nov. (Chlorophyta, Trebouxiophyceae), a new genus for “budding” subaerial green algae *Marvania aerophytica* Neustupa et Šejnohová and *Stichococcus ampulliformis* Handa. *Fottea*. roč. 9, s. 169–177.
- ELIÁŠ, Marek, Jiří NEUSTUPA, Marie PAŽOUTOVÁ a Pavel ŠKALLOUD, 2013. A case of taxonomic inflation in coccoid algae: *Ellipsoidion parvum* and *Neocystis vischeri* are conspecific with *Neocystis* (= *Nephrوديella*) *brevis* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae). *Phytotaxa*. 14.1., roč. 76, č. 2
- ERTZ, Damien, Jolanta MIADLIKOWSKA, François LUTZONI, Steven DESSEIN, Olivier RASPÉ, Nathalie VIGNERON, Valérie HOFSTETTER a Paul DIEDERICH, 2009. Towards a new classification of the Arthoniales (Ascomycota) based on a three-gene phylogeny focussing on the genus *Opegrapha*. *Mycological Research*. 1., roč. 113, č. 1, s. 141–152
- ETTL, Hanuš a Georg GÄRTNER, 1995. Syllabus der Boden-, Luft-und Flechtenalgen. Stuttgart. *New York*, 1995, 699.
- FARKAS, Edit a T. PÓCS, 1989. Foliicolous lichen mimicry of a rainforest treefrog. *Acta Botanica Hungarica*, 35.1-2: 73-76.
- FLECHTNER, Valerie R., Jeffrey R. JOHANSEN a Jayne BELNAP, 2008. The biological soil crusts of the San Nicolas Island: enigmatic algae from a geographically isolated ecosystem. *Western North American Naturalist*. roč. 68, č. 4, s. 405–436.
- FONTAINE, Kyle M., Andreas BECK, Elfie STOCKER-WÖRGÖTTER a Michele D. PIERCEY-NORMORE, 2012. Photobiont relationships and phylogenetic history of *Dermatocarpon luridum* var. *luridum* and related *Dermatocarpon* species. *Plants*. 10.10., roč. 1, č. 2, s. 39–60
- FONTAINE, Kyle M., et al., 2013 Genetic diversity of the lichen-forming alga, *Diplosphaera chodatii*, in North America and Europe. *The Lichenologist*, 45.06: 799-813.

- FRIEDL, Thomas, 1989. Comparative ultrastructure of pyrenoids in *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta). *Plant Systematics and Evolution*. 164.1-4: 145-159.
- FRIEDL, Thomas. 1995. Inferring taxonomic positions and testing genus level assignments in coccoid green lichen algae: A phylogenetic analysis of 18S ribosomal RNA sequences from *Dictyochloropsis reticulata* and from members of the genus *Myrmecia* (Chlorophyta, Trebouxioiophycelae cl. nov.). *Journal of Phycology*, 31: 632-639.
- FRIEDL, Thomas, 1996. Evolution of the polyphyletic genus *Pleurastrum* (Chlorophyta): inferences from nuclear-encoded ribosomal DNA sequences and motile cell ultrastructure. *Phycologia*, 35.5: 456-469.
- FRIEDL, Thomas a Cornelia ZELTNER, 1994. Assessing the relationships of some coccoid green lichen algae and the Microthamniales (Chlorophyta) with 18S ribosomal RNA gene sequence comparisons. *Journal of Phycology*. 30.3: 500-506.
- FRIEDL, Thomas a Debashish BHATTACHARYA, 2002. Origin and evolution of green lichen algae. In: Symbiosis. *Springer*, s. 341–357
- FRIEDMANN, I. a Roseli OCAMPO-PAUS, 1965. A new *Chlorosarcinopsis* from the Negev desert. *Journal of Phycology*, 1.4: 185-191.
- FRIES, E. M., 1832 *Systema mycologicum*, 3 (2): 261-524. *E. Moritz*, Greifswald, Germany
- GARBACKI, Nancy, et al., 1999. Contribution à l'étude de la flore des grottes de Belgique. *Belgian Journal of Botany*, 43-76.
- GÄRTNER, Georg, 1994. Zur Taxonomie aerophiler grüner Algenanflüge an Baumrinden. *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck*, 81: 51-59.
- GÄRTNER, Georg a Elisabeth INGOLIC, 1998. Problems in the identification of lichen photobionts. *Sauteria* 9. s. 373-380.
- GÄRTNER, Georg a Maya P. STOYNEVA, 2003. First study of aerophytic cryptogams on monuments in Bulgaria. *Berichte-naturwissenschaftlich medizinischen vereins in Innsbruck*. roč. 90, s. 73–82.
- GEITLER, Lothar, 1966. Die Chlorococcalen *Dictyochloris* und *Dictyochloropsis* nov. gen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, roč. 113.1, s. 155-164.
- GOOD, Barry H. a Russel L. CHAPMAN, 1978. The ultrastructure of *Phycopeltis* (Chroolepidaceae: Chlorophyta). I. Sporopollenin in the cell walls. *American journal of botany*, 27-33.
- GREUTER, Werner (ed.), 1988. International code of Botanical Nomenclature: Adopted by the Fourteenth International Botanical Congress. Königstein: Koeltz Scientific Books.
- GUIRY M.D. a G. M. Guiry, 2015. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on March and April 2015.
- HAMETNER, Christina, Elfie STOCKER-WÖRGÖTTER, Fabio RINDI a Martin GRUBE, 2014a. Phylogenetic position and morphology of lichenized Trentepohliales (Ulvophyceae, Chlorophyta) from selected species of Graphidaceae: Analyses of lichenized Trentepohliales. *Phycological Research*. 7., roč. 62, č. 3, s. 170–186
- HAMETNER, Christina, Elfriede STOCKER-WÖRGÖTTER a Martin GRUBE, 2014b. New insights into diversity and selectivity of trentepohlialean lichen photobionts from the extratropics. *Symbiosis*. 5., roč. 63, č. 1, s. 31–40
- HANDA, Shinji, Miho NAKAHARA, Hiromi TSUBOTA, Hironori DEGUCHI a Taketo NAKANO, 2003. A new aerial alga, *Stichococcus ampulliformis* sp. nov. (Trebouxioiophyceae, Chlorophyta) from Japan. *Phycological Research*. roč. 51, č. 3, s. 203–210.
- HEINIGER, Holly, Nicole L. GUNTER a Robert D. ADLARD, 2011. Re-establishment of the family Coccomyxidae and description of five novel species of *Auerbachia* and *Coccomyxa* (Myxosporae: Bivalvulida) parasites from Australian fishes. *Parasitology*, 138.04: 501-515.
- HELMS, Gert, 2003. Taxonomy and symbiosis in associations of Physciaceae and *Trebouxia*. Inauguraldissertation am Albrecht-von-Haller. Institut für Pflanzenwissenschaften, Experimentelle Phykologie und Sammlung von Algenkulturen der Georg-August-Universität Göttingen, Göttingen. 1-156.

- HELMS, G, T. FRIEDL, G. RAMBOLD a H. MAYRHOFER, 2001. Identification of photobionts from the lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing. *The Lichenologist*. 1., roč. 33, č. 1, s. 73–86
- HERNDON, Walter, 1958. Studies on chlorosphaeracean algae from soil. *American Journal of Botany*, 298-308.
- HINDÁK, František, 1988. Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae). IV. *Biologické Práce* 34: 1-264.
- HIRAYAMA, K., I. MARUYAMA a T. MAEDA, 1989. Nutritional effect of freshwater *Chlorella* on growth of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Hydrobiologia*, 186.1: 39-42.
- HIROOKA, S., S. HIGUCHI, A. UZUKA, H. NOZAKI A S. Y. MIYAGISHIMA, 2014. Acidophilic green alga *Pseudochlorella* sp. YKT1 accumulates high amount of lipid droplets under a nitrogen-depleted condition at a low-pH. *PloS one*, 9(9), e107702.
- HOEK, Christiaan, 1995. Algae: an introduction to phycology. *Cambridge university press*, Cambridge. 9
- HOFFMANN, Lucien, Luc ECTOR a Igor KOSTIKOV, 2007. Algal flora from limed and unlimed forest soils in the Ardenne (Belgium). *Systematics and Geography of Plants*, s. 15-90.
- HOLCOMB G. E., 1986. Hosts of the parasitic alga *Cephaleuros virescens* in Louisiana and new host records for the continental United States. *Plant Disease*, 70.11.
- HONEGGER, Rosmarie, 1987. Questions about pattern formation in the algal layer of lichens with stratified (heteromerous) thalli. *Bibliotheca Lichenologica*, 25: 59-71.
- HONEGGER, Rosmarie, 1992. Lichens, mycobiont-photobiont relationships. In: Reiser W. (ed) Algae and symbioses: plants, animals, fungi, viruses, interactions explored. *BioPress Ltd*, Bristol, UK, s. 255-275
- HONEGGER, Rosmarie, 2000. Simon Schwenderer (1829-1919) and the dual hypothesis of lichens. *The Bryologist*. roč. 103, č. 2, s. 307–313.
- HONEGGER, Rosmarie, 2009. Lichen-forming fungi and their photobionts. In: Plant relationships. *Springer Berlin Heidelberg*. p. 307-333.
- HONEGGER, Rosmarie, 2012. The symbiotic phenotype of lichen-forming Ascomycetes and their endo-and epibionts. In: Fungal associations. *Springer Berlin Heidelberg*. p. 287-339.
- HOSHINA, Ryo a Nobutaka IMAMURA, 2008. Multiple origins of the symbioses in *Paramecium bursaria*. *Protist*, 159.1: 53-63.
- HOSHINA, Ryo a Nobutaka IMAMURA, 2009. Phylogenetically close group I introns with different positions among *Paramecium bursaria* photobionts imply a primitive stage of intron diversification. *Molecular biology and evolution*, roč. 26.6, s. 1309-1319.
- HUSS, Volker AR, Carola FRANK, Elke C. HARTMANN, Monika HIRMER, Annette KLOBOUCEK, Barbara M. SEIDEL, Petra WENZELER a Erich KESSLER, 1999. Biochemical taxonomy and molecular phylogeny of the genus *Chlorella* sensu lato (Chlorophyta). *Journal of Phycology*. roč. 35, č. 3, s. 587–598.
- JAHNS, H. M., 1982. The cyclic development of mosses and the lichen *Baeomyces rufus* in an ecosystem. *The Lichenologist*. roč. 14, č. 03, s. 261–265.
- JOHNSON, L.R. a David M. JOHN, 1990. Observations on *Dilabifilum* (Class Chlorophyta, order Chaetophorales sensu stricto) and allied genera. *British Phycological Journal*. 3., roč. 25, č. 1, s. 53–61
- KALINA, Tomáš, et al., 1987. Taxonomy of the subfamily Scotiellocoystoideae Fott 1976 (Chlorellaceae, Chlorophyceae). *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie*, Supplement Volumes, 473-521.
- KANTVILAS, Gintaras, 2005. Two ephemeral species of the lichen genus *Absconditella* (Stictidaceae) new to Tasmania. *Muelleria*, 21: 91-95.
- KARSTEN, Ulf, et al., 2005. Mycosporine-like amino acids and phylogenies in green algae: *Prasiola* and its relatives from the Trebouxiophyceae (Chlorophyta) 1. *Journal of Phycology*, 41.3: 557-566.
- KATANA, Agnieszka, et al., 2001. Phylogenetic position of *Koliella* (Chlorophyta) as inferred from nuclear and chloroplast small subunit rDNA. *Journal of Phycology*, 37.3: 443-451.

- KOHLMEYER, Jan, M. W. HAWKES, 1983: A suspected case of mycophycobiosis *between Mycosphaerella apophlaeae* (Ascomycetes) and *Apophlaea* spp. (Rhodophyta). *Journal of Phycology* 19: 257-260
- KOHLMEYER, Jan, David L. HAWKSWORTH a Brigitte VOLKMANN-KOHLMEYER, 2004. Observations on two marine and maritime "borderline" lichens: *Mastodia tessellata* and *Collembosidium pelvetiae*. *Mycological Progress*. roč. 3, č. 1, s. 51–56.
- KONOPOVA, Barbora a Michael AKAM, 2014. The Hox genes Ultrabithorax and abdominal-A specify three different types of abdominal appendage in the springtail *Orchesella cincta* (Collembola). *EvoDevo*, 5: 2.
- KOVAČEVIĆ, Goran, Sandra RADIĆ, Biserka JELENČIĆ, Mirjana KALAFATIĆ, Hrvoje POSILOVIĆ a Branka PEVALEK-KOZLINA, 2010. Morphological features and isoenzyme characterization of endosymbiotic algae from green hydra. *Plant Systematics and Evolution* 1., roč. 284, č. 1-2, s. 33–39.
- KRIENITZ, Lothar, et al., 2004. Phylogenetic relationship of *Chlorella* and *Parachlorella* gen. nov. (Chlorophyta, Trebouxiophyceae). *Phycologia*, 43.5: 529-542.
- KROKEN, Scott a John W. TAYLOR, 2000. Phylogenetic species, reproductive mode, and specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with the fungal genus *Letharia*. *The Bryologist*. roč. 103, č. 4, s. 645–660.
- KULICHOVÁ, Jana, Pavel ŠKALOUD a Jiří NEUSTUPA, 2014. Molecular diversity of green corticolous microalgae from two sub-Mediterranean European localities. *European Journal of Phycology*. 3.7., roč. 49, č. 3, s. 345–355
- KUSTATSCHER, Evelyn, Nora DOTZLER, Thomas N. TAYLOR a Michael KRINGS, 2014. Microfossils with suggested affinities to the Pyramimonadales (Pyramimonadophyceae, Chlorophyta) from the lower devonian rhyolite chert. *Acta Palaeobotanica*. 1.1., roč. 54, č. 2
- KÜTZING, Friedrich Traugott., 1834. Synopsis Diatomearum oder, Versuch einer systematischen Zusammenstellung der Diatomeen. *Schwetschke*
- LAJEUNESSE, T. C. a R. K. TRENCH, 2000. Biogeography of two species of *Symbiodinium* (Freudenthal) inhabiting the intertidal sea anemone *Anthopleura elegantissima* (Brandt). *The Biological Bulletin*. roč. 199, č. 2, s. 126–134.
- LASTRA, Ana Rifón a Ángela Noguerol SEOANE, 2000. Algunas Chaetophorales (Chlorophyta) subaéreas interesantes para la Península Ibérica. *Portugaliae Acta Biologica*, 19.1: 81-90.
- LAWREY, James D. a Paul DIEDERICH, 2003. Lichenicolous fungi: interactions, evolution, and biodiversity. *The Bryologist*. roč. 106, č. 1, s. 80–120.
- LÉGER, H. L. a E. HESSE, 1907. Sur une nouvelle Myxosporidie parasite de la sardine. *Allier*
- LELIAERT, Frederik, David R. SMITH, Hervé MOREAU, Matthew D. HERRON, Heroen VERBRUGGEN, Charles F. DELWICHE a Olivier DE CLERCK, 2012. Phylogeny and molecular evolution of the green algae. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 1., roč. 31, č. 1, s. 1–46
- LEMIEUX, Claude, Christian OTIS a Monique TURMEL, 2014. Chloroplast phylogenomic analysis resolves deep-level relationships within the green algal class Trebouxiophyceae. *BMC evolutionary biology*. roč. 14, č. 1, s. 211.
- LETSCH, Molly R., Gisèle MULLER-PARKER, Thomas FRIEDL a Louise A. LEWIS, 2009. *Elliptochloris marina* sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), symbiotic green alga of the temperate pacific sea anemones *Aanthopleura xanthogrammica* and *A. elegantissima* (A. anthozoa, Cnidaria). *Journal of Phycology*. 10., roč. 45, č. 5, s. 1127–1135
- LEWIS, Louise A. a Richard M. MCCOURT, 2004. Green algae and the origin of land plants. *American journal of Botany*. roč. 91, č. 10, s. 1535–1556.
- LOPEZ-BAUTISTA, Juan M., 2006. Molecular systematics of the subaerial green algal order Trentepohliales: an assessment based on morphological and molecular data. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 1.7., roč. 56, č. 7, s. 1709–1715
- LOPEZ-BAUTISTA, Juan M., Debra A. WATERS a Russell L. CHAPMAN, 2002. The Trentepohliales revisited. *Constancia*. roč. 83, č. 1, s. 1–23.

- LÜCKING, R. a M. GRUBE, 2002. Facultative parasitism and reproductive strategies in *Chroodiscus* (Ascomycota, Ostropales). *Stappia* 80, s. 267-292
- LÜCKING, R., J. D. LAWREY, M. SIKAROODI, P. M. GILLEVET, J. L. CHAVES, H. J. M. SIPMAN a F. BUNGARTZ, 2009. Do lichens domesticate photobionts like farmers domesticate crops? Evidence from a previously unrecognized lineage of filamentous cyanobacteria. *American Journal of Botany*. 1.8., roč. 96, č. 8, s. 1409–1418
- LUND, J. W. G., 1955. *Pseudochlorella* nov. nom. *Plant Systematics and Evolution*, 102.1: 104-104.
- LUO W., T. PRÖSCHOLD, C. BOCK a L. KRIENITZ, 2010. Generic concept in *Chlorella*-related coccoid green algae (Chlorophyta, Trebouxiophyceae). *Plant Biology*, 12(3), 545-553.
- MARES, Donatella, A. BRUNI a M. P. FASULO, 1993. Contribution to the study of *Normandina pulchella*: a cytological approach. In: *Orsis: organismes i sistemes*. s. 033–40
- MATTHEWS, Sharon W.; TUCKER, Shirley C.; CHAPMAN, Russell L., 1989. Ultrastructural features of mycobionts and trentepohliaceous phycobionts in selected subtropical crustose lichens. *Botanical Gazette*, 417-438.
- MENEGHINI, Giuseppe, 1838. Cenni sulla organografia e fisiologia delle alghe. *Coi tipi della Minerva*
- MILLARDET, Pierre Marie Alexis, 1870. De la germination des zygospores dans les genres *Closterium* et *Staurastrum* et sur un genre nouveau d'algues chlorosporees. *Silbermann*
- MOTTI, Chiara, et al., 2005. First report of a species of *Prasiola* (Chlorophyta: Prasiolacea) from the Mediterranean Sea (Lagoon of Venice). *Scientia Marina*, 69.3: 343-346.
- MUGGIA, Lucia, Elisabeth BALOCH, Edith STABENTHEINER, Martin GRUBE a Mats WEDIN, 2011. Photobiont association and genetic diversity of the optionally lichenized fungus *Schizoxylon albescens*: Optional lichenization in *Schizoxylon albescens*. *FEMS Microbiology Ecology* 2., roč. 75, č. 2, s. 255–272
- MUGGIA, Lucia, Lucie VANČUROVÁ, Pavel ŠKALOUD, Ondřej PEKSA, Mats WEDIN a Martin GRUBE, 2013. The symbiotic playground of lichen thalli - a highly flexible photobiont association in rock-inhabiting lichens. *FEMS Microbiology Ecology*. 8., roč. 85, č. 2, s. 313–323
- MUKHTAR, A., J. GARTY a M. GALUN, 1994. Does the lichen alga *Trebouxia* occur free-living in nature: further immunological evidence. *Symbiosis*. 17.2-3: 247-253.
- NADSON, G., 1906. The morphology of the lower algae. III Chlorobium limicola Nads., the green chlorophyll bearing microbe. *Bull. Jard. Bot. St. Petersb*, 6: 190-194.
- NÄGELI, C. W., 1849. Gattungen einzelliger Algen, physiologisch und systematisch bearbeitet. 137 pp., pis. 1-8.
- NAKANO, Taketo a Taka-aki IHDA, 1996. The identity of photobionts from the lichen *Pyrenula japonica*. *The Lichenologist*. roč. 28, č. 05, s. 437–442.
- NAUMANN, Einar, 1921. Notizen zur Systematik der Süßwasseralgen. *Almquist & Wiksell*
- NELSEN, Matthew P. a Andrea GARGAS, 2007. Dissociation and horizontal transmission of codispersing lichen symbionts in the genus *Lepraria* (Lecanorales: Stereocaulaceae). *New Phytologist*. 177.1: 264-275
- NELSEN, Matthew P., Eimy Rivas PLATA, Carrie J. ANDREW, Robert LÜCKING a H. Thorsten LUMBSCH, 2011. Phylogenetic diversity of Trentepohlialean algae associated with lichen-forming fungi 1: Trentepohlialean algae in lichens. *Journal of Phycology*. 4., roč. 47, č. 2, s. 282–290
- NELSON, Scot Charles, 2008. *Cephaleuros* species, the plant-parasitic green algae. B.m.: University of Hawai'i at Manoa, College of Tropical Agriculture and Human Resources, *Cooperative Extension Service*. Dostupné z: <http://www.ctahr.hawaii.edu/oc/freepubs/pdf/pd-43.pdf>
- NEUSTUPA, Jiří, 1998. *Prasiola crispa* (Lightfoot) Meneghini in Královská obora in Prague. *Novit. Bot. Univ. Carol*. roč. 12, s. 35–39.
- NEUSTUPA, Jiří, Marek ELIÁŠ, Pavel ŠKALOUD, Yvonne NĚMCOVÁ a Lenka ŠEJNOHOVÁ, 2011. *Xylochloris irregularis* gen. et sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), a novel subaerial coccoid green alga. *Phycologia*. 7.1., roč. 50, č. 1, s. 57–66



- NEUSTUPA, Jiří, Yvonne NĚMCOVÁ, Jana VESELÁ, Jana STEINOVÁ a Pavel ŠKALOU, 2013. *Parachloroidium* gen. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), a novel genus of coccoid green algae from subaerial corticolous biofilms. *Phycologia*. roč. 52, č. 5, s. 411–421.
- NYATI, Shyam, A. BECK a Rosmarie HONEGGER, 2007. Fine structure and phylogeny of green algal photobionts in the microfilamentous genus *Psoroglaena* (Verrucariaceae, Lichen-Forming Ascomycetes). *Plant Biology*. 5., roč. 9, č. 3, s. 390–399
- NYATI, Shyam, Sandra SCHERRER, Silke WERTH a Rosmarie HONEGGER, 2014. Green-algal photobiont diversity (*Trebouxia* spp.) in representatives of Teloschistaceae (Lecanoromycetes, lichen-forming ascomycetes). *The Lichenologist*. 3., roč. 46, č. 02, s. 189–212
- O'BRIEN, Heath E., Jolanta MIADLIKOWSKA a François LUTZONI, 2005. Assessing host specialization in symbiotic cyanobacteria associated with four closely related species of the lichen fungus *Peltigera*. *European Journal of Phycology*. 11., roč. 40, č. 4, s. 363–378
- O'BRIEN, Heath E., Jolanta MIADLIKOWSKA a François LUTZONI, 2013. Assessing population structure and host specialization in lichenized cyanobacteria. *New Phytologist*. 4., roč. 198, č. 2, s. 557–566
- OTT, S., 1987. Reproductive strategies in lichens. *Bibliotheca Lichenologica*, 25: 81–93.
- PALICE, Zdeněk, Imke SCHMITT a H. Thorsten LUMBSCH, 2005. Molecular data confirm that *Omphalina foliacea* is a lichen-forming basidiomycete. *Mycological Research*. 4., roč. 109, č. 4, s. 447–451
- PALM, B. T., 1934 On parasitic and epiphyllous Algae. II. *Stomatochroon*, a genus of stomaticolous Chroolepideae. *Ark. Bot*, 25: 1–16.
- PARACER, Surindar a Vernon AHMADJIAN, 2000. Symbiosis: an introduction to biological associations. Oxford: *Oxford University Press*.
- PAŽOUTOVÁ, Marie, Pavel ŠKALOU a Katarína NEMJOVÁ, 2010. Phylogenetic position of *Ooplanctella planoconvexa*, gen. et comb. nova and *Echinocoleum elegans* (Oocystaceae, Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *Fottea*. roč. 10, č. 1, s. 75–82.
- PEKSA, Ondřej a Pavel ŠKALOU, 2011. Do photobionts influence the ecology of lichens? A case study of environmental preferences in symbiotic green alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae): Do photobionts influence lichen ecology? *Molecular Ecology*. 9., roč. 20, č. 18, s. 3936–3948.
- PEREZ-ORTEGA, Sergio, Asunción de los RIOS, Ana CRESPO a Leopoldo G. SANCHO, 2010. Symbiotic lifestyle and phylogenetic relationships of the bionts of *Mastodia tessellata* (Ascomycota, incertae sedis). *American Journal of Botany*. 1.5., roč. 97, č. 5, s. 738–752.
- PEVELING, Elisabeth a Margalith GALUN, 1976. Electron-microscopical studies on the phycobiont *Coccomyxa schmidle*. *New Phytologist*. roč. 77, č. 3, s. 713–718.
- PIERCEY-NORMORE, Michele D., 2006. The lichen-forming ascomycete *Evernia mesomorpha* associates with multiple genotypes of *Trebouxia jamesii*. *New Phytologist*. 2., roč. 169, č. 2, s. 331–344
- PRINTZ, H. 1939. Vorarbeiten zu einer Monographie der Trentepohliaceae. *Nytt Magazin for Naturvidenskaberne* 80: 137–210.
- PRÖSCHOLD, Thomas; LELIAERT, Frederik. 2007. Systematics of the green algae: conflict of classic and modern approaches. *Systematics association special volume*, 75: 123.
- PRÖSCHOLD, Thomas, Tatyana DARIENKO, Paul C. SILVA, Werner REISSER a Lothar KRIENITZ, 2011. The systematics of *Zoochlorella* revisited employing an integrative approach: Systematics of *Zoochlorella* revisited. *Environmental Microbiology*. 2., roč. 13, č. 2, s. 350–364
- PUYMALY, A. de, 1924. Le *Chlorococcum humicola* (Naeg.) Rabenh. *Rev. algol*, 1.2: 1–8.
- RAMBOLD, Gerhard, Thomas FRIEDL a Andreas BECK, 1998. Photobionts in lichens: possible indicators of phylogenetic relationships? *Bryologist*. s. 392–397.
- RATHS, Hermine., 1938. Experimentelle Untersuchungen mit Flechtengonidien aus der Familie der Caliciaceen.. PhD Thesis. Diss. Naturwiss. ETH Zürich, Nr. 980, 0000. Ref.: Gäumann, E.; Korref.: Jaag, O.

- REDHEAD, S. A., F. LUTZONI, J. M. MONCALVO a R. VILGALYS, 2002. Phylogeny of agarics: partial systematic solutions for core omphalinoid genera in the Agaricales (euagarics). *Mycotaxon*, 83, 19-57.
- REISIGL, Herbert, 1964. Zur Systematik und Ökologie alpiner Bodenalggen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 111.4: 402-499.
- RIKKINEN, J. a G. O. POINAR, 2008. A new species of *Phyllopsora* (Lecanorales, lichen-forming Ascomycota) from Dominican amber, with remarks on the fossil history of lichens. *Journal of Experimental Botany*. 16.2., roč. 59, č. 5, s. 1007–1011
- RINDI, Fabio, 2010. Reproduction and life history of the green alga *Prasiola linearis* Jao (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *Botanica Marina*. 1.1., roč. 53, č. 1, s. 1–7.
- RINDI, Fabio a Michael D. GUIRY, 2002. Diversity, life history, and ecology of *Trentepohlia* and *Printzina* (Trentepohliales, Chlorophyta) in urban habitats in western Ireland. *Journal of Phycology*, 38.1: 39-54.
- RINDI, Fabio, Michael D. GUIRY a Juan M. LOPEZ-BAUTISTA, 2006. New records of Trentepohliales (Ulvophyceae, Chlorophyta) from Africa. *Nova Hedwigia*. 1.11., roč. 83, č. 3, s. 431–449.
- RINDI, Fabio, Daryl W. LAM a Juan M. LOPEZ-BAUTISTA, 2009. Phylogenetic relationships and species circumscription in *Trentepohlia* and *Printzina* (Trentepohliales, Chlorophyta). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 8., roč. 52, č. 2, s. 329–339.
- RINDI, Fabio, Lynne MCIVOR, Alison R. SHERWOOD, Thomas FRIEDL, Michael D. GUIRY a Robert G. SHEATH, 2007. Molecular phylogeny of the green algal order Prasiolales (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *Journal of Phycology*. 8., roč. 43, č. 4, s. 811–822
- RINDI, Fabio, Tatiana I. MIKHAILYUK, Hans J. SLUIMAN, Thomas FRIEDL a Juan M. LOPEZ-BAUTISTA, 2011. Phylogenetic relationships in *Interfilum* and *Klebsormidium* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2., roč. 58, č. 2, s. 218–231
- ROLDÁN, M. et al., 2004. Distribution of phototrophic biofilms in cavities (Garraf, Spain). *Nova Hedwigia*, 78.3-4: 329-351.
- ROLDÁN, Mònica a Mariona HERNÁNDEZ-MARINÉ, 2009. Exploring the secrets of the three-dimensional architecture of phototrophic biofilms in caves. *International Journal of Speleology*. roč. 38, č. 1, s. 5.
- ŘEHÁKOVÁ, H., 1968 Lišejníkové řasy z rodu *Trebouxia*, *Diplosphaera* a *Myrmecia*. Kand. Dis., Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze. Fakulta přírodovědecká.
- SANDERS, William B., 2002. In situ development of the foliicolous lichen Phyllophiale (Trichotheliaceae) from propagule germination to propagule production. *American journal of botany*. roč. 89, č. 11, s. 1741–1746.
- SANDERS, William B., 2005. Observing microscopic phases of lichen life cycles on transparent substrata placed in situ. *The Lichenologist*. 8.9., roč. 37, č. 05, s. 373
- SANDERS, William B., Richard L. MOE a Carmen ASCASO, 2004. The intertidal marine lichen formed by the pyrenomycete fungus *Verrucaria tavaresiae* (Ascomycotina) and the brown alga *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae): thallus organization and symbiotic interaction. *American journal of botany*. roč. 91, č. 4, s. 511–522.
- SAVIĆ, Sanja a Leif TIBELL, 2008. *Atla*, a new genus in the Verrucariaceae (Verrucariales). *The Lichenologist*. 7., roč. 40, č. 04.
- SCHMIDLE, W., 1901. Über drei Algengenera. *Berichte Deutscher Botanischer Gesellschaft*
- SCHWENDENER, Simon., 1869. Die Algentypen der Flechtengonidien. *C. Schultze*
- SHERWOOD, Alison R., David J. GARBARY a Robert G. SHEATH, 2000. Assessing the phylogenetic position of the Prasiolales (Chlorophyta) using rbcL and 18S rRNA gene sequence data. *Phycologia*, 39.2: 139-146.
- SMITH, V. R. a N. J. M. GREMMEN, 2001. Photosynthesis in a sub-Antarctic shore-zone lichen. *New phytologist*. roč. 149, č. 2, s. 291–299.
- SOMMARUGA, Ruben a Bettina SONNTAG, 2009. Photobiological aspects of the mutualistic association between *Paramecium bursaria* and *Chlorella*. In: Endosymbionts in *Paramecium*. Berlin, Heidelberg: Springer, s. 111–130

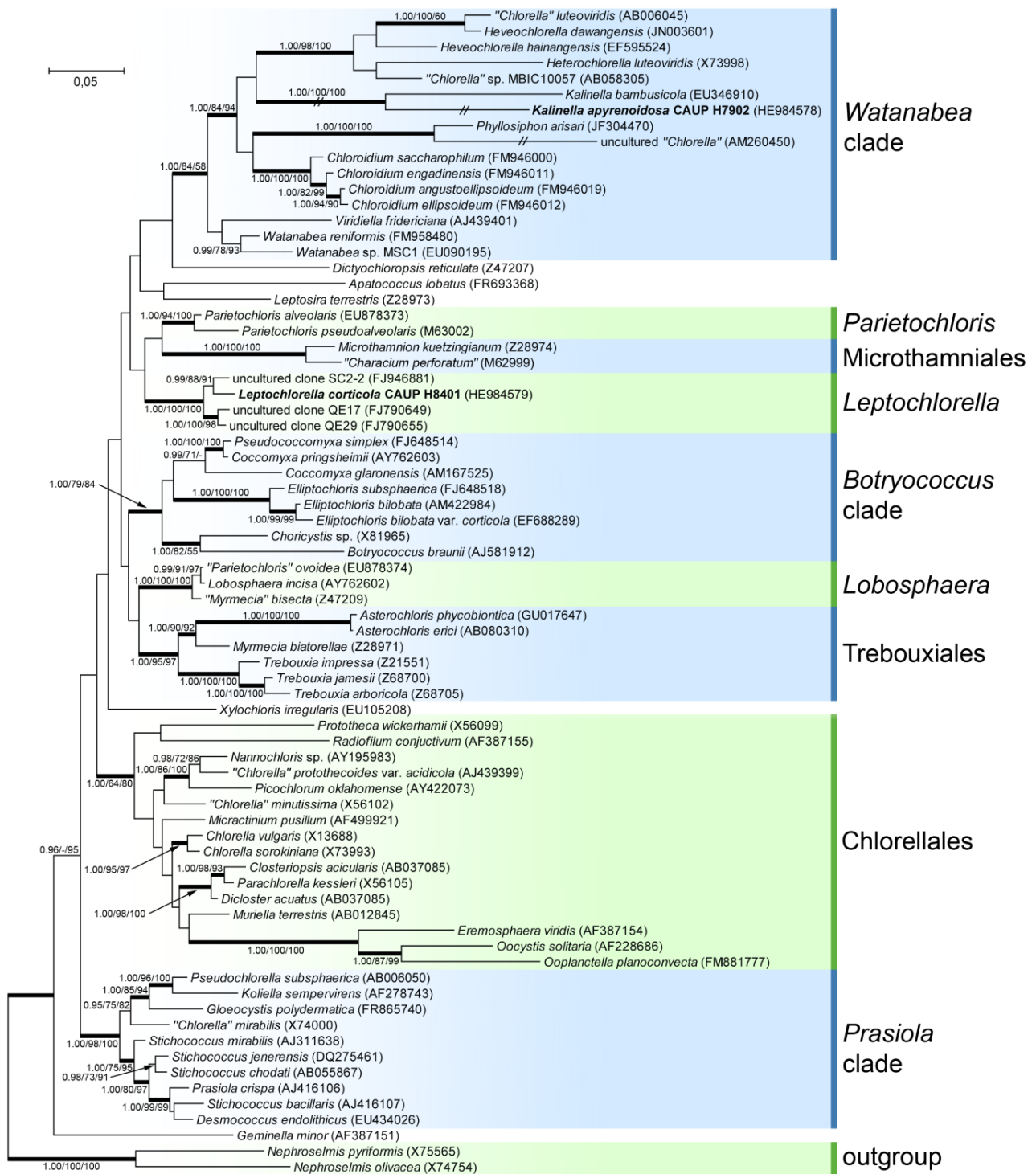
- STEVENSON, Robert N. a G. Robin SOUTH, 1974. *Coccomyxa parasitica* sp. nov. (Coccomyxaceae, Chlorococcales), a parasite of giant scallops in Newfoundland. *British Phycological Journal*. 11.9., roč. 9, č. 3, s. 319–329
- SUTO, Yasuo a Shuji OHTANI, 2009. Morphology and taxonomy of five *Cephaleuros* species (Trentepohliaceae, Chlorophyta) from Japan, including three new species. *Journal Information*, 48.4.
- SWINSCOW, T. D. V., 1971. Pyrenocarpous lichens: 15. Key to *Polyblastia* Massal. in the British Isles. *The Lichenologist*. roč. 5, č. 1-2, s. 92–113.
- ŠKALOUD, Pavel, Neustupa JIŘÍ, Barbora RADOCHOVÁ a Lucie KUBÍNOVÁ, 2005. Confocal microscopy of chloroplast morphology and ontogeny in three strains of *Dictyochloropsis* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *Phycologia*. roč. 44, č. 3, s. 261–269.
- ŠKALOUD, Pavel a Ondřej PEKSA, 2008. Comparative study of chloroplast morphology and ontogeny in *Asterochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *Biologia*. 1.1., roč. 63, č. 6
- ŠKALOUD, Pavel a Ondřej PEKSA, 2010. Evolutionary inferences based on ITS rDNA and actin sequences reveal extensive diversity of the common lichen alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 1., roč. 54, č. 1, s. 36–46
- ŠKALOUD, Pavel, Jana STEINOVÁ, Tereza ŘÍDKÁ, Lucie VANČUROVÁ a Ondřej PEKSA, 2015. Assembling the challenging puzzle of algal biodiversity: species delimitation within the genus *Asterochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *Journal of Phycology* (v tisku)
- TAYLOR, Eric B., 1999. Species pairs of north temperate freshwater fishes: evolution, taxonomy, and conservation. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 9.4: 299-324.
- THÜS, Holger, Lucia MUGGIA, Sergio PÉREZ-ORTEGA, Sergio E. FAVERO-LONGO, Suzanne JONESON, Heath O'BRIEN, Matthew P. NELSEN, Rhinaixa DUQUE-THÜS, Martin GRUBE, Thomas FRIEDL, Juliet BRODIE, Carrie J. ANDREW, Robert LÜCKING, François LUTZONI a Cécile GUEIDAN, 2011. Revisiting photobiont diversity in the lichen family Verrucariaceae (Ascomycota). *European Journal of Phycology*. 11., roč. 46, č. 4, s. 399–415
- THOMPSON, Rufus H.; WUJEK, Daniel E. Trentepohliales: *Cephaleuros*, *Phycopeltis*, and *Stomatochroon*: *Morphology, taxonomy, and ecology*. 1997.
- TIANO, P., P. ACCOLLA a L. TOMASELLI, 1995. Phototrophic biodeteriogens on lithoid surfaces: an ecological study. *Microbial ecology*, 29.3: 299-309.
- TIBELL, Leif a Andreas BECK, 2001. Morphological variation, photobiont association and ITS phylogeny of *Chaenotheca phaeocephala* and *C. subroscida* (Coniocybaceae, lichenized ascomycetes). *Nordic Journal of Botany*. roč. 21, č. 6, s. 651–660.
- TREMBLEY, Marcella L., Christoph RINGLI a Rosmarie HONEGGER, 2002. Morphological and molecular analysis of early stages in the resynthesis of the lichen *Baeomyces rufus*. *Mycological Research*, 106.07: 768-776.
- TRÉMOUILLAUX-GUILLER, Jocelyne, Thomas ROHR, René ROHR a Volker AR HUSS, 2002. Discovery of an endophytic alga in *Ginkgo biloba*. *American journal of botany*. roč. 89, č. 5, s. 727–733.
- TSCHERMAK-WOESS, Elisabeth, 1970. Über wenig bekannte und neue Flechtengonidien: III. Die Entwicklungsgeschichte von *Leptosira thrombii* nov. spec., der Gonidie von *Thrombium epigaeum* a V. Der Phycobiont von *Verrucaria aquatilis* und die Fortpflanzung von *Pseudopleurococcus arthopyreniae*. *Österreichische botanische Zeitschrift*, 118.5: 443-455.
- TSCHERMAK-WOESS, Elisabeth, 1978. *Myrmecia reticulata* as a phycobiont and free-living—free-living *Trebouxia*—the problem of *Stenocybe septata*. *The Lichenologist*. roč. 10, č. 01, s. 69–79.
- TSCHERMAK-WOESS, Elisabeth, 1980a. *Elliptochloris bilobata*, gen. et spec. nov., der Phycobiont von *Catolechia wahlenbergii*. *Plant Systematics and Evolution*. 136.1-2: 63-72.
- TSCHERMAK-WOESS, Elisabeth, 1980b. *Asterochloris phycobiontica*, gen. et spec., nov., der Phycobiont der Flechte *Varicellaria carneonivea*. *Plant Systematics and Evolution*. 135.3-4: 279-294.

- TSCHERMAK-WOESS, Elisabeth, 1984. Über die weite Verbreitung lichenisierter Sippen von *Dictyochloropsis* und die systematische Stellung von *Myrmecia reticulata* (Chlorophyta). *Plant systematics and evolution*, 147.3-4: 299-322.
- TSCHERMAK-WOESS Elisabeth, 1988. The algal partner, In: Galun M. (ed.), *CRC Handbook of Lichenology*, Vol. 1., CRC Press, Boca Raton, Florida, s. 39–92.
- VANČUROVÁ, Lucie, 2012. Diverzita fotobiontů ve stélkách lišejníků rodu *Stereocaulon* (Lecanoromycetes, Ascomycota). Praha. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze. Fakulta přírodovědecká. Vedoucí práce Pavel ŠKALOUD
- VAN HERK, C. M., A. APTROOT, M. R. D. SEAWARD a L. B. SPARRIUS, 2009. Climate change and ammonia from cars as notable recent factors influencing epiphytic lichens in Zeeland, Netherlands. *Bibliotheca Lichenologica*. roč. 99, s. 205–244.
- VAN VLIET, J. IJ., 1934. The art of knowledge: educational botanical wall charts 1870 – 1960 of the Stichting Academisch Erfgoed, dostupné z: <http://www.geheugenvannederland.nl/?/en/items/SAE01xxCOLONxx1465>
- VONDRÁK, Jan, Ivan FROLOV, Ulf ARUP a Alexander KHODOSOVTSSEV, 2013. Methods for phenotypic evaluation of crustose lichens with emphasis on Teloschistaceae. *Чорноморський ботанічний журнал*. č. 9, №. 3, s. 382–405.
- VONDRÁK, Jan, Zdeněk PALICE, Alexander KHODOSOVTSSEV a Sergeyi POSTOYALKIN, 2010. Additions to the diversity of rare or overlooked lichens and lichenicolous fungi in Ukrainian Carpathians. *Chornomors' ky Bot J*. roč. 6, s. 6–34.
- VON MARTIUS, Karl Friedrich Philipp, 1817. Flora cryptogamica erlangensis: sistens vegetabilia e classe ultima Linn. in agro Erlangensi hucusque detecta. *JL Schrag*,
- VOYTSEKHOVICH, Anna, Lyudmila DYMYTROVA a Olga NADYEINA, 2011a. Photobiont composition of some taxa of the genera *Micarea* and *Placynthiella* (Lecanoromycetes, lichenized Ascomycota) from Ukraine. *Folia Cryptogam Est*. roč. 48, s. 135–148.
- VOYTSEKHOVICH, Anna, T. I. MIHAJLJUK a T. M. DARIENKO. 2011b. Fotobionty lišajnikov. 1:Raznoobrazie, ekologičeskie osobennosti, vzaimootnošenija i puti sovmestnoj èvoljucii s mikobiontom. *Algologija*, 21, roč. 1, s. 3-26.
- WITT, U., et al., 1981 Production of *Nannochloris* spec.(Chlorophyceae) in large-scale outdoor tanks and its use as a food organism in marine aquaculture. *Aquaculture*, 23.1: 171-181.
- WORNIK, Sabine a Martin GRUBE, 2010. Joint dispersal does not imply maintenance of partnerships in lichen symbioses. *Microbial ecology*. 59.1: 150-157.
- ZOLLER, Stefan a François LUTZONI, 2003. Slow algae, fast fungi: exceptionally high nucleotide substitution rate differences between lichenized fungi *Omphalina* and their symbiotic green algae *Coccomyxa*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 12., roč. 29, č. 3, s. 629–640
- ZUYKOV, Michael, Claude BELZILE, Nicolas LEMAIRE, Michel GOSSELIN, France DUFRESNE a Emilien PELLETIER, 2014. First record of the green microalgae *Coccomyxa* sp. in blue mussel *Mytilus edulis* (L.) from the Lower St. Lawrence Estuary (Québec, Canada). *Journal of Invertebrate Pathology*. 7., roč. 120, s. 23–32

# Příloha 1

Fylogeneze třídy Trebouxiophyceae podle studie Neustupa et al. (2013).

Strom byl sestaven na základě sekvencí 18S rDNA.



## Příloha 2

Fylogeneze třídy Trebouxiophyceae podle studie Lemieux et al. (2014).

Fylogenetický strom sestavený na základě 15 549 pozic ze 79 proteinů kódovaných v chloroplastové DNA.

Stínované oblasti jsou podpořeny i studii sekvencí 18S rDNA (sekvencí malé ribozomální podjednotky).

