

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Jana Schmidtová

Diverzita symbiotických partnerů u lišejníků čeledi Verrucariaceae
Diversity of symbiotic partners within the lichen family Verrucariaceae

Bakalářská práce

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

Praha, 2019

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, 16. 8. 2019

.....

Jana Schmidtová

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli, doc. Mgr. Pavlu Škaloudovi, Ph.D. za velikou ochotu, otevřenost vždy poradit a pomoci a jeho věčně dobrou náladu. Dále bych moc ráda poděkovala Mgr. Ivaně Černajové za její vstřícnost a pomoc s lichenologickou částí bakalářské práce a také ostatním lichenologům z PřF UK za poskytnutí užitečných rad a knih. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat Martinovi za jeho oporu, laskavost a technickou pomoc, rodině za zázemí a trpělivost a přátelům za povzbudivá slova a užitečné rady.

Abstrakt

Tato práce shrnuje dosavadní poznatky o fotobiontech lišejníků čeledi Verrucariaceae. Fotobionty zařazuje do systému, uvádí jejich hlavní morfologické znaky, rozšíření a ekologii ve volně žijícím stavu a zaznamenává jejich účast v symbióze. V návaznosti na ně uvádí a charakterizuje i houbovou složku mykobiontů, jejich fylogenetickou pozici, hlavní morfologické znaky, distribuci a nejčastější habitaty. Na závěr zkoumá vliv okolního prostředí, mykobionta a dalších faktorů na výskyt konkrétních fotobiontů v lišejnících.

Klíčová slova: Verrucariaceae, fotobiont, mykobiont, lišejník, diverzita, symbióza, charakteristika

Abstract

This thesis summarizes the current knowledge of photobionts of the lichen family Verrucariaceae. It classifies the free-living photobionts systematically, mentions their main morphological features, distribution, and ecology, and notices their participation in the symbiosis. Subsequently, it also describes and characterizes the fungal component of mycobionts, their phylogenetic position, the main morphological features, distribution, and the most common habitats. Finally, it studies the influence of the environment, mycobiont, and other factors in the occurrence of particular photobionts in lichens.

Keywords: Verrucariaceae, photobiont, mycobiont, lichen, diversity, symbiosis, characterization

Obsah

| | |
|--|----|
| 1. Úvod | 1 |
| 2. Charakteristika čeledi Verrucariaceae | 2 |
| rod <i>Agonimia</i> | 3 |
| rod <i>Bagliettoa</i> | 4 |
| rod <i>Catapyrenium</i> | 4 |
| rod <i>Dermatocarpon</i> | 4 |
| rod <i>Endocarpon</i> | 5 |
| <i>Flakea papillata</i> | 5 |
| rod <i>Heteroplacidium</i> | 5 |
| rod <i>Hydropunctaria</i> | 6 |
| rod <i>Mastodia</i> | 6 |
| rod <i>Normandina</i> | 7 |
| rod <i>Placidium</i> | 7 |
| rod <i>Polyblastia</i> | 7 |
| rod <i>Psoroglaena</i> | 7 |
| rod <i>Staurothele</i> | 8 |
| rod <i>Thelidium</i> | 8 |
| rod <i>Verrucaria</i> | 8 |
| rod <i>Wahlenbergiella</i> | 9 |
| rod <i>Willeya</i> | 9 |
| 3. Diverzita fotobiontů čeledi | 10 |
| 3.1 třída Trebouxiophyceae | 11 |
| rod <i>Diplosphaera/Stichococcus</i> | 11 |
| rod <i>Myrmecia</i> | 13 |
| rod <i>Trebouxia</i> | 14 |
| rod <i>Elliptochloris</i> | 14 |
| rod <i>Prasiola</i> | 15 |

| | |
|--|----|
| rod <i>Auxenochlorella</i> | 16 |
| 3.2 třída Ulvophyceae | 16 |
| rod <i>Dilabifilum/ Pseudendoclonium</i> | 16 |
| rod <i>Blidingia</i> | 17 |
| 3.3 třída Xanthophyceae | 18 |
| rod <i>Heterococcus</i> | 18 |
| 3.4 třída Phaeophyceae | 19 |
| rod <i>Petroderma</i> | 19 |
| 4. Vliv mykobionta na jeho „pool“ fotobiontů | 21 |
| 5. Závěr | 24 |
| 6. Zdroje | 25 |

1. Úvod

Symbióza je v biologii definovaná jako dlouho trvající vztah mezi dvěma nebo více taxonomicky rozdílnými druhy. Zahrnuje vztahy jako je mutualismus, který je pro všechny zúčastněné výhodný, komenzálismus, kdy má ze vztahu prospěch jen jeden, zatímco ten druhý nijak neustrádá, ale i parazitismus, kdy jeden z partnerů získává výhodu na úkor toho druhého (Ahmadjian & Paracer 1986).

Symbiotickými partnery tvořící lišejník jsou houba (mykobiont) a řasa nebo sinice (fotobiont). Pravděpodobně jde však o komplexní mikroekosystém obsahující i heterotrofní bakterie (Grube & Berg 2009) a kvasinky (Spribille et al. 2016). Jejich funkce v symbióze je však zatím neznámá. Díky schopnosti fotosyntézy poskytuje fotobiont mykobiontu organické látky. Mykobiont naopak obstarává přísun vody a anorganických látek a zajišťuje ochranu v podobě stálého prostředí. Vztah obou symbiontů však stále není do detailů prozkoumaný. Ukazuje se, že je mnohem komplexnější a může se lišit i na úrovni jednotlivých taxonů (Nash III 2008). Ahmadjian (1993) nepovažuje vztah za mutualistický, ale označuje ho za kontrolovaný parazitismus. Připodobňuje fotobionty k dobytku, který chová člověk (mykobiont). Člověk dobytku poskytuje potravu a přístřešek a po porážce z něj profituje.

Jisté je, že pro mykobionta je toto soužití obligátní, protože bez fotobionta roste příliš pomalu a v přírodě by sám nepřežil. Naopak fotobionty najdeme volně žijící poměrně běžně. Z evolučního hlediska jsou společně velmi úspěšní, protože se dostanou i do míst, kde by sami těžko přežívali (Nash III 2008).

Jméno, stejně jako taxonomické zařazení, je dané podle mykobionta. Čeď Verrucariaceae se do češtiny překládá doslovně jako bradavnicovité. Plodnice těchto lišejníků mají hruškovitý tvar a způsob, jakým jsou ve stélce uspořádány, může skutečně připomínat bradavice. Lišejníky z této taxonomické linie jsou velmi malé, nenápadné a pro mnohé skoro neviditelné. Jsou však rozšířené po celém světě a najdeme je i u nás, např. na vápencových skalách (Servít 1954).

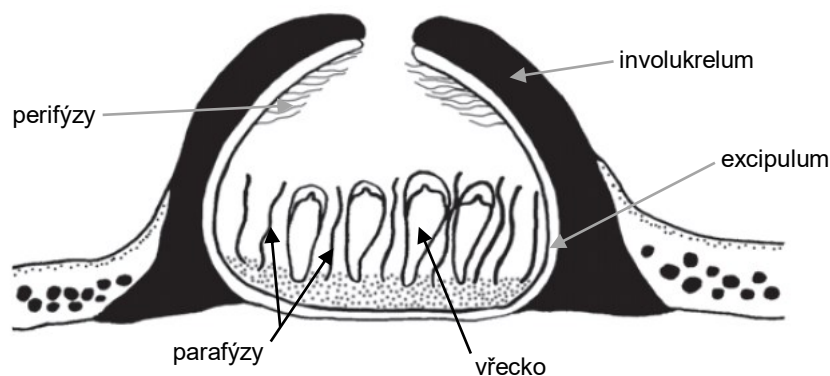
Cílem této práce je rešerše dostupné literatury věnující se evoluci, diverzitě, rozšíření a ekologii houbových i řasových symbiontů těchto lišejníků s důrazem na fotobionty a jejich výskyt v lišejnících.

2. Charakteristika čeledi Verrucariaceae

Čeď Verrucariaceae řadíme do říše Fungi, kmene Ascomycota, oddělení Pezizomycotina, třídy Eurotiomycetes, podtřídy Chaetothyriomycetidae a řádu Verrucariales. Zahrnuje především lichenizované druhy hub a čítá dohromady asi 54 rodů a několik set druhů (Robert et al. 2013; Wijayawardene et al. 2018).

Ekologicky je tato skupina velmi rozmanitá. Lišejníky této čeledi obývají různé habitaty ve všech zeměpisných šířkách. Kolonizují převážně bazické vápencové horniny, ale mohou se objevit i na kyselých silikátových skalách. Vyskytují se na pro lišejníky typických substrátech jako je půda, povrch kamenů, stromů či jiných lišejníků nebo mechů. Najít je můžeme ale i na jiných, méně typických místech, jakými jsou např. trvale ponořené substráty ve sladké, ale i slané vodě, či občasné zaplavovaná pobřežní skaliska. Zároveň je můžeme najít i na vyprahlých a nechráněných skalách. Některé druhy lišejníků, tzv. lichenokolní lišejníky, dokonce parazitují na jiných lišejnicích (Gueidan 2008; Gueidan et al. 2007, 2009).

I z morfologického hlediska jde o poměrně diverzifikovanou skupinu. Nalezneme zde různé typy stélek odlišných velikostí. Nejtypičtější je epilithická či endolithická korovitá stélka, která může být zejména za sucha rozpraskaná. Společným morfologickým znakem skupiny je plodnice typu perithecium s malým otvorem na vrcholu (ústí, ostiolum) a funkčně bitunikátními vřecy otevírajícími se zgelovatěním apikální části vnější stěny vřecy. Dále pak hamathecium, tkáň skládající se ze sterilních hyf, které vyplňují prostor mezi vřecy v hymeniu. Sterilní vlákna, která lemují horní část dutiny perithecia, se nazývají perifýzy (viz Obrázek 1). Jiná vlákna, prorůstající až k ústí dutiny i pod ním jsou obvykle krátké pseudoparafýzy. V době zralosti se mezi vřecy nachází jen málo dlouhých sterilních hyf, což je znak, který čeď Verrucariaceae odlišuje od čeledi Adelococcaceae, která rovněž patří do řádu Verrucariales. V reakci s jodidem draselným se navíc jejich hymeniální gel barví do modra (Gueidan 2008; Gueidan et al. 2009).



Obrázek 1: Schéma plodnice typu perithecium, upraveno podle Thüse & Schultze (2009).

Druhy v rámci čeledi se tradičně určovaly především pomocí morfologických znaků. Zejména podle struktury stélky, typu přehrádkování spor a podle přítomnosti či nepřítomnosti řas v hymeniu.

Dalšími znaky důležitými pro identifikaci druhů je např. přítomnost či absence involukrela a excipula, dvou kompaktních a často karbonizovaných houbových tkání tvořících stěnu perithecia (viz Obrázek 1), nebo typy pyknid (ve kterých jsou produkovány nepohlavní spory), znázorněné schematicky ve studii Gueidana et al. (2007). Zajímavé také je, že lišejníky z této čeledi netvoří téměř žádné sekundární metabolity, které jsou v jiných skupinách důležitým taxonomickým znakem (Smith et al. 2009).

S nástupem molekulárních technologií bylo možné začít objevovat evoluci tak, jak se v přírodě s největší pravděpodobností opravdu udála, a vytvořit tak fylogenetické stromy, které sdružují příbuzné druhy do přirozených skupin. Na základě těchto dat se ovšem rozpadl systém vystavěný na morfologii a charakterizovat jednotlivé rody už v současnosti není tak jednoduché. Ukázalo se, že skupiny určené na základě společných morfologických znaků často nejsou monofyletické, vyvinuly se zcela nezávisle na sobě a jsou tedy pouze analogické (např. rod *Verrucaria* je silně polyfyletický). Poslední společný předek všech lišejníků Verrucariaceae měl nejspíš korovitou epilithickou stélku s pseudokortexem (nerozlišenou svrchní korovou vrstvou), jednoduché askospory a hymenium bez řas (Gueidan et al. 2007; Savić et al. 2008).

Níže charakterizované rody/druhy jsou řazené podle abecedy a jejich nomenklatura je podle internetových databází *Mycobank* (Robert et al. 2013) a *Index Fungorum*. Uvádím zde pouze vybrané skupiny, u nichž jsem našla zmínky o fotobiontech, ne všechny rody Verrucariaceae. Fylogenetický strom vybraných lišejníků je vyobrazen na Obrázku 16 na straně 22. Fotografie, ilustrující některé druhy lišejníků jsou umístěné v příloze na straně 31.

rod *Agonimia*

Monofyletismus rodu *Agonimia* Zahlbr. je trochu nejistý. Podle Muggia et al. (2010) tvoří *A. allobata*, *A. koreana* a *A. tristicula* společně s nelichenizovanou houbou *Norrlinia peltigericola*, rostoucí na jiných lišejnících, monofyletickou skupinu, zatímco *A. repleta* tvoří samostatnou skupinu blízce příbuznou *Flakea papillata*.

Lišejníky tohoto rodu (viz foto A v příloze 1 na straně 31) vytvářejí korovité stélky s vrstvou či se shluky goniocyst (buněk fotobiontů, obklopených krátkými hyfami, ale bez pravé svrchní korové vrstvy), nebo s více či méně patrnými šupinkami. Svrchní korová vrstva obsahuje ve většině druhů papily (malé bradavičnaté výrůstky). Stěna perithecia je vrstevnatá, ale involukrelum chybí. Vřečka obsahují osm nebo méně askospor (pokud méně, tak mohou dosahovat větších rozměrů, až 150 µm). Askospory jsou murální (zdřovité) a u některých druhů se s věkem barví lehce do hněda (Hafellner 2014).

Agonimia roste na neutrálních až mírně zásaditých půdách, na skalách či na kůře stromů společně s mechy. Popsáno je asi deset druhů, vyskytujících se v mírném pásmu (Smith et al. 2009).

rod *Bagliettoa*

Rod *Bagliettoa* A. Massal. se vyznačuje dobře viditelnou endolithickou stélkou se zcela zanořenými perithecií do substrátu (viz foto B v příloze 1 na straně 31). Pokud se v plodnici vyskytuje involukrelum, pak je černé, ploché nebo okrouhlé a praská paprscitě několika rýhami. V dolní části dřevě mohou být přítomny podélně či terminálně větvené a na bázi rozšířené makrospheroidy. Makrospheroidy jsou různě zakulacené specializované buňky obsahující lipidy, které pomáhají hyfám aktivně pronikat do vápence. Jde o velmi unikátní vlastnost některých endolithických lišejníků (Halda 2003). U některých druhů často chybí askospory (nebo jsou zdeformované a zůstávají sterilní i ve zralých plodnicích), potom se zde však hojně vyskytují krátké pseudoparafýzy, jejichž koncové segmenty jsou zvětšené a dají se snadno oddělit. Zřejmě se jedná o adaptaci k asexuálnímu rozmnožování v rámci endolithického způsobu života. *Bagliettoa* se od své sesterské skupiny *Parabagliettoa* liší především lithokortexem (svrchní korovou vrstvou skládající se z husté sítě hyf a mikrokrystalů vápence) a zanořenými perithecií (Gueidan et al. 2007, 2009).

Bagliettoa se běžně vyskytuje na vápencových skalách a dolomitech v mnoha částech světa (Halda 2003). Morfologicky i molekulárně je rozlišována do dvanácti druhů (Yuzon et al. 2014).

rod *Catapyrenium*

Až na druh *C. dactylinum* je *Catapyrenium* Flot. monofyletickou skupinu (Prieto et al. 2010b) blízkou příbuznou rodům *Placidiosis*, *Staurothele* a třem parafyletickým druhům „*Verrucaria*“ (*V. caerulea*, *V. praetermissa* a *V. tristis*). Společně tvoří tzv. *Staurothele group* (Gueidan et al. 2009).

Co se týče morfologie, stélka je šupinkovitá, krytá pseudokortexem, perithecia jsou zanořena v substrátu a askospory jsou obvykle jednoduché (bez přepážky), občas s jednou přepážkou, považovanou však někdy za nepravou. Vřečka s jednou přehrádkou u *Placidiosis* jsou považována za pravá a tento rozdíl je nejspíš jedinou překážkou ve sloučení obou rodů (Gueidan et al. 2007, 2009).

Rod je rozdělen do osmi druhů, které se vyskytují kosmopolitně v terestrickém prostředí, převážně na aridních či semiaridních místech nebo v arkticko-alpínských oblastech. Obývá půdu, detrit, mechy či kůru stromů, preferuje bazické substráty (Prieto et al. 2010b; Smith et al. 2009).

rod *Dermatocarpon*

Rod *Dermatocarpon* Eschweiler je dobře definovanou monofyletickou skupinou s lupenitou stélkou a pseudokortexem (viz foto C v příloze 1 na straně 31). Buňky korové vrstvy, která lemují spodní stranu lišejníku, jsou větší než okolní a na povrchu jsou zbarvené do hněda. Plodnice jsou bezbarvé a zcela zanořené v substrátu. Vřečka obsahují každé osm jednoduchých askospor a pyknidy jsou typu *Dermatocarpon* (Gueidan et al. 2009; Smith et al. 2009).

Tento rod zahrnuje asi 25 druhů, které jsou celosvětově rozšířené v terestrickém i vodním prostředí. Častými substráty pro ně jsou vápencové i silikátové skály, případně kameny vyskytující se ve vodních tocích nebo na jiných, převážně vlhkých místech (Fontaine et al. 2012; Smith et al. 2009).

rod *Endocarpon*

Rod *Endocarpon* Hedwig je blízce příbuzný rodu *Neocatapyrenium* a šesti parafyletickým druhům „*Verrucaria*“. Gueidan et al. (2007) je řadí společně do tzv. *Endocarpon group*. Do této skupiny byly později přidány další dva rody: *Anthracocarpon* a *Involucropyrenium* (Prieto et al. 2012). Blízce příbuzný je i poměrně nedávno obnovenému rodu *Willeya*, se kterým by *Endocarpon* mohl tvořit jednu monofyletickou skupinu. Morfologicky se však liší a rod by se tak špatně definoval, proto zůstávají zatím samostatné (Gueidan et al. 2014).

Stélka rodu *Endocarpon* (viz foto D v příloze 1 na stránce 31) je šupinkovitá, vzácně i lupenitá s dobře rozlišitelnou svrchní korovou vrstvou (eukortex). Buňky fotobionta jsou přítomny jak v řasové vrstvě, tak v hymeniu. V řasové vrstvě jsou navíc často uspořádány ve sloupcích. Askospory jsou murální, světlejší barvy a ve vřecku se jich vyskytuje méně (1-2). Pyknidy jsou typu *Endocarpon* (Gueidan et al. 2007, 2009; Smith et al. 2009).

Rod čítá dohromady asi 20 druhů, které se vyskytují kosmopolitně na kamenech, v půdě, na mechorostech či na bázi stromů (Smith et al. 2009).

Flakea papillata

Flakea papillata O. E. Erikss. nebyla z počátku ani považovaná za lišejník, protože se na první pohled podobala spíše kolonii řas, mechorostům nebo prvokličku kapradin. Její houbové hyfy jsou však viditelné už v mikroskopu. Později byla na základě přítomnosti papil zařazena do rodu *Agonimia*. Ukázalo se však, že jde o samostatně stojící taxonomickou jednotku v rámci Verrucariaceae, příbuznou pouze s *Agonimia repleta* (která však stojí mimo rod *Agonimia*).

Její stélka je zelenomodrá, vločkovitá a tvarovaná do drobných nepravidelně zvrásněných laloků (viz foto E v příloze 1 na straně 31). Papily jsou zašpičatělé a kryté, rhizoidy melanizované a anastomózní (rozvětřující se a opětovně se spojující, tvořící síťovitou strukturu).

F. papillata je rozšířená celosvětově, převažuje však v tropech. Velmi běžná je na východě Severní Ameriky, kde tvoří rozsáhlé porosty. Nachází se na vlhkých místech blízko vody, povětšinou na skalách, jeden případ je znám i z půdy (Muggia et al. 2009).

rod *Heteroplacidium*

Rod *Heteroplacidium* Breuss je sesterskou skupinou rodu *Placidium*. Vyznačuje se korovitou, areolkovitou (= rozpraskanou až k substrátu a tvořící bochánkovité útvary) až šupinovitou stélkou, na průřezu paraplektenchymatickou (= tvořící kompaktní tkáň z houbových hyf bez mezibuněčného prostoru) či subparaplektenchymatickou. Perithecia jsou zanořená do substrátu a bez involkrela. Vřeka jsou kulatá až elipsoidní a každé obsahuje osm jednoduchých askospor. Pyknidy jsou typu *Dermatocarpon* (Gueidan et al. 2009).

Heteroplacidium se vyskytuje převážně v teplejších oblastech ve Středomoří na vápencových horninách, ale může se objevit i na kyselých substrátech, nebo dokonce na vulkanických horninách. Preferuje suchá místa na mořském pobřeží. Roste v půdě, na kamenech či na jiných lišejnících. Z 13

popsaných druhů jsou čtyři druhy parazitické (Cheng et al. 2019; Knudsen et al. 2014; Prieto et al. 2010a).

rod *Hydropunctaria*

Rod *Hydropunctaria* Gerw. Keller, Gueidan & Thüs byl popsán poměrně nedávno, jeho druhy byly původně, tak jako dříve většina druhů Verrucariaceae, řazeny do rodu *Verrucaria*. Jejich stélka je epilithická, korovitá a rosolovitá (pokud je mokrá) a v některých místech obsahuje více černého pigmentu („black punctae“), který je nejvíce patrný za vlhka (viz foto F v příloze 1 na straně 31). Svrchní korová vrstva je slabě diferencovaná (pseudokortex) a od řasové vrstvy skoro neohraničená. Buňky fotobionta jsou obvykle uspořádané vertikálně ve sloupcích. Dřeňová vrstva je paraplektenchymatická, což je obecně charakteristické pro vodní lišejníky, skoro nerozlišitelná, tvořící někdy vespod černou vrstvu bohatou na uhlík. Perithecia jsou zcela nebo alespoň z části zanořena do substrátu a obsahují jednoduché menší až středně veliké spory (10-18 μm). Involukrelum je na povrchu často nerovnoměrné (Gueidan et al. 2009).

Hydropunctaria, jak už její název napovídá, roste na skalách vázaných na vodní prostředí. Bývá tak pravidelně zaplavována, nebo se nachází alespoň v dostřikové zóně. Popsáno je dosud 8 druhů (5 mořských, 2 sladkovodní a *H. orae*, popsána z mořského pobřeží, nicméně v blízkosti potoka) převážně ze severozápadní Evropy (Orange 2012), ale rozšířena je nejspíš hojně po celém světě (Orange 2004; Shivarov 2013).

rod *Mastodia*

Mastodia tessellata (Hook. f. & Harv.) Hook. f. & Harv. je neobvyklý a často kontroverzní lišejník, vyznačující se nepravidelně laločnatou stélkou, kterou tvoří převážně jeho fotobiont (*Prasiola*) (viz foto G v příloze 1 na straně 31). Je blízce příbuzný rodu *Wahlenbergiella*, se kterým sdílí znaky jako je slabě diferencovaná dřeňová vrstva, jednoduché askospory, ale i podobný typ konidií. Vřečka jsou navzdory dřívějším poznatkům bitunikátní. Ve zralé plodnici chybí parafýzy, místo nich ji vyplňuje želatinózní hmota.

Mastodia patří mezi tzv. bipolární lišejníky (tj. lišejníky vyskytující se na obou polokoulích výhradně v chladnějších oblastech blízko pólům). Habitatem je pro ni převážně mořské pobřeží v dosahu příboje vln. Nalezena však byla i ve vzdálenosti několik set metrů od pobřeží (Kohlmeyer et al. 2004; Pérez-Ortega et al. 2010). Podle nejnovější studie Garrido-Benavente et al. (2018) *M. tessellata* zahrnuje dva kryptické druhy (více viz rod *Prasiola*, strana 15).

Podobnou podivností je i lišejník *Turgidosculum ulvae*, pro svou podobnost s *Mastodia* dříve zařazován do čeledi *Mastodiaceae*. Lišejník je blízce příbuzný s *Verrucaria ditmarsica* (Pérez-Ortega et al. 2018) (více viz rod *Blidingia*, strana 17).

rod *Normandina*

Rod *Normandina* Nylander lze charakterizovat korovitou až šupinovitou stélkou se sorédiiemi na povrchu. Ve vřecku se nachází osm askospor obvykle se sedmi přehrádkami, které jsou bezbarvé nebo světle hnědé.

Častým substrátem jsou pro něj jiné lišejníky, mechorosty nebo kůra stromů v oceánických oblastech v mírném a tropickém pásmu (Smith et al. 2009). Do rodu patří asi tři druhy, přičemž *Normandina acroglypta* je pravděpodobně pouze poddruhem nebo fenotypově jinou variantou v rámci *N. pulchella* (Muggia et al. 2010).

rod *Placidium*

Rod *Placidium* A. Massal. je blízce příbuzný rodům *Heteroplacidium* a *Clavascidium* (Prieto et al. 2012). S rodem *Clavascidium* byl jednu dobu dokonce spojený (Gueidan et al. 2009). Jediné, co je totiž spolehlivě odlišuje, je přítomnost rhizinů u lišejníků *Clavascidium*.

Stélka rodu *Placidium* (viz foto H v příloze 1 na straně 31) je šupinkovitá s dobře vyvinutou svrchní korovou vrstvou (eukortex). Plodnice jsou zanořené ve stélce a mají pravý okraj (excipulum), který je kolem ústí pigmentovaný, avšak bez involukrela. Vřeka bývají válcovitá a obsahují osm jednoduchých askospor. Další morfologické znaky jako typ dřeně či pozice pyknid (typu *Dermatocarpon*) jsou důležité pro identifikaci jednotlivých druhů (Gueidan et al. 2009; Prieto et al. 2012; Smith et al. 2009).

Tyto lišejníky preferují bazické substráty, ale na vápencových skalách či kůrách stromů se nacházejí spíše vzácně. Častěji rostou na odumřelých rostlinách a kapradinách nebo v půdě. Znamých je asi 32 druhů, které se vyskytují po celém světě. Největší diverzita je však v mírném pásmu (Smith et al. 2009).

rod *Polyblastia*

Rod *Polyblastia* A. Massal. se ukázal jako silně polyfyletický a prolínající se s některými druhy *Thelidium*, *Staurothele* a *Verrucaria*. Určité druhy (*Polyblastia* s.str.) však tvoří monofyletickou větev a jsou sesterské skupině nazvané *Thelidium group* a rodu *Sporodictyon* (Gueidan et al. 2007; Savić et al. 2008).

Rod lze charakterizovat korovitou stélkou (může být endolithická i epilithická). Perithecia jsou většinou částečně zanořené ve stélce a často s dobře vyvinutým involukrelem. Askospory jsou bezbarvé, murální a dosahují spíše menších velikostí (Gueidan et al. 2009; Savić et al. 2008).

Polyblastia je kosmopolitní, obsahuje nejspíše více než 100 druhů a roste převážně na skalách a na meších (Savić et al. 2008; Smith et al. 2009).

rod *Psoroglaena*

Stélka rodu *Psoroglaena* Müll. Arg. je korovitá nebo drobně vláknitá. Na kortikálních buňkách se často tvoří malé papily. Plodnice bývá převážně světle hnědá a hladká, výjimečně tmavě hnědá

s vyčnívajícími hyfami nebo prstencovitým límcem. Involukrelum chybí. Vřečka jsou neobvykle válcovitá a obsahují jednu až osm submurálních askospor (Muggia et al. 2010; Smith et al. 2009).

Psoroglaena obývá kůru i listy stromů, mechorosty, kameny a půdu. Rozšířená je v mírných a tropických oblastech. Popsáno je asi 10 druhů (Smith et al. 2009). Jejich fylogeneze však nebyla dosud studovaná plně do hloubky. Studie Muggia et al. (2010) upozorňuje, že *Psoroglaena abscondita* s ostatními druhy tvoří monofyletickou skupinu a je více příbuzná rodům *Verrucula* a *Placocarpus*. Ve studii byly ovšem zahrnuty pouze další 2 druhy (*P. biatorella* a *P. stigonemoides*).

rod *Staurothele*

Společně s rody *Catapyrenium*, *Placidiopsis* a třemi parafyletickými druhy „*Verrucaria*“ řadí Gueidan et al. (2009) rod *Staurothele* Norman do skupiny nazvané *Staurothele group* (viz rod *Catapyrenium*). Morfologicky je rod velmi podobný druhům nalezeným ve Vietnamu, které byly zařazeny ještě společně s *Endocarpon diffractellum* (dříve *Staurothele diffractellum*) do rodu *Willeya* (Gueidan et al. 2014).

Stélka těchto lišejníků (viz foto I v příloze 1 na straně 31) je ve většině případech korovitá, epilithická a v některých místech rozpraskaná (s areolami). Svrchní korová vrstva je špatně rozlišitelná (pseudokortex) a perithecium je částečně zanořené do areol. Hymenium obsahuje buňky fotobionta. Vřečka obsahují dvě až osm (výjimečně i jednu) murálních pigmentovaných askospor. Pyknidy často chybí, u *S. fissa* byly pozorovány pyknidy typu *Dermatocarpon*. (Gueidan et al. 2009).

Lišejníky tohoto rodu obývají suché vápencové skály, ale i vlhčí silikátové horniny podél řek a potoků nebo půdu. Rozšířené jsou na všech kontinentech od mírného pásma přes mediterán včetně tropů až k subarktickým oblastem a do vyšších nadmořských výšek (Alpy). Popsáno je asi 72 druhů (Gueidan et al. 2014; Smith et al. 2009).

rod *Thelidium*

Rod *Thelidium* A. Massal. lze jen velmi těžko definovat, protože je silně polyfyletický a druhy, které jsou si nejspíš příbuzné, jsou popsány v jiných rodech (*Polyblastia*, *Staurothele*, *Verrucaria*) a nesdílí navíc mnoho společných znaků. Dá se o nich říci, že rostou převážně na vápencích, mají endolithickou nebo epilithickou stélku a perithecia povrchová, případně zanořená do substrátu (viz foto J v příloze 1 na straně 31). Tradičně byly také charakterizovány bezbarvými a příčně přehrádkovanými askosporami (Gueidan et al. 2009; Savić et al. 2008).

rod *Verrucaria*

Rod *Verrucaria* Schrad. je nejstarším a nejpočetnějším rodem čeledi Verrucariaceae. Zahrnuje asi 250 druhů. Molekulární studie však ukázaly, že rod je silně polyfyletický a že druhy *Verrucaria* stojí často na bázi morfologicky jinak dobře definovaných skupin. V současné době tedy „pravý“ rod *Verrucaria* představuje pouze svůj typ (prvně popsáný druh) *Verrucaria rupestris*. Gueidan et al. (2009) se však domnívá, že to není na dlouho a že k němu bude jistě přiřazeno více druhů.

Rod *Verrucaria* je totiž charakterizován na základě symplesiomorfních znaků (korovitá stélka, jednoduché spory a nepřítomnost řas v hymeniu) (viz foto K v příloze 1 na straně 31). Častý parafyletismus druhů *Verrucaria* výrazně komplikuje zařazování do přirozených skupin a jejich vymezení na základě morfologie (Gueidan et al. 2007, 2009; Savić et al. 2008).

rod *Wahlenbergiella*

Rod *Wahlenbergiella* Gueidan & Thüs zahrnuje tři druhy: *W. mucosa*, *W. striatula* a *W. tavaresiae*, řazené dříve do rodu *Verrucaria*. Jedná se o lišejníky rostoucí na skalnatém mořském pobřeží v přílivové zóně, vždy níž než druhy *Hydropunctaria*, a jsou pravidelně zaplavované slanou vodou. Jejich stélka je korovitá, epilithická, subgelatinózní, s hladkým povrchem a zbarvená do odstínů zelené (viz foto L v příloze 1 na straně 31). Stélka může obsahovat černé oblasti, podobné černým bodům u *Hydropunctaria*. Svrchní korová vrstva často chybí, dřevná je tenká a nediferencovaná, nebo také zcela chybí. Askospory jsou jednoduché a v průměru ne větší než 12 µm (ovšem *W. tavaresiae* má askospory velké 12-15 µm). Konidie byly pozorované u *W. mucosa* a *W. tavaresiae* (Gueidan et al. 2009, 2011).

rod *Willeya*

Rod *Willeya* Müll. Arg. byl znovu obnoven a popsán ve studii Gueidana et al. (2014). Fylogeneticky je příbuzný rodu *Endocarpon* a morfologicky se podobá rodu *Staurothele*.

Vyznačuje se korovitou epilithickou stélkou s pseudokortexem. V hymeniu jsou přítomny řasové buňky. Askospory jsou světlé, a to i v době zralosti, což tyto lišejníky odlišuje od rodu *Staurothele*. Pyknidy typu *Endocarpon* byly pozorované u *Willeya iwatsukii*.

V současné době zahrnuje rod 13 druhů, ale je možné, že sem patří mnohem více druhů, např. z rodu *Staurothele*. O jejich ekologii a rozšíření se toho ještě mnoho neví. Nalezené byly na vápencích převážně v Asii a v Austrálii. *Willeya diffractella* byla nalezena v USA (Gueidan et al. 2014).

3. Diverzita fotobiontů čeledi

Fotobiont je označení pro řasu či sinici, která společně s houbovým partnerem (mykobiontem) tvoří lišejník. V minulosti se těmto fotoautotrofním symbiotickým partnerům říkalo gonidie, od čehož se však zhruba v polovině minulého století upustilo, protože gonidie byly považovány za součást houbové hyfy, ale ukázalo se, že jde o samostatný organismus (Tschermak-Woess 1989). V literatuře se ještě můžeme setkat s pojmy fykobiont, označující pouze eukaryotické symbionty (řasy), a cyanobiont nebo také „blue-green algae“ (modro-zelené řasy), kdy je partnerem sinice (Cyanobacteria). Termín fotobiont se však ukázal jako nejvhodnější, protože neoznačuje žádný taxon, ale odkazuje na fotosyntézu (Ahmadjian 1993; Friedl & Büdel 2008).

Mykobiont může asociovat i s více různými fotobionty, případně může tvořit útvary zvané cephalodia. Jedná se o zduřeniny na stélce lišejníku obsahující sekundární symbionty, obvykle sinice (Cyanobacteria) schopné fixace dusíku (Ahmadjian 1993).

Určit a systematicky zařadit fotobionta není jednoduché. Kvůli životu ve stélce, tvořené mykobiontem, je často modifikován a je nutné ho pro identifikaci ze stélky izolovat. Hrozí tu i jistá kontaminace z okolních epifytních či jinak koexistujících řas (Thüs et al. 2011; Tschermak-Woess 1989). Není tedy divu, že většina fotobiontů je zařazena pouze do rodů, nebo dokonce jen do tříd. Zařazení do druhu je velmi obtížné.

Známe přibližně 40 rodů řas či sinic, které se vyskytují v lišejnících jako fotobionti. Nejvíce jich najdeme ve vývojové linii Chlorophyta. Těmi nejběžnějšími rody jsou *Trebouxia*, *Asterochloris*, *Trentepohlia*, *Phycopeltis* a *Cephaleuros*, mezi sinicemi (Cyanobacteria) pak *Nostoc* a *Rhizonema* (Friedl & Büdel 2008; Thüs et al. 2011; Tschermak-Woess 1989). Lišejníky z čeledi Verrucariaceae se vyznačují velmi neobvyklými fotobionty, které nemají v jiných lišejníkových liniích obdoby. Naopak ty nejběžnější zde skoro nenajdeme.

Níže uvádím a charakterizuji rody, které jsou s čeledí Verrucariaceae spojovány, podle jejich taxonomické příslušnosti od těch nejhojnějších po ty méně hojné. Popis jednotlivých rodů vychází převážně z Ettla & Gärtnera (2014) a Kaštovského et al. (2018a), není-li uvedeno jinak. Recentní názvy řas a jejich zařazení do systému jsem vypracovala pomocí internetové databáze *AlgaeBase* (Guiry & Guiry 2019). Fylogenetický strom řas a přehledná tabulka všech v textu zmíněných fotobiontů je k dispozici v příloze na straně 32.

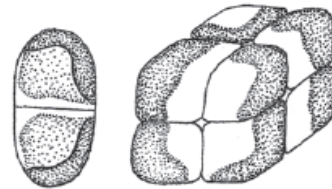
3.1 třída Trebouxiophyceae

Do této třídy zelených řas patří většina známých fotobiontů uvnitř i mimo Verrucariaceae.

rod *Diplosphaera*/*Stichococcus*

Taxonomie rodů *Diplosphaera* a *Stichococcus* stále není dostatečně vyřešena, rody se navzájem fylogeneticky prolínají. Jde nejspíš o dva různé morfotypy toho samého rodu, proto je zde uvádím společně. Patří do řádu Prasiolales.

Buňky zelených řas rodu *Diplosphaera* Bialosukniá jsou kokální, někdy až elipsoidní (viz Obrázek 2). Mohou tvořit kolonie v podobě dvou, čtyř či osmibuněčných krychliček, které se lehce rozpadají. Chloroplast je nástěnný (parietální) s pyrenoidem. Nepohlavně se rozmnožují pomocí podlouhlých autospor.



Obrázek 2: *Diplosphaera* (Kaštovský et al. 2018).

Popsány jsou dva druhy: *D. chodatii* a *D. mucosa*.

Volně v přírodě se vyskytují hojně jak v půdě, tak na kůře stromů a na povrchu kamenů.

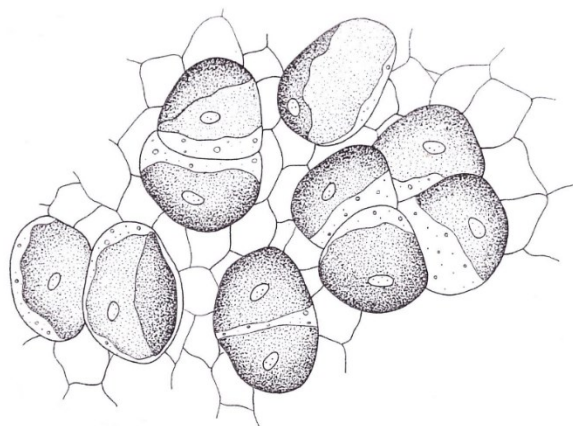
Diplosphaera sp. případně *Diplosphaera chodatii* je pravděpodobně nejhojnějším fotobiontem mezi Verrucariaceae. Ve starší literatuře ji však po tímto názvem moc nenalezeme. Podle Řehákové (1968) do tohoto rodu patří dříve samostatné rody *Pleurococcus*, *Protococcus*, *Stichococcus* a *Hyalococcus*. Molekulární a morfologická studie Thüse et al. (2011) toto zařazení potvrzuje. Definice rodu a jeho druhů je však stále nedostatečná.

Diplosphaera byla nalezena v lišejnících rodu *Agonimia* (*A. koreana*, *A. opuntiella*, *A. replata*, *A. tristicula*); *Bagliettoa* (*B. calciseda* (= *Verrucaria calciseda*) (Řeháková 1968), *B. parmigera* (Thüs et al. 2011); *Catapyrenium* (*C. cinereum*, *C. daedaleum*) (Thüs et al. 2011); *Dermatocarpon* (*D. arnoldianum*¹, *D. luridum*, *D. miniatum* (viz Obrázek 3), *D. rivulorum*² (Fontaine et al. 2012; Řeháková 1968; Thüs et al. 2011); *Endocarpon* (*E. adscendens*, *E. pallidulum*, *E. pusillum*);

¹ *Dermatocarpon arnoldianum* je zřejmě varianta *D. miniatum* (Fontaine et al. 2012).

² Fontaine et al. (2012) doporučuje další studium fotobionta tohoto lišejníku. Ve své práci uvádí, že může jít o typ *Stichococcus*.

*Normandina*³ (*N. acroglypta*, *N. pulchella*⁴);
Polyblastia (*P. cupularis*, *P. nigella*,
P. viridescens); *Staurothele*⁵ (*S. areolata*,
S. caesia (= *Polyblastia caesia*), *S. clopima*⁶,
S. clopimoides, *S. drummondii*, *S. fissa*,
S. frustulenta, *S. rufa* (= *Polyblastia rufa*);
Verrucaria (*V. acrotelloides*, *V. dufourii*,
V. elaeina, *V. hochstetteri*, *V. myriocarpa*,
*V. nigrescens*⁷, *V. praetermissa*⁸, *V. rupestris*,
V. tristis (Řeháková 1968; Thüs et al. 2011;
Zeitler 1954) a *Verrucaria acrotella* (Geitler
1960); *Thelidium*⁹ (*T. absconditum* (Zeitler 1954), *T. antonellianum* (Geitler 1960), *T. auruntii*,
T. decipiens (= *T. immersum*), *T. minutulum* (= *T. parvulum*, *T. acrotellum*), *T. perexiguum*) (Zeitler
1954) a u druhů *Flakea papillata*, kde však vyžaduje potvrzení; *Neocatapyrenium rhizinosum*;
Placidopsis custnani (= *P. cartilaginea*), *Placopyrenium bucekii* a *Willeya diffractella*¹⁰ (Thüs et al.
2011).



Obrázek 3: Buňky *Diplosphaera chodatii* ve stélce lišejníku *Dermatocarpon miniatum* (Řeháková 1968).

³ Zajímavé je, že podle Smithe et al. (2009) je fotobiontem všech druhů *Trebouxia*.

⁴ Podle Elisabeth Tschermak-Woess (1989) je fotobiontem *Nannochloris normandinae*. Thüs et al. (2011) to ovšem ve své studii nepotvrdil. Je možné, že ve studii uvedené v (Tschermak-Woess 1989) došlo k záměně rodů.

⁵ Voytsekhovich & Beck (2016) uvádí ve svém článku pro *Staurothele* sp. dva možné fotobionty, *Diplosphaera* nebo *Trebouxia*.

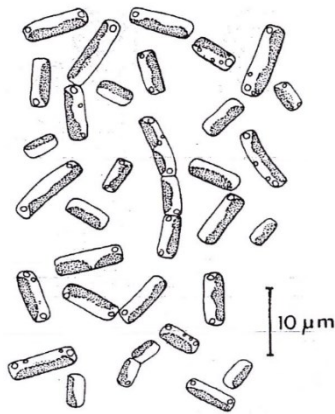
⁶ Ahmadjian & Heikkilä (1970) identifikovali fotobionta jako *Stichococcus mirabilis*.

⁷ Elisabeth Tschermak-Woess (1989) uvádí jako fotobionta *Coccolobos verrucariae* (= *Uvulifera verrucariae*) ze třídy Chlorophyceae; Voytsekhovich & Beck (2016) přiřazují k lišejníku na základě pozorování ve světelném mikroskopu fotobionta *Chloroidium* sp., jinou řasu z třídy Trebouxiophyceae linie *Watanabea*, která tvoří oválné až vejčité buňky a s rodem *Diplosphaera* sdílí některé znaky jako je typ chloroplastu a nepohlavní rozmnožování pomocí autospor.

⁸ Z analýzy dat Thüse et al. (2011) vyšel jako fotobiont i *Chloroidium ellipsoideum*. Na základě pozorování morfologie jej však autoři studie považují spíše za vedlejší řasu, ne za primárního fotobionta.

⁹ Fotobiont je u *Verrucaria acrotella* a u rodu *Thelidium* (kormě *T. perexiguum*) v uvedené literatuře popsán pod názvem *Protococcus verrucariae acrotelloides*. U *T. perexiguum* je uveden *Protococcus dermatocarponis miniati* (= *Hyalococcus dermatocarponis*). Jedná se však o rod *Diplosphaera*.

¹⁰ Lišejník byl dříve řazen do rodu *Endocarpon*. Rody jsou si však navzájem příbuzné. Gueidan et al. (2014) přisuzuje všem dosud známým druhům rodu *Willeya* řasu *Diplosphaera* za fotobionta.



Obrázek 4: *Stichococcus bacillaris* volně žijící v kultuře (Tschermak-Woess 1989).

Stichococcus Nägeli je rozlišen pravděpodobně na základě umělých znaků, je však charakterizován válcovitými, tyčinkovitými či vzácně kulovitými buňkami (viz Obrázek 4). Vyskytuje se jednotlivě i v řetězcích, které se snadno rozpadají. Chloroplast je žlábkovitý, nebo deskovitý či diskovitý bez pyrenoidu (nebo jen s nezřetelným pyrenoidem). Rozmnožování probíhá nepohlavně dělením.

Popsáno je celkem asi 30 druhů. Ettl & Gärtner (2014) podrobně popisují 8 nejznámějších druhů.

Mimo symbiózu se vyskytují běžně v půdě, aerofyticky na nejrozličnějších substrátech, ale také ve vodním prostředí, kde tvoří fytoplankton.

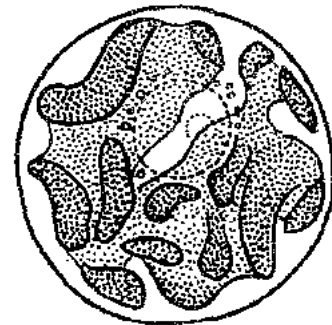
Ze starší literatury je *Stichococcus* znám jako fotobiont lišejníku *Staurothele rugulosa* (= *Polyblastia rugulosa*) (Stahl 1877) a ne zcela jistě i *Staurothele succedens* (údajně s fotobiontem *Stichococcus bacillaria*) (Tschermak-Woess 1989). O jeho účasti v symbióze se diskutuje také u lišejníku *Dermatocarpon rivulorum* (Fontaine et al. 2012).

rod *Myrmecia*

Myrmecia Printz patří do řádu Trebouxiales a vyznačuje se kulovitými, vejčitými až hruškovitými nebo ledvinovitými buňkami, jejichž buněčná stěna může být na některých místech ztlustělá. Má nástěnný chloroplast, který se rozděluje do dvou a čtyř laloků, na okrajích zvlněných (viz Obrázek 5). Je bez pyrenoidu. Nepohlavní rozmnožování probíhá pomocí čtyř až osmi autospor, dvoubičíkatých zoospor a aplanospor.

Ettl & Gärtner (2014) popisuje sedm druhů. Volně žije aerofyticky (např. na kůře stromů) a v půdě.

Nejčastější druh tohoto rodu účastníci se lišejníkové symbiózy je v literatuře uveden jako *Myrmecia biatorellae*. Pod starším názvem *Myrmecia pyriformis* je popsána z lišejníku *Catapyrenium rufescens* (dříve *Dermatocarpon rufescens*) (Zeitler 1954). *M. biatorellae* byla nalezena i u tří druhů rodu *Dermatocarpon*: *D. hepaticum* (Geitler 1960; Řeháková 1968); *D. tuckermanni* (Tschermak-Woess 1989) a *D. velebiticum* (Zeitler 1954). U lišejníků *Placidium* (*P. arboreum*, *P. lachneum*, *P. squamulosum*¹¹, *P. umbrinum*) a *Heteroplacidium* (*H. contumescens*, *H. imbricatum*) je *Myrmecia* dokonce jediným fotobiontem obou rodů. Přesný druh je nejistý. Jedná se buď o *M. biatorellae*, nebo *M. israelensis* (Thüs et al. 2011). *M. biatorellae* se také nachází ve stélkách *Verrucaria submersella* (Zeitler 1954).



Obrázek 5: *Myrmecia biatorellae* (Geitler 1962).

¹¹ Podle Voytsekhoviche & Becka (2016) *M. biatorellae*.

rod *Trebouxia*

Rod *Trebouxia* Puymaly zařazujeme do po něm pojmenovaném řádu Trebouxiales. Buňky jsou většinou kulovité až elipsoidní (viz Obrázek 6). Vyskytují se jednotlivě, ale častěji tvoří až několikabuněčné komplexy. Chloroplast je v dospělých buňkách centrální, masivní s nepravidelným okrajem, nebo s krátkými laloky. Obsahuje jeden nebo více pyrenoidů. Jádro se nachází parietálně mezi chloroplastovými laloky. Nepohlavně se rozmnožuje pomocí autospor nebo zoospor bez buněčné stěny se dvěma bičíky.



Obrázek 6: *Trebouxia gigantea* (Ettl & Gärtner 2014).

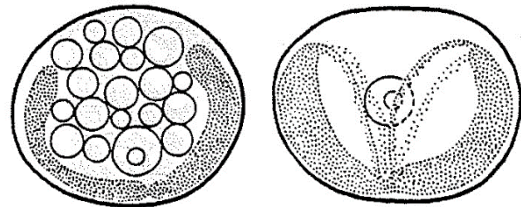
Jde o velmi rozmanitý rod s velkým počtem druhů. Jejich přesné určení lze provést jen pomocí molekulárních dat.

Trebouxia je nejčastějším fotobiontem lišejníků. Nacházíme ho ve všech typech stélek těch neznámějších rodů lišejníků jako je např. *Lecanora*, *Rhizocarpon*, *Parmelia*, *Xanthoria*, *Cetraria* či *Usnea*. Volně se vyskytuje pouze občasně.

Přestože v jiných liniích lišejníků se *Trebouxia* vyskytuje běžně, mezi Verrucariaceae je spíše ojedinelá. Našla se u lišejníků *Bagliettoa marmorea* (Thüs et al. 2011) a u *Verrucaria coerulea* (uvedena jako *Trebouxia* cf. *gigantea*) (Voytsekhovich & Beck 2016). Spekuluje se i o rodu *Staurothele*, ale pravděpodobnější se zdá *Diplosphaera* sp. (viz výše) (Thüs et al. 2011; Voytsekhovich & Beck 2016).

rod *Elliptochloris*

Rod *Elliptochloris* Tschermak-Woess z linie *Botryococcus* má buňky kulatého, oválného až válcovitého, někdy ne zcela pravidelného tvaru (viz Obrázek 7). Jejich chloroplast je nástěnný a může se dělit do několika laloků a obsahovat pyrenoid. Nepohlavní rozmnožování je zajištěno dvěma typy autospor, které se tvoří zpravidla současně. Prvním typem jsou tzv. S-spory, které jsou kulaté a větší a jsou dvě nebo čtyři. E-spory jsou oproti tomu menší a užší, ale je jich zase daleko více (16 nebo 32).



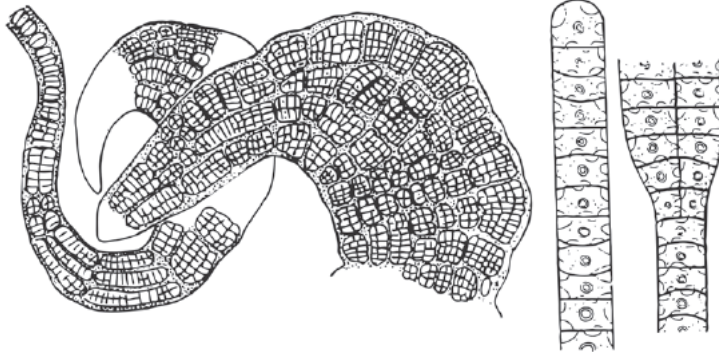
Obrázek 7: *Elliptochloris bilobata*, vegetativní buňky, žijící volně v kultuře (Tschermak-Woess 1989).

Jde o poměrně běžný rod zahrnující asi osm druhů, které žijí v půdě, na povrchu kamenů i kůře stromů. Popsán je jak z terestrického, tak z vodního prostředí. Jeden druh je dokonce mořský a žije v symbióze s některými žahavci (Letsch et al. 2009).

V rámci čeledi Verrucariaceae je druh *Elliptochloris bilobata* uveden jako fotobiont jediného lišejníku, a to *Verrucaria sublobulata* (Thüs et al. 2011). Mimo Verrucariaceae se však vyskytuje také v lišejnících *Baeomyces*, *Catolechia* a *Protothelenella* (Kaštovský et al. 2018a).

rod *Prasiola*

Morfologie rodu *Prasiola* Agardh z řádu Prasiolales je velmi rozmanitá (viz Obrázek 8). Tvoří



Obrázek 8: *Prasiola crista* (Kaštovský et al. 2018a).

makroskopické stélky nebo jen jakési kolonie buněk ve tvaru balíčků. Stélka je často formovaná pravidelně uspořádanými buňkami po čtveřicích. Chloroplast v nich je centrální, hvězdicovitý a uprostřed se nachází pyrenoid. Nepohlavně se rozmnožuje pomocí aplanospor, nebo

rozpadem stélky. U některých druhů bylo dokonce popsáno i pohlavní rozmnožování, a to oogamie.

Najdeme ji hlavně na vlhkých místech bohatých na dusíkaté látky. Běžně roste na kamenech a kmenech stromů nebo na zdech ve městech. Rozšířená je i v mořích nebo ve sladkých vodách (John 2003).

Prasiola je velice neobvyklým fotobiontem lišejníku *Mastodia tessellata* (Kohlmeyer et al. 2004; Pérez-Ortega et al. 2010; Thüs et al. 2011). Jedná se totiž o soužití řasy a houby, ve kterém dominuje a tvoří stélku fotobiont, ne mykobiont (viz Obrázek 9). Vztah mezi symbionty není plně objasněn a v rámci vědecké komunity se o něm velmi diskutuje. Ve většině případech se o něm hovoří, jako o „hraničním“ lišejníku.

Jedná se o symbiotický komplex dvou mykobiontů a tří fotobiontů. Mykobiontem je vždy jeden ze dvou sesterských druhů *M. tessellata* a fotobiontem pravděpodobně jeden ze tří možných druhů *Prasiola*.

Mastodia sp. 1 se vyskytuje na obou polokoulích s *P. borealis* nebo *P. delicata*. Na pobřeží Tichého oceánu

v Severní Americe se dokonce obě jednotky vzájemně překrývají. Oproti tomu *Mastodia* sp. 2 s fotobiontem *Prasiola* sp. se nachází pouze v Antarktidě. *Mastodia* sp. 1 se dostala původně nejspíš z Austrálie do Severní Ameriky v Pleistocénu a částečně vyměnila prvotního fotobionta *P. borealis* za *P. delicata*, jenž je zřejmě lépe adaptovaný na vnější podmínky. Možný způsob, kterým se lišejník dostal na sever, je pomocí tažných ptáků. *Mastodia* je silně ornitokopofilní a není tedy vyloučené, že její spory nebo části stélky ulpěly na ptačích křídlech nebo nohou (Garrido-Benavent et al. 2018).



Obrázek 9: *Prasiola borealis* s černými askomaty a konidiomaty mykobionta *Mastodia tessellata* (Kohlmeyer et al. 2004).

rod *Auxenochlorella*

Rod *Auxenochlorella* Kalina a Punčochářová je řazen do řádu Chlorellales. Jedná se o jednobuněčné mikroskopické řasy s kulovitými buňkami, morfologicky velmi podobné *Chlorella vulgaris*. Má jednoduchý parietální chloroplast bez pyrenoidu. Nepohlavní rozmnožování probíhá pomocí autospor.

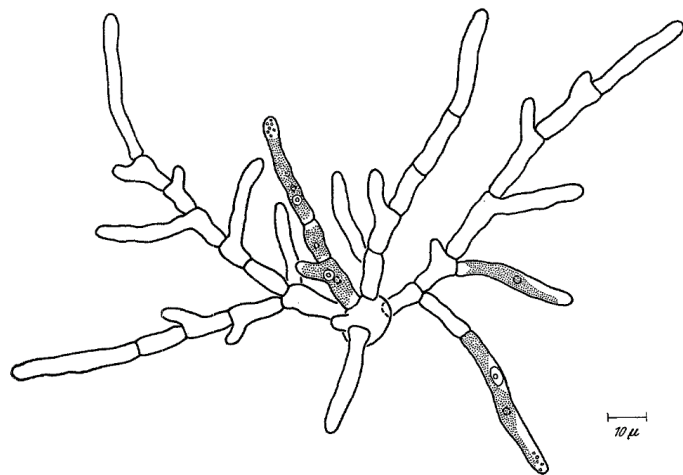
Popsány jsou asi tři druhy, přičemž *A. protothecoides* se vyskytuje v několika variantách. Zajímavé je, že *Auxenochlorella* je striktně vázaná na organické substráty. Izolována byla např. z míz různých stromů. *A. symbiontica* je dokonce endosymbiontem nezmara *Hydra viridis* (Darienko & Pröschold 2015).

Auxenochlorella sp. byla identifikována v lišejníku *Psoroglaena stigonemoides* (Thüs et al. 2011). Fotobiont je blízcě příbuzný *A. protothecoides* a *A. symbiontica* (Nyati et al. 2007), ale jedná se zjevně o nový, dosud nepopsaný druh.

3.2 třída Ulvophyceae

rod *Dilabifilum*/ *Pseudendoclonium*

Rod *Dilabifilum* Tschermak-Woess z řádu Ulvales se ukázal jako polyfyletický a jeho druhy byly zařazeny do jiných rodů. Druhy *Dilabifilum arthopyreniae* a *D. incrustans* nyní na základě blízké příbuznosti s *Pseudendoclonium submarium* spadají do rodu *Pseudendoclonium* Wille a nově



Obrázek 10: *Dilabifilum incrustans*, mladá stélka z kultury (Tschermak-Woess 1970).

nesou jména *P. arthopyreniae* a *P. incrustans* (Darienko & Pröschold 2017). Druh *Dilabifilum printzii* byl zařazen do rodu *Pseudopleurococcus* (Škaloud et al. 2018). Vzhledem k tomu, že morfologicky se uvedené rody příliš neliší, uvádím zde charakteristiku původního rodu *Dilabifilum*.

Mladá stélka je mnohobuněčná, vláknitá a rozvětvená, tvořena podlouhlými, válcovitými buňkami (viz Obrázek 10). Chloroplast je nástěnný a deskovitý, obvykle s pyrenoidem. Starší stélky se časem rozpadají na jednotlivé buňky a fungují jako akinety. Tím se zároveň i asexuálně rozmnoží. Další způsob nepohlavního rozmnožování je prostřednictvím aplanospor nebo 16 až 64 čtyřbíčkatých zoospor (Tschermak-Woess 1970).

Obývá vodní prostředí (slané i sladké vody), povrchy skal nebo půdu.



10 μ

Obrázek 11: Průřez horní částí stélky *V. aquatilis*; buňky řasy obsahují po smrti oxid železitý (Tschermak-Woess 1970).

Je fotobiontem rodu *Hydropunctaria*: *H. adriatica* (= *Verrucaria adriatica*), fotobiont popsán jako *Dilabifilum arthopyreniae* (= *Pseudopleurococcus arthopyreniae*) (Tschermak-Woess 1989), dnes se s největší pravděpodobností jedná o *Pseudendoclonium arthopyreniae* (Darienka & Pröschold 2017); *H. maura*¹² a *H. rheitrophila* (Thüs et al. 2011). Vzhledem k přibližnému určení Thüse et al. (2011) (*Dilabifilum* sp.) nelze fotobionta s jistotou zařadit do nového rodu. Darienka & Pröschold (2017) však uvádí druhy *Pseudendoclonium commune* a *Halofilum ramosum*, izolované z *Verrucaria maura* (= *Hydropunctaria maura*) a *Lithotrichon pulchrum* z *V. rheitrophila* (= *H. rheitrophila*). Přitom u *H. rheitrophila* zřejmě nejde o jediného fotobionta (viz níže). Dále byl rod *Dilabifilum* sp. zaznamenán u lišejníků *Verrucaria aquatilis*¹³ (viz Obrázek 11) (Thüs et al. 2011) (podle Elisabeth Tschermak-Woess (1970) *Dilabifilum incrustans*, tzn. dnes nejspíš *Pseudendoclonium incrustans*); *Verrucaria glaucina* (Voytsekhovich & Beck 2016) a *Wahlenbergiella striatula*¹⁴ (Thüs et al. 2011).

Zajímavé je, že *W. striatula* roste často blízko lišejníku *Mastodia tessellata*, ale jejího fotobionta (*Prasiola*) nemá (Thüs et al. 2011).

rod *Blidingia*

Rod *Blidingia* Kylin z řádu Ulvales tvoří vláknité makroskopické stélky z drobných světle zelených trubiček s buňkami o průměru menším než 10 μm, vznikající ze společného bazálního disku. Dvě vrstvy buněk jsou od sebe oddělené homogenní slizovitou hmotou. Chloroplast má jednoduchý s jedním pyrenoidem. Nepohlavní rozmnožování probíhá pomocí kulatých čtyřbíčíkatých zoospor bez stigmat a pohlavní rozmnožování je isogametické. Sporofyt a gametofyt se může lišit. Rod je převážně mořský a může být zaměněn s rodem *Ulva* (Pérez-Ortega et al. 2018; Škaloud et al. 2018).

B. minima s. lat. tvoří společně se svým houbovým partnerem lišejník nazvaný *Turgidoscolum ulvae*. Stejně jako u rodu *Prasiola* jde o výjimečný případ, ve kterém figuruje fotobiont jako exhabitant, tj. tvoří stélku a obklopuje houbové hyfy svého partnera. Patří tedy také mezi tzv. „hraniční“ lišejníky, jehož mykobiont byl v minulosti považován za parazita. Zajímavé je, že nějakým způsobem však mykobiont do architektury stélky zasahuje. Lichenizovaná *Blidingia* má tmavší a větší stélku. Houbové hyfy se nacházejí uprostřed mezi vrstvami buněk fotobionta, kterých je více než dvě.

Lišejník se vyskytuje na západním pobřeží Severní Ameriky (Pérez-Ortega et al. 2018).

¹² Thüs et al. (2011) získal z lišejníku i sekvenci *Trebouxia* sp. Morfologická studie to však nepotvrdila, a tak se z největší pravděpodobností jednalo o vedlejší epifytickou řasu.

¹³ Otázkou je, jestli ovšem tento druh skutečně patří do čeledi Verrucariaceae. Fylogenetická analýza Thüse et al. (2011) blízce příbuzný vztah s jinými rody této čeledi nepodpořila.

¹⁴ Podle Darienka & Pröscholda (2017) je fotobiontem *Halofilum ramosum*.

Následující třídy Xanthophyceae a Phaeophyceae nepatří do vývojové linie zelených rostlin (Viridiplantae), ale mezi fotosyntetizující organismy skupiny Stramenopiles (říše SAR) nazývané Ochrophyta. Jejich účast v lišejníkové symbióze je spíš vzácná.

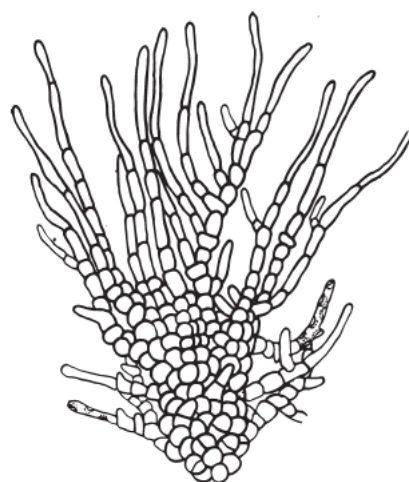
3.3 třída Xanthophyceae

rod *Heterococcus*

Rod *Heterococcus* Chodat tvoří malé mnohobuněčné a vláknité stélky, rostoucí někdy až paprsčitě. Buňky jsou podobně široké, cylindrické až lehce zahnuté nebo rozšířené jen v jedné části. Na koncích mohou být trochu užší a protáhlejší (viz Obrázek 12). Obsahují více parietálních chloroplastů bez pyrenoidu. K nepohlavnímu rozmnožování slouží aplanospory nebo zoospory se dvěma různě dlouhými bičíky. Pro přečkání nepříznivých podmínek vytvářejí akinety. Žijí v lesních nebo jílovitých půdách (Kaštovský et al. 2018b). Vyskytovat se mohou ale i v rašeliništích, kde porůstají jiné sladkovodní rostliny, mechy nebo řasy (Ott et al. 2015).

Rod je velmi diverzifikovaný. Popsáno je více než 50 druhů. V minulosti byl popisován v souvislosti s lišejníky jen jediný druh *Heterococcus caespitosus*, a to u lišejníků *Verrucaria praetermissa* (= *V. laevata*) (Zeitler 1954), *V. funckii*, *V. elaeomelaena* (Tschermak 1941a; Zeitler 1954) a *Hydropunctaria maura*¹⁵ (= *V. maura*) (Parra & Redon 1977). Molekulárně byl *Heterococcus* potvrzen pouze u *Verrucaria funckii* (*V. elaeomelaena* stále čeká na potvrzení), ale nešlo o *H. caespitosus*, ale o neznámý druh blízce příbuzný druhům *H. pleurococcoides* a *H. chodatii* (= *H. viridis*) (Thüs et al. 2011). Ten samý druh byl nalezen také v dalších sladkovodních lišejnících Verrucariaceae, konkrétně u *Verrucaria hydrela* a *Hydropunctaria rheitrophila* (Thüs & Schultz 2009; Thüs et al. 2011), který má pravděpodobně dva různé fotobionty (viz výše).

Zmatek kolem druhu *Heterococcus caespitosus* Thüs et al. (2011) vysvětluje tím, že morfologie fotobionta po izolaci zpočátku skutečně připomíná *H. caespitosus*. Po několika měsících růstu v kultuře se však jeho vzhled mění a podobá se více *H. pleurococcoides* a *H. chodatii*.



Obrázek 12: *Heterococcus chodatii* (Kaštovský et al. 2018b).

¹⁵ Pravděpodobně ani nešlo o tento druh, ale o zcela nepopsaný lišejník. Uvedená velikost askospor totiž k *H. maura* nesedí (Thüs et al. 2011).

3.4 třída Phaeophyceae

rod *Petroderma*

Petroderma maculiforme (Wollny)

Kuckuck je zatím jediným známým fotobiontem z třídy Phaeophyceae. Jejím mykobiontem je *Wahlenbergiella tavaresiae* (= *Verrucaria tavaresiae*) (Peters & Moe 2001; Thüs et al. 2011).

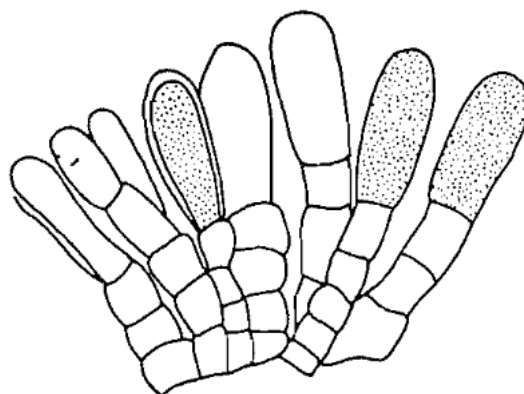
Je však třeba zmínit, že i jiné chaluhy jisté asociace s houbami vytvářejí. Například druhy *Ascophyllum*

nodosum a *Pelvetia canaliculata* z řádu Fucales interagují s houbou *Mycophycias ascophylli*

(= *Stigmatidium ascophylli*). Rod *Mycophycias* byl dokonce dříve řazen do čeledi Verrucariaceae, zařazení se ale ukázalo jako chybné (Toxopeus et al. 2011). Tato symbióza však není považována za lišejník, ale nazývá se mykofykobiózou. Podle definice lišejníku by měl mykobiont obklopit řasu a vytvořit stélku, která je odlišná té, kterou by každý partner tvořil sám. A to toto soužití nesplňuje,

přestože může být pro houbu také obligátní. Určení těchto hranic, co je a co už není považováno za lišejník není jednoduché a řada autorů si je vysvětluje po svém. Velkou roli v tom hraje také fylogeneze. Pokud se ukáže, že druh patří do skupiny, kde se běžně nacházejí lichenizované houby, je s větší pravděpodobností rovněž pokládán za lišejník (Sanders et al. 2004).

Volně žijící *Petroderma maculiforme* má na chaluhu poměrně jednoduchou stélku, na fotobionta však značně komplexní. Běžný fotobiont je jednobuněčnou kokální řasou, případně se skládá z menších jednodušších vláken. *Petroderma* tvoří světle až tmavě hnědé korovité stélky veliké v průměru několik milimetrů až jeden centimetr. Bazální buňky se radiálně větví a jsou k sobě těsně přimknuté. V horizontální rovině tak vzniká jakási destička, která umožní růst vzpřímených vláken těsně vedle sebe. Na koncích vláken mohou vznikat větší kulovité až válcovité buňky – sporangium (zooangium) – sloužící k rozmnožování (viz Obrázek 13). Sporangia vznikají postupně na těch samých vláknech, kde zůstávají zbytky starých sporangiálních stěn, které mají tvar límce a pro rod *Petroderma* jsou charakteristické (viz Obrázek 14) (Edelstein & McLachlan 1969; Sanders et al. 2004). Buňky mají většinou jeden velký laločnatý chloroplast s rozsáhlým centrálním pyrenoidem. V minulosti byl chloroplast popisován bez pyrenoidu. Pravděpodobně ovšem proto, že ve světelném mikroskopu je obtížně detekovatelný a nalezen byl až pomocí transmisního elektronového mikroskopu (TEM) (Sanders et al. 2004, 2005).



Obrázek 13: *Petroderma maculiforme*, část mladé stélky s uniloculárními sporangii na koncích vláken (Edelstein & McLachlan 1969).



Obrázek 14: Starší vzpřímené vlákno *P. maculiforme* s viditelnými zbytky sporangiálních stěn připomínající límce (Edelstein & McLachlan 1969).

Petroderma maculiforme byla poprvé popsána z německého souostroví Helgoland v Severním moři. Vyskytuje se však kosmopolitně především v chladných mořích severní i jižní polokoule. Porůstá kameny a oblázky mělkých přílivových tůň v oblastech, kde se vyskytují chaluhy rodu *Fucus* a *Ascophyllum*. Může se plést s jinými podobnými chaluhami rodu *Ralfsia*, se kterým se vzájemně překrývá a k jejichž rozlišení je třeba použít mikroskop (Edelstein & McLachlan 1969; Peters & Moe 2001). Zajímavé je, že v symbióze s *W. tavaresiae* byla pozorovaná pouze na mořském pobřeží sanfranciského zálivu v Kalifornii (Sanders et al. 2004).

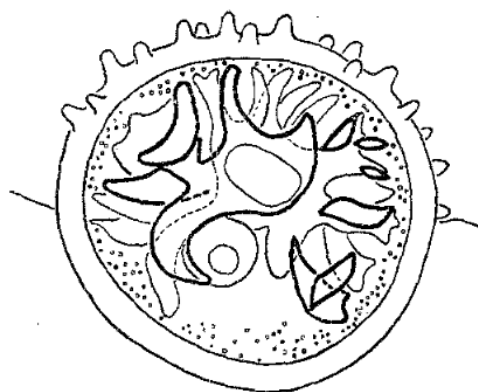
Následující fotobionty jsem nezařadila do systému, protože jde často o nejisté druhy. Ráda bych se o nich však krátce zmínila.

Fotobiontem *Agonimia foliacea* (= *Marchandiomphalina foliacea*) popsané původně jako stopkovýtrusný lišejník *Omphalina foliacea*, je podle (Jørgensen 1989) *Coccomyxa*, zelená řasa z třídy Trebouxiophyceae s válcovitými buňkami, žijícími ve slizových koloniích. Není však potvrzen molekulárně (Lücking & Moncada 2017).

Asterochloris sp. (Trebouxiophyceae), běžný v lišejnících jiných linií, by mohl být fotobiontem *Bagliettoa cazzae*, ale nelze to s jistotou tvrdit jen na základě jediného vzorku a proto vyžaduje potvrzení (Thüs et al. 2011).

Existují zmínky o fotobiontech lišejníků *Polyblastia amota* a *Polyblastia hyperborea*. Jde o kokální řasy neznámé linie, popsané pod názvem *Trochiscia granulata*, tvořící na vnější membráně podivně bradavičnaté výrůstky (viz Obrázek 15) (Tschermak-Woess 1989; Tschermak 1941b).

Fotobiontem *Psoroglaena epiphylla* je zřejmě nový, nepopsaný druh v rámci *Watanabea clade*, vykazující jednoduchou morfologii, podobnou řase *Chlorella* sp. (Darienko & Pröschold 2019; Nyati et al. 2007).



Obrázek 15: Fotobiont lišejníku *Polyblastia amota*, popsáný jako *Trochiscia granulata*; průřez dospělou buňkou (Tschermak 1941b).

Popis některých fotobiontů je nedostatečný a stále zbývá několik druhů nebo dokonce rodů lišejníků z čeledi Verrucariaceae, u kterých zůstává fotoautotrofní partner zcela neznámý. Např. u lišejníků *Atla*, *Henrica*, *Parabagliettoa*, *Placocarpus*, *Sporodictyon*, *Trimmatothele*, *Verrucula* a *Verruculopsis* je houbový partner popsán poměrně detailně, zatímco o fotobiontu není skoro žádná zmínka. Vzhledem k nezbytnosti fotobionta v symbióze je to poněkud překvapující. Při popisu lišejníku by se měli brát v úvahu oba partneři tvořící lišejník.

4. Vliv mykobionta na jeho „pool“ fotobiontů

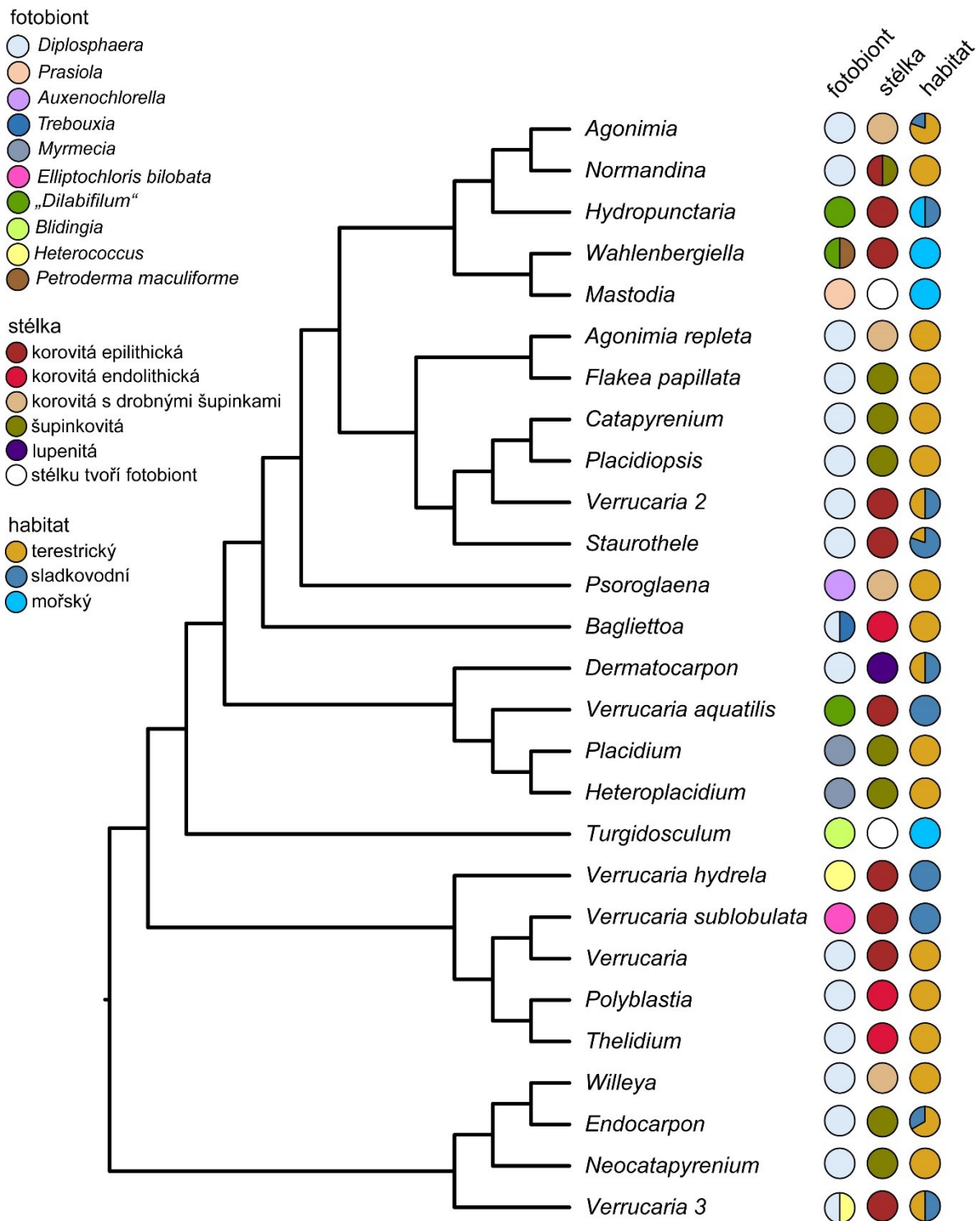
Je mnoho faktorů ovlivňujících mykobionta při výběru svého fotosyntetizujícího partnera. Už způsob rozmnožování ho může ovlivnit. Po sexuálním rozmnožování se klíčící hyfy mykobionta ocitají v situaci, kdy si velmi rychle musí najít vhodného fotobionta. Částečně mohou přežívat tím, že si nejprve najdou jiného, méně vhodného partnera, a později ho vymění za lepšího, případně v tomto raném stádiu parazitují na jiných lišejnících. Zvýšit svou šanci k relichenizaci mohou houby nepohlavním rozmnožováním, tj. fragmentací stélky nebo tvorbou sorédií či izidií, kdy se společně s houbovými hyfami šíří i buňky fotobionta (Honegger 2008). Některé lišejníky, jako *Endocarpon*, *Willeya*, *Staurothele* a mimo Verrucariaceae i *Thelenidia*, *Sporopodium* a několik druhů z rodu *Lecidea* to vyřešily přítomností řas v hymeniu, které jsou totožné s těmi ve stélce. Askospory se tak mohou šířit společně s řasami a zvýšit tak pravděpodobnost k přežití. Tento mechanismus se vyvinul alespoň v liniích *Staurothele* s. str., *Endocarpon* a *Staurothele immersa* nezávisle na sobě a vždy je asociován s přítomností murálních askospor (Gueidan et al. 2007).

Dostupnost vhodných řas je tedy důležitým kritériem pro úspěšnou relichenizaci. Vhodné řasy jsou řasy podléhající houbové specificitě a selektivitě. Pod pojmem houbová specificita se rozumí fylogenetické rozmezí přijatelných (geneticky kompatibilních) fotoautotrofních partnerů. Selektivitou se rozumí četnost výskytu dané asociace mezi partnery. Obojí závisí na habitatu a víceméně spolu souvisí, ale ne vždy musí nutně korelovat (Honegger 2008; Yahr et al. 2004).

Největší vliv na výběr partnera, a tedy na celkovou diverzitu fotobiontů, mají však vnější enviromentální faktory, jako je typ substrátu, teplota, dostupnost vody, množství světla, stupeň eutrofizace a nadmořská výška se zeměpisnou šířkou. Mykobiont preferuje ty fotobionty, které jsou na dané podmínky nejlépe adaptované a v případě potřeby (a pokud je zajištěná kompatibilita) je i dokáže měnit („photobiont switching“) (Piercey-Normore & Deduke 2011; Piercey-Normore & DePriest 2001). Podle studie Peksy & Škalouda (2011) může o celkovém rozšíření i ekologii rozhodovat nezávisle na mykobiontu fotobiont (alespoň v případě studované zelené řasy *Asterochloris*).

Čeď Verrucariaceae je bohatá na množství rozdílných fotobiontů i habitatů, které lišejníky obývají, a proto na nich můžeme zkoušet hledat vzorce či zákonitosti, podle kterých se mykobionti (či fotobionti?) při výběru partnera řídí a koho preferují.

Na následující stránce na Obrázku 16 je vyobrazen fylogenetický strom mykobiontů. Vedle jednotlivých rodů/druhů je vždy uveden i fotobiont, typ lišejníkové stélky a habitat. Do fylogenetického stromu jsou zahrnuty pouze druhy, jejichž fotobiont byl potvrzen i molekulárně. Habitat jsem rozdělila na terestrický a vodní (resp. sladkovodní a mořský), kde se jedná především o lišejníky, které se nacházejí v záplavových zónách potoků a řek či v přílivové zóně na mořském prostředí. Každý lišejník však snáší částečné zaplavování trochu jinak.



Obrázek 146: Fylogenetický strom lišejníků Verrucariaceae s fotobionty, typem stélky a habitatem; *Verrucaria 2* = *V. elaeina* + *V. praetermissa*; *Verrucaria 3* = *V. nigrescens* + *V. funckii*.

Druhy řazené dříve do rodu *Dilabifilum* jsou popisovány jak ze sladkých, tak ze slaných vod. Když se podíváme na Obrázek 16, lze z něho vyčíst, že stejně tak se řasa chová i v symbióze. Mykobionty s ní spojené lze najít v blízkosti moří (některé druhy *Hydropunctaria* a *Wahlenbergiella*) i řek (sladkovodní lišejníky *Hydropunctaria* a *Verrucaria aquatilis*). Ostatní mořské lišejníky jsou spíš specialisty a symbiózu tvoří s neobvyklými fotobionty jakými jsou *Prasiola*, *Petroderma*, nebo

Blidingia, které se v moři vyskytují i volně žijící. Je pravděpodobné, že předek lišejníku *Turgidoscolum ulvae* mohl mít za fotobionta *Dilabifilum* a později se mohl specializovat (Pérez-Ortega et al. 2018). Sladkovodní lišejníky preferují mimo již zmíněné *Dilabifilum* rod *Diplosphaera* a u jednotlivých druhů můžeme vidět i rody *Elliptochloris* a *Heterococcus*. Při přechodu z terestrického do vodního prostředí došlo tedy pravděpodobně k výměně fotobionta za lépe adaptovanou řasu na vnější prostředí, přestože fotobiont je ukryt ve stélce mykobionta. Většina lišejníků Verrucariaceae však zůstává terestrická. Jejich fotobionty jsou *Diplosphaera*, *Myrmecia* a v ojedinělých případech i *Trebouxia* a *Auxenochlorella*. Marsh & Timoney (2005) provedli zajímavou studii zkoumající, jak dlouho vydrží lišejníky pod vodou. *Staurothele fissa* a *S. drummondii* bývají v přírodě zaplavovány nejméně na tři měsíce. *S. drummondii* v experimentu po této době začal náhle umírat. Příčina není jasná, ale na delší dobu pod vodou zřejmě není jeho fotobiont (*Diplosphaera*) adaptovaný, a proto ho jiné vodní druhy v minulosti vyměnily.

Mimo dva případy, kdy stélku tvoří specifická symbiotická řasa, se zdá, že typ stélky nehraje ve výběru fotobiontů až tak velikou roli. Nejhojnějšího fotobionta *Diplosphaera* najdeme ve všech typech stélek, rozptýleného po všech liniích včetně těch bazálních, a pravděpodobně se tedy jedná o původního fotobionta čeledi. Zároveň je vidět, že lišejníky s jednodušší (korovitou) stélkou vykazují větší druhovou rozmanitost fotobiontů. K tomuto názoru došel ve své studii i Thüs et al. (2011). Podle něho mají druhy s jednodušší morfologií stélky větší svobodu a možnost bez obtíží měnit fotobionty v závislosti na habitatu. To platí i pro výše zmíněné vodní lišejníky, jejichž počet fotobiontů je velmi vysoký a stélka většinou korovitá s pseudokortexem. Naopak lišejníky s komplexnější stélkou jsou ve výběru partnera specifitější. Tento trend je pozorován i u jiných linií lišejníků (Honegger 2009). Všechny lišejníky, které mají šupinovitou nebo lupenitou stélku, jsou věrné jednomu rodu fotobionta (viz Obrázek 16). Je pravděpodobné, že tyto složitější lišejníky zdědily fotobionta (kompatibilitu k němu) od svého společného předka (Thüs et al. 2011). Názorně to lze vidět na dvou příbuzných rodech *Placidium* a *Heteroplacidium*. Oba rody jsou terestrické, mají šupinovitou stélku a jejich fotobiontem je *Myrmecia*. Vzhledem k tomu, že většina druhů Verrucariaceae vykazuje jednoduchou morfologii a různorodou ekologii, je možné tím vysvětlit i celkovou druhovou diverzitu fotobiontů v čeledi (Thüs et al. 2011).

5. Závěr

Čeď Verrucariaceae je početnou čeďí se stovkami druhů vyskytujících se po celém světě. Ve většině případech je popsán pouze mykobiont, který sice zpravidla tvoří většinu lišejníku, ale bez svého fotoautotrofního partnera by v přírodě nepřežil. Diverzita fotobiontů těchto lišejníků je pozoruhodná, přesto však ještě hodně neprobádaná. Mnoho dříve popsaných fotobiontů na základně morfologických znaků by dnes potřebovalo potvrdit modernějšími metodami a pojmenovat podle současné nomenklatury. Stejně tak je potřeba udělat taxonomickou revizi mykobiontů, neboť mnoho početných rodů je polyfyletických.

Ve své bakalářské práci jsem shrnula dnešní poznatky o fotobionech čeďi Verrucariaceae. Oba partnery tvořící lišejník jsem zařadila do systému a stručně charakterizovala. V poslední části týkající se vlivu mykobionta na jeho výběr fotobionta jsem došla k závěru, že původním fotobiontem čeďi je řasa *Diplosphaera*, vyskytující se napříč celou skupinou nezávisle na habitatu nebo morfologii stélky. Při změně z terestrického na vodní prostředí došlo ve většině případech k výměně za lépe adaptovanou řasu. Morfologie stélky může mít vliv na schopnost měnit fotobionta a tím na celkovou diverzitu čeďe.

Velká část lišejníků však do analýzy v poslední části bakalářské práce nebyla zahrnuta, neboť jejich fotobiont potřebuje potvrdit nebo ještě dosud nebyl popsán. Než můžeme s jistotou odpovědět na některé evolučně-ekologické otázky týkající se výběru fotobionta, je třeba vzít v úvahu i další faktory životního prostředí formující symbiózu v přírodě, např. globální výskyt lišejníků, lokální podmínky, u vodních lišejníků rozsah a délka zaplavení, typ substrátu atd. Taková studie by však již přesahovala rámec bakalářské práce. Ve své diplomové práci bych se jimi však ráda zabývala, zejména pak fotobionty vodních lišejníků této čeďe.

6. Zdroje

- Ahmadjian V. 1993. *The Lichen Symbiosis*. New York: John Wiley & Sons
- Ahmadjian V, Heikkilä H. 1970. The Culture and Synthesis of *Endocarpon pusillum* and *Staurothele clopima*. *Lichenol.* 4:259–67
- Ahmadjian V, Paracer S. 1986. *Symbiosis: An Introduction to Biological Association*. Hanover (New Hampshire): University Press of New England
- Bouffinier B. *Lichens marins: Agonimia tristicula (Nyl.) Zahlb.* [online]. Dostupné z: <http://www.lichensmaritimes.org/index.php?task=fiche&lichen=398&lang=en> [cit. 22.7.2019]
- Bouffinier B. *Lichen marins: Hydropunctaria maura (Wahl.) Keller & Gueidan s.l.* [online]. Dostupné z: <http://www.lichensmaritimes.org/index.php?task=fiche&lichen=22&lang=en> [cit. 22.7.2019]
- Cheng X-M, Liu D-L, Wei X-L, Wei J-C. 2019. *Heteroplacidium compactum* reported as a genus new to China. *Mycotaxon.* 134(2):369–76
- Darienko T, Pröschold T. 2015. Genetic variability and taxonomic revision of the genus *Auxenochlorella* (Shihira et Krauss) Kalina et Puncocharova (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *J. Phycol.* 51(2):394–400
- Darienko T, Pröschold T. 2017. Toward a monograph of non-marine Ulvophyceae using an integrative approach (Molecular phylogeny and systematics of terrestrial Ulvophyceae II.). *Phytotaxa.* 324(1):1–41
- Darienko T, Pröschold T. 2019. The genus *Jaagichlorella* Reisingl (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) and its close relatives: an evolutionary puzzle. *Phytotaxa.* 388(1):47
- David M. *Lichen marins: Placidium squamulosum (Ach.) Breuss.* [online]. Dostupné z: <http://www.lichensmaritimes.org/index.php?task=fiche&lichen=266&lang=en> [cit. 22.7.2019]
- David M. *Lichen marins: Wahlenbergiella mucosa (Wahl.) Gueidan & Thüs* [online]. Dostupné z: <http://www.lichensmaritimes.org/index.php?task=fiche&lichen=9&lang=en> [cit. 22.7.2019]
- Edelstein T, McLachlan J. 1969. *Petroderma maculiforme* on the coast of Nova Scotia. *Can. J. Bot.* 47:561–63
- Ettl H, Gärtner G. 2014. *Syllabus Der Boden-, Luft- Und Flechtenalgen*. Berlin Heidelberg: Springer Spektrum. 2. vydání.
- Fontaine KM, Beck A, Stocker-Wörgötter E, Piercey-Normore MD. 2012. Photobiont Relationships and Phylogenetic History of *Dermatocarpon luridum* var. *luridum* and Related *Dermatocarpon* Species. *Plants.* 1(2):39–60
- Friedl T, Büdel B. 2008. Photobionts. In *Lichen Biology*, ed. TH Nash III, pp. 9–26. Cambridge: Cambridge University Press
- Garrido-Benavent I, de los Ríos A, Fernández-Mendoza F, Pérez-Ortega S. 2018. No need for stepping stones: Direct, joint dispersal of the lichen-forming fungus *Mastodia tessellata* (Ascomycota) and

- its photobiont explains their bipolar distribution. *J. Biogeogr.* 45(1):213–24
- Geitler L. 1960. Über Flechtenalgen. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrol.* 22:131–35
- Geitler L. 1962. Über die Flechtenalge *Myrmecia biatorellae*. *Österreichische Bot. Zeitschrift.* 109(1):41–44
- Gerault A. *Lichen marins: Dermatocarpon luridum (With.) Laudon* [online]. Dostupné z: <http://www.lichensmaritimes.org/index.php?task=fiche&lichen=399&lang=en> [cit. 22.7.2019]
- Grube M, Berg G. 2009. Microbial consortia of bacteria and fungi with focus on the lichen symbiosis. *Fungal Biol. Rev.* 23(3):72–85
- Gueidan C. 2008. *Verrucariaceae*. [online]. Dostupné z: <http://tolweb.org/Verrucariaceae/110534/> 2008.01.29 in The Tree of Life Web Project. <http://tolweb.org/> [cit. 10.6.2019]
- Gueidan C, Roux C, Lutzoni F. 2007. Using a multigene phylogenetic analysis to assess generic delineation and character evolution in *Verrucariaceae* (*Verrucariales*, *Ascomycota*). *Mycol. Res.* 111(10):1145–68
- Gueidan C, Savić S, Thüs H, Roux C, Keller C, et al. 2009. Generic classification of the *Verrucariaceae* (*Ascomycota*) based on molecular and morphological evidence: Recent progress and remaining challenges. *Taxon.* 58(1):184–208
- Gueidan C, Thüs H, Pérez-ortega S. 2011. Phylogenetic position of the brown algae-associated lichenized fungus *Verrucaria tavaresiae* (*Verrucariaceae*). *Bryologist.* 114(3):563–69
- Gueidan C, Van Do T, Lu NT. 2014. Phylogeny and taxonomy of *Staurothele* (*Verrucariaceae*, lichenized ascomycetes) from the karst of northern Vietnam. *Lichenol.* 46(4):515–33
- Guiry MD, Guiry GM. 2019. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. [online]. Dostupné z: <http://www.algaebase.org> [cit. břez-en-srpen 2019]
- Hafellner J. 2014. Distributional and other data for some *Agonimia* species (*Verrucariales*, lichenized *Ascomycota*). *Fritschiana.* 78:25–46
- Haine J. *Lichen marins: Verrucaria hydrela Ach.* [online]. Dostupné z: <http://www.lichensmaritimes.org/index.php?task=fiche&lichen=687&lang=en> [cit. 23.7.2019]
- Halda J. 2003. A taxonomic study of the calcicolous endolithic species of the genus *Verrucaria* (*Ascomycotina*, *Verrucariales*) with the lid-like and radiately opening involucrellum. *Acta Musei Richnoviensis Sect. Nat.* 10(1):1–148
- Honegger R. 2008. Morphogenesis. In *Lichen Biology*, ed. TH Nash III, pp. 69–93. Cambridge: Cambridge University Press. 2. vydání.
- Honegger R. 2009. Lichen-Forming Fungi and Their Photobionts. In *The Mycota V: Plant Relationships*, Vol. 5, pp. 307–33. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. 2. vydání.
- Index Fungorum*. [online]. Dostupné z: <http://www.indexfungorum.org> [cit. břez-en-srpen 2019]
- John DM. 2003. Filamentous and Plantlike Green Algae. In *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification*, eds. JD Wehr, RG Sheath, pp. 311–52. Burlington: Academic Press
- Jørgensen PM. 1989. *Omphalina foliacea*, a new basidiolichen from America. *Nord. J. Bot.* 9(1):89–95

- Kaštovský J, Hauer T, Geriš R, Chattová B, Juráň J, et al. 2018a. *Atlas Sinic a Řas ČR 2*. Praha: powerprint
- Kaštovský J, Hauer T, Geriš R, Chattová B, Juráň J, et al. 2018b. *Atlas Sinic a Řas ČR 1*. Praha: powerprint
- Knudsen K, Breuss O, Kocourková J. 2014. A new lichenicolous *Heteroplacidium* (Verrucariaceae) from the deserts of southern California. *Opusc. Philolichenum*. 13(April):26–33
- Kohlmeyer J, Hawksworth DL, Volkmann-Kohlmeyer B. 2004. Observations on two marine and maritime “borderline” lichens: *Mastodia tessellata* and *Collemopsisidium pelvetiae*. *Mycol. Prog.* 3(1):51–56
- Letsch MR, Muller-Parker G, Friedl T, Lewis LA. 2009. *Elliptochloris marina* sp. Nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), symbiotic green alga of the temperate pacific sea anemones *Anthopleura xanthogrammica* and *A. Elegantissima* (Anthozoa, Cnidaria). *J. Phycol.* 45(5):1127–35
- Lücking R, Moncada B. 2017. Dismantling *Marchandiomphalina* into *Agonimia* (Verrucariaceae) and *Lawreymyces* gen. nov. (Corticaceae): setting a precedent to the formal recognition of thousands of voucherless fungi based on type sequences. *Fungal Divers.* 84(1):119–38
- Marsh JE, Timoney KP. 2005. How long must northern saxicolous lichens be immersed to form a waterbody trimline? *Wetlands*. 25(2):495–99
- McMullin T. *Consortium of North American Lichen Herbaria - Image Details: #1096564* (Licence Creative Commons BY-SA) [online]. Dostupné z: <https://lichenportal.org/cnalh/imagelib/imgdetails.php?imgid=1096564> [cit. 23.7.2019]
- Muggia L, Gueidan C, Grube M. 2010. Phylogenetic placement of some morphologically unusual members of Verrucariales. *Mycologia*. 102(4):835–46
- Muggia L, Gueidan C, Perlmutter GB, Eriksson OE, Grube M. 2009. Molecular data confirm the position of *Flakea papillata* in the Verrucariaceae. *Bryologist*. 112(3):538–43
- Nash III TH. 2008. Introduction. In *Lichen Biology*, ed. TH Nash III, pp. 1–8. Cambridge: Cambridge University Press
- Nash III TH, Gries C, Bungartz F. 2007. *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region, Volume III*. Lichens Unlimited, Arizona State University
- Nyati S, Beck A, Honegger R. 2007. Fine structure and phylogeny of green algal photobionts in the microfilamentous genus *Psoroglaena* (Verrucariaceae, Lichen-Forming Ascomycetes). *Plant Biol.* 9(3):390–99
- Orange A. 2004. A remarkable new freshwater *Verrucaria* from Europe. *Lichenol.* 36(6):349–54
- Orange A. 2012. Semi-cryptic marine species of *Hydropunctaria* (Verrucariaceae, lichenized Ascomycota) from north-west Europe. *Lichenol.* 44(3):299–320
- Ott DW, Oldham-Ott CK, Rybalka N, Friedl T. 2015. Chapter 11 - Xanthophyte, Eustigmatophyte, and Raphidophyte Algae. In *Freshwater Algae of North America (Second Edition)*, eds. JD Wehr, RG

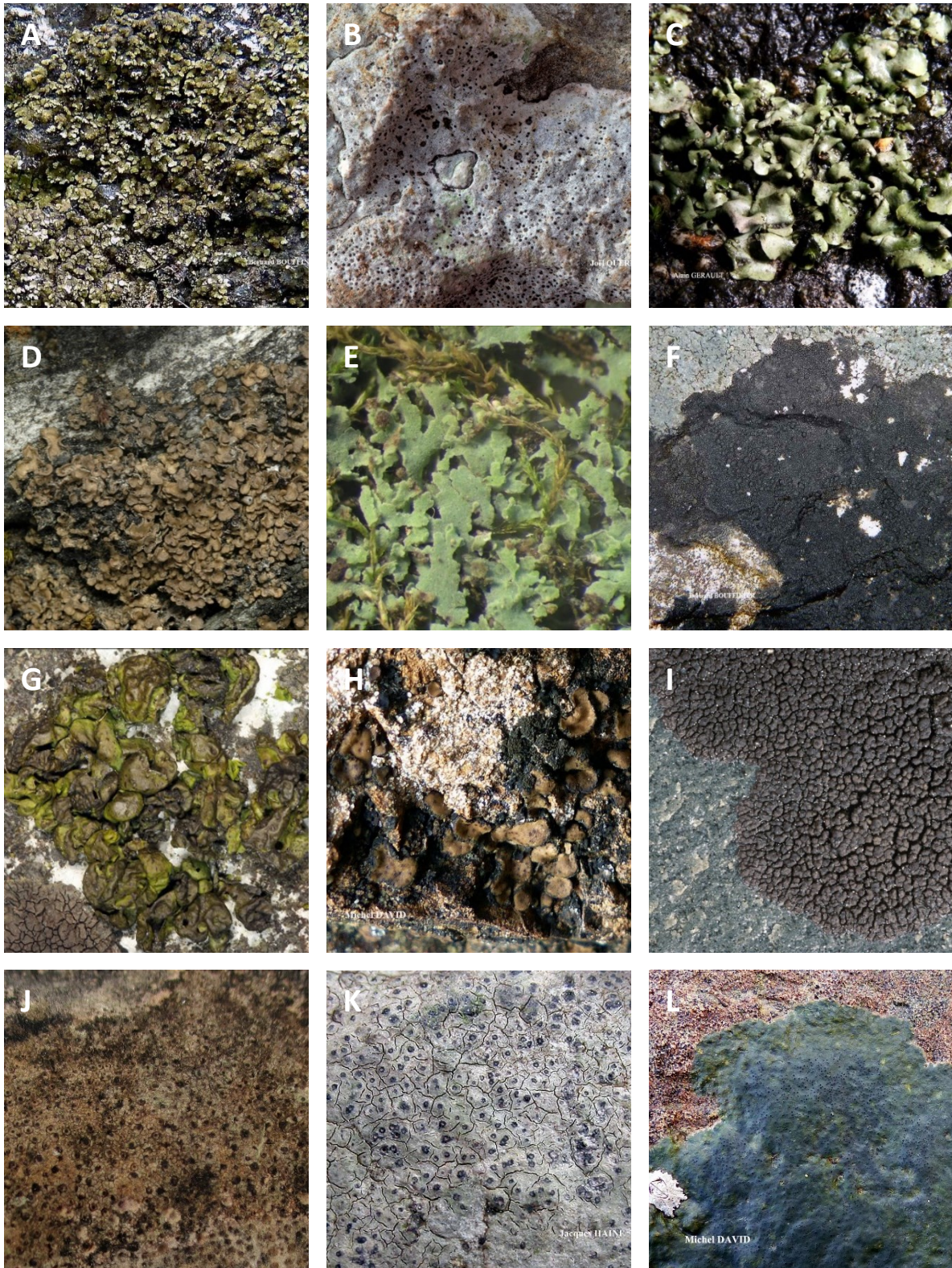
- Sheath, JP Kociolek, pp. 485–536. Boston: Academic Press. 2. vydání.
- Parra OO, Redon J. 1977. Aislamiento de *Heterococcus caespitosus* Vischer ficobionte de *Verrucaria maura* Wahlenb. *Bol. Soc. Biol. Concepción*. 51(1):219–24
- Peksa O, Škaloud P. 2011. Do photobionts influence the ecology of lichens? A case study of environmental preferences in symbiotic green alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae). *Mol. Ecol.* 20(18):3936–48
- Pérez-Ortega S, de los Ríos A, Crespo A, Sancho LG. 2010. Symbiotic lifestyle and phylogenetic relationships of the bionts of *Mastodia tessellata* (Ascomycota, *incertae sedis*). *Am. J. Bot.* 97(5):738–52
- Pérez-Ortega S, Miller KA, De Los Ríos A. 2018. Challenging the lichen concept: *Turgidosculum ulvae* (Verrucariaceae) represents an independent photobiont shift to a multicellular blade-like alga. *Lichenol.* 50(3):341–56
- Peters AF, Moe RL. 2001. DNA Sequences Confirm that *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae) is the Brown Algal Phycobiont of the Marine Lichen *Verrucaria tavaresiae* (Verrucariales, Ascomycota) from Central California. *Bull. Calif. Lichen Soc.* 8(2):41–43
- Piercey-Normore MD, Deduke C. 2011. Fungal farmers or algal escorts: Lichen adaptation from the algal perspective. *Mol. Ecol.* 20(18):3708–10
- Piercey-Normore MD, DePriest PT. 2001. Algal switching among lichen symbioses. *Am. J. Bot.* 88(8):1490–98
- Prieto M, Aragón G, Martínez I. 2010a. The Genus *Catapyrenium* s. lat. (Verrucariaceae) in the Iberian Peninsula and the Balearic Islands. *The Lichenologist*. 42(6): 637–684
- Prieto M, Martínez I, Aragón G, Gueidan C, Lutzoni F. 2012. Molecular phylogeny of *Heteroplacidium*, *Placidium*, and related catapyrenioid genera (Verrucariaceae, lichen-forming Ascomycota). *Am. J. Bot.* 99(1):23–35
- Prieto M, Martínez I, Aragón G, Otálora MAG, Lutzoni F. 2010b. Phylogenetic study of *Catapyrenium* s. str. (Verrucariaceae, lichen-forming Ascomycota) and related genus *Placidiopsis*. *Mycologia*. 102(2):291–304
- Querellou J. *Lichens marins: Bagliettoa calciseda* (DC) Gueidan & Cl. Roux [online]. Dostupné z: <http://www.lichensmaritimes.org/index.php?task=fiche&lichen=845&lang=en> [cit. 23.7.2019]
- Řeháková H. 1968. *Lišejníkové řasy z rodu Trebouxia, Diplosphaera a Myrmecia*. Univerzita Karlova v Praze, Fakulta přírodovědecká
- Robert V, Vu D, Amor ABH, Wiele N van de W, Brouwer C, et al. 2013. MycoBank gearing up for new horizons. *IMA Fungus*. 4(2):371–79
- Sanders WB, Moe RL, Ascaso C. 2004. The intertidal marine lichen formed by the pyrenomycete fungus *Verrucaria tavaresiae* (Ascomycotina) and the brown alga *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae): Thallus organization and symbiont interaction. *Am. J. Bot.* 91(4):511–22
- Sanders WB, Moe RL, Ascaso C. 2005. Ultrastructural study of the brown alga *Petroderma maculiforme*

- (Phaeophyceae) in the free-living state and in lichen symbiosis with the intertidal marine fungus *Verrucaria tavaresiae* (Ascomycotina). *Eur. J. Phycol.* 40(4):353–61
- Savić S, Tibell L, Gueidan C, Lutzoni F. 2008. Molecular phylogeny and systematics of *Polyblastia* (*Verrucariaceae*, *Eurotiomycetes*) and allied genera. *Mycol. Res.* 112(11):1307–18
- Servít M. 1954. *Československé Lišejníky Čeledi Verrucariaceae*. Praha: Československá akademie věd
- Shivarov V V. 2013. New records of *Verrucariaceae* (Ascomycota) from Bulgaria. *Mycobiota*. 3:11–17
- Sipman H. *Pictures of tropical lichens - Flakea papillata O.E. Erikss.* (Licence CC BY-SA-NC) [online].
Dostupné z: <http://www.tropicallichens.net/4326.html> [cit. 23.7.2019]
- Škaloud P, Rindi F, Boedeker C, Leliaert F. 2018. *Freshwater Flora of Central Europe, Vol 13: Chlorophyta: Ulvophyceae*. Berlin: Springer Spektrum
- Smith CW, Aptroot A, Coppins BJ, Fletcher A, Gilbert OL, et al. 2009. *The Lichens of Great Britain and Ireland*. London: British Lichen Society
- Spribille T, Tuovinen V, Resl P, Vanderpool D, Wolinski H, et al. 2016. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*. 353(6298):488–92
- Stahl E. 1877. *Beiträge Zur Entwicklungsgeschichte Der Flechtenalgen, Hefte II, Über Die Bedeutung Der Hymenialgonidien*. Leipzig: Arthur Felix
- Stridvall L. *Lichen Gallery: Endocarpon adscendens* [online]. Dostupné z: <http://www.stridvall.se/lichens/gallery/Endocarpon/NIKA4173> [cit. 22.7.2019]
- Thüs H, Muggia L, Pérez-Ortega S, Favero-Longo SE, Joneson S, et al. 2011. Revisiting photobiont diversity in the lichen family Verrucariaceae (Ascomycota). *Eur. J. Phycol.* 46(4):399–415
- Thüs H, Schultz M. 2009. *Freshwater Flora of Central Europe, Vol 21: Fungi. Part 1: Lichens*. Berlin: Springer Spektrum
- Toxopeus J, Kozera CJ, O’Leary SJB, Garbary DJ. 2011. A reclassification of *Mycophycias ascophylli* (Ascomycota) based on nuclear large ribosomal subunit DNA sequences. *Bot. Mar.* 54(3):325–34
- Tschermak-Woess E. 1970. Über wenig bekannte und neue Flechtengonidien V. Der Phycobiont von *Verrucaria aqualilis* und die Fortpflanzung von *Pseudopleurococcus arthopyreniae*. *Österreichische Bot. Zeitschrift*. 118(5):443–55
- Tschermak-Woess E. 1989. The algal partner. In *CRC Handbook of Lichenology, Volume I*, ed. M Galun, pp. 39–92. Boca Raton, Florida: CRC Press, Inc.
- Tschermak E. 1941a. Untersuchungen über die Beziehungen von Pilz und Alge im Flechtenthallus. *Österreichische Bot. Zeitschrift*. 90(4):233–307
- Tschermak E. 1941b. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Protococcale *Trochiscia granulata*. *Österreichische Bot. Zeitschrift*. 90:67–73
- Voytsekhovich A, Beck A. 2016. Lichen photobionts of the rocky outcrops of Karadag massif (Crimean Peninsula). *Symbiosis*. 68(1–3):9–24
- Wijayawardene NN, Hyde KD, Lumbsch HT, Liu JK, Maharachchikumbura SSN, et al. 2018. Outline of Ascomycota: 2017. *Fungal Divers.* 88(1):167–263

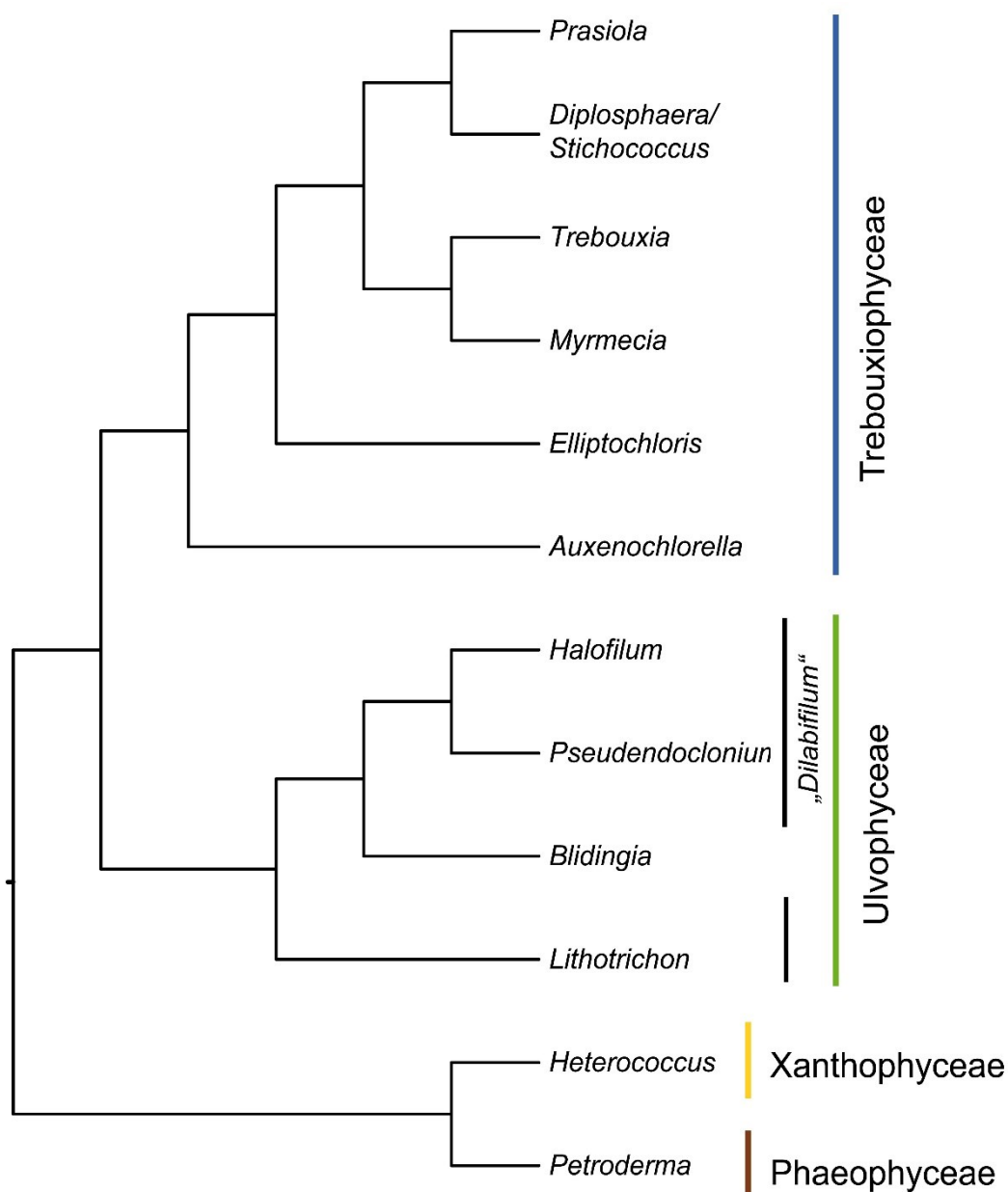
- Yahr R, Vilgalys R, Depriest PT. 2004. Strong fungal specificity and selectivity for algal symbionts in Florida scrub *Cladonia* lichens. *Mol. Ecol.* 13(11):3367–78
- Yuzon J, Roux C, Lendemer CJ, Gueidan C. 2014. Molecular phylogeny and taxonomy of the endolithic lichen genus *Bagliettoa*. *Taxon.* 63(6):1177–92
- Zeitler I. 1954. Untersuchungen über die Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von Flechtengonidien. *Österreichische Bot. Zeitschrift.* 101(5):453–87

Příloha 1: Lišejníky čeledi Verrucariaceae.

A, *Agonimia tristicula* (Bouffinier 2019); B, *Bagliettoa calciseda* (Querellou 2019); C, *Dermatocarpon luridum* (Gerault 2019); D, *Endocarpon adscendens* (Stridvall 2019); E, *Flakea papillata* (Sipman 2019); F, *Hydropunctaria maura* (Bouffinier 2019); G, *Mastodia tessellata* (Garrido-Benavent et al. 2018); H, *Placidium squamulosum* (David 2019); I, *Staurothele areolata* (Nash III et al. 2007); J, *Thelidium minutulum* (McMullin 2019); K, *Verrucaria hydrela* (Haine 2019); L, *Wahlenbergiella mucosa* (David 2019).



Příloha 2: Fylogenetický strom fotobiontů čeledi Verrucariaceae.



Příloha 3: Přehled fotobiontů v lišejnících Verrucariaceae.

* Fotobiont je popsán na základě morfologie často ze starší literatury, není však potvrzen molekulárně.

** O fotobiontu existuje zmínka, ale není přesvědčivá, potřebuje potvrzení.

| lišejník (mykobiont) | fotobiont (třída) | zdroje |
|------------------------------------|---|--------------------|
| <i>Agonimia foliacea</i> | ** <i>Coccomyxa</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Jørgensen 1989) |
| <i>Agonimia koreana</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Agonimia opuntiella</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| " <i>Agonimia</i> " <i>repleta</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Agonimia tristicula</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Bagliettoa calciseda</i> | * <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Řeháková 1968) |
| <i>Bagliettoa cazzae</i> | ** <i>Asterochloris</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Bagliettoa marmorea</i> | <i>Trebouxia</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Bagliettoa parmigera</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Catapyrenium cinereum</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |

| | | |
|--|---|---|
| <i>Catapyrenium daedaleum</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Catapyrenium rufescens</i> | * <i>Myrmecia biatorellae</i> (Trebouxiophyceae) | (Zeitler 1954) |
| <i>Dermatocarpon arnoldianum</i> | <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Fontaine et al. 2012) |
| <i>Dermatocarpon hepaticum</i> | * <i>Myrmecia biatorellae</i> (Trebouxiophyceae) | (Geitler 1960; Řeháková 1968) |
| <i>Dermatocarpon luridum</i> | <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Fontaine et al. 2012; Řeháková 1968; Thüs et al. 2011) |
| <i>Dermatocarpon miniatum</i> | <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Fontaine et al. 2012; Řeháková 1968; Thüs et al. 2011; Voytsekhovich & Beck 2016) |
| <i>Dermatocarpon rivulorum</i> | ** <i>Diplosphaera chodatii</i> / <i>Stichococcus</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Fontaine et al. 2012; Řeháková 1968) |
| <i>Dermatocarpon tuckermani</i> | * <i>Myrmecia biatorellae</i> (Trebouxiophyceae) | (Tschermak-Woess 1989) |
| <i>Dermatocarpon velebiticum</i> | * <i>Myrmecia biatorellae</i> (Trebouxiophyceae) | (Zeitler 1954) |
| <i>Endocarpon adscendens</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011; Zeitler 1954) |
| <i>Endocarpon pallidulum</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Endocarpon pusillum</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Flakea papillata</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Heteroplacidium contumescens</i> | <i>Myrmecia</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Heteroplacidium imbricatum</i> | <i>Myrmecia</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Hydropunctaria adriatica</i> | * <i>Pseudendoclonium arthopyreniae</i> (Ulvophyceae) | (Tschermak-Woess 1989) |
| <i>Hydropunctaria maura</i> | <i>Pseudendoclonium commune</i> , <i>Halofilum ramosum</i> (Ulvophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Hydropunctaria rheitrophila</i> | <i>Lithotrichon pulchum</i> (Ulvophyceae)/* <i>Heterococcus</i> sp. (Xanthophyceae) | (Thüs & Schultz 2009; Thüs et al. 2011) |
| | | (Garrido-Benavent et al. 2018; Kohlmeyer et al. 2004; Pérez-Ortega et al. 2010; Thüs et al. 2011) |
| <i>Mastodia tessellata</i> s.l. | <i>Prasiola</i> sp. (Trebouxiophyceae) | |
| <i>Neocatapyrenium rhizinosum</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Normandina acroglypta</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Normandina pulchella</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae)** <i>Nannochloris normandinae</i> | (Thüs et al. 2011; Tschermak-Woess 1989) |
| <i>Placidiosis custnani</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Placidium arboreum</i> | <i>Myrmecia</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Placidium lachneum</i> | <i>Myrmecia</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Placidium squamulosum</i> | <i>Myrmecia</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011; Voytsekhovich & Beck 2016) |
| <i>Placidium umbrinum</i> | <i>Myrmecia</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Placopyrenium bucekii</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Polyblastia amota</i> | ** <i>Trochiscia granulata</i> | (Tschermak 1941b) |
| <i>Polyblastia cupularis</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Polyblastia (Verrucaria) hochstetteri</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Polyblastia hyperborea</i> | ** <i>Trochiscia granulata</i> | (Tschermak-Woess 1989) |
| <i>Polyblastia nigella</i> | * <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Řeháková 1968) |
| <i>Psoroglaena epiphylla</i> | ** <i>Chlorella</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Nyati et al. 2007) |

| | | |
|--|---|---|
| <i>Psoroglaena stigonemoides</i> | <i>Auxenochlorella</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Nyati et al. 2007; Thüs et al. 2011) |
| <i>Staurothele areolata</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Staurothele caesia</i> | * <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Řeháková 1968) |
| <i>Staurothele clopima</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Řeháková 1968; Thüs et al. 2011) |
| <i>Staurothele clopimoides</i> | * <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Řeháková 1968) |
| <i>Staurothele drummondii</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Staurothele fissa</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Staurothele frustulenta</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Staurothele rufa</i> | * <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Řeháková 1968) |
| <i>Staurothele rugulosa</i> | * <i>Stichococcus</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Stahl 1877) |
| <i>Staurothele succedens</i> | * <i>Stichococcus bacillaris</i> (Trebouxiophyceae) | (Tschermak-Woess 1989) |
| <i>Thelidium absconditum</i> | * <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Zeitler 1954) |
| <i>Thelidium antonellianum</i> | * <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Geitler 1960) |
| <i>Thelidium auruntii</i> | * <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Zeitler 1954) |
| <i>Thelidium decipiens</i> | * <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Zeitler 1954) |
| <i>Thelidium minutulum</i> | * <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Zeitler 1954) |
| <i>Thelidium perexiguum</i> | * <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Zeitler 1954) |
| <i>Thelidium (Polyblastia) viridescens</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Turgidosculum ulvae</i> | <i>Blidingia minima</i> s. lat. (Ulvophyceae) | (Pérez-Ortega et al. 2018) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>acrotella</i> | * <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Geitler 1960) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>acrotelloides</i> | * <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Řeháková 1968) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>aquatilis</i> | <i>Pseudendoconium incrustans</i> (Ulvophyceae) | (Thüs et al. 2011; Tschermak-Woess 1970) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>coerulea</i> | * <i>Trebouxia</i> cf. <i>gigantea</i> (Trebouxiophyceae) | (Voytsekhovich & Beck 2016) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>dufourii</i> | * <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Řeháková 1968) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>elaeina</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>elaemelaena</i> | * <i>Heterococcus</i> sp. (Xanthophyceae) | (Tschermak 1941a; Zeitler 1954) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>funckii</i> | <i>Heterococcus</i> sp. (Xanthophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>glaucina</i> | *" <i>Dilabifilum</i> sp." (Ulvophyceae) | (Voytsekhovich & Beck 2016) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>hydrela</i> | <i>Heterococcus</i> sp. (Xanthophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>myriocarpa</i> | * <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Řeháková 1968) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>nigrescens</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae)/* <i>Chloroidium</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011; Voytsekhovich & Beck 2016) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>praetermissa</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae)/** <i>Chloroidium</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Verrucaria rupestris</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>sublobulata</i> | <i>Elliptochloris bilobata</i> (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>submersella</i> | * <i>Myrmecia biatorellae</i> (Trebouxiophyceae) | (Zeitler 1954) |
| " <i>Verrucaria</i> " <i>tristis</i> | * <i>Diplosphaera chodatii</i> (Trebouxiophyceae) | (Řeháková 1968; Zeitler 1954) |
| <i>Wahlenbergiella striatula</i> | <i>Halofilum ramosum</i> (Ulvophyceae) | (Thüs et al. 2011) |
| <i>Wahlenbergiella tavaresiae</i> | <i>Petroderma maculiforme</i> (Phaeophyceae) | (Gueidan et al. 2011; Peters & Moe 2001; Sanders et al. 2004, 2005; Thüs et al. 2011) |
| <i>Willeya diffractella</i> | <i>Diplosphaera</i> sp. (Trebouxiophyceae) | (Thüs et al. 2011) |