



**MASARYKOVA UNIVERZITA**  
**PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA**  
**ÚSTAV BOTANIKY A ZOOLOGIE**

---



**LIŠEJNÍKY V POLÁRNÍCH OBLASTECH**

**Diplomová práce**

**Markéta Fojciková**

**Vedoucí práce: Mgr. Peter Váczi Ph.D.**

**Brno 2013**

## Bibliografický záznam

<b>Autor:</b>	Bc. Markéta Fojciková Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita Ústav botaniky a zoologie
<b>Název práce:</b>	Lišejníky v polárních oblastech
<b>Studijní program:</b>	Ekologická a evoluční biologie
<b>Studijní obor:</b>	Učitelství biologie pro střední školy a učitelství matematiky pro střední školy
<b>Vedoucí práce:</b>	Mgr. Peter Váczi Ph.D.
<b>Akademický rok:</b>	2012/2013
<b>Počet stran:</b>	121
<b>Klíčová slova:</b>	Antarktida, chlorophyll fluorescence imaging, časosběrné sekvence, e-learningový portál, lišejníky, makrofotografie, mikrofotografie, nativní řezy

## Bibliographic Entry

<b>Author</b>	Bc. Markéta Fojciková Faculty of Science, Masaryk University Department of Botany and Zoology
<b>Title of Thesis:</b>	Lichens in polar regions
<b>Degree programme:</b>	Ecological and Evolutionary Biology
<b>Field of Study:</b>	Upper Secondary School Teacher Training in Biology and Upper Secondary School Teacher Training in Mathematics
<b>Supervisor:</b>	Mgr. Peter Váczi Ph.D.
<b>Academic Year:</b>	2012/2014
<b>Number of Pages:</b>	121
<b>Keywords:</b>	Antarctica, chlorophyll fluorescence imaging, time-lapse sequences, e-learning portal, lichens, macro-photo, micro-photo, micro-section

## **Abstrakt**

Moje diplomová práce se zabývá vytvořením obsahu multimediálního výukového portálu o lišejnících z polárních oblastí. Výukový portál je primárně určen pro studenty vysokých škol a bude v budoucnu využit v předmětech týkajících se polární biologie, které jsou vyučovány na Ústavu experimentální biologie Masarykovy Univerzity.

Výukový portál i diplomová práce obsahuje kromě obecných informací o lišejnících také přehled antarktických rodů s přihlédnutím na jejich systematické znaky a klíč (v portálu interaktivní) k určování rodů lišejníků. Jsou zde také charakterizovány geografické, geologické i klimatické podmínky Antarktidy a ostrova Jamese Rosse, kde se nachází česká polární stanice J. G. Mendela, a které významně ovlivňují výskyt lišejníků z této oblasti. Vše je doplněno fotodokumentací makrofotografiemi, mikrofotografiemi, fotografiemi řezů lišejníkových stélek, časosběrnými sekvencemi snímků a vizualizací plošné distribuce fluorescence chlorofylu pomocí metody chlorophyll fluorescence imaging. V poslední části jsou zpracovány výsledky studentů, kteří formou testů a interaktivních cvičení testovali výukový portál.

## **Abstract**

My master thesis is based on creating a content for an educational multimedia portal about lichens of the polar regions. The educational portal is primarily intended for university students. In the future, it will be used in subjects concerning a polar biology, which are offered at the Institute of Experimental Biology of Masaryk University.

The educational portal, as well as thesis, contains general information about lichens, an overview of Antarctic lichens species, having regard to its systematic classification, and the key to determining species of lichens (in the portal is interactive). Geographical, geological and climatic conditions of Antarctica and James Ross Island, where the Czech polar station of J. G. Mendel is located, are also characterized. These conditions significantly affect occurrence of lichens in this area. Everything is followed by photos, macro-photos, micro-photos, photos of lichens thalli micro-sections, time-lapse sequences and visualization of chlorophyll fluorescence imaging. The last part presents results of test of the educational portal provided by student examination by tests and interactive exercises.

Vysoká škola: Masarykova univerzita

Fakulta: Přírodovědecká

Ústav botaniky a zoologie

Školní rok: 2011/2012

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

pro: Bc. Markéta Fojciková

obor: Učitelství biologie a matematiky pro střední školy

Název tématu: **Lišejníky v polárních oblastech**

Anglický název: Lichens in polar regions

### Zásady pro vypracování:

Práce bude zaměřena na tvorbu multimediálního výukového portálu.

V první fázi bude náplní práce příprava podkladů pro portál, zejména:

- odborný text
- fotodokumentace a videodokumentace
- podklady pro animace a názorné sekvence
- doplňkové výukové materiály

V dalších fázích bude sestavován výukový portál a testován vzorkama studentů vybraných předmětů vyučovaných na PFF MU.

Výsledkem práce bude také kvantitativní hodnocení výukových možností portálu zpracované z dat získaných v testovací fázi přípravy portálu.

Rozsah grafických prací:

Práce bude zpracována na PC, včetně grafického vyhodnocení.

Rozsah průvodní zprávy:

50-80 stran včetně tabulek, obrázků a grafů, 12ti bodové písmo, pevná vazba

Seznam odborné literatury:

Výchozí literární zdroje:

Odborné publikace o výskytu, anatomii a fyziologii lišejníků a metodologii jejich zkoumání v in situ a in vitro podmínkách.

Hlavní autoři publikací:

Ahmadjian V., Hawksworth D., Kranner I., Beckett R.P., Øvstedal D.O., Lewis Smith R.I.

Ahmadjian V. 1993 – Lichen symbiosis, Willey, New York

Hawksworth D.L., Hill D.J. 1984 – The lichen-forming fungi, Blackie, London

Nash III T.H. 2008 – Lichen biology, Cambridge University Press, London

a další odborné publikace dohledatelné pomocí elektronických informačních zdrojů

Vedoucí diplomové práce:

Mgr. Peter Váczi, Ph.D.

Konzultant:

Mgr. Marek Stehlík


Datum zadání diplomové práce:

30.9.2011

Termín odevzdání diplomové práce:

30. dubna 2013

Vyjádření vedoucího oddělení:

  
vedoucí diplomové práce

  
převzal (diplomant)

V Brně dne  
11. 10. 2011

  
ředitel ústavu

KATEDRA BIOLOGIE  
Přírodovědecká fakulta  
Masarykova univerzita  
602 00 Brno, tel. 5412342

## **Poděkování**

Děkuji všem, kteří mi byli nápomocni během psaní mé diplomové práce, děkuji zejména vedoucímu bakalářské práce Mgr. Peterovi Váczimu Ph.D. a konzultantovi Mgr. Marku Stehlíkovi za jejich vstřícnou spolupráci, cenné rady a ochotu při přípravě této práce.

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou/diplomovou/rigorózní práci vypracovala samostatně s využitím informačních zdrojů, které jsou v práci citovány.

Brno, 8. 5. 2013

.....

Jméno Příjmení



# Obsah

<b>1. Úvod.....</b>	<b>11</b>
<b>2. Život v extrémně chladných oblastech .....</b>	<b>12</b>
2.1. Antarktida.....	12
2.1.1. Polární stanice J. G. Mendela.....	14
2.1.2. Geologie .....	15
2.1.3. Klima.....	16
2.1.4. Biogeografické zóny .....	16
<b>3. Biologie lišejníků .....</b>	<b>18</b>
3.1. Fotobiont .....	18
3.2. Mykobiont.....	19
3.3. Morfologická stavba stélky .....	19
3.4. Anatomická stavba stélky .....	20
3.5. Rozmnožování lišejníků.....	21
<b>4. Antarktické lišejníky.....</b>	<b>25</b>
4.1. Ekologie lišejníků .....	25
4.2. Diverzita antarktických lišejníků .....	27
4.2.1. Systematika lišejníků .....	27
4.2.2. Klíč k určování rodů lišejníků.....	30
4.2.2.1. Klíč k určování korovitých a některých lupenitých lišejníků.....	30
4.2.2.2. Klíč k určování keříčkovitých lišejníků .....	38
4.2.2.3. Klíč k určování lupenitých lišejníků .....	40
4.2.2.4. Klíč k určování sterilních lepróznic, granulóznic a soredióznic taxonů rostoucích na kamenech .....	43
4.2.2.5. Klíč k určování sterilních korovitých taxonů rostoucích na mechorostech a půdě (kromě Lepraria a Leproloma).....	45
4.2.3. Základní charakteristiky antarktických rodů lišejníků .....	46

4.3.	Stresová fyziologie antarktických lišejníků a stresová tolerance.....	84
4.3.1.	Biotické faktory.....	86
4.3.2.	Abiotické faktory .....	87
4.3.2.1.	Nízká teplota .....	87
4.3.2.2.	Dostupnost vody.....	89
4.3.2.3.	Dostupnost živin.....	91
4.3.2.4.	Intenzita slunečního záření.....	91
4.3.2.5.	Procesy zamrzání a tání.....	93
<b>5.</b>	<b>Biochemie a sekundární metabolity lišejníků.....</b>	<b>93</b>
5.1.	Klasifikace sekundárních metabolitů .....	94
5.2.	Biologická aktivita sekundárních metabolitů .....	95
5.2.1.	Antioxidativní funkce.....	96
5.2.2.	Tolerance proti znečištění životního prostředí .....	96
5.2.3.	Ochrana proti biotickým faktorům .....	97
5.3.	Využití chemismu lišejníků v taxonomii .....	98
<b>6.</b>	<b>Materiál a metody .....</b>	<b>101</b>
6.1.	Materiál .....	101
6.2.	Makrofotografie a mikrofotografie .....	103
6.3.	Mikroskopické řezy lišejníků .....	103
6.4.	Časoběrná makrofotodokumentace .....	104
6.5.	Chlorophyll fluorescence imaging .....	106
6.6.	Didaktický přístup k vytvoření e-learningového portálu .....	107
<b>7.</b>	<b>Závěr .....</b>	<b>109</b>
<b>8.</b>	<b>Seznam literatury .....</b>	<b>111</b>

## 1. Úvod

V dnešní moderní době, kdy se interaktivní výuka masově dostává do základních, středních i vysokých škol nejen ve formě power pointových prezentací, vzniká potřeba na kvalitu těchto e-learningových materiálů, které nesporně zefektivňují probíhající výuku. Mnoho z nich pak studenty může zaujmout a motivovat k další práci týkající se stejného nebo podobného tématu. Tato diplomová práce se zabývá vytvořením obsahu k výukovému materiálu tohoto druhu, který je zaměřen na polární, zejména antarktické lišejníky. Specializace na tento kontinent byla zvolena kvůli působení vědců Ústavu experimentální biologie na pravidelných polárních výpravách v Antarktidě, díky nimž se na Oddělení fyziologie a anatomie rostlin běžně pracuje s tímto materiálem.

Cílem diplomové práce je tedy přehledně zpracovat podklady, které budou využity při tvorbě multimediálního e-learningového materiálu. Kromě vypracování odborných textů je úkolem využít co největší spektrum dokumentačních metod, které by návštěvníkům portálu co nejnázorněji přiblížily vnější a vnitřní stavbu lišejníkových stélek a průběh některých fyziologických procesů. Dalším cílem je využít a příslušnou dokumentaci provést na co největším počtu antarktických zástupců lišejníků.

## 2. Život v extrémně chladných oblastech

Na naší planetě můžeme najít mnoho oblastí s velmi nízkou teplotou. Trvale chladné oblasti, jejichž celoroční průměrná teplota nepřesáhne 5°C tvoří téměř 80 % biosféry. Mezi tyto oblasti můžeme zařadit různé mořské i terestrické biotopy, zejména pak polární oblasti (tvoří asi 14 % zemského povrchu), vysoká pohoří a podmořské hloubky (Baross et al. 1978). Organismy žijící v extrémně chladném prostředí se pak nazývají **psychrofilní** nebo **psychrotrofní** (uvádí se také psychrotolerantní). Rozdělení na psychrofilní a psychrotrofní organismy je charakterizováno maximální možnou teplotou, při které je daný organismus ještě schopen růst (psychrofilní organismy nerostou při teplotách vyšších než 20°C, kdežto psychrotrofní jsou schopny růst i při teplotách vyšších než 20°C; Morita 1975).

Kromě teploty je život v chladných podmínkách ovlivněn také jinými přírodními faktory. Je to salinita a s ní související osmotický tlak, který je limitujícím faktorem zejména v přímořských podmínkách. Stres způsobený salinitou je zvyšován vysoušením organismu. Dalším limitujícím faktorem je intenzita UV záření a kosmického ionizačního záření, které jsou extrémně silné zejména v místech, kde je vlivem vypouštění globálních emisí zeslabena ozónová vrstva. Stres způsobený vysokými dávkami slunečního záření je ještě umocňován otevřenými stanovišti, kde nejsou přítomny žádné útvary, které by danému organismu poskytovaly ochranu (Margesin & Schinner 1994).

Přežití v extrémně chladných podmínkách je také ovlivněno kolísáním teplot (v polárních pouštích teplota kolísá mezi -55 a 10°C) a střídáním cyklů zamrzání a tání.

### 2.1. Antarktida

Antarktida se jako poslední objevený kontinent rozkládá kolem jižního pólu a je obklopena Jižním ledovým oceánem. Její izolovaná pozice je důsledkem časného oddělení Antarktidy od prakontinentu Gondwana a dalšími geologickými posuny, které probíhaly během Druhohor a na začátku nejmladšího geologického období Kenozoika (Øvstedal & Lewis Smith 2001).

Antarktida je obklopena Jižním ledovým oceánem (též Antarktický oceán; ten byl definován Mezinárodní hydrografickou organizací až v roce 2000). Průměrná hloubka Jižního ledového oceánu je 4500 m, čímž zaujímá prvenství mezi 6 světovými oceány. Antarktida je vymezena 60° jižní zeměpisné šířky, zahrnuje souostroví Jižní Sandwichovy ostrovy, také vzdálený ostrov Bouvetøya. Hlavní část je tvořena Antarktickým kontinentem o rozloze 14,5 milionů km<sup>2</sup>, kde pouze 1 % povrchu je v letních měsících odledněno. Rostlinný život je tímto omezen na odledněné části pobřeží, izolované skalní výchozy a nunatoky (Ochyra 1998).

Antarktida je nejvzdálenější, nejchladnější, největrnější kontinent s největšími a nejsilnějšími pevninskými ledovými příkrovy. Masy ledu se z pevniny pohybují směrem k Jižnímu ledovému oceánu a vytvářejí rozlehlé ledovce. Tento kontinent ve svých ledových příkrovech zadržuje asi 80 % světové pitné vody, a přesto je to největší polární poušť na světě (Bargagli 2008).

Dlouho dobu byla Antarktida považována za region velmi chudý na výskyt jakýchkoliv biologických druhů. Až na konci 19. století se uskutečnily první polární výpravy, které objevily relativně bohaté zastoupení rostlinných zástupců. Uvádí se, že největší výskyt endemických druhů napříč kontinenty má právě Antarktida (Bargagli 2008).

Velký vědecký zájem o Antarktidu vypukl v druhé polovině 20. století (Ochyra 1998). Je to velmi žádaný kontinent z hlediska celé řady přírodovědeckých disciplín. Ledové příkrovy během staletí až milionů let uchovávají záznamy změn klimatu a složení atmosféry. Meteority, které odkrývají odtávající ledy, jsou dobrým vodítkem pro odhalení historie sluneční soustavy. Její nadmořská výška, suché a studené klima a čistá atmosféra dovoluje unikátní astronomická a astrofyzická pozorování, při kterých může být zkoumána magnetosféra a ionosféra naší planety (Bargagli 2008).

V současné době je na Antarktidě přes 60 výzkumných polárních stanic, které patří asi 30 národům, včetně české polární stanice J. G. Mendela, nacházející se na severní části ostrova Jamese Rosse<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Zdroj web: <http://www.ecophotoexplorers.com/antarcticastations.asp>

### 2.1.1. Polární stanice J. G. Mendela

Projekt s názvem Vybudování české vědecké stanice v Antarktidě vznikl v roce 1999. Jeho cílem bylo vytvořit v Antarktidě vědeckou a technicko-logistickou bázi pro realizaci českých vědeckých programů. Vzhledem k velkému významu polárních oblastí pro zachování rovnováhy planetárního systému Země a pro objasnění a predikci globálních změn podnebí je výzkum Antarktidy a Arktidy považován za jednu z vědeckých priorit současnosti. Projekt navíc navázal na dlouholetou tradici a zkušenosti českých vědců s výzkumem v Antarktidě.

Polární stanice Johanna Gregora Mendela na ostrově Jamese Rosse byla dokončena v březnu 2006 a předána do užívání Masarykově univerzitě v Brně v únoru 2007.

Ostrov Jamese Rosse leží ve Weddellově moři jihovýchodně od konce Antarktického poloostrova – nejsevernějšího výběžku Antarktidy směřujícího k Jižní Americe. Oblast Jamese Rosse je schována za výběžkem jižního kontinentu, a je tak výrazněji izolována od teplejšího Jižního oceánu. Je tedy silněji ovlivněna chladným Weddellovým mořem a podnebí centrální Antarktidy (Pavel 2012).

Většina polárních stanic na Antarktidě je postavena na malých odledněných územích. Stejně tak česká stanice J. G. Mendela je postavena na severní odledněné části ostrova Jamese Rosse. Skládá se z hlavní budovy a devíti technicko-hospodářských kontejnerů. Hlavní budova stanice je postavena z dřevostěpkových tepelně izolovaných panelů a poskytuje ubytovací, vědecké a technické zázemí pro 15 polárníků. Technické kontejnery se nacházejí v bezprostředním okolí hlavní budovy a slouží jako sklady, strojovna, elektrorozvodna nebo spalovna. Architektura i technické řešení stavby je provedeno s co možná největším ohledem na okolní faunu a flóru a podle předběžných výsledků posledních výzkumů, má minimální vliv na prostředí v této oblasti (Pavel 2012). Stanice také maximálně využívá obnovitelné zdroje energie (sluneční záření a vítr), aby byly eliminovány emise vznikající při spalování paliv (Elster et al. 2006).

Ostrov Jamese Rosse je z geologického hlediska tvořen klastickými sedimenty, které jsou z velké části překryty magmatickými horninami vzniklými vulkanickou činností. Dominantou tohoto ostrova je sopka Mt. Haddington (1628 m n. m.), jejíž činnost je znatelná i v periferních částech ostrova a při pobřeží. V letních měsících je odtávající voda vedena asi třemi přírodními kanály do údolí, čímž dochází k erozi okolních hornin.

Jejich pracovní názvy jsou Waterworks stream, Dirty stream, Algea stream (Elster et al. 2006).

Průzkum neprobíhá jen v bezprostřední blízkosti stanice, ale také ve větších vzdálenostech. Vegetace je vzhledem k extrémním životním podmínkám omezena na lišejníky, mechy a jiné mikroorganismy. Výskyt fauny je zde velmi omezen. Na území o rozloze 117 km<sup>2</sup>, které bylo dosud zmapováno a zahrnuje jak pevninu, tak i pobřežní vody, bylo zjištěno 13 druhů ptáků a 7 druhů savců. Přičemž 9 druhů ptáků a jeden savec se zde zdržují pravidelně (Pavel 2012).

### 2.1.2. Geologie

Antarktidu můžeme z geologického hlediska rozdělit na dvě části. Geologicky starší východní část (Východní Antarktida) a mladší západní část (Západní Antarktida), která byla přetvářena hlavně vulkanickou činností. Tato území jsou oddělena 3500 km dlouhým Transantarktickým pohořím.

Podloží Východní Antarktidy obsahuje zejména krystalické horniny, které vznikaly v Prekambriu. Starší horniny vzniklé v Kambriu a Ordoviku jsou silně deformované, naproti tomu mladší sedimenty vyskytující se v Transantarktickém pohoří a pohoří prince Charlese tvoří vysoké nunataky. Ve Východní Antarktidě se ze sedimentů nejčastěji vyskytují pískovce a slepence, pouze v jedné oblasti se můžeme setkat s vápencem. V pobřežní oblasti Viktoriiny země a Rossova ostrova se nachází vulkanické horniny včetně nevyššího činného vulkánu Antarktidy Mt Erebus (3794 m n. m.; poslední erupce zaznamenaná v roce 2012) nacházející se právě na Rossově ostrově.

Západní Antarktida je z geologického hlediska mladší a složitější, geologicky podobná jižní části Jižní Ameriky a Novému Zélandu. Většinu podloží tvoří magmatické a metamorfované horniny. Vyskytují se zde ale i sedimenty a to zejména v blízkosti pobřeží. Součástí Západní Antarktidy je Antarktický poloostrov, který je díky dřívějším častým magmatickým procesům velmi členitý. Většina horninotvorných procesů v Západní Antarktidě probíhalo v nejmladším geologickém období Kenozoika. I zde jsou stále činné vulkány, např. na ostrově Deception, který je součástí souostroví Jižní Shetlandy (Øvstedal & Lewis Smith 2001).

### 2.1.3. Klima

Antarktida se svou rozlohou rozprostírá v různých zeměpisných šířkách s rozdílnými klimatickými podmínkami. Tato skutečnost ovlivňuje zejména tři pro život zásadní podmínky: teplotu, srážky a délku dne. Přičemž nejmírnější klimatické podmínka s dostatkem vlhkosti jsou v subantarktické oblasti Jižní Georgie.

Během antarktických letních měsíců (prosinec-únor) teplota přes den velmi často překročí bod mrazu a udržuje se v plusových hodnotách. V letních měsících může např. slunce zahřát lišejníkovou stélku a okolní substrát dokonce až na 30-35 °C. Noční teploty pak ale opět spadnou pod bod mrazu (obvykle -10 °C a níž). Organismy jsou tedy vystaveny velkému kolísání teplot, jejichž amplituda během 24 hodin může činit až 40 °C, roční teplotní amplituda (mezi teplotami v letních a zimních měsících) dokonce až 60 °C (Øvstedal & Lewis Smith 2001).

V zimních měsících se teplota pohybuje hluboko pod nulou, na některých místech klesá až k -55 °C. Tyto teplotní podmínky jsou pro organismy velmi extrémní. Jistou ochranu představuje sněhová pokrývka, která slouží organismům jako izolační vrstva. Pod ní zůstávají organismy často neaktivní, v dormantním stavu. Avšak u některých terestrických lišejníků bylo zjištěno, že jsou schopny fotosyntetizovat i při teplotě -17 °C (Schroeter et al. 1994).

Srážky se v Antarktidě vyskytují v podobě deště jen velmi zřídka v letních měsících, během celého roku v podobě sněhu. Konstantní sněhová pokrývka se i v pobřežních oblastech udržuje až 8 měsíců. Průměrné roční srážky se pohybují kolem 1500 mm, přičemž v nejnižnějších oblastech jsou velmi vzácné, uvádí se pouze 50-100 mm srážek za rok. Nízké teploty, nedostatek srážek, velmi silné sluneční záření a silný vítr představují pro lišejníky, které tvoří na Antarktidě dominantní organismy, extrémně stresující prostředí (Øvstedal & Lewis Smith 2001).

### 2.1.4. Biogeografické zóny

Biogeografické zóny rozdělují antarktický biom na zóny podle zeměpisné šířky, které navíc korespondují s klimatickými podmínkami v daných regionech. Rozdělení bývá u



různých autorů odlišné, nejčastěji používané je rozdělení podle Lewis-Smith (1984), kteří rolišují 3 biogeografické zóny:

- 1. Subantarktická zóna** zahrnuje 8 malých izolovaných ostrovů: Jižní Georgia na západě, Macquairie na východě, dále ostrovy Marion, ostrovy Prince Edwarda, Crozet, Kerguelen, ostrov Heard, McDonalldovy ostrovy. Všechny jsou roztroušené v Jižním ledovém oceánu. Panuje zde mírnější chladné oceánské klima, kdy průměrná měsíční teplota vystoupá nad nulu přibližně v 6 měsících v roce. Srážky se pohybují kolem 90 cm za rok. Flora je zakrnělá, vegetace tvoří tzv. arktickou tundru bez stromovitých cévnatých rostlin. Dominantní jsou byliny, kaprad'orosty a kryptogamy. V nížinách se mohou objevovat rašeliniště a vřesoviště, také travnaté louky.
- 2. Maritimní zóna** se rozkládá na západním pobřeží Antarktického poloostrova, zahrnuje také souostroví Jižní Shetlandy, Jižní Orkney, Jižní Sandwichovy ostrovy také ostrov Bouvetøya, který leží na 55° jižní zeměpisné šířky. Je zde chladné oceánské klima, průměrná měsíční teplota přesáhne 0°C v 1-4 měsících za rok. Srážky se pohybují kolem 35-50 cm za rok. Dominantními rostlinami jsou mechy a lišejníky, objevují se zde také dva druhy cévnatých rostlin (*Deschampsia antarctica* z čeledi Poaceae, *Colobanthus quitensis* z čeledi Caryophyllaceae).
- 3. Kontinentální zóna** zahrnuje oblasti s drsným studeným kontinentálním klimatem, kde průměrná měsíční teplota nikdy nevystoupá nad bod mrazu. Roční srážky se pohybují kolem 10-15 cm. Tyto oblasti jsou z botanického hlediska velmi chudé. Zcela chybí jakékoliv cévnaté rostliny, z kryptogamů se uplatňují pouze lišejníky. Ale na některých místech a to zejména na východním pobřeží Antarktického poloostrova, v blízkosti pobřeží Jižního ledového oceánu se vyskytují místa s vysokou diverzitou kryptogamů, např. oblast kolem ostrova Jamese Rosse nebo jižní pobřeží Alexandrova ostrova.

### 3. Biologie lišejníků

Lišejníky jsou komplexní organismy složené ze dvou komponent: složky houbové (mykobiont) a složky řasové, resp. sinicové (fotobiont, a to fykobiont nebo cyanobiont; Kalina & Váňa 2005). Jsou však známy i druhy lišejníků, které obsahují tři nebo i více symbiotických partnerů. Popsat vztah mezi mykobiontem a fotobiontem není zcela jednoduché, obvykle je však mykobiont dominantnější. Spojení obou složek bývá často označováno termínem symbióza, tj. soužití, kdy oba partneři jsou navzájem omezováni a všechny aspekty soužití jsou oběma partnerům prospěšné. Jiní autoři soužití lišejníků označují jinak, např. jako **parasitismus** – kdy houba profituje, poškozuje stélku fotobionta, ale neusmrtí ho (Ahmadjian 1993); **komensalismus** – vztah, kdy mykobiont čerpá organické látky vytvořené fotosyntézou, má tedy větší prospěch, ale fotobionta nepoškozuje; **mutualismus** – vztah přínosný pro oba organismy, kdy mykobiont čerpá produkty vytvořené fotosyntézou a na oplátku zajišťuje přísun vody a některých anorganických látek. Rozlišuje se také zvláštní případ, a to když se mykobiont **saprofytický** vyživuje na odumřelých pletivech fotobionta (Rambold & Triebel 1992).

#### 3.1. Fotobiont

Jako fotobionti lišejníků se uplatňuje až 40 rodů zelených řas a sinic, ze zelených řas jsou nejčastější rody *Trebouxia*, *Trentepohlia*, ze sinic rod *Nostoc* (Tschermak-Woess 1988, Büdel 1992). Někteří zástupci fotobiontů existuje v přírodě jako samostatní zástupci sinic a řas. Z cytologického hlediska můžeme fotobionty rozdělit na eukaryotické a prokaryotické. Nevětší část eukaryotických fotobiontů spadá do skupiny zelených řas (Chlorophyta), které ve svých buňkách nejčastěji obsahují chlorofyl *a* a *b* (Bold & Wynne 1985, van den Hoek et al. 1993), pouze dva rody eukaryotických fotobiontů mají chlorofyl *a* a *c* (Tschermak-Woess 1988). Prokaryotičtí fotobionti jsou sinice.

### 3.2. Mykobiont

Mykobionti lišejníků představují z 98 % zástupci hub vřeckovýtrusých (Ascomycetes), 0,3 % zástupců spadá do skupiny stopkovýtrusých (Bazidiomycetes) a 1,5 % tvoří zástupci anamorfních hub (Fungi imperfecti, též Deuteromycota- skupina hub, u které nebylo pozorováno pohlavní rozmnožování). Většina mykobiontů jsou z ekologického hlediska obligátně, ale z fyziologického hlediska fakultativně biotrofní organismy. Jinak řečeno, mohou se vyskytovat samostatně jako aposymbiotické organismy, ale v přírodě se téměř výhradně vyskytují jako symbionti (Hawksworth 1988, Honegger 1992, Hawksworth & Honegger 1994).

### 3.3. Morfologická stavba stélky

Vzhled stélky lišejníků je primárně určen mykobiontem. Ačkoli je známo několik případů, kdy je stélka určena vláknitým fotobiontem obklopeným hyfami mykobionta, např. rody *Coenogonium*, *Ephebe*, *Cystocoleus* a *Racodium*.

Podle organizace stélky rozlišujeme lišejníky:

- **Heteromerické** – řasy ve stélce se vyskytují v omezené vrstvě, zřetelně v nich převládá houbová složka. Lišejníky s tímto typem stélky vytváří tři základní morfologické skupiny: lišejníky s **korovitou (krustózní), lupenitou (foliózní) a keříčkovitou (frutikózní) stélkou**.
- **Homeomerické** – vzácnější, řasy (zejména sinice) jsou rozptýleny po celé stélce rovnoměrně a někdy dokonce převládají nad houbovou složkou. Z morfologického hlediska tvoří lišejníky touto stavbou vláknitou nebo rosolovitou stélku (Černohorský et al. 1956).

**Korovité (krustózní) lišejníky** tvoří povlaky zpravidla neoddělitelné od podkladu, někdy jsou v něm částečně nebo úplně skryté. Tyto podklady se skládají s jednotlivých zrníček, bradavek nebo šupinek, popřípadě jsou rozpraskány v drobná políčka (Černohorský et al. 1956). Podle tvaru stélky pak rozlišujeme různé podskupiny: leprózní (prašné) – mají nejjednodušší, nejméně diferencovaný práškový vzhled, kde není zřetelná hranice mezi vrstvou řasy a houbou; enklitické – jejich stélka je vrostlá do kamene; endofloeodické – stélka vrůstá pod povrch listů nebo stonků (Wessels &

Schoeman 1988); šupinátá – je charakteristická tím, že některé části stélky se mohou vyskytovat volně nad podkladem a mohou se překrývat; štítnatá – podobá se předešlému případu, ale je k podkladu připevněna více méně centrální částí; laločnaté – u těchto lišejníků došlo k částečnému nadzvednutí jednotlivých částí stélky (Nash 2008).

**Lišejníky s lupenitým** typem stélky (**foliózní**), mají stélky ploché, na obvodu laločnaté, které se mohou různě větvit. K podkladu zpravidla přiléhají celou plochou nebo jejím středem (Černohorský et al. 1956). Rozlišujeme dva základní morfologické typy těchto lišejníků: trásnité (z aj laciniate) a umibilikátní (z aj umbilicate).

Trásnité lišejníky jsou laločnaté a značně se liší ve velikosti stélky. Vzácněji mohou být homeomerické, ve většině případů jsou heteromerické. Laloky mohou být radiálně uspořádané, nafouknuté s dutými místy nebo se mohou překrývat. Na spodní straně stélky často vyrůstají svazky houbových vláken (rhiziny), které pronikají do podkladu, na němž lišejníky rostou.

Umbilikátní lišejníky mají kruhovitou stélku, která sestává z jednoho nevětveného laloku, nebo je laločnatá s omezeným počtem větví. Všechny jsou připojeny k podkladu centrální částí tzv. pupkem. Pupek je tvořen zhutněním paralelně uspořádaných hyf, nevyskytují se zde buňky fotobionta (Nash 2008).

**Stélka keříčkovitých (frutikózních)** lišejníků je k podkladu přirostlá pouze v jednom bodě a od podkladu odstává (Černohorský et al. 1956). Jejich laloky mohou být vláknité, vlásčité, keřovité, ploché nebo válcovité. Stélky jsou často souměrné podle několika rovin, častá je paprscitá nebo radiální souměrnost (Nash 2008).

U některých druhů (např. *Cladonia*, *Baeomyces*) se může vyvinout **dvoutvará (dimorfická) stélka**, rozlišená na spodní, k podkladu přitisklou část, která je lupenitá nebo korovitá, a na část horní, od podkladu odstávající, jež je většinou větvená. U rodu *Cladonia* je horní odstávající část spojena s primordiem plodničky a nazývá se podecium (Obr. 2; Kalina & Váňa 2005).

### 3.4. Anatomická stavba stélky

Většina heteromerických lišejníků včetně lišejníků korovitých má stélku rozčleněnou do několika vrstev. Na horní straně jsou kryty **horní kůrou** – husté houbovité pletivo, pod

ním je **řasová vrstva** – tvořena řidším houbovým pletivem s nahloučenými řasami, největší část stélky tvoří **dřeň (medulla)** – řídké, plst'ovité pletivo z houbových vláken, spodní část stélky je tvořena opět hustým houbovým pletivem – **spodní kůra**. V různých vrstvách lišejníkových stélek mohou houbová vlákna srůstat do té míry, že jednotlivé hyfy nejsou rozpoznatelné. Tímto způsobem vznikají druhotná pletiva pseudoparenchym – parenchym a prosoplektenchym – prosenchym (Černohorský et al. 1956).

V horním nebo spodním korovitém pletivu se často vyskytují malá přerušení, dutinky nebo póry odhalující dřeň. Tyto dutinky vzniklé na horní kůře se nazývají pseudocyphelly, na spodní to jsou pseudocyphellaria. Morfologicky podobné tvary jsou cyphelly, mnohem větší a anatomicky složitější než pseudocyphelly, mají kulovitý tvar a jejich vnitřek je tvořen hyfou. Jejich hlavní funkce je usnadňovat difúzi plynů mezi stélkou a prostředím (Lange et al. 1993).

Lišejníky jsou k podkladu upevněny pomocí orgánů, které vznikají ze spodní kůry, méně často pak od okraje stélky nebo z horní kůry. Keříčkovité lišejníky jsou upevněny pomocí bohatě větvených rhizinů tvořených silnými prosoplektenchymálními hyfami. U korovitých lišejníků se prosoplektenchym vytváří kolem a pod stélkou, čímž zajišťuje kontakt se substrátem. U některých rodů vyrůstají z horní kůry nebo z okraje stélky pružné cilie nebo tomentum – plstnaté plochy tvořené krátkými hyfami (Nash 2008).

### 3.5. Rozmnožování lišejníků

Rozmnožování symbiotického organismu jako je lišejník, musí být komplexní. V případě odděleného rozmnožování obou složek, pokud má vzniknout opět lišejníková stélka, musí vždy opakovaně dojít k setkání obou komponent. Z tohoto hlediska pouze nepohlavní rozmnožování zajišťuje tvorbu útvarů, které obsahují oba symbionty.

Nejjednodušším nepohlavním rozmnožováním je fragmentace stélky. Regenerací pak mohou kousky původní stélky dorůst v novou stélku (např. lišejníky *Cladonia*, *Parmelia* aj.) U některých lišejníků dochází k rozmnožování tak, že se celá stélka rozpadne na drobné částice (*Lecanora*, *Diploschistes*; Kalina & Váňa 2005).

Mezi speciální morfologické útvary umožňující vegetativní rozmnožování patří především **isidia**, **soredia** a **schizidia**.

Isidia jsou drobné válcovité, rozvětvené nebo šupinaté a vyskytují se po celém povrchu stélky. U některých druhů lišejníků se tvoří v takovém množství, že je jimi stélka zcela pokryta (např. rody *Parmelia* a *Physconia*). Vznikají protržením svrchní korové vrstvy, čímž proniknou ven vnitřní vrstvy stélky. Obsahují buňky mykobionta a fotobionta a jejich stavba odpovídá anatomické stavbě stélky lišejníků. Pouze u některých druhů se ulamují mechanickými vlivy a tím jsou základem nové stélky (např. *Petrusaria*). U mnoha druhů dochází k jejich uvolnění až po odumření lišejníkové stélky. U některých rosolovitých druhů lišejníků se neuvolňují vůbec a jejich hlavní funkcí je zvětšování povrchu stélky (Černohorský et al. 1956, Kalina & Váňa 2005).

Soredia jsou shluky buněk fotobionta obalené hyfami. Vznikají v řasové vrstvě v horní části stélky, tak že jsou množící se buňky fotobionta obalovány buňkami mykobionta a ztrácejí kontakt s ostatními hyfami. Soredia se tedy uvolní až po rozrušení korové vrstvy, někdy se shlukují ve speciálních útvarech – sorálech, které rovněž slouží k jejich uvolňování. Sorály mohou mít různý tvar, např. bodový, hlavičkový, kulovitý štěrbinovitý, mohou se vytvářet i na isidiích (tzv. izidiální sorály). U některých druhů sorediar vznikají po celém povrchu stélky (např. lišejník *Cladonia fimbriata*). Vytváření soredií je nejběžnější způsob nepohlavního rozmnožování.

Schizidia jsou malé šupinkovité útvary, které se vykytují na povrchu stélky lišejníků (např. *Baeomyces*). Obsahují buňky fotobionta a jsou uvolňovány mechanicky (Černohorský et al. 1956, Kalina & Váňa 2005).

Pohlavní rozmnožování probíhá pouze u mykobionta. V ojedinělých případech (např. *Endocarpon*, *Staurothele*) se v plodnicích mykobionta vyskytují buňky fotobionta (tzv. hymeniální řasy), které jsou mnohdy odlišné od buněk nacházejících se v řasové vrstvě. Většinou jsou menší a jsou rozšiřovány společně se sporami. Mykobiont kromě pohlavních spor vytváří také nepohlavní spory konidie. Konidie (také spermacie) jsou umístěny v pyknidách – hruškovité nebo kulovité útvary, ponořené do stélky, které vynikají nad povrch pouze ústím (Černohorský et al. 1956, Kalina & Váňa 2005).

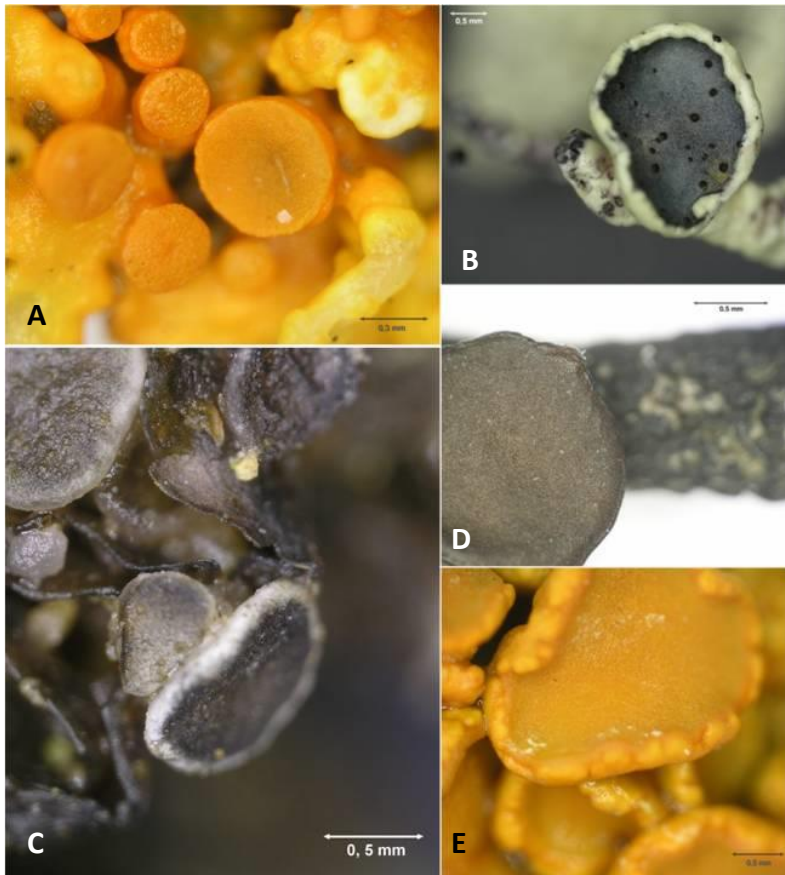
Pro většinu lišejníků je nezbytností, aby si spory mykobionta našly v přírodě odpovídajícího symbiotického partnera. Pouze u menšiny lišejníků je fotobiontem řasa nebo sinice, která se v přírodě vykytuje běžně samostatně. Ostatní lišejníky (jsou to většinou lišejníky s řasou z rodu *Trebouxia*, která se nevyskytuje samostatně a je fotobiontem u 2/3 všech známých lišejníků) mají situaci složitější. Přesný princip

hledání si symbiotického partnera není ještě zcela objasněn. Klíčící mykobiont může získat fotobionta paraziticky již z existujících stélek nebo ze soredií sousedních lišejníků. Mykobiont také může v průběhu života asociovat s různými volně žijícími řasami, než si najde odpovídajícího fotobionta (Kalina & Váňa 2005).

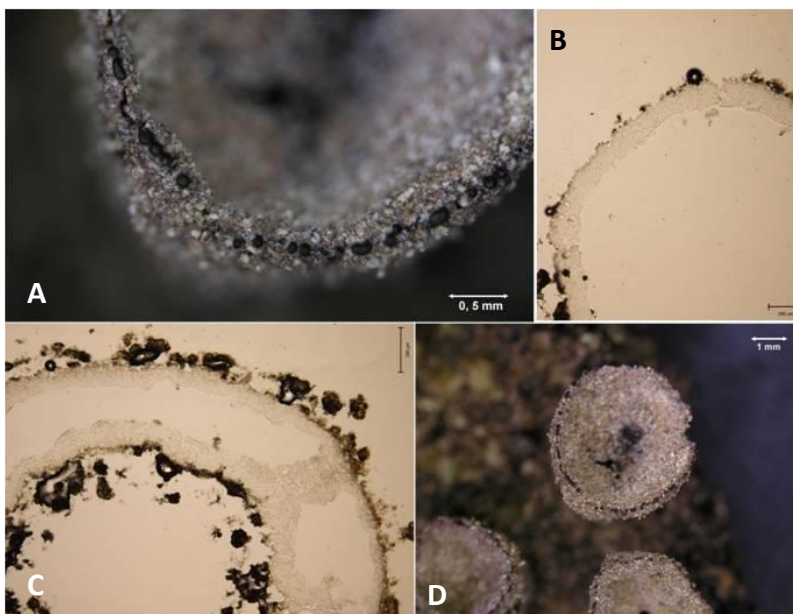
Pohlavní spory u lišejníků vznikají v plodnicích, u našich zástupců jsou to zejména **perithecia** a **apothecia** (Obr. 1). Plodnice jsou ve stélce ponořené, přisedlé nebo stopkaté.

Perithecia jsou kulovitá téměř uzavřená, na povrchu s drobným ústím – ostiolum. Mají obal, buď jednoduchý – excipulum, nebo dvojitý (vnější involukrelum, vnitřní excipulum). Vnitřek perithecia obsahuje kyjovitá vřecka s výtrusy, po případě podpůrná vlákna parafýzy, které vytváří výtrusorodou vrstvu – hymenium. U ústí nalzáme perifýzy – parafýzám podobné, ale kratší. Perithecia bývají ve stélce částečně ponořená, jejich část vyčuhující nad povrch stélky se nazývá exothecium.

Apothecia jsou naproti tomu v době zralosti otevřená, jejich terč – obnažená horní část výtrusorodé vrstvy, je podlouhlý nebo kruhový. Jejich výtrusorodá vrstva – hymenium se skládá opět s parafýz a vřecek s výtrusy. Horní část parafýz tvoří nad hymeniem tmavěji zbarvenou vrstvu – epithecium, která někdy obsahuje četná drobná zrníčka. Pod hymeniem je hypothecium. Směrem do stran se miskovitě zvedá a tvoří obal – parathecium. Kolem terče pak vzniká viditelný okraj – vlastní okraj apothecia. Parathecium mnohdy strhává vyvíjející se apothecium, které se zakládá složitým způsobem uvnitř stélky, při růstu s sebou, pak tvoří zevní obal apothecia – amfithecium. Apothecia se stélkovým krajem, bez vlastního okraje se nazývají lekanorovitá. Lecideovitá apothecia mají pouze vlastní okraj, který bývá černý a tvrdý. Biatorovitá apothecia mají rovněž pouze vlastní okraj, ten je však světlý a měkký (Černohorský et al. 1956).



**Obr. 1:** Příklady apothecií antarktických lišejníků:  
*A-Caloplaca* sp. (úsečka 0,3 mm),  
*B-Usnea aurantiaco-atra* (úsečka 0,5 mm),  
*C-Leptogium* sp. (úsečka 0,5 mm),  
*D-Pseudophebe* sp. (úsečka 0,3 mm),  
*E-Xanthoria elegans* (úsečka 0,3 mm).



**Obr. 2:** Podetium lišejníku *Cladonia* sp.:  
*A*-detailní mikrofotografie (úsečka 0,5 mm),  
*B*-řez bazální částí (úsečka 200  $\mu$ m zvětšení 10x),  
*C*-řez vrchní části (úsečka 200  $\mu$ m, zvětšení 10x),  
*D*-mikrofotografie (úsečka 1 mm).



## 4. Antarktické lišejníky

### 4.1. Ekologie lišejníků

Lišejníky jsou dominantní terestrické organismy Antarktidy. Jejich výskyt a vývoj je do značné míry omezen lokálními přírodními podmínkami, které jsou charakteristické pro jejich stanoviště. Mezi lokální podmínky patří nestabilita substrátu (např. kryoturbace podloží nebo exfoliace hornin), typ a struktura horniny, intenzita zastínění před silným slunečním zářením a silný vítr, kdy krystalky minerálů a ledu jím unášené mohou mít abrazivní účinek.

Růst lišejníku také ovlivňuje blízkost ptačích nebo tuleních kolonií a s tím související koncentrace některých důležitých živin, především dusíkatých sloučenin. Mezi taková stanoviště patří hnízdiště mořských druhů ptáků, která se většinou vyskytují při pobřeží, ale také i v několik stovek kilometrů od pobřeží vzdálených oblastech, často na nunatakách ve větších nadmořských výškách. Mezi tyto tzv. nitrofilní druhy patří např. *Acarospora*, *Buellia*, *Caloplaca*, *Haematomma*, *Huea*, *Lecania*, *Physcia*, *Ramalina*, *Xanthoria* a mnoho dalších. Lišejníky ale také často osídlují kosti uhynulých velryb a tuleňů nacházející se na pobřeží (Øvstedal & Lewis Smith 2001).

Velmi často bývá výskyt lišejníků spojen s výskytem mechů, které jsou hojně zejména v maritimních oblastech Antarktidy. Taková stanoviště jsou typická pro keříčkovité i lupenité druhy lišejníků, zejména *Usnea*, *Himantormia*, *Umbilicaria*, *Pseudophebe*. Interakce mezi těmito lišejníky a mechy samozřejmě není obligátní, mnoho z nich se vyskytuje mimo stanoviště mechů ve vnitrozemí, často ve vyšších nadmořských výškách. Např. typicky černě zbarvené stélky lišejníku *Usnea sphacelata* pokrývají stovky metrů čtverečních návětrných plošin, kde se téměř nevyskytuje sněhová pokrývka. Tímto je stélka vystavena teplotě až  $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$  a vlhkosti nižší než 20 %. Některé druhy kromě nativních mechů mohou čerpat živiny také z odumírajících polštářů mechů, např. rody *Candelaria*, *Candelariella*, *Physcia* a *Xanthoria* (Øvstedal & Lewis Smith 2001, Nash 2008).

Mezi nejdominantnější lišejníky maritimní Antarktidy patří dva druhy lišejníků, a to *Usnea antarctica* a *Umbilicaria antarctica*, jejichž stélky se vyskytují nejčastěji na

chráněných stanovištích. Směrem do vnitrozemí pak převládají lišejníky s korovitou stélkou, které jsou vysoce odolné vůči extrémním podmínkám kontinentální Antarktidy. Poměrně velká diverzita lišejníků se vyskytuje i v těch nejjihnějších oblastech, kolem 76° - 86° jižní zeměpisné šířky (Siple 1938, Dodge & Baker 1938). Lišejníky (zejména epilittické) se v Antarktidě vyskytují i ve větších nadmořských výškách 2000 – 2500 m n. m., kdy hranice 2500 m je pro jejich výskyt limitní (Øvstedal & Lewis Smith 2001).

Kvůli vysokým dávkám UV záření ve vyšších nadmořských výškách se může měnit barva lišejníkových stélek. Na extrémních stanovištích bývá stélka mnohem tmavší než v maritimních částech Antarktidy, patrná změna byla pozorována např. u *Lecanora physciella*, *Rhizoplaca melanophthalma*, *Umbilicaria decussata*, *Usnea sphacelata* (Øvstedal & Lewis Smith 2001).

Vysoká tolerance vůči extrémním přírodním podmínkám je typická pro korovité lišejníky (např. rody *Buellia*, *Lecidea*, *Pleopsidium*, *Rhizoplaca*, *Acarospora*, *Carbonea* a další). Mnoho z nich tvoří miniaturní povlaky na povrchu skal, které jsou mnohdy sotva viditelné pouhým okem. Často se na povrchu vyskytují jen jako apothecia a spodní část hyf mykobionta, které vytvářejí rhiziny, jsou vrostlé až 1-2 cm do skály. Takové lišejníky se nazývají chasmoendolitické a jsou velmi časté v kontinentální Antarktidě. Ještě extrémnější formou jsou lišejníky kryptoendolitické, u kterých stélka na povrchu skály vytváří jen jednoduché krystalky. Kryptoendolitické lišejníky se vyskytují na skalách v Transantarktickém pohoří, kde snášejí ty nejextrémnější podmínky pro život na naší planetě (Friedmann 1977). Hlavním důvodem proč organismy kolonizují vnitřky skal, jsou malé klimatické změny, které jsou patrné již několik mm pod povrchem. Klimatické podmínky uvnitř skály jsou stabilnější, nedochází tedy k tak velkým teplotním výkyvům jako na povrchu substrátu (Nienow & Friedmann 1993).

S příchodem člověka na Antarktidu začaly také lišejníky osídlovat stanoviště pro ně do té doby netypická. Např. dřevěné rybářské domky na pobřeží Jižní Georgie, které zde vznikaly na začátku 19. století, jsou dnes hojně pokryty různými druhy korovitých a lupenitých lišejníků. Lišejníky se vyskytují i na jiném antropogenním materiálu např. tkanina, beton, cihly a železné konstrukce. Podle studie Aptroot & van der Knaap (1993), která byla prováděna na ostrově Deception, bylo na dřevě nalezeno 24 různých

taxonů lišejníků, na železných konstrukcích 19, na betonu 14 a na různých tkaninách nebo asfaltovém papíře 8 taxonů lišejníků.

## 4.2. Diverzita antarktických lišejníků

Na Antarktidě se vyskytuje asi 427 různých taxonů lišejníků, z nichž 41 zůstává stále neurčeno. Oblast s největší diverzitou lišejníků je Antarktický poloostrov, kde jen na západním pobřeží ostrova Jamese Rosse bylo nalezeno přes 260 taxonů. Z kontinentální části Antarktidy je známo asi 88 taxonů. Mezi další místa bohatá na lišejníky patří Jižní Shatlendy s 211 taxony a Jižní Orkney s 221 taxony (Óvstedal & Lewis Smith 2001).

### 4.2.1. Systematika lišejníků (podle Óvstedal & Lewis Smith 2001)

Lišejníky jsou do systému řazeny podle druhu mykobionta. Hlavní důvod řazení lišejníků do systému podle mykobionta je jednoduchý. Žádná lichenizovaná houba nebyla dosud nalezena samostatně žijící, naopak zástupci zelených řas a sinic, kteří tvoří fotobionta, se mohou vyskytovat nezávisle na lišejníkové stélce.

Dalším důvodem jsou charakteristiky, kterých se využívá při určování lišejníků do jednotlivých taxonomických skupin, které jsou téměř výhradně mykologické, např. vývoj a struktura plodnic, struktura vrécek, askospor a konidií (Hawksworth & Hill 1984). Důležitou často používanou charakteristikou je morfologická stavba stélky, která u většiny druhů zase primárně určena mykobiontem.

Důležitou rolí v systematice lišejníků hraje také přítomnost chemických látek (zejména sekundárních metabolitů, viz Biochemie a sekundární metabolity lišejníků). Tyto látky bývají vylučovány mykobiontem a jsou umístěny na vnějších částech hyf. Některé z nich pak způsobují různá zbarvení lišejníkové stélky, jiná jsou bezbarvá a bývají detekovány různými metodami (viz Využití chemismu v taxonomii).

*Kmen: Ascomycota*

řád: **ARTHONIALES**

čeleď: **Arthoniaceae**: *Arthonia*

čeleď: **Chrysothricaceae**: *Chrysotrix*

řád: **DOTHIDEALES**

čeleď: **Arthopyreniaceae**: *Arthopyrenia*

čeleď: **Lichenotheliaceae**: *Lichenothelia*

řád: **GYALECTALES**

čeleď: **Gyalectaceae**: *Gyalecta*

řád: **LECANORALES**

čeleď: **Acarosporaceae**: *Acarospora*, *Sarcogyne*, *Sporastatia*

čeleď: **Agyriaceae**: *Xylographa*

čeleď: **Alectoriaceae**: *Alectoria*

čeleď: **Bacidiaceae**: *Bacidia*, *Biatora*, *Frutidella*, *Japewia*, *Lecania*, *Tephromela*

čeleď: **Brigantiaceae**: *Brigantiaea*

čeleď: **Candelariaceae**: *Candelaria*, *Candelariella*

čeleď: **Catillariaceae**: *Austrolecia*, *Catillaria*

čeleď: **Cladoniaceae**: *Cladia*, *Cladonia* (inc. *Cladina*)

čeleď: **Coccocarpiaceae**: *Peltularia*

čeleď: **Collemataceae**: *Collema*, *Leptogium*

čeleď: **Eigleraceae**: *Eiglera*

čeleď: **Haematommataceae**: *Haematomma*

čeleď: **Hymeneliaceae**: *Aspicilia*, *Bouvetiella*, *Hymenelia*, ?*Tremolecia*

čeleď: **Lecanoraceae**: *Bryonora*, *Lecanora*, *Lecidella*, *Miriquidica*, *Pleopsidium*,

*Rhizoplaca*

čeleď: **Lecideaceae**: *Lecidea*

čeleď: **Micareaceae**: *Micarea*, *Psilolechia*

čeleď: **Pannariaceae**: *Degelia*, *Fuscopannaria*, *Pannaria*, *Psoroma*

čeled': **Parmeliaceae:** *Bryoria, Cetraria, Coelopogon, Flavoparmelia, Himantormia, Hypogymnia, Melanelia, Menegazzia, Platismatia, Protoparmelia, Pseudophebe, Usnea*

čeled': **Physciaceae:** *Amandinea, Buellia, Phaephyscia, Phaeorrhiza, Physcia, Physconia, Rinodina*

čeled': **Porpidiaceae:** *Bellemerea, Farnoldia, Immersaria, Mycobilimbia, Poeltidea, Porpidia*

čeled': **Psoraceae:** *?Lecidoma, ?Psorula*

čeled': **Ramalinaceae:** *Ramalina*

čeled': **Rhizocarpaceae:** *Rhizocarpon*

čeled': **Rimulariaceae:** *Rimularia*

čeled': **Sphaerophoraceae:** *Sphaerophorus*

čeled': **Stereocaulaceae:** *Stereocaulon*

čeled': **Trapeliaceae:** *Anzina, Placopsis, Placynthiella, Trapelia, Trapeliopsis*

čeled': **Umbilicariaceae:** *Umbilicaria*

nejistá čeled': **Notolecidea**

#### řád: **LICHINALES**

čeled': **Lichinaceae:** *Lempholemma, Lichina, Psorotichia, Pyrenopsis, Zahlbrucknerella*

#### řád: **PATELLARIALES**

čeled': **Arthrorhaphidaceae:** *Arthrorhaphis*

#### řád: **PELTIGERALES**

čeled': **Lobariaceae:** *Pseudocyphellaria, Sticta*

čeled': **Peltigeraceae:** *Peltigera, Siphulastrum, Solorina*

čeled': **Placynthiaceae:** *Placynthium*

#### řád: **PERTUSARIALES**

čeled': **Coccotremataceae:** *Coccotrema*

čeled': **Megasporaceae:** *Megaspora*

čeled': **Pertusariaceae:** *Ochrolechia, Pertusaria*

#### řád: **TELOSCHISTALES**

čeled': **Fuscideaceae:** *Fuscidea, ?Ropalospora*

čeled': **Teloschistaceae:** *Caloplaca, Fulgensia, Huea, Xanthoria*

řád: **VERRUCARIALES**

čeleď: **Verrucariaceae**: *Agonimia*, *Dermatocarpon*, *Polyblastia*, *Staurothele*,  
*Thelidium*, *Trimmatothelopsis*, *Verrucaria*

Ostatní nezařazené čeledi:

čeleď: **Protothelenellaceae**: *Protothelenella*

čeleď: **Schaereriaceae**: *Schaereria*

čeleď: **Thelenellaceae**: ?*Chromatochlamys*, *Thelenella*

Ostatní nezařazené rody: *Cystocoleus*, *Lepraria*, *Leproloma*, *Massalongia*,  
*Turgidosculum*

#### 4.2.2. Klíč k určování rodů lišejníků (podle Øvstedal & Lewis Smith 2001)

##### 4.2.2.1. Klíč k určování korovitých a některých lupenitých lišejníků

1 Stélka bez fotobionta, černá, polštářovitý vzhled.....	<b><i>Lichenothelia</i></b>
Stélka s fotobiontem.....	2
2 Fotobiont sinice nebo řasa rodu <i>Trentepholia</i> .....	3
Fotobiont zelená řasa (jiný druh než <i>Trentepholia</i> ).....	9
3(2) Stélka vláknitá.....	4
Stélka není vláknitá.....	5
4(3) Fotobiont <i>Scytonema</i> .....	<b><i>Zahlbrucknerella</i></b>
Fotobiont <i>Trentepholia</i> .....	<b><i>Cystocoleus</i></b>
5(3) Fotobiont <i>Nostoc</i> .....	6
Jiný fotobiont.....	7
6(5) Stélka lupenitá.....	<b><i>Lempholemma</i></b>
Stélka granulózní.....	<b><i>Collema</i></b>

7(5) Fotobiont v načervenalých pouzdrech (cefalodiích).....	<b><i>Pyrenopsis</i></b>
Fotobiont v nahnědlých pouzdrech (cefalodiích).....	8
8(7) Fotobiont podobný <i>Xanthocarpa</i> , v bledě hnědých pouzdrech .....	<b><i>Bouvetiella</i></b>
Fotobiont <i>Chroococciopsis</i> .....	<b><i>Psorotichia</i></b>
9(2) Stélka s perithecií.....	10
Stélka s apothecií.....	20
10(9) Askospory jednoduché.....	11
Askospory přehrádkované.....	12
11(10) Vřečka více než 8-sporá.....	<b><i>Trimmatotheliopsis</i></b>
Vřečka 8-sporá.....	<b><i>Verucaria</i></b>
12(10) Hymenium obsahuje řasy (tzv. hymeniální řasy).....	<b><i>Staurothele</i></b>
Hymenium neobsahuje řasy.....	13
13(12) Askospory 1-přehrádkované .....	14
Askospory 2 nebo více přehrádkované.....	15
14(13) Hamathecium se brzy stává rosolovité.....	<b><i>Thelidium</i></b>
Hamathecium trvalé.....	<b><i>Arthopyrenia</i></b>
15(13) Hamathecium rosolovité.....	16
Hamathecium trvalé.....	18
16(15) Askospory muriformní (zdřovité).....	17
Askospory příčně přehrádkované.....	<b><i>Thelidium</i></b>
17(16) Stélka částečně šupinatá, perithecia třívrstvá.....	<b><i>Agonimia</i></b>

Stélka korovitá, perithecia dvouvrstvá.....	<i>Polyblastia</i>
18(15) Vrchol vřecka K/I+.....	<i>Prothothelenella</i>
Vrchol vřecka K/I - .....	19
19(18) Vrchol vřecka ztloustlý, vytváří se tzv. tholus.....	<i>Chromatochlamys</i>
Vrchol vřecka tenkostěnný ztloustlého vrcholu.....	<i>Thelenella</i>
20(9) Stélka žlutá až oranžová.....	21
Stélka jiné barvy.....	25
21(20) Stélka K+ červená, s antrachinony.....	22
Stélka K - , s jinými sloučeninami.....	23
22(21) Askospory polarilokulární (na obou pólech spory jsou malé dutinky).....	<i>Caloplaca</i>
.....	<i>Fulgensia</i>
Askospory jednopřehrádkované.....	
23(21) Stélka obsahuje kyselinu rizokarpovou (rhizocarpic acid).....	24
Stélka s kyselinou ulvinovou (pulvinic acid) a jejími deriváty.....	<i>Candellariela</i>
24(23) Stélka leprózní, spory jednoduché.....	<i>Psilolechia</i>
Stélka není leprózní, spory přehrádkované.....	<i>Arthrorhaphis</i>
25(20) Vřecka více než 8-sporá (až 50).....	26
Vřecka 8-sporá.....	29
26(25) Apothecia se stélkovým okrajem.....	27
Apothecia bez stélkového okraje okrajů.....	28
27(26) Vřecko s apikálním prstencem (z aj apical ring) K/I- .....	<i>Acarospora</i>
Vřecko s apikálním prstencem (z aj apical ring) K/I+ modře.....	<i>Pleopsidium</i>



28(26) Stélka nápadná, obsahuje kyselinu gyroforovou (gyrophoric acid).....	
.....	<i>Sporastatia</i>
Stélka nevýrazná, bez sekundárních metabolitů.....	<i>Sarcogyne</i>
29(25) Askospory jednoduché.....	30
Askospory přehrádkované.....	64
30(29) Apothecia vnořená.....	31
Apothecia přisedlá.....	38
31(30) Na mechorostech.....	<i>Megaspora</i>
Na dřevě nebo kamenech.....	32
32(31) Na dřevě.....	<i>Xylographa</i>
Na kamenech.....	33
33(32) Excipulum vyrůstající z medully.....	<i>Notolecidea</i>
Excipulum nevyrůstá z medully.....	34
34(33) Askospory K/I+ modře.....	<i>Bellemerea</i>
Askospory K/I-.....	35
35(34) Vřečka typu <i>Porpidia</i> , areoly leskle hnědé.....	<i>Immersaria</i>
Vřečka jiného typu, areoly nejsou leskle hnědé.....	36
36(35) Epithecium N- nebo N+ zeleně.....	<i>Aspicilia</i>
Epithecium N+ červeně.....	37
37(36) Vřečko typu K/I-.....	<i>Hymenelia</i>
Vřečko typu K/I+ modře.....	<i>Eiglera</i>

38(30) Stélka s areolami, jejichž okraje odstávají, lišejník roste na sinici nebo obsahuje sinici.....	<i>Psorula</i>
Stélka jiná, vyskytující se na jiném místě.....	39
39(38) Vřečka typu <i>Lecanora</i> .....	40
Vřečka jiného typu.....	44
40(39) Stélka šupinatá, roztoucí na půdě nebo mechorostech.....	<i>Lecidoma</i>
Stélka jiného typu.....	41
41(40) Apothecia lecideovitá, excipulum karbonizované (černé barvy)....	<i>Carbonea</i>
Apothecia lekanorovitá, excipulum není karbonizované.....	42
42(41) Stélkový okraj apothecia nejasný, vlastní okraj složený z hyf v rosolovitém obalu .....	<i>Bryonora</i>
Stélkový okraj a vlastní okraj nejasný.....	43
43(42) Apothecia a stélka hnědá, konidie rovné, úzké.....	<i>Protoparmelia</i>
Tyto znaky jiného typu.....	<i>Lecanora</i>
44(39) Vřečka typu <i>Porpidia</i> .....	45
Vřečka odlišná.....	47
45(44) Starší askospory hnědavé (více než 30 $\mu\text{m}$ dlouhé)....	<i>Poeltidea</i>
Starší askospory bezbarvé (dlouhé méně než 30 $\mu\text{m}$ ).....	46
46(45) Okraj apothecia celý karbonizovaný (černý).....	<i>Farnoldia</i>
Okraj apothecia, alespoň ve vnitřní části bezbarvý.....	<i>Porpidia</i>
47(44) Vřečka typu <i>Catillaria</i> .....	<i>Austrolecia</i>
Vřečka jiného typu.....	48

48(47) Vřečka typu <i>Fuscidea</i> .....	<b><i>Fuscidea</i></b>
Vřečka jiného typu.....	49
49(48) Vřečka typu <i>Lecidella</i> .....	<b><i>Lecidella</i></b>
Vřečka jiného typu.....	50
50(49) Vřečka typu <i>Lecidea</i> .....	51
Vřečka jiného typu.....	53
51(50) Roste na skalách.....	<b><i>Lecidea</i></b>
Roste na mechorostech.....	52
52(51) Stélka obsahuje sphaerophorin.....	<b><i>Frutidella</i></b>
Stélka neobsahuje sloučeniny typické pro lišejníky.....	<b><i>Japewia</i></b>
53(50) Vřečka typu <i>Baitora</i> .....	<b><i>Mycobilimbia</i></b>
Vřečka jiného typu.....	54
54(53) Vřečka typu <i>Micarea</i> .....	<b><i>Micarea</i></b>
Vřečka jiného typu.....	55
55(54) Vřečka typu <i>Schaereria</i> .....	<b><i>Schaereria</i></b>
Vřečka jiného typu.....	56
56(55) Vřečka typu <i>Trapelia</i> .....	57
Vřečka jiného typu.....	59
57(56) Roste na skalách.....	<b><i>Trapelia</i></b>
Roste na půdě a mechorostech.....	58
58(57) Stélka zeleno-šedá, tvořená soredii.....	<b><i>Trapeliopsis</i></b>
Stélka hnědá, tvořená isidii.....	<b><i>Placynthiella</i></b>

59(56) Vřečka typu <i>Bacidia</i> .....	<b><i>Tephromela</i></b>
Vřečka jiného typu.....	60
60(59) Vřečka typu <i>Tremolecia</i> .....	<b><i>Tremolecia</i></b>
Vřečka jiného typu.....	61
61(60) Vřečka typu <i>Rimularia</i> .....	<b><i>Rimularia</i></b>
Vřečka jiného typu.....	62
62(61) Vřečka typu <i>Pertusaria</i> , apothečia přisedlá, široký stélkový okraj apothecia, přítomna kyselina gyroforová (gyrophoric acid).....	<b><i>Ochrolechia</i></b>
Vřečka typu <i>Petrusaria</i> , apothecia vnořená, neosahuje kyselinu gyroforovou (gyrophoric acid).....	63
63(62) S cefalodii.....	<b><i>Coccotrema</i></b>
Bez cefalodií.....	<b><i>Pertusaria</i></b>
64(29) Askospory bezbarvé.....	65
Askospory hnědé.....	76
65(64) Askospory 1-přehrádkobané (antarktický taxon).....	66
Askospory s více než jedním septem (přehrádkou).....	69
66(65) Chybí okraj apothecia.....	<b><i>Arthonia</i></b>
Okraj apothecia přítomen.....	67
67(66) Okraj apothecia alespoň částečně karbonizovaný.....	<b><i>Huea</i></b>
Okraj apothecia nekarbonizované.....	68
68(67) Vřečka typu <i>Catillaria</i> .....	<b><i>Catillaria</i></b>
Vřečka typu <i>Biatora</i> .....	<b><i>Mycobilimbia</i></b>

69(65) Askospory muriformní (zdřovité).....	70
Askospory příčně přehrádkované.....	71
70(69) Apothecia s antrachinony.....	<b>Brigantiaea</b>
Apothecia bez antrachinonů.....	<b>Gyalidea</b>
71(69) Diskovitá, červená apothecia.....	<b>Haematomma</b>
Diskovitá apothecia jiné barvy.....	72
72(71) Fotobiont <i>Trentepohlia</i> .....	<b>Gyalecta</b>
Fotobiont jiná zelená řasa.....	73
73(72) Vřečka typu <i>Bacidia</i> .....	<b>Bacidia</b>
Vřečka jiného typu.....	74
74(73) Disky apothecií žluto-oranžové.....	<b>Anzina</b>
Disky apothecií tmavě hnědé až černé.....	75
75(74) Vřečka typu <i>Biatora</i> .....	<b>Mycobilimbia</b>
Vřečka jiného typu.....	<b>Ropalospora</b>
76(64) Askospory muriformní (zdřovité).....	<b>Rhizocarpon</b>
Askospory příčně přehrádkované.....	77
77(76) Askospory přehrádkované tenkostěnné.....	78
Askospory polarilokulární (na obou pólech spory jsou malé dutinky) nebo tlustostěnné.....	80
78(77) Parafýzy spojené.....	<b>Rhizocarpon</b>
Parafýzy nejsou spojené.....	79

79(78) Konidie 4-5  $\mu\text{m}$  dlouhé ..... *Buellia*  
Konidie 20-30  $\mu\text{m}$  dlouhé ..... *Amandinea*

80(77) Stélka šupinatá, apothecia diskovitá ..... *Phaeorrhiza*  
Stélka korovitá, apothecia diskovitá ..... *Rinodina*

#### 4.2.2.2. Klíč k určování keříčkovitých lišejníků

1 Stélka menší než 3 mm ..... 2  
Stélka větší než 3 mm ..... 10

2(1) Fotobiont sinice ..... 3  
Fotobiont zelená řasa ..... 4

3(2) Fotobiont *Nostoc* ..... *Massalongia intricata*  
Fotobiont *Calothrix* ..... *Lichina*

4(2) Stélka oranžová s antrachinony ..... *Xanthoria, Caloplaca*

5(4) Soredia, kyselina gyroforová (gyrophoric acid) ..... *Catillaria corymbosa*  
Bez soredií, kyselina gyroforová (gyrophoric acid) není přítomná ..... 6

6(5) Stélka silně větvená, položená na zemi ..... *Pseudephebe*  
Stélka jednoduchá, vztyčená ..... 7

7(6) Vřečka více než 8 sporá ..... *Ascospora convulata*  
Vřečka 8 sporá ..... 8

8(7) Askospory hnědé ..... *Amandinea petermanii*  
Askospory bezbarvé ..... 9

9(8) Apothecia lekanorovitá ..... *Lecania*

Apothecia lecideovitá.....	<i>Bacidia stipata</i>
10(1) Fotobiont <i>Prasiola</i> .....	<i>Turgidosculum</i>
Fotobiont jiná zelená řasa.....	11
11(10) Stélka oranžová s antrachinony.....	12
Stélka není oranžová, neobsahuje antrachinony.....	13
12(11) Stélka válcovitá.....	<i>Caloplaca</i>
Stélka zploštělá.....	<i>Xanthoria</i>
13(10) Na kamenech.....	14
Na půdě nebo mechorostech.....	18
14(13) Stélka silně zploštělé.....	15
Stélka válcovitá.....	16
15(14) Osa z nahuštěných hyf černé barvy, stélka není perforovaná.....	<i>Himantormia</i>
Osa z nahuštěných hyf žluté barvy, stélka perforovaná.....	<i>Ramalina</i>
16(14) Hlavní větve s fylokladii (útvár připomínající list).....	<i>Stereocaulon</i>
Hlavní větve bez fylokladií.....	17
17(16) Hlavní větve žluté, s centrální spleť hyf.....	<i>Usnea</i>
Hlavní větve hnědé, bez centrální spleť hyf.....	<i>Bryoria</i>
18(13) Stélka zploštělá.....	19
Stélka válcovitá.....	20
19(18) Boční pseudocyphely přítomny, sořediosní druh.....	<i>“Cetraria“ subculata</i>
Boční pseudocyphely chybí.....	<i>Cetraria islandica</i>

20(18) Stélka dutá .....	21
Stélka plná .....	23
21(20) Stélka nemá kortex .....	<i>Cladonia</i> subgen. <i>Cladina</i>
Stélka s kortex .....	22
22(21) Kortex perforovaný .....	<i>Cladia</i>
Kortex není perforovaný .....	<i>Cladonia</i> subgen. <i>Cladonia</i>
23(30) Cefalodia přítomna .....	<i>Stereocaulon</i>
Cefalodia chybí .....	24
24(23) Větve s pseudocyphelly .....	25
Větve nemají pseudocyphelly .....	26
25(24) Větve popelavě šedé, obsahují kyselinu barbatolickou (barbatolic acid)	
.....	<i>Alectoria</i>
Větve hnědé, neobsahují kyselinu barbatolickou (barbatolic acid)	
.....	<i>Cetraria aculeata</i>
26(24) Isidia v trsu .....	<i>Coelopogon</i>
Isidia chybí .....	<i>Sphaeophorus</i>

#### 4.2.2.3. Klíč k určování lupenitých lišejníků

1 Stélka s perithecií .....	2
Stélka s apothecií nebo sterilní .....	3
2(1) Na skalách .....	<i>Dermatocarpon</i>
Na půdě .....	<i>Cataryrenium</i>
3(1) Fotobiont sinice, kortex chybí nebo je jednovrstevný .....	4



Fotobiont variabilní, kortex více než jednovrstevný .....	5
4(3) Kortex chybí .....	<i>Collema</i>
Kortex tenký, jednovrstevný .....	<i>Leptogium</i>
5(3) Fotobiont sinice .....	6
Fotobiont zelená řasa .....	13
6(5) Stélka umbilikální .....	<i>Peltularia</i>
Stélka není umbilikální .....	7
7(6) Stélka isidiosní nebo papilární .....	8
Stélka není isidiosní ani papilární .....	11
8(7) Na kamenech, stélka načernalá .....	<i>Placynthium asperellum</i>
Na mechorostech, stélka není načernalá .....	9
9(8) Papily namodralé .....	<i>Fluscopannaria praetermissa</i>
Papily nebo isidia nejsou namodralé .....	10
10(9) Askospory jednoduché .....	<i>Siphulastrum</i>
Askospory přehrádkované .....	<i>Massalongia</i>
11(7) Na konci vřeka není ztlustění s pozitivní amyloidní reakcí .....	<i>Pannaria</i>
Na konci vřeka je ztlustění s pozitivní amyloidní reakcí .....	12
12(11) Spodní kortex chybí nebo je jen slabě vyvinut .....	<i>Fuscopannaria</i>
Spodní kortex přítomen .....	<i>Degelia</i>
13(5) Stélka oranžová, s antrachinony .....	<i>Xanthoria</i>
Stélka není oranžová, neobsahuje antrachinony .....	14

14(13) Stélka připojena pupkem .....	15
Stélka není připojena pupkem.....	16
15(14) Stélka tmavá, zelenohnědá, s thallosporami (thalokonidiemi).....	<i>Umbilicaria</i>
Stélka žlutošedá, bez thallospor .....	<i>Rhizoplaca</i>
16(14) Cefalodia přítomna.....	17
Cefalodia chybí .....	18
17(16) Apothecia vnořená, spory 1 přeřádkované .....	<i>Solorina</i>
Apothecia přisedlá, spory jednoduché .....	<i>Psoroma</i>
18(16) Spodní vrstva stélky rosolovitá .....	<i>Peltigera</i>
Spodní vrstva stélky není rosolovitá .....	19
19(18) Spodní strana stélky neobsahuje rhiziny .....	20
Spodní strana stélky obsahuje rhiziny.....	26
20(19) Spodní povrch s tomentem .....	21
Spodní povrch s jemným vlášením.....	22
21(20) Spodní strana s cyphelly .....	<i>Sticta</i>
Spodní strana s pseudocyphelly .....	<i>Pseudocyphellaria</i>
22(20) Svrchní povrch stélky s perforacemi .....	<i>Menegazzia</i>
Svrchní povrch bez perforací.....	23
23(22) Laloky široké, horní povrch vyvýšený .....	<i>Platismatia</i>
Laloky úzké, horní povrch není vyvýšený .....	24
24(23) Spodní vrstva černá, laloky duté.....	<i>Hypogymnia</i>
Spodní vrstva bledá, laloky celistvé.....	25

25(24) Stélka obsahuje kyselinu gyroforovou (gyrophoric acid).....	<i>Placopsis</i>
Stélka neobsahuje sekundární metabolity .....	<i>Lecania</i>
26(19) Spodní vrstva s pseudocyphelly .....	<i>Parmelia</i>
Spodní vrstva neobsahuje pseudocyphelly.....	27
27(26) Stélka světle žlutá, obsahuje kyselinu usnovou .....	<i>Flavoparmelia gerlachei</i>
Stélka není žlutá, není přítomna kyselina usnová.....	28
28(27) Stélka isidiosní nebo solediosní .....	29
Stélka není isidiosní nebo solediosní .....	30
29(28) Stélka isidiosní .....	<i>Melanelia ushuaiensis</i>
Stélka solediosní.....	<i>Physcia</i>
30(28) Konce laloků obrácené a široké .....	<i>Physconia muscigena</i>
Konce laloků nejsou obrácené a úzké .....	<i>Phaeophyscia</i>

#### 4.2.2.4. Klíč k určování sterilních leprózních, granulózních a solediózních taxonů rostoucích na kamenech

1 Stélka leprózní, kompletně tvořena soledii a granulemi .....	2
Stélka, alespoň částečně, s kortex.....	5
2(1) Stélka hnědočerná, v průměru 2-3 mm.....	“ <i>Lepraria</i> “ sp. A <sup>1</sup>
Stélka žlutozelená až modrozelená, v průměru 3-4 mm .....	3
3(2) Stélka leprózní, s kyselinou usnovou .....	“ <i>Leparia</i> “ sp. B <sup>1</sup>
Stélka granulózní, solediózní, neobsahuje kyselinu usnovou .....	4

<sup>1</sup> Velkými písmeny jsou označeny nepojmenované taxony.

4(3) Stélka zelenavě šedá až žlutozelená, soredia v průměru 70-80 μm	
.....	<i>Buellia falklandica</i>
Stélka modrošedá, soredia v průměru 40-50 μm	7
5(1) Stélka sestává z roztroušených částí	6
Stélka celistvá	8
6(5) Části stélky hnědé	<i>Buellia soredians</i>
Části stélky šedé	7
7(6) Sorály konvexní, obsahují kyselinu 2'-O-methylperlatolickou	
.....	<i>Lecanora griseosordiata</i>
Sorály konkávní s kyselinou nortistovou (nortistic acid)	<i>Bellemeria subsorediza</i>
8(5) Sorály konkávní, zanořená ve stélce	<i>Pertusaria erubescens</i>
Sorály tvaru podšálku, vyvýšené	<i>Beullia subfrigida</i>
Sorály konkávní	9
9(8) Obsahuje kyselinu usnovou	10
Neobsahuje kyselinu usnovou	11
10(9) Soredie v průměru 12 μm, obsahuje pouze kyselinu usnovou	
.....	<i>Lecanora physciella</i> var. <i>sorediata</i>
Soredie v průměru 40 μm, obsahuje atranorin a zeorin	<i>Lecanora</i> aff. <i>orosthea</i>
11(9) Obsahuje kyselinu porfyrickou (porphyritic acid)	<i>Porpidia austroshetlandica</i>
Neobsahuje kyselinu porfyrickou porphyritic acid	12
12(11) Obsahuje atranorin a zeorin	<i>Lecidella</i> sp. C <sup>1</sup>
Obsahuje 44ehydr acid	<i>Pertusaria</i> sp. A <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Velkými písmeny jsou označeny nepojmenované taxony.

Neobsahuje sekundární metabolity.....	13
13(12) Stélka rezavé barvy .....	<i>Miriquidica atrofulva</i>
Stélka šedá.....	<i>Huea soredata</i>

**4.2.2.5. Klíč k určování sterilních korovitých taxonů rostoucích na mechorostech a půdě (kromě *Lepraria* a *Leproloma*)**

1 Stélka žlutá nebo oranžová.....	2
Stélka jiné barvy.....	6
2(1) Stélka kompletně tvořena sordii a granulemi.....	3
Stélka, alespoň její některé části, mají kortex .....	4
3(2) Obsahují kyselinu vulpinovou (vulpinic acid) .....	<i>Chrysotrix</i>
Obsahují deriváty kyseliny pulvinové (pulvinic acid).....	<i>Candelariella citrina</i>
4(2) Obsahují antrachinony.....	<i>Caloplaca citrina</i>
Neobsahují antrachinony .....	5
5(4) Obsahují kyselinu rhizokarpovou (rhizocarpic acid).....	<i>Anthrorhaphis citrinella</i>
Obsahují deriváty kyseliny pulvinové (pulvinic acid) .....	<i>Candelaria murrayi</i>
6(1) Stélka granulózní.....	7
Stélka má alespoň z části kortex.....	11
7(6) Stélka tmavá, hnědá až hnědošedá .....	8
Stélka světlá, bílá až šedá .....	10
8(7) Obsahují kyselinu gyroforovou (gyrophoric acid) .....	<i>Placynthiella icmalea</i>

Neobsahují lišejníkové sloučeniny .....	9
9(8) Soredie v průměru 70-80 µm, zelenošedá .....	<i>Buellia falkandica</i>
Soredie/granule v průměru 40-50 µm, modrošedá .....	<i>Bacidia tuberculata</i>
10(7) Stélka obsahuje atranorin a zeorin .....	“ <i>Lecanora</i> “ sp. A <sup>1</sup>
Stélka obsahuje pouze xanthyony .....	“ <i>Lecanora</i> “ sp. C <sup>1</sup>
11(6) Stélka není sorédiosní .....	12
Stélka je sorédiosní .....	14
12(11) S isidii .....	<i>Petrusaria</i> sp. A <sup>1</sup>
Bez isidií .....	13
13(12) Obsahují atranorin .....	<i>Buellia pupillata</i>
Obsahují kyselinu gyroforovou (gyrophoric acid) .....	<i>Ochrolechia tartarea/frigida</i>
14(11) Obsahují kyselinu gyroforovou (gyrophoric acid) .....	<i>Ochrolechia frigida</i>
Obsahují atranorin a kyselinu 2'-O-methylperlatolickou .....	“ <i>Lecanora</i> “ sp. C <sup>1</sup>

#### 4.2.3. Základní charakteristiky antarktických rodů lišejníků (podle Óvstedal & Lewis Smith 2001)

##### ACAROSPORA A. Massal, 1852

Stélka korovitá, šupinatá, keříčkovitá, hnědá až žlutá; horní kůra parapletenchymatózní, spodní kůra chybí. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, vnořená, přisedlá, stélkový okraj nenápadný nebo vyčnívá. Hamathecium obsahuje parafyzní, parafýzy jsou tenké, jemně větvené, spleené. Vřecka (kyjovitá, nejširší u svého vrcholu) se zřetelným ztloustlým vrcholem (tholus) K/I-, mnohosporá

<sup>1</sup> Velkými písmeny jsou označeny nepojmenované taxony.

(více než 100), askospory oválné až eliptické, jednoduché, bezbarvé. Konidie široce eliptické.

Tento rod obsahuje mnoho druhů, ale pouze 10 z nich se řadí mezi druhy polárních oblastí. Zatím nebyly provedeny žádné studie, které by se zabývaly variabilitou těchto taxonů a jejich příbuzenskými vztahy s taxony nalezenými např. na severní polokouli. Od rodu *Acarospora* byl nedávno oddělen rod *Pleospidium* (Hafellner 1993).

#### **AGONIMIA** Zahlbr., 1909

Stélka granulózní nebo tvořena drobnými šupinkami, zelenavá až hnědá. Horní kůra s papilami. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice perithecia ± kulovitá, černá. Involukrelum chybí. Excipulum trojvrstevný, vnější vrstva hnědá, vnitřní světlá. Hamathecium s perifýzami, parafýzy chybí. Vřecka tenkostěnná, K/I-, 8 sporá. Askospory muriformní (zdřovitě) bezbarvé nebo žluté.

#### **ALECTORIA** Ach., 1810

Stélka keříčkovitá, žlutá nebo popelavě šedá, větve jsou válcovité. Stélka obsahuje pseudocypelly, isidia nebo soredia chybí. Kůra tvořena hyfami paralelně uspořádanými na povrchu lišejníku, hyfy jsou spleené. Apothecia nebyla pozorována u antarktických zástupců, jen částečně u zástupců alpínských. Všechny kromě jednoho druhu obsahují kyselinu usnovou.

#### **AMANDINEA** M. Choisy, 1950

Stélka korovitá až šupinatá, šedá nebo hnědavá. Plodnice apothecia, přisedlá, lecideovitá nebo lekanorovitá. Vřecka typu *Buellia*. Askospory hnědé, dvoubuněčné, kolem ústí tenkostěnné. Konidie nitkovité, zakřivené. Tento rod obsahuje 4 druhy, někdy je zde řazen antarktický rod *Buellia*.

#### **ANZINA** Scheid., 1982

Stélka korovitá, rozšířená. Plodnice apothecia, stélkový okraj apothecia přítomný, vlastní okraj apothecia slabě vyvinut. Vřecka zakončená ztloustlým vrcholem, který má pozitivní amyloidní reakci spolu s vnitřní vrstvou vřecka. Vřecka 4-8 sporá, bezbarvá,

1-3 přehrádkovaná. Hamathecium tvořeno spojenými parafýzami. Konidie baciliformní. Monotypický rod.

#### **ARTHONIA** Ach., 1806

Stélka korovitá nebo chybí (parasitické druhy). Fotobiont *Trentepohlia* nebo trebouxioidní řasa. Plodnice připomínají apothecia, obvykle konvexní, oblá, ale mohou být i prodloužená. Stélkový okraj chybí. Vlastní okraj obvykle také není přítomen, u některých druhů se ale vyskytuje v primitivní formě. Hymenium K/I+ modře. Hamathecium tvoří spojené parafýzy, jejich buňky jsou často zbytnělé s pigmentovaným koncem. Vřečka 8 sporá, klavátní (kyjovitá, nejširší u svého vrcholu) až kulovitá, zakončená viditelnou komůrkou a ztloustlým vrcholem (tholus), K/I- nebo K/I+ modře blízko vrcholu. Askospory elipsoidní, podlouhlé, 1 přehrádkované (u všech taxonů z Antarktidy a Jižní Georgie, ostatní taxony mají askospory 1-7 přehrádkované), u mladých jedinců bezbarvé, u starších hnědé. Konidie baciliformní. Velký a heterogenní rod.

#### **ARTHOPYRENIA** A. Massal, 1852

Stélka korovitá. Fotobiont z různých skupin zelených řas. Plodnice perithecia s tmavým vnějším obalem perithecia – involukrelum, který obklopuje světlý vnitřní okraj perithecia – excipulum. Hamathecium tvoří pseudoparafýzy. Vřečka 8 sporá, klavátní (kyjovitá, nejširší u svého vrcholu), válcovitá, fissitunikátní, K/I-. Askospory 1 nebo 3 přehrádkované, bezbarvé. Pyknie různé, u některých druhů se vyskytují ve dvou anamorfách.

V severní Evropě se tento druh nejčastěji vyskytuje na skalách v přímořských oblastech, proto bývá řazen do rodu *Pyrenocolema* (Purvis et al. 1992, Santesson 1993). U takových zástupců se jako fotobiont uplatňuje sinice. Dva antarktické druhy, které rostou na skalách a jako fotobiont se u nich uplatňuje zelená řasa (ne *Trentepohlia*) bývají v současnosti řazeny právě do skupiny *Arthopyrenia*, i když je toto pojetí odlišné od moderní interpretace tohoto rodu.



### **ARTHRORHAPHIS** Th. Fr., 1860

Stélka korovitá, šupinatá až granulózní, žlutozelená, rostoucí na mechorostech nebo na půdě. Apothecia černá, přisedlá. Vlastní okraj jen málo vyvinutý, sestává se zbytnělých hyf. Vřečka 8 sporá. Askospory bezbarvé, 7-18 přehrádkované, acikulární (jehlovité). Malý rod obsahující asi jen 10 druhů, z nichž některé jsou parazitické. Vyskytuje se hlavně v chladných regionech.

### **ASPICILIA** A. Massal, 1852

Stélka korovitá, povrch pokrytý prasklinami a aeroly. Fotobiont zelená řasa. Plodnice apothecia, vnořená, diskovitá, konkávní, hnědočerná. Stélkový okraj špatně vyvinut. Vlastní okraj bezbarvý málo vyvinutý. Epithecium zbarvené, hnědé nebo zelené, N-, N+. Hypothecium bezbarvé. Hamathecium tvoří parafýzy, jednoduché nebo spojené. Vřečka s vnější vrstvou K/I + modře, stěna a ztloustlý konec vřečka thorus K/I-, v jednom vřecku 4-8 spor. Askospory jednoduché, bezbarvé, tenkostěnné. Konidie baciliformní.

Různorodý rod, jehož druhy se velmi často přizpůsobují přírodním podmínkám.

### **BACIDIA** De Not., 1846

Stélka korovitá, světle zelená až hnědavá. Plodnice apothecia, lecideovitá, přisedlá, silně konvexní, různobarevná. Vlastní okraj málo nebo velmi dobře vyvinut, tvořen hyfami. Hamathecium tvoří parafýzy, jednoduché nebo větvené, na koncích často rozšířené. Vřečka typu *Bacidia*, 8 sporá, viz také *Mycobilimbia*. Askospory bezbarvé, 3 nebo více přehrádkované, baciliformní, acikulární (jehlovité). Konidie různé. *Bacidia* je velký, variabilní a heterogenní druh.

### **BELLEMERIA** Hafellner & Roux, 1984

Stélka korovitá, na povrchu pukliny a areoly. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, vnořená ve stélce, diskovitá, konkávní. Stélkový okraj velmi tenký, není vyvýšený, velmi složitý na pozorování. Vlastní okraj velmi tenký, bezbarvý. Hamathecium tvoří parafýzy větvené a spleené, konce některých rozšířené. Vřečka klavátní (kyjovitá, nejširší u svého vrcholu), typu *Porpidia*, 8 sporá. Askospory

jednoduché, bezbarvé, s K/I+ modře se barvící vnější vrstva spor. Konidie krátké baciliformní. Medulla K/I+ modře. Malý rod, dříve součást rodu *Aspicilia*. Nachází se zejména v polárních a alpínských regionech.

#### **BIATORA** Fr., 1817

Stélka korovitá, granulózní až šupinatá. Plodnice apothecia, světlá nebo červenohnědá (černá, když je dostatek slunečního záření), konvexní, malá, bez stélkového kraje. Vřečka typu *Biatora*, 8 sporá. Askospory bezbarvé, jednoduché, 3 přehrádkované. Hamathecium tvoří parafýzy. Konidie baciliformní. Od příbuzného rodu *Mycobilimbia* se liší ve světle zbarvených a menších apotheciích, a jejich rozdílné ontogenézi (Printzen 1995).

#### **BOUVETIELLA** Øvstedal, 1986

Stélka šupinatá, rosolovitá, fotobiont je řasa, povětšinou xantocarpoidní typ. Plodnice apothecia, světlá, velmi nepatrná a špatně viditelná mezi šupinami stélky. Stélkový okraj nevyvinutý, vlastní okraj velmi tenký. Vřečka s nenápadným vrcholem (tholus), stěny vřečka K/I+ modře. Askospory po 8 ve vřečkách, bezbarvé, jednoduché. Hamathecium tvoří parafýzy, tenké, rozvětvené. Pyknie nejsou přítomny. Monospecifický rod (*B. palida*).

#### **BRIGANTIAEA** Trevis, 1853

Stélka korovitá, tvořena drobnými bradavicemi. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice apothecia, stélkový okraj není přítomen. Vlastní okraj tlustý, sestávající z hyf. Vřečka s K/I+ ztloustlým vrcholem (tholus), 1-2 sporá. Askospory muriformní (zdřovitě), bezbarvé, tenkostěnné. Hamathecium tvoří parafýzy, hladké, málo větvené.

#### **BRYONORA** Poelt, 1983

Stélka korovitá, často špatně rozpoznatelná. Fotobiont zelená řasa. Plodnice apothecia, většinou hnědá. Stélkový okraj apothecia nezřetelný, vlastní okraj viditelný, tvořený zbytnělými hyfami, které jsou navzájem spojené. Hypothecium světle hnědé, ve spodní části obsahuje řasu. Vřečka se ztloustlým vrcholem (tholem), který se s K/I+ barví modře, 8 sporá. Askospory bezbarvé, elipsovité až prodloužené, jednoduché nebo

přehrádkované, tlustostěnné. Hamathecium tvoří parafýzy, jednoduché, zbytnělé, často hnědé barvy. Konidie baciliformní. Malý rod, vyskytující se zejména v chladných regionech v Evropě, Himalájích a Antarktidě.

#### **BRYORIA** Brodo & D. Hawksm., 1977

Stélka keříčkovitá, vztyčená nebo volně visí od podkladu, světlá nebo tmavě hnědá až černá. Větve válcovité, občas zploštělé. U některých druhů jsou přítomny boční výběžky zhuštěných hyf. Sorály přítomny u většiny druhů, nenápadné pseudocyphelly jen u některých. Kortex se skládá z hyf, které jsou na povrchu paralelně uspořádány a mírně slepeny slizem. Apothecia nebyla na antarktických zástupcích pozorována. Není zde přítomna ani kyselina usnová.

#### **BUELLIA** De Not., 1946

Stélka korovitá plakoidní (placodioid; vnitřní část stélky rovná přichycená k podkladu, okrajové části odstávají; tento typ stélky je typický např. pro rody *Caloplaca* a *Lecanora*; Hawksworth & Hill 1984) nebo není z důvodu parazitického života viditelná. Plodnice apothecia, lecideovitá, černá, hnědočerná, přisedlá. Vlastní okraj tenkostěnný světlý, čím širší tím výraznější mnohdy až tmavě zbarvený. Epithecium hnědé nebo modrozelené, N- nebo N+ červeně. Hypothecium obvykle tmavě hnědé, ale u některých druhů může být spíše světlé. Hamathecium tvoří parafýzy, konce buněk jsou rozšířené, zbarvené. Vřečka typu *Lecanora*, obvykle 8 sporá. Askospory hnědé, 1 přehrádkované, vzácně 2-3 přehrádkované, stěna obvykle jednovrstevná, u některých druhů se u ústí vyskytuje malá zuženina. Konidie krátké, oválné.

#### **CALOPLACA** Th. Fr., 1860

Stélka obvykle díky antrachinonům oranžová, vzácně bílá nebo šedá, korovitá až plakoidní (placodioid; vnitřní část stélky rovná přichycená k podkladu, okrajové části odstávají; tento typ stélky je typický pro rody *Caloplaca* a *Lecanora*, Hawksworth & Hill 1984), šupinatá nebo neviditelná (prazitičtí nebo enklitičtí zástupci). Fykobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, stélkový okraj přítomen nebo chybí. Vlastní okraj obvykle dobře vyvinut, není karbonizovaný. Hypothecium bezbarvé. Hamathecium tvoří parafýzy, jednoduché nebo větvené, konce buněk obvykle rozšířené.

Vřečka typu *Teloschistes*, obvykle 8 sporá. Askospory polarilokulární (na obou pólech spory jsou malé dutinky) nebo, a to velmi zřídka jednoduché. Konidie eliptické. Velký a různorodý rod, s kosmopolitním rozšířením.

#### **CANDELARIA** A. Massal., 1852

Stélka lupenitá nebo keříčkovitá, malá, žlutá, kortex se vyskytuje na obou stranách. Fotobiont zelená řasa. Plodnice apothecia, přisedlá, vždy přítomen stélkový okraj. Vlastní okraj velmi úzký. Vřečka 20-50 sporá, zakončená ztluštěninou (tholus), který se barví K/I+ modře ve spodní části. Askospory bezbarvé, jednoduché, 1 přehrádkované. Hamathecium tvoří jednoduché parafýzy. Konidie eliptické. Malý kosmopolitní rod.

#### **CANDELARIELLA** Müll. Arg., 1894

Stélka korovitá až plakoidní (placodioid; vnitřní část stélky rovná přichycená k podkladu, okrajové části odstávají; tento typ stélky je typický např. pro rody *Caloplaca* a *Lecanora*; Hawksworth & Hill 1984), žlutá nebo žlutozelená. Fotobiont zelená řasa. Plodnice apothecia, přisedlá, stélkový okraj apothecia přítomen. Vlastní okraj tenký, bezbarvý. Vřečka typu *Candelaria*, 8-32 sporá. Askospory bezbarvé, jednoduché. Hamathecium tvoří parafýzy, jednoduché až větvené. Konidie baciliformní nebo eliptické.

#### **CARBONEA** Hertel, 1983

Stélka korovitá, rozšířená, perforovaná, přítomny aeroly, bílá až šedá. Fotobiont trebouxioidní řasa. Apothecia přisedlá, černá, přítomen pouze vlastní okraj apothecia, který je karbonizovaný. Vřečka typu *Lecanora*, 8 sporá. Askospory bezbarvé jednoduché. Konidie vláknité. Tento rod obsahuje zejména druhy antarktické.

#### **CATAPYRENIUM** Flot., 1850

Stélka šupinatá, k podkladu přichycena pomocí rhizoidů (přichytné vlákno s jednodušší stavbou než je rhizin). Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice perithecia. Involukrelum přítomno nebo chybí. Vnitřní obal perithecia (excipulum) sestává z dlouhých hyf, které jsou paralelně uloženy na vnitřním okraji perithecia, zbarvené

nebo bezbarvé. Hamathecium tvoří perifýzy, parafýzy chybí. Vřecka 8 sporá. Askospory bezbarvé, jednoduché. Konidie nejčastěji baciliformní.

#### **CATILLARIA** A. Massal., 1852

Stélka korovitá, rozšířená, perforovaná areolami nebo keříčkovitá. Fotobiont zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, nejčastěji přisedlá, různobarevná, stélkový okraj apothecia není přítomen. Vlastní okraj velmi dobře vyvinut, skládá se z nahloučených hyf. Vřecka se ztloustlým vrcholem (tholus), který se barví K/I+ modře, 8 sporá. Askospory 1-přehrádkované, bezbarvé. Hamathecium tvoří parafýzy, jednoduché nebo větvené, konce buněk jsou rozšířené s hnědým zakončením. Konidie baciliformní až eliptické. Jako homogenní rod je popsán v Kilias (1981), ale v jiných příručkách je popsáno mnoho atypických druhů s jiným typem vřecek a hamathecia.

#### **CETRARIA** Ach., 1803

Stélka keříčkovitá, zploštělá nebo válcovitá, hnědá, na spodní kůře pseudocyphely, reakce s N-, nevyskytují se zde rhiziny, ale u některých druhů jsou přítomny cilie. Plodnice apothecia, nebyly pozorovány na antarktických druzích. Vřecka zakončená ztloustlým vrcholem (tholus), který má prstencovitý tvar, 8 sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé, eliptické až kulovité. V chladných regionech se vyskytuje až 25 druhů tohoto rodu.

#### **CHROMATOCHLAMYS** Trev., 1860

Stélka korovitá velmi často špatně viditelná. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice perithecia, vnořené nebo částečně přisedlá, světlá nebo hnědavá. Hamathecium tvoří spojené parafýzy, nebo perifýzy, v tomto případě přítomno ostiolum. Vřecka 1-8 sporá, tenkostěnná, barví se K/I-. Askospory muriformní (zd'ovitě), bezbarvé nebo hnědavé.

#### **CHRYSOTRIX** Mont., 1852

Stélka leprózní, roztroušená, chybí cortex i medulla, žlutá z důvodu přítomnosti komplexu kyseliny pulvinové (z aj pulvinic acid). Fotobiont zelená řasa. Plodnice apothecia (nebyla pozorována u antarktických druhů) vnořená nebo umístěna na povrchu, stélkový okraj apothecia tenký, může chybět. Vlastní okraj apothecia sestává

se spojených hyf. Vřečka K/I+ modře. Vřečka 8 sporá. Askospory bezbarvé, 1-3 přehrádkované. Hamathecium tvoří parafýzy, které se v horní části spojují. Pyknidie nebyly pozorovány. Kosmopolitní rod.

#### **CLADIA** Nyl., 1870

Stélka dvoutvará (dimorfická), primární stélka sestává z malých těžce viditelných šupinek. Sekundární stélka vytváří pseudopodecium, vztyčené, větvené, obvykle s perforacemi, leskle hnědé až žluté, medulla velmi lehce vyvinuta. Fotobiont *Trebouxia*. Apothecia nebyla u antarktických druhů pozorována. Malý rod obsahující jen 9 druhů rozšířený jen na jižní polokouli.

#### **CLADONIA** P. Browne. 1756

Stélka dvoutvará (dimorfická) primární stélka korovitá, často špatně viditelná, u sekundární stélky je kortex nevyvinut, stélka je bohatě větvená; (podrod *Cladonia*: primární stélka šupinatá obvykle trvalá, u některých druhů špatně viditelná, sekundární stélka tvoří podecia s kortex, obvykle lehce větvená). Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, vzácná, u mnoha druhů chybí, stélkový okraj apothecia není přítomen. Vlastní okraj apothecia přítomen. Vřečka K/I+ modře se ztloustlým vrcholem (tholus). Askospory ve vřečkách po 8, bezbarvé, jednoduché. Hamatheciu tvoří parafýzy, jednoduché nebo větvené. Konidie baciliformní až válcovité. Velký kosmopolitní druh. Mnoho druhů osídluje Jižní Georgii, Jižní Orkney a Jižní Shetlandy.

#### **COCCOTREMA** Müll. Arg., 1888

Stélka korovitá, granulózní, obsahuje cefalodia s buňkami sinic. Fotobiont zelená řasa. Plodnice apothecia, oválná, stélkový okraj apothecia není přítomen. Vlastní okraj apothecia bezbarvý. Hamathecium tvoří parafýzy, tenkostěnné, ± spojené. Perifýzy jsou přítomny. Vřečka obvykle 8 sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé, tenkostěnné. Konidie baciliformní.

#### **COELOPOGON** Brusse & Kärnefelt, 1991

Stélka keříčkovitá, hnědá. Větve stejnocenné, dichotomické, foveolátní (s drobnými jamkami). Pseudocyphelly chybí. Kůra jednovrstevná, jednotlivé větve stélky jsou

vystuženy osou, která sestává s nahloučených hyf. Apothecia a pyknidie přítomny. Velmi malý rod, obsahuje pouze dva druhy, které se vyskytují zejména v subantarktických oblastech a jižní Africe.

#### **COLLEMA** F. H. Wigg, 1780

Stélka lupenitá, vzácné korovitá, granulózní nebo keříčkovitá, v odstínech černé barvy, ve vlhkém prostředí zvětšuje svůj objem. Kortex chybí. Fotobiont *Nostoc*. Plodnice apothecia, přisedlá nebo umístěná na stopce, stélkový okraj apothecia přítomen. Vlastní okraj apothecia nápadný, vytvořený z různých spojení hyf. Vřečka K/I+ modře se tloustlým vrcholem (tholus), obvykle 2-16 sporá. Askospory přehrádkované až muriformní (zdřovitě), bezbarvé. Hamathecium tvoří parafýzy, jednoduché nebo větvené. Konidie válcovité.

#### **CYSTOCOLEUS** Thwaites, 1949

Stélka tmavě hnědá až černá, vláknitá - yfy mykobionta tedy obklopují vlákna řasy. Lišejník vytváří husté koberce. Fotobiont *Trentepohlia*. Apothecie a pyknidie nebyly pozorovány.

#### **DEGELIA** Arv. & D. J. Galloway, 1981

Stélka lupenitá, lalokovitá, u některých druhů k podkladu připojena spleť rhizinů. Laloky široké 1 cm, šedé až šedomodré, široce větvené. Na spodní straně bílé nebo šedé. Fotobiont *Scytonema*. Plodnice apothecia, biatorovitá (vyvinut pouze vlastní okraj, světlý, měkký, nikdy ne karbonizovaný), přisedlá, červenohnědá až černá. Hymenium K/I+ modře. Vřečka s K/I+ modře se barvicí, bitunikátní (dvojvrstevná), v koncové části jsou ztloustlé obě vrstvy, vytváří se tzv. apical dome (Hawksworth & Hill 1984), 8 sporá. Askospory bezbarvé, jednoduché, eliptické. Konidie oválné. Tento rod obsahuje 15 druhů, které jsou rozšířené zejména na jižní polokouli.

#### **DERMATOCARPON** Eschw., 1824

Stélka lupenitá, s několika pupky, kterými je lišejník přichycen k podkladu. Horní strana stélky šedá až hnědá, často vytváří bílé krystalky (pruinozní). Spodní část hladká, u některých druhů hřebenovitá, nikdy ne s rhiziny nebo tomentem. Fotobiont zelená

řasa. Plodnice perithecia, zanořená ve stélce, ústí (ostiolum) viditelné jako tmavá tečka. Nevyskytuje se involukrelum. Vnější obal excipulum bezbarvý je dobře vyvinut. Hamathecium tvořeno perifýzami. Vřecka tenkostěnná, K/I-, 8 sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé. Konidie baciliformní. Neobsahuje sekundární metabolity typické pro lišejníky.

Velmi těžce rozpoznatelný rod, protože stélky se velmi často přizpůsobují přírodním podmínkám, navíc nemají pypický biochemický charakter a stavbu spor, které by byly typické jen pro tento rod.

#### **EIGLERA** Hafellner, 1984

Stélka korovitá, epilitická. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, vnořená ve stélce, přítomen pouze vlastní okraj apothecia. Vřecka s K/I+ modře se barvící zbytnělou koncovou částí (tholus) a K/I+ modře se barvící vrstvou vřecka. Askospory po 8 ve vřecku, jednoduché, bezbarvé. Hamathecium tvoří parafýzy, jednoduché nebo větvené. Konidie baciliformní. Monospecifický rod (*E. flavida*).

#### **FARNOLDIA** Hertel, 1983

Stélka korovitá, epilitická, světlá. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, černá, přisedlá, stélkový okraj apothecia chybí. Vlastní okraj apothecia velmi dobře vyvinut, sestává se silně aglutinovaných hyf. Vřecka typu *Porpidia*, 8 sporá. Askospory bezbarvé, jednoduché. Hamathecium tvoří parafýzy, větvené a spojené. Konidie baciliformní. Tento rod obsahuje 4 druhy rostoucí na vápencích, kosmopolitní rozšíření hlavně v chladných regionech.

#### **FLAVOPARMELIA** Hale, 1986

Stélka lupenitá, zploštělá, svrchní i spodní kortex přítomen, rhiziny přítomny na spodní straně. Laloky úzké, na svrchní kortex jsou přítomny cilie a póry. Podél okraje na spodní straně stélky se vyskytuje obnažená zóna bez jakýchkoli cilií. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia se stélkovým okrajem. Vřecka typu *Lecanora*, 8 sporá. Askospory bezbarvé, jednoduché, poměrně velké. Hamathecium tvoří parafýzy, jednoduché nebo větvené. Konidie bifusiformní (dvojjřetenovité), válcovité nebo



fusiformní (vřetenovité). Všichni zástupci tohoto rodu jako sekundární metabolit vytvářejí kyselinu usnovou. V chladných regionech je rozšířeno 22 druhů z tohoto rodu.

#### **FRUTIDELLA** Kalb., 1994

Stélka korovitá, někdy leprózní (vytváří bílé nebo modré krystalky), na svrchní straně přítomny konvexní areoly. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, přisedlá, konvexní, černá. Hamathecium tvořeno parafýzami. Vřecka typu *Basidia*, 8 sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé. Konidie filiformní (nitkovité). Monospecifický rod (*F. caesioatra*).

#### **FULGENSIA** A. Massal & De Not., 1853

Stélka šupinatá, rozptýlená, žlutá až oranžová (obsahuje antrachinony). Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, přisedlá. Vřecka typu *Teloschistes*, 8 sporá. Askospory jednoduché nebo 1 přehrádkované, bezbarvé, nikdy polarilokulární (na obou pólech jsou malé dutinky). Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené. Konidie baciliformní. Malý rod, vyskytující se hlavně v chladných regionech.

#### **FUSCIDEA** V. Wirth & Vězda, 1972

Stélka korovitá, přítomny areoly. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, přisedlá nebo vnořená, tmavohnědá nebo černá, chybí stélkový okraj apothecia. Vlastní okraj apothecia velmi dobře vyvinut. Vřecka s pozitivní amyloidní reakcí (hlavně vnější vrstva vřecka), přítomen ztloustlý konec vřecka (tholus). Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché, málo větvené. Vřecka 8 sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé (u starších jedinců mohou být světle hnědé), zakřivené. Konide válcovité nebo baciliformní.

#### **FUSCOPANNARIA** P. M. Jorg., 1993

Stélka šupinatá, hnědá, horní kůru tvoří pletenchymatické pletivo, spodní kůra obvykle špatně vyvinuta. Plodnice apothecia se stélkovým okrajem. Vřecka se ztloustlým vrcholem (tholus), který má pozitivní amyloidní reakci, 8 sporá. Hamathecium parafýzní, parafýzy slabě větvené. Askospory jednoduché, bezbarvé.

Fotobiont sinice. Stélka obsahuje terpeny a kyselinu fatovou (fatty acid). Tento rod obsahuje 20 rodů vyskytujících se nejčastěji v mírném pásmu obou polokoulí.

#### **GYALECTA** Ach., 1808

Stélka korovitá, světlá. Fotobiont *Trentepohlia*. Plodnice apothecia, stélkový okraj apothecia chybí, diskovitá obvykle konkávní, narůžovělá nebo nahnědlá. Vlastní okraj apothecia velmi dobře vyvinut, většinou světlé barvy. Vřecka tenkostěnná, K/I + modře, 8 sporá. Askospory bezbarvé, přehrádkované až muriformní (zdřovité). Hamathecium tvořeno parafýzami, které jednoduché, nevětvené. Konidie oválné.

#### **GYALIDEA** Lettau ex Vězda, 1966

Stélka velmi nenápadná. Fotobiont zelená řasa. Plodnice apothecia, stélkový okraj chybí. Vlastní okraj apothecia vyvinut, většinou bezbarvý. Vřecka tenkostěnná, u některých zástupců přítomen ztloustlý vrchol (tholus), 4-8 sporá. Askospory bezbarvé, přehrádkované, muriformní (zdřovité). Hamathecium prafyzní, parafýzy jednoduché nebo větvené. Konidie baciliformní.

#### **HAEMATOMMA** Massal., 1852

Stélka korovitá, obvykle světle zbarvená. Fotobiont zelená řasa. Plodnice apothecia, přisedlá až vnořená. Stélkový okraj přítomen, apothecia diskovitá červeně nebo červenohnědě zbarvená. Vlastní okraj apothecia vyvinut velmi dobře, obvykle zbarven stejně jako disky. Vřecka typu *Lecanora*, 8 sporá. Askospory větvenité s příčnými přehrádkami. Hamathecium prafyzní, parafýzy jednoduché nebo větvené, navzájem propojené. Konidie nitkovité nebo baciliformní. Kosmopolitní rod.

#### **HIMANTORMIA** (Hue) I. M. Lamb, 1964

Stélka keříčkovitá, prodloužená, černá, u starších jedinců šedobílá, vyztužená osou nahloučených hyf. Na svrchní straně jsou přítomny areoly. Fotobiont trebouxioidní řasa.

#### **HUEA** C. W. Dodge & G. E. Baker, 1938

Stélka korovitá šedá. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, černá, bez stélkového okraje apothecia. Vlastní okraj apothecia karbonizovaný (černý). Vřecka

typu *Teloschistes*, 8 sporá. Hypothecium (vstrva pod výtrusorodou vrstvou – hymenium) hnědé. Askospory polarilokulární (na obou pólech spory jsou malé dutinky), bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené. Konidie eliptické. Rod, u kterého nejsou stále vyřešeny některé taxonomické a nomenklaturní problémy.

#### **HYMENELIA** Kemp., 1852

Stélka korovitá, na svrchní straně s areolami. Fotobiont *Trentepohlia* nebo trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, narůžovělá nebo načernalá, bez stélkového okraje, velmi často jsou vnořena ve stélce. Epithecium N+ fialovočerveně. Vřecka nemají ztloustlý vrchol (tholus), vrchol vřecka K/I-, 8 sporá. Askospory bezbarvé, jednoduché. Hamathecium parafyzní, parafýzy větvené navzájem spojené. Konidie baciliformní. Malý rod nacházející se zejména v arktických nebo alpských regionech.

#### **HYPOGYMNIA** (Nyl.) Nyl., 1896

Stélka lupenitá, laloky pevné, nafouknuté, duté. Fotobiont zelená řasa. Spodní strana černá, neobsahuje rhiziny, ale někdy je přichycena k substrátu pomocí adhesivních disků. Plodnice apothecia, přisedlá nebo stopkatá, s výrazným stélkovým okrajem, Vřecka 8 sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé, kulovité. Konidie větvenité.

#### **IMMERSARIA** Rambold & Pietschm, 1989

Stélka korovitá, přítomny hnědé areoly. Plodnice apothecia, černá vnořená, pouze s vlastním okrajem apothecia. Vřecka typu *Porpidia*, 8 sporá. Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou bohatě spojené. Askospory bezbarvé, jednoduché. Konidie válcovité. Tento rod obsahuje pouze jeden druh, který se vyskytuje v antarktické oblasti.

#### **JAPEWIA** Tonsberg, 1990

Stélka korovitá, hnědá. Plodnice apothecia, hnědá, přisedlá, přítomen vlastní okraj apothecia. Vřecka typu *Bacidia*, 8 sporá. Hamathecium parafyzní, parafýzy větvené navzájem spojené. Askospory bezbarvé, jednoduché, tenkostěnné. Malý rod, obsahuje pouze 2 druhy.

### **LECANIA** A.Massal., 1853

Stélka korovitá, lupenitá nebo keříčkovitá. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, přisedlá. Stélkový okraj apothecia nápadný, vlastní okraj apothecia velmi dobře vyvinut. Vřečka typu *Bacidia*, 8 sporá. Askospory 1-7 přehrádkované, eliptické, bezbarvé. Hamathecium parafyzní, parafyzy jednoduché většinou spojené slizem.

### **LECANORA** Ach., 1810

Stélka korovitá až plakoidní (placodioid; vnitřní část stélky rovná přichycená k podkladu, okrajové části odstávají; tento typ stélky je typický pro rody *Caloplaca* a *Lecanora*; Hawksworth & Hill 1984). Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, mohou být vnořené nebo přisedlé, stélkový okraj apothecia může být přítomen nebo chybět. Vřečka jsou zakončena ztloustlým vrcholem (tholus), která mají pozitivní amyloidní reakci v bočních vrstvách, vrcholová část nereaguje. Vřečka jsou 8-sporá. Askospory jsou jednoduché, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché až větvené. Konidie baciliformní. *Lecanora* je velký a velmi heterogenní druh, který se vyskytuje po celém světě, řada zástupců je typická pro Antarktidu.

### **LECIDEA** Ach., 1803

Stélka korovitá, perforovaná hojnými areolami, světle hnědá až šedohnědá. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, černá, přisedlá nebo vnořená, pouze s vlastním okrajem apothecia. Vřečka jsou zakončena ztloustlou částí (tholus), s pozitivní amyloidní reakcí, 8-sporá. Hamathecium tvořeno jednoduchými nebo větvenými parafýzami. Askospory jednoduché, bezbarvé. Konidie filiformní (nitkovité). Velmi početný rod zahrnující mnoho druhů, ve smyslu *sensus stricto* však jen několik skoro výhradně epilitických druhů.

### **LECIDELLA** Körb., 1855

Stélka korovitá, šupinatá, světle modro-šedá. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, černá, přisedlá, chybí stélkový okraj apothecia. Vlastní okraj apothecia nápadný, tvořen radiálně uspořádanými hyfami. Epithecium zelené nebo modro-zelené. Vřečka typu *Lecidea*, 8-sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami. Konidie mírně prohnuté.

Tento rod obsahuje asi 5 antarktických rodů, které jsou téměř výhradně epilitické. *L. protracta* a *L. sublapicida* obsahují jako sekundární metabolity xanthy, další zástupci obsahují atranorin a zeorin.

#### **LECIDOMA** Gott. Shneid. & Hertel, 1981

Stélka šupinatá, tmavě hnědá. Horní korová vrstva tvořena plektechymatickým druhotným pletivem. Spodní korová vrstva nevýrazná, tvořená jemnou spleť hyf. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, vnořená, hnědě zbarvená, stélkový okraj apothecia chybí. Vřečka typu *Porpidia*, 8-sporá. Askospory jednoduché, eliptické, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, některé z nich jsou větvené a vytvářejí spletenou síť. Monospecifický rod (*L. demissum*).

#### **LEMPHOLEMMA** Körb., 1955

Stélka korovitá, ojediněle může být keříčkovitá, černá nebo šedá, rosolovitá – není vyvinutá horní ani spodní kůra. Fotobiont *Nostoc*. Plodnice jsou apothecia, vnořená nebo přisedlá, stélkový okraj apothecia přítomen. Disky apothecia jsou rozšířené. Pravý okraj apothecia obvykle velmi tenký. Vřečka bez jakýchkoli koncových struktur, K/I-, 8-sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé, oblé až eliptické. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené. Konidie baciliformní.

#### **LEPRARIA** Ach., 1803

Stélka granulózní nebo leprózní, bílá až tmavě hnědá, nejsou viditelné žádné okrajové laloky. Stélka rovněž neobsahuje dřevnou vrstvu (medulla). Fotobiontem je zelená řasa. Chybí zde jakékoliv plodnice s pohlavními i nepohlavními spory. Tento rod je kosmopolitně rozšířen. Hlavní rozdíl mezi rodem *Lepraria* a velmi podobným rodem *Leproloma* je ve struktuře stélky, rod *Lepraria* nemá dřevnou vrstvu a boční laloky a také nikdy neobsahují jako sekundární metabolity dibenzofurany.

#### **LEPROLOMA** Nyl. Ex Cromb., 1883

Stélka granulózní nebo leprózní, bílá až šedá, na stélce jsou vždy viditelné okrajové laloky a dřevná vrstva (medulla). Fotobiont je zelená řasa. Jako sekundární metabolity

obsahuje dibenzofurany. Chybí zde jakékoliv plodnice s pohlavními i nepohlavními sporami. Velmi malý, ale kosmopolitně rozšířený druh.

#### **LEPTOGIUM** (Ach.) S. F. Gray, 1821 (Obr. 5)

Stélka velmi variabilní, od korovité až po keříčkovitou, ale velké množství zástupců má stélku lupenitou, šedě, tmavě hnědě nebo černě zbarvenou. Je vyvinut horní i spodní kortex. Fotobiont je Nostoc. Plodnice jsou apothecia, stélkový okraj apothecia velmi brzy zaniká, přítomný je pouze vlastní okraj apothecia. Vřečka se ztloustlým vrcholem, který se barví K/I+ modře, 4-8 sporá. Askospory murifotmní (zdřovitě), často na jednom nebo na obou koncích zúžené, bezbarvé. Hamathecium parafyzní, tvořeno jednoduchými parafýzami, které jsou vzájemně pospojované. Konidie baciliformní. Velký a kosmopolitně rozšířený druh.

#### **LICHENOTHELIA** D. Hawksw., 1981

Stélka korovitá, černě nebo šedě zbarvená, na povrchu jsou přítomny areoly. Stélka je tvořena tenkostěnnými hyfami, které se spojují a vytvářejí druhotné pletivo pseudoparenchym. Fotobiont, ani řasová vrstva není přítomna (příležitostně se na povrchu lišejníků vyskytují zelené řasy nebo sinice, ale nikdy nejsou stálou součástí stélky). Plodnice připomínají apothecia, černá přisedlá. Stélkový okraj apothecia chybí. Vlastní okraj a hypothecium srůstají a vytvářejí druhotné pletivo pseudoparenchym. Hamathecium tvořeno pseudoparafýzami, které jsou větvené a navzájem spojené. Vřečka fissitunikátní, tenkostěnná, vnější vrstva se barví K/I+ modře, vrchol vřečka K/I-. Vřečka jsou 8-sporá. Askospory mají 1-3 přehrádky nebo jsou muriformní (zdřovitě), vždy tenkostěnné a hnědé. Konidie jsou dvojího druhu, velké mnohobuněčné makrokonidie nebo jednoduché baciliformní mikrokonidie, které jsou často umístěné v pyknidách. Většina zástupců tohoto rodu roste na kamenech nebo jiných lišejnících.

#### **LICHINA** C. Agardh., 1817

Stélka keříčkovitá, tmavě hnědá nebo šedavá, roste v typických trsech. Jednotlivé větve stélky jsou na průřezu zploštělé nebo kulaté. Fotobiont je sinice (nejčastěji *Calotrix* nebo *Dichotrix*). Plodnice jsou apothecia, přisedlá, jednotlivé disky apothecií jsou více méně uzavřeny. Vřečka s K/I+ reakcí, modře se barví stěny vřeček, 8-sporá.

Askospory jednoduché, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou větvené, velmi často navzájem spojené. Konidie kulaté nebo válcovité. Je to velmi malý kosmopolitní rod, který má jak terestrické tak maritimní zástupce.

#### **MASSALONGIA** Körb., 1855

Stélka lupenitá, červeno-šedá, s okrouhlými laloky, které na okrajích mohou vytvářet větvení připomínající keříčkovitou stélku. Stélka se formuje v typické trsy (rozety; z aj rosettes). Na okrajích stélky se mohou nacházet zploštělá isidia. Horní kůra je tvořena druhotným pseudoparenchymatickým pletivem, spodní kůra chybí, je nahrazena horizontálně uspořádanými propletenými hyfami. Fotobiont je sinice. Plodnice jsou apothecia, pouze s vlastním okrajem. Vřečka s pozitivní amyloidní reakcí na výběžcích v koncové části (apical ring), 8- sporá. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché, nevětvené. Velmi malý rod, pouze se třemi zástupci.

#### **MEGASPORA** (Clauzade & Cl. Roux) Hafelner & V. Wirth, 1987

Stélka korovitá. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, přisedlá, stélkový okraj apothecia je přítomen. Vřečka typu *Petrusaria*, 4-8 sporá. Askospory poměrně velké, jednoduché, bezbarvé, stěna askospor je po celém jejich povrchu zužená. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou větvené, často navzájem spojené, koncová část parafýz je rozšířená. Monospecifický rod (*M. verrucosa*), rozšířená v chladných oblastech.

#### **MELANELIA** Essl., 1978

Stélka lupenitá, plochá, na spodní straně obsahuje rhiziny. Svrchní strana stélky hnědě zbarvená, přítomen kortex N-, často jsou zde přítomny pseudosyphely. Plodnice jsou apothecia se stélkovým okrajem. Vřečka jsou typu *Lecanora*, 8 sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené. Konidie válcovité, větvenovité. Tento rod obsahuje asi 40 druhů, které se vyskytují v mírných regionech jižní polokoule.

### **MENEGAZZIA** A. Massal., 1854

Stélka lupenitá, často roste v typických trsech (rozety; z aj rosettes). Kortex je přítomen na svrchní i spodní straně. Laloky jsou víceméně nafouknuté a duté. Fotobiont je zelená řasa. Na svrchní straně lišejníku jsou nápadné perforace. Spodní strana je černá, hrbolatá, ale neobsahuje rhiziny ani perforace. Plodnice jsou apothecia se stélkovým okrajem. Vřečka jsou 2-8 sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé, tenkostěnné. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou větvené a navzájem spojené. Nejčastěji se tento rod vyskytuje na jižní polokouli, obsahuje asi 50 druhů.

### **MICAREA** Fr., 1825

Stélka korovitá, tvořena drobnými strukturami, některé druhy mají na povrchu stélky cefalodia. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, bělavá nebo černá, velmi malá, nenápadná, stélkový okraj apothecia chybí. Vlastní okraj apothecia může chybět nebo být velmi dobře vyvinut, tvořen radiálně uspořádanými hyfami. Vřečka K/I+, modře se barví vnější stěna a obě ztloustlé stěny v apikální části (apical dome; Hawksworth & Hill 1984), 8-sporá. Askospory jednoduché nebo přehrádkované, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené. Konidie mají různý tvar a jsou uloženy v pyknidách. Kosmopolitní rod, který obsahuje asi 50 druhů.

### **MIRIQUIDICA** Hertel & Rambold, 1987

Stélka korovitá, na svrchní straně jsou přítomny areoly. Stélka velmi často roste na skalách (epilitická). Plodnice jsou apothecia, přisedlá, černá. Parafýzy jednoduché nebo větvené. Vřečka typu *Lecanora*. Stélkový okraj apothecia může být přítomen nebo může chybět. Vlastní okraj apothecia tvořen rozvětvenými hyfami. Mnoho druhů obsahuje jako sekundární metabolit kyselinu miriquidickou (z aj miriquidic acid). Velmi malý rod, zástupci osídlují hlavně alpské nebo arktické ekosystémy, dva druhy byly pozorovány v alpských stanovištích Jižní Austrálie.

### **MYCOBILIMBIA** Rehm, 1890

Stélka korovitá až šupinovitá, často zbarvená spíše světlými odstíny. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, černá, přisedlá, pouze s vlastním okrajem



apothecia. Vřečka jsou typu *Bacidia*. Vlastní okraj apothecia variabilní, často tvořen radiálně uspořádanými hyfami nebo druhotným pseudoparenchymatickým pletivem. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené. Vřečka 8-sporá. Askospory jednoduché, přehrádkované (6 přehrádek), bezbarvé. Konidie filiformní (nitkovité). Rod *Mycobilimbia* byl oddělen od rodu *Biatoria* na základě barvy a ontogenetického vývoje apothecií (rod *Biatoria* má apothecia červeno-hnědá).

#### **NOTOLECIDEA** Hertel, 1984

Stélka korovitá, v odstínech bílé barvy. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, polovnořená nebo přisedlá, černá. Chybí stélkový okraj apothecia. Vlastní okraj apothecia se ontogeneticky vytváří v medulle a někdy může obsahovat buňky fotobionta. Vřečka jsou typu *Porpidia*, 8-sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, větvené, velmi často navzájem spojené. Konidie baciliformní. Monospecifický rod (*N. suncontinue*), který byl oddělen od rodu *Porpidia* z důvodu původu vlastního okraje v dřevné vrstvě (medulla).

#### **OCHROLECHIA** A. Massal., 1852

Stélka korovitá, granulózní, tvořená malými bradavičkami. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, vždy je přítomen stélkový okraj apothecia. Apothecia vytváří výrazně růžovo-oranžové nebo zelenkavé disky. Pravý okraj apothecia vyvinut slabě. Vřečka typu *Pertusaria*, 2-8 sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé, tenkostěnné po celém obvodu. Hamathecium tvořeno parafýzami, tenké, větvené, navzájem spojené. Konidie válcovité.

#### **PANNARIA** Delise ex Bory, 1828

Stélka lupenitá až šupinovitá, na spodní straně jsou jednoduché hyfy připomínající rhiziny (rhizohyfy). Fotobiont je sinice. Plodnice jsou apothecia se stélkovým okrajem. Na vřečkách není pozitivní barvení jódem (není zde amyloidní reakce), 8-sporá. Hamathecium je tvořeno parafýzami, jejichž konce se mohou lehce větvit. Askospory jsou jednoduché, bezbarvé. Stélka obsahuje jako sekundární metabolit pannarin a další sloučeniny. Je to malý rod obsahující pouze 12 zástupců. Jejich rozšíření je zejména v tropech nebo oblastech s mírnějším podnebím.

### **PARMELIA** Ach., 1803

Stélka lupenitá, přisedlá, kortex je přítomen na horní i spodní straně. Rhiziny jsou na spodní straně stélky, mohou být jednoduché, zdvojené nebo více větvené. Na svrchní straně laloků jsou přítomny pseudocyphelly. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia se stélkovým okrajem. Vřečka jsou typu *Lecanora*, 8 sporá. Askospory jednoduché, poměrně malé, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené. Konidie válcovité nebo větvenovité. Kosmopolitní rod zahrnující asi 40 druhů.

### **PELTIGERA** Willd., 1787

Stélka lupenitá, roste v typických trsech (rozety; z aj rosettes), laloky jsou velmi široké a ploché, nejčastěji výrazně zeleně zbarvené nebo hnědé. Na svrchní straně je přítomen kortex (horní kůra), spodní strana je bez kortex. Některé druhy mají na spodní straně spleť krátkých hyf – tomentum. Některé druhy mají na svrchní straně cefalodia. Fotobiontem je sinice (*Nostoc*) nebo zelená řasa (*Coccomyxa*). Plodnice jsou apothecia (nebyla nikdy pozorována na vzorcích z Antarktidy nebo Jižní Georgie), zploštělé, velmi často s bočními laloky. Vřečka jsou dvojrstevná (bitunikatní), vnitřní vrstva K/I+ modře (pouze konec vřečka), 8-sporá. Askospory bezbarvé nebo světle hnědé, větvenovité, přehrádkované. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené.

### **PELTULARIA** R. Sant., 1944

Stélka lupenitá, kortex je přítomen na horní i spodní straně. Velmi často roste na kamenech, kde je přichycena centrální částí tzv. pupkem. Okraje stélky neodstávají. Fotobiont je sinice (*Nostoc* nebo *Scytonema*). Plodnice jsou apothecia, vnořená nebo přisedlá, stélkový kraj apothecia je nebo není přítomen. Vřečka s pozitivní amyloidní reakcí na jód (reaguje ztloustlá koncová část), 8-sporá. Askospory bezbarvé, jednoduché nebo 3-přehrádkované. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché. Pyknidy nejsou přítomny.

### **PERTUSARIA DC., 1805**

Stélka korovitá, bílá až šedo-žlutá. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia dvou typů, buď přisedlé s viditelným diskem apothecia nebo peritecia připomínající plodnice, které mají vnitřní disk víceméně uzavřený. Stěna vřeka K/I-, ale vnější vrstva K/I+ modře, 1-8 sporá. Askospory poměrně velké, tenkostěnné. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou větvené a navzájem pospojované. Konidie baciliformní nebo acikulární (jehlovité). Velký kosmopolitně rozšířený druh.

### **PHAEOPHYSCIA Moberg, 1977**

Stélka korovitá, s bočními laloky, hnědo-šedá. Na lalocích je přítomen kortex na obou stranách. Je tvořen druhotným pseudoparenchymatickým pletivem. Spodní strana je černě zbarvená s rhiziny. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, přisedlá s výrazným stélkovým okrajem, Vřeka typu *Lecanora*, 8-sporá. Askospory hnědé, 1-přehrádkované, na konci s výrazným zúžením a septem. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené. Konidie elipsovité. Kortex neobsahuje jako sekundární metabolit atranorin.

### **PHAEORRHIZA H. Hyorhofer & Poelt, 1979**

Stélka lupenitá, vytváří malé trsy (rozety; z aj rosettes), kortex je přítomen na horní i spodní straně. Horní strana lišejníků je hladká, bílá. Spodní strana tmavě hnědá, s hnědými rhiziny. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, které mohou, ale také nemusí mít stélkový okraj apothecia. Vřeka typu *Lecanora*, 8-sporá. Askospory 1-přehrádkované, hnědé. Hamathecium je tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené. Konidie baciliformní.

### **PHYSCIA (Schreb.) Michx., 1803**

Stélka korovitá, cirkulární s viditelnými laloky, bledá až tmavě šedá. Laloky mají kortex na horní i spodní straně, spodní strana je světle zbarvená s rhiziny. Kortex na horní straně je tvořen druhotným pseudoparenchymatickým pletivem, spodní kortex je tvořen prosoplektenchymatickým pletivem. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, přisedlá, se stélkovým okrajem. Vřeka jsou typu *Lecanora*, 8-sporá.

Askospory jsou hnědě zbarvené, 1-přehrádkované, zakončené zúžením a malým septem. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené. Konidie jsou baciliformní. Všechny druhy tohoto rodu obsahují v kortex jako sekundární metabolit atranorin.

#### **PHYSCONIA** Poelt, 1965

Stélka korovitá, cirkulární s viditelnými laloky, šedě nebo šedo-hnědě zbarvená. Laloky mají kortex na hroní i spodní straně, spodní strana je bílá až šedo-hnědá, obsahuje rhiziny. Kortex na horní straně tvořen druhotným pseudoparenchymatickým nebo skleroplektenchymatickým pletivem, na spodní straně je kortex tvořen prosoplektenchymatickým pletivem. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, přisedlá, se stélkovým okrajem. Vřečka typu *Lecanora*, 8-sporá. Askospory hnědé, 1-přehrádkované, na konci zúžené se septem. Hamathecium tvořené parafýzami, jednoduché nebo větvené. Konidie baciliformní. V kortex není přítomen atranorin.

#### **PLACOPSIS** (Nyl.) Linds., 1867

Stélka korovitá, šupinovitá, efigurátní (nezřetelně nebo nepravidelně lalokovitá). Fotobiont zelená řasa (*Protococcus*). Na svrchní straně stélky přítomny cefalodia, která obsahují sinici (nejčastěji *Nostoc*, *Stigonema* nebo *Scytonema*). Plodnice jsou apothecia, přisedlá nebo vnořená, stélkový okraj přítomen. Vlastní okraj apothecia bezbarvý. Vřečka typu *Trapelia*, 8-sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou větvené navzájem pospojované. Konidie větvenovité. Většina zástupců tohoto rodu se vyskytuje na jižní polokouli.

#### **PLACYNTHIELLA** Elenkin, 1909

Stélka korovitá, granulózní, tmavě hnědé barvy. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, přisedlá, zbarvená hnědě nebo v odstínech černé barvy, stélkový okraj apothecia chybí. Vřečka jsou typu *Trapelia*, 8-sporá. Askospory jednoduché nebo 1-přehrádkované, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené, konce hyf jsou často ztloustlé. Je to velmi malý rod vyskytující se v chladných oblastech jižní polokoule.

### **PLACYNTHIUM** (Ach.) S. F. Gray, 1821

Stélka korovitá až plakoidní (placodioid; vnitřní část stélky rovná přichycená k podkladu, okrajové části odstávají; Hawksworth & Hill 1984), boční laloky stélky jsou výrazné, často velmi dobře přichyceny k substrátu, zbarveny hnědě nebo v odstínech černé barvy. Spodní strana stélky kontrastně zbarvená, nejčastěji modro-zelená. Fotobiont je sinice (*Rivularia* nebo *Scytonema*). Plodnice jsou apothecia bez stélkového okraje. Vlastní okraj apothecia je přítomen, často tmavě hnědé barvy. Vřecka typu *Peltigera*, obvykle 8-sporá. Askospory přehrádkované (2-4 přehrádky), eliptické nebo větvenovité, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené.

### **PLATISMATIA** W. L. Culb. & C. F. Culb., 1968

Stélka lupenitá, kortex je vyvinut jak na horní tak na spodní straně. Ze spodní strany vyrůstají rhiziny. Laloky stélky jsou široké, šedé nebo šedo-zelené, na svrchní straně laloků se nacházejí pseudocyphelly. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia. Vřecka jednoduchá bezbarvá, poměrně malá, kulatá. Konidie baňkovité. Kosmopolitní druh, který obsahuje pouze 11 zástupců.

### **PLEOPSISIDIUM** Körb., 1855

Stélka korovitá nebo šupinovitá, s velmi výrazně žlutě zbarvenou svrchní stranou. Na svrchní straně je také přítomen kortex, který je tvořen druhotným prosenchymatickým pletivem, spodní kortex chybí. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, často do poloviny vnořená nebo přisedlá. Stélkový okraj apothecia nenápadný, ale je přítomen. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou většinou jednoduché, velmi tenké a vzájemně pospojované. Dvojvrstevná vřecka jsou zakončená ztloustlým vrcholem (apical dome), jehož okraje a svrchní rosolovitá vrstva jsou K/I+ a barví se modře. Vřecka jsou mnohosporá (v jednom vřecku se může vyskytovat i více než 100 spor). Askospory eliptické, jednoduché, bezbarvé. Konidie také eliptické. Je to velmi malý rod, který byl oddělen od rodu *Acarospora*.

### **POELTIDEA** Hertel & Hafellner, 1984

Stélka korovitá, na svrchní straně jsou vytvořeny areoly, často světle hnědě zbarvená. Plodnice jsou apothecia bez stélkového okraje. Disky apothecií jsou tmavě hnědé. Vřecka jsou typu *Porpidia*, 8-sporá. Askospory jsou jednoduché, u mladších jedinců bezbarvé, u starších v odstínech hnědé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou větvené velmi často navzájem pospojované. Pyknidie nejsou přítomny. Monospecifický druh (*P. Perusta*).

### **POLYBLASTIA** A. Massal., 1852

Stélka korovitá, velmi nenápadná. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou perithecia, často nenápadná, ve stélce vnořená. Vnější obal perithecia – involukrelum je přítomen nebo chybí. Pokud chybí vnější obal perithecia je přítomen jednoduchý obal – excipulum. Exothecium (viditelná část perithecia) je zbarvená černě. Vřecka jsou typu *Verrucaria*, 1-8 sporá. Askospory muriformní (zdřovité), bezbarvé nebo hnědé. Hamathecium tvořeno perifýzami, parafýzy chybí. Konidie baciliformní.

### **PORPIDIA** Körb., 1855

Stélka korovitá, na svrchní straně mohou být přítomny areoly nebo jiné perforace, zbarvená v odstínech bílé barvy. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, černě zbarvená, do poloviny vnořená nebo přisedlá, přítomen pouze vlastní okraj apothecia. Vřecka typu *Porpidia*, 8-sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou často větvené a navzájem pospojované. Konidie baciliformní. Tento rod obsahuje 35-40 rodů, které se vyskytují v chladných oblastech na obou polokoulích.

### **PROTOPARMELIA** M. Choisy, 1929

Stélka korovitá nenápadná, na svrchní straně stélky mohou být přítomny areoly nebo jiné perforace, velmi často hnědě zbarvená. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, nejčastěji přisedlá. Stélkový okraj apothecia je nenápadný, ale je vždy přítomen. Vlastní okraj apothecia je bezbarvý. Vřecka jsou typu *Lecanora*, 8-sporá. Askospory jsou jednoduché, nezbarvé. Konidie baciliformní, kdy tyčinky jsou rovné a

prodloužené. Je to velmi malý rod vyskytující se hlavně v chladných regionech. Byl oddělen od rodu *Lecanora*, od kterého se liší právě tvarem konidií a nepřítomností atranorinu.

#### **PROTOTHELENELLA** Räsänen, 1943

Stélka granulózni, světlá, při nižších teplotách rosolovitá. Fotobiont je *Elliptochloris*. Plodnice jsou perithecia, většinou na stélce přisedlá. Druhá vrstva perithecia (involuklerum) chybí, je přítomno pouze excipulum, které je tvořeno větvenými, navzájem pospojovanými hyfami. Hamathecium je parafysoidní, parafýzy jsou silně větvené a navzájem pospojované. Vřecka jsou válcovitá, tenkostěnná, tvořena dvěma vrstvami, na konci je ztloustlý vrchol, který je K/I + a barví se modře. Askospory jsou přehrádkované nebo muriformní, vždy bezbarvé. Je to velmi malý rod, který roste v chladných regionech severní polokoule.

#### **PSEUDOPHEBE** M. Choisy, 1930

Stélka keříčkovitá, velmi větvená, zbarvená v odstínech černé nebo hnědé barvy. Jednotlivé větve jsou poměrně tenké, některé na průřezu zploštělé, přitisklé k substrátu. Kortex je tvořen dlouhými hyfami, které jsou navzájem pospojované a mohou vytvářet druhotná pletiva: prosoplektenchym nebo pseudoparenchym. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou apothecia (nebyly pozorovány u antarktických zástupců) se stélkovým okrajem. Vřecka jsou 8-sporá. Askospory jsou jednoduché, bezbarvé. Hamathecium tvořeno parafýzami, které jsou jednoduché nebo větvené. Útvary sloužící k nepohlavnímu rozmnožování (soredia a isidia) nejsou přítomny, stejně tak nebyla nalezena žádná lišejníková kyselina. Je to velmi malý rod obsahující pouze dva zástupce (*P. minuscula* a *P. pubescens*).

#### **PSEUDOCYPHELLARIA** Vian., 1890

Stélka lupenitá, vytváří typické trsy (tzv. rozety; z aj rossetes), může se ale větvit nepravidelně. Boční laloky jsou široké s výraznými kontrastními okraji. Stélka je nejčastěji zbarvena zeleně, hnědozeleně nebo žlutě. Na svrchní kortex lišejníku se mohou tvořit různé hrbolky a nerovnosti, mohou být přítomny tomenta. Podobně je také vyvinut spodní kortex, kde se mohou vyskytovat tomenta a pseudocyphely. Dřeňová

vrstva (medulla) je zbarvena žlutě. Fotobiont je zelená řasa nebo sinice *Nostoc*. Plodnice jsou apothecia, obvykle přisedlá, se stélkovým okrajem apothecia. Vřečka typu *Peltigera*, 8-sporá. Askospory jsou hnědé, větvenovité, přehrádkované (obsahují 1-3 přehrádky). Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché nebo větvené. Konidie baciliformní. Tento druh se výhradně vyskytuje na jižní polokouli.

#### **PSILOLECHIA** A. Massal., 1860

Stélka je korovitá, leprózní nebo granulózní, obvykle zbarvena žluto-zeleně. Fotobiont je *Stichococcus* nebo *Trebouxia*. Plodnice jsou apothecia, konvexní, bez stélkového okraje apothecia. Vlastní okraj apothecia je vyvinut jen slabě. Hypothecium je bezbarvé. Hamathecium parafyzní, tvořeno jednoduchými nebo lehce větvenými parafýzami. Vřečka jsou zakončena ztloustlým vrcholem (tholus), který je K/I+, barví se modře, 8-sporá. Askospory jsou bezbarvé. Konidie jsou jednoduché, umístěné v pyknidách.

#### **PSOROMA** (Ach.) M. Choisy, 1949

Stélka je šupinovitá, zbarvená v odstínech šedé nebo zelené. Kortex je přítomen jak na svrchní tak spodní straně. Fotobiont je *Myrmecia*. Cefalodia jsou přítomny na svrchní straně, nejčastěji obsahují sinici *Nostoc*. Plodnice jsou apothecia, s výrazným lehce prohnutým diskem. Stélkový okraj apothecia je přítomen. Špička vřečka má pozitivní amyloidní reakci na jód, vřečka jsou 8-sporá. Hamathecium je parafyzní, tvořeno kratšími lehce větvenými parafýzami. Askospory jsou jednoduché, bezbarvé. Tento rod se vyskytuje nejčastěji na jižní polokouli v Jižní Americe nebo Antarktidě.

#### **PSOROTICHIA** A. Massal., 1855

Stélka korovitá až šupinovitá, většinou zbarvena tmavě zeleně nebo černě. Ve stélce je vytvořeno druhotné pseudoparenchymatické pletivo. Při nižších teplotách je stélka rosolovitá. Fotobiont je *Chrococidiopsis*. Plodnice jsou apothecia, přisedlá, se stélkovým okrajem. Vlastní okraj apothecia je dobře vyvinut. Vřečka jsou 8-sporá, válcovitá, K/I-, tenkostěnná. Askospory jsou jednoduché, bezbarvé, eliptické. Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché nebo větvené, se ztloustlými konci. Pyknidie jsou baciliformní. Je to kosmopolitní druh obsahující asi 50 zástupců.



### **PSORULA** Gotth. Shneid., 1980

Stélka korovitá, tvořená drobnými bradavičkami. Fotobiont je sinice. Plodnice jsou apothecia, černě zbarvená, bez stélkového okraje. Vlastní okraj apothecia přítomen. Vřecka jsou zakončena ztloustlým vrcholem (tholus), který je K/I+, barví se modře, 8-sporá. Askospory jsou jednoduché, bezbarvé. Hamathecium parafysní, parafýzy jsou poměrně široké a lehce větvené. Pyknidie nejsou přítomny. Je to monospecifický druh (*P. rufonigra*), který roste na sinicích nebo jiných lišejnících.

### **PYRENOPSIS** (Nyl.) Nyl., 1858

Stélka je korovitá až šupinovitá, černá, v teplejších oblastech v odstínech tmavě červené barvy. Fotobiont je sinice (*Chroococidiopsis* nebo *Gleocapsa*). Plodnice jsou apothecia s jednoduchou stavbou připomínající perithecia. Disk apothecia je minimální, zachován jen jako jednoduchý pór. Stélkový okraj apothecia je přítomen, vlastní okraj apothecia jen velmi tenký. Vřecka jsou zakončena ztloustlým vrcholem (tholus) K/I+ barvicí se modře, 8-sporá (jen vzácně mnohosporá). Askospory jednoduché, bezbarvé. Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché nebo větvené. Konidie eliptické nebo baciliformní.

### **RAMALINA** Ach., 1810

Stélka keříčkovitá, kortex je přítomen na spodní i svrchní straně s drobnými pseudocypelly a jinými perforacemi. Stélka je zbarvená do žluté nebo žluto-šedé barvy. Dřeňová vrstva (medulla) vyvinuta jen slabě. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, umístěné na krátkých stopkách, se stélkovým vrcholem. Vřecka typu *Bacidia*, 8-sporá. Askospory 1-přehrádkované, bezbarvé. Hamathecium parafyzní, parafýzy jednoduché nebo slabě větvené. Konidie baciliformní. Všechny druhy tohoto rodu obsahují jako sekundární metabolit kyselinu usnovou. Velmi velký a kosmopolitně rozšířený druh.

### **RHIZOCARPON** Ramond ex DC., 1805

Stélka korovitá, u parazitických druhů silně redukovaná. Na svrchní straně stélky jsou přítomny areoly. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, černá, bez

stélkového okraje apothecia. Vlastní okraj apothecia je přítomen. Vřečka jsou zakončena ztloustlým vrcholem (tholus), K/I+, barví se modře blízko vrcholu, 1-8 sporá. Askospory jsou bezbarvé nebo tmavě hnědé, 1-přehrádkované až muriformní (zdřovité). Hamathecium parafysoidní, parafýzy jsou jednouché nebo větvené a navzájem pospojované. Konidie acikulární (protáhlé až jehlovité). Je to velký rod, který obsahuje zejména epilitické zástupce, kteří se vyskytují hlavně na skalách v chladných regionech.

#### **RHIZOPLACA** Zopf, 1905

Stélka umbilikátní nebo šupinovitá, zbarvena žluto-hnědě. Kortex je přítomen na svrchní i spodní. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia se stélkovým okrajem. Vřečka typu *Lecanora*, 8-sporá. Askospory jsou jednoduché, bezbarvé. Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché nebo větvené. Konidie filiformní (nitkovité), často zakřivené.

#### **RIMULARIA** Nyl., 1868

Stélka korovitá, na svrchní straně jsou přítomny areoly, zbarvená hnědě nebo v odstínech černé. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, černá, přisedlá, pouze s vlastním okrajem apothecia. Hypothecium (vrstva pod výtrusorodou vrstvou – hymenium) je hnědě zbarvené, rovnoměrně rozmístěné, bez jakéhokoliv přerušení. Vřečka jsou zakončena ztloustlým vrcholem (tholus), který je K/I +, barví se modře spolu s boční částí. Askospory jsou jednoduché, u starších jedinců většinou žlutě zbarvené. Hamathecium parafyzní, tvořeno navzájem pospojovanými parafýzami. Konidie baciliformní.

#### **RINODINA** (Ach.) S. F. Gray, 1821

Stélka korovitá, na svrchní straně jsou četně areoly, zbarvená do šedé nebo hnědé barvy. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia se stélkovým okrajem. Vřečka typu *Lecanora*, 8-sporá. Askospory 1-přehrádkované, hnědé, bitunikátní (dvojrstevné), vrstvy mohou být na různých místech ztloustlé. Hamathecium parafyzní, jednoduché. Konidie baciliformní.

### **ROPALOSPORA** A. Massal., 1860

Stélka korovitá, na svrchní straně přítomny areoly. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice apothecia, přisedlá, tmavě hnědá, se stélkovým okrajem apothecia, Vlastní okraj apothecia je také velmi dobře vyvinut, tvořen nahloučenými hyfami. Vřečka typu *Fuscidea*, 8-sporá. Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednouché nebo lehce větvené. Askospory acikulární (jehlovité), vícepřehrádkované, bezbarvé. Konidie baciliformní. Je to velmi malý rod, který obsahuje pouze 5 druhů vyskytujících se hlavně na severní polokouli.

### **SARKOGYNE** Flot., 1851

Stélka velmi nenápadná, korovitá často vrostlá do skály, v takovém případě zůstávají na povrchu pouze rozmnožovací útvary. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, přisedlá nebo vnořená v substrátu, často zbarvená tmavě červeně nebo černě. Stélkový okraj apothecia chybí, vlastní okraj je přítomen, tvořen zhuštěnými hyfami, často černé barvy. Vřečka zakončená ztloustlým vrcholem (tholus) K/I-, vnější vrstva vřečka je K/I+, barví se modře, většinou jsou mnohosporá. Askospory malé, jednoduché, bezbarvé. Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché nebo větvené mohou být lehce pigmentované. Konidie elipsovité. Je to velmi malý, ale kosmopolitně rozšířený druh.

### **SCHAERERIA** Körb., 1855

Stélka korovitá až šupinovitá. Plodnice apothecia, přisedlá nebo vnořená, černá, stélkový okraj apothecia přítomen. Vlastní okraj apothecia je rovněž vyvinut, obvykle zbarven tmavě hnědě. Vřečka jsou zakončená ztloustlým vrcholem, který může mít pozitivní amyloidní reakci na jód, 8-sporá. Askospory bezbarvé, jednoduché, na koncích rozšířené. Hamathecium parafyzní. Konidie baciliformní. Velmi malý rod vyskytující se ve chladných regionech severní polokoule.

### **SIPHULASTRUM** Müll. Arg., 1889

Stélka šupinovitá, jednotlivé šupinky jsou přitisklé k podkladu. Stélka je šedo-hnědé nebo hnědé barvy. Fotobiont je sinice (*Scytonema*). Plodnice jsou apothecia, černá, bez

stélkového okraje. Vřečka 8-sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé. Velmi malý rod obsahující pouze 3-4 druhy, které se vyskytují na jižní polokouli.

#### **SOLORINA** Ach., 1808

Stélka lupenitá, jednotlivé části stélky jsou přitisklé k podkladu. U jednoho druhu (*S. bispora*) se kolem apothecia vytváří úzký vystouplý lem. Svrchní strana je zbarvená v různých odstínech zelené až šedé a vytváří se zde horní kůra. Na spodní straně jsou přítomny rhiziny. Fotobiont *Coccomyxa*. V cefalodiích se vyskytuje sinice *Nostoc*. Plodnice jsou apothecia, urceolátní (ve tvaru džbánu), bez stélkového okraje. Disky apothecia jsou zbarveny v různých odstínech hnědé až červeno-hnědé. Vřečka jsou typu *Peltigera*, 1-8 sporá. Askospory jsou hnědé, přehrádkované (1-5 přehrádek). Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché, nevětvené. Je to velmi malý rod obsahující 5 druhů, vyskytující se hlavně na vápenatém podkladu v chladných regionech.

#### **SPHAEROPHORUS** Pers., 1794

Stélka keříčkovitá, roste v trsech, které svým tvarem a větvením připomínají mořské korály. Stélka je hnědé nebo oranžovo-hnědé barvy. Fotobiont trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, kulovité, nepravidelně rozvinuté, vyvíjejí se jako mazaedium (plodnice, ve kterých jsou spory umístěny volně v práškové hmotě). Spory jsou eliptické, svrchní vrstva je zbarvená černě. Konidie jsou baciliformní. Malý rod vyskytující se na obou polokoulích.

#### **SPORASTATIA** Massal., 1854

Stélka korovitá, na svrchní strany jsou četné areoly. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, černá, přisedlá, stélkový okraj apothecia chybí. Vřečka jsou mnohosporá (100-200 spor), zakončená ztloustlým vrcholem (tholus), který je K/I+, barví se modře. Askospory malé, jednoduché, kulovité až elipsovité, bezbarvé. Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché nebo větvené, se ztloustlými konci. Konidie baciliformní. Je to velmi malý rod, jehož zástupci patří mezi epilitické lišejníky, rostoucí hlavně v chladných regionech.

### **STAUROTHELE** Norman, 1853

Stélka korovitá, přisedlá k podkladu. Fotobiont *Stichococcus*. Plodnice jsou perithecia, přisedlá ke stélce nebo k povrchu, na kterém lišejník roste. V plodnicích mykobionta jsou přítomny hymeniální řasy, většinou stejný druh jako je fotobiont v řasové vrstvě. Vnější obal perithecia – involukrelum může být vyvinut nebo chybět. Vřečka jsou typu *Verrucaria*, 1-8 sporá. Askospory murifotmní (zdřovité), bezbarvé nebo hnědé. Hamathecium perifyzní, parafýzy zde vůbec nejsou vyvinuty. Konidie baciliformní. Je to velmi malý rod, jehož zástupci velmi často rostou na skalách nebo kamenech (epilitický) severní polokoule.

### **STEREOCAULON** Hoffm., 1796

Stélka je u většiny zástupců dvojtvářá (dimorfická). Spodní je k podkladu přitisklá, korovitá nebo šupinovitá, horní část je od podkladu odtávající, větvená (mohou se vytvářet pseudopodecia). Kortex může být přítomen v horní části. Fotobiont trebouxioidní řasa. Cefalodia jsou přítomna, obsahují sinici *Stigonema* nebo *Nostoc*. Dřeňová vrstva (medulla) je vyvinuta jen velmi slabě. Odstávající část stélky je vyztužena vnitřní osou, která je tvořena nahloučenými hyfami. Plodnice jsou apothecia bez stélkového okraje. Vřečka jsou typu *Porpidia*, 8-sporá. Askospory bezbarvé, acikulární (jehlovité), u jednoho druhu miriformní (zdřovité). Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché, nevětvené. Konidie jsou válcovité až vřetenovité. Je to poměrně velký rod vyskytující se v chladných regionech.

### **STICTA** (Schreb.) Ach., 1803

Stélka lupenitá s výraznými úzkými nebo širokými a zaoblenými laloky, zelené nebo šedozelené barvy. Na svrchní i spodní straně je vyvinut kortex, mohou se vyskytovat tomenta a cyphely. Fotobiont je sinice (*Nostoc*) nebo zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, přisedlé, se stélkovým okrajem. Vřečka jsou typu *Peltigera*. Askospory jsou bezbarvé nebo v odstínech hnědé, přehrádkované (1-3 přehrádky). Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché, nevětvené. Konidie jsou víceméně vřetenovité.

### **TEPHROMELA** M. Choisy, 1929

Stélka korovitá až lupenitá, na svrchní straně jsou přítomny areoly, obvykle světle zbarvená. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, přisedlá až vnořená. Disky apothecia jsou černé. Stélkový okraj apothecia může chybět, vlastní okraj apothecia je velmi tenký a nenápadný. Epithecium a/nebo hymenium N+, barví se červeně. Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché nebo lehce větvené, na povrchu rosolovité. Vřečka typu *Bacidia*, 8-sporá. Askospory jsou jednoduché, eliptické, bezbarvé, tenkostěnné. Konidie filiformní (nitkovité).

### **THELENELLA** Nyl., 1855

Stélka korovitá, na svrchní straně jsou četné praskliny. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou perithecia, často přisedlá. U některých druhů je přítomen vnější obal perithecia – involukrelum. Vřečka jsou bitunikátní (dvojrstevná), K/I-, 1-8 sporá. Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou větvené a navzájem propletené, u některých druhů se může vyvinout hamathecium perifysoidní. Askospory muriformní (zdřovité), bezbarvé nebo světle hnědé. Konidie filiformní (nitkovité).

### **THELIDIUM** A. Massal., 1855

Stélka korovitá, vytváří drobné šupinky nad podkladem nebo je vnořená v substrátu a nad podkladem se vyskytují pouze rozmnožovací útvary. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou perithecia, přisedlá, častěji však vnořená ve stélce nebo v substrátu. Vnější obal perithecia – involukrelum může být přítomen. Excipulum je zbarveno hnědě celé nebo pouze vrchní část. V bitunikátních vřečkách jsou v koncové části ztloustlé obě části vytváří tzv. apical dome, K/I-, 8-sporá. Askospory jsou bezbarvé, eliptické, přehrádkované (1-5 přehrádek). Hamathecium je perifyzní, parafýzy nejsou vůbec přítomny. Je to epilitický druh, který se vyskytuje kosmopolitně.

### **TRAPELIA** M. Choisy, 1929

Stélka korovitá až šupinovitá. Fotobiont zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, obvykle světle zbarvené, ale byly pozorovány také černě barvy. U mladších jedinců jsou kulovitá, zakončená drbnou prasklinou. Stélkový okraj může být vyvinut, vlastní okraj apothecia je vyvinut a skládá se z navzájem nahloučených hyf, nikdy se však nevytváří

druhotné pseudoparenchymatické pletivo. Vřečka jsou se zakončena ztloustlým vrcholem (tholus), který má pozitivní amyloidní reakci v bočních vrstvách, 8-sporá. Askospory jsou jednoduché, bezbarvé. Hamatecium parafyzní, parafýzy jsou velmi tenké, větvené a navzájem propletené, konce hyf jsou lehce ztloustlé. Konidie jsou větvenovité nebo válcovité. Zástupci tohoto druhu patří zejména mezi epilitické lišejníky.

#### **TRAPELIOPSIS** Hertel & Gotth. Schneid., 1980

Stélka korovitá až šupinovitá. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice apothecia, zbarvená v různých odstínech hnědé nebo černé, přisedlá, se stélkovým okrajem apothecia. Vlastní okraj apothecia je přítomen a je tvořen nahloučenými hyfami, které však nikdy nevytvářejí druhotné pseudoparenchymatické pletivo. Vřečka jsou typu *Trapelia*, 8-sporá. Hamatecium parafyzní, parafýzy jsou tenké, navzájem pospojované. Askospory jsou jednoduché, bezbarvé. Konidie větvenovité nebo válcovité. Zástupci tohoto rodu často rostou na organickém materiálu nebo na substrátu, který je velmi bohatý na humus. Rod *Trapeliopsis* byl oddělen od rodu *Trapelia* z důvodu jiné ontogeneze apothecií a rozdílné ekologii.

#### **TREMOLECIA** M. Choisy, 1953

Stélka korovitá, na povrchu jsou četné areoly, výrazně oranžově zbarvená. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia, vnořená ve stélce, černá, s vlastním okrajem apothecia. Vřečka jsou zakončena ztloustlým vrcholem (tholus), který má negativní amyloidní reakci, 8-sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé. Hypothecium (vrstva pod výtrusorodou vrstvou – hymenium) tmavě hnědé. Hamatecium parafyzní, parafýzy jsou větvené a navzájem propletené. Konidie válcovité.

#### **TRIMMATOTHELOPSIS** Zchacke, 1934

Stélka korovitá až šupinovitá. Fotobiont zelená řasa. Plodnice perithecia vnořená ve stélce. Vnější obal perithecia – involukrelum chybí. Excipulum je zbarveno světle hnědě nebo bezbarvé. Vřečka jsou mnohosporá, K/I-. Askospory jsou malé, jednoduché, bezbarvé. Hamatecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché, jsou zde přítomny taky

perifýzy. Pyknidie nebyly u tohoto rodu pozorovány. Je to velmi malý rod, který obsahuje pouze dva zástupce.

#### **TURGIDOSCULUM** H. Kohlm. & E. Kohlm., 1979

Stélka lupenitá, laloky jsou prodloužené, tmavě zelené až hnědé. Při vyschnutí může být stélka černé barvy. Fotobiont je *Prasiola*. Plodnice jsou perithecia, vnější obal perithecia – involukrelum chybí. Excipulum je bezbarvé, skládá se z krátkých nahloučených hyf. Vřečka jsou válcovitá, K/I-, 8-sporá. Askospory bezbarvé, eliptické, jednoduché nebo přehrádkované (3 přehrádky). Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché nebo větvené. Konidie elipsovité. Velmi málo prozkoumaný druh.

#### **UMBILICARIA** Hoffm, 1789

Stélka lupenitá, umbilikální, kortex je přítomen na horní i spodní straně. Svrchní strana stélky může být hladká nebo s různými perforacemi. Spodní strana je hladká nebo s četnými rhiziny. U mnoha druhů tohoto rodu se vytvářejí thalospory (také thalokonidie – buňky hyfy se rozdělí přehrádkami a rozpadnou se na jednobuněčné části, po uvolnění buňky se thalospora může zvětšovat a získat tak definitivní tvar). Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, černá, bez stélkového okraje, lecideovitá. Vřečka jsou bitunikátní (dvojvrstevná), v koncové části jsou ztloustlé obě vrstvy a vytváří se tzv. apical dome, K/I+, barví se modře, 8-sporá. Askospory jednoduché nebo muriformní, bezbarvé nebo světle hnědé. Hamathecium parafyzní, parafýzy jsou jednoduché nebo větvené. Konidie válcovité. Thalospory jsou jednoduché nebo mnohvrstevné. Je to kosmopolitní druh rostoucí na skalách v některých případech na stromech chladných regionů. Je to dominantní druh Antarktidy a Jižní Georgie.

#### **USNEA** Adans. 1763, (Obr. 3, 6)

Stélka keříčkovitá, žlutá nebo šedožlutá až černá, vztyčená bohatě větvená. Jednotlivé větve obsahují kortex, dřevná vrstva (medulla) je také velmi dobře vyvinuta. Fotobiont je trebouxioidní řasa. Plodnice jsou apothecia se stélkovým okrajem. Vřečka jsou typu *Lecanora*, 8-sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé. Konidie baciliformní. Všechny druhy tohoto rodu obsahují jako sekundární metabolit kyselinu usnovou, která zapříčiňuje typickou žlutou barvu.



### **VERRUCARIA** Schrad., 1794

Stélka korovitá, štítnatá, na svrchní straně mohou být různé prasklinky a perforace. Fotobiont je ze zástupců zelených řas. Plodnice jsou perithecia, nejčastěji vnořená. Vnější obal perithecia – involukrelum většinou vyvinut. Excipulum bezbarvé nebo zbarveno hnědě. Vřecka 8-sporá. Askospory jednoduché, bezbarvé. Hamathecium pseudoparafyzní, vyskytují se zde také perifýzy a to v blízkosti ústí perithecia (ostiolum). Je to kosmopolitně rozšířený druh, vyskytuje se v maritimních oblastech nebo v blízkosti jezer.

### **XANTHORIA** (Fr.) Th. Fr., 1860, (Obr. 4)

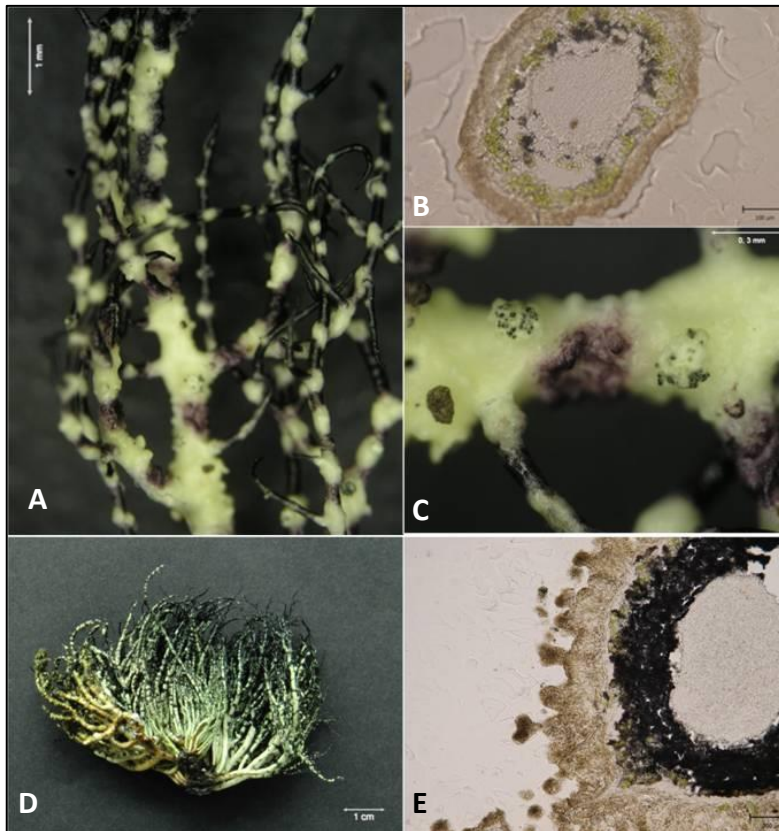
Stélka lupenitá, může být přisedlá k podkladu nebo vztyčená, zbarvená v různých odstínech oranžové (díky antrachinonům). Kortex je přítomen na horní i spodní straně, je tvořen zhuštěnými hyfami, které vytvářejí druhotné pseudoparenchymatické pletivo. Vřecka jsou typu *Teloschistes*, 8-sporá. Askospory polarilokulární (na obou pólech spory jsou malé dutinky), bezbarvé. Hamathecium parafyzní, konce parafýz jsou zloustlé. Konidie jsou malé, elipsoidní.

### **XYLOGRAPHA** (Fr.) Fr., 1836

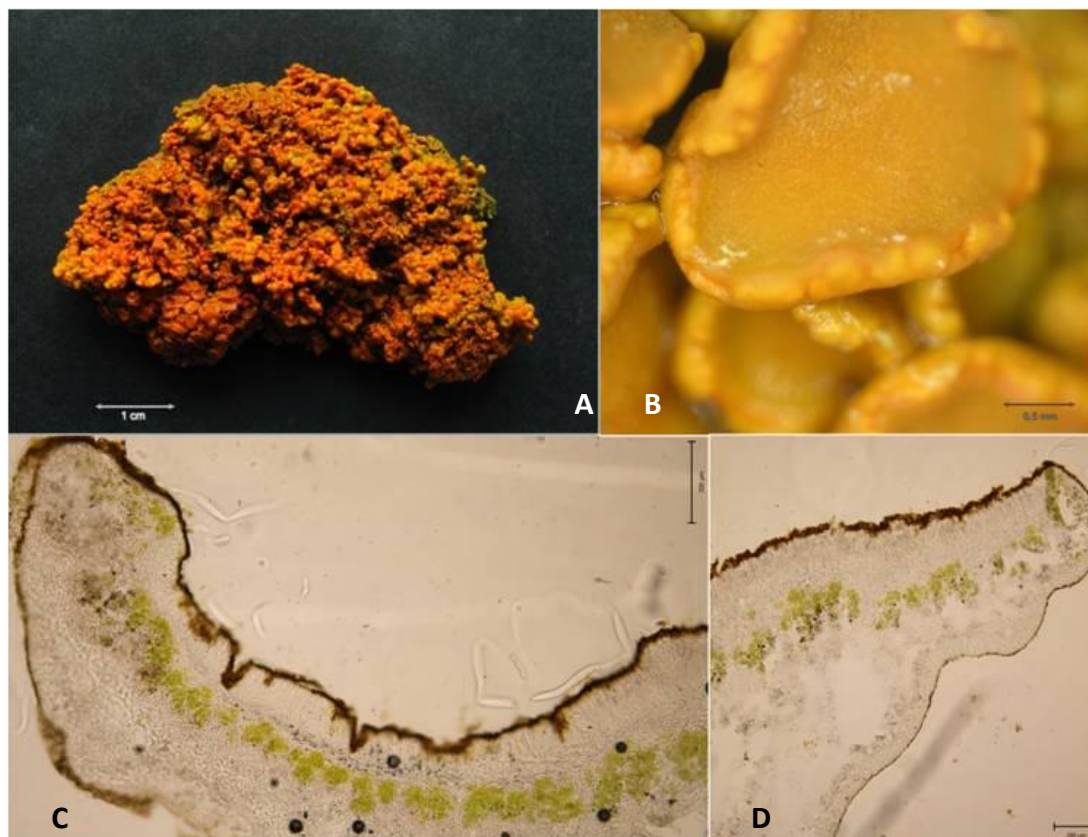
Stélka korovitá, často vnořená do podkladu, na povrchu jsou viditelné pouze rozmnožovací útvary. Fotobiont je zelená řasa. Plodnice jsou apothecia, vnořená, většinou kulovitěho tvaru, hnědě zbarvená. Stélkový pkraj je přítomen. Vřecka jsou víceméně typu *Trapelia*, 8-sporá. Askospory jsou jednduché, bezbarvé, elipsovitého tvaru. Hamathecium parafyzní, jednduché, navzájem propletené. Konidie baciliformní, zakřivené. Zástupci tohoto rodu se vyskytují zejména v chladných regionech.

### **ZAHLBRUCKNERELLA** Herre, 1912

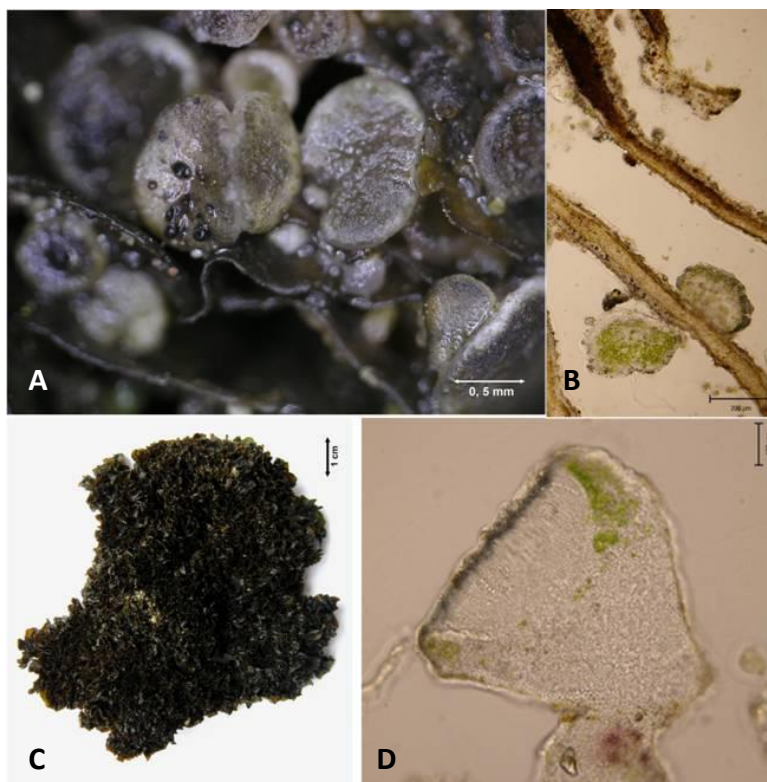
Stélka vláknitá, zbarvená v odstínech černé, roste v typických polštářích. Fotobiont je sinice (*Scytonema*). Plodnice jsou apothecia pouze s vlastním okrajem. Vřecka mnohosporá.



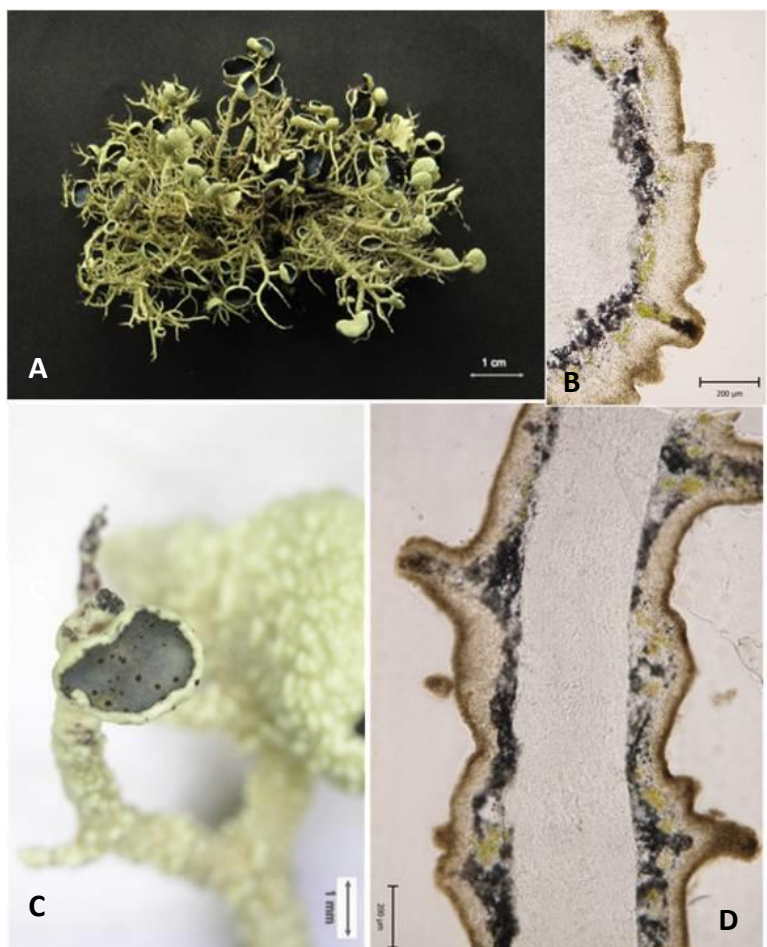
**Obr. 3:** *Usnea antarctica*: A-detail svrchní části stélky (úsečka 1 mm), B-příčný řez stélkou (úsečka 200  $\mu$ m, zvětšení 10x), C-vegetativní rozmnožovací útvary sorédia (úsečka 0,3 mm), D-celkový vzhled stélky (úsečka 1 cm), E-řez stélkou (zvětšení 200  $\mu$ m, zvětšení 10x).



**Obr. 4:** *Xanthoria elegans*: A-celkový vzhled stélky (úsečka 1cm), B-apothecium (úsečka 0,3 m), C-řez apotheciem (úsečka 200  $\mu$ m, zvětšení 10x), D-řez apotheciem, okraj (úsečka 200  $\mu$ m, zvětšení 10x).



**Obr. 5:** Lišejník *Leptogium* sp.: A-apothecia (úsečka 0,5 mm), B-příčný řez stélkou s vegetativními rozmnožovacími útvary isidia (úsečka 200 µm, zvětšení 10x), C-celkový vzhled stélky (úsečka 1 cm), D-příčný řez apotheciem (úsečka 100 µm, zvětšení 20x).



**Obr.6:** *Usnea aurantiaco-atra*: A-celkový vzhled stélky (úsečka 1cm), B-příčný řez stélkou (úsečka 200 µm, zvětšení 10x), C-apothecium (úsečka 1 mm), D-podélný řez stélkou (úsečka 200 µm, zvětšení 10x).

### 4.3. Stresová fyziologie antarktických lišejníků a stresová tolerance

Polární oblasti a oblasti s chladným podnebím, kde se lišejníky vyskytují jako dominantní organismy, se vyznačují extrémními podmínkami, které u organismů způsobují stres. Lišejníky na rozdíl od ostatních eukaryotických organismů jsou schopny tolerovat tyto extrémní podmínky. Z toho důvodu bývají lišejníky někdy označovány jako extremofilní organismy, které jsou schopny prospívat v podmínkách, kde by jiné, méně specializované organismy, neměly šanci na přežití (Nash 2008).

Stresory (faktory vyvolávající stres) můžeme definovat jako vnější podmínky, které mají škodlivý vliv na daný organismus. Obvykle se stresory dělí na stresory biotické a abiotické. Mezi biotické faktory ovlivňující existenci lišejníků patří např. konkurenční růst vyšších rostlin a také jiných druhů lišejníků, který ovlivňuje mikroklimatické podmínky daného stanoviště nebo napadení lišejníku škůdci, které nesporně také patří mezi limitující faktory (Nash 2008). V souvislosti s výskytem lišejníků jako dominantních organismů polárních oblastí, jsou důležité abiotické faktory, které vyplývají z povahy prostředí a často dosahují extrémních hodnot. Convey (2000) rozdělil tyto faktory do sedmi navzájem propojených skupin:

1. teplota
2. dostupnost vody
3. koncentrace živin
4. intenzita slunečního záření
5. procesy zamrzání a tání
6. délka vegetativního období
7. nepravidelnost přírodních podmínek.

Se stresem velmi úzce souvisí schopnost organismů vyrovnat se s nepříznivými podmínkami, tedy se schopností stresové tolerance. Hlavními mechanismy stresové tolerance patří procesy aklimace a adaptace. Pokud se tolerance vůči stresoru krátkodobě zvýší jako důsledek jeho působení, pak hovoříme o procesu aklimace. Adaptace je podobný proces přizpůsobení se specifickým vnějším podmínkám, jenž vznikl přírodním výběrem během mnoha generací. Hlavním rozdílem proti aklimacii, je

to, že adaptace se může stát součástí genetické výbavy jedince, tudíž může být přenášena z generace na generaci. Aklimace i adaptace jsou procesy, které probíhají na všech úrovních organizace organismu, tj. morfologické, anatomické, biochemické i molekulární úrovni. Podobně reakce na konkrétní stresor je doprovázena celou řadou aklimačních a adaptačních mechanismů (Nash 2008).

Symbiotické soužití autotrofní řasy a heterotrofní houby, jak je tomu u lišejníků, se ukázalo jako velmi výhodná životní adaptační strategie nejen v polárních oblastech. Taková asociace poskytuje oběma stranám fyziologickou i metabolickou výhodu a umožňuje odolávat stresorům mnohem účinněji, než samostatný fotobiont nebo mykobiont. Lišejníky díky této životní strategii osidlují asi 8 % zemského povrchu napříč různými biotopy (Ahmadjian 1995). Mykobiont, který je u heteromerických stélek dominantní chrání fotobionta před působením nízkých teplot, vysoké ozáření a částečně také proti vysychání a změnám skupenství vody (Nash 2008). Fotobiont na oplátku poskytuje polyoly, které slouží jako zdroj energie a také působí jako osmoregulační látka proti zamrznutí (Hájek et al. 2009).

Obecným projevem růstu ve stresových podmínkách je stárnutí lišejníkové stélky. Tento proces je velmi dobře patrný u buněk fotobionta. Poškozené buňky opouštějí řasovou vrstvu lišejníku, dostávají se do střední vrstvy dřene (meduly) nebo naopak jsou vytlačeny do horní kůry. Tento jev byl často pozorován u korovitých lišejníků (Seckbach & Gruber 2010). Buňky mykobionta bývají k působení stresorů odolnější, ale i ty jsou později oslabeny (velmi často jsou křehčí, náchylné ke zlomení) a kolonizovány mikroorganismy, zejména plísněmi a bakteriemi (viz Biotické faktory). S věkem lišejníkové stélky se zvyšuje počet i složení jejich kolonizátorů (Aptroot & Alstrup 1999)

Určitou adaptací na stresové podmínky je změna v poměru výskytu mezi oběma symbiotickými partnery, tzv. „community adaptation hypothesis” (Friedman & Sun 2005). Tuto hypotézu potvrzují výsledky měření provedeném ve Finsku na lišejníku rodu *Cladonia*. Relativní abundance mykobiont vs. Fotobiont byla rozdílná v různých zeměpisných šířkách. Lišejníky z jižních oblastí obsahovaly více buněk fotobionta (aby vyvážily respirační potřeby symbiotického partnera) než lišejníky ze severních částí. Tato hypotéza však předpokládá, že lišejníky z různých míst musí mít stejného fotobionta, což však není vždy pravidlem.

Vyhodnotit intenzitu zatížení lišejníku stresem není jednoduché. Jedním z důvodů je, že se často v koloniích vyskytují lišejníky různých fyziologických stavů, které jdou jen velmi těžko identifikovat na první pohled. Koexistence živých a mrtvých lišejníkových stélek byla prokázána pomocí fluorescenčního barvení za použití konfokální skenovací mikroskopie a analýzami provedenými transmisním elektronovým mikroskopem (De los Ríos et al. 2004).

K posuzování intenzity působení stresorů bývá např. u vyšších rostlin použito kritérium rychlosti růstu. Vzhledem k velmi pomalému růstu lišejníků je obtížné posuzovat stresovou zátěž podle tohoto kritéria. Metoda, která předpokládá, že věk lišejníků je dán velikostí jeho stélky, se nazývá lichenometrie. Pomocí této metody bylo zjištěno, že stáří polárních lišejníků se pohybuje v rozmezí několika tisíců let (Denton & Karlén 1973). Lichenometrie však nepočítá s faktem, že u lišejníkových stélek rostoucích v těsné blízkosti může dojít k fúzi anebo k fragmentaci starších stélek.

K vyhodnocení účinku stresu je možné využít oba symbionty. U fotobionta je možné měřit inhibici čisté fotosyntézy nebo změny ve fluorescenci chlorofylu. Na hyfách mykobionta lze indukovat, např. inhibice dýchání nebo únik rozpuštěného intracelulárního draslíku přes membrány (Nash 2008).

#### **4.3.1. Biotické faktory**

Častým zdrojem biotického stresu jsou tzv. lichenikolní houby, které kolonizují především starší lišejníkové stélky. Tyto houby mají různé biologické strategie, nejčastěji přežívají jako komenzálové nebo patogenní houby. Některé specializované druhy parazitují pouze na buňkách fotobionta, jiné poškozují plektenchym mykobionta. Na stélkách lišejníků jsou velmi dobře identifikovatelné, protože vytvářejí typické struktury (Seckbach & Grube 2010). Např. tzv. cecidogenní (= hátkotvorné; z aj cecidogenous) houby, zahrnující asi 40 druhů ze třídy Ascomycetes a Basidiomycetes, vytvářejí na hostitelské stélce typické žluté hátky. Některé z těchto cecidogenních hub mohou dokonce neznámým způsobem stimulovat růst mykobionta i fotobionta (Triebel & Rambold 1988; Hawksworth & Honegger 1994), ostatní patří spíše k parazitickým druhům (např. *Biatoropsis usnearum*; Grube & de los Ríos 2001).

Na Antarktických lišejnících bylo identifikováno přibližně 1000 morfologicky odlišných lichenikolních hub. Podle některých mikroskopických studií se na jedné části starší lišejníkové stélky může vyskytovat až 14 různých druhů těchto hub (Lawrey & Diederich 2003).

Lichenikolní houby často využívají fotosyntetické produkty fotobionta, mohou stélku poškozovat (způsobují nekrózy) a zapříčinit úplnou smrt stélky. U některých případů lichenikolních hub bylo zjištěno, že postupně eliminují původního mykobionta až ho úplně nahradí (Nash 2008).

Největší počet lichenikolních hub spadá do třídy Ascomycetes (cca 1250 druhů v 280 rodech) a do třídy Basidiomycetes (cca 62 druhů v 10 rodech; Hawksworth 1982; Lawrey & Diederich 2003).

Mezi další mikroorganismy, které mají limitující vliv na růst lišejníků, jsou bakterie. Degradace stélek způsobená bakteriemi je obvykle jen velmi těžko rozpoznatelná. Obvykle však dochází k velmi rychlému odumírání stélek (Seckbach & Grube 2010).

V teplejších zeměpisných šířkách bývají lišejníky poškozovány bezobratlými živočichy, např. šneky, kteří se živí juvenilními stádii zejména korovitých lišejníků, čímž omezují velikost jejich populace (Asplund & Gauslaa 2008).

### **4.3.2. Abiotické faktory**

Mezi přírodní podmínky, které nejvíce limitují výskyt organismů v polárních oblastech, patří nízká teplota, dostupnost vody, s čímž souvisí dostupnost živin, intenzita slunečního záření a výkyvy teplot, které zapříčiňují střídání cyklů zamrzání (spojené s dehydratací) a tání (spojené s rehydratací) lišejníkových stélek.

#### **4.3.2.1. Nízká teplota**

V Antarktidě, která je vymezena 60° jižní zeměpisné šířky, je nízká teplota způsobena nízkým úhlem dopadu slunečního záření. Díky tomu je jeho velká část odražena, rozptýlena nebo absorbována už při přechodu přes atmosféru. Ze záření, které projde

atmosférou, je další množství opět odraženo od světlého sněhového a ledového pokryvu, který je charakteristický pro polární oblasti (BSG<sup>1</sup>).

Teplota samozřejmě klesá i se vzrůstající nadmořskou výškou a to o 6,4 °C na 1000 m. Je to způsobeno řidší atmosférou, která je schopna pohltit méně tepla a rovněž malou plochou země, která by teplo akumulovala (BSG). Lišejníky, zejména epilithické, se v kontinentální Antarktidě vyskytují v těch nejextremnějších životních podmínkách, tj. oblasti kolem 76° - 86° jižní zeměpisné šířky s nadmořskou výškou 2000-2500 m n. m., kdy hranice 2500 je limitní pro jejich výskyt (Siple 1938, Dodge & Baker 1938).

Nízká teplota má v první řadě velký vliv na fluiditu biologických membrán, kdy dochází ke snížení jejich viskozity. To má zásadní vliv na transport živin, odpadních látek, snižuje se aktivita enzymů, rychlost transkripce, translace a tedy buněčného dělení. Snižuje se také stabilita bílkovin a může dojít k jejich denaturaci (D'Amico et al. 2006; Morgan-Kiss et al. 2006). Obecně má tedy nízká teplota tlumivý účinek na metabolismus organismů. Důležité je také tzv. nepřímé působení, kdy dochází k určitým změnám prostředí, které jsou způsobené nízkými teplotami. Takové změny se týkají např. změn skupenství vody, kdy se mění její chemické i fyzikální vlastnosti, což má zásadní vliv na biologické pochody uvnitř buňky. Utlumením metabolismu se také zpomalují obranné mechanismy proti jiným extrémním faktorům. Působení nízkých teplot tedy úzce souvisí s ostatními limitujícími faktory (Morgan-Kiss et al. 2006).

Fluidita biomembrán je důležitá nejen pro zachování transportu živin a odpadních látek, ale také pro správnou funkci fotosyntézy (udržení správné pozice proteinu D1 v PS II; Morgan-Kiss et al. 2006). Nízké teploty v membránách ovlivňují přítomnost membránových lipidů, zvyšuje počet nenasycených lipidů, čímž se ovlivňuje stabilita membrány (White et al. 2000). Zastoupení lipidů v membránách může sloužit jako ochranný mechanismus proti ztrátě její fluidity. Často dochází k syntéze polárních lipidů, které v konečném důsledku posilují protein-lipidovou interakci a stabilizují membránu.

Nízké teploty také zásadně ovlivňují stabilitu enzymů. Při nízkých teplotách dochází k poklesu hydrofobicity proteinů a tím k rozkladu jejich prostorové orientace. Enzym potom ztrácí svou funkčnost a dochází k inhibici chemických reakcí, které konkrétní enzym katalyzuje (Georlette et al. 2004). Psychrofilní organismy produkují takové

---

<sup>1</sup> zdroj web BSG: [bgrg.org/pages/education/alevel/coldenvirons/Lesson%202.htm](http://bgrg.org/pages/education/alevel/coldenvirons/Lesson%202.htm)



enzymy, které jsou schopny kompenzovat vliv nízkých teplot a zachovat tak svou aktivitu. Kompenzace spočívá v mnohem flexibilnější struktuře celé molekuly, nebo jejich částí účastnících se katalytických procesů (D'amico et al. 2003, Georlette et al. 2004).

Ochrana proti nízkým teplotám může probíhat také v extracelulárním prostředí, kdy organismy vylučují tzv. exopolysacharidy, které na povrchu vytvářejí slizovou vrstvu. Tato adaptace velmi dobře slouží jako ochrana proti ztrátám vody a proti mechanickému poškození ledovými krystalky. Exopolysacharidovou vrstvu můžeme najít na povrchu hyf a rozmnožovacích útvarů mnoha druhů antarktických lišejníků (Weinstein et al. 2000).

#### **4.3.2.2. Dostupnost vody**

Dalším významným limitujícím faktorem lišejníků je nedostatek povrchové vody. Srážky jsou nedostatečné zejména v kontinentální části Antarktidy, kde dosahují průměrně pouze 500 mm za rok (viz Kontinentální zóna, Biogeografické zóny), což je hodnota srovnatelná s výskytem srážek v pouštních oblastech.

Většina lišejníků velmi efektivně toleruje vysušení svých stélek. Při pomalém procesu (v řádu hodin) vysušení mohou přežít i několik měsíců pouze s 5 % obsahem vody v pletivech (Beckett et al. 2008, Kranner et al. 2008). Naopak lišejníky jsou velmi netolerantní vůči zaplavování stélek, problémy také způsobuje např. skladování ve velmi vlhkém prostředí, kdy během pár dnů dochází k napadení patogenními houbami (Nash 2008).

Dostupnost vody v polárních oblastech je úzce spjata s teplotou. Při poklesu teplot pod bod mrazu se mění skupenství vody z kapalného na pevné, čímž dochází ke změně fyzikálně-chemických vlastností. Voda ve formě ledu se stává pro živé organismy nedostupná, taková situace je často označována jako fyziologické sucho. Dalším nebezpečím je tvorba krystalků vody v buňkách, čímž může dojít k jejich mechanickému poškození (Ponder et al. 2004). Při tvorbě krystalků se postupně zahušťuje cytoplazma (stoupá salinita) a klesá vodní potenciál vnitřního prostředí buňky (D'Amico et al. 2006; Vincent 2002).

S takto způsobeným osmotickým stresem se organismy vyrovnávají produkcí osmoregulačních látek, které snižují bod tuhnutí cytoplasmy a zabraňují tvorbě krystalků. U mykobiontů jsou to např. melaniny, mykosporiny, cukry a cukerné deriváty (Volkman et al., 2003, Grant 2004, Kogej et al. 2004). Mezi nejčastěji produkováné cukerné deriváty patří glycerol, trehalóza a manitol (Brown 1978, Feofilova et al. 1994, Weinstein et al. 2000). Trehalóza je schopna nahradit funkci molekul vody a stabilizovat strukturu a funkci makromolekul, membrán a vnitrobuněčných komponentů (Elster & Benson, 2004). Fotobionti lišejníků při osmotickém stresu často vylučují látky z řad polyolů (např. ribitol), které slouží jako transportní cukry pro symbiotického partnera.

Pokud se teplota dostane hluboko pod bod mrazu, omezí lišejníky svou metabolickou aktivitu a přežívají ve stavu anhydrobiózy (Seckbach 2007). Obsah vody se v takovém stavu pohybuje kolem 0,1-0,3 gramů na gram sušiny. Při těchto koncentracích se zastaví většina biochemických procesů v buňkách<sup>1</sup>. Pokud nastanou příznivé podmínky, zvýší se koncentrace povrchové vody, lišejníky velmi rychle obnoví svůj metabolismus na původní úroveň. Takový proces je označován jako poikilohydrie. Bylo prokázáno, že lišejníky mohou regenerovat i po mnoha letech ve stavu anhydrobiózy. Např. lišejník rodu *Cladonia*, obnovil svou metabolickou aktivitu po 36 letech ve stavu anhydrobiózy (E. Stocker, osobní sdělení 2008 z Seckbach & Grube 2010). Mezi poikilohydrické organismy patří kromě lišejníků také některé sinice, řasy a mechy (Elster & Benson, 2004).

Nedostatek vody je ještě umocňován výparem, který je způsoben silným větrem typickým pro Antarktidu. V pobřežních oblastech dosahuje vítr rychlostí až 250 km/h, směrem do vnitrozemí se rychlost větru snižuje.

Silný vítr vyžaduje také morfologické úpravy zejména keříčkovitých lišejníkových stélek (např. rod *Usnea*), které jsou ve větrných podmínkách vystaveny silnému mechanickému namáhání. Vlákňité stélky jsou stabilizovány silnou centrální šňůrou houbových vláken, které odolávají trakčním silám. Vztyčená část stélky lišejníku rodu *Cladonia* je vyztužena dutým válcem, který podporuje stabilitu stélky v silném větru (Seckbach & Grube 2010).

---

<sup>1</sup> Zdroj web: <http://kof.zcu.cz/vusc/pg/termo09/termodynamics/prilohy/t3.htm>

#### 4.3.2.3. *Dostupnost živin*

Dostupnost a kvalita živin je v polárních oblastech ovlivněna ve smyslu snížení rychlosti dekompozice organického materiálu (Heal et al. 1981). Některé druhy lišejníků rostou na stanovištích, které jsou bohaté na některé chemické látky (především dusíkaté sloučeniny). Mezi taková stanoviště patří zejména hnízdiště mořských druhů ptáků, která se většinou vyskytují při pobřeží, ale také i v několika stovkách kilometrů od pobřeží vzdálených oblastech, často na nunatakách ve větších nadmořských výškách. Lišejníky ale také často osídlují kosti uhynulých velryb a tuleňů nacházející se na pobřeží (Óvstedal & Lewis Smith 2001).

#### 4.3.2.4. *Intenzita slunečního záření*

Antarktida se nachází v geografické oblasti, kde došlo vlivem vypouštění globálních emisí k největšímu zeslabení stratosférické ozónové vrstvy, která slouží jako ochrana naší planety před UV zářením. To má za následek propustnost relativně velkého množství UV-B záření (vlnová délka 280 – 320 nm), které podmiňuje tvorbu volných radikálů, je tedy nebezpečné pro všechny organismy žijící na Zemi. Intenzita UV záření má u rostlin zásadní vliv na fotosyntetické procesy v rostlinách, různým způsobem inhibuje funkce PS II i PS I (UV-B záření např. poškozuje reakční centrum PS II).

Ochranným mechanismem lišejníků proti vysokým dávkám slunečního záření je jejich růst v zastíněných místech a vylučování UV- screeningových látek, které brání vzniku poškození (Jordan 1996, Cockell & Knowland 1999). Jako sekundární produkty metabolitu jsou vylučovány mykobiontem a často ukládány v horní kůře (např. parietin, kyselina usnová, vulpinic acid) nebo přímo v řasové vrstvě, kde velmi účinně chrání buňky fotobionta před silným slunečním zářením (Fahselt & Alstrup 1997). U lišejníků mezi UV-screeningové látky patří zejména fotosyntetické pigmenty.

Pigmentace lišejníků je všeobecně uznávaná adaptivní reakce na silné sluneční záření, hraje významnou roli při absorpcích specifických vlnových délek dopadajícího záření (při tzv. screeningu). Aby byla prokázána screeningová aktivita určitého pigmentu, musí splňovat tato kritéria (Garcia-Pichel et al. 1993, Cockell & Knowland 1999).

- 1) Pigment musí být schopen absorbovat záření
- 2) Screeningová aktivita musí být prokázána *in vivo*
- 3) Příslušným zářením musí být indukována biosyntéza pigmentu
- 4) Pigment musí zapříčinit ochranu lišejníků, která by neměla být spojena s jiným ochranným mechanismem, např. oprava DNA

Vzhledem k tomu že vysoké dávky UV záření jsou u lišejníků z polárních oblastí doprovázeny vysušením stélky, má ochrana pomocí screeningu větší význam než např. u homoiohydričkových rostlin. Ve stavu vysušení stélky totiž nemohou být uskutečněny aktivní opravy. Dehydratace lišejníkové stélky je spojena s jejím smršťováním a ohýbáním. Tímto procesem se vytvářejí zastíněné skulinky, ve kterých je ohybem stélky chráněn fotosyntetický aparát fotobionta. Proto na zastíněných částech lišejníku bylo pomocí metody měření fluorescence chlorofylu prokázáno snížení kvantového výtěžku v podobě  $F_v/F_M$ . Kdežto na plochých částech plně vystavených světelnému záření došlo ke znatelnému poklesu parametru  $F_v/F_M$  (Barták et al. 2006).

Z důležitých absorpčních pigmentů jmenujme např. zelený chlorofyl, karotenoidy, oranžový parietin, bezbarvý atranorin, tmavý melanin, kyselina usnová a mykosporiny (Young & Patterson 1982, Arcangeli et al. 1997, Büdel et al. 1997, Torres et al. 2004).

Mykosporiny jsou černé stínící pigmenty, rozpustné ve vodě, které vykazují maximální absorpci o vlnových délkách 320 – 335 nm, což jsou hodnoty na rozhraní UV-A a UV-B záření (Morgan-Kiss et al. 2006; Vincent 2007).

Karotenoidy jsou pigmenty, jejichž barevná škála se pohybuje od žluté do červené barvy. Nacházejí se např. v lišejnících rodu *Caloplaca* a *Xanthoria*, ale také u dalších organismů. Pomáhají při procesech fotosyntézy, kdy zachytávají světlo jiných vlnových délek než chlorofyly, ale také chrání fotosyntetický aparát před reaktivními formami kyslíku. Koncentrace karotenoidů se samozřejmě liší druhově a také v závislosti na množství světla kde stélka roste. Např. koncentrace karotenoidů u lišejníku rodu *Xanthoria parietina* rostoucích na slunném místě byla 63  $\mu\text{g}$  na gram sušiny, kdežto ve stélkách rostoucích na zastíněných stanovištích pouze 48  $\mu\text{g}$  na gram sušiny (Solhaug & Gauslaa 2004).

#### 4.3.2.5. *Procesy zamrzání a tání*

Dalším důležitým faktorem polárních oblastí je proměnlivost přírodních podmínek. K velkým výkyvům teplot dochází v Antarktidě během celého roku. Roční teplotní amplituda může dosáhnout až 60 °C. K velkým teplotním rozdílům dochází také během dne, kdy se teplota ve dne při vysoké ozáření a během noci může lišit až o 40 °C (viz Klima Antarktidy). Kolísání teplot tedy úzce souvisí se změnami povětrnostních a radiačních podmínek. Takové teplotní fluktuace vedou k cyklickým změnám teplot kolem bodu mrazu.

Procesy tání a zamrzání u veškeré vegetace velmi často způsobují ztrátu živin, zejména sacharidů a polyolů. Jak je uvedeno v předešlých kapitolách, při nízkých teplotách dochází u lišejníků k vysoušení stélek. Z vyschlých stélek jsou pak během procesu tání z buněk vyplavovány ve vodě rozpustné sacharidy. Takové vyluhování sacharidů může vést ke snížení integrity biologických membrán, což může být důvodem jejich protržení (Burke et al. 1976, Levitt 1980). Ve studii Dudley & Lechowicz (1987) bylo prokázáno, že při procesu tání došlo během 1 h ke ztrátě asi 10 % obsahu polyolů. Na druhou stranu jsou tyto sacharidy hlavním zdrojem živin v arktických ekosystémech vzdálených od na živiny velmi bohatých stanovišť, např. ptačích kolonií. Experimentálně byl také prokázán nárůst mikrobiálních populací (Wynn-Williams 1980, Tearle 1987).

## 5. **Biochemie a sekundární metabolity lišejníků**

Látky produkované lišejníky můžeme rozdělit na dvě hlavní skupiny: primární metabolity (též intracelulární) a sekundární metabolity (též extracelulární). Mezi nejzákladnější intracelulární látky patří bílkoviny, aminokyseliny, karotenoidy, polysacharidy a vitamíny, které jsou vázány v buněčných stěnách nebo protoplastu. Tyto látky jsou většinou rozpustné ve vodě a z lišejníkových stélek mohou být snadno extrahovány varem (Fahselt 1994). Některé z těchto produktů jsou syntetizovány mykobiontem, jiné fotobiontem. Není vždy jednoduché určit, ve kterém místě lišejníkové stélky je daná sloučenina syntetizována. Většina primárních metabolitů je

nespecifických a vyskytují se např. u samostatně žijících druhů hub, řas i vyšších rostlin (Hale 1983).

Většina sekundárních metabolitů patří mezi organické sloučeniny. Jsou vylučovány výhradně houbovou složkou, často jsou ukládány ve formě malých krystalků na vnějších částech hyf. Tyto látky jsou většinou ve vodě nerozpustné, mohou být tedy extrahovány pouze organickými rozpouštědly.

Sekundární metabolity jsou ve stélce lišejníku umístěny nerovnoměrně. Jejich výskyt je omezen v konkrétních oblastech stélky, které souvisí s funkcí metabolitu. Hyvärinen et al. (2000) uvádí, že jejich koncentrace je vyšší v reprodukčních strukturách, než ve vegetativních částech stélky. Tímto je pravděpodobně zajištěna ochrana důležitějších reprodukčních orgánů.

Hlavním principem metabolismu uhlíku u lišejníku a tedy i syntézy sekundárních metabolitů je použití energie (ve formě cukru), která vzniká během fotosyntézy v buňkách fotobionta. U lišejníků obsahujících sinice jako symbiotického partnera je to nejčastěji sacharóza, řasy produkují látky z řad polyolů např. ribitol, erythritol nebo sorbitol (Nash 2008).

U lišejníků je známo 1050 různých sekundárních metabolitů (Stocker-Wörgötter 2008). Ač jsou výhradně vylučovány houbovým partnerem, celá řada z nich je unikátní právě pro lišejníky. Jen malá část byla nalezena u jiných zástupců hub nebo vyšších rostlin (asi 50 – 60 sloučenin). Antrachinony, parietin a oranžový pigment se běžně vyskytují u rodů hub *Achaetomium*, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Dermocybe*, *Penicillium*, také u vyšších rostlin rodu *Rheum*, *Rumex* nebo *Ventilago*. Ale také např. lecanorová kyselina (z aj lecanoric acid; pojmenovaná podle lišejníku *Lecanora*), která je typická pro lišejníky byla nalezena u houby rodu *Pyricularia* (Nash 2008).

## 5.1. Klasifikace sekundárních metabolitů

První klasifikace sekundárních metabolitů, založena na biosyntetických cestách jednotlivých látek a své struktuře, byla zveřejněna Asahina & Shibata v roce 1954. Během let došlo k jejím modifikacím. Hlavní třídy sekundárních metabolitů lišejníků jsou uvedeny v tabulce (Tab. 1). Jsou rozděleny podle biosyntetického původu.

Nejpočetnější skupinou je skupina derivátů acetyl-polymalonylu. Sloučeniny z této skupiny mají charakteristickou stavbu tvořenou dvěma nebo třemi jednotkami orcinolu nebo  $\beta$ -orcinolu, které jsou napojeny přes esterovou, etherovou vazbu nebo vazbu uhlík-uhlík. Spadá zde většina depsidů, depsidonů, dibenzofuranů, depsonů a kyselina usnová. Další aromatické sloučeniny acetyl-polymalonylového původu jako jsou chromony, xanthyony a antrachinony vznikly vnitřní cyklizací polyketidového řetězce a mají stejnou nebo obdobnou strukturu jako u samostatně žijících hub nebo vyšších rostlin. Další dvě skupiny metabolitů mají svůj původ v kyselině mevalonové (z aj mevalonic acid) a kyseliny šikimové (z shikimic acid).

- 
1. Acetyl-polymalonylová cesta
    - 1.1 Sekundární alifatické kyseliny, estery a jejich deriváty
    - 1.2 Polyketidové deriváty aromatických sloučenin
      - 1.2.1 Jednoduché fenolické sloučeniny
      - 1.2.2 Di- a tri-aryl deriváty jednoduchých fenolických jednotek
        - 1.2.2a Depsidy, tridepsidy a benzyl estery
        - 1.2.2b Depsidony a difenyl estery
        - 1.2.2c Depsony
        - 1.2.2d Dibenzofurany, kyselina usnová a deriváty
      - 1.2.3 Antrachinony a biogeneticky příbuzné xanthyony
      - 1.2.4 Chromony
      - 1.2.5 Naftachinony
      - 1.2.6 Xanthyony
  2. Cesta kyseliny mevalonové
    - 2.1 Di- a triterpeny
    - 2.2 Steroidy
  3. Cesta kyseliny šikimové
    - 3.1 Terpenylchinony
    - 3.2 Kyselina pulvinová a její deriváty
- 

**Tab.1:** Klasifikace sekundárních metabolitů (dle Nash 2008)

## 5.2. Biologická aktivita sekundárních metabolitů

Sekundární metabolity mají několik velmi důležitých biologických účinků. Kromě ochrany proti vysokým dávkám slunečního záření (viz Abiotické faktory, kap. 3. 4.), mají také allelochemickou, antivirovou, protinádorovou a antibakteriální funkci, mohou také působit jako antioxidanty, analgetika a antipyretika. Sekundární metabolity hrají také důležitou roli v toleranci lišejníků proti znečištění životního prostředí (Molnár & Farkas 2010).

### 5.2.1. Antioxidativní funkce

Volné radikály hrají důležitou roli při mnoha chemických procesech v buňkách, ale jak je známo, mají také negativní účinek. Např. reaktivní formy kyslíku, jako je superoxid  $O_2$  nebo volný hydroxylový radikál OH poškozují části buněk. Volný radikál může být deaktivován buď navázáním dvou radikálů na sebe, nebo vazbou antioxidant-volný radikál. Bohužel některé syntetické antioxidanty jsou karcinogenní a tak je o přírodní náhražky velký zájem. Řada sekundárních metabolitů lišejníků plní funkci antioxidantů. Navíc bylo zjištěno, že lišejníky z polárních oblastí, tedy i ty antarktické, vylučují v důsledku vyššího stresu i větší množství antioxidantů oproti lišejníkům z tropů nebo subtropů (Luo et al. 2009).

Např. z lišejníků *Xanthoparmelia camtschadalis* a *X. conspersa* byly izolovány látky kyselina salzinová (z aj salzinic acid), kyselina stictová (z aj stictic acid) a kyselina usnová, které chrání lidské astrocyty proti volným kyslíkatým radikálům. Astrocyty (též astroglie) jsou podpůrné buňky v mozku, které se účastní výživy ostatních neuronů. Tyto lišejníkové sloučeniny by mohly být používány jako antioxidanty při neurogenerativních onemocněních, jako je Alzheimerova nebo Parkinsonova choroba (Molnár & Farkas 2010).

### 5.2.2. Tolerance proti znečištění životního prostředí

Lišejníky mají díky své jednoduché morfologické stavbě schopnost přijímat a akumulovat chemické látky z vnějšího prostředí. Jsou to tedy velmi vhodné organismy pro použití v biomonitoringu životního prostředí. Ukázalo se také, že sekundární metabolity, popřípadě jejich syntéza je velmi citlivá na přítomnost těžkých kovů ve stélkách lišejníků. Podle Bialonska & Dyan (2005) koncentrace atranorinu, kyseliny fysodické (z aj physodic acid) a kyseliny hydrofysodické (z aj hydroxyphysodic acid) u lišejníku *Hypogymnia physodes* klesla po transplantaci jejich stélek ve znečištěném prostředí v blízkosti chemičky. Naopak se u těchto stélek zvýšila koncentrace kyseliny



fysodalické (z aj physodalic acid), což naznačuje, že tento metabolit by mohl být účinný proti stresu, který je způsoben znečištěním.

Podle Hauc et al. 2009 mají kyselina usnová a divaricatic acid významný vliv na absorpci polutantů z vnějšího prostředí. Obě tyto látky významně zvyšují intracelulární vychytávání iontů  $\text{Cu}_2^+$  (bylo potvrzeno u lišejníků *Evernia mesomorpha*, u *Ramalina menziesii* potvrzena pouze kyselina usnová).

### 5.2.3. Ochrana proti biotickým faktorům

První výzkumy, které potvrdily schopnost lišejníků vylučovat antibiotické látky, byly zveřejněny už v roce 1944 (Burkholder et al. 1944). Bylo potvrzeno, že 27 z celkového počtu 47 sledovaných druhů lišejníků produkují látky, které působí inhibičně některé mikroorganismy (např. *Staphylococcus aureus*, *Bacillus subtilis*, *Proteus vulgaris* nebo *Alcaligenes fecalis*). Žádný ze sledovaných sekundárních metabolitů však neinhiboval bakterii *Echerichia coli*. Ve výzkumech prováděných v dalších letech byla potvrzena velká skupina sekundárních metabolitů, které mají antibiotický účinek, a které obecně nejlépe působí proti houbám a gram pozitivním bakteriím (např. Lawrey 1986). Je tedy velmi pravděpodobné, že tyto metabolity pomáhají chránit lišejníky proti široké škále mikroorganismů, a tak přispívají k jejich dlouhověkosti.

Častými konkurenty lišejníků jsou mechy a také jiné druhy lišejníků. Bylo prokázáno, že některé sekundární metabolity inhibují klíčení spor mechů. V laboratorních studiích byla potvrzena toxicita metabolitů lišejníků např. na mech *Funaria hygrometrica*. Navíc bylo zjištěno, že toxicita sekundárních metabolitů lišejníků se mění vzhledem ke kyselosti substrátu. Některé metabolity jsou toxičtější u lišejníků rostoucích na kyselém substrátu, u některých naopak se zvyšující kyselostí klesá toxicita (Gardner & Mueller 1981).

Sekundární metabolity také inhibují růst jiných druhů lišejníků. Např. ve studii Culberson et al. 1977 bylo prokázáno, že distribuce lišejníku *Lepraria*, který velmi často roste na dvou druzích lišejníků *Xanthoparmelia loxodes* a *X. verruculifera* není náhodná. Hostitelský lišejník pomocí sekundárních metabolitů omezuje růst lišejníků *Lepraria*. Toto bylo potvrzeno tím, že chemické složení lišejníku *Lepraria* rostoucího na jednom nebo druhém hostiteli bylo zcela odlišné.

### 5.3. Využití chemismu lišejníků v taxonomii

Chemismus lišejníků se jako taxonomická charakteristika začal používat až, když bylo zbarvení lišejníků uznáno jako rodový nebo druhový znak. Proto např. byly šedozelené lišejníky rodu *Physcia* (v kortexu obsahují atranorin) odděleny od morfologicky velmi podobných oranžových lišejníků rodu *Xanthoria* (obsahují kortikální parietin a oranžový pigment). Podobně *Parmeliopsis ambigua*, lišejník se žlutě zbarvenou stélkou díky přítomnosti kyseliny usnové, byl oddělen od *P. hyperopta*, lišejník s šedou stélkou, jehož zbarvení je způsobené přítomností atranorinu (Nash 2008).

Většina sekundárních metabolitů je však bezbarvá a musí být detekována nepřímými metodami. První chemické zkoušky prováděné za účelem taxonomické diferenciaci lišejníků byly uskutečněny Nylanderem už v roce 1860 (Nylander 1866; Vitikainen 1998). Zjistil, že některé chemické látky aplikované na stélky lišejníků reagují s jejich metabolity a vyvolávají charakteristické zbarvení. Původ těchto zbarvení však zůstal nejasný. Mnoho důležitých poznatků v této problematice se podařilo zjistit v roce 1907 dvojici Hesse & Zopf, kteří své výsledky zveřejnili v publikaci *Die Flechtenstoffe*. Velký vývoj nastal ve 30. letech 19. Století, kdy díky pečlivé práci Asahina a jeho japonských kolegů (Asahina & Shibata 1954), došlo ke strukturálnímu objasnění mnoha sekundárních metabolitů.

Sekundární metabolity nejsou napříč stélkou lišejníků rozmístěny rovnoměrně. Pigmenty (oranžové a červené antrachinony, žlutá kyselina usnová) se vyskytují v horní kortex lišejníků, naopak v medule jsou bezbarvé depsidy a depsidony (Nash 2008).

Chemické látky, které vyvolávají na stélkách lišejníků určité barevné reakce, se označují jako reagenty. Metody, které ke zjišťování taxonomických charakteristik využívají právě tyto látky, se nazývají **makrokrystalizační metody** (Pišút et al 1976). Základní přehled reagentů a barevných reakcí, které vyvolávají na stélkách lišejníků je uveden v tabulce 2.

---

**K** – 10 % koncentrovaný roztok hydroxidu draselného (KOH) ve vodě (1 g KOH na 10 ml destilované vody).

**Reakce:**

- a) žlutě nebo červeně s *o*-hydroxylaldehydy
- b) jasně červeně nebo tmavě fialově s anthrachinony

**C** – suspenze chlorového vápna ve vodě (Ca(ClO)<sub>2</sub>), (čínidlo je nestálé a i po kratším čase ztrácí účinnost)

**Reakce:**

- a) červeně s *m*-dihydroxyfenoly, kromě těch se substituovanými skupinami –CHO nebo –COOH
- b) zeleně s dihydroxydibenzofurany

**KC** – 10 % koncentrovaný roztok hydroxidu draselného se suspenzí chlorového vápna (po působení hydroxidem draselným se na stélku hned přidá chlorové vápno)

**Reakce:**

- a) žlutě s kyselinou usnovou
- b) modře s dihydroxydibenzofurany
- c) červeně s C-depsidy a depsidony, které podléhají rychlé hydrolyze za vzniku *m*-hydroxyfenolové složky

**PD** – 5 % alkoholový roztok *p*-fenylendiaminu C<sub>6</sub>H<sub>4</sub>(NH<sub>2</sub>)<sub>2</sub>

**Reakce:**

- a) žlutě, oranžově nebo červeně s aromatickými aldehydy
- 

**Tab. 2:** Reagenty pro makrochemické metody (dle Nash 2008)

K objasnění struktury sekundárních sloučenin lišejníků se využívají různé moderní spektroskopické techniky, ale primárně je využíváno **mikrochemických analytických metod**. K rozvoji těchto metod a jejich využití v taxonomii lišejníků ve 30. letech 19. Století významnou měrou přispěl Asahina, který pomocí tzv. mikrokrytalizační techniky identifikoval celou řadu sloučenin (Nash 2008). Asahinova mikrokrytalizační metoda je velmi jednoduchá, k její realizaci není potřeba žádné speciální vybavení. Je založena na tom, že se fragmenty lišejníkové stélky zakápnou acetonem, při výparu dochází ke krystalizaci zbytku rozpouštědla, které má v důsledku reakce se sekundárními metabolity typickou barvu a tvar (Asahina & Shibata 1954). Acetonem lze zjišťovat přítomnost kyseliny homosekikaové nebo kyseliny skvamatové, která vytváří malé, početné, bezbarvé krystalky. Kyselina homosekikaová tvoří shluky tmavošedých někdy hnědavých, paprscitě uspořádaných jehlicovitých krystalků. K detekci kyseliny usnové se fragmenty lišejníkové stélky na podložním sklíčku

zakupávají benzenem. Po vypaření jsou v mikroskopu patrné velké žluté krystalky kosočtvercového nebo jehlicovitého typu. Podobně jako kyselinu usnovou můžeme zjišťovat atranorin, který vytváří jehlicovité až hranolovité krystalky ve spořádaných shlucích (Pišút et al 1976). Mikrochemické metody jsou vhodné u lišejníků, které s činidly makrochemických metod spolehlivě netvoří barevné reakce. Avšak je nespolehlivá pro detekci směsí. Proto byla nahrazena přesnějšími a citlivějšími **chromatografickými metodami**.

Papírové chromatografické metody byly poprvé zavedeny v období 1952-1956 švédským chemikem Wachtmeisterem. Oproti mikrochemickým metodám lze takto identifikovat kyseliny lišejníků ale také jejich hydrolytické produkty (Wachtmeister 1956; Elix 1999). Chromatografické metody prokázaly, že chemismus lišejníků je mnohem složitější než napovídaly metody mikrochemické. Papírová chromatografie není metoda ideální, byla často provázena experimentálními problémy a dlouhou dobou analýzy jednotlivých kyselin. Papírová chromatografie byla nahrazena metodou TLC (thin layer chromatography). Je založena na použití komerčně dostupných hliníkových destiček, které jsou pokryty silikagelem. Testovací látka se nanese na jeden konec destičky, je vložena do vyvíjecí komory, která je naplněna směsí rozpouštědel. Rozpouštědlo začne vzlínat silikagelem vzhůru a začne rozpouštět testovací látku (Nash 2008). Tato metoda byla standardizována C. Culbersonem a jeho spolupracovníky (C. Culberson 1972, Culberson et al. 198). Velmi často využívaná je kapalinová (průtoková) chromatografie (pro určování aromatických produktů lišejníků), plynová chromatografie (detekce xanthonů, antrachinonů, dibenzofuranů, terpenů, kyseliny pulvinové (z aj pulvinic acid) a jejich derivátů; Nash 2008).

## 6. Materiál a metody

Pro anatomickou a částečně i fyziologickou dokumentaci lišejníkových stélek bylo použito několik metod. Celkový vzhled stélky byl zaznamenán pomocí makrofotografií a mikrofotografií na stereomikroskopu. Anatomická stavba stélek byla dokumentována pomocí mikrofotografií řezů nativních preparátů. Kromě toho byly vytvořeny také časoběrné makrofotografie, které zachycují fyzikální pohyby lišejníkové stélky při procesech vysychání a vlhčení. Součástí je také vizualizace plošné distribuce indukované fluorescence chlorofylu pomocí metody chlorofyll fluorescence imaging.

### 6.1. Materiál

Pro anatomickou a fyziologickou dokumentaci lišejníkových stélek bylo využito 9 zástupců antarktických lišejníků, které byly sbírány během pravidelných antarktických polárních výprav (uskutečněných v letech 2001, 2008, 2012, 2013). Většinou pocházejí z ostrova Jamese Rosse a okolních ostrovů.

#### 1. *Usnea antarctica*

Zařazení v systému – čeleď: Parmeliaceae, řád: Lecanorales, třída: Lecanoromycetes, kmen: Ascomycota

Byly použity dva vzorky tohoto lišejníku. První vzorek byl nasbíráán v Antarktidě jihovýchodně od ostrova Jamese Rosse, v blízkosti ledového příkrovu Davies Dome, dne 12. 2. 2012. Druhý vzorek pochází z ostrova Jamese Rosse, kde byl nasbíráán v roce 2001.

#### 2. *Usnea aurantiaco-atra*

Zařazení v systému – čeleď čeleď: Parmeliaceae, řád: Lecanorales, třída: Lecanoromycetes, kmen: Ascomycota

Vzorek byl nasbíráán v roce 2012 na ostrově Krále Jiřího (King George Island), který je největší z ostrovů souostroví Jižní Shetlandy.

#### 3. *Xanthoria elegans*

Zařazení v systému – čeleď: Teloschistaceae, řád: Teloschistales, třída: Lecanoromycetes, kmen: Ascomycota

Vzorek byl nasbírán v blízkosti české polární stanice J. G. Mendela na ostrově Jamese Rosse, dne 10. 2. 2012.

4. *Umbilicaria antarctica*

Zařazení v systému – čeleď: Umbilicariaceae, řád: Lecanorales, třída: Lecanoromycetes, kmen: Ascomycota

Pro praktickou část byly využity celkem 3 vzorky tohoto lišejníku. První vzorek byl nasbírán v roce 2012 na ostrově Krále Jiřího (King Georg Island), druhý vzorek pochází z ostrova Galindez, který se nachází na severním výběžku Antarktického poloostrova, a byl rovněž nasbírán v roce 2012, třetí vzorek pochází z blízkosti stanice J. G. Mendela, ostrova Jamese Rosse a byl nasbírán v roce 2013.

5. *Caloplaca sp.*

Zařazení v systému – čeleď: Teloschistaceae, řád: Teloschistales, třída: Lecanoromycetes, kmen: Ascomycota

Vzorek byl nasbírán v roce 2011 na ostrově Jamese Rosse na mechovišti pod Bibby Point, skalnatým územím, které se nachází v severovýchodním rohu Brandy Bay.

6. *Peltigera sp.*

Zařazení v systému – čeleď: Peltigeraceae, řád: Peltigerales, třída: Lecanormycetes, kmen: Ascomycota

Vzorek pochází s ostrova Jamese Rosse, z blízkosti polární stanice J. G. Mendela, kde byl sebrán 3. 2. 2008.

7. *Cladonia sp.*

Zařazení v systému – čeleď: Cladoniaceae, řád: Lecanorales, třída: Lecanoromycetes, kmen: Ascomycota

Vzorek byl nasbírán v Antarktidě v únoru 2013, na ostrově Jamese Rosse.

8. *Leptogium sp.*

Zařazení v systému – čeleď: Collemataceaa, řád: Lecanorales, třída: Lecanoromycetes, kmen: Ascomycota

Vzorek byl nasbírán v Antarktidě v únoru 2013, na ostrově Jamese Rosse.

## 6.2. Makrofotografie a mikrofotografie

Jako hlavní dokumentační metoda pro zachycení morfologické stavby lišejníkových stélek byly použity makrofotografie a mikrofotografie.

Lišejníky byly uchovávány ve zmraženém stavu při teplotách kolem  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Po vytažení byly pravidelně ve 24 hodinových intervalech vlhčeny v průběhu tří dnů a uchovávány při  $8\text{ }^{\circ}\text{C}$  na vlhkých filtračních papírech z důvodu obnovení fyziologického stavu aktivity lišejníků. Makrodokumentace stélek lišejníků byla prováděna pomocí digitálního fotoaparátu CANON SX 200 IS (Canon Inc., Japonsko) umístěným na stativu a stereomikroskopem LEICA MZ16 (Leica Microsystems GmbH, Německo) s digitálním fotoaparátem OLYMPUS C-5050 ZOOM (Olympus Corp., Japonsko) v laboratorních podmínkách.

## 6.3. Mikroskopické řezy lišejníků

Pro dokumentaci anatomické stavby lišejníkových stélek byly použity nativní řezy lišejníkových stélek. Řezy byly prováděny ručně nebo na přístroji Cryo-Cut mikrotom. Vzhledem k náročnosti ručních řezů, které nikdy neměly takovou tloušťku, která by umožňovalo co nejlepší pozorování jednotlivých anatomických vrstev lišejníků, bylo od této metody upuštěno.

Nativní mikroskopické řezy byly prováděny na přístroji Cryo-Cut microtom (American Optical Corp., USA). Nativní segmenty lišejníkových stélek byly na jednotlivých bločcích fixovány pomocí dvou směsí určených k přípravě kryo řezů. První směs byla komerčně dostupná směs vody, glycerolu a pryskyřice - Tissue Tek (Sakura Finetek Ltd., Japonsko). Druhá pak KRYO-želatina připravená z 250 ml pufrového roztoku PBS<sup>1</sup> (Phosphate Buffered Saline) s pH 7,2 a 12,5 g želatiny. Vše

<sup>1</sup> Receptura pufrovací směsi:

PBS	
Chemikálie	Množství [g]
NaCl	1,97
KCl	0,05
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	0,05
K <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	0,35
H <sub>2</sub> O [ml]	250

bylo rozpuštěno ve vodní lázni. Poté byla směs přefiltrována v laboratorní sušárně při teplotě 70 °C, čímž bylo zabráněno jejímu tuhnutí. Obě směsi se ukázaly jako velmi vhodné pro řezání nativních preparátů, při mikroskopickém pozorování nijak výrazně nezbarvovaly pozadí a nenarušovaly kontrast pozorovaných preparátů.

Křezání bločků bylo prováděno až po jejich celkovém zamražení na teplotu -30 °C. Řezy lišejníků byly přeneseny na rozehřáté podložní sklíčko. Poté se řezy nechaly několik hodin rovnat na plotýnce zahřáté na 37 °C. Následovala montáž řezů do směsi glycerolu a vody v poměru 1:1 a focení digitálním fotoaparát OLYMPUS C-410 (Olympus Corp., Japonsko) pod mikroskopem OLYMPUS mikroskop BX 41 (Olympus Corp., Japonsko) při zvětšení 10x, 20x a 40x.

Před samotným focením bylo zapotřebí vybrat vhodnou tloušťku řezů tak aby kvalita fotodokumentace byla co největší. Postupně byly vyzkoušeny tloušťky řezů 20 µm, 25 µm a 30 µm. Nakonec byla použita tloušťka 20 µm. Nesporná výhoda takto tenkých řezů však spočívá v tom, že při krájení a přenášení řezů na podložní sklíčko se nařezané segmenty lišejníků neuvolňují a samozřejmě také jsou při tenkých řezech velmi dobře viditelné jednotlivé anatomické vrstvy lišejníku.

#### **6.4. Časoběrná makrofotodokumentace**

Časoběrné makrofotografie jsou velmi výhodnou metodou k zachycení fyzikálních pohybů rostlin. V našem případě byly zachyceny fyzikální pohyby lišejníkových stélek při dvou procesech, kterým je stélka běžně vystavena v přírodních podmínkách. Byly to procesy vlhčení (hydratace) lišejníkové stélky a opačný proces, tedy její vysoušení (dehydratace). Sekvence byly pořízeny digitálním fotoaparátem CANON SX 200 IS (Canon Inc., Japonsko) a poté v programu QuickPHOTO CAMERA (PROMICRA, s.r.o., Česká Republika) z nich bylo vytvořeno video ve formátu avi (snímky jsou ve videích promítány rychlostí 25 snímků za sekundu).

Lišejník *Usnea antarctica* byl uchováván ve zmraženém stavu při -20 °C. Ihned po vytažení byl navlhčen a poté v laboratorních podmínkách (teplota v laboratoři se pohybovala kolem 22 °C) rozmrzal. Snímky byly foceny po intervalech 10 s intervalech po dobu 2 h. Vlhčení lišejníků je velmi rychlý proces, proto byly nejvýraznější pohyby



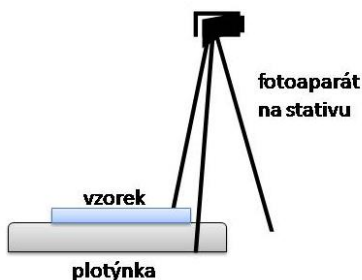
stélky zaznamenány v první půl hodině. Výsledné video tedy bylo vytvořeno pouze ze snímků získaných v tomto časovém intervalu.

Stejný již navlhčený lišejník *Usnea antarctica* byl po 24 hodinách využit k simulaci opačného procesu – vysychání lišejníkové stélky. Lišejník na 3 vrstvách vlhkého filtračního papíru a Petriho misce byl umístěn na plotýnku. Stélka lišejníku byla v takových podmínkách zahřátá přibližně na 25 °C. Zahřátí stélky na takovou (i vyšší) teplotu je běžné v antarktických podmínkách zejména pak v letních měsících, kdy je sluneční záření velmi silné. Snímky byly tentokrát foceny v intervalech 5 s po dobu 2 hodin. Bylo zjištěno, že vysychání lišejníkové stélky je pomalejší proces a stélka po uplynutí 2 hodin nebyla zcela vysušena. Pro simulaci vysychání je vhodnější delší časový úsek focení a také vyšší teplota stélky (30 °C). Za stejných podmínek proběhl tedy druhý experiment, kdy byl lišejník snímán v časovém intervalu 3 s po dobu 5 h.

Stejný postup byl aplikován na navlhčený lišejník *Umbilicaria antarctica*. Lišejník byl opět umístěn na 3 vrstvách filtračního papíru a Petrihomisce. Teplota stélky v těchto podmínkách tentokrát dosahovala k 36 °C. Snímky byly foceny po 3 s po dobu 2,5 h.

Stejný vysušený lišejník *Umbilicaria antarctica* byl po 24 hodinách opět navlhčen a v laboratorních podmínkách (teplota v laboratoři 21,6 °C) byla snímána (snímky po 3s v průběhu 1,5 h) jeho hydratace.

U všech těchto pokusů byla laboratoř zatemněna a lišejníky byly osvětleny pouze lampičkou.



**Obr 7.:** Zjednodušené schéma nastavení přístrojů při časosběrných fotografiích.  
Zdroj clipartu: <http://openclipart.org/detail/173435/camera-by-jammi-evil-173435>.

## 6.5. Chlorophyll fluorescence imaging

Měření fluorescence chlorofylu je velmi výhodná nedestruktivní metoda, která umožňuje snadno odvodit kvalitativní i kvantitativní fotosyntetické parametry. Má tedy velký význam při určování základních fyziologických (zejména pak produkčních a růstových) procesů rostlin (Barták 2011).

Fluorescence chlorofylu je jev, který je vyvolán absorpcí energie dopadajícího záření molekulami chlorofylu a následnou emisí záření zpět do okolí v podobě záření o větší vlnové délce. Intenzita a charakter fluorescence chlorofylu je dobrým ukazatelem absorpce energie dopadajícího záření a jejího využití v biochemických procesech.

V posledních desetiletích došlo k velkému rozvoji měřících a záznamových přístrojových technik fluorescence chlorofylu. V této práci byla použita metoda dvou i třírozměrného zobrazení fluorescence chlorofylu (chlorophyll fluorescence imagine) na antarktických zástupcích lišejníků. Podstatou této metody je zobrazení fotosyntetizujícího lišejníku buď v odstínech šedí nebo v nebo v nepravých barvách zobrazuje pro jednotlivý grafický pixel jak hodnotu fluorescenčních signálů (např.  $F_0$ ,  $F_M$ ,  $F_S$ ), tak hodnotu jednotlivých parametrů fluorescence chlorofylu, které mají přesný fyziologický význam (např.  $F_v/F_M$ ,  $\Phi_{PSII}$ ; Barták 2011). Ke sledování odezvy velikosti emise chlorofylu bylo využito metody saturačních pulzů.

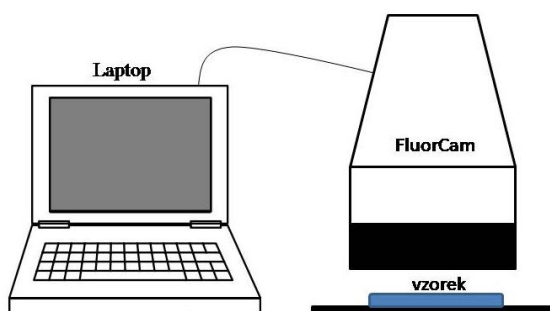
### Měření indukované fluorescence chlorofylu na ploše stélek (CFI)

Pro měření byl použit přístroj Handy FluorCam HFC-100 (PSI, Česká Republika), který byl připojen k počítači. Protokol byl zaznamenán softwarem (software Fluorcam 5.0, PSI, Česká republika) a převeden do vizualizační podoby videa pomocí programu FC3DView 1.5 (PSI, Česká republika).

#### *Protokol měření:*

Vzorek lišejníku byl před měřením zatemněn po dobu 5 minut pro aklimaci fotosyntetických procesů na tmu. Po temnostní aklimaci bylo během 3 s aplikováno slabé měřící záření (asi  $0,1 \mu\text{mol fotonů} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) a změřena základní fluorescence  $F_0$  (minimální výtěžek fluorescence po temnostní adaptaci), následoval silný saturační

záblesk ( $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) a změřená maximální fluorescence  $F_M$  (maximální výtěžek fluorescence po temnostní adaptaci). Po 29 sekundové relaxaci za tmy bylo aplikováno aktinické záření ( $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ; délka trvání 125 s), během něhož byly aplikovány 2 saturačné pulzy (127 a 157 s od počátku měření) a změřeno  $F_M'$  (maximální výtěžek fluorescence po světelné adaptaci). Poté následovala temnostní relaxace a ve 159 s byla změřena  $F_0'$  (minimální výtěžek fluorescence po světelné adaptaci). Jendotlivé parametry fluorescence byly využity pouze k vizualizaci plošné distribuce fluorescence chlorofylu lišejníků.



**Obr. 8:** Zjednodušené schéma měření fluorescence chlorofylu. Zdroj clipartu: <http://www.clker.com/clipart-14661.html>.

## 6.6. Didaktický přístup k vytvoření e-learningového portálu

Výukový portál je členěn do pěti hlavních kapitol. První kapitola *Život v extrémně chladných* podmínkách stručně charakterizuje klimatické, geografické a geologické podmínky Antarktidy s důrazem na ostrov Jamese Rosse, kde se nachází česká polární stanice. Druhá část *Antarktické lišejníky* je zaměřena na systematiku lišejníků, obsahuje také interaktivní klíč k jejich určování a v neposlední řadě charakterizuje rody antarktických lišejníků. Třetí část *Biologie lišejníků* se zabývá obecnou morfologickou a anatomickou stavbou lišejníků. Čtvrtá část *Stresová fyziologie lišejníků a stresová tolerance* shrnuje základní stresory, kterým jsou vystaveny lišejníky z polárních oblastí a základní adaptace a aklimace, které lišejníky využívají k přežití v těchto podmínkách. Poslední, pátá kapitola *Biochemie a sekundární metabolity lišejníků* se zabývá charakteristikou sekundárních metabolitů a jejich využitím nejen v systematice.

*Pro výukový portál byly vytvořeny:*

- Odborné texty, které návštěvníkům co nejvíce přibližují život lišejníků v extrémních podmínkách polárních oblastí se zaměřením na Antarktidu. Kromě geologických, klimatických a geografických podmínek charakterizují také stresové faktory, kterým jsou lišejníky vystaveny a aklimační a adaptační reakce lišejníků na ně. Texty rovněž obsahují charakteristiky rodů antarktických lišejníků s klíčem k jejich určování a v neposlední řadě také obecné informace týkající se jejich vnitřní a vnější stavby, rozmnožování a typické biochemie a sekundárních metabolitů.
- Slovník pojmů, který obsahuje zejména termíny vyskytující se v textech. Slovník je možno použít také samostatně.
- Testovací otázky, které mají za úkol ověřovat znalosti návštěvníků v různých částech portálu. Hned v úvodní části je vytvořen vstupní test, který by měl sloužit k motivaci studentů. Po jeho vyplnění se u špatně zodpovězených otázek objeví odkaz, který studenty nasměruje na kapitolu, v níž se správná odpověď nachází. Další sady testových otázek jsou u každé z pěti hlavních kapitol. V hlavní liště se pak nachází závěrečný test, jenž je náhodně vygenerován ze všech otázek, které se v portálu vyskytují.  
Testové položky jsou uzavřené i otevřené. Uzavřené položky jsou nejčastěji polytomické, které nabízejí výběr z více alternativ a dichotomické, nabízející výběr správné odpovědi pouze ze dvou možností. Z otevřených testových položek portál obsahuje doplňovačky a obrázky s chybějícím popisem.
- Různé dokumentační metody přibližující morfológickou a anatomickou stavbu lišejníkových stélek (makrofotografie, mikrofotografie, mikrofotografie nativních lišejníkových řezů). K zaznamenání fyzikálních pohybů lišejníkových stélek, ke kterým dochází při hydrataci a dehydrataci byla využita časoběrná fotodokumentace. Pomocí metody chlorophyll fluorescence imaging byla také vizualizovaná plošná distribuce fluorescence chlorofylu zaznamenávající důležité fyziologické procesy lišejníků.

## 7. Závěr

V průběhu zpracování diplomové práce vznikl multimediální výukový portál zaměřený na lišejníky z polárních oblastí, který se nachází na tomto odkazu:

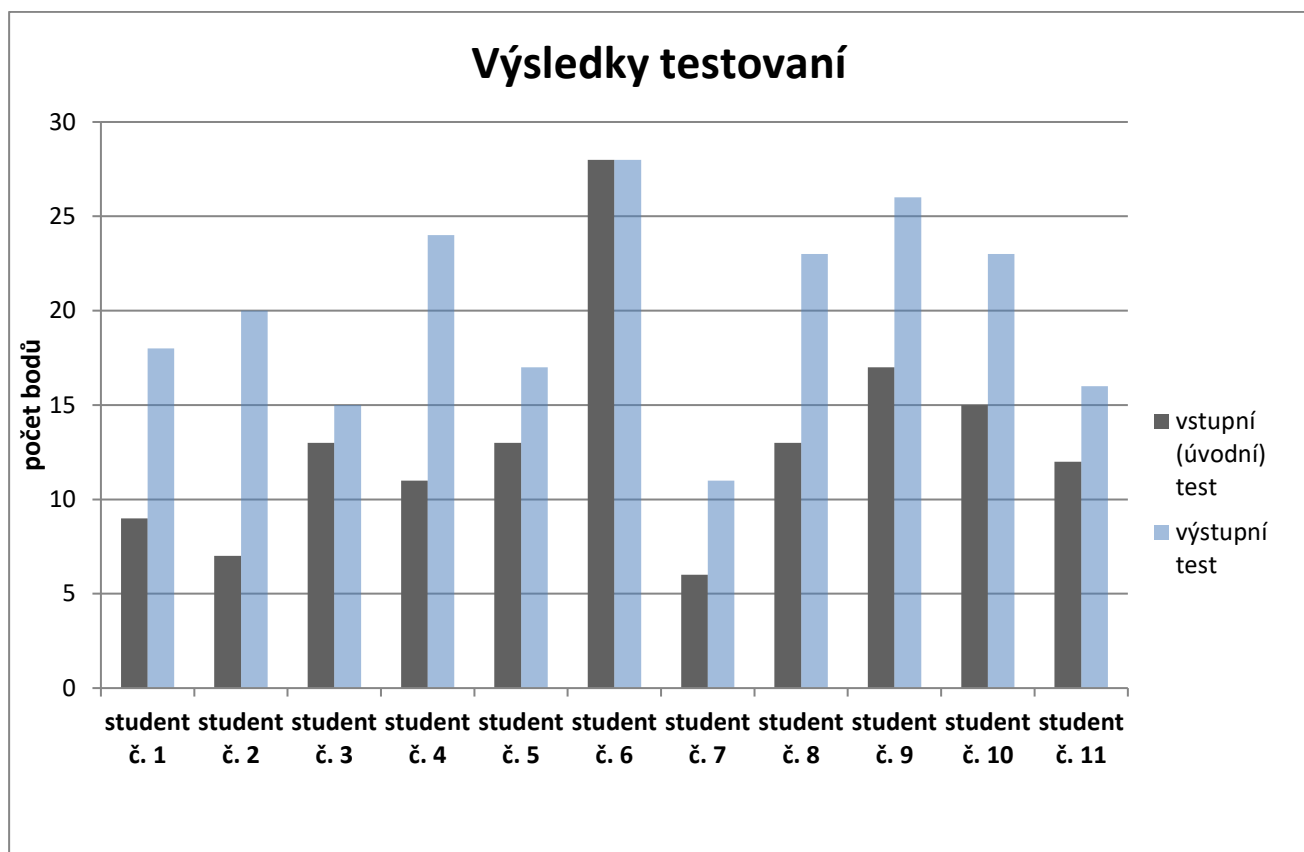
<https://is.muni.cz/auth/do/sci/UBZBiol/um/lisejniky/index.html>

Multimediální výukový portál je primárně určen pro studenty vysokých škol, zejména pak studenty biologických oborů Masarykovy Univerzity. V budoucnu by mohl sloužit jako doplňkový e-learningový materiál při výuce předmětů týkající se polární biologie, které jsou každoročně vyučovány na Ústavu experimentální biologie.

Při tvorbě tohoto e-learningového materiálu byl kromě rozsáhlého odborného textu kladen důraz na co největší spektrum dokumentačních metod, které by měly každému návštěvníkovi co nejlépe přiblížit a znázornit morfológickou, anatomickou stavbu lišejníkových stélek a také fyziologické procesy. Jednotlivé dokumentační metody jsou podrobně popsány v metodické části práce.

Všechny výše popsány obsah e-learningového portálu může být v budoucnosti doplňován jiným multimediálním obsahem. Nabízí se rozšíření lišejníkových druhů, jejichž vnější a vnitřní stavba byla dosud zaznamenána, o další zástupce lišejníků polárních oblastí (vzhledem k činnosti vědců Ústavu experimentální biologie zejména zástupců antarktických nebo arktických). Kromě toho je zvažováno také rozšíření portálu o specifiku lišejníkových biontů.

V závěrečné fázi vzniku byl portál otestován několika studenty, jejichž výsledky mohou sloužit jako kvalitativní hodnocení tohoto e-learningového materiálu. V následujícím grafu (Obr. 9) jsou zaznamenány výsledky vstupního (úvodního) testu a testu výstupního (závěrečného), který je vygenerován vždy ze šesti otázek z každé kapitoly. Oba testy tedy neobsahují stejné sady otázek. Je patrné, že výsledky studentů jsou u závěrečného testu lepší, což nasvědčuje tomu, že po nahlédnutí do e-learningového portálu byly jejich znalosti částečně obohaceny.



**Obr. 9:** Graf shrnující výsledky studentů, kteří testovali e-learningový portál. Z výsledků je patrné, že výsledky výstupního testu jsou stejné (v jednom případě) nebo vyšší než v testu vstupním (úvodním).

## 8. Seznam literatury

- Ahmadjian V.** (1993). The lichen symbiosis. New York: Wiley.
- Ahmadjian V.** (1995). Lichens are more important than you think. *BioScience* 45, 123–124.
- Aptroot A. & Alstrup V.** (1999). Three hyphomycetes isolated from the necrotic lichen *Cladonia rangiformis*. *Cryptogamie, Mycologie* 20, 189–191.
- Aptroot A. & van der Knaap W. O.** (1993). The lichen flora of Decemtion Island, South Shetland Island. *Nova Hedwigia* 56, 183-192.
- Arcangeli C., Zucconi L., Onori S. & Cannistraro S.** (1997). Fluorescence study on whole Antarctic fungal spores under enhanced UV irradiation. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 39, 258–264.
- Asahina Y. & Shibata S.** (1954). Chemistry of Lichen Substances. Tokyo: Japan Society for the Promotion of Science.
- Asplund J. & Gauslaa Y.** (2008). Mollusc grazing limits growth and early development of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* in broadleaved deciduous forests. *Oecologia* 155, 93–99.
- Bargagli R.** (2008). Antarctic Ecosystems. Environmental Contamination, Climate Change and Human Impact. Berlin: Springer-Verlag.
- Baross, J. A., Liston J. & Morita R. Y.** (1978). Incidence of *Vibrio* parahaemolyticus bacteriophages and other *Vibrio* bacteriophages in marine samples. *Applied Environmental Microbiology*, 36, 492-499.
- Barták M.** (2011). Indikace dopadů stresu na vitalitu in-vitro kultivovaných rostlin pomocí pokročilých metod fluorescence chlorofylu. In: Barták M., Hájek J., Dubová J.. *Rostlinné biotechnologie*. Brno: Masarykova univerzity, pp. 1-12.
- Barták M., Solhaug K. A., Vráblíková H. & Gauslaa Y.** (2006). Curling during dessication protects the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* against photoinhibition. *Oecologia* 149, pp. 553–560.
- Beckett R. P., Minibayeva F. V. & Kranner I.** (2008). Stress tolerance of lichens, In: Nash T. H. III (ed.) *Lichen Biology*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University

Press.

**Bialonska D. & Dayan F. E.** (2005). Chemistry of the lichen *Hypogymnia physodes* transplanted to an industrial region. *Journal of Chemical Ecology* 31, 2975 – 2991.

**Bold H. C. & Wynne M. J.** (1985). Introduction to the Algae. Structure and Reproduction. Englewood Cliffs: Prentice Hall.

**Brown A. D.** (1978). Compatible solutes and extreme water stress in eukaryotic micro-organisms. *Advances in Microbial Physiology* 17, 181–242.

**Büdel B.** (1992). Taxonomy of lichenized procaryotic blue-green algae. In: W. Reisser (ed.) *Algae and Symbioses*, Bristol: Biopress Limited, pp. 301–324.

**Büdel B., Karsten U. & Garcia-Pichel, F.** (1997). Ultraviolet-absorbing scytonemin and mycosporine-like amino acid derivatives in exposed, rock inhabiting cyanobacterial lichens. *Oecologia* 112, 165–172.

**Burke M. J., Gusta L. V., Quamme H. A., Weiser C. J. & Li P. H.** (1976). Freezing and injury in plants. *Annual Review of Plant Physiology* 27, 507–528.

**Burkholder P. R., Evans A. W., McVeigh I. & Thornton H. K.** (1944). Antibiotic activity of lichens. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 30, 250–255.

**Cockell C. S. & Knowland J.** (1999). Ultraviolet radiation screening compounds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 74, 311–345.

**Convey P.** (2000). How does cold constrain life cycles of terrestrial plants and animals?. *Cryo-Letters* 21, 73–82.

**Culberson C. F.** (1972). Improved conditions and new data for the identification of lichen products by a standardized thin-layer chromatographic method. *Journal of Chromatography* 72, 113–125.

**Culberson C. F., Culberson W. L. & Johnson A.** (1981). A standardized TLC analysis of  $\beta$ -orcinol depsidones. *The Bryologist* 84, 16–29.

**Culberson C. F., Culberson W. L. & Johnson A.** (1977). Nonrandom Distribution of an Epiphytic *Lepraria* on Two Species of *Parmelia*. *The Bryologist* 80, 201–203.

**Černohorský Z., Nádvorník J. & Servít M.** (1956). Klíč k určování lišejníků ČSR. Praha: Nakladatelství Československé akademie věd.

**D'Amico S., Collins T., Marx J. C., Feller G. & Gerday C.** (2006). Psychrophilic microorganisms: challenges for life. *Oecologia* 155, 93–99.



- De los Ríos A., Wiezchos J., Sancho L. G. & Ascaso C.** (2004). Exploring the physiological state of continental Antarctic endolithic microorganisms by microscopy. *FEMS Microbiology Ecology* 50, 143–152.
- Denton G. H. & Karlén W.** (1973) Lichenometry: its application to Holocene moraine studies in southern Alaska and Swedish Lapland. *Arctic Antarctic and Alpine Research* 5, 347–372.
- Dodge C. W. & Baker G. E.** (1938). The second byrd Antarctic expedition - botany II. Lichen and lichen parasites. *Annals of the Missouri botanical Garden* 25, 515–718.
- Dudley S. A. & Lechovicz M. J.** (1987). Losses of polyol through leaching in subarctic lichens. *Plant Physiology* 83, 813–815.
- Elix J. A.** (1999). Detection and identification of secondary lichen substances: contributions by the Uppsala school of lichen chemistry. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 32, 103–121.
- Elster J. & Benson E. E.** (2004). Life in the polar terrestrial environment with a focus on algae and cyanobacteria. In: Fuller B. J., Lane N. & Benson E. E. (Eds.), *Life in the Frozen State*, Boca Raton: CRC Press, pp. 111–150.
- Elster J., Mixa P., Prošek P., Suchánek A., Venera Z. & Vícha O.** (2006). The Czech Antarctic Station of Johann Gregor Mendel - from project to realization. Brno: Masaryk University.
- Fahselt D.** (1994). Carbon metabolism in lichens. *Symbiosis* 17, 127–182.
- Fahselt D. & Alstrup V.** (1997). Visualization of extracellular deposits in recent and subfossil Umbilicaria hyperborea. *Lichenologist* 29, 547–557.
- Feofilova E. P., Tereshina V. M. & Gorova I. B.** (1994). Changes in carbohydrate composition of fungi during adaptation to thermostress. *Microbiology* 63, 442–445.
- Friedman E. I. & Sun H. J.** (2005). Communities adjust their temperature optima by shifting producer-to-consumer ration, shown in lichens as models: I. Hypothesis. *Microbial Ecology* 49, 523–527.
- Friedmann E. I.** (1977). Microorganisms in Antarctic desert rock from dry valleys and Dufek Massif. *Antarctic Journal Of the United States* 12, 6–10.
- Garcia-Pichel F., Wingard C. E. & Castenholz R. W.** (1993). Evidence regarding the UV sunscreen role of a mycosporine-like compound in the cyanobacterium

*Gloeocapsa* sp. *Applied and Environmental Microbiology* 59, 170–176.

**Gardner C. R. & Mueller D. M. J.** (1981). Factors affecting the toxicity of several lichen acids: effect of pH and lichen acid concentration. *American Journal of Botany* 68, 87-95.

**Georlette D.** (2004). Some like it cold: biocatalysis at low temperatures. *FEMS Microbiological Reviews* 28, 25-42.

**Grant W. D.** (2004). Life at low water activity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359, 1249–1267.

**Grube M. & de Los Ríos A.** (2001). Observations on *Biatoropsis usnearum*, a lichenicolous heterobasidiomycete, and other gall-forming fungi, using different microscopical techniques. *Mycological Research* 105, 1116–1122.

**Haffelner J.** (1993). *Acarospora* und *Pleopsisidium* – zwei lichenisierte Acomyceten-gattungen (Lecanorales) mit zahlreichen Konvergenzen. *Nova Hedwigia* 56, 281–305.

**Hájek J., Váczi P., Barták M., Smejkal L., & Lipavská H.** (2009). Cryoprotective role of ribitol in *Xanthoparmaelia somloensis*. *Biologia Plantarum* 53 (4), 677–684.

**Hale M. E.** (1983). *The Biology of Lichens*. 3rd edn. London: Edward Arnold.

**Hauck M., Willenbruch K., & Leuschner C.** (2009). Lichen substances prevent lichens from nutrient deficiency. *Journal of Chemical Ecology* 35, 71 – 73.

**Hawksworth D. L. & Honegger R.** (1994). The lichen thallus: a symbiotic phenotype of nutritionally specialized fungi and its response to gall producers. In: Williams M. A. J. (ed.) *Plant Galls: Organisms, Interactions, Populations*. Oxford: Clarendon Press, pp. 77–98.

**Hawksworth D. L.** (1982). Secondary fungi in lichen symbioses: parasites, saprophytes and parasymbionts. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 52, 357–366.

**Hawksworth D. L.** (1988). The fungal partner. In: Galun M. (ed.) *CRC Handbook of Lichenology*. Boca Raton: CRC Press, 35–38.

**Hawksworth, D. L. & Hill, D. J.** (1984). *The Lichen-forming Fungi*. Glasgow: Blackie.

- Heal O. W., Flanagan P. W., French D. D., & MacLean Jr.S. F.** (1981). Decomposition and accumulation of organic matter in tundra. In: L. C. Bliss, O. W. Heal & J. J. Moore (Eds.), *Tundra Ecosystems: A Comparative Analysis*. London: Cambridge University Press, 587-634
- Honegger R.** (1992). Lichens: mycobiont-photobiont relationships. In: Reisser W. (ed.) *Algae and Symbioses. Plants, Animals, Fungi, Viruses, Interactions Explored*, Bristol: Biopress, 255–275.
- Hyvärinen M., Koopmann R., Hormi O. & Tuomi J.** (2000). Phenols in reproductive and somatic structures of lichens: a case of optimal defence? *Oikos* 91, 371–375.
- Jordan B. R.** (1996). The effects of ultraviolet-B radiation on plants: A molecular perspective. In: Callow J. A., ed. *Advances in botanical research*, Vol. 22. London, UK: Academic Press Ltd, 97–162.
- Kalina T. & Váňa J.** (2005). *Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii*. Praha: Karolinum.
- Kilias R.** (1981). Revision gesteinsbewohnender Sippen der Flechtengattung *Catillaria* Massal. In Europe. *Herzogia* 5, 209–448.
- Kogej T., Wheeler M. H., Riřner, T. L. & Gunde-Cimerman N.** (2004). Evidence for 1,8-dihydroxynaphthalene melanin in three halophilic black yeasts grown under saline and non-saline conditions. *FEMS Microbiological Lettre* 232: 203–209.
- Kranner I., Beckett R. P., Hochman A. & Nash T. III** (2008). Desiccation tolerance in lichens: a review. *Bryologist* 111, 576–593.
- Lange O. L., Büdel B., Meyer A. & Kilian E.** (1993). Further evidence that activation of net photosynthesis by dry cyanobacterial lichens requires liquid water. *Lichenologist* 25, 175–189.
- Lawrey J. D. & Diederich P.** (2003). Lichenicolous fungi: interactions, evolution, and biodiversity. *Bryologist* 106, 81–120.
- Lawrey J. D.** (1986). Biological Roles of Lichen Substances. *The Bryologist* 89, 111-122.
- Levitte J.** (1980). Responses of plants to environmental stresses I. Chilling, freezing, and high temperature stresses. London: Academic Press, pp 497.

- Lewis-Smith R. I.** (1984). Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic. In: R. M. Laws (ed.), *Antarctic Ecology*. London: Academic Press, pp. 230-236.
- Luo H., Yamamoto Y., Kim J. A., Jung J. S., Koh Y. J., & Hur J.-S.** (2009). Lecanoric acid, a secondary lichen substance with antioxidant properties from *Umbilicaria antarctica* in maritime Antarctica (KingGeorge Island). *Polar Biology* 32, 1033 – 1040.
- Margesin R., & Schinner F.** (1994). Properties of cold-adapted microorganisms and their potential role in biotechnology. *Journal of Biotechnology* 33, 1-14.
- Molnár K. & Farkas E.** (2010). Current results on biological activities of lichen secondary metabolites: a review. *Zeitschrift für Naturforschung* 65C, 157–173.
- Morgan-Kiss R. M., Priscu J. C., Pockock T., Gudynaite-Savitch L. & Huner N. P. A.** (2006). Adaptation and acclimation of photosynthetic microorganisms to permanently cold environments. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 70 (1), 222-252.
- Morita R. Y.** (1975). Psychrophilic bacteria. *Bacteriological Reviews* 39, 144-167.
- Nash T. H.** (2008). *Lichen Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nienow J. A. & Friedmann E. I.** (1993). Terrestrial lithophytic (rock) communities. In: E.I. Friedmann, (ed.) *Antarctic microbiology*. Wiley-Liss, New York: 343–412.
- Nylander W.** (1866). Circa novum in studio Lichenum criterium chemicum. *Flora* 49, 198–201.
- Ochyra R.** (1998). *The moss flora of King Georg island Antarctica*. Cracow: Polish academy of science, W. Szafer institut of Botany Publisher.
- Óvstedal D. O. & Lewis Smith R. I.** (2001). *Lichen of Antarctica and South Georgia*. Cambridge: Cambridge university Press.
- Pavel V.** (2012). Mendlova polární stanice v země kamení a chladného slunce. *Časopis Ochrana přírody* 5, 28–31.

**Ponder M., Vishnivetskaya T., McGrath J. & Tiedje J.** (2004). Microbial life in permafrost: extended times in extreme conditions. In: B. J. Fuller, N. Lane, & E. E. Benson (Eds.), *Life in the Frozen State*. Boca Raton: CRC Press, pp. 151-169.

**Printzen C.** (1995). Die Flechtengattung *Biatora* in Europa. *Bibliotheca Lichenologica* 60, 1-275.

**Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W. & Moore D. M.** (1992). *The Lichen Flora of Great Britain and Ireland*. London: Nature History Museum Publications.

**Rambold G. & Triebel D.** (1992). The inter-lecanoralean associations. *Bibliotheca Lichenologica* 48, 3–201.

**Santesson R.** (1993). *The lichen and lichenicolous fungi of Sweden and Norway*. Lund, SBT-förlaget, pp. 240.

**Seckbach J. & Grube M.** (2010). *Symbioses and stress*. Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer.

**Seckbach J.** (2007). *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments*. Dordrecht: Springer.

**Schroeter B., Green T. G. A., Kappen L. & Seppelt R. D.** (1994). Carbon dioxide exchange at subzero temperatures. Field measurements on *Umbilicaria aprina* in Antarctica. *Cryptogamic Botany* 4, 233–241.

**Siple P. A.** (1938). The Second Byrd Antarctic Expedition - Botany. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 25, 467–514.

**Stocker-Wörgötter E.** (2008), Metabolic diversity of lichen-forming ascomycetous fungi: culturing, polyketide and shikimate metabolite production, and PKS genes. *Natural Product Reports* 25, 188–200

**Solhaug K. A. & Gauslaa Y.** (2004). Photosynthates stimulate the UV-B induced fungal anthraquinone synthesis in the foliose lichen *Xanthoria parietina*. *Plant Cell Environmental* 27, 167–176.

- Tearle P. V. (1987).** Cryptogamic carbohydrate release and microbial response during spring freeze-thaw cycles in Antarctic fellfield fines. *Soil Biology and Biochemistry* 19, 381–390.
- Torres A., Hochberg M., Pergament I., Smoun R., Niddam V., Dembitsky V. M., Temina M., Dor I., Lev O., Srebnik M. & Enk C. D. (2004).** A new UV-B absorbing mycosporine with photoprotective activity from the lichenized ascomycete *Collema cristatum*. *European Journal of Biochemistry* 271, 780–784.
- Triebel D. & Rambold G. (1988).** Cecidonia und Phacopsis (Lecanorales): zwei lichenicole Pilzgattungen mit cecidogenen Arten. *Nova Hedwigia* 47, 279–309.
- Tschermak-Woess E. (1988).** The algal partner. In: M. Galun (ed.) *CRC Handbook of Lichenology*, Boca Raton: CRC Press, pp. 39–92.
- van den Hoek C., Jahns H. M. & Mann D. G. (1993).** *Algen*, 3. Auflage. Stuttgart: Thieme.
- Vincent W. F. (2002).** Cyanobacterial dominance in the polar regions. In: B. A. Whitton, & M. Potts (Eds.). *The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space*. New York: Kluwer Academic Publishers, pp. 321–340.
- Vincent W. F. (2007).** Cold tolerance in cyanobacteria and life in the cryosphere. In: J. Seckbach (Ed.), *Algae and cyanobacteria in extreme environments*. Dordrecht: Springer-Verlag, pp. 289–304.
- Vitikainen O. (1998).** Taxonomic notes on neotropical species of *Peltigera*. In: *Lichenology in Latin America: History, Current Knowledge and Applications*, ed. M. P. Marcelli and M. R. D. Seaward, pp. 135–139.
- Volkman M., Whitehead K., Rüttgers H., Rullkötter J. & Gorbushina, A. A. (2003).** Mycosporine-glutamicol-glucoside: a natural UV absorbing secondary metabolite of rockinhabiting microcolonial fungi. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 17, 897–902.
- Wachtmeister C. A. (1956).** Identification of lichen acids by paper chromatography, *Botanischer Notiser*, 109, 313–324.

- Weinstein R. N., Montiel P. O. & Johnstone K.** (2000). Influence of growth temperature on lipid and soluble carbohydrate synthesis by fungi isolated from fellfield soil in the maritime Antarctic. *Mycologia* 92, 222–229.
- Weinstein R. N., Montiel P. O. & Johnstone K.** (2000). Influence of growth temperature on lipid and soluble carbohydrate synthesis by fungi isolated from fellfield soil in the maritime Antarctic. *Mycologia* 92, 222–229.
- Wessels D. C. J. & Schoeman P.** (1988). Mechanism and rate of weathering of Clarens sandstone by an endolithic lichen. *South African Journal of Science* 84, 274–277.
- White P. L., Wynn-Williams D. D. & Russell N. J.** (2000). Diversity of thermal responses of lipid composition in the membranes of the dominant culturable members of an Antarctic fellfield soil bacterial community. *Antarctic Science* 12, 386–393.
- Wynn-Williams, D. D.** (1980). Seasonal fluctuations in microbial activity in Antarctic moss peat. *Biological Journal of the Linnean Society* 14, 11–28.
- Young H. & Patterson V. J.** (1982). A UV protective compound from *Glomerella cingulata* – amycosporine. *Photochemistry and Photobiology* 21, 1075–1077.

***Seznam internetových zdrojů:***

1. <http://www.ecophotoexplorers.com/antarcticastations.asp>
2. [bgrg.org/pages/education/alevel/coldenvirons/Lesson%202.htm](http://bgrg.org/pages/education/alevel/coldenvirons/Lesson%202.htm)
3. <http://openclipart.org/detail/173435/camera-by-jammi-evil-173435>
4. <http://www.clker.com/clipart-14661.html>

