

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Veronika Veselá**

Porovnání diverzity volně žijících a symbiotických řas u lišejníkových symbióz

Comparing the diversity of free-living and symbiotic algae in lichen symbioses

Bakalářská práce

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

Praha, 2021



# Prohlášení

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

V Praze 17. 4. 2021

.....

Veronika Veselá



# Poděkování

Děkuji svému školiteli doc. Mgr. Pavlu Škaloudovi, Ph.D. za vlídný přístup a pomoc při tvorbě této bakalářské práce a prof. RNDr. Jiřímu Neustupovi, Ph.D. za to, že ve mně vzbudil zájem o algologii. Děkuji i celému algologickému týmu za přátelské přijetí a všechny rady a nápady vztahující se k této práci.



# Anotace

Tato práce pojednává o diverzitě volně žijících fotobiontů lišejníků ze třídy Trebouxiophyceae (Chlorophyta). V úvodu je shrnut vývoj pohledu na možnost samostatného života fotobiontů. Hlavní část práce obsahuje seznam rodů fotobiontů lišejníků s jejich popisem, taxonomickým zařazením a rešerší nálezů těchto organismů v publikacích o biodiverzitě volně žijících aerofytických a půdních řas. Součástí práce je i tabulka se známými druhy fotobiontů lišejníků ze třídy Trebouxiophyceae.

Klíčová slova: Trebouxiophyceae, *Trebouxia*, zelené řasy, fotobiont, lišejník, diverzita

# Abstract

This work discusses the diversity of free-living lichen photobionts belonging to the class Trebouxiophyceae (Chlorophyta). The introduction summarises the change in perspective on the possibility of existence of free-living photobionts. The main part of this work contains a list of lichen photobiont genera with their description and taxonomical classification. In addition, I summarize published records and of these organisms in studies focusing on diversity of aerophytic and soil algae. The work also contains a list of known lichen photobionts species of the class Trebouxiophyceae.

Keywords: Trebouxiophyceae, *Trebouxia*, green algae, photobiont, lichen, diversity



# Obsah

Úvod.....	2
Volně žijící symbionti lišejníků .....	4
Trebouxiophyceae .....	4
Trebouxiales .....	5
Watanabeales .....	10
<i>Elliptochloris</i> -clade.....	12
Prasiolales .....	14
Chlorellales .....	16
Trebouxiophyceae incertae sedis.....	17
Závěr.....	21
Seznam literatury .....	24
Přílohy.....	35

# Úvod

Lišejníky jsou organismy tvořené dvěma základními komponenty: houbovým partnerem (mykobiontem), který tvoří většinu stélky lišejníku, a řasovým nebo sinicovým partnerem (fotobiontem), který houbě poskytuje sacharidy. Duální podstatu lišejníků objevil Simon Schwendener (1829–1919) už v roce 1867 a lišejníky se tak staly prvním pozorovaným mutualisticky-symbiotickým systémem. Tato teorie však byla většinou lichenologů až do konce 19. století odmítána (Honegger, 2000). Nové výzkumy ve stélce lišejníků objevily kromě fotobionta a mykobionta velkou diverzitu dalších organismů, např. bakterie fixující dusík, což by mohlo být pro lišejníky, které nemají sinicového fotobionta, potenciálně velmi výhodné (Grube *et al.*, 2009). V lišejnících bylo nalezeno i velké množství hub, které však neměly funkci mykobionta (=endolichenické houby) (U'Ren *et al.*, 2012; Spribille *et al.*, 2016).

Rozmnožování lišejníků může zahrnovat tvorbu asexuálních propagulí obsahujících oba symbiotické partnery nebo může docházet k tvorbě sexuálních spor mykobionta, které se pak musí setkat s vhodnou řasou, aby vytvořily nový lišejník (Armaleo *et al.*, 2019). K rozšiřování lišejníků mohou přispívat i roztoči (Stubbs, 1995; Meier, Scherrer a Honegger, 2002).

Názvy lišejníků jsou odvozovány od názvů houbového partnera (Tschermak-Woess, 1988). Počet druhů mykobiontů je odhadovaný na 17500 (Nelsen *et al.*, 2011) a velmi výrazně tak převyšuje počet fotobiontů lišejníků (zhruba 100 druhů řas a sinic patřících do asi 40 různých rodů). Diverzita fotobiontů je však z velké části ještě neprozkoumaná (Tschermak-Woess, 1988).

Povaha vztahu obou symbiontů není zcela jasná. Většinou se popisuje jako tzv. mutualismus, tedy oboustranně prospěšné soužití obou partnerů. Ahmadjian (1993) však hovoří o kontrolovaném parazitismu – zdá se totiž, že více výhod ze soužití získává houba a volně žijící fotobiont dosahuje často vyšší rychlosti růstu než lichenizovaný. Mykobiont může také fotobionta ve stélce lišejníku zcela obalit, a dokonce vytvořit haustoria, která mohou proniknout do buňky řasového partnera (Nash, 1996).

Asi 90 % lišejníků obsahuje eukaryotické fotobionty ze skupiny Chlorophyta. Zbytek fotobiontů tvoří různé druhy sinic, *Heterococcus caespitosus* ze skupiny Xanthophyceae (Tschermak-Woess, 1988), několik málo hnědých řas ze skupiny Phaeophyceae (Sanders, Moe a Ascaso, 2004) a *Apophlaea* sp. ze skupiny Rhodophyta (Kohlmeyer a Volkmann-Kohlmeyer, 1998 cit. dle Thüs *et al.*, 2011).

*Trebouxia* a *Asterochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), nejběžnější rody fotobiontů lišejníků, vstupují do asociace zejména s houbami z řádů Lecanorales a Teloschistales (Ascomycota). Sinice *Nostoc* je nejběžnějším fotobiontem řádu Peltigerales (Ascomycota) a tropické řady

lichenizovaných hub (např. Arthoniales, Ostropales, Pyrenulales a Trypetheliales) nejčastěji hostí fotobionty ze skupiny Trentepohliales. Naproti tomu čeled' Verrucariaceae tvoří lišejníky s celou paletou různých druhů fotobiontů (např. s výše zmíněnými „exotickými“ fotobionty ze skupin Xanthophyceae, Phaeophyceae a Rhodophyta) (Thüs *et al.*, 2011). Úplný přehled všech nalezených druhů fotobiontů ze skupiny Trebouxiophyceae přikládám do přílohy.

Zelené řasy vstupující do lišejníkových asociací mají většinou jednoduchou morfologii a tvoří kokální, vláknité anebo sarcinoidní formy. Rozmnožují se hlavně asexuálně (s výjimkou řádu Trentepohliales) produkcí spor nebo dělením buněk. Určování těchto řas je velmi náročné (protože v lichenizovaném stavu je jejich morfologie často pozměněna) a většinou se neobejde bez kultivace (Nash, 1996).

V minulosti byla často zpochybňována možnost existence volně žijících fotobiontů, které jsou tématem této práce. Podle Vernona Ahmadjiana se např. zástupci rodu *Trebouxia* vyskytují ve volně žijícím stavu pouze sekundárně (a dosti vzácně) a pochází vždy z lišejníkových propagulí (soredií a izídií) (Ahmadjian, 1988). S tímto tvrzením nesouhlasila např. Elisabeth Tschermak-Woess, která popsala četné nálezy buněk rodu *Trebouxia* „absolutně oprostěných od jakýchkoli hyf hub“ na různých lokalitách (Tschermak-Woess, 1978). Výskyt volně žijících řas rodu *Trebouxia* potvrdil např. i P. Bubrick (Bubrick, Galun a Frebsdorff, 1984), A. Mukhtar (Mukhtar, Garty a Galun, 1994) a mnoho dalších autorů. Dnes je většina řas vyskytujících se v lišejnících považována za fakultativní fotobionty (to znamená, že mohou žít i volně, nezávisle na mykobiontovi) (Nash, 1996).

Existuje velké množství literatury zaměřené na diverzitu volně žijících terestrických řas a na diverzitu fotobiontů lišejníků, ale pravděpodobně neexistuje žádná práce popisující diverzitu volně žijících řasových symbiontů lišejníků. Tato práce tak bude možná prvním počinem na toto téma a může přinést zajímavé výsledky.

Cílem této práce je vytvořit seznam volně žijících symbiontů lišejníků (jen terestrických, aerofytických) patřících do třídy Trebouxiophyceae (Chlorophyta), taxonomicky je zařadit, popsat a porovnat diverzitu volně žijících a symbiotických řas u lišejníkových symbiotických asociací.

# Volně žijící symbionti lišejníků

## Trebouxiophyceae

Chlorophyta (zelené řasy) patří spolu s linií Streptophyta do skupiny Viridiplantae (zelené rostliny). K oddělení těchto dvou linií rostlin došlo asi před 700 miliony let. K této události mohlo přispět velké zalednění Země v období tzv. kryogénu. Přesná doba divergence těchto dvou linií však není známa (odhady se velmi liší) (Becker, 2013). Chlorofytní linie zahrnuje naprostou většinu druhové diverzity zelených řas. Členové této skupiny obývají mořské, suchozemské i sladkovodní prostředí a vyznačují se značnou morfoloogickou různorodostí (obr. 1) a charakteristickým uspořádáním aparátu bičíku. Chlorophyta zahrnuje několik početných tříd: převážně mořské Ulvophyceae a Prasinophyceae, převážně sladkovodní Chlorophyceae a v neposlední řadě Trebouxiophyceae (Leliaert *et al.*, 2012).



Obr. 1: Morfoloogická diverzita zelených řas (Leliaert *et al.*, 2012)

Třída Trebouxiophyceae byla poprvé popsána na základě analýzy molekulárních dat (sekvence 18S rRNA) v roce 1995 jako skupina s nebičíkatými vegetativními buňkami, jednobuněčnou, sarcinoidní

nebo vláknitou stélkou, bazálními tělísky bičíků orientovanými proti směru pohybu hodinových ručiček, asexuální reprodukci pomocí autospor a zoospor a s mitózou zahrnující tvorbu fykoplastu (Friedl, 1995).

Zástupci třídy Trebouxiophyceae se vyskytují hlavně v suchozemském, případně sladkovodním prostředí, a některé druhy dokonce zasahují do moří (Leliaert *et al.*, 2012). Spousta druhů vstupuje do vztahu s houbami a tvoří lišejníkovou stélku (Romeike *et al.*, 2002; Thüs *et al.*, 2011). Jiné duhy ztratily schopnost fotosyntézy a staly se z nich volně žijící heterotrofové nebo parazité (Ueno, Urano a Suzuki, 2003; Pombert *et al.*, 2014). Některé Trebouxiophyceae (např. z čeledi Chlorellaceae) jsou využívány v biotechnologiích (Škaloud *et al.*, 2014).

Z fylogenetického hlediska jsou Trebouxiophyceae sesterskou skupinou Chlorophyceae a Ulvophyceae a můžeme je dál dělit (na základě molekulárních studií) na čtyři hlavní skupiny: Chlorellales, Trebouxiales, Microthamniales, Watanabeales a Prasiolales (Leliaert *et al.*, 2012; Lemieux, Otis a Turmel, 2014; Li *et al.*, 2021). Povaha vztahů mezi jednotlivými liniemi zůstává nejasná, a některé studie dokonce zpochybňují monofylii celé třídy (Leliaert *et al.*, 2012). Rody byly zařazeny do řádů podle Darienko *et al.*, 2016 (pokud není uvedeno jinak).

## Trebouxiales

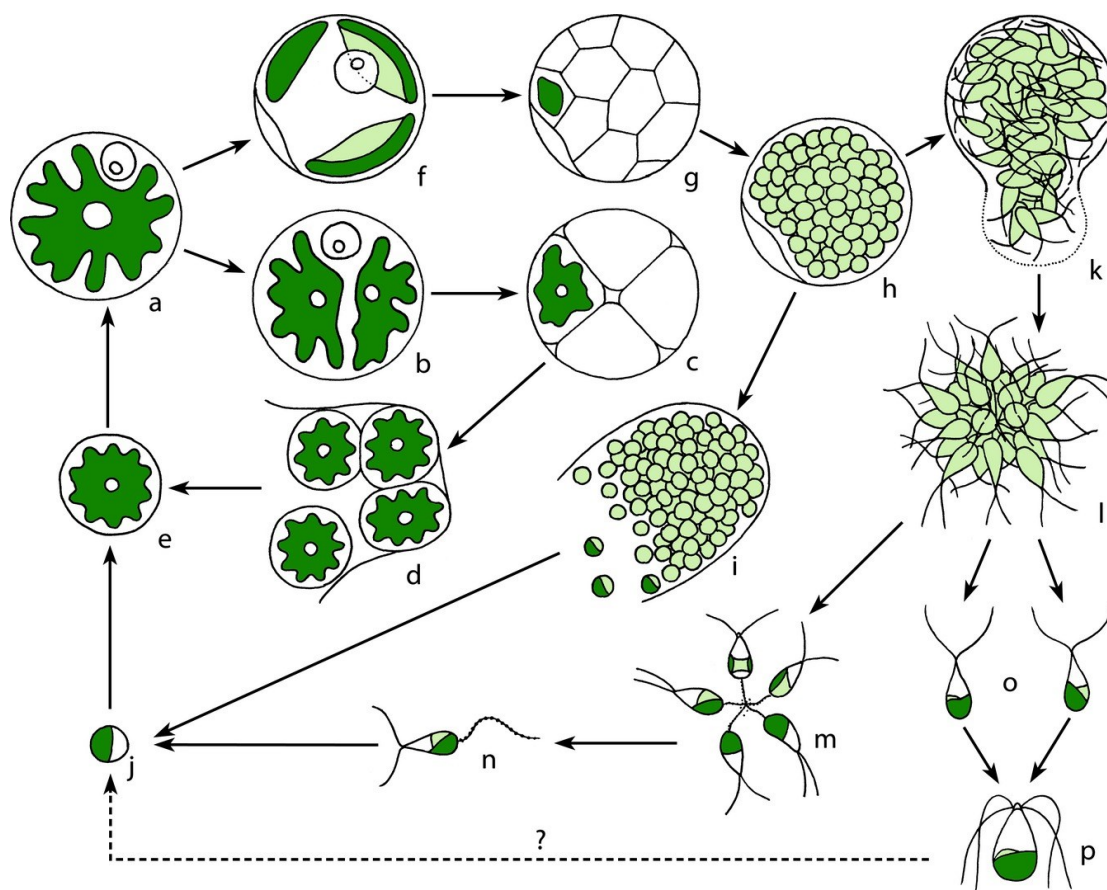
### *Asterochloris*

*Asterochloris* je jedním z nejběžnějších, nerozšířenějších a zároveň nejdiverzifikovanějších rodů fotobiontů lišejníků (Škaloud *et al.*, 2015). V současnosti rod zahrnuje 19 druhů (Guiry, 2021), z nichž velká část byla objevena nebo vyčleněna z rodu *Trebouxia* teprve nedávno a je zde předpoklad velké kryptické diverzity (Škaloud a Peksa, 2010; Škaloud *et al.*, 2015). Stélku lišejníků tvoří *Asterochloris* většinou spolu s mykobionty z čeledí Cladoniaceae a Stereocaulaceae (Muggia, Leavitt a Barreno, 2018).

Původně byli zástupci tohoto rodu součástí rodu *Trebouxia*. K prvnímu osamostatnění došlo v roce 1980, kdy byl popsán *Asterochloris phycobiontica* izolovaný z lišejníku *Varicellaria carneonivea* (Tschermak-Woess, 1980). Krátce poté byl však *Asterochloris* přeřazen zpět do rodu *Trebouxia* (Tschermak-Woess, 1989). K definitivnímu osamostatnění rodu došlo v roce 2010 (Škaloud a Peksa, 2010). *Asterochloris* patří do řádu Trebouxiales a je blízce příbuzným rodům *Trebouxia* a *Myrmecia* (Škaloud *et al.*, 2015).

Morfologie buňky je jednoduchá, většinou sférická, někdy i oválná nebo hruškovitá s tenkou buněčnou stěnou, která může být místy i ztlustlá. Jméno získal tento rod díky hvězdicovitému chloroplastu, který je v buňce jen jeden jediný a vybíhají z něho různě tvarované laloky zasahující

až k okrajům buňky. Hluboce členěný chloroplast je jedním z hlavních morfologických znaků, které odlišují tento rod od rodu *Trebouxia*. Důležitým znakem je i přítomnost jednoho nebo několika pyrenoidů. Nepohlavní rozmnožování probíhá pomocí aplanospor a zoospor, někdy také pomocí autospor. Pohlavní rozmnožování je velmi vzácné a bylo pozorováno zatím jen u jednoho druhu (*A. woessiae*) (Škaloud *et al.*, 2015).



Obr. 2: Znárodnění životního cyklu. (a) Vegetativní buňka. (b-e) Autosporogeneze. (f-n) Aplanosporogeneze a zoosporogeneze. (o, p) Pohlavní rozmnožování. (Škaloud *et al.*, 2015)

Molekulárně byl výskyt volně žijících řas *Asterochloris* sp. potvrzen ve dvou studiích: v srsti lenochodů žijících v Jižní a Střední Americe (Suutari *et al.*, 2010) a na kůře stromů rostoucích v submediteránní oblasti (Fiesa, Piran – Slovinsko a Cernizza, Duino – Itálie) (Kulichová, Škaloud a Neustupa, 2014). Autoři druhého článku zdůrazňují, že se při sběru vyhýbali habitatům s výskytem lišejníků a pečlivě odstranili všechny izolované kusy jejich stélek. Druh *Asterochloris excentrica* byl izolován z půdy v horské tundře Severního Uralu. Vzorek však pochází ze společenstva dominovaného lišejníky *Cladonia rangiferina* a *Flavocetraria nivalis* a nelze tak vyloučit, že byla nalezená řasa v lichenizovaném stavu (Novakovskaya *et al.*, 2020). Další dva záznamy o výskytu tohoto druhu pocházejí z půdních vzorků (Andreyeva a Chaplygina, 2007; Andreyeva a Chaplygina, 2006 cit. dle Patova a Novakovskaya, 2018). Druh *Asterochloris italiana* (= *Trebouxia italiana*) byl nalezen na žulovém skalním výchozu levého břehu ukrajinské řeky Jižní Bug. Sběrná místa však vykazovala vysoké procento pokrytí lišejníky (40–90 %) (Mikhailyuk, Demchenko a Kondratyuk,

2003). Andreyeva a Chaplygina, 2006 a Andreyeva, 2005 hlásí nálezy druhu *A. magna* v půdě (Patova a Novakovskaya, 2018). Zmínky o nelichenizovaných kortikálních buňkách rodu *Asterochloris* popisuje i Neustupa a Štifterová, 2013 a Štifterová a Neustupa, 2015. V obou případech však nebylo možné vyloučit, že nalezené buňky patří k rodu *Trebouxia*.

## *Myrmecia*

*Myrmecia* je kokální řasa s buňkami kulovitěho, vejčitého nebo hruškovitého tvaru, které mohou tvořit mnohobuněčné svazky. Buněčná stěna může být místy ztlustlá. Chloroplast je parietální, šálkovitý, na okrajích zvlněný a rozdělený do 2–4 laloků. Nepohlavní rozmnožování probíhá pomocí zoospor, aplanospor (až 128) nebo také autospor (4–8) (Ettl a Gärtner, 2013).

Z devíti známých a akceptovaných druhů (Guiry, 2021) byly dosud potvrzeny pouze dva druhy (*M. biatorellae* a *M. israelensis*) jako fotobionti lišejníků (rody *Psora*, *Placidium* a *Heteroplacidium* z čeledi Verrucariaceae) (Thüs *et al.*, 2011; Moya *et al.*, 2018).

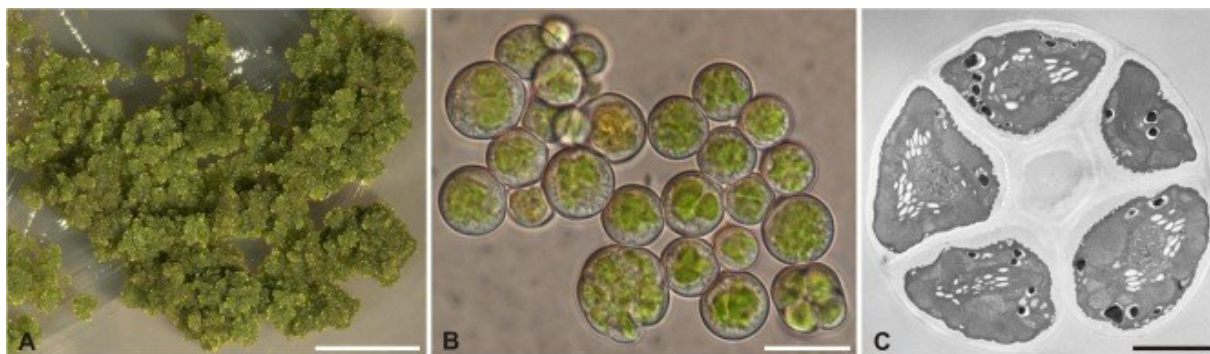
Volně žijící *M. biatorellae* se často vyskytuje v aridních oblastech (Flechtner, Johansen a Clark, 1998; Vinogradova *et al.*, 2004; Flechtner, Johansen a Belnap, 2008; Venter *et al.*, 2015), nicméně existují i záznamy z tundry na severovýchodě Ruska (Andreyeva, 2005 cit. dle Patova a Novakovskaya, 2018). Poměrně početné jsou i nálezy tohoto druhu v jeskyních (Roldán *et al.*, 2004; Vinogradova, Nevo a Wasser, 2009). Roldán a Hernández-Mariné, 2009 ho například izolovali z biofilmu na povrchu stalaktitu v jeskyni Collbató (Španělsko). Zajímavým místem nálezu jsou i žulové stěny historických budov v Galicii (Španělsko) (Rifón-Lastra a Noguerol-Seoane, 2001). Kromě kamenitých substrátů (Vinogradova *et al.*, 2004) porůstá tento druh často půdu (Khaybullina *et al.*, 2010; Bakieva *et al.*, 2012), kůru stromů (Khaybullina *et al.*, 2010), písek (Schulz *et al.*, 2016) a přežívá i v hadcových půdách (Venter *et al.*, 2015).

*Myrmecia israelensis* (= *Friedmannia israelensis*) je stejně jako předchozí druh často zaznamenávána v aridních (Friedmann, Lipkin a Ocampo-Paus, 1967; Grondin a Johansen, 1993; Büdel *et al.*, 2009) a semiaridních (Johansen, Ashley a Rayburn, 1993) oblastech a na kamenitých substrátech (Friedmann, Lipkin a Ocampo-Paus, 1967) včetně žuly (Vázquez-Nion *et al.*, 2016). Molekulárně byl její výskyt potvrzen v poušti Namib (Büdel *et al.*, 2009) a na památkách ze seznamu světového dědictví v Santiago de Compostela (Vázquez-Nion *et al.*, 2016).

## *Trebouxia*

Zástupci nejpočetnějšího a nejběžnějšího rodu fotobiontů lišejníků (Nash, 1996) byli zpočátku rozděleni do několika různých rodů – *Trebouxia*, *Pseudotrebouxia* a *Asterochloris*. Rod *Pseudotrebouxia* byl vyčleněn kvůli odlišnostem v asexuálním rozmnožování (Archibald, 1975), nicméně byl na základě morfologických pozorování a později i molekulárních dat odmítnut (Kroken

a Taylor, 2000). *Asterochloris* a *Trebouxia*, rody, které se liší morfologií chloroplastů (Škaloud *et al.*, 2015), byly definitivně odděleny deset let poté (Škaloud a Peksa, 2010). Výše zmíněné rody se liší i ekologicky. Zatímco *Asterochloris* preferuje mykobionty z čeledí Cladoniaceae a Stereocaulaceae, *Trebouxia* tvoří stélku lišejníků častěji s čeleděmi Parmeliaceae and Lecanoraceae (Muggia, Leavitt a Barreno, 2018).



Obr. 3: (A) Kultura *T. impressa*. (B) Buňky *T. cf. arboricola*. (C) Autospora *T. cf. arboricola*. (Muggia *et al.*, 2020)

Ve vegetativních buňkách má *Trebouxia* ukrytý velký axiální chloroplast s alespoň jedním pyrenoidem. Rozmnožuje se pomocí zoospor se dvěma bičíky stejné délky nebo (častěji) pomocí aplanospor (Archibald, 1975). V lišejníkové stélce se vyskytují pouze nepohyblivá stádia s redukovaným chloroplastem (Nash, 1996). 26 taxonomicky akceptovaných druhů (Guiry, 2021) je partnerem asi 20 % všech druhů lišejníků (Rambold a Triebel, 1992 cit. dle Kroken a Taylor, 2000). Reálná druhová diverzita tohoto rodu bude pravděpodobně daleko vyšší, protože velká část objevených linií ještě nebyla formálně popsána, a navíc jsou stále hlášeny nové, neznámé linie na úrovni druhu (Muggia *et al.*, 2020).

Přestože byla v minulosti některými autory zpochybnována existence volně žijících příslušníků rodu *Trebouxia* (Ahmadjian, 1988) a jiní autoři její existenci nepopírali, ale považovali ji za velmi vzácnou (Bubrick, Galun a Frebsdorff, 1984), patří tento rod k těm nejčastějším rodům fotobiontů, se kterými se můžeme setkat i volně v přírodě. Molekulární studie potvrzují přítomnost blíže neurčené řasy tohoto rodu (*Trebouxia* sp.) v srsti lenochodů z Jižní a Střední Ameriky (Suutari *et al.*, 2010), na stěnách zříceniny hradu v Německu (Hallmann *et al.*, 2013) a v jeskyni ve Španělsku (Urzi *et al.*, 2010). Kromě tropických deštných pralesů (Neustupa, 2001a; Suutari *et al.*, 2010) najdeme tohoto fotobionta i v pouštích (Friedmann, Lipkin a Ocampo-Paus, 1967; Samolov *et al.*, 2020) a v prostředí tundry (Elster *et al.*, 1999; Garraza *et al.*, 2011; Novakovskaya *et al.*, 2020), kde se však často vyskytují společenstva s převahou lišejníků (Novakovskaya *et al.*, 2020) a nalezené řasy tak mohou být v lichenizovaném stavu.

*Trebouxia* vyhledává poměrně často antropogenní prostředí. Vyskytuje se v jámách po těžbě uhlí (Lukešová, 2001), na stromech v těsné blízkosti elektráren znečišťujících ovzduší (Ismail *et al.*,

2019) a velmi často bývá součástí biofilmů pokrývajících fasády domů a jiné stavby (Rindi a Guiry, 2004; Barberousse *et al.*, 2006; Hallmann *et al.*, 2013). Byla nalezena například i na historických budovách bývalého koncentračního tábora v Osvětimi (Nowicka-Krawczyk *et al.*, 2014). Běžným biotopem jsou i jeskyně (Roldán a Hernández-Mariné, 2009; Vinogradova a Mikhailyuk, 2009; Vinogradova, Nevo a Wasser, 2009; Popović *et al.*, 2019; van Vuuren *et al.*, 2019). Tato ubikvitní řasa bývá jedním z prvních organismů kolonizujících prostředí sterilizované požárem (Johansen, Ashley a Rayburn, 1993; Mukhtar, Garty a Galun, 1994). Kromě výše zmíněných substrátů roste *Trebouxia* na stromech (Wylie a Schlichting, 1973; Štifterová a Neustupa, 2017), v půdě (Macentee, 1970; Macentee, Schreckenberga a Bold, 1972; Carson a Brown, 1976; Mikhailyuk *et al.*, 2018) a v mechu (Škaloud, 2009).

Nejčastěji nalézaným druhem je *T. arboricola*. Molekulárně byla potvrzena v biologické půdní krustě v poušti Namib (Büdel *et al.*, 2009). Morfologicky pak v půdě (Andreyeva, 2009; Dirborne a Ramanujam, 2017), na skalách a kamení (Škaloud, 2009; Stoyneva a Gärtner, 2009), na kůře stromů (Gupta, 2008; Kharkongor a Ramanujam, 2014), na mrtvém dřevě (Smith a Stephenson, 2010), v jeskyni (Stoyneva a Gärtner, 2009) a na neobvyklých substrátech, jakými je třeba plodnice choroše *Fomes fomentarius* (Stoyneva, Uzunov a Gärtner, 2014) nebo náhrobní kámen na historickém hřbitově v Bratislavě (Uher, 2008). *T. aggregata* byla zaznamenána na žule (Rifón-Lastra a Noguerol-Seoane, 2001; Mikhailyuk, 2013), v půdě (Flechtner, Johansen a Belnap, 2008) a opadu z dubu (Maltsev a Maltseva, 2018) a na plodnici choroše *Trametes versicolor* (Videv *et al.*, 2017). Zavada a Simoes, 2001 izolovali z bazidiokarpu stejného druhu houby blíže neurčeného zástupce rodu *Trebouxia* a naznačili, že by oba organismy mohly mít vztah podobající se lichenismu. Nepředložili pro to však žádné přesvědčivé důkazy.

Molekulárně potvrzený výskyt linie blízké příbuzné druhu *T. corticola* pochází ze vzorků vzduchu na Havaji (Singh, Wade a Sherwood, 2018). Morfologicky je druh dále potvrzen v půdě tundry na severovýchodě Ruska (Andreyeva a Chaplygina, 2006 cit. dle Patova a Novakovskaya, 2018). Molekulární studie potvrzují i přítomnost druhu *T. impressa* ve vzduchu (Genitsaris, Moustaka-Gouni a Kormas, 2011) a na víku popelnice, kde však bylo v těsné blízkosti řasy přítomno i značné množství hyf hub (Hallmann *et al.*, 2016). Nález druhu podobného *T. gigantea* pochází ze skály (Mikhailyuk, 2013) a z půdy (Andreyeva a Chaplygina, 2006; Andreyeva, 2005 cit. dle Patova a Novakovskaya, 2018). *T. incrustata* byla nalezena na žule (Mikhailyuk, Demchenko a Kondratyuk, 2003), *T. decolorans* na fasádě (Vojtková, 2017), *T. anticipata* na žule (Rifón-Lastra a Noguerol-Seoane, 2001), *T. potteri* v mechu (Škaloud, 2009), *T. jamesii* na žule (Mikhailyuk, 2013) a *T. cladoniae* v pouštní půdě (Cameron, 1960).

## *Vulcanochloris*

Sesterským rodem k *Asterochloris* je teprve nedávno popsáný *Vulcanochloris*. Všechny tři známé druhy (*V. canariensis*, *V. guanchorum* a *V. symbiotica*) byly izolovány z lišejníku *Stereocaulon vesuvianum* rostoucím na magmatických horninách. Oba rody jsou si morfologicky velmi podobné, ale liší se přítomností sférických zářezů na pyrenoidu u rodu *Vulcanochloris* (Vančurová *et al.*, 2015) a vykazují i rozdílné ekologické preference. *Vulcanochloris* toleruje teplejší a sušší klimatické podmínky (Vančurová *et al.*, 2018). Je možné, že v minulosti byly (navzájem i s rodem *Trebouxia*) zaměňovány. Vzhledem k tomu, že byl tento rod popsán teprve nedávno, se ještě neobjevil v člancích o diverzitě volně žijících řas.

## Watanabeales

### *Chloroidium*

Rod *Chloroidium* zahrnuje převážně elipsoidní kokální druhy (po přeřazení rodu *Parachloroidium* i sférické (Darienko, Lukešová a Pröschold, 2018)), které byly v minulosti řazeny do příbuzenstva druhu *Chlorella vulgaris*. Tyto řasy (např. *Chlorella saccharophila*, *Chlorella ellipsoidea*, *Chlorella angusto-ellipsoidea* a *Chlorella viscosa*), izolované z nejrůznějších prostředí, byly v nedávné době na základě mnoha znaků (morfologie, reprodukce, ekofyziologie a kombinace SSU a ITS rDNA sekvencí) přeřazeny do rodu *Chloroidium* (Darienko *et al.*, 2010; Darienko, Lukešová a Pröschold, 2018). Bylo popsáno i několik zcela nových druhů (Darienko, Lukešová a Pröschold, 2018).

Všech deset v současnosti akceptovaných druhů (Guiry, 2021) se vyznačuje elipsoidním až vejčitým tvarem buňky ohraničeným relativně tenkou buněčnou stěnou, která s věkem tloustne, parietálním laločnatým nebo bezlaločnatým chloroplastem a reprodukcí pomocí nestejně velkých autospor. Od podobné řasy *Chlorella vulgaris* se zástupci tohoto rodu liší produkcí ribitolu (metabolitu produkovaného typicky v reakci na osmotický stres) (Darienko *et al.*, 2010). Oproti ostatním „*Chlorella-like*“ řasám, z nichž většina je zastoupena jedním nebo dvěma poměrně vzácně se vyskytujícími druhy, *Chloroidium* je široce rozšířeným rodem obývajícím nejrůznější typy prostředí včetně vody (Darienko, Lukešová a Pröschold, 2018) a stélky lišejníků (druhy *Chloroidium ellipsoideum*, *C. angustellipsoideum* a *C. saccharophilum* (Thüs *et al.*, 2011; Vančurová, 2012).

*Chloroidium ellipsoideum* (= *Chlorella ellipsoidea*) je asi nejběžnějším volně žijícím druhem fotobiontů lišejníků. Na mnoha místech patří k nejhojnějším druhům aerofytických řas (Lukešová, 2001; Hoffmann, 2005; Štifterová a Neustupa, 2015) a někde tvoří i makroskopické porosty (Mikhailyuk, 2008). Molekulárně je druh potvrzen z popelnici pokrývajícího biofilmu v Německu (Hallmann *et al.*, 2013) a z kůry borovice černé a dubu šípáku ze dvou různých submediteránních

lokalit (Kulichová, Škaloud a Neustupa, 2014). Dokáže se přizpůsobit mrazu (Broady, 1984; Elster *et al.*, 1999) i horku a suchu (Flechtner, Johansen a Clark, 1998; Fathi a Zaki, 2003). *Ch. ellipsoideum* se velmi často vyskytuje na antropogenní činností ovlivněných substrátech (Neustupa a Škaloud, 2005; Škaloud, Neustupa a Škaloudová, 2008) a možná i díky schopnosti produkce osmoticky aktivních látek (ribitol) (Darienko *et al.*, 2010) toleruje i zasolené půdy (Sommer, Karsten a Glaser, 2020). Někdy dokonce patří na podobných extrémních antropogenních stanovištích k dominantním druhům (Lukešová a Hoffmann, 1996; Lukešová, 2001). Tato řasa však nedokáže tolerovat vzduch silně znečištěný částicemi prachu (PM10), naopak ke zvýšeným koncentracím ozonu se zdá být velmi odolná (Freystein, Salisch a Reisser, 2008).

Zástupci tohoto druhu jsou schopni porůstat nejrůznější typy materiálů. Časté jsou jejich nálezy na fasádách budov a zdech (Schlichting, 1975; Rifón-Lastra a Noguerol-Seoane, 2001; Rindi a Guiry, 2004; Barberousse *et al.*, 2006; Wasserbauer *et al.*, 2014), na různých druzích stromů (Czerwik a Mrozinska, 2000; Johansen *et al.*, 2007; Khaybullina *et al.*, 2010; Štifterová a Neustupa, 2017), na žule (Rifón-Lastra a Noguerol-Seoane, 2001; Mikhailyuk, Demchenko a Kondratyuk, 2003; Mikhailyuk, 2008), pískovci (Hoffmann, 2005; Škaloud *et al.*, 2008) a v písku (Schulz *et al.*, 2016). Zcela běžný je i výskyt v půdě (Durrell, 1964; Zancan, Trevisan a Paoletti, 2006; Stoyneva a Gärtner, 2009; Bakieva *et al.*, 2012; Glaser *et al.*, 2018). Tento druh byl zaznamenán i ve vzorcích vzduchu (North a Davis, 1988; Chu, Tneh a Ambu, 2013) a v jeskyních (Vinogradova a Mikhailyuk, 2009; Vinogradova, Nevo a Wasser, 2009).

Stejně jako předchozí druh je *Ch. saccharophilum* (= *Chlorella saccharophila*) často izolováno z půd (Zancan, Trevisan a Paoletti, 2006; Andreyeva, 2009; Dirborne a Ramanujam, 2017), včetně těch antropogenně silně ovlivněných (Lukešová a Komárek, 1987; Lukešová, 2001; Škaloud, Neustupa a Škaloudová, 2008), z kůry stromů (Freystein, Salisch a Reisser, 2008; Neustupa a Škaloud, 2010; Štifterová a Neustupa, 2017) a ze vzduchu (Parrando a Davis, 1972; North a Davis, 1988). Stejně jako předchozí druh nedokáže tolerovat vysoké koncentrace polétavého prachu (Freystein, Salisch a Reisser, 2008). Přestože se *Ch. saccharophilum* vyskytuje často subtropích a tropech (Neustupa a Škaloud, 2010; Kharkongor a Ramanujam, 2014; Dirborne a Ramanujam, 2017), mnoho záznamů o jeho výskytu pochází i z Antarktidy (Broady, 1984; Mataloni, Tell a Wynn-Williams, 2000; Cavacini, 2001), Arktického permafrostu (Vishnivetskaya, 2009) a dalších chladných oblastí (Elster *et al.*, 1999). Naopak z pouští nepochází žádný z nalezených záznamů o výskytu tohoto organismu.

Jediný molekulárně potvrzený nález druhu *Chloroidium lichenum* (= *Ch. angusto-ellipsoideum*, *Chlorella angustoellipsoidea*) pochází z víka popelnice (Hallmann *et al.*, 2016). Tento druh se na některých lokalitách vyskytuje jen ve velmi malém množství (Neustupa a Albrechtová, 2003; Štifterová a Neustupa, 2017), jinde (skála) je schopen tvořit makroskopické porosty (Mikhailyuk, Demchenko a Kondratyuk, 2003). Roste epifyticky na kůře stromů (Neustupa a Škaloud, 2010; Štifterová a Neustupa, 2017) i na jehlicích smrku (Neustupa a Albrechtová, 2003).

## *Elliptochloris*-clade

### *Coccomyxa*

*Coccomyxa* je poměrně početný a široce rozšířený rod (Darienko *et al.*, 2015), který v současnosti zahrnuje 34 taxonomicky uznávaných druhů (Guiry, 2021). Rod byl popsán už v roce 1901 (Schmidle, 1901), přesto je jeho taxonomie stále málo prozkoumána (Muggia *et al.*, 2011).

Tvar buňky je vřetenovitý, elipsoidní, nebo téměř kulovitý, a navíc může být dorzoventrálně zploštělý. Buňky tvoří mikroskopické i makroskopické kolonie, které jsou spojeny slizem. U starších kolonií tvoří sliz soustředné kapsy kolem obvodu buněk. Rozmnožuje se obvykle pomocí 2–4 autospor (Ettl a Gärtner, 2013). Od podobného rodu *Pseudococcomyxa* lze tento rod odlišit na základě jediného morfologického znaku – tvaru a umístění slizové kapsy (Muggia, Leavitt a Barreno, 2018). Podle některých autorů však není vhodné tento znak používat k odlišování těchto dvou rodů, protože produkce slizu se liší v závislosti na kultivačních podmínkách (Darienko *et al.*, 2015).

*Coccomyxa* obývá téměř všechna prostředí kromě moře (Darienko *et al.*, 2015). Tam se však může vyskytovat jako parazit slávky jedlé (Rodríguez *et al.*, 2008). Některé druhy přežívají i v extrémních prostředích (Malavasi *et al.*, 2016). Vyskytuje se v lišejnících (Asco- i Basidiomycota) a nalezena byla i v jinanu dvojlaločném (Darienko *et al.*, 2015). V lichenizovaném stavu do buněk nevstupují haustoria mykobionta, jsou pouze navázána na povrch buňky (Muggia *et al.*, 2011). V lišejnících se vyskytují druhy *C. glaronensis*, *C. icmadophilae*, *C. mucigena*, *C. solorinae*, *C. ovalis* a *C. thallosa* (Ettl a Gärtner, 2013). Lichenizované a volně žijící druhy jsou si však blízcí příbuzní a může být velmi těžké je od sebe odlišit (Malavasi *et al.*, 2016).

Jediná molekulární studie potvrdila přítomnost volně žijící řasy blízcí příbuzní druhu *Coccomyxa mucigena* na polyethylenovém víku popelnice v německém Göttingenu (Hallmann *et al.*, 2016). Buňky druhu *C. cf. solorinae* (jako *C. cf. solorinae-saccatae* a *C. cf. solorinae-croceae*) byly detekovány v půdních vzorcích z dubového lesa v Ardenách (Belgie) (Hoffmann, Ector a Kostikov, 2007). Další nálezy tohoto druhu pocházejí z půdních vzorků odebraných na různých lokalitách v Rusku (Andreyeva, 2009; Gezen *et al.*, 1994 cit. dle Patova a Novakovskaya, 2018). Z našeho území (povodí řeky Křemelná, Šumava) pochází nález *C. cf. thallosa* z povrchu půdy (Neustupa *et al.*, 2002).

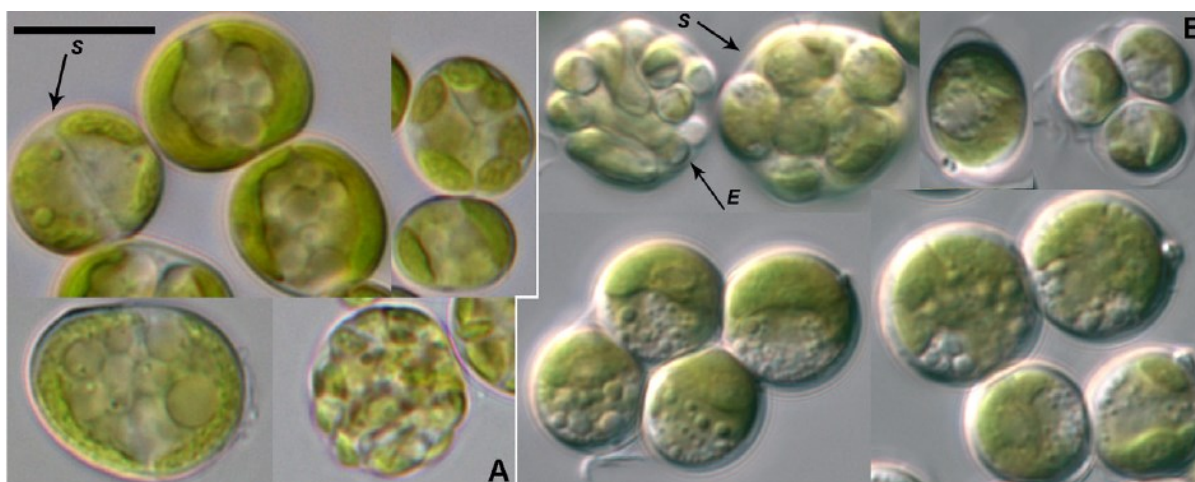
### *Elliptochloris*

Rod *Elliptochloris* (spolu s rodem *Pseudochlorella*) byl původně řazen do skupiny „*Chlorella* a podobné zelené řasy“. Tyto rody je totiž velmi náročné odlišit, protože vykazují značnou fenotypovou plasticitu a někdy jim chybí charakteristické znaky. Fylogenetické analýzy však

ukázaly, že oba rody jsou si příbuzné jen vzdáleně a patří do dvou odlišných řádů (*Elliptochloris-clade* a *Prasiolales*) (Darienko, Gustavs a Pröschold, 2016).

*Elliptochloris*, v současnosti zahrnující osm akceptovaných druhů (Guiry, 2021), tvoří elipsoidní až kulovité, někdy mírně nepravidelné buňky s jedním jádrem. Chloroplasty se mohou velmi lišit tvarem – mohou být parietální, proužkovité nebo dutě kulovité, dvojlaločné, síťovité nebo bezlaločnaté s pyrenoidem i bez pyrenoidu. Rozmnožování probíhá pomocí dvou typů autospor – 2–4 velkých sférických (S-typ) nebo 16–32 menších protáhlých (E-typ). Oba typy autospor se často vyskytují současně (Darienko, Gustavs a Pröschold, 2016).

Typový druh *Elliptochloris bilobata*, pro který je charakteristický hluboce dělený parietální chloroplast a přítomnost mnoha průhledných „kapiček“ ve středu buňky, je potvrzeným fotobiontem lišejníků (např. čeled' *Verrucariaceae*) (Thüs *et al.*, 2011). *E. marina* zase vstupuje do symbiózy s korálnatci (sasanky rodu *Anthopleura*) (Letsch *et al.*, 2009).



Obr. 4: (A) *E. bilobata*. (B) *E. subsphaerica*. (Darienko, Gustavs a Pröschold, 2016)

*Elliptochloris bilobata* je široce rozšířeným volně žijícím druhem. Tatiana Mikhailyuk po četných nálezích této řasy na žulových skalních výchozech (Mikhailyuk, Demchenko a Kondratyuk, 2003; Mikhailyuk, 2008, 2013) (kde často patřila k dominantním druhům) předpokládá u rodu *Elliptochloris* preferenci skalnatých a kamenitých substrátů (Mikhailyuk, 2008). *Elliptochloris bilobata* je však mnohem častěji nalézán v půdách nejrůznějších podnebných pásem, zejména v lesích (Hoffmann, Ector a Kostikov, 2007; Temraleeva *et al.*, 2015; Dirborne a Ramanujam, 2017; Glaser *et al.*, 2018). Druh se hojně vyskytuje i v půdním prostředí horské tundry (Novakovskaya a Patova, 2013; Patova a Novakovskaya, 2018; Novakovskaya *et al.*, 2020), naopak nebyl zaznamenán výskyt v poušti. Stejně jako *Diplosphaera chodatii* patří *Elliptochloris bilobata* k druhům velmi tolerantním ke znečištění vzduchu a dobře se mu tak daří i v centru Lipska (Freystein, Salisch a Reisser, 2008). S touto řasou se dále setkáme na Antarktidě (Garraza *et al.*, 2011; Borchhardt *et al.*,

2017), ale také třeba v tropickém deštném pralese (Neustupa, 2001a). Zajímavým habitatem je i jeskyně (Vinogradova, Nevo a Wasser, 2009).

## Prasiolales

### *Diplosphaera*

Zástupci rodu *Diplosphaera* jsou nejběžnějšími fotobionty lišejníků z čeledi Verrucariaceae. Rod je na základě morfologických znaků jen velmi těžko odlišitelný od rodu *Stichococcus* (liší se jen tím, že tvoří dvoubuněčné shluky) a přesné vymezení hranic obou rodů je nejasné. Rod patří do řádu Prasiolales (Thüs *et al.*, 2011) a je blízce příbuzný rodu *Stichococcus* (Medwed *et al.*, 2021).

Podle AlgaeBase je jediným taxonomicky akceptovaným druhem *Diplosphaera chodatii* (Guiry, 2021). Její kulovité až elipsoidní buňky se vyskytují samostatně, nebo tvoří dvoubuněčné shluky a mohou být obklopeny slizem. Chloroplast je šálkovitý, parietální s pravidelně uspořádanými membránami thylakoidů. Někdy je pozorovatelný pyrenoid (Medwed *et al.*, 2021).

*Diplosphaera chodatii* patří k nejběžnějším druhům fotobiontů, se kterými se lze setkat i ve volně žijícím stavu. Obývá celou škálu nejrůznějších prostředí a substrátů. Můžeme ji najít jak v pouštích (Vinogradova *et al.*, 2004; Büdel *et al.*, 2009), tak v prostředí, které je většinu času pokryto sněhem a ledem (Elster *et al.*, 1999; Borchhardt *et al.*, 2017; Ilchibaeva *et al.*, 2018). Zajímavé je, že *Diplosphaera* je jediným rodem z řádu Prasiolales, který se vyskytuje v pouštích (Hodač *et al.*, 2016). Přežívá i v antropogenní činností výrazně pozmeněných půdách (Lukešová a Hoffmann, 1996; Lukešová, 2001; Neustupa a Škaloud, 2005; Škaloud, Neustupa a Škaloudová, 2008), a někdy tam dokonce patří k nejhojnějším druhům (Sommer, Karsten a Glaser, 2020). Nevadí jí ani prachem znečištěný vzduch měst (Freystein, Salisch a Reisser, 2008). Obývá i písčité duny (Schulz *et al.*, 2016). Porůstá nejrůznější substráty – půdu (Neustupa, 2001b; Škaloud *et al.*, 2008; Mikhailiyuk *et al.*, 2018), kůru stromů (Johansen *et al.*, 2007; Štifterová a Neustupa, 2017), mech (Škaloud, 2009) a skály a jeskyně (Vinogradova a Mikhailiyuk, 2009; Vinogradova, Nevo a Wasser, 2009). Na některých lokalitách patří mezi velmi hojné druhy (Elster *et al.*, 1999; Mikhailiyuk, Demchenko a Kondratyuk, 2003; Flechtner, Johansen a Belnap, 2008; Samolov *et al.*, 2020).

### *Pseudochlorella*

*Pseudochlorella* (původně *Chlorellopsis*, Zeitler 1954) je dalším rodem, který se morfologicky velmi podobá rodu *Chlorella* (Darienko, Gustavs a Pröschold, 2016). Vyznačuje se kokálním typem stélky s buňkami elipsoidního až kulovitěho tvaru s tenkou a hladkou buněčnou stěnou. Buňky mohou tvořit skupiny a mohou být obaleny slizovou kapsou. Obsahují žlábkovitý nebo deskovitý chloroplast s kulovitým pyrenoidem. Rozmnožuje se pomocí 2–16 elipsoidních autospor (Ettl a

Gärtner, 2013). Od rodu *Chlorella* se liší tvorbou „balíčků“ buněk. Podobným rodem je i *Elliptochloris*, se kterým *Pseudochlorella* sdílí tvorbu autospor S typu a E typu. Oba rody však patří do zcela jiných čeledí – *Pseudochlorella* do Prasiolales a *Elliptochloris* do *Elliptochloris-clade* (Darienko, Gustavs a Pröschold, 2016).

Typový druh *P. pyrenoidosa* byl izolován z lišejníků *Lecidea assimilata* a *L. granulosa* (Zeitler, 1954). Dnes jsou známy další dva akceptované druhy (Guiry, 2021). Některé řasy tohoto druhu vyhledávají extrémní podmínky. Kmen blízký *P. pringsheimii* byl například izolován z extrémně kyselého prostředí dolu v Japonsku (Hirooka *et al.*, 2014). *P. pyrenoidosa* byla nalezena např. v půdě v italských Dolomitech (Ettl a Gärtner, 2013) nebo na opuštěném poli v severovýchodní Itálii (Zancan, Trevisan a Paoletti, 2006).

## *Stichococcus*

*Stichococcus*, v minulosti tradičně řazený do řádu Ulotrichales (Mattox a Bold 1962; Printz 1964; Ramanathan 1964; Burrell 1988 cit. dle Handa *et al.*, 2003) a později Klebsormidiales (Mattox a Stewart 1984; Graham 1990 cit. dle Handa *et al.*, 2003), je kokální řasa tvořící shluky po dvou buňkách nebo krátké řetězky, které se snadno rozpadají na jednotlivé cylindrické buňky s tenkou buněčnou stěnou, které mohou být zahnuté a na okrajích zaoblené. Chloroplasty jsou parietální, někdy s nahým pyrenoidem. *Stichococcus* se rozmnožuje rozpadem vláken, dělením buněk (Ettl a Gärtner, 2013) nebo (u druhu *S. ampuliformis*) zvláštním způsobem připomínajícím pučení (Handa *et al.*, 2003). Tento druh byl však později přeřazen do rodu „pučících zelených řas“ *Pseudomarvania* (Eliša a Neustupa, 2009).



Obr. 5: Morfologie a fenotypová plasticita rodu *Stichococcus*. (Pröschold a Darienko, 2020)

Rod pravděpodobně není monofyletický (Handa *et al.*, 2003) a jeho příslušnost ke třídě Trebouxiophyceae byla prokázána teprve nedávno (Katana *et al.*, 2001). Zástupci tohoto rodu byli recentně přeřazeni do několika nově popsaných rodů (*Protostichococcus*, *Deuterostichococcus*, *Tritostichococcus* a *Tetrastichococcus*) (Pröschold a Darienko, 2020). *Deuterostichococcus allas* je fotobiontem lišejníků rodu *Placopsis* (Beck *et al.*, 2019). *Tritostichococcus coniocybes* asociuje s lišejníky *Chaenotheca*, *Chaenothecopsis* a *Coniocybe* (Pröschold a Darienko, 2020).

Z padesáti v minulosti popsaných druhů je dnes jen devět druhů taxonomicky uznávaných (Guiry, 2021). *Stichococcus* obývá sladkovodní i suchozemská prostředí (Ettl a Gärtner, 2013) a byl v minulosti mnohokrát pozorován jako fotobiont lišejníků (Tschermak-Woess, 1988; Thüs *et al.*, 2011). *S. mirabilis* je (na základě morfologie) pravděpodobným fotobiontem lišejníku *Staurothele clopima* (Thüs *et al.*, 2011). Zástupci tohoto rodu jsou schopni cestovat vzduchem na velmi dlouhé vzdálenosti, přesto lze v jejich rozšíření vysledovat určité zákonitosti (Hodač *et al.*, 2016). *Stichococcus* má předpoklady pro budoucí využití k produkci biodieselu (Olivieri *et al.*, 2011).

Molekulárně potvrzený nález druhu *S. mirabilis* pochází ze zdi hradu v Durynsku (Hallmann *et al.*, 2013). Výskyt byl potvrzen i v půdě na Antarktidě (Cavacini, 2001), v žulovém kaňonu řeky Teteriv (Ukrajina) (Mikhailyuk, 2008) a ve vzorcích vzduchu ze severu Floridy (Parrando a Davis, 1972; North a Davis, 1988).

## Chlorellales

### *Auxenochlorella*

*Auxenochlorella* je dalším z rodů, které byly v minulosti na základě podobné morfologie (malé sférické buňky, reprodukce pomocí autospor, jeden chloroplast) připisovány k rodu *Chlorella*. Analýza SSU rDNA potvrdila, že tyto rody jsou si příbuzné jen vzdáleně (Huss *et al.*, 1999). Typový druh *A. protothecoides* byl v minulosti považován za blízce příbuzný rodu *Prototheca*. Podle Ueno *et al.*, 2005 tyto rody spolu s rodem *Helicosporidium* skutečně tvoří monofyletickou skupinu nazvanou AHP lineage. Thüs *et al.*, 2011 však blíže neurčený druh *Auxenochlorella* sp. izolovaný z lišejníku *Psoroglaena stigonemoides* řadí mezi Chlorellales.

Za fotobionty lišejníků bývají někdy považováni i příslušníci rodu *Chlorella* (Tschermak-Woess, 1988; Muggia *et al.*, 2013). Pod tento rod dříve spadalo bezmála 100 různých druhů (Guiry, 2021). Většina z nich však byla později přeřazena k rodům jiným a často nepříbuzným (kromě již zmíněného rodu *Chloroidium* a *Auxenochlorella* toto platí např. pro rody *Watanabea*, *Mychonastes*, *Muriella* a *Scenedesmus*) (Huss *et al.*, 1999). Tyto přesuny zdůrazňují, jak obtížné je rod *Chlorella* a jemu podobné rody určovat jen na základě morfologických znaků. Rody *Auxenochlorella*,

*Heveochlorella* a *Chlorella* proto nebyly při rešerši článků o diverzitě volně žijících symbiontů lišejníků brány v potaz.

## Trebouxiophyceae incertae sedis

### *Apatococcus*

*Apatococcus* má buňky kulovitěho tvaru, někdy mohou být hranatě zploštělé. Během dělení vznikají nepravidelné balíčky nebo vícevrstevné shluky buněk. Chloroplast je parietální, bez pyrenoidu, u starších buněk se částečně odchlipuje od buněčné stěny. Rozmnožuje se pomocí aplanospor nebo zoospor (Ettl a Gärtner, 2013). Podle Li *et al.*, 2021 je *Apatococcus* blíže příbuzný řádu Watanabeales a rodu *Symbiochloris*.

Rod tvoří pět taxonomicky uznaných druhů (Guiry, 2021). *Apatococcus lobatus* je nejběžnější a nejrozšířenější aerofytický druh řas, nicméně v lišejnících se jako fotobiont nevyskytuje (Honegger, 2012). Molekulárně potvrzeným fotobiontem je nově popsáný druh *A. fuscidae*, který asociuje s lišejníky rodu *Fuscidea* (Zahradníková *et al.*, 2017). Pravděpodobně z důvodu nedávného objevení nebyl tento druh zatím zaznamenán jako volně žijící.

### *Heveochlorella*

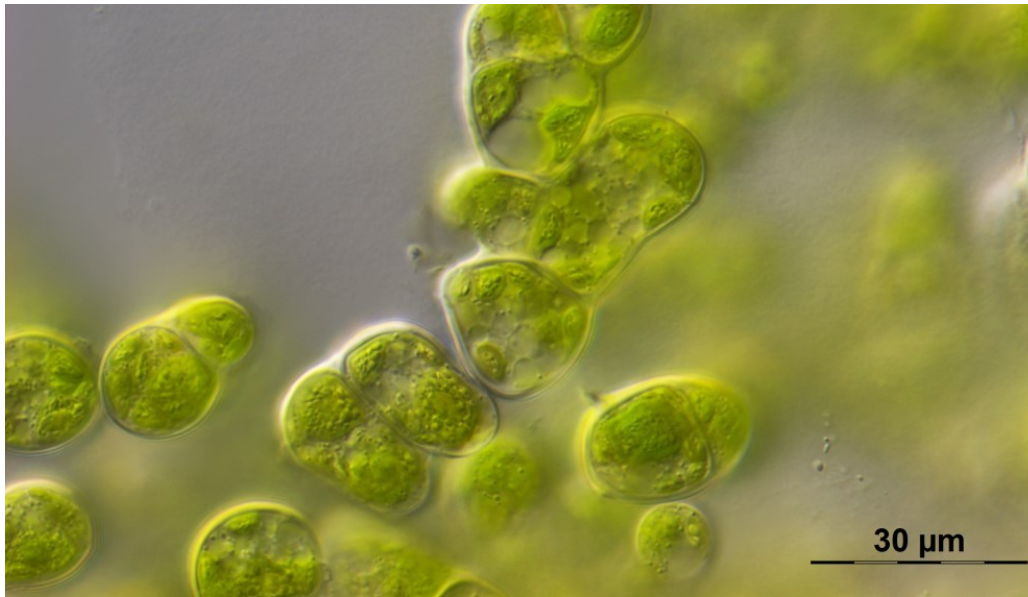
Dalším rodem podobným rodu *Chlorella* je *Heveochlorella*, která byla izolována z kaučukovníku (*Hevea brasiliensis*) (Zhang *et al.*, 2008). Tento rod je nejhojnějším fotobiontem lišejníků rodu *Sticta* (Lindgren *et al.*, 2020).

### *Leptosira*

Stélka rodu *Leptosira* je tvořena polštářkovitými shluky vláken s krátkými postranními větvemi. Uvnitř kulovitých buněk s jedním jádrem se nachází parietální chloroplast bez pyrenoidu. *Leptosira* se rozmnožuje pomocí zoospor, aplanospor, nebo izogamet. Rod se hodně podobá rodu *Pleurastrum*, ale liší se absencí pyrenoidu (Guiry, 2021). V minulosti tak bylo několik druhů rodu *Pleurastrum* na základě zkoumání morfologie a později i molekulárních dat, přeřazeno k rodu *Leptosira* (Friedl, 1996). Li *et al.*, 2021 řadí tento rod do příbuzenstva rodů *Xylochloris* a *Dictyochloropsis*.

Rod v současnosti zahrnuje sedm taxonomicky akceptovaných druhů (Guiry, 2021), z nichž dva (*L. obovata* a *L. thrombii*) mohou vstupovat do lišejníkových symbiotických asociací (Tschermak-Woess, 1988; Roldán *et al.*, 2004). V lichenizovaném stavu se však vzhled stélky dramaticky mění –

jako fotobiont je *Leptosira* tvořena elipsoidními nebo jednotlivými kulovitými buňkami (Tschermak-Woess, 1988).



Obr. 6: *Leptosira obovata*. (Darienko, 2016)

Jediný nalezený záznam o výskytu volně žijícího druhu *L. obovata* pochází z dutiny ve vápenci v pohoří Garraf (Španělsko), kde se tento druh vyskytoval jak volně, tak i v lichenizovaném stavu jako fotobiont lišejníku *Macentina stigonemoides* (Roldán *et al.*, 2004).

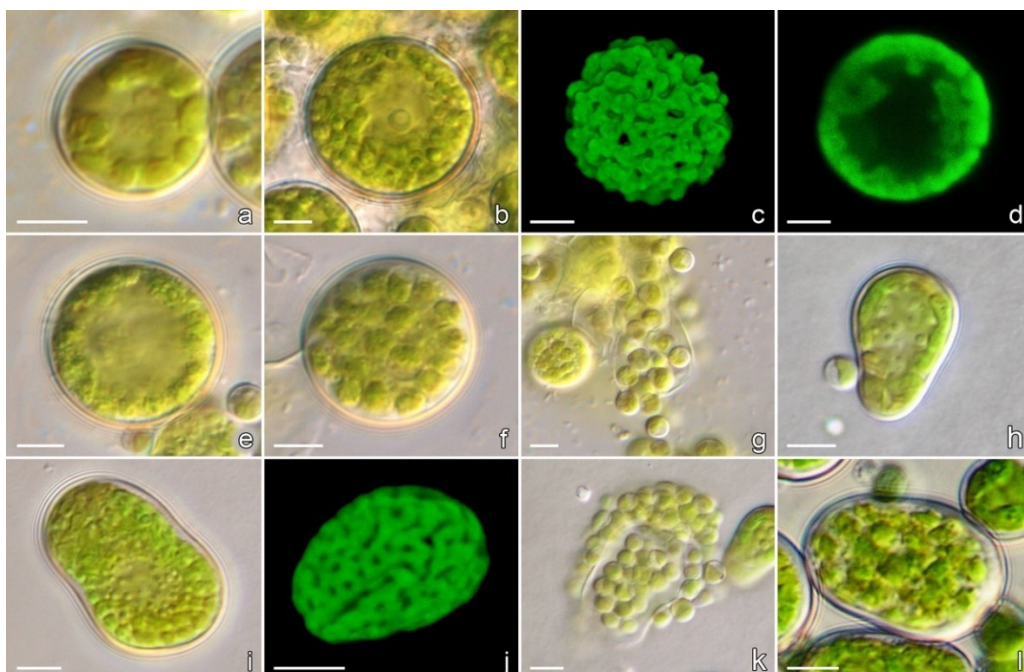
## *Symbiochloris*

Rod *Dictyochloropsis* byl původně popsán na základě pozorování kulovitých až elipsoidních volně žijících buněk rozmnožujících se pouze pomocí autospor (Geitler, 1966). E. Tschermak-Woess v roce 1984 rod rozšířila o několik nových lichenizovaných druhů (Muggia, Leavitt a Barreno, 2018).

Molekulární data však později ukázala, že rod zahrnuje dvě navzájem poměrně vzdálené linie, které představují dva různé rody (Škaloud, Friedl a Neustupa, 2007; Dal Grande *et al.*, 2014). *Dictyochloropsis* 'clade 2' *sensu* Dal Grande *et al.*, 2014 později získal pojmenování *Symbiochloris* a zahrnuje volně žijící i symbiotické druhy. Cladu 1 (který zahrnuje pouze dva volně žijící druhy – *D. splendida* a *D. asterochloroides*) byl ponechán název *Dictyochloropsis*. Morfologicky se rody liší tvarem chloroplastů a způsobem rozmnožování (u *Dictyochloropsis* byla pozorována jen autosporogeneze) (Škaloud *et al.*, 2016).

Rod *Symbiochloris* se vyznačuje kulovitým, elipsoidním, nebo nepravidelným tvarem buněk s hladkou a tenkou buněčnou stěnou. Mladé buňky mají jeden parietální chloroplast s laloky. U starších buněk je síťovitý, laloky nejsou nikdy uspořádány paralelně (na rozdíl od rodu *Dictyochloropsis*). Pyrenoid chybí. Nepohlavní rozmnožování probíhá buď pomocí dvoubíčíkatých

izokontních zoospor nebo pomocí dvou druhů nepohyblivých dceřiných buněk – aplanospor a autospor (Škaloud *et al.*, 2016).



Obr. 7: (a–g) *Symbiochloris pauciautosporica*. (h–l) *S. irregularis*. (Škaloud *et al.*, 2016)

V současnosti má rod *Symbiochloris* devět uznávaných druhů (Guiry, 2021), z nichž většina vstupuje do lišejníkových symbiotických asociací s houbami z čeledi Lobariaceae. Řadí se do příbuzenstva Watanabeales (Škaloud *et al.*, 2016).

V dostupné literatuře zabývající se diverzitou volně žijících řas byl nejčastěji pozorován druh *S. reticulata*. Na našem území (České středohoří) byl jeho výskyt zaznamenán na kůře stromů (buk, jasan, javor, olše) (Štifterová a Neustupa, 2015, 2017), v půdě a v mechu (Škaloud, 2009). Další záznamy o výskytu tohoto druhu pocházejí z žulových skal v údolí řeky Teteriv (Ukrajina) (Mikhailyuk, 2008) a z Národního parku Great Smoky Mountains (USA) (Johansen *et al.*, 2007; Khaybullina *et al.*, 2010).

Dalším často nalézaným volně žijícím druhem je *S. symbiontica* nalezený na dřevě a kůře stromů (nížinný tropický prales, Singapur) (Neustupa a Škaloud, 2010), na žulovém skalním výchozu v údolí řeky Jižní Bug (Ukrajina) (Mikhailyuk, Demchenko a Kondratyuk, 2003) a v půdě (Andreyeva a Chaplygina, 2007; Andreyeva a Chaplygina, 2006; Andreyeva, 2005 cit. dle Patova a Novakovskaya, 2018).

*S. irregularis* je popisován z České republiky (České středohoří) (Štifterová a Neustupa, 2015, 2017), Malajsie (Neustupa, 2001a) a Singapuru (Neustupa a Škaloud, 2010). Místo je jeho výskyt velmi hojný a nachází se ve více než 50 % vzorků (Štifterová a Neustupa, 2015). Další druhy rodu *Symbiochloris* (*S. ellipsoidea*, *S. gelatinosa*, *S. pauciautosporica*) byly pozorovány v půdě na

severovýchodě Ruska (Andreyeva, 2005; Andreyeva a Chaplygina, 2006 cit. dle Patova a Novakovskaya, 2018).

# Závěr

Většinu fotobiontů lišejníků tvoří zelené řasy ze třídy Trebouxiophyceae. Tato skupina fotobiontů je zastoupena asi 16 známými rody a 75 popsány druhy. Diverzita těchto řas je však přes velké pokroky stále špatně prozkoumána. Situaci komplikuje skutečnost, že zástupci třídy Trebouxiophyceae jsou morfologicky poměrně uniformní a velmi těžko odlišitelní. Mnoho rodů je tak špatně definovaných a netvoří monofylum. Většina nalezených článků zmiňujících fotobionty lišejníků byla bohužel postavena pouze na morfologických metodách určování. Mohlo tak snadno dojít k záměně fakultativně lichenizovaných a volně žijících druhů. Např. téměř všudypřítomný *Apatococcus lobatus* je morfologicky téměř neodlišitelný od lišejníky tvořícího druhu *A. fuscideae* (Zahradníková *et al.*, 2017). K této záměně nemůže dojít u rodů, které obsahují jen symbiotické zástupce (jako *Trebouxia*, *Asterochloris* a *Vulcanochloris*), nicméně i tak je třeba všechny nálezy identifikované pouze na základě morfologických kritérií brát s rezervou. Problematické je zejména jejich určování na úrovni druhů, ale často i rodů.

Většina článků o diverzitě volně žijících řas zahrnovala jen velmi malý podíl fotobiontů lišejníků (většinou jen 2–3 druhy na článek) a málokdy šlo o druhy s vysokou frekvencí výskytu, nebo dokonce tvořící dominantu společenstva. Výjimku tvoří druhy *Diplosphaera chodatii*, *Elliptochloris bilobata* a *Chloroidium ellipsoideum*, které byly místy velmi hojné. Příčinou může být malá konkurenceschopnost fotobiontů spojená s jejich relativně pomalejším růstem (Elshobary *et al.*, 2015) nebo nevhodně zvolený typ média, který nemusí vyhovovat potřebám fotobiontů.

Navzdory tvrzením některých autorů se zdá, že *Trebouxia* i všechny ostatní řasy ze třídy Trebouxiophyceae asociující s lišejníky jsou schopny žít i volně, bez jakéhokoliv napojení na hyfy symbiotických hub. Existuje velké množství záznamů potvrzujících tuto tezi. Nejběžnější rody známé z lišejníků, *Trebouxia* a *Asterochloris*, se dokonce ukázaly být zároveň i nejčastěji nalézány volně žijícími fotobionty. Vyskytovaly se v téměř polovině všech článků o biodiverzitě volně žijících řas, ve kterých byli nalezeni fotobionti. Lichenizované druhy z rodu *Chloroidium* se v počtu záznamů umístily na druhém místě, přestože v lišejnících patří spíše k vzácnějším druhům. Poměrně běžní fotobionti patřící do široce rozšířeného rodu *Coccomyxa* byli naopak v člancích o diverzitě volně žijících řas zmiňováni jen zřídka. Úplně nejvzácnějším nálezem (s jedním jediným záznamem o volném výskytu) je *Leptosira obovata*. Nově popsány rody a druhy (*Vulcanochloris*, *Apatococcus fuscideae*) ještě nestačily do článků o diverzitě volně žijících řas proniknout.

Fotobionti lišejníků jsou schopni porůstat nejrůznější prostředí a materiály. Nacházejí se na různých typech hornin, různých druzích stromů i na neobvyklých místech, jakými je třeba srst lenochodů nebo vzduch uvnitř budov. Většina z nálezů však pocházela z půdy a z biologických půdních krust, což je způsobeno nejspíš tím, že tato prostředí jsou velmi intenzivně zkoumána. Zdá

se, že většina fotobiontů nemá jasně vyhraněné preference týkající se typu substrátu nebo klimatických podmínek.

Zdaleka ne všechny nálezy však můžeme považovat za platné, protože při kultivaci může snadno dojít ke kontaminaci vzorků částmi stélek lišejníků (např. i sorediemi a izídiemi), ve kterých se řasy nenacházejí ve volně žijícím stavu.

Někteří autoři však pozorovali volně žijící fotobionty i přímo, bez předchozí kultivace. Například Bubrick, Galun a Frebsdorff, 1984 zjistili přítomnost volně žijících buněk rodu *Trebouxia* na tenkých „slupkách“ seškrábnutých z kůry stromu. Nálezy stejného rodu ve volně žijícím stavu na kůře stromů potvrzuje i Tschermak-Woess, 1978. Zajímavou metodu pro pozorování lišejníků využil v několika svých studiích William B. Sanders. Umístil v nich několik plastových krycích sklíček do blízkosti listů stromů tropického pralesa, které byly pokryty foliokolními lišejníky. Mohl tak pozorovat ničím nerušený vývoj mikrobiálních společenstev a jejich vzájemné interakce. Vedlejšími produkty pozorování vývoje lišejníků se tak staly i záznamy o výskytu volně žijících buněk rodu *Trebouxia* (Sanders, 2001, 2005; Sanders a Lücking, 2002).

Jinou metodu, pomocí které lze pozorovat volně žijící řasy bez rizika nechtěné kultivace stélek lišejníků, využili Hoffmann, Ector a Kostikov, 2007. Autoři pouze přiložili sterilizovanou krycí sklíčka ke vzorku lesní půdy uzavřenému v Petriho misce a zajistili takto připravenému materiálu dostatek světla. Po 4–5 týdnech během pozorování dominantních organismů z nárostů, které se na sklíčku utvořily, detekovali volně žijící buňky *Coccomyxa* cf. *soloriane* a *Elliptochloris bilobata*. Další přímé pozorování volně žijící řasy určené jako *T. arboricola* pochází z kamenů a z jeskyní (Stoyneva a Gärtner, 2009) a plodnice *Fomes fomentarius* (Stoyneva, Uzunov a Gärtner, 2014). Volně žijící *Leptosira obovata* byla objevena v jeskyni (Roldán *et al.*, 2004).

Důkaz o možnosti na houbě nezávislé existence rodu *Trebouxia* se snažili podat i Mukhtar, Garty a Galun, 1994. Izolovali volně žijící buňky této řasy z povrchu kamenů tři roky starého spáleniště, na kterém nebyl zaznamenán žádný výskyt lišejníků. Podle autorů tak nebylo možné, aby izolované řasy rodu *Trebouxia* pocházely z asexuálních propagulí lišejníků. Ke studiu těchto buněk však využili kultivaci pomocí BBM-soil média. Mohlo tak dojít k nechtěnému zanesení soredií lišejníků, které sice většinou dopadají jen několik centimetrů od zdroje (sorálů), ale mohou se šířit větrem i desítky metrů (Armstrong, 1987), a dokonce i desítky až stovky kilometrů (Harmata a Olech, 1991).

Otázkou zůstává, jestli jsou tyto řasy schopny ve volně žijícím stavu přežít dlouhodobě a nejde jen o buňky náhodně a dočasně osvobozené ze zajetí hyf, jak tvrdí Ahmadjian, 1988. Také Sanders, 2005 připouští, že volně žijící populace rodu *Trebouxia* by mohly být pouze přechodné a lichenizace by mohla být podmínkou pro jejich dlouhodobější setrvávání na dané lokalitě. Pro toto tvrzení by mohl hovořit fakt, že mnoho nalezených volně žijících fotobiontů se vyskytovalo v těsné blízkosti lišejníků. Například Novakovskaya *et al.*, 2020 prováděli sběr půdních řas v různých typech

tundrových společenstev Severního Uralu a dva ze tří zaznamenaných druhů fotobiontů lišejníků (*Asterochloris excentrica* a *Trebouxia* sp.) pocházely z lokality dominované lišejníky *Cladonia rangiferina* a *Flavocetraria nivalis*. Jen druh *Elliptochloris bilobata* se vyskytoval i na dvou dalších tundrových lokalitách.

Je tak možné, že některé druhy fotobiontů lišejníků jsou schopny tvořit trvalé volně žijící populace jen tehdy, když mají v blízkosti lišejník, který může počty volně žijících řas neustále doplňovat. Novakovskaya *et al.*, 2020 v diskuzi uvádí, že vysoké zastoupení fotobiontů na lišejníky dominované lokalitě může být způsobeno také tím, že se jedná o druhy se zvýšenou odolností proti tvrdým klimatickým podmínkám panujícím na dané lokalitě. Z tohoto článku bohužel není jasné, jestli byli fotobionti lišejníků pozorováni přímo, nebo v kultuře a hrozí, že izolované řasy pocházejí z lišejníkových propagulí. Těsnou blízkost potenciálních mykobiontů asociujících s řasami rodu *Trebouxia* popisují v přímém pozorování biofilmu i Hallmann *et al.*, 2016 a upozorňují na to, že dané buňky nemusí být nutně volně žijící a mohou pocházet z lišejníkových propagulí.

Problematika volně žijících řas z řad fotobiontů lišejníků je stále aktuální a zahrnuje množství nevyřešených a velmi zajímavých otázek. Dokazují to nedávno prováděné studie, které se k tomuto tématu (byť třeba jen okrajově) stále ještě vracejí.

# Seznam literatury

- Ahmadjian, V. (1988) „The lichen alga *Trebouxia*: does it occur free-living?“, *Plant Systematics and Evolution*, 158(2–4), s. 243–247. doi: 10.1007/BF00936348.
- Andreyeva, V. M. (2009) „Nonmotile unicellular and colonial green algae (Chlorophyta) in soils of polar deserts“, *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 43, s. 7–15. doi: 10.31111/nsnr/2009.43.7.
- Archibald, P. A. (1975) „*Trebouxia* de Pulmaly (Chlorophyceae, Chlorococcales) and *Pseudotrebouxia* gen. nov. (Chlorophyceae, Chlorosarcinales)“, *Phycologia*, 14(3), s. 125–137. doi: 10.2216/i0031-8884-14-3-125.1.
- Armaleo, D. *et al.* (2019) „The lichen symbiosis re-viewed through the genomes of *Cladonia grayi* and its algal partner *Asterochloris glomerata*“, *BMC Genomics*, 20(1), s. 1–33. doi: 10.1186/s12864-019-5629-x.
- Armstrong, R. A. (1987) „Dispersal in a population of the lichen *Hypogymnia physodes*“, *Environmental and Experimental Botany*, 27(3), s. 357–363. doi: 10.1016/0098-8472(87)90046-3.
- Bakieva, G. R. *et al.* (2012) „Ecological-Floristic analysis of soil algae and cyanobacteria on the Tra-Tau and Yurak-Tau mounts, Bashkiria“, *Eurasian Soil Science*, 45(9), s. 873–881. doi: 10.1134/S1064229312030027.
- Barberousse, H. *et al.* (2006) „Factors involved in the colonisation of building façades by algae and cyanobacteria in France“, *Biofouling*, 22(2), s. 69–77. doi: 10.1080/08927010600564712.
- Beck, A. *et al.* (2019) „The pioneer lichen *Placopsis* in maritime Antarctica: Genetic diversity of their mycobionts and green algal symbionts, and their correlation with deglaciation time“, *Symbiosis*, 79(1), s. 1–24. doi: 10.1007/s13199-019-00624-4.
- Beck, A., Rambold, G. a Kasalicky, T. (2002) „Myco-photobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulgensia fulgida*“, *New Phytologist*, 153(2), s. 317–326. doi: 10.1046/j.0028-646X.2001.00315.x.
- Becker, B. (2013) „Snow ball earth and the split of Streptophyta and Chlorophyta“, *Trends in Plant Science*, 18(4), s. 180–183. doi: 10.1016/j.tplants.2012.09.010.
- Borchhardt, N. *et al.* (2017) „Diversity of algae and lichens in biological soil crusts of Ardley and King George islands, Antarctica“, *Antarctic Science*, 29(3), s. 229–237. doi: 10.1017/S0954102016000638.
- Broady, P. A. (1984) „Taxonomic and ecological investigations of algae on steam-warmed soil on Mt Erebus, Ross Island, Antarctica.“, *Phycologia*, 23(3), s. 257–271. doi: 10.2216/i0031-8884-23-3-257.1.
- Bubrick, P. ., Galun, M. a Frebsdorff, A. (1984) „Observation on free-living *Trebouxia* de Puymaly and *Pseudotrebouxia* Archibald, and evidence that both symbionts from *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. can be found free-living in nature“, *New Phytologist*, 97(3), s. 455–462.
- Büdel, B. *et al.* (2009) „Southern african biological soil crusts are ubiquitous and highly diverse in drylands, being restricted by rainfall frequency“, *Microbial Ecology*, 57(2), s. 229–247. doi: 10.1007/s00248-008-9449-9.
- Cameron, R. E. (1960) „Communities of Soil Algae Occurring in the Sonoran Desert in Arizona“, *Journal of the Arizona Academy of Science*, 1(3), s. 85–88.
- Carson, J. a Brown, R. (1976) „The Correlation of Soil Algae, Airborne Algae, and Fern Spores with

- Meteorological Conditions on the Island of Hawaii", *Pacific Science*, 30(2), s. 197–205.
- Cavacini, P. (2001) „Soil algae from northern Victoria Land (Antarctica)", *Polar bioscience*, 14, s. 45–60.
- Chu, W. L., Tneh, S. Y. a Ambu, S. (2013) „A survey of airborne algae and cyanobacteria within the indoor environment of an office building in Kuala Lumpur, Malaysia", *Grana*, 52(3), s. 207–220. doi: 10.1080/00173134.2013.789925.
- Czerwik, J. a Mrozinska, T. (2000) „Some Aerophytic Algae in the „Mokry Bór " Reserve", *Acta Universitatis Lodzianis. Folia Botanica*, 15, s. 245–255.
- Dal Grande, F. *et al.* (2014) „Molecular phylogeny and symbiotic selectivity of the green algal genus *Dictyochloropsis* s.l. (Trebouxiophyceae): A polyphyletic and widespread group forming photobiont-mediated guilds in the lichen family Lobariaceae", *New Phytologist*, 202(2). doi: 10.1111/nph.12678.
- Darienko, T. *et al.* (2010) „*Chloroidium*, a common terrestrial coccoid green alga previously assigned to *Chlorella* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta)", *European Journal of Phycology*, 45(1), s. 79–95. doi: 10.1080/09670260903362820.
- Darienko, T. *et al.* (2015) „Evaluating the species boundaries of green microalgae (*Coccomyxa*, Trebouxiophyceae, Chlorophyta) using integrative taxonomy and DNA barcoding with further implications for the species identification in environmental samples", *PLoS ONE*, 10(6), doi: 10.1371/journal.pone.0127838.
- Darienko, T. (2016) *SAG 445-1 Leptosira obovata*. Dostupné z: [https://sagdb.uni-goettingen.de/detailedList.php?str\\_number=445-1](https://sagdb.uni-goettingen.de/detailedList.php?str_number=445-1) (Viděno: 20. březen 2021).
- Darienko, T., Gustavs, L. a Pröschold, T. (2016) „Species concept and nomenclatural changes within the genera *Elliptochloris* and *Pseudochlorella* (Trebouxiophyceae) based on an integrative approach", *Journal of Phycology*, 52(6), s. 1125–1145. doi: 10.1111/jpy.12481.
- Darienko, T., Lukešová, A. a Pröschold, T. (2018) „The polyphasic approach revealed new species of chloroidium (Trebouxiophyceae, chlorophyta)", *Phytotaxa*, 372(1), s. 51–66. doi: 10.11646/phytotaxa.372.1.4.
- Dirborne, C. M. a Ramanujam, P. (2017) „Diversity and Ecology of Soil Algae in Broadleaf Sacred Grove and Pine forest in East Khasi Hills, Meghalaya", *Nelumbo*, 59(2), s. 195. doi: 10.20324/nelumbo/v59/2017/120460.
- Durrell, L. W. (1964) „Algae in Tropical Soils", *Transactions of the American Microscopical Society*, 83(1), s. 79–85.
- Eliáš, M. a Neustupa, J. (2009) „*Pseudomarvania*, gen. nov. (Chlorophyta, Trebouxiophyceae), a new genus for ‚budding‘ subaerial green algae *Marvania Aerophytica* Neustupa et Šejnohová and *Stichococcus ampulliformis* Handa", *Fottea*, 9(2), s. 169–177. doi: 10.5507/fot.2009.017.
- Elshobary, M. E. *et al.* (2015) „Comparison of lichen-forming cyanobacterial and green algal photobionts with free-living algae", *Cryptogamie, Algologie*, 36(1), s. 81–100. doi: 10.7872/crya.v36.iss1.2015.81.
- Elster, J. *et al.* (1999) „Diversity and abundance of soil algae in the polar desert, Sverdrup Pass, central Ellesmere Island", *Polar Record*, 35(194), s. 231–254. doi: 10.1017/S0032247400015515.
- Ettl, H. a Gärtner, G. (2013) *Syllabus der boden-, luft- und flechtenalgen*. Springer-Verlag.
- Fathi, A. a Zaki, F. (2003) „Preliminary Survey of Edaphic Algae in El-Minia Region, Nile Valley, Egypt.", *Egyptian Journal of Phycology*, 4(2), s. 131–148. doi: 10.21608/egyjs.2003.113478.

Flechtner, V. R., Johansen, J. R. a Belnap, J. (2008) „The Biological Soil Crusts of the San Nicolas Island: Enigmatic Algae from a Geographically Isolated Ecosystem", *Western North American Naturalist*, 68(4), s. 405–436.

Flechtner, V. R., Johansen, J. R. a Clark, W. H. (1998) „Algal composition of microbiotic crusts from the Central Desert of Raja California, Mexico", *Great Basin Naturalist*, 58(4), s. 295–311.

Fontaine, K. M. *et al.* (2013) „Genetic diversity of the lichen-forming alga, *Diplosphaera chodatii*, in North America and Europe", *Lichenologist*, 45(6), s. 799–813. doi: 10.1017/S0024282913000510.

Freystein, K., Salisch, M. a Reisser, W. (2008) „Algal biofilms on tree bark to monitor airborne pollutants", *Biologia*, 63(6), s. 866–872. doi: 10.2478/s11756-008-0114-z.

Friedl, T. (1995) „Inferring Taxonomic Positions and Testing Genus Level Assignments in Coccoid Green Lichen Algae: a Phylogenetic Analysis of 18S Ribosomal Rna Sequences From *Dictyochloropsis Reticulata* and From Members of the Genus *Myrmecia* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae)", *Journal of Phycology*, 31(4), s. 632–639. doi: 10.1111/j.1529-8817.1995.tb02559.x.

Friedl, T. (1996) „Evolution of the polyphyletic genus *Pleurastrum* (Chlorophyta): Inferences from nuclear-encoded ribosomal DNA sequences and motile cell ultrastructure", *Phycologia*, 35(5), s. 456–469. doi: 10.2216/i0031-8884-35-5-456.1.

Friedmann, I., Lipkin, Y. a Ocampo-Paus, R. (1967) „Desert Algae of the Negev (Israel)", *Phycologia*, 6(4), s. 185–200. doi: 10.2216/i0031-8884-6-4-185.1.

Garraza, G. G. *et al.* (2011) „Ecology of algal communities of different soil types from Cierva Point, Antarctic Peninsula", *Polar Biology*, 34(3), s. 339–351. doi: 10.1007/s00300-010-0887-8.

Geitler, L. (1966) „Die Chlorococcalen *Dictyochloris* und *Dictyochloropsis* nov. gen.", *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 113, s. 155–164.

Genitsaris, S., Moustaka-Gouni, M. a Kormas, K. A. (2011) „Airborne microeukaryote colonists in experimental water containers: diversity, succession, life histories and established food webs", *Aquatic Microbial Ecology*, 62, s. 139–152. doi: 10.3354/ame01463.

Glaser, K. *et al.* (2018) „Algal richness in BSCs in forests under different management intensity with some implications for P cycling", *Biogeosciences*, 15(13), s. 4181–4192. doi: 10.5194/bg-15-4181-2018.

Grondin, A. E. a Johansen, J. R. (1993) „Microbial Spatial Heterogeneity in Microbiotic Crusts in Colorado National Monument I. Algae", *The Great Basin Naturalist*, 53(1), s. 24–30.

Grube, M. *et al.* (2009) „Species-specific structural and functional diversity of bacterial communities in lichen symbioses", *ISME Journal*, 3(9), s. 1105–1115. doi: 10.1038/ismej.2009.63.

Guiry, M. D. (2021) *AlgaeBase, National University of Ireland, Galway*. Dostupné z: <http://www.algaebase.org> (Viděno: 15. března 2021).

Gupta, R. K. (2008) „Bark Algae of Indian Botanic Garden, Howrah", *Bulletin of Botanical Survey of India*, 50(1–4).

Hallmann, C. *et al.* (2013) „Molecular diversity of phototrophic biofilms on building stone", *FEMS Microbiology Ecology*, 84(2), s. 355–372. doi: 10.1111/1574-6941.12065.

Hallmann, C. *et al.* (2016) „Biodiversity of green algae covering artificial hard substrate surfaces in a suburban environment: a case study using molecular approaches", *Journal of Phycology*, 52(5), s. 732–744. doi: 10.1111/jpy.12437.

Handa, S. *et al.* (2003) „A new aerial alga, *Stichococcus ampulliformis* sp. nov. (Trebouxiophyceae,

- Chlorophyta) from Japan", *Phycological Research*, 53, s. 203–210.
- Harmata, K. a Olech, M. (1991) „Transect for aerobiological studies from antarctica to Poland", *Grana*, 30(2), s. 458–463. doi: 10.1080/00173139109432009.
- Hirooka, S. *et al.* (2014) „Acidophilic green alga *Pseudochlorella* sp. YKT1 accumulates high amount of lipid droplets under a nitrogen-depleted condition at a low-pH", *PLoS ONE*, 9(9), doi: 10.1371/journal.pone.0107702.
- Hodač, L. *et al.* (2016) „Widespread green algae *Chlorella* and *Stichococcus* exhibit polar-temperate and tropical-temperate biogeography", *FEMS Microbiology Ecology*, 92(8), s. 1–16. doi: 10.1093/femsec/fiw122.
- Hoffmann, L. (2005) „Algal biodiversity on sandstone in Luxembourg", *Ferrantia*, 44, s. 99–102.
- Hoffmann, L., Ector, L. a Kostikov, I. (2007) „Algal Flora from Limed and Unlimed Forest Soils in the Ardenne (Belgium)", *Systematics and Geography of Plants*, 77(1), s. 15–90.
- Honegger, R. (2000) „Simon Schwendener (1829–1919) and the Dual Hypothesis of Lichens", *The Bryologist*, 103(2), s. 307–313. doi: 10.1639/0007-2745(2000)103[0002:e]2.0.co;2.
- Honegger, R. (2012) „The Symbiotic Phenotype of Lichen-Forming Ascomycetes and Their Endo- and Epibionts", in *Fungal Associations, 2nd Edition*, s. 1–406. doi: 10.1007/978-3-642-30826-0.
- Huss, V. A. R. *et al.* (1999) „Biochemical taxonomy and molecular phylogeny of the genus *Chlorella* sensu lato (Chlorophyta)", *Journal of Phycology*, 35, s. 587–598. doi: 10.1046/j.1529-8817.1999.3530587.x.
- Ilchibaeva, K. V. *et al.* (2018) „Preliminary data about algae and cyanobacteria of volcanic soils on Kuril islands", *Theoretical and Applied Ecology*, 4, s. 119–126. doi: 10.25750/1995-4301-2018-4-119-126.
- Ismail, A. *et al.* (2019) „Diversity and Species Composition of Epiphytic Terrestrial Algae Exposed to Sulphur Dioxide Emissions Released From Power Plant Station", in *21st PATTAYA International Conference on Agricultural, Environmental and Biological Sciences*, s. 60–64. doi: 10.17758/dirpub7.dir1219213.
- Johansen, J. R. *et al.* (2007) „New algal species records for Great Smoky Mountains National Park, with an annotated checklist of all reported algal taxa for the park", *Southeastern Naturalist*, 6(1), s. 99–134. doi: 10.1656/1528-7092(2007)6[99:NASRFG]2.0.CO;2.
- Johansen, J. R., Ashley, J. a Rayburn, W. R. (1993) „Effects of rangefire on soil algal crusts in semiarid shrub-steppe of the Lower Columbia Basin and their subsequent recovery", *The Great Basin Naturalist*, 53(1), s. 73–88.
- Katana, A. *et al.* (2001) „Phylogenetic position of *Koliella* (Chlorophyta) as inferred from nuclear and chloroplast small subunit rDNA", *Journal of Phycology*, 37, s. 443–451.
- Kharkongor, D. a Ramanujam, P. (2014) „Diversity and Species Composition of Subaerial Algal Communities in Forested Areas of Meghalaya, India", *International Journal of Biodiversity*, 2014(3), s. 1–10. doi: 10.1155/2014/456202.
- Khaybullina, L. S. *et al.* (2010) „Examination of the terrestrial algae of the Great Smoky Mountains National Park, USA", *Fottea*, 10(2), s. 201–215. doi: 10.5507/fot.2010.011.
- Kim, J. I. *et al.* (2017) „*Asterochloris sejongensis* sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) from King George Island, Antarctica", *Phytotaxa*, 295(1), s. 60–70. doi: 10.11646/phytotaxa.295.1.5.
- Kim, J. I. *et al.* (2020) „Taxonomic study of three new antarctic *asterochloris* (Trebouxiophyceae) based on morphological and molecular data", *Algae*, 35(1), s. 17–32. doi:

10.4490/algae.2020.35.2.23.

Kroken, S. a Taylor, J. W. (2000) „Phylogenetic Species , Reproductive Mode , and Specificity of the Green Alga *Trebouxia* Forming Lichens with the Fungal Genus *Letharia*“, *The Bryologist*, 103(4), s. 645–660.

Kulichová, J., Škaloud, P. a Neustupa, J. (2014) „Molecular diversity of green corticolous microalgae from two sub-Mediterranean European localities“, *European Journal of Phycology*, 49(3), s. 345–355. doi: 10.1080/09670262.2014.945190.

Leliaert, F. *et al.* (2012) „Phylogeny and Molecular Evolution of the Green Algae“, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 31(1), s. 1–46. doi: 10.1080/07352689.2011.615705.

Lemieux, C., Otis, C. a Turmel, M. (2014) „Chloroplast phylogenomic analysis resolves deep-level relationships within the green algal class Trebouxiophyceae“, *BMC Evolutionary Biology*, 14(1), s. 1–15. doi: 10.1186/s12862-014-0211-2.

Letrouit-Galinou, M. (1968) „Les Algues des Lichens“, *Bulletin de la Societe Botanique de France*, 115(2), s. 35–77. doi: 10.1080/00378941.1968.10838618.

Letsch, M. R. *et al.* (2009) „*Elliptochloris marina* sp. Nov. (trebouxiophyceae, chlorophyta), symbiotic green alga of the temperate pacific sea anemones *anthopleura xanthogrammica* and *a. elegantissima* (anthozoa, cnidaria)“, *Journal of Phycology*, 45(5), s. 1127–1135. doi: 10.1111/j.1529-8817.2009.00727.x.

Li, S. *et al.* (2021) „Watanabeales ord. nov. and twelve novel species of Trebouxiophyceae (Chlorophyta)“, *Journal of Phycology*. doi: 10.1111/jpy.13165.

Lindgren, H. *et al.* (2020) „Cophylogenetic patterns in algal symbionts correlate with repeated symbiont switches during diversification and geographic expansion of lichen-forming fungi in the genus *Sticta* (Ascomycota, Peltigeraceae)“, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 150, s. 1–12. doi: 10.1016/j.ympev.2020.106860.

Lukešová, A. (2001) „Soil algae in brown coal and lignite post-mining areas in Central Europe (Czech Republic and Germany)“, *Restoration Ecology*, 9(4), s. 341–350. doi: 10.1046/j.1526-100X.2001.94002.x.

Lukešová, A. a Hoffmann, L. (1996) „Soil algae from acid rain impacted forest areas of the Krušné hory Mts. 1. Algal communities“, *Vegetatio*, 125(2), s. 123–136. doi: 10.1007/BF00044646.

Lukešová, A. a Komárek, J. (1987) „Succession of Soil Algae on Dumps from Strip Coal-Mining in the Most Region (Czechoslovakia)“, *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 22(4), s. 355–362.

Macentee, F. J. (1970) „A preliminary investigation of the soil algae of northeastern Pennsylvania“, *Soil Science*, 110(5), s. 313–317.

Macentee, F. J., Schreckenber, G. a Bold, H. C. (1972) „Some observations on the distribution of edaphic algae“, *Soil Science*, 114(3), s. 171–179.

Malavasi, V. *et al.* (2016) „DNA-based taxonomy in ecologically versatile microalgae: A re-evaluation of the species concept within the coccoid green algal genus *Coccomyxa* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta)“, *PLoS ONE*, 11(3), doi: 10.1371/journal.pone.0151137.

Maltsev, Y. a Maltseva, I. (2018) „The influence of forest-forming tree species on diversity and spatial distribution of algae in forest litter“, *Folia Oecologica*, 45(2), s. 72–91. doi: 10.2478/foecol-2018-0008.

Mataloni, G., Tell, G. a Wynn-Williams, D. D. (2000) „Structure and diversity of soil algal communities from Cierva Point (Antarctic Peninsula)“, *Polar Biology*, 23(3), s. 205–211. doi: 10.1007/s003000050028.

Medwed, C. *et al.* (2021) „Ecophysiological, morphological, and biochemical traits of free-living *Diplosphaera chodatii* (Trebouxiophyceae) reveal adaptation to harsh environmental conditions", *Protoplasma*. doi: 10.1007/s00709-021-01620-6.

Meier, F. A., Scherrer, S. a Honegger, R. (2002) „Faecal pellets of lichenivorous mites contain viable cells of the lichen-forming ascomycete *Xanthoria parietina* and its green algal photobiont, *Trebouxia arboricola*", *Biological Journal of the Linnean Society*, 76(2), s. 259–268. doi: 10.1046/j.1095-8312.2002.00065.x.

Mikhailyuk, T. *et al.* (2018) „Diversity of terrestrial algae of Cape Kazantip (the Sea of Azov, Ukraine) and some remarks on their phylogeny and ecology", *Algologia*, 20(4), s. 313–338. doi: 10.1615/InterJAlgae.v20.i4.10.

Mikhailyuk, T. I. (2008) „Terrestrial lithophilic algae in a granite canyon of the Teteriv River (Ukraine)", *Biologia*, 63(6), s. 824–830. doi: 10.2478/s11756-008-0104-1.

Mikhailyuk, T. I. (2013) „Terrestrial algae from the granite outcrops of river valleys of the Ukraine", *International Journal on Algae*, 15(4), s. 311–330. doi: 10.1615/InterJAlgae.v15.i4.20.

Mikhailyuk, T. I., Demchenko, E. M. a Kondratyuk, S. Y. (2003) „Algae of granite outcrops from the left bank of the river Pivdennyi Bug (Ukraine)", *Biologia - Section Botany*, 58(4), s. 589–601.

Moya, P. *et al.* (2015) „Molecular phylogeny and ultrastructure of the lichen microalga *asterochloris mediterranea* sp. nov. from mediterranean and Canary Islands ecosystems", *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 65(6), s. 1838–1854. doi: 10.1099/ij.s.0.000185.

Moya, P. *et al.* (2018) „*Myrmecia israeliensis* as the primary symbiotic microalga in squamulose lichens growing in European and Canary Island terricolous communities", *Fottea*, 18(1), s. 72–85. doi: 10.5507/fot.2017.022.

Muggia, L. *et al.* (2011) „Photobiont association and genetic diversity of the optionally lichenized fungus *Schizoxylon albescens*", *FEMS Microbiology Ecology*, 75(2), s. 255–272. doi: 10.1111/j.1574-6941.2010.01002.x.

Muggia, L. *et al.* (2013) „The symbiotic playground of lichen thalli - a highly flexible photobiont association in rock-inhabiting lichens", *FEMS Microbiology Ecology*, 85(2), s. 313–323. doi: 10.1111/1574-6941.12120.

Muggia, L. *et al.* (2020) „Formally described species woefully underrepresent phylogenetic diversity in the common lichen photobiont genus *Trebouxia* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta): An impetus for developing an integrated taxonomy", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 149, s. 1–11. doi: 10.1016/j.ympev.2020.106821.

Muggia, L., Leavitt, S. a Barreno, E. (2018) „The hidden diversity of lichenised *Trebouxiophyceae* (Chlorophyta)", *Phycologia*, 57(5), s. 503–524. doi: 10.2216/17-134.1.

Mukhtar, A., Garty, J. a Galun, M. (1994) „Does the lichen alga *Trebouxia* occur free-living in nature: Further immunological evidence", *Symbiosis*, 17, s. 247–253.

Nash, T. H. (1996) *Lichen Biology*. Cambridge University Press.

Nelsen, M. P. *et al.* (2011) „Phylogenetic diversity of trentepohlialean algae associated with lichen-forming fungi", *Journal of Phycology*, 47(2), s. 282–290. doi: 10.1111/j.1529-8817.2011.00962.x.

Neustupa, J. (2001a) „Aerofytické řasy tropického deštného lesa – zkušenosti z Malajského poloostrova Aerophytic algae from the tropical rainforests of Peninsular", *Czech Phycology, Olomouc*, 1, s. 31–35.

Neustupa, J. (2001b) „Soil algae from marlstone-based biotopes in the Nature park Džbán (Central Bohemia, Czech Republic) with special attention to the natural treeless localities", *Algological*

*Studies*, 101, s. 109–120.

Neustupa, J. *et al.* (2002) „Algae from aquatic, peat bog, and aerial biotopes in the catchment area of the River Křemelná in Šumava National Park”, *Czech Phycology-Olomouc*, 2, s. 47–60. Dostupné z: [http://botany.natur.cuni.cz/skaloud/soubory/publikace/2002\\_Neustupa\\_et\\_al.pdf](http://botany.natur.cuni.cz/skaloud/soubory/publikace/2002_Neustupa_et_al.pdf).

Neustupa, J. a Albrechtová, J. (2003) „Aerial algae on spruce needles in the Krušné Hory Mts., Czech Republic”, *Czech Phycology, Olomouc*, 3, s. 161–167.

Neustupa, J. a Škaloud, P. (2005) „Contribution to the Knowledge of Soil Algae of Two Abandoned Industrial Sedimentation Basins in Eastern Bohemia”, s. 194–199.

Neustupa, J. a Škaloud, P. (2010) „Diversity of subaerial algae and cyanobacteria growing on bark and wood in the lowland tropical forests of Singapore”, *Plant Ecology and Evolution*, 143(1), s. 51–62. doi: 10.5091/plecevo.2010.417.

Neustupa, J. a Štifterová, A. (2013) „Distribution patterns of Subaerial corticolous microalgae in two European regions”, *Plant Ecology and Evolution*, 146(3), s. 279–289. doi: 10.5091/plecevo.2013.862.

North, B. A. a Davis, J. S. (1988) „Airborne algae from north-central Florida”, *Florida Scientist*, 51(2), s. 92–99.

Novakovskaya, I. V. *et al.* (2020) „Influence of ecological factors on soil algae in different types of mountain tundra and sparse forests in the Northern Urals”, *Phycologia*, 59(4), s. 320–329. doi: 10.1080/00318884.2020.1754736.

Novakovskaya, I. V. a Patova, E. N. (2013) „ЦИАНОПРОКАРИОТЫ И ВОДОРОСЛИ ГОРНО-ТУНДРОВЫХ ПОЧВ СЕВЕРНОЙ ОКОНЕЧНОСТИ ПОЛЯРНОГО УРАЛА”, *Бюл. Моск. О-ва Испытателей Природы. Отд. Биол.*, 118(5), s. 57–66

Nowicka-Krawczyk, P. *et al.* (2014) „Diversity of an aerial phototrophic coating of historic buildings in the former Auschwitz II-Birkenau concentration camp”, *Science of the Total Environment*, 493, s. 116–123. doi: 10.1016/j.scitotenv.2014.05.113.

Ohmura, Y. *et al.* (2006) „Genetic combinations of symbionts in a vegetatively reproducing lichen, *Parmotrema tinctorum*, based on ITS rDNA sequences”, *Bryologist*, 109(1), s. 43–59. doi: 10.1639/0007-2745(2006)109[0043:GCOSIA]2.0.CO;2.

Olivieri, G. *et al.* (2011) „Biodiesel production from *Stichococcus* strains at laboratory scale”, *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*, 86(6), s. 776–783. doi: 10.1002/jctb.2586.

Parrando, R. T. a Davis, J. S. (1972) „Some Airborne Algae from North Central Florida”, *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 35(4), s. 232–238.

Patova, E. N. a Novakovskaya, I. V. (2018) „Soil algae of the Northeastern European Russia”, *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*, 52(2), s. 311–353. doi: 10.31111/nsnr/2018.52.2.311.

Pombert, J. F. *et al.* (2014) „A Lack of Parasitic Reduction in the Obligate Parasitic Green Alga *Helicosporidium*”, *PLoS Genetics*, 10(5). doi: 10.1371/journal.pgen.1004355.

Popović, S. *et al.* (2019) „Cyanobacterial and algal abundance and biomass in cave biofilms and relation to environmental and biofilm parameters”, *International Journal of Speleology*, 48(1), s. 49–61. doi: 10.5038/1827-806x.48.1.2224.

Pröschold, T. a Darienko, T. (2020) „The green puzzle *Stichococcus* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta): New generic and species concept among this widely distributed genus”, *Phytotaxa*, 441(2), s. 113–142. doi: 10.11646/PHYTOTAXA.441.2.2.

Rifón-Lastra, A. a Noguerol-Seoane, Á. (2001) „Green algae associated with the granite walls of

- monuments in Galicia (NW Spain)", *Cryptogamie, Algologie*, 22(3), s. 305–326. doi: 10.1016/S0181-1568(01)01069-8.
- Rindi, F. a Guiry, M. D. (2004) „Composition and spatial variability of terrestrial algal assemblages occurring at the bases of urban walls in Europe", *Phycologia*, 43(3), s. 225–235. doi: 10.2216/i0031-8884-43-3-225.1.
- Rodríguez, F. *et al.* (2008) „Phylogenetic and morphological characterisation of the green algae infesting blue mussel *Mytilus edulis* in the North and South Atlantic oceans", *Diseases of Aquatic Organisms*, 81(3), s. 231–240. doi: 10.3354/dao01956.
- Roldán, M. *et al.* (2004) „Distribution of phototrophic biofilms in cavities (Garraf, Spain)", *Nova Hedwigia*, 78(3–4), s. 329–351. doi: 10.1127/0029-5035/2004/0078-0329.
- Roldán, M. a Hernández-Mariné, M. (2009) „Exploring the secrets of the three-dimensional architecture of phototrophic biofilms in caves", *International Journal of Speleology*, 38(1), s. 41–53. doi: 10.5038/1827-806X.38.1.5.
- Romeike, J. *et al.* (2002) „Genetic Diversity of Algal and Fungal Partners in Four Species of Umbilicaria (Lichenized Ascomycetes) Along a Transect of the Antarctic Peninsula", *Mol. Biol. Evol.*, 19(8), s. 1209–1217. Dostupné z: <http://herbaria.harvard.edu/treebase/>.
- Samolov, E. *et al.* (2020) „Biodiversity of algae and cyanobacteria in biological soil crusts collected along a climatic gradient in Chile using an integrative approach", *Microorganisms*, 8(7), s. 1–28. doi: 10.3390/microorganisms8071047.
- Sanders, W. B. (2001) „Preliminary light microscope observations of fungal and algal colonization and lichen thallus initiation on glass slides placed near foliicolous lichen communities within a lowland tropical forest", *Symbiosis*, 31(1–3), s. 85–94.
- Sanders, W. B. (2005) „Observing microscopic phases of lichen life cycles on transparent substrata placed in situ", *Lichenologist*, 37(5), s. 373–382. doi: 10.1017/S0024282905015070.
- Sanders, W. B. a Lücking, R. (2002) „Reproductive strategies, relichenization and thallus development observed in situ in leaf-dwelling lichen communities", *New Phytologist*, 155(3), s. 425–435. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00472.x.
- Sanders, W. B., Moe, R. L. a Ascaso, C. (2004) „The intertidal marine lichen formed by the pyrenomycete fungus *Verrucaria tavaresiae* (Ascomycotina) and the brown alga *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae): Thallus organization and symbiont interaction", *American Journal of Botany*, 91(4), s. 511–522. doi: 10.3732/ajb.91.4.511.
- Schlichting, H. H. E. (1975) „Some subaerial algae from Ireland", *British Phycological Journal*, 10(3), s. 267. doi: 10.1080/00071617500650251.
- Schmidle, W. (1901) „Über drei Algengenera", *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 19, s. 10–24.
- Schulz, K. *et al.* (2016) „Biological Soil Crusts from Coastal Dunes at the Baltic Sea: Cyanobacterial and Algal Biodiversity and Related Soil Properties", *Microbial Ecology*, 71(1), s. 178–193. doi: 10.1007/s00248-015-0691-7.
- Singh, H. W., Wade, R. M. a Sherwood, A. R. (2018) „Diurnal patterns of airborne algae in the Hawaiian Islands: a preliminary study", *Aerobiologia*, 34(3), s. 363–373. doi: 10.1007/s10453-018-9519-5.
- Škaloud, P. *et al.* (2008) „Species composition of algae and cyanobacteria in biological soil crusts on natural substrata", *Novitates Botanicae Universitatis Carolinae*, 19, s. 15–18.
- Škaloud, P. (2009) „Species composition and diversity of aero-terrestrial algae and cyanobacteria of

the Boreč Hill ventaroles", *Fottea*, 9(1), s. 65–80. doi: 10.5507/fot.2009.006.

Škaloud, P. *et al.* (2014) „Planktochlorella nurekis gen. et sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), a novel coccoid green alga carrying significant biotechnological potential", *Fottea*, 14(1), s. 53–62. doi: 10.5507/fot.2014.004.

Škaloud, P. *et al.* (2015) „Assembling the challenging puzzle of algal biodiversity: Species delimitation within the genus *Asterochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta)", *Journal of Phycology*, 51(3), s. 507–527. doi: 10.1111/jpy.12295.

Škaloud, P. *et al.* (2016) „Taxonomic revision and species delimitation of coccoid green algae currently assigned to the genus *Dictyochloropsis* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta)", *Journal of phycology*, 52(4), s. 599–617. doi: 10.1111/jpy.12422.

Škaloud, P. *et al.* (2018) „Untangling the hidden intrathalline microalgal diversity in *Parmotrema pseudotinctorum*: *Trebouxia crespoana* sp. nov.", *Lichenologist*, 50(3), s. 357–369. doi: 10.1017/S0024282918000208.

Škaloud, P., Friedl, T. a Neustupa, J. (2007) „Morphology, molecular phylogeny and taxonomy of green algal genera *Aerosphaera* and *Dictyochloropsis* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta).", *European Journal of Phycology*, 42, s. 107–108.

Škaloud, P., Neustupa, J. a Škaloudová, M. (2008) „Species composition and diversity of algae on anthropogenic substrata", *Novitates Botanicae Universitatis Carolinae*, 19, s. 33–37.

Škaloud, P. a Peksa, O. (2010) „Evolutionary inferences based on ITS rDNA and actin sequences reveal extensive diversity of the common lichen alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta)", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(1), s. 36–46. doi: 10.1016/j.ympev.2009.09.035.

Smith, T. E. a Stephenson, S. L. (2010) „The Aerophytic algae of la Malinche national park and Cofre de Perote national park, Mexico", *International Journal on Algae*, 12(1), s. 57–63. doi: 10.1615/InterJAlgae.v12.i1.40.

Sommer, V., Karsten, U. a Glaser, K. (2020) „Halophilic Algal Communities in Biological Soil Crusts Isolated From Potash Tailings Pile Areas", *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, s. 1–16. doi: 10.3389/fevo.2020.00046.

Spribille, T. *et al.* (2016) „Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens", *Science*, 353(6298), s. 488–492. doi: 10.1126/science.aaf8287.

Štifterová, A. a Neustupa, J. (2015) „Community structure of corticolous microalgae within a single forest stand: Evaluating the effects of bark surface pH and tree species", *Fottea*, 15(2), s. 113–122. doi: 10.5507/fot.2015.013.

Štifterová, A. a Neustupa, J. (2017) „Small-scale variation of corticolous microalgal covers: Effects of microhabitat, season, and space", *Phycological Research*, 65(4), s. 299–311. doi: 10.1111/pre.12187.

Stoyneva, M. P., Uzunov, B. A. a Gärtner, G. (2014) „Aerophytic green algae, epimycotic on *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Kickx.", *Annual of Sofia University*, 99, s. 19–25.

Stoyneva, M. P. a Gärtner, G. (2009) „Remarkable and newly recorded aeroterrestrial cyanoprokaryotes and algae in Bulgaria", in *Plant, fungal and habitat diversity investigation and conservation*. Institute of Botany, Bulgarian Academy of Sciences, Acad. G. Bonchev St., bl. 23, 1113 So\_a, Bulgaria, s. 122–127. doi: 10.13140/2.1.4303.9044.

Stubbs, C. S. (1995) „Dispersal of soredia by the oribatid mite, *Humerobates arborea* ", *Mycologia*, 87(4), s. 454–458. doi: 10.1080/00275514.1995.12026554.

Suutari, M. *et al.* (2010) „Molecular evidence for a diverse green algal community growing in the

- hair of sloths and a specific association with *Trichophilus welckeri* (Chlorophyta, Ulvophyceae)", *BMC Evolutionary Biology*, 10(1). doi: 10.1186/1471-2148-10-86.
- Temraleeva, A. D. *et al.* (2015) „Additions to the algaflora (Chlorophyta) of gray forest soil", *Новосту Систематику Низших Растений*, 49, s. 92–109.
- Thüs, H. *et al.* (2011) „Revisiting photobiont diversity in the lichen family verrucariaceae (ascomycota)", *European Journal of Phycology*, 46(4), s. 399–415. doi: 10.1080/09670262.2011.629788.
- Tschermak-Woess, E. (1978) „*Myrmecia reticulata* as a phycobiont and free-living free-living trebouxia the problem of *stenocybe septata*", *The Lichenologist*, 10(1), s. 69–79. doi: 10.1017/S0024282978000080.
- Tschermak-Woess, E. (1980) „*Asterochloris phycobiontica*, gen. et spec., nov., der Phycobiont der Flechte *Varicellaria carneonivea*", *Plant Systematics and Evolution*, 135, s. 279–294.
- Tschermak-Woess, E. (1988) „The Algal Partner", in Galun, M. (ed.) *CRC Handbook of Lichenology*. CRC Press, Inc., s. 39–84.
- Tschermak-Woess, E. (1989) „Developmental studies in trebouxoid algae and taxonomical consequences", *Plant Systematics and Evolution*, 164(1–4), s. 161–195. doi: 10.1007/BF00940436.
- U'Ren, J. M. *et al.* (2012) „Host and geographic structure of endophytic and endolichenic fungi at a continental scale", *American Journal of Botany*, 99(5), s. 898–914. doi: 10.3732/ajb.1100459.
- Ueno, R. *et al.* (2005) „Molecular phylogeny and phenotypic variation in the heterotrophic green algal genus *Prototheca* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta)", *Journal of Phycology*, 41(6), s. 1268–1280. doi: 10.1111/j.1529-8817.2005.00142.x.
- Ueno, R., Urano, N. a Suzuki, M. (2003) „Phylogeny of the non-photosynthetic green micro-algal genus *Prototheca* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) and related taxa inferred from SSU and LSU ribosomal DNA partial sequence data", *FEMS Microbiology Letters*, 223(2), s. 275–280. doi: 10.1016/S0378-1097(03)00394-X.
- Uher, B. (2008) „Spatial distribution of cyanobacteria and algae from the tombstone in a historic cemetery in Bratislava, Slovakia", *Fottea*, 9(1), s. 81–92. doi: 10.5507/fot.2009.007.
- Urzi, C. *et al.* (2010) „Microbial Diversity in Paleolithic Caves: A Study Case on the Phototrophic Biofilms of the Cave of Bats (Zuheros, Spain)", *Environmental Microbiology*, 60, s. 116–129.
- Vančurová, L. (2012) „Diverzita fotobiontů ve stélkách lišejníků rodu *Stereocaulon* (Lecanoromycetes, Ascomycota)", s. 72 pp.
- Vančurová, L. *et al.* (2015) „*Vulcanochloris* (Trebouxiales, Trebouxiophyceae), a new genus of lichen photobiont from La Palma, Canary Islands, Spain", *Phytotaxa*, 219(2), s. 118–132. doi: 10.11646/phytotaxa.219.2.2.
- Vančurová, L. *et al.* (2018) „The complexity of symbiotic interactions influences the ecological amplitude of the host: A case study in *Stereocaulon* (lichenized Ascomycota)", *Molecular Ecology*, 27(14), s. 3016–3033. doi: 10.1111/mec.14764.
- Vázquez-Nion, D. *et al.* (2016) „Subaerial biofilms on granitic historic buildings: microbial diversity and development of phototrophic multi-species cultures", *Biofouling*, 32(6), s. 657–669. doi: 10.1080/08927014.2016.1183121.
- Venter, A. *et al.* (2015) „A preliminary survey of the diversity of soil algae and cyanoprokaryotes on mafic and ultramafic substrates in South Africa", *Australian Journal of Botany*, 63(3–4), s. 341–352. doi: 10.1071/BT14207.

- Videv, P. V *et al.* (2017) „Epimycotic Algae on the Medicinal Fungus *Trametes Versicolor*(L.) Lloyd", *International Journal of Advanced Research in Botany*, 3(2), s. 18–26. doi: 10.20431/2455-4316.0302004.
- Vinogradova, O. M. *et al.* (2004) „Epilithic Algal Communities of Dry Rocks of the Negev Desert, Israel", *Ukrainian Botanical Journal*, 61(2), s. 7–20.
- Vinogradova, O. N. a Mikhailyuk, T. I. (2009) „Algal flora of the caves and grottoes of the National Nature Park ‚podilsky Tovtry‘ (Ukraine)", *International Journal on Algae*, 11(3), s. 289–304. doi: 10.1615/InterJAlgae.v11.i3.80.
- Vinogradova, O. N., Nevo, E. a Wasser, S. P. (2009) „Algae of the Sefunim Cave (Israel): Species diversity affected by light, humidity and rock stresses", *International Journal on Algae*, 11(2), s. 99–116. doi: 10.1615/InterJAlgae.v11.i2.10.
- Vishnivetskaya, T. A. (2009) „Viable Cyanobacteria and Green Algae from the Permafrost Darkness", in Margesin, R. (ed.) *Permafrost Soils*. Springer-Verlag, s. 73–84. doi: 10.1007/978-3-540-69371-0.
- Vojtková, H. (2017) „Algae and their biodegradation effects on building materials in the Ostrava industrial agglomeration", *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 92(1). doi: 10.1088/1755-1315/92/1/012073.
- Voytsekhovich, A. a Beck, A. (2016) „Lichen photobionts of the rocky outcrops of Karadag massif (Crimean Peninsula)", *Symbiosis*, 68(1–3), s. 9–24. doi: 10.1007/s13199-015-0346-y.
- van Vuuren, S. J. *et al.* (2019) „Epilithic cyanobacteria and algae in two geologically distinct caves in South Africa", *Journal of Cave and Karst Studies*, 81(4), s. 254–263. doi: 10.4311/2019MB0113.
- Wasserbauer, R. *et al.* (2014) „The occurrence of cyanobacteria and green algae on facades of historical sacral buildings", *Advanced Materials Research*, 1000, s. 243–246. doi: 10.4028/www.scientific.net/AMR.1000.243.
- Wylie, P. A. a Schlichting, H. E. (1973) „A Floristic Survey of Corticolous Subaerial Algae in North Carolina", *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 89(3), s. 179–183.
- Zahradníková, M. *et al.* (2017) „Molecular Evidence of *Apatococcus*, including *A. fuscideae* sp. nov., as Photobiont in the Genus *Fuscidea*", *Protist*, 168(4), s. 425–438. doi: 10.1016/j.protis.2017.06.002.
- Zancan, S., Trevisan, R. a Paoletti, M. G. (2006) „Soil algae composition under different agroecosystems in North-Eastern Italy", *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 112(1), s. 1–12. doi: 10.1016/j.agee.2005.06.018.
- Zavada, M. S. a Simoes, P. (2001) „The possible demi-lichenization of the basidiocarps of *Trametes Versicolor* (L.:Fries) pilat (Polyporaceae)", *Northeastern Naturalist*, 8(1), s. 101–112. doi: 10.2307/3858266.
- Zeitler, I. (1954) „Untersuchungen über die Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von Flechtengonidien", *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 101(5), s. 453–487.
- Zhang, J. *et al.* (2008) „Morphology and phylogenetic position of a trebouxiophycean green alga (Chlorophyta) growing on the rubber tree, *Hevea brasiliensis*, with the description of a new genus and species", *European Journal of Phycology*, 43(2), s. 185–193. doi: 10.1080/09670260701718462.

# Přílohy

Příloha 1: Tabulka fotobiontů lišejníků. Synonyma podle Guiry, 2021.

rod	druh	synonyma	příklady mykobiontů	zdroj
<i>Apatococcus</i>	<i>A. fuscideae</i>		<i>Fuscidea kochiana</i>	(Zahradníková <i>et al.</i> , 2017)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. antarctica</i>		<i>Cladonia</i> sp.	(Kim <i>et al.</i> , 2020)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. echinata</i>		<i>Lepraria rigidula</i> , <i>L. caesioalba</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2015)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. erici</i>	<i>Trebouxia erici</i>	<i>Cladonia cristatella</i> , <i>Stereocaulon dactylophyllum</i>	(Škaloud a Peksa, 2010)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. excentrica</i>	<i>T. excentrica</i>	<i>Stereocaulon dactylophyllum</i>	(Škaloud a Peksa, 2010)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. friedlii</i>		<i>Lepraria caesioalba</i> , <i>L. lobificans</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2015)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. gaertneri</i>		<i>Lepraria rigidula</i> , <i>L. incana</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2015)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. glomerata</i>	<i>T. glomerata</i> , <i>T. pyriformis</i> , <i>Cystococcus glomeratus</i>	<i>Stereocaulon evolutoides</i> , <i>Cladonia squamosa</i> , <i>Diploschistes muscorum</i>	(Škaloud a Peksa, 2010)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. irregularis</i>	<i>T. irregularis</i>	<i>Stereocaulon</i> sp.	(Škaloud a Peksa, 2010)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. italiana</i>	<i>T. italiana</i>	<i>Cladonia capitellata</i> , <i>C. scabriuscula</i>	(Škaloud a Peksa, 2010)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. leprarii</i>		<i>Lepraria neglecta</i> , <i>L. caesioalba</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2015)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. lobophora</i>		<i>Lepraria caesioalba</i> , <i>L. alpina</i> , <i>L. borealis</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2015)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. magna</i>	<i>T. magna</i>	<i>Lepraria</i> sp., <i>Pilophorus aciculare</i> , <i>Psora decipiens</i> , <i>Cladonia</i> sp.	(Škaloud a Peksa, 2010)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. mediterranea</i>		<i>C. convoluta</i> - <i>C. foliacea</i> komplex, <i>C. rangiformis</i> , <i>C. fimbriata</i> , <i>C. cervicornis</i>	(Moya <i>et al.</i> , 2015)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. phycobiontica</i>	<i>T. phycobiontica</i>	<i>Lepraria neglecta</i> , <i>Anzina carneonivea</i>	(Škaloud a Peksa, 2010)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. pseudoirregularis</i>		<i>Cladonia</i> sp., <i>C. gracilis</i>	(Kim <i>et al.</i> , 2020)

<i>Asterochloris</i>	<i>A. sejongensis</i>		<i>Cladonia pyxidata, Sphaerophorus globosus</i>	(Kim <i>et al.</i> , 2017)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. stereocaulonicola</i>		<i>Stereocaulon</i> sp.	(Kim <i>et al.</i> , 2020)
<i>Asterochloris</i>	<i>A. woessiae</i>		<i>Lepraria borealis Cladonia foliacea</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2015)
<i>Auxenochlorella</i>	<i>Auxenochlorella</i> sp.		<i>Psoroglaena stigonemoides</i>	(Thüs <i>et al.</i> , 2011)
<i>Coccomyxa</i>	<i>C. glaronensis</i>		<i>Solorina saccata</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Coccomyxa</i>	<i>C. icmadophilae</i>		<i>Icmadophila ericetorum</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Coccomyxa</i>	<i>C. mucigena</i>		<i>Peltigera aptosa</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Coccomyxa</i>	<i>C. solorinae</i>		<i>P. aptosa, Solorina saccata</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Coccomyxa</i>	<i>C. ovalis</i>		<i>S. saccata</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Coccomyxa</i>	<i>C. thallosa</i>		<i>P. aptosa, S. saccata</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Diplosphaera</i>	<i>D. chodatii</i>	<i>Stichococcus chodatii, S. diplosphaera, D. epiphytica, Protococcus chodatii</i>	<i>Dermatocarpon luridum</i>	(Fontaine <i>et al.</i> , 2013)
<i>Elliptochloris</i>	<i>E. bilobata</i>		<i>Verrucaria sublobulata</i>	(Thüs <i>et al.</i> , 2011)
<i>Heveochlorella</i>	<i>H. sp.</i>		<i>Sticta</i>	(Lindgren <i>et al.</i> , 2020)
<i>Chlorella</i>	<i>Ch. sp.</i>		<i>Protoparmeliopsis muralis</i>	(Muggia <i>et al.</i> , 2013)
<i>Chloroidium</i>	<i>Ch. ellipsoideum</i>	<i>Chlorella ellipsoidea, C. saccharophila</i> var. <i>ellipsoidea, Ch. nordstedtii, Ch. trebouxioides</i>	<i>Stereocaulon vesuvianum, S. nanodes</i>	(Vančurová, 2012)
<i>Chloroidium</i>	<i>Ch. lichenum</i>	<i>Ch. angusto-ellipsoideum, Chlorella angustoellipsoidea</i>	<i>Stereocaulon spathuliferum</i>	(Vančurová, 2012)
<i>Chloroidium</i>	<i>Ch. saccharophilum</i>	<i>Chlorella saccharophila</i>	<i>Trapelia coarctata</i>	(Tschermak-Woess, 1988)
<i>Leptosira</i>	<i>L. thrombii</i>		<i>Thrombium epigaeum</i>	(Tschermak-Woess, 1988)
<i>Leptosira</i>	<i>L. obovata</i>	<i>Pleurastrum obovatum</i>	<i>Vezdaea aestivalis</i>	(Tschermak-Woess, 1988)
<i>Myrmecia</i>	<i>M. biatorellae</i>	<i>Myrmecia pyriformis</i>	<i>Placidium, Heteroplacidium</i>	(Thüs <i>et al.</i> , 2011)
<i>Myrmecia</i>	<i>M. israelensis</i>	<i>Friedmannia israelensis</i>	<i>Placidium, Heteroplacidium</i>	(Thüs <i>et al.</i> , 2011)
<i>Pseudochlorella</i>	<i>P. pyrenoidosa</i>	<i>Chlorellopsis pyrenoidosa</i>	<i>Lecidea</i>	(Zeitler, 1954)
<i>Stichococcus</i>	<i>S. mirabilis</i>		<i>Staurothele clopima</i>	(Thüs <i>et al.</i> , 2011)
<i>Symbiochloris</i>	<i>S. symbiontica</i>	<i>Dictyochloropsis symbiontica</i>	<i>Chaenothecopsis consociata</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2016)

<i>Symbiochloris</i>	<i>S. reticulata</i>	<i>Dictyochloropsis reticulata</i> , <i>Myrmecia reticulata</i>	<i>Lobaria macaronesica</i> , <i>L. pulmonaria</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2016)
<i>Symbiochloris</i>	<i>S. handae</i>		<i>Brigantiaea ferruginea</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2016)
<i>Symbiochloris</i>	<i>S. ellipsoidea</i>	<i>Dictyochloropsis symbiontica</i> var. <i>ellipsoidea</i>	<i>Chaenothecopsis consociata</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2016)
<i>Symbiochloris</i>	<i>S. gelatinosa</i>	<i>Dictyochloropsis splendida</i> var. <i>gelatinosa</i>	<i>Catinaria grossa</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2016)
<i>Symbiochloris</i>	<i>S. tschermakiae</i>		<i>Crocodia aurata</i> , <i>Lobaria patinifera</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2016)
<i>Symbiochloris</i>	<i>S. pauciautosporica</i>	<i>Dictyochloropsis symbiontica</i> var. <i>pauciautosporica</i>	<i>Phlyctis argena</i> , <i>Crocodia aurata</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2016)
<i>Symbiochloris</i>	<i>S. sp.</i>		<i>Chaenotheca brunneola</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2016)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. aggregata</i>	<i>Pseudotrebouxia aggregata</i>	<i>Xanthoria parietina</i> , <i>Parmelia sulcata</i> , <i>Euopsis granatina</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. anticipata</i>		<i>Parmelia rudecta</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. arboricola</i>	<i>T. humicola</i>	<i>Xanthoria parietina</i>	(Voytsekhovich a Beck, 2016)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. asymmetrica</i>		<i>Circinaria contorta</i>	(Voytsekhovich a Beck, 2016)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. corticola</i>	<i>P. corticola</i>	<i>Parmotrema tinctorum</i>	(Ohmura <i>et al.</i> , 2006)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. cladoniae</i>	<i>Cystococcus cladoniae</i>	<i>Chaenotheca chrysocephala</i>	(Letrouit-Galinou, 1968)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. crenulata</i>		<i>Caloplaca spp.</i> , <i>Candelariella medians</i>	(Voytsekhovich a Beck, 2016)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. crespoana</i>		<i>Parmotrema pseudotinctorum</i>	(Škaloud <i>et al.</i> , 2018)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. cretacea</i>		<i>Aspicilia desertorum</i>	(Voytsekhovich a Beck, 2016)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. decolorans</i>	<i>P. decolorans</i> , <i>T. albulescens</i>	<i>Candelariella medians</i>	(Voytsekhovich a Beck, 2016)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. flava</i>		<i>Physcia pulverulenta</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. galapagensis</i>	<i>P. galapagensis</i>	<i>Ramalina sp.</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. gelatinosa</i>		<i>Flavoparmelia caperata</i>	(Beck, Rambold a Kasalicky, 2002)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. gigantea</i>	<i>P. gigantea</i>	<i>Caloplaca cerina</i>	(Beck, Rambold a Kasalicky, 2002)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. higginsiae</i>	<i>P. higginsiae</i>	<i>Buellia straminea</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. impressa</i>	<i>P. impressa</i>	<i>Physcia adscendens</i>	(Beck, Rambold a Kasalicky, 2002)

<i>Trebouxia</i>	<i>T. incrustata</i>	<i>P. incrustata</i>	<i>Lecanora dispersa</i>	(Beck, Rambold a Kasalicky, 2002)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. jamesii</i>	<i>P. jamesii</i>	<i>Lecidea silacea</i>	(Beck, Rambold a Kasalicky, 2002)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. potteri</i>	<i>T. xanthoriae</i> var. <i>potteri</i> , <i>P. potteri</i>	<i>Lecanora rubina</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. showmanii</i>	<i>P. showmanii</i>	<i>Lecanora hagenii</i>	(Ettl a Gärtner, 2013)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. simplex</i>		<i>Umbilicaria</i>	(Voytsekhovich a Beck, 2016)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. solaris</i>		<i>Aspicilia cinerea</i>	(Voytsekhovich a Beck, 2016)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. usneae</i>	<i>P. usneae</i>	<i>Parmotrema tinctorum</i>	(Beck, Rambold a Kasalicky, 2002)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. vaga</i>		<i>Candelariella vitellina</i> , <i>Circinaria contorta</i>	(Voytsekhovich a Beck, 2016)
<i>Trebouxia</i>	<i>T. xanthoriae</i>	<i>C. xanthoriae</i>	<i>Xanthoria parietina</i>	(Guiry, 2021)
<i>Vulcanochloris</i>	<i>V. canariensis</i>		<i>Stereocaulon vesuvianum</i>	(Vančurová <i>et al.</i> , 2015)
<i>Vulcanochloris</i>	<i>V. guanchorum</i>		<i>Stereocaulon vesuvianum</i>	(Vančurová <i>et al.</i> , 2015)
<i>Vulcanochloris</i>	<i>V. symbiotica</i>		<i>Stereocaulon vesuvianum</i>	(Vančurová <i>et al.</i> , 2015)