

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra botaniky



Bakalárska práca

**Biotické interakcie v spoločenstvách epifytických  
lišajníkov**

Biotic interactions in epiphytic lichen communities

**Ivana Černajová**

školiteľ: Mgr. David Svoboda

2010

## **Pod'akovanie**

Predovšetkým ďakujem svojmu školiteľovi, Davidovi Svobodovi, za pohotovú a všestrannú pomoc a cenné rady pri riešení tejto práce.

Ďakujem mamke za trpezlivosť a pomoc so slovenčinou.

## Súhrn

Bakalárska práca je literárnou rešeršou problematiky interakcií v spoločenstvách epifytických lišajníkov. V prvej časti definuje epifytický habitat, ktorý sa svojou mikroklimatickou heterogenitou výrazne líši od iných typov habitatov. Časť venovaná samotným interakciám je rozdelená na kapitoly o kompetícii a o predácii. Lišajníky si medzi sebou a s inými organizmami konkurujú hlavne o svetlo a priestor. Známych mechanizmov kompetície je niekoľko, väčšina spočíva v prerastaní stielok a v chemických interakciách. Vlastnosti podstatné pre úspech v kompetícii sú hlavne morfológia stielky, rýchlosť rastu a obsah alelochemikálií. Kompetičné vlastnosti jednotlivých druhov sa líšia v závislosti na abiotických podmienkach a na celkovom zložení spoločenstva. Prítomnosť spásáčov a parazitov núti lišajníky investovať zdroje do tvorby obranných látok. Ich rozmiestnenie je v zhode s teóriou optimálnej obrany. Existujú dôkazy o tom, že všetky tieto interakcie menia vlastnosti jednotlivcov aj druhov, hlavne čo sa týka obsahu sekundárnych metabolitov a šírky realizovanej ekologickej niky. Konkurenti a predátori môžu determinovať rozšírenie druhov v rámci potenciálneho areálu. Práca je zhrnutím doterajších poznatkov o mechanizmoch, charaktere a dopadoch kompetície a predácie v spoločenstvách epifytických lišajníkov.

Kľúčové slová: lišajníky, kryptogamy, epifyty, kompetícia, predácia, herbivória, parazitizmus

## **Abstract**

The objective of my bachelor's thesis is to review available literature on biotic interactions in epiphytic lichen communities. At first the epiphytic habitat is defined. The next part deals with the interactions, specifically competition and predation. Lichens compete for light and space among each other and with other cryptogams at the same time. There are a few known mechanisms of competition, most of them being based on overgrowing of thalli and chemical action. Thallus morphology, growth rate and content of allelochemicals are the main traits determining success in competition. Competitive abilities depend on various abiotic factors as well as on total composition of the community. Lichens are forced to invest in chemical defence by the presence of herbivores and parasites. Distribution of the defence substances matches the optimal defence theory. There is numerous evidence that biotic interactions modify characteristics of both individuals and species, mainly considering the secondary metabolites content and the width of the realized ecological niche. Competitors and predators may determine species distribution. The thesis summarises the knowledge of the mechanism, character and impact of the competition and predation in epiphytic lichen communities.

Key words: lichens, cryptogams, epiphytes, competition, predation, herbivory, parasitism

## Obsah

1. Úvod.....	2
2. Epifytické kryptogamné spoločenstvá .....	2
2.1 Koncept epifytizmu .....	2
2.2 Epifytické spoločenstvo .....	3
2.3 Špecifiká epifytického habitatu .....	3
3. Interakcie .....	5
3.1 Kompetícia .....	5
3.1.1 Prístupy k štúdiu charakteru kompetície medzi lišajníkmi .....	6
3.1.2 Charakter kompetície v spoločenstvách lišajníkov .....	10
3.1.3 Ďalšie aspekty kompetície.....	15
3.1.4 Kompetícia lišajníkov s inými kryptogamnými organizmami .....	17
3.1.5 Zhrnutie .....	20
3.2 Predácia .....	21
3.2.1 Spásanie, herbivória .....	21
3.2.2 Parazitizmus a choroba.....	25
3.2.3 Zhrnutie .....	27
4. Záver.....	28
5. Bibliografia.....	28

# 1. Úvod

Organizmy sú otvorené systémy. Ich život v rôznej miere ovplyvňujú rozmanité zložky prostredia. Je všeobecne známe, že lišajníky sú veľmi citlivé na zmeny v prostredí, hlavne v súvislosti so znečistením. Prostredie však nie je len súbor abiotických podmienok, tvoria ho aj iné organizmy. Organizmy medzi sebou interagujú, či už ide o jedince jedného druhu, rozličných druhov, alebo dokonca rozdielnych životných foriem. Vo svojej bakalárskej práci sa chcem orientovať na interakcie epifytických lišajníkov medzi sebou a s inými organizmami. Mojm cieľom je zhrnúť dostupnú literatúru zaoberajúcu sa kompetíciou medzi lišajníkmi a inými kryptogamnými organizmami ako aj predáciou lišajníkov a zistiť mechanizmy a charakter týchto interakcií a ich dopady na rôznych úrovniach – od jednotlivcov až po celé spoločenstvá.

Použitá nomenklatúra lišajníkov a húb je zjednotená podľa práce Liška et al. (2008) a druhy v nej neobsiahnuté podľa Index Fungorum ([www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org)). Názvy iných organizmov sú ponechané tak, ako boli uvedené v použitej literatúre.

## 2. Epifytické kryptogamné spoločenstvá

### 2.1 Koncept epifytizmu

Barkman (1958) charakterizoval epifyty ako organizmy žijúce na rastlinách alebo na mŕtvych vonkajších pletivách rastlín bez toho, aby z ich živých častí čerpali živiny alebo vodu. Môžu však získavať látky z mŕtvej vonkajšej borky. To je zásadný rozdiel oproti parazitom. Podľa Barkmana do tejto definície spadajú aj saprophytické huby, ktoré žijú v tom istom prostredí – na vonkajších mŕtvych pletivách. Pre organizmy žijúce na povrchu skál používame termín epilittické alebo saxikolné.

Môžeme rozlišovať medzi fakultatívnymi a obligátnymi epifytmi. Obligátne epifytické organizmy nájdeme výlučne na povrchu drevín. Fakultatívne epifytické sa okrem toho môžu vyskytovať aj v iných typoch prostredia, napr. na povrchu pôdy alebo skál. Hranica medzi obligátnymi a fakultatívnymi epifytmi však nie je ostrá. Podľa Barkmana (1958) sú niektoré druhy fakultatívnymi epifytmi v jednom type prostredia, obligátnymi v inom. Dôvodom môže byť rozdielna klíma, kompetícia alebo nedostatok vhodných habitatov. Ako príklad uvádza riasy, ktoré sú v mnohých tropických regiónoch obligátnymi epifytmi, no veľmi málo z nich je obmedzených na kôru stromov v miernom pásme.

## 2.2 Epifytické spoločenstvo

Spoločenstvo je súborom populácií rôznych druhov, ktoré sa spoločne vyskytujú v priestore a čase (Begon et al. 1997). Môžeme ho chápať ako súbor tvorený nižšími rovinami, jedincami a populáciami. Avšak spoločenstvo ako celok má mnoho vlastností, ktoré na nižších úrovniach nepozorujeme (emergentné vlastnosti).

Európske epifytické kryptogamné spoločenstvá tvoria lišajníky, riasy, huby, machy a pečeňovky.

## 2.3 Špecifiká epifytického habitatu

Charakter epifytických kryptogamných spoločenstiev sa výrazne líši od spoločenstiev terestrických cievnatých rastlín. Dôvodom nie sú len špecifiká spojené s fyziológiou kryptogamov, ale aj s vlastnosťami stromu ako stanovišťa. Tie by sa podľa Barkmana (1958) všeobecne dali zhrnúť v siedmych bodoch:

1. Neustále vzniká nový substrát pre kolonizáciu epifytmi – rastú nové stromy, nové konáre, odlupujúca sa kôra zanecháva holé miesta.
2. S odlupujúcou sa kôrou môžu opadávať aj epifyty, čo má väčšinou fatálne následky, pretože mikroklimatické pomery sa radikálne zmenia. V dôsledku sekundárneho rastu stromu a praskania kôry môžu byť epifytické organizmy mechanicky poškodzované.
3. Kôra má často výrazný reliéf a poskytuje mnoho mikroklimaticky veľmi odlišných habitatov na malej ploche.
4. Kvôli takmer vertikálnemu postaveniu stromov majú výška nad povrchom, expozícia a sklon kmeňa zásadný vplyv na mikroklimu a teda aj na epifytické spoločenstvá.
5. Každý druh stromu má špecifickú korunu, ktorá modifikuje mikroklimatické pomery v rámci nej samotnej aj na kmeni.
6. Všeobecne sa uvažuje o dvoch aktívnych povrchoch v lese – o povrchu pôdy a povrchu korún. Pre epifyty má zmysel hovoriť navyše o povrchu kôry.
7. Kôra má nízku tepelnú kapacitu aj konduktivitu, čo spôsobuje vysoké teplotné výkyvy. K povrchu kôry sa dostane výrazne menej vody ako k povrchu pôdy. Okrem toho kôra len málo z nej dokáže zadržať. Jej povrch je teda veľmi suchý. Evaporácia sa so vzdialenosťou od povrchu pôdy zvyšuje v dôsledku nárastu rýchlosti vetra. Navyše majú epifytické kryptogamné organizmy odlišné nároky na vodu ako terestrické cievnaté rastliny. Prítomnosť hmly, počet dní so zrážkami a ich distribúcia počas celého roku sú pre ne oveľa dôležitejšie ako celkové množstvo zrážok.

Povrch stromu poskytuje množstvo heterogénnych mikrostanovíšť. Distribúcia druhov lišajníkov sa dá do značnej miery vysvetliť mikroklimatickými charakteristikami prostredia. Mikroklimu merať v každom bode výskytu druhu nie je prakticky možné, ale existuje množstvo nepriamych ukazovateľov (Yarranton 1972) ako výška nad povrchom, orientácia a vzdialenosť k najbližšiemu stromu. Najdôležitejšími faktormi prostredia pre epifyty sú svetlo a vlhkosť (Hilitzer 1925). Množstvo dostupného svetla stúpa s výškou na strome, vlhkosť naopak klesá. To sa výrazne odráža v distribúcii druhov. Podstatné sú aj teplota, ktorá je funkciou dostupnosti slnečného žiarenia a sila vetra, ktorá smerom k povrchu pôdy klesá. Dôležité je aj pH substrátu. To tiež nie je na celom povrchu kôry rovnaké, pretože pH sa mení s vekom a strom ako celok nie je rovnoveký (Barkman 1958). Všetky tieto (a ďalšie) faktory sa navzájom ovplyvňujú a mikroklima sa tak mení vertikálne, ale aj horizontálne so vzdialenosťou od kmeňa a v rámci koruny. McCune (1993) sformuloval hypotézu podobných gradientov („similar gradient hypothesis”). Spočíva v tom, že usporiadanie epifytov je podobné po vlhkostnom gradiente medzi stanovišťami a po vertikálnom a sukcesnom gradiente v rámci jedného stanovišťa. Vertikálny gradient v rámci stanovišťa je analogický vlhkostnému medzi stanovišťami, pretože vertikálny gradient je do určitej miery vyjadrením gradientu vlhkostného. Vrchné časti korún sú vystavené suchším podmienkam ako spodná časť kmeňa ako aj väčším vlhkostným výkyvom. Sukcesný gradient je podobný vlhkostnému v prípade rovnovekého lesa, pretože stromy ktoré boli na začiatku rovnakého vzrastu začnú s časom vytvárať nepravidelnejšiu štruktúru a svetlo a zrážky sa tak dostávajú aj k spodným častiam. Sukcesný gradient je podobný vertikálnemu, pretože druhy s lepšími kolonizačnými schopnosťami nájdeme na mladších stanovištiach, či už porovnáваме rôzne staré stromy medzi sebou alebo rôzne staré časti jedného stromu. Okrem toho sú sukcesný a vertikálny gradient prepojené vlhkostným, ako som už opísala. O podobnosti zmien v zložení spoločenstva behom sukcesie a s výškou na strome svedčí aj práca Ruchty et al. (2001), ktorí na príklade javora okrúhlostého (*Acer circinatum*) ukázali, že skupiny lišajníkov sa v čase, ako sa vetvy vyvíjajú, posúvajú smerom nahor.

Stromy sú z princípu diskontinuálnym prostredím a tak čas zohráva pri ich kolonizácii najdôležitejšiu úlohu (Yarranton 1972). Lie et al. (2009) na príklade smrekového lesa preukázali, že vek stromu a jeho veľkosť sú najdôležitejšie parametre vysvetľujúce početnosť druhov lišajníkov. Populácie epifytických lišajníkov kvôli ostrovčekovitému charakteru ich habitatu fungujú v rámci metapopulácií (Löbel et al. 2006b). Distribúcia a druhová bohatosť je teda výrazne modifikovaná aj množstvom vhodných stromov v rámci lesa, fragmentáciou, veľkosťou a vekom lesa a vzdialenosťami, ktoré treba pri kolonizácii prekonať.



## 3. Interakcie

### 3.1 Kompetícia

Na začiatok tejto kapitoly by som rada poznamenala, že v prípade „sút'áže“ medzi organizmami sa v literatúre stretávame s výrazmi kompetícia (napr. Begon et al. 1997, Václav & Prokop 2007) a konkurencia (napr. Begon et al. 1997, Kresňáková 2002). Vo svojej práci budem považovať tieto termíny za ekvivalentné.

Kompetícia je typom interakcie, pri ktorej jeden organizmus spotrebováva zdroj, ktorý mohol získať a využiť organizmus iný (Begon et al. 1997). Za zdroj okrem potravy, živín a vody považujeme aj napr. svetlo a priestor. Takéto interakcie môžu prebiehať medzi jedincami jedného druhu navzájom (vnútrodruhovú kompetícia), ako aj medzi jedincami rôznych druhov, ktoré majú podobné potreby (medzidruhovú kompetícia). Kompetícia, spolu s predáciou, parazitizmom a mutualizmom patrí medzi hlavné biotické faktory, ktoré poháňajú mechanizmy prírodného výberu (Begon et al. 1997), je teda veľmi významným procesom.

Výsledkom kompetície je, že menej schopný druh je ukrátený o určité množstvo zdroja a dostáva sa do nevýhodného postavenia – pomalšie rastie, má menej potomkov atď. V krajnom prípade dôjde až k jeho kompetičnému vylúčeniu. To sa však v prírode stáva oveľa menej často akoby predpovedala teória. Dôvodom môže byť, že ešte neubehlo dosť času alebo že do hry vstupujú aj ďalšie faktory, ako napríklad disturbancie. V dôsledku kompetície môže dôjsť k diferenciácii ník (konkurujúce si druhy začnú využívať prostredie trochu iným spôsobom) a k následnej koexistencii (dôvodom koexistencie však môžu byť aj iné faktory ako napr. už spomínaný nedostatok času a disturbancie).

Ľahko si vieme predstaviť, že kompetícia silne ovplyvňuje charakter a štruktúru spoločenstva, no dokázať ju nie je jednoduché. Jedným z dôvodov je, že mnoho spoločenstiev len málokedy dosiahne hustotu, pri ktorej by sa kompetícia naplno prejavila (Begon et al. 1997). Niekedy kompetíciu v spoločenstve nepozorujeme, pretože jeho organizácia je výsledkom minulej konkurencie, ktorá dnes už neprebíha. Môže to znamenať, že druhy, ktoré si v minulosti konkurovali, rozrôznili svoje niky a preto dnes fungujú bez zjavných interakcií. Môže za tým byť aj vytlačenie slabších konkurentov z komunity, prípadne až ich vyhynutie.

Aj kvôli náročnosti dokazovania kompetície bol jej význam pri formovaní spoločenstiev dlho spochybňovaný (Schoener 1983). Názory na kompetíciu v rastlinných spoločenstvách

nie sú ani dnes úplne jednotné, existuje však niekoľko všeobecne akceptovaných bodov (Mulligan & Gignac 2002):

1. Kompetícia je podstatný mechanizmus (Schoener 1983, Bengtsson et al. 1994).
2. Kompetícia je asymetrická, to znamená, že jeden z dvoch navzájom si konkurujúcich druhov je v značnej nevýhode (Keddy & Shipley 1989).
3. Blízko príbuzné druhy majú podobné kompetičné vlastnosti (Goldberg 1987).
4. Kompetícia môže byť tranzitívna alebo intranzitívna (Keddy & Shipley 1989). Ak je tranzitívna existujú kompetičné hierarchie (Armstrong 1986, Keddy&Shipley 1989).
5. Veľkosť organizmu je dôležitou vlastnosťou, väčšie organizmy sú často vo výhode (Bengtsson et al. 1994).

Detaily jednotlivých bodov a ich relevancia sa u rôznych autorov líšia. Každopádne je otázka kompetície veľmi zložitá.

Podľa Barkmana (1958) spočíva hlavný rozdiel kompetície v epifytických kryptogamných spoločenstvách oproti terestrickým cievnatým rastlinám v tom, že u nich neprebíha kompetícia medzi koreňmi. Epifyty si konkurujú hlavne o svetlo a o priestor (Pentecost 1980). Všeobecne sú lišajníky považované za slabších konkurentov, keďže ich často nachádzame v prostredí nevhodnom pre kolonizáciu inými organizmami (Lawrey 1981). Napriek tomu viacerí autori považujú kompetíciu za jeden z hlavných faktorov ovplyvňujúcich vývoj a štruktúru kryptogamných spoločenstiev (napr. Barkman 1958, Lawrey 1991, Armstrong & Welch 2007).

V nasledujúcej kapitole sa zameriam na kompetičné vzťahy v rámci spoločenstiev lišajníkov, na ich mechanizmy a dopady a na otázku platnosti všeobecných ekologických pravidiel. Pre nedostatok dát sa nebudem opierať len o štúdie epifytických ale aj saxikolných a terikolných spoločenstiev, lebo zistené princípy sú čiastočne generalizovateľné. Následne sa pokúsím pridať poznatky o interakciách medzi lišajníkmi a inými organizmami.

### **3.1.1 Prístupy k štúdiu charakteru kompetície medzi lišajníkmi**

V tejto kapitole sa chcem zmieniť o niektorých prístupoch k štúdiu kompetície a ich prípadné výhody alebo obmedzenia. Niektoré z nich sú postupy ekológie cievnatých rastlín, no všetky sú aplikovateľné pre štúdium kryptogamných spoločenstiev. Jednotlivé prístupy sa, okrem cieľa štúdia, líšia aj v tom, či sa zaoberajú kompetíciou na individuálnej úrovni alebo na úrovni spoločenstva.

Kompetíciu v saxikolných a epifytických spoločenstvách je teoreticky možné považovať za dvojdimenzionálnu, preto lišajníky ponúkajú jednoduchý model pre jej štúdium

(Armstrong & Welch 2007). Podľa Pentecosta (1980) to obzvlášť platí pre kôrovité (krustózne) a lupeňovité (foliózne) lišajníky, pretože ich rast kolmo na substrát je zanedbateľný.

#### *Dôkazy o kompetícii. Kompetícia medzi individuálnymi stielkami*

*Kontakty a prekryvy.* Pentecost (1980) sledoval kontakty okrajov dvojíc saxikolných druhov. Do analýz zahrnul len líniové kontakty, keďže z bodových nedokázal nič vyvodit'. Ak dva druhy dorastú k sebe, môžeme uvažovať o troch výsledkoch: druh A prerastie druh B, druh B prerastie druh A alebo rast oboch druhov sa zastaví. Ďalej pozoroval, že ak kompetične dominantný druh A prerastie druh B, nemusí to znamenať postupné vytlačenie druhu B. Uprostred starnúcich stielok sa totiž vytvárajú „okná“ a ak je druh B schopný opätovne kolonizovať toto „okno,“ môže z centra stielky prerastať druh A.

Armstrong a Welch (2007) uviedli dva ďalšie javy, ktoré môžu nastať pri strete dvoch stielok. Jeden druh „podkope“ druhý a spôsobí tak odumretie svojho súpera alebo obe stielky môžu proti sebe zatlačiť a naddvihnúť sa nad substrát. To sa stáva hlavne u lupeňovitých druhov, ktoré nie sú tak späté s povrchom substrátu ako kôrovité (Welch et al. 2006).

*Chemické interakcie.* Lišajníky produkujú široké spektrum jedinečných sekundárnych metabolitov, ktoré nenachádzame u vyšších rastlín. Mnohé z nich sú syntetizované len jedným až štyrmi druhmi (Gauslaa 2005). Väčšina z nich je odvodená od fenolov a je len málo rozpustná vo vode (Land & Lundström 1998). Čo sa týka ekologickej funkcie sekundárnych látok, existuje mnoho hypotéz. Gauslaa (2005) menuje napr. antimikrobiálne a alelopatické účinky, odpudivé (ale väčšinou nie toxické) účinky na predátorov, reguláciu fotobionta, ochranu pred nadmerným slnečným žiarením alebo zvetrávanie hornín. Pod alelopatiou rozumieme chemické interakcie medzi rastlinami. Tieto látky sa zvyčajne ukladajú extracelulárne ako kryštáliky na vonkajšej strane hýf. Vďaka tomu nie je náročné testovať ich účinky. Za pomoci čistého acetónu ich môžeme extrahovať bez poškodenia vysušenej stielky a bez toho, aby sme ovplyvnili metabolické procesy a znížili jej životaschopnosť. Gauslaa (2005) zistil, že po vymytí acetónom signifikantne klesne hmotnosť stielok, ale schopnosť zadržiavať vodu, vodný obsah ani hmotnosť vzťahnutá na plochu sa nemenia. Takže vedľajšie účinky tejto techniky sú zanedbateľné.

Ranković et al. (2009), ktorí testovali antimikrobiálne účinky extraktov z lišajníkov, okrem vymývania acetónom, skúšali aj etanol a čistú vodu. Jedine vodný roztok látok bol inaktívny.

### *Vplyv kompetície na zloženie spoločenstva*

*Nenáhodné asociácie, počet susediacich druhov.* Pascala (1997) vyslovil hypotézu priestorového odlúčenia. Ak platí, tak počet druhov v blízkom okolí rastliny je nižší ako náhodný. Kompetícia pravdepodobne vedie k nenáhodnej distribúcii jednotlivých druhov a k zmenám v druhovom zložení najbližšieho okolia jednotlivých stielok (Armstrong & Welch 2007).

*Zostavenie pokusov.* Podľa Zamfir & Goldberg (2000) najčastejším typom pokusu je úprava abiotických podmienok. Ak sa pri rovnakom počiatocnom zložení komunity a rozdielnych podmienkach budú výsledné zloženia líšiť, príčinou sú zmeny v kompetícii. Dôsledkom je pozmenená štruktúra spoločenstva (Welch et al. 2006).

Begon et al. (1997) uviedli dva základné typy krátkodobých manipulačných pokusov s rastlinami. Prvým je substitučný, pri ktorom vysádzame dva druhy pri stálej celkovej hustote, v jednotlivých opakovaníach však meníme pomery. Tomu sa hovorí séria nahradzovaní. Ako kontrolu si vytvoríme monokultúru každého druhu. Pokles biomasy v zmesi oproti monokultúre je dôkazom medzidruhovej konkurencie. Jej intenzita často závisí na hustote. Druhým typom pokusu je pokus aditívny. Jeden druh (väčšinou práve tento nás zaujíma) vysádzujeme v stálej hustote a druhý druh v hustotách rôznych. Pri tomto type experimentu sa okrem pomeru medzi pozorovanými rastlinami zvyšuje aj celková hustota. Často nie je úplne triviálne oddeliť vplyv medzidruhovej konkurencie od vplyvu zvýšenia hustoty. Podľa Begona et al. (1997) sa aditívny experiment analyzuje ťažšie ako substitučný, ale je o trochu menej umelý. Oba typy budú viac či menej použité v nasledujúcich metódach.

Častým prístupom je odstránenie jedného, väčšinou dominantného, druhu zo spoločenstva, s cieľom odhaliť kompetičné uvoľnenie, čiže rozšírenie niky v neprítomnosti konkurenta. Aj keď táto metóda umožňuje porozumieť vplyvu dominantného druhu na zvyšok spoločenstva, nič ďalšie o vzťahoch medzi jednotlivými druhmi sa za jej pomoci nedozvieme (Goldberg 1994). Okrem toho v nej pracujeme len s dvomi relatívnymi početnosťami druhov – prirodzene sa vyskytujúcou na stanovišti a úplnou absenciou jedného druhu. Výsledky teda nie je možné úplne zovšeobecniť a vzťahovať aj na iné hustoty (Zamfir & Goldberg 2000). Pri pozorovaní reálnych spoločenstiev, líšiacich sa len svojou zložitou, napr. po disturbancii, nám však môže poskytnúť celkom užitočné poznatky (Lawrey 1981).

Ďalšiu možnosť predstavuje stanovenie kompetičných hierarchií. Keddy & Shipley (1989) z predtým publikovaných dát odvodili, že interakcie medzi dvomi druhmi sú väčšinou asymetrické a že druhy sú usporiadané v kompetičných sieťach, ktoré sú primárne tranzitívne.

Znamená to že, ak druh A kompetične vylúči druh B a druh B vylúči druh C, očakávame, že druh A takisto kompetične vylúči druh C. Hovoríme teda o hierarchiách. O netranzitívnej kompetícii by sme mohli hovoriť ak by druh A vylúčil druh B, druh B by vylúčil druh C, ale druh A by nevylúčil druh C. Výsledkom takých vzťahov by bola kompetičná sieť.

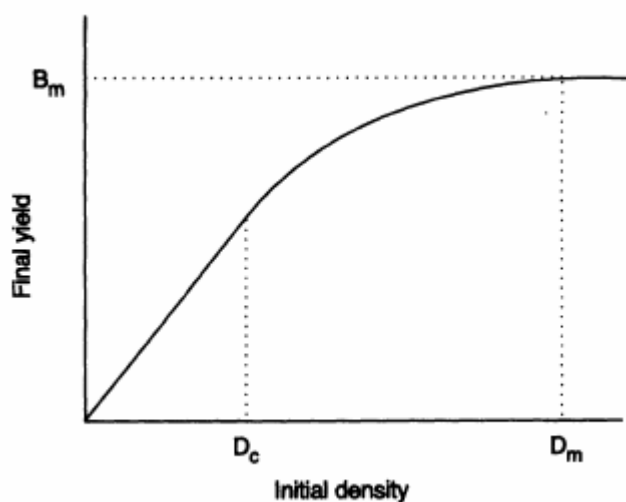
Môžeme teda vysadiť zmesi dvojíc druhov, sledovať ich vývoj a z toho odvodiť hierarchie.

Druhým spôsobom ako stanoviť kompetičné hierarchie je použitie fytometra. Fytometer je rastlina, ktorú použijeme ako referenčnú na porovnanie kompetičných schopností iných druhov. Napríklad, ak zvýši svoj rast v prítomnosti druhu A, ale zníži v prítomnosti druhu B, odvodíme, že druh B má lepšie kompetičné schopnosti ako druh A (Mulligan & Gignac 2002).

Nevýhod plynúcich z používania kompetičných hierarchií je niekoľko. Charakter vzťahov v rámci dvojíc sa môže meniť v prítomnosti ďalších druhov (Welch et al. 2006). Z toho vyplýva, že z pozorovania druhu v prítomnosti jediného iného nedokážeme odvodiť jeho správanie v prítomnosti viacerých druhov. Zo zmesí dvojíc druhov teda nie sme schopní predpovedať zloženie zmesi, skladajúcej sa z troch a viacerých druhov (Armstrong 1986, 1991). Ako som už uviedla vyššie, kompetíciu modifikujú aj vonkajšie podmienky (Welch et al. 2006) a so zmenenými podmienkami môže v usporiadaní kompetičnej hierarchie tiež dochádzať k zmenám. Tieto vlastnosti kompetičných hierarchií znižujú ich prediktívnu hodnotu. Herben & Krahulec (1990) ďalej argumentovali, že hierarchie je možné vytvoriť len pre spoločenstvá, kde sú kompetičné vzťahy hlavným faktorom determinujúcim ich zloženie. Pri štandardizáciách potrebných k ich vytvoreniu sa zabúda na mnoho ďalších procesov zodpovedných za variabilitu. Podľa nich poznatky z takéhoto typu experimentu nie je možné relevantne rozšíriť na reálne spoločenstvá.

Goldberg (1994) navrhla nový analytický prístup k vyhodnocovaniu druhových interakcií medzi všetkými druhmi v spoločenstve. Je ním prístup „kombinovaných monokultúr.“ Jeho základným princípom je použitie monokultúr nízkej hustoty každého druhu k odhadu toho, ako by spoločenstvo, zložené z týchto druhov, vyzeralo bez kompetície, a následné štatistické vyhodnotenie rozdielu oproti aditívnej zmesi druhov. Sčítava sa pre všetky druhy a tak je výsledkom jediný index efektu kompetície pre celé spoločenstvo.

Metóda nazvaná „community-density series“ (Goldberg et al. 1995) je vhodná aj pre zložitejšie spoločenstvá, pretože nevyžaduje kontrolnú monokultúru pre každý druh v sledovanej komunite. Jej základným predpokladom je, že potenciálne sa miera interakcií medzi jedincami zvyšuje so stúpajúcou hustotou. Pri aplikovaní tejto metódy manipulujeme hustotou celej komunity namiesto hustoty jednotlivých druhov. Takže absolútna hustota



Obr. 1: Výsledok „community-density series” experimentu. Os x – celková biomasa, os y – počiatková hustota. Graf zobrazuje 3 fázy definované 2 hraničnými hodnotami –  $D_c$  a  $D_m$ . Pri hustotách nižších ako  $D_c$  je biomasa lineárnou funkciou hustoty, rastliny medzi sebou neinteragujú. Pri hustotách medzi  $D_c$  a  $D_m$  sa biomasa s hustotou stále zvyšuje, ale prírastok sa znižuje smerom k  $D_m$ , rastliny si konkurujú. Pri hustote  $D_m$  celková biomasa dosiahne hodnotu  $B_m$ . Za hranicou  $D_m$  sa zvyšovanie hustoty neprejaví na zvýšení biomasy. (Goldberg et al. 1995)

celého spoločenstva a každého druhu sa mení, aj keď ich relatívna hustota ostáva rovnaká. Ako výsledok môžeme premietnuť celkovú biomasu spoločenstva oproti počiatkovej hustote. Krivka z počiatku lineárne stúpa, neprejavuje sa efekt kompetície. Za určitou hranicou sa biomasa s hustotou spoločenstva stále zvyšuje, ale prírastok sa s každým pridaným jedincom znižuje.

Kompetícia zohráva určitú rolu. Po prekročení ďalšej hranice sa už biomasa, so zvyšujúcou sa počiatkovou hustotou, nezvyšuje (obr. 1). Experimenty je možné zopakovať za rôznych podmienok, napr. pri hnojení alebo spásaní. „Community-density series” teda stanovuje vplyv podmienok prostredia na charakter a intenzitu kompetície.

Čo sa týka kryptogamných

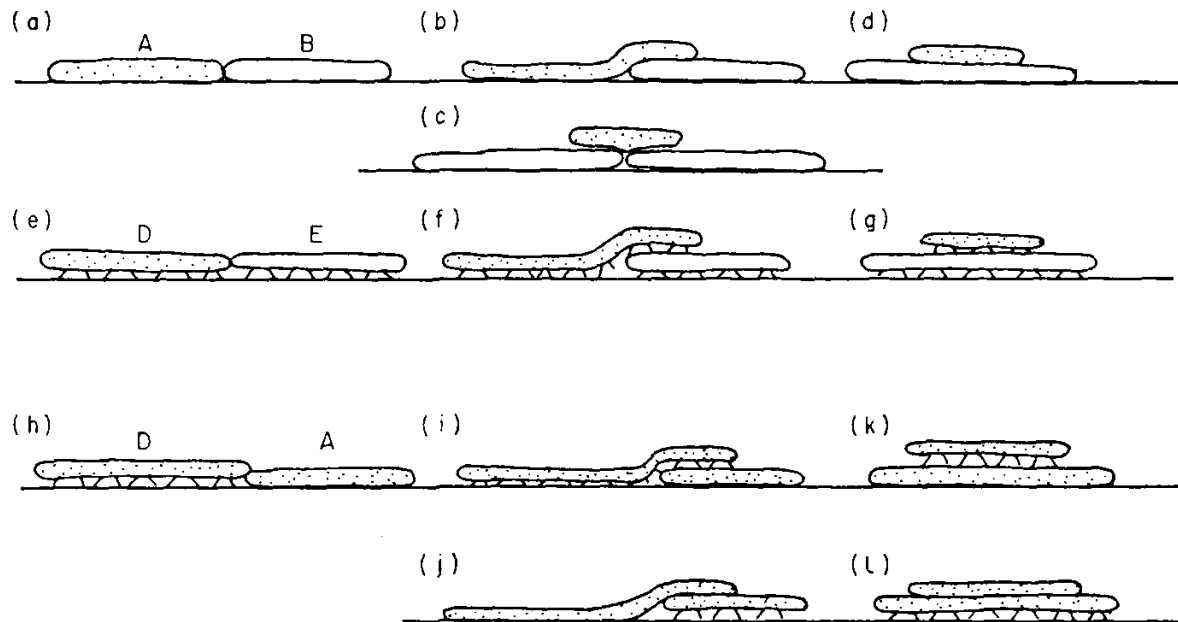
organizmov boli, podľa mne dostupných informácií, dve posledne spomenuté metódy aplikované len na štúdium spoločenstiev machov. Zamfir & Goldberg (2000) nimi stanovovali efekt kompetície medzi siedmymi druhmi machorastov. Výsledky sa líšili. Ich záverom bolo, že metóda „community-density series” dáva relevantnejšie výsledky než metóda kombinovaných monokultúr, pretože medzidruhové interakcie môžu zmeniť biomasu jednotlivých druhov a tým aj vnútrodruhovou konkurenciu.

### 3.1.2 Charakter kompetície v spoločenstvách lišajníkov

Vyššie spomenuté metódy sa pokúšali popisovať charakter kompetície. Aký teda je a aké mechanizmy riadia kompetíciu? Čo sa dá povedať o vzťahoch jednotlivých druhov? Pentecost (1980) demonštroval niekoľko interakcií medzi druhmi. Pri stretnutí stielok *Caloplaca heppiana* a *Caloplaca aurantia* došlo v signifikantnej väčšine k zastaveniu rastu oboch, aj napriek odlišnej morfológii koncových lalokov. *C. heppiana* a *C. aurantia* sú teda vyrovnaní konkurenti. Na príklade druhov *Caloplaca heppiana* a *Aspicilia calcarea* ilustroval

dva spôsoby vzájomného prerastania. *C. heppiana* väčšinou prerastala stielku *A. calcarea*. *C. heppiana* však časom degenerovala a v jej strede sa odkrýval nový substrát, ktorý znovu kolonizovala *A. calcarea*. Tá potom od stredu prerastala stielku *C. heppiana*.

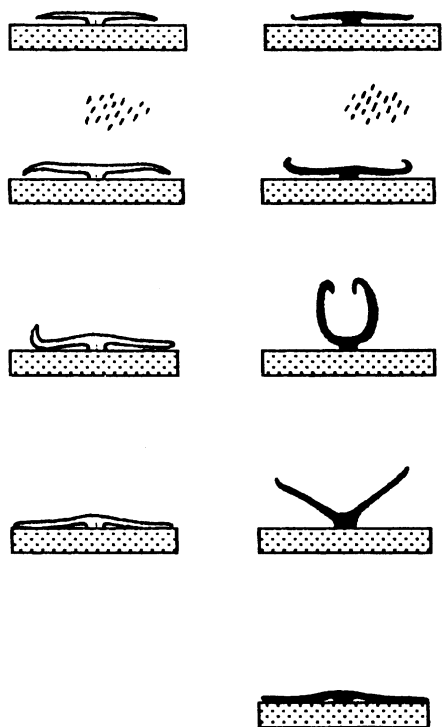
Podľa Pentecosta (1980) existuje len určitý počet spôsobov, ako môžu krustózne a foliózne lišajníky interagovať na plochom podklade. Zobrazuje ich obr.2.



Obr.2 Priečne prierezy zobrazujúce možné typy interakcií medzi krustóznymi a folióznymi lišajníkmi. (a)-(d) Interakcie medzi dvomi krustóznymi lišajníkmi, A a B. (a) rast oboch druhov sa zastavil. (b) A prerastá B na okraji. (c) A prerastá B na rozhraní. (d) A rastie epifyticky na B. (e)-(g) Interakcie medzi dvomi folióznymi lišajníkmi, D a E. (e) rast oboch druhov sa zastavil. (f) D prerastá E na okraji. (g) D rastie epifyticky na E. (h)-(l) Interakcie medzi folióznym a krustóznym druhom, A - krustózny, D - foliózny (h) rast oboch sa zastavil. (i) D prerastá A na okraji. (j) A prerastá D na okraji. (k) D rastie epifyticky na A. (l) A rastie epifyticky na D. (Pentecost 1980)

Pentecost uzavrel, že štyri hlavné faktory ovplyvňujú dynamiku študovaných spoločenstiev: rýchlosť a hustota kolonizácie, rýchlosť radiálneho rastu, typ kontaktu medzi druhmi a rýchlosť odumierania stielok.

Oveľa dynamickejší priebeh vzájomného prerastania sa stielok zaznamenal Hestmark (1997). Popísal kompetíciu medzi druhmi *Umbilicaria spodochoa* a *Lasallia pustulata* v závislosti na zrážkach. Hygroskopický pohyb stielok týchto dvoch druhov je kvalitatívne úplne odlišný (obr. 3). *L. pustulata* začne expandovať horizontálne, ak má zatočené okraje, rozvinie ich. Počas toho sa niektoré časti môžu naddvihnúť nad substrát, no následne sa dostanú späť k jeho povrchu. *U. spodochoa* naopak výrazne zvinie okraje, až sa môže celá stielka dostať do vertikálnej polohy. Potom sa postupne naspäť vyrovnáva, horizontálne



Obr. 3. Hygroskopický pohyb stielok *Lasallia pustulata* (biela, vľavo) a *Umbilicaria spodochoera* (čierna, vpravo) na skalnatom substráte. Počiatkový suchý stav hore, úplne nasiaknutý dolu. (Hestmark 1997)

expanduje a úplne nasiaknutá leží zas na povrchu substrátu. Odpoveď *L. pustulata* je veľmi rýchla, prvý pohyb sa dá zaznamenať už 6 sekúnd po začiatku zrážok. U *U. spodochoera* je to 20 sekúnd, pohyb sa potom zrýchľuje. Dĺžka trvania je u oboch závislá na veľkosti stielky, no u *L. pustulata* je výrazne kratšia. Hestmark experimentálne potvrdil, že *U. spodochoera* sa vo väčšine prípadov dostane nad *L. pustulata*, pretože v čase, keď sa *Umbilicaria* začne rozbalovať z vertikálnej polohy *Lasallia* je už vystretá na povrchu. Potvrdil to aj pozorovaniami *in situ*. Dôvodom týchto pohybov sú rozdielne absorpčné kapacity vrchného a spodného kortexu. Spodný kortex *U. spodochoera* absorbuje vodu oveľa rýchlejšie než vrchný, rýchlejšie sa zväčšuje jeho objem a tým sa stielka stáča. Efekt sa znásobuje tým, že v zvislej polohe stielky je

spodná vrstva vystavená ešte väčšiemu množstvu zrážok. Na rozdiel od toho vrchný a spodný kortex *L. pustulata* majú podobné absorpčné vlastnosti, okamžite nasajú vodu a viditeľne ju rozdistribuujú na väčšiu plochu. Takéto prekryvanie stielok je podľa Hestmarka (1997) jasnou kompetíciou o svetlo, pretože časti *Lasallia*, ktoré sú prekryté stielkou *Umbilicaria*, majú spomalený rast, sú menej pigmentované a nevytvárajú izídiá.

Dale & John (1999) testovali saxikolné a epifytické spoločenstvá dominované lišajníkmi a našli veľké množstvo nenáhodných asociácií. To sa neznižilo ani keď rozdelili dáta do užších skupín podľa typu habitatu (aby vylúčili možnosť, že za nenáhodným rozmiestnením sú rozdiely v mikrohabitatoch). Usúdili teda, že kryptogamy sú selektívne, čo sa týka svojich bezprostredných susedov. Vysvetlením môže byť hypotéza priestorového odlúčenia (Pascala 1997) alebo aj fakt, že lišajníky reagujú na variabilitu prostredia vo veľmi malých škálach (Dale & John 1999).

Welch et al. (2006), ktorí sledovali vplyv živín na rýchlosť rastu usúdili, že živiny sú limitujúcim faktorom a ich prídanie má významný efekt na intenzitu kompetície. Zvýšená hladina dostupných živín totiž pozitívne vplyva na rast stielok a teda častejšie dochádza k ich



stretom a prekryvom. Pri stredne zvýšenej hladine dostupných živín to platilo pre všetky tri sledované druhy (*Flavoparmelia caperata*, *Parmelia saxatilis* a *Xanthoria parietina*). Pri ďalšom zvýšení množstva živín rýchlosť rastu stielok opäť poklesla. Pri kontakte stielok je úspech druhu, podľa vyššie uvedených autorov, daný odlišnosťami v ich chemizme a morfológii. Stielka menej pritlačená k podkladu zvyčajne prerástla viac pritlačenú – *F. caperata* často prerástala diskovník *X. parietina*. V prípade, že sa stretli stielky jedného druhu, akákoľvek morfológická výhoda odráža geneticky alebo environmentálne zapríčinené zmeny v rastovej forme (Welch et al. 2006).

Kompetičnou výhodou *X. parietina* je, že dokáže využiť nadmerné množstvo živín a zvýšené pH na zrýchlenie rastu. Táto výhoda sa však stráca, ak iné druhy kolonizujú substrát rýchlejšie a ak morfológia ich stielok umožňuje druh *X. parietina* prerastať (Welch et al. 2006). Prínosom štúdie Welcha et al. (2006) teda je, že aplikácia živín ovplyvňuje kompetíciu a zloženie spoločenstva. Okrem toho zistili, že rýchlosti rastu v kombinácii všetkých troch druhov sa nedajú predpovedať z dvojkombinácií.

Löbel et al. (2006a) tiež došli k záveru, že medzidruhová kompetícia ovplyvňuje diverzitu spoločenstva v produktívnych habitatoch oveľa výraznejšie ako v habitatoch na živiny chudobných.

Kompetičné uvoľnenie a jeho vplyv na štruktúru spoločenstva študoval Lawrey (1981) v dvoch spoločenstvách, ktoré sa nachádzali vo veľmi podobných podmienkach, ale jedno z nich bolo značne zjednodušené v dôsledku znečistenia vzduchu. Dominantnými druhmi v týchto spoločenstvách boli *Xanthoparmelia conspersa*, ktorá na nenarušovanej lokalite využíva relatívne vysoké intenzity svetla a *Flavoparmelia baltimorensis*, ktorá naopak využíva nižšie intenzity. Z predtým publikovaných štúdií usúdil, že *F. baltimorensis* rastie rýchlejšie ako *X. conspersa* a bude preto dominantnejšia v kompetícii. *X. conspersa* je však generalista a po kompetičnom uvoľnení je schopná využívať oveľa širšie spektrum intenzity svetla. V znečistenom prostredí v prítomnosti menšieho množstva konkurentov je teda početnejšia ako *F. baltimorensis*, ktorá je v druhovo bohatom spoločenstve kompetične dominantná.

Kompetičné hierarchie sú kontroverzným prostriedkom k štúdiu všeobecných kompetičných vlastností. Dôkazy o kompetičných hierarchiách priniesli napr. práce Armstronga (1982, 1986, 1991) no aj tie upozorňujú na ich relatívnosť. Armstrong (1986) sledoval kompetičné vzťahy medzi tromi druhmi: *Xanthoparmelia conspersa*, *Phaeophyscia orbicularis* a *Melanelia fuliginosa*. *X. conspersa* bola najdominantnejším druhom, stielku fyscie *Phaeophyscia orbicularis* prerástala

*Xanthoparmelia* trochu slabšie ako stielku *Melanelia fuliginosa*. *P. orbicularis* slabo prerastala druh *Melanelia fuliginosa*. Rýchlosť radiálneho rastu, schopnosť prerastať stielky konkurentov, rýchla regenerácia lalokov a prítomnosť alelochemikálií boli podľa Armstronga zodpovedné za úspech *X. conspersa*. Správanie druhov v prítomnosti dvoch konkurentov sa nedalo odvodiť z aktivity v prítomnosti jediného konkurenta. *Melanelia fuliginosa* a *P. orbicularis* prosperovali lepšie v trojici, než v ktorejkoľvek dvojici. Pravdepodobne si vzájomne „dopomohli“ v kompetícii s *X. conspersa*, ktorá bola najviac obmedzená v prítomnosti oboch konkurenčných druhov. To môže byť podľa Armstronga jedným z mechanizmov koexistencie.

Podobný experiment učinil Armstrong už aj v r. 1982. Vytvoril monokultúry a dvojice (v pomere 1:1) druhov *Xanthoparmelia conspersa*, *Parmelia saxatilis* a *Melanelia fuliginosa*. Z výsledkov odvodil kompetičnú hierarchiu: *X. conspersa* prerastie (>) *P. saxatilis* > *Melanelia fuliginosa*. Schopnosť jedinca prerastať konkurenčné laloky bola podľa neho kľúčovou k úspechu v kompetícii. Tým pádom vyššia rýchlosť rastu znamená výhodu. Rýchlosť rastu *X. conspersa* a *P. saxatilis* je však veľmi podobná. Úspech terčovky *X. conspersa* sa podľa Armstronga dá prisúdiť hustote alebo hrúbke lalokov.

V r. 1991 sledoval Armstrong štyri druhy a opäť zistil, že z dvojíc druhov sa nedá predikovať zloženie zmesi viacerých druhov. Okrem toho popísal, že kompetičné vzťahy medzi druhmi sa líšili v závislosti na orientácii. Pri porovnaní s monokultúrou, rast *X. conspersa* nebol zredukovaný žiadnym z konkurentov na južnej strane, ale na severnej ju obmedzila *P. saxatilis*. Rast fyscie *Phaeophyscia orbicularis* bol na juhu obmedzený prítomnosťou len *X. conspersa*. Lenže na severe jej rast znížili *X. conspersa* aj *P. saxatilis*. Na južne orientovaných plochách *P. saxatilis* rástla spolu s *M. fuliginosa* ešte lepšie. Na severných plochách na ňu nemal žiadny z konkurentov vplyv. Prác demonštrujúcich zmenu konkurencieschopnosti a teda aj zmenu usporiadania kompetičných hierarchií pri zmenených abiotických podmienkach existuje mnoho (napr. Armstrong 1991, 2000, Welch et al. 2006). Z týchto výsledkov je zrejmé, že stanovené kompetičné hierarchie nie sú všeobecne platné. Avšak môžu pomôcť vysvetliť aktuálnu distribúciu druhov (Armstrong 1991).

Ďalším faktorom determinujúcim úspech v kompetícii je sekundárny chemizmus stielok. Sekundárne metabolity môžu ovplyvňovať kompetíciu priamo inhibíciou rastu, klíčenia semien a obmedzovaním schopnosti konkurenta získavať živiny, alebo nepriamo v dôsledku zvýšenia vlastnej odolnosti voči patogénom a zníženia predácie.

Barkman (1958) si všimol, že druhy rodu *Parmelia* rastúce pod diskovníkom *Xanthoria parietina* často strácajú farbu alebo až odumierajú. Odôvodnil to tým, že dažďová voda

stekajúca po kmeni môže splachovať látky vylúčené druhmi vyššie na kmeni k tým bližšie pri zemi.

Experimentálne testovali Whiton a Lawrey (1982) vplyv troch kyselín typických pre lišajníky (vulpinovej, evernovej, stiktovej) na klíčenie spór *Cladonia cristatella*. K spóram pridali kyseliny rozpustené v acetóne a acetón potom nechali odpariť. Čistý acetón použili ako kontrolu. U kyseliny evernovej a stiktovej nebol zaznamenaný žiadny efekt, ale kyselina vulpinová významne inhibovala klíčenie. Dopad týchto zlúčenín na klíčenie je druhovo špecifický (Whiton & Lawrey 1984). Napríklad atranorín nemá žiadny vplyv na spóry *Graphis scripta*, no kompletne eliminuje klíčenie spór *Caloplaca citrina*. Whiton a Lawrey vo svojich prácach nenašli žiadnu závislosť na pH.

Land a Lundström (1998) použili vodné roztoky a tiež získali významné výsledky. Experimenty podobné dvom posledne spomenutým sú však veľmi zriedkavé a o vzájomných chemických interakciách jednotlivých druhov lišajníkov sa toho dodnes veľa nevie.

### 3.1.3 Ďalšie aspekty kompetície

Princípom kompetičného vylúčenia je, že pre každú kombináciu abiotických faktorov, existuje jeden druh, ktorý je úspešnejší ako ostatné. Tento druh v spoločenstve časom prevládne (Crawley 1986). Kompetičné vylúčenie v spoločenstvách lišajníkov pozorujeme len veľmi zriedka (Lawrey 1991). V žiadnom z už spomínaných experimentov k nemu nedošlo. Existujú dáta, ktoré by dokazovali kompetičné vylúčenie? Eliminácia pionierskych druhov druhmi neskorších sukcesných štádií je pripisovaná kompetícii, avšak existuje len málo priamych dôkazov (Lawrey 1991). Pri štúdiu rôznych prác zaoberajúcich sa sukcesiou dospel Lawrey (1991) k záveru, že kvôli pomalému rastu nemusí v spoločenstvách lišajníkov ku kompetičnému vylúčeniu vôbec dochádzať, obzvlášť ak je komunita pravidelne vystavovaná disturbanciam. Dalo by sa teda, podľa neho, očakávať, že v pomaly rastúcich saxikolných spoločenstvách bude kompetičné vylúčenie menej časté ako v rýchlejšie sa vyvíjajúcich spoločenstvách epifytických a terikolných.

Názory sa však s merítkom a s uhlom pohľadu menia. Z tohto hľadiska je zaujímavé rozšírenie *Flavoparmelia caperata* a *Flavoparmelia baltimorensis* v Severnej Amerike. Culberson & Culberson (1982) si všimli, že *F. caperata*, ktorá na celom svete rastie ako na kôre stromov tak aj na povrchu skál, je v Severnej Amerike hlavne epifytická a jej „ekologické miesto“ na skalách preberá výlučne americká *F. baltimorensis*. Obe sa však vyskytujú na bázach stromov, ktoré predstavujú akési „medziprostredie“ a občas sa nájdu jedinci v preferovanom mikrohabitate druhého druhu. Autori usúdili, že takáto modifikácia

v ekológii môže byť výsledkom minulej kompetície, v dôsledku ktorej bola *F. caperata* vytlačaná zo skál. Zdá sa, že v oblastiach, kde sa *F. caperata* vyskytuje spolu s *F. baltimorensis*, *F. caperata* stratila časť génov umožňujúcich saxikolný život (Culberson & Culberson 1982).

Ak teda ku kompetičnému vylúčeniu dochádza len vzácne, aké mechanizmy umožňujú koexistenciu? Bengtsson et al. (1994) uviedli dve kategórie procesov v rámci komunit zodpovedných za koexistenciu druhov v rastlinných spoločenstvách. Sú nimi mechanizmy založené na diferenciácii ník a na podobných kompetičných vlastnostiach.

V prípade podobných kompetičných vlastností nemusí ku kompetičnému vylúčeniu dôjsť vôbec, alebo môže kompetícia prebiehať tak pomaly, že kvôli disturbanciám, prípadne až evolučným zmenám nikdy nedobehne do konca (Bengtsson et al. 1994). Za podobnosť spolu sa vyskytujúcich druhov môže podľa Keddyho et al. (1994) prostredie, pretože len druhy s určitými vlastnosťami prežijú v daných abiotických podmienkach.

Ako príklad podobných vlastností je možné uviesť už spomínané štúdie Armstronga (1982, 1986, 1991) a Welcha et al. (2006), v ktorých sa kompetičné vlastnosti jednotlivých druhov menili v závislosti na celkovom zložení spoločenstva a na abiotických podmienkach. Takže v konečnom dôsledku nebol ani jeden z druhov v reálnej výhode.

Už spomínané druhy *Umbilicaria spodochoa* a *Lasallia pustulata* tiež koexistujú napriek zjavnej kompetičnej nadradenosti *U. spodochoa*. *L. pustulata* nie je úplne vytlačená, pretože dokáže rásť a rozmnožovať sa smerom preč od konkurenta, ak má voľný priestor. To spôsobuje nepravidelnosti v inak okrúhlejšej stielke (Hestmark 1997). Okrem toho je tu aj veľkostný limit *U. spodochoa*, ktorá je k podkladu prichytená len v jednom bode. Ak do kompetície vstupuje už príliš veľká, je málo pravdepodobné, že významne obmedzí pupkovku *L. pustulata*, pretože veľké stielky sú často zničené vetrom (Hestmark 1997).

Diferenciáciu ník umožňuje heterogenita prostredia. Jedným z príkladov je práca Gauslaa et al. (2008), ktorí s cieľom kvantifikovať biomasu epifytických lišajníkov študovali vetvy v rôznych výškach. S druhmi *Alectoria sp.*, *Usnea sp.* a *Bryoria sp.* sa vo väčšine štúdií pracuje ako s jednou funkčne-ekologickou skupinou. Gauslaa et al. však zistili, že distribúcia druhov *Alectoria* a *Usnea* je opačná distribúcií fúzatecov *Bryoria*. Dôvodom je rôzne chemické zloženie. *Usnea* a *Alectoria* obsahujú žltú kyselinu usnovú, kým vo fúzatoch nájdeme tmavé melanínové pigmenty. *Bryoria* má teda lepšiu ochranu voči nadmernému oslneniu a jej početnosť sa s výškou na strome zvyšuje, kým *Alectoria* a *Usnea* sú najviac zastúpené v nižších, zatienených častiach.

Otázky týkajúce sa kompetičného vylúčenia, koexistencie a diferenciácie ník nie je dnes možné jednoznačne zodpovedať. Dôvodom môže byť vysoká komplexita problému, zmena charakteru s časovým aj priestorovým merítkom a náročnosť experimentálneho uchopenia.

### 3.1.4 Kompetícia lišajníkov s inými kryptogamnými organizmami

Lišajníky však nie sú jedinými organizmami epifytických spoločenstiev. Ostatné kryptogamné organizmy majú z rôznych hľadísk podobné nároky, preto je kompetícia medzi nimi nemenej dôležitá. Môže dokonca prebiehať podobne ako medzi lišajníkmi samotnými. Podľa Barkmana (1958) kompetícia medzi epifytickými kryptogamnými organizmami spočíva hlavne v mechanickej deštrukcii, udusení, chemickej činnosti, ale najdôležitejšia je kompetícia o svetlo.

Príkladom mechanickej deštrukcie je saprotrofická huba *Ascodichaena rugosa*, ktorá „podkopáva” krustózne lišajníky tým, že svoje mycélium rozšíri pod ich stielky. Jej plodničky potom môžu prerásť cez stielku lišajníkov a tak ju mechanicky poškodiť (Barkman 1958). Podľa Barkmana (1958) dochádza k prerastaniu a následnému zamedzeniu vo výmene plynov medzi lišajníkmi a machmi obojstranne. Ak lišajníky ako *Collema* sp. alebo *Leptogium* sp. vytvoria súvislú vrstvu a po vyschnutí stvrdnú, mach pod sebou doslova udusia. Toho sú schopné napr. aj rôzne druhy rodu *Pertusaria* a *Bacidia bagliettoana* (Barkman 1958). Na druhej strane, machy rastúce v hustých vankúšikoch dokážu tiež lišajníky prerásť a zahubiť.

Pozoruhodný prípad cyklického vývoja medzi lišajníkom *Baeomyces rufus* a rôznymi druhmi machov popísal Jahns (1982). Na okraji cesty si všimol spoločenstvo deviatich machov (*Diplophyllum albicans*, *Bazzania trilobata*, *Hypnum cupressiforme*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Rhyscoparium squarrosus*, *Polytrichum commune*, *Polytrichum juniperum*, *Dicranum scoparium* a *Dicranella heteromalla*), pomedzi ktoré na mnohých miestach (veľkých až do 1 m<sup>2</sup>) prerastal plodný *B. rufus*. Jediný ďalší prítomný lišajník bola *Cladonia digitata*. Mladé stielky *B. rufus* rástli hojne na povrchu machov. Za pár rokov boli lišajníky husto prerastené machmi, ale objavili sa iné plochy dominované lišajníkmi. A to aj napriek tomu, že celý povrch pôdy bol pokrytý už pri prvom pozorovaní. Podľa Jahnsa sorédiá *B. rufus* sa relatívne pevne nalepia na machy. Na efektívnosť tohto prilepenia vplýva morfológia palísku machu a celkové usporiadanie machového vankúšika. Kolonizované boli hlavne *Dicranella* a *Diplophyllum*. Z fotografií, ktoré publikoval, je zrejmé, že žiadne hýfy neprenikali do buniek machu. No napriek tomu začne lišajník machu spôsobovať škodu veľmi skoro. Sorédiá sa spájajú, tvoria šupinky stielky, až pokryjú celé lístky. Rýchlo pochovávajú celý mach pod nimi, ten odumrie a zhnije. Jahns nevedel posúdiť, či za tento proces môžu nejakým

spôsobom aj chemické interakcie. *B. rufus* je na takýto spôsob života veľmi dobre adaptovaný. Ku koncu svojho života, ktorý väčšinou trvá len asi tri roky, vytvára mnoho sorédií, ktoré sa dobre šíria a umožňujú obrásť nové vankúšiky machu. Naopak, na jedincoch, ktorí majú práve za sebou úspešnú kolonizáciu (či už zeme alebo machu) sa tvoria väčšie schizídiá, ktoré sa uchytia relatívne blízko a spoja sa s už existujúcou stielkou. Tieto údaje okrem iného podporujú Lawreyho (1991) domnienku, že dĺžka života a rýchlosť starnutia stielok sú dôležité atribúty ovplyvňujúce výsledok kompetície.

Kompetícia o svetlo je výrazne asymetrická a úspech machov a lišajníkov v nej závisí od ich vzrastu (Barkman 1958). Čím vyššie nad substrátom, tým sú dominantnejší. Kríčkovité (frutikózne) lišajníky sú nadradené lupeňovitým (folióznym) a tie sú nadradené kôrovitým (krustóznym). Machorasty sú tiež nadradené kôrovitým lišajníkom, keďže sú vyššie nad povrchom. Avšak machy sú málokedy vytlačené kríčkovitými lišajníkmi, aj keď podľa vzrastu by sa to dalo predpokladať (Barkman 1958). Dôvodom je, že kríčkovité lišajníky sa horizontálne šíria len v malej miere a prepúšťajú dostatok svetla. *Ramalina fraxinea*, *R. lacera* a *Alectoria* sp. sú obzvlášť slabými kompetítormi (Barkman 1958).

Miera asymetrie závisí aj od kondície a časti životného cyklu, v ktorej sa konkurujúci jedinci nachádzajú. Scheidegger (1995) pozoroval, že v rannej fáze vývoja je veľké množstvo diaspór prerastených machmi, čo významne znižuje reprodukciu, a teda aj kompetičný úspech druhu.

Monolitické monumenty v Holandsku sú vďaka svojej dlhoročnej existencii bez narušenia obzvlášť bohaté na lišajníky. Okolo niektorých z nich je výrazná zóna holého kameňa, bez konkurujúcich zelených rias. V tomto prípade nie sú dôvodom inhibičné sekundárne metabolity vymývajúce sa z lišajníkov, ale chvostokoci. Chvostokoci (*Collembola*) pravdepodobne nachádzajú v stielkach lišajníkov vlhšie a chladnejšie prostredie na inak horúcich a suchých kameňoch. Vzťah je to mutualistický, pretože chvostokoci vyžierajú okolité zelené riasy a napomáhajú tak pomaly rastúcim lišajníkom získať výhodu v kompetícii (Aptroot & Berg 2004). Z obsahu ich čriev je jasné, že sa chvostokoci neživia lišajníkmi.

Už som načrtla, že lišajníky obsahujú rôzne látky s antibiotickými účinkami. Kým štúdií zaoberajúcich sa vplyvom týchto antibiotických látok na lišajníky je dosť málo, prác študujúcich ich dopad na iné organizmy je o trochu viac.

Ak sú lišajníky fyto toxické, mali by byť účinné proti machorastom, s ktorými často obývajú rovnaký habitat (Gardner & Mueller 1981). Ak by dokázali potlačiť ich rast, určite by tak získali kompetičnú výhodu (Lawrey 1986). Lawrey (1977) testoval vplyv dutohlávk

*Cladonia subcariosa*, *C. cristatella* a *C. squamosa* na klíčenie šiestich druhov machov. Druhy *Funaria hygrometrica*, *Weissia controversa*, *Mnium cuspidatum* a *Physcomitrium pyriforme* v prítomnosti extraktov z lišajníkov vôbec nevyklíčili. Klíčenie *Pohlia nutans* bolo mierne zredukované a *Amblystegium serpens* vyklíčilo, ale oneskorene. *C. subcariosa* produkuje atranorín a kyselinu norstiktovú, *C. cristatella* kyseliny usnovú, barbatovú a dydimovú a *C. squamosa* kyselinu squamatovú. Autor vplyv jednotlivých kyselín nešpecifikoval.

Gardner a Mueller (1981) vo svojom experimente sledovali vplyv ôsmich látok (kyselín evernovej, vulpinovej, fumarprotocetrarovej, psoromovej, lekanorovej, usnovej, stiktovej a atranorínu) na klíčenie machu rodu *Funaria hygrometrica*. Väčšina z nich mala inhibičné účinky. Efekt bol závislý na niekoľkých faktoroch. V prvom rade na použitej kyseline a jej koncentrácií. Kyselina vulpinová sa javila ako najtoxickejšia. Ďalej na fáze životného cyklu machu. Napr. kyselina fumarprotocetrarová a atranorín vôbec neovplyvnili klíčenie, ale spomaľovali rast klíčku. Toxicita jednotlivých kyselín bola závislá ešte na pH a teda aj na substráte. Napríklad kyselina usnová nebola v kyslých podmienkach vôbec toxická, ale pri pH 8 úplne inhibovala klíčenie spór aj rast klíčka. Medzi chemickou štruktúrou kyseliny a jej toxicitou nenašli žiadnu koreláciu.

Naproti tomu kompetičný úspech machorastov môže spočívať v tom, že dokážu zmeniť pH substrátu a udržať ho na konštantnej hodnote, často nepriaznivej pre iné druhy (Zeigenspeck 1937).

Sekundárne metabolity syntetizované lišajníkmi sú najúčinnnejšie voči gram-pozitívnym baktériám a hubám (Vartia 1973). Land a Lundström (1998) testovali efekt extraktov z druhu *Nephroma arcticum* na široké spektrum húb: *Candida glabrata*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Aspergillus fumigatus*, *Aureobasidium pullans*, *Hormonema dematioides*, *Coriolus versicolor*, *Gleophyllum sepiarium*, *Phlebiopsis gigantea* a *Postia placenta*. Pri všetkých bola zaznamenaná určitá forma inhibície. Opäť nie je jasné, ktoré konkrétne látky sú za ňu zodpovedné, ani ako funguje. Podľa autorov je možné, že nejakým spôsobom je zasiahnutá bunková stena húb. Zaujímavé je, že extrakty zo štítatca *Peltigera aphthosa* nemali žiadne účinky, aj keď sa tieto dva lišajníky nachádzajú v rovnakom habitate.

Pozoruhodný prípad kompetície zdokumentovala Votintseva (2007). Sledovala tvorbu plodníc drevokazných húb *Fomes fomentarius* a *Fomitopsis pinicola* v závislosti na pokrytí stromu machmi a lišajníkmi (*Bryoria* sp., *Cladonia cenotea*, *Cladonia coniocraea*, *Cladonia fimbriata*, *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Platismatia glauca*, *Usnea* sp. a *Vulpicida pinastri*). Takmer všetky študované plodnice boli na substráte, ktorý pokrývali lišajníky maximálne na 20 percentách povrchu a machy na maximálne piatich

percentách. Pritom sa plodnice tvorili v čo najväčšej vzdialenosti od stielok. V prípade, že bol celý kmeň pokrytý epifytmi, plodnice sa vytvorili na väčších vetvách. Ak bol povrch stromu pokrytý machmi a lišajníkmi na viac ako 80 % povrchu, plodnice húb sa nevytvárali vôbec, dokonca ani na stromoch, ktorých kmene boli zvnútra zjavne prehnité. Vysvetlením, podľa Votintsevy, sú sekundárne metabolity (o konkrétnych zlúčeninách sa však nezmieňuje), ktoré za vymývajú zo stielok do dreva, brzdia vývoj mycelií a zabraňujú tak tvorbe plodníc. Epifytické machy a lišajníky by tak mohli spomaľovať rozklad dreva, ktoré je substrátom pre ich vlastnú existenciu.

V pokuse, v ktorom Whiton a Lawrey (1982) porovnávali vplyv kyselín produkovaných lišajníkmi na klíčenie askospór lišajníku *Cladonia cristatella* a mikroskopickéj huby *Sordaria fimicola*, bola *C. cristatella* oveľa odolnejšia než *S. fimicola*. Podľa Whitona a Lawreyho je možné z výsledkov odvodiť, že lichenizované huby majú lepšie vyvinutú schopnosť tolerovať inhibičné látky lišajníkov ako nelichenizované huby, ktoré sa s týmito látkami vo svojej evolučnej histórii nestretli. Platnosť tejto teórie by však znižovala hodnotu sekundárnych metabolitov ako činiteľov v medzidruhovej kompetícii lišajníkov.

Lišajníky sú schopné inhibovať aj mykorízne huby, čo môžeme chápať ako prostriedok kompetície s vyššími rastlinami (Henningsson & Lundström 1970). Markkola et al. (2002) zistili, že po redukcii pokryvu lišajníkmi v dôsledku znečistenia niklom v borovicovom lese sa zvýšila diverzita mykoríznych húb, zlepšil sa stav koreňov semenáčikov a znížil sa pomer slabých koreňov.

### 3.1.5 Zhrnutie

Vráťme sa k predpokladom, ktoré som o kompetícii uviedla na začiatku kapitoly. Nakoľko je možné ich aplikovať na kryptogamné spoločenstvá? Kompetícia je aj v kryptogamných spoločenstvách určite dôležitým mechanizmom. Často je asymetrická. Viacerí autori sa zhodujú, že vlastnosti lišajníkov determinujúce úspech v kompetícii sú predovšetkým anatómia a morfológia stielky, tesnosť jej spojenia s povrchom substrátu, schopnosť prerastať konkurenčné stielky, rýchlosť rastu a regenerácie lalokov a alelochemikálie. Veľkosť organizmu nemusí byť až také podstatná. Dôležitá je aj efektívnosť využívania živín a schopnosť kolonizovať substrát. Konkurencieschopnosť jedincov modifikuje prítomnosť iných druhov, ale aj abiotické prostredie (živiny, svetlo a pod.). Preto kompetičné hierarchie síce existujú, ale ich platnosť je podmienená hodnotami veľkého množstva premenných.



Ku kompetičnému vylúčeniu medzi lišajníkmi mohlo v minulosti dochádzať, aj keď podobné javy dnes pozorujeme len zriedka. Koexistencia je umožnená podobnými kompetičnými vlastnosťami druhov vyplývajúcimi z rovnakých ekologických nárokov, zmenami dominancie druhov v závislosti na podmienkach prostredia a diferenciaciou ník. Lišajníky si s inými kryptogamnými organizmami konkurujú najmä o svetlo a priestor. Kompetícia spočíva hlavne v alelopatii, ale aj v prerastaní sa jednotlivých organizmov navzájom. Výsledok kompetície tiež závisí na veľkom množstve faktorov prostredia.

## **3.2 Predácia**

Predácia je definovaná ako spotrebovávanie jedného organizmu organizmom iným (Begon et al. 1997). Spadajú do nej praví predátori, spásači, paraziti a parazitoidi. Spásači sú charakteristickí tým, že za svojho života napadnú veľké množstvo koristi, no z každého jedinca odstránia len časť. Medzi spásačov zaradíme bylinožravce, ale napr. aj pijavice (Begon et al. 1997). Paraziti tiež konzumujú len časť svojej koristi, ale na rozdiel od spásačov za svoj život napadnú len jedného, alebo len zopár jedincov (Begon et al. 1997).

Prítomnosť predátorov môže významne modifikovať vlastnosti jedinca, napríklad tým, že si vytvára obranné štruktúry, ktoré sa u jedincov bez ohrozenia nevyskytujú. Napadnutie vždy negatívne vplyva na fitness jedinca. Na úrovni populácií môže mať predácia zásadný regulačný význam – napadnutí môžu byť prevažne menej zdatní jedinci. Napadnutie predátorom nemusí znamenať zníženie veľkosti populácie, pretože jedinci, ktorých predátor nezasiahol dokážu často straty kompenzovať napríklad zvýšenou reprodukciou. Dôležitým dôsledkom predácie je znížená konkurencia. Na úrovni spoločenstva to môže znamenať zvýšenie diverzity alebo aj odlišné druhové zloženie.

Predácia a choroby sú podľa Lawreyho (1991) spolu s kompetíciou a dĺžkou života najpodstatnejšie biotické faktory ovplyvňujúce vývoj spoločenstiev lišajníkov. V tejto kapitole nechcem študovať biológiu predátorov, ale zamerať sa na ich vplyv na jednotlivé lišajníky a na ich spoločenstvá.

### **3.2.1 Spásanie, herbivória**

Podľa Begona et al. (1997) vplyv spásačov – bylinožravcov na jednotlivé rastliny závisí hlavne na tom, ktoré časti rastliny sú postihnuté a v akej fáze životného cyklu sa rastlina nachádza. Mladí jedinci sú najzraniteľnejší. Rastliny si vyvinuli rôzne obranné a kompenzačné mechanizmy, dokážu napr. redistribuovať asimiláty alebo si vytvoriť chemickú obranu. Spásanie samo o sebe má negatívny vplyv na fitness rastliny, môže napr. spomaliť až

zastaviť jej rast alebo obmedziť plodnosť. Herbivória môže znižovať kompetičné schopnosti. Jej negatívny efekt môže byť znásobený stresom plynúcim z prostredia (napr. znečistenie). Vplyv herbivorov je podstatný aj v tom, že môžu prenášať choroby, buď priamo, alebo tým, že rany, ktoré spôsobia otvoria možnosti parazitom.

Čo sa týka lišajníkov, niektorí autori poznamenávajú, že herbivori môžu výrazne ovplyvňovať kompetičné vlastnosti postihnutých jedincov alebo aj životaschopnosť celej populácie a tým zásadne pozmeniť zloženie celého spoločenstva. Aké mechanizmy sú za tým?

Lišajníkmi sa živí široké spektrum organizmov, napr. obrúčkavce (Annelida), mäkkýše (Mollusca) – ulitníky (Gastropoda) a článkonožce (Arthropoda) – roztoče (Acari), vidličiariky (Diplura), chvostoskoci (Collembola), hmyz (Insecta) radov Psocoptera, Lepidoptera, Hymenoptera (Lücking & Bernecker-Lücking 2000), ale aj cicavce (Mammalia) – konkrétne sob, niektoré druhy veвериčiek, hrabošov a lemíkov (Gough et al. 2008). Podľa Asplund a Gauslaa (2008) mäkkýše (Mollusca) sú schopné úplne zredukovať populácie mladej *Lobaria pulmonaria* a tým výrazne ovplyvňovať štruktúru epifytických spoločenstiev minimálne v spodnej časti kmeňa. Spásanie môže viesť k rozmiestneniu lišajníkov hlavne v mikrohabitatoch, ktorým sa mäkkýše z nejakého dôvodu vyhýbajú. Napr. v porovnaní s oslnenými lokalitami bola v zatienených zaznamenaná vyššia miera spásania. Dôvodom, že v týchto miestach sa dlhšie drží vlaha a mäkkýše tak majú viac času „sa činiť.“ Okrem toho pri nedostatku svetla rastú stielky lišajníkov pomalšie (Asplund & Gauslaa 2008). Nižšia abundancia v zatienených habitatoch nemusí teda byť priamym dôsledkom slnečného žiarenia.

Lišajníky si proti herbivórii vyvinuli obranu vo forme sekundárnych metabolitov. Podľa Lawreyho (1983a, b) sú herbivori selektívni, niektoré druhy konzumujú viac, iné menej. Lawrey (1983a) sa domnieval, že táto selektivita môže byť buď výsledkom vyhľadávania druhov, ktoré predstavujú najlepší zdroj, alebo výsledkom avoidancie druhov, ktoré produkujú inhibičné látky. Vo svojom experimente zistil, že druhy *Aspicilia gibbosa* a *Lasallia papulosa* boli spásané slizniakom *Pallifera varia* oveľa častejšie ako *Flavoparmelia baltimorensis* a *Xanthoparmelia cumberlandia*. Po rozboře zloženia stielok zistil, že práve *F. baltimorensis* a *X. cumberlandia* obsahovali oveľa väčšie množstvo dusíka, fosforu a vápnika ako *A. gibbosa* a *L. papulosa*. Štatisticky mu vyšla negatívna závislosť preferencie spásача na obsahu prvkov. Aby overil druhú časť hypotézy, dával slizniakom v teráriu na diskoch extrakty získané za pomoci acetónu z jednotlivých druhov. Extrakty z *A. gibbosa* (produkuje aspicilín a atranorín) a z *L. papulosa* (produkuje kyselinu gyroforovú)

boli spásané vo veľkom množstve, extrakty z *F. baltimorensis* (produkuje atranorín, kyselinu usnovú, gyroforovú, kaperatovú a protocetrarovú) a *X. cumberlandia* (produkuje atranorín, kyseliny norstiktovú, stiktovú, usnovú, konstiktovú a konnorstiktovú) ostali takmer nedotknuté. Lawrey (1983a) teda potvrdil, že sekundárne metabolity lišajníkov sú najdôležitejším faktorom ovplyvňujúcim výber daného druhu spásačmi, jednotlivé druhy sa pritom líšia. Dôvodom nie je len kvalitatívne zastúpenie konkrétnych zlúčenín. Ich koncentrácie a konkrétny typ herbivora sa ukázali ako nemenej podstatné. Napríklad koncentrácia kyseliny vulpinovej v *Cetraria pinastri* je príliš nízka na to, aby zabránila spásaniu slizniaka *P. varia* (Lawrey 1983b).

V testoch Emmericha et al. (1993) bola medzi koncentráciou kyseliny vulpinovej a pravdepodobnosťou prežitia lariev herbivorného hmyzu *Spodoptera littoralis* negatívna závislosť. Obrana lišajníkov voči herbivórii však nemusí byť účinná v každom prípade. Štúdia chemického obsahu dutohlávky *Cladonia stellaris* v oblastiach spásaných a nespásaných sobmi (Hyvärinen et al. 2002) nenašla žiadny dôkaz o antiherbivórnych účinkoch kyseliny usnovej a kyseliny perlatovej. Práve naopak, kyselina usnová je pre soba atraktívnym zdrojom. V jeho žalúdku žijú mikroorganizmy, ktoré ju dokážu využívať ako zdroj energie (Palo 1993).

Rozdiel v obsahu obranných látok nie je len medzi druhmi, ale aj medzi rôzne starými stielkami jedného druhu (Lawrey 1983b, Asplund & Gauslaa 2008) a rôznymi časťami jednej stielky. Podľa McKeyho (1974) je všeobecne menej obranných látok u mladších jedincov ako u starších, ale sú koncentrovanejšie v mladých častiach stielky ako v starších. Nerovnomerné rozdelenie sekundárnych metabolitov v rámci stielky sa z iného hľadiska snaží vysvetliť teória optimálnej obrany. Hovorí, že rastlina má na ich tvorbu obmedzené zdroje, preto budú koncentrované v častiach, kde ich prítomnosť najviac zvýši fitness. O tom rozhodujú dva faktory: cena pri napadnutí tejto časti a pravdepodobnosť, že práve táto časť bude napadnutá pri absencii obranných látok. Vyššie hladiny týchto látok teda očakávame v pletivách, ktoré sú najpodstatnejšie pre prežitie a reprodukciu (McKey 1974). Existujú podobné trendy pre lišajníky?

Asplund a Gauslaa (2010a) zistili, že *Arion fuscus*, bežný predátor tripartitného lišajníka *Nephroma arcticum* silne preferuje cefalódiá a časti stielky so zelenou riasou necháva väčšinou nedotknuté. *N. arcticum* obsahuje niekoľko sekundárnych metabolitov (zeorín, nefroarktín, fenarktín, methyl gyroforát a kyselinu usnovú), cefalódiá samotné však neobsahujú žiadne. Po experimentálnom vymytí sekundárnych metabolitov acetónom sa však

selektivita slizniaka *A. fuscus* úplne stratila. Horizontálna expanzia stielky *N. arcticum* je po odstránení cefalódií významne znížená v dôsledku nedostatku dusíka (Sunberg et al. 2001). Ako som už uviedla v kapitole 3.1, rast do šírky je jedna z najdôležitejších vlastností determinujúcich úspech v kompetícii. Asplund a Gauslaa (2010a) teda navrhujú, že ak si predátor vyberá cefalódiá, fitness spásaných jedincov klesá kvôli obmedzeným kompetičným schopnostiam.

Podľa Hyvärinena et al. (2000) fitness lišajníkov najviac závisí na schopnosti kolonizovať nový substrát, preto by reprodukčné časti mali byť chemicky lepšie chránené ako časti vegetatívne. Analyzovali celkový obsah fenolov v rôznych častiach troch druhov lišajníkov a koncentrácia parietínu bola skutočne vyššia v apotéciách než v stielke *Xanthoria parietina*, koncentrácia atranorínu a kyseliny fyzódovej bola vyššia v sorédiózných lalokoch *Hypogymnia physodes* než v sterilných a to isté platilo aj pre kyselinu pinastrovú v lalokoch *Vulpicida pinastri*. Výsledky boli teda v zhode s teóriou optimálnej obrany, dokonca nezávisle na spôsobe rozmnožovania (sexuálne spóry vs. asexuálne sorédiá) a na chemickej povahe zlúčenín (Hyvärinen et al. 2000).

Herbivória však môže reprodukciu druhu obmedzovať aj inak. Asplund a Gauslaa (2007) našli pozitívnu koreláciu medzi veľkosťou stielky *Lobaria pulmonaria* a celkovou koncentráciou sekundárnych metabolitov ako aj ich množstvom na jednotku plochy. Podľa nich by mohla pre lišajníky platiť hypotéza, že mladé stielky nemajú dostatok energie na to, aby mohli investovať aj do rastu aj do tvorby sekundárnych metabolitov. Kvôli nízkemu obsahu sekundárnych látok tak herbivória limituje prežitie juvenilných stielok a teda znižuje reprodukčný úspech druhu (Asplund a Gauslaa 2007).

Podľa Asplund a Gauslaa (2010b) siahajú dôsledky spásania lišajníkov ulitníkmi (Gastropoda) ešte ďalej a herbivóriou by sa čiastočne dala vysvetliť vertikálna distribúcia jednotlivých druhov. Sledovali rozdiely medzi štyrmi druhmi rodu *Lobaria*. Intenzita spásania sa znižovala s výškou na kmeni, ale na niektorých stromoch bolo vidieť spásané stielky ešte v 6 metroch a vyššie. Preferencie ulitníkov medzi jednotlivými druhmi sa nedali vysvetliť len na základe obsahu sekundárnych metabolitov, pretože najpreferovanejšia *L. scrobiculata* obsahovala vysoké koncentrácie rôznych látok, ale najmenej spásaná *L. virens* obsahovala len malé množstvá atranorínu a rovnako málo spásaná *L. pulmonaria* obsahovala najvyššie koncentrácie sekundárnych zlúčenín. Tvorba repelentných látok nie je jediná možnosť ako sa vyhnúť herbivórii, riešením môže byť aj presun vyššie po kmeni, kam herbivor nedolezie. Za experimentálnych podmienok najspásanejšie druhy *L. scrobiculata* a *L. amplissima* rastú vo vyšších častiach kmeňa ako *L. virens*. Asplund a Gauslaa (2010b) usúdili, že horným limitom

vertikálnej distribúcie sú klimatické faktory, no spodným limitom budú spásači, ktorí náchylné druhy vytláčajú vyššie.

Asplund a Gauslaa (2010b) ďalej upozorňujú, že medzi celkovými areálmi rozšírenia jednotlivých druhov lišajníkov a ich herbivorov je tiež súvislosť. *Lobaria virens*, najmenej požieraný druh, je v Škandinávií rozšírená na miestach s najbohatšou faunou ulitníkov (mierne atlantické oblasti) a najviac prosperuje v bazálnych častiach kmeňa, kde sa aj ulitníkov vyskytuje najviac. *L. pulmonaria* sa vyskytuje tam, kde aj *L. virens*, ale je oveľa náchylnější na škody spôsobené spásacmi. Jej areál rozšírenia však siaha ďalej za západ a sever, do suchších a chladnejších oblastí, s menším množstvom ulitníkov. *L. scrobiculata*, druh najviac devastovaný aktivitou spásačov, je najpočetnejšia v boreálnej oblasti. V nemorálnych a boreonemorálnych častiach je obmedzená na duby a jarabiny, ktoré sú kyslejšie a slimáky sa im prirodzene vyhýbajú. Jednotlivé druhy tak unikajú spásaniu tým, že majú širšiu ekologickú niku ako ich spásači (Asplund & Gauslaa 2010b).

Areály rozšírenia tak nemusia byť len funkciou abiotických faktorov. Ďalší prípad toho ako herbivori môžu vymedzovať rozšírenie celého druhu prináša už spomínaný prípad nefrómy *Nephroma arcticum* a lichenivorného ulitníka *A. fuscus*. Asplund a Gauslaa (2010a) tvrdia, že *A. fuscus* môže byť zodpovedný za južnú hranicu rozšírenia *N. arcticum*. Rozšírenie *N. arcticum* je totiž obmedzené na severné časti Európy a jej početnosť smerom na juh klesá. Rozšírenie *A. fuscus* je presne opačné.

Všeobecne sa predpokladá, že prítomnosť predátorov zvyšuje diverzitu spoločenstva v dôsledku relatívne častejšieho napádania dominantnejších, početnejších druhov. Na túto tému existuje len málo informácií zo spoločenstiev lišajníkov. Lücking a Bernecker-Lücking (2000) pri štúdiu tropických folikolných spoločenstiev vyššie uvedenú teóriu potvrdili. Gough et al. (2008) naopak tvrdia, že dlhodobá prítomnosť cicavčích spásačov má negatívny vplyv na druhovú bohatosť lišajníkov v aljašských vresoviskách.

### 3.2.2 Parazitizmus a choroba

Parazit je organizmus, ktorý získava živiny od jedného hostiteľa alebo od malého počtu hostiteľských jedincov, poškodzuje ich, ale obvykle nespôsobuje smrť (Begon et al. 1997). Rozlišujeme dva typy parazitov: nekrotrofní paraziti svojho hostiteľa zabíjajú a môžu sa ďalej živiť na jeho zvyškoch, naopak pre biotrofných parazitov smrť ich hostiteľa znamená koniec aktívnej fázy života. Môžu spôsobovať zmeny v morfogénzii aj v chovaní jedincov. Ich vplyv na fitness jedinca je vždy negatívny, vplyvy na populáciu a spoločenstvo môžu byť rôzne. Všeobecne sú podobné vplyvom spásačov.

Lichenikolné huby sú vysokošpecializované huby, ktoré obligátne vytvárajú asociácie s lišajníkmi. Bud' ako saprotrofi kolonizujú mŕtve stielky alebo ako paraziti získavajú živiny zo živých hostiteľov. Parazitov je široké spektrum, od relatívne neagresívnych, komenzálnych, ktorí nespôsobujú žiadne zjavné škody po agresívne virulentné formy, ktoré ťažko poškodzujú stielky a spôsobujú odfarbenie (Lawrey & Diederich 2003). Známym nekrotrofných parazitov lišajníkov je len zopár (Hawksworth 1982, Kocourková 2000), sú generalisti čo sa týka hostiteľov a sila ich dopadu na spoločenstvo kolíše v čase (Lawrey & Diederich 2003). Biotrofní paraziti sú častejší, sú špecializovaní len na malý počet hostiteľov (Hawksworth 1982, Kocourková 2000), zotrávajú dlho a ich vplyv na spoločenstvo je stabilný (Lawrey & Diederich 2003).

Parazitické huby získavajú od lišajníkov hlavne uhlík. To je možné dvomi spôsobmi: priamym transportom z fotobionta alebo penetráciou buniek (bud' mykobionta alebo fytoionta) za pomoci enzýmov degradujúcich bunkovú stenu (Lawrey & Diederich 2003). Lichenikolné huby musia byť obzvlášť tolerantné k sekundárnym metabolitom lišajníkov, pretože, ako som už uviedla, tie majú schopnosť inhibovať klíčenie spór húb. Niektoré dokonca rastú horšie na stielkach, z ktorých boli tieto látky experimentálne odstránené (Lawrey 1997). Špecializovanosť húb na inhibičné látky svojich hostiteľov dokazuje napr. *Marchandiomyces corallinus*, ktorý parazituje na *Flavoparmelia baltimorensis*, ale nedokáže kolonizovať lišajníky rodu *Lasallia*, pretože je inhibovaný kyselinou lekanorovou. Po vymytí acetónom je však *Lasallia* preňho vhodným substrátom (Lawrey et al. 1999).

Nie všetky lichenikolné huby sú však schopné kolonizovať lišajníky. Ich existenciu v tomto habitate umožňuje napadnutie stielky iným parazitom. Príkladom toho je aj *M. corallinus*. Huba *Fusarium* je schopná napadnúť pupkovku *Lasallia papulosa* a relatívne rýchlo degradovať kyselinu lekanorovú na jednoduchšiu a vo vode viac rozpustnú kyselinu orselinovú. To umožní *M. corallinus* prosperovať aj na tomto inak nedostupnom substráte (Lawrey et al. 1999).

Charakter inhibičnej odpovedi lišajníkov je variabilný. Torzilli a Lawrey (1995) experimentálne sledovali interakcie medzi parazitom *Nectriopsis parmeliae* a dvomi hostiteľskými lišajníkmi *Punctelia subflava* a *Flavoparmelia baltimorensis*. Rezistentnejšia *P. subflava* na katalytickej úrovni inhibuje enzýmy rozkladajúce bunkovú stenu. Náchylnejšia *F. baltimorensis* inhibuje rast *N. parmeliae*, ale nie katalytické vlastnosti enzýmov a tak asi po dvoch týždňoch dokáže huba tejto inhibícii uniknúť (Torzilli & Lawrey 1995).

Podľa Lawreyho a Diedericha (2003) majú lichenikolné huby so svojimi hostiteľmi dlhú koevolúciu, ktorá má, ako väčšina koevolúcií medzi parazitom a hostiteľom, charakter „arms

race.” To znamená, že každá evolučná novinka parazita vyvolá selekčný tlak na vytvorenie obrany zo strany hostiteľa (Flegr 2009).

Ako ovplyvňujú abiotické faktory interakcie medzi lišajníkmi a ich parazitmi? Lišajníky sú zjavne viac poškodzované v znečistenom prostredí (Lawrey & Diederich 2003). Podľa Glenna et al. (1997) sú stielky lišajníkov krypticky infikované veľkým množstvom húb. Tie sú za vhodných podmienok schopné lišajník napadnúť. Najdôležitejším determinantom je vlhkosť. Glenn et al. (1997) experimentálne zistili, že pri náraste vlhkosti sa huby rýchlo vyvíjajú a napadnú hostiteľa. Avšak bez zvýšenia vlhkosti huby nenapádali ani poškodené stielky. Okrem toho sa zdá, že v znečistenom prostredí sa vyskytuje viac agresívnych parazitov, kým v nepoškodených, druhovo bohatých komunitách väčšina lichenikolných húb nespôsobuje svojim hostiteľom viditeľné škody (Lawrey & Diederich 2003). Príčiny tohto trendu však nie sú úplne jasné.

Informácií o chemických interakciách medzi lichenikolnými hubami a ich hostiteľmi sa objavuje veľké množstvo. No informácií o ich ekológii a vplyve na spoločenstvá lišajníkov nie je veľa a tak nie je celkom možné vyvodzovať všeobecne platné závery (Lawrey & Diederich 2003). Preto otázky zmeny štruktúry a diverzity spoločenstva v prítomnosti parazitov, rozdielnosti náchylnosti sexuálnych a asexuálnych druhov a pod. ostávajú nezodpovedané.

### **3.2.3 Zhrnutie**

Predátori sú významnými činiteľmi v epifytických kryptogamných spoločenstvách. Herbivori aj paraziti negatívne vplyvajú na fitness jedincov. Lišajníky sú nútené investovať do obrany, väčšinou chemickej, voči ktorej si však mnohí predátori vyvinuli toleranciu. Rozmiestnenie obranných chemikálií v stielke je určitým spôsobom optimalizované, náchylnejšie a cennejšie časti sú viac chránené.

Herbivori dokážu znížiť reprodukčný úspech celej populácie. Herbivória môže stáť za distribúciou druhov v určitých mikrohabitatoch (v nespásaných) a dokonca môže sčasti vysvetliť celkové rozšírenie druhov.

Každý lišajník je potenciálne ohrozený množstvom parazitov. Tie ho však napadnú len za určitých podmienok vhodných pre ich rast (zvýšená vlhkosť) alebo pri celkovom znížení vitality stielok, napríklad v dôsledku znečistenia. Lichenikolné huby sú početnou skupinou. Do veľkej miery poznáme chemické interakcie medzi nimi a ich hostiteľskými lišajníkmi, no konkrétne dáta dokumentujúce ich vplyv na spoločenstvá chýbajú.

## 4. Záver

Vo svojej bakalárskej práci som ukázala, že interakcie lišajníkov medzi sebou a s inými organizmami sú podstatné. Kompetícia spočíva hlavne v prerastaní sa organizmov navzájom a v alelopatii. Proti predácii (herbovórii aj parazitizmu) sa lišajníky bránia hlavne tvorbou obranných látok. Dopady týchto interakcií sú detekovateľné na rôznych úrovniach: znižujú fitness jedincov, modifikujú vlastnosti populácií, prípadne celých druhov, čiastočne determinujú rozšírenie druhov a ovplyvňujú zloženie konkrétnych spoločenstiev. Prác zaoberajúcich sa biotickými interakciami v spoločenstvách lišajníkov nie je málo, no nie je ich ani dost' na to, aby sme mohli povedať, že ich charakteru a významu dokonale rozumieme. Napriek tomu verím, že vypracovaná literárna rešerš mi poskytne dobrý teoretický základ pre zamýšľanú diplomovú prácu.

## 5. Bibliografia

- Aptroot A. & Berg M. P. 2004. Collembola help lichen in competition with algae. *The Lichenologist* 36(2): 167-169.
- Armstrong R. A. 1982. Competition between three saxicolous species of *Parmelia* (lichens). *New Phytologist* 90: 67-72.
- Armstrong R. A. 1986. Competition between three lichen species using a factorial experimental design. *The New Phytologist* 104: 637-641.
- Armstrong R. A. 1991. Competitive interactions between four foliose lichens on north and south facing rock surfaces. *Environmental and Experimental Botany* 31(1): 51-58.
- Armstrong R. A. 2000. Competitive interactions between four foliose lichen species with and without nutrient enrichment. - *Symbiosis* 28: 323-335.
- Armstrong R. A. & Welch A.R. 2007. Competition in lichen communities. *Symbiosis* 43: 1-12.
- Asplund J. & Gauslaa Y. 2007. Content of secondary compounds depends on thallus size in the foliose lichen *Lobaria pulmonaria*. *The Lichenologist* 39(3): 273-278.
- Asplund J. & Gauslaa Y. 2008. Mollusc grazing limits growth and early development of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* in broadleaved deciduous forests. *Oecologia* 155: 93-99.
- Asplund J. & Gauslaa Y. 2010a. The gastropod *Arion fuscus* prefers cyanobacterial to green algal parts of the tripartite lichen *Nephroma arcticum* due to low chemical defence. *The Lichenologist* 42(1): 113-117.
- Asplund J. & Gauslaa Y. 2010b. Gastropod grazing shapes the vertical distribution of epiphytic lichens in forest canopy. *Journal of Ecology* 98: 218-225.
- Barkman J. J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen, 628 str.
- Begon M., Harper J. L. & Townsend C. R. 1997. Ekologie – jedinci, populace a společenstva. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc, 949 str.
- Bengtsson J., Fagerström T. & Rydin H. 1994. Competition and coexistence in plant communities. *Tree* 9(7): 246-250.



- Crawley M. J. 1986. Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 496 str.
- Culberson W. L. & Culberson C. F. 1982. Evolutionary modification of ecology in a common lichen species. *Systematic Botany* 7(2): 158-169.
- Dale M. R. T. & John E. A. 1999. Neighbour diversity in lichen-dominated communities. *Journal of Vegetation Science* 10: 571-578.
- Emmerich R., Giez I., Lange O. L. & Prokosch P. 1993. Toxicity and antifeed activity of lichen compounds against the polyphagous herbivorous insect *Spodoptera littoralis*. *Phytochemistry* 33(6): 1389-1394.
- Flegr J. 2009. Evoluční biologie. Academia, Praha, 569 str.
- Gardner C. R. & Mueller D. M. J. 1981. Factors affecting the toxicity of several lichen acids: effect of pH and lichen acid concentration. *American Journal of Botany* 68(1): 87-95.
- Gauslaa Y. 2005. Lichen palatability depends on investments in herbivore defence. *Oecologia* 143: 94-105.
- Gauslaa Y., Lie M. & Ohlson M. 2008. Epiphytic lichen biomass in a boreal Norway spruce forest. *The Lichenologist* 40(3): 257-266.
- Glenn M. G., Gomez-Bolea A. & Orsi E. V. 1997. Effects of thallus damage on interactions of lichens with non-lichenized fungi under natural and laboratory conditions. *The Lichenologist* 29(1): 51-65.
- Goldberg D. E. 1987. Neighborhood competition in an old-field plant community. *Ecology* 68(5): 1211-1223.
- Goldberg D. E. 1994. Influence of competition at the community level: an experimental version of the null models approach. *Ecology* 75(5): 1503-1506.
- Goldberg D. E., Turkington R. & Olsving-Whittaker L. 1995. Quantifying the community – level consequences of competition. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica* 30(2): 231-242.
- Gough L., Shrestha K., Johnson D. J. & Moon D. 2008. Long-term mammalian herbivory and nutrient addition alter lichen community structure in Alaska dry heath tundra. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 40(1): 65-73.
- Hawksworth D. L. 1982. Secondary fungi in lichen symbioses: parasites, saprophytes and parasymbionts. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 52: 357-366.
- Henningson B. & Lundström H. 1970. The influence of lichens, lichen extracts and usnic acid on wood destroying fungi. *Material und Organismen* 5: 19-31.
- Herben T. & Krahulec F. 1990. Competitive hierarchies, reversals of rank order and the de Witt approach: are they compatible? *Oikos* 58(2): 254-256.
- Hestmark G. 1997. Competitive behaviour of umbilicate lichens – an experimental approach. *Oecologia* 111: 523-528.
- Hilitzer A. 1925. Etude sur la végétation épiphyte de la Bohême. *Spisy Přírodovědecké Fakulty Karlovy University, Praha*, 41: 1-202.
- Hyvärinen M., Koopmann R., Hormi O. & Tuomi J. 2000. Phenols in reproductive and somatic structures of lichens: a case of optimal defence? *Oikos* 91: 371-375.
- Hyvärinen M., Walter B. & Koopman R. 2002. Secondary metabolites in *Cladina stellaris* in relation to reindeer grazing and thallus nutrient content. *Oikos* 96: 273-280.
- Jahns H. M. 1982. The cyclic development of mosses and the lichen *Baeomyces rufus* in an ecosystem. *The Lichenologist* 14(3): 261-265.
- Keddy P. A. & Shipley B. 1989. Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. *Oikos* 54: 234-241.
- Keddy P. A., Twolan-Strutt L. & Wisheu I. C. 1994. Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments? *Journal of Ecology* 82: 635-643.

- Kocourková J. 2000. Lichenicolous fungi of the Czech Republic. (The first commented checklist). Sborník Národního Musea Praha, Series B, Historia Naturalis. 55/1999 (3-4): 59-169.
- Kresňáková K. 2002. K výskytu druhov machorastov *Anthoceros agretis* a *Phaeoceros carolinianus* na Slovensku. Bulletin Slovenskej botanickej spoločnosti 24: 47-54.
- Land C. J. & Lundström H. 1998. Inhibition of fungal growth by water extracts from the lichen *Nephroma arcticum*. The Lichenologist 30(3): 259-262.
- Lawrey J. D. 1977. Inhibition of moss spore germination by acetone extracts of terricolous *Cladonia* species. Bulletin of the Torrey Botanical Club 104(1): 49-52.
- Lawrey J. D. 1981. Evidence for competitive release in simplified saxicolous lichen communities. American Journal of Botany 68(8): 1066-1073.
- Lawrey J. D. 1983a. Lichen herbivore preference: a test of two hypotheses. American Journal of Botany 70(8): 1188-1194.
- Lawrey J. D. 1983b. Vulpinic and pinastric acids as lichen antiherbivore compounds: contrary evidence. The Bryologist 86(4): 365-369.
- Lawrey J. D. 1986. Biological role of lichen substances. The Bryologist 89(2): 111-122.
- Lawrey J. D. 1991. Biotic interactions in lichen community development: a review. The Lichenologist 23(3): 205-214.
- Lawrey J. D. 1997. Isolation, culture, and degradative behaviour of the lichen parasite *Hobsonia santessonii*. Symbiosis 23: 107-116.
- Lawrey J. D. & Diederich P. 2003. Lichenicolous fungi: interactions, evolution, and biodiversity. The Bryologist 106(1): 80-120.
- Lawrey J. D., Torzilli A. P. & Chandhoke V. 1999. Destruction of lichen chemical defenses by a fungal pathogen. American Journal of Botany 86(2): 184-189.
- Lie M. H., Arup U., Grytnes J. A. & Ohlson M. 2009. The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. Biodiversity Conservation 18: 3579-3596.
- Liška J., Palice Z. & Slavíková Š. 2008. Checklist and Red List of lichens of the Czech Republic. Preslia, Praha, 80:151-182.
- Löbel S., Dengler J. & Hobohom C. 2006a. Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in dry grasslands: the effects of environment, landscape structure and competition. Folia Geobotanica 41: 377-393.
- Löbel S., Snäll T. & Rydin H. 2006b. Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. Journal of Ecology 94: 856-868.
- Lücking R. & Bernecker-Lücking A. 2000. Lichen feeders and lichenicolous fungi: do they affect dispersal and diversity in tropical foliicolous lichen communities? Ecotropica 6: 23-41.
- Markkola A. M., Ahonen-Jonnarh U., Roitto M., Strömmer R. & Hyvärinen M. 2002. Shift in ectomycorrhizal community composition in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedling root as a response to nickel deposition and removal of lichen cover. Environmental Pollution 120: 797-803.
- McCune B. 1993. Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga-Tsuga* forests of different ages in Western Oregon and Washington. The Bryologist 96(3): 405-411.
- McKey D. 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. The American Naturalist 108(961): 305-320.
- Mulligan R. C. & Gignac L. D. 2002. Bryophyte community structure in a boreal poor fen II: interspecific competition among five mosses. Canadian Journal of Botany 80: 330-339.
- Palo R. T. 1993. Usnic acid, a secondary metabolite of lichens and its effect on in vitro digestibility in reindeer. Rangifer 13: 39-43.

- Pacala S.W. 1997. Dynamics of plant communities. In: Crawley M. J. (ed.) Plant ecology, Blackwell, Oxford, str. 532-555.
- Pentecost A. 1980. Aspects of lichen competition in saxicolous lichen communities. *The Lichenologist* 12(1): 135-144.
- Ranković B., Mišić M. & Sukdolak S. 2009. Antimicrobial activity of extracts of the lichens *Cladonia furcata*, *Parmelia caperata*, *Parmelia pertusa*, *Hypogymnia physodes* and *Umbilicaria polyphylla*. *Biologia* 64(1): 53-58.
- Ruchty A., Rosso A. L. & McCune B. 2001. Changes in epiphyte communities as the shrub, *Acer circinatum*, develops and ages. *The Bryologist* 104(2): 274-281.
- Shoener T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* 122(2): 240-285.
- Scheidegger C. 1995. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population. *The Lichenologist* 27(5): 361-374.
- Sundberg B., Näsholm T. & Palmqvist K. 2001. The effect of nitrogen on growth and key thallus components in the two tripartite lichens, *Nephroma arcticum* and *Peltigera aphthosa*. *Plant, Cell and Environment* 24(5): 517-527.
- Torzilli A. P. & Lawrey J. D. 1995. Lichen metabolites inhibit cell wall-degrading enzymes produced by the lichen parasite *Nectria parmeliae*. *Mycologia* 87(6): 841-845.
- Václav R. & Prokop P. 2007. Selekcia hniezdneho habitatu strnádky ciavej (*Emberiza cia*) v Národnom parku Slovenský kras. *Tichodroma* 19: 63-73.
- Vartia K. O. 1973. Antibiotics in lichens. In: V. Ahmadjian & M. E. Hale, Jr. (eds.) *The Lichens*. Academic Press, New York, str. 547-561.
- Votintseva A. A. 2007. Interspecific interactions of wood-decomposing fungi with epiphytic lichens and mosses. *Russian Journal of Ecology* 38(4): 285-288.
- Welch A. R., Gillman M. P. & John E. A. 2006. Effect of nutrient application on growth rate and competitive ability of three foliose lichen species. *The Lichenologist* 38(2): 177-186.
- Whiton J. C. & Lawrey J. D. 1982. Inhibition of *Cladonia cristatella* and *Sordaria fimicola* ascospore germination by lichen acids. *The Bryologist* 85(2): 222-226.
- Whiton J. C. & Lawrey J. D. 1984. Inhibition of crustose lichen spore germination by lichen acids. *The Bryologist* 87(1): 42-43.
- Yarranton G. A. 1972. Distribution and succession of epiphytic lichens on black spruce near Cochrane, Ontario. *The Bryologist* 75: 462-480.
- Zamfir M. & Goldberg D. E. 2000. The effects of initial density on interactions between mosses at individual and community levels. *Journal of Ecology* 88(2): 243-255.
- Zeigenspeck H. 1937. Inwieweit sind die Sphagnen und andere Moose befähigt, im Leben ihre Umgebung auf ein bestimmtes pH-Optimum einzustellen. *Bot. Archiv.* 38: 1-15. In: Barkman J. J. 1958. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum, Assen, 628 str.