

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Lucie Kolenská

Funkční znaky a funkční diverzita u lišejníků
Functional traits and functional diversity in lichens

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jiří Malíček, Ph.D.

Praha, 2022

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli Mgr. Jiřímu Malíčkoví Ph.D. za konzultace a cenné rady.

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, 4.5.2022



Lucie Kolenská

Abstrakt

Funkční znaky neboli traits jsou rozšířeným tématem napříč obory a ani lišejníky nejsou výjimkou. Jsou to vlastnosti, které definují organismus od morfologických znaků přes anatomii až po fyziologii daného jedince včetně interakce a ovlivňování okolí. Nejčastěji studovaným funkčním znakem u lišejníků je typ stélky. Dalším běžně studovaným traitem je typ fotobionta, u kterého je např. výskyt řasy rodu *Trentepohlia* negativně ovlivněn silnými mrazy. Tím pádem se početnost lišejníků s touto řasou snižuje s rostoucí nadmořskou výškou. Do běžných funkčních znaků u lišejníků také zahrnujeme jak způsob rozmnožování, tak i sekundární metabolity, které lišejníky chrání například před UV světlem anebo herbivory. Funkční znaky pak společně tvoří funkční diverzitu, která je dalším způsobem jak měřit diverzitu na planetě, kdy ne vždy musí být nejrozmanitějším ekosystémem ten s největším počtem druhů. Může to být právě ten ekosystém, který má největší funkční diverzitu, která primárně počítá s funkčními znaky. Indexy funkční diverzity nám poté mohou odhalit unikátní společenstva, která by měla být předmětem ochrany. Avšak definice ani výpočet funkční diverzity nejsou přesně určené, i proto se používají různé indexy. U lišejníků se nejčastěji používá Rao index kvadratické entropie.

Klíčová slova

fotobiont, indexy, lichenizované houby, mykobiont, stélka

Abstract

Functional traits are a discussed topic across disciplines and articles with lichens are published as well. Traits are the attributes that define the organism from morphological features through anatomy to the physiology of the individual, including interaction in environmental and environmental influences. The most frequently studied functional trait of lichens is the type of thallus. Another commonly studied trait is the type of photobiont, where the presence of algae *Trentepohlia* is negatively affected by frost and because of this its number decreases with increasing altitude. Another functional trait of lichens which is studied is reproduction, and also secondary metabolites, which protect lichens, for example, against UV light or herbivores. Functional traits together form functional diversity, which is another way how to measure diversity on a planet where the most diverse ecosystem is not always the one with the highest number of species. Functional diversity indices then can reveal unique communities that should be protected. However, neither the definitions nor the calculation of functional diversity are exactly specified, we use different indices. The Rao index of quadratic entropy is most often used for lichens.

Keywords

indices, lichenized fungi, mycobiont, photobiont, thallus

Obsah

| | | |
|-------|---|----|
| 1 | Úvod..... | 1 |
| 2 | Funkční znaky | 2 |
| 2.1 | Druh fotobionta..... | 3 |
| 2.1.1 | Zelené řasy..... | 4 |
| 2.1.2 | <i>Trentepohlia</i> | 5 |
| 2.1.3 | Sinice | 5 |
| 2.2 | Typ stélky | 6 |
| 2.2.1 | Korovitá stélka..... | 7 |
| 2.2.2 | Lupenitá stélka..... | 9 |
| 2.2.3 | Keříčkovitá stélka | 10 |
| 2.3 | Způsob rozmnožování..... | 11 |
| 2.3.1 | Pohlavní rozmnožování | 13 |
| 2.3.2 | Nepohlavní rozmnožování..... | 14 |
| 2.4 | Sekundární metabolity | 15 |
| 3 | Funkční diverzita..... | 18 |
| 3.1 | Funkční bohatost..... | 18 |
| 3.2 | Funkční rovnost | 19 |
| 3.3 | Funkční divergence..... | 19 |
| 3.4 | Rao index kvadratické entropie | 20 |
| 3.5 | Komunitou vážená střední hodnota | 21 |
| 3.6 | Taxonomická a fylogenetická diverzita | 22 |
| 3.7 | Funkční disperze | 22 |
| 3.8 | Index diverzity funkčních skupin | 23 |
| 4 | Závěr..... | 24 |
| 5 | Použitá literatura | 26 |

1 Úvod

Lišejníky jsou symbiotické organismy, které kolonizují širokou škálu substrátů od hornin a půdy, přes listy a borku stromů až po kov. (Cocchietto et al., 2002) Díky tomu je můžeme nalézt ve své podstatě všude a využívat je například k biomonitoringu. Mnoho lišejníků je totiž citlivých na změny prostředí, ve kterém se nacházejí (Thormann, 2006). Citlivost na různé faktory prostředí, jako je znečištění, stáří lesa nebo i rozdílná teplota souvisí právě s funkčními znaky, které se v posledních desetiletích zkoumají i u lišejníků.

Funkční znaky jsou měřitelnou vlastností organismu, která ovlivňuje jak daný druh, tak i jeho okolí. V lichenologii se používají nejčastěji funkční znaky jako je typ fotobionta, růstová forma a typ reprodukční struktury. Tyto funkční znaky jsou totiž lehce poznatelné a také nepotřebují identifikaci na úroveň druhu. Zároveň to jsou základní vlastnosti lišejníků, které jsou vhodné k použití jako univerzální ekologické indikátory. (Matos et al., 2015) Krom morfologických a anatomických struktur mohou funkční traity představovat i fyziologické, chemické či ekologické charakteristiky (Violle et al., 2007). Mezi další funkční znaky, které nejsou ve studiích tak často používané, řadíme například obsah sekundárních metabolitů, nebo velikost, barvu a septování askospor.

Funkční diverzita je jedním z mnoha příkladů vyjadřujících biodiverzitu. Avšak její definice je poměrně složitá a zároveň není sjednocená. Obecně se zaměřuje na diverzitu funkčních vlastností a pokouší se je dávat do souvislosti s fungováním ekosystému. Pro její výpočet je důležitá znalost právě funkčních znaků, a hlavně jejich správný výběr. (Petchey & Gaston, 2006) Mezi základní indexy funkční diverzity řadíme funkční bohatost, rovnost a divergenci (Mason et al., 2005). Nejčastěji používaným indexem je pak v lichenologii Rao index kvadratické entropie, funkční disperze, nebo například komunitou vážená střední hodnota (CWM).

Tato bakalářská práce si klade za cíl shromáždit veškerá data o funkčních znacích lišejníků, zhodnotit ekologické trendy funkčních znaků a popsat nejčastěji používané indexy funkční diverzity u lišejníků.

2 Funkční znaky

Funkční znaky neboli traits se využívají v mnoha studiích napříč různými obory. I přesto není dána jednotná definice tohoto pojmu. Ve většině případech se funkční znaky definují na úrovni jedince, výjimečně na úrovni ekosystému. Obvykle se používají ke srovnávání mezi druhy. Traits můžeme definovat jako snadno měřitelnou vlastnost, nebo rys organismu, který ovlivňuje jeho životní strategie jako je růst, reprodukce či přežití, včetně vlivů na okolí. Jsou to tedy jakékoliv strukturální, morfologické, fyziologické nebo biochemické vlastnosti organismu. (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007)

Funkční znaky se dají rozdělit několika způsoby. Téměř všechny můžeme rozčlenit na znaky kvantitativní a kvalitativní, případně do obou těchto kategorií. Kvantitativní znaky jsou měřitelné na intervalové nebo poměrové stupnici. Řadí se mezi ně například velikost lišejníku, vodní kapacita, nebo fixace dusíku. Oproti tomu jsou kvalitativní znaky měřitelné na stupnici nominální či ordinální. Mezi nejčastěji používané kvalitativní znaky patří růstová forma lišejníku a typ fotobionta. Do obou kategorií se zařazují například sekundární metabolity, barva stélky anebo způsob rozmnožování. (Ellis et al., 2021)

Na základě obtížnosti měření se funkční znaky rozdělují na tzv. „soft“ a „hard“ traits. Za „soft“ traits považujeme ty znaky, které se dají lehce změřit a případně se mohou využít namísto „hard“ traitu. Nejběžnějším používaným „soft“ traitem bývá u cévnatých rostlin ve vodním prostředí velikost těla, která je dobrým indikátorem některých „hard“ traitů jako je příjem živin a rychlost růstu. U suchozemských rostlin se za snadno měřitelný znak považuje velikost a tvar semen, díky kterému se dá odvodit rychlost šíření, která je považována za „hard“ trait. U lišejníků se mezi „soft“ traits zařazuje například typ fotobionta anebo růstová forma, zatímco „hard“ traits prezentuje třeba obsah chlorofylu nebo dusíku ve stélce. (Hodgson et al., 1999; Hurtado et al., 2020; Nock et al., 2016; Walker & Langridge, 2002)

„Response“ traits jsou fenotypové vlastnosti, které popisují přizpůsobení druhu na jeden nebo více abiotických, prostorových nebo časových gradientů tvořících prostředí (Ellis et al., 2021). Také by se dali popsat jako schopnost druhů kolonizovat nebo prospívat v prostředí a přetrvávat v něm během změn. Může se jednat například o velikost (Díaz et al., 2013). Naproti tomu „effect“ traits jsou fenotypové vlastnosti, které popisují účinek druhu

(lišejníku) na procesy a fungování v ekosystému (Ellis et al., 2021). Jedná se například o schopnost zadržování vody, nebo obsahu dusíku v rostlinách, čímž se ovlivňuje rychlost koloběhu živin (Díaz et al., 2013). „Response“ a „effect“ traity se spolu výrazně překrývají (Lavorel & Garnier, 2002).

Ve studiích můžeme také nalézt rozdělení traitů na „reproductive“, „vegetative“ a „ecological“. Kde pod „reproductive“ traity se řadí plodnost, propagule, velikost a tvar spor a septování spor. Za „vegetative“ traity považujeme formu růstu a typ fotobionta, zatímco ekologické traity mohou být vzácnost anebo specializace na substrát. (Stofer et al., 2006)

Dalším možným dělením je na proximální a distální traity. Proximální traity zachycují fyziologickou reakci nebo efekt ekosystému. Distální traity jsou souhrnnými znaky, které nesouvisí přímo s environmentální reakcí lišejníků, či efektem ekosystému, jako je různá růstová forma lišejníku. Shrnují reakce napříč různými aspekty biologie lišejníků, které souvisí s více proměnnými prostředí. (Ellis et al., 2021)

2.1 Druh fotobionta

Lišejník je symbiotický organismus, který je tvořen mykobiontem a jedním či více fotobionty. Běžně se setkáváme s lišejníky sestávajících ze dvou symbiotických partnerů, přitom mohou partnerů obsahovat více. (Nash, 2008) Pokud obsahují fotobionty dva, tak se setkáváme s označením „tripartite lichens“. V lišejnících můžeme v současné době nalézt přibližně 50 rodů řas. Avšak některé druhy řas mohou být založené na zastaralých vymezeních taxonů. (Sanders & Masumoto, 2021)

Fotobionti díky fotosyntéze produkují sacharidy a uhlík pro sebe a pro své symbiontní partnery (Cocchietto et al., 2002; Nash, 2008). Mykobiont naopak zajišťuje ochranu, zásobování vodou a minerály pro fotobionty. Nejčastěji se jako fotobionti objevují zelené řasy (*Chlorophyceae*), které jsou snadno rozpoznatelné pro jejich světle zelenou nebo u rodu *Trentepohlia* oranžovou barvu. Z konkrétních rodů jsou nejběžnějšími fotobionty rody *Trebouxia* a *Trentepohlia*, které se řadí mezi zelené řasy, a *Nostoc*, který se řadí mezi bakterie (sinice) (Nash, 2008). Tato symbióza vyvolává morfologické změny včetně změn

v metabolismu. Například lišejníky žijící v biotopech s nízkými zdroji mají obvykle jako fotobionta sinice, které fixují vzdušný dusík. (Cocchietto et al., 2002)

Lišejníky, kteří mají jako fotobionty zelené řasy, také označujeme pojmem fykobionti, naproti tomu lišejníky s fotobionty sinic nazýváme cyanobionti. Symbióza autotrofního fotobionta a heterotrofního mykobionta spočívá v transferu metabolitů, který se liší dle typu fotobionta. Například u lišejníků, kteří mají jako fotobionta sinici, je přenášena glukóza, zatímco u lišejníků s řasami je od fotobionta přenášen polyol, ribitol, sorbitol anebo erytrithol. Dalším základním rozdílem podle druhu fotobionta je způsob aktivace difúze CO₂. (Nash, 2008) U zelených řas je pozitivní fotosyntéza možná po pohlcení samotné vodní páry. Naproti tomu u sinic nedochází k žádné měřitelné výměně plynů, protože je k aktivaci fotosyntézy zapotřebí vyšší obsah vody, a to v kapalně formě. (Lange et al., 1986) Odlišné druhy fotobiontů mají také různou citlivost na znečištění ovzduší (Degtjarenko et al., 2018), které ale nemusí mít vliv na druhovou bohatost (Marini et al., 2011). Typ fotobionta může kromě změny v morfologii ovlivňovat i sexualitu mykobionta. Například u trebouxiiidního morfotypu *Lobaria amylacea* není známá tvorba askomat. Naproti tomu jeho trentepohlioidní morfotyp nikdy není sorediální. (Ertz et al., 2018)

U makroskopicky viditelných rodů fotobiontů jako je *Nostoc*, *Trentepohlia*, nebo například *Prasiola* nebyl zpochybněně aposymbiotický výskyt (Sanders & Masumoto, 2021). Většina viditelných rodů zelených řas, které se nachází v lišejnících jako fotobionti, mají své zástupce i mezi samostatně se vyskytujícími řasami jako epifyti, endoliti, nebo jako půdní řasy (Nash, 2008).

2.1.1 Zelené řasy

Výsledky studií

Lišejníky se zelenými řasami rodu *Trebouxia* se obecně vyskytují ve větších počtech ve vyšších nadmořských výškách (Bässler et al., 2016; Stofer et al., 2006), nejsou totiž tak náchylné na chlad jako lišejníky s trentepohlioidními řasami (Nash et al., 1987). Lišejníky se zelenými řasami nevykazují žádnou korelaci výskytu druhů s gradientem aridity (Matos et al., 2015). V Brazílii v severovýchodní oblasti Rio Grande do Sul se lišejníky s řasami *Trebouxia* nacházejí častěji v průmyslových lokalitách ve městě. Oproti jiným studiím je naopak nalezneme v nižších nadmořských výškách. (Käffer et al., 2021).

2.1.2 *Trentepohlia*

Rod *Trentepohlia* je jedním z nejběžnějších fotobiontů zelených řas. *Trentepohlia* je vláknitá zelená řasa, která se jako jediná rozmnožuje pohlavně. Roste také jako epifyt především na kůře stromů, nebo na vlhčích horninách. Její protoplast je vyplněn karotenoidy, což způsobuje oranžové až načervenalé zbarvení vrstvy řas jak v lišejnících, tak u samostatně se vyskytující *Trentepohlia*. (Nash, 2008) Výskyt tohoto rodu je spojený s klimatickými podmínkami a teplotou a obecně převažují v tropických lišejnících. Lišejníky s *Trentepohlia* jsou citlivé na mrazy a jsou uzpůsobené k životu pod zapojenou korunou. (Marini et al., 2011)

Výsledky studií

Vlivem teplot se tyto druhy častěji objevují v nižších nadmořských výškách, kde není takový chlad. Také jsou citlivé na faktory prostředí, které detekují strukturu lesa, jako je stáří stromů anebo obvod stromů. Proto je v severní Itálii v alpských oblastech najdeme na mladých stromech a v Ekvádoru v primárních nenarušených lesích. (Bässler et al., 2016; Benítez et al., 2018; Nascimbene & Marini, 2015) Kvůli citlivosti na relativní vlhkost upřednostňují místa s vyšší relativní vlhkostí (Matos et al., 2015).

2.1.3 Sinice

Různé rody sinic mohou tvořit lišejníky buď jako primární, nebo, pokud lišejník obsahuje více druhů fotobiontů (tripartite lichens), jako sekundární fotobionti. Nejběžnějším sinicovým fotobiontem je nevětvený rod *Nostoc*, který navíc obsahuje heterocysty a lze často identifikovat ve stélce lišejníku. Dalšími běžnými fotobionty jsou rody *Gleocapsa* a *Chroococcidiopsis*, které jsou jednobuněčné. Avšak identifikovat sinice v neporušené stélce lišejníku není lehké, protože se vlivem mykobionta mění morfologie fotobionta. Dokonce mohou být vláknité sinice deformovány natolik, že nemusí být nikterak rozpoznatelné (*Dichotrix*). (Nash, 2008)

Schopnost sinic vázat dusík může mít význam ve výskytu lišejníků v extrémních podmínkách prostředí. Také je možné, že chladnější, tmavší a vlhčí prostředí snášejí mykobionti spojené se sinicemi lépe než se zelenými řasami. (Jahns, 1988)

Výsledky studií

Na rozdíl od lišejníků s fotobiontem typu *Trentepohlia* se lišejníky se sinicemi na Iberském poloostrově nachází spíše na sušších místech (Matos et al., 2015). Ve finských lesích byly na porostech *Populus tremula* studovány makrolišejníky, které mají jako fotobionta sinice. Nejběžnějšími vyskytujícími se druhy byly *Lobaria pulmonaria*, *Neprhorna bellum*, *N. parile*, *Parmelia triptophylla*, *Peltigera canina* a *P. praetextata*. Všechny nalezené druhy se vyskytovaly na starých porostech ve vlhkých a zastíněných částech lesa. Pravděpodobně narušením těchto podmínek dochází k úbytku těchto druhů na obhospodařovaných plochách, na kterých byly nalezeny pouze druhy *Peltigera canina* a *P. praetextata*. (Kuusinen, 1996)

2.2 Typ stélky

Vzhled stélky u lišejníků je primárně určen mykobiontem (Nash, 2008). Oproti počtu fotobiontů nalzáme skoro dvacetkrát více mykobiontů jak u jejich rodů (přibližně 995), tak i u druhů (kolem 19 387) (Lücking et al., 2016). Zřídka ovlivňuje strukturu celé stélky pouze fotobiont. Tento jev nalezneme například u zástupců s vláknitou stélkou rodů *Coenogonium*, *Ephebe*, *Cystocoleus* a *Racodium*. Avšak znalost vlivu fotobionta na morfogenezi lišejníků je důležitá, protože teprve po nastolení symbiózy dochází k vývinu charakteristické stélky lišejníků. Na základě celkového habitatu se lišejníky dělí na tři hlavní morfologické skupiny: korovitá (krustózní), keříčkovitá (frutikózní) a lupenitá (foliózní). Existují i další speciální typy stélky, které se však ve studiích používají spíše výjimečně. Speciálním typem jsou například želatinózní lišejníky, které mají jako fotobionty sinici (avšak ne každý lišejník se sinicí je želatinózní). (Nash, 2008) Dalším příkladem je leprózní stélka. Ta má stélku jako korovitá, ale na povrchu je granulovitá. Případně v různých studiích (Benítez et al., 2018; Käffer et al., 2021) můžeme najít šupinatou stélku, která je složená z malých šupin (Degtjarenko et al., 2018). Také se v podrobnějším určování v ojedinelých studiích můžeme setkat s plakodiovitou stélkou, nebo třeba filamentózní (Benítez et al., 2018). Všechny druhy lišejníků je nicméně možné rozdělit do jednoho ze tří základních typů stélky (Nash, 2008).

Výsledky studií

Typ stélky je považován za snadno identifikovatelný trait. Díky tomu by mohl být užitečný v hodnocení a v porovnávání reakcí epifytických lišejníků na klima, narušení člověkem

a podmínky související se strukturou porostu v lesních ekosystémech napříč rozmanitými regiony. (Giordani et al., 2012) Podle studie od Nascimbene & Marini (2015), která proběhla ve smrkových lesích v alpské oblasti Jižní Tyrolsko (severní Itálie), je výskyt růstové formy lišejníků ovlivněn teplotou. Výzkum probíhal na horninově diverzifikovaném prostředí na vápnitěm podloží. Ve výzkumné oblasti převažovaly lesy, v nichž 52 % bylo tvořeno právě smrkem. Oproti vlivu teplot má struktura lesa vliv minimální. (Nascimbene & Marini, 2015) V německé části Bavorského lesa klesají s vyšší nadmořskou výškou druhy s leprózní formou, zatímco lupenité a keříčkovité druhy rostou společně s nadmořskou výškou. (Bässler et al., 2016) Na Iberském poloostrově v lesních porostech stromu *Fagus sylvatica* se měnilo rozložení druhů lišejníků podle typu stélky. V jižních lesích s menšími srážkami dominovaly lupenité a keříčkovité druhy, které byly od středních poloh, kde bylo více srážek, k severním lesům vystřídány za formy korovité. (Prieto et al., 2017)

Lišejníky také můžeme rozdělit na základě velikosti na makrolišejníky a mikrolišejníky. Makrolišejníky se nacházejí v odlišných růstových formách, jako jsou právě keříčkovité a lupenité druhy. Naproti tomu mikrolišejníky jsou obvykle malé a přiléhají k substrátu, mezi ně tedy řadíme korovité lišejníky. (Hinds et al., 2007) Velikost lišejníků je ve studiích méně používaným funkčním znakem jako doplnění k typu stélky. Například v tropických horských oblastech v jižním Ekvádoru nalzáme makrolišejníky častěji v primárních lesích. Zatímco mikrolišejníky jsou častější v sekundárních lesích s převahou *Alnus acuminata* Kunth. (Benítez et al., 2018)

Výjimečně používaným traitem ve studiích, který souvisí se stélkou je barva stélky. Tu Benítez et al., (2018) rozdělili ve studii, která byla provedena v jižním Ekvádoru, na tmavou a světlou. Tmavá stélka se podle této studie nacházela v primárních nenarušených lesích. Naopak světlá stélka indikovala lesy narušené.

2.2.1 Korovitá stélka

Korovité lišejníky jsou celou svou plochou pevně přichyceny k substrátu (viz Obr. 1). Díky tomu je ztráta vody omezena především na exponovanou horní část lišejníku. Korovité lišejníky jsou tolerantní k extrémním stanovištím jako jsou holé a exponované skalní povrchy. (Nash, 2008) Právě proto může v alpské oblasti severní Itálie růst počet korovitých lišejníků s vyšší teplotou (Nascimbene & Marini, 2015). Existuje mnoho podtypů korovité stélky, které mohou mít buď homeomerickou nebo heteromerickou stélku. Prvním podtypem

korovité stélky jsou práškovité krusty (tzv. leprózní), které mají lišejníky rodu *Lepraria*. Tento podtyp má práškovitý vzhled a označuje se za nejjednodušší stélku, která postrádá jakoukoliv organizaci. Nemá výraznou houbovou vrstvu a hyfy obalují buňky fotobionta. Dalším podtypem je šupinatý typ, který je naopak považován za nejsložitější. (Nash, 2008)



Obr. 1 Korovitá stélka lišejníku *Rhizocarpon geographicum*. Fotil: Bouda (2016)

Výsledky studií

Na Iberském poloostrově na porostech *Quercus ilex* jsou korovité stélky spojeny s vlhčími oblastmi, zatímco šupinaté druhy převládají na stejném poloostrově na sušších místech (Matos et al., 2015). V Itálii ve čtyřech typech lesů, kde vždy dominoval buď *Quercus ilex*, *Quercus spp.*, *Picea abies*, nebo *Fagus sylvatica* se korovitá stélka vyskytuje na místech s vyššími srážkami (Giordani et al., 2012). Stejně výsledky popisuje i studie od Ravera et al. (2006), která probíhala v italském regionu Umbria. Zde se korovité lišejníky vyskytovaly ve vlhčích lesních porostech s menším světlem (Ravera et al., 2006). Avšak lišejníky s korovitou i šupinatou stélkou nalézáme častěji v primárních nenarušených lesích (Benítez et al., 2018). V severním Estonsku však nacházíme korovité lišejníky na porostech *Pinus sylvestris* v oblastech s vyšším znečištěním prachem a s vyšším pH (Degtjarenko et al., 2018). V jižní Brázílii se objevují spíše v oblastech s nižším vlivem urbanizace (Lucheta et al., 2019). Počet druhů s korovitou stélkou v jihovýchodním Německu v Bavorském lese roste společně se zvyšující se nadmořskou výškou (Bässler et al., 2016).

2.2.2 Lupenitá stélka

Lupenité lišejníky jsou ploché a listovité, k substrátu přiléhají pouze částečně (viz Obr. 2). Stejně jako korovité lišejníky mohou mít i lupenité homeomerickou stélku (například u želatinózních lišejníků) nebo heteromerickou. Obvykle mají odlišnou spodní a horní stranu stélky, která bývá rozdělena do laloků. Laloky se mohou různě větvit a vytvářet tím velkou rozmanitost stélky. (Nash, 2008)



Obr. 2 Lupenitá stélka lišejníku *Hypogymnia physodes*. Fotil: Bouda (2015)

Výsledky studií

Ve většině studií se lupenitá stélka rozděluje na dva typy – na úzce laločnatou a na široce laločnatou. Široce laločnaté lupenité stélky se vyskytují častěji v primárních lesích než úzce laločnaté (Benítez et al., 2018). Úzce laločnaté druhy rostoucí na *Pinus sylvestris* v severním Estonku v lesích a v městských lesoparcích jsou spojeny s nižším znečištěním prachem a s nižším pH (Degtjarenko et al., 2018) Stejně tak se epifytické úzkolaločnaté lupenité lišejníky v dubových lesích v Západních Karpatech na Slovensku nachází častěji v místech, kde docházelo k obhospodařování, než v přirozených nenarušených porostech (Guttová et al., 2017) .

V jižní Brazílii se objevují lišejníky s lupenitou stélkou častěji v urbanizovaných oblastech (Lucheta et al., 2019), v oblastech s nižší vlhkostí a případně v oblastech, které jsou na začátku sukcese (Koch et al., 2013). Naopak postupně mizí s ubývajícím světlem, dokud nezmizí z kmenů stromů úplně (Koch et al., 2013). Tento trend nebyl potvrzen studií z italského regionu Umbria, kde se naopak vyskytovaly častěji v málo osvětlených oblastech

(Ravera et al., 2006). Lupenité lišejníky se vyskytují ve Španělsku a Portugalsku na stromech *Quercus ilex* v sušších oblastech (Matos et al., 2015). V sušších oblastech se lupenité stélky objevují i v italském regionu Umbria (Giordani et al., 2012). V Itálii ve čtyřech typech lesů, kde vždy dominoval buď *Quercus ilex*, *Quercus spp.*, *Picea abies*, nebo *Fagus sylvatica* se lupenitá stélka nenachází na místech s malými srážkami. Stejně tak bychom ji nenašli v kyselých depozicích. Lupenité stélky s úzkými laloky se navíc nenachází v místech s vysokou koncentrací SO_4^{2-} . (Giordani et al., 2012)

2.2.3 Keříčkovitá stélka

Keříčkovité lišejníky vždy vyčnívají z povrchu (viz Obr. 3). Jejich laloky mohou být ploché nebo válcovité a jsou vlasovité, páskovité, nebo keříčkovité. Velikost keříčkovitých lišejníků je velmi variabilní a pohybuje se od pár milimetrů až po několik metrů. Většina druhů má radiálně symetrickou stélku (rody *Usnea* a *Ramalina*), ale mohou být uspořádány i dorzoventrálně (*Evernia prunastri*). Nalezneme je na různých substrátech v mnoha podnebích od pouští po vlhké deštné pralesy. (Nash, 2008)



Obr. 3 Keříčkovitá stélka lišejníku *Cladonia rangiferina*. Fotil: Malíček (2008)

Výsledky studií

Keříčkovité stélky v alpské oblasti jižního Tyrolska ve smrkových lesích ubývají s narůstající teplotou (Nascimbene & Marini, 2015), což koreluje s větším počtem druhů ve vyšších nadmořských výškách (Bässler et al., 2016). Zároveň v Portugalsku a Španělsku potřebují oblasti s většími srážkami a větší vlhkostí (Matos et al., 2015). Naopak v jižní Brazílii se nachází v oblastech s nižší vlhkostí (Koch et al., 2013). V Itálii ve čtyřech typech

lesů, kde vždy v porostu dominoval buď *Quercus ilex*, *Quercus spp.*, *Picea abies*, nebo *Fagus sylvatica* byl výskyt keříčkovitých lišejníků pozitivně ovlivněn nadmořskou výškou. Také se zde nenacházely keříčkovité lišejníky v lesích s minimem světla. (Giordani et al., 2012) Stejně tak v jižní Brazílii ubývaly keříčkovité lišejníky postupně s tím, jak mizelo světlo (Koch et al., 2013). Ke stejným výsledkům dospěl i Ravera et al. (2006) ve studii, která probíhala v italském regionu Umbira. V Západních Karpatech na Slovensku měly keříčkovité druhy častější výskyt v lokalitách s čistším a kvalitnějším ovzduším. Zároveň byly hojnější v přirozených porostech, které nebyly obhospodařované. (Guttová et al., 2017)

2.3 Způsob rozmnožování

Lišejníky se vyznačují schopností rozmnožovat se jak pohlavně, tak i nepohlavně. Jsou tedy schopni vytvářet struktury, které jsou potřebné pro nepohlavní rozmnožování. Důležitým faktorem pro studium rozmnožování je znalost životního cyklu u různých druhů lišejníků. Vědět, v jakém stádiu, na jakém místě a jakým způsobem se reprodukční struktury vyvíjejí. Lišejníky nalezneme na široké škále stanovišť s různými podmínkami, které nám přijdou extrémní (vysoká teplota, nadmořská výška atp.). (Martínez et al., 2012) Pozoruhodnější však je, že lišejníky i v těchto pro nás nepříznivých podmínkách produkují sexuální struktury (Seymour et al., 2005). Právě kvůli vysoké diverzitě stanovišť obývaných lišejníky se očekává vysoká vnitrodruhová variabilita v životně důležitých procesech jako je například rozmnožování (Martínez et al., 2012). Avšak vysušené lišejníkové stélky jsou fyziologicky neaktivní a rozmnožování probíhá v hydratovaných stélkách obvykle za nižších teplot (Seymour et al., 2005). To předpokládali i Martínez et al., (2012), kteří si mysleli, že lišejníky rostoucí ve vlhčích lokalitách budou mít větší jedince. Větší jedinci by poté mohli produkovat více reprodukčních struktur, které by se vyvíjely postupně od asexuálních k sexuálním. (Martínez et al., 2012) Plodnost tedy úzce souvisí s velikostí jedinců, kde nejmenší jedinci bývají vždy sterilní, avšak vyznačují se rychlým růstem. Rychlost růstu se postupně snižuje s rostoucí velikostí stélky a postupně se blíží k maximální velikosti těla. (Hestmark et al., 2004)

Tripp & Lendemar, (2018) popsali 27 možných způsobů rozmnožování lišejníků. Ze všech teoretických způsobů bylo sedm klasifikováno jako pohlavní rozmnožování a zbylých dvacet jako nepohlavní rozmnožování. Pohlavní rozmnožování bylo určováno na základě implikace meiotické propagule neboli askospory, zatímco u nepohlavního rozmnožování se

tento proces neobjevuje. Všech 27 způsobů je rozděleno do tří částí: 1. přenosy mitotických reprodukčních podjednotek, které jsou asexuální, 2. přenos meiotické propagule, která je sexuální a 3. spojení mitotických asexuálních jednotek, které se mohou účastnit parasexuálních procesů. (Tripp & Lendemmer, 2018)

Výsledky studií

Ve studii, která probíhala ve Španělsku a zahrnovala dva biogeografické regiony, atlantický a středomořský, byla studovaná *Lobaria pulmonaria*. Ta nejspíše potřebuje dorůst do určité minimální velikosti, aby mohla vytvářet reprodukční struktury. K rozmnožování používá smíšenou strategii, kdy jako první využívá nepohlavního rozmnožování a až později pohlavního. Obecně platí, že u větších jedinců roste šance, že se u nich objeví reprodukční struktury. Navíc Martínez et al., (2012) zjistili, že utváření reprodukčních struktur závisí na aktuální velikosti jedince. Nejmenší jedinci se rozmnožují pomocí sorédií, střední jedinci využívají k rozmnožování i isídie a až největší jedinci využívají pohlavního rozmnožování. Výskyt sorédií byl také větší u populací, které rostly ve vlhčích oblastech a nebyly tak vystaveny stresu z nedostatku vody. Apothécia byla běžnější na stélkách lišejníků, které rostla na kmenu stromu. Přítomnost lesa, velikost hostitelského stromu ani orientace jedince neměla významný vliv na přítomnost jakékoliv rozmnožovací struktury. Přítomnost reprodukčních struktur se neprokázala u juvenilních jedinců, kterých bylo přes 62 % a pouze necelé jedno procento lišejníků vykazovalo asexuální i sexuální struktury na jedné stélce. Pouze 1,4 % lišejníků mělo sexuální struktury, 30 % mělo sorédie a 15 % isídie. (Martínez et al., 2012)

V lesních fragmentech u povodí řeky Maquiné v jižní Brazílii v severovýchodní oblasti Rio Grande do Sul byl méně častý výskyt lišejníků s podélnými apothécií, která ubývají v pozdních sukcesních stádiích. V počátcích jsou možná častější kvůli jejich „labia“, což je okraj podélných apothécií, která je obvykle černá a uzavřená, tím pádem poskytuje ochranu před nadměrným světlem a suchem (Koch et al., 2013) V jižní Brazílii v urbanizovaných oblastech se častěji objevují lišejníky se sorédiemi. Zatímco v oblastech s nižším vlivem urbanizace jsou spíše druhy, které se rozmnožují pomocí fragmentace stélky anebo apothécií. (Lucheta et al., 2019) Ve studii, která byla provedena v osmi zemích Evropy (Švýcarsko, Irsko, Velká Británie, Finsko, Francie, Portugalsko, Španělsko a Maďarsko) byl zkoumán vliv využívání půdy na výskyt lišejníků. Druhy lišejníků, které obsahovaly houbové propagule převládaly v otevřených a intenzivně obhospodařovaných krajínách.

Naopak druhy s vegetativními propagulemi byly typické pro zarostlé lesní porosty. Navíc se v zalesněné krajině objevovaly plodné lišejníky s dlouhými multiseptovanými sporama (tvar výskyt neovlivňoval). (Stofer et al., 2006)

Na Iberském poloostrově v lesních porostech stromu *Fagus sylvatica* byla zkoumána sexualita epifytických lišejníků. V závislosti s většími letními srážkami zvýšila sexuální reprodukční strategie. Naopak asexuální formy reprodukční strategie se s vyššími srážkami snižovaly. Stejně tak bylo asexuální rozmnožování častější na jihu studované oblasti. Dalo by se předpokládat, že výskyt asexuálních forem představuje výhodu v oblastech s nižšími srážkami. Díky rozptylování obou symbiontů dohromady dochází k menšímu riziku reprodukčního selhání. (Prieto et al., 2017)

V tropických deštných horských oblastech v lesích v Ekvádoru byly zkoumány tři různé plochy. Prvním typem byly fragmenty primárních lesů, které nebyly ničím ovlivněny; druhým typem naopak sekundární lesy, které jsou znovuobnoveny po těžbě, ke které došlo před 40 lety; a posledním třetím typem sekundární lesy, ve kterých dominuje porost *Alnus acuminata* Kunth. V primárních lesích se vyskytovaly nejčastěji druhy s izidiemi. Naproti tomu druhy s podélnými apothécii byly typické pro sekundární lesy s dominantní olší. (Benítez et al., 2018)

2.3.1 Pohlavní rozmnožování

Pohlavně se rozmnožující lišejníky mohou být definovány jako druhy, které se množí pomocí spor mykobiontů. Tyto spory jsou výsledkem meiózy a nazývají se askospory. Ať volně žijící, tak vypučené askospory ze stélky se musí setkat s vhodným fotobiontem. (Tripp, 2016) Vysoké procento lišejníkových askomycet se rozmnožuje pohlavně, a proto se předpokládá, že se rozptýlí primárně prostřednictvím askospor, které musí relichenizovat (Nash, 2008). Sexuální struktury používané lišejníky se nazývají askomata. Askomata mohou být buď diskovitá, tedy apothecia, nebo baňkovitá, perithecia. (Tripp, 2016) Avšak i plodné lišejníky mají možnost vegetativního šíření, buď prostřednictvím symbiotických propagulí, jako jsou sorédie, blastidie anebo isidie, nebo prostřednictvím fragmentace stélky (Nash, 2008). Nejčastěji produkované lišejníkové propagule jsou pohlavně odvozené askospory, které jsou výhradně houbového původu (Seymour et al., 2005). Houbové a vegetativní propagule disponují zásadními rozdíly ve velikosti a schopnosti šíření. Houbové propagule bývají obvykle mnohem menší než propagule vegetativní. (Stofer et al.,

2006) Malé propagule jsou lépe přizpůsobené šíření na dlouhé vzdálenosti, což jim pomáhá najít příznivé podmínky, a hlavně pro obnovení symbiomy je nutné setkání s kompatibilním fotobionem. (Seymour et al., 2005; Stofer et al., 2006) Naopak asexuální druhy mají většinou větší propagule, které jsou přizpůsobené šíření na kratší vzdálenosti. (Stofer et al., 2006)

Výsledky studií

Studie, která probíhala v německé části Bavorského lesa využívala se jako funkční znak i spory, které mohou mít různé septování, tvary a velikost. Ve vysokých nadmořských výškách se zde vyskytovali častěji druhy lišejníků s malými a kulovitými sporami. Také spory ve vysokých nadmořských výškách nebyly přepážkované a neměly pigmentaci. Naopak v nižších nadmořských výškách lišejníky produkovaly spíše spory velké, pigmentované, které mohou být septované. (Bässler et al., 2016) V nižších nadmořských výškách v severovýchodní oblasti Rio Grande do Sul v Brazílii jsou zase častější muriformní spory. Konkrétně se vyskytovaly primárně v městských a průmyslových oblastech. (Käffer et al., 2021).

Ze studie, která probíhala po celé Itálii ve čtyřech typech lesa vyplývá, že druhy s pohlavním rozmnožováním jsou nejvíce zastoupeny v lesích s převažující dřevinou *Picea abies*. Další tři studované typy lesa byly s převažujícím stromem *Quercus ilex*, *Fagus sylvatica* a *Quercus spp.* Také je pravděpodobné, že způsob rozmnožování je ovlivněn pH, kdy vyšší pH podporuje výskyt druhu se sorédiemi. (Giordani et al., 2012)

V temperátním klimatu severního Estonska v lesích a urbanizovaných lesoparcích s dominantním porostem *Pinus sylvestris* je pohlavní způsob rozmnožování více spojený s oblastmi znečištěnými prachem než druhy s nepohlavním rozmnožováním (Degtjarenko et al., 2018b). V německé části Bavorského lesa ovlivňuje vysoká nadmořská výška výskyt druhů s nepohlavním způsobem rozmnožování. S vyšší nadmořskou výškou roste i počet druhů rozmnožujících se nepohlavně. Naopak v nižších nadmořských výškách měly druhy tendenci se rozmnožovat převážně pohlavně. (Bässler et al., 2016)

2.3.2 Nepohlavní rozmnožování

Nepohlavním či vegetativním množením vzniká potomstvo, které je geneticky identické s mateřským lišejníkem, pokud nedojde k somatickým mutacím (Bowler & Rundel, 1975).

Nepohlavně se množící lišejníky využívají speciální propagule, které jsou lichenizované a obsahují jak mykobionta, tak fotobionta a jsou odvozené z mitózy. Mezi propagule se řadí sorédie, kulovitě seskupené buňky hyf, které obklopují buňky fotobiontů. (Seymour et al., 2005; Tripp, 2016) Mohou se vyvíjet difúzně na povrchu stélky, nebo ve specializovaných útvarech nazývaných sorály (Seymour et al., 2005). Dalším typem propagulí jsou isídie, což jsou hladké, válcovité výrůstky stélky, připomínající prsty (Bowler & Rundel, 1975; Seymour et al., 2005) s proměnlivým tvarem a velikostí, ale obvykle větší než sorédie (Tripp, 2016). Dalšími možnými výrůstky stélky jsou schizidie, které se často vyskytují podél okrajů laloků; anebo miniaturní laloky nazývané „phyllidia“ (Tripp, 2016; Tripp & Lendemer, 2018). Nelichenizované propagule jsou konidie, které obsahují pouze mykobionta a zároveň se ale mohou spojit s vhodným fotobiontem a založit nové stélky lišejníků (Tripp, 2016).

Výsledky studií

Hlavní reprodukční strategií byly v alpské oblasti severní Itálie u epifytických druhů lišejníků vegetativní propagule, následované pohlavním rozmnožováním askosporami a fragmentací stélky. (Nascimbene & Marini, 2015) V Portugalsku a Španělsku byly isídie spojeny s nejsušší částí gradientu (Matos et al., 2015).

Dle práce Bowler & Rundel (1975) mají korovité druhy lišejníků málo zástupců se sorédiemi a izídiemi. Naopak čeledi lupenitých lišejníků, jako jsou *Peltigeraceae*, *Stictaceae* anebo *Physciaceae* mají vysoký podíl druhů využívajících nepohlavní způsob rozmnožování. Častěji se u nich vyskytují sorédie (až 75 % severoamerických rodů), než isídie (20 % severoamerických rodů). Druhy obsahující sorédie i isídie se vyskytují průměrně v 18 % severoamerických lupenitých rodech. Rod *Collema* má 26% výskyt isídií v Severní Americe a 46% v Evropě, naproti tomu nemá druhy se sorédiemi. Keříčkovité čeledi, jako jsou *Usnea* anebo *Ramalinaceae*, produkují také jako lupenité druhy více sorédií (34 % severoamerických druhů), než isídií. (Bowler & Rundel, 1975)

2.4 Sekundární metabolity

V lišejnících můžeme nalézt dvě skupiny sloučenin, a to primární (neboli intracelulární) metabolity a také sekundární (extracelulární) metabolity. Kvůli složitosti lišejníkové stélky však nelze vždy jednoznačně určit, zda je sloučenina syntetizována v mykobiontovi, nebo

fotobiontovi. Většina organických sekundárních metabolitů pochází od mykobionta. (Nash, 2008) Doposud bylo identifikováno více než 1000 sekundárních metabolitů (Molnár K. & Farkas E., 2010). Obvykle jsou nerozpustné a lze je extrahovat pomocí organických rozpouštědel. Velká část sekundárních metabolitů je analogická s nelišejníkovými produkty hub a vyšších rostlin. Polyketidy jsou třídou přirozeně se vyskytujících metabolitů, které se nacházejí v bakteriích, houbách tvořící lišejníky, řasách, vyšších rostlinách a také v živočišné říši. Například oranžový pigment parietin, který je běžný ve většině *Teloschistales*, se vyskytuje i u nelichenizovaných rodů hub, jako je *Penicillium*, *Aspergillus* anebo v cévnatých rostlinách *Ventilago* či *Rumex*. (Nash, 2008)

Sekundární metabolity mohou ovlivňovat jak biotické, tak abiotické interakce lišejníků s prostředím. Pomáhají například chránit stélku před býložravci, různými patogeny a vnějšími abiotickými faktory, jako je UV záření (Molnár K. & Farkas E., 2010; Seymour et al., 2005). Lišejníky rostou velmi pomalu a vyžadují chemickou obranu proti mikroorganismům (Cocchietto et al., 2002). Sekundární metabolity jsou citlivé na akumulaci těžkých kovů a mohou hrát roli v homeostázi kovů a toleranci znečištění. Mnoho sekundárních metabolitů lišejníků vykazuje cytotoxické a antivirové vlastnosti. Díky tomu by mohly být využívány ve farmacii jako užitečné zdroje chemikálií pro výrobu léčiv. Zároveň se však musí počítat s pomalým růstem lišejníků, kvůli kterému by hojně využívání jejich sekundárních metabolitů mohlo pro lišejníky znamenat jejich zánik. (Molnár K. & Farkas E., 2010)

Na základě biosyntézy rozdělil Huneck (1999) sekundární metabolity do čtyř skupin: 1. Polyketidová cesta, 2. cesta kyseliny mevalonové, 3. syntéza kyseliny šikimové a 4. fotosyntetické produkty fotobionta. 1. Polyketidová cesta, která podle jiných studií spadá pod polymalonátovou dráhu (Nash, 2008; Shukla et al., 2010). Sekundární metabolity lišejníků, které jsou syntetizované polymalonátovou cestou, jsou syntetizovány pouze lichenizovaným houbovým partnerem (Shukla et al., 2010). Do této skupiny patří kyselina usnová, dibenzofurany, depsidy a depsidony (Nash, 2008). Tyto sloučeniny hrají důležitou roli v úspěšné symbiotické asociaci lišejníků (Shukla et al., 2010). 2. Cesta kyseliny mevalonové vede k syntéze terpenů a steroidů (Nash, 2008). Hlavním triterpenem, který se nachází v různých druzích lišejníků, je zeorin. 3) Syntéza kyseliny šikimové vede k pulvinové kyselině a terfenylchinonu. Nalezneme je hlavně v čeledi *Stictaceae* a získají se fúzí dvou fenylypyruvátových jednotek. (Shukla et al., 2010) 4. Fotosyntetické produkty

fotobionta. Také můžeme sekundární metabolity klasifikovat do skupiny na základě biologické aktivity lišejníků a jejich chemických látek. V tomto dělení nám vznikají například skupiny, které chrání proti virům a mikroorganismům, proti zvířatům, nebo to jsou inhibitory enzymů. (Huneck, 1999)

Výsledky studií

V lesních lokalitách v severovýchodní oblasti Rio Grande do Sul v Brazílii se nachází častěji lišejníky s chemickými sloučeninami jako je atranorin, kyselina stictová, zeorin anebo například kyselina gyroforová. Naopak ve vesnicích byly častěji přítomny lišejníky bez sekundárních metabolitů. (Käffer et al., 2021) Kromě toho se lišejníky se sekundárními metabolity (kyselina usnová a stictická, atranorin) objevují častěji v sekundárních lesích. Zatímco v primárních tropických horských lesích v jižním Ekvádoru se vyskytují spíše lišejníky bez sekundárních metabolitů. (Benítez et al., 2018)

3 Funkční diverzita

Funkční diverzita je dle Tilman (2001) definována jako rozsah a hodnota typů a rysů daného organismu, které ovlivňují fungování ekosystému. Je to zároveň podskupina biologické diverzity. Biologická diverzita oproti funkční diverzitě zahrnuje všechny druhy, které žijí dané lokalitě, včetně všech genotypových a fenotypových variací v rámci všech druhů i s jejich prostorovou a časovou variabilitou. Funkční diverzita je rozsahem hodnot pro druhy přítomné v daném ekosystému a těch vlastností organismu, které ovlivňují minimálně jeden aspekt fungování ekosystému. Funkční diverzita ovlivňuje dynamiku, stabilitu, produktivitu a například rovnováhu živin v ekosystému. Kvůli nedostatku znalostí o vlastnostech organismů a jejich vlivu na ekosystém není lehké funkční diverzitu spočítat. Jsou tedy používané indexy funkční diverzity, které zahrnují snadno měřitelné traity. (Tilman, 2001)

3.1 Funkční bohatost

Měření funkční bohatosti závisí na znalosti distribuce abundance každého druhu v prostoru niky. K popisu distribuce jsou vyžadována měření pro každý znak od několika jedinců každého druhu. Při použití asymptotického rozdělení musí být zvolen hraniční bod, který určuje, zda je prostředí považováno za prázdné. To je důležité k tomu, aby se mohly různé traity porovnávat mezi sebou. Pokud je znám absolutní rozsah znaku (např. procento biomasy přidělené kořenu, musí být v rozsahu 0 až 100), množství mezery ve výklenku vyplněné pro znak by bylo vyjádřeno jako jeho podíl:

$$FR_{ci} = \frac{SF_{ci}}{R_c}$$

Kde FR_{ci} je funkční bohatost funkčního znaku c ve společenstvu i , SF_{ci} označuje mezeru v prostoru vyplněnou druhem v rámci společenstva a R_c odpovídá absolutnímu rozsahu znaku. Pokud není znám absolutní rozsah znaku, R_c může být považováno za největší rozsah v souboru studovaných komunit, díky čemuž budou výpočty konzistentní v rámci studie, nebo může být považováno za rozsah hodnot uvedených v literatuře. (Mason et al., 2005) Funkční bohatství přirozeně pozitivně koreluje s počtem přítomných druhů (čím více druhů je, tím větší funkční prostor zabírá, když jsou druhové znaky poněkud náhodně rozmístěny). Dvě společenstva se stejným počtem druhů však mohou mít různou funkční bohatost, když

jsou funkční znaky druhů těsněji seskupeny v jednom společenství než ve druhém. Funkční bohatství není váženo četností druhů. (Schleuter et al., 2010)

3.2 Funkční rovnost

Funkční rovnost se zabývá efektivním využíváním zdrojů, které jsou v daném prostředí k dispozici. S tím se pojí rovnoměrné rozložení jedinců v prostoru. (Mason et al., 2005). Tento index tedy měří pravidelnost rozložení, zda jsou vzdálenosti mezi nejbližšími jedinci stejné, anebo jak je rozložená abundance (Schleuter et al., 2010). Stejně jako u indexu druhové bohatosti je zapotřebí znalost distribuce abundance všech druhů v prostředí a zároveň měření traitů od více jedinců každého druhu. (Mason et al., 2005) Vysoký index funkční rovnosti obvykle znamená velmi pravidelnou distribuci (Schleuter et al., 2010). Naopak nízký index funkční rovnosti ukazuje na oddělení jednotlivých druhů (Schleuter et al., 2010) a naznačuje, že některé části prostředí jsou jedinci využívány nedostatečně (Mason et al., 2005).

3.3 Funkční divergence

Funkční divergence popisuje míru diferenciaci niky. Vysoká funkční divergence představuje vysokou diferenciaci a tím pádem nízkou konkurenci zdrojů. (Mason et al., 2005) Vysoká funkční divergence je způsobena shlukováním druhů, případně abundancemi na okrajích prostoru znaků (Schleuter et al., 2010). Pokud je pro každý druh k dispozici dostatek hodnot k popisu distribuce jedinců každého druhu v prostoru výklenku, lze funkční divergenci vypočítat pomocí hodnot znaků a četností N kategorií funkčních znaků, kde $N = 100$. Místo charakteru druhu a hodnoty četnosti:

$$FD_{var} = 2/\pi \arctan \left[5 \times \sum_{i=1}^N [(\ln C_i - \overline{\ln x})^2 \times A_i] \right]$$

FD_{var} označuje funkční divergenci napříč kategoriemi funkčních znaků. C_i je hodnota znaku pro i -tou kategorii funkčních znaků, A_i je úměrná četnost i -té kategorie funkčních znaků a $\ln x$ značí četnost váženého průměru přirozeného logaritmu hodnot znaků pro jednotlivé kategorie. Zjednodušeně se tedy funkční divergence vypočítá jako součet úměrných četností kategorií vynásobených přirozeným logaritmem hodnot znaků daných kategorií. (Mason et al., 2005) Indexy funkční divergence tedy měří rozptyl funkcí druhů a pozice jejich znaků v prostoru (Schleuter et al., 2010).

3.4 Rao index kvadratické entropie

Funkční diverzita společenstev byla mimo jiné shrnuta pomocí Raova indexu kvadratické entropie (v literatuře běžně označováno jako Rao index). Tento index je indikátorem funkční odlišnosti. Čím vyšší je hodnota Rao, tím vyšší je odlišnost a zároveň je vyšší funkční diverzita v ekosystému. (Hurtado et al., 2019) Hodnoty tohoto indexu pozitivně korelují s diverzitou funkčních znaků (Malíček et al., 2019). Zároveň Rao zohledňuje zohledňuje abundanci druhů a konečný výsledek není silně ovlivněn druhovou bohatostí (Botta-Dukát, 2005).

Rao (1982) zdefinoval kvadratickou entropii jako:

$$FD_Q = \sum_{i=1}^{s-1} \sum_{j=i+1}^s d_{ij} p_i p_j$$

kde d_{ij} je rozdíl mezi i -tým a j -tým druhem ($d_{ij} = d_{ji}$ a $d_{ii} = 0$) a FD_Q vyjadřuje průměrný rozdíl mezi dvěma náhodně vybranými jedinci se záměnami. Hodnoty d_{ij} lze definovat libovolně buď s omezením ($d_{ij} = d_{ji}$ a $d_{ii} = 0$), nebo pomocí libovolné funkce vzdálenosti s ohledem na jeden nebo více znaků druhu. (Botta-Dukát, 2005)

Před výpočtem vzdáleností lze hodnoty standardizovat směrodatnou odchylkou nebo rozsahem znaků. Po standardizaci mají všechny funkční znaky stejnou váhu, což může být v některých případech nežádoucí. Na druhou stranu v důsledku standardizace není FD_Q ovlivněn jednotkami, ve kterých je znak měřen. Stejně tak logaritmičsky transformovaná data nejsou ovlivněna jednotkami. Chceme-li porovnat komunity, je třeba použít stejnou standardizaci pro celý soubor dat. Výše uvedené funkce vzdálenosti neberou v úvahu korelace mezi znaky. Z toho vyplývá, že pokud dva nebo více rysů souvisí se stejným funkčním atributem, získává tento atribut větší důležitost než ostatní. Tento problém můžeme vyřešit pomocí Mahalanobisovy zobecněné vzdálenosti:

$$d_{ij} = \sum_{k=1}^n \sum_{l=1}^n w_{kl} (X_{ik} - X_{jk})(X_{il} - X_{jl})$$

kde w_{kl} jsou prvky inverzní matice variance-kovariance vlastností. Tato Mahalanobisova zobecněná vzdálenost automaticky standardizuje vlastnosti pomocí jejich standardní odchylky. (Botta-Dukát, 2005)

Modifikace Rao indexu

Dukát & Zoltán (2005) navrhli index funkční diverzity založený na kvadratické entropii, kterou v roce 1982 definoval Rao. Modifikovaný index zahrnuje relativní početnost druhů a míru párových funkčních rozdílů mezi druhy. Autoři uvažují o s druhů, které jsou charakterizované vektorem relativní četnosti $\mathbf{p} = (p_1, p_2, \dots, p_s)$. tak, že:

$$\sum_{i=1}^s p_i = 1.$$

Zde navrhovaný index funkční diverzity splňuje apriorní podmínky a může kombinovat několik funkčních znaků najednou. (Botta-Dukát, 2005)

Výsledky studií

Ve studii, která byla provedena na Pyrenejském poloostrově, zahrnujícím dvě oblasti nacházející se ve dvou různých biogeografických oblastech: Kantabrijské pohoří v oblasti Atlantiku a Centrální pohoří ve Středomoří, byl vypočten Rao index pro čtyři funkční znaky. U těchto traitů je známé, že souvisí s ekologickou strategií lišejníků, konkrétně se jednalo o růstovou formu, typ fotobionta, reprodukční strategii přítomnost (případně nepřítomnost) ochranných sloučenin proti herbivorům. Rao index vykazoval vyšší hodnoty v atlantickém společenstvu pro všechny funkční znaky kromě sloučenin na ochranu proti herbivorům. (Hurtado et al., 2019)

3.5 Komunitou vážená střední hodnota

Komunitou vážená střední hodnota (z anglického „community-weighted mean trait value“) označována zkratkou CWM se vypočítá jednoduše jako:

$$CWM = \sum_{i=1}^s p_i x_i$$

kde p představuje relativní četnost druhů i ($i = 1, 2, \dots, S$), a x_i je hodnota traitu pro druh i . (Lavorel et al., 2008; Ricotta & Moretti, 2011)

Z toho vyplývá, že zatímco CWM adekvátně sumarizuje posuny hodnot jednotlivých znaků v rámci dané komunity, Rao koeficient se nejlépe používá pro analýzu změn v rozptylu znaků. (Ricotta & Moretti, 2011)

3.6 Taxonomická a fylogenetická diverzita

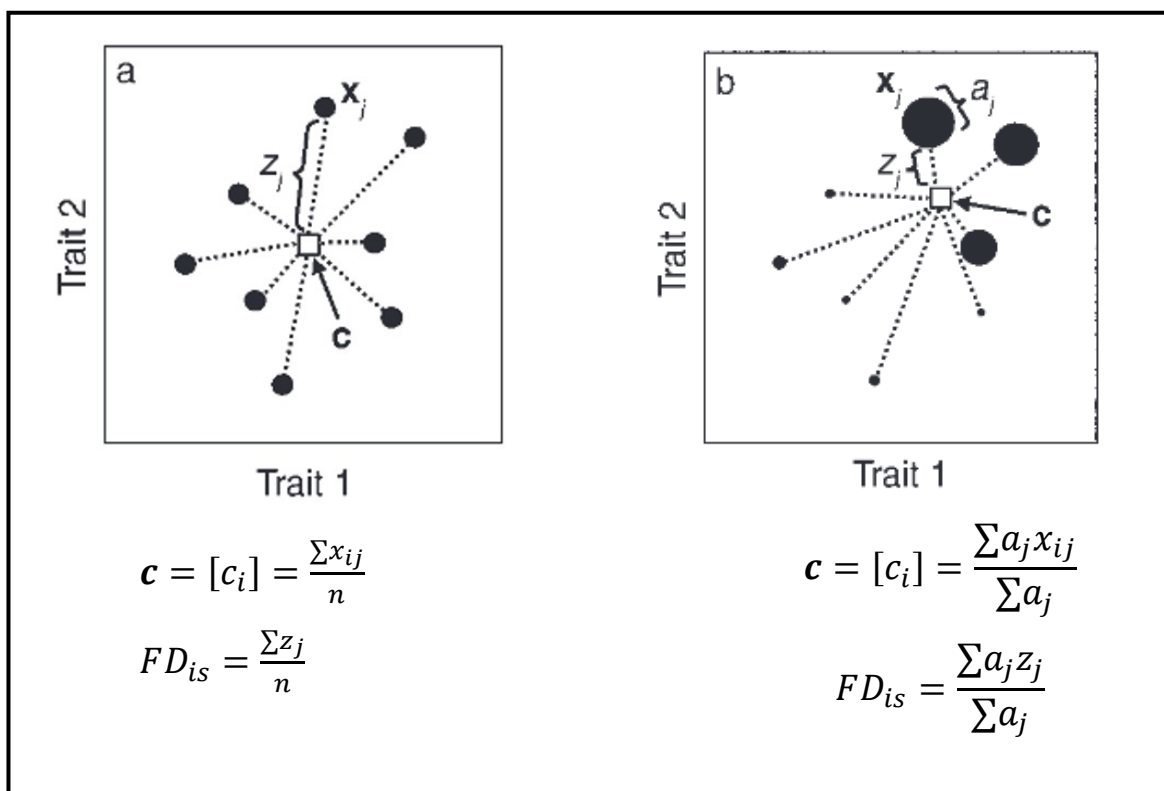
Dalším, v lichenologii používaným (např. (Hurtado et al., 2019)) výpočtem, taxonomická a fylogenetická diverzita. Fylogenetická diverzita je přímo spojena s kladogramem, ze kterého se musí sečíst délky větví těch taxonů, které nás zajímají. Pokud jsou všechny informace o délce větve kladogramu neznámé, tak můžeme všem větvím přiřadit jednotkovou délku. Poté fylogenetická diverzita závisí pouze na vzoru větvení daného kladogramu. Kladogram oproti jiným způsobům výpočtu funkční diverzity může odhalit traity, které nedefinují monofyletické skupiny, ale jsou odvozeny několikrát, tyto traity by jinak poskytovaly zavádějící informace o diverzitě traitů. Použití fylogenetické diverzity je účinné při zjišťování, jaké druhy je důležité chránit. (Faith, 1992)

3.7 Funkční disperze

Funkční disperze je definována jako střední vzdálenost v multidimenzionálním prostoru traitů jednotlivých druhů k těžišti všech druhů. Tento index je vhodný, pokud jsou některé traity semikvantitativní, když máme chybějící hodnoty nějakých funkčních znaků a také pokud je třeba jednotlivé traity vážit různými způsoby. Autoři Laliberte & Legendre (2010) modifikovali vzorečky po Anderson (2006). Index funkční disperze ve výpočtech zohledňuje relativní početnost druhů tím, že se započítá vážené těžiště matice $\mathbf{X} = [x_{ij}]$ (viz Obr. 4). (Laliberte & Legendre, 2010)

Funkční disperze má stejně jako Rao index za cíl odhadnout rozptyl druhů v prostorů traitů v závislosti s jejich relativními abundancemi (Laliberte & Legendre, 2010). Avšak Rao index vyjadřuje průměrnou vzdálenost mezi dvěma náhodně vybranými jedinci (Dukát & Zoltán, 2005). Kdežto funkční disperze je vážená střední vzdálenost jednotlivých druhů k jejich váženému těžišti (Laliberte & Legendre, 2010).

Funkční disperze se v lichenologii v souvislosti s výpočtem funkční diverzity ve studiích nalézá. Byla použita například ve studii od Bässler et al. (2016), kde byla ovlivněna především nadmořskou výškou. Výhodou tohoto indexu je, že dokáže počítat i s daty, které nejsou pouze číselné.



Obr. 4 Výpočet funkční disperse. Na obrázku jsou ve dvourozměrném prostoru znaků reprezentovány jednotlivé druhy černými kruhy, jejichž velikost je úměrná jejich abundanci. Vektor x_j představuje polohu druhu j , vektor c je těžiště daného druhu (bílý čtverec), z_j je vzdálenost druhu j k těžišti c a a_j je početnost druhu j . Na obrázku a) mají všechny druhy stejné množství (počítá se pouze s údaji o přítomnosti a nepřítomnosti). V takovém případě je c střední hodnota znaku i a FD_{is} je průměr vzdáleností z jednotlivých druhů k c . FD_{is} odpovídá tedy střední vzdálenosti jednotlivých druhů k těžišti všech druhů ve společenství. Na obrázku b) mají naopak druhy různé četnosti. V takovém případě je poloha c vážena relativním počtem druhů, takže se posouvá směrem k hojnějšímu druhu. Jednotlivé vzdálenosti z druhů k c jsou váženy jejich relativními abundancemi pro výpočet FD_{is} . (převzato z (Laliberte & Legendre, 2010))

3.8 Index diverzity funkčních skupin

Index diverzity funkčních skupin zahrnuje místo počtu druhů počet různých funkčních skupin. Funkční skupina je definována dle Tilman (2001) jako soubor druhů, které mají podobné rysy. Můžeme do nich rozdělit právě funkční znaky. Funkční skupiny by právě kvůli podobným rysům mohly mít s vysokou pravděpodobností podobné účinky na fungování ekosystému. Stejně jako u druhové bohatosti by větší diverzita funkčních skupin měla značit větší funkční diverzitu. (Tilman, 2001)

4 Závěr

Lišejníky jsou považováni za vhodné bioindikátory, kteří dokážou indikovat i drobné rozdíly v typech lesů. Vhodným indikátorem by měl být však dobře rozpoznatelný a nápadný druh, ideálně makrolišejník, který bude dobře rozpoznatelný i pro lidi, kteří se lišejníkům nevěnují. A tak za posledních patnáct let narůstá počet studií, které se zabývají funkčními znaky. I přesto však není lehké najít dostatek studií, abychom podchytili globální trendy. Zároveň jsou výsledky některých studií i protichůdné. Nicméně existují i výrazné trendy, které u nejčastěji sledovaných traitů můžeme pozorovat. Mezi ně můžeme zařadit například fotobionta rodu *Trentepohlia*, jejíž výskyt koreluje s teplotou. Právě proto lišejníky s řasami tohoto rodu nalezneme spíše v nižších nadmořských výškách než ve vyšších, kde se předpokládají nízké teploty. Podle některých studií by mohla *Trentepohlia* být indikátorem nenarušených lesů a nacházet by se měla spíše na mladších stromech. Naproti tomu stojí zelené řasy rodu *Trebouxia*, kterým chlad tolik nevadí a nachází se díky tomu jak ve vysokých nadmořských výškách, tak i v těch nízkých. Dalo by se tedy říct, že je teplota výrazně neovlivňuje. Lišejníky se sinicemi by měla ovlivňovat vlhkost prostředí. Nejčastěji bychom je měli nalézat ve vlhčích prostředích, avšak naleznou se i studie, kde osidlují spíše sušší místa.

Zatímco korovité druhy lišejníků se nacházejí častěji ve vlhčích oblastech, tak v sušších oblastech jsou spíše druhy lupenité, keříčkovité a šupinaté. Výskyt lišejníky s určitým typem stélky je také ovlivňován nadmořskou výškou. Akorát v tomto případě nacházíme ve vyšších nadmořských výškách největší počty a diverzitu všech tří základních typů stélky. Dalším indikátorem, který ovlivňuje výskyt lišejníků s různým typem stélky, je intenzita světla. Korovité lišejníky jsou spíše ve stinných oblastech, zatímco keříčkovité preferují světla více. U lupenitých druhů se studie navzájem vylučují.

Způsob rozmnožování by mohl být ovlivněn nadmořskou výškou, kde by se ve vyšších nadmořských výškách nalézaly lišejníky s nepohlavním rozmnožováním a v nižších s pohlavním. Co se týče vlhkosti, tak bychom ve vlhčích oblastech měli očekávat častěji sexuální rozmnožování, a naopak v suchých asexuální. To může být u asexuálního rozmnožování způsobeno přenosem obou symbiontů najednou. Díky tomu by mělo totiž docházet k menšímu riziku selhání.

Funkční diverzita neroste automaticky se zvyšováním druhové bohatosti. Naopak větší počet druhů může snížit celkovou funkční diverzitu. Nové druhy ve společenstvu mohou totiž snížit průměrnou odlišnost mezi druhy, se kterou se ve funkční diverzitě také počítá. (Botta-Dukát, 2005) Funkční diverzita by mohla být použita jako alternativní nebo doplňkový přístup k analýze druhové diverzity a složení (Malíček et al., 2019).

5 Použitá literatura

- Anderson, M. J. (2006). Distance based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62(1), 245–253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>
- Bässler, C., Cadotte, M. W., Beudert, B., Heibl, C., Blaschke, M., Bradtka, J. H., Langbehn, T., Werth, S., & Müller, J. (2016). Contrasting patterns of lichen functional diversity and species richness across an elevation gradient. *Ecography*, 39(7), 689–698. <https://doi.org/10.1111/ecog.01789>
- Benítez, A., Aragón, G., González, Y., & Prieto, M. (2018). Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators*, 86, 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.021>
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. In *Journal of Vegetation Science* (Vol. 16).
- Bouda, F. (2015). *Atlas českých lišejníků*. dalib.cz
- Bouda F. (2016, April 17). *Atlas českých lišejníků*. dalib.cz
- Bowler, P. A., & Rundel, P. W. (1975). Reproductive strategies in lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 70(4), 325–340. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1975.tb01653.x>
- Cocchietto, M., Skert, N., Nimis, P., & Sava, G. (2002). A review on usnic acid, an interesting natural compound. In *Naturwissenschaften* (Vol. 89, Issue 4, pp. 137–146). <https://doi.org/10.1007/s00114-002-0305-3>
- Degtjarenko, P., Matos, P., Marmor, L., Branquinho, C., & Randlane, T. (2018). Functional traits of epiphytic lichens respond to alkaline dust pollution. *Fungal Ecology*, 36, 81–88. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.08.006>
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., Jordano, P., & Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 3(9), 2958–2975. <https://doi.org/10.1002/ece3.601>
- Ellis, C. J., Asplund, J., Benesperi, R., Branquinho, C., di Nuzzo, L., Hurtado, P., Martínez, I., Matos, P., Nascimbene, J., Pinho, P., Prieto, M., Rocha, B., Rodríguez-Arribas, C., Thüs, H., & Giordani, P. (2021). Functional traits in lichen ecology: a review of challenge and opportunity. In *Microorganisms* (Vol. 9, Issue 4). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9040766>
- Ertz, D., Guzow-Krzemińska, B., Thor, G., Łubek, A., & Kukwa, M. (2018). Photobiont switching causes changes in the reproduction strategy and phenotypic dimorphism in the Arthoniomycetes. *Scientific Reports*, 8(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23219-3>
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. In *Biological Conservation* (Vol. 61).
- Giordani, P., Brunialti, G., Bacaro, G., & Nascimbene, J. (2012). Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest

- ecosystems. *Ecological Indicators*, 18, 413–420.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.12.006>
- Guttová, A., Košuthová, A., Barbato, D., & Paoli, L. (2017). Functional and morphological traits of epiphytic lichens in the western Carpathian oak forests reflect the influence of air quality and forest history. *Biologia*, 72(11), 1247–1257.
<https://doi.org/10.1515/biolog-2017-0141>
- Hestmark, G., Skogedal, O., & Skullerud, Ø. (2004). Growth, reproduction, and population structure in four alpine lichens during 240 years of primary colonization. *Canadian Journal of Botany*, 82(9), 1356–1362.
<https://doi.org/10.1139/B04-068>
- Hinds, J. W. (James W., Hinds, P. L., & Dibble, A. C. (2007). *The macrolichens of New England: descriptions, color illustrations, identification keys, conservation status*. New York Botanical Garden Press.
- Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P., & Thompson, K. (1999). Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 85(2), 282. <https://doi.org/10.2307/3546494>
- Huneck, S. (1999). The significance of lichens and their metabolites. In *Naturwissenschaften* (Vol. 86). Springer-Verlag.
- Hurtado, P., Prieto, M., Aragón, G., Escudero, A., & Martínez, I. (2019). Critical predictors of functional, phylogenetic and taxonomic diversity are geographically structured in lichen epiphytic communities. *Journal of Ecology*, 107(5), 2303–2316. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13189>
- Hurtado, P., Prieto, M., Martínez-Vilalta, J., Giordani, P., Aragón, G., López-Angulo, J., Košuthová, A., Merinero, S., Díaz-Peña, E. M., Rosas, T., Benesperi, R., Bianchi, E., Grube, M., Mayrhofer, H., Nascimbene, J., Wedin, M., Westberg, M., & Martínez, I. (2020). Disentangling functional trait variation and covariation in epiphytic lichens along a continent-wide latitudinal gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1922), 20192862.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2862>
- Jahns, H. M. (1988). The establishment, individuality and growth of lichen thalli. In *Botanical Journal of the Linnean Society* (Vol. 96).
- Käffer, M. I., Port, R. K., Brito, J. B. G., & Schmitt, J. L. (2021). Lichen functional traits and light influx in the analysis of environmental quality of subtropical riparian ecosystems. *Ecological Indicators*, 125, 107510.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107510>
- Koch, N. M., Martins, S. M. D. A., Lucheta, F., & Müller, S. C. (2013). Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest. *Ecological Indicators*, 34, 22–30.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.04.012>
- Kuusinen, M. (1996). Cyanobacterial macrolichens on populus tremula as indicators of forest continuity in Finland. In *Biological Conservation* (Vol. 75).
- Laliberte, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305.
<https://doi.org/10.1890/08-2244.1>

- Lange, O. L., Kilian, E., & Ziegler, H. (1986). Water vapor uptake and photosynthesis of lichens: performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. *Oecologia*, *71*(1), 104–110. <https://doi.org/10.1007/BF00377327>
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, *16*(5), 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., & Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field - methodology matters! In *Functional Ecology* (Vol. 22, Issue 1, pp. 134–147). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Lucheta, F., Mossmann Koch, N., Käffer, M. I., Plangg Riegel, R., de Azevedo Martins, S. M., & Schmitt, J. L. (2019). Lichens as indicators of environmental quality in southern Brazil: an integrative approach based on community composition and functional parameters. *Ecological Indicators*, *107*. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105587>
- Lücking, R., Hodkinson, B. P., & Leavitt, S. D. (2016). The 2016 classification of lichenized fungi in the ascomycota and basidiomycota - approaching one thousand genera. *Bryologist*, *119*(4), 361–416. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-119.4.361>
- Malíček, J. (2008). *Atlas českých lišejníků*. dalib.cz
- Malíček, J., Palice, Z., Vondrák, J., Kostovčík, M., Lenzová, V., & Hofmeister, J. (2019). Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic: assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, *28*(13), 3497–3528. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01834-4>
- Marini, L., Nascimbene, J., & Nimis, P. L. (2011). Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Science of The Total Environment*, *409*(20), 4381–4386. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.07.010>
- Martínez, I., Flores, T., Otálora, M. A. G., Belinchón, R., Prieto, M., Aragón, G., & Escudero, A. (2012). Multiple-scale environmental modulation of lichen reproduction. *Fungal Biology*, *116*(11), 1192–1201. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2012.09.005>
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., Wilson, J. B., & Setälä, H. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, *111*(1), 112–118.
- Matos, P., Pinho, P., Aragón, G., Martínez, I., Nunes, A., Soares, A. M. V. M., & Branquinho, C. (2015). Lichen traits responding to aridity. *Journal of Ecology*, *103*(2), 451–458. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12364>
- McGill, B., Enquist, B., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, *21*(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>

- Molnár K., & Farkas E. (2010). *Current results on biological activities of lichen secondary metabolites: a review*.
- Nascimbene, J., & Marini, L. (2015). Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy. *Journal of Biogeography*, 42(7), 1222–1232. <https://doi.org/10.1111/jbi.12493>
- Nash, T. H. (2008). *Lichen biology: Vol. 2nd ed.* Cambridge University Press. <https://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=e000xww&AN=234381&site=ehost-live>
- Nash, T. H., Kappen, L., Lösch, R., Larson, D. W., & Matthes-Sears, U. (1987). Cold resistance of lichens with trentepohlia or trebouxia -photobionts from the North American West Coast. *Flora*, 179(4), 241–251. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30250-5](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30250-5)
- Nock, C. A., Vogt, R. J., & Beisner, B. E. (2016). Functional traits. In *eLS* (pp. 1–8). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026282>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. In *Ecology Letters* (Vol. 9, Issue 6, pp. 741–758). <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Prieto, M., Martínez, I., Aragón, G., & Verdú, M. (2017). Phylogenetic and functional structure of lichen communities under contrasting environmental conditions. *Journal of Vegetation Science*, 28(4), 871–881. <https://doi.org/10.1111/jvs.12544>
- Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Population Biology*, 21, 24–43.
- Ravera, S., Genovesi, V., & Massari, G. (2006). Phytoclimatic characterization of lichen habitats in central Italy. In *Nova Hedwigia* (Vol. 82, Issues 1–2, pp. 143–165). <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2006/0082-0143>
- Ricotta, C., & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167(1), 181–188. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>
- Sanders, W. B., & Masumoto, H. (2021). Lichen algae: the photosynthetic partners in lichen symbioses. In *Lichenologist* (Vol. 53, Issue 5, pp. 347–393). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/S0024282921000335>
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). *A user's guide to functional diversity indices* (Vol. 80, Issue 3).
- Seymour, F. A., Crittenden, P. D., & Dyer, P. S. (2005). Sex in the extremes: lichen-forming fungi. *Mycologist*, 19(2), 51–58. <https://doi.org/10.1017/S0269915X05002016>
- Shukla, V., Joshi, G. P., & Rawat, M. S. M. (2010). Lichens as a potential natural source of bioactive compounds: a review. In *Phytochemistry Reviews* (Vol. 9, Issue 2, pp. 303–314). <https://doi.org/10.1007/s11101-010-9189-6>
- Stofer, S., Bergamini, A., Aragón, G., Carvalho, P., Coppins, B. J., Davey, S., Dietrich, M., Farkas, E., Karkkainen, K., Keller, C., Lokos, L., Lommi, S., Maguas, C., Mitchell, R., Pinho, P., Rico, V. J., Truscott, A.-M., Wolseley, P. A., Watt, A., & Scheidegger, C. (2006). Species richness of lichen functional groups in relation to

- land use intensity. *The Lichenologist*, 38(4), 331–353. <https://doi.org/10.1017/S0024282906006207>
- Thormann, M. N. (2006). Lichens as indicators of forest health in Canada. *The Forestry Chronicle*, 82(3). <http://www.nacse.org/lichenair>
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, 3, 109–120.
- Tripp, E. A. (2016). Is asexual reproduction an evolutionary dead end in lichens? *Lichenologist*, 48(5), 559–580. <https://doi.org/10.1017/S0024282916000335>
- Tripp, E. A., & Lendemer, J. C. (2018). Twenty-seven modes of reproduction in the obligate lichen symbiosis. *Brittonia*, 70(1), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s12228-017-9500-6>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Walker, B. H., & Langridge, J. L. (2002). Measuring functional diversity in plant communities with mixed life forms: a problem of hard and soft attributes. *Ecosystems*, 5(6), 529–538. <http://www.jstor.org/stable/3658730>