

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a geografie se zaměřením na vzdělávání



Iva Jadrná

**LIŠEJNÍKY A EUTROFIZACE**  
**LICHENS AND EUTROPHICATION**

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. David Svoboda, Ph.D.

Praha 2014



## PODĚKOVÁNÍ

Zde bych chtěla poděkovat svému školiteli RNDr. Davidu Svobodovi, PhD. za cenné rady, připomínky a trpělivost, kterou mi věnoval.

## PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem bakalářskou 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, 18. 8. 2014

.....  
Iva Jadrná



## ABSTRAKT

Eutrofizace je procesem obohacování ekosystému o organické živiny, především o dusík a fosfor. Tato bakalářská práce se zabývá vlivem eutrofizace na lišejníky, zejména působením sloučenin dusíku ve vzduchu a působením kombinace sloučenin dusíku a fosforu na epifytické lišejníky. Definuje eutrofizaci a podává informace o změně abundance a diverzity v rámci lišejníkového společenstva. Dále popisuje mechanismy tolerance eutrofizace u lišejníků.

*Klíčová slova:* lišejníky, epifyty, eutrofizace, amoniak, amonné ionty, oxidy dusíku, fosfor

## ABSTRACT

Eutrophication is a process of organic nutrients enrichment in an ecosystem, especially nitrogen and phosphorus. This bachelor thesis is dealing with the influence of eutrophication on lichens, especially with the effect of nitrogen compounds in the air and the effect of the combination of nitrogen compounds with phosphorus on epiphytic lichens. Eutrophication is defined and information is provided on changes in abundance and diversity of lichen cover. The mechanisms of eutrophication tolerance in lichens are also described.

*Key words:* lichens, epiphytes, eutrophication, ammonia, ammonium ions, nitrogen oxides, phosphorus



## OBSAH

1. ÚVOD .....	1
2. METODIKA .....	2
3. EUTROFIZACE .....	3
3.1 ÚČINKY EUTROFIZACE .....	4
3.1.1 Efekt eutrofizace na vodní prostředí .....	4
3.1.2 Efekt eutrofizace na terestrické ekosystémy .....	4
3.2 ZDROJE EUTROFIZACE .....	5
3.2.1 Kulturní a přírodní eutrofizace .....	5
3.2.2 Bodové a nebodové zdroje znečištění .....	6
3.4 SATURACE EKOSYSTÉMU DUSÍKEM .....	7
4. ACIDIFIKACE .....	8
5. EKOLOGICKÁ VALENCE LIŠEJNÍKŮ .....	9
5.1 POUŽÍVANÉ METODY MĚŘENÍ DIVERZITY LIŠEJNÍKŮ .....	10
5.2 HLAVNÍ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ DISTRIBUTCI LIŠEJNÍKŮ .....	11
5.2.1 pH borky .....	12
5.2.2 Druhy dřevin .....	12
5.2.3 Části dřevin – kmen, větve .....	13
5.2.4 Stáří dřevin .....	13
5.2.5 Vzdálenost od zdroje dusíku .....	13
5.2.6 Znečištění prachem .....	14
5.2.7 Znečištění oxidem siřičitým .....	14
5.3 VLIV AMONIAKU NA LIŠEJNÍKY .....	15
5.4 VLIV OXIDŮ DUSÍKU A AMONNÝCH IONTŮ NA LIŠEJNÍKY .....	16
5.4.1 Vliv oxidů dusíku na lišejníky .....	16
5.4.2 Vliv amonných iontů na lišejníky .....	17
6. VLIV KOMBINACE DUSÍKU A FOSFORU NA LIŠEJNÍKY .....	17
7. FYZIOLOGICKÉ ÚČINKY DUSÍKU A JEHO SLOUČENIN NA LIŠEJNÍKY .....	18
6.1 Příjem a obsah dusíku ve stélkách lišejníků .....	20
6.2 Mechanismy tolerance eutrofizace .....	22
8. LIŠEJNÍKY JAKO INDIKÁTORY EUTROFIZACE .....	24
9. ZÁVĚR .....	25
10. POUŽITÁ LITERATURA .....	27





## 1. ÚVOD

Lišejníky jsou organismy tvořené symbiotickými řasami a sinicemi (fotobiontem) a houbami (mykobiontem). Vzduch přijatý fotobionty prochází celou stélkou lišejníku, proto jsou lišejníky citlivější na stav ovzduší než jiné rostliny. U epifytických lišejníků může být přísun živin poskytován pouze atmosférickou depozicí a borkou tvořenou odumřelými buňkami, které brání přístupu živin z proudícího floému (Barkman, 1958). Jsou tak vhodnými bioindikátory kvality vzduchu. Této vlastnosti bylo dlouho využíváno při monitoringu koncentrace oxidu siřičitého ve vzduchu (cf. Hawksworth et Rose, 1970; Nimis et al., 1990; Bates et al., 2001). Nyní se uplatňuje i při měření koncentrací amoniaku a amonných iontů. Biomonitoring pomocí lišejníků, podílu nitrofytů v lišejníkových společenstvech je relativně jednoduchým indikátorem kvality ovzduší a je někdy i přesnější než výpočet pomocí matematických modelů ze vzdálenějších zdrojů znečištění a výhodnější než přímé měření znečištění amoniakem (van Herk, 1999).

Výzkum se zaměřuje spíše na ekosystémy, ve kterých dochází k saturaci dusíkem než na ekosystémy, kde je dusík limitující (Nash, 2008). Dusík je důležitým prvkem, který hraje velkou roli v procesu eutrofizace.

Dusík je jedním ze základních prvků, které jsou pro život nezbytné. Nejčastěji se vyskytuje v plynné formě  $N_2$ , která je velmi stabilní a pro většinu organismů nepoužitelná, porušení trojné vazby mezi dvěma atomy dusíku vyžaduje velké množství energie. Tu lze získat pomocí několika druhů organismů fixujících dusík nebo z vysokoteplotních reakcí (např. prostřednictvím výboje blesku) (APIS, <http://www.apis.ac.uk/>). Většina živých organismů, včetně lišejníků, může používat pouze reaktivní formy dusíku, které zahrnují anorganické sloučeniny dusíku (amoniak, amonné ionty, oxidy dusíku, kyselinu dusičnou a dusičnan) a organické sloučeniny (močovina, aminy, proteiny, nukleové kyseliny) (Nash, 2008). Cyanolišejníky, u kterých je fotobiontem sinice, jsou schopné navíc ještě fixovat plynný dusík.

Cílem této bakalářské práce je na základě excerptu literatury posoudit vliv eutrofizace na lišejníky, zejména na působení sloučenin dusíku ve vzduchu na epifytické lišejníky. Dalším cílem je zjistit, jak mohou být lišejníky využity při určování míry eutrofizace.

V první části se zabývám termínem eutrofizace, která významně ovlivňuje mnoho ekosystémů. Druhá část se poté zaměřuje na způsoby, jakými dusík působí na epifytické

lišejníky. Popisují jak ekologický pohled na diverzitu lišejníků tak i fyziologické změny v rámci stélek lišejníků.

## 2. METODIKA

Tato práce vychází z informací z excerpované literatury a slouží jako základní přehled poznatků, které jsou k dispozici na téma eutrofizace a lišejníky.

Původně vycházím z review o eutrofizaci od Smith et al. (1999), dále jsem se zaměřila především na vliv sloučenin dusíku na epifytické lišejníky. Vlivem sloučenin dusíku se začal zabývat van Herk (1999) a van Dobben a ter Braak (1998), jejich práce navazovaly na již dobře prozkoumávanou tematikou vlivu oxidu siřičitého na lišejníky. Avšak sloučeniny dusíku mají na ekosystém komplexnější vliv. Na prostředí působí jako hnojivo, obohacují jej a způsobují eutrofizaci. Oxidy dusíku, amonné ionty a dusičnany můžou zároveň způsobovat i acidifikaci, proto ji zmiňuji v této bakalářské práci.

Fosfor, druhý hlavní prvek způsobující eutrofizaci, není běžnou součástí atmosféry, proto je studií na téma jeho interakcí s lišejníky méně, než je tomu u dusíku. Zabývám se jím pouze v kombinaci s dusíkem.

### 3. EUTROFIZACE

Eutrofizace (z řečtiny; v překladu *eu* znamená „dobře“ a *trope* „živiny“) je procesem obohacování prostředí o organické živiny, především dusíku a fosforu. Jedná se o zvýšení nutričního stavu prostředí, jinak řečeno o „zvýšený přísun organického materiálu do ekosystému“ (Nixon, 1995). Eutrofizace způsobuje zvýšenou primární produktivitu, a má tedy mnoho dopadů na dynamiku, struktury a fungování ekosystémů. Mechanismy vedoucí k eutrofizaci jsou komplexní a navzájem propojené přes trofickou kaskádu (Schindler, 2006).

Pojem eutrofizace začal být všeobecně používán. Jeho původní význam procesu zvyšování nutričního stavu oblasti se rozšířil i na účinky obohacení ekosystému (Richardson a Jørgensen, 1996).

Podle WHO (2002) spíše než zvýšení kvantitativní produkce biomasy popisuje termín eutrofizace stav zhoršení kvality vody, kdy v důsledku obohacení vody o živiny (zejména sloučeniny dusíku, fosforu) zrychlený růst rostlin a řas vyvolává nežádoucí narušení rovnováhy organismů ve vodě a vodní kvality.

Nixon (1995) poukázal, že eutrofizace ovlivňuje trofický stav (nutritious level) i zvýšení podílu organického uhlíku v ekosystému. Navrhl klasifikační schéma, které popisuje 4 trofické stavy pro mořské pobřeží a ústí řek a je založeno na probíhající primární produkci.

<i>Trofický stav</i>	<i>Zásoby organického C (g C m<sup>-2</sup> za rok)</i>
Oligotrofický	< 100
Mesotrofický	100-300
Eutrofický	301-500
Hypertrofický	> 500

*Tab.1: Trofické stavy pro mořské pobřeží a ústí řek, Nixon 1995*

Ekosystémy citlivé na depozici dusíku jsou vystavené většímu riziku eutrofizace.

Podle globální analýzy provedené Bouwmanem et al. (2002) se regiony s největší citlivostí na depozici dusíku vyskytují v severní Kanadě, Skandinávii a severním Rusku, další rozptýlené regiony s vysokou citlivostí se nacházejí v Jižní Americe a Africe.

Při porovnání depozice dusíku a hodnoty kritického zatížení pro eutrofizaci byla tato hodnota v roce 1992 překročena v 7 - 18 % polopřírodních a přírodních ekosystémů, nejvíce ve východní Evropě 61 %, ve zbytku Evropy ve zhruba 32 %, jižní Asii také 32 % a v USA 20 % (Bouwman et al., 2002).

### 3.1 ÚČINKY EUTROFIZACE

Eutrofizace hraje velkou roli v cyklu uhlíku, protože primární produktivita je limitována živinami. Obohacování ekosystému živinami vede ke zvýšení primární produktivity, má za následek vyšší ukládání atmosférického oxidu uhličitého, slouží tedy k zabudování uhlíku do těl organismů.

Studie následků eutrofizace se rozvíjely především ve sladkovodní a mořské biologii (Schindler, 1974, 2006; Howarth a Marino, 2006; Troost et al., 2013; etc).

Následky eutrofizace terestrických, mořských a sladkovodních ekosystémů jsou podobné, stejně jako jejich odpověď na limitaci fosforem a dusíkem (Elser et al., 2007). Plná odpověď ekosystému na nadměrný přísun živin může trvat i desítky let. Aber et al.(1998) zdůrazňuje důležitost historie land-use (požáry, zemědělství atd.) na systémovou odpověď na eutrofizaci.

#### 3.1.1 Efekt eutrofizace na vodní prostředí

Dobrá dostupnost živin ovlivňuje nárůst rostlinné biomasy fytoplanktonu i makrofyt (Smith 1982; Biggs, 2000). Je tak zajištěn dostatek potravy pro zooplankton a další vodní heterotrofy (Pinto-Coelho et al., 2005). Vedlejším efektem přemnožení planktonu je snížená průhlednost a propustnost světla do vodního sloupce či zvýšená koncentrace toxinů či produktů metabolismu daných organismů. Zvýšená konkurence mezi organismy mění jejich druhové složení. Lze pozorovat posun ve druhovém složení fytoplanktonu k taxonům, které jsou toxické nebo nepoživatelné (Davis et al., 2009). Zvýšená rostlinná produkce zvyšuje množství odumřelého organického materiálu u dna. Procesy způsobené rozkladem spotřebovávají kyslík, takže se zde projevuje nedostatek kyslíku (Aguiar et al., 2011).

Eutrofizace negativně ovlivňuje kvalitu vody, s tím můžou být spojena zdravotní rizika pro člověka při zásobování vodou (WHO, 2002).

#### 3.1.2 Efekt eutrofizace na terestrické ekosystémy

Hlavním efektem je zvýšená produktivita cévnatých rostlin, tedy množství organického uhlíku uloženého v suchozemských ekosystémech (Thomas et al., 2009). Eutrofizace zvyšuje také citlivost některých druhů rostlin na herbivory, nemoci a stres (Aber et al., 1989).

Mění se druhové složení organismů, ztrácejí se rostliny schopné efektivního využití nízkých koncentrací dusíku (Tilman a Wedin, 1991) společně se svými konzumenty.

Významné jsou změny v chemii půdy - vyluhování dusičnanů a půdních živin jako vápníku a draslíku, které jsou nezbytné pro dlouhodobou úrodnost půdy, a jejich akumulace v podzemních vodách, dále okyselení půd a zvýšení emisí oxidu dusičitého a ostatních oxidů dusíku (Aber et al., 1989).

## 3.2 ZDROJE EUTROFIZACE

### 3.2.1 Kulturní a přírodní eutrofizace

Přírodní eutrofizace je způsobena uvolňováním živin z půdy a odumřelých organismů. Nejdůležitějším přirozeným zdrojem fosforu je rozpouštění a vyluhování hornin (Sharpley, 1985).

Kulturní eutrofizace je spojována s lidskými aktivitami. V průběhu posledního století způsobila činnost člověka velké změny životního prostředí. Zemský povrch je změněn zemědělstvím, lesnictvím a stavbou měst, lidské aktivity mají také velký dopad na globální biochemické cykly uhlíku, dusíku a fosforu (Bouwman et al., 2002).

Mezi hlavní zdroje biologicky dostupného fosforu patří fosfátová hnojiva (v roce 2009 byla celosvětová průměrná spotřeba fosfátového hnojiva 25,8 kg na hektar orné půdy podle FAO (2013) a odpadní vody (Carpenter et al., 1998).

Nejdůležitější dusíkaté látky vypouštěné v důsledku lidské činnosti jsou oxid dusnatý NO a oxid dusičitý NO<sub>2</sub> společně označovány jako oxidy dusíku NO<sub>x</sub> a dále pak amoniak NH<sub>3</sub> (Vitoušek et al., 1997).

Vitoušek et al. (1997) shrnují zdroje dusíku antropogenního původu:

- dusíkatá hnojiva – v roce 2009 celosvětová průměrná spotřeba dusíkatého hnojiva činila 69,3 kg na hektar orné půdy (FAO, 2013)
- spalování fosilních paliv – přivádí do aktivního koloběhu dusík z geologických zásob
- pěstování dusík - vázajících plodin – luštěniny a píce
- mobilizace dusíku - uvolňování z přirozených nádrží (např. ztráta mokřadů), globální oteplování a tání permafrostu

Dlouhodobá nízká depozice sloučenin dusíku nevede ke znatelnému zvýšení obsahu dusíku v ekosystému, ale spíše k postupnému nárůstu rostlinné biomasy. Zato krátkodobé nasycení dusíkem (například hnojením) vede k rychlejšímu zvýšení množství dusíku v cyklu, na produktivitu má pouze krátkodobý vliv (Aber et al., 1989).

### 3.2.2 Bodové a nebodové zdroje znečištění

Znečištění z bodových zdrojů je většinou stále stejné, kontinuální v čase, může být měřené na jednom místě, je u něj snadnější regulace. Nebodové zdroje pocházející z rozsáhlých oblastí, znečištění je variabilnější a bývá často spojováno se sezónními zemědělskými činnostmi, proto je obtížně měřitelné a regulovatelné (Carpenter et al., 1998).

<i>Bodové zdroje</i>	<i>Nebodové zdroje</i>
<ul style="list-style-type: none"> <li>- komunální a průmyslové odpadní vody</li> <li>- průsak ze skládek odpadu</li> <li>- odtok vody ze zvířecích farem</li> <li>- důlní a vrtná činnost</li> <li>- splach dešťové vody z měst s více než 100 000 obyvateli</li> <li>- odtok ze staveníště s plochou nad 2 ha</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- zemědělství (včetně zavlažovaných oblastí)</li> <li>- odtok vody z pastvin</li> <li>- oblasti bez kanalizace a s kanalizací do 100 000 obyvatel</li> <li>- úniky ze septických systémů</li> <li>- odtok ze staveníště s plochou do 2 ha</li> <li>- odtok z opuštěných dolů</li> <li>- atmosférická depozice nad vodními povrchy</li> <li>- činnosti vytvářející znečišťující látky (dřevorubectví, vysoušení mokřadů, stavba cest a vodních kanálů)</li> </ul>

Tab.2: Bodové a nebodové zdroje eutrofizace dle Carpenter et al., 1998

### 3.4 SATURACE EKOSYSTÉMU DUSÍKEM

V Evropě je kritická úroveň (tj. koncentrace, která má poškozující vliv na ekosystém) amoniaku v atmosféře  $8 \mu\text{g NH}_3\cdot\text{m}^{-3}$  (Cape et al., 2009). Kritická zátěž (tj. dlouhodobá depozice, která ještě nemá škodlivý vliv na ekosystém) dusíku závisí na produktivitě a množství imobilizovaného a mineralizovaného dusíku, záleží na druhu ekosystému. Například pro opadavý les v Evropě byla doporučena kritická zátěž  $7\text{-}10 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$  za rok (Falkengren-Grerup a Diekmann, 2003), pro arktickou tundru  $10 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$  za rok (Gordon et al., 2001). Také van Dobben et al. (2006) uvádí jako kritickou zátěž  $23\pm 7 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$  za rok pro vegetaci v severozápadní Evropě.

Přidáním fosforu k dusíku způsobí větší změny ve vegetaci než by dokázal dusík samotný, hodnota kritické zátěže dusíku se při dodání fosforu sníží (Gordon et al., 2001).

Aber et al. (1989) popisují okamžik nasycení ekosystému dusíkem, který nastane, když dostupnost amonných iontů, dusičnanů z atmosférické depozice a mineralizace nahromaděného dusíku v půdě je vyšší, než je poptávka organismů. Typické je nahromadění minerálního dusíku v půdě (ve vlhkých oblastech zpravidla ve formě amonných iontů) pod zónou kořenů. Ze saturace dusíkem vyplývá omezení rostlinného růstu jinými zdroji, např. vodou či uhlíkem.

V ekosystému nasyceném dusíkem je ukládání uhlíku ukončeno, hodnoty oxidu uhličitého jsou rostoucí. Schopnost lesního ekosystému udržet nasycení dusíkem jsou pevně spojeny se změnami využívání půdy, klimatu,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_3$  a nestálostí prostředí (Vitoušek et al., 1997).

Celkové množství dusíku a fosforu použitých jako hnojiva je v přebytku pro požadavky na růst zemědělských plodin. Tento přebytek se hromadí v půdě nebo se odplaví do podzemních vod, případně se vypaří se do atmosféry v podobě amoniaku a oxidů dusíku (Carpenter et al., 1998).

Aber et al. (1989) stanovuje 4 fáze v experimentu vedoucí nasycení půdy dusíkem. Stupeň 0 je s dusík-limitujícími podmínkami, kdy čistá primární produkce závisí na množství dostupného dusíku, nízké pH omezuje činnost půdní makrofauny. Následuje 1 stupeň, kdy je zvýšená depozice dusíku, ale účinky na ekosystém jsou malé. Eutrofizace má za následek zvyšující se primární produkci v ekosystému a je spojená s indukcí nitrifikace v půdě. Dalším je 2 stupeň, ve kterém dochází k nasycení ekosystému dusíkem a vyskytují se lehce negativní účinky. V půdě pokračuje nitrifikace i za nízkého pH, hromadí se amonné ionty, zvyšuje se

vyplavování dusičnanů a emise oxidů dusíku. Ve 3 stupni se snižuje čistá míra fotosyntézy a rostlinná produktivita, ztráty dusíku z ekosystému jsou vyšší než vstupy.

Většina lesů se nachází v blízkosti středu 2 stupně, kde jsou ztráty dusíku dostatečné, aby byly v rovnováze s depozicí (Aber et al., 1998).

#### 4. ACIDIFIKACE

Hlavními příčinami atmosférické kyselé depozice jsou oxid siřičitý ( $\text{SO}_2$ ) a oxidy dusíku ( $\text{NO}_x$ ). V důsledku velké depozice sloučenin dusíku se v mnoha oblastech vyskytuje eutrofizace a acidifikace (okyselení) současně. Rozdíly mezi oblastmi, kde se vyskytuje pouze jeden fenomén, jsou v depozici síry, která přispívá pouze k acidifikaci (např. Japonsko a Kanada) a dále v citlivosti ekosystémů k depozici sloučenin dusíku a stavu a rychlosti půdních procesů (imobilizace, nitrifikace<sup>1</sup>, vyluhování,...); mimoto jsou rozdíly dány také množstvím depozice bazických iontů, které acidifikaci neutralizují (např. Indie) (Bouwman et al., 2002).

---

<sup>1</sup> Nitrifikace je přeměnou amonných iontů  $\text{NH}_4^+$  při rozkladu organické hmoty v půdě na dusičnany  $\text{NO}_3^-$ , což vede k půdní acidifikaci a vyplavování bazických kationtů. V nepřítomnosti nitrifikace se příjem a asimilace dusíku sestává hlavně ze zásoby amonných iontů  $\text{NH}_4^+$ .



## 5. EKOLOGICKÁ VALENCE LIŠEJNÍKŮ

Epifytické lišejníky jsou citlivé na látky znečišťující ovzduší a zejména ve druhé polovině 20. století byly často používány pro monitoring oxidu siřičitého (Hawksworth a Rose, 1970; Nimis et al., 1990; Bates et al., 2001; etc.). Možné využití epifytických lišejníků pro mapování sloučenin dusíku a klimatických změn mezi prvními navrhl Van Herk (1999) a vymezil tři ekologické skupiny lišejníků podle jejich preferencí týkajících se především dusíku a jeho sloučenin a hodnoty pH.

- **Nitrofyty** - Druhy vyžadující ke svému úspěšnému růstu dusík a bazické substráty, tj. substráty s vysokým pH. Jejich množství pozitivně koreluje s hodnotami amoniaku, amonných iontů i oxidu dusného (Gadsdon et al., 2010). Dále se jim daří na místech prasklin v borce, na borce znečištěné trusem ptáků, psů a dalších živočichů (Van Herk, 1999) nebo vysušené a hypertrofizované prachem (Fratí et al., 2007). V přítomnosti amonných iontů jsou toxitolerantní (Van Herk, 2001).

- **Neutrofyty** - Druhy nacházející své optimum při středním zatížení ekosystému eutrofizací. Jejich četnost se snižuje v oblastech s vysokou koncentrací amoniaku, kde je vysoký počet nitrofytů, nebo v oblastech s příliš nízkou koncentrací amoniaku, kde je nízký počet nitrofytů (Sparrius, 2007).

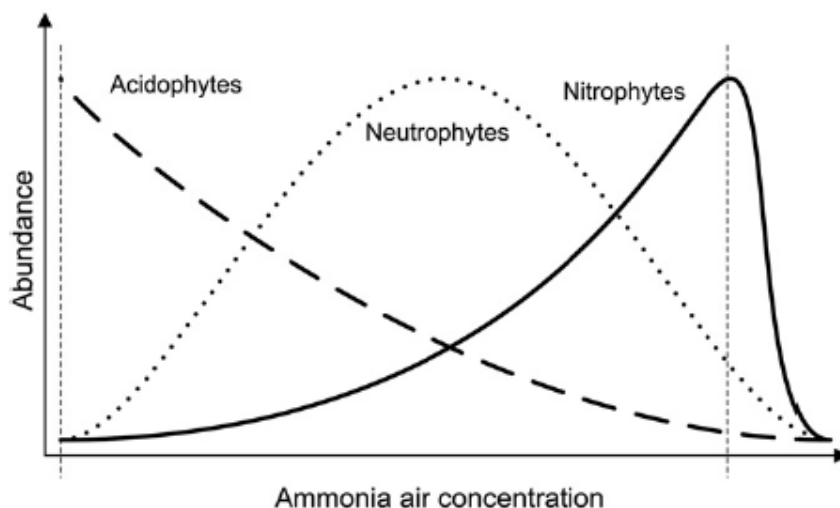
- **Acidofyty** - Druhy vyžadující přirozeně kyselou borku a nízké hodnoty depozice dusíku. Většina jich je velmi citlivá na amonné ionty a amoniak, například van Herk (2001) udává hraniční průměrnou roční koncentraci vzdušného amoniaku  $35 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ , kdy všechny acidofyty mizí.

Nitrofilny (nitrofilní druhy) jsou lišejníky, které k růstu vyžadují eutrofizovaný substrát, zatímco nitrofyty (nitrofytní druhy) jsou lišejníky, které primárně nemusejí vyžadovat jen eutrofizovaný substrát a rostou někdy i na substrátu na živiny chudém (M. Seaward, pers. comm.). Mnozí autoři tyto dva termíny zaměňují, ale v poslední době se začínají rozlišovat, (cf. Wolseley et al. (2006); Svobody et al. (2010; 2011), Nashe (2008)).

Acidofyty jsou kromě hodnoty pH citlivé na amoniak a také na amonné ionty, zatímco nitrofyty reagují pouze na množství amoniaku (van Herk, 1999; Gombert et al., 2003).

Měření v oblastech s vysokou depozicí amonných iontů bylo zjištěno, že acidofyty ve velkém počtu mizely, ale počet nitrofytů se zvýšil jen málo (Fрати et al., 2008).

Následující graf popisuje vztah acidofytů, neutrofytů a nitrofytů ke koncentraci amoniaku ve vzduchu (Sparrius, 2007).



Graf 1: Závislost ekologických skupin lišejníků v závislosti na koncentraci amoniaku ve vzduchu, převzato ze Sparrius, 2007

## 5.1 POUŽÍVANÉ METODY MĚŘENÍ DIVERZITY LIŠEJNÍKŮ

Abundance jednotlivých druhů je přesnější parametr pro měření znečištění než znalost prostého druhového složení (van Herk, 2001). Používání abundance však značně podceňuje citlivost vzácných druhů, které mají nízkou průměrnou četnost (van Dobben a ter Braak, 1999). Van Herk (1999) pro práci s epifytickými lišejníky navrhl vážený bodovací systém založený na výpočtu indexů NIW a AIW, které poskytují základ pro práci s porovnáváním acidofytů a nitrofytů. NIW (Nitrofile Indicatie Waarde) je průměrný počet nitrofytů, zatímco AIW (Acidofiele Indicatie Waarde) je průměrný počet acidofytů na borci jednoho stromu. Lišejník větší 1 dm<sup>2</sup> je počítán za 2. Na stromech s vysokými hodnotami NIW jsou naopak hodnoty AIW obvykle nízké a naopak.

Zaznamenaná biodiverzita odráží nejen atmosférické podmínky a biologické faktory, ale také metodiku jejího měření a používanou taxonomii.

Používají se různé indexy diverzity, nejrozšířeněji používaný index lišejníkové diverzity LDV (Lichen diversity value – Asta et al. 2002, někdy také „European Guideline for mapping

lichen diversity as an indicator of environmental quality“ je měřen pomocí vzorkové mřížky jako součet průměrů frekvence lišejníků na čtyřech světových stranách stromu. Dnes je asi nejpoužívanější evropskou metodikou, zahrnující měření dlouhodobých změn znečištění ovzduší a jejich možných příčin, případné třídění měřených oblastí do zón se stejnou kvalitou prostředí pomocí LDV (Svoboda et al. 2010). Udáván může být ještě specifitější index: LDVn (součet frekvence nitrofytů), LDVsn (součet frekvence striktních nitrofytů), LDVnn (součet frekvence jiných než nitrofytických druhů) (Loppi a Frati, 2004).

## 5.2 HLAVNÍ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ DISTRIBUCI LIŠEJNÍKŮ

Distribuce lišejníků odráží znečištění ovzduší (sloučeninami dusíku, oxidem siřičitým a dalšími polutanty), také závisí na pH borky a dalších abiotických faktorech jako je geografická poloha, nadmořská výška, vzdálenost od pobřeží, struktura krajiny, klima (roční srážkový úhrn, průměrná vzdušná vlhkost a teplota), vlastnosti stromu a pozici lišejníku na stromu. Mezi autory, kteří se touto problematikou zabývají je např. van Dobben et al. (2001).

Například podle Ellise a Coppinse (2010) jsou vlastnosti životního prostředí pro růst lišejníků důležitější než čistota vzduchu, diverzitu lišejníků v jejich práci nejvíce ovlivňovalo stáří stromů (25,7 % variability), znečištění vzduchu mnohem méně (5,4 % variability). Nicméně na tomto místě je nutné podotknout, že prováděli svůj výzkum ve velmi čistém prostředí Skotska.

Mnohem častější jsou opačné výsledky, kdy druhově chudá lišejníková vegetace je nalézána ve znečištěném ovzduší, zatímco bohatá bývá v izolovaných lesních hornatých oblastech (Jeran et al., 2007). Z práce Svoboda et al. (2010) vychází, že ekologické proměnné - vlastnosti prostředí mají relativně největší vliv na lišejníky v čistém, znečištěním málo zasaženém ekosystému, zatímco při vysokých úrovních celkového znečištění měly ostatní proměnné prostředí (stáří, srážky, zalesněnost, atp.) výrazně menší význam. Jako méně zasažené území uvádějí autoři střední Slovensko, kde naměřili nejvyšší LDV a naopak nejmenší LDV uvádějí v severozápadních průmyslových Čechách. Autoři se zabývali epifyty v dubových lesích ve střední Evropě.

Obzvlášť v městském prostředí je obtížné oddělit jednotlivé účinky oxidů dusíku, amoniaku, jiných polutantů a dalších proměnných prostředí (Frati et al., 2006). Dále se budu věnovat především faktorům ovlivňující distribuci lišejníků, které mají souvislost s lidskou činností nebo koncentrací dusíku.

### 5.2.1 pH borky

pH borky je jedním z hlavních faktorů určující diverzitu a distribuci lišejníků, které se liší podle druhu a vlastností dřevin a dalších abiotických podmínek (Barkman, 1958). Vliv dusíku a jeho sloučenin na pH borky a epifytické lišejníky bude diskutován později.

Již Barkman (1958) zaznamenal, že faktory ovlivňující koncentraci dusíku mají také vliv na pH stromu, dále rozděluje stromy podle borky, která může být eutrofní, mesotrofní, oligotrofní. Van Herk (2001) naměřil pro dub letní (*Quercus robur*) nižší pH v lesích (3,65 - 4,4), o něco málo vyšší ve městech (3,8 - 4,95) a nejvyšší pak v oblastech s intenzivně využívanými zemědělskými plochami (5,4 - 6,4). Naznačuje, že účinek amoniaku na lišejníky není kvůli toxicitě nebo zvýšené dostupnosti  $\text{NH}_4^+$  borky, ale právě díky vlivu pH borky. Zvýšení druhové rozmanitosti souvisí s vyššími hodnotami pH (Van Herk, 2001).

### 5.2.2 Druhy dřevin

Různé druhy dřevin mají různé pH borky, účinky depozice dusíku měly být měřené na jednom druhu, aby se standardizovala místa odběru (Gombert et al., 2003). Barkman (1958) třídí druhy stromů podle kůry na eutrofní, mesotrofní a oligotrofní.

Van Herk (1999) navrhl k detekci eutrofizace pomocí lišejníků stromy s kyselou borkou, která je dobrým substrátem a nitrofytní druhy jsou na ní v neeutrofizovaných podmínkách vzácné. Doporučil dub *Quercus robur* a topol *Populus canadensis* jako jeho alternativu, dokud hodnota depozice nepřesáhne pro *Q. robur*  $1000 \text{ mol} \cdot \text{ha}^{-1}$  na rok a pro *P. canadensis*  $500 \text{ mol} \cdot \text{ha}^{-1}$  na rok, tak se na jejich borce nevyskytují žádné nitrofyty. Jiné druhy dřevin jsou použité ke studiu určitých speciálních charakteristik, jako třeba vliv hypertrofizace a impregnace prachem na lišejníky. Frati et al. (2008) pro výzkum v Mediteránu považují za vhodnější dřevinu borovicí *Pinus pinea* s kyselější borkou ( $5,6 \pm 1,2$ ) než má *Q. robur*, neboť pouze prach u ní nezpůsobí takový nárůst pH, aby byla vhodná pro růst nitrofytů. Avšak pH borky i u různých dřevin může být variabilní. Například v oblastech s vysokou hustotou skotu se pH *Q. robur* zvýšilo ze 4,5 na 6,5 pH, při kterých většinu acidofytů nahrazují nitrofyty (Van Herk, 1999).

### 5.2.3 Části dřevin – kmen, větve

Nový substrát je oproti staršímu více ovlivňován atmosférickým amoniakem, pH borky nemusí poskytovat jasnou indikaci depozice dusíku (van Herk, 2001).

Hodnota pH na větvích a kmenu stromu se může lišit, Wolseley et al. (2006) na větvích naměřili stabilně vyšší pH než na kmenech, a proto je nitrofyty kolonizovali jako první. Navrhli, že na kmenech se mohou zachovávat společenstva dokládající minulost ekologické kontinuity odrážející předchozí podmínky (např. okyselení oxidem siřičitým). Lišejníky rostoucí na větvích reagují rychleji na současné atmosférické podmínky, jsou proto vhodnější pro sledování aktuálních koncentrací sloučenin dusíku.

### 5.2.4 Stáří dřevin

Vedlejším diskutovaným parametrem je stáří stromů. Van Herk (1999, 2001) naměřil, že na mladých/štíhlých stromech je o 0,7 NIW více nitrofytů než na starých/tlustších stromech se stejnou koncentrací amoniaku. Naopak Wolseley et al. (2006) nenašli signifikantní korelaci mezi věkem/obvodem stromu a lišejníkovou diverzitou (měřenou v kontinentálnější části Velké Británie a oceánické oblasti Nizozemska). Se stejným poznatkem přišli i Svoboda et al. (2010), kteří popisují vliv věku stromů v heterogenním území ovlivněném mnoha antropogenními vlivy jako zanedbatelný a konstatují, že pozitivní vztah mezi věkem lesa a lišejníkovou diverzitou je nalézán v homogenním prostředí málo ovlivněném antropogenními vlivy.

### 5.2.5 Vzdálenost od zdroje dusíku

S rostoucí vzdáleností od bodového zdroje, např. živočišné farmy, se snižuje koncentrace amoniaku společně s hodnotou pH borky. Wolseley et al. (2006) konstatují největší ztrátu biodiverzity ve 300 m od bodového zdroje, což podle nich odpovídá depozici amoniaku v krátké vzdálenosti od bodového zdroje. Také Pitcairn et al. (2002) uvádějí snížení amoniaku emitovaného ve Velké Británii o 95% na 650 m po větru od bodového zdroje. Podle Ferma et al. (1998) se polovina  $\text{NH}_x$  emitovaných v Nizozemí usadí každých 450 km a depozice oxidů dusíku je konstantní 800 km, za dalších 600 km se snižuje o půlku.

Odlišná situace nastává u nebodových/plošných zdrojů dusíku. Větší vzdálenost od zdroje dusíku zvyšuje pravděpodobnost reakce amoniaku, který snadno vytváří amonné ionty,

dobře reaguje s kyselými plyny a vytváří soli  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  a  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , rychlost jejich konverze závisí na dostupnosti kyselých plynů a jsou ukládány ve větších vzdálenostech než amoniak především mokrou depozicí (Ferm et al., 1998).

Stejně tak závisí na reliéfu území. Do otevřené krajiny bez zábran proudění větru se dostává více amoniaku a dalších sloučenin dusíku, proto je zde výskyt nitrofytů pravděpodobnější než v uzavřených místech, kde se dusíku postupně usazuje při přechodu přes překážky (Van Herk, 1999).

Je složité kvantifikovat nejednoznačný prostorový efekt, který má vliv na rozdíl v druhovém složení a diverzitě epifytů (Ellis a Coppins, 2010).

### **5.2.6 Znečištění prachem**

Impregnace prachem ve slunné a suché oblasti zvyšuje pH borky, způsobuje její hypertrofizaci a to umožňuje nitrofytům růst i na normálně kyselé borce. Akumulace prachu na borce závisí na její rozpraskanosti a množství prachu ve vzduchu, které se zvyšuje s rychlostí větru a sucha půdy a zmenšuje s velikostí prachových částic (Barkman, 1958).

Ve Středozeří znečištění amoniakem způsobuje změnu lišejníkového společenstva z neutro-nitrofytů do přísně nitrofytických druhů, navíc jsou některé tyto druhy heliofilní, dokáží se lépe přizpůsobit sušší borce, proto používání nitrofytů jako ukazatele znečištění amoniakem v těchto oblastech není vhodné (Fрати et al., 2007).

Zdroje amoniaku jsou také často zdroji prachu, poté je můžeme považovat jako zdroje dusíku a někdy jako zdroje prachu, potom je složité oddělit jejich účinky. Avšak Loppi a Pirintsos (2000) uvádějí, že chemické složení prachu nehraje roli, důležitý je spíše fyzikální efekt. Nitrofytické druhy často bývají xerofytické, avšak všechny prachu-odolné lišejníky (např. *Physcia adscendens*, *Xanthoria parietina*, *Lecanora horiza*) ve vysoké prašnosti umírají (Loppi a Pirintsos, 2000).

### **5.2.7 Znečištění oxidem siřičitým**

Vztahem mezi oxidem siřičitým a sloučeninami dusíku v souvislosti s lišejníky se zabývali například van Dobben a ter Braak (1998; 1999). V přítomnosti zvyšující se koncentrace oxidu siřičitého byly zaznamenány změny preferencí lišejníků ze stromů s kyselou borkou na stromy s neutrální borkou (van Herk, 2001).

Lišejníky se zdají být senzitivnější na oxid siřičitý než na sloučeniny dusíku. Jejich citlivost na oxid siřičitý a amoniak spolu negativně koreluje; při poklesu oxidu siřičitého se bude dařit především nitrofytům a naopak (van Dobben a ter Braak, 1999). Snižování množství emitovaného síranu ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) bylo zpočátku prospěšné především pro toxikotolerantní druhy, poté i pro druhy málo toxikotolerantní (van Herk et al., 2002). V městských oblastech, kde je depozice síranu největší, (např. van Herk (2001) naměřil v některých městech Nizozemska 2,25-6,50  $\text{mg.g}^{-1}$ ), se snižuje lišejníková diverzita, zatímco v lesích je koncentrace síranu sotva měřitelná. Nižší koncentrace oxidu siřičitého snižuje množství atmosférických reakcí s amoniakem za vzniku síranu amonného ( $\text{NH}_4$ ) $_2$  $\text{SO}_4$  a zvyšuje tedy poměr koncentrace amoniaku ke koncentraci amonných iontů, což ovlivňuje nárůst množství nitrofytů (Sparrus, 2007).

### 5.3 VLIV AMONIAKU NA LIŠEJNÍKY

V Evropě je kritická úroveň pro dlouhodobou průměrnou koncentraci amoniaku v atmosféře 8  $\mu\text{g.m}^{-3}$ , pro lišejníky a mechorosty je navržena koncentrace 1  $\mu\text{g NH}_3.\text{m}^{-3}$  (Cape et al., 2009). Amoniak způsobuje bazické znečištění, především zvyšuje hodnotu pH borky.

Nitrofyty dominují v oblastech s vysokou koncentrací amoniaku ve vzduchu. Například v desetileté studii Van Herka (2001) se zvýšení NIW souvisí i zvýšením koncentrace amoniaku z 5 na 7  $\mu\text{g.m}^{-3}$ . V úvahu byl vzat také rozdíl obvodu a expozice stromu, koncentrace amonných iontů a oxidu siřičitého, přičemž koncentrace amoniaku vysvětluje okolo 60 % rozptylu.

Depozice amoniaku nepůsobí na lišejníky kvůli toxicitě nebo zvýšené dostupnosti dusíku a amonných iontů, ale přes zvyšování hodnoty pH borky (Van Herk, 1999; Van Herk et al. 2003; Frati et al., 2008). Některá znečištění amoniakem poskytují příznivější prostředí pro růst některých druhů lišejníků (Frati et al., 2007, Sparrus, 2007). Wolseley et al. (2006) prokazuje, že diverzita lišejníků na kmenech zůstává stejná nebo se trochu zvyšuje při průměrné měsíční depozici amoniaku mezi 2-3  $\mu\text{g.m}^{-3}$  a její ztráta nastává nad 3-4  $\mu\text{g.m}^{-3}$  amoniaku. Je zde zřetelný posun k nitrofytickým až striktně nitrofytickým druhům.

Amoniak silně ovlivňuje kolonizaci nového substrátu a hraje významnou roli při změně druhového složení epifytů na stromech, způsobuje přechod od acidofytických k nitrofytickým druhům. Při koncentracích amoniaku, ve kterých acidofyty ubývají, ještě nenastává přírůstek nitrofytů, NIW se zvyšuje postupně (Wolseley et al., 2006).

Celková diverzita lišejníků není spojená s koncentrací amoniaku nebo pH borky, ale diverzita striktně nitrofytních druhů vysoce koreluje s oběma parametry (Fрати et al., 2007; Gadsdon et al., 2010). K odlišnému závěru došli ve své studii Purvis et al. (2010), vyšší hodnoty pH spojují s vyššími indexy diverzity. Ani Gadsdon et al. (2010) nepotvrdili závislost celkové diverzity na NIW, AIW nebo na různých vlastnostech prostředí jako pH borky, konkrétním umístění epifytu na stromu nebo na vzdálenosti od zdrojů znečištění (nejbližší cesty a města) ani na koncentraci amoniaku nebo oxidu dusičitého.

Z výsledků uvedených studií vychází, že velmi záleží na prostředí, ve kterém jsou studie prováděny.

## 5.4 VLIV OXIDŮ DUSÍKU A AMONNÝCH IONTŮ NA LIŠEJNÍKY

### 5.4.1 Vliv oxidů dusíku na lišejníky

Vliv oxidů dusíku je obtížné určit nejen kvůli jejich kombinovaným účinkům s oxidem siřičitým, ale také proto, že jejich depozice obecně podporuje růst nitrofytů (Gombert et al., 2003). Druhy tolerantní k vysokým koncentracím oxidu dusičitého jsou většinou tolerantní i k dalším oxidům dusíku a některé i k oxidu siřičitému – jsou většinou obecně toxikotolerantní (Davies et al., 2007).

Koncentrace oxidů dusíku ve větvích pozitivně koreluje s podílem nitrofytů a negativně s četností lišejníků (Gadsdon et al., 2010). Davies et al. (2007) stanovují fytotoxický efekt při průměrných ročních koncentracích vyšších než  $70 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$  u oxidů dusíku (limitní hodnota EU pro citlivou vegetaci je  $30 \mu\text{g NO}_x\cdot\text{m}^{-3}$ ), resp. vyšších než  $40 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$  u oxidu dusičitého. Taková koncentrace oxidu dusičitého je podle směrnice Evropského parlamentu a rady (Directive 2008/50/EC of the European parliament and of the council of 21 May 2008 on ambient air quality and cleaner air for Europe, 2008).

Nejvyšší diverzitu lišejníků na městském území zjistili Davies et al. (2007) v Londýně při nižších průměrných ročních koncentracích oxidů dusíku ( $50 - 69 \mu\text{g NO}_x\cdot\text{m}^{-3}$ ) našli 60 druhů, při nejvyšších průměrných ročních koncentracích oxidů dusíku (nad  $200 \mu\text{g NO}_x\cdot\text{m}^{-3}$ ) bylo jen 14 druhů. Larsen et al. (2007) zjistili, že maximální koncentrace oxidů dusíku omezuje diverzitu a celkové množství lišejníků, v Londýně se vyskytuje asi 78 % druhů lišejníků pouze v těch oblastech, kde oxidy dusíku nepřesahují roční okamžitou atmosférickou koncentraci  $1\ 500 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ . V místech s nejnižší koncentrací oxidů dusíku naměřili nejvyšší hodnotu AIW, z čehož vyvozuje, že na znečištění oxidy dusíku jsou nejcitlivější acidofyty.



Také studie Gombert et al. (2003) prokázala vliv emisí sloučenin dusíku z dopravy pouze na nitrofyty, koncentrace dusíku ve vzorcích nitrofytů *Physcia adscendens* byla ovlivněna vzdáleností od silnice a frekvencí dopravy, zatímco acidofyt *Hypogymnia physodes* takový výsledek neukázal.

K odlišným výsledkům došli Frati et al. (2006), kteří neprokázali vliv oxidu dusičitého na diverzitu lišejníků ani vlastnosti borky, to mohlo být však způsobeno naměřením pouze nízkých hodnot oxidu dusičitého na pozorovaných místech, tzn. pouze pozadřovým znečištěním v zájmové oblasti.

Larsen et al. (2007) nezjistili vztah mezi úrovní znečištění dusíkem a pH borky. Oxidy dusíku borku zřejmě okyselují až při vysokých koncentracích (Sparrius, 2007).

Davies et al. (2007) stanovuje 10 tříd lišejníků podle citlivosti k oxidům dusíku.

#### **5.4.2 Vliv amonných iontů na lišejníky**

Van Herk (2001) odděleně hodnotí pH substrátu a koncentraci amonných iontů a dalších polutantů, tj. považuje je za dva nezávislé faktory, přičemž pH borky má na diverzitu lišejníků větší vliv (vysvětluje 76,7 % rozptylu). Dohromady pH borky a koncentrace amonných iontů vysvětluje 81,4 % rozptylu. Ve své studii naměřil vysoké koncentrace amonných iontů v intenzivně využívaných zemědělských oblastech (0,99 mg  $\text{NH}_4^+ \cdot \text{g}^{-1}$  borky) a nejvyšší v městských oblastech, kde bylo také největší znečištění oxidem siřičitým.

Dále Van Herk (2001) stejně jako Sparrius (2007) a Frati et al. (2007) konstatuje, že koncentrace  $\text{NH}_4^+$  borky nekoreluje s koncentrací atmosférického amoniaku ani diverzitou lišejníků (ILD). Zřejmý není ani vztah mezi koncentrací amonných iontů a hodnotou NIW (Van Herk, 1999).

Acidofyty jsou ovlivněné kyselostí a dostupností amonných iontů z atmosféry i borky, Van Herk (2001) tak vysvětluje až 67,2 % rozptylu v jejich distribuci.

## **6. VLIV KOMBINACE DUSÍKU A FOSFORU NA LIŠEJNÍKY**

Účinek kombinace dusíku a fosforu na epifytické lišejníky není často zkoumanou problematikou. V atmosféře se nachází fosforu velmi málo, protože sloučeniny na jeho bázi jsou obvykle pevné látky. Fosfor může být lišejníky limitujícím prvkem a jeho přidání způsobuje nárůst lišejníkové komunity.

Například jedno ošetření roztokem fosforu (nejvíce až 600 mg P.l<sup>-1</sup>, ve formě K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>) více než zdvojnásobilo množství biomasy tripartitního lišejníku *Lobaria pulmonaria* a mělo dlouhodobé účinky (McCune a Caldwell, 2009). Také v havajském deštném pralese lišejníky pozitivně reagovaly na patnáctiletý zvýšený přísun fosforu (ve formě superfosfátu, 100 kg.ha<sup>-1</sup> za rok), takže se obsah fosforu v kůře zhruba zdvojnásobil, zatímco hnojení pouze dusíkem (ve formě močoviny/ dusičnanu amonného 100 kg.ha<sup>-1</sup> za rok) a dalšími živinami nemělo zřejmé účinky (Benner a Vitoušek, 2007).

V arktické tundře neměly nízké dávky dusíku (10 kg N.ha<sup>-1</sup> za rok) na lišejníková společenstva žádný efekt, ale vysoký přísun dusíku (50 kg N.ha<sup>-1</sup> za rok) snížil abundanci lišejníků o polovinu, v kombinaci s fosforem (5 kg P.ha<sup>-1</sup> za rok) o 60 % (Gordon et al., 2001). Lišejníky (*Peltigera aphthosa*, *P. polydactyla*) mizely z míst hnojených dusíkem (100 kg N.ha<sup>-1</sup> za rok), zatímco přidáný fosfor (50 kg P.ha<sup>-1</sup> za rok) neměl na lišejníků množství vliv, ale zlepšoval jejich schopnost fixace vzdušného dusíku (Weiss et al., 2005). Stejně množství živin používá studie Pilkington et al. (2007) na vřesovišti ve Velké Británii, kdy přidáním pouze dusíku lišejníky do 4 let téměř vymizely. Když však oblast byla zároveň ošetřena fosforem, lišejníkové společenstvo zůstávalo téměř stejné a v dlouhodobém měřítku (po 3 letech) se četnost lišejníků zvýšila. Dominující zde byly *Hypogymnia physodes* a rod *Cladonia*.

Na dostupnost fosforu jsou citlivé především cyanolišejníky, zvyšuje se jejich diverzita a abundance. Zároveň podporují kolonizaci a růst dalších epifytů tak, že jim ve svém bezprostředním okolí zprostředkovávají fixovaný dusík a udržují vhodný substrát, borku heterogenní a vlhkou (Benner a Vitoušek, 2007).

## 7. FYZIOLOGICKÉ ÚČINKY DUSÍKU A JEHO SLOUČENIN NA LIŠEJNÍKY

Nadměrné množství dusíku působí na buněčnou ultrastrukturu lišejníků. Spagnuolo et al. (2011) a Munzi et al. (2011) popisují například změny tvaru chloroplastu, tvorbu lysozomům podobných váčků a změny v koncentracích extra- a intracelulární iontů vápníku, draslíku, hořčíku, mědi, olova a zinku.

Účinky eutrofizace na lišejníky se dají také sledovat podle jednotlivých rekcí obou symbiontů, které se liší. Často je využíváno sledování fotosyntetické účinnosti fotobionta.

Existují studie, kdy je pozorován efekt hnojení při nízkých depozicích sloučenin dusíku, kdy poskytují ochranu proti degradaci chlorofylu a stimulují absorpci uhlíku. Takový příklad

je popsán ve studii Ra et al. (2005), kdy se ve sledované oblasti zvýšila celková roční depozice dusíku na 2,5 kg.ha<sup>-1</sup>. Sice zde nebyly nalezeny acidofyty, ale stav pozorovaných nitrofytů se zlepšil (měly vyšší metabolickou aktivitu, primární produkci a koncentraci fotosyntetických pigmentů).

Častější jsou studie, kdy působení dusíku má na lišejníky negativní vliv. Frati et al. (2006) pozorovali v oblastech s relativně nízkou koncentrací sloučenin dusíku (maximální měsíční koncentrace 18 µg NO<sub>2</sub>.m<sup>-3</sup> a 10 µg NH<sub>3</sub>.m<sup>-3</sup>) nárůst celkového obsahu dusíku ve stélce lišejníku *Evernia prunastri* (až o 0,4 % suché váhy) a pokles obsahu chlorofylu *a* (až o 0,7 % suché váhy), *b* a karotenoidů.

Při vyšších koncentracích dusíku přestávají fungovat obranné mechanismy stresu z přebytku dusíku a hromadí se toxické koncentrace intracelulárních amonných iontů a dusičnanů. Toto potvrzuje studie Munzi et al. (2013), kteří aplikovali roztoky NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> (0,05 a 1 M) a (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (0,025 až 0,5 M) po dobu 5 týdnů. Fotosyntetická účinnost fotobionta klesala, hodnota  $F_v/F_m$ <sup>2</sup> negativně koreluje s celkovým obsahem dusíku a pozitivně s obsahem uhlíku ve stélce (Munzi et al., 2013).

Acidofyty jsou na sloučeniny dusíku citlivější než nitrofyty. Potvrzení lze nalézt také v experimentu Paoli et al. (2010), kdy při působení vysokých koncentrací amoniaku (60 µg.m<sup>-3</sup>) byla fotosyntetická účinnost (poměr  $F_v/F_m$ ) u acidofytní *Pseudevernia furfuracea* ovlivněna více negativně než u *Evernia prunastri*. Stejně však byl u obou lišejníků na křivce OJIP<sup>3</sup> pozorován pokles  $F_m$  a nejasný vrchol emise fluorescence, křivka klesá na 0 již za krátký čas 200 ms. Potenciální kvantový výtěžek primární fotosyntézy ( $F_v/F_m$ ) a elektron-transportní činnost PSII se snižuje, vzrůstá průměrná spotřeba energie absorbované na aktivním reakčním centru a množství disipace energie o 20 % až 30 %.

Vysoká koncentrace dusíku nesnižuje fotosyntetickou účinnost degradací chlorofylu na feofytin (při namáčení lišejníků v různě koncentrovaných roztocích KNO<sub>3</sub>, NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>, (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> alespoň během pozorovaných 96 hodinách Munzi et al. (2009a)). Pirintsos et al. (2009) usuzuje, že fotosyntetická účinnost ( $F_v/F_m$ ) je negativně ovlivněna amonnými ionty,

---

<sup>2</sup>  $F_v$ , tedy maximální výtěžek variabilní fluorescence v temnotně adaptovaném stavu je rozdíl  $F_m$  a  $F_0$ , kde  $F_0$  je tzv. minimální výtěžek fluorescence získaný v temnotně adaptovaném stavu. Při rychlém osvětlení rostliny je zaznamenán  $F_m$ , maximální výtěžek fluorescence.

<sup>3</sup> Rychlá fáze fluorescenční indukce je zaznamenávána jako křivka OJIP, která znázorňuje přechod fluorescence chlorofylu z temnotně adaptovaného stavu při rychlém ozáření aktinickým světlem.

ale ne dusičnany, mechanismy způsobující narušení membrány buněk a ovlivňující fotosyntézu jsou nejspíš odlišné.

Dále je také věnována pozornost tomu, který ze symbiontů je více poškozen, avšak téma kooperace symbiontů je problematické a bude diskutováno minimálně.

Kvůli relativně malému množství fotobiontů v lišejníku je převážná část dusíku vychytávána mykobiontem (Crittenden, 1996). Také Munzi et al. (2009b) představují mykobionta s větším povrchem pro příjem dusíku jako citlivějšího kvůli většímu iontovému úniku z buněk, fotobiont je navíc schopnější asimilovat přijaté amonné ionty do netoxických sloučenin. Při nižších dávkách (4,8 g N.m<sup>-1</sup>) byl fotobiont u *Xanthoria parietina* (podle koncentrace chlorofylu *a*) ovlivněn toxicitou amonných iontů méně než mykobiont (podle ergosterolu a chitinu), avšak při vyšší dávce (9,6 g N.m<sup>-1</sup>) byli poškozeni oba symbionti poměrně stejně (Gaio-Oliveira et al., 2004). Kontakt mezi nimi zůstává zachován i při vysokém stresu způsobeném dusíkem (Spagnuolo et al., 2011).

Ve studii Dahlman et al. (2003) při depozici (prostřednictvím NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> a dalšími základními prvky) 100–50 kg N.ha<sup>-1</sup> za rok byla koncentrace chlorofylu *a* pětikrát vyšší ve stélce lišejníku *Hypogymnia physodes* a desetkrát v *Platismatia glauca*, koncentrace ergosterolu byla dvakrát vyšší, zatímco koncentrace chitinu se snížila. Zvýšení poměru ergosterol/chlorofyl *a* a ribitol/mannitol (poměr sacharidů foto-/mykobionta) může znamenat, že se dařilo fotobiontu lépe než mykobiontu a investice do něj vzrostly (Dahlman et al., 2003). U mykobionta je reakce na nadměrnou koncentraci dusíku složitější, zvyšuje se v něm fosfomonoesterázová (PME) aktivita (Hogan et al., 2010), takže také dokáže určité množství dusíku metabolizovat.

## 6.1 Příjem a obsah dusíku ve stélkách lišejníků

Tripartitní lišejníky (kde jsou fotobiontem jak sinice, tak zelené řasy) mají relativně nejvyšší příjem amonných iontů a lišejníky se zelenými řasami přijímají nejvíce dusičnanů, cyanolišejníky jich přijímají mnohem méně, zřejmě kvůli vysoké koncentraci endogenně vzniklých sloučenin dusíku (Dahlman et al., 2004).

Obecně lišejníky váží kationty a amonné ionty do stélky nezávisle na příjmu kyslíku a oxidu uhličitého, a proto není jejich nedostatkem narušen, zatímco na vychytávání dusičnanů má nedostatek kyslíku jasný negativní vliv, což naznačuje, že je to děj závislý na metabolických procesech v *Usnea sphacelata* (Crittenden, 1996). Aktivní příjem je důležitý

zejména pro dusičnany a aminokyseliny, zatímco pro amonné ionty je hlavní příjem pasivní, díky jejich vyšší příjmové rychlosti a afinitě (Dahlman et al., 2004).

Munzi et al.(2011) našel vztah mezi množstvím dodaných a extracelulárních (ale ne intracelulárních) amonných iontů navázaných na buněčné stěny (před překročením prahové hodnoty, tedy poškozením buněčné stěny a vylitím buněčného obsahu).

Obsah dusíku ve stélce lišejníků se lépe vztahuje k mokré depozici než ke koncentraci atmosférického dusíku v atmosféře. Zvýšené hodnoty koncentrace dusíku ve stélce nejspíše vycházejí z intracelulárního vylití dusičnanů a amonných iontů na znečištěných místech, takže množství vzdušného dusíku nemusí odpovídat koncentraci dusíku ve stélce lišejníku (Hyvärinen a Crittenden, 1998a).

Celková koncentrace dusíku ve stélce může záviset i na typu fotobionta, nejvyšší mají lišejníky se sinicemi, poté tripartitní lišejníky a nejnižší se nachází u zelených řas, avšak Dahlman et al. (2004) nezjistili vztah mezi absorpční schopností lišejníků a koncentrací dusíku ve stélce.

Hyvärinen a Crittenden (1998a) usuzují, že depozice dusičnanů a amonných iontů má stejný vliv na koncentraci dusíku ve stélce lišejníků. Dále tvrdí, že vzdušný oxid dusičitý koreluje s množstvím depozice amoniaku, avšak depozice amoniaku (přestože bývá ve vzduchu nejčastější) nevysvětluje obsah dusíku v lišejnících. Ve většině jejich modelů koncentrace dusíku v lišejnících vysvětlovala depozici dusičnanů jak s, tak i bez vzdušného oxidu dusičitého.

Přesná koncentrace dusíku a fosforu záleží na místě sběru vzorku a části stélky. V lišejnících na Britských ostrovech Hyvärinen a Crittenden (1998b) naměřili 0,08-1,82 % dusíku a 0,04 – 0,17 % fosforu na jednotku suché hmotnosti v lišejníku *Cladonia portentosa*. Báze lišejníků více korelovala s depozicí dusíku než vrcholy stélek, zřejmě v důsledku delší doby akumulace dusíku, lepší přístupnosti ze substrátu, případně proto, že vrchol lišejníků je místo, kde stélka přirůstá a funguje jako místo spotřeby zatímco báze je místem zásobním (Hyvärinen a Crittenden, 1998b).

Opačný jev, totiž nejvyšší koncentraci dusíku ve vrcholech stélky (díky příjmu z ovzduší), která se snižuje a poté u báze znovu stoupá (díky příjmu dusíku ze substrátu) bez ohledu na velikost u druhu *Cladonia portentosa* naměřili Ellis et al. (2004) a také Hogan et al. (2010). Zatímco se obsah dusíku ve stélkách zvyšuje, poměr C:N klesá (Munzi et al., 2013).

Hodnota koncentrace dusíku, která je ještě fyziologicky únosná, je pro lišejníky druhově specifická, záleží také na množství, nebo jestli je nadbytečný přísun opakován (Munzi et al., 2010).

Měření porušení buněčné membrány pomocí elektrické vodivosti, které nastává při vysoké koncentraci dusičnanů nebo amonných iontů, je dobrým ukazatelem stresu z nadbytečné koncentrace dusíku. Ve studii provedené Munzi et al. (2009b) na *Evernia prunastri* nastává překročení prahové koncentrace po 96 hodinách po 30 minutové aplikaci 14 g N.m<sup>-2</sup>. Munzi et al. (2011) určil jako prahovou koncentraci v *Xanthoria parietina* dvě dávky 50 mM a tři dávky 25 mM amoniaku. Zato v ročním experimentu Gaio-Oliveira et al. (2004) *X. parietina* vystavená NH<sub>4</sub>Cl neprojevovala žádné negativní účinky do prahové koncentrace 17 mM, tedy depozice 1000 kg N ha<sup>-1</sup>. za rok.

Korovité lišejníky s tenkou stélkou jsou citlivější na eutrofizaci než velké lupenité a keříčkovité lišejníky, protože jsou méně produktivní (Hauck a Wirth, 2010) a mají větší plochu vystavenou atmosférické depozici (Pinho et al., 2004; Jeran et al., 2007). Dahlman et al. (2004) lupenitým lišejníkům přisuzuje nižší příjem dusičnanů než keříčkovitým, ale srovnatelný příjem amonných iontů a aminokyselin.

## 6.2 Mechanismy tolerance eutrofizace

Existují různé mechanismy vyhýbající se nadměrnému příjmu dusíku. Pro lišejník je nutné udržet hladinu intracelulárního dusíku v mezích své fyziologické aktivity.

Musí omezit být omezena jejich absorpce, například díky nízké kationtové výměnné kapacitě (tzn., že buněčné stěny mají malou schopnost vázat amonné ionty a omezují tak jejich vstup), tato vlastnost se nachází například u nitrofytu *Xanthoria parietina*, zato na eutrofizaci citlivý acidofyt *Evernia prunastri* má vysokou výměnnou kapacitu (Gaio-Oliveira et al., 2005).

Přijaté amonné ionty musejí být asimilovány enzymatickou aktivitou, zatím je ale způsob enzymatické detoxikace amonných iontů v lišejnících téměř neznámý (Munzi et al., 2010). Jedním takovým mechanismem je schopnost poskytnout dostatečné množství uhlíkových řetězců (carbon skeletons) vzniklých při fotosyntéze pro rychlou asimilaci amoniaku do aminokyselin (Gaio-Oliveira et al., 2005).

Existuje zde pozitivní zpětná vazba, lišejníky tolerující eutrofizaci mají zvýšenou koncentraci chlorofylu *a*, proto mají vysokou fotosyntetickou kapacitu a vytváří hodně uhlíkových řetězců, což jim usnadňuje další asimilaci dusíku. Lišejníky rostoucí na stinných stanovištích tak jsou často citlivější na eutrofizaci, ale nemusí být citlivější na pH substrátu než druhy rostoucí na plném slunečním svitu, které mívají vyšší toleranci k eutrofizaci (Hauck a Wirth, 2010).

Hauck a Wirth (2010) uvádí 9 tříd tolerance lišejníků a 9 tříd světelných preferencí, u kterých nachází souvislost.

Dalším způsobem, jak zabránit toxickému hromadění amonných iontů v buňkách a přijatý dusík metabolizovat, je podle Dahlmana et al. (2003) akumulace argininu. U lišejníků zvyklých na eutrofizaci pozorovali, že zatímco celková koncentrace jak dusíku, tak sacharidů, proteinů a aminokyselin (bez argininu) ve stélce byla při aplikaci 2-3 krát vyšší, koncentrace argininu byla až 60 krát vyšší.

Lišejníky jako symbiotické organismy produkují jedinečné sekundární metabolity založené na bázi uhlíku. Některé druhy lišejníků se sekundárními metabolity (např. čeled' *Parmeliaceae*) se zdají být citlivější k eutrofizaci, než ty bez lišejníkových látek (např. *Teloschistaceae*), které mají dostatek dostupných sacharidů (Hauck, 2011).

Funkce polyaminů v celkovém metabolismu dusíku zatím není jasná, ale jako pozitivně nabitě molekuly se váží na negativně nabitě fosfolipidy, nukleové kyseliny a proteiny a přisuzuje se jim stabilizační funkce pH (Munzi et al., 2009a). Pirintsos et al. (2009) navrhli, že externí zásoby polyaminů (putrescinu, sperminu a spermidinu) pozorované u lišejníku *Evernia prunastri* snižovaly citlivost k stresu vyvolanému nadbytkem dusíku ( $14 \text{ gN.m}^{-2}$ ), pozitivní účinek na fotosyntetický aparát se projevil u spermidinu po 1 hodině a u sperminu a putrescinu po 1 dni; naopak inhibitory biosyntézy polyaminů u nitrofylních druhů jako *Xanthoria parietina* snižují toleranci k zatížení dusíkem. Munzi (2009a) však upřesňuje, že polyaminy neovlivňují integritu chlorofylu. Schopnost produkovat polyaminy, která pravděpodobně souvisí s tolerancí eutrofizace a změnami pH substrátu, je druhově specifická (Hauck a Wirth, 2010).

Také rozmanitost sekundárních metabolitů celé škály lišejníků se rychle ztrácí se zvyšující se tolerancí k eutrofizaci, i mírné zvýšení eutrofizace může způsobit ztráty biochemické rozmanitosti. Citlivé na eutrofizaci jsou například depsidy, depsidony, dibenzofurany a mastné kyseliny, naopak antrachinony a pulvinová kyselina jsou v eutrofním prostředí hojnější (Hauck, 2011).

## 8. LIŠEJNÍKY JAKO INDIKÁTORY EUTROFIZACE

Van Herk (1999) zdůrazňuje, že nelze používat pouze jednotlivé druhy k odhadu zatížení ovzduší amoniakem a upřednostňuje podíl acidofytů nebo nitrofytů na celkovém lišejníkovém společenstvu. Při používání lišejníkového druhu jako indikátoru může dojít k jeho posunu v reakci na měřenou látku v důsledku jiných faktorů (např. klimatu, vlivu dalších polutantů,...).

V prostředí, kde je nadbytek dusíku, je špatně zjistitelný rozdíl mezi nitrofytními (např. *Xanthorion*) a dusík tolerujícími druhy (např. druhy svazu *Lecanorion carpineae*) (Van Herk, 2001).

Wamelink et al. (2011) vytváří syntaxonomické sdružení pro odhad pH substrátu, odhady pro depozici dusičnanů a amonných iontů však nejsou příliš přesné a použitím prahové hodnoty, kdy se diagnostické druhy ztrácejí, vypočítává kritické zatížení, které ještě nemá vliv na vegetaci.

Mezi nejlepší indikátory vysokých koncentrací amoniaku a pH borky patří například lišejník *Physconia grisea* (Sparrus, 2007), druhy náležející do svazu *Xanthorion* jako *Phaeophyscia orbicularis* (van Herk, 2001) a *Xanthoria parietina* (Van Herk, 2001; Frati et al., 2008). Čeledi *Candelariaceae*, *Physciaceae* a *Teloschistaceae* se vyskytují i v oblastech s nejvyššími koncentracemi oxidů dusíku (maximální roční průměr až  $100 \mu\text{g NO}_x \cdot \text{m}^{-3}$ ) (Davies et al., 2007).

Eutrofizaci může indikovat i nepřítomnost druhu *Evernia prunastri* (van Herk, 2001)



## 9. ZÁVĚR

Epifytické lišejníky jsou hojné především v prostředí, kde je množství živin limitující. Avšak často se setkáváme s opačným případem, kdy místo oplývá nadbytkem živin, je eutrofizované.

Eutrofizace způsobená nadměrným přísunem dusíku a fosforu ovlivňuje celý ekosystém a její účinky jsou dobře známé. Zjišťovala jsem, jak lze pomocí epifytických lišejníků sledovat trofický stav prostředí. Zaměřila jsem se především na vliv sloučenin dusíku a v mnohem menší míře na další faktory, které jsou však pro lišejníky zásadní.

U epifytických lišejníků, rozdělených podle ekologické valence na nitrofyty, neutrofyty a acidofyty, je dobře popsána reakce na nadbytek amoniaku, sloučenin s amonnými ionty a oxidů dusíku. V oblastech, kde se zvyšují vzdušné koncentrace sloučenin dusíku, je pozorovaný úbytek acidofytů, které nahrazují nitrofyty, u vysokých koncentrací bylo zaznamenáno až vymizení lišejníkových společenstev. Reakce vždy záleží na konkrétní sloučenině, koncentraci, době působení sloučeniny a druhu lišejníku.

Z kapitoly *Vliv kombinace dusíku a fosforu na lišejníky* vyplývá, že přísun obou prvků do ekosystému způsobuje větší změny než by dokázal samotný dusík. Přiměřené a vyvážené množství dusíku a fosforu je pro lišejníky prospěšné, podporuje nárůst jejich diverzity a abundance.

Příčinou změn v lišejníkovém krytu je působení zvýšeného množství živin na fyziologii lišejníků. Množství depozice sloučenin dusíku se odráží na obsahu dusíku ve stélce, avšak záleží především na schopnosti lišejníku dusík přijmout a hospodařit s ním, což je druhově specifické. Oba symbionti lišejníku reagují na eutrofizaci jiným způsobem, na fotobionta má zřejmě dusík lepší vliv než na mykobionta, ale toto téma spojené s obecným režimem živin je příliš rozsáhlé na jasný výsledek.

Některé lišejníky tolerují eutrofizaci více než jiné. Důvody, které k tomu vedou, jsou diskutovány v kapitole *Mechanismy tolerance eutrofizace*. Patří mezi ně schopnost omezit příjem dusíku do svých buněk a přijatý dusík metabolizovat.

Nevyřešené otázky a další možný směr ve výzkumu týkající se tolerance eutrofizace u lišejníků diskutuje Hauck (2010). Patří mezi ně například téma aktivity glutaminové syntetázy, nitrátové reduktázy; genetické kontroly nad metabolismem dusíku; odlišnosti v příjmu a toleranci amoniaku, amonných iontů u různých fotobiontů nebo oddělení účinků amonných iontů a pH, atd.



## 10. POUŽITÁ LITERATURA

ASTA, J.; ERHARDT, W.; FERRETTI, M.; FORNASIER, F.; KIRSCHBAUM, U.; NIMIS, P. L.; PURVIS, O. W.; PIRINTSOS, S.; SCHEIDEGGER, C.; VAN HALUWYN, C. & WIRTH, W. (2002): Mapping lichen diversity as an indicator of environmental quality. In: NIMIS, P. L.; SCHEIDEGGER, C. & WOLSELEY, P. A. (eds.): *Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens*, p. 273–279, Kluwer Academic, Dordrecht.

ABER, J. D.; McDOWELL, W.; NADELHOFFER, K.; MAGILL, A.; BERNTSON, G.; KAMAKEA, M.; McNULTY, S.; CURRIE, W.; RUSTAD, L. & FERNANDEZ, I. (1998): Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 48(11): 921-934.

ABER, J. D.; NADELHOFFER, K. J.; STEUDLER, P. & MELILLO, J. M. (1989): Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience*, 39(6): 378-286.

AGUIAR, V. M. C.; NETO, J. A. B. & RANGEL, C. M. (2011): Eutrophication and hypoxia in four streams discharging in Guanabara Bay, RJ, Brazil, a case study. *Marine pollution bulletin*, 62(8): 1915-1919.

BARKMAN J. J. (1958): *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum, Assen. 94-139.

BATES, J. W.; BELL, J. N. B. & MASSARA, A. C. (2001): Loss of *Lecanora conizaeoides* and other fluctuations of epiphytes on oak in SE England over 21 years with declining SO<sub>2</sub> concentrations. *Atmospheric Environment*, 35(14): 2557-2568.

BENNER, J. W. & VITOUŠEK, P. M. (2007): Development of a diverse epiphyte community in response to phosphorus fertilization. *Ecology Letters*, 10(7): 628-636.

BOUWMAN, A. F.; VAN VUUREN, D. P.; DERWENT, R. G. & POSCH, M. (2002): A global analysis of acidification and eutrophication of terrestrial ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution*, 141(1-4): 349-382.

BIGGS, B. J. (2000): Eutrophication of streams and rivers: dissolved nutrient-chlorophyll relationships for benthic algae. *Journal of the North American Benthological Society*, 19(1), 17-31.

CAPE, J. N.; VAN DER EERDEN, L. J.; SHEPPARD, L. J.; LEITH, I. D. & SUTTON, M. A. (2009): Evidence for changing the critical level for ammonia. *Environmental Pollution*, 157(3): 1033-1037.

CARPENTER, S. R. CARACO, N. F.; CORRELL, D. L.; HOWARTH, R. W.; SHARPLEY, A. N. & SMITH, V. H. (1998): Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological applications*, 8(3): 559-568.

CRITTENDEN, P. D. (1996): The effect of oxygen deprivation on inorganic nitrogen uptake in an Antarctic macrolichen. *The Lichenologist*, 28(4): 347-354.

DAHLMAN, L.; PERSSON, J.; NÄSHOLM, T. & PALMQVIST, K. (2003): Carbon and nitrogen distribution in the green algal lichens *Hypogymnia physodes* and *Platismatia glauca* in relation to nutrient supply. *Planta*, 217(1): 41-48.

DAHLMAN, L.; PERSSON, J.; PALMQVIST, K. & NÄSHOLM, T. (2004): Organic and inorganic nitrogen uptake in lichens. *Planta*, 219(3): 459-467.

DAVIES, L.; BATES, J. W.; BELL, J. N. B.; JAMES, P. W. & PURVIS, O. W. (2007): Diversity and sensitivity of epiphytes to oxides of nitrogen in London. *Environmental Pollution*, 146(2): 299-310.

DAVIS, T. W.; BERRY, D. L.; BOYER, G. L. & GOBLER, C. J. (2009): The effects of temperature and nutrients on the growth and dynamics of toxic and non-toxic strains of *Microcystis* during cyanobacteria blooms. *Harmful algae*, 8(5): 715-725.

ELLIS, C. J.; CRITTENDEN, P. D. & SCRIMGEOUR, C. M. (2004): Soil as a potential source of nitrogen for mat-forming lichens. *Canadian Journal of Botany*, 82(1): 145-149.

ELLIS, C. J. & COPPINS, B. J. (2010): Integrating multiple landscape-scale drivers in the lichen epiphyte response: climatic setting, pollution regime and woodland spatial-temporal structure. *Diversity and Distributions*, 16(1): 43-52.

ELSER, J. J.; BRACKEN, M. E. S.; CLELAND, E. E.; GRUNER, D. S.; HARPOLE, W. S.; HILLEBRAND, H.; NGAI, J. T.; SEABLOOM, E. W.; SHURIN, J. B. & SMITH, J. E. (2007): Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, 10(12): 1135-1142.

FALKENGREN-GRERUP, U. & DIEKMANN, M. (2003): Use of a gradient of N-deposition to calculate effect-related soil and vegetation measures in deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 180(1): 113-124.

FERM, M. (1998). Atmospheric ammonia and ammonium transport in Europe and critical loads: a review. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 51(1): 5-17.

FRATI, L.; CAPRASECCA, E.; SANTONI, S.; GAGGI, C.; GUTTOVA, A.; GAUDINO, S.; PATI, A.; ROSAMILIA, S.; PIRINTSOS S. A. & LOPPI, S. (2006): Effects of NO<sub>2</sub> and NH<sub>3</sub> from road traffic on epiphytic lichens. *Environmental Pollution*, 14(1): 58-64.

FRATI, L.; SANTONI, S.; NICOLARDI, V.; GAGGI, C.; BRUNIALTI, G.; GUTTOVA, A.; GAUDINO, S.; PATI, A.; PIRINTSOS, S. A. & LOPPI, S. (2007): Lichen biomonitoring of ammonia emission and nitrogen deposition around a pig stockfarm. *Environmental Pollution*, 146(2): 311-316.

FRATI, L.; BRUNIALTI, G. & LOPPI, S. (2008): Effects of reduced nitrogen compounds on epiphytic lichen communities in Mediterranean Italy. *Science of the total environment*, 407(1): 630-637.

GADSDON, S. R.; DAGLEY, J. R.; WOLSELEY, P. A. & POWER, S.A. (2010): Relationships between lichen community composition and concentrations of NO<sub>2</sub> and NH<sub>3</sub>. *Environmental Pollution*, 158(8): 2553-2560.

GAIO-OLIVEIRA, G.; DAHLMAN, L.; PALMQVIST, K. & MAQUAS, C. (2004): Ammonium uptake in the nitrophytic lichen *Xanthoria parietina* and its effects on vitality and balance between symbionts. *The Lichenologist*, 36(1): 75-86.

GAIO-OLIVEIRA, G.; DAHLMAN, L.; PALMQVIST, K.; MARTINS-LOUÇÃO, M. A. & MÁGUAS, C. (2005): Nitrogen uptake in relation to excess supply and its effects on the lichens *Evernia prunastri* (L.) Ach. and *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. *Planta*, 220(5): 794-803.

GOMBERT, S.; ASTA, J. & SEAWARD, M. R. D. (2003): Correlation between the nitrogen concentration of two epiphytic lichens and the traffic density in an urban area. *Environmental Pollution*, 123(2): 281-290.

GORDON, C.; WYNN, J. M. & WOODIN, S. J. (2001). Impacts of increased nitrogen supply on high Arctic heath: the importance of bryophytes and phosphorus availability. *New Phytologist*, 149(3): 461-471.

HAUCK, M. (2010): Ammonium and nitrate tolerance in lichens. *Environmental Pollution*, 158(5): 1127-1133.

HAUCK, M. (2011): Eutrophication threatens the biochemical diversity in lichens. *Lichenologist*, 43(2): 147.

HAUCK, M. & WIRTH, V. (2010): Preference of lichens for shady habitats is correlated with intolerance to high nitrogen levels. *The Lichenologist*, 42(4): 475-484.

- HAWKSWORTH, D. L. & ROSE, L. (1970): Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens. *Nature*, 227(5254): 145-8.
- HOGAN, E. J., MINNULLINA, G.; SMITH, R. I. & CRITTENDEN, P. D. (2010): Effects of nitrogen enrichment on phosphatase activity and nitrogen: phosphorus relationships in *Cladonia portentosa*. *New Phytologist*, 186(4): 911-925.
- HOWARTH, R. W. & MARINO, R. (2006): Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: evolving views over three decades. *Limnology and Oceanography*, 51(1): 364-376.
- HYVÄRINEN, M. & CRITTENDEN, P. D. (1998a): Relationships between atmospheric nitrogen inputs and the vertical nitrogen and phosphorus concentration gradients in the lichen *Cladonia portentosa*. *New Phytologist*, 140(3): 519-530.
- HYVÄRINEN, M. & CRITTENDEN, P. D. (1998b): Growth of the cushion-forming lichen, *Cladonia portentosa*, at nitrogen-polluted and unpolluted heathland sites. *Environmental and Experimental Botany*, 40(1): 67-76.
- LARSEN, R. S.; BELL, J. N. B.; JAMES, P. W.; CHIMONIDES, P. J.; RUMSEY, F. J.; TREMPER, A. & PURVIS, O. W. (2007): Lichen and bryophyte distribution on oak in London in relation to air pollution and bark acidity. *Environmental pollution*, 146(2): 332-340.
- LOPPI, S. & PIRINTSOS, A. P. (2000): Effect of dust on epiphytic lichen vegetation in the Mediterranean area (Italy and Greece). *Israel Journal of Plant Sciences*, 48(2): 91-95.
- LOPPI, S. & FRATI, L. (2004): Influence of tree substrate on the diversity of epiphytic lichens: comparison between *Tilia platyphyllos* and *Quercus ilex* (central Italy). *The Bryologist*, 107(3): 340-344.
- JERAN, Z.; MRAK, T.; JAČIMOVIĆ, R.; BATIČ, F.; KASTELEC, D.; MAVSAR, R. & SIMONČIČ, P. (2007): Epiphytic lichens as biomonitors of atmospheric pollution in Slovenian forests. *Environmental Pollution*, 146(2): 324-331.
- MCCUNE, B. & CALDWELL, B. A. (2009): A single phosphorus treatment doubles growth of cyanobacterial lichen transplants. *Ecology*, 90(2): 567-570.
- MUNZI, S.; PIRINTSOS, S. A. & LOPPI, S. (2009a): Chlorophyll degradation and inhibition of polyamine biosynthesis in the lichen *Xanthoria parietina* under nitrogen stress. *Ecotoxicology and environmental safety*, 72(2): 281-285.

MUNZI, S.; PISANI, T. & LOPPI, S. (2009b): The integrity of lichen cell membrane as a suitable parameter for monitoring biological effects of acute nitrogen pollution. *Ecotoxicology and environmental safety*, 72(7):

MUNZI, S.; PISANI, T.; PAOLI, L. & LOPPI, S. (2010): Time-and dose-dependency of the effects of nitrogen pollution on lichens. *Ecotoxicology and environmental safety*, 73(7): 1785-1788.

MUNZI, S.; LOPPI, S.; CRUZ, C. & BRANQUINHO, C. (2011): Do lichens have “memory” of their native nitrogen environment?. *Planta*, 233(2): 333-342.

MUNZI, S.; PISANI, T.; PAOLI, L.; RENZI, M. & LOPPI, S. (2013): Effect of nitrogen supply on the C/N balance in the lichen *Evernia prunastri* (L.) Ach. *Turk J Biol*, 37: 165-170.

NASH, T. H. (ed.) (2008): Lichen biology. 2nd edition. *Cambridge University Press*.

NIELSEN, S. L.; SAND-JENSEN, K.; BORUM, J. & GEERTZ-HANSEN, O. (2002). Phytoplankton, nutrients, and transparency in Danish coastal waters. *Estuaries*, 25(5), 930-937.

NIMIS, P. L.; CASTELLO, M. & PEROTTI, M. (1990): Lichens as biomonitors of sulphur dioxide pollution in La Spezia (Northern Italy). *The Lichenologist*, 22(3): 333-344.

NIXON, S. W. (1995): Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia*, 41(1): 199-219.

PAOLI, L.; PIRINTSOS, S. A.; KOTZABASIS, K.; PISANI, T.; NAVAKOUDIS, E. & LOPPI, S. (2010): Effects of ammonia from livestock farming on lichen photosynthesis. *Environmental Pollution*, 158(6): 2258-2265.

PILKINGTON, M. G.; CAPORN, S. J.; CARROLL, J. A.; CRESSWELL, N.; LEE, J. A.; EMMETT, B. A. & BAGCHI, R. (2007): Phosphorus supply influences heathland responses to atmospheric nitrogen deposition. *Environmental pollution*, 148(1): 191-200.

PINHO, P.; AUGUSTO, S.; BRANQUINHO, C.; BIO, A.; PEREIRA, M. J.; SOARES, A. & CATARINO, F. (2004): Mapping lichen diversity as a first step for air quality assessment. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 49(1-3): 377-389

PINTO-COELHO, R. M. & BEZERRA-NETO, J. F. (2005). Effects of eutrophication on size and biomass of crustacean zooplankton in a tropical reservoir. *Brazilian Journal of Biology*, 65(2), 325-338.

PIRINTSOS, S. A.; MUNZI, S.; LOPPI, S. & KOTZABASIS, K. (2009): Do polyamines alter the sensitivity of lichens to nitrogen stress?. *Ecotoxicology and environmental safety*, 72(5): 1331-1336.

PITCAIRN, C. E. R.; SKIBA, U. M.; SUTTON, M. A.; FOWLER, D.; MUNRO R. & KENNEDY, V. (2002): Defining the spatial impacts of poultry farm ammonia emissions on species composition of adjacent woodland groundflora using Ellenberg Nitrogen Index, nitrous oxide and nitric oxide emissions and foliar nitrogen as marker variables. *Environmental Pollution*, 119(1): 9-21.

PURVIS, O. W.; TITTLE, I.; CHIMONIDES, P. D. J.; BAMBER, R.; HAYES, P. A.; JAMES, P. W.; RUMSEY, F. J. & READ, H. (2010): Long-term biomonitoring of lichen and bryophyte biodiversity at Burnham Beeches SAC and global environmental change. *Systematics and Biodiversity*, 8(2): 193-208.

RA, H. S. Y.; GEISER, L. H. & CRANG, R. F. E. (2005): Effects of season and low-level air pollution on physiology and element content of lichens from the US Pacific Northwest. *Science of the total environment*, 343(1): 155-167.

RICHARDSON, K. & JØRGENSEN, B. (1996): Eutrophication: definition, history and effects. *Coastal and Estuarine Studies*, 52: 1-19.

SCHINDLER, D. W. (1974): Eutrophication and recovery in experimental lakes: implications for lake management. *Science*, 184(4139): 897-899.

SCHINDLER, D. W. (2006) Recent advances in the understanding and management of eutrophication. *Limnol. Oceanogr.* 51, 356–363

SHARPLEY, A. N. (1985): Depth of surface soil-runoff interaction as affected by rainfall, soil slope, and management. *Soil Science Society of America Journal*, 49(4): 1010-1015.

SMITH, V. H. (1982): The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: an empirical and theoretical analysis. *Limnol. Oceanogr.* 27(6), 1101-1112.

SMITH, V. H.; TILMAN, G. D. & NEKOLA, J. C. (1999): Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental pollution*, 100(1): 179-196.

SPAGNUOLO, V.; ZAMPELLA, M.; GIORDANO, S. & ADAMO, P. (2011): Cytological stress and element uptake in moss and lichen exposed in bags in urban area. *Ecotoxicology and environmental safety*, 74(5): 1434-1443.



SPARRIUS, L. B. (2007): Response of epiphytic lichen communities to decreasing ammonia air concentrations in a moderately polluted area of The Netherlands. *Environmental Pollution*, 146(2): 375-379.

SVOBODA, D.; PEKSA, O. & VESELÁ, J. (2010): Epiphytic lichen diversity in central European oak forests: Assessment of the effects of natural environmental factors and human influences. *Environmental pollution*, 158(3): 812-819.

SVOBODA, D.; PEKSA, O. & VESELÁ, J. (2011): Analysis of the species composition of epiphytic lichens in Central European oak forests. *Preslia* 83: 129–144.

TILMAN, D. & WEDIN, D. (1991). Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. *Ecology*, 72(3): 1038-1049

THOMAS, R. Q.; CANHAM, C. D.; WEATHERS, K. C. & GOODALE, C. L. (2009): Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience*, 3(1): 13-17.

TROOST, T. A.; BLAAS, M. & LOS, F. J. (2013): The role of atmospheric deposition in the eutrophication of the North Sea: A model analysis. *Journal of Marine Systems*, 125: 101-112.

VAN DOBBEN, H. F. & TER BRAAK, C. J. F. (1998): Effects of atmospheric NH<sub>3</sub> on epiphytic lichens in the Netherlands: the pitfalls of biological monitoring. *Atmospheric Environment*, 32(3): 551-557.

VAN DOBBEN, H. F. & TER BRAAK, C. J. F. (1999): Ranking of epiphytic lichen sensitivity to air pollution using survey data: a comparison of indicator scales. *The Lichenologist*, 31(1): 27-39.

VAN DOBBEN, H. F.; WOLTERBEEK, H. T.; WAMELINK, G. W. W. & TER BRAAK, C. J. F. (2001): Relationship between epiphytic lichens, trace elements and gaseous atmospheric pollutants. *Environmental Pollution*, 112(2): 163-169.

VAN DOBBEN, H. F.; VAN HINSBERG, A.; SCHOUWENBERG, E. P. A. G.; JANSEN, M.; MOL-DIJKSTRA, J. P.; WIEGERS, H. J. J.; KROS, J. & DE VRIES, W. (2006): Simulation of critical loads for nitrogen for terrestrial plant communities in The Netherlands. *Ecosystems*, 9(1): 32-45.

VAN HERK, C. M. (1999): Mapping of ammonia pollution with epiphytic lichens in the Netherlands. *The Lichenologist*, 31(1): 9-20.

VAN HERK, C. M. (2001): Bark pH and susceptibility to toxic air pollutants as independent causes of changes in epiphytic lichen composition in space and time. *The Lichenologist*, 33(5): 419-442.

VAN HERK, C. M.; APTROOT, A. & VAN DOBBEN, H. F. (2002): Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming. *The Lichenologist*, 34(2): 141-154.

VAN HERK, C. M.; MATHIJSSSEN-SPIEKMAN, E. A. M. & DE ZWART, D. (2003): Long distance nitrogen air pollution effects on lichens in Europe. *The Lichenologist*, 35(4): 347-359.

VITOUSEK, P. M., ABER, J. D.; HOWARTH, R. W.; LIKENS, G. E.; MATSON, P. A.; SCHINDLER, D. W.; SCHLESINGER, W. H. & TILMAN, D. G. (1997): Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological applications*, 7(3): 737-750.

WAMELINK, G. W. W.; GOEDHART, P. W.; MALINOWSKA, A. H.; FRISSEL, J. Y.; WEGMAN, R. J. M.; SLIM, P. A. & VAN DOBBEN, H. F. (2011): Ecological ranges for the pH and NO<sub>3</sub> of syntaxa: a new basis for the estimation of critical loads for acid and nitrogen deposition. *Journal of Vegetation Science*, 22(4): 741-749.

WEISS, M.; HOBBIE, S. E. & GETTEL, G. M. (2005): Contrasting responses of nitrogen-fixation in arctic lichens to experimental and ambient nitrogen and phosphorus availability. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37(3): 396-401.

WOLSELEY, P. A.; JAMES, P. W.; THEOBALD, M. R. & SUTTON M. A. (2006): Detecting changes in epiphytic lichen communities at sites affected by atmospheric ammonia from agricultural sources. *The Lichenologist*, 38(2): 161-176.

#### INTERNETOVÉ ZDROJE

APIS: Air Pollution Information System. [cit. 15. 6. 2014] Dostupné z: <http://www.apis.ac.uk/>

FAO (2013): FAO Statistical Yearbook 2013: World food and agriculture. [cit. 2014-08-17]. Dostupné z: <http://www.fao.org/docrep/018/i3107e/i3107e.PDF>

Directive 2008/50/EC of the European parliament and of the council of 21 May 2008 on ambient air quality and cleaner air for Europe [cit. 15. 6. 2014] Dostupné z: <http://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:32008L0050&from=EN>

WHO (2002): Eutrophication and health. [cit. 15. 6. 2014] Dostupné z: <http://www.ypeka.gr/LinkClick.aspx?fileticket=mb9Q7Nzw5iI%3D&tabid=250&language=el-GR>