

Ekologie a fyziologie lišejníků

Mgr. Michaela Bednaříková

Oddělení fyziologie a anatomie rostlin, Laboratoř fotosyntetických procesů

bednarikova.mm@gmail.com



Lišejníky (lichenizované houby)

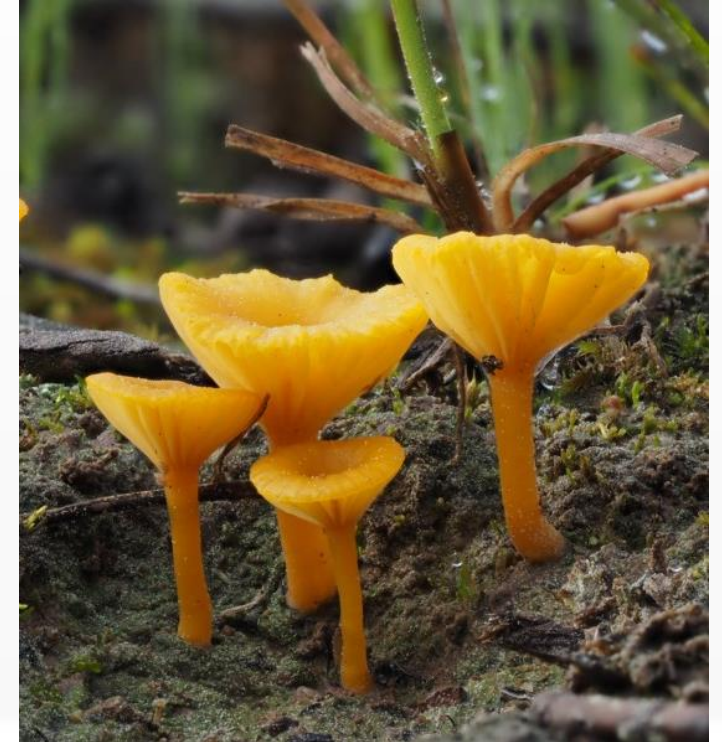
- **Mykobiont:** Ascomycetes – 18 000 druhů, Basidiomycetes – 50
 - Obvykle neschopný samostatného života



Lobaria amplissima



Multiclavula mucida



Lichenomphalia chromacea

Lišejníky (lichenizované houby)

- **Fotobiont** (85% zelená řasa – *Trebouxia*,... ; 10% cyanobakterie – *Nostoc*,..., 5% oboje)
 - *Cephalodia* – menší útvary u některých lišejníků obsahující cyanobakteriálního symbionta – fixace vzdušného dusíku



Peltigera praetextata



Nephroma arcticum



Xanthoria elegans

Morfologie

- Korovitá
 - Šupinatá
 - Leprózní (soredia)
- Lupenitá
- Keříčkovitá



Placopsis contortuplicata



Cladonia sp.



Lepraria sp.



Dermatocarpon polyphyllizum



Usnea antarctica



10.0μm

Parmotrema sp.

Stavba stélky

- Homomernická X Heteromernická
- **Horní korová vrstva (UC)** – upper cortex, tužší, sklerotizované hyfy, obsahují barevné pigmenty, zabraňuje zbytečným ztrátám vody
- **Medula (dřeň)** – obs. vrstvu fotobionta, dlouhobuněčné hyfy, vzduchové bubliny, tlustostěnné hyfy definují tvar
- **Spodní korová vrstva (LC)** – lower cortex, zadržování kapilární vody, silně pigmentovaná, většinou u foliózních lišejníků
- Rhiziny, přichytné orgány, vláknité výrůstky,...
- Cyfely, pseudocyfely (praskliny v kůře) - hydrofobní struktury, výměna plynů ve stélce



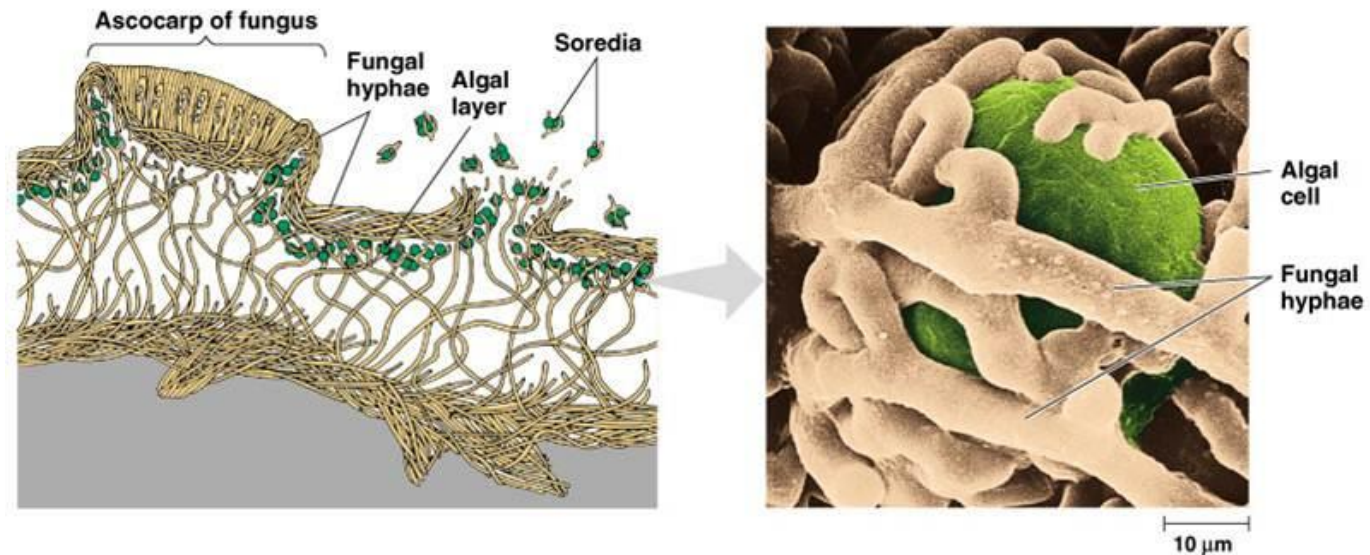
„Celek je více než součet částí.“

- **Fotobiont** – fotosyntéza, dodává organické látky (až 80% je pro houbu)
- **Mykobiont** – struktura, ochrana před vnějšími vlivy, voda a minerály, absorpce cukrů z fotobionta (difuze nebo haustoria – kontakt s hyfou)
- **Pionýrské organismy** – holé skály, zdi, povrch stromů, extrémní podmínky
- Zisk živin – déšť, seaspray, prach, půda (ne stromy, dřevo)
- Velmi odolné – teplota, ozáření, UV, nedostatek vody, málo živin, zpevňují půdu (pouště, písky)
- Některé druhy citlivé na znečištění ovzduší, kontaminaci těžkými kovy nebo specifické požadavky na chemismus substrátu – bioindikátory (provazovka,...)

Růst lišejníků

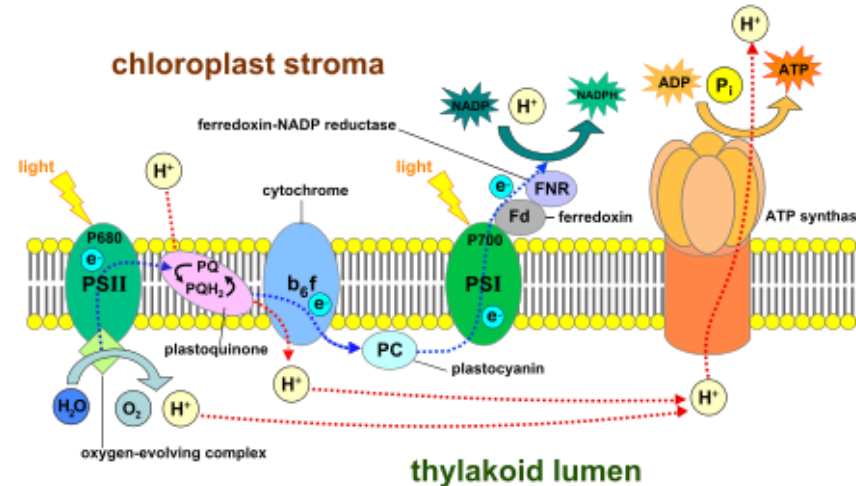
- Rychlost růstu obvykle 1-10 mm/rok
- Nejvíc ovlivněna **dostupností vody** a zářením
- Teplota méně důležitá: nad $+25^{\circ}\text{C}$ – zpomalení růstu kvůli zvýšení respirace, ale fotosyntéza u Antarktických lišejníků i v -15°C
- Rozmnožování nejčastěji vegetativní (úlomky, soredia)
- Pohlavně pouze mykobiont (apothecia, perithecia), který pak opět musí potkat fotobionta

- **Fotosyntéza vs. respirace**



Fotosyntéza

- Fotobiont (řasa, cyanobakterie)
- Zachycení **světelné energie** světlosběrnými anténami, přenesení na reakční centra fotosystému, přeměna na **energii chem. vazeb** (ATP, NADPH), jejich využití při fixaci CO_2



➤ Vliv:

- **Světlo** – limitující faktor (intenzita, spektrum, které pronikne k vrstvě fotobionta)
- **Teplota** – vysoká – snížená integrita membrán, nízká – zpomalení aktivity enzymů
- **Voda** – donor H a elektronů; max. fotosyntéza 80-95% RWC
- **Koncentrace CO_2** – vzduch 0.02 - 0.03%; s vyšší koncentrací se fotosyntetická aktivita zvyšuje až do nasycení (0.06 - 0.4%).



Respirace

- ▶ Řízená spotřeba E uložené v sacharidech (mitochondrie)
- ▶ Na světle i ve tmě, fotosyntéza pouze na světle
- ▶ Spotřeba O_2 , uvolňování CO_2 , vznik H_2O , ATP, redukovaný NADH, teplo
- ▶ Lišejníky: velmi nízká fotosyntéza i za optimálních podmínek (fixace CO_2 10-100x pomaleji než u většiny vyšších rostlin)
 - ▶ Většina biomasy mykobiont, malý podíl buněk fotobionta
 - ▶ Recyklace velkého množství CO_2 of mykobionta (respirace)



Usnea aurantiaco-atra



Xanthoria elegans

Sekundární metabolity

- Tvořené mykobiontem
- Horní korová vrstva – barevné pigmenty (př. parietin - oranžový, kyselina usnová a kyselina vulpinová – žlutá)
- Často krystaly v apoplastu (mimo buňky)
- Většina sek. metabolitů bezbarvá!
- Odolnost vůči UV (kys. usnová), fotoinhibici, chladu, mrazu, vysychání
- Pokud bez pigmentů v horním kortexu, zelenošedá barva
 - Hydratace -> zprůhlednění UC a odhalení fotobionta (ochrana před fotoinhibicí)



Letharia vulpina

Sekundární metabolity

- Ochrana **proti herbivorům** – vrstva oxalacetátu na povrchu (hořká chuť), kys. vulpinová – zpomalení metabolismu larev můr a měkkýšů
- *Letharia vulpina* – trávení lišek, vlků v severní Evropě
- Kyselina usnová, k. evernová,... - dermatitidy, alergické reakce, podráždění
- Severní Amerika a *Xanthoparmelia chlorochroa*:
 - Sobi – pokud nuceni opustit obvyklý areál do nižších nadm. výšek – začínají spásat *X. chlorochroa*
 - Jeleni – nedostatek potravy v období sucha, spásají *X. chlorochroa*
 - Kyselina salazinová – cytotoxicita, silné antioxidační vlastnosti. Způsobuje degenerativní poškození svalů, ataxie, slabost, následná dehydrace a úhyn

Vodní režim

Vyšší rostliny

- Příjem vody kořeny (i z velké hloubky), rozvod do celé rostliny
- Velmi dobrá obrana PROTI ztrátám vody (tuhé listy, kutikula, trichomy, uzavírání průduchů, CAM, ...)
- Přežití sucha ve formě semen
- Nevratné poškození při velké dehydrataci i při zaplavení (inhibice aerobního dýchání)
- Snížení vodivosti cév v nižších teplotách (vyšší viskozita)
- Výpar z listů napomáhá nasávání vody z půdy

Lišejníky

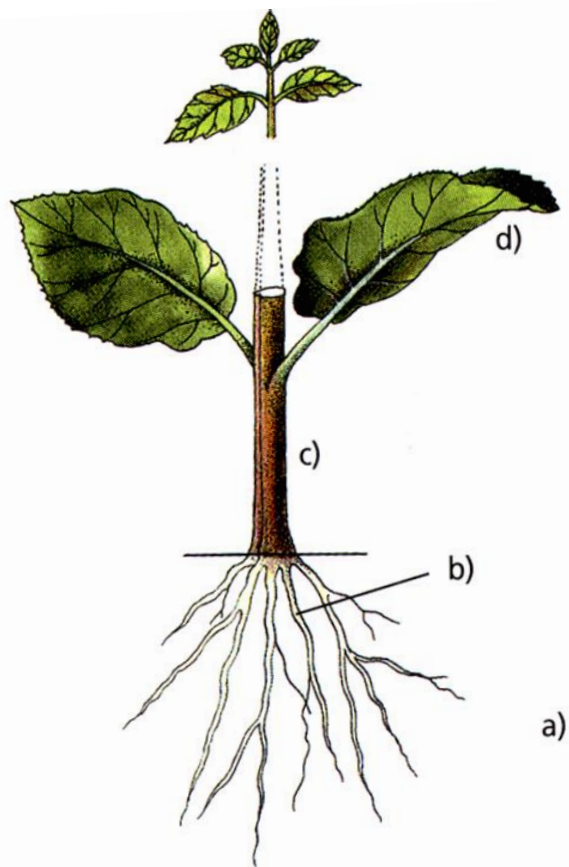
- Dokáží se vyrovnat s téměř úplnou ztrátou vody (97 % obsahu vody)
- Žádné cévní svazky, příjem vody celým povrchem
- Neumí regulovat obsah vody ve stélce
- Velmi rychlá absorpce vody, ale také rychlé ztráty
- Horní korovitá vrstva – omezuje ztráty
- Spodní houbovitá část – zásobník vody

Poikilohydrie

- Organismy nejsou schopny aktivně řídit obsah vody
 - **Rozdíl tlaku** vodní páry mezi pletivem a přilehlou atmosférou
 - **Rezistence** pro pohyb vody uvnitř stélky – kůra, dřev, buněčná stěna houby
- Inhibice fotosyntézy a respirace v suchém stavu, rychlá aktivace při opětovném navlhčení (tající sníh, déšť, mlha)
- Obvykle pomalý růst, ale větší odolnost
- Rychlost příjmu/ztráty vody – druhově specifická: anatomie, morfologie, barva stélky, schopnost zadržet vodu

- Nepropustná horní korová vrstva (obdoba kutikuly u vyšších r., snížení výparu)
- Pórovitý, hygroskopický povrch – získá vodu ze vzduchu
- Rhiziny – napomáhají získat vodu ze substrátu

Vodní potenciál



Obr. 5.137 Vodní potenciály v půdě a v jednotlivých částech rostliny: (a) vlhká půda (-0,1 MPa), (b) kořeny (až -0,4 MPa), (c) dřevo (až -1,5 MPa), (d) listy (až -2,5 MPa).

- Rozdíl potenciální E chemicky čisté vody a vody v médiu (buňce)
- U některých lišejníků je fotosyntéza aktivována příjmem vodních par i za v.p. -25 MPa (v zemědělství obvykle bod trvalého vadnutí při v.p. -1,5 MPa)
- **Celkový vodní potenciál** – síly poutající vodu v organismu:
 - **gravitační v.p.** – působení gravitace
 - **matriční v.p.** – vazba vody v mezibuněčných prostorech
 - **tlakový v.p.** – rozdíl mezi tlakem vody v buňce a tlakem atmosférickým
 - **osmotický v.p.** – osmotický tlak (množství a osmotická aktivita látek v roztoku)

Změny v lišejnících během vysychání

- Změna **optických vlastností** stélky (redukce ozáření fotobionta), snížení fotosyntetické aktivity (nedostatek vody pro fotosyntézu)
- **Svinování stélek**: nižší ozáření, snížení odparu vody – menší proudění vzduchu nad povrchem stélky
- Produkce **antioxidačních** enzymů a substrátů (SOD, askorbát,...), podobně jako při stresu nízkou teplotou
- Produkce látek stabilizujících membrány (ribitol, manitol, glutahion)
- Aktivace **xanthofylového cyklu** – ochrana před ozářeními, teplotní disipace zeaxanthinu, tvorba vody (cyanobakterie xantofylový cyklus nemají)

Fotosyntéza poikilohydrických organismů

- ▶ Fotosyntetická aktivita závisí na dostupnosti vody (donor vodíku – protonový gradient ATP syntázy, doplnění elektronu do PSII)
 - ▶ **Řasové lišejníky** – pro aktivaci stačí vodní pára (vlhký deštný les,...)
 - ▶ **Cyanolišejníky** – potřebují tekutou vodu (déšť, roztátý sníh,...)
- ▶ Nedostatek vody - snížení fotosyntézy, inhibice enzymů, vyšší teplotní disipace
- ▶ **Suprasaturace** - snížení efektivity fotosyntézy při vysokém obsahu vody ve stélce (80% obsahu vody, v.p. = 0)
- ▶ Po rehydraci – obnovení fotosyntézy během několika minut, plně aktivní za 20h
- ▶ Někdy aktivace i pod sněhem (řasové lišejníky) – ochrana před větrem a extrémním mrazem

Hygroskopické pohyby

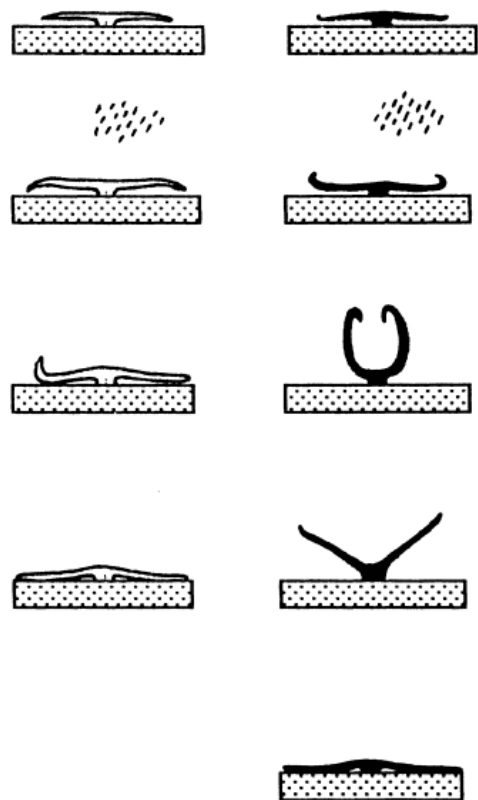


Fig. 1 The thallus behaviour of *Lasallia pustulata* (white) and *Umbilicaria spodochoa* (black) during precipitation, from an initially dry thallus (uppermost), via first response to precipitation, to final rest in the soaked state (lowermost) (spotted black rock substrate)

- Způsobeny bobtnáním buněčné stěny
- Důležitá vlastnost v ekosystému
 - **Kompetice:** *Umbilicaria spodochoa* – po ovlhčení výrazně svine okraje (může být i celá stélka vertikální), pak se opět narovná. Plně hydrovaná stélka je pak plochá a většinou NAD případnými konkurenty.
 - **Ochrana:** svinutí okrajů při vysychání – nižší ozáření, ochrana fotobionta



Metody měření lišejníků

Výměna plynů

- Fixace CO₂ - výměna plynů jako měřítko fotosyntetické aktivity a respirace
- Dlouhodobá měření v přirozených/kontrolovaných podmínkách
- Současně další měření – T, ozáření, vlhkost vzduchu, fotosyntéza, ...
- Pokles – suprasaturace vodou (ztížená difuze plynů stélkou)

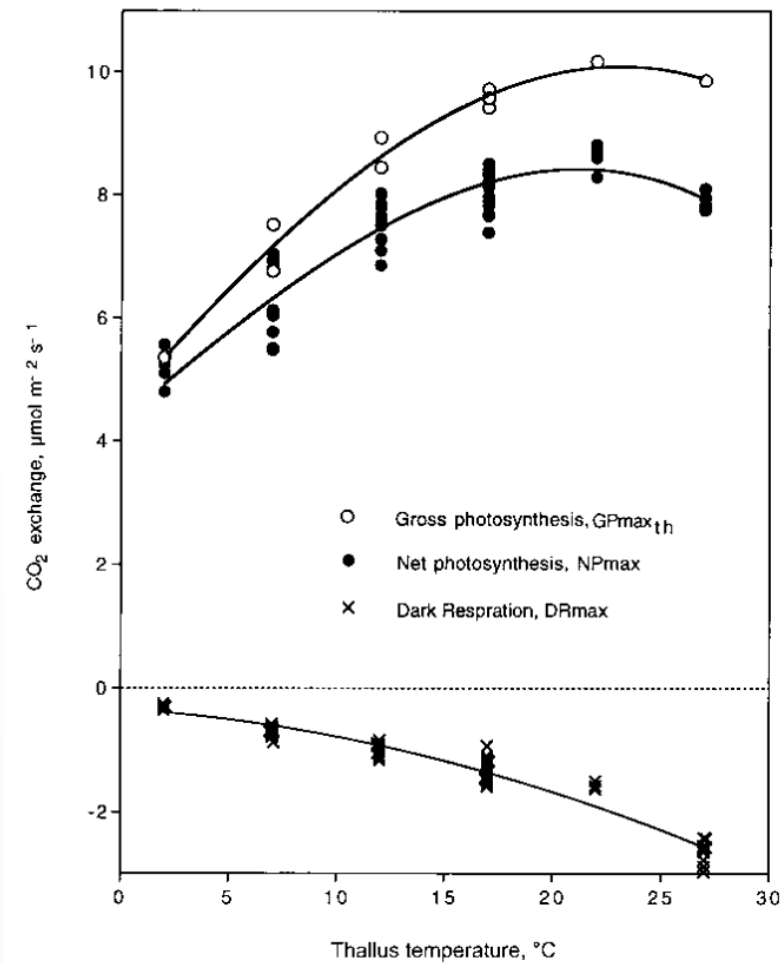
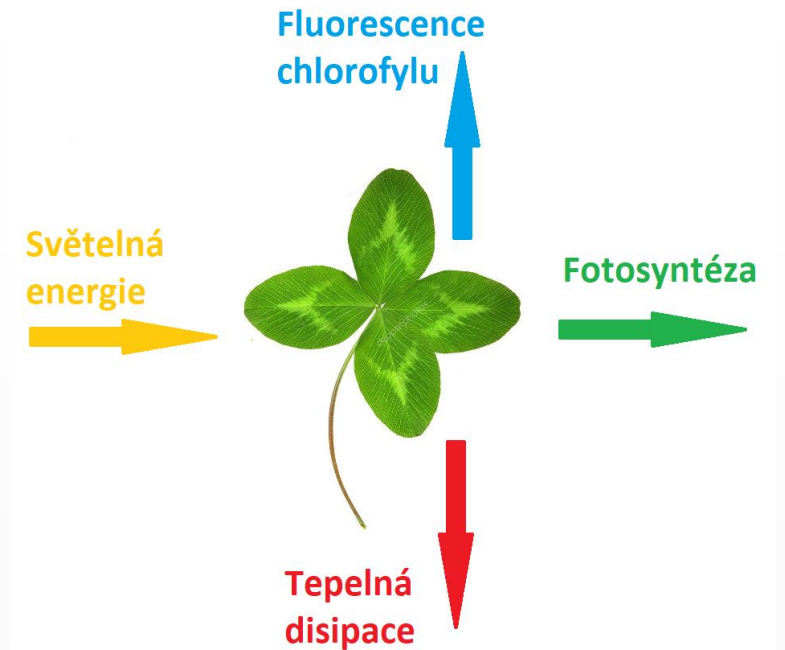


Fig. 10. The dependence of maximal gross photosynthesis (GPmax_{th}, theoretical maximal gross photosynthesis at saturating PPFD and optimal WC), maximal net photosynthesis (NPmax, highest measured rates at saturating PPFD and optimal WC), and maximal dark respiration (DRmax, highest measured rates at high WC) on thallus temperature for *Lecanora muralis* (fall 1995). Generated from light-response curves at different temperatures and WC.

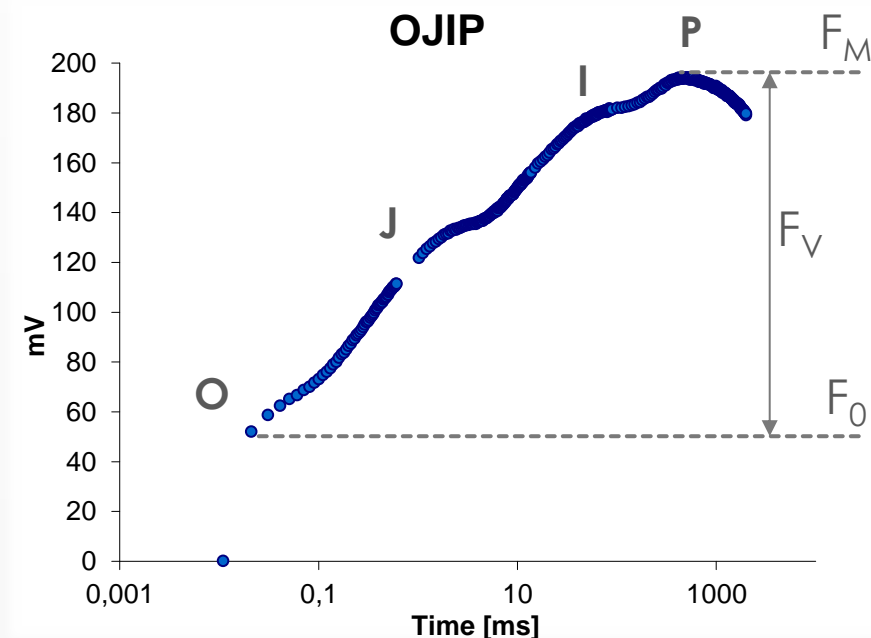
Fluorescence chlorofylu a

- Absorpce energie dopadajícího záření chlorofylem a, následná emise záření s vyšší vlnovou délkou
- Absorbovaná E:
 - 80% fotosyntéza
 - 15% tepelná disipace
 - 3-5% chl. Fluorescence
- Rychlost toku E v membráně thylakoidu, spotřeba E při fixaci CO_2 , určení E spotřebované na teplotní disipaci a ochranu membrány thylakoidu před poškozením



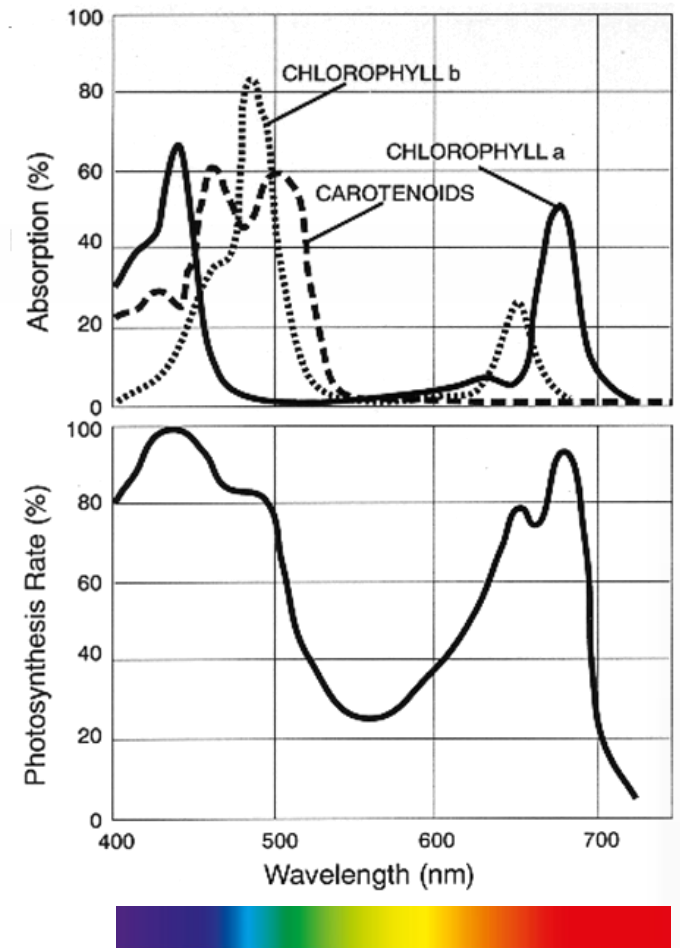
Rychlá kinetika fluorescence chlorofylu (OJIP)

- **O** – origin, RC plně oxidované, = F_0
- **O-J** fotochemická fáze
- **J-I-P** termální fáze
- **P** – max ChlF, = F_p (úplná redukce primárních el. akceptorů v PSII - Q_A)
- F_V/F_M – základní fluorescenční poměr, indikátor stresu/poškození reakčních center PSII, max 0.83
- F_0 – základní fluorescence (10 min zatemnění)



Spektrální reflektance

- = odrazivost elektromagn. záření vegetací
- 60% IR (700 – 1000 nm), 20% VIS (400 -700 nm)
- Vliv na reflektanci:
 - Uspořádání vegetačního krytu, jednotlivých částí rostlin (zejm. u remote sensing)
 - Obsah vody
 - Obsah pigmentů (chlorofyl, karotenoidy, flavonoidy)
 - Zdravotní stav vegetace
- **NDVI** – normalizovaný rozdílový vegetační index $(\text{NIR}-\text{VIS})/(\text{NIR}+\text{VIS})$, přítomnost, kvantifikace zelené vegetace
- **PRI** – fotochemický reflektanční index (změny karotenoidů – xantofyl,..., indikace efektivity využití světla ve fotosyntéze, rychlosti příjmu CO_2)





Pokus

- ▶ *Xanthoria elegans*
- ▶ *Usnea antarctica*
- ▶ *Lobaria pulmonaria*
- ▶ *Peltigera praetextata*

Srovnání OJIP, spektrální reflektance před a po hydrataci

Rychlost vysychání





Vysychací experimenty

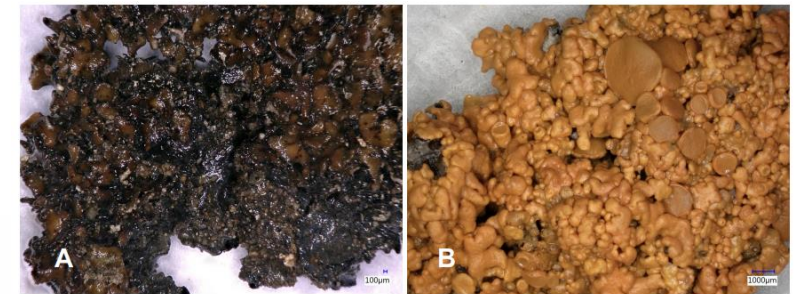
The effect of upper cortex absence on spectral reflectance indices in Antarctic lichens during thallus dehydration

Alla Orekhova, Michaela Marečková, Jana Hazdrová, Miloš Barták*

Laboratory of Photosynthetic Processes, Section of Plant Physiology and Anatomy, Department of Experimental Biology, Faculty of Science, Masaryk University, Kamenice 5, 625 00 Brno, Czech Republic

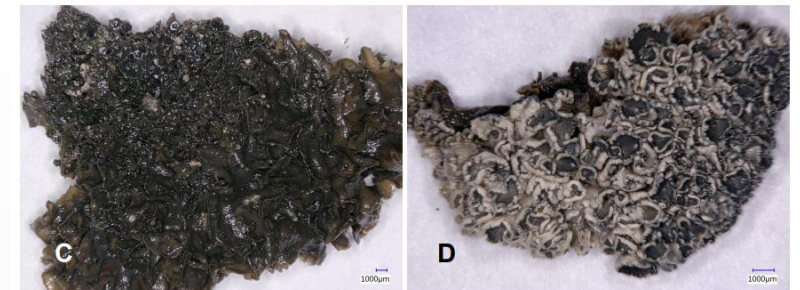
Abstract

In maritime Antarctica, lichens and mosses represent dominant autotrophs forming community structure of vegetation oases. In our study, we selected 4 most common lichen species (*Xanthoria elegans*, *Rhizoplaca melanophthalma*, *Leptogium puberulum*, *Physconia muscigena*) and monospecific colony of *Nostoc commune* typical for James Ross Island (Antarctica) for detailed physiological experiments. We investigated their spectral characteristics in response to hydration status of their thalli. In samples desiccating from fully wet (RWC, relative water content of 100%) to dry state (RWC = 0), photochemical reflectance index (PRI), and normalized difference vegetation index (NDVI) were evaluated for control thalli and those with removed upper cortex. In this way, the effect of presence/absence of the upper cortex on PRI, NDVI was studied. PRI showed either no change or species-specific an increase/decrease with dehydration. Removal of the upper cortex caused both PRI decrease (*N. commune*, *P. muscigena*) and increase (*R. melanophthalma*, *L. puberulum*). Removal of the upper cortex led to increase in NDVI in all species, typically within the RWC range of 20-100%. Species-specific differences of hydration-response curves of PRI and NDVI are discussed as well as the role of the absence of the upper cortex in the evaluation of spectral characteristics in desiccating lichens.



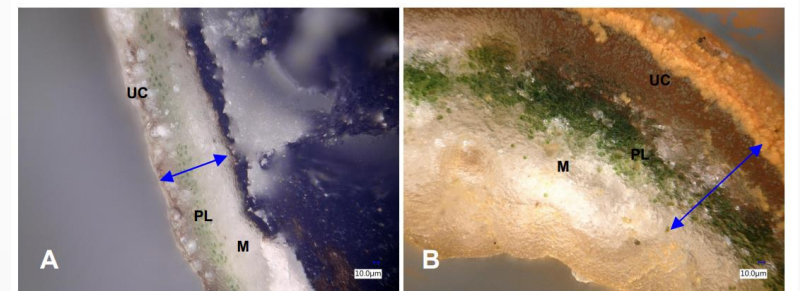
Physconia muscigena

Xanthoria elegans



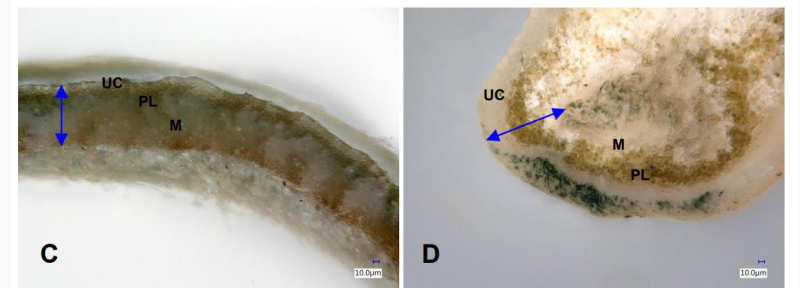
Leptogium puberulum

Rhizoplaca melanophthalma



Physconia muscigena

Xanthoria elegans



Leptogium puberulum

Rhizoplaca melanophthalma

Thallus morphology of two Antarctic foliose lichens evaluated by a digital optical microscopy approach

Short Communication

Rastislav Ošťádal¹, Jana Hazdrová²

¹Keyence International (Belgium) NV/SA, Keyence Microscope, Europe, Na Strži 65/1702, 140 62 Praha 4, Czech Republic

²Department of Experimental Biology, Laboratory of Photosynthetic Processes, Faculty of Science, Masaryk University, University Campus – Bohunice, Kamenice 5, 62500 Brno, Czech Republic

Abstract

Digital microscopy is an emerging technique that combines the tools of classic light microscopy with a computerized imaging system. The main components of digital microscopy is image formation by optics of the system, image registration by a digital camera, saving of image data in a file format that enables advanced image analysis. In this paper, we bring first data on application of digital microscopy approach in lichen thallus morphology study. Two Antarctic lichen species (*Xanthoria elegans*, *Umbilicaria decussata*) with a foliose morphotype of their thallus were studied. Both experimental species had an irregularly round or elliptic shape of a thallus that enabled to measure its diameter. After magnification, images were taken in dry and fully-hydrated state of thallus in order to evaluate hydration-dependent size changes in thallus size and structures. It has been demonstrated that hydration-dependent size increment depend on thallus size and particular part of thallus. Mean increment of thallus diameter reached 15.1% and 13.8% for *X. elegans* and *U. decussata*, respectively. Higher value of diameter increment (26 %) was found for the upper projection area of apothecia, fruiting bodies developed over the upper thallus surface of *X. elegans*. Size and volume increment in thallus parts is discussed as a consequence of water holding capacity of lichens, and a capability of lichens to hold intra- and extracellular water upon full hydration of a thallus. Finally, a potential of digital microscopy for future studies is discussed as well as some processing techniques such as e.g. metrics of profile lines through 3-D objects like apothecia.

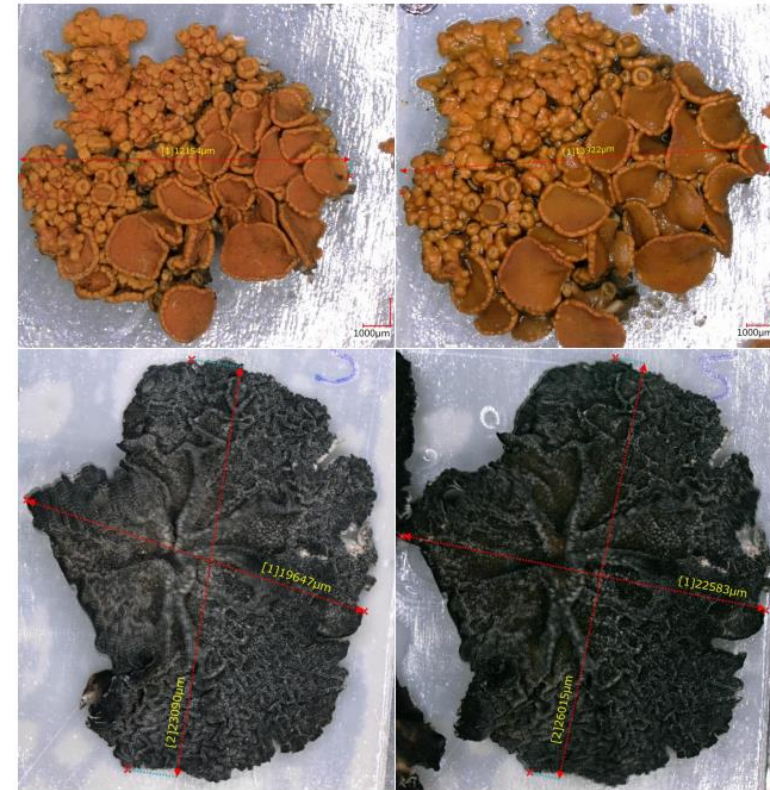


Fig. 1. Lengths measured across thalli in dry (left column) and wet (right column) of *Xanthoria elegans* (upper row) and *Umbilicaria decussata* (lower row).

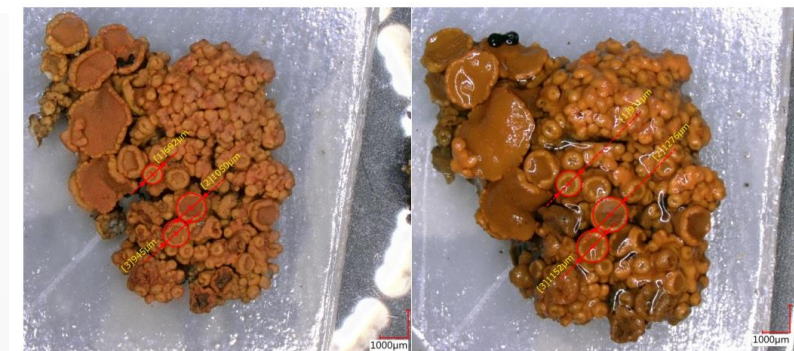


Fig. 2. Dry (left) and wet (right) thallus of *Xanthoria elegans* with indication of apothecium diameter using a software tools. An example shows 3 particular apothecia oriented in a plane perpendicular to the optical axis of a microscope. Particular diameters are indicated on the photographs as red circles and their numerical values reported in yellow characters.



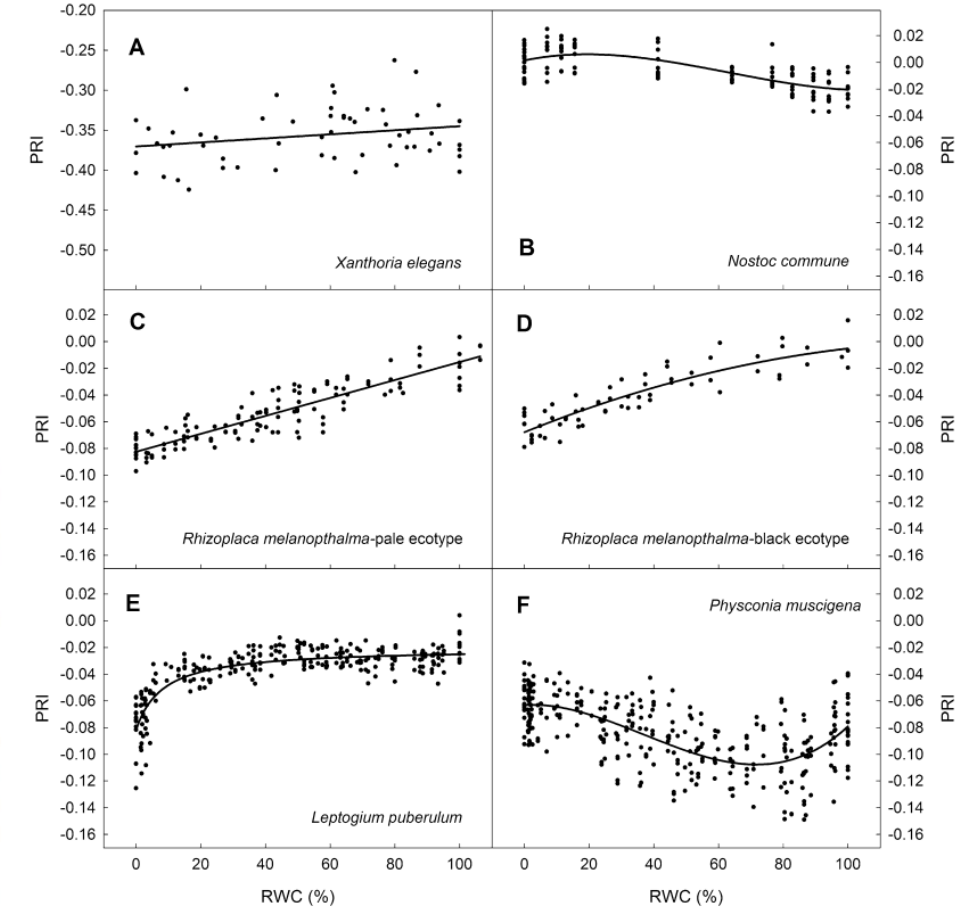
Dehydration-induced changes in spectral reflectance indices and chlorophyll fluorescence of Antarctic lichens with different thallus color, and intrathalline photobiont

Barták Miloš¹ · Hájek Josef¹ · Morkusová Jana¹ · Skácelová Kateřina¹ · Košuthová Alica²

Received: 3 August 2017 / Revised: 27 August 2018 / Accepted: 28 August 2018 / Published online: 7 September 2018
© Franciszek Górski Institute of Plant Physiology, Polish Academy of Sciences, Kraków 2018

Abstract

In this study, we investigated responses of the Photochemical Reflectance Index (PRI), and Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) to gradual dehydration of several Antarctic lichen species (chlorolichens: *Xanthoria elegans*, *Rhizoplaca melanophthalma*, *Physconia muscigena*, cyanolichen: *Leptogium puberulum*), and a *Nostoc commune* colony from fully wet to a dry state. The gradual loss of physiological activity during dehydration was evaluated by chlorophyll fluorescence parameters. The experimental lichen species differed in thallus color, and intrathalline photobiont. In the species that did not exhibit color change with desiccation (*X. elegans*), NDVI and PRI were more or less constant (mean of 0.25, -0.36, respectively) throughout a wide range of thallus hydration status showing a linear relation to relative water content (RWC). In contrast, the species with apparent species-specific color change during dehydration exhibited a curvilinear relation of NDVI and PRI to RWC. PRI decreased (*R. melanophthalma*, *L. puberulum*), increased (*N. commune*) or showed a polyphasic response (*P. muscigena*) with desiccation. Except for *X. elegans*, a curvilinear relation was found between the NDVI response to RWC in all species indicating the potential of combined ground research and remote sensing spectral data analyses in polar regions dominated by lichen flora. The chlorophyll fluorescence data recorded during dehydration (RWC decreased from 100 to 0%) revealed a polyphasic species-specific response of variable fluorescence measured at steady state— F_s , effective quantum yield of photosystem II (Φ_{PSII}), and non-photochemical quenching (qN). Full hydration caused an inhibition of Φ_{PSII} in *N. commune* while other species remained unaffected. The dehydration-dependent fall in Φ_{PSII} was species-specific, starting at an RWC range of 22–32%. Critical RWC for Φ_{PSII} was around 5–10%. Desiccation led to a species-specific polyphasic decrease in F_s and an increase in qN indicating the involvement of protective mechanisms in the chloroplastic apparatus of lichen photobionts and *N. commune* cells. In this study, the spectral reflectance and chlorophyll fluorescence data are discussed in relation to the potential of ecophysiological processes in Antarctic lichens, their resistance to desiccation and survival in Antarctic vegetation oases.



Effect of dehydration on spectral reflectance and photosynthetic efficiency in *Umbilicaria arctica* and *U. hyperborea*

M. BARTÁK^{1*}, K. TRNKOVÁ¹, E.S. HANSEN², J. HAZDROVÁ¹, K. SKÁCELOVÁ¹, J. HÁJEK¹, and M. FORBELSKÁ³

Department of Experimental Biology, Faculty of Science, Masaryk University,
Kamenice 5, CZ-62500 Brno, Czech Republic¹

Natural History Museum of Denmark, Gothersgade 130, 1123 København, Denmark²

Department of Mathematics and Statistics, Faculty of Science, Masaryk University,
Kotlářská 2, CZ-61137 Brno, Czech Republic³

Abstract

In many polar and alpine ecosystems, lichens of genus *Umbilicaria* represent dominant species forming community structure. Photosynthetic and spectral properties of the lichens may change rapidly according to an actual hydration status of their thalli. In this study, we investigated responses of photochemical reflectance index (PRI), normalized difference vegetation index (NDVI), effective quantum yield of photosynthetic efficiency of photosystem (PS) II (Φ_{PSII}), and several photosynthetic parameters derived from fast induction kinetics of chlorophyll fluorescence (OJIP) to controlled dehydration. We used *U. arctica* and *U. hyperborea* collected close to Nuuk, Greenland. In both the species, PRI showed a curvilinear increase with dehydration, *i.e.*, a decreasing water potential (ψ_w). The increase was apparent within ψ_w range of 0 to -10 MPa. The PRI increase was less pronounced in *U. arctica* than in *U. hyperborea*. NDVI decreased with a progressive thallus dehydration in both the species, however, throughout ψ_w range of 0 to -30 MPa, *U. hyperborea* had lower NDVI values than *U. arctica*. The relationship between Φ_{PSII} and ψ_w resulted in a typical S curve. A critical ψ_w at which photosynthetic processes were fully inhibited was -30 MPa in both the species, however, species-specific differences in the S curve shape were found. Analyses of photosynthetic parameters derived from OJIPs revealed that the absorption of radiation energy and a trapping rate increased with dehydration in active reaction centres of PS II, the number of which decreased with a more pronounced lichen thallus dehydration. It is concluded that *U. arctica* and *U. hyperborea* possess effective physiological mechanisms to maintain an effective photosynthesis when partly dehydrated (the ψ_w range of 0 to -15 MPa). In spite of similar ecological niches that these two lichens occupy in nature, their spectral and photosynthetic properties differed.

Additional key words: chlorophyll fluorescence, lichens, NDVI, photosystem II, PRI, quantum yield, water potential.

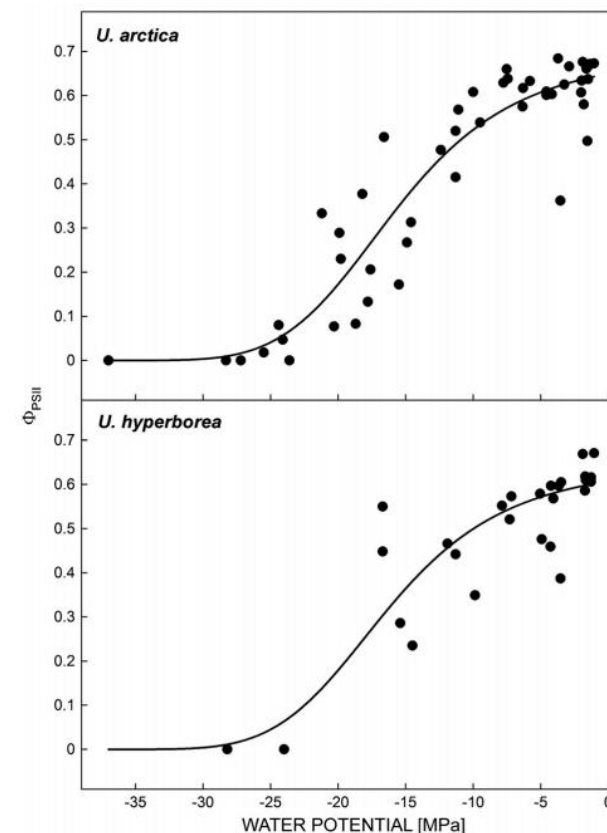


Fig. 2. Dependence of Φ_{PSII} on water potential. The log-logistic model was used to construct best-fit S-curves with the following parameters: B = -4.769 and -4.693, D = 0.698 and 0.649, and E = 21.479 and 20.875 for *U. arctica* and *U. hyperborea*, respectively.

Další experimentální přístupy

- ▶ Vysychací cykly (opakovaná dehydratace a rehydrace)
- ▶ Vysoká/nízká teplota (rychlé změny, pomalé změny – aklimace)
- ▶ Fotoinhibice (silná ozáření), UV
- ▶ Stres zasolením, oxidativní stres
- ▶ Analýza sekundárních metabolitů (reakce na stres, ...)
- ▶ Izolace fotobionta (identifikace, srovnání izolované a volně rostoucí řasy)
- ▶ Anatomické změny stélky vlivem rychlého zamrznutí
- ▶ Srovnání Antarktických a Evropských lišejníků

(vyšší rostliny, mechy, řasy, cyanobakterie)



Laboratoř fotosyntetických procesů

Oddělení fyziologie a anatomie rostlin

Ústav experimentální biologie

Biotoopy

tropický deštný les



Biotoopy poušť



Biotoxy polární oblasti



Biotope
antropogenní
lokality





Reference



- ▶ Gauslaa Y. *et* Solhaug K.A.: High-light damage in air-dry thalli of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria*—interactions of irradiance, exposure duration and high temperature. *Journal of experimental Botany*, 50 (334): 697-705.
- ▶ Lang O. L.: Photosynthetic productivity of the epilithic lichen *Lecanora muralis*: Long-term field monitoring of CO₂ exchange and its physiological interpretation I. *Flora* (2002), 197: 233-249.
- ▶ <https://www.anbg.gov.au/lichen/basidiolichens.html>
- ▶ <https://canberra.naturemapr.org/>
- ▶ arcticatlas.org
- ▶ <https://www.walkhighlands.co.uk/news/exploring-the-celtic-rainforest/0017557/>
- ▶ nachrichten.idw-online.de