

Botanický ústav Akademie věd České republiky
Průhonice

**NOVÉ POZNATKY V TAXONOMII A CHEMISMU
RODU *LEPRARIA* (*STEREOCAULACEAE*,
LICHENIZOVANÉ HOUBY)**

Disertační práce

ŠTĚPÁNKA SLAVÍKOVÁ

Školitel: RNDr. Jiří Liška, CSc.

Průhonice, 2007

Prohlašuji, že disertační práci ani její podstatnou část jsem nepředložila k získání jiného nebo stejného akademického titulu. Práci jsem vypracovala samostatně, s použitím citované literatury.


Mgr. Štěpánka Slavíková

Poděkování

Upřímně děkuji všem, kteří mě podporovali v průběhu studia a při dokončení této práce.

Obsah

1. Úvod	1
2. Cíle práce	3
3. Stručná charakteristika předkládané práce	4
4. Rod <i>Lepraria</i> Ach.	5
4.1. Historický vývoj taxonomického postavení rodu <i>Lepraria</i>	5
4.2. Současné postavení rodu <i>Lepraria</i>	7
4.3. Druhy rodu <i>Lepraria</i> a jejich rozšíření	8
5. Morfologické znaky rodu <i>Lepraria</i>	12
5.1. Stručná charakteristika morfologických znaků.....	13
5.2. Problematika nejednotné a neustálené terminologie.....	30
6. Chemismus a chemotaxonomie lišejníků se zvláštním zřetelem k rodu <i>Lepraria</i>	30
6.1. Historický vývoj poznání chemismu lišejníků.....	30
6.2. Chemotaxonomie lišejníků	32
6.3. Typy vnitrodruhové chemické variability.....	33
6.4. Biologický význam lišejníkových látek.....	34
6.5. Primární a sekundární metabolity.....	34
6.6. Charakteristika jednotlivých skupin látek produkovaných zástupci rodu <i>Lepraria</i>	35
(i) Acetát-malonátová dráha	36
(ii) Dráha mevalonátové kyseliny.....	38
6.7. Sekundární metabolity jednotlivých druhů rodu <i>Lepraria</i>	38
6.8. Stélkové reakce a UV testy	55
7. Ekologie rodu <i>Lepraria</i>	60
8. Výsledky a diskuse chemotaxonomického studia	64
8.1. Nové druhy rodu <i>Lepraria</i>	64
8.2. Nová obsahová látka v rodě <i>Lepraria</i>	94
8.3. Zajímavé a nové druhy leprarioidních lišejníků pro Českou republiku.....	99
8.3.1. Seznam druhů rodu <i>Lepraria</i> vyskytujících se v České republice.....	99
8.3.2. Klíč k určování druhů rodu <i>Lepraria</i> v České republice	99
8.3.3. Morfologické znaky zástupců rodu <i>Lepraria</i> vyskytujících se v ČR.....	102
8.3.4. Chemické znaky zástupců rodu <i>Lepraria</i> vyskytujících se v ČR.....	103
8.3.5. Výsledky a diskuse	109
9. Studium povrchu stélky vybraných druhů lišejníků pomocí rastrovací elektronové mikroskopie. Výsledky a diskuse	126
10. Závěry	144
11. Literatura	146
12. Příloha	

1. Úvod

Lišejníky, resp. lichenizované houby, jsou podvojně organismy tvořené symbiotickou asociací houby (mykobionta) a řasy/sinice (fotobionta). Jedná se o velmi heterogenní skupinu organismů tvořenou převážně zástupci vřeckovýtrosých (*Ascomycotina*), z menší části též stopkovýtrosých hub (*Basidiomycotina*).

Lichenizované vřeckovýtrosé houby využívají dvě hlavní reprodukční strategie; pohlavní rozmnožování pomocí askospor a nepohlavní prostřednictvím fragmentů stélky nebo specializovaných vegetativních diaspor. Kromě pohlavních a nepohlavních rozmnožovacích struktur vytvářených jednotlivými symbionty vyvinuly řadu dalších specifických struktur vegetativního rozmnožování, pomocí kterých se šíří oba partneři současně; nejčastěji se jedná o sorédie a izídie.

Izídie jsou různé tvarované výrůstky na povrchu stélky, zatímco sorédie jsou kulovité, velmi drobné útvary (20–50 µm v průměru) tvořené několika buňkami fotobionta obklopenými hyfami. Produkovány jsou v ohraničených útvarech zvaných sorály nebo jsou rozptýlené na povrchu stélky a někdy mohou představovat i její hlavní součást. U některých lišejníků (např. zástupců rodů *Lepraria* Ach., *Micarea* Fr., *Ochrolechia* A.Massal.) se vyskytují konsorédie, což jsou shluky sorédií vznikající neúplným rozdělením mateřské sorédie (Tønsberg 1992). Povrch stélky tvořený výlučně sorédii, popř. konsorédii, je známý u rodu *Lepraria*. Práškovitá až jemně zrnitá stélka tvořená sorédii se označuje jako leprózní (Tønsberg 1992). Je považována za nejjednodušší typ stélky, jelikož nemá zřetelnou houbovou nebo řasovou vrstvu. Tento typ hydrofóbní stélky se nejspíš vytvořil jako adaptace na absorpci vzdušné vlhkosti; umožňuje osídlení míst chráněných před tekoucí vodou nebo deštěm.

Mnohé sorediální druhy lišejníků lze určit na základě morfologie. Některé však vypadají velice podobně následkem konvergence a paralelní evoluce, ačkoliv patří do různých rodů, např. *Lecanora rouxii* S.Ekman & Tønsberg/*Lepraria nivalis* J.R.Laundon, *Lecidea nylanderii* (Anzi) Th.Fr./*Lepraria incana* (L.) Ach. V takovém případě jsou chemické znaky (produkty sekundárního metabolismu) nepostradatelné. Chemické znaky se rovněž využívají pro rozlišení jednotlivých druhů, např. v rodech *Lecidella* Körb. (např. Leuckert & Knoph 1993), *Lepraria* (např. Leuckert et al. 1995).

Rod *Lepraria* (*Stereocaulaceae*, *Lecanorales*, *Ascomycota*) patří mezi taxonomicky velmi obtížné rody lichenizovaných hub. Jeho zástupci mají ve srovnání s ostatními korovitými lišejníky relativně málo morfologických znaků. Netvoří askomata ani konidiomata. Produkují bohaté spektrum sekundárních metabolitů využívaných při rozlišování druhů. Obsahové látky patří do skupiny alifatických kyselin, antrachinonů, depsidů, depsidonů, benzylesterů, dibenzofuranů a triterpenoidů. Většinou osídlují suchá místa s větší vzdušnou vlhkostí a menší intenzitou osvětlení, která jsou chráněná před deštěm, např. zastíněnou borku stromů a skalní převisy. Charakter stélky přispívá ke značnému zvětšení její plochy a umožňuje rychlý příjem vzdušné vlhkosti (Wirth & Heklau 1995). Některé druhy rostou na exponovaných stanovištích (Laundon 1992).

Většinou nejeví velkou substrátovou specificitu, a to ani v nejhrubším měřítku: saxikolní druhy se mohou příležitostně vyskytovat i na stromech a naopak (Tønsberg 1992). Jedná se o ekologicky neobvykle úspěšnou skupinu lišejníků. Pro druhy patřící do rodu *Lepraria* nebo morfologicky podobné se užívá označení leprarioidní (např. Botnen & Øvstedal 1988).

Ačkoliv první druhy rodu *Lepraria* byly popsány již před přibližně 250 lety (Linnaeus 1754; zařazeny byly původně do rodu *Byssus* L., viz dále kap. 4.1.), byla tato skupina až donedávna velmi málo prozkoumaná. Teprve na konci 20. století se rod *Lepraria* s. l. stal objektem intenzivnějšího studia (např. Laundon 1989, 1992; Tønsberg 1992; Leuckert et al. 1995). V té době bylo uznáváno cca 15 druhů rodu *Lepraria* a 4 druhy rodu *Lepruloma* Nyl. ex Cromb. [synonymum rodu *Lepraria*] (Laundon 1989, 1992). Od té doby vzrostl počet prací a s tím i stupeň poznání. Přesto však zůstává taxonomie některých zástupců nejasná, např. *Lepraria neglecta* agg. (Tønsberg 2004; Baruffo et al. 2006). Počet popsáných druhů postupně vzrůstá, i když někteří autoři všechny neakceptovali (např. Orange 1997, 1999). V současnosti je uznáváno 56 druhů. V následujících letech lze očekávat, že počet taxonů ještě vzroste; jen během minulého roku bylo popsáno 8 nových druhů (Crespo et al. 2006; Elix 2006a; Kantvilas & Kukwa 2006; Slavíková-Bayerová & Orange 2006; Tønsberg & Zhurbenko 2006) a během první poloviny tohoto roku 5 (Knudsen & Elix 2007a, Knudsen et al. 2007, Lendemmer & Harris 2007, Tønsberg 2007). Zcela nově byly popsány dva druhy z Bolívie (Flakus & Kukwa 2007).

Nejasné zatím zůstává, jak druhy rodu *Lepraria* vznikají a jak jsou udržovány coby morfologicky a chemicky odlišné jednotky v rozsáhlých oblastech výskytu bez genetické výměny, která je jinak zajištěná pohlavním procesem. Rovněž není známo, kdy rod *Lepraria* vznikl a jak probíhala evoluce sekundárních metabolitů. Dle Fehrerové a kol. (Fehrer et al., v recenzním řízení) lze předpokládat poměrně vysoké stáří tohoto rodu. Vnitrodruhová variabilita zatím rovněž není příliš známá; poprvé byla detailněji analyzována Fehrerovou a kol. (Fehrer et al., v recenzním řízení).

Taxonomické zpracování na celosvětové i celoevropské úrovni zatím chybí. Hlavními důvody jsou (1) výše zmíněné dlouhodobé opomíjení (až na několik výjimek byl rod *Lepraria* ignorován prakticky až do 80. let 20. století), (2) značná morfologická podobnost, tzn. poměrně malé množství taxonomicky využitelných znaků, (3) časově náročná analýza chemických znaků nezbytná pro jistou determinaci, (4) velké množství materiálu nutného ke kritickému zhodnocení dostupných znaků a (5) nedostatečné množství odborníků zabývajících se touto obtížnou skupinou. Revize založená na molekulárně biologických studiích bude zapotřebí pro rozlišení taxonů s konvergentní evolucí.

2. Cíle práce

Vzhledem k tomu, že rod *Lepraria* s. l. je v současnosti nejlépe prozkoumaný právě v Evropě (např. Laundon 1989, 1992; Tønsberg 1992, 2002; Kümmerling et al. 1993a, b; Lohtander 1994, 1995; Leuckert et al. 1995; Orange 1999; Saag & Saag 1999; Zedda 2000b; Baruffo et al. 2006; Kukwa 2006), cílem předkládané práce bylo zjistit a popsat dosud neznámé aspekty týkající se morfologie, chemismu, ekologie i rozšíření a tím obohatit stav poznání. Záměrem bylo využít nově zjištěné poznatky v taxonomii a chemotaxonomii.

Jednotlivé cíle práce:

- 1) Rozšířit znalosti morfologie, chemismu, ekologie a rozšíření vzácných a dosud neuváděných zástupců rodu *Lepraria* z ČR na základě studia herbářového a vlastního materiálu¹.
- 2) Ověřit morfologické i chemické znaky a ekologické nároky uváděné v literatuře.
- 3) Podrobně prostudovat povrch stélky vybraných leprarioidních a sorediálních druhů lichenizovaných hub pomocí světelné i elektronové (SEM) mikroskopie a zjistit, zda existují nějaké další, dosud přehlížené znaky využitelné v taxonomii.
- 4) Podrobně analyzovat chemické znaky pomocí tenkovrstevné chromatografie, případně využít další metody při nalezení dosud neznámých chemických znaků.

¹ Z České republiky bylo donedávna známo pouze 8 druhů rodu *Lepraria* (*L. caesioalba* (de Lesd.) J.R.Laundon, *L. incana*, *L. jackii* Tønsberg, *L. lobificans* Nyl., *L. membranacea* (Dicks.) Vain., *L. neglecta* (Nyl.) Erichsen, *L. rigidula* (de Lesd.) Tønsberg a *L. vouauxii* (Hue) R.C.Harris), a to bez synonym či pochybných taxonů (Vězda & Liška 1999). Herbářové položky byly do té doby určovány pouze na základě morfologických znaků (chemické znaky byly zjišťovány jen pomocí stélkových reakcí), a proto bylo jejich dosavadní určení považováno za velmi nejisté. Kromě toho z okolních států, především z Německa, Rakouska a Polska, byl udáván výskyt řady dalších druhů, např. *L. eburnea* J.R.Laundon (např. Krzewicka & Śliwa 2000, Laundon 1992, Wirth & Heklau 1995), *L. elobata* Tønsberg (např. Kukwa & Owe-Larsson 2000, Tønsberg et al. 2001, Wirth 1995). Vzhledem k výše uvedenému se předpokládalo zjištění výskytu druhů nových pro ČR.

3. Stručná charakteristika předkládané práce

Předkládaná práce zahrnuje sedm článků pojednávajících o nových poznatcích v morfologii, chemismu, ekologii a rozšíření rodu *Lepraria* a některých dalších lišejníků.

V kapitole 8.1. jsou uvedeny tři články s popisy druhů nových pro vědu – *Lepraria celata* Slavíková, *L. granulata* Slavíková, *L. humida* Slavíková & Orange, *L. sylvicola* Orange a *L. toensbergiana* Bayerová & Kukwa (Bayerová et al. 2005, Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007, Slavíková-Bayerová & Orange 2006). Podrobně jsou charakterizovány jejich morfologické a chemické znaky, ekologie a rozšíření. Dále jsou zpravidla uvedeny určovací klíče (celkový klíč k určování českých zástupců viz kap. 8.3.2.), chromatografické diagramy a molekulárně biologické charakteristiky. Součástí prací jsou charakteristiky dalších taxonů provizorně pojmenovaných *Lepraria* sp. BG, *L. sp. G* a *L. sp. H*, jejichž taxonomické postavení není zatím jasné.

U taxonů *L. granulata*, *L. jackii*, *L. sylvicola*, *L. toensbergiana* a *L. sp. G* byly zjištěny neznámé alifatické kyseliny lišící se od všech dosud popsanych obsahových látek v rodě *Lepraria*. Dvě z nich, vyskytující se u *L. granulata* a *L. sp. G*, byly předběžně pojmenovány 'granulata unknown 1 & 2'. Jejich chromatografická charakteristika je součástí článku uvedeného v rámci kapitoly 8.1. Podrobný popis třetí z nich (toensbergianové kyseliny) je uveden v článku v kapitole 8.2. (Bayerová & Haas 2005).

Následující kapitola 8.3. čítající dva články pojednává o nových a málo známých leprarioidních lišejnících z České republiky (Bayerová & Kukwa 2004, Slavíková-Bayerová 2006). Blíže jsou diskutovány jejich morfologické a chemické znaky, ekologické nároky a rozšíření. V úvodu kapitoly 8.3. je uveden seznam druhů rodu *Lepraria* vyskytujících se v ČR a klíč k jejich určování, na které navazují charakteristiky morfologických a chemických znaků.

V kapitole 9. jsou shrnuty výsledky podrobného pozorování povrchu stélky vybraných druhů lichenizovaných hub pomocí rastrovacího elektronového mikroskopu (Slavíková-Bayerová & Haas, v recenzním řízení). Blíže jsou charakterizovány krystaly sekundárních metabolitů nalezené na povrchu stélek. Dále jsou zde uvedeny výsledky chemických analýz. V závěru práce jsou vyvozeny závěry vyplývající z výsledků SEM pozorování a chemických analýz. V příloze (kap. 12) je zahrnuto několik reprezentativních SEM snímků.

Nomenklatura v textu předkládané práce je sjednocena dle Santessona a kol. (Santesson et al. 2004), Guirových (Guiry & Guiry 2007), případně Esslingera (Esslinger 2006), a to s ohledem na starší i novější literaturu (např. Baruffo et al. 2006, Laundon 1989, 1992, Søchting & Frödén 2002, Tønsberg 2007, Zedda 2000a). Nomenklatura v člancích je sjednocena dle prací uvedených v metodice článků.

4. Rod *Lepraria* Ach.

Meth. Lich.: 3 (1803)

nom. cons. (Laundon 1963a)

Typus: *Lepraria incana* (L.) Ach. (lektotyp vybraný Laundonem, Laundon 1963a)

≡ *Pulina* Adans.², Fam. Pl. 2: 3, 595 (1763). Typus: *Byssus incana* L. (lektotyp vybraný Laundonem, Laundon 1963a) [= *Lepraria incana* (L.) Ach.]

≡ *Conia* Vent., Tabl. Règne Vég. 2: 32 (1799). Typus: *Byssus incana* L. (lektotyp vybraný Laundonem, Laundon 1963a) [= *Lepraria incana* (L.) Ach.]

ORIGINÁLNÍ POPIS: ACHARIUS 1803

Genus II. *Lepraria* Ach. Character Naturalis. Apothecium nullum. Propagula globosa s. oblonga nuda vel pulverulenta libera l. levissime tantum affixa, sparsa & conferta, superficiem crustae subjacentis saepe omnino tegentia. (Thallus crustaceus tenuis effusus, rarius irregulariter determinatus, contiguus l. tenuissime rimulosus).

Datum prvního záznamu (Laundon 1992): cca 1724 (*Byssus pulverulenta incana farinae instar strata*, herb. Sherard sheet 1994, OXF).

4.1. Historický vývoj taxonomického postavení rodu *Lepraria*

Druhy rodu *Lepraria* byly původně zařazeny do rodu *Byssus* (Linnaeus 1754). Na základě revize se rod *Byssus* nom. rej. stal taxonomickým synonymem rodu *Trentepohlia* Mart. nom. cons. (Laundon 1992). Na konci 18. století byly sorediózní druhy rodu *Byssus* přeřazeny do rodu *Lichen* L. (Necker 1771); bylo totiž zjištěno, že se jedná o lišejníky. Později Acharius (1799) přemístil tyto druhy do samostatné jednotky (tribus) *Lepraria*. V roce 1803 popsal Acharius nový rod *Lepraria* a od té doby byl užíván pro leprózní lišejníky, které netvoří plodnice (Acharius 1803). Acharius tehdy přehlédl původní jména *Pulina* a *Conia*. Vzhledem k tomu, že dvě výše zmíněná jména byla zapomenuta a jméno *Lepraria* bylo přitom používáno již přes 150 let, konzervoval Laundon (1963a) jméno *Lepraria*.

Během 19. století začal převládat názor, že rod *Lepraria* zahrnuje počáteční stádia jiných, dobře organizovaných lišejníků (Mudd 1861). Ačkoliv Linné, Acharius a další považovali sterilní lišejníky za dobré druhy, byl výše zmíněný názor obecně přijat a dlouhou dobu akceptován, např. Fink (1935) je rovněž považoval za prvotní stádia ve vývoji dobře známých lišejníků. Z těchto důvodů byl rod *Lepraria* po dlouhou dobu opomíjen, jak po stránce taxonomické, tak lichenofloristické.

² Symbol ≡ označuje nomenklatorické synonymum.

Studium leprarioidních lišejníků má některé zajímavé příběhy a skrývá i překvapení. Např. Massalongo (1855) popsal druh *Diploicia cacuminum* A. Massal., který zařadil do tohoto rodu na základě přítomných apotecí. Typová položka se však ztratila, a proto Laundon (1992) stanovil neotyp. Neotyp však žádná apotecia neobsahoval, a proto se Laundon (1992) domníval, že patrně patří parazitující houbě. Typová položka *D. cacuminum* však byla nedávno znovu objevena (Lazzarin 2000) a důkladně prostudována (Baruffo et al. 2006). Holotyp zahrnuje směs 3 různých lišejníků – fertilní *Buellia insignis* (Nägeli ex Hepp) Körb., sterilní *Cladonia* sp. a *Lepraria alpina* (de Lesd.) Tretiac & Baruffo (Baruffo et al. 2006). Podobnou historii měl druh *Lepraria neglecta*, u kterého se Nylander (1859) dopustil stejného omylu jako Massalongo, když apotecia lichenikolní houby *Rhymnocarpus neglectus* (Vain.) Diederich & Etayo považoval za plodnice patřící k *L. neglecta*, a proto jej zařadil do rodu *Lecidea* Ach. Později to zjistil Vainio (1934), který na základě stélky bez apotecí ustanovil lektotyp druhu *Lecidea neglecta* Nyl. Jméno *Lepraria neglecta* bylo poprvé užito Lettauem (Lettau 1948), následně pak Erichsenem (Erichsen 1957), avšak ani jedna z kombinací nebyla platně uveřejněna dle pravidel Mezinárodního kódu botanické nomenklatury (články 32.2, 32.4). Teprve v roce 1958 byla tato kombinace uveřejněna platným způsobem (Lettau 1958).

V letech 1909–1924 popsali dva francouzští lichenologové Hue a Bouly de Lesdain celou řadu nových druhů rodu *Crocynia* (Ach.) A. Massal. (Hue 1924). Většina těchto druhů byla později přeřazena do rodu *Lepraria*, jelikož nebyly považovány za příbuzné fertilním druhům rodu *Crocynia* (Laundon 1992). Většina typového materiálu bohužel byla ztracena během bombardování Dunkerque v roce 1940. Proto je interpretace mnoha druhů rodu *Crocynia* dodnes nejasná. Řada z nich byla synonymizována s již popsanými druhy rodu *Lepraria*, především *L. lobificans* (Laundon 1992). Určitá část druhů však má stále nejasné taxonomické postavení. Dokud nebude možné lokalizovat jejich isotypy (jestli vůbec existují), nebude možné vyřešit tento problém na základě pouhých popisů.

Teprve v průběhu 20. století se ukázalo, že přítomnost struktur vegetativního rozmnožování – především sorédií a izidií – lze považovat za důležitý charakteristický znak, což vedlo k probuzení zájmu o sterilní korovité lišejníky (např. Erichsen 1930, Laundon 1963b). Navzdory zvýšenému zájmu o tuto skupinu lišejníků zůstal rod *Lepraria* opomíjen. V období od roku 1924 do konce 80. let 20. století byl popsán pouze jeden druh *Lepraria flavescens* Clauz. & Cl. Roux nom. inval. [v současnosti *Lecanora rouxii*] (Clauzade & Roux 1977, Tønsberg 2002, Grube et al. 2004).

Až na konci 20. století se stal rod *Lepraria* s. l. objektem intenzivnějšího studia (např. Laundon 1992, Lindblom 1995, Lohtander 1994, 1995, Orange 1999, Saag & Saag 1999, Tønsberg 1992, Wirth 1995); tento trend dosud přetrvává (např. Baruffo et al. 2006, Kukwa 2006, Tønsberg 2004, Zedda 2000b). V roce 1992 vydal Laundon (1992) monografii rodu *Lepraria*, ve které se soustředil především na Britské ostrovy. Na základě prací Laundona se rod *Lepraria* postupně stal homogennějším. Široké spektrum sekundárních metabolitů produkované rodem *Lepraria* bylo považováno za odraz toho,

že tento rod zahrnuje skupinu druhů se stejným charakterem stélky, ale lišící se svým původem (Poelt 1987). Proto Laundon přeřadil druhy obsahující antrachinony do rodu *Leproplaca* (Nyl.) Harm. [v současnosti se řadí do rodu *Caloplaca* Th.Fr.] (Laundon 1974), druhy obsahující deriváty kyseliny pulvinové do rodu *Chrysothrix* Mont. (Laundon 1981) a druhy produkující dibenzofurany do rodu *Leproloma* [dnes synonymum rodu *Lepraria*] (Laundon 1989). Laundon (1989, 1992) společně s Tønsbergem (Tønsberg 1992) propojili výsledky chemických analýz s morfologií a ekologií a vytvořili použitelné pojetí této obtížné skupiny lišejníků. Rod *Leproloma* popsáný Crombiem (Crombie 1894) jako monotypický s jediným druhem *L. membranaceum* (Dicks.) Vain. [dnes *Lepraria membranacea*] byl velice dlouho opomíjen. Teprve Laundon (1989) se svou prací zasadil o oživení zájmu o tento rod. Lohtanderová (Lohtander 1995) však prokázala, že jeden z druhů přiřazený Laundonem (Laundon 1989, 1992) do rodu *Leproloma* (*L. cacuminum* (A.Massal.) J.R.Laundon) je blízký druhu *Lepraria neglecta* neobsahujícímu dibenzofurany. Proto od té doby nebyla přítomnost těchto látek v rámci *Lepraria* s. l. považována za znak typický pro rod *Leproloma*. Další význačnou charakteristikou rodu *Leproloma* byla apotécia zaznamenaná Laundonem (Laundon 1989), na základě nichž se usuzovalo o zařazení do čeledi *Pannariaceae* (Purvis et al. 1992). Tønsberg s Jørgensenem však zjistili (Tønsberg & Jørgensen 1997), že apotécia nepatří druhu *Leproloma membranaceum*, ale druhu *Parmelia omphalodes* ssp. *discordans* (Nyl.) Skult. V roce 2002 byl rod *Leproloma* synonymizován s rodem *Lepraria* (Kukwa 2002). Ve stejném roce byla publikována molekulárně biologická studie Ekmana a Tønsberga (Ekman & Tønsberg 2002), která toto pojetí potvrdila.

V roce 1997 byl z rodu *Lepraria* vyčleněn monotypický rod *Botryolepraria* (Hue) Canals et al. na základě charakteru stélky a chemických znaků (Canals et al. 1997). Toto pojetí později rovněž potvrdili Ekman a Tønsberg (2002).

K objasnění chemických znaků rodu *Lepraria* s. l. velmi významně přispěli Kümmerlingová, Leuckert a kol. (např. Kümmerling & Leuckert 1993, Kümmerling et al. 1991, 1993a, b, 1995a, b, Leuckert & Kümmerling 1989, 1991, Leuckert et al. 1995, 2004). Jejich výsledky ukázaly, že druhy rodu *Lepraria* s. l. jsou chemicky rozmanitější, než bylo do té doby známo.

Rod *Lepraria* byl považován za umělý rod zahrnující korovité lišejníky vyznačující se pouze stejnou leprarioidní růstovou formou (např. Laundon 1992, Tønsberg 1992). Řazeny byly do čeledi *Leprariaceae*, řádu *Agonomycetales*, třídy *Hyphomycetes* (Deuteromycotina, Fungi Imperfecti).

4.2. Současné postavení rodu *Lepraria*

Taxonomické postavení rodu *Lepraria* bylo až do roku 2002 nejasné. Teprve výsledky Ekmana a Tønsberga (Ekman & Tønsberg 2002) ukázaly, že většina druhů rodu *Lepraria* a *Leproloma* tvoří monofyletickou skupinu blízkou rodu *Stereocaulon* Hoffm., a proto bylo

navrženo jejich zařazení k rodům *Muhria* P.M.Jørg. a *Stereocaulon* do čeledi *Stereocaulaceae*. Myllysová a kol. (Myllys et al. 2005) toto pojetí čeledi *Stereocaulaceae* potvrdili na základě molekulární genetické analýzy. Fylogenetické postavení rodu *Lepraria* naznačuje, že neobvykle jednoduchá morfologie spojená výlučně s nepohlavním způsobem rozmnožování není projevem jejich primitivnosti, ale spíše jejich vysoké specializovanosti; pravděpodobně se vyvinuly z "dutohlávkovitých" lišejníků se vzpřímenou stélkou (Myllys et al. 2005).

4.3. Druhy rodu *Lepraria* a jejich rozšíření

Rod *Lepraria* čítající v současnosti 56 druhů je v Evropě zastoupen 28 druhy. Některé druhy jsou kosmopolitní (např. *L. lobificans*) nebo cirkumpolárně rozšířené na severní polokouli (např. *L. diffusa* (J.R.Laundon) Kukwa), zatímco jiné druhy jsou známy jen z omezeného množství lokalit v rámci jednoho kontinentu (např. *L. bergensis* Tønsberg) nebo jsou považovány za endemické (např. *L. lanata* Tønsberg, *L. straminea* Vain., *L. texta* K. Knudsen, Elix & Lendemer). Druh *L. straminea* je endemitem pro Antarktidu (Øvstedal & Lewis Smith 2001). Nově popsáný druh *L. lanata* se zdá být endemický pro jižní část Apalačského pohoří. Má podobné rozšíření jako např. druhy *Biatora appalachensis* Printzen & Tønsberg nebo *Cetradonia linearis* (Evans) J.-C. Wei & Ahti (Tønsberg 2007). Rozšíření druhu *L. lanata* však zatím není příliš dobře známé. Druh *L. texta* popsáný v tomto roce je v současnosti považován za endemický pro jižní Kalifornii (Knudsen 2007, Knudsen & Elix 2007b).

Vzhledem k tomu, že zájem o bližší poznání tohoto rodu se probudil teprve nedávno, není zatím rozšíření jednotlivých druhů dostatečně známé. V následujících letech lze očekávat příliv dalších poznatků a upřesnění současných znalostí. Niž uvedená tabulka zahrnuje všechny recentně uznávané druhy rodu *Lepraria* včetně jejich výskytu s výjimkou druhů *L. achariana* Flakus & Kukwa a *L. neojackii* Flakus & Kukwa. Vzhledem k tomu, že práce Flakuse a Kukwy (Flakus & Kukwa 2007) není zatím k dispozici, nejsou tyto dva druhy zahrnuty ani v dalších tabulkách (tab. 2 až 5). Přehled recentně uznávaných druhů včetně literatury obsahující popis druhu, příp. poslední kombinaci, je součástí práce Fehrerové a kol. (Fehrer et al., v recenzním řízení).

Tab. 1: Seznam druhů rodu *Lepraria*, jejich rozšíření a literatura obsahující popis daného druhu nebo poslední kombinaci. Druhy vyskytující se v Evropě jsou zvýrazněné tučným písmem. U druhu *L. neglecta* je uveden výskyt na Antarktidě s otazníkem, jelikož zkoumaná položka obsahuje atranorin, psoromovou a rokcellovou kyselinu (Øvstedal & Lewis Smith 2001); toto chemické složení ovšem odpovídá druhu *L. caesioalba* (Leuckert et al. 1995).

Literatura: Aptroot 2002, Aptroot & Feijen 2002, Aptroot et al. 1997, Baruffo et al. 2006, Bayerová et al. 2005, Biazrov 2007, Crespo et al. 2006, Egea 1996, Elix 2005, 2006a, b,

c, Elix et al. 2005, Esslinger 2006, Feuerer 2007, Güvenc & Öztürk 1999, Harada et al. 2004, Kantvilas & Kukwa 2006, Knudsen & Elix 2007a, b, Knudsen et al. 2007, Kukwa 2006, Kümmerling et al. 1991, 1993a, b, 1995a, b, Laundon 1989, 1992, 2003, Lendemmer 2005, Lendemmer & Harris 2007, Leuckert & Kümmerling 1991, Leuckert et al. 1995, Lohtander 1994, McCarthy 1990, 2007, Orange 2001, Orange & Wolseley 2005, Orange et al. 2001b, Øvstedal & Lewis Smith 2001, Saag et al. 2007, Sipman 2003, 2004, Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007, Slavíková-Bayerová & Orange 2006, Sohrabi & Orange 2006, Tønnsberg 1992, 2002, 2004, 2007, Tønnsberg & Zhurbenko 2006, Wirth 1997, Wirth et al. 2004, Yazici & Aslan 2005.

Taxon	Výskyt	Literatura – popis druhu nebo poslední kombinace
<i>L. adhaerens</i> K.Knudsen, Elix & Lendemmer	Severní Amerika	Knudsen et al. 2007
<i>L. alpina</i> (de Lesd.) Tretiach & Baruffo	Severní a Jižní Amerika, Evropa, Arktida, Antarktida, Asie	Baruffo et al. 2006
<i>L. atlantica</i> Orange	Evropa, Arktida (Grónsko), Austrálie	Orange 2001
<i>L. atrotomentosa</i> Orange & Wolseley	Asie, Austrálie	Orange et al. 2001b
<i>L. aurescens</i> Orange & Wolseley	Asie	Orange & Wolseley 2005
<i>L. bergensis</i> Tønnsberg	Evropa	Tønnsberg 2002
<i>L. borealis</i> Lohtander & Tønnsberg	Severní Amerika, Evropa, Arktida (Grónsko), Afrika, Antarktida	Lohtander 1994
<i>L. caesiella</i> R.C.Harris	Severní Amerika, Arktida (Grónsko)	Lendemmer 2005
<i>L. caesioalba</i> (de Lesd.) J.R.Laundon	Severní a Jižní Amerika, Evropa, Arktida (Grónsko), Antarktida, Asie, Australasie	Laundon 1992
<i>L. celata</i> Slavíková	Evropa	Slavíková-Bayerová & Orange 2006
<i>L. coriensis</i> (Hue) Sipman	Asie, Austrálie	Sipman 2004
<i>L. crassissima</i> (Hue) Lettau	Severní Amerika, Evropa, Asie, Austrálie	Lettau 1958

Druhy rodu *Lepraria* a jejich rozšíření

Taxon	Výskyt	Literatura – popis druhu nebo poslední kombinace
<i>L. diffusa</i> (J.R.Laundon) Kukwa	Severní Amerika, Evropa, Asie	Kukwa 2002
<i>L. eburnea</i> J.R.Laundon	Severní Amerika, Evropa, Arktida (Grónsko), Asie, Australasie	Laundon 1992
<i>L. ecorticata</i> (J.R.Laundon) Kukwa	Severní Amerika, Evropa	Kukwa 2006
<i>L. elobata</i> Tønsberg	Severní Amerika, Evropa, Arktida (Grónsko)	Tønsberg 1992
<i>L. gelida</i> Tønsberg & Zhurb.	Arktida	Tønsberg & Zhurbenko 2006
<i>L. goughensis</i> Elix & Øvstedal	jižní Atlantský oceán (Goughův ostrov)	Elix et al. 2005
<i>L. granulata</i> Slavíková	Evropa	Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007
<i>L. humida</i> Slavíková & Orange	Evropa	Slavíková-Bayerová & Orange 2006
<i>L. impossibilis</i> Sipman	Střední Amerika	Sipman 2004
<i>L. incana</i> (L.) Ach.	Severní a Jižní Amerika, Evropa, Afrika, Asie, Austrálie	Acharius 1803
<i>L. isidiata</i> (Llimona) Llimona & A.Crespo	Severní Amerika, Evropa, Afrika	Wirth et al. 2004
<i>L. jackii</i> Tønsberg	Severní Amerika, Evropa, Arktida (Grónsko), Asie, Austrálie	Tønsberg 1992
<i>L. lanata</i> Tønsberg	Severní Amerika	Tønsberg 2007
<i>L. lecanorica</i> Tønsberg	Severní Amerika	Tønsberg 2004
<i>L. leprolomopsis</i> Diederich & Sérusiaux	Australasie	Aptroot et al. 1997
<i>L. lobata</i> Elix & Kalb	Austrálie	Elix 2005

Taxon	Výskyt	Literatura – popis druhu nebo poslední kombinace
<i>L. lobificans</i> Nyl.	Severní, Latinská a Jižní Amerika, Evropa, Arktida (Grónsko), Afrika, Asie, Australasie	Nylander 1873
<i>L. membranacea</i> (Dicks.) Vain.	Severní a Jižní Amerika, Evropa, Afrika, Asie, Austrálie	Vainio 1921
<i>L. multiacida</i> Aptroot	Jižní Amerika	Aptroot 2002
<i>L. neglecta</i> (Nyl.) Erichsen	Severní a Jižní Amerika, Evropa, Arktida (Grónsko), Asie, Antarktida(?), Austrálie	Lettau 1958
<i>L. nigrocincta</i> Diederich, Sérusiaux & Aptroot	Afrika, Asie, Australasie	Aptroot et al. 1997
<i>L. nivalis</i> J.R.Laundon	Severní Amerika, Evropa, Arktida (Grónsko), Afrika, Asie, Australasie	Laundon 1992
<i>L. normandinoidea</i> Lendemer & R.C.Harris	Severní Amerika	Lendemer & Harris 2007
<i>L. nylanderiana</i> Kümmerl. & Leuckert	Evropa	Leuckert et al. 1995
<i>L. obtusatica</i> Tønsberg	Evropa, Austrálie	Tønsberg 1992
<i>L. pallida</i> Sipman	Jižní Amerika, Afrika	Sipman 2004
<i>L. pulchra</i> Orange & Wolseley	Asie	Orange & Wolseley 2005
<i>L. rigidula</i> (de Lesd.) Tønsberg	Severní Amerika, Evropa, Afrika, Antarktida, Asie	Tønsberg 1992
<i>L. salazinica</i> Tønsberg	Severní Amerika	Tønsberg 2007
<i>L. santamonicae</i> K.Knudsen & Elix	Severní Amerika	Knudsen & Elix 2007a
<i>L. santosii</i> Argüello & Crespo	Afrika	Crespo et al. 2006
<i>L. sipmaniana</i> (Kümmerl. & Leuckert) Kukwa	Střední a Jižní Amerika, Afrika, Asie	Kukwa 2002
<i>L. squamatica</i> Elix	Austrálie	Elix 2006a

Taxon	Výskyt	Literatura – popis druhu nebo poslední kombinace
<i>L. straminea</i> Vain.	Antarktida	Vainio 1903
<i>L. sylvicola</i> Orange	Evropa	Slavíková-Bayerová & Orange 2006
<i>L. texta</i> K.Knudsen, Elix & Lendemer	Severní Amerika	Knudsen & Elix 2007b
<i>L. toensbergiana</i> Bayerová & Kukwa	Evropa	Bayerová et al. 2005
<i>L. toilenae</i> Kantvilas & Kukwa	Austrálie	Kantvilas & Kukwa 2006
<i>L. umbricola</i> Tønsberg	Evropa, Afrika	Tønsberg 1992
<i>L. usnica</i> Sipman	Střední a Jižní Amerika, Afrika, Asie, Austrálie	Sipman 2003
<i>L. vouauxii</i> (Hue) R.C.Harris	Severní, Latinská a Jižní Amerika, Evropa, Arktida (Grónsko), Afrika, Antarktida, Asie, Australasie	Egan 1987
<i>L. xerophila</i> Tønsberg	Severní Amerika, Evropa	Tønsberg 2004

5. Morfologické znaky rodu *Lepraria*

Morfologie nehraje v rodě *Lepraria* tak významnou roli jako u jiných skupin lišejníků. Některé zástupce rodu *Lepraria* nelze rozlišit morfologicky, např. druhy ze skupiny *L. neglecta* (pro jejich determinaci je zapotřebí využít chemické znaky), zatímco u jiných druhů, např. *L. elobata* a *L. lobificans*, je situace zcela opačná (liší se morfologicky, chemicky jsou totožné).

Charakter některých morfologických znaků může být ovlivněn stářím stélky, např. okrajové lalůčky u druhu *L. usnica* často nejsou vytvořené u silných, starších stélek, ale naopak jsou přítomné u mladších stélek (Sipman 2003). Jak se zdá, vnější prostředí může rovněž hodně ovlivnit charakter některých morfologických znaků, např. (i) tvorbu lalůček na okraji stélky ve skupině *L. neglecta*, (ii) barvu stélky u druhů *L. diffusa*, *L. membranacea*, *L. vouauxii* nebo (iii) charakter vyčnívajících hyf u druhu *L. rigidula* (Kukwa 2006).

Ad (i): Jedinci druhu *L. neglecta* rostoucí na horizontálním a dešti vystaveném substrátu obvykle mají vytvořené lalůčky, zatímco na svislých, více zastíněných

plochách, mírně chráněných před přímým deštěm je netvoří nebo jsou jen nezřetelně vyvinuté (Kukwa 2006).

Ad (ii): U druhu *Lepraria diffusa* J.R.Laundon (dnes *Lepraria diffusa*) byly na základě odlišné barvy stélky popsány dvě různé variety – var. *diffusa* a var. *chrysodetooides* J.R.Laundon (Laundon 1989). Kukwa (2006) však zjistil, že barva stélky druhu *Lepraria diffusa* souvisí s koncentrací 2-methylesteru kyseliny 4-oxypannarové produkovaného ve větší míře při intenzivnějším oslunění a tudíž dvě výše uvedené variety jsou jen extrémními formami vytvářenými v důsledku různé intenzity slunečního záření. Proto Kukwa (2006) navrhl, aby se tyto variety přestaly uznávat.

Ad (iii): Vyčnívající hyfy druhu *L. rigidula* jsou obvykle dlouhé a velmi nápadné. Jejich charakter je jedním z diagnostických znaků tohoto druhu. Avšak u jedinců rostoucích na otevřených místech nejsou dobře patrné, jelikož jsou v důsledku silného větru omotané okolo sorédií (Kukwa 2006).

5.1. Stručná charakteristika morfologických znaků

Stélka obvykle leprózní (celá stélka nebo jen povrch stélky), korovitá, vzácně pseudošupinovitě-izidiózní (u druhu *L. isidiata*), pseudošupinovitá (může připomínat šupiny rodu *Cladonia* Hill. ex P.Browne) nebo pseudolupenitá (angl. subfoliose); nečleněná na jednotlivé vrstvy a tvořená pouze sorédiemi nebo členěná na vrstvy; tvořící růžičky nebo nepravidelně rozptýlená; bez kortexu; k podkladu připevňována celým spodním povrchem stélky nebo částečně volná.

Svrchní strana stélky modravá, mdle tyrkysová, šedá, zelená, žlutá nebo bílá, často v různých barevných kombinacích (podrobněji v tab. 2), někdy s hnědým nádechem a/nebo oranžově pigmentovaná, např. u druhu *L. neglecta* místy růžová, načervenalá.

Struktury vegetativního rozmnožování: sorédie, často konsorédie, vzácně okrajové lalůčky, pseudolalůčky (angl. sublobes), fragmenty stélky.

Sorédie často pokryté pruinou tvořenou krystaly (alespoň zčásti rozpustné v K), kulaté, práškovité (max. do 50 μm) až hrubě zrnité (více než 50 μm), volné nebo kompaktní, s vyčnívajícími hyfami nebo bez, u některých druhů (např. *L. eburnea*, *L. lobificans*) více či méně začleněné do hmoty hyf; u některých druhů, např. *L. alpina*, *L. texta* pseudokorovitě (angl. subcorticate), u druhů *L. santamonicae* a *L. straminea* korovitě (zařazení druhu *L. straminea* do rodu *Lepraria* se někdy považuje za nejisté vzhledem k netypickému charakteru sorédií). U druhu *L. adhaerens* se nevytvářejí vyčnívající hyfy, ale často se tvoří tenké, bezbarvé hyfy s \pm silnou stěnou sloužící k přichycení (Knudsen et al. 2007).

Konsorédie kulaté, elipsoidní nebo více či méně nepravidelného tvaru, cca 0,1 mm (–1 mm) v průměru, mohou být rozvolněné (např. *L. eburnea*, *L. lobificans*).

Fotobiont: většinou zelená kokální řasa; řasová vrstva obvykle nezřetelná nebo chybějící, pokud je vytvořená, není souvislá (výjimkou je druh *L. xerophila*

s ± souvislou vrstvou fotobionta pod povrchem stélky). Dosud byl zjištěn výskyt *Stichococcus bacillaris* Nägeli u *Lepraria* sp. (Raths 1938), *Trebouxia* sp. u druhu *L. lobificans* (W. L. Culberson 1963), *Trebouxia excentrica* Archibald u *Lepraria* sp. (Hildreth & Ahmadjian 1981), *Asterochloris* sp. u druhu *L. caesioalba* (Beck 2002), *Asterochloris* sp. u druhu *L. lobificans* (Nelsen & Gargas 2006) a *Asterochloris* sp. div. u druhů *L. alpina*, *L. borealis*, *L. caesioalba*, *L. neglecta* a *L. rigidula* (Škaloud & Peksa 2007a, b).

Dřeň vytvořená nebo chybí; bílá, šedavě bílá, vzácně bledě žlutavá nebo černavá; tvořená z propletených hyf. U druhu *L. santamonicae* se vytváří chasmolitická **pseudodřeňová vrstva** ze zrosolovatělých rhizin smíšených s nekrální hmotou, křemičitanovými krystaly, bakteriemi, sinicemi a příležitostně přidruženými houbami (pod lupou je patrná jako bílá oblast pod sorédiemi). U starších stélek druhu *L. adhaerens* se vytváří **nekrální vrstva** ze zrosolovatělých sorédií, zrněk substrátu a zbytků lišejníků nebo mechorostů sloužících jako podklad.

Spodní strana stélky je někdy výrazná u druhů se stélkou členěnou na vrstvy jako bílá, bělavě/ modravě šedá, hnědá až šedavě černá spodní část dřene (v literatuře někdy označená pojmem **hypothallus**³ nebo jako prvotní stádium hypothallu) nebo jako šedavé, modravě šedé, oranžovohnědé až hnědavé **tomentum**. **Rhizohyfy** (hyfy pod stélkou) připevňující stélku k substrátu se vyskytují u některých druhů (např. *L. atlantica*, *L. celata*, *L. humida*, *L. jackii*, *L. normandinoides*, *L. sylvicola*), většinou v malém množství, jsou bílé, hnědé, šedé až černavě šedé, (žlutavě) oranžovohnědé. **Rhizoidy** jsou příležitostně u druhu *L. santamonicae*, hyalinní, 20–30 μm široké, tvořené z kůry sorédií.

Prothallus někdy vytvořený, jemný, nepatrný, bílý, bělavý, šedý, černý, až cca 2 mm široký, např. u druhů *L. caesioalba*, *L. coriensis*, *L. impossibilis*, *L. pallida*, *L. straminea*.

Askomata a konidiomata chybí.

³ Hypothallus je vrstva hyf (často tmavých) pod stélkou nebo na okraji stélky. Narodil od hyf dřene je pigmentovaný (Tønsberg 1992).

Tab. 2: Vybrané morfologické znaky jednotlivých druhů rodu *Lepraria*.

Druhy vyskytující se v Evropě jsou zvýrazněné tučným písmem. Kvůli neustálené a nejednotné terminologii (více v kapitole 5.2.) je v tabulce někdy uvedeno více termínů a dle potřeby je uveden odkaz na příslušnou literaturu. Bližší charakteristika útvarů označených pojmem "zrnko" (angl. granule) je uvedena v rámci sorédií (může se jednat jak o sorédie tak konsorédie). V tabulce jsou zahrnuty údaje o sorédiích i konsorédiích, pokud jsou rozlišovány. Nelze však s jistotou tvrdit, že druh, u kterého v tabulce není žádný údaj o konsorédiích, je ve skutečnosti netvoří.

Vysvětlivky: * = u dobře vyvinuté stélky se občas tvoří bílá místa připomínající dřeň. Zatímco Laundon (1992) uvádí u druhu *L. caesioalba* výskyt šedavě bílé dřene, dle Tønsberga (Tønsberg 2004) občas tvoří dobře vyvinutí jedinci druhů *L. borealis* a *L. caesioalba* bílá místa obsahující spoustu krystalů nerozpustných v K, která povrchně připomínají dřeň.

Literatura: Aptroot 2002, Aptroot et al. 1997, Bayerová et al. 2005, Boom et al. 1994, Crespo et al. 2006, Elix 2005, 2006a, b, c, Elix et al. 2005, Kantvilas & Kukwa 2006, Knudsen & Elix 2007a, b, Knudsen et al. 2007, Kümmerling et al. 1991, 1993a, b, Laundon 1989, 1992, 2003, Lendemmer 2005, Lendemmer & Harris 2007, Leuckert & Kümmerling 1991, Leuckert et al. 1995, Lohtander 1994, Orange 1997, 2001, Orange & Wolseley 2005, Orange et al. 2001b, Øvstedal & Lewis Smith 2001, Saag et al. 2007, Sipman 2003, 2004, Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007, Slavíková-Bayerová & Orange 2006, Tønsberg 1992, 2002, 2004, 2007, Tønsberg & Zhurbenko 2006, Wirth 1995, Wirth et al. 2004.

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. adhaerens</i>	modrošedá, modravě zelená, někdy s tmavě hnědým nádechem	—	40–100 μm v \emptyset , + hyfy sloužící k přichycení (\cong rhiziny)	—	—	chybí, popř. u starší stélky se tvoří nektrální vrstva	—
<i>L. alpina</i>	bělavě/ žlutavobíle až modravě šedá	chybí nebo drobné okrajové lalůčky/ pseudolalůčky	hrubé, -50 (-190) μm v \emptyset	krátké, občas	-200 μm (-0,7 mm) v \emptyset	chybí nebo vytvořená, bílá	prvotní stádium hypothallu: řídký, z bezbarvých, bělavě šedých až hnědavých hyf
<i>L. atlantica</i>	bledě modravě šedá, bělavá až bledě šedavě smetanová, někdy zelenavě bílá	—	jemné, práškovité, 40–100 (-160) μm v \emptyset , vzácně -220 μm v \emptyset	chybí nebo velmi zřídka vytvořené, max. 20 μm dlouhé	—	— ⁴	vybledlé sorédie promíšené s několika volnými hyfami; někdy rhizohyfy (splet bílych hyf)
<i>L. atrotomen- fosa</i>	bledě modrošedá až šedobílá	občas s málo vyvinutými lalůčky, -1,4 mm širokými	jemné, 60–200 μm v \emptyset	většinou chybí, vzácně vytvořené, cca -40 μm	—	—	u lalůček: tmavě modravě šedé až tmavě hnědé tomentum nebo hypothallus

⁴ U položek z Grónska byl pozorován častý výskyt dřene (Saag et al. 2007).

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. aurescens</i>	bledě šedá až bledě žlutavě šedá v herbářích	—	volně uložené, 40–100 μm v \varnothing , obklopené bezbarvými, rozvětvenými hyfami	většinou chybí, ale u okrajových sorédií –150 (–300) μm dlouhé	—	—	místo volně uložené, hnědé hyfy
<i>L. bergensis</i>	světle modravě šedá	výrazné lalůčky alespoň u juvenilních saxikolních stélek, až několik mm široké	praškovité, volně uložené, hustě proložené krystaly, –25 μm v \varnothing	nevytvořené nebo krátké	praškovité, volně uložené, hustě proložené krystaly, –200 (–340) μm v \varnothing	bílá, jen místo výrazná	bělavá (alespoň podél okraje stélky), žlutavá nebo hnědá; hypothallus chybí nebo hnědý
<i>L. borealis</i>	bílá, bělavě šedá, modravý nádech	lalůčky/ pseudolalůčky nezřetelné	většinou hrubé, –70 μm (–0,7 mm) v \varnothing , (–0,2 mm) široké	nepřítomné nebo krátké (–40 μm), na okrajových sorédiích –80 μm dlouhé	přítomné	—*	—
<i>L. caesiella</i>	bledě modravě šedá (v herbářích se mění na bílou)	—	20–30 (–65) μm v \varnothing , s malými krystaly	krátké, nepravideelné, 25–30 μm dlouhé	–100 μm v \varnothing	—	—

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. caesiola</i> ba	bělavá až modravě šedá, tmavě šedá, vzácně zelenavě šedá, žlutobílá	chybí nebo nezřetelné, poměrně časté okrajové lalůčky/ pseudolalůčky	většinou hrubé, -100 (-200) μ m v \emptyset	nepřítomné nebo krátké (-10 μ m), na okrajových sorédiích -0,2 mm dlouhé	-0,2 (-0,4) mm široké	—*	prothallus z bezbarvých hyf, občas přítomný
<i>L. celata</i>	šedozelená až bledě zelenavá/ bělavá	—	jemné, (20-) 35-50 (60) μ m v \emptyset	—	—	—	hyfy pod stélkou obvykle vzácné, bílé
<i>L. coriensis</i>	bledě žlutá až zelenavě šedá	okrajové lalůčky, s rovným nebo zvednutým okrajem, 0,5- 2 mm široké, připomínají <i>Normandina</i> <i>pulchella</i>	práškovité, -0,3 mm v \emptyset	—	—	—	prothallus černý, vzácný
<i>L. crassissi- ma</i>	modravá, šedavá, zelenavá nebo bělavá, zčásti hnědavá	někdy drobné lalůčky	práškovité	—	—	velmi silná, bílá	výrazná, bílá až hnědavá, ± hladká nebo plstnatá

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. diffusa</i>	žlutá, žlutobílá, zelenavě bílá	—	hrubé, načechrané, -0,1 (-0,3) mm v Ø	nepřítomné nebo nevýrazné	—	výrazná, bílá	není nebo se tvoří prvotní stádium hypothallu z rozvolněného, bělavě šedé až hnědavě šedé hyf
<i>L. eburnea</i>	bélavě šedá, modravě bílá/ šedá, často se zelenavým, žlutavým, někdy růžovým nádechem	chybí nebo občas nezřetelné lalůčky	práškovité, volně uložené, jemné až hrubé, většinou hrubé, -40 µm v Ø, ± uložené v síti hyf	často krátké (cca -40 µm), někdy dlouhé (cca -100 µm)	-0,2 (-0,6) mm v Ø, ± uložené v síti hyf	výrazná, bílá	—
<i>L. ecorticata</i>	bledě žlutá až zelenavá, vzácně modravě šedá	—	práškovité, 0,01-0,1 mm v Ø	—	—	bledá, téměř nerozlišená	—
<i>L. elobata</i>	světle šedá, světle modravě šedá, zelenavě šedá	—	práškovité, většinou jemné, moučnatého vzhledu, 20- 45 µm v Ø, občas hrubé, většinou kompaktní	—	-0,1 mm v Ø	—	—

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. gelida</i>	bělavá, smetanově šedá, někdy s růžovým, velmi vzácně modravým nádechem	vzácně s nezřetelnými pseudolalůčky	často rozptýlené, 65– 100 μm v \emptyset , občas některé –200 μm v \emptyset	krátké až středně dlouhé	—	výrazná	—
<i>L. goughensis</i>	šedozelená	tendence tvořit slabě vyvinuté okrajové lalůčky	jemné, 20– 26 μm široké	četné	—	—	—
<i>L. granulata</i>	bílá, bělavě šedá až šedá, se slabým, modravě šedým nádechem	někdy nezřetelné okrajové lalůčky	poměrně volně uložené, –0,2 (–0,3) mm v \emptyset	obvykle bez výrazných vyčnívajících hyf	—	—	hyfy pod stélkou obvykle řídké, bělavě šedé, šedé až černavě šedé, občas bledě žlutavě oranžovohnědé
<i>L. humida</i>	modravě bílá až bledě modrošedá	—	praškovitě, 40– 100 (–160) μm v \emptyset	—	—	—	hyfy pod stélkou obvykle vzácné, bledě oranžovohnědé

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. impossibilis</i>	zelenavě šedá	chybí nebo lalůčky, cca 1 mm široké a dlouhé, se zvednutým okrajem	zrnité, cca 0,1 mm široké	—	—	bílá, tenká	prothallus šedý, viditelný na spodní straně okrajových lalůček
<i>L. incana</i>	šedozelená, modrozelená, šedomodrá, někdy bělavě šedá, bledě bělavá, vzácně hnědavě oranžová	—	většinou jemné, práškovité, kompaktní/ načechrané, občas hrubé, -45 μm v Ø	krátké, občas	-70 (-110) μm v Ø	málo vyvinutá nebo chybí	někdy místy bledě oranžová
<i>L. isidiata</i>	šedavě bílá, směrem ke středu okrově šedá	lalůčky/ pseudolalůčky ± dobře vymezené, konkávni, hodně pruinózní	zrnité, 1-3 mm v Ø	—	—	—	—

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. jackii</i>	bledě zelená, šedavě či žlutavě zelená, slámové barvy, vzácně modravě zelená/ bílá/ šedá	—	práškovité, jemné až hrubé, –50 µm v Ø	krátké (–10 µm), časté	–80 (–160) µm v Ø	bílá – u dobře vyvinutých jedinců (sensu Tønsberg 1992); chybí (sensu Slavíková- Bayerová & Orange 2006)	rhizohyfy bílé, poměrně hojně ve štěrbinách substrátu (sensu Slavíková- Bayerová & Orange 2006)
<i>L. lanata</i>	bělavá/ ± hnědavá až modravě šedá	—	—	—	–1 mm v Ø, z rozvolněné, pavučinovité tkáně, hyfy často tvoří hnědou síť	—	—
<i>L. lecanorica</i>	světle modravě šedá	málo vyvinuté lalůčky (občas), –1 mm široké, 0,6 mm tlusté	hrubé, –0,2 mm v Ø, kompaktní až načebrané	chybí nebo krátké (dlouhé jen na okrajích stélky)	—	bílá, nevýrazná až výrazná, obsahuje hodně krystalů nerozpuštěných v K	občas patrná, bílá až světle hnědá
<i>L. leprolomopsis</i>	žlutavě bílá	—	hrubé, 75– 125 µm široké	někdy přítomné	časté, 150– 300 µm široké	výrazná, bílá	souvislá, bílá, slabě plstnatá nebo nikoliv; prothallus bílý, slabě vyvinutý

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. lobata</i>	bělavě šedá až zelenavě/ modravě šedá	okrajové lalůčky časté, dobře ohraničené, 1– 2 mm široké, ± zvednuté na okraji	moučnatého vzhledu, 20– 75 µm široké	obvykle přítomné, krátké –20 (–100) µm	obvykle přítomné, –350 µm široké	výrazná, bílá	—
<i>L. lobificans</i>	bledě zelená, zelenavě šedá, bělavě šedá, často s modroše- dým nádechem	chybí nebo občas lalůčky/ pseudolalůčky	práškovitě, jemné až hrubé, načechrané, –50 µm v Ø, ± uložené v síti hyf	dlouhé, většinou přítomné, –0,1 mm dlouhé	–100(–500) µm v Ø	výrazná, bílá	bílá, tvořená spodní částí dřene nebo mde hnědý hypothallus
<i>L. membrana- cea</i>	světle žlutavě šedá, žlutavě bílá	okrajové lalůčky –2 mm široké a 2 mm dlouhé	jemné až hrubé, –60 µm v Ø	chybí nebo krátké	–125 (–200) µm v Ø, časté	bílá	hypothallus výrazný, hnědý až šedavě černý, někdy bílý podél okraje stélky
<i>L. multiacida</i>	smetanově bělavá	lalůčky často přítomné, –0,5 mm široké	cca 0,1–0,2 mm v Ø	–100 µm dlouhé	—	často přítomná, bílá, občas černava	—

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. neglecta</i>	bélavé až tmavě šedá, často s inodravým nádechem, místo růžová, načervenalá	chybí nebo občas nezřetelné, drobné, okrajové lalůčky/ pseudolalůčky	hrubé, obvykle kompaktní, často s pruinou, -120 µm v Ø	obvykle chybí, někdy ve skupinkách na okrajových (kon)sorédiích	-0,2(-0,4) mm v Ø	bílá, šedavě bílá (u dobře vyvinutých jedinců), jinak vzácná	hypothallus vzácný, z hnědých hyf
<i>L. nigrocincta</i>	šedavá	chybí nebo nezřetelné okrajové lalůčky	hrubé, 30- 70 µm široké	časté u sorédií, které netvoří na svém povrchu stěnu	časté, 75- 125 µm široké	—	černavá, tvořená prothalliem (bélavý až černavý), většinou dobře vyvinutý
<i>L. nivalis</i>	bílá, žlutavě bílá, světle modravě šedá, bledě zelenavě bílá	lalůčky/ pseudolalůčky nezřetelné nebo výrazně se ztloustlým, zvednutým okrajem	jemné až hrubé, nekompaktní, -0,4 mm v Ø	dlouhé u hrubých sorédií	—	bílá, výrazná u dobře vyvinutých stélek	výrazné tomentum z hnědých hyf, časté
<i>L. normandi- noides</i>	modravě bílá až zelenavě modrá	okrajové lalůčky připomínající <i>Normandina pulchella</i>	30-60 µm v Ø	—	—	vytvořená	rhizohyfy hnědé, rozvětvené

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. nylanderiana</i>	bělavá až světle šedá	chybí nebo pseudolalůčky (u dobře vyvinutých jedinců)	hrubé, ~0,3 mm v Ø	—	—	bělavá	chybí nebo šedavý hypothallus u dobře vyvinutých jedinců
<i>L. obtusatica</i>	světle zelená se šedožlutým nádechem, v herbáři šedožlutá	—	jemné, -25 (-35) µm v Ø	—	občas přítomné, -50 µm v Ø	bílá a nezřetelná u dobře vyvinutých stélek, vzácná	—
<i>L. pallida</i>	mdle šedá s jemným modravým nádechem	lalůčky cca (0,3)-0,5-2mm široké a dlouhé, se zvednutým okrajem	zrnité, cca 0,1 mm široké	—	—	bílá, tenká	prothallus dobře vyvinutý, šedý
<i>L. pulchra</i>	bělavě šedá až bílé modravě šedá v herbáři	drobné, nezřetelné lalůčky, -0,5 mm široké	80-140 µm v Ø	většinou velmi krátké (10-20 µm), způsobují ojíněný vzhled; občas chomáčky bezbarvých hyf (-60 µm dlouhé)	—	vytvořená	bílá, bez výrazné spletí hyf

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. rigidula</i>	světle modravě (zeleno)šedá, bělavě šedá, bílá	chybí nebo u juvenilních stélek občas nezřetelné lalůčky	práškovitě, většinou jemné, ale i hrubé, načechrané, volně uložené, -100 µm v Ø	velmi dlouhé, -75(-120) µm	-300 µm v Ø	občas přítomná, výrazná, bílá	—
<i>L. salazinic</i>	šedavě bílá	—	-30 µm v Ø	—	-50 µm v Ø	—	—
<i>L. santamoni- cae</i>	mdle tyrkysová až tmavozelená/ modrozelená	—	30-50 µm v Ø, korovitě	—	—	chasmolitická pseudodřeňová vrstva	občas hyalinní rhizoidy
<i>L. santosii</i>	bělavě šedá až zelenavě šedá	okraj stélky výrazný, nepatrně zvednutý	20-100 µm v Ø, obklopené spletí vyčnívajících hyf; stěny hyf pokryté krystaly	bezbarvé, rozvětvené	—	—	—
<i>L. sipmaniana</i>	bledě zelenavá až zelenavě žlutá, zelenošedá až tmavě smetanová	lalůčky výrazné, 0,1-2,6 mm široké	jemné až hrubé, 40-280 µm v Ø	chybí nebo vytvořené, cca -40 µm dlouhé	—	z bezbarvých až bledě žlutavých hyf a drobných zrnitých krystalků	tmavě modravě šedé až tmavě hnědé tomentum z šedých až hnědých hyf tvorících hypothallus

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. squamatica</i>	smetanově bílá, šedobílá nebo bledě žlutošedá	lalůčky obvykle přítomné, dobře ohraničené, 0,2–1 mm široké, zvednuté na okraji	moučnatého vzhledu, 15– 40 μm široké	dlouhé na okraji stélky (–0,6 mm), uprostřed stélky kratší (20– 125 μm)	150–200 μm široké, obvykle přítomné	chybí nebo vytvořená, bílá, výrazná jen místy	hypothallus tenký, bílý nebo nepatrný
<i>L. straminea</i>	bledě žlutavozelená	—	korovitě, 130– 160 μm v Ø	—	—	—	někdy se tvoří bělavý, jemný prothallus (–2 mm široký) způsobující odumírání mechorostů
<i>L. sylvicola</i>	modravě bílá/ zelenavě bílá až bledě modrošedá	—	práškovité, 40–160 μm v Ø	—	—	—	hyfy pod stélkou obvykle vzácné, bílé až bledě oranžovohnědé
<i>L. texta</i>	zelená se žlutým nádechem způsobeným přítomností kyseliny usnové	—	pseudokorovitě, –50 μm v Ø	četné, paprscité uspořádané	—	—	někdy se tvoří hypothallus jako bělavá vrstva

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Vyčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. foensbergiana</i>	žlutavě bílá, bělavě žlutá nebo zelenavě šedá, zčásti s béžovým nádechem	—	práškovité, -50 μm v \varnothing	chybí nebo vzácně vytvořené, krátké (-10 μm)	-110 μm v \varnothing	—	bílý hypothallus (sensu Bayerová et al. 2005); bílé rhizohyfy (sensu Slavíková- Bayerová & Orange 2006)
<i>L. toilenae</i>	bělavě zelená až zelenavě šedá	—	moučnatého vzhledu, 16- 40 μm široké	velmi vzácně vytvořené, -15 μm dlouhé	někdy přítomné, cca -80 μm široké	—	hypothallus velmi dobře vyvinutý, bílý nebo vzácně bledě šedavě bílý
<i>L. umbricola</i>	bělavě/ žlutavě šedá, šedo-zelená až zelená	—	jemné	občas přítomné, krátké	-40 (-100) μm v \varnothing	občas přítomná, bílá	—

Taxon	Barva stélky	Lalůčky/ pseudolalůčky	Sorédie	Výčnívající hyfy	Konsorédie	Dřeň	Spodní strana stélky
<i>L. usnica</i>	šedavě zelená se žlutavým nebo modravým odstínem	buď chybí (obvykle u starších stélek) nebo nepravdivé pseudolalůčky/ mikrolalůčky/ mikrošupiny, cca 0,1– 0,2 mm široké a dlouhé, bez okrajového lemu	cca 70–100 μm v \varnothing	—	—	bledě žlutavá	—
<i>L. vouauxii</i>	bělavé/ šedavě až zelenavě žlutá	lalůčky/ pseudolalůčky chybí nebo nezřetelné nebo dobře vyvinuté, –0,9 mm široké	obvykle hrubé, –100 μm v \varnothing	chybí, vytvořené jen na okrajových sorédiích	–0,3 mm v \varnothing , někdy ve shlucích –0,7 mm v \varnothing , časté	chybí nebo výrazná, bílá	často vyvinuté, světle hnědé tomentum/ hypothallus z bezbarvých, bělavě šedých až hnědavých hyf
<i>L. xerophila</i>	bělavě šedá až světle žlutavě šedá	lalůčky okrajové, –2(–3) mm široké, 0,3 mm tlusté	málo nebo chybí	—	—	výrazná u dobře vyvinutých jedinců, bílá	bělavě šedá

5.2. Problematika nejednotné a neustálené terminologie

Užití jednotlivých termínů charakterizujících morfologické znaky není zatím zcela jednotné a ustálené. Například Laundon (1992) uvádí u druhu *L. nivalis* tvorbu pseudolalůčků, zatímco Tønsberg (2004) u stejného druhu zmiňuje přítomnost lalůčků. Kromě toho u druhů *L. borealis* (Tønsberg 1992: *Lepraria* sp. A), *L. caesioalba* a *L. neglecta* uvádějí Lohtanderová (Lohtander 1994) a Tønsberg (1992) výskyt nezřetelných okrajových lalůčků, zatímco dle Tønsbergovy následující práce (Tønsberg 2004) tyto druhy netvoří pravé lalůčky, ale nezřetelné pseudolalůčky. Lalůčky se dle Tønsberga (Tønsberg 2004) vyskytují u druhů *L. eburnea*, *L. nivalis* a *L. vouauxii*, zatímco pseudolalůčky tvoří kromě výše uvedených druhů ještě *L. lobificans*.

Další příklad se týká sorédií a konsorédií. V některých pracích jsou rozlišovány (např. Tønsberg 1992) a v jiných nikoliv (např. Orange et al. 2001b). Např. u druhů *L. caesioalba*, *L. eburnea*, *L. elobata* a *L. incana* uvádí Tønsberg (1992) výskyt sorédií a konsorédií, zatímco v pozdější své práci uvádí pouze přítomnost sorédií (Tønsberg 2004). Dle jejich velikosti lze předpokládat, že se jedná o sorédie i konsorédie.

V literatuře se lze setkat s dalšími rozdíly, například u druhu *L. vouauxii* uvádí Tønsberg (1992) hypothallus, zatímco ve své pozdější práci zmiňuje tomentum (Tønsberg 2004). Přitom se zcela určitě jedná o stejnou část stélky. Obdobně u druhu *L. atrotomentosa* – Orange a kol. (Orange et al. 2001b) uvádějí tvorbu tomenta, zatímco Elix (2006c) zmiňuje přítomnost tomenta nebo hypothallu.

Vzhledem k rostoucí míře poznání jsou některé termíny nahrazovány jinými, které lépe vystihují daný znak, např. Lohtanderová (Lohtander 1994), Tønsberg (1992) a Wirth (1995) uvádějí výskyt bílé dřene u dobře vyvinutých jedinců druhu *L. jackii* (alespoň v některých částech stélky) a Bayerová a kol. (Bayerová et al. 2005) zmiňují tvorbu bílého hypothallu u druhu *L. toensbergiana*. Slavíková-Bayerová a Orange (2006) však navrhují u obou druhů používat spíše termín rhizohyfy (přichytné orgány), jelikož se nejedná o souvislou vrstvu a kromě toho mají tendenci proniknout do substrátu (nacházejí se v prasklinách a dutinách substrátu). Kromě výše uvedených druhů se dále tvoří u *L. atlantica*, *L. celata*, *L. granulata*, *L. humida* a *L. sylvicola*.

6. Chemismus a chemotaxonomie lišejníků se zvláštním zřetelem k rodu *Lepraria*

6.1. Historický vývoj poznání chemismu lišejníků

Studium chemických znaků začalo u lišejníků mnohem dříve než u cévnatých rostlin. První důležitou prací věnovanou chemismu a jeho využití při klasifikaci rostlin byla práce Abbottové z roku 1886 (Stuessy 1990), zatímco studiu bezbarvých látek produkovaných

lišejníky se dle Jarkovského (Jarkovský 1978) věnoval švédský chemik Berzelius už na počátku 19. století. V roce 1826 byla popsána první lišejníková látka kyselina cetarová (Měrka 1951). Struktury lišejníkových látek byly poprvé popsány u vulpinové a lekanorové kyseliny (Hesse 1900, Spiegel 1883). V roce 1858 byl publikován přehled lišejníkových látek známých do roku vydání knihy (Gmelin 1858).

První chemické testy provedené Nylanderem v druhé polovině 19. století (Nylander 1866, 1867) se považují za počátek chemotaxonomie lišejníků. Nylander tehdy zjistil přítomnost různých bezbarvých lišejníkových látek pomocí charakteristických barevných reakcí stélky (činidla aplikoval přímo na stélku). Použil roztoky jódu, hydroxidu draselného (K) a chlomanu vápenatého (C) a kromě toho vyzkoušel reakce KC (reakce roztoku K předchází reakci roztoku C) a CK (opačné pořadí reakcí). Původ těchto charakteristických barevných reakcí byl v té době neznámý.

První větší chemické výzkumy lišejníků provedli Hesse a Zopf. Před sto lety byl publikován první obsáhlý popis do té doby známých lišejníkových látek (Zopf 1907; přes 150 látek). Zavedení mikrokystalizace Asahinou a Shibatou (Asahina 1936-1940, Asahina & Shibata 1954) pak umožnilo identifikaci lišejníkových látek v mikroměřítku. K objasnění struktury mnohých běžných lišejníkových látek podstatně přispěla velmi pečlivá, pionýrská práce Asahiny a jeho spolupracovníků z Japonska (Asahina & Shibata 1954), ve které rovněž popsali jejich syntézu. Shibata (1965) představil teorii biosyntézy pro klasifikaci obsahových látek ve vztahu k hlavním metabolickým dráhám.

Milníkem v oblasti lišejníkových látek se stala trilogie Culbersonové a jejích spolupracovníků (C. F. Culberson 1969, 1970; C. F. Culberson et al. 1977), která shrnuje data o přibližně 430-ti lišejníkových látkách a jejich výskytu známém do roku 1976.

Výrazný posun v porozumění lišejníkových látek nastal ve druhé polovině 20. století, a to díky poměrně malému počtu aktivních chemiků, např. Siegfrieda Hunecka, Christiana Leuckerta, Johna Elixe. Velkou zásluhu na tom mělo využití (i) chromatografických metod sloužících k detekci a izolaci obsahových látek, (ii) metod sloužících k určení chemických struktur a (iii) nových technik syntézy k potvrzení těchto struktur. Chemická analýza lišejníků se stala rutinou po zavedení tenkovrstevné chromatografie (TLC) v 60. – 80.-tých letech minulého století (Wachtmeister 1951, 1952; C. F. Culberson & Kristinsson 1970; C. F. Culberson 1972) a vysokoúčinné kapalinové chromatografie (HPLC) v posledním desetiletí minulého století (Feige et al. 1993; Yoshimura et al. 1994). Moderní spektroskopické metody (např. UV, IR, NMR, MS⁵) umožnily objasnění struktury látek dostupných pouze v miligramových množstvích (Huneck & Yoshimura 1996; Leuckert 1984).

Jedním z hlavních objevů raných studií zabývajících se sekundárními metabolity bylo zjištění jednotnosti stélkového chemismu ve srovnání s variabilitou morfologie.

⁵ UV = ultrafialová spektroskopie, IR = infračervená spektroskopie, NMR = nukleární magnetická rezonance, MS = hmotnostní spektrometrie

Chemické znaky začaly být rovněž považovány za diagnostické pro dané druhy. Dalším velmi důležitým objevem bylo poměrně nedávné zjištění klíčové role *para*-depsidů coby potenciálních prekurzorů (nebo biosyntetických meziproductů) *meta*-depsidů, depsonů, difenyléterů, depsidonů a dibenzofuranů (C. F. Culberson & Elix 1989).

V současnosti je poznání bezbarvých lišejníkových látek uložených ve dřeni poměrně daleko, a proto je velmi neobvyklé objevit novou hlavní obsahovou látku produkovanou makrolišejníkem. Na druhou stranu struktury pigmentů a polysacharidů, které bylo dosud obtížné studovat, se stávají stále více dostupné díky moderním metodám (MS, NMR spektroskopie, rentgenová difrakční spektroskopie).

6.2. Chemotaxonomie lišejníků

Chemotaxonomie využívá jak morfologické, tak chemické znaky. Přispívá k vytvoření přirozeného fylogenetického systému a lepšímu porozumění taxonomických znaků. Chemické znaky jsou diakritické především u takových skupin lišejníků jako např. právě rod *Lepraria*, u kterých ostatní znaky (především morfologické) nejsou k dispozici (buď nejsou zřetelné nebo nejsou vyvinuté).

Význam sekundárních metabolitů v taxonomii lišejníků byl v minulosti mnohokrát diskutován (např. Brodo 1978, 1986, C. F. Culberson 1986, W. L. Culberson 1969a, 1970, 1986, W. L. Culberson & C. F. Culberson 1970, Egan 1986, Hawksworth 1976, Leuckert 1985, Lumbsch 1998, Rogers 1989, Meyer & Printzen 2000). Všeobecně je akceptováno, že geograficky a biogeneticky ohraničený taxon by měl být považován za druh (Hawksworth 1976) a chemotypy s mírně odlišnou morfologií, ekologií nebo geografii by měly mít nějakou taxonomickou hodnotu (Brodo 1978). Většina lichenologů, která se rozhodla rozlišit chemicky odlišné variety na druhové úrovni zdůvodňovala své rozhodnutí především jejich různým charakterem rozšíření. Nejlepším důkazem toho, že chemická variabilita je daná geneticky spíše než ekologicky, je zachování integrity chemických variet vyskytujících se sympatricky, a to i když rostou vedle sebe (W. L. Culberson 1967, 1969b; W. L. Culberson & C. F. Culberson 1967). Jinak výskyt přechodných typů v sympatrických oblastech potvrzuje, že tyto variety patří k jednomu druhu. U chemických variet je rovněž důležitá jejich ekologie. Někdy se různé chemické variety vyskytující se sympatricky nacházejí na rozdílných stanovištích (W. L. Culberson 1969c, 1973, W. L. Culberson & C. F. Culberson 1967). Ačkoliv fyziologické důvody zůstávají neznámé, zdá se, že chemické variety mají více než povrchní genetické založení.

Použití chemických znaků v taxonomii lišejníků je velmi úspěšné, jelikož (i) některé metabolity jsou charakteristické na rodové úrovni, (ii) některé metabolity nebo kombinace metabolitů jsou charakteristické na druhové úrovni, (iii) tyto metabolity se vyskytují ve vysoké koncentraci, nevypaňují se ani se nerozkládají a lze je snadno identifikovat

pomocí TLC, (iv) většina druhů má konstantní chemii bez ohledu na geografický původ nebo substrát (Elix 1982).

6.3. Typy vnitrodruhové chemické variability

Většina morfologicky definovaných druhů má konstantní chemii. Rozlišují se tři základní vzorce vnitrodruhové chemické variability – (i) nahrazení (substituce) látek, (ii) chemosyndromová variabilita a (iii) akcesorické látky (Elix 1982, Huneck & Yoshimura 1996, Tønsberg 1992).

Ad (i): Jednoduché nahrazení (substituce) jedné látky je známé např. u druhu *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf vyskytujícího se v Evropě ve dvou chemotypech obsahujících olivetorovou nebo fysodovou kyselinu, zatímco severoamerické exempláře obsahují lekanorovou kyselinu. Látky produkované evropskými jedinci jsou biogeneticky příbuzné (jedná se o "biosekvenční" metabolity), zatímco lekanorová kyselina je v tomto ohledu vzdálená. V současnosti je obecně přijímáno, pokud jsou taxony geograficky a biogeneticky vymezené, měly by být rozlišené na druhové úrovni (Elix 1982), a proto je taxon ze Severní Ameriky řazen k druhu *Pseudevernia consocians* (Vainio) Hale & Culb. Nahrazení látky je známé rovněž v rodě *Lepraria*, např. u druhu *L. eburnea*, u kterého může být protocetrarová kyselina nahrazená psoromovou kyselinou. Obě látky patří mezi depsidony odvozené od β -orcinu a pravděpodobně jsou biosynteticky příbuzné (Orange 1997). Jedná se o dva různé chemotypy, které se geograficky neliší.

Podobně jako výše uvedený druh (*P. furfuracea*) produkuje také druh *Hypogymnia lugubris* (Pers.) Krog depsidony fysodovou a fysodalovou kyselinu, případně depsid olivetorovou kyselinu namísto fysodové kyseliny (nebo zároveň s touto kyselinou). Olivetorová kyselina je přítomná, pokud není inhibován (nebo nechybí) enzym zodpovědný za oxidaci depsidu (olivetorové kyseliny) na depsidon (fysodovou kyselinu). Přítomnost olivetorové kyseliny u druhu *H. lugubris* je Elixem (Elix 1982) považována za chemickou odchylku bez taxonomické hodnoty.

Ad (ii): Chemosyndrom je skupina biogeneticky příbuzných metabolitů a v tomto vzorci chemické variability je hlavní metabolit (nebo metabolity) vždy doprovázen menším množstvím několika "biosekvenčně" příbuzných látek. Příkladem může být fumarprotocetrarová kyselina (hlavní obsahová látka) doprovázená minoritním množstvím protocetrarové kyseliny u druhu *Lepraria caesiocalba*. Existence chemosyndromové variability u některých skupin lišejníků může velmi ztížit rozlišení přechodných typů (C. F. Culberson & W. L. Culberson 1976, 1978), jelikož hlavní metabolity určitých druhů se mohou stát minoritními složkami jiných příbuzných taxonů a naopak. Z tohoto důvodu nelze definovat přechodný typ nebo chemicky směsný typ tím, že obsahuje obě substituční látky, ale měl by obsahovat obě látky ve srovnatelných koncentracích.

Ad (iii): Pokud taxonomie určité skupiny lišejníků hodně spoléhá na chemické znaky, je potřeba mít na zřeteli, že existuje i taxonomicky nevýznamná chemická variabilita.

Příkladem jsou akcesorické látky. Tyto látky se vyskytují sporadicky, obvykle vedle konstatních složek a nevykazují žádnou korelaci s morfologií nebo rozšířením (Elix 1982). Obvykle se vyskytují ve více než v jednom druhu a často kolísají v kvantitě (od téměř chybějících až po hojné). Četnost jednotlivých akcesorických látek může kolísat v rámci různých populací (Tønberg 1992). Akcesorické látky lze rozdělit do dvou dalších skupin: (i) "biosekvenční" akcesorické látky přítomné ve stopových množstvích, biogeneticky blízce příbuzné s hlavními metabolity (např. konnorstiktová kyselina, konstiktová kyselina, kryptostiktová kyselina, norstiktová kyselina u druhů obsahujících stiktovou kyselinu) a (ii) biogeneticky vzdálené látky přítomné ve větší koncentraci, nepříbuzné s konstantními látkami – tato skupina látek je nejpravděpodobnější příčinou zmatků (Elix 1982).

6.4. Biologický význam lišejníkových látek

Účinek lišejníkových látek se projevuje buď ve vlastní stélce (regulační úloha) nebo při interakcích lišejníku s prostředím (ochranná úloha). Ačkoliv je výzkum v oblasti fyziologie a ekologie intenzivní, biologický význam mnohých metabolitů pro samotné lišejníky je stále ještě velmi málo známý. K nejvýznamnějším funkcím patří: (i) ochrana před mikroorganismy, hmyzem a jinými živočišnými predátory, (ii) ochrana před nižšími a vyššími rostlinami, (iii) ochrana před UV zářením a ochrana fotobionta před příliš intenzivní iradiací, (iv) ovlivňování permeability buněčné stěny fotobionta a symbiotické rovnováhy, (v) přísun minerálů ze substrátu prostřednictvím chelatujících látek (tj. některých alifatických a aromatických látek), (vi) zamezení saturace dřeně vodou prostřednictvím látek s hydrofobními vlastnostmi a zajištění kontinuální výměny plynů s prostředím, (vii) tvorba tzv. stresových metabolitů v extrémních podmínkách, např. při změně teploty či vlhkosti (Huneck & Yoshimura 1996). Chemicky různorodé látky pravděpodobně hrají poměrně odlišné úlohy u různých lišejníků a v různých ekologických podmínkách (C. F. Culberson & W. L. Culberson 2001).

6.5. Primární a sekundární metabolity

Lišejníky obsahují velké množství organických látek, které jsou nazývány lišejníkovými látkami nezávisle na tom, jestli jsou známé jen z lišejníků nebo také z jiných skupin organismů jako např. xanthyony, chromony a antrachinony. Lišejníkové látky lze rozdělit na primární (intracelulární) a sekundární (extracelulární) metabolity. K běžným primárním metabolitům patří proteiny, aminokyseliny, vicesytné alkoholy, karotenoidy, polysacharidy a vitamíny. Tyto látky jsou často rozpustné ve vodě. Některé z nich syntetizuje mykobiont a jiné fotobiont. Většina primárních metabolitů izolovaných z lišejníků je nespecifických a vyskytuje se rovněž u volně žijících hub, řas a vyšších rostlin (Hale 1983).

Většina organických látek patří mezi sekundární metabolity mykobionta uložené na povrchu hyf. Tyto látky jsou obvykle nerozpustné ve vodě a mohou být extrahovány

jedině pomocí organických rozpouštědel. Většina z nich, mezi nimi také specifické pro lišejníky, se odvozuje z (i) acetyl-malonátové dráhy, další látky pocházejí z (ii) dráhy mevalonátové kyseliny, eventuálně z (iii) šikimátové dráhy. Zastoupené jsou poměrně rozdílnými skupinami látek, např. deriváty aminokyselin, alifatickými kyselinami, monocyklickými aromatickými látkami, antrachinony, dibenzofurany, depsidy, depsidony, depsony, karotenoidy, steroidy, terpenoidy, xanthony. Některé látky či skupiny látek jsou svým výskytem omezené na jeden taxon jako např. kyselina pikrolichenová u *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl. (Poelt & Leuckert 1993). Možný je rovněž výskyt jedinců nebo populací postrádajících určitou obsahovou látku, což může být zapříčiněno velmi malou genetickou změnou jako třeba ztrátou jednoho enzymu (Rogers 1989). Ve stélce se často hromadí ve značných koncentracích a zpravidla se zároveň vyskytuje pouze málo sloučenin snadno dostupných analýze. Proto jsou lišejníky jednou z chemicky nejlépe prozkoumaných skupin organismů. Poslední soupis obsahových látek zahrnuje přibližně 700 látek se známou strukturou (Huneck & Yoshimura 1996).

6.6. Charakteristika jednotlivých skupin látek produkovaných zástupci rodu *Lepraria*

Sekundární metabolity hrají v rodě *Lepraria* obzvlášť důležitou roli při rozlišování jednotlivých druhů. Obsahují biogeneticky odlišné skupiny látek – alifatické kyseliny, antrachinony, benzylestery, depsidy, depsidony, dibenzofurany a triterpenoidy (např. Huneck & Yoshimura 1996, Leuckert & Kümmerling 1991, Leuckert et al. 1995, Tønberg 1992, 2004). Stručná charakteristika jednotlivých skupin látek je uvedena níže. Většina z nich je produkována v rámci acetyl-malonátové dráhy s výjimkou triterpenoidů produkovaných dráhou mevalonátové kyseliny; metabolity produkované šikimátovou dráhou nejsou v rodě *Lepraria* zastoupeny. Seznam sekundárních metabolitů produkovaných zástupci rodu *Lepraria* je souhrnně uveden v tabulce 3. Obsahové látky produkované zástupci rodu *Lepraria*, které se vyskytují v ČR, jsou charakterizovány v kapitole 8.3.4. Jednotlivé látky se obvykle určují pomocí TLC.

Až na dvě výjimky (*L. aurescens*, *L. pulchra*) se u jednotlivých druhů zpravidla vyskytuje více metabolitů. Část taxonů je chemicky velmi stálá a nevykazuje rozdíly ve složení obsahových látek, např. *L. lobificans*, *L. rigidula*. K nejvíce chemicky diferencovaným taxonům na vnitrodruhové úrovni patří např. *L. caesioalba*, *L. eburnea*, *L. nivalis* (Leuckert et al. 1995, Orange 1997, Tønberg 2004). U druhů *L. caesioalba* a *L. eburnea* byly zjištěny tři chemotypy, zatímco u druhu *L. nivalis* šest (Leuckert et al. 1995, Orange 1997). Druhý chemotyp druhu *L. caesioalba* se geneticky výrazně odlišuje od zbývajících dvou (Ekman & Tønberg 2002). U druhu *L. caesioalba* byly nedávno odlišeny další dva chemotypy (Tønberg 2004; tab. 3). Pro objasnění statutu chemotypů druhu *L. caesioalba* budou zapotřebí další studie.

Během minulého a tohoto roku byly rozlišeny další chemotypy, např. u druhu *L. neglecta* (Kukwa 2006) nebo u grónských zástupců druhů *L. alpina*, *L. atlantica*, *L. borealis* aj. (Saag et al. 2007; viz tab. 3).

Vzhledem k tomu, že úloha chemických znaků v biologii a ekologii druhů rodu *Lepraria* nebo jejich vztah ke speciaci nejsou známe, lze předpokládat, že budoucí revize může vést k novým segregacím rodu *Lepraria*.

(i) Acetát-malonátová dráha

ALIFATICKÉ KYSELINY

Alifatické kyseliny lišejníků jsou velmi blízce příbuzné alifatickým kyselinám hub. Tyto látky byly Laundonem (Laundon 1992) považovány za nevhodné pro odlišování jednotlivých druhů rodu *Lepraria*, jelikož jsou chemicky blízce příbuzné a jejich studium je obtížné. Ostatní však zaujali opačný postoj (např. Leuckert et al. 1995, Tønberg 1992), což vyústilo v popis nových druhů obsahujících atranorin a alifatickou(é) kyselinu(y), např. *Lepraria borealis* (Lohtander 1994), *L. jackii* (Tønberg 1992). Molekulární analýzy následně pak ukázaly, že alifatické kyseliny jsou vhodné pro odlišení jednotlivých druhů (Ekman & Tønberg 2002). V následujících letech přibýly další nové taxony s výše uvedeným zastoupením obsahových látek, např. *L. celata*, *L. humida* (Slavíková-Bayerová & Orange 2006), *L. toensbergiana* (Bayerová et al. 2005).

V rodě *Lepraria* bylo dosud identifikováno 14 různých alifatických kyselin (tab. 3), které lze až na několik výjimek určit pomocí TLC. Výjimkou je šest látek, které tvoří páry s identickou polohou na chromatogramu – angardianová a rokcellová kyselina, jackinová a rangiformová kyselina, norjackinová a norrangiformová kyselina (Leuckert et al. 1995). Lze je odlišit pomocí MS.

FENOLICKÉ LÁTKY

Antrachinony

Antrachinony jsou oranžové nebo červené pigmenty, které mají purpurovou reakci s K. V rodě *Lepraria* jsou syntetizovány u deseti druhů, ale jejich detailní složení je známe jen u poloviny z nich (konkrétně u druhů *L. bergensis*, *L. goughensis*, *L. incana*, *L. lobata*, *L. sipmaniana*). U zbývajících pěti druhů (*L. atlantica*, *L. diffusa*, *L. granulata*, *L. humida*, *L. sylvicola*) nebyly zatím blíže identifikovány. Zcela nově uvádějí Kukwa a Diederich (2007) výskyt antrachinonů u *Lepraria* aff. *borealis* (2 položky z Francie a Lucemburska).

Benzylestery

Benzylestery jsou v rodě *Lepraria* zastoupeny několika látkami – alektorialovou kyselinou, barbatolovou kyselinou, barbatovou kyselinou a provizorně pojmenovanou látkou

'neglecta unknown'. Barbatová kyselina je produkována pouze druhem *L. obtusatica* v malém množství.

Depsidy

Depsidy (estery fenolkarboxylových kyselin) tvoří největší skupinu lišejníkových látek. Jedná se o bezbarvé krystalické látky, které pozitivně reagují s činidly užívanými pro stélkové reakce. V rodě *Lepraria* jsou nejčastěji zastoupeny atranorinem (cca 70% druhů obsahuje atranorin), výjimečně se tyto látky vůbec netvoří (např. *L. eburnea*, *L. gelida*, *L. lanata*, *L. santamonicae*, *L. sipmaniana*). Kromě látek charakterizovaných v kapitole 8.3.4. jsou v rodě *Lepraria* známe další depsidy (tab. 3), např. baeomycesová kyselina (*L. squamatica*), lekanorová kyselina (*L. atrotomentosa*, *L. goughensis*, *L. impossibilis*, *L. lecanorica*), obtusatová kyselina (*L. obtusatica*), skvamatová kyselina (*L. squamatica*). Některé druhy byly pojmenovány dle produkovaného depsidu (viz výše uvedené příklady).

Depsidony

Depsidony tvoří druhou největší skupinu lišejníkových látek, biogeneticky odvozenou z *para*-depsidů. Jedná se o bezbarvé látky, které lze identifikovat běžně používanými činidly, např. kyselina fumarprotocetrarová reaguje s P+ červeně, kyselina protocetrarová a látky z chemosyndromu kyseliny stiktové P+ červenooranžově, kyselina psoromová K+ žlutě, P+ žlutě.

Přibližně třetina druhů rodu *Lepraria* produkuje depsidony. Nejčastějšími z nich jsou stiktová kyselina, konstiktová kyselina (a látky patřící do chemosyndromů těchto látek), protocetrarová kyselina a fumarprotocetrarová kyselina. Menší počet druhů obsahuje kyselinu psoromovou a jen několik druhů produkuje další depsidony, např. argopsin (*L. coriensis*, *L. santamonicae*), malonprotocetrarovou kyselinu (*L. toilenae*), pannarin (*L. adhaerens*) nebo salazinovou kyselinu (*L. salazinica*).

Dibenzofurany

Dibenzofurany jsou bezbarvé látky. Jedná se o deriváty difenylu nebo difenyletheru. Vyskytují se přibližně u třetiny druhů rodu *Lepraria* (tab. 3). Ještě v roce 1995 (Leuckert & Kümmerling 1991, Leuckert et al. 1995, Lohtander 1995) byla tato skupina látek považována za charakteristickou pouze pro zástupce rodu *Leproloma* a druh *Lepraria cacuminum* (A.Massal.) Lohtander [dnes *L. alpina*]. Následně však bylo zjištěno, že dibenzofurany jsou produkovány i dalšími druhy rodu *Lepraria* a byla popsána celá řada nových druhů (např. *L. atlantica* – porfyrilová kyselina, Orange 2001) a druhy rodu *Leproloma* byly přeřazeny do rodu *Lepraria* (Kukwa 2002). K nejčastějším dibenzofuranům patří usnová kyselina, 6-methylester kyseliny pannarové a porfyrilová kyselina. Noraskomatová kyselina se naopak vyskytuje jako hlavní obsahová látka pouze u jednoho chemotypu druhu *L. xerophila*.

(ii) Dráha mevalonátové kyseliny

Triterpenoidy

Triterpenoidy jsou bezbarvé pentacyklické sloučeniny, které se zviditelní teprve po ošetření TLC desek roztokem kyseliny sírové a jejich zahřátí. Většinou se vyskytují v nízkých koncentracích. Poměrně málo terpenoidů má triviální jména (např. zeorin) a struktura mnohých terpenoidů je stále neznámá. Při jejich determinaci je potřeba jisté opatrnosti, jelikož terpenoidy se rovněž vyskytují v borce stromů, rašelině, rostlinných zbytcích a některých mechorostech. Většina z nich se však výrazně odlišuje od lišejníkových terpenoidů. V případě potřeby lze porovnat extrakt ze substrátu s lišejníkovým extraktem (Orange et al. 2001a).

V rodě *Lepraria* se téměř výlučně vyskytuje zeorin (u cca 30% druhů). Jen u dvou druhů byla zaznamenána ursolová kyselina (*L. jackii*, *L. lobata*); nepatří však k jejich hlavním obsahovým látkám.

6.7. Sekundární metabolity jednotlivých druhů rodu *Lepraria*

Tab. 3: Přehled sekundárních metabolitů jednotlivých zástupců rodu *Lepraria*. Druhy vyskytující se v Evropě jsou zvýrazněné tučným písmem.

Vysvětlivky: akc = akcesorické látky, maj. = hlavní (angl. major), subm. = téměř hlavní (angl. submajor), min. = vedlejší/ minoritní (angl. minor), tr. = ve stopovém množství (angl. trace), + = vždy přítomný, ± = většinou přítomný, † = vzácný, – = nepřítomný.

Literatura: Aptroot 2002, Aptroot et al. 1997, Baruffo et al. 2006, Bayerová et al. 2005, Crespo et al. 2006, Elix 2006a, b, c, Elix et al. 2005, Elix & Tønnsberg 2004, Kantvilas & Kukwa 2006, Knudsen & Elix 2007a, b, Knudsen et al. 2006, 2007, Kukwa 2006, Laundon 1992, 2003, Lendemmer 2005, Lendemmer & Harris 2007, Leuckert & Kümmerling 1991, Leuckert et al. 1995, Lohtander 1994, 1995, Orange 1997, 2001, Orange & Wolseley 2005, Orange et al. 2001b, Øvstedal & Lewis Smith 2001, Saag et al. 2007, Sipman 2004, Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007, Slavíková-Bayerová & Orange 2006, Tønnsberg 1992, 2002, 2004, 2007, Tønnsberg & Zhurbenko 2006.

Abecedně uspořádané zkratky obsahových látek a jejich úplné názvy:

alek = alektoriová kyselina	nor = norstiktová kyselina
ang = angardianová kyselina	noras = noraskomatová kyselina
arg = argopsin	norarg = norargopsin
atr = atranorin	nord = nordivarikatová kyselina
A01-ant = A01-antron	norj = norjackinová kyselina
bae = baeomycesová kyselina	noro = norobtusatová kyselina
bar = barbatová kyselina	norpa = norpannarin
cit = citreorsein	norr = norrangiformová kyselina
deh = dehydrokonstipatová kyselina (= isomuronová kyselina)	obt = obtusatová kyselina
dech1 = dechloropannarin	o-p-6-m = 6-methylester kyseliny oxypannarové
dek = dekarboxythamnolová kyselina	pal = pallidová kyselina
div = divarikatová kyselina	pan = pannarová kyselina
O-m-s = di-O-methylstrepsilin	pann = pannarin
emo = emodin	par = parietin
eug = eugenitol	pari = parietinová kyselina
fal = falacinal	pla = plakodiolová kyselina
fl-o-C = flavo-obskurin C	porf = porfyrilová kyselina
fla = flavescin	pro = protocetrarová kyselina
fra = fragilin	prot = protodehydrokonstipatová kyselina
ful = fulgidin	pso = psoromová kyselina
fum = fumarprotocetrarová kyselina	p-2-m = 2-methylester kyseliny pannarové
'gra-1' = alifatická kyselina provizorně pojmenovaná 'granulata unknown 1'	p-6-m = 6-methylester kyseliny pannarové
'gra-2' = alifatická kyselina provizorně pojmenovaná 'granulata unknown 2'	ran = rangiformová kyselina
gyr = gyroforová kyselina	rok = rokellová kyselina
h-16 β ,22-d = hopan-16 β ,22-diol	sal = salazinová kyselina
hyp = hypothamnolová kyselina	skv = skvamatová kyselina
hypo = hypopannarin	sor = sordidon
chlo = chloratranorin	sti = stiktová kyselina
iso = isousnová kyselina	sti-synd = látky z chemosyndromu kyseliny stiktové
isostr = isostrepsilová kyselina	str = strepsilin
jack = jackinová kyselina	subbae = subbaeomycesová kyselina
kal = kaloploicin	subskv = subskvamatová kyselina
kon = konstiktová kyselina	Tel50 = Tel50
konf = konfumarprotocetrarová kyselina	tha = thamnolová kyselina
konn = konnorstiktová kyselina	toe = toensbergianová kyselina
konp = konpallidová kyselina	urs = ursolová kyselina
konpo = konporfyrilová kyselina	usn = usnová kyselina
konpso = konpsoromová kyselina (tj. 2'-O-demethylpsoromová kyselina)	zeo = zeorin
kons = konsalazinová kyselina	3'-m-atr = 3'-demethylatranorin
kont = kontortin (bifenylyl, biosynteticky spojený s usnovou kyselinou, dosud známý jen z rodu <i>Psoroma</i>)	3,7-O-m-s = 3,7-di-O-methylstrepsilin
kry = kryptostiktová kyselina	4-o-p = 4-oxypannarová kyselina
lek = lekanorová kyselina	4-o-p-6-m = 6-methylester kyseliny 4- oxypannarové
Llb-1 = neznámá látka provizorně pojmenovaná 'Llb-1'	4-o-p-2-m = 2-methylester kyseliny 4- oxypannarové
mal = malonprotocetrarová kyselina	5,7-di = 5,7-dihydroxy-6-methylftalid
m-porf = methylporfyrilát	7-ch-emo = 7-chloroemodin
nef = nefrosteranová kyselina	7-O-m-s = 7-O-methylstrepsilin
neg = látka provizorně pojmenovaná 'neglecta unknown'	

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzofurany	Triterpenoidy
<i>L. adhaerens</i>			± atr (min.)	pann (mej.), norpa (min.), dechl (min.), hypo (min.)			zeo (maj./min.)
<i>L. alpina</i>							
sensu Leuckert et al. 1995, Baruffo et al. 2006	ang ±, rok ±, ran ±		atr +			porf +, konpo ±	
sensu Saag et al. 2007: var. <i>alpina</i>							
chemotyp 1	ang/rok		atr			porf +, + akc	
chemotyp 2	ran		atr			porf +, + akc	
chemotyp 3			atr			porf +, + akc	
chemotyp 4	ang/rok					porf +, + akc	
chemotyp 5						porf +, + akc	
var. <i>zeorinica</i> L.Saag							
chemotyp 1	ang/rok		atr +			porf +, + akc	zeo +
chemotyp 2	ran		atr +			porf +, + akc	zeo +
chemotyp 3			atr +			porf +, + akc	zeo +

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzo-furany	Triterpenoidy
<i>L. atlantica</i> sensu Orange 2001, Slavíková-Bayerová & Orange 2006 sensu Saag et al. 2007	<i>bud'</i> ran/jack (maj.), norr/norj (min./tr./-) <i>nebo</i> cf. rok	antrachinony ±	atr			porf (maj.)	
chemotyp 1	ang/rok		atr			porf +, + akc	
chemotyp 2	ran		atr			porf +, + akc	
chemotyp 3	ang/rok, ran		atr			porf +, + akc	
chemotyp 4						porf +, + akc	
<i>L. atrotomentosa</i>	neidentifikované alifatické kyseliny		lek, atr				zeo
<i>L. aurescens</i>			tha				
<i>L. bergensis</i>	ran/jack, norr/norj (tr.)	fra, 7-ch-emo, par, A01-ant, emo	atr				

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzofurany	Triterpenoidy
<i>L. borealis</i>							
sensu Lohlander 1994	ran +, norr ±, ang/rok ±		atr +				
sensu Saag et al. 2007							
chemotyp 1	ang/rok +		atr +				
chemotyp 2	ran +		atr +				
chemotyp 3	ang/rok +, ran +		atr +				
chemotyp 4			atr +				
chemotyp 5	ang/rok +						
<i>L. caesiella</i>							
sensu Lendemer 2005			atr				zeo
sensu Saag et al. 2007							
chemotyp 1	ang/rok		atr +				zeo +
chemotyp 2			atr +				zeo +
<i>L. caesioalba</i>							
sensu Leuckert et al. 1995							
chemotyp 1	ang ±, ran ±		atr ±			fum ±, pro ±	
chemotyp 2	ang ±, ran ±		atr +			sti +, kry ± (tr.), kon ± (tr.)	

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzo- furany	Triterpe- noidy
<i>L. caesioalba</i>							
sensu Leuckert et al. 1995 - chemotyp 3	ang +, ran		atr +	pso +, konpso ±			
sensu Tønberg 2004							
chemotyp I	rok/ang		atr	fum			
chemotyp II	ran		atr	fum			
chemotyp III	ang/rok		atr				
chemotyp IV	ran		atr	sti, sti-synd			
chemotyp V	ran		atr	pso			
sensu Saag et al. 2007							
var. <i>caesioalba</i>							
chemotyp 1	ang/rok		atr +	fum +			
chemotyp 2	ang/rok		atr +	sti-synd +			
chemotyp 3	ran		atr +	sti-synd +			
chemotyp 4	ang/rok, ran		atr +	sti-synd +			
chemotyp 5			atr +	sti-synd +			

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzofurany	Triterpenoidy
<i>L. caesiocalba</i>							
sensu Saag et al. 2007							
var. <i>groenlandica</i>							
L. Saag							
chemotyp 1	ang/rok		atr +	sti-synd +			zeo +
chemotyp 2	ran		atr +	sti-synd +			zeo +
chemotyp 3			atr +	sti-synd +			zeo +
<i>L. celata</i>							
	ang/rok + (maj.)		atr ± (min./maj.)				
<i>L. coriensis</i>							
chemotyp 1	prot (maj./min.), deh (maj./min.)		± atr (tr.)			usn (maj.), ± isousn (min./tr.)	zeo (maj.)
chemotyp 2	prot (min./tr.), deh (min./tr.)		± atr (min./tr.)	arg (min.), norarg (min./tr.)		usn (maj.), ± isousn (min./tr.)	zeo (maj.)
chemotyp 3	prot (min./tr.), deh (min./tr.)		± atr (tr.)	kal (min.), ful (min./tr.)		usn (maj.), ± isousn (min./tr.)	zeo (maj.)
<i>L. crassissima</i>							
			div +, nord +				zeo ±

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzo-furany	Triterpenoidy
<i>L. diffusa</i>	rok ±	pravděpodobně antrachinon	atr ± (tr.)			4-o-p-2-m + (maj.), 4-o-p (min.), porf (min.), pan + (tr.), p-2-m + (tr.), p-6-m ± (tr.)	
<i>L. eburnea</i> ⁶							
chemotyp 1				pro +	alek +		
chemotyp 2				pso, konpso	alek		
chemotyp 3					alek		
<i>L. ecorticata</i>	neidentifikovaná alifatická kys. ±					usn +	zeo ±
<i>L. elobata</i>							
				sti + (maj.), kry (min.), nor (min.), kon (min.)			zeo + (maj.)

⁶ Dále obsahuje barbatolovou kyselinu (Leuckert et al. 1995, Tønnsberg 1992), Orange (1997), který u tohoto druhu rozlišil 3 chemotypy, však tuto látku neuvádí. Saag a kol. (Saag et al. 2007) rovněž rozlišují 3 chemotypy; druhý chemotyp však narozdíl od výše uvedeného obsahuje angardianovou/rokcelovou kyselinu místo psoromové a konpsoromové kyseliny.

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzofurany	Triterpenoidy
<i>L. gelida</i>					alek	porf	
<i>L. goughensis</i>		fra (tr.), 7-ch-emo (tr.), fl-O-C (tr.)	lek (maj.), gyr (min.)			str (min.)	
<i>L. granulata</i>	'gra-1' +, 'gra-2' ±	antrachinony ±	atr ±				
<i>L. humida</i>	jack/ran + (maj.), norj/norr ± (min.), ang/rok ± (min.)	antrachinony ± (min.)	atr + (maj.)	sti ± (min.), kon ± (min.)			
<i>L. impossibilis</i>			atr (tr.), lek			p-6-m	
<i>L. incana</i> ⁷		par (maj.), Tel50 (maj.), pari (tr.), fal (tr.), cit (tr.)	div +, nord ± (tr.), gyr ±, atr ±				z60 ±

⁷ Bledě žlutavá stélka obsahuje antrachinony, zatímco zelenavá/modravá stélka je bez pigmentů rozpustných v acetonu.

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzofurany	Triterpenoidy
<i>L. isidiata</i>	rok (maj.)		atr (maj.)	fum (maj.)			
<i>L. jackii</i>							
sensu Elix 2006c, Slavíková-Bayerová & Orange 2006, Tønnsberg 1992	jack + (maj.), norj ± (min.), rok ± (min.), toe ± (min.)	fra ±, 7-ch-emo ±	atr + (maj.)			str ±, O-m-s ±	urs (min.), zeo ±
sensu Baruffo et al. 2006 – chemotyp 1	ang/rok +, jack/ran +, norj/norr ±, toe ±		atr +				
chemotyp 2	jack/ran +, norj/norr ±, toe ±		atr +				
chemotyp 3	ang/rok +, toe ±		atr +				

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzo-furany	Triterpenoidy
<i>L. jackii</i>							
sensu Saag et al. 2007 – chemotyp 1	rok +		atr +				
chemotyp 2	jack/ran +		atr +				
chemotyp 3	jack/ran +, rok +		atr +				
chemotyp 4	neidentifikovaná alifatická kys. + ⁸		atr +				
<i>L. lanata</i>	ang/rok			pro			
<i>L. lecanorica</i>			lek (maj.), atr (různé množství)				
<i>L. leprolomopsis</i>			atr	kon, konn, kry, nor, sti			neznámý terpenoid

⁸ Saag a kol. (Saag et al. 2007) bohužel neuvádějí žádnou charakteristiku této látky (vyskytovala se jen u 2 vzorků). Toensbergianovou kyselinu nezjistili v žádné položce.

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzofurany	Triterpenoidy
<i>L. lobata</i>	ran/jack (maj.) nebo rok/ang (maj.) ± norr/norj (min./tr.) ± pal (min.) ± konp (min.)	± fra (tr.) ± 7-ch-emo (tr.)	atr (maj.) ± 3'-m-atr (tr.)	sti +, kon +, nor ± (tr.), kry ± (tr.), Lib-1 ±		± 3,7-O-m-s (tr.) ± neznámé dibenzofurany (min.)	zeo (maj./min., vzácně -), ± urs (min.)
<i>L. lobificans</i> ⁹			atr +				zeo +
<i>L. membranacea</i>	rok +		atr ±			pan +	
<i>L. multiacida</i>			atr (maj.)	kon (maj./min.), sti (min./tr.), kry (tr.), nor (tr.), konn, sal (tr.), kons		3,7-O-m-s (min.), str (tr.), 7-O-m-s (tr.)	zeo, neznámé triterpenoidy

⁹ Dale produkuje neznámou fenolickou látku provizorně pojmenovanou Lib-2, TLC, Rf třídy A 2-3, A' 2-3, C 2 (Kümmerling et al. 1993a).

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzo- furany	Triterpe- noidy
<i>L. neglecta</i>							
sensu Kukwa 2006, Leuckert et al. 1995							
chemotyp I	ang ±, ran ±		atr ± (tr.)		alek +, 5,7-di + (tr.)		
chemotyp II	ang/rok				neg		
sensu Saag et al. 2007 – chemotyp 1	ang/rok				alek +		
chemotyp 2					alek +		
chemotyp 3	ang/rok		atr		alek +		
chemotyp 4			atr		alek +		
<i>L. nigrocincta</i>							
			div +, nord (tr.)				
<i>L. nivalis</i>							
chemotyp 1			atr +	pro +			
chemotyp 2	rok +		atr +	pro +			
chemotyp 3	rok +		atr +	fum +, pro +			
chemotyp 4			atr +	sti +, kon +, kry ± (tr.), nor ± (tr.)			

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzo-furany	Triterpenoidy
<i>L. nivalis</i> ¹⁰							
chemotyp 5	rok +		atr +	sti +, kon +, kry ± (tr.), nor ± (tr.)			
chemotyp 6			atr +	pso +, konpso (tr.)			
<i>L. normandinoides</i>							
chemotyp I	ang/rok		atr	pro (maj.)			
chemotyp II	ang/rok		atr	fum (maj.), pro (min.)			
chemotyp III	ang/rok		atr				
<i>L. nylanderiana</i>							
	rok +		tha +, dek +, atr ± (tr.)				
<i>L. obtusatica</i>							
			obt (maj.), noro (min.)		bar (min./tr.)	pla (tr.)	
<i>L. pallida</i>	pal, konp		atr (maj.)				zeo (maj.)
<i>L. pulchra</i>			tha				

¹⁰ Saag a kol. (Saag et al. 2007) uvádějí navíc chemotyp lišící se od výše uvedeného chemotypu 5 přítomností rangiformové kyseliny místo rokcellové kyseliny.

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzo-furany	Triterpenoidy
<i>L. rigidula</i>	nef +		atr +				
<i>L. salazinic</i>	ang/rok		atr	sal			
<i>L. santamoniceae</i>				arg (maj.), norarg (maj./min.)			
<i>L. santosii</i>	rok (maj.)		atr (maj.)	sti (maj.), kon (min.), nor (min.)			zeo (maj.)
<i>L. sipmaniana</i>		7-ch-emo +, fra +, A01-ant, par, emo				p-6-m + (maj.), o-p-6-m (min.), pan	
<i>L. squamatica</i>	neznámá alifatická kyselina (maj./min.)		skv (maj.), bae (maj./min.), ± bar (tr.), ± hyp (tr.), ± subbae (tr.), ± subskv (tr.)	± pro (tr.)			
<i>L. straminea</i>						usn	zeo

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzo-furany	Triterpenoidy
<i>L. sylvicola</i>	rok (ang?) + (maj.), toe + (maj.)	antrachinony ± (min.)	atr + (maj.)				
<i>L. texta</i>	rok a/nebo ang (min.)		atr (maj./ min.)			usn (maj.)	zeo (min.)
<i>L. toensbergiana</i>	toe (maj.)		atr (maj.)				
<i>L. toilenae</i>	rok			mal (maj.), fum (subm.), pro (min.), konf (tr.)			
<i>L. umbricola</i> ¹¹	rok (tr.) ±		atr +, tha +, dek +				
<i>L. usnica</i> chemotyp 1						usn (maj.), iso (min./tr.), pla (tr.), kont (min.)	zeo (maj.), h-168,22-d (maj./min.)

¹¹ Laundon (1992) rozlišuje dva chemotypy. V ostatních pracích však nejsou rozeznávány (např. Baruffo et al. 2006, Leuckert et al. 1995). Jeden z chemotypů obsahuje thamnolovou kyselinu, zatímco druhý obsahuje kromě thamnolové kyseliny ještě rokcellovou kyselinu (Laundon 1992). Rokcellová kyselina je dle Leuckerta a kol. (Leuckert et al. 1995) nejspíš kontaminací. Chemismus druhu *L. umbricola* bude zapotřebí více prostudovat.

Taxon	Alifatické kyseliny	Antrachinony	Depsidy	Depsidony	Benzylestery	Dibenzo-furany	Triterpenoidy
<i>L. usnica</i>							
chemotyp 2	± rok (tr.)					usn (maj.), ± iso (tr.), pla (tr.), kont (min.)	zeo (maj.)
chemotyp 3			atr (min.), chlo (min.)			usn (maj.), iso (min./tr.), pla (tr.), kont (min.)	zeo (maj.)
<i>L. vouauxii</i> ¹²	rok (tr.)		± atr (tr.)			p-6-m + (maj.), ±4-o-p-6-m (min.), 4-o-p-2-m (tr.), pan (tr.), p-2-m (tr./min.), m-porf (tr./min.), ± porf (tr.)	
<i>L. xerophila</i>							
chemotyp I	rok/ran (maj.)		atr (min.)			p-6-m (maj.), m-porf (tr./min.), ± porf (tr.), ± pan (tr.)	
chemotyp II			atr (min.), chlo (min.)			noras (maj.), str (min.), isostr (min.)	

¹² Druh dále obsahuje látku provizorně nazvanou 'vouauxii unknown 1', jejíž identita není známa (Tønnsberg 1992). Saag a kol. (Saag et al. 2007) rozlišují 3 chemotypy obsahující kromě 6-methylesteru kyseliny panmarové a akcesorických dibenzofuranů 1) žádnou další látku, 2) angardianovou/rokcellovou kyselinu a 3) atranorin.

6.8. Stélkové reakce a UV testy

Stélkové reakce nejsou příliš využívány při určování jednotlivých druhů rodu *Lepraria*, jelikož (i) povrch stélky je většinou nesmáčivý (zpravidla teprve po déle trvajícím nanášení činidla lze vidět danou reakci), (ii) některé látky, např. fumarprotocetrarová kyselina, stíková kyselina, atranorin se mohou ve stélce nacházet v příliš nízké koncentraci, a proto nemusí být detekovatelné pomocí stélkových reakcí (jedině pomocí TLC) a (iii) pro jistou determinaci jednotlivých druhů je zapotřebí znát jednotlivé obsahové látky (viz kapitola 8.3.2.). Některé stélkové reakce však lze využít pro prvotní orientaci, např. druh *L. crassissima* reaguje C+ růžovočerveně, zatímco *L. incana* C– nebo C+ velmi slabě růžově. Pozitivní reakce v tomto případě signalizuje přítomnost nordivarikatové kyseliny. Tato reakce je využita v klíči v kapitole 8.3.2.

UV test lze provést snadno, a proto je vítaným pomocníkem při rozlišování některých druhů, např. *L. elobata* (UV–) a *L. incana* (UV+ bělavě až modravě bíle). Vhodná je pro prvotní orientaci a pro identifikaci vzájemně prorostlých stélek lišících se absorpcí UV. Pomocí UV testu lze rovněž odlišit světlejší a tmavší oblasti stélky patřící jednomu druhu, což je běžný jev související s vývojem sorédií a erozí a většinou neindikuje přítomnost různých druhů (Laundon 1992). Stélkové reakce a UV testy druhů rodu *Lepraria* jsou shrnuty v následující tabulce.

Tab. 4: Stélkové reakce a UV testy jednotlivých druhů rodu *Lepraria*.

Druhy vyskytující se v Evropě jsou zvýrazněné tučným písmem. U druhu *L. rigidula* uvádí Tønberg (2004) reakci "P– orange"; nejspíš se jedná o chybu vzniklou při tisku. Tento druh obsahuje pouze atranorin a alifatickou kyselinu, které nereagují oranžově s P.

Literatura: Aptroot 2002, Aptroot et al. 1997, Bayerová et al. 2005, Boom et al. 1994, Crespo et al. 2006, Elix 2005, 2006a, Elix et al. 2005, Kantvilas & Kukwa 2006, Knudsen & Elix 2007a, b, Knudsen et al. 2007, Kümmerling et al. 1991, 1993a, b, 1995a, b, Laundon 1989, 1992, 2003, Lendemmer 2005, Lendemmer & Harris 2007, Leuckert & Kümmerling 1991, Leuckert et al. 1995, Lohtander 1994, Orange 1997, 2001, Orange & Wolseley 2005, Orange et al. 2001b, Øvstedal & Lewis Smith 2001, Sipman 2003, 2004, Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007, Slavíková-Bayerová & Orange 2006, Tønberg 1992, 2002, 2004, 2007, Tønberg & Zhurbenko 2006, Wirth 1995, Wirth et al. 2004.

Taxon	P	K	C	Ostatní
<i>L. adhaerens</i>	+ oranžově	–	–	KC–, UV–
<i>L. alpina</i>	– nebo + slabě žlutavě/ citrónově žlutě	+ žlutě	–	UV– nebo UV+ mdlé šedavě

Stélkové reakce a UV testy

Taxon	P	K	C	Ostatní
<i>L. atlantica</i>				
<i>L. atrotomentosa</i>	+ žlutě	+ žlutavě	+ růžově	_____
<i>L. aurescens</i>	+ oranžovožlutě	+ světle žlutě	–	KC–
<i>L. bergensis</i>	–	+ slabě žlutě	–	spodní strana stélky místy K+ purpurově
<i>L. borealis</i>	–	– nebo + žlutě	–	KC–, UV+ mdle růžově
<i>L. caesiella</i>	_____	_____	_____	UV–
<i>L. caesioalba</i>				
Laundon 1992	– nebo + žlutě nebo červenavě oranžově	– nebo + žlutě	–	KC– nebo KC+ žlutě
Tønsberg 1992	+ oranžově červeně	_____	_____	UV+ mdle šedavě
Tønsberg 2004				
chemotyp I	+ oranžově	– nebo + žlutě	–	KC–
chemotyp II	+ oranžově	– nebo + žlutě	–	KC–
chemotyp III	–	– nebo + žlutě	–	KC–
chemotyp IV	+ oranžově	– nebo + žlutě	–	KC–
chemotyp V	+ sírově žlutě	– nebo + žlutě	+ červeně	KC–
<i>L. celata</i>	–	– nebo slabě žlutavě	–	UV–
<i>L. coriensis</i>	–	–	–	KC–
<i>L. crassissima</i>	_____	_____	+ růžovo- červeně	UV+ bělavě až modravě bíle
<i>L. diffusa</i>				
Laundon 1989	+ červenavě- oranžově nebo růžově	– až + žlutě	+ žlutě	_____
Tønsberg 2004	+ hnědavě červeně	+ pomalu oranžově	–	KC–
Wirth 1995	+ hnědavě červeně	– nebo + žlutě/ oranžově	– až + žlutě	UV+ většinou červenofialově

Stélkové reakce a UV testy

Taxon	P	K	C	Ostatní
<i>L. eburnea</i>				
Laundon 1992	+ žlutě, pozvolna oranžově nebo + oranžově	– nebo + žlutě	–	KC+ červenavě oranžově
Orange 1997	+ intenzivně žlutě až oranžově	+ žlutě	+ slabě žlutě nebo růžově	KC+ růžově
Tønsberg 2004	+ žlutě až oranžově	+ žlutě	+ červeně	KC–
Wirth 1995	+ žlutě až oranžově	– nebo + žlutě	–	KC– nebo + pomíjivě červenavě, UV+ žlutě až okrově nebo růžovofialově
<i>L. ecorticata</i>				
	–	– nebo + slabě žlutě	–	KC–
<i>L. elobata</i>				
	+ oranžově	–	–	KC–
<i>L. gelida</i>				

<i>L. goughensis</i>				
	–	–	+ červeně	KC+ červeně
<i>L. granulata</i>				
	– nebo + slabě žlutavě	+ žlutavě	–	UV–; rhizohyfy K+ purpurově červeně nebo K–
<i>L. humida</i>				
	– nebo + žlutě	+ žlutavě	–	UV–; rhizohyfy K+ purpurově červeně
<i>L. impossibilis</i>				

<i>L. incana</i>				
	– nebo zřídka + žlutě	– nebo zřídka + žlutě	– nebo + velmi slabě růžově	KC–, UV+ bělavě až modravě bíle
<i>L. isidiata</i>				
	+	+ žlutě	+	_____
<i>L. jackii</i>				
Kümmerling et al. 1995b	+ žlutě	+ žlutě	–	KC+ žlutě
Slavíková- Bayerová & Orange 2006	–	+ žlutavě	–	UV–
Wirth 1995	_____	+ žlutě (žlutavě)	_____	KC–
<i>L. lanata</i>				
	+ oranžově	–	–	KC–

Stélkové reakce a UV testy

Taxon	P	K	C	Ostatní
<i>L. lecanorica</i>	–	– nebo + žlutavě	+ červeně	KC+ červeně
<i>L. leprolomopsis</i>	+ oranžově	+ žlutě	–	KC–
<i>L. lobata</i>	+ mdle žlutě	+ žlutě	–	—————
<i>L. lobificans</i>	+ oranžově	– nebo + žlutě	–	KC– nebo + žlutě, UV+ červenavě fialově
<i>L. membranacea</i>	+ červenavo-oranžově	– nebo + žlutě	–	—————
<i>L. multiacida</i>	—————	+ žlutooranžově	–	KC–, UV–
<i>L. neglecta</i>	+ sírově žlutě	– nebo + žlutě	– nebo + červenavě oranžově, červeně	KC+ oranžově/ červeně/ červenavě oranžově
<i>L. nigrocincta</i>	–	–	– (nebo narůžověle)	KC+ růžově
<i>L. nivalis</i>	+ červenavě oranžově, dřev P–	– nebo žlutě	–	KC– nebo + žlutě
<i>L. normandi-noides</i>				
chemotyp I	+ oranžově/ červeně	+ žlutě	–	KC+ žlutavě
chemotyp II	+ oranžově/ červeně	+ žlutě	–	KC+ žlutavě
chemotyp III	–	+ žlutě	–	KC+ žlutavě
<i>L. nylanderiana</i>	+ výrazně žlutě	+ výrazně žlutě	—————	—————
<i>L. obtusatica</i>	+ žlutě	—————	—————	UV+ mdle růžově
<i>L. pallida</i>	—————	—————	—————	—————
<i>L. pulchra</i>	+ oranžovo-žlutě	+ světle žlutě	–	KC–
<i>L. rigidula</i>				
Tønsberg 1992, 2004	–	+ žlutě nebo –	–	KC–, UV– nebo UV+ mdle růžově
Kümmerling et al. 1995a, Wirth 1995	+ žlutě	+ žlutě	–	KC+ žlutě, UV+ růžovofialově až žlutě nebo okrově

Stélkové reakce a UV testy

Taxon	P	K	C	Ostatní
<i>L. salazinic</i>	+ oranžově	+ žlutě, postupně červená	–	KC–
<i>L. santamonicae</i>	– nebo + oranžově až červenavě oranžově	–	–	KC–
<i>L. santosii</i>	+ oranžově	+ žlutohnědavě	–	KC–
<i>L. sipmaniana</i> Leuckert & Kümmerling 1991		+ žlutavě až místy načervenale	–	KC+ žlutavě až místy načervenale; spodní strana stélky K+ fialově až hnědočerveně
Orange et al. 2001b	+ růžově	+ červenavě hnědě	+ žlutavě	_____
<i>L. squamatica</i>	+ žlutě	+ žlutě	–	_____
<i>L. straminea</i>	_____	_____	_____	_____
<i>L. sylvicola</i>	– nebo + žlutě	+ žlutavě	–	UV–; rhizohyfy K+ purpurově červeně
<i>L. texta</i>	–	+ žlutě nebo K–	_____	KC+ žlutě nebo KC–
<i>L. toensbergiana</i>	–	+ bledě žlutě/ žlutavě	–	UV–
<i>L. toilenae</i>	+ červeně	–	–	KC–, UV–
<i>L. umbricola</i>	+ oranžově	+ žlutě	–	KC–
<i>L. usnica</i>	_____	_____	+ žlutě až oranžově	KC+ žlutě až oranžově
<i>L. vouauxii</i>	– až + červenavě oranžově	– nebo + mdle žlutě	–	KC–, UV+ (růžovo) fialově
<i>L. xerophila</i>	+ oranžově nebo – (ch. I)	– nebo + bledě žlutě	– nebo + bledě žlutě	KC– nebo KC± prchavě zeleně přecházející do špinavě hnědé

7. Ekologie rodu *Lepraria*

Většina druhů rodu *Lepraria* roste na zastíněných stanovištích chráněných před přímými účinky deště (ve štěrbinách borky, pod skalními převisy). Pouze část z nich osídluje exponovaná místa vystavená přímému účinku deště a slunečního záření, např. skupina *L. neglecta* (zřídka se vyskytuje na méně typických, částečně zastíněných stanovištích).

Z hlediska substrátu rostou na zemi, skále, mechorostech, dřevě, borce, rostlinných zbytcích a na jiných lišejnících. Sipman (2003) uvádí, že druh *L. usnica* se občas může vyskytovat na mraveništi.

Řada druhů výrazně preferuje skály (a na nich rostoucí mechorosty), např. zástupci skupiny *L. neglecta* nebo druh *L. nivalis*. Další druhy, např. *L. elobata*, *L. incana*, patří převážně mezi kortikolní lišejníky. Druh *L. toilenae* rostoucí v Tasmánii roste výlučně na suché borce robustních, velmi starých stromů a nejspíš ho bude možné využít jako indikátor starých lesních porostů (Kantvilas & Kukwa 2006). Většina druhů však nevykazuje vysokou substrátovou specifitu; druhy běžně preferující skálu se mohou příležitostně vyskytovat na stromech a obráceně, např. *L. membranacea* (Tønberg 1992).

Většina zástupců rodu *Lepraria* preferuje kyselé substráty, např. *L. membranacea*, skupina *L. neglecta* či *L. umbricola*. Pouze některé druhy jsou výlučně bazofilní, např. *L. nivalis*. Kromě toho sem patří i druhy rostoucí jak na kyselých tak bazických substrátech, např. *L. lobificans*, *L. vouauxii*.

Někteří zástupci rodu *Lepraria* se vyskytují jak v horách tak nížinách (např. *L. lobificans*), jiné druhy naopak rostou jen v horách (např. *L. alpina*) nebo jen v teplých oblastech (např. *L. nylanderiana*).

Tab. 5: Ekologie jednotlivých zástupců rodu *Lepraria*.

Druhy vyskytující se v Evropě jsou zvýrazněné tučným písmem. U některých nedávno popsaných druhů zatím chybí údaje týkající se podrobnějšího charakteru stanoviště.

Vysvětlivky: ^č = na čedičové skále, E = exponovaný, ^k = kortikolní, ^l = lignikolní, ^s = saxikolní, S = zastíněný a chráněný před přímými účinky deště a slunce, ^š = ve štěrbinách skály, ^t = terikolní.

Literatura: Aptroot 2002, Aptroot et al. 1997, Baruffo et al. 2006, Bayerová et al. 2005, Boom et al. 1994, Crespo et al. 2006, Elix 2005, 2006a, b, Elix et al. 2005, Kantvilas & Kukwa 2006, Knudsen 2007, Knudsen & Elix 2007a, b, Knudsen et al. 2007, Kukwa 2006, Kukwa & Diederich 2007, Kümmerling et al. 1991, 1993a, b, 1995a, b, Laundon 1989, 1992, 2003, Lendemer 2005, Lendemer & Harris 2007, Leuckert & Kümmerling 1991, Leuckert et al. 1995, Lohtander 1994, Orange 1997, 2001, Orange & Wolseley 2005, Orange et al. 2001b, Øvstedal & Lewis Smith 2001, Saag et al. 2007, Sipman 2003, 2004, Slavíková-Bayerová 2006, Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007, Slavíková-

Bayerová & Orange 2006, Tønnsberg 1992, 2002, 2004, 2007, Tønnsberg & Zhurbenko 2006, Wirth 1995, Wirth et al. 2004.

Taxon	Charakter stanoviště	Saxikolní	Terikolní	Kortikolní	Lignikolní	Muscikolní	Lichenikolní	Na rostlinných zbytcích
<i>L. adhaerens</i>	E, S	+	+			+ ^{s, t}	+ ^{s, t}	
<i>L. alpina</i>	E	+	+	+		+ ^{s, t}	+ ^{k, s}	
<i>L. atlantica</i>	S	+	+			+ ^s	+ ^s	
<i>L. atrotomentosa</i>	S	+	+	+				
<i>L. aurescens</i>	S			+				
<i>L. bergensis</i>	S	+				+ ^s		
<i>L. borealis</i>	E, S	+	+	+		+ ^{s, k, t}	(+)	
<i>L. caesiella</i>	S	(+)	+	+	(+)	+		
<i>L. caesioalba</i>	E, (S)	+	+	(+)		+ ^{(k), s, t}	+ ^s	
<i>L. celata</i>	S		+	+		+ ^{s, t}		+
<i>L. coriensis</i>	S	+	+	+	+	+		
<i>L. crassissima</i>	S	+	(+)	(+)		+ ^{s, t}		
<i>L. diffusa</i>	E, S	+	+	+		+ ^{s, t}		
<i>L. eburnea</i>	S	+	+	+	+	+ ^{s, k, t}	(+)	
<i>L. ecorticata</i>	S	+						
<i>L. elobata</i>	S	+	+	+	+	+ ^{k, s, t}		
<i>L. gelida</i>			+	(+)		+	(+)	
<i>L. goughensis</i>	S					+ ^{s, t}		+
<i>L. granulata</i>	E, S	+	+			+ ^s		
<i>L. humida</i>	S	+						
<i>L. impossibilis</i>				+				
<i>L. incana</i>	S	+	+	+	+	+ ^{s, t}		

Ekologie rodu *Lepraria*

Taxon	Charakter stanoviště	Saxikolní	Terikolní	Kortikolní	Lignikolní	Muscikolní	Lichenikolní	Na rostlinných zbytcích
<i>L. isidiata</i>	E	+	+			+ ^{s, t}		
<i>L. jackii</i>	S	+	+	+	+	+ ^{k, s, t}	(+)	+
<i>L. lanata</i>	S	+	+			+ ^s		
<i>L. lecanorica</i>	S	+	+	+				
<i>L. leprolomopsis</i>				+		+ ^k		
<i>L. lobata</i>	S		+	+		+ ^s		
<i>L. lobificans</i>	S	+	+	+	+	+ ^{k, l, s, t}		
<i>L. membranacea</i>	E, S	+	(+)	+		+ ^{k, s, t}	+ ^s	
<i>L. multiacida</i>		+	+					
<i>L. neglecta</i>	E	+	+	(+)	(+)	+ ^s	+ ^s	
<i>L. nigrocincta</i>				+		+ ^k		
<i>L. nivalis</i>	S	+	+ ^š	+		+ ^{s, t}	+ ^s	
<i>L. normandinoides</i>	± E, ± S	+		+				
<i>L. nylanderiana</i>	E, ± S	+	+	+		+ ^{k, s, t}		
<i>L. obtusatica</i>	S			+				
<i>L. pallida</i>		+		+				
<i>L. pulchra</i>	S			+				
<i>L. rigidula</i>	E, S	+	+	+	+	+ ^{k, s, t}	(+)	
<i>L. salazinica</i>	S	+						
<i>L. santamonicae</i>	E, S	+	+	+	+	+	+	
<i>L. santosii</i>	S		+ ^č					
<i>L. sipmaniana</i>	E	+	+	+		+		+
<i>L. squamatica</i>		+		+	+			
<i>L. straminea</i>			+			+		
<i>L. sylvicola</i>	S	+		+		+ ^s		
<i>L. texta</i>		+					(+)	
<i>L. toensbergiana</i>	S	+	+	+				+
<i>L. toilenae</i>	S			+				
<i>L. umbricola</i>	S	+	+	+	+	+ ^{k, s, t}		
<i>L. usnica</i>	S	+		+				

Ekologie rodu *Lepraria*

Taxon	Charakter stanoviště	Saxikolní	Terikolní	Kortikolní	Lignikolní	Muscikolní	Lichenikolní	Na rostlinných zbytcích
<i>L. vouauxii</i>	E, S	+	+	+		+ ^{k, s, t}	(+)	+
<i>L. xerophila</i>		+	+		+			

8. Výsledky a diskuse chemotaxonomického studia

8.1. Nové druhy rodu *Lepraria*

Jak již bylo uvedeno v úvodních kapitolách, rod *Lepraria* patří k dosud málo poznaným skupinám lichenizovaných hub. Jen během minulého a tohoto roku bylo popsáno 15 nových druhů z různých částí světa. Lze předpokládat, že počet se v následujících letech zvýší.

V této kapitole jsou uvedeny výsledky vlastního chemotaxonomického studia, během kterého bylo popsáno několik nových druhů. Prvním z nich je druh *L. toensbergiana*, který je morfologicky velmi podobný druhu *L. jackii* (Bayerová et al. 2005), liší se však chemicky a rozšířením.

Morfologicky neodlišitelné druhy nejsou v rodě *Lepraria* ojedinělé. Další takovou dvojicí jsou např. druhy *L. caesioalba* a *L. neglecta*, které by bylo možné považovat za odlišné chemotypy. Jedná se však o dva různé druhy s odlišnými obsahovými látkami a rozšířením (Laundon 1992). Jejich rozlišení na druhové úrovni bylo bez problémů akceptováno (např. Baruffo et al. 2006, Kukwa 2006, Leuckert et al. 1995, Lohtander 1994). Molekulárně biologická studie toto pojetí potvrdila a jak již bylo uvedeno v kapitole 6.6. zároveň bylo zjištěno, že druhý chemotyp druhu *L. caesioalba* se liší od zbývajících dvou chemotypů (Ekman & Tønsberg 2002). Pro objasnění vztahu mezi jednotlivými chemotypy druhu *L. caesioalba* budou zapotřebí další studie.

Druh *L. frigida* J.R.Laundon popsáný v roce 1992 (Laundon 1992) byl rovněž hned zpočátku akceptován (např. Lohtander 1994, Leuckert et al. 1995), ale narozdíl od předchozích druhů byl později synonymizován s druhem *L. eburnea* (Orange 1997). Dle Laundona (Laundon 1992) se dané druhy lišily chemicky, morfologicky a geograficky. Orange (1997) však tyto dva druhy (včetně holotypu *L. frigida*) podrobil detailnímu studiu a tyto rozdíly nepotvrdil.

Některé druhy, např. *L. crassissima*, *L. elobata*, *L. rigidula*, však zpočátku nebyly akceptovány hned všemi autory. Například druh *L. rigidula* považoval Laundon (1992) za synonymum druhu *Leproloma cacuminum* [dnes *Lepraria alpina*], zatímco Tønsberg (1992) a Leuckert a kol. (Leuckert et al. 1995) jej považovali za samostatný druh, jelikož se od výše uvedeného druhu odlišuje morfologicky, chemicky, ekologicky a rozšířením. Laundon (1992) však narozdíl od dvou výše uvedených prací nepovažoval různé alifatické kyseliny za znaky vhodné pro odlišení jednotlivých druhů (více v kapitole 6.6.). Dalším příkladem je druh *L. crassissima*, který považovali němečtí autoři (Kümmerling et al. 1991, Leuckert et al. 1995) za synonymum druhu *L. incana*; obdobně druh *L. elobata* za synonymum druhu *L. lobificans*. Výše zmíněné dvojice druhů jsou chemicky velmi podobné nebo identické, ale odlišují se morfologicky (Boom et al. 1994, Tønsberg 1992). Ekman a Tønsberg (2002) na základě DNA analýz ukázali, že výše uvedené dvojice druhů nejsou konspecifické; např. druh *L. crassissima* je příbuzný druhu

L. rigidula, ale vzdálený druhu *L. incana*. Dnes jsou druhy *L. crassissima*, *L. elobata* a *L. rigidula* běžně akceptovány (např. Baruffo et al. 2006, Kukwa 2006).

V minulém roce publikovali Baruffo a kol. (Baruffo et al. 2006) revizi rodu *Lepraria* v Itálii, v níž synonymizovali *L. toensbergiana* a *L. jackii*. Z jejich výsledků však vyplývá, že mezi studovanými položkami pravděpodobně nebyl přítomen druh *L. toensbergiana*. Tento druh totiž kromě atranorinu produkuje pouze toensbergianovou kyselinu, zatímco italské položky obsahovaly atranorin společně s toensbergianovou kyselinou a dalšími alifatickými kyselinami (tab. 3). Toto chemické složení odpovídá druhu *L. jackii* (tab. 3); toensbergianová kyselina byla zjištěná v minoritním množství u druhu *L. jackii* teprve nedávno (Slavíková-Bayerová & Orange 2006). Otázkou zůstává, zda se mezi italskými položkami nevyskytuje směsná položka zahrnující oba druhy. Materiál bude v budoucnu zapotřebí zrevidovat.

Popis dalších taxonů – *L. celata*, *L. humida*, *L. sylvicola* a *Lepraria* sp. H – následuje za popisem druhu *L. toensbergiana* (Slavíková-Bayerová & Orange 2006). Všechny lze charakterizovat jemně zrnitou stélkou, nečleněnou na jednotlivé vrstvy a produkcí atranorinu a alifatických kyselin. Liší se typem produkované alifatické kyseliny a ekologií. Druhy *L. humida* a *L. sylvicola* produkují antrachinony v hyfách uložených pod stélkou. Dle Fehrerové a kol. (Fehrer et al., v recenzním řízení) se *L. humida* a *L. sp. H* geneticky podobají druhu *L. atlantica*, zatímco další dva druhy, *L. celata* a *L. sylvicola*, nejsou blízké příbuzné žádnému druhu. Předtím byly mylně považovány za chemotypy druhu *L. jackii* (např. Leuckert et al. 1995, Orange 2001) a jak je patrné z tabulky 3, někteří autoři je v současnosti stále ještě uvádějí jako chemotypy tohoto druhu (např. Saag et al. 2007). K britským a irským sběrům druhu *L. sylvicola* přibyl letos jeden údaj z Francie (Kukwa & Diederich 2007).

V závěru této kapitoly je uveden článek s popisem druhu *L. granulata* ze skupiny *L. neglecta* (Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007). Morfologicky se nejvíce podobá druhu *L. borealis*, jehož sorédie jsou však větší a volněji uložené. Kromě toho se u druhu *L. granulata* narozdíl od druhu *L. borealis* mohou vyskytovat různě zbarvené hyfy pod stélkou. Výše uvedené druhy se dále odlišují produkcí různých alifatických kyselin. Zatímco u *L. borealis* se vyskytuje rangiformová a norrangiformová kyselina, nově popsáný druh produkuje alifatické kyseliny předběžně pojmenované 'granulata unknown 1 & 2', jejichž chromatografické charakteristiky jsou součástí práce. Druh *L. granulata* byl doposud nalezen v Bulharsku, České republice a Rakousku v nadmořských výškách 1359-2410 m. Dle ekologických nároků a charakteru ITS sekvence patří do skupiny *L. neglecta*. Dále jsou v práci popsány taxony *Lepraria* sp. BG a *L. sp. G*, jejichž taxonomické postavení není zatím jasné. Pro objasnění jejich statutu bude zapotřebí získat a prostudovat více materiálu.

10. Závěry

1) Během vlastního chemotaxonomického studia rodu *Lepraria* bylo popsáno několik druhů nových pro vědu – *Lepraria celata*, *L. granulata*, *L. humida* a *L. toensbergiana* (Bayerová et al. 2005, Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007, Slavíková-Bayerová & Orange 2006). Kromě toho byly popsány další taxony provizorně pojmenované *Lepraria* sp. BG, *L. sp. G* a *L. sp. H*, jejichž taxonomické postavení není zatím jasné. Dále byl nalezen taxon *Lepraria* sp., který je chemicky podobný druhu *L. atlantica*, morfologicky se však odlišuje (Slavíková-Bayerová 2006). Jedná se buď o dosud nepopsaný taxon nebo extrémní formu druhu *L. atlantica*. Pro objasnění identity těchto taxonů bude zapotřebí prostudovat větší množství materiálu.

2) U druhů *L. atlantica*, *L. celata*, *L. jackii*, *L. granulata*, *L. humida*, *L. sylvicola* a *L. toensbergiana* byla zjištěna přítomnost hyf nacházejících se často ve štěrbinách substrátu s tendencí proniknout do substrátu (Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007, Slavíková-Bayerová & Orange 2006). Dosud byly považovány buď za dřev (*L. jackii*) nebo hypothallus (*L. toensbergiana*). Vzhledem k tomu, že se nejedná o souvislou vrstvu hyf a hyfy nejspíš slouží k přichycení k podkladu, byl navržen termín rhizohyfy. U druhů *L. atlantica*, *L. humida* a *L. sylvicola* jsou oranžové, zatímco u ostatních druhů jsou obvykle bílé. U druhu *L. granulata* se vyskytují vzácně a jsou bělavě šedé, šedé až černavě šedé, někdy žlutavě oranžovohnědé. Oranžově zbarvené hyfy obsahují anthrachinony a mají pozitivní stélkovou reakci s K, zatímco bílé až černavě šedé rhizohyfy nereagují s K.

3) U taxonů *L. granulata*, *L. jackii*, *L. sylvicola*, *L. toensbergiana* a *L. sp. G* byly zjištěny nové alifatické kyseliny – toensbergianová kyselina, 'granulata unknown 1' a 'granulata unknown 2' (Bayerová & Haas 2005, Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007, Slavíková-Bayerová & Orange 2006). Toensbergianová kyselina je diastereoisomerem rocellové kyseliny (buď diastereoisomerem I nebo II, příp. směsí obou isomerů). Detekce struktury látky provizorně nazvané 'granulata unknown 1' je předmětem současného výzkumu. Struktura látky 'granulata unknown 2' není dále zkoumána, jelikož je ve stélce přítomná v příliš nízké koncentraci. Výše uvedené látky lze snadno odlišit od dosud popsanych látek pomocí TLC.

4) Pro území České republiky byla zjištěna celá řada nových leprarioidních lišejníků – *Botryolepraria lesdainii*, *Caloplaca chrysodeta*, *Lepraria borealis*, *L. crassissima*, *L. diffusa*, *L. ecorticata* (sub *Lecanora leuckertiana*), *L. granulata*, *L. nylanderiana*, *L. toensbergiana* a *L. umbricola* (Bayerová & Kukwa 2004, Bayerová et al. 2005, Slavíková-Bayerová 2006, Slavíková-Bayerová & Fehrer 2007). U druhu *L. nylanderiana* byly publikovány lokality posouvající hranici rozšíření více na východ (Slavíková-Bayerová 2006). Poznatky získané studiem českých zástupců byly porovnány s údaji uváděnými v literatuře. Zjištěné rozdíly byly diskutovány.

5) Pomocí rastrovacího elektronového mikroskopu byl zkoumán povrch stélky cca 50-ti druhů lichenizovaných hub, např. *Cladonia* sp. div., *Lecanora* sp. div., *Lepraria* sp. div. (Slavíková-Bayerová & Haas, v recenzním řízení). Na povrchu stélek byly nalezeny krystaly různých tvarů a v různé četnosti. Nejčastější byly vláknité krystaly (angl. thread-like crystals, zkráceně TCR), které lze rozdělit do tří skupin (TCR 1, TCR 2 a TCR 3). TCR (nejčastěji TCR 2 a 3) byly pozorovány na povrchu sorédií u druhů produkujících terpenoidy, např. *Botryolepraria lesdainii*, *Chrysothrix chlorina*, *Cladonia deformis*, *Lecanora subaurea*, *Lepraria incana* (jedině druh *Physcia clementei* tvořil TCR 1). Nicméně přítomnost terpenoidů ve stélce nemusí vždy znamenat přítomnost TCR, jelikož na povrchu stélky nesorediálních druhů obsahujících terpenoidy, např. *Lecanora intricata*, zjištěny nebyly. Mohou se však vyskytovat uvnitř stélky (nebylo zkoumáno). U druhů neobsahujících terpenoidy (sorediálních i nesorediálních) vláknité krystaly buď vůbec nebyly vytvořené nebo byly přítomné vláknité krystaly typu 1 nebo drobné krystaly různého tvaru (vzácně větší hranaté krystaly tyčkového tvaru) nebo velmi výjimečně TCR 3 (*Cladonia zopfii*). Na základě výsledků pozorování a chemických analýz lze usuzovat, že vláknité krystaly typu 2 a 3 jsou většinou tvořené zeorinem nebo jinými terpenoidy, zatímco TCR 1 a další typy krystalů mohou pocházet z terpenoidů nebo jiných sekundárních metabolitů, případně z nějakého druhu kontaminace. Chemické složení vláknitých krystalů některých druhů není jasné a bude vyžadovat další studium. Funkce vláknitých krystalů rovněž není zcela jasná. Mohou mít ochrannou funkci, přispívat k oddělení jednotlivých sorédií z konsorédií a/nebo zvětšovat povrch, a tím přispívat k efektivnějšímu šíření pomocí větru.

Během studia povrchu stélky vybraných zástupců rodu *Lepraria* pomocí světelné a elektronové (SEM) mikroskopie nebyly nalezeny žádné dosud přehlížené morfologické znaky, které by bylo možné využít v taxonomii (kromě již výše uvedených rhizohyf). Jedině u druhů *Botryolepraria lesdainii*, *Lepraria crassissima*, *L. ecorticata*, *L. elobata*, *L. incana* a *L. lobificans* byly na povrchu sorédií nalezeny vláknité krystaly typu 3, které mohou být viditelné i pod binokulární lupou (jsou-li přítomné ve větším množství). Tyto krystaly signalizují přítomnost terpenoidů. Tento poznatek lze využít pro hrubou orientaci při určování některých taxonů. Na povrchu stélky ostatních zástupců rodu *Lepraria* se krystaly (i) buď vůbec nevyskytovaly (např. u druhů *L. alpina*, *L. nylanderiana*) (ii) nebo byla zjištěna přítomnost TCR 1 (např. u druhů *L. rigidula*, *L. vouauxii*), (iii) drobných krystalů podlouhlého, ale nejasného tvaru (např. u druhů *L. diffusa*, *L. jackii*) (iv) nebo tenkých destičkovitých útvarů (pouze u druhu *L. toensbergiana*; Bayerová et al. 2005).

11. Literatura

- Acharius E. (1799) ['1798']: Lichenographiae Suecicae Prodomus. – Björn, Linköping.
- Acharius E. (1803): Methodus qua omnes detectos lichenes secundum organa carpomorpha ad genera, species et varietates redigere atque observationibus illustrare tentavit. – Ulrich, Stockholm.
- Aptroot A. (2002): New and interesting lichens and lichenicolous fungi in Brazil. – Fung. Divers. 9: 15–45.
- Aptroot A. & Feijen F. J. (2002): Annotated checklist of the lichens and lichenicolous fungi of Bhutan. – Fung. Divers. 11: 21–48.
- Aptroot A., Diederich P., Sérusiaux E. & Sipman H. J. M. (1997): Lichens and lichenicolous fungi from New Guinea. – Bibl. Lichenol. 64: 1–220.
- Asahina Y. (1936-1940): Mikrochemischer Nachweis der Flechtenstoffe. I.–XI. Mitteilung. – Jour. Jap. Bot. 12: 516–525, 859–872, 13: 529–536, 855–861, 14: 39–44, 244–250, 318–323, 650–659, 767–773, 15: 465–472, 16: 185–193.
- Asahina Y. & Shibata S. (1954): Chemistry of lichen substances. – Jap. Soc. Prom. Sc. Ueno, Tokyo.
- Baruffo L., Zedda L., Elix J. A. & Tretiach M. (2006): A revision of the lichen genus *Lepraria* s. lat. in Italy. – Nova Hedwigia 83: 387–429.
- Bayerová Š. & Haas K. (2005): Toensbergianic acid, a new higher aliphatic diacid from the genus *Lepraria* (Ascomycota, Stereocaulaceae). – Bryologist 108: 224–227.
- Bayerová Š. & Kukwa M. (2004): New records of leprarioid lichens in the Czech Republic. – Biologia 59: 19–23.
- Bayerová Š., Kukwa M. & Fehrer J. (2005): A new species of *Lepraria* (lichenized Ascomycetes) from Europe. – Bryologist 108: 131–138.
- Beck A. (2002): Selektivität der Symbionten schwermetalltoleranter Flechten. – 196 pp., Ms. [Inaugural-Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität München].
- Biazrov L. G. (2007): Checklist of the Mongolian lichens. Version 5. 2007. – http://www.sevin.ru/laboratories_eng/biazrov.html.
- Boom P. van den, Brand M., Diederich P., Aptroot A. & Sérusiaux E. (1994): Report of a lichenological field meeting in Luxembourg. – Bull. Soc. Natur. Luxemb. 95: 145–176.
- Botnen A. & Øvstedal D. O. (1988): Muscicolous *Lepraria* species and other leprarioid lichens in the Antarctic. – Polar Res. 6: 129–133.
- Brodo I. M. (1978): Changing concepts regarding chemical diversity in lichens. – Lichenologist 10: 1–11.
- Brodo I. M. (1986): Interpreting chemical variation in lichens for systematic purposes. – Bryologist 89: 132–138.
- Canals A., Hernández-Mariné M., Gómez-Bolea A. & Llimona X. (1997): *Botryolepraria*, a new monotypic genus segregated from *Lepraria*. – Lichenologist 29: 339–345.

- Clauzade G. & Roux C. (1977): Taxons nouveaux et intéressants pour le midi de la France. – Bull. Soc. Linn. Provence 30: 9–36.
- Crespo A., Arguello A., Lumbsch H. T., Llimona X. & Tønsberg T. (2006): A new species of *Lepraria* (Lecanorales: Stereocaulaceae) from the Canary Island and the typification of *Lepraria isidiata*. – Lichenologist 38: 213–221.
- Crombie J. M. (1894): A monograph of lichens found in Britain. – British Museum, London.
- Culberson C. F. (1969): Chemical and botanical guide to lichen products. – Univ. North Carolina Press, Chapel Hill.
- Culberson C. F. (1970): Supplement to "Chemical and botanical guide to lichen products". – Bryologist 73: 177–377.
- Culberson C. F. (1972): Improved conditions and new data for the identification of lichen products by a standardized thin-layer chromatographic method. – J. Chromat. 72: 113–125.
- Culberson C. F. (1986): Biogenetic relationships of the lichen substances in the framework of systematics. – Bryologist 89: 91–98.
- Culberson C. F. & Culberson W. L. (1976): Chemosyndromic variation in lichens. – Syst. Bot. 1: 325–339.
- Culberson C. F. & Culberson W. L. (1978): β -Orcinol derivatives in lichens: biogenetic evidence from *Oropogon loxensis*. – Expt. Mycol. 2: 245–257.
- Culberson C. F. & Culberson W. L. (2001): Future directions in lichen chemistry. – Bryologist 104: 230–234.
- Culberson C. F. & Elix J. A. (1989): Lichen substances, pp. 509–535. – In: Dly P. M. & Harbourne J. B. (eds.), Methods in plant biochemistry, Vol. 1. Plant phenolics. Academic Press, London, San Diego.
- Culberson C. F. & Johnson A. (1982): Substitution of methyl *tert*-butyl ether for diethyl ether in the standardized thin-layer chromatographic method for lichen products. – J. Chromat. 238: 483–487.
- Culberson C. F. & Kristinsson H.-D. (1970): A standardized method for the identification of lichen products. – J. Chromat. 46: 85–93.
- Culberson C. F., Culberson W. L. & Johnson A. (1977): Second supplement to "Chemical and botanical guide to lichen products". – Amer. Bryol. Lichenol. Soc., Missouri Bot. Garden, St. Louis.
- Culberson W. L. (1963): Lichens in a greenhouse. – Science 139: 40–41.
- Culberson W. L. (1967): Analysis of chemical and morphological variation in the *Ramalina siliquosa* species complex. – Brittonia 19: 333–352.
- Culberson W. L. (1969a): The use of chemistry in the systematics of the lichens. – Taxon 18: 152–166.
- Culberson W. L. (1969b): The behavior of the *Ramalina siliquosa* group in Portugal. – Österr. Bot. Zeitschr. 116: 85–94.

- Culberson W. L. (1969c): The chemistry and systematics of some species of the *Cladonia cariosa* group in North America. – *Bryologist* 72: 377–386.
- Culberson W. L. (1970): Chemosystematics and ecology of lichen-forming fungi. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 153–170.
- Culberson W. L. (1973): The *Parmelia perforata* group: Niche characteristics of chemical races, separation by parallel evolution, and a new taxonomy. – *Bryologist* 76: 20–29.
- Culberson W. L. (1986): Chemistry and sibling speciation in the lichen-forming fungi: ecological and biological considerations. – *Bryologist* 89: 123–131.
- Culberson W. L. & Culberson C. F. (1967): Habitat selection by chemically differentiated races of lichens. – *Science* 158: 1195–1197.
- Culberson W. L. & Culberson C. F. (1970): A phylogenetic view of chemical evolution in the lichens. – *Bryologist* 73: 1–31.
- Egan R. S. (1986): Correlations and non-correlations of chemical variation patterns with lichen morphology and geography. – *Bryologist* 89: 99–100.
- Egan R. S. (1987): A fifth checklist of the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. – *Bryologist* 90: 77–173.
- Egea J. M. (1996): Catalogue of lichenized and lichenicolous fungi of Morocco. – *Bocconeia* 6: 19–114.
- Ekman S. & Tønsberg T. (2002): Most species of *Lepraria* and *Lepruloma* form a monophyletic group closely related to *Stereocaulon*. – *Mycol. Res.* 106: 1262–1276.
- Elix J. A. (1982): Peculiarities of the Australasian lichen flora: accessory metabolites, chemical and hybrid strains. – *Journ. Hattori Bot. Lab.* 52: 407–415.
- Elix J. A. (2005): New species of sterile crustose lichens from Australasia. – *Mycotaxon* 94: 219–224.
- Elix J. A. (2006a): A new species of *Lepraria* (lichenized Ascomycota) from Australia. – *Australas. Lichenol.* 58: 20–23.
- Elix J. A. (2006b): The chemical diversity of *Lepraria coriensis* and *L. usnica* (lichenized Ascomycota) in Australia. – *Australas. Lichenol.* 58: 24–26.
- Elix J. A. (2006c): Additional lichen records from Australia 56. – *Australas. Lichenol.* 58: 4–13.
- Elix J. A. & Tønsberg T. (2004): Notes on the chemistry of some lichens, including four species of *Lepraria*. – *Graphis Scripta* 16: 43–45.
- Elix J. A., Øvstedal D. G. & Gremmen N. J. M. (2005): A new *Lepraria* species from Gough Island, South Atlantic Ocean. – *Mycotaxon* 93: 273–275.
- Erichsen C. F. E. (1930): Lichenologische Beiträge. – *Hedwigia* 70: 216–233.
- Erichsen C. F. E. (1957): Flechtenflora von Nordwestdeutschland. – Fischer, Stuttgart.
- Esslinger T. L. (2006): A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. – *North Dakota State*

- Univ., <http://www.ndsu.nodak.edu/instruct/esslinge/chcklst/chcklst7.htm>, Fargo, North Dakota.
- Fehrer J., Slavíková-Bayerová Š. & Orange A. (v recenzním řízení): Large genetic divergence of new, morphologically similar species of sterile lichens from Europe (*Lepraria*, *Stereocaulaceae*, Ascomycota): concordance of DNA sequence data with secondary metabolites. – *Cladistics*.
- Feige G. B., Lumbsch H. T., Huneck S. & Elix J. A. (1993): Identification of lichen substances by a standardized high-performance liquid chromatographic method. – *J. Chromat.* 646: 417–427.
- Feurerer T. (2007): Checklists of lichens and lichenicolous fungi. Version 1 June 2007. – <http://www.checklists.de>.
- Fink B. (1935): The lichen flora of the United States. – Ann Arbor, University of Michigan Press.
- Flakus A. & Kukwa M. (2007): New species and records of *Lepraria* (*Stereocaulaceae*, lichenized Ascomycota) from South America. – *Lichenologist* 39: 463–474.
- Gmelin L. (1858): *Handbuch der organischen Chemie*, Bd. V. – Winter, Heidelberg.
- Grube M., Baloch E. & Arup U. (2004): A phylogenetic study of the *Lecanora rupicola* group (*Lecanoraceae*, Ascomycota). – *Mycol. Res.* 108: 506–514.
- Guiry M. D. & Guiry G. M. (2007): *AlgaeBase* version 4.2. World-wide electronic publication. – National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>.
- Güvenc S. & Öztürk S. (1999): Lichens in the north-east regions of Cyprus. – *Feddes Repert.* 110: 455–463.
- Hale M. E. (1983): *The biology of lichens*. Third Edition. – Edward Arnold, London.
- Harada H., Okamoto T. & Yoshimura I. (2004): A checklist of lichens and lichen-allies of Japan. – *Lichenology* 2: 47–165.
- Hawksworth D. L. (1976): Lichen chemotaxonomy, pp. 139–184. – In: Brown D. H., Hawksworth D. L. & Bailey R. H. (eds.), *Lichenology. Progress and problems*. London.
- Hesse O. (1900): Beitrag zur Kenntnis der Flechten und ihrer charakteristischen Bestandteile. – *J. Prakt. Chem.* 62: 430–480.
- Hildreth K.C. & Ahmadjian V. (1981): A study of *Trebouxia* and *Pseudotreboxia* isolates from different lichens. – *Lichenologist* 13: 65–86.
- Hue A. M. (1924): *Monographia Crocyniarum*. – *Bull. Soc. Bot. France* 71: 311–402.
- Huneck S. & Yoshimura I. (1996): *Identification of lichen substances*. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Jarkovský M. (1978): Lišejníkové látky a jejich identifikace. – 106 p., Ms. [Kand. dis. práce, Hradec Králové].
- Kantvilas G. & Kukwa M. (2006): A new species of *Lepraria* (lichenized Ascomycetes) from Tasmania's wet forests. – *Muelleria* 23: 3–6.

- Knudsen K. (2007): An annotated checklist of the lichens of the Santa Monica Mountains, pp. 35–62. – In: Knapp D. (ed.), A flora and ecology of the Santa Monica Mountains. Southern California Botanists, Fullerton, CA.
- Knudsen K. & Elix J. A. (2007a): A new *Lepraria* (Stereocaulaceae) from the Santa Monica Mountains in southern California. – Bryologist 110: 115–118.
- Knudsen K. & Elix J. A. (2007b): Additional species: *Lepraria*. – In: Nash III T. H. et al. (eds.), Lichen flora of the greater Sonoran Desert region, Vol. 3. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe, Arizona [v tisku].
- Knudsen K., Elix J. A. & Lendemer J. C. (2006): Two new records of *Lepraria* from California. – Bull. Californ. Lich. Soc. 13: 3–5.
- Knudsen K., Elix J. A. & Lendemer J. C. (2007): *Lepraria adhaerens*: A new species from North America. – Oppuscula Philolichenum 4: 5–10.
- Krzewicka B. & Śliwa L. (2000): Porosty rezerwatu "Przadki" kolo Krosno (Pogórze Dynowskie). – Ochr. Przyr. 57: 51–58.
- Kukwa M. (2002): Taxonomic notes on the lichen genera *Lepraria* and *Leproloma*. – Ann. Bot. Fenn. 39: 225–226.
- Kukwa M. (2006): The lichen genus *Lepraria* in Poland. – Lichenologist 38: 293–305.
- Kukwa M. & Diederich P. (2007): New records of leprarioid lichens from Luxembourg and France, with the first report of fertile *Lecanora rouxii*. – Bull. Soc. Natur. Luxemb. 108: 15–19.
- Kukwa M. & Owe-Larsson B. (2000): *Lepraria elobata* found in Hungary, Poland and Slovakia. – Graphis Scripta 11: 53–55.
- Kümmerling H. & Leuckert Ch. (1993): Chemische Flechtenanalysen VIII. *Lepraria lesdainii* (Hue) R. C. Harris. – Nova Hedwigia 56: 483–490.
- Kümmerling H., Leuckert Ch. & Wirth V. (1991): Chemische Flechtenanalysen VI. *Lepraria incana* (L.) Ach. – Nova Hedwigia 53: 507–517.
- Kümmerling H., Leuckert Ch. & Wirth V. (1993a): Chemische Flechtenanalysen VII. *Lepraria lobificans* Nyl. – Nova Hedwigia 56: 211–226.
- Kümmerling H., Leuckert Ch. & Wirth V. (1995a): Chemische Flechtenanalysen X. *Lepraria rigidula* (de Lesd.) Tønsberg. – Nova Hedwigia 60: 233–240.
- Kümmerling H., Leuckert Ch. & Wirth V. (1995b): Chemische Flechtenanalysen XI. *Lepraria jackii* Tønsberg. – Nova Hedwigia 60: 457–465.
- Kümmerling H., Triebel D. & Rambold G. (1993b): *Lepraria neglecta* and its lichenicolous fungi. – Bibl. Lichenol. 53: 147–160.
- Laundon J. R. (1963a): Nomen conservandum propositum. – Taxon 12: 36–37
- Laundon J. R. (1963b): The taxonomy of sterile crustaceous lichens in the British Isles. 2. Corticolous and lignicolous species. – Lichenologist 2: 101–151.
- Laundon J. R. (1974): *Leproplaca* in the British Isles. – Lichenologist 6: 102–105.
- Laundon J. R. (1981): The species of *Chrysothrix*. – Lichenologist 13: 101–121.

- Laundon J. R. (1989): The species of *Leproloma* – the name for *Lepraria membranacea* group. – *Lichenologist* 21: 1–22.
- Laundon J. R. (1992): *Lepraria* in the British Isles. – *Lichenologist* 24: 315–350.
- Laundon J. R. (2003): Six lichens of the *Lecanora varia* group. – *Nova Hedwigia* 76: 83–111.
- Lazzarin G. (2000): I tipi nomenclaturali di A.B. Massalongo conservati nell'erbario lichenologico presso il Museo Civico di Storia Naturale di Verona. – *Boll. Mus. Civico Storia Nat. Verona* 24: 45–106.
- Lendemer J. C. (2005): Lichens of Eastern North America Exsiccati. Fascicle IV, nos. 151–200. – *Opuscula Philolichenum* 2: 37–52.
- Lendemer J. C. & Harris R. C. (2007): *Lepraria normandinoidea*, a new widespread species from Eastern North America. – *Opuscula Philolichenum* 4: 45–50.
- Lettau G. (1948): Die Flechtenflora des Feldbergs, pp. 380–386, pl. 68–71. – In: Müller K. (eds.), *Der Feldberg im Schwarzwald*. Freiburg i.Br.
- Lettau G. (1958): Flechten aus Mitteleuropa XIV (Schluß). – *Feddes Repert. Spec. Nov. Reg. Veget.* 61: 105–171.
- Leuckert Ch. (1984): Die Identifizierung von Flechtenstoffen im Rahmen chemotaxonomischer Routineanalysen. – *Nova Hedwigia* 79: 839–869.
- Leuckert Ch. (1985): Probleme der Flechten-Chemotaxonomie – Stoffkombinationen und ihre taxonomische Wertung. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 98: 401–408.
- Leuckert Ch. & Knoph J.-G. (1993): Secondary compounds as taxonomic characters in the genus *Lecidella* (Lecanoraceae, Lecanorales). – *Bibl. Lichenol.* 53: 161–171.
- Leuckert Ch. & Kümmerling H. (1989): Chemische Flechtenanalysen V. Pannarsäure-6-methylester in einer Art der Gattung *Lepraria* und in *Leprocaulon tenellum*. – *Herzogia* 8: 141–147.
- Leuckert Ch. & Kümmerling H. (1991): Chemotaxonomische Studien in der Gattung *Leproloma* Nyl. ex Crombie (Lichenes). – *Nova Hedwigia* 52: 17–32.
- Leuckert Ch., Kümmerling H. & Wirth V. (1995): Chemotaxonomy of *Lepraria* Ach. and *Leproloma* Nyl. ex Crombie, with particular reference to Central Europe. – *Bibl. Lichenol.* 58: 245–259.
- Leuckert Ch., Wirth V., Kümmerling H. & Heklau M. (2004): Chemical lichen analyses XIV. *Lepraria nivalis* J. R. Laundon and *Lepraria flavescens* Cl. Roux & Tønsberg. – *Bibl. Lichenol.* 88: 393–407.
- Lindblom L. (1995): Släktet *Lepraria* i Skåne. – *Graphis Scripta* 7: 49–60.
- Linnaeus C. (1754): *Genera Plantarum*. – Salvius, Stockholm.
- Lohtander K. (1994): The genus *Lepraria* in Finland. – *Ann. Bot. Fenn.* 31: 223–231.
- Lohtander K. (1995): The lichen genus *Leproloma* in Finland and some notes on the *Lepraria neglecta* group. – *Ann. Bot. Fenn.* 32: 49–54.
- Lumbsch H. T. (1998): The use of metabolic data in lichenology at the species and subspecific levels. – *Lichenologist* 30: 357–367.

- Massalongo A. B. (1855): *Symmicta lichenum novorum vel minus cognitorum*. – Tip. Antonellianis, Verona.
- McCarthy P. M. (1990): Additional lichen records from Australia. 6. *Hymenelia lacustris* and *Lepraria crassissima*. – Australas. Lichenol. Newslett. 27: 2–3.
- McCarthy P. M. (2007): Checklist of the lichens of Australia and its island territories. – Australian Biological Resources Study, Canberra.
<http://www.anbg.gov.au/abrs/lichenlist/introduction.html>.
- Měrka V. (1951): Změny regulačních schopností a obsahu gyrophorové kyseliny v odumírajícím lišejníku *Umbilicaria pustulata* (L.) Hoffm. – Spisy Přírod. Fak. Masaryk. Univ. 4: 97–119.
- Meyer B. & Printzen Ch. (2000): Proposal for a standardized nomenclature and characterization of insoluble lichen pigments. – Lichenologist 32: 571–583.
- Mudd W. (1861): A manual of British lichens. – Mudd [publikováno soukromě], Darlington.
- Myllys L., Hognabba F., Lohtander K., Thell A., Stenroos S. & Hyvonen J. (2005): Phylogenetic relationships of *Stereocaulaceae* based on simultaneous analysis of beta-tubulin, GAPDH and SSU rDNA sequences. – Taxon 54: 605–618.
- Necker N. J. de (1771): *Methodus Muscorum*. – Academ. Elect. Scient., Mannheim.
- Nelsen M. P. & Gargas A. (2006): Actin type I intron offer potential for increasing phylogenetic resolution in *Asterochloris* (Chlorophyta: Trebouxiophyceae). – Lichenologist 38: 435–440.
- Nylander W. (1859): Ad vegetationem lichenosam Helsing forsiae, Savolaxiae et Alandiae addenda. – Notis. Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förhandl. 4: 227–242.
- Nylander W. (1866): Circa novum in studio lichenum criterium chemicum. – Flora 49: 198–201.
- Nylander W. (1867): Hypochlorit of lime and hydrate of potash, two new criteria in the study of lichens. – J. Linn. Soc. 9: 358–365.
- Nylander W. (1873): Observata lichenologica in Pyrenaeis orientalibus. IV. Collioure. – Flora 56: 193–205.
- Orange A. (1997): Chemical variation in *Lepraria eburnea*. – Lichenologist 29: 9–13.
- Orange A. (1999): *Lepraria* Ach. and *Leproloma* Nyl. ex Crombie [including 17 species accounts]. – In: Seaward M. R. D. (ed.), Lichen atlas of the British Isles. British Lichen Society, London.
- Orange A. (2001): *Lepraria atlantica*, a new species from the British Isles. – Lichenologist 33: 461–465.
- Orange A. & Wolseley P. (2005): Two new thamnolic acid-containing *Lepraria* species from Thailand. – Lichenologist 37: 247–250.
- Orange A., James P. W. & White F. J. (2001a): Microchemical methods for the identification of lichens. – British Lichen Society, London.
- Orange A., Wolseley P., Karunaratne V. & Bombuwala K. (2001b): Two leprarioid lichens new to Sri Lanka. – Bibl. Lichenol. 78: 327–333.

- Øvstedal D. O. & Lewis Smith R. I. (2001): Lichens of Antarctica and South Georgia. A guide to their identification and ecology. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Poelt J. (1987): On reductions of morphological structures in lichens. – *Bibl. Lichenol.* 25: 35–45.
- Poelt J. & Leuckert Ch. (1993): Substitution and supplementary addition of secondary products in the evolution of lichenized Ascomycotina. – *Bibl. Lichenol.* 53: 201–215.
- Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W. & Moore D. M. (1992): The lichen flora of Great Britain and Ireland. – Natural History Museum Publications & British Lichen Society, London.
- Raths H. (1938): Experimentelle Untersuchungen mit Flechtengonidien aus der Familie der Caliciaceen. – *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 48: 329–416.
- Rogers R. W. (1989): Chemical variation and the species concept in lichenized ascomycetes. – *Bot. J. Linn. Soc.* 101: 229–239.
- Saag L. & Saag A. (1999): The genus *Lepraria* (Lichenes imperfecti) in Estonia. – *Folia Crypt. Eston.* 34: 55–63.
- Saag L., Hansen E. S., Saag A. & Randlane T. (2007): Survey of *Lepraria* and *Leprocaulon* in Greenland. – *Mycotaxon* 101 [v tisku].
- Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønnsberg T. & Vitikainen O. (2004): Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. – Museum of Evolution, Uppsala University.
- Shibata S. (1965): Biogenetical and chemotaxonomical aspects of lichen substances, pp. 451–465. – In: Gröger D. (ed.), *Beiträge zur Biochemie und Physiologie von Naturstoffen. Festschrift Kurt Mothes zum 65. Geburtstag.* Gustav Fischer, Jena.
- Sipman H. J. M. (2003): New species of *Cryptothecia*, *Lepraria* and *Ocellularia* (lichenized Ascomycetes) from Singapore. – *Bibl. Lichenol.*: 177–184.
- Sipman H. J. M. (2004): Survey of *Lepraria* species with lobed thallus margins in the tropics. – *Herzogia* 17: 23–35.
- Slavíková-Bayerová Š. (2006): New and interesting records of *Lepraria* (Stereocaulaceae, Ascomycota) from the Czech Republic, pp. 97–107. – In: Lackovičová A., Guttová A., Lisická E. & Lizoň P. (eds.), *Central European lichens – diversity and threat. Dedicated to Ivan Pišút.* Mycotaxon, Ithaca.
- Slavíková-Bayerová Š. & Fehrer J. (2007): New species of the *Lepraria neglecta* agg. (*Stereocaulaceae*, Ascomycota) from Europe. – *Lichenologist* 39: 319–327.
- Slavíková-Bayerová Š. & Haas K. (v recenzním řízení): Thread-like crystals on thallus surface of selected lichen-forming fungi. – *Lichenologist*.
- Slavíková-Bayerová Š. & Orange A. (2006): Three new species of *Lepraria* (Ascomycota, *Stereocaulaceae*) containing fatty acids and atranorin. – *Lichenologist* 38: 503–513.
- Sohrabi M. & Orange A. (2006): New records of sorediate lichens from Iran. – *Iran. Journ. Bot.* 12: 101–103.

- Søchting U. & Frödén P. (2002): Chemosyndromes in the lichen genus *Teloschistes* (Teloschistaceae, Lecanorales). – Mycol. Progr. 1: 257–266.
- Stuessy T. F. (1990): Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data. – Columbia University Press, New York.
- Spiegel A. (1883): Über die Vulpinsäure. – Liebig's Ann. Chem. 219: 1–56.
- Škaloud P. & Peksa O. (2007a): Taxonomic study of *Asterochloris* (Trebouxiophyceae) based on comparative morphology of chloroplast structure and ITS sequences. – Poster [EPC 4: Advances in phycology: From genes to global ecology and beyond, Oviedo, July 2007].
- Škaloud P. & Peksa O. (2007b): Comparative study of chloroplast morphology and ontogeny in *Asterochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). – Biologia [v tisku].
- Tønsberg T. (1992): The sorediate and isidiate, corticolous, crustose lichens in Norway. – Sommerfeltia 14: 1–331.
- Tønsberg T. (2002): Notes on non-corticolous *Lepraria* s.lat. in Norway. – Graphis Scripta 13: 45–51.
- Tønsberg T. (2004): *Lepraria*, pp. 322–329. – In: Nash T. H. III, Ryan B. D., Diederich P., Gries C. & Bungartz F. (eds.): Lichen flora of the greater Sonoran Desert region, Vol. 2. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe, Arizona.
- Tønsberg T. (2007): Notes on the lichen genus *Lepraria* in Great Smoky Mountains National Park, southeastern North America: *Lepraria lanata* and *L. salazinicola* spp. nov. – Opuscula Philolichenum 4: 51–54.
- Tønsberg T. & Jørgensen P. M. (1997): On the alleged apothecia of *Lepraria membranacea* (Dicks.) Vain. – Lichenologist 29: 597–601.
- Tønsberg T. & Zhurbenko M. P. (2006): *Lepraria gelida*, a new species from the Arctic. – Graphis Scripta 18: 64.
- Tønsberg T., Türk R. & Hofmann P. (2001): Notes on the lichen flora of Tyrol (Austria). – Nova Hedwigia 72: 487–497.
- Vainio E. A. (1903): Botanique. Lichens. Expédition Antarctique Belge. Résultats du Voyage du S. Y. Belgica en 1897-1898-1899. – Rap. Sci., Antwerpen ["Anvers"].
- Vainio E. A. (1921): Lichenographia Fennica I. Pyrenolichenes iisque proximi Pyrenomycetes et Lichenes imperfecti. – Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 49: 1–274.
- Vainio E. A. (1934): Lichenographia Fennica IV. Lecideales II. – Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57: 1–531.
- Vězda A. & Liška J. (1999): Katalog lišejníků České republiky [A catalogue of lichens of the Czech Republic]. – Institute of Botany, Academy of Sciences of the Czech Republic, Průhonice.
- Wachtmeister C. A. (1951): Paper chromatography on borate impregnated paper. – Acta Chem. Scand. 5: 976–977.
- Wachtmeister C. A. (1952): Studies on the chemistry of lichens I. Separation of depside components by paper chromatography. – Acta Chem. Scand. 6: 818–825.

- Wirth V. (1995): Die Flechten Baden-Württembergs. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Wirth V. (1997): Additional lichen records from New Zealand 21. *Candelariella coralliza*, *Lepraria eburnea*, *Racodium rupestre*, *Rinodina olivaceobrunnea*, *Rinodina pyrina*, and *Trapeliopsis flexuosa*. – Australas. Lichenol. Newslett. 40: 11–13.
- Wirth V. & Heklau M. (1995): Die epiphytischen Arten der Flechtengattungen *Lepraria* und *Leproloma* in Baden-Württemberg. – Bibl. Lichenol. 57: 443–457.
- Wirth V., Düll R., Llimona X., Ros R. M. & Werner O. (2004): Guía de campo de los líquenes, musgos y hepáticas. – Ediciones Omega, Barcelona.
- Yazici K. & Aslan A. (2005): Six new lichen records from Turkey. – Mycotaxon 93: 359–363.
- Yoshimura I., Kinoshita Y., Yamamoto Y., Huneck S. & Yamada Y. (1994): Analysis of secondary metabolites from lichen by high performance liquid chromatography with a photodiode array detector. – Phytochem. Anal. 5: 195–205.
- Zedda L. (2000a): *Lecanora leuckertiana* sp. nov. (lichenized Ascomycetes, Lecanorales) from Italy, Greece, Marocco and Spain. – Nova Hedwigia 71: 107–112.
- Zedda L. (2000b): The lichen genera *Lepraria* and *Leproloma* in Sardinia (Italy). – Cryptog. Mycol. 21: 249–267.
- Zopf W. (1907): Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer, pharmakologischer und technischer Beziehung. – Fischer, Jena.