

**Univerzita Karlova  
Přírodovědecká fakulta**

**Studijní program: Biologie (B1501)  
Studijní obor: EKOEVOBI (1501R023)**



**Adéla Čečmanová**

**Zelené řasy čeledi *Halimedaceae* a jejich globální  
ekologický význam**

**Green algae of the family *Halimedaceae* and their role in  
the global ecosystem**

Bakalářská práce

**Školitel: prof. RNDr. Jiří Neustupa, Ph.D.**

Praha 2020

## **Poděkování:**

Ráda bych poděkovala především mému školiteli profesoru Jiřímu Neustupovi za jeho ochotu, vstřícnost a rady, které mi u zpracování této práce velmi pomohly. Dále bych ráda poděkovala katedře botaniky za schválení tohoto tématu. A nakonec bych ráda poděkovala mé sestře Mgr. Vendule Čečmanové za užitečné kritické připomínky.

## **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla přeložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne: 6.8.2020

.....  
Adéla Čečmanová

## **Abstrakt:**

Zástupci čeledi *Halimedaceae* jsou tropické a subtropické mořské řasy, patřící do řádu *Bryopsidales*. Tyto zelené řasy tvoří makroskopickou sifonokladální stélku přichycenou k půdě pomocí holdfastu. Samotné tělo rostliny – neboli thallus – je tvořen segmenty, které jsou schopny ukládat  $\text{CaCO}_3$ , tedy kalcifikovat. Odumřelá těla halimedních řas jsou zároveň jedním z hlavních tvůrců pobřežních sedimentů. Právě díky těmto dvěma vlastnostem jsou *Halimedy* důležitými organismy v koloběhu uhlíku na Zemi. Zajímavost *Halimed* zvyšuje fakt, že se díky nim dají jednoduše pozorovat procesy spojené s globální klimatickou změnou. Díky jejich striktnímu vymezení hranic výskytu prostřednictvím teploty, ve které jsou schopny růst a rozmnožovat se, můžeme na základě jejich rozšiřující se lokality na první pohled vidět proces oteplování moří. Přes svoji důležitou roli v ekosystému byly dosud řasy z čeledi *Halimedaceae* vědeckým výzkumem relativně opomíjeny. Nejen z tohoto důvodu se tato čeleď stala předmětem předkládané bakalářské práce.

**Klíčová slova:** aragonit, ekologie, *Halimeda*, kalcifikace, sediment, segment, utrikuly, zelené řasy

**Abstract:**

Species included in the family *Halimedaceae* are tropical and subtropical marine algae, belonging to *Bryopsidales*. The macroscopic siphonocladous thallus of these green algae is attached to the ground via holdfast. Segments of the thallus are able to store  $\text{CaCO}_3$ , i.e. to calcificate. Consequently, dead segments of *Halimeda* are one of the major producers of seashore sediments. Thanks to beforementioned properties, these organisms play an important role in the global carbon cycle. Interestingly, the species of *Halimedaceae* are a great tool for studying the global climate change processes. Based on their strictly temperature-defined areas of occurrence in which they are able to grow and reproduce, we can easily observe the effect of increasing temperature of the seawater. Despite the significant role of *Halimedaceae* in marine ecosystems, these species have so far been relatively neglected in biological research. That was, amongst others, one of the main impulses for writing this thesis.

**Keywords:** aragonite, calcification, ecology, green algae, *Halimeda*, sediment, segment, utricle

## Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod</b> .....	<b>6</b>
<b>2</b>	<b>Charakteristika zelených řas čeledi <i>Halimedaceae</i></b> .....	<b>7</b>
2.1	Popis stavby stélek u rodu <i>Halimeda</i> .....	8
2.2	Rozmnožování a životní cyklus rodu <i>Halimeda</i> .....	13
2.3	Diverzita a rozšíření řas čeledi <i>Halimedaceae</i> .....	14
2.3.1	Kryptické druhy řas z rodu <i>Halimeda</i> .....	16
2.3.2	Antropogenní přenos řas z rodu <i>Halimeda</i> .....	17
<b>3</b>	<b>Ekologie a kalcifikace halimédní vegetace</b> .....	<b>19</b>
3.1	Popis autoekologie druhů rodu <i>Halimeda</i> .....	19
3.2	Kalcifikace u rodu <i>Halimeda</i> .....	21
3.2.1	Geologický význam kalcifikace <i>Halimed</i> .....	25
<b>4</b>	<b><i>Halimedy</i> a stresové faktory prostředí</b> .....	<b>26</b>
<b>5</b>	<b>Závěr</b> .....	<b>28</b>
<b>6</b>	<b>Seznam použité literatury</b> .....	<b>29</b>
<b>7</b>	<b>Přílohy</b> .....	<b>35</b>

# 1 Úvod

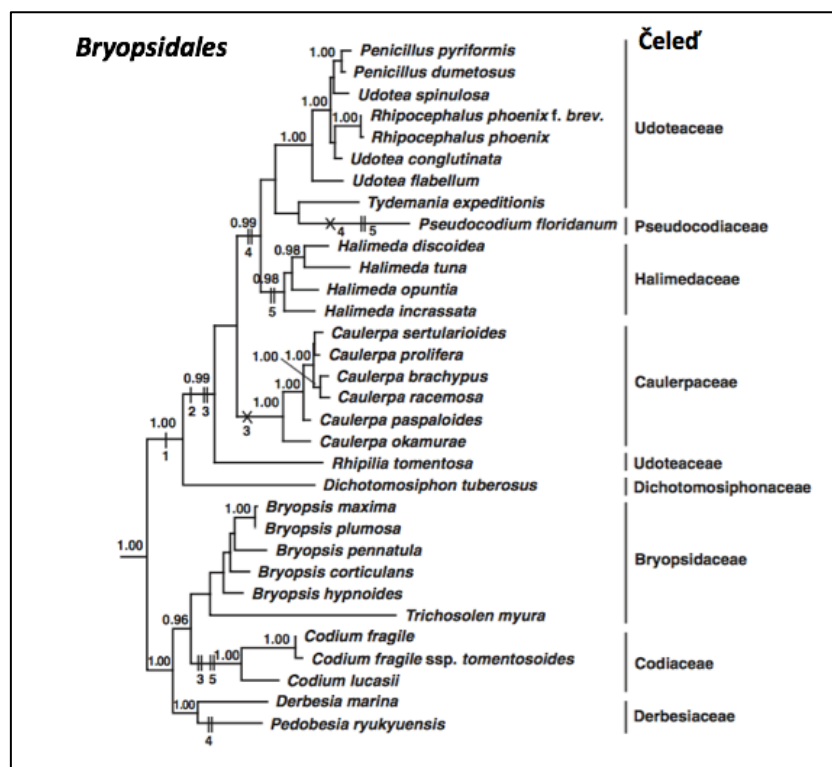
Řasy, jakožto bezcévné rostliny, tvoří velmi početnou skupinu organismů s obrovskou diverzitou. Mohou být jak mikroskopické, tak makroskopické, dosahující značných rozměrů. Ekologicky se jedná o velmi úspěšnou skupinu, obývající různá stanoviště sladkých i slaných vod po celém světě. Jejich význam je značný z několika důvodů – jsou zásadními producenty kyslíku a biomasy. Zároveň přispívají k oběhu různých biogenních prvků v ekosystémech a jsou schopny tvořit sloučeniny, jež mohou být posléze složkami sedimentů.

Cílem této práce bylo shrnout dosavadní poznatky o zelených řasách z čeledi *Halimedaceae* a poukázat na jejich důležitost v globálním ekosystému. V jednotlivých kapitolách této práce tak bude popsána morfologie a anatomie vybraných zástupců, fylogeneze řádu *Bryopsidales*, kam tato čeleď spadá, dále rozmnožovací cyklus a diverzita této početné skupiny. Kvůli dřívějšímu určování druhů na čistě morfologickém základě je důležité zaměřit se také na tzv. kryptické druhy. Dále bude zmíněn význam a dopady antropogenního přenosu řas z čeledi *Halimedaceae*. Důležitým aspektem těchto řas je i jejich ekologie, především jejich schopnost kalcifikovat svou stélku. Jelikož zástupci této čeledi jsou schopni v závislosti na podmínkách ukládat značné množství  $\text{CaCO}_3$ , mají také nemalý geologický význam. Jejich ekologická úspěšnost souvisí i se schopností reagovat na stresové podmínky prostředí.

Ačkoliv jsou řasy skupinou velmi významnou, světově rozšířenou a ekologicky nenahraditelnou, nejsou ještě zdaleka probádány všechny aspekty jejich života. Tato práce si tak mimo jiné klade za cíl, poukázat na nedostatečnou pozornost, které byla těmto řasám dosud věnována.

## 2 Charakteristika zelených řas čeledi *Halimedaceae*

Zástupci čeledi *Halimedaceae* se řadí mezi největší žijící zelené mořské řasy patřící do řádu Bryopsidales, dříve pojmenovaného jako Siphonales. Tento řád zahrnuje asi 55 rodů, z nichž pouze několik málo kalcifikuje, což znamená, že do svých stélek ukládají uhličitán vápenatý ( $\text{CaCO}_3$ ). Jedná se například o rody *Halimeda*, *Penicillus*, *Rhypocephalus*, *Tydemania* nebo *Udotea*. (Hillis-Colinvaux, 1991; [www.algeabase.org](http://www.algeabase.org)). Nejrozšířenější v mořských pobřežních ekosystémech jsou druhy patřící do rodů *Halimeda* a *Udotea*. Vedle rodu *Halimeda* je do čeledi *Halimedaceae* klasifikován také nekalcifikující rod *Flabellia* s jediným druhem *F. petiolata*. Mezi kalcifikujícími bryopsidálními řasami je rod *Halimeda* zároveň nejvíce diverzifikovaný a v současnosti obsahuje 48 druhů rozšířených po celém světě ([www.algeabase.org](http://www.algeabase.org)) (viz. **Obrázek č.1**). Nejen pro jeho široké geografické rozšíření, ale zejména také globální ekologický význam jsou řasy patřící do rodu *Halimeda* předmětem této bakalářské práce.

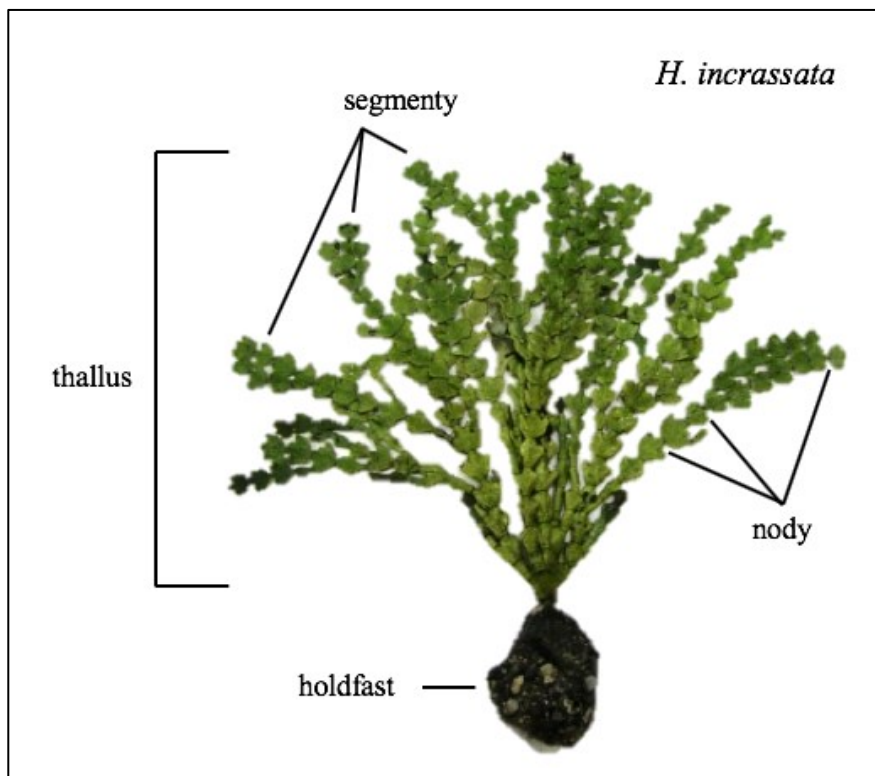


Obrázek č.1: Kladogram řádu *Bryopsidales*.

Řád Bryopsidales zahrnuje velké množství zástupců spadajících do několika čeledí. Klasifikace v rámci řádu se v historii několikrát změnila, zde vyobrazený kladogram představuje současný pohled na fylogenezi tohoto řádu. V kladogramu nejsou zobrazeni zdaleka všichni zástupci. Čísla na obrázku není pro účely této práce nutné vysvětlovat (upraveno podle: Lam a Zechman, 2006).

## 2.1 Popis stavby stélek u rodu *Halimeda*

Řasy rodu *Halimeda* mají sifonokladální typ stélky, který je typický především pro zelené řasy. Jejich stélku tvoří tělo neboli thallus, který je přichycen k podkladu pomocí holdfastu, což je propletenec sifonálních vláken. Thallus je složený z kalcifikovaných vegetativních segmentů spojených nody (uzly) (viz **Obrázek č.2**). Těmito strukturami prochází vlákna, což jsou základní stavební jednotky celé rostliny držící segmenty pohromadě. Osu stélky tvoří centrální medulární vlákno, které se dále větví. Charakteristickým znakem bryopsidálních řas, včetně rodu *Halimeda*, je sifonální organizace vláken, tedy absence příčných stěn, jež by je rozdělovaly na jednotlivé buňky. Tudíž se rostlina dá považovat za jednu velkou mnohjadernou buňku (Verbruggen *et al.*, 2009).



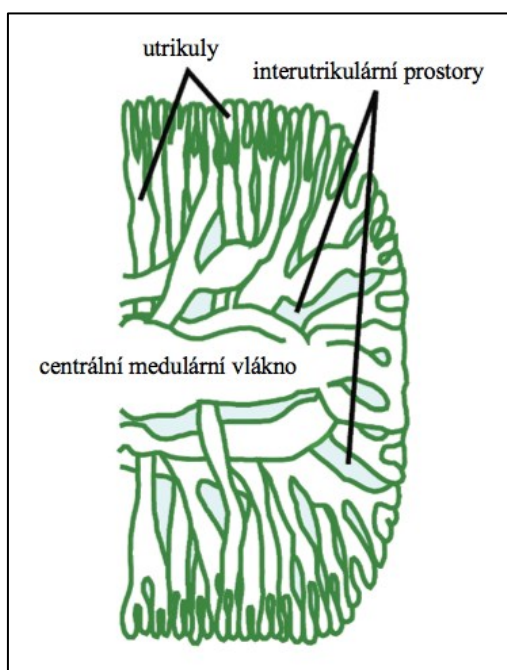
**Obrázek č.2:** Stavba stélky řasy *H. incrassata*

Stélku halimedních řas tvoří tělo neboli thallus a holdfast, díky němuž je rostlina přichycena k podloží.

Thallus je tvořen segmenty, které spojují nody

(upraveno podle: <https://biogeodb.stri.si.edu/bioinformatics/dfm/metas/view/23924>).

Boční vlákna odbočující z vlákna osového vytvářejí takzvané utrikuly, které posléze na povrchu segmentu tvoří obdobu epidermis. Utrikuly jsou poměrně krátké ztlustěliny vláken zmenšující se směrem k okraji segmentu. Báze utrikulů jsou obvykle zúžené a mají zde zesílenou stěnu. Utrikuly se dělí na primární, sekundární a terciární. Periferní utrikuly se klasifikují jako primární, směrem dovnitř segmentu potom navazují sekundární a nakonec terciární. Mezi jednotlivými utrikuly se nachází tzv. interutrikulární prostory, kam se ukládá aragonit ( $\text{CaCO}_3$ ), který vzniká kalcifikací (viz **Obrázek č.3**) (Hillis-Colinvaux, 1980).



**Obrázek č.3: Příčný řez segmentem halimední řasy**

Segment *Halimeda* je tvořen centrálním medulárním vláknem, které se dále větví. Na koncích vláken se tvoří útvary – utrikuly, mezi nimiž se nachází interutrikulární prostor, kam se ukládá aragonit při kalcifikaci (upraveno podle Stanley *et al.*, 2010).

Stélky druhů rodu *Halimeda* byly historicky klasifikovány na dva základní typy, a to na uniaxiální a multiaxiální. Uniaxiální stélka je charakteristická tím, že má jen jedno centrální vlákno (neboli sifon) a holdfast je kratší než jeden centimetr. Tento typ stélky má pouze jeden známý druh, a to *H. cryptica*. Druhý typ, multiaxiální, se vyznačuje stélkou rozvětvenou a dále se dělí na dva morfologicky i ekologicky diferencované podtypy. První podtyp má holdfast většinou výrazně delší než jeden centimetr, thallus neboli tělo rostliny je převážně vztyčené a řasy s touto stélkou rostou téměř vždy v měkkém substrátu, tedy převážně v písku či organickém sedimentu. Z významných druhů sem patří např. *H. incrassata* nebo *H. favulosa*.

Druhý podtyp má holdfast typicky kratší než jeden centimetr a stélky většinou rostou na pevném substrátu jako jsou korálové útesy, velké kameny či skály. Tento podtyp se dále dělí na 3 skupiny druhů podle uspořádání vláken:

- 1) První skupina je charakterizována tím, že jsou vlákna úplně oddělena od nodu (uzlu). Sem patří například *H. fragilis* nebo *H. micronesica*.
- 2) Druhá skupina je charakterizována tím, že přestože se může stát, že některá vlákna zůstanou osamocená, většina z nich se spojuje do párů. Stélka těchto druhů řas může růst také horizontálně. Sem patří např. *H. opuntia*, *H. minima* nebo *H. distorta*.
- 3) Pro třetí skupinu je charakteristické, že vlákna tvoří nejčastěji dvojice či trojice, ale mohou tvořit i větší skupiny, popřípadě mohou zůstat i oddělená. Do tohoto poddruhu patří především *H. tuna*, potom také *H. scabra*, *H. gracilis* a další (Hillis-Colinvaux, 1980).

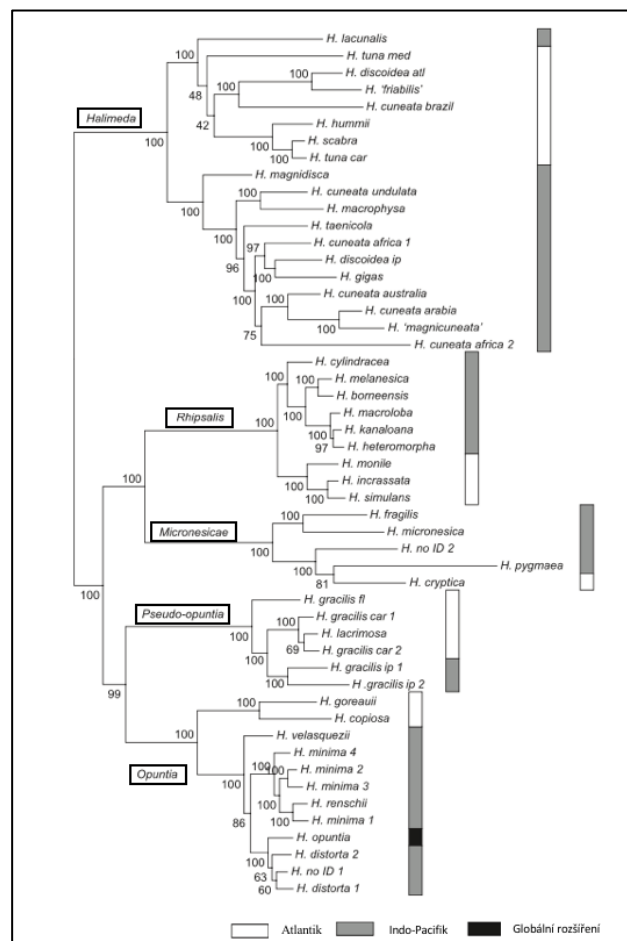
Nicméně toto tradiční rozdělení zcela neodpovídá fylogenetické struktuře skupiny, a proto Verbruggen a Kooistra rozdělili v roce 2004 na základě molekulárně–fylogenetické analýzy halimední stélky do pěti morfologických skupin. Z důvodu významu tohoto rozdělení pro výzkum *Halimed* zde jednotlivé skupiny podrobně popíšu:

- 1) V první skupině (*Rhiphalis*) jsou druhy rostoucí především na písčitém substrátu s holdfastem bulvovitého tvaru. Spodní segmenty jejich stélky jsou velké, mají válcovitý tvar a stěny jsou výrazně zesílené, což znamená, že jsou pravděpodobně silně kalcifikované. Segmenty na vrcholu rostliny jsou typicky méně kalcifikované, menší a mohou být roztáhlé do struktury připomínající vějíř. Dalším charakteristickým znakem této skupiny jsou nody ve střední oblasti thallu. Ty mají relativně tlustostěnné medulární sifony, které se spojují a vzniká jeden celek obsahující propojené medulární sifony. Počet utrikulů v segmentech se mění v závislosti na daném druhu a umístění segmentu, ale v zásadě se utrikuly vrství do 3 a více vrstev. Zástupci této skupiny se vyskytují především v tropickém západním Atlantiku a jsou to *H. favulosa*, *H. incrassata*, *H. monile*, *H. simulans*. Některé zástupce najdeme také v indopacifické oblasti a to *H. borneensis*, *H. cylindracea*, *H. incrassata*, *H. macroloba*, *H. melanesica*.
- 2) Ve druhé skupině (*Micronesicae*) jsou řasy žijící v biotopech, které jsou ovlivněné vlnami, jako například mělké útesy či kanály s velkými přílivovými proudy. Segmenty této skupiny jsou silně kalcifikované a jejich nody jsou velmi flexibilní. Dále mají tyto

rostliny buďto jeden velký nodální sifon, anebo několik menších sifonů procházejících nody. Utrikuly se u této skupiny po dekalifikaci oddělí a segmenty tak ztrácí strukturní stabilitu. U jiných druhů utrikuly zůstávají po dekalifikaci u sebe a neoddelí se, nebo k sobě dokonce přilnou. Zde jsou také zástupci vyskytující se v západním Atlantiku (např. *H. cryptica*) a potom především v indopacifické oblasti, kde najdeme významné a hojně se vyskytující druhy *H. fragilis* a *H. micronesica*.

- 3) Do třetí skupiny (*Halimeda*) se řadí druhy rostoucí většinou na částečně chráněných, ale i exponovaných biotopech. Jejich thallus je připevněn pomocí diskoidního holdfastu, což jim umožňuje růst na tvrdém substrátu. Samotná stélka může mít u této skupiny dvě různé podoby. Buďto mají řasy z této skupiny hladké, malé a středně kalcifikované segmenty s flexibilními nody, anebo velké, slabě kalcifikované segmenty se širokými neflexibilními nody. Toto rozdělení není striktní, samozřejmě se najdou výjimky, které mají znaky z obou skupin. Totéž platí i u jejich holdfastu, některé druhy ho mají dokonale diskoidní, jiné ne. Medulární sifony se často větví, proplétají kolem segmentů a tvoří s horními okraji segmentu jeden celek a nové segmenty vznikají odkudkoli z tohoto celku. U druhů s velkými segmenty se nachází jedna nebo dvě vrstvy periferních utrikulů, které jsou nafouklé, čímž nechávají málo místa na kalcifikaci, zatímco u druhů s malými segmenty obsahuje kůra jednu až několik vrstev subperiferních utrikul. Po dekalifikaci utrikuly stále drží u sebe a tvoří povrchový vzor z více či méně pravidelných mnohoúhelníků. Do této skupiny spadají druhy, které se nachází v Atlantickém oceánu a to *H. discoidea*, *H. hummii*, *H. scabra*, jediný druh nacházející se v Mediteránu: *H. tuna*, dále pak druhy nacházející se v indopacifické oblasti: *H. discoidea*, *H. gigas*, *H. lacunalis*, *H. macrophysa*, *H. magnidisca*, *H. taenicola* a druh *H. cuneata*, který se nachází v subtropických regionech indopacifické oblasti a také Brazílii.
- 4) Ve čtvrté skupině (*Pseudo-Opuntia*) nalezneme zástupce žijící typicky v relativně hlubokých vodách na skalnatých útesech. Segmenty mají spíše malé, ale za to silně kalcifikované. Jejich medulární sifony jsou kompletně v nodech, a to díky tomu, že vzdálenost mezi jednotlivými rozvětveními v synodální oblasti je větší než u ostatních skupin, a tak se sifony mezi sebou nezaplétají. Sekundární utrikuly se rozšiřují pouze na svém vrcholu. Této části říkáme distální a z ní potom vyrůstají periferní utrikuly, které se taktéž rozšiřují pouze v distální části. Tyto utrikuly mají při pohledu shora šestiúhelníkový nebo zaoblený tvar. Zde nalezneme druhy žijící v tropických oblastech Atlantického oceánu: *H. gracilis*, *H. lacrimosa*.

5) Druhy z poslední skupiny (*Opuntia*) rostou především na chráněných stanovištích, ale nalezneme zde i druh *H. renschii*, která preferuje mírné vlnění, a dokonce je v této skupině i *H. opuntia*, která je ekologicky plastická, což znamená, že ji nalezneme například v zastíněných chráněných lagunách i na útesech, a to jak v hloubkách, tak i na částečně odkrytých místech. S tím souvisí i tvar stélky, který se odvíjí od místa výskytu konkrétního druhu. U druhu *H. renschii* je thallus vzpřímený, kdežto u druhů žijících spíše na chráněných stanovištích je přehýbatý. Segmenty jsou u všech druhů malé a silně kalcifikované. Medulární sifony jsou spojeny v nodech jen zřídka a zachovaly si plně svoji funkčnost. Do této skupiny se řadí druhy vyskytující se v Atlantickém oceánu jako *H. copiosa*, *H. goreauii* i indopacifické druhy: *H. distorta-hederacea*. *H. opuntia* je pak považována za pantropický druh a *H. minima*, *H. renschii*, *H. velasquezii* jsou druhy s kosmopolitním výskytem (viz **Obrázek č.4**) (Verbruggen a Kooistra, 2004).

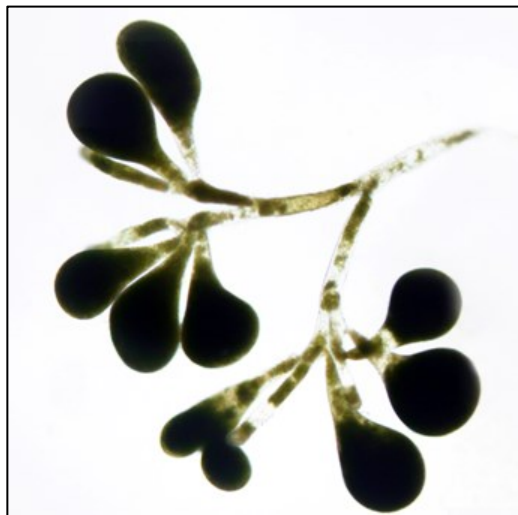


**Obrázek č.4:** Kladogram rodu *Halimeda* rozdělen do pěti skupin

Na základě molekulárně-fylogenetické analýzy rozdělili Verbruggen a Kooistra stélky rodu *Halimeda* do pěti skupin (na obrázku v černém rámečku). Obdélníky vpravo je vyznačen geografický výskyt jednotlivých druhů (Podle Verbruggen a Kooistra, 2004).

## 2.2 Rozmnožování a životní cyklus rodu *Halimeda*

Obecně se u řas setkáváme s rozmnožováním vegetativním a pohlavním, které u řady druhů bývá relativně méně časté. Co se týče pohlavního rozmnožování řas rodu *Halimeda*, tak o něm zatím není k dispozici větší množství detailnějších publikovaných dat. Pohlavní rozmnožování je pro tuto řasu vždy spojeno s odumřením příslušné vegetativní stélky. Z toho důvodu se *Halimeda* pohlavně rozmnožuje jen zřídka. Obvykle se takto rozmnoží jen jednou za několik vegetativních generací. Proces pohlavního rozmnožování je izogamický, což znamená, že samčí i samičí gamety (pohlavní buňky) jsou morfologicky identické. Tento proces zahrnuje tvorbu extrémně velkého počtu dvou-bičíkatých gamet, které jsou uloženy v gametangiích, která nese gametofor nacházející se na okrajích segmentů. Gamety se z gametangií následně uvolňují a dochází k jejich splynutí (viz **Obrázek č.5**) (Hillis-Colinvaux, 1980; Vroom *et al.*, 2003).



**Obrázek č. 5: Gametofor s gametangií.**

Gametangia (černě), obsahující gamety se tvoří na jednotlivých segmentech v případě pohlavního rozmnožování řas z rodu *Halimeda* (upraveno podle Mayakun *et al.*, 2012).

K vytvoření gamet se využijí celé mateřské protoplasty. Z tohoto důvodu by se také dal očekávat velký počet zygot, bohužel však o tom, co se se zygotou děje není mnoho známo, protože se zatím nepodařilo dosáhnout úspěšného pohlavního rozmnožování u laboratorně kultivovaných populací. Zygota se s největší pravděpodobností vyvíjí velmi pomalu a počáteční růst trvá až několik měsíců. Výsledkem tohoto dlouhého období růstu je změť sifonálních vláken, nikoliv thallus, který by vypadal jako ten rodičovský. Po 12 měsících, kdy

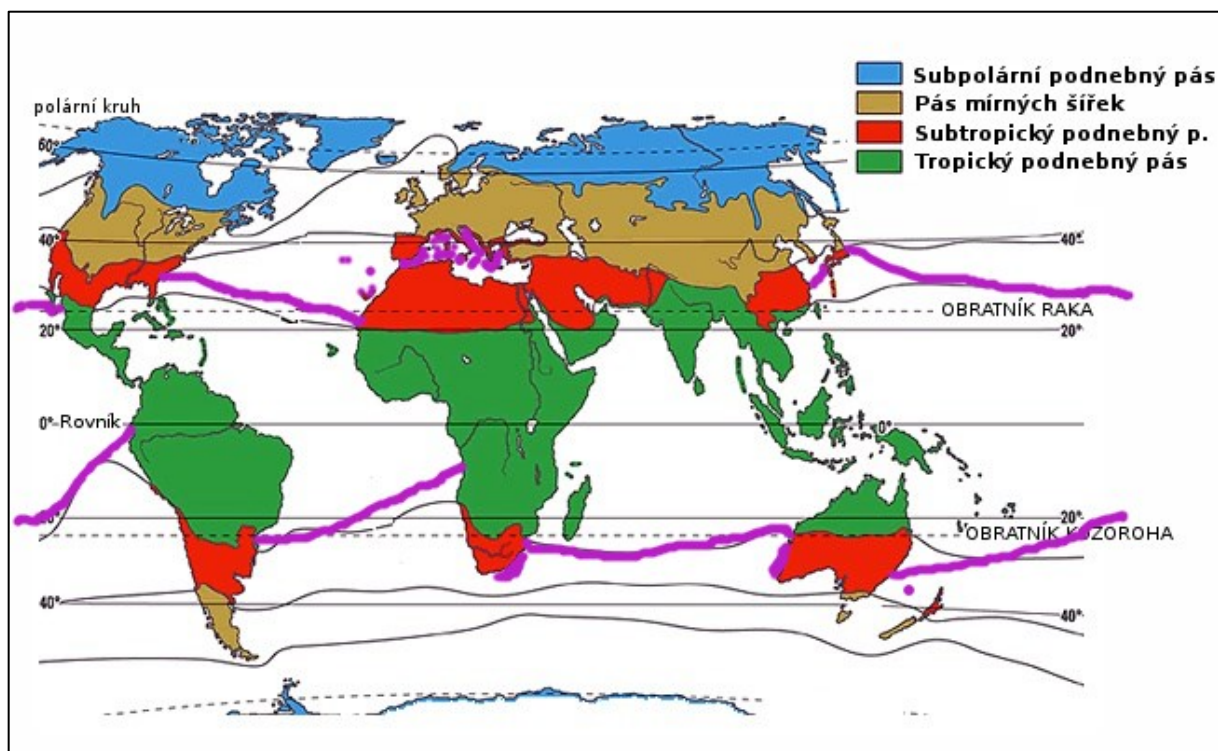
byla v laboratorní nádrži řasa pěstovaná, se nic nezměnilo a řasa se dále nevyvíjela. Z toho se dá vyvozovat, že doba vývoje zygoty trvá jednu až dvě vegetativní generace.

Dostáváme se tedy k častějšímu způsobu, kterým se zástupci rodu *Halimeda* rozmnožují, a tím je asexuální vegetativní rozmnožování. Nejběžnějším typem je vysílání tzv. ‚běžců‘, jimiž jsou rhizoidální vlákna. U druhů, které rostou na písčitém podkladu je typické, že každá rostlina vypadá, jako by vznikla *de novo*, ale ve skutečnosti se jedná o tyto klonální běžce, kteří vznikli díky vláknům vyslaným pískem. Dalšími formami vegetativního rozmnožování je klíčení vegetativních částí, tedy odloupení kousku thallu, či dokonce jednotlivých segmentů, z nichž vyrůstá nová rostlina (Hillis-Colinvaux, 1980; Vroom *et al.*, 2003).

### 2.3 Diverzita a rozšíření řas čeledi *Halimedaceae*

Řasy z čeledi *Halimedaceae* se vyskytují především v tropických ekosystémech, najdeme je tedy nejčastěji ve vodách, jejichž povrchová teplota se po většinu sezóny pohybuje nad 25 °C. Vyskytují se napříč Atlantickým a Tichým oceánem, kde tvoří pásmo, které však není symetrické. V obou oceánických oblastech je pásmo na západě zřetelně širší než na východě, tím pádem se někteří zástupci čeledi vyskytují např. na Bermudách anebo v Japonsku. V čeledi se nachází i dva výhradně subtropické druhy, a to *H. cuneata*, která žije pouze v subtropickém pásmu jižní polokoule, a *H. tuna*, která se vyskytuje i ve Středozezemním moři (viz **Obrázek č.6**). Populace dříve identifikované jako *H. tuna* jsou známy také z tropických moří, ale molekulárně genetická data ukázala, že se jedná o odlišné, dosud nepopsané druhy (Verbruggen *et al.*, 2005a).

V celé čeledi se nachází pouze 7 druhů, které se vyskytují ve třech různých oceánech, jedná se jmenovitě o *H. incrassata*, *H. simulans*, *H. opuntia*, *H. copiosa*, *H. discoidea*, *H. gracilis* a již zmiňovaná *H. tuna*, která je ovšem spíše druhovým komplexem. Různé rody z čeledi *Halimedaceae* jsou často vázány na konkrétní prostředí, například na korálové útesy, a proto mohou být indikátory různých specifických typů korálových útesů. Výskyt jednotlivých druhů halimedních řas se velmi liší (Hillis-Colinvaux, 1991).



Obrázek č.6: Rozšíření řas čeledi *Halimedaceae*

Řasy čeledi *Halimedaceae* se vyskytují převážně v tropickém a subtropickém podnebném pásmu. Výjimku tvoří *H.tuna*, kterou můžeme nalézt také ve Středomořím. Růžové čáry na obrázku vyznačují přibližnou hranici výskytu tohoto rodu (upraveno podle: <http://aaapocasi.cz/podnebnne-klimaticke-pasy/>).

Z důvodu velkého počtu druhů a roztržitosti informací o jejich stanovištích bylo pro účely této práce nezbytné, pokusit se o souhrnné zaznamenání jednotlivých zástupců. Pro rozdělení druhů do oblastí výskytu jsem zvolila systém, který pro jednotlivé „mořské ekoregiony“ (celkem 62) zavedl v roce 2007 Spalding *et al.* Informace o jejich rozšíření jsem čerpala z databáze *algaebase*, kde jsou však u většiny zástupců uváděny lokace odlišně než ve zmíněné publikaci. Musela jsem tedy obě geografické informace porovnávat a korelovat mezi sebou (např. v databázi *algaebase* je uveden výskyt pro *H. tuna* na Floridě – to odpovídá ekoregionu *Tropical Northwestern Atlantic*; dále také pro *H. tuna* uveden výskyt v Itálii, což odpovídá ekoregionu *Mediterranean Sea*). Vznikla tak tabulka, která poprvé uvádí na jednom místě druhy řas rodu *Halimeda* a jejich oblast rozšíření podle všeobecně platného mezinárodního rozdělení mořských teritorií (viz Příloha č.1). Z takto utříděných informací vyplývá, že mezi řasy rozšířené do největšího počtu regionů patří: *H. discoidea*, *H. gracilis*, *H. incrassata*, *H. opuntia* a *H. tuna* – tyto všechny druhy můžeme nalézt ve více než 19 oblastech z celkových 41, na kterých se vyskytuje alespoň jeden druh *Halimedy*. Naopak

nejvzácnější jsou druhy: *H. cryptica*, *H. cereidesmis* a *H. howensis*, poslední dvě jmenované se nacházejí pouze na *Lord Howe and Norfolk Islands*. Pro výskyt *Halimed* jsou nejpříznivější lokality: *Tropical Southwestern Pacific*, *South China Sea*, *Western Coral Triangle* nebo např. *Northeast Australian Shelf*. A na závěr, nejméně exponované lokality jsou: *Southeast Australian Shelf*, *Warm Temperate Northwestern Atlantic*, *Cold Temperate Northwestern Atlantic*, *West African Transitional*, *Cold Temperate Northeastern Pacific* a *Warm Temperate Northwestern Pacific* (www.algaebase.org.; Spalding *et al.*, 2007).

Jednotlivé rody řas z čeledi *Halimedaceae* se liší nejenom geografickým rozšířením, ale i množstvím jedinců v populacích, a zejména typem substrátu, na kterém rostou. Právě typ substrátu, na kterém jsou jednotlivé řasy schopné růst potom určuje i jejich rozšíření. *Halimedy* vytváří 3 různé typy holdfastů a tím pádem mohou tyto řasy růst na velmi odlišných typech podloží (o typech holdfastů pojednává podrobněji kapitola 2.1.). Tato variabilita holdfastů u druhů rodu *Halimeda* je považována za jeden z možných důvodů jejich širokého rozšíření a abundance v přírodních ekosystémech (Hillis-Colinvaux, 1991).

### 2.3.1 Kryptické druhy řas z rodu *Halimeda*

V rodu *Halimeda* se vyskytuje řada druhů, které jsou tzv. kryptické. Za kryptický druh označujeme takový, kde dva nebo více zástupců byli nebo jsou chybně považováni za jeden, neboť je nelze morfologicky spolehlivě rozlišit.

Jedním z takových kryptických druhů je *H. gracilis*. Na základě studie u pobřeží Nové Kaledonie a Malediv, kde byla použita kombinace morfologické a molekulární analýzy, bylo zjištěno, že druh *H. gracilis* se zde vyskytuje jako komplex nejméně 4 různých druhů (Dijoux *et al.*, 2012). Další studie byly prováděny podél brazilského pobřeží, kde bylo dříve popsáno 7 druhů rodu *Halimeda*. V první studii byl popsán jeden druh nový, a to *H. soniae*, který byl dříve definován jako *H. aff. gracilis* pro Brazílii. Další fylogenetické analýzy ukázaly, že *H. soniae* patří do sekce *Pseudo-opuntia* stejně jako *H. gracilis* a *H. lacrimosa*. Analýzy také naznačují, že *H. gracilis* je omezena pouze na Indopacifickou tropickou oblast, zatímco ostatní dva druhy se zdají být omezeny na Atlantický oceán (Ximenes *et al.*, 2019). Při druhém výzkumu, taktéž v Brazílii, byl popsán další nový druh, a to *H. jolyana*, který byl původně definován jako *H. aff. cuneata* (Ximenes *et al.*, 2017).

Dalšími komplexy kryptických druhů jsou např. *H. tuna* nebo *H. discoidea* (Ximenes *et al.*, 2019). Právě *H. tuna* byla dříve považována za kosmopolitní druh, ale v současnosti se na základě molekulárních dat zjišťuje, že jsou to minimálně dva odlišné druhy (Verbruggen *et al.*, 2005b).

Skutečnost, že kryptických druhů je ještě mnohem více naznačuje výzkum, prováděný v oblasti Malajského poloostrova, který odděluje Andamanské moře od Thajského zálivu. Je známo, že tento poloostrov tvoří bariéru, která ovlivňuje distribuci druhů a genetickou rozmanitost mořských organismů a nejinak je tomu u řas. Kombinace morfo-anatomické a molekulární analýzy ukázala, že se ve vodách kolem Malajského poloostrova vyskytuje 8 druhů rodu *Halimeda*, a to *H. borneensis*, *H. discoidea*, *H. gigas*, *H. macroloba*, *H. micronesica*, *H. minima*, *H. opuntia*, *H. renschii* a ještě 2 dosud nepopsané druhy. Byly mezi nimi i 3, které byly v této oblasti zaznamenány poprvé, a to *H. minima*, *H. renschii* a *H. micronesica*. V Andamanských vodách byla variace druhů mnohem větší než na východní straně poloostrova, na které se vyskytovaly pouze druhy *H. macroloba*, *H. opuntia* a *H. borneensis*. Dříve se zde pro identifikaci používaly pouze morfologické studie, které vedly k chybnému přiřazování jednotlivých druhů, a až díky genetickým studiím bylo zjištěno, jak velká variabilita druhů, které byly dříve přiřazovány ke druhu jinému, se v této oblasti nachází (Pongparadon *et al.*, 2015).

### 2.3.2 Antropogenní přenos řas z rodu *Halimeda*

Většina druhů rodu *Halimeda* má relativně stabilní geografické rozšíření, které je považováno za výsledek přírodních procesů v průběhu evoluce jednotlivých linií. U dvou druhů byly nicméně zjištěny pravděpodobné antropogenní přenosy, které vedly k rozšíření jejich areálu i do nepůvodních geografických oblastí.

Jedním z druhů, u kterého byl popsán možný antropogenní přenos, je druh *H. opuntia*. Tento ekologicky významný druh byl původně považován za pantropicky rozšířený, ale je to zřejmě organismus pocházející čistě z indopacifické oblasti, jak naznačuje výzkum publikovaný v roce 2005. Data z této studie naznačují, že druh byl zřejmě zavlečen do Karibského moře, kde je potvrzen jeho výskyt. Genové sekvence vzorků z této oblasti se zcela shodovaly se sekvencemi vzorků z indopacifické oblasti. Toto zavlečení proběhlo

pravděpodobně prostřednictvím prvních mořeplavců na trupech jejich lodí od 16. století (Kooistra a Verbruggen, 2005).

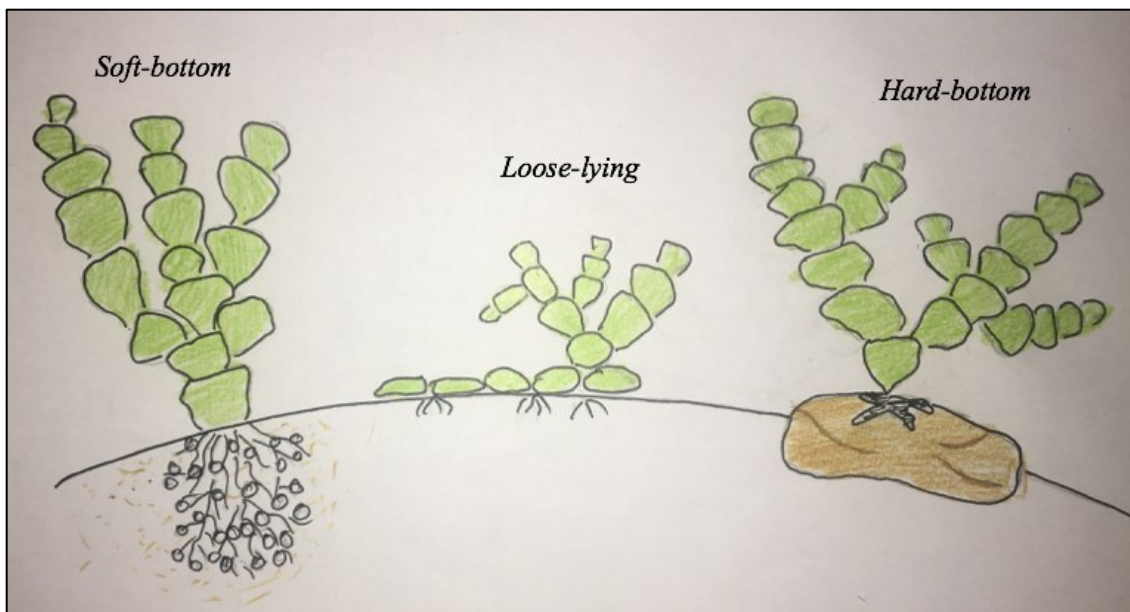
Druh *H. opuntia* je nyní běžnou součástí vegetace západního Atlantiku a je také součástí sedimentové struktury v lagunách a na útesech. První sběry druhu *H. opuntia* z Karibské oblasti byly učiněny na Jamajce na konci 17. století, ale nepřímé důkazy o přítomnosti tohoto druhu máme už ze 16. století. Dalším přístupem k určení doby, po kterou se kalcifikující řasy nacházejí na určitém území je analýza tzv. fosilní stratigrafie – tyto analýzy naznačují relativně nedávné usazení *H. opuntia* v Karibiku a na Bahamách. Kalcifikované segmenty tohoto druhu se akumulují rychlostí zhruba 1 až 2 metry za 1 000 let. Na stanovištích v Tichomoří se tak podle zmíněné analýzy musela nashromážděná ložiska tvořit po 100 000 let, zatímco v Atlantických lokalitách nejsou vrstvy sedimentu větší než 1 metr, což naznačuje výskyt pouze maximálně okolo 1 000 let (Kooistra a Verbruggen, 2005).

Další z druhů, u kterého byl zkoumán antropogenní přenos, je *H. incrassata*, původně tropická řasa. Ve studii z roku 2016 se potvrdil první výskyt této řasy ve Středozezemním moři, a to konkrétně u ostrova Mallorca (Alós *et al.*, 2016). S největší pravděpodobností byl na tuto lokalitu druh zavlečen buďto pomocí lodní dopravy, konkrétně loděmi, které pokrývají trasy z Karibského moře do Středozezemního moře anebo, a to je více pravděpodobné, pomocí akvarijního průmyslu. *H. incrassata* se totiž hojně využívá k ozdobení veřejných i soukromých akvárií. Výskyt tohoto druhu proto mohl být způsoben náhodným vypuštěním z akvárií poblíž sledované oblasti. Navíc tento druh ve Středozezemním moři nemá přirozeného predátora, a proto má i snadnější adaptaci na nové prostředí (Alós *et al.*, 2016). Další z míst, kam byla pravděpodobně pomocí antropogenního přenosu *H. incrassata* zavlečena jsou Kanárské ostrovy, konkrétně ostrov La Palma, protože zde byla poprvé zaznamenána až roce 2017, je velmi pravděpodobné, že je zde tento druh nepůvodní. Přestože ještě není jisté, zda sem byl tento druh nově zavlečen, existuje korelace mezi nárůstem populace a oteplováním oceánů, což je zároveň jeden z příkladů tzv. tropizace mediteránní mořské flóry (Sangil *et al.*, 2018).

### 3 Ekologie a kalcifikace halimédní vegetace

#### 3.1 Popis autoekologie druhů rodu *Halimeda*

Jak již bylo zmíněno, v současné době je popsáno 48 druhů rodu *Halimeda* a s tímto množstvím souvisí také jejich rozmanitost z hlediska prostředí neboli niky, kde se jednotlivé druhy vyskytují. Obecně můžeme druhy rozdělit do 3 skupin podle typu podloží, na kterém rostou, a díky tomu má i každá skupina specifický holdfast. Prvním typem podloží je tzv. *soft-bottom*, jenž se vyskytuje u zástupců, kteří preferují písčité podloží. Zástupci rostoucí na tomto typu podloží mají holdfast rhizoidní, tvořený shlukem vláken, z vnějšku připomínající kořen cévnatých rostlin. Takovýto holdfast má např. *H. favulosa*, *H. incrassata*, *H. monile*, *H. simulans*, *H. borneensis*, *H. cylindracea*, *H. incrassata*, *H. macroloba*, *H. melanesica*. Druhým typem podloží je tzv. *hard-bottom* a najdeme zde zástupce, kteří preferují podloží skalnaté. Tyto druhy si vytváří holdfast na skále pomocí rozvětveného a nepravidelně utvářeného útvaru, díky kterému na tomto substrátu řasa drží. Tento typ má ze zástupců například *H. cryptica*, *H. fragilis*, *H. micronesica*, *H. discoidea*, *H. hummii*, *H. scabra*, *H. tuna*, *H. discoidea*, *H. gigas*, *H. lacunalis*, *H. macrophysa*, *H. magnidisca*, *H. taenicola*, *H. cuneata*, *H. gracilis*, *H. lacrimosa*. Třetím typem morfologie je tzv. *loose-lying*, který je velmi variabilní, co se týče složení podloží. Segmenty rostlin, jsou totiž schopné zapustit rhizoidy kdykoliv je potřeba a v podstatě z jakékoli oblasti stélky. Jeden z hlavních druhů, který je schopen vytvářet tuto strukturu, je *H. opuntia* (viz **Obrázek č.7**) (Hillis-Colinvaux, 1980).



**Obrázek č.7: Tři typy holdfastu u *Halimeda***

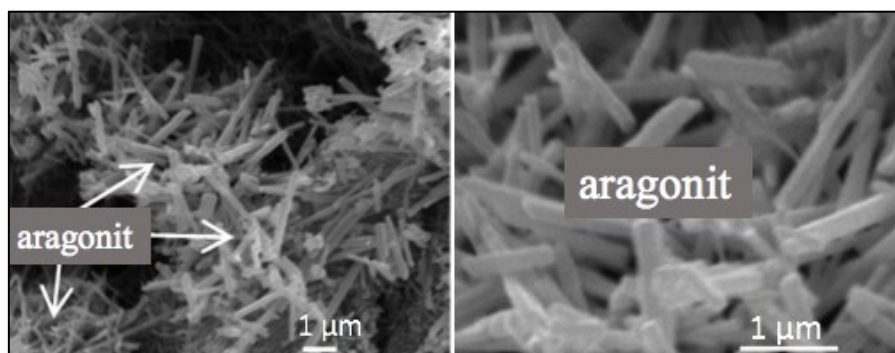
*Halimeda* tvoří typ holdfastu podle podloží, na kterém rostou. Prvním typem je tzv. *soft-bottom* holdfast, který je tvořen shlukem vláken obaleným drobnými kamínky a pískem. Druhým typem je *loose-lying* holdfast schopný růst na různých typech podloží a poslední typ holdfastu je *hard-bottom*, který je uzpůsoben růstu na skalnatém pevném podloží (podle Hillis-Colinvaux, 1980).

Jedním z důležitých tropických biotopů jsou tzv. bioherms, což jsou organické kalcifikující porosty, jež mají typicky podobu podvodních „luk“, kde jsou *Halimeda* většinou dominantním druhem. Biohermy jsou významnou zásobárnou biogenního  $\text{CaCO}_3$ , částečně však slouží také jako krmivo či útočiště pro různé živočichy. Aktivní biohermy, tedy takové, jež stále aktivně narůstají, byly popsány například v šelfových chráněných lokalitách ve východním Jávském moři a v Indonésii. Biohermy nacházející se v těchto oblastech jsou přibližně 20–30 m široké, organický substrát může být až 50 m vysoký a dlouhé bývají obvykle okolo 10 km. Pomocí techniky na sběr vzorků ze sedimentů, při které se provádí vrt sedimentem, se zjistilo, že jsou tyto struktury složeny ze sedimentů recentních, tvořených převážně hustě nahloučenými zbytky segmentů rodu *Halimeda* a uvolněnými mikrokrystaly biogenního  $\text{CaCO}_3$  (Roberts *et al.*, 1987a; Roberts *et al.*, 1987b; Roberts a Phipps 1988). Podobně Hine se svými kolegy objevili existující halimední biohermy 20–30 m vysoké (některé dosahující až 140 m), které tvoří téměř souvislý pás, dlouhý přibližně 125 km, v hloubkách vody 40–50 m v jihozápadním Karibiku. Tato oblast se také skládá z ložisek karbonátového sedimentu a mrtvých zbytků segmentů *Halimeda* s jejich živým porostem na povrchu (Hine *et al.*, 1988). Další oblast s několika karbonátovými platformami o rozloze až 40 km<sup>2</sup>, kde halimední sedimenty tvoří až 80% celkového sedimentu, se nachází také

v Timorském moři v severozápadní Austrálii (Rees *et al.*, 2007). Nakonec jedna z největších oblastí se nachází u Velkého bariérového útesu. Dříve se zde plocha biohermů odhadovala okolo 2 000 km<sup>2</sup> a až díky výzkumu z roku 2016 se zjistilo, jak velkou plochu biohermy v této oblasti zaujímají. Podle této studie je to tedy více než 6 000 km<sup>2</sup>, tedy třikrát tolik, než se původně myslelo. Tomuto typu biotopu se v této oblasti daří pravděpodobně díky chladným proudům, které přináší do Korálového moře potřebné živiny ve velkých koncentracích (McNeil *et al.*, 2016).

### 3.2 Kalcifikace u rodu *Halimeda*

Proces kalcifikace je pro zástupce rodu *Halimeda* typický a tyto řasy jsou díky tomu jedním z důležitých globálních biologických producentů sedimentárního CaCO<sub>3</sub>. Zástupci rodu *Halimeda* jsou schopni ve svých segmentech začít ukládat oxid uhličitý do nerozpustného CaCO<sub>3</sub> již za 36 hodin po jejich vytvoření. Oxid uhličitý tyto řasy ukládají ve formě mikrokryсталů aragonitu (CaCO<sub>3</sub>). Rozsah kalcifikace se liší především v závislosti na věku, prostředí, míře ozáření a expozici lokality. Její míra se také liší u jednotlivých druhů. Kalcifikace je zároveň úzce spjata s teplotou, kvůli čemuž nemá stabilní míru, ale platí zde určitá sezónnost (Ortegon-Aznar *et al.*, 2017), zejména v populacích vyskytujících se v mořích s kolísající teplotou. Stupeň kalcifikace se zvyšuje s věkem segmentu a u zralých segmentů některých druhů tvoří CaCO<sub>3</sub> až 90 % z jejich celkové suché hmotnosti. Aragonitové krystaly zabírají v rostlině intertrikulární prostor, a to jak medulární, tak i subkortikální (viz **Obrázek č.8**). Thallus kalcifikací tuhne a díky tomu zůstává relativně vzpřímený i přes silné proudění vody, což zvětšuje odpor, a řasa tak zůstává exponována dopadajícímu slunečnímu záření. Jednotlivé segmenty rostliny jsou poměrně tvrdé, rostlina je tudíž nestravitelná pro herbivory a má navíc nízkou nutriční hodnotu, protože anorganický CaCO<sub>3</sub> není pro živočichy reálně využitelným zdrojem energie (Stanley *et al.*, 2010).



**Obrázek č.8: Aragonitové krystaly.**

Fotografie z elektronového mikroskopu zobrazuje detailní strukturu krystalů aragonitu, které se u *Halimed* ukládají v interutrikulárních prostorech (upraveno podle Stanley *et al.*, 2010).

Krystaly  $\text{CaCO}_3$  se nejprve vytváří uvnitř mezibuněčných prostor thallu a poté postupně vyplňují interutrikulární prostor. Aragonit v interutrikulárním prostoru má nejdříve podobu jehel o délce 0,08 – 0,6  $\mu\text{m}$  (podle druhu) a ukládá se mezi vlákna do vnější vrstvy stěn směřujících do mezibuněčného prostoru. Jádra krystalů se rychle zvětšují, až zaplní mezibuněčný prostor. I když samotné jehly nemají specifickou orientaci, jejich hustota je vždy největší u buněčné stěny (Borowitzka, 1982). Podíl stejných submikronových krystalů aragonitů roste s věkem segmentu, takže pouze 25–40 %  $\text{CaCO}_3$  ve zralých segmentech vykazuje tuto ostrou morfologii. Umístění  $\text{CaCO}_3$  se také mění na základě pH, což je jeden z dalších faktorů ovlivňující morfologii segmentu (Stanley *et al.*, 2010). Dalším faktorem je např. anatomie thallu, a především adheze utrikulů, které slouží k izolaci mezibuněčných (interutrikulárních) prostor od vnějšího prostředí.

Princip ukládání  $\text{CaCO}_3$  je spjat s procesem fotosyntézy, díky níž se zvyšuje míra kalcifikace a naopak. Chloroplasty dosahují strukturální i funkční hodnoty zhruba ve stejnou dobu jako proces adheze a následné kalcifikace. Tato shoda může být pouze náhodná, ale výsledky nasvědčují tomu, že je to další z procesů napomáhajících této spolupráci mezi fotosyntézou a kalcifikací (Borowitzka, 1982) především proto, že je díky kalcifikaci uvolňován anorganický uhlík potřebný pro fotosyntézu, a tím se zvyšuje její produktivita. Naopak spotřeba  $\text{CO}_2$  fotosyntézou podporuje kalcifikaci díky zvýšení pH v uzavřených interutrikulárních prostorech uvnitř segmentů (Stanley *et al.*, 2010). Zvýšením pH při intenzivní fotosyntetické aktivitě se zvyšuje relativní podíl aniontů  $\text{CO}_3^{2-}$  v kalcifikačním roztoku, které potom reakcí s rozpuštěnými vápenatými kationty  $\text{Ca}^{2+}$  precipitují na  $\text{CaCO}_3$  (Borowitzka, 1982; Stanley *et al.*, 2010).

V neposlední řadě je důležitým faktorem ovlivňujícím kalcifikaci variabilita druhů a zejména stavba jejich periferních utrikulů, jejichž morfologie se výrazně liší napříč druhy. Povrchové utrikuly jsou navzájem laterálně spojeny do kompaktní vrstvy tvořící povrch segmentů. Právě délka difúzní dráhy oddělující vnější prostor od interutrikulárních prostorů, kde dochází k vlastní kalcifikaci, je kritická pro efektivitu celého procesu. Tato vzdálenost má při mezidruhovém srovnání inverzní vztah s celkovým obsahem CaCO<sub>3</sub>. Druhy s velkými utrikuly a dlouhými difúzními cestami obsahují užší aragonitové jehly a minimální mikroanhydrální krystalové formace. Naproti tomu druhy s malými utrikuly a krátkými difúzními cestami mají mikroanhydrální krystalové formace viditelné a širší aragonitové jehly i celkově vyšší obsah aragonitu v segmentech. Zdá se, že delší difúzní cesta vrstvou periferních utrikulů způsobuje méně efektivní výměnu iontů s vnějším prostředím, a tudíž pomalejší, a ve výsledku i méně intenzivní kalcifikaci (Peach *et al.*, 2017).

Díky kalcifikaci jsou druhy *Halimeda* v rámci globálního oceánu významnými producenty sedimentární biomasy. Detailní příklad můžeme popsat na základě výzkumu u útesů v centrálních provinciích Velkého bariérového útesu, který probíhal během jednoho celého kalendářního roku, a kde se vyskytuje minimálně 16 druhů (*H. opuntia*, *H. copiosa*, *H. minima*, *H. micronesica*, *H. distorta*, *H. melanesica*, *H. lacunalis*, *H. macrophysa*, *H. fragilis*, *H. tuna*, *H. discoidea*, *H. gigas* a *H. taenicola*, *H. cylindracea*, *H. macroloba*, *H. stuposa*), z nichž dva byly dominantní, a to *H. copiosa* a *H. opuntia*, se získalo velké množství dat o procesu kalcifikace v této oblasti. Především, že biomasa rodu *Halimeda* na jednotku plochy pevného substrátu, která byla odebrána, se rapidně zvyšovala směrem od pobřeží k otevřenému moři. Zatímco například na lokalitě *Pandora reef* se nevyskytovaly žádné druhy rodu *Halimeda* a voda zde byla rozbouřená, u *Myrmidon reef* již byla přítomna značná biomasa a u *Flinders reef* sice došlo k dalšímu zvýšení biomasy, ale tyto nárůsty byly doprovázeny velmi dramatickou změnou složení druhů. Předběžné oceánografické studie prokázaly, že se s pravidelně se zvyšující hloubkou vody zvyšuje její bohatost na živiny, a to především v oblasti *Flinders reef* (Andrews a Gentien, 1982). Je tedy možné, že větší množství biomasy rodu *Halimeda* odráží lokálně větší množství anorganických živin. Zároveň množství herbivorních ryb asociovaných s útesy může také ovlivnit, popřípadě odrážet hojnost řas. Máloučeté herbivorní ryby žijící ve studovaných oblastech spásají právě druhy rodu *Halimeda*, a proto se dá určit pomocí výskytu těchto ryb, zda se v dané oblasti budou či nebudou tyto řasy vyskytovat (Drew, 1983).

Navazující studie zabývající se růstem druhů rodu *Halimeda* byly omezeny pouze na jeden útes, a to na *Davies reef*, a na dva druhy, které byly kvantitativně nejdůležitější. Oba

druhy vykazovaly obrovskou variabilitu růstu přesto, že se jednalo o podobně zdatné rostliny. Spousta z nich nerostla vůbec, zatímco jiné rostlinky přidaly i několik segmentů denně. Nepřítomnost sezónnosti růstu na tomto stanovišti byla pravděpodobně způsobena vyššími teplotami vody, které zde neklesaly pod 23°C a zároveň nepřekročily 30°C. Každý m<sup>2</sup> halimední vegetace v laguně *Davies reef* vyprodukoval 2 234 g/m<sup>2</sup>/rok uhličitanu vápenatého, což je pětinasobek množství, které byla schopná vyprodukovat *H. macroloba* studovaná v okolí ostrova Guam (Merten, 1971). Tato oblast byla doposud neproduktivnější oblastí z těch, které byly do té doby studovány, a přestože jsou tyto výsledky staré bezmála 40 let, jsou tyto naměřené hodnoty stále jedny z nejvyšších (Drew, 1983).

Na základě mnoha různých studií se druhy rodu *Halimeda* považují za opravdu významný organismus v globální produkci uhličitanu vápenatého. Proto také bylo na toto téma provedeno mnoho dalších studií. Jedna z nich se uskutečnila na ostrově Lidee Lek v Thajsku, kde byla studována produktivita u druhu *H. macroloba*. Badatelé ji měřili prostřednictvím informací o hustotě, růstu, počtu krystalů aragonitu a obsahu CaCO<sub>3</sub>. Vyhodnocením těchto veličin došli k extrémně vysoké produktivitě, a to v rozmezí 1910–5950 g/m<sup>2</sup>/rok. Takto výjimečně vysoké hodnoty mohou být ovlivněny například vysokou hustotou živin, především vysokým obsahem dusičnanů a fosfátů. Na rozdíl od předchozí studie v této monzunové oblasti rostliny vykazují známky periodicity, a to tak, že hustota zde byla nejmenší v období srpen-září, což bylo období reprodukce a nejvyšší hustota byla od února do dubna, tedy v období sucha. Výsledky obou popsaných studií, zabývajících se *H. macroloba*, značí, že tato řasa patří mezi velmi produktivní druhy, co se vyprodukované biomasy týče (Mayakum a Prathep, 2018).

Jak již bylo zmíněno, variabilita druhů *Halimeda* je obrovská a nejinak je tomu u jejich produktivity. Na tento fakt poukazuje studie provedená na druhu *H. tuna*, která probíhala v severozápadním Středozezemním moři na skalnatém podloží. Produktivita zde byla měřena především na základě růstu, který vykazoval velkou sezónnost. Nejvyšší byla v létě a nejnižší naopak v zimě. Produkce CaCO<sub>3</sub> vlivem kalcifikační aktivity tohoto druhu zde byla odhadnuta na 314.3 g/m<sup>2</sup>/rok (Ballesteros, 1991). Tyto hodnoty jsou řádově podobné jiným odhadům produkce uhličitanu vápenatého různými hlubinnými druhy rodu *Halimeda*, rostoucích v tropických mořích (Williams, 1988; Pairy, 1988). Jak je vidět, jednotlivé druhy jsou z pohledu tvorby sedimentů opravdu odlišné. Rozdílnost u druhů spočívá jak v množství sedimentů, tak v časovém rozmezí, kdy k jejich tvorbě dochází.

### 3.2.1 Geologický význam kalcifikace *Halimed*

Jak bylo popsáno v předchozí kapitole, zástupci rodu *Halimeda* jsou kalcifikující řasy, které jsou schopné tvořit sedimenty. Jsou tak významným producentem vápencových hornin. Jejich recentní druhy se klasifikují podle makroskopických i mikroskopických kritérií. Ve fosilních záznamech nemůžeme ovšem určovat druhy pomocí makroskopických kritérií, jako jsou vzory segmentu, tvar holdfastu, celková velikost rostliny nebo vzhled vláken v nodu. Proto se fosilní záznamy určují pomocí mikroskopických kritérií, a to především pomocí velikosti a vzhledu primárních, sekundárních a terciálních utrikulů, a také pomocí velikosti vláken nebo thallu, který se zachoval (Flügel, 1988).

Fosilní záznamy se mohou také využívat ke zjišťování časových údajů o šíření jednotlivých druhů do konkrétních moří, jako to je např. ve studii z roku 2012, kde se zjišťovalo, jak a kdy se tropická řasa, konkrétně *H. tuna*, dostala do chladného mediteránního moře. Nejdůležitější faktor pro rozšiřování území je teplota a vědci zjistili, že ta ideální pro jinak tropickou řasu byla v období počátku neogénu, kdy se směrem od rovníku šířily i jiné tropické organismy. Posléze se voda v Mediteránu opět ochladila, ale *H. tuna* v tomto moři již zůstala a přizpůsobila se (Reuter *et al.*, 2012).

V mělkých mořských karbonátových horninách jsou řasy příbuzné či identické jako zástupci rodu *Halimeda* zaznamenány už ve svrchním triasu (Flügel, 1975). Z tohoto období máme například nové záznamy z italských Dolomitů (Nose *et al.*, 2018). Poměrně běžné jsou už ve druhohorách a počátečním období třetihor (Bassoullet *et al.*, 1983). Další ze studií, které dokazují, že rod *Halimeda* jsou tzv. živoucí fosilie, se uskutečnila v roce 2007 v Maroku. Maroko je významnou oblastí, co se týče sedimentů *Halimed*, protože je velmi bohaté na fosilní pozůstatky druhů z tohoto rodu. Pro představu je oblast v Maroku srovnatelná s dnešním výskytem rodu *Halimeda* na podmořských loukách a útesech Velkého bariérového útesu. V této oblasti se našly záznamy 12 moderních taxonů, starých více než 50 miliónů let. Výsledky této studie také dokazují raný původ bazálních zástupců rodu *Halimeda* pomocí srovnání morfologických a molekulárních dat se současnými druhy (Dragastan a Herbig, 2007).

Z pohledu tvorby hornin můžeme časové rozpětí od ordoviku po paleogén rozdělit na vzájemně se střídající období tzv. kalcitových a aragonitových moří. Toto střídání je zapříčiněno oscilací hladin vápníku a hořčíku a jejich vzájemného poměru v mořské vodě v okolí podmořských hřbetů (Hardie, 1996). Aragonitové moře je takové, kde převládá usazování aragonitu a vápence bohatého na hořčík, v kalcitovém moři naopak sedimentuje

vápenec s nízkým obsahem hořčíku. Pro druhy rodu *Halimeda* je z tohoto pohledu typické rozšíření v oligocénu během posledního z těchto období – *Aragonitu III*. V něm tvořily druhy rodu *Halimeda* dominantní producenty útesových hornin (Stanley a Hardie, 1998). Největšího rozšíření potom *Halimeda* dosáhla během neogénu, kdy byl poměr mezi hořčíkem a vápníkem pro ni nejpříznivější – převažovalo množství hořčíku. Stanley *et al.* v roce 2010 zkoumali vliv zastoupení obou prvků ve vodě na růst a sedimentaci druhu *H. incrassata*. Zjistili, že poměr těchto prvků je pro tvorbu sedimentů a rozšíření tohoto druhu rodu *Halimeda* možná důležitější, než množství CO<sub>2</sub> v atmosféře (Stanley *et al.*, 2010).

#### 4 *Halimedy* a stresové faktory prostředí

V posledních několik desítkách let roste koncentrace atmosférického oxidu uhličitého (CO<sub>2</sub>), a to primárně spalováním fosilních paliv, což způsobuje postupné snižování pH oceánů a tím i pokles v parciální koncentraci uhličitanových iontů (CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>) v mořské vodě. Proces okyselení oceánu je intenzivně zkoumán už delší dobu a je dobře zdokumentován. Na základě těchto dat a následných modelů se rychlost tohoto procesu v průběhu tohoto století zřejmě ještě zrychlí, pokud nebudou v budoucnu emise CO<sub>2</sub> dramaticky omezeny. Okyselení zásadně mění chemické složení mořské vody a biogeochemické cykly mnoha prvků a sloučenin. Jedním z procesů, který v přírodě dlouhodobě vyrovnává chemické složení vody je ukládání uhličitanu vápenatého do schránek organismů (Doney *et al.*, 2009).

Jak již bylo zmíněno, na tomto procesu se velmi významně podílí právě řasy z čeledi *Halimedaceae*, ale dále jsou to také organismy od planktonu, až po bentické měkkýše nebo korály. Mnoho z těchto kalcifikujících organismů vykazuje snížené hodnoty kalcifikace a růstu v laboratorních experimentech za podmínek s vysokým obsahem CO<sub>2</sub> (Doney *et al.*, 2009). Dokazuje to i studie na dvou druzích, a to na *H. macroloba* a *H. cylindracea*, kde během pětitédenního experimentu došlo k 50–70% snížení fotochemické účinnosti, 70–80% snížení produkce O<sub>2</sub> a trojnásobnému snížení míry kalcifikace v prostředí se zvýšeným CO<sub>2</sub> a vysokými teplotami (Hill *et al.*, 2012). Jiné studie ovšem naznačují relativně méně závažné dopady mořské acidifikace na populace druhů rodu *Halimeda*. Například při srovnání 6 druhů *Halimeda* v Karibském moři jednotlivé druhy sice vykazovaly určité specifické odpovědi v míře fotosyntézy na změnu koncentrace CO<sub>2</sub>, ale tyto foto-fyziologické změny nevedly ke snížení kalcifikace nebo jinému mikrostrukturálnímu rozložení krystalů uhličitanu při

hladinách CO<sub>2</sub>, které jsou jinými vědci předpovídaný pro období okolo roku 2100, a to ani u jednoho ze 6 zkoumaných druhů (Peach *et al.*, 2016).

Díky výzkumu, kde Campbell *et al.* porovnávali, zda kalcifikaci a fotosyntézu ovlivňuje více teplota nebo okyselování oceánů, zjistili, že spolu sice tyto dva faktory nijak neinteragují, ale mohou se navzájem kompenzovat. A to z toho důvodu, že i když se sníží hladina pH, tím pádem i produktivita řas, zároveň s tím se ale zvýší teplota, a ta naopak produktivitu zvyšuje. Tato práce tedy poukazuje na fakt, že zvýšená teplota může sloužit ke zvýšení výkonnosti kalcifikujících mořských řas navzdory zvýšené koncentraci CO<sub>2</sub> – tudíž, že v některých případech může oteplování oceánů zmírnit negativní účinky okyselování oceánů (Campbell *et al.*, 2015).

Jako jedna z dalších variant, jak zvýšit produktivitu, resp. kalcifikaci se ukázala koexistence s nekalcifikujícím druhem. Tato koexistence byla studovaná v mělkých tropických mořských pobřežních ekosystémech v Brazílii, a to u druhu *H. cuneata* a nekalcifikující *Halodule wrightii*. Výsledky z této studie ukazují, že když se zvýší hladina CO<sub>2</sub> v moři, *Halodule wrightii* mnohem rychleji fotosyntetizuje, zvyšuje tak lokální pH v bezprostředním okolí svých populací, což vede až ke dvakrát rychlejší kalcifikaci *H. cuneata*. Na základě zjištěných dat se vědci domnívají, že tento vztah funguje právě proto, že tyto dvě řasy jsou spolu daleko více odolné proti okyselování moří, než každá zvlášť (Bergstrom *et al.*, 2019). Okyselení oceánu může tedy zároveň způsobovat zvýšení rychlosti fixace uhlíku u některých fotosyntetických organismů, což dává vědcům určitou naději a námět k dalším studiím (Doney *et al.*, 2009). *Halimeda* je tedy jeden z rodů, který je možné využívat i ke studování klimatických změn.

## 5 Závěr

V této bakalářské práci jsem se pokusila shrnout, a zároveň vystihnout důležité a také zajímavé vlastnosti zástupců z čeledi *Halimedaceae*. Nejprve jsem krátce charakterizovala řád, do kterého tato čeleď patří – *Bryopsidales*. Zde jsem kladla důraz na detailní popis jednotlivých skupin, jak byly v nedávné době rozděleny na základě nových molekulárně-fylogenetických analýz. Také jsem popsala stavbu jejich stélky, rozmnožovací cyklus, a výskyt. Jelikož nebyl dosud nikde výskyt jednotlivých zástupců podrobně popsán s ohledem na mezinárodně přijímané rozdělení jednotlivých mořských ekoregionů, vypracovala jsem souhrnnou tabulku, která tento výskyt shrnuje.

V druhé polovině práce jsem se zabývala především jejich důležitou vlastností – kalcifikací a sedimentací těchto zelených řas, což dělá z řas čeledi *Halimedaceae* významné hráče v tvorbě pobřežních hornin. Závěrem jsem se pokusila poukázat na důležitost těchto řas při zkoumání globální ekologické změny a jejich odolnost vůči stresu, a tedy schopnosti se těmto změnám přizpůsobovat.

## 6 Seznam použité literatury

- Alós, J., Tomas, F., Terrados, J., Verbruggen, H., Ballesteros, E. (2016). Fast-spreading green beds of recently introduced *Halimeda incrassata* (Bryopsidales, Chlorophyta) invade Mallorca island (NW Mediterranean Sea). *Marine Ecology Progress Series*. 558, 153–158.
- Andrews, J.C., Gentien, P. (1982). Upwelling as a source of nutrients for the Great Barrier Reef ecosystems: a solution of Darwin's question? *Marine Ecology Progress Series*. 8, 257–269.
- Ballesteros, E. (1991). Seasonality of Growth and Production of a Deep-water Population of *Halimeda tuna* (Chlorophyceae, Caulerpales) in the North-western Mediterranean. *Botanica Marina*. 34, 291–302.
- Bassoullet, J.P., Bernier, P., Deloffre, R., Genot, P., Poncet, J., Roux, A. (1983). Les Algues Udoteacées du Paléozoïque au Cénozoïque. *Bulletin - Centres de Recherches Exploration-Production Elf- Aquitaine*. 7, 449–621.
- Bergstrom, E., Silva, J., Martins, C., Horta, P. (2019). Seagrass can mitigate negative ocean acidification effects on calcifying algae. *Scientific Reports*. 9, 1932.
- Borowitzka, M. (1982). Morphological and Cytological Aspects of Algal Calcification. *International Review of Cytology*. 74, 127–162.
- Campbell, J., Fisch, J., Langdon, Ch., Paul, V. (2015). Increased temperature mitigates the effects of ocean acidification in calcified green algae (*Halimeda* spp.). *Coral Reefs*. 35, 357–368.
- Dijoux, L., Verbruggen, H., Mattio, L., Duong, N., Payri, C. (2012). Diversity of *Halimeda* (Bryopsidales, Chlorophyta) in New Caledonia: A Combined Morphological and Molecular Study. *Journal of Phycology*. 48, 1465–1481.
- Doney, S., Fabry, V., Feely, R., Kleypas, J. (2009). Ocean Acidification: the Other CO<sub>2</sub> Problem. *Annual Review of Marine Science*. 1, 169–92.

- Dragastan, O., Herbig, H.G. (2007). Halimeda (green siphonous algae) from the Paleogene of (Morocco) Taxonomy, phylogeny and paleoenvironment. *Micropaleontology*. 53, 1–72.
- Drew, E. (1983). Halimeda biomass, growth rates and sediment generation on reefs in the central Great Barrier Reef province. *Coral Reefs*. 2, 101–110.
- Flügel, E. (1975). Kalkalgen aus Riffkomplexen der alpin-mediterranen Obertrias. *Verhandlungen der Geologischen Bundesanstalt Wien*. 2/3, 297–346.
- Flügel, E. (1988). Halimeda: paleontological record and palaeoenvironmental significance. *Coral Reefs*. 6, 123–130.
- Hardie, L.A. (1996). Secular variation in seawater chemistry: an explanation for the coupled secular variation in the mineralogies of marine limestones and potash evaporites over the past 600 m.y. *Geology*. 24, 279–283.
- Hill, R., Sinutok, S., Doblin, M., Kühl, M., Ralph, P. (2012). Microenvironmental changes support evidence of photosynthesis and calcification inhibition in Halimeda under ocean acidification and warming. *Coral Reefs*. 31, 1201–1213.
- Hillis-Colinvaux, L. (1980). Ecology and taxonomy of Halimeda: primary producer of coral reefs. *Advances in Marine Biology*. 17, 1–327.
- Hillis-Colinvaux, L. (1991). Recent calcified Halimedaceae. Pentecost A., Riding R. (eds.), *Calcareous Algae and Stromatolites*, Springer. 167–188.
- Hine, A.C., Hillock, P., Harris, M.W., Mullins, H.T., Belknap, D.F., Jaap, W.C. (1988). Halimeda bioherms along an open seaway: Miskito Channel, Nicaraguan Rise, SW Caribbean Sea. *Coral Reefs*. 6, 173–178.
- Kooistra, W.H.C.F., Verbruggen, H. (2005). Genetic patterns in the calcified tropical seaweeds Halimeda opuntia, H-distorta, H-hederacea, and H-minima (Bryopsidales, Chlorophyta) provide insights in species boundaries and interoceanic dispersal. *Journal of Phycology*. 41, 177–187.

- Lam, D., Zechman, F. (2006). Phylogenetic analyses of the bryopsidales (Ulvophyceae, Chlorophyta) based on RUBISCO large subunit gene sequences. *Journal of Phycology*. 42, 669–678.
- Mayakun, J., Kim, J.H., Lapointe, B., Prathep, A. (2012). Gametangial characteristics in the sexual reproduction of *Halimeda macroloba* Decaisne (Chlorophyta: Halimedaceae). *Songklanakarin Journal of Science and Technology*. 34, 211–216.
- Mayakun, J., Prathep, A. (2018). Calcium carbonate productivity by *Halimeda macroloba* in the tropical intertidal ecosystem: The significant contributor to global carbonate budgets. *Phycological Research*. 67, 94–101.
- McNeil, M., Webster, J., Beaman, R., Graham, T. (2016). New constraints on the spatial distribution and morphology of the *Halimeda* bioherms of the Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*. 35, 1–13.
- Merten, M.J. (1971). Ecological observations of *Halimeda macroloba* De-caisne (Chlorophyta) on Guam. *Micronesica*. 7, 27–44.
- Nose, M., Schlagintweit, F., Nützel, A. (2018). New record of halimedacean algae from the Upper Triassic of the Southern Alps (Dolomites, Italy). *Research in Paleontology and Stratigraphy*. 124, 421–431.
- Ortegon-Aznar, I., Chuc-Contreras, A., Collado-Vides, L. (2017). Calcareous green algae standing stock in a tropical sedimentary coast. *Journal of Applied Phycology*. 29, 2685–2693.
- Payri, C.E. (1988). *Halimeda* contribution to organic and inorganic production in a Tahitian reef system. *Coral Reefs*. 2, 251–262.
- Peach, K., Koch, M., Blackwelder, P., Guerrero-Given, D., Kamasawa, N. (2017). Primary utricle structure of six *Halimeda* species and potential relevance for ocean acidification tolerance. *Botanica Marina*. 60, 1–11.

- Peach, K., Koch, M., Blackwelder, P., Manfrino, C. (2016). Calcification and photophysiology responses to elevated pCO<sub>2</sub> in six *Halimeda* species from contrasting irradiance environments on Little Cayman Island reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 486, 114–126.
- Phipps, C.V.G., Roberts, H.H. (1988). Seismic characteristics and accretion history of *Halimeda* bioherms on Kalukalukuang Bank eastern Java Sea (Indonesia). *Coral Reefs*. 6, 149–159.
- Pongparadon, S., Zuccarello, G.C., Phang, S.M., Kawai, H., Hanyuda, T., Prathep, A. (2015). Diversity of *Halimeda* (Chlorophyta) from the Thai–Malay Peninsula. *Phycologia*. 54, 349–366.
- Rees, S.A., Opdyke, B., Wilson, P.A., Henstock, T. (2007). Significance of *Halimeda* bioherms to the global carbonate budget based on a geological sediment budget for the Northern Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*. 26, 177–188.
- Reuter, M., Piller, W., Richoz, S. (2012). The dispersal of *Halimeda* in northern hemisphere mid-latitudes: Palaeobiogeographical insights. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 14, 303–309.
- Roberts, H.H., Phipps, C.V., Effendi, L. (1987a). *Halimeda* bioherms of the eastern Java Sea, Indonesia. *Geology*. 15, 371–374.
- Roberts, H.H., Phipps, C.V., Effendi, L. (1987b). Morphology of large *Halimeda* bioherms, eastern Java Sea (Indonesia): a side scan sonar study. *Geo-Marine Letters* 7, 7–14.
- Roberts, H.H., Aharon, P., Phipps, C.V. (1988). Morphology and sedimentology of *Halimeda* bioherms from the eastern Java Sea (Indonesia). *Coral Reefs*. 6, 161–172.
- Sangil, C., Martín-García, L., Afonso-Carrillo, J., Barquín-Diez, J., Sansón, M. (2018). *Halimeda incrassata* (Bryopsidales, Chlorophyta) reaches the Canary Islands: Mid-and deep-water meadows in the eastern subtropical Atlantic Ocean. *Botanica Marina*. 61, 103–110.
- Spalding, M., Fox, H., Allen, G., Davidson, N., Ferdaña, Z., Finlayson, M., Halpern, B., Jorge, M., Lombana, A., Lourie, S., Martin, K., McManus, E., Molnar, J., Recchia, Ch.,

- Robertson, J. (2007). Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*. 57, 573–583.
- Stanley, S., Hardie, L. (1998). Secular oscillations in the carbonate mineralogy of reef-building and sediment-producing organisms driven by tectonically forced shifts in seawater chemistry. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 144, 3–19.
- Stanley, S., Ries, J., Hardie, L.A. (2010). Increased Production of Calcite and Slower Growth for the Major Sediment-Producing Alga *Halimeda* as the Mg/Ca Ratio of Seawater is Lowered to a "Calcite Sea" Level. *Journal of Sedimentary Research*. 80, 6–16.
- Verbruggen, H., Kooistra, W.H.C.F. (2004). Morphological characterization of lineages within the calcified tropical seaweed genus *Halimeda* (Bryopsidales, Chlorophyta). *European Journal of Phycology*. 39, 213–228.
- Verbruggen, H., Clerck, O., Kooistra, W.H.C.F., Coppejans, E. (2005a). Molecular and morphometric data pinpoint species boundaries in *Halimeda* section *Rhipsalis* (Bryopsidales, Chlorophyta). *Journal of Phycology*. 41, 606–621.
- Verbruggen, H., De Clerck, O., Schils, T., Kooistra, W.H.C.F. (2005b). Evolution and phylogeography of *Halimeda* section *Halimeda* (Bryopsidales, Chlorophyta). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37, 789–803.
- Verbruggen, H., Vlaeminck, C., Sauvage, T., Sherwood, A.R., Leliaert, F., De Clerck, O. (2009). Phylogenetic analysis of pseudochlorodesmis strains reveals cryptic diversity above the family level in the siphonous green algae (bryopsidales, chlorophyta). *Journal of phycology*, 45, 726–731.
- Vroom, P., Smith, C., Coyer, J., Walters, L., Hunter, C., Beach, K., Smith, J. (2003). Field biology of *Halimeda tuna* (Bryopsidales, Chlorophyta) across a depth gradient: Comparative growth, survivorship, recruitment, and reproduction. *Hydrobiologia*. 501, 149–166.
- Williams, S. L. (1988). Disturbances and recovery of a deep-water Caribbean seagrass bed. *Marine Ecology Progress Series*. 42, 63–71.

Ximenes, C., Cassano, V., Oliveira-Carvalho, M., Bandeira-Pedrosa, M., Gurgel, C., Verbruggen, H., Barreto-Pereira, S. (2017). Systematics of the genus *Halimeda* (Bryopsidales, Chlorophyta) in Brazil including the description of *Halimeda jolyana* sp. nov. *Phycologia*. 56, 369–381.

Ximenes, C., Oliveira-Carvalho, M., Bandeira-Pedrosa, M., Cassano, V. (2019). Updates on Section *Pseudo-opuntia* of *Halimeda* phylogenetic analyses of *H. soniae* sp. nov. (Bryopsidales Chlorophyta) along the Brazilian coast. *Botanica Marina*. 62, 327–336.

**Internetové zdroje:**

<http://aaapocasi.cz/podnebne-klimaticke-pasy/>

[www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)

<https://biogeodb.stri.si.edu/bioinformatics/dfm/metas/view/23924>

## 7 Přílohy

Tabulka č.1: Výskyt jednotlivých druhů rodu *Halimeda*

druhy Halimedy/provincie	Lusitanian	Mediterranean Sea	Cold Temp. NW Atlantic	Warm Temp. NW Atlantic	Trop. NW Atlantic	N Brazil Shelf	Trop. SW Atlantic	W African Transition	Red Sea and Gulf of Aden	Somali/ Arabian	W Indian Ocean	W and S Indian Shelf
<i>bikinensis</i>											•	
<i>borneensis</i>											•	
<i>cereidesmis</i>												
<i>copiosa</i>					•	•					•	
<i>cryptica</i>					•							
<i>cuneata</i>	•	•					•			•	•	•
<i>cylindracea</i>										•	•	
<i>discoidea</i>	•	•			•	•	•		•	•	•	•
<i>distorta</i>											•	•
<i>favulosa</i>					•							
<i>fragilis</i>											•	
<i>gigas</i>												
<i>goreaui</i>					•							
<i>gracilis</i>					•	•	•				•	•
<i>heteromorpha</i>											•	
<i>howensis</i>												
<i>humii</i>				•	•							
<i>incrassata</i>	•	•			•		•			•	•	•
<i>jolyana</i>							•					
<i>kanaloana</i>												
<i>lacrimosa</i>					•						•	
<i>lacunalis</i>												
<i>macroloba</i>									•	•	•	•
<i>macrophysa</i>											•	
<i>magnidisca</i>												
<i>melanesica</i>											•	
<i>micronesica</i>											•	
<i>minima</i>									•	•		
<i>monile</i>					•	•	•		•	•		
<i>nervata</i>		•							•			
<i>opuntia</i>		•			•	•	•		•	•	•	•
<i>papyracea</i>		•							•	•		•
<i>pumila</i>					•							
<i>pygmaea</i>					•							
<i>reschii</i>									•	•	•	
<i>ryukyuensis</i>												
<i>scabra</i>					•	•						
<i>simulans</i>					•	•	•				•	•
<i>soniae</i>						•	•					
<i>stuposa</i>											•	
<i>taenicola</i>												
<i>tuna</i>		•	•		•	•		•	•	•	•	•
<i>velasquezii</i>											•	
<i>versatilis</i>												
<i>xishaensis</i>												

druhy Halimedy/provincie	Central Indian Ocean Islands	Bay of Bengal	Andaman	S China Sea	Sunda Shelf	Java Transitional	Trop. NW Pacific	W Coral Triangle	E Coral Triangle	Sahul Shelf	NE Australian Shelf	NW Australian Shelf
<i>bikinensis</i>				•				•				
<i>borneensis</i>				•				•				
<i>cereidesmis</i>												
<i>copiosa</i>	•			•				•				
<i>cryptica</i>												
<i>cuneata</i>			•	•				•		•	•	
<i>cylindracea</i>				•				•	•	•	•	•
<i>discoidea</i>	•	•	•	•	•			•	•		•	
<i>distorta</i>								•			•	
<i>favulosa</i>				•	•			•			•	
<i>fragilis</i>	•			•	•			•		•	•	
<i>gigas</i>				•				•		•	•	
<i>goreaui</i>				•	•		•	•				
<i>gracilis</i>			•	•			•	•	•	•	•	•
<i>heteromorpha</i>								•			•	
<i>howensis</i>												
<i>humii</i>												
<i>incrassata</i>	•		•	•		•	•	•	•		•	
<i>jolyana</i>												
<i>kanaloana</i>												
<i>lacrimosa</i>												
<i>lacunalis</i>							•	•			•	
<i>macroloba</i>			•	•			•	•	•	•	•	•
<i>macrophysa</i>				•				•	•	•	•	
<i>magnidisca</i>											•	
<i>melanesica</i>				•				•	•	•	•	
<i>micronesica</i>	•			•			•	•	•	•	•	
<i>minima</i>	•							•	•	•	•	
<i>monile</i>								•			•	
<i>nervata</i>												
<i>opuntia</i>	•		•	•			•	•	•	•	•	
<i>papyracea</i>				•			•	•			•	
<i>pumila</i>												
<i>pygmaea</i>												
<i>reschii</i>				•					•	•	•	
<i>ryukyuensis</i>												
<i>scabra</i>												
<i>simulans</i>	•			•			•	•	•		•	
<i>soniae</i>												
<i>stuposa</i>	•						•	•			•	
<i>taenicola</i>	•	•		•			•	•	•		•	
<i>tuna</i>	•		•	•			•	•	•	•	•	
<i>velasquezii</i>				•			•	•	•	•	•	•
<i>versatilis</i>				•								
<i>xishaensis</i>				•	•							

druhy Halimedy/provincie	Trop. SW Pacific	Lord Howe and Norfolk Islands	Hawaii	Marshall, Gilbert and Ellis Islands	Central Polynesia	SE Polynesia	Easter Island	Trop. E Pacific	Warm Temp. SE Pacific	Warm Temp. SW Atlantic	SE Australian Shelf	SW Australian Shelf
<i>bikinensis</i>				•	•							
<i>borneensis</i>	•											
<i>cereidesmis</i>		•										
<i>copiosa</i>	•	•										
<i>cryptica</i>										•		
<i>cuneata</i>	•	•								•		
<i>cylindracea</i>	•											
<i>discoidea</i>	•		•	•				•		•	•	
<i>distorta</i>	•		•	•	•	•		•				
<i>favulosa</i>	•									•		
<i>fragilis</i>	•			•	•							
<i>gigas</i>	•			•								•
<i>goreaui</i>								•		•		
<i>gracilis</i>	•		•		•			•		•		
<i>heteromorpha</i>	•		•		•							
<i>howensis</i>		•										
<i>humii</i>								•		•		
<i>incrassata</i>			•	•	•			•		•		
<i>jolyana</i>												
<i>kanaloana</i>			•		•							
<i>lacrimosa</i>										•		
<i>lacunalis</i>				•	•	•						
<i>macroloba</i>	•		•		•							
<i>macrophysa</i>	•			•	•							
<i>magnidisca</i>	•											
<i>melanesica</i>	•				•							
<i>micronesica</i>	•			•	•							
<i>minima</i>	•			•	•							
<i>monile</i>	•			•								
<i>nervata</i>								•		•		
<i>opuntia</i>	•		•	•	•			•		•		
<i>papyracea</i>												
<i>pumila</i>										•		
<i>pygmaea</i>	•									•		
<i>reschii</i>	•			•	•		•		•	•		
<i>ryukyuensis</i>												
<i>scabra</i>										•		
<i>simulans</i>	•			•						•		
<i>soniae</i>										•		
<i>stuposa</i>	•			•								
<i>taenicola</i>	•	•		•	•							
<i>tuna</i>	•	•	•		•		•	•	•	•		
<i>velasquezii</i>	•		•		•							
<i>versatilis</i>												•
<i>xishaensis</i>												•

druhy Halimedy/provincie	W Central Australian Shelf	Warm Temp. NE Pacific	Cold Temp. NW Pacific	Cold Temp. NE Pacific	Warm Temp. NW Pacific
<i>bikinensis</i>					
<i>borneensis</i>					
<i>cereidesmis</i>					
<i>copiosa</i>					
<i>cryptica</i>					
<i>cuneata</i>		•	•		
<i>cylindracea</i>	•				
<i>discoidea</i>		•	•	•	
<i>distorta</i>			•		
<i>favulosa</i>					
<i>fragilis</i>					
<i>gigas</i>					
<i>goreaui</i>					
<i>gracilis</i>	•				
<i>heteromorpha</i>	•				
<i>howensis</i>					
<i>humii</i>					
<i>incrassata</i>			•		
<i>jolyana</i>			•		
<i>kanaloana</i>			•		
<i>lacrimosa</i>					
<i>lacunalis</i>					
<i>macroloba</i>	•				
<i>macrophysa</i>	•		•		
<i>magnidisca</i>					
<i>melanesica</i>					
<i>micronesica</i>	•		•		
<i>minima</i>	•		•		
<i>monile</i>					
<i>nervata</i>					
<i>opuntia</i>	•	•	•		•
<i>papyracea</i>					
<i>pumila</i>					
<i>pygmaea</i>					
<i>reschii</i>			•		
<i>ryukyuensis</i>			•		
<i>scabra</i>					
<i>simulans</i>			•		
<i>soniae</i>					
<i>stuposa</i>					
<i>taenicola</i>					
<i>tuna</i>	•	•	•	•	
<i>velasquezii</i>	•		•		
<i>versatilis</i>	•				
<i>xishaensis</i>	•				

**Legenda k tabulce:**

N – North/Northern

S – South/Southern

W – West/Western

E – East/Eastern

Temp. – Temperate

Trop. – Tropical

Tabulka souhrnně popisuje výskyt druhů halimedních řas. V levém sloupci jsou vždy vypsané jednotlivé druhy (v tabulce jsou pro přehlednost uvedena pouze druhová jména). V horním řádku jsou potom uvedené lokality na základě všeobecně uznávaného rozdělení mořských ekoregionů podle Spalding *et al.*, 2007. Výskyt jednotlivých druhů řas byl do tabulky zanesen na základě uvedeného výskytu v internetové databázi *algaebase* ([www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)).