Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie

Eva Hejduková

Mechanismy šíření sladkovodních sinic a řas
Dispersal mechanisms in freshwater algae and cyanobacteria

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: RNDr. Linda Nedbalová, Ph.D.

Praha, 2013

Prohlášení:

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

V Praze, 14.5.2013

Podpis

Poděkování:

Chtěla bych poděkovat školitelce mojí práce RNDr. Lindě Nedbalové, Ph.D. za vedení bakalářské práce, za pomoc při shromažďování literatury a cenné rady, jež mi poskytla při jejím sepisování. Poděkování patří také mé rodině a všem, kteří mě v průběhu studia podporovali.

ABSTRAKT

Globální výskyt řady druhů sladkovodních sinic a řas je důkazem jejich snadného šíření. U většiny z těchto mikroorganismů však přesné transportní mechanismy nejsou známy. Bakalářská práce představuje jednotlivé mechanismy, které mohou být za šíření sladkovodních sinic a řas zodpovědné. Zahrnuje informace o čtyřech hlavních způsobech transportu, jimiž jsou šíření vodou (hydrochorie), transport prostřednictvím atmosférického proudění a větru (anemochorie), šíření živočichy (zoochorie) a člověkem (antropochorie), který se zejména v poslední době na transportu sladkovodních sinic a řas taktéž podílí. Práce dále charakterizuje adaptační mechanismy, jež zajišťují sinicím a řasám úspěch při osidlování nových stanovišť, a pojednává o možných důsledcích schopnosti šíření pro distribuci mikroorganismů. V současné době totiž dochází ke střetu protichůdných názorů – kosmopolitní rozšíření versus výskyt endemických druhů. Přes svou důležitost nejsou mechanismy šíření sladkovodních sinic a řas tak prostudovanou oblastí, jak by se mohlo na první pohled zdát.

Klíčová slova: sladkovodní řasy, sinice, mechanismy šíření, spory, cysty, distribuce mikroorganismů, hydrochorie, anemochorie, zoochorie, antropochorie

ABSTRACT

Global occurrence of many species of freshwater cyanobacteria and algae shows, that they are dispersed easily. However, the exact transport mechanisms are not known for most of these microorganisms. This bachelor thesis introduces various mechanisms that could be responsible for the dispersal of freshwater cyanobacteria and algae. It includes information about four main methods of transport, which is dispersal by water (hydrochory), transport through atmospheric circulation and wind (anemochory), dispersal by animals (zoochory) and by human (anthropochory), who is recently also involved in the transportation of freshwater cyanobacteria and algae. The thesis also summarizes adaptation mechanisms that enable cyanobacteria and algae to colonize new habitats successfully, and discusses possible implications of the dispersal ability for the distribution of microorganisms. Currently there are two contradictory views – cosmopolitan distribution and the occurrence of endemic species. Despite their importance the dispersal mechanisms of freshwater cyanobacteria and algae are less-studied than it might seem at first sight.

Key words: freshwater algae, cyanobacteria, dispersal mechanisms, spores, cysts, distribution of microorganisms, hydrochory, anemochory, zoochory, anthropochory

OBSAH

1. Úvod 1

2. Šíření sladkovodních sinic a řas 3

2.1. Hydrochorie 3

2.2. Anemochorie 4

2.3. Zoochorie 7

2.3.1. Bezobratlí živočichové 7

2.3.2. Ryby 9

2.3.3. Obojživelníci 9

2.3.4. Plazi 10

2.3.5. Ptáci 10

2.3.6. Savci 12

2.4. Antropochorie 13

3. Adaptace usnadňující šíření 17

4. Distribuce mikroorganismů 22

5. Závěr 26

6. Seznam literatury 28

1. ÚVOD

Výskyt stejných druhů sladkovodních sinic a řas na lokalitách po celém světě je projevem snadného transportu těchto mikroorganismů. U většiny z nich však konkrétní transportní mechanismy nejsou známy. Jejich znalost je pro pochopení současného rozšíření této skupiny organismů důležitá.

Jednou z modelových oblastí pro studium způsobů šíření organismů je ostrov sopečného původu Surtsey, který vznikl vlivem podmořské erupce v roce 1963 nedaleko Islandu. Ostrov se po snížení sopečné aktivity stal ideálním místem pro studium kolonizace nově vzniklých lokalit – nejen z hlediska sladkovodních sinic a řas, ale i pro výzkum ekologie dalších kolonizujících organismů. Jen několik málo let po vzniku ostrova zde bylo pozorováno velké množství různých druhů řas (Schwabe 1970). Další neméně významnou modelovou oblastí je Antarktida. Ledová a sněhová pokrývka zde pro život mikroorganismů poskytuje unikátní podmínky. Z geografického hlediska mikroorganismy žijící na Antarktidě byly a jsou po dlouhou dobu fyzicky a tudíž i geneticky a evolučně izolovány od zbytku světa, což vedlo ke vzniku nejrůznějších adaptací na místní nepříznivé podmínky a ke vzniku endemických druhů (Vincent 2000). Jejich zastoupení na kontinentu je však pravděpodobně poměrně malé. Kosmopolitních druhů je podstatně více, což dává mnoho podnětů ke studiu původu, invazního chování a způsobů transportu mikroorganismů.

Bakalářská práce je stručným souhrnem a představením mechanismů šíření sladkovodních sinic a řas. V zásadě existují dva typy šíření organismů – aktivní a pasivní. Aktivním šířením se rozumí transport organismů vlastním přičiněním za pomoci bičíků, panožek, řasinek, undulujících membrán apod. (Rosypal 2003). Aktivní šíření má však v případě sinic a řas pouze lokální význam. Pravděpodobnost, že by se byly schopny vlastními silami výrazně přemístit, je nízká. Tato práce se proto detailněji zabývá jednotlivými způsoby pasivního šíření, jimiž jsou rozšiřování pomocí vody (hydrochorie), větrem (anemochorie), prostřednictvím živých organismů (zoochorie) a vlivem člověka (antropochorie).

Práce dále zahrnuje způsoby adaptace, které sladkovodním sinicím a řasám zajišťují úspěšné osidlování nových stanovišť. Jedná se především o tvorbu odolných stadií, rezistenci vůči enzymům obsaženým v trávicí soustavě hostitele, adaptaci na anoxické podmínky a tvorbu slizových obalů.

S problematikou mechanismů šíření sinic a řas také úzce souvisí téma globální distribuce mikroorganismů, jež je v současné době velmi diskutované a jemuž je věnována poslední část bakalářské práce.

2. ŠÍŘENÍ SLADKOVODNÍCH SINIC A ŘAS

2.1. HYDROCHORIE

Za nejpřirozenější způsob šíření sladkovodních sinic a řas můžeme považovat hydrochorii – transport pomocí vody. Tento způsob šíření nepředstavuje pro mikroorganismy žádné velké komplikace. Jedná se o transport vodou samotnou nebo prostřednictvím vodních živočichů. Šíření mezi izolovanými sladkovodními lokalitami musí být zprostředkováno buď větrem, nebo živočichy. Mořské organismy mají na rozdíl od sladkovodních tu výhodu, že jejich habitatem je jeden ať už menší (záliv) nebo větší (moře, oceán) souvislý prostor (Kristiansen 2008).

Voda v podobě deště pravidelně vymývá sinice a řasy z atmosféry a přemisťuje je tak do vodních ekosystémů. Tento způsob je poměrně efektivní a za přispění větru dokáže transportovat řasy na vzdálenosti v řádu desítek kilometrů (Maguire 1963). Dešťové kapky společně s větrem a hmyzem umožňují také například transport sinic a řas do láček masožravé rostliny *Sarracenia purpurea* (špirlice nachová) (Gebuhr et al. 2006).

Výměna a proudění vody ovlivňuje v dynamických ekosystémech zastoupení jednotlivých druhů sinic a řas a může mít dokonce vliv na změnu dominantních skupin. Důkazem je studie vzájemně hydrodynamicky propojených ekosystémů tří jezer v Japonsku. V průběhu let 2005 až 2009 byl vytvořen model sezónních a ročních změn v kvalitě vody. Prokázalo se, že vliv meteorologických, environmentálních a chemických faktorů nehraje při změně dominantních druhů fytoplanktonu roli. Za jejich změnu byl odpovědný výsledný přísun sinic a řas z okolí, především z řeky Wani. Bylo též prokázáno, že tento mechanismus má potenciál změnit zastoupení dominantních druhů řas v eutrofních jezerech, kde koncentrace živin překročí určitou úroveň. Tyto prahové hodnoty by měly být posuzovány v budoucích studiích (Islam et al. 2012).

U mnohobuněčných řas mohou jednotlivé fragmenty vláken ve vodních ekosystémech zastávat funkci disperzních jednotek. Jedním z příkladů jsou diploidní karposporofyty oddělené z červených sladkovodních řas *Batrachospermum boryanum* (Florideophyceae). Po proudu jsou schopny transportu na vzdálenost 3 až 35 metrů (Hambrook a Sheath 1991).

Na základě skutečnosti, že je šíření vodou pro sinice a řasy přirozené, může snadno dojít k invazím a tvorbám vodních květů. Efekt může být umocněn neopatrným zacházením člověka, nebo dochází k snadnému šíření právě jeho přičiněním, jak bylo prokázáno v případě

invazí rozsivky *Didymosphenia geminata* (Bacillariophyceae) na území mnoha států po celém světě (Bergey et al. 2009; Tomas et al. 2010; Kilroy a Unwin 2011; Sastre et al. 2013).

2.2. ANEMOCHORIE

Jedním z mechanismů šíření sladkovodních sinic a řas je transport organismů vzduchem, prostřednictvím atmosférického proudění a větru (anemochorie).

Proudění vzduchu je efektivní způsob šíření velkého množství sinic, řas a dalších mikroorganismů a jejich spor, cyst a jiných propagulí. Bylo studováno druhové složení a abundance sinic a řas v dešťové vodě, která spláchla mikroorganismy vyskytující se v atmosféře. Následná analýza vody prokázala, že se sinice a řasy ve formě odolných stadií v atmosféře vyskytovaly v hojném počtu. Též byly analyzovány srážky z různých vzdáleností od povrchu země. Se vzrůstající výškou nebo s rostoucí vzdáleností od zdroje vody se počet propagulí snižoval (Maguire 1963).

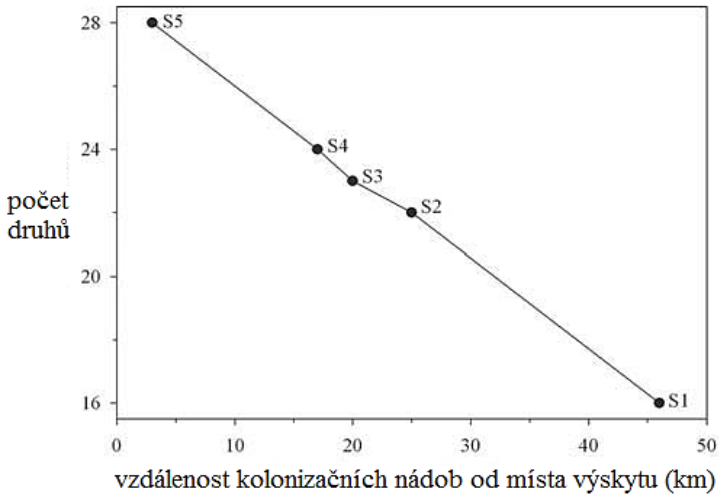
O šíření větrem svědčí také rozšíření sinic a řas na ostrově sopečného původu Surtsey, který se nachází nedaleko Islandu. Jen několik málo let po jeho vzniku zde bylo pozorováno velké množství různých druhů řas (Schwabe 1970). Ve většině případů se jednalo o řasy, jež se běžně vyskytují na Islandu. Nepřítomnost halofytních druhů svědčila o šíření atmosférou nikoli vodou (Schwabe a Behre 1972).

Schopnost sinic a řas přežít transport v atmosféře na dlouhé vzdálenosti souvisí s tolerancí vůči vysychání, ultrafialovému záření a znečištění. Na základě těchto poznatků byl popsán vztah mezi životaschopností sinic a řas a vlhkostí vzduchu. Mikroorganismy, které jsou v rámci možností na terestrické habitaty aklimatizované, jsou ve výhodě v souvislosti se stresem spojeným s dehydratací, která následuje po aerosolizaci (Ehresmann a Hatch 1975). Co se týče UV záření, jeho vysoká intenzita ve vrstvách atmosféry nad ozonosférou přežívání velkého množství mikroorganismů neumožňují. U většiny totiž dochází vlivem UV záření k poškození buněk. Nutno dodat, že prokaryotické buňky jsou náchylné méně (Beblo et al. 2011). Mechanismem, který je chrání, je pigmentace. Výskyt pigmentovaných mikroorganismů koreluje s vysokou hladinou UV záření (Tong a Lighthart 1997).

Schopnost přežít vyschnutí umožňuje některým druhům rychlé šíření a kolonizaci nezávisle na vodních tocích a živočiších. Jednou z takových řas je zelená sladkovodní řasa *Pediastrum boryanum boryanum* (Chlorophyceae). Cenobium tohoto druhu bylo nalezeno v pylové pasti ve státě Nové Mexiko (USA). Nejbližší známé místo výskytu *Pediastrum boryanum boryanum*, odkud cenobium z pylové pasti pravděpodobně pocházelo, je přehrada

Cochiti, která je vzdálena 42 km severovýchodním směrem. Převládající jihozápadní vítr tak dokáže širokým údolím řasu snadno transportovat na poměrně dlouhé vzdálenosti (Hall 1998).

V přehradní soustavě Aliakmon-Polyphytos, která se nachází na území severního Řecka, bylo demonstrováno šíření sinic a řas vzduchem pomocí pokusu s kolonizačními nádobami rozmístěnými v okolí přehrady. Na pěti lokalitách přehradní soustavy bylo v kolonizačních nádobách během 11 týdnů pozorováno 141 druhů sinic a řas, z toho celkem 28 druhů fytoplanktonu, které pravděpodobně pocházely z přehradní soustavy. Není však vyloučeno, že některé z druhů nalezených v nádobách nepochází z jiných, od pozorované soustavy vzdálených, vodních těles. Diverzita řas byla poměrně vysoká. Řasy šířené vzduchem sestávaly nejen z druhů vyskytujících se v nedaleké přehradě, ale také z druhů běžně přítomných ve většině biogeografických oblastí. V nádobách byly nalezeny jak jednobuněčné řasy, tak malá cenobia, velké kolonie, ale i vláknité řasy. Z pozorovaných taxonů měly nejvyšší kolonizační potenciál zelené řasy (Chlorophyta). Následovány byly rozsivkami (Bacillariophyceae) a sinicemi (Cyanobacteria). Mezi pozorovaným fytoplanktonem šířeným vzduchem byly mimo jiné hojné vláknité rody *Mougeotia* sp. a *Ulothrix* sp., velmi frekventovanou řasou byla také alergenní *Chlorella* sp. Jak je patrné z grafu na obrázku 1, počet druhů nacházejících se současně v kolonizačních nádobách a v místě sběru vzorku se snižoval se zvyšující se vzdáleností kolonizačních nádob od místa sběru (Chrisostomou et al. 2009).



Obrázek 1. Závislost počtu druhů nalezených v kolonizačních nádobách na vzdálenosti umístění kolonizačních nádob od odpovídajících míst výskytu/sběru (S1: 46, S2: 25, S3: 20, S4: 17 a S5: 3 km) (Chrisostomou et al. 2009).

Nejen ve volné přírodě, ale také v urbanizovaných oblastech jsou sinice a řasy přítomny v ovzduší. Ve dvou mexických městech bylo ve výšce čtyř metrů nad zemí nasbíráno 16 druhů řas. Dominovaly mezi nimi rody *Chlorella, Scenedesmus* a *Chlorococcum* (Rosas et al. 1989). Dalším dokladem je indické město Varanasi, které se taktéž nachází v subtropické oblasti. Varanasi je obklopeno zemědělskými půdami a protéká jím řeka Ganga, což jsou dva potenciální zdroje mikroorganismů. Množství sinic a řas obsažených v atmosféře ve výšce dvou a půl metru nad povrchem země bylo pestré. V 53 % druhů se jednalo o půdní druhy, ve 27 % o vodní. Druhové složení nasbíraných sinic a řas vykazovalo sezónní výkyvy – maxima v počtu druhů bylo dosaženo v průběhu pozdního léta, minima během zimy. Sinice (Cyanobacteria) dominovaly v horkých měsících, zatímco zelené řasy (Chlorophyta) v chladnějších. Důvodem je vyšší tolerance sinic vůči vysokým teplotám (Sharma et al. 2006b). Kolísání koncentrací sinic a řas v ovzduší během roku může být zapříčiněno meteorologickými podmínkami, jako je déšť, vypařování vody, teplota a rychlost větru v dané oblasti. Právě díky těmto meteorologickým jevům se sinice a řasy dostávají do atmosféry. Vztah mezi pozorovanými koncentracemi sinic a řas a klimatickými podmínkami byl nápadný (Rosas et al. 1989). Vliv meteorologických činitelů na diverzitu sinic a řas v městském ovzduší byl prokázán i v rámci studia této problematiky ve Varanasi (Sharma et al. 2006a).

Lidský pohyb je také důležitým faktorem ovlivňujícím výskyt sladkovodních sinic a řas v atmosféře. Jak vyplývá ze studie příměstské části města Kuala Lumpur v Malajsii, byl nejvyšší výskyt sinic a řas v ovzduší v rušných oblastech, v okolí nádražní budovy a nedaleko zařízení zabývajících se chovem zvířat. Nejnižší koncentrace byla naopak v klidných oblastech města, jakými jsou obytné oblasti, golfové hřiště a okolí vodní nádrže. Ve většině případů se jednalo o sinice – především o rody *Phormidium* a *Nostoc* (Ng et al. 2011). Obsah mikroskopických organismů v ovzduší může mít nepříznivý vliv na zdraví člověka, zejména na dýchací soustavu. Sinice a řasy obsažené ve vzduchu mohou při vdechování způsobovat různá respirační onemocnění a alergické reakce (Tiberg et al. 1995).

I v případě anemochorie se může jednat o transport na dlouhé vzdálenosti. Vzdušný prach nalezený na ledové kře vzdálené přibližně 500 km severně od Aljašky obsahoval centrické rozsivky *Melosira* (dnes *Aulacoseira*) *granulata* a *Stephanodiscus astraea*. Na základě analýzy minerálního složení bylo zjištěno, že prach pocházel z oblasti Sibiře (Darby et al. 1974). Dalším příkladem je studie na ostrově Signy, jež je součástí skupiny ostrovů Jižní Orkneje severně od Antarktidy. Po dobu dvou let zde byly shromažďovány vzorky sinic a řas vyskytujících se ve vzduchu. Bylo identifikováno velké množství propagulí, jednalo se o mnohobuněčné i velké jednobuněčné řasy a sinice. Jednobuněčné zelené řasy se šířily nejvíce

během léta. Získané kultury pocházely ze vzorků, které náležely vzduchové hmotě, jež byla původem z Jižní Ameriky. Tento fakt také naznačuje, že propagule jsou schopny transport na dlouhé vzdálenosti přežít (Marshall a Chalmers 1997).

Poněkud odlišné závěry však poskytuje studie, která se zabývala možností transportu autotrofních mikroorganismů ve vzduchových hmotách a jejich následným uložením do sněhu a ledu v extrémně chladných oblastech. Studie naznačuje, že tyto mikroorganismy transport buďto nepřežijí, anebo tímto způsobem transportovány vůbec nejsou. Ve vzorku aerosolu z Antarktidy bylo přítomno pouze několik neobvyklých shluků červeně zbarvených bakterií a malé množství kvasinek. Vysokohorská sněhová pokrývka v Andách a Alpách obsahovala též heterotrofní organismy – kokální bakterie, stejné shluky nápadně pigmentovaných bakterií jako v aerosolu a kvasinky. Ani v ledu na území Antarktidy nebyly přítomny sinice a řasy, zato byl prokázán hojný výskyt tyčinkovitých bakterií a houbových hyf. Závěry této studie potvrzující nepřítomnost autotrofních mikroorganismů byly překvapující (Elster et al. 2007). Molekulární analýzou byla potvrzena příslušnost pigmentovaných bakterií k doméně Bacteria (González-Toril et al. 2009).

2.3. ZOOCHORIE

Šíření organismů pomocí živočichů se nazývá zoochoorie. Podle způsobu přenosu rozlišujeme dva typy. Přenos na povrchu živočichů se nazývá epizoochorie. V případě, že dojde k transportu v zažívacím traktu, jedná se o endozoochorii (Rosypal 2003).

2.3.1. BEZOBRATLÍ ŽIVOČICHOVÉ

Nemalou schopnost transportu sladkovodních sinic a řas můžeme pozorovat u bezobratlých organismů.

Sinice a řasy mohou být přichyceny k různým druhům hmyzu a transportovány tak mezi jednotlivými vodními lokalitami na krátké i delší vzdálenosti (entomochorie). V několika kulturách vytvořených z vody, kterou byly omyty pozorované druhy vodního hmyzu, bylo identifikováno 40 druhů řas, 3 druhy krásnooček a 13 druhů dalších prvoků. Z 26 zkoumaných druhů náležících pěti řádům vodního hmyzu (Odonata, Hemiptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Diptera, Trichoptera) měly na šíření největší podíl vážky (Stewart a Schlichting 1966). Ačkoli je vážkami zprostředkovaný externí přenos významný, přenos skrze trávicí soustavu u vybraných jedinců pozorován nebyl (Parsons et al. 1966). Stejnou metodou byly kultivovány vzorky vytvořené omytím čtyř různých druhů komárů a tiplic.

V kulturách bylo taktéž nalezeno značné množství exemplářů (23 rodů) zelených řas (Chlorophyta), rozsivek (Bacillariophyceae) a sinic (Cyanobacteria). Výsledky značí, že vodní hmyz může významně šířit sinice a řasy pasivním způsobem (Revill et al. 1967).

Jak prokázala obdobná studie, dalším možným vektorem z řad hmyzu nevázaného na vodní prostředí je vosa *Sceliphron caementarium.* Zastoupení transportovaných sinic a řas vypěstovaných v kulturách bylo obdobné jako v předchozích dvou případech. Přesná délka letu hmyzu není známa, pro přenos mezi dvěma izolovanými vodními lokalitami je však dostačující (Sides 1969).

Jako jeden z významných zprostředkovatelů endozoochorie byl prokázán vodomilovitý brouk *Tropisternis lateralis*. Množství vnitřně přenesených životaschopných sinic a řas mnohonásobně převyšuje množství sinic a řas transportovaných externě. Význam interního způsobu přenosu v tomto případě spočívá v tom, že *Tropisternis lateralis* hraje v biologické sukcesi nově formovaných vodních lokalit roli pionýrského druhu. Sinice, řasy a další mikroorganismy jsou díky přenesení ve střevech daleko méně postiženy změnami prostředí – vysoušením, vyššími teplotami, radiací apod., které mohou být pro externě transportované mikroorganismy limitující (Milliger a Schlichting 1968).

Dalším zástupcem vodního hmyzu, u kterého byl přenos životaschopných druhů sinic a řas pozorován, je ploštice *Lethocerus uhleri* (Schlichting a Milliger 1969).

Dokonce i motýli jako je *Pieris rapae* (bělásek řepový) mohou hrát roli v šíření sinic a řas, ačkoli jejich význam není tak velký jako u zástupců čeledí zmiňovaných výše (Sides 1971).

Sinice a řasy dokáží šířit nejen zástupci hmyzu, ale také další bezobratlí živočichové. Několik druhů řas rodu *Vaucheria* (Xanthophyceae) bylo nalezeno v životaschopném stavu ve výkalech žížaly *Metaphire levis*. Stejně jako je možný transport půdy z jednoho místa na druhé prostřednictvím žížal a jejich zažívacího traktu, můžeme předpokládat i potenciální šíření sinic a řas vyskytujících se v půdě (Schneider a McDevit 2002).

Rakovci čeledi Aeglidae, konkrétně druh *Aegla uruguayana,* byli po několika hodinách pastvy v přirozeném prostředí přeneseni do akvária, kde byli ponecháni, dokud nedošlo k jejich defekaci. Následná kultivace vody prokázala přítomnost životaschopných sinic a řas (Devercelli a Williner 2006). Korýši z řádu Amphipoda (různonožci) jsou také jedni z mnoha bezobratlých, kteří jsou transportu sinic a řas schopni. K přenosu dochází jak na povrchu těl organismů, tak endozoochorií (Buschmann a Bravo 1990).

Ač tedy bylo prokázáno, že se bezobratlí živočichové podílejí na šíření sinic a řas, jejich význam pravděpodobně spočívá především v transportu na kratší vzdálenosti.

2.3.2. RYBY

Není překvapivé, že jsou známy případy transportu sladkovodních sinic a řas prostřednictvím obratlovců. Významnými představiteli jsou právě ryby (ichtyochorie).

Jedním z doložených případů je ryba *Dorosoma cepedianum* (dorosoma dlouhoploutvá), která se běžně vyskytuje v severoamerických řekách, menších tocích a jezerech. Živí se převážně fytoplanktonem. Studie zabývající se životností sinic a řas v souvislosti s procesem zažívání prokázala, že v největším počtu přežily průchod zažívacím traktem tohoto druhu v nepoškozeném stavu zelené řasy (Chlorophyceae) – v kulturách bylo nalezeno 30 druhů, dále pak sinice (Cyanobacteria) v celkovém počtu 12 druhů, čtyři rozsivky (Bacillariophyceae), dvě různobrvé řasy (Xanthophyceae) a jeden zástupce krásnooček (Euglenophyceae). Životaschopnost přeživších řas se snižovala s prodlužující se dobou vystavení trávicím sekretům (Velasquez 1939). Přítomnost ryby *Dorosoma cepedianum* má také vliv na zastoupení a hojnost druhů sinic a řas. Jak prokázala srovnávací studie dvou vodních nádrží, přítomnost dorosomy dlouhoploutvé snižuje četnost výskytu rodu *Ceratium*. Důvodem je velikost řasy, jež je z hlediska selektivního příjmu potravy dorosomy, které je závislé na velikosti částic, ideální. Naopak docházelo ke zvýšení početnosti populací rodů *Ankistrodesmus, Cryptomonas, Cosmarium* a *Rhodomonas*. Na další sledované rody, jimiž byly *Synedra, Peridinium, Navicula, Kirchneriella, Cyclotella* a *Chlamydomonas* neměla přítomnost ryby vliv (Drenner et al. 1984).

V zažívacích traktech omnivorních ryb *Brycon opalinus* (brykon opálový) byly také v poměrně hojném počtu nalezeny blíže nespecifikované sinice a řasy (Gomiero et al. 2008).

V jícnech ryb *Brevoortia tyrannus* (menhaden atlantský) se vyskytují stejné druhy sladkovodních sinic a řas jako v okolním prostředí. Ve střevech byly překvapivě nalezeny pouze buňky přijatých sinic. Tyto sinice byly následně nalezeny v životaschopném stavu i ve výkalech. Přežívání sinic může tímto způsobem přispívat k tvorbě vodního květu (Friedland et al. 2005).

Mnozí zástupci býložravých a migrujících ryb jsou tedy dalšími možnými distributory sinic a řas. I přes nedostatečné množství studií jejich význam pravděpodobně nelze zanedbat.

2.3.3. OBOJŽIVELNÍCI

Šíření sladkovodních sinic a řas je možné také prostřednictvím obojživelníků. Jedním z dokladů je druh *Pseudacris crucifer* (rosnička křížkovaná), jež je hojně rozšířena na území Severní Ameriky. Z povrchu těla této malé žáby se omytím podařilo získat několik jednobuněčných a vláknitých zelených řas (Maguire 1959).

Z hlediska prostředí, ve kterém se vyskytují, se dá předpokládat, že jsou žáby společně s ostatními obojživelníky, jimiž jsou například čolci a mloci, ideálními vektory pro transport sinic a řas. Z tohoto hlediska je jim však věnována malá pozornost.

2.3.4. PLAZI

V neposlední řadě je třeba zmínit rozšiřování sladkovodních druhů sinic a řas prostřednictvím plazů.

Je známo, že sladkovodní řasy se v hojném množství vyskytují na povrchu těl želv. Tento epizoofytický fenomén byl podrobněji studován a bylo zjištěno, že není pozorovatelný u všech druhů. Například klapavka obecná (*Sternotherus odoratus*) mezi epizoofytické druhy bezesporu patří, želva ozdobná (*Chrysemys picta*) se s epizoofytickým růstem shoduje ve zlomku případů, kdežto na povrchu těl želv tečkovaných neboli skvrnitých (*Clemmys guttata*) řasy nerostou nikdy. Na povrchu želv není růst řas rovnoměrný. Obecně jsou nejvíce rozšířeny na horní části krunýře. Vyskytují se ale také na plastronu (spodní část krunýře), spojení krunýře, na ocase a na hlavě. U klapavek se porosty řas rozprostírají po celé ploše krunýře, avšak u želvy ozdobné se omezují pouze na okraje schránky. Malé a mladé želvy nevykazují známky epizoofytického růstu vůbec (Edgren et al. 1953).

Dlouhokrčka australská (*Chelodina longicollis*) je hojně rozšířenou sladkovodní želvou v povodí řek Murray a Darling na území Austrálie. Od dubna do září byly průběžně z krunýřů dlouhokrček odebírány vzorky. Nárosty řas na povrchu těla byly natolik rozsáhlé, že byly dokonce schopny zachycení a transportu semen vyšších rostlin (Burgin a Rendshaw 2008).

Nejen želvy jsou schopny transportu sladkovodních sinic a řas na povrchu těla. Několik druhů zelených řas bylo omyto též z povrchu těla ještěrky rodu *Cnemidophorus* (bičochvost) (Maguire 1963).

Na základě studií prokazujících schopnost plazů šířit semena vyšších rostlin endozoochoricky, je možné předpokládat stejný způsob šíření také u sladkovodních sinic a řas (Cobo a Andreu 1988). Můžeme se též domnívat, že je možný transport prostřednictvím želv, hadů, krokodýlů, ještěrů a dalších plazů, a to nejen u druhů, jejichž život je vázaný na vodní prostředí. U těchto organismů bohužel šíření sinic a řas ještě studováno nebylo.

2.3.5. PTÁCI

Ptáci zastávají v ekosystémech hned několik významných rolí. Uplatňují jako predátoři a opylovači, ale také při šíření organismů ze širokého spektra taxonomických skupin (Rosypal 2003).

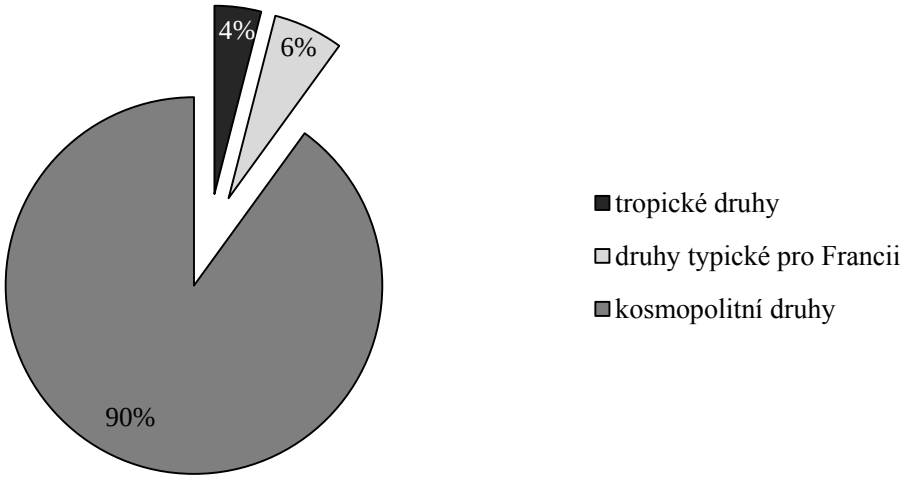
Z hlediska zoochorie mají na šíření sladkovodních sinic, řas a dalších mikroorganismů s velkou pravděpodobností největší podíl právě ptáci. Jsou schopni distribuovat bahno a půdu společně s neporušenými buňkami fytoplanktonu na poměrně dlouhé vzdálenosti (Atkinson 1972). Způsobů přenosu je hned několik. Buďto se jedná o přenos na nohou, křídlech a v peří nebo v trávicím traktu.

Množství sinic a řas přichycených na povrchu těla je závislé na délce doby přenosu/letu. Kachny letící po dobu kratší než čtyři hodiny přenesly na povrchu svého těla několik různých druhů životaschopných sinic, řas ale i jiných mikroorganismů. Po více než osmi hodinách ve vzduchu byl však zaznamenán přenos pouze nepatrného množství mikroorganismů. Epizoochorie je tedy pravděpodobně významná především v souvislosti s transportem na kratší vzdálenosti. Nejvíce druhů sinic a řas bylo transportováno na nohou, ale značné množství také na křídlech. Nejméně pak v peří zbytku těla (Schlichting 1960).

Byl potvrzen taktéž výskyt různých druhů sinic a řas v jícnech, střevech a výkalech ptáků. Nalezené druhy byly v životaschopném stavu (Schlichting 1960). Rozsivka rodu *Melosira* (Bacillariophyceae) byla nalezena ve výkalech kachen divokých (*Anas platyrhynchos*), což naznačuje, že je přenos buněk sinic a řas v zažívacím traktu kachen a ostatních vodních ptáků možný (Atkinson 1971). Ve výkalech dalších druhů ptáků žijících ve vodním prostředí byly taktéž nalezeny sladkovodní sinice a řasy v odolných formách oogonií a ve stadiích cyst (Charalambidou a Santamaria 2005).

Přenos skrze trávicí trakt se zdá být poměrně efektivním způsobem. Je však nutné ještě zvážit fakt, že většina migrujících ptáků upřednostňuje před dlouhým letem vyprázdnění střev, čímž může dojít k omezení transportu (Kristiansen 2008). Schopnost přenosu sladkovodních sinic a řas v traktu migrujících vodních ptáků však zajišťuje vyšší pravděpodobnost přenosu při transportu na dlouhé vzdálenosti – v porovnání s přenosem na vnějším povrchu těla, kdy fytoplankton po určité době vlivem nepříznivých podmínek zahyne (Proctor 1959).

Právě vodní ptáci migrující na dlouhé vzdálenosti mají zásluhu na výskytu exotických druhů sinic a řas na území Evropy. V posledních několika desítkách let byly v trojici jezer v oblasti Akvitánie (jihozápadní Francie) pozorovány druhy řas typické pro africká tropická jezera. Zastoupení druhů podle původu je zřejmé z grafu na obrázku 2. Oblastí Akvitánie prochází migrační koridor evropského významu, a proto je zde častý výskyt ptáků migrujících na zimu do afrických oblastí. Možnou příčinou výskytu tropických druhů sinic a řas v jižní Francii je globální oteplování a změny klimatu. Dlouhodobé přežívání této exotické vegetace je však limitováno minimálními teplotami zdejší oblasti v zimním období, které tyto druhy nejsou schopné přežít (Cellamare et al. 2010).



Obrázek 2. Distribuce taxonů fytoplanktonu v % v jezerech Hourtin, Lacanau a Soustons (jihozápadní Francie) od jara 2006 do podzimu 2007 (celkem nalezeno 430 taxonů) (upraveno podle Cellamare et al. 2010).

Transportovat buňky sinic a řas mohou nejen vodní ptáci, ale i takové druhy, jejichž životním prostorem nemusí být výhradně vodní prostředí. Transport byl dokumentován omýváním končetin sterilní vodou u následujících druhů ptáků: drozdec mnohohlasý (*Mimus polyglottos*), strnádka večerní (*Pooecetes gramineus*), moudivláček žlutohlavý (*Auriparus flaviceps*), hrdlička karolínská (*Zenaida macroura*), kukačka dešťová (*Coccyzus americanus*), kardinál (americký pěvec, rod *Cardinalis*) a lejsek (rod *Muscicapidae*) (Maguire 1963).

Ptáci jsou také významnými šiřiteli mikroorganismů přežívajících v antarktických oblastech, kde je málo pravděpodobný úspěšný přenos vzduchem na dlouhé vzdálenosti. Šíření zde zajišťují rybáci (rod *Sterna*), buřňáci (rody *Daption* a *Macronectes*), chaluhy (rod *Catharacta*) a další (Schlichting et al. 1978).

2.3.6. SAVCI

Mezi významné obratlovce, kteří rozšiřují sladkovodní sinice a řasy, patří také savci. Jedná se především o zástupce vodních druhů, jako jsou bobři, vydry a ondatry. K přenosu může dojít také prostřednictvím živočichů, jejichž život není tak úzce spjat s vodním prostředím. Příkladem jsou různé šelmy či kopytníci, u nichž taktéž dochází ke styku s vodou, a to nejen při příjmu tekutin. Šíření probíhá endozoochoricky, ale také epizoochoricky – nejčastěji pomocí srsti.

Kultivací obsahu trávicích traktů ondater pižmových (*Ondatra zibethicus*) bylo nalezeno 13 druhů životaschopných řas. Studie, která proběhla během zimy, dokázala přítomnost zelených řas z čeledí Oocystaceae, Volvocaceae, Scenedesmaceae a Chlamydomonadaceae. Kultury vypěstované v průběhu léta obsahovaly navíc ještě zelené řasy z čeledí Oedogoniaceae a Phacotaceae, krásnoočka (Euglenaceae) a sinice z čeledi Chroococcaceae, což může být zapříčiněno odlišným složením potravy. Studie prokazují účast ondater při rozšiřování sinic a řas endozoochorií (Roscher 1967).

Mývalové (rod *Procyon*) se dají také považovat za efektivní distributory vodních mikroorganismů. Během deštivých nocí jsou schopni roznést sinice a řasy na relativně velké vzdálenosti (řádově několik kilometrů). Jejich význam spočívá také v tom, že často zamíří k menším vodám, které nejsou příliš často navštěvovány a tedy druhově obohacovány vodním ptactvem (Maguire 1963).

V neposlední řadě je třeba zmínit, že za významného šiřitele z řad savců může být považován také člověk, viz kapitola 2.4.

2.4. ANTROPOCHORIE

Šíření sinic a řas člověkem souvisí se změnami životního prostředí, především s industrializací, cestováním, rozvojem dopravy a potřebou přepravy na dlouhé vzdálenosti. Významným faktorem přispívajícím k antropochornímu šíření je právě lodní doprava a tzv. balastní vody (vody v nádržích lodí potřebné k vyrovnání náklonu, k jejich načerpání dojde v místě vyplutí a k vypuštění v cílové destinaci). Takové hospodaření může dokonce zapříčinit velmi úspěšné invaze sinic, řas a dalších rostlinných a živočišných druhů (Reise et al. 1998). Nejvíce popsané je šíření sinic a řas v mořském prostředí. Sladkovodní sinice a řasy jsou na rozdíl od mořských ve většině případů mikroskopické, a tak není případný výskyt nových druhů tolik nápadný (Kaštovský et al. 2010).

Vliv člověka na distribuci sladkovodních sinic a řas můžeme dokumentovat na šíření zelené řasy *Hydrodictyon reticulatum* (Chlorophyceae). Tato řasa se původně vyskytovala výhradně na území severní polokoule, na jižní známa nebyla. V okrasném jezírku na Novém Zélandu však bylo v osmdesátých letech minulého století několik exemplářů této řasy nalezeno. K přenosu došlo s velkou pravděpodobností nezáměrně dovozem cizokrajných ryb nebo s vysazením nových rostlinných druhů (Coffey a Miller 1988). I přesto, že se jednalo o uměle vytvořenou vodní plochu, došlo k dalšímu šíření prostřednictvím ptactva, hmyzu a dalších vektorů. Během několika málo let se za přispění rozvinutého turismu, vodních

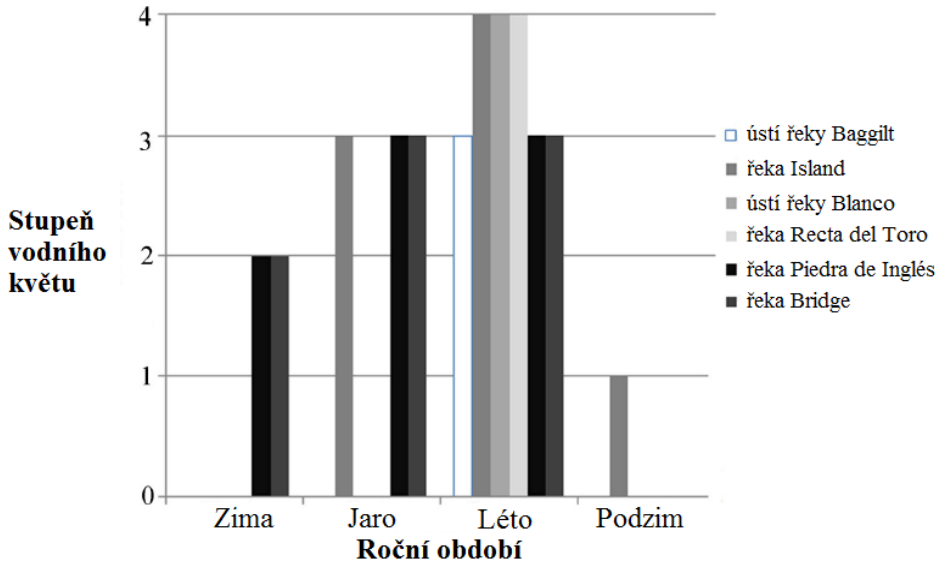
aktivit, rybaření a dalších činností v okolí tří rekreačních jezer řasa velmi rozšířila. Situace byla natolik vážná, že bylo zapotřebí dokonce zásahu ze strany novozélandské vlády. Následovalo fyzické odstraňování nárostů řas z vodních ploch a aplikace přirozených regulátorů růstu a algicidů. V roce 1995 byla situace poměrně úspěšně zvládnuta (Wells et al. 1999). Ekologický dopad šíření řasy *Hydrodictyon reticulatum* byl také patrný, nejednalo se však o žádnou ekologickou katastrofu. Výskyt řasy zapříčinil rozvoj populací měkkýšů a dalších bezobratlých živočichů, což způsobilo růst počtu ryb v jednom ze sledovaných jezer. Lokálně však docházelo k anoxiím. Také bylo znatelně menší zastoupení ostatních druhů řas (Wells a Clayton 2001).

Další oblastí, kde je šíření nepůvodních druhů sinic a řas prokazatelně zapříčiněno lidskou činností, je Antarktida. Nejedná se jen o turismus, ale také o vědeckou činnost, která má v případě Antarktidy značný význam z hlediska množství návštěvníků. K šíření zde dochází například prostřednictvím prachu na dovezeném vybavení a na čerstvé zelenině se zbytky hlíny. Kontinentem se sinice a řasy šíří snadno například na botách jednotlivých členů vědeckých týmů. Bylo nalezeno přibližně 50 potenciálních mikroskopických kolonizátorů z řad sinic a řas. Jednalo se převážně o druhy typické pro půdní prostředí. Některé z těchto mikroorganismů byly rezistentní vůči drsným podmínkám jako je vysychání a mráz, které pro ně antarktické prostředí představuje (Broady a Smith 1994). V současnosti však můžeme říci, že diverzita sinic je na antarktickém kontinentu poměrně stabilní - specifické habitaty obývají typické dominantní druhy. Antarktida je, co se týče extrémních podmínek, unikátním prostředím. Daří se zde velkému množství tolerantních druhů. Ty se adaptovaly na místní extrémní podmínky, avšak jsou citlivé vůči jejich změnám. Vlivem globálních změn teplot by mohlo v budoucnu dojít k rozmachu introdukovaných druhů (Komárek et al. 2008).

V souvislosti s antropochorií je třeba zmínit invazní šíření. Jedním z takových expandujících mikroorganismů je rozsivka *Didymosphenia geminata* (Bacillariophyceae), vyskytující se v tekoucích oligotrofních vodách. Na jižním ostrově Nového Zélandu prokázaly terénní studie přítomnost této řasy hned na několika lokalitách. Žádný z mnoha případů výskytu však nevedl k tvorbě rozsáhlého vodního květu. Po šesti letech sledování šíření řasy na jižním ostrově je evidentní, že některé řeky jsou vůči invazi rezistentní. Severní ostrov zůstává bez známek výskytu řasy. Není jasné, zda v budoucnu dojde k jejímu rozšíření i sem, nebo zda její absence na severním ostrově reprezentuje úspěch preventivních opatření. Jedním z nich je vyzývání obyvatel prostřednictvím plakátů a snaha o dekontaminace vybavení, bot, oblečení a dopravních prostředků před vstupem do jiné řeky (tzv. „DIDYMO CLEANING STATION“). Neexistují konkrétní data, která by s jistotou prokázala, jaký způsob je za invazi rozsivky na

Novém Zélandu odpovědný. Předpoklad šíření zprostředkovaného člověkem se však zdá být více než pravděpodobný. Některé důkazy nasvědčují tomu, že příčinou jsou právě vodní aktivity, jako je sjíždění řek, jachting a jím podobné činnosti. Za hlavní důvod je považované rekreační rybaření (Kilroy a Unwin 2011). V souvislosti s možným uzavřením zamořených vodních toků na Novém Zélandu byl mezi rekreačními rybáři proveden průzkum, z něhož vyplynulo, že pro větší část z nich nemá přítomnost rozsivky *Didymosphenia geminata* na přínosy z rybaření velký vliv, někteří by však uzavřením toků utrpěli poměrně velké ztráty (Beville et al. 2012).

Nový Zéland není jediným státem, kde dochází k invaznímu šíření. Po dobu dvou let (2010 a 2011) bylo právě z důvodu invaze *Didymosphenia geminata* sledováno také povodí řeky Futaleufú, která se nachází na území Argentiny. I zde se přítomnost řasy potvrdila. Pravděpodobně se rozšířila z oblasti Chile, kde byla objevena v předchozích letech. Jak je uvedeno v grafu na obrázku 3, nejhorší byla situace v průběhu léta. V jarních měsících porosty nedosahovaly velkých rozměrů, během letních měsíců však některé kolonie dosáhly velikosti až dvou metrů. Situace v řekách na území And a Patagonie je v současné době monitorována vládou a jednou z národních univerzit (Sastre et al. 2013).



Obrázek 3. Stupně invaze *Didymosphenia geminata* v povodí řeky Futaleufú v roce 2010–2011. 0: Absence řasy, 1: ústup, 2: první známky výskytu, 3: kolonizace, 4: invaze (Sastre et al. 2013).

Didymosphenia geminata byla v roce 2009 nalezena též v jihovýchodní části státu Oklahoma v USA (Bergey et al. 2009). V minulém desetiletí byla pozorována v řekách náležících povodí španělské řeky Ebro. Ačkoli se řasa vyskytovala na několika lokalitách,

konkrétně na 24 (monitorováno po dobu tří let), k tvorbě vodního květu došlo jen v několika málo případech. Do budoucna je v prevenci vzniku vodních květů potřeba znát ekologii daného organismu a sledovat výskyt raných stadií potenciálního vodního květu (Tomas et al. 2010).

Pokud jde o Českou republiku, nejsou žádné případy invazí sinic a řas známy. Ačkoli ani na našem území není výskyt nepůvodních druhů ojedinělý. Seznam zahrnuje deset druhů sinic (Cyanobacteria), devět druhů rozsivek (Bacillariophyceae), jeden druh obrněnky (Dinophyta), dva druhy zelenivek (Chlorophyceae), jeden druh třídy Ulvophyceae, a jeden druh třídy Zygnematopyceae (Kaštovský et al. 2010).

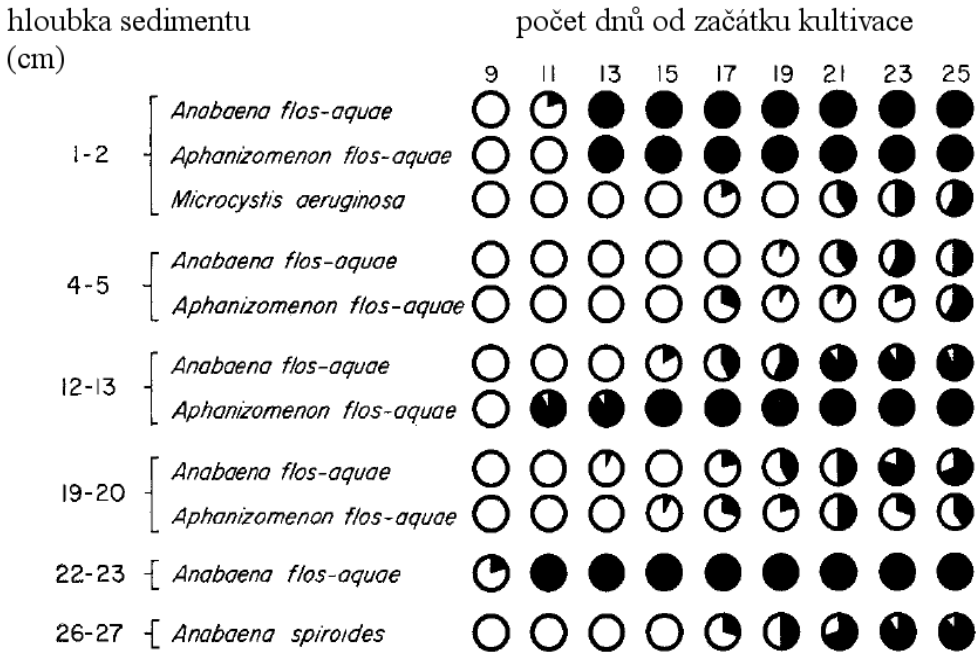
Téma vlivu člověka na životní prostředí v souvislosti s rozšířením vodní mikroflóry je velice rozsáhlé. Jedná se především o změny přírodních podmínek, které souvisí se změnami druhového složení. Člověkem způsobené geomorfologické změny vodních toků jsou vážným environmentálním problémem s negativním dopadem na vodní biotu. Do obnovy toků je proto investováno nemalé množství finančních prostředků, přičemž míra účinnosti není ve většině případů známa. Obnova několika vodních toků v USA však prokazatelně zvýšila heterogenitu prostředí (hloubku a velikost částic). V průběhu dvouletého pozorování došlo ve sledovaných vodních tocích ke zvýšení počtu druhů sinic a řas. Beta-diverzita se také zvýšila (Passy a Blanchet 2007).

Zásahy člověka do přírody mají většinou negativní dopad, ať už se jedná o invazní šíření, vyhubení nebo snížení diverzity. V přírodní rezervaci na Floridě (USA), kde je velké množství sladkovodních kyselých oligotrofních jezer, byl však objeven nový druh rozsivky *Brachysira gravida* (Bacillariophyceae). Právě působení člověka v průběhu let zapříčinilo změny pH od původních velmi zásaditých podmínek na kyselé, což bylo doprovázeno vznikem nových druhů (Shayler a Siver 2004). *Brachysira gravida* není jediným endemickým druhem, který se na zmiňovaném území vyskytl. V té samé přírodní rezervaci bylo objeveno také několik endemických druhů rodu *Mallomonas* (Synurophyceae) (Siver 1994; 2002).

3. ADAPTACE USNADŇUJÍCÍ ŠÍŘENÍ

Velké množství mikroorganismů je schopno tvořit dormantní stadia. Ve většině případů se jedná o cysty a spory. Tyto propagule jsou schopny dlouhodobě přežívat v nepříznivých podmínkách, a proto představuje šíření prostřednictvím těchto stadií velmi úspěšnou strategii.

U sinic se jedná o akinety – specializované tlustostěnné buňky. V 18 až 64 let starých vrstvách sedimentu jezera Rostherne Mere v Anglii byly nalezeny akinety sinic rodů *Anabaena* a *Aphanizomenon* (Cyanobacteria), které byly vzhledově podobné živým exemplářům. Vzorky byly kultivovány a minimální doba, po jejímž uplynutí bylo možné pozorovat první rostoucí populace, byla devět dnů. Z grafu na obrázku 4 je patrné, že nebylo možné nalézt vztah mezi počátkem růstu sinic a hloubkou vrstev, ve kterých se nacházely. Vzhledem ke stáří sedimentu nemusí mít akinety sinic pouze funkci dočasného přežívání nebo přečkání zimy, ale mohou také zajišťovat přežití dlouhodobé (Livingstone a Jaworski 1980).



Obrázek 4. Životaschopnost akinet ve vzorcích odebraných z různých hloubek sedimentu. Začerněné části odpovídají intenzi růstu – celé černé body znázorňují přítomnost kultur ve všech deseti kopiích jednotlivých vzorků (Livingstone a Jaworski 1980).

U ruduch dochází k tvorbě tzv. karpospor. Karpospory ruduchy *Iridaea laminarioides* (Rhodophyceae) jsou schopny se díky svému lepkavému povrchu přilepit k tělu korýšů. Tímto způsobem je zprostředkován jejich transport na relativně dlouhou vzdálenost (Buschmann a Bravo 1990). Zlativky (Chrysophceae) mohou tvořit trvalá stadia (tzv. stomatocysty), jejichž

morfologie je druhově specifická. V případě druhů pozorovaných ve dvou jezerech v Kanadě byl schopen tvořit stomatocysty jen zlomek z nich. Produkce cyst v jezerech však s velkou pravděpodobností každý rok kolísá. Přesné podmínky nutné k tvorbě dormantních stadií nebylo možné určit (Agbeti a Smol 1995).

Co se týče tvorby cyst krásnooček (Euglenophyceae), je tato schopnost prokázána u mořských i sladkovodních druhů. Klidová stadia krásnooček *Eutreptiella gymnastica* nalezená v mořském sedimentu měla trojnásobný objem a rovněž množství škrobových zrn v buňkách bylo vyšší. Právě proto jsou cysty schopny přežít dlouhodobou dormanci a mají tak dostatečné zásoby pro následný vývoj (Olli 1996).

Při studiu životního cyklu obrněnky *Fragilidium* (Dinophyceae) byly popsány hned dva typy dormantních stadií – hypnocyst. Ze stadia s thékou došlo ke vzniku tzv. ekdysálních cyst (ecdysal cysts). Z gymnodinoidních stadií (stadia před vytvořením théky) vznikaly tenkostěnné pelikulární cysty. Možnost tvorby dvou typů klidových stadií – ekdysální a pelikulární, je výhodou pro život v soustavách estuárů, kde se životní podmínky rychle a výrazně mění. Podobné životní formy se s velkou pravděpodobností vyskytují u většiny mořských i sladkovodních obrněnek (Owen a Norris 1985). Například u obrněnky *Ostreopsis* cf. *ovata* byly popsány tři typy cyst. Cysty s thékou podobné nepohyblivým vegetativním buňkám, ekdysální buňky podobného tvaru jako vegetativní buňky a tenkostěnné cysty. Všechny druhy cyst byly schopny vývoje šest měsíců po jejich zformování, což svědčí o významu při přezimování (Bravo et al. 2012). Při pobřeží na jihu Chile bylo identifikováno dokonce 24 různých typů cyst obrněnek, z nichž 12 bylo identifikováno na úrovni rodů a pět na úrovni druhů (Alves-de-Souza et al. 2008). Ač se ve většině studií jedná o mořské druhy, je možné předpokládat stejnou schopnost tvorby klidových stadií také u sladkovodních druhů obrněnek.

Také zelené sladkovodní řasy (Chlorophyceae) tvoří množství nejrůznějších odolných stadií. Je prokázáno, že buňky *Chlorococcum* sp. ve formě dormantních tlustostěnných spor, které byly po dobu několika let izolovány od okolního prostředí v kamenných zdech, byly schopny přežít nepříznivé podmínky, jež pro ně představovalo vyschnutí a dlouhodobá tma. Byla také demonstrována schopnost tolerovat stresové podmínky, kterými bylo mírně zasolené prostředí (Klochkova et al. 2006). U rozsivek (Bacillariophyceae) se můžeme setkat se dvěma zvláštními typy klidových stadií, jimiž jsou dormantní buňky a specifické spory. Každá z forem znamená odlišnou adaptaci na přežití nepříznivých podmínek (Kuwata et al. 1993). Tvorba klidových stadií sladkovodní rozsivky *Aulacoseira skvortzowii* vyskytující se v jezeře Bajkal, se odvíjí od jejího životního cyklu, jež je vázán na změnu podmínek jezera. Spory pomáhají přežít období nepříznivých teplot a nedostatku živin. Ve stavu dormance zůstávají po

určitou dobu v mělkých vodách u bajkalského pobřeží, kde se tak vyhnou nepříznivému období. Spoléhají pak na každoroční promíchání vody a znovu tak kolonizují jezero. Nevýhodou tvorby spor je poměrně dlouhá doba potřebná k jejich produkci. Je tedy zapotřebí vytvořit spory v dostatečném předstihu, dříve než nastanou jakékoli změny v podmínkách. Dormantní buňky se tvoří v důsledku změn prostředí, zatímco k tvorbě spor dochází na základě impulsu, jež změnám podmínek předchází. Dormantní buňky jsou tedy ideálním řešením krátkodobých afotických podmínek, kdy dochází k tomu, že buňky klesnou do větších hloubek, kde vyšší koncentrace živin u spor způsobuje následný vývoj, jež obvykle vede k uhynutí (Jewson et al. 2008). Ne všechny taxonomické skupiny sinic a řas však dormantní stadia tvoří – například u skrytěnek (Cryptophyta) nejsou žádná taková stadia známa.

Další velmi důležitou adaptací sinic a řas z hlediska jejich šíření je tvorba slizového obalu. Jeho přítomnost je doložena jak u sinic (Gupta a Agrawal 2008), tak u ruduch (Evans et al. 1974), hnědých (Fujikawa a Wada 1975) a zelených řas (Domozych et al. 1993; Callow et al. 1997). Slizové obaly jsou složeny převážně z polysacharidů a proteinů (Evans et al. 1974; Akahane a Suzuki 1976; Kuwata et al. 1993). Zajišťují mechanickou odolnost (Mostaert et al. 2009), ochranu proti vysychání (Gupta a Agrawal 2008) a v neposlední řadě díky svým adhezním schopnostem umožnují přichycení se k podkladu – ať už za účelem šíření nebo fixace k substrátu z důvodu usnadnění růstu (Ouriques et al. 2012). V případě chaluhy *Fucus serratus* bylo dokonce využito této vlastnosti k výrobě lepidel (Bitton a Bianco-Peled 2008).

Rezistence vůči enzymům obsaženým v trávicí soustavě hostitele je též rozšířenou adaptací řas na nehostinné prostředí zažívacího traktu. V této odolnosti jsou však mezi řasami známy jisté rozdíly – odvíjí se od životních strategií. Záleží také na tom, zda se jedná o řasy makroskopické či mikroskopické. Oportunistické řasy, jimiž jsou například zelené řasy (Chlorophyta) a podtřída ruduch Bangiophycidae (Rhodophyta), jsou schopny odvrhnout protoplast nebo regenerovat z nestrávených zbytků řas. U druhů s diferencovanými reproduktivními strukturami závisí přežití na množství meristematických buněk, které prošly skrze trávicí trakt v neporušeném stavu. Rozmnožovací buňky řas, které mají vlastní reprodukční orgány, jsou vůči trávícím enzymům citlivější než buňky meristematické (Santelices a Ugarte 1987).

Rezistence vůči natrávení je také spojena s morfologií. Heteromorfní řasy jsou v různých fázích životního cyklu odlišně náchylné vůči trávícím enzymům. Přeživší spory jsou schopné následně tvořit nové kultury a jedince. Naproti tomu vegetativní buňky toho schopny nejsou. Jejich růst je však stimulován dosud neznámými látkami obsaženými ve zbytcích výkalů. Řasy mají také rozdílné reakce na různé druhy živočichů, jež je konzumují. Někteří spásači (grazers)

způsobují vysokou úmrtnost řas, někteří stimulují odlučování protoplastu či umožňují přežití pouze apikálním a interkalárním meristémům (Santelices a Ugarte 1987).

Ve většině doložených případů však pravděpodobnost přežití průchodu trávicím traktem živočichů není příliš vysoká. Z 18 druhů řas požitých malou carounovitou rybou *Sicyases sanguineus* v přirozeném prostředí byly tři z nich vypěstovány následnou kultivací výkalů. S jistotou můžeme tvrdit, že v životaschopném stavu se vyskytla pouze *Enteromorpha* sp. (Ulvophyceae), u ostatních nebyla vyloučena možnost, že došlo ke kontaminaci vzorku. V odlišném pokusu bylo hodnoceno přežívání pozřených řas v laboratorních podmínkách. Míra přežití byla u *Enteromorpha compressa* (Ulvophyceae) stejná jak pro požité, tak pro kontrolní vzorky řas (85 %), u druhu *Gelidium chilense* (Rhodophyceae) 83 % (požité) a 95 % (kontroly). U *Polysiphonia abscissa* (Rhodophyceae) byly po průchodu trávicím traktem nalezeny pouze mrtvé buňky řas (Paya a Santelices 1989). Podíl strávených rozsivek, vypočítaný jako rozdíl mezi podílem buněk obsahujících chloroplasty v epilitickém společenstvu a ve vzorku, který prošel trávicím traktem rakovce z čeledi Aeglidae (*Aegla uruguayana*), činil pouze 11,5 % (Devercelli a Williner 2006).

Je také prokázáno, že oproti volně žijícím propagulím mohou být propagule bentických řas, jež prošly trávicím traktem, ve výhodě. V suchozemských habitatech se jedná o ochranu před vyschnutím a usnadnění uchycení k substrátu. Ve vodním prostředí je prospěšné, že řasy obsažené ve výkalech klesají ke dnu mnohem rychleji než nejrychleji klesající volně žijící propagule (Santelices a Paya 1989). Existuje také jistá podobnost ve stimulaci vývoje propagulí řas po průchodu trávicím traktem živočichů se stimulací klíčení semen vyšších rostlin. Ač je toto zjištění v rozporu s některými evolučními poznatky, je tato podobnost nepřehlédnutelná (Santelices a Ugarte 1987).

Jedním z významných přizpůsobení řas k šíření prostřednictvím endozoochorie je adaptace na anoxické prostředí. U bentické řasy rodu *Vaucheria* (Xanthophyceae) byla prokázána schopnost přežít v prostředí bez kyslíku až po dobu jednoho roku. Čtyři druhy (*V. aversa, V. frigida, V. uncinata* a *V. undulata*) byly ve speciálních nádobách s anoxickým prostředím uloženy po dobu patnácti měsíců. Jak je patrné z tabulky 1, dva druhy byly schopné přežít bez přístupu kyslíku minimálně pět měsíců a dva byly v životaschopném stavu nalezeny ještě rok po uložení (Schneider et al. 2008).

Tabulka 1. Přežívání čtyř bentických řas rodu *Vaucheria* po prodlužující se době vystavení anoxickému prostředí (Schneider et al. 2008).

	Přežívání (+) po 1–15 měsících vystavení anoxii														
Druh	Kontrola	1	2	3	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
V. aversa	+	+	+	+	+	+	−	+	−	+	−	+	−	−	−
V. frigida	+	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−
V. uncinata	+	+	+	+	+	+	−	+	−	−	−	+	−	−	−
V. undulata	+	−	+	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−

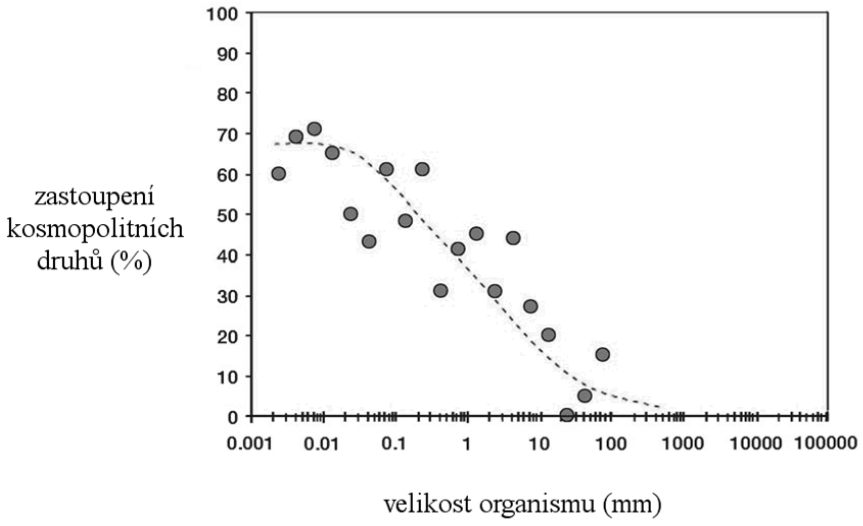
Adaptací usnadňující kolonizaci nového stanoviště může být produkce chemických látek za účelem znevýhodnění konkurence. Při studiu příčin pozoruhodného invazního úspěchu ruduchy *Bonnemaisonia hamifera* (Florideophyceae) bylo zjištěno, že úspěšnost jejího šíření spočívá v produkci metabolitu, který u domácích druhů není znám. Při krmení několika různých druhů herbivorů preferovali konzumenti ve většině případů (14 z 16) přirozené druhy řas před vysoce invazním druhem *Bonnemaisonia hamifera* (Enge et al. 2012).

4. DISTRIBUCE MIKROORGANISMŮ

Problematika mechanismů šíření sinic a řas úzce souvisí s globální distribucí mikroorganismů. Vzhledem k hlavnímu tématu bakalářské práce a velkému množství literatury, jež se rozšířením mikroorganismů zabývá, se v této kapitole jedná jen o nastínění hlavních souvislostí.

Na základě nálezů totožných druhů mikroorganismů na opačných koncích světa, byla zformulována tzv. ubikvitní teorie. Podle této teorie není distribuce eukaryotních mikroorganismů na rozdíl od větších organismů biogeograficky závislá. Jedním z vysvětlení je jednoduše to, že jejich početný výskyt společně se schopností přežívat ve formě klidových stadií, malými rozměry a nepřetržitým šířením v rozsáhlém měřítku zachovává jejich globální rozšíření (Finlay 2002). Mezi vědci existuje velké množství zastánců této teorie, ale naopak i mnoho odpůrců.

Mikroorganismy, jejichž velikost je menší než 1 mm, jsou podle Finlayovy teorie rozšířeny celosvětově. Vyskytují se všude tam, kde se pro ně nachází vhodné habitaty. To je důsledkem ubikvitní distribuce, jenž je způsobena vysokou početností jednotlivých populací a tudíž nízkou pravděpodobností vyhynutí (Finlay a Fenchel 2004). Organismy, jejichž velikost se pohybuje v rozmezí 1–10 mm mohou být snadno šířeny různými způsoby pasivního transportu a nejsou geografickými bariérami omezeny. Tato skutečnost usnadňuje mísení genofondu a současně redukuje diverzitu (Finlay 2002). Organismy větší než 10 mm, jejichž početnost je o mnoho menší, jsou kosmopolitní jen zřídka. Podíl kosmopolitních druhů organismů a jejich velikostí je patrný z grafu na obrázku 5 (Finlay a Fenchel 2004).



Obrázek 5. Podíl kosmopolitních druhů (s výjimkou makroskopických řas a cévnatých rostlin) v závislosti na jejich velikosti na jedné ze sledovaných lokalit (Nivaa Bay) (Finlay a Fenchel 2004).

Diverzita mikroorganismů převyšuje na lokální úrovni diverzitu organismů větších. V globálním měřítku je však tento poměr opačný, protože celkové druhové bohatství velkých organismů ovlivňuje častý endemismus. U mikroorganismů není vztah mezi druhy a areály patrný a latitudinální gradient diverzity je nulový nebo jen velmi malý (Fenchel a Finlay 2004).

Ubikvitní hypotézu podporují ve většině případů molekulární data. Rozšířeným organismem tvořícím vodní květy je sinice *Microcystis aeruginosa* (Cyanobacteria), jež je pro studium distribuce a biogeografie mikroorganismů ideálním modelovým organismem. Studie založená na sekvencích ITS (internal transcribed spacer) vzorků ze šesti světadílů potvrdila, že interkontinentální šíření není vzácné. V případě *Microcystis aeruginosa* se tedy jedná o druh, který je rozšířený kosmopolitně (van Gremberghe et al. 2011).

Rovněž výsledky analýz fytoplanktonu žijícího v jezerech, vodních tocích a na ledovcových lokalitách národního parku Quttinirpaaq na území arktické Kanady nasvědčují globální distribuci chladnomilných druhů sinic napříč biosférou terestrických oblastí s nízkými teplotami. Pigmentová analýza ukázala, že mezi fototrofními mikroorganismy zmiňovaných oblastí dominují sinice. Prokázána byla především přítomnost řádů Oscillatoriales, Nostocales a Chroococcales. Porovnáním úseků 16S rRNA se sekvencemi dostupnými v databázích bylo zjištěno, že se tyto úseky z 99 % shodují s antarktickými a alpinskými druhy, včetně taxonů dříve považovaných za endemity Antarktidy. Jeden ze vzorků se z 99,8 % shodoval se sinicí *Leptolyngbya antarctica*, jež byla objevena na lokalitě Larsemann Hills v Antarktidě (Jungblut et al. 2010).

Výše uvedené studie potvrzují skutečnost, že sinice jakožto jednoduché prokaryotní organismy mají teoreticky velký potenciál snadno se šířit na velké vzdálenosti. Na území kontinentální Antarktidy však bylo prokázáno, že se zde některé druhy sinic vyskytují jen lokálně. Analýza vzorků z několika oblastí bez trvalé ledové pokrývky svědčí o tom, že je vzájemná podobnost studovaných oblastí v zastoupení jednotlivých druhů nízká. Ve většině případů (79 %) se ovšem jednalo o kosmopolitní druhy (Namsaraev et al. 2010).

Taxonomické studie na ostrově Jamese Rosse v oblasti Antarktického poloostrova prokázaly, že jsou zde sladkovodní a terestrické rozsivky zastoupeny nejen kosmopolitními ale i endemickými druhy. Dřívější představa, že i v oblastech s extrémními podmínkami, jako je Antarktida, převládají pouze kosmopolitní druhy, tak byla popřena (Kopalová et al. 2012). Zmiňovaná studie a další jí podobné jsou založeny na morfologických pozorováních. Molekulárních dat je v případě rozsivek málo. Jedna z dostupných studií naznačuje, že druhy rozsivek v Antarktidě mohou představovat oddělené linie kosmopolitních druhových komplexů rozsivek, které se liší teplotními preferencemi (Souffreau et al. 2013).

Endemismus i kosmopolitní rozšíření druhů bylo prokázáno také u zlativek. V urbanizovaných oblastech jihovýchodní Asie byly objeveny dva nové druhy rodu *Mallomonas* (Synurophyceae), u nichž se předpokládá, že se jedná o endemity. Jejich distribuce je s velkou pravděpodobností omezená geografickými bariérami a odlišnými klimatickými zónami. Je možné, že faktory, které omezují jejich distribuci, jsou ekologické a evoluční. Nalezené druhy mají prokazatelně nižší schopnost šíření než jiné sladkovodní mikroskopické řasy (nízká pravděpodobnost přežití cyst) (Neustupa a Řezáčová 2007).

Obdobně rozporuplné údaje nebyly zjištěny pouze pro sinice a řasy, ale také pro další skupiny mikroorganismů, jako jsou například nálevníci. Malá shoda (13 %) ve druhovém složení nálevníků (Ciliata) na území Antarktidy a v souostroví Svalbard (Arktida) taktéž nasvědčuje tomu, že je transport sladkovodních nálevníků na dlouhé vzdálenosti omezený a distribuce některých druhů je geograficky limitována. Největší diverzita druhů nálevníků byla pozorována na studovaných lokalitách souostroví Svalbard. Výrazná odlišnost druhů žijících ve vodním prostředí od druhů půdních a terestrických také značí, že distribuce nálevníků není ubikvitní. Ačkoli u většiny sladkovodních zástupců se jednalo o kosmopolitní druhy, bylo pozorováno několik výjimek. Téměř 20 % druhů nalezených ve sledovaných polárních lokalitách bylo zcela nových. To představuje důkaz o existenci endemických druhů, které se vyvíjely odlišně v závislosti na vývoji obou kontinentů – Arktida (Laurasia) a Antarktida (Gondwana) (Petz et al. 2007). Naproti tomu však morfologická data o heterotrofních bičíkovcích z několika mořských a sladkovodních lokalit na území Antarktidy endemickému výskytu nenasvědčují. Z 35 identifikovaných druhů, bylo 34 pozorováno dříve na jiných než polárních lokalitách. Nově byl popsán pouze jeden druh *Kiitoksia kaloista* (Protista, *incertae sedis*) (Tong et al. 1997).

O nálevníkovi *Loxodes rex* (Ciliata), známém ze sladkých vod tropické Afriky, se pro jeho křehkou stavbu buňky, neschopnost tvorby klidových stadií a fakt, že je poměrně velký, předpokládalo, že se jedná o endemický druh. Identický nálevník byl však nalezen ve vodní nádrži v Thajsku, což svědčí o ubikvitní teorii – daří se mu tam, kde existuje vhodný habitat (Esteban et al. 2001).

Lze tedy shrnout, že mapování globální diverzity mikroorganismů na základě molekulárních dat prokázalo, že distribuce mikroorganismů a organismů o větších rozměrech se od sebe nijak podstatně neliší. Některé taxony vykazují vymezený nejednotný výskyt odpovídající endemismu, zatímco jiné jsou evidentně kosmopolitní. Vyhodnocení dat komplikuje skutečnost, že ačkoli se genomy shodují ve všech sekvencích jednoho typu a odlišují byť jen v jedné sekvenci jiné, mohou se významně lišit v morfologických

i fyziologických znacích (Bass et al. 2007). To je také jeden z důvodů, proč je důležité brát ohled na morfologii a zároveň na molekulární data. Například v alpském anoxickém jezeře byl nalezen nálevník morfologicky velmi podobný druhu *Urocentrum turbo.* Pro tento druh je charakteristická přítomnost trichocyst. Ač v případě nově nalezených jedinců trichocysty pozorovány nebyly, jednalo se jinak o velmi podobný druh, včetně shody sekvencí 18S rDNA a ITS. Pozdějším důkladným zkoumáním pelikul (kortexu) byly jisté náznaky existence potenciálních trichocyst pozorovány. Navzdory této zřetelné odlišnosti není podobný druh z žádného jiného prostředí znám. Z tohoto důvodu závěry studie podporují endemickou hypotézu (Stoeck et al. 2007).

V současnosti tedy existují na biogeografii mikroorganismů rozporné názory. Jejich malá velikost a vysoká početnost podporují představu, že jsou všechny ubikvitní a že je jejich distribuce potenciálně kosmopolitní. Díky využití pokročilých morfometrických a molekulárních technik však nelze popřít omezené rozšíření – endemický výskyt některých druhů (Sharma a Rai 2011). Nesmíme však také zapomínat na zásahy člověka do přírody. Například propojování vodních těles přispívá k homogenizaci vodního prostředí a podílí se na odbourávání přirozených bariér (Rahel 2007).

5. ZÁVĚR

Cílem bakalářské práce bylo stručně představit mechanismy šíření sladkovodních sinic a řas, shrnout adaptační mechanismy usnadňující šíření a zhodnotit jejich důsledky pro distribuci mikroorganismů. Z práce je zřejmé, že tato problematika nabízí více nezodpovězených otázek, než by se mohlo na první pohled zdát.

Z geografické distribuce sladkovodních sinic a řas je patrné, že jejich šíření je poměrně efektivní. Oč je význam aktivního transportu menší, o to větší význam má v případě této skupiny pasivní šíření. Svědčí o tom množství doložených případů u všech čtyř hlavních způsobů pasivního šíření. Nejpřirozenějším způsobem, jímž je hydrochorie, se dokáží sladkovodní sinice a řasy šířit v rámci vodních celků, ne však mezi izolovanými vodními tělesy. Prostřednictvím atmosférického proudění a větru (anemochorií), se šíří velké množství sinic, řas a dalších mikroorganismů. Schopnost tohoto způsobu šíření souvisí s tolerancí vůči vysychání, ultrafialovému záření a také znečištění. Ať už se jedná o transport na dlouhé či kratší vzdálenosti, značný význam mají také živočichové. Oba typy zoochorie (endozoochorie i epizoochorie) byly pozorovány u bezobratlých živočichů i obratlovců. Z bezobratlých je důležitý především vodní hmyz, ale také další zástupci jako raci či motýli. Jejich význam spočívá především v transportu na kratší vzdálenosti. U obratlovců je dle mého názoru schopnost šíření sladkovodních sinic a řas nejvýznamnější u ptáků. Jejich podíl na šíření na dlouhé vzdálenosti nelze přehlédnout. Poslední zmiňovaný způsob šíření, jímž je antropochorie, souvisí se změnami životního prostředí, s industrializací, častým cestováním a přepravou na dlouhé vzdálenosti. Vliv člověka na šíření může dokonce přispívat k invazím některých druhů sladkovodních sinic a řas.

Klíčovou roli pří šíření sladkovodních sinic a řas má množství adaptací, jež vznikly v průběhu evoluce a díky nimž jsou tyto organismy úspěšné při osidlování nových stanovišť. Patří mezi ně tvorba dormantních stadií, jako jsou spory a cysty, rezistence vůči enzymům obsaženým v trávicí soustavě hostitele, tvorba slizových obalů, adaptace na endozoochorii a anoxické prostředí, jež s ní souvisí, produkce chemických látek za účelem znevýhodnění konkurence a další.

Na globální distribuci eukaryotních mikroorganismů, jež s šířením sinic a řas úzce souvisí, existují v současné době protichůdné názory. Na základě využití pokročilých technik pro získání morfologických a molekulárních dat nelze popřít existenci endemických druhů. Stejné postupy však na druhou stranu dokazují blízkou příbuznost či totožnost některých druhů s globálním výskytem. Jednoznačné závěry tedy není možné vyvodit. Prozatím ani není možné

posoudit, zda se přítomnost adaptací usnadňujících šíření (například trvalých stadií) nějakým způsobem v distribuci mikroorganismů odráží. Neexistuje totiž dostatečně reprezentativní soubor dat, na jehož základě by bylo možné například prokázat, že je kosmopolitní rozšíření častější u zelených řas než u skupin, jež trvalá stadia netvoří.

Dosavadní znalosti této problematiky nejsou dle mého názoru dostačující a výsledky některých studií jsou sporné. V souvislosti s tím, jaká data jsou v současnosti k dispozici, se domnívám, že je možné provést řadu dalších studií především na molekulární úrovni, jež by mohly být velkým přínosem.

6. SEZNAM LITERATURY

AGBETI, M. D. & SMOL, J. P. 1995. Chrysophyte population and encystement patterns in two Canadian lakes. *Journal of Phycology*, 31, 70–78.

AKAHANE, T. & SUZUKI, K. 1976. Red algae (*Euchema muricatum*) mucilage-I_3^- complex formation and mechanism. *Agricultural and Biological Chemistry*, 40, 1945–1950.

ALVES-DE-SOUZA, C., VARELA, D., NAVARRETE, F., FERNANDEZ, P. & LEAL, P. 2008. Distribution, abundance and diversity of modern dinoflagellate cyst assemblages from southern Chile (43–54 degrees S). *Botanica Marina*, 51, 399–410.

ATKINSON, K. M. 1971. Dispersal of phytoplankton by ducks. *Wildfowl*, 21, 110–111.

ATKINSON, K. M. 1972. Birds as transporters of algae. *British Phycological Journal*, 7, 319–321.

BASS, D., RICHARDS, T. A., MATTHAI, L., MARSH, V. & CAVALIER-SMITH, T. 2007. DNA evidence for global dispersal and probable endemicity of protozoa. *Bmc Evolutionary Biology*, 7, 162–175.

BEBLO, K., DOUKI, T., SCHMALZ, G., RACHEL, R., WIRTH, R., HUBER, H., REITZ, G. & RETTBERG, P. 2011. Survival of thermophilic and hyperthermophilic microorganisms after exposure to UV-C, ionizing radiation and desiccation. *Archives of Microbiology*, 193, 797–809.

BERGEY, E. A., COOPER, J. T. & TACKETT, C. R. 2009. Occurrence of the invasive diatom *Didymosphenia geminata* in southeast Oklahoma. *Publications of the Oklahoma Biological Survey*, 9, 13–15.

BEVILLE, S. T., KERR, G. N. & HUGHEY, K. F. D. 2012. Valuing impacts of the invasive alga *Didymosphenia geminata* on recreational angling. *Ecological Economics*, 82, 1–10.

BITTON, R. & BIANCO-PELED, H. 2008. Novel biomimetic adhesives based on algae glue. *Macromolecular Bioscience*, 8, 393–400.

BRAVO, I., VILA, M., CASABLANCA, S., RODRIGUEZ, F., RIAL, P., RIOBO, P. & PENNA, A. 2012. Life cycle stages of the benthic palytoxin-producing dinoflagellate *Ostreopsis* cf. *ovata* (Dinophyceae). *Harmful Algae*, 18, 24–34.

BROADY, P. A. & SMITH, R. A. 1994. A preliminary investigation of the diversity, survivability and dispersal of algae introduced into Antarctica by human activity. *Proc. NIPR Symp. Polar Biol.*, 7, 185–197.

BURGIN, S. & RENSHAW, A. 2008. Epizoochory, algae and the Australian eastern long-necked turtle *Chelodina longicollis* (Shaw). *American Midland Naturalist*, 160, 61–68.

BUSCHMANN, A. H. & BRAVO, A. 1990. Intertidal amphipods as potential dispersal agents of carpospores of *Iridaea laminaroides* (Gigartinales, Rhodophyta). *Journal of Phycology*, 26, 417–420.

CALLOW, M. E., CALLOW, J. A., PICKETT-HEAPS, J. D. & WETHERBEE, R. 1997. Primary adhesion of *Enteromorpha* (Chlorophyta, Ulvales) propagules: Quantitative settlement studies and video microscopy. *Journal of Phycology*, 33, 938–947.

CELLAMARE, M., LEITAO, M., COSTE, M., DUTARTRE, A. & HAURY, J. 2010. Tropical phytoplankton taxa in Aquitaine lakes (France). *Hydrobiologia*, 639, 129–145.

CHARALAMBIDOU, I. & SANTAMARIA, L. 2005. Field evidence for the potential of waterbirds as dispersers of aquatic organisms. *Wetlands*, 25, 252–258.

CHRISOSTOMOU, A., MOUSTAKA-GOUNI, M., SGARDELIS, S. & LANARAS, T. 2009. Air-dispersed phytoplankton in a Mediterranean River-Reservoir System (Aliakmon-Polyphytos, Greece). *Journal of Plankton Research*, 31, 877–884.

COBO, M. & ANDREU, A. C. 1988. Seed consumption and dispersal by the spur-thighed tortoise *Testudo graeca*. *Oikos*, 51, 267–273.

COFFEY, B. T. & MILLER, S. T. 1988. *Hydrodictyon reticulatum* L. Lagerheim (Chlorophyta) – a new genus record from New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 26, 317–320.

DARBY, D. A., BURCKLE, L. H. & CLARK, D. L. 1974. Airborne dust on Arctic pack ice, its composition and fallout rate. *Earth and Planetary Science Letters*, 24, 166–172.

DEVERCELLI, M. & WILLINER, V. 2006. Diatom grazing by *Aegla uruguayana* (Decapoda : Anomura : Aeglidae) : digestibility and cell viability after gut passage. *Annales De Limnologie-International Journal of Limnology*, 42, 73–77.

DOMOZYCH, C. R., PLANTE, K., BLAIS, P., PALIULIS, L. & DOMOZYCH, D. S. 1993. Mucilage processing and secretion in the green alga *Closterium*. I. cytology and biochemistry. *Journal of Phycology*, 29, 650–659.

DRENNER, R. W., MUMMERT, J. R., DENOYELLES, F. & KETTLE, D. 1984. Selective particle ingestion by a filter-feeding fish and its impact on phytoplankton community structure. *Limnology and Oceanography*, 29, 941–948.

EDGREN, R. A., EDGREN, M. K. & TIFFANY, L. H. 1953. Some North American turtles and their epizoophytic algae. *Ecology*, 34, 733–740.

EHRESMANN, D. W. & HATCH, M. T. 1975. Effect of relative humidity of airborne unicellular algae. *Applied Microbiology*, 29, 352–357.

ELSTER, J., DELMAS, R. J., PETIT, J. R. & ŘEHÁKOVÁ, K. 2007. Composition of microbial communities in aerosol, snow and ice samples from remote glaciated areas (Antarctica, Alps, Andes). *Biogeosciences Discussions*, 4, 1779–1813.

ENGE, S., NYLUND, G. M., HARDER, T. & PAVIA, H. 2012. An exotic chemical weapon explains low herbivore damage in an invasive alga. *Ecology*, 93, 2736–2745.

ESTEBAN, G. F., FINLAY, B. J., CHARUBHUN, N. & CHARUBHUN, B. 2001. On the geographic distribution of *Loxodes rex* (Protozoa, Ciliophora) and other alleged endemic species of ciliates. *Journal of Zoology*, 255, 139–143.

EVANS, L. V., CALLOW, M. E., PERCIVAL, E. & FAREED, V. 1974. Studies on synthesis and composition of extracellular mucilage in unicellular red alga *Rhodella*. *Journal of Cell Science*, 16, 1–21.

FENCHEL, T. & FINLAY, B. J. 2004. The ubiquity of small species: Patterns of local and global diversity. *Bioscience*, 54, 777–784.

FINLAY, B. J. & FENCHEL, T. 2004. Cosmopolitan metapopulations of free-living microbial eukaryotes. *Protist*, 155, 237–244.

FINLAY, B. J. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296, 1061–1063.

FRIEDLAND, K. D., AHRENHOLZ, D. W. & HAAS, L. W. 2005. Viable gut passage of cyanobacteria through the filter-feeding fish Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. *Journal of Plankton Research*, 27, 715–718.

FUJIKAWA, T. & WADA, M. 1975. Mucilage from brown alga *Nemacystus decipiens*, Mozuku. 1. Parts of mucilage and its properties. *Agricultural and Biological Chemistry*, 39, 1109–1114.

GEBUHR, C., POHLON, E., SCHMIDT, A. R. & KUSEL, K. 2006. Development of microalgae communities in the phytotelmata of allochthonous populations of *Sarracenia purpurea* (Sarraceniaceae). *Plant Biology*, 8, 849–860.

GOMIERO, L. M., MANZATTO, A. G. & BRAGA, F. M. S. 2008. The role of riverine forests for food supply for the omnivorous fish *Brycon opalinus* Cuvier, 1819 (Characidae) in the Serra do Mar, Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68, 321–328.

GONZALEZ-TORIL, E., AMILS, R., DELMAS, R. J., PETIT, J. R., KOMÁREK, J. & ELSTER, J. 2009. Bacterial diversity of autotrophic enriched cultures from remote, glacial Antarctic, Alpine and Andean aerosol, snow and soil samples. *Biogeosciences*, 6, 33–44.

GUPTA, S. & AGRAWAL, S. C. 2008. Vegetative survival of some wall and soil blue-green algae under stress conditions. *Folia Microbiologica*, 53, 343–350.

HALL, S. A. 1998. Atmospheric transport of freshwater algae *Pediastrum* in the American Southwest – Biogeographic implications. *Grana*, 37, 374–375.

HAMBROOK, J. A. & SHEATH, R. G. 1991. Reproductive ecology of the freshwater red alga *Batrachospermum boryanum* Sirodot in a temperate headwater stream. *Hydrobiologia*, 218, 233–246.

ISLAM, M. N., KITAZAWA, D., KOKURYO, N., TABETA, S., HONMA, T. & KOMATSU, N. 2012. Numerical modeling on transition of dominant algae in Lake Kitaura, Japan. *Ecological Modelling*, 242, 146–163.

JEWSON, D. H., GRANIN, N. G., ZHDANOV, A. A., GORBUNOVA, L. A., BONDARENKO, N. A. & GNATOVSKY, R. Y. 2008. Resting stages and ecology of the planktonic diatom *Aulacoseira skvortzowii* in Lake Baikal. *Limnology and Oceanography*, 53, 1125–1136.

JUNGBLUT, A. D., LOVEJOY, C. & VINCENT, W. F. 2010. Global distribution of cyanobacterial ecotypes in the cold biosphere. *Isme Journal*, 4, 191–202.

KAŠTOVSKÝ, J., HAUER, T., MAREŠ, J., KRAUTOVÁ, M., BEŠTA, T., KOMÁREK, J., DESORTOVÁ, B., HETEŠA, J., HINDÁKOVÁ, A., HOUK, V., JANEČEK, E., KOPP, R., MARVAN, P., PUMANN, P., SKÁCELOVÁ, O. & ZAPOMĚLOVÁ, E. 2010. A review of the alien and expansive species of freshwater cyanobacteria and algae in the Czech Republic. *Biological Invasions*, 12, 3599–3625.

KILROY, C. & UNWIN, M. 2011. The arrival and spread of the bloom-forming, freshwater diatom, *Didymosphenia geminata*, in New Zealand. *Aquatic Invasions*, 6, 249–262.

KLOCHKOVA, T. A., KANG, S. H., CHO, G. Y., PUESCHEL, C. M., WEST, J. A. & KIM, G. H. 2006. Biology of a terrestrial green alga, *Chlorococcum* sp. (Chlorococcales, Chlorophyta), collected from the Miruksazi stupa in Korea. *Phycologia*, 45, 349–358.

KOMÁREK, J., ELSTER, J. & KOMÁREK, O. 2008. Diversity of the cyanobacterial microflora of the northern part of James Ross Island, NW Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 31, 853–865.

KOPALOVÁ, K., VESELÁ, J., ELSTER, J., NEDBALOVÁ, L., KOMÁREK, J. & VAN DE VIJVER, B. 2012. Benthic diatoms (Bacillariophyta) from seepages and streams on James Ross Island (NW Weddell Sea, Antarctica). *Plant Ecology and Evolution*, 145, 190–208.

KRISTIANSEN, J. 2008. Dispersal and biogeography of silica-scaled chrysophytes. *Biodiversity and Conservation*, 17, 419–426.

KUWATA, A., HAMA, T. & TAKAHASHI, M. 1993. Ecophysiological characterization of two life forms, resting spores and resting cells, of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, formed under nutrient depletion. *Marine Ecology Progress Series*, 102, 245–255.

LIVINGSTONE, D. & JAWORSKI, G. H. M. 1980. The viability of akinetes of blue-green algae recovered from the sediments of Rostherne Mere. *British Phycological Journal*, 15, 357–364.

MAGUIRE, B. 1963. Passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecological Monographs*, 33, 161–185.

MAGUIRE, B., JR. 1959. Passive overland transport of small aquatic organisms. *Ecology*, 40, 312–315.

MARSHALL, W. A. & CHALMERS, M. O. 1997. Airborne dispersal of Antarctic terrestrial algae and cyanobacteria. *Ecography*, 20, 585–594.

MILLIGER, L. E. & SCHLICHT, H. E. 1968. Passive dispersal of viable algae and protozoa by an aquatic beetle. *Transactions of the American Microscopical Society*, 87, 443–448.

MOSTAERT, A. S., GIORDANI, C., CROCKETT, R., KARSTEN, U., SCHUMANN, R. & JARVIS, S. P. 2009. Characterization of amyloid nanostructures in the natural adhesive of unicellular subaerial algae. *Journal of Adhesion*, 85, 465–483.

NAMSARAEV, Z., MANO, M. J., FERNANDEZ, R. & WILMOTTE, A. 2010. Biogeography of terrestrial cyanobacteria from Antarctic ice-free areas. *Annals of Glaciology*, 51, 171–177.

NEUSTUPA, J. & ŘEZÁČOVÁ, M. 2007. The genus *Mallomonas* (Mallomonadales, Synurophyceae) in several Southeast Asian urban water bodies – the biogeographic implications. *Nova Hedwigia*, 84, 249–259.

NG, E. H. P., CHU, W. L. & AMBU, S. 2011. Occurrence of airborne algae within the township of Bukit Jalil in Kuala Lumpur, Malaysia. *Grana*, 50, 217–227.

OLLI, K. 1996. Resting cyst formation of *Eutreptiella gymnastica* (Euglenophyceae) in the northern coastal Baltic Sea. *Journal of Phycology*, 32, 535–542.

OURIQUES, L. C., SCHMIDT, E. C. & BOUZON, Z. L. 2012. The mechanism of adhesion and germination in the carpospores of *Porphyra spiralis* var. *amplifolia* (Rhodophyta, Bangiales). *Micron*, 43, 269–277.

OWEN, K. C. & NORRIS, D. R. 1985. Cysts and life cycle considerations of the thecate dinoflagellate *Fragilidium*. *Journal of Coastal Research*, 1, 263–289.

PARSONS, W. M., SCHLICHTING, H. E & STEWART, K. W. 1966. In-flight transport of algae and protozoa by selected Odonata. *Transactions of the American Microscopical Society*, 85, 520–527.

PASSY, S. I. & BLANCHET, F. G. 2007. Algal communities in human-impacted stream ecosystems suffer beta-diversity decline. *Diversity and Distributions*, 13, 670–679.

PAYA, I. & SANTELICES, B. 1989. Macroalgae survive digestion by fishes. *Journal of Phycology*, 25, 186–188.

PETZ, W., VALBONESI, A., SCHIFTNER, U., QUESADA, A. & ELLIS-EVANS, J. C. 2007. Ciliate biogeography in Antarctic and Arctic freshwater ecosystems: endemism or global distribution of species? *Fems Microbiology Ecology*, 59, 396–408.

PROCTOR, V. W. 1959. Dispersal of freshwater algae by migratory water birds. *Science*, 130, 623–624.

RAHEL, F. J. 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology*, 52, 696–710.

REISE, K., GOLLASCH, S. & WOLFF, W. J. 1998. Introduced marine species of the North Sea coasts. *Helgolander Meeresuntersuchungen*, 52, 219–234.

REVILL, D. L., STEWART, K. W. & SCHLICHTING, H. E. 1967. Passive dispersal of viable algae and protozoa by certain craneflies and midges. *Ecology*, 48, 1023–1027.

ROSAS, I., ROYOCOTLA, G. & MOSINO, P. 1989. Meteorological effects on variations of airborne algae in Mexico. *International Journal of Biometeorology*, 33, 173–179.

ROSCHER, J. P. 1967. Alga dispersal by muskrat intestinal contents. *Transactions of the American Microscopical Society,* 86, 497–498.

ROSYPAL, S. 2003. *Nový přehled biologie*, Praha: Scientia, 797, 157 & 227.

SANTELICES, B. & PAYA, I. 1989. Digestion survival of algae: some ecological comparisons between free spores and propagules in fecal pellets. *Journal of Phycology*, 25, 693–699.

SANTELICES, B. & UGARTE, R. 1987. Algal life-history strategies and resistance to digestion. *Marine Ecology Progress Series*, 35, 267–275.

SASTRE, A. V., SANTINELLI, N. H., BAUER, G. A., AYESTARÁN, M. G., & UYUA, N. M. 2013. First record of the invasive diatom *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) Schmidt in a Patagonian Andean river of Argentina. *BioInvasions Records*, 2, 11–17.

SCHLICHTING, H. E. & MILLIGER, L. E. 1969. Dispersal of microorganisms by a Hemipteran, *Lethocerus uhleri* (Montandon). *Transactions of the American Microscopical Society*, 88, 452–454.

SCHLICHTING, H. E. 1960. The role of waterfowl in the dispersal of algae. *Transactions of the American Microscopical Society*, 79, 160–166.

SCHLICHTING, H. E., SPEZIALE, B. J. & ZINK, R. M. 1978. Dispersal of algae and protozoa by Antarctic flying birds. *Antarctic Journal of the United States,* 13, 147–149.

SCHNEIDER, C. W. & MCDEVIT, D. C. 2002. Are earthworms a possible mechanism for airborne dispersal of the alga *Vaucheria*? *Northeastern Naturalist*, 9, 225–234.

SCHNEIDER, C. W., PARPAL, A. A., HUNT, C. & RATAN, R. 2008. Anoxic propagule survival in *Vaucheria* (Vaucheriales, Heterokontophyta) from New England riparan sediments. *Rhodora*, 110, 217–224.

SCHWABE, G. H. & BEHRE, K. 1972. Algae on Surtsey in 1969–1970. *The Surtsey Research Society*, 6, 85–89.

SCHWABE, G. H. 1970. On the algal settlement in craters on Surtsey during summer 1968. *The Surtsey Research Society*, 5, 68–69.

SHARMA, N. K. & RAI, A. K. 2011. Biodiversity and biogeography of microalgae: progress and pitfalls. *Environmental Reviews*, 19, 1–15.

SHARMA, N. K., RAI, A. K. & SINGH, S. 2006a. Meteorological factors affecting the diversity of airborne algae in an urban atmosphere. *Ecography*, 29, 766–772.

SHARMA, N. K., SINGH, S. & RAI, A. K. 2006b. Diversity and seasonal variation of viable algal particles in the atmosphere of a subtropical city in India. *Environmental Research*, 102, 252–259.

SHAYLER, H. A. & SIVER, P. A. 2004. Description of a new species of the diatom genus *Brachysira* (Bacillariophyta), *Brachysira gravida* sp. nov. from the Ocala National Forest, Florida, USA. *Nova Hedwigia*, 78, 399–409.

SIDES, S. L. 1969. Dispersal of algae and protozoa by the mud dauber wasp (*Sceliphron caementarium* Drury). *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 49, 9–12.

SIDES, S. L. 1971. Observation on dispersal of algae and protozoa by cabbage butterfly. *Transactions of the American Microscopical Society*, 90, 96–97.

SIVER, P. A. 1994. *Mallomonas wujekii* (Synurophyceae), a new species from Florida, USA. *Nordic Journal of Botany*, 14, 467–471.

SIVER, P. A. 2002. Two new species of *Mallomonas* (Synurophyceae) from the Ocala National Forest, Florida, USA. *Nordic Journal of Botany*, 22, 115–121.

SOUFFREAU, C., VANORMELINGEN, P., VAN DE VIJVER, B., ISHEVA, T., VERLEYEN, E., SABBE, K. & VYVERMAN, W. 2013. Molecular evidence for distinct Antarctic lineages in the cosmopolitan terrestrial diatoms *Pinnularia borealis* and *Hantzschia amphioxys*. *Protist,* 164, 101-115.

STEWART, K. W. & SCHLICHTING, H. E. 1966. Dispersal of algae and protozoa by selected aquatic insects. *Journal of Ecology*, 54, 551–562.

STOECK, T., BRUEMMER, F. & FOISSNER, W. 2007. Evidence for local ciliate endemism in an alpine anoxic lake. *Microbial Ecology*, 54, 478–486.

TIBERG, E., DREBORG, S. & BJORKSTEN, B. 1995. Allergy to green algae (*Chlorella*) among children. *Journal of Allergy and Clinical Immunology*, 96, 257–259.

TOMAS, P., OSCOZ, J., DURAN, C., FERNANDEZ, D. & MARIN, J. P. 2010. Distribution of the bloom-forming diatom *Didymosphenia geminata* in the Ebro River basin (Northeast Spain) in the period 2006–2009. *Aquatic Invasions*, 5, 285–289.

TONG, S., VORS, N. & PATTERSON, D. J. 1997. Heterotrophic flagellates, centrohelid heliozoa and filose amoebae from marine and freshwater sites in the Antarctic. *Polar Biology*, 18, 91–106.

TONG, Y. Y. & LIGHTHART, B. 1997. Solar radiation is shown to select for pigmented bacteria in the ambient outdoor atmosphere. *Photochemistry and Photobiology*, 65, 103–106.

VAN GREMBERGHE, I., LELIAERT, F., MERGEAY, J., VANORMELINGEN, P., VAN DER GUCHT, K., DEBEER, A. E., LACEROT, G., DE MEESTER, L. & VYVERMAN, W. 2011. Lack of phylogeographic structure in the freshwater cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* suggests global dispersal. *Plos One*, 6, e19561.

VELASQUEZ, G.T. 1939. On the viability of algae obtained from the digestive tract of the gizzard shad, *Dorosoma cepedianum* (Le Sueur). *American Midland Naturalist*, 22, 376–412.

VINCENT, W. F. 2000. Evolutionary origins of Antarctic microbiota: invasion, selection and endemism. *Antarctic Science*, 12, 374–385.

WELLS, R. D. S. & CLAYTON, J. S. 2001. Ecological impacts of water net (*Hydrodictyon reticulatum*) in Lake Aniwhenua, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 25, 55–63.

WELLS, R. D. S., HALL, J. A., CLAYTON, J. S., CHAMPION, P. D., PAYNE, G. W. & HOFSTRA, D. E. 1999. The rise and fall of water net (*Hydrodictyon reticulatum*) in New Zealand. *Journal of Aquatic Plant Management*, 37, 49–55.