

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Pavla Strouhalová**

Diverzita a ekologie vláknitých spájkivých zelených řas

Diversity and ecology of filamentous green conjugate algae

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jan Šťastný, Ph.D.

Praha, 2016



**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, 19. srpna 2016

Podpis

**Poděkování:**

Ráda bych srdečně poděkovala svému školiteli Mgr. Janu Šťastnému, Ph.D. za jeho obdivuhodnou trpělivost a ochotu při vedení mé bakalářské práce. Díky patří také Michaele a Janě Zázvorkovým, které mi pomáhaly s překlady v anglickém jazyce psaných částí bakalářské práce.

## **Abstrakt**

Vláknité spájkivé řasy jsou kosmopolitně rozšířené. Obývají často nestabilní sladkovodní stanoviště jako například dočasně zavodněné příkopy nebo kaluže z tajícího sněhu. Výskyt v takovémto prostředí obnáší nutnost čelit extrémním podmínkám. V tom jim pomáhá kromě různých přizpůsobení také tvorba odolných stádií. Řasy této skupiny zastávají v přírodě důležitou roli, protože právě ony jsou často prvními druhy, které nově vzniklé habitaty osídlí a následně se mnohdy také stávají druhy dominantními. Diverzita, stejně jako ekologické nároky jednotlivých zástupců, je nejasná. Taxonomie vláknitých spájkivých řas je totiž z velké části založena na morfologických znacích, které však nejsou příliš spolehlivé. U vláknitých spájkivých řas je častá polyploidizace a s proměnlivou ploidí souvisí právě i morfologická variabilita a rozdílná ekologie.

## **Klíčová slova**

konjugace, nestabilní stanoviště, vláknité spájkivé řasy, polyploidie, sladkovodní ekosystémy, ekologie, diverzita

## **Abstract**

Filamentous conjugating algae have a cosmopolitan distribution. They often inhabit fragile freshwater habitats such as temporary hydrated ditches or puddles of melting snow. Occurrence in this environment entails having to deal with extreme conditions. That helps them to variously adaptation and also the formation of resistant stages. Algae belonging to this group have an important role in nature, because they are often the first species that inhabit newly created habitats and consequently also often become the dominant species. Diversity, as well as the ecological requirements of individual representatives, is unclear. Taxonomy of filamentous algae is conjugating is most based on morphological characters that are not very reliable. For filamentous conjugating algae is polyploidy really frequent. With changeable ploidy relate also morphological variability and different environmental requirements.

## **Keywords**

conjugation, unstable ecosystems, filamentous conjugating algae, polyploidy, freshwater ecosystems, ecology, diversity

# Obsah

Abstrakt .....	IV
Klíčová slova .....	IV
Abstract .....	IV
Keywords .....	IV
Obsah .....	V
1 Úvod .....	1
2 Morfologie a rozmnožování .....	2
2.1. <i>Charakteristika zástupců</i> .....	2
2.2. <i>Rozmnožování</i> .....	4
3 Diverzita .....	6
3.1. <i>Charakteristika zygospor</i> .....	8
4 Ekologie a rozšíření vláknitých spájkivých řas .....	10
4.1. <i>Výskyt</i> .....	10
4.2. <i>Odolná stádia</i> .....	11
4.3. <i>Další přizpůsobení</i> .....	13
4.4. <i>Význam spájkivých řas v ekosystému</i> .....	15
4.5. <i>Periodicita</i> .....	16
5. Závěr .....	17
Literární zdroje .....	18
Zdroje obrázků .....	23

# 1. Úvod

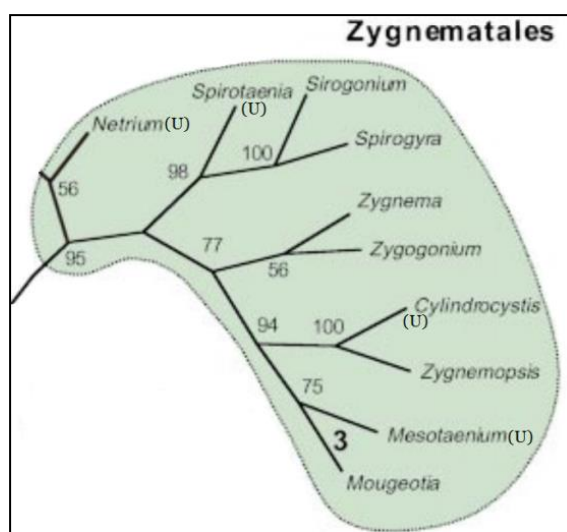
Skupina vláknitých spájitých řas není nijak vzácná, spíše naopak. Jsou to řasy kosmopolitně rozšířené, v našich podmínkách se s nimi můžeme setkat zcela běžně, a to například v různých tůních, příkopech či zavodněných škarpách, kde tvoří makroskopické nárosty a často představují dominantu ekosystému. Také právě ony jsou většinou prvními kolonizátory nově zavodněných habitatů, například tůňek vzniklých při dešti (Fryxell, 1983). V ekosystémech mají tyto řasy svou důležitou roli v koloběhu látek i v interakci s dalšími organismy (\*Hoshaw, 1967).

Znakem, který tuto skupinu odlišuje od ostatních řas, je schopnost unikátního způsobu pohlavního rozmnožování - konjugace neboli spájení. Takováto forma rozmnožování je mezi řasami neobvyklá, typicky ji nalezneme například u bakterií nebo nálevníků.

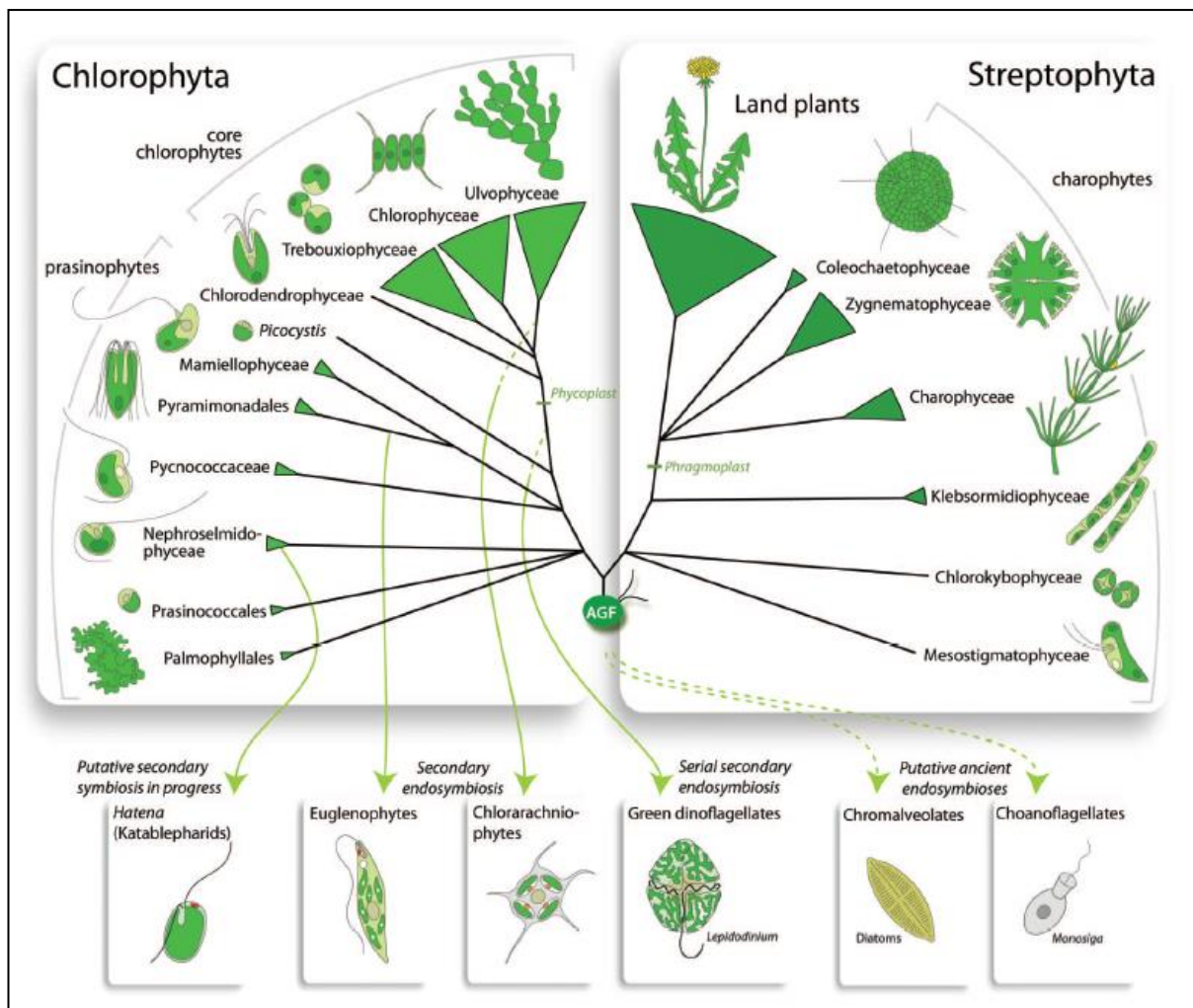
Spájitvé řasy se společně s dalšími zřejmě vyvinuly z jednobuněčných suchozemských řas, které lze považovat za první zelené rostliny, jež kolonizovaly terestrické prostředí. Předpokládá se, že konjugace vznikla právě jako adaptace na rozmnožování v suchozemském prostředí (\*Hoshaw a McCourt, 1988).

Tyto zelené řasy spadají do streptofytní linie, což naznačuje, že jde o poměrně blízké příbuzné vyšších suchozemských rostlin (Wodniok et al., 2011). Třída Zygnematophyceae, do které se spájitvé řasy řadí, se dále štěpí na dva řády a šest čeledí. Řád Zygnematales, který seskupuje řasy, jejichž buněčná stěna je hladká a není v žádném místě zeslabená, se dále dělí na dvě čeledě. Čeleď Mesotaeniaceae zahrnuje jednobuněčné zástupce, čeleď Zygnemataceae pak zástupce vláknité (Guiry, 2013). Molekulární data potvrzují, že řád Zygnematales není monofyletická skupina (McCourt et al., 1995, 2000; Gontcharov et al., 2008).

Následující práce se zaměřuje na vybrané zástupce řádu Zygnematales, který zahrnuje pouze mnohobuněčné vláknité zástupce, konkrétně se budu věnovat jejich diverzitě a ekologickým nárokům.



Obr. 1: Rody řádu Zygnematales; písmeno (U) značí jednobuněčné zástupce



Obr. 2: Porovnání streptofytní a chlorofytní linie

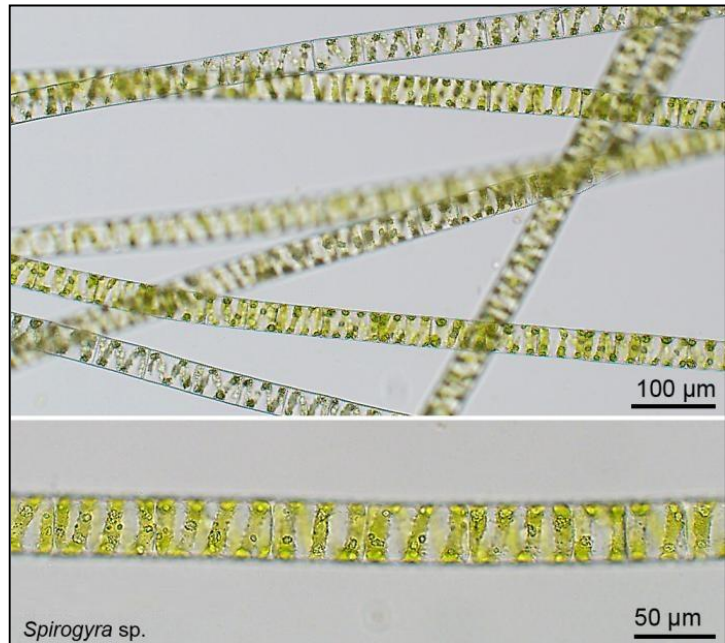
## 2. Morfologie a rozmnožování

### 2.1. Charakteristika zástupců

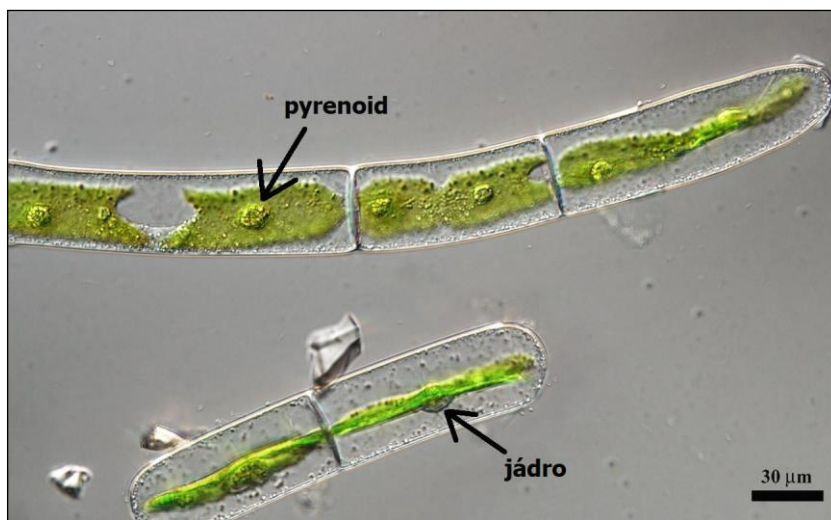
Zástupci vláknitých spájitých řas, o nichž bych se ráda zmínila, jsou rody *Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia* a jako poslední rod *Zygonium*. Prvním třem zmíněným se budu věnovat proto, že jsou ze všech 13 rodů řádu Zygnematales nejhojnější, zejména rod *Spirogyra* je nejčastěji vyskytujícím se a historicky nejvíce zkoumaným zástupcem z celého řádu Zygnematales. Ostatní rody tohoto řádu mají zastoupení značně menší. Poslední jmenovaný rod *Zygonium* sice nemá tak vysoké procento zastoupení, ale za zmínku jistě stojí kvůli svým zajímavým ekologickým tolerancím. Rody *Spirogyra*, *Zygnema* a *Mougeotia* představují zároveň i dobrou ilustraci tří základních typů chloroplastů, které můžeme v řádu Zygnematales nalézt. *Spirogyra* je charakteristická svými šroubovitě stočenými páskovitými chloroplasty, kterých může být i několik v jedné dlouhé buňce (Obr. 3). Po obvodu



chloroplastů se nacházejí pyrenoidy- bílkovinná tělíska obsahující enzym Ribulóza-1,5-bisfosfát karboxyláza (RuBisCO), která váží oxid uhličitý v temnostní fázi fotosyntézy. Naproti tomu mají zbylé rody spíše kratší buňky. Buňky rodu *Mougeotia* mají válcovitý tvar, hladkou stěnu a obsahují jeden plochý nebo vícevrstevný chloroplast s roztroušenými pyrenoidy. Jádro se nachází na cytoplazmatickém můstku (obr. 4).

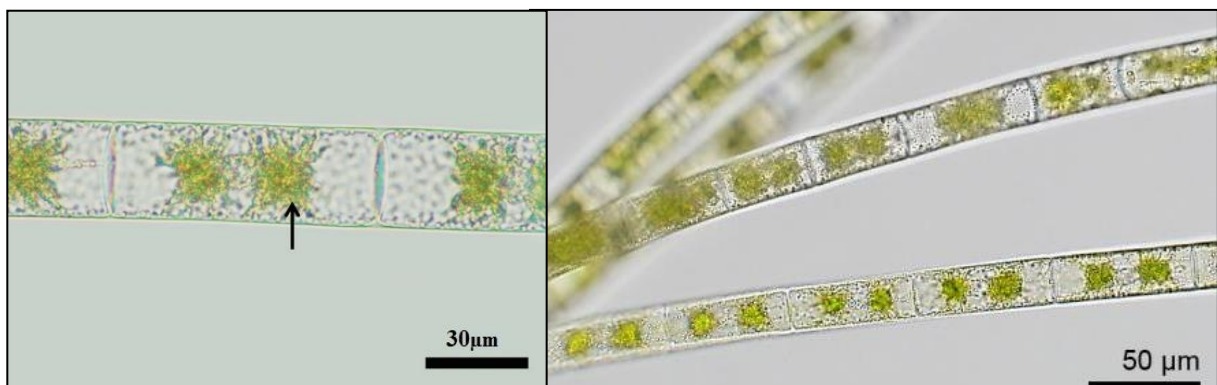


Obr. 3: Vlákna rodu *Spirogyra*



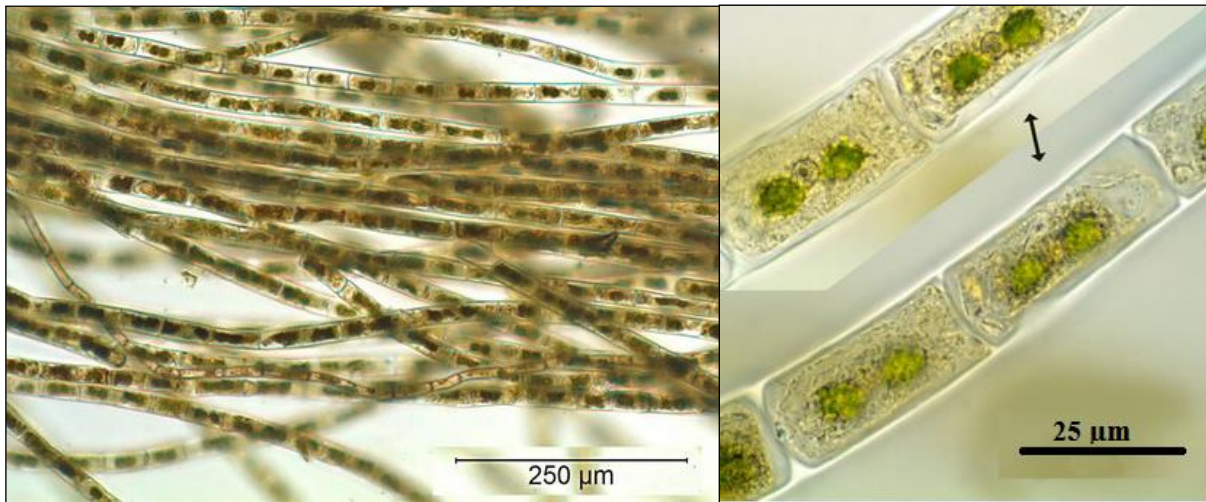
Obr. 4: Vlákna rodu *Mougeotia*

Rod *Zygnema* je typický svými dvěma nebo čtyřmi hvězdičkovitými chloroplasty s centrálním pyrenoidem v každé buňce (Obr. 5, 6). Morfologicky podobný rodu *Zygnema* je rod *Zygogonium*. Chloroplasty mají jeden pyrenoid a jsou v buňce vždy po dvojici.



Obr. 5, 6: Hvězdičkovité chloroplasty rodu *Zygnema*

Jejich tvar je variabilní od hvězdičkovitého, jako je tomu u rodu *Zygnema*, až po oblý, bez výčnělků (Obr. 7, 8).



Obr. 7, 8: Vlákna rodu *Zygonium*

Ve všech případech se jedná o zástupce vláknité, nevětvené. Výjimkou jsou vlákna rodu *Zygnema* a *Zygonium*, která dokáží vytvářet jednobuněčné i vícebuněčné rhizoidy nebo mírně rozvětvené krátké výčnělky. Ty pak slouží na upevnění k podkladu (Transeau, 1951; Stancheva, 2014). Vlákna všech zástupců jsou v různé míře kryta slizovou pochvou, nejvýraznější je u rodu *Spirogyra*, nejméně slizu bychom našli u rodu *Mougeotia* (Fritsch, 1931).

## 2.2. Rozmnožování

Najčastějším způsobem reprodukce vláknitých spájitých řas je reprodukce asexuální. Nepohlavní rozmnožování může znamenat, že se vlákno fragmentuje na jednotlivé buňky, které potom samostatně dál rostou a vytváří nová vlákna. Na nepohlavním rozmnožování se ale mohou podílet i specializované asexuální buňky, které se metamorfovaly z běžných vegetativních buněk. Podle vlastností a vzniku rozlišujeme následující odolná stádia: akinety, aplanospory a parthenospory. Tvorba asexuálně vzniklých stádií je sice energeticky náročná, ale takto přeměněné buňky jsou velmi odolné vůči vyschnutí a umožňují obnovení populace i po dlouhém období s nepříznivými podmínkami. Ve většině případů nejsou řasy schopné odolat extrémnímu stresu ve vegetativní podobě a vytvoření odolných stádií je pro ně jediný způsob, jak přežít. Překvapivou výjimkou je příklad polárního rodu *Zygnema*, který i přes to, že se vyskytuje v extrémním prostředí, klidová stádia téměř nevytváří. Tyto řasy přežívají ve formě vegetativních buněk, které se při nástupu nevhodných podmínek pouze přestávají dělit

a vytvoří si zásobu energeticky výhodných látek (Holzinger, 2012; Pichrtová, 2013). Jednotlivým asexuálním stádiím se podrobněji věnuji v kapitole o ekologii.

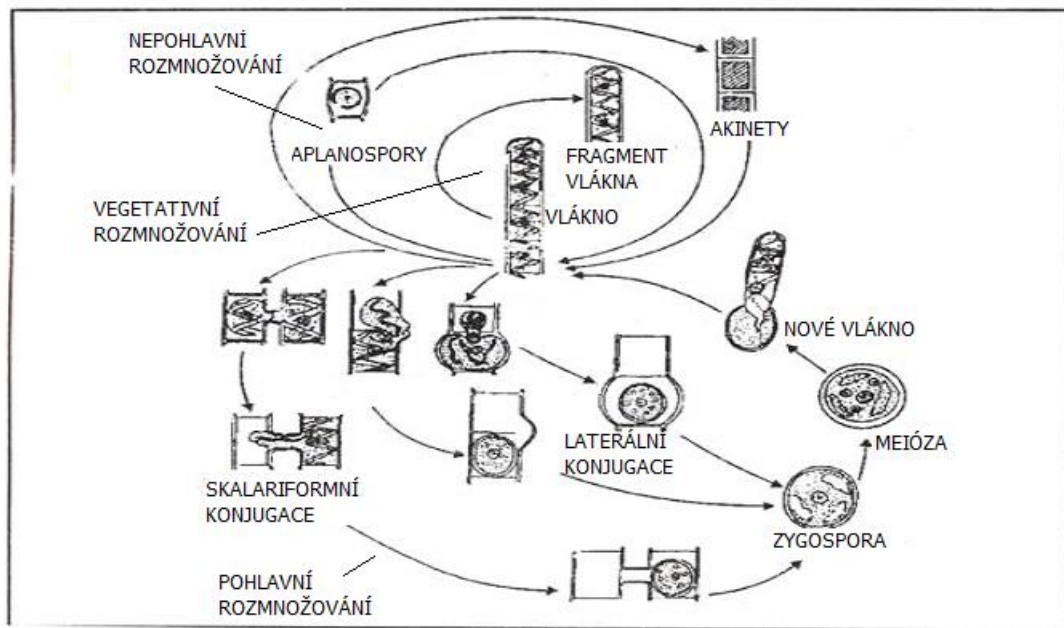
Výrazně méně častým, ale taktéž důležitým způsobem reprodukce je rozmnožování pohlavní, neboli konjugace. Konjugace je způsob pohlavního rozmnožování typický tím, že v žádné jeho fázi nevzniká bičíkaté stádium buněk ani struktura, která by připomínala rudiment bičíku. Lze předpokládat, že konjugace vznikla jako adaptace pro život na souši, jelikož v terestrických podmínkách by pohyblivé bičíkaté gamety rychle vyschly. Přestože dnes jsou spájivé řasy až na výjimky opět vázané na vodu, konjugaci jako způsob rozmnožování si ponechaly (\*Hoshaw a McCourt, 1988). Ačkoli dal proces spájení název celé skupině spájivých řas, jedná se vlastně o poměrně vzácný způsob rozmnožování. Ve většině případů řasy přečkávají nepříznivé období, množí se nebo šíří za pomoci nepohlavně vzniklých spor. Ke konjugaci dochází jen u vláken, která mají určitý charakter, stejně jako jsou důležité podmínky, ve kterých se daná řasa vyskytuje (McCourt et al., 1986).

Pro to, aby mohla konjugace nastat, je potřeba, aby řasa absolvovala určitou dobu vegetativního růstu, během kterého si vytvořila dostatečné množství vegetativní hmoty a zásobních látek. Před zahájením samotné konjugace se přilehlá vlákna uspořádají rovnoběžně vedle sebe a vzájemně se spojí polysacharidovým slizem. Poté se vytvoří konjugační trubička, jejíž vznik je iniciován chemickými signály, konkrétně vazbou proteinu lektinu se sacharidem, mezi oběma vlákny. Amoeboidní gamety jsou většinou isogamické, tedy obě pohlavní buňky jsou stejné, nebo mohou být fyziologicky anizogamické, což znamená, že obě pohlavní buňky vypadají na pohled stejně, ale liší se v tom, že samčí je více pohyblivá než samičí. Vytvořené jsou přeměnou vegetativních buněk a obsahují většinou kompletní protoplast a velké množství škrobu. Gamety splývají buďto v gametangiu jednoho z vláken, nebo přímo v konjugační trubičce. Splynutím gamet vzniká zygota, která je diploidní a zraje v zygospoře s tlustou buněčnou stěnou (Transeau, 1951).

Největší míra konjugujících vláken se objevuje ke konci vegetačního období. V tuto chvíli je totiž vytvořeno dostatečné množství vláken vzniklých vegetativním růstem. Co přesně je pro řasy signálem k zahájení konjugace není jasné. Nejvíce pravděpodobnou se zdá být teorie, že rozhodující je nástup nepříznivých podmínek, které se projevují snížením množství dusíku spolu se zvýšením podílu organického fosforu ve vodě. Předpokládá se, že zahájení konjugace souvisí také se zvýšením pH a měnícími se světelnými a teplotními podmínkami, stejně jako mírou provzdušnění. Všechny tyto parametry by vystihovaly podmínky například během vysychání biotopu s postupujícím ročním obdobím (Zwirn, 2013). Množství živin je důležitý faktor i pro tvorbu stěn zygospor, protože syntéza sporopoleninu

a dalších materiálů je energeticky náročná, stejně jako syntéza škrobu, jakožto zásobní látky uvnitř zygospory (Simons et al., 1984, Hull et al., 1985; Pouličková et al., 2007).

Konjugace probíhá mezi jednotlivými rody odlišně. Při terénních odběrech bylo zjištěno, že nejčastěji konjugujícím rodem je *Spirogyra*. *Zygnema* a *Mougeotia* pak konjugují méně často (McLean a Pessoney, 1971, Simons et al., 1984).



Obr. 9: Životní cyklus rodu *Spirogyra*

### 3. Diverzita

Taxonomie spájkivých řas je dodnes z velké části pojatá tradičně. To znamená, že se tento druhový koncept opírá o morfologické znaky jako je charakter nepohlavně a především pohlavně vzniklých stádií. Důležitá je podoba sporangia a také tvar, velikost, barva a ornamentace zygospor. Specifický je také způsob, jakým stěna zygospory praská při klíčení. Protože vznik zygospor není příliš častým jevem, doplňuje se identifikace druhů také na základě šířky vláken a počtu chloroplastů (Transeau, 1951; Randhawa, 1959; Kadlubowska, 1984).

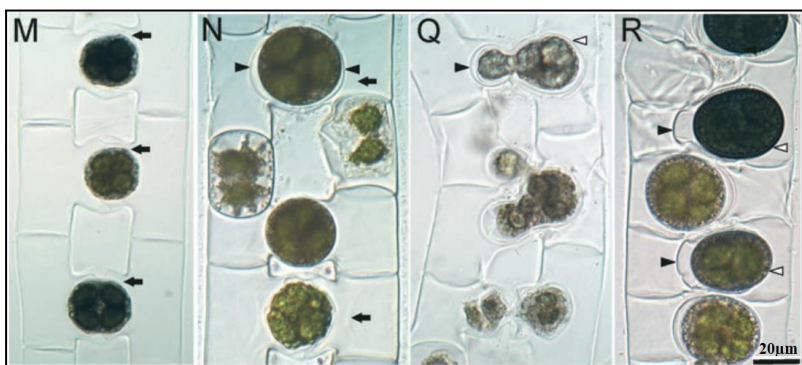
Do jisté míry je druhově specifický taktéž samotný průběh konjugace. Nejčastěji dochází k takzvané skalariformní konjugaci, neboli ke konjugaci mezi buňkami různých vláken. U rodu *Zygnema* probíhá konjugace vždy mezi různými vlákny, protože *Zygnema* má jako jediný zástupce řádu Zygnematales oddělená samčí a samičí vlákna (Zwirn, 2013). Gamety splývají v konjugačním kanálku nebo v samičím gametangiu, kde následně i vzniká



zygota. Méně častá je laterální (boční) konjugace, která probíhá mezi vedle sebe ležícím buňkami stejného vlákna, což je umožněno tím, že vlákna nejsou pohlavně rozlišená a obsahují proto jak samčí, tak samičí gamety (Transeau, 1951). Konjugační kanálek při tomto typu spájení vzniká protažením buněčné stěny. Posledním, nejméně častým typem je konjugace terminální, která se od laterálního typu liší tím, že konjugační trubička vzniká z dělicí přepážky buněčné stěny (Kadlubowska, 1984).



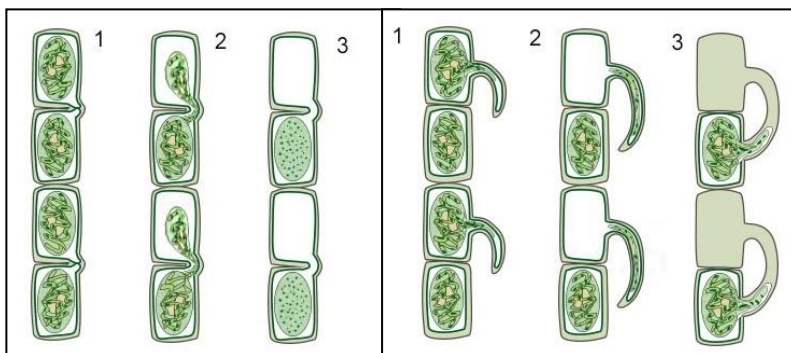
Obr. 10: Časná a pokročilá fáze konjugace



Obr. 11: Skalariformní konjugace; M. Q: Časná stádia; N. R: Pozdější stádia

Zajímavostí rodu *Zygonium* je, že při tvorbě zygospory zůstává u drtivé většiny zástupců cytoplazmatický zbytek v gametangiu (Transeau, 1951). Protože se tak ale neděje ve sto procentech případů, nedá se ani tento fakt považovat za kritérium pro taxonomické řazení (Stancheva, 2014). Molekulární data neodpovídají systému, který je založený na morfologii zygospory, určitou dobu se spekulovalo i tom, zda celý tento rod nespadá pod rod *Zygnema*

(Stancheva, 2012).



Pohlavně vzniklé zygospory jsou důležitá stádia pro osídlování nových stanovišť. Bylo vysledováno, že po přivyknutí na podmínky v nově osídleném habitatu

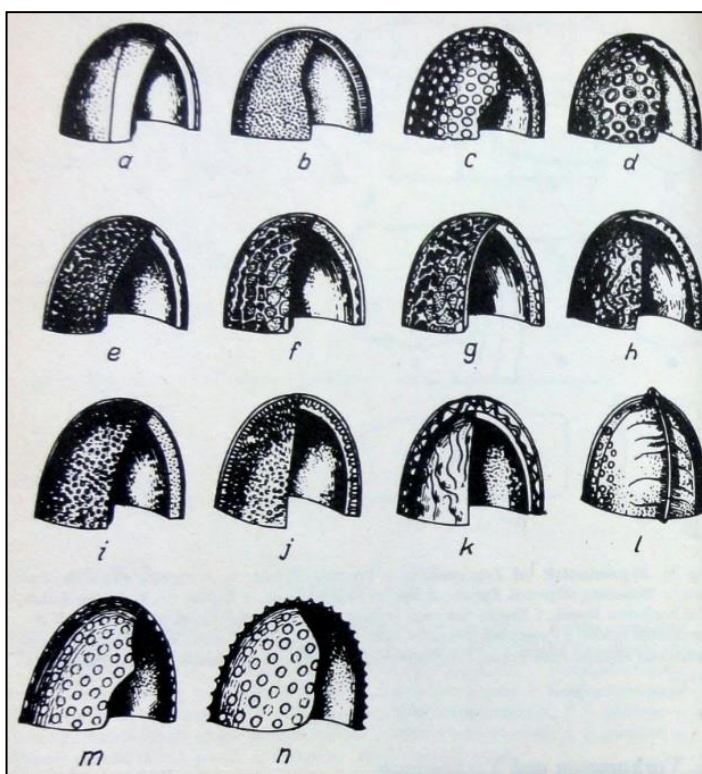
řasy opět přešly z konjugace na nepohlavní rozmnožování. Stejně tak hodně široká vlákna (s šířkou přes 70µm) již nekonjugovala (Zwirn, 2013). Některá vlákna naopak konjugují i zcela spontánně.

### 3.1. Charakteristika zygospor

Zygospory jsou pohlavně vzniklá stádia, jedná se v podstatě o zygoty, které se zapouzdřily tlustou buněčnou stěnou a mají nahromaděné velké množství zásobních látek. Jejich tvar je čočkovitý nebo elipsoidní a vzájemně se liší barvou, která může být od nažloutlé, přes hnědou, modrou či fialovou až po černou. Barva se mění se stářím zygospory od světlejších odstínů do tmavých. Typická je také kresba, která se dá vidět pod optickým mikroskopem, pohled elektronovým mikroskopem navíc odhalí další úrovně ornamentování (Stancheva, 2012).

Zygospory se liší také počtem vrstev, kterými je tvořena jejich buněčná stěna. Rozlišujeme 3 hlavní vrstvy a to: **exosporu** jako vrstvu vnější, **endosporu** jako vrstvu vnitřní a **mesosporu** nacházející se mezi exosporou a endosporou. Exospora a endospora jsou vrstvy tenké a jsou tvořené celulórou nebo pektinem, v některých případech obojím. Exospora se může sama skládat ještě z několika vrstev, například u rodu *Spirogyra* může být až trojvrstevná. Mesosporu tvoří kromě lipidové složky, především sporopolenin, velmi odolný materiál, který mimo jiné chrání také pylová zrna, výtrusy hub nebo spory kapradin. (Vries et al., 1983). Mesospora může mít hladkou či různě zprohýbanou strukturu a stejně jako je tomu u exospory, bývá i mesospora tvořena několika dalšími vrstvami, nejčastěji třemi. Prostřední vrstva mesospory může být bradavicovitě inkrustována (verrucae), přičemž podle vzhledu záhybů a množství prasklinek lze odvodit stáří a dobu vysychání zygospory (Hull et al., 1985).

Jak již bylo zmíněno v kapitole o tradičním druhovém konceptu, je barva a ornamentace mesospor a celkový tvar a velikost zygospor, stejně jako způsob jejich klíčení je do jisté míry druhově specifické, proto se tyto využívají pro určování druhů řas (Randhawa, 1959; Kadlubowska, 1984; McCourt et al., 1986). Problematické ovšem je



Obr. 14: Různé podoby ornamentace zygospor; a-l zobrazuje mesosporu, m-n znázorňuje exosporu

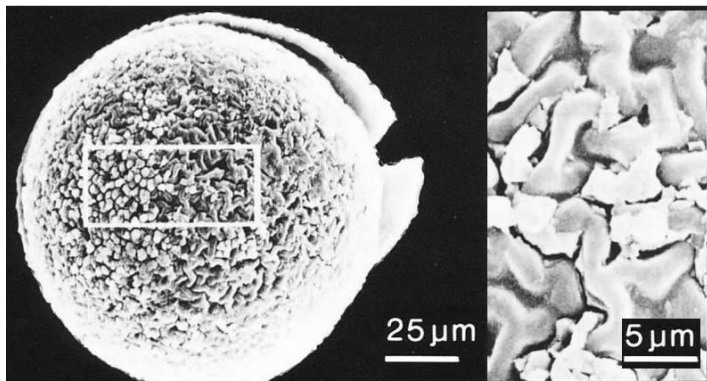
dostat se k vnitřním vrstvám zygospory. K tomu je nutné mechanicky nebo chemicky odstranit svrchní vrstvy (Hull, Hoshaw a Wang, 1985).



Obr. 15: Zygospory rodu *Zygnema* v různém stádiu vývoje;  
Obr. 16: Klíčící zygospora rodu *Zygnema*

V současné době však víme, že

tyto znaky nejsou spolehlivým ukazatelem toho, o jaký druh řasy se jedná. Důvodem je častý výskyt polyploidie, neboli stavu, kdy v organismu dojde ke znásobení počtu chromozomových sad. Právě polyploidie je hlavní faktor, který způsobuje, že morfologie vláken i spor je značně proměnlivá podle toho, v jakých podmínkách se daná řasa vyskytuje (Hoshaw et al., 1985, Wang et al., 1986). Tak se stalo, že v minulosti bylo mnoho



Obr. 17: Zygospora- střední mesosora rodu *Spirogyra* po mechanickém odstranění svrchních vrstev

hybridizovaných vláken popsáno jako nové druhy, protože pro druhovou identifikaci byly využívány právě tyto morfologické parametry a genetická příbuznost nebyla uvažována (Chen et al., 2012). Zřejmé je to na příkladu rodu *Spirogyra*, kde v kultuře vznikly z původně jednoho klonu tři různé

typy vláken, z nichž každý typ by podle tradiční taxonomie mohl být popsán jako nový samostatný druh (Wang et al. 1986). Tradiční druhový koncept je u spájitých řas ve velké míře užíván dodnes, a tak je počet samostatných druhů zřejmě značně nadhodnocen. Na základě morfologických znaků bylo totiž popsáno téměř na 400 druhů rodu *Spirogyra* nebo přes 150 druhů rodu *Zygnema* (Randhawa, 1959; Kadlubowska, 1984). Protože do jednoho druhu vláknitých spájitých řas spadá celá skupina vláken lišících se kromě morfologie také v ploidii včetně odvozených skupin, které jsou oddělené reprodukční bariérou, bylo celé toto seskupení označeno jako **druhový komplex** (Wang et al., 1986). Reálný počet samostatných druhů je neznámý, ale odhaduje se, že může být až třetinový oproti tradičnímu systému. Aby se vytvořil odpovídající systém, bude nutné molekulárně otestovat genom mnoha zástupců.

Přestože není zřejmé, jaký konkrétní proces znásobení chromozomové sady způsobuje, předpokládá se, že jde o vnitřní adaptaci, tedy autopolyploidii, způsobenou stresem (Wang et al., 1986). Jak jsem již zmiňovala, stejně jako morfologie, také i ploidie řas souvisí

s podmínkami, ve kterých se vyskytují. Hybridizovaná vlákna mohou obývat velké spektrum rozdílných stanovišť lišících se okysličením a teplotou vody a intenzitou ozáření (McCourt et al., 1986). Jsou také kompetičně úspěšnější než vlákna s jedním párem chromozomů (Hoshaw, 1968; Wang et al., 1989). McCourt et al. (1986) během své studie zjistili, že v severnějších polohách se vyskytovala vlákna širší a s vyšší ploidií, naopak Wang et al. (1989) objevovali takováto vlákna ve větší míře s rostoucí teplotou vody. Z toho se dá vyvodit, že vyšší ploidie a s tím související i větší šířka vláken umožňují tolerovat teplotní extrémy, ať už mluvíme o chladu nebo horku. U řas, stejně jako je tomu v případě vyšších rostlin, umožňuje polyploidie také relativně rychlý průběh speciace (Werth et al., 1985) a v některých případech může dojít až vytvoření reprodukční bariéry u původně jednoho reprodukčně kompatibilního druhu (Hoshaw et al., 1985).

Polyploidie byla u řas řádu Zygnematales pozorována na různých úrovních. U vláken, která až na výjimky obsahovala šest chromozomů, se vyskytovala diploidie, triploidie i tetraploidie, haploidní forma nalezena nebyla. U sledovaných vzorků bylo mimo nárůstu ploidiie sledováno také její následné snížení, z čehož vyplývá, že změny v ploidii jsou vratné (Hoshaw et al., 1987).

## 4. Ekologie a rozšíření vláknitých spájkivých řas

### 4.1. Výskyt

Tyto kosmopolitně rozšířené řasy nalezneme na velmi rozmanitých stanovištích. Často se vyskytuje více rodů tohoto řádu společně, z čehož lze usoudit, že si zástupci vzájemně nekonkurují, nevytlačují se a zároveň žádný z nich není přísně specializován na určitý typ habitatu (McCourt et al., 1986). Spájkivky se vyskytují na všech kontinentech a také na Arktidě. V polárních oblastech se můžeme setkat s rodem *Zygnema* žijícím na přechodu mezi vodním a terestrickým prostředím - na povrchu ledovců (Holzinger, 2011; Pichrtová, 2013) nebo v praménkách vody z tajícího sněhu (Kadlubowska, 1984; Pouličková et al., 2007). Běžněji se vláknité spájkivé řasy vyskytují jako perifyton v různorodých podmínkách lentických i lotických ekosystémů (Hoshaw, 1968; McCourt et al., 1986), od mělkých, rychle tekoucích potoků s chladnou oligotrofní vodou až po teplá tropická jezírka se stojatou vodou (Transeau, 1934). Přestože rod *Spirogyra* preferuje zejména stojaté vody, existují i zástupci obývající vody tekoucí. Takovým příkladem je mimo jiné *Spirogyra lapponica*, v tekoucích biotopech ale nebyla pozorována v generativní fázi (Hoshaw a McCourt, 1988). Řasy řádu

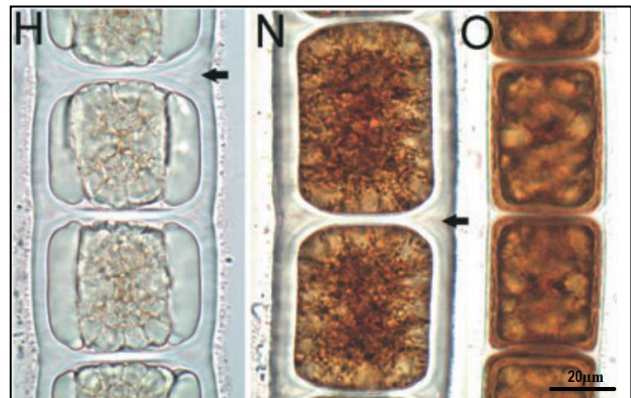


Zygnematales jsou také typičtí a často dominantní zástupci nestabilních ekosystémů, které pravidelně nebo náhodně vysychají. Protože se tyto řasy vyskytují na stanovištích, kde vhodné podmínky k růstu a reprodukci mohou trvat jen několik málo týdnů, musí zvládnout celý svůj životní cyklus za tuto krátkou dobu (Transeau, 1951).

#### 4.2. Odolná stádia

Protože se spájivé řasy vyskytují také na extrémních stanovištích, kde jsou vystaveny nejrůznějším druhům stresu, vytvořily si mnoho zajímavých adaptací, které zajišťují zachování jejich fyziologických funkcí a správné fungování molekul i během méně příznivých podmínek, popřípadě vytvoření klidových stádií, pomocí kterých řasa vyčká na opětovný nástup vhodného prostředí (Aigner, 2013). Můžeme odlišit tři, respektive čtyři, typy odolných buněk, které asexuálním procesem vznikají:

**Akinety** jsou v podstatě vegetativní buňky s výrazně ztlustělou buněčnou stěnou, která obsahuje sporopolenin nebo látku jemu podobné a také pigment. Uvnitř buňky je nahromaděné větší množství škrobu, který slouží jako zásobní látky a lipidy, které usnadňují dýchání při klíčení a následný růst (McLean a Pessoney, 1971). Nejedná se o dormantní stádium

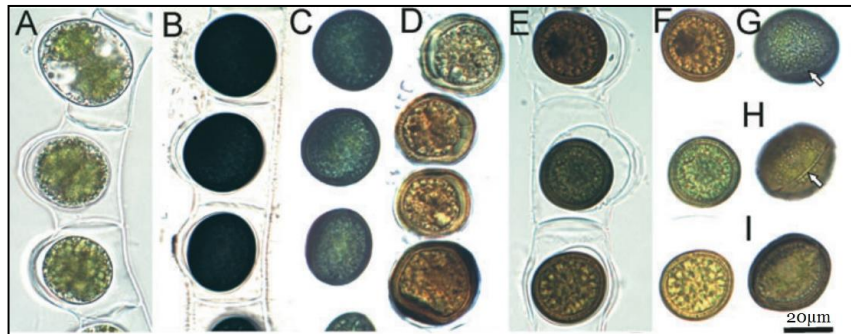


Obr. 18: Rod *Zygnema* ; H: Akinety s bezbarvou mesosporou; N, O: Akinety s hnědou mesosporou

v pravém smyslu slova, protože fyziologické procesy v akinetách jsou pouze utlumené. Nastanou-li příznivé podmínky, dojde k prasknutí švu ve ztlustělé stěně a rychlému „probuzení“. Způsob praskání buněčné stěny je obdobný jako v případě klíčení zygospor (Stancheva, 2012). Z výše zmíněných důvodů jsou akinety důležitým stádiem při kolonizování nových stanovišť, například při přenosu větrem. V případě akinet funguje i jakési „otužování“. Bylo totiž vypořádáno, že pokud nějaká akineta projde pomalým vysycháním nebo vymrzáním, bude při opakování situace schopna zvládnout i rychlé vysušení (Pichrtová et al., 2014), záleží však také na dalších podmínkách stresu, například jak dlouho bude stav vysušení trvat nebo jaká je míra osvětlení během vysychání (Holzinger, 2012). Světlo je důležitým faktorem proto, že buňka si zachovává funkční molekulu chlorofylu, což sice umožňuje rychlé „nastartování“, na straně druhé však může tento fakt způsobit rozsáhlé poškození buňky. Díky aktivnímu chlorofylu totiž i přes vysušení

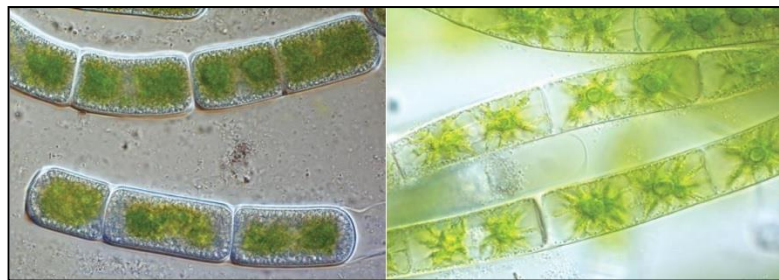
probíhají obvyklé biochemické reakce fotosyntézy, avšak protože buňka již nefunguje normálním způsobem, sled reakcí není dokončen a dochází k uvolňování kyslíkových radikálů v buňce (Lewis, 2007). Možná právě to je důvod, proč v buňkách s nástupem nevhodných podmínek dojde ke zjednodušení struktury chloroplastů, které následně nepracují až tak efektivně (Pichrtová et al., 2014). Ačkoli v přírodě nenastane stav, kdy by řasy vysychaly ve tmě, důležitou roli tu může hrát zastínění ve spodních částech makroskopických nárostů, které společně se zjednodušením chloroplastů na ochranu buňky dostačuje.

**Aplanospory** se vytvoří tak, že se protoplast buňky stáhne a splyne, a uvnitř původní buňky se vytvoří nová buněčná stěna, kterou se oddělí zbylé části buňky (Kadlubowska, 1984).



Obr. 19: Rod *Zygnema*; Aplanospory s různým stářím a rozdílným zbarvením mesospor

Dalším typem jsou **parthenospory**, které mají pod mikroskopem stejný vzhled jako aplanospory, jedná se však v podstatě o zárodečné buňky a od aplanospor se liší tím, že jejich protoplast nesplývá. Parthenospory také někdy vznikají při neúplné konjugaci (Transeau, 1951). Trochu stranou stojí stádium **preakinety**, což jsou odpočívající buňky vznikající při nedostatku dusíku. Na rozdíl od akinet nemusejí preakinety s nástupem vhodných podmínek klíčit, ale mohou se vrátit rovnou zpět do vegetativního stavu. „Probuzení“ buněk je umožněno i díky tomu, že jejich stěny obsahují více pektinu. Tento polysacharid se tvoří uvnitř buňky a následně je přesouván na její vnější okraj, kde funguje podobně jako nasákavá houba. To udržuje



Obr. 20: Rod *Zygnema*; Preakinety (vlevo) v porovnání s běžnými vegetativními buňkami (vpravo)

vlhkost a umožňuje buněčným stěnám být flexibilní, i když v porovnání se stěnami akinet méně odolné. Sporopolenin přítomný u akinet funguje zcela rozdílně. Jedná se totiž naopak o materiál pro vodu nepropustný, čímž je zabráněno proudění vody z buňky ven. V buňkách preakinety se zachovávají i chloroplasty, mají však zjednodušenou morfologii (Holzinger, 2012; Fuller, 2013).

### **4.3. Další přizpůsobení**

Z důvodu častého výskytu těchto řas v hydroterestrickém prostředí, kde chybí větší vrstva vody, která by pohlcovala ultrafialovou složkou světla (UV), jsou řasy vystaveny nadměře ozáření. Přestože je přítomnost světelného záření základní faktor nutný pro fotosyntézu, jeho nadbytek buňkám významně škodí, protože narušuje veškeré vnitřní struktury a molekuly buňky a inhibuje biochemické reakce (Holzinger a Lütz, 2006). Proti tomu se spájkivé řasy chrání syntézou ochranných látek. Tyto sloučeniny na bázi fenolu, které dokáží UV záření pohlcovat (Pichrtová et al., 2012; Pichrtová, et al. 2013) pak ukládají ve vakuolách při okrajích buňky a chrání tak její vnitřní obsah (Remias et al., 2011).

Jelikož se vláknité spájkivé řasy vyskytují i na místech, kde jsou teploty nízké po celý rok, obnáší jejich život zde specifická přizpůsobení. S mrazem souvisí nedostatek vody v kapalně podobě, která je pro buňky jediná využitelná. Bez přítomnosti kapalné vody není buňka schopná normálního fungování, navíc se při zmrznutí vytváří uvnitř i v okolí buňky krystalky ledu, které buňku poškozují. Vytvoření ledu také zvyšuje koncentraci rozpuštěných látek v okolí buňky, čímž je buňka nucená odolávat osmotickému stresu. Voda totiž koncentračním spádem putuje do míst s větší mírou rozpuštěných látek a způsobuje tak dehydrataci buňky samotné. Zamrznání dokáží buňky řas z polárních oblastí zabránit pomocí produkce proteinů, které umožňují uchovat vodu tekutou i při teplotách pod bodem mrazu (Raymond et al., 2009). S nízkými teplotami dále souvisí i problém s rychlostí enzymatických reakcí, protože s klesající teplotou se působení enzymů zpomaluje. Na toto reagují buňky řas vytvořením většího množství enzymatických látek, než bychom našli u jejich příbuzných vyskytujících se v mírnějším klimatu (Thomas et al., 2008).

Stejný dopad pro řasy jako má vznik ledových krystalků má i zasolení, které opět způsobuje, že buňka řasy je oproti svému okolí hypotonická a ztrácí proto vodu (Hawes, 1990).

Přizpůsobit se danému prostředí pomáhá i forma, v jaké se vláknité spájkivé řasy vyskytují. Tyto řasy můžeme nalézt jednak pomocí rhizoidů přichycené k podkladu, na kameny nebo na různé části vodních cévnatých rostlin (Hoshaw a McCourt, 1988). To jim umožňuje odolat nepříznivým vlivům, jako je proudění vody nebo kolísání vodní hladiny. Druhou možností je, že řasy žijí ve formě volně plovoucích útvarů, které se podobají vláknité, vzduchem prosycené pěně. Díky vzduchovým bublinkám takovéto shluky plavou na hladině a umožňují dobrou prostupnost světla i do vnitřních částí seskupení, čímž zefektivňují fotosyntézu. Za adaptaci bychom mohli označit i rozdílné pH na okrajích a uvnitř shluku řas.

Směrem dovnitř seskupení se pH zvyšuje, mnohdy až na hodnotu 12 a může být až dvojnásobné než na jeho okraji. Stejně tak pokud se větší počet vláken obalí slizem, celý shluk vysychá pomaleji a je i dobrou ochranou proti spásání v porovnání s tím, kdyby byla vlákna obalena slizem jednotlivě. Proti vysychání se vlákna spájkivých řas dokáží bránit i aktivním pohybem, kterým se dokáží „zavrtat“ do vlhkého sedimentu. Předpokládá se, že stejně tak se vlákna dokáží ze sedimentu dostat zpět na jeho povrch, pokud jsou příliš zastíněná (\*Hoshaw, 1967). O pohybech vláken spájkivých řas se však neví mnoho.

Vláknité řasy mají mimo již zmíněné teplotní rozpětí schopnost přežít i ve vodách s různou úživností od oligotrofních vývěrů a efemérních tůní s dešťovou vodou až po stanoviště eutrofní, jakými jsou například rybníky se splachem z polí. Optimální prostředí je pak meso- až eutrofní. Zajímavé jsou druhy rodu *Spirogyra*, které tolerují vody s vysokým obsahem minerálů, jako je například *S. crasa*, nebo *S. decimina* obývající bažinatá jezírka s alkalickým pH. Také nároky na světelné podmínky mohou kolísat od míst zastíněných až po habitaty plně exponované (Hainz, 2009).

V netypickém prostředí se můžeme setkat také s rodem *Zygonium*, konkrétně jde například o *Z. erecitorum*. Tohoto zástupce nalézáme v kyselém hydroterestrickém prostředí mokřadů a rašelinišť (spíše však na disturbovaných částech tohoto jinak stabilního ekosystému), zamokřených půd nebo i vysokohorských pramenů, opětovně v kyselém pH (Transeau, 1933; Holzinger, 2010). Stejně jako další zástupci řádu Zygnematales je také *Zygonium* schopné dobře snášet vysychání (Aigner, 2013), proti kterému se brání mimo jiné tvorbou tlustých nárostů. Protože zde chybí vrstva vody, která by UV paprsky odrážela, mají buňky vláken v horní části nárostu stejně jako v případě rodu *Zygnema* fialové zbarvení, které UV záření pohlcuje. Níže uložená a tím pádem chráněná vlákna jsou již klasicky zelená (Remias et al., 2011; Aigner et al., 2013). Jiný, konkrétně nezařazený, zástupce rodu *Zygonium* byl objeven v extrémních podmínkách Yellowstonekého národního parku v USA, kde tvořil nárost v horkém vývěru, jehož voda dosahovala



Obr. 21: Plovoucí nárost rodu *Spirogyra*

teploty přes 30°C a pH mírně přes hodnotu 2 (Hoshaw a McCourt, 1988). Úplnou výjimku mezi těmito na sladkou vodu vázanými řasami představuje jeden ze zástupců rodu *Spirogyra*.



*S. salina* totiž dokáže růst v brakických vodách, jejichž salinita dosahuje až 1,5% (Aleem, 1952). Definovat však přesně, který druh má jaké ekologické nároky je z důvodu polyploidie obtížné.

#### 4.4. Význam spájkivých řas v ekosystému

V přírodě mají spájkivé řasy nezanedbatelnou roli. Díky adaptacím jsou to často první kolonizátoři dosud neosídlených nízkých nestabilních ekosystémů, které dokáží během krátké doby kompletně zarůst. Důležitý je i jejich význam ve vztahu k ostatním organismům. Kromě toho, že slouží jako potrava různým vodním organismům, ať už máme na mysli hmyzí larvy nebo větší živočichy (\*Hoshaw, 1967), slouží jejich maso také jako substrát pro rozsivky nebo vodní houby a dále pak jako ochrana menším formám řas. Významnou roli hrají vláknité spájkivé řasy také v koloběhu živin, při svém rozkladu uvolňují v krátkém čase látky, které se v jejich tělech nashromáždily během celého období růstu. Přítomnost těchto řas ve vodě také ovlivňuje celkové prostředí. Například *Spirogyra* svou fotosyntézou může způsobit zvýšení pH stanoviště a tím snížit míru rozpuštěného oxidu uhličitého, takže dojde k oslabení fotosyntézy dalších druhů téhož ekosystému (Simpson a Eaton, 1986).

Protože jsou vlákna chráněna slizem, nejsou tyto řasy oproti jiným řasovým skupinám tolik ohroženy parazitismem. V menší míře je mohou napadat houbové infekce (*Rhizophyidium*, *Pythium*, *Saprolegnia*) nebo amoeba. Epifyty rostoucí na vlákních nacházíme především tehdy, je-li spájkivá řasa nějakým způsobem oslabená, například dochází-li ke kolísání pH, teploty a



Obr. 22: *Chytridium* parazitující na rodu *Zygonium*

hladiny vody. Ohrožená jsou vlákna také na místech, kde je slizový obal porušen, ať už z důvodu poškození nebo stáří vlákna (Fritsch, 1931).

Pro člověka mají tyto řasy, hlavně rody *Spirogyra*, *Mougeotia* nebo *Zygnema*, negativní dopad takový, že jsou schopné vytvářet velké masy, které ucpávají vodovody a vodárenské filtrační systémy (\*Hoshaw, 1967). O tom, jaké jsou možnosti využití těchto řas člověkem, není známo mnoho.

#### 4.5. Periodicita

Se vzájemným soužitím souvisí také doba, kdy se jednotlivé druhy v ekosystému objevují. Výskyt řas v téměř všech typech ekosystémů vykazuje určitou pravidelnost. Nejvíce nápadná je periodicita tam, kde se podmínky mění v průběhu roku a s nimi se mění i druhové zastoupení řas, neboli jeden druh je postupně nahrazován jiným. Roli zde hraje především délka dne (intenzita a trvání světla), koncentrace živin a teplota vody, dále pak množství vody samotné. Tuto tezi však nelze zobecnit, protože periodicita je unikátní pro každý ekosystém. Například ve stabilních ekosystémech, jakými jsou mimo jiné rašeliniště, se periodicita objevuje zřídka. Jednu z možných podob periodicity vyskytující se u vláknitých spájivek můžeme demonstrovat podle Transeaua (1916) na následujícím příkladu několika druhů spadajících do třech nejhojnějších rodů v modelovém ekosystému mírného podnebného pásu:

Po rozmrznutí osídlí ekosystém jako první skupina řas, které po období intenzivního vegetativního růstu vláken a následné konjugaci v pozdním jaru opět vymizí. Mezi takové řasy patří rod *Zygnema* (*Z. stellinum*, *Z. leiospermum* De Bary, *Z. insigne*), rod *Spirogyra* (*S. catenaeformis*, *S. varians*, *S. protecta*) a rod *Mougeotia* (*M. scalaris* a *M. robusta*). Na jaře začínají klíčit i řasy další skupiny, které mají svůj vrchol v létě, kdy nahradí předchozí skupinu. Přes léto se typicky vyskytuje rod *Spirogyra* (*Spirogyra ellipsoforum* Transeau, *S. nitida*, *S. irregularis*, *S. setiformis*) a rod *Mougeotia* (*M. sphaerocarpa*), které s nastávajícím podzimem ustupují. Ani v zimě není ekosystém mrtvý. S příchodem podzimu klíčí další skupina řas, která zvyšuje svou abundanci až do chvíle, kdy voda zamrzne. Zimu přečkávají tyto řasy ukryté pod ledem a i během zimy dokáží růst, pokud voda aspoň na chvíli roztaje. Jedná se o řasy rodu *Spirogyra* (*S. tenuissima* a *S. inflata*). S příchodem jara uvolňují tyto řasy prostor první jmenované skupině. Skupinou bez tak výrazné periodicity jsou řasy, které nahrazovány jinými skupinami nejsou a rostou průběžně po celý rok. Největší zastoupení mají v brzkém létě z důvodu nejpříznivějších podmínek. Jsou to například druhy *Mougeotia genu* a *Zygnema pectinatum*.

Působení člověka periodicitu řas může ovlivnit. V přirozeném prostředí by největší množství živin bylo během léta, kdy se voda odpaří a roztok se koncentruje, jenže díky antropogennímu vlivu souvisí větší srážky na jaře a na podzim s větším splachem živin do vodních nádrží, takže místo naředění se koncentrace živin zvýší (Transeau, 1916).

## 5. Závěr

V této práci jsem se pokusila shrnout základní poznatky o vláknitých spájitých řasách, především jejich ekologii, rozšíření a druhovou bohatost. Definovat druhovou diverzitu, stejně jako ekologii jednotlivých druhů a rodů, je v rámci spájitých řas obtížné. Hlavním důvodem je variabilita v morfologických znacích, která je způsobena proměnlivým počtem sad chromozomů v jednotlivých vláknech. Kvůli nestálé morfologii nelze brát tradičně pojatý druhový systém za směrodatný. Právě polyploidie je hlavní faktor, který pomáhá řasám, stejně jako vyšším rostlinám, odolávat různorodým podmínkám. Spájitě řasy se často nacházejí na extrémních stanovištích, na pomezí mezi vodním a suchozemským prostředím, kde jsou vystaveny stresu především z vysychání a nadměry UV záření. S přežíváním jim pomáhají různé adaptace od morfologických přizpůsobení až po tvorbu odolných spor vzniklých asexuálním a sexuálním rozmnožování, tzv. konjugací. Způsob pohlavního rozmnožování, který probíhá bez přítomnosti bičíkatých buněk, naznačuje blízkou příbuznost spájitých řas k suchozemským rostlinám. Pro upřesnění taxonomických vztahů a životních strategií vláknitých spájivek bude nutné podniknout ještě mnoho výzkumných prací.

Pro člověka tyto řasy nemají žádný zvláštní přínos, mohou však působit problémy ve vodovodních systémech. Jaký je potenciál využití těchto řas je zatím diskutabilní.

## Literární zdroje

\* sekundární citace

Aigner, S., Remias, D., Karsten, U., Holzinger, A. (2013). Unusual phenolic compounds contribute to ecophysiological performance in the purple-colored green alga *Zygonium ericetorum* (Zygnematophyceae, Streptophyta) from high-alpine habitat. *J. Phycol.* 49,648–660 (2013).

Fuller, Ch. (2013). Examining morphological and physiological changes in *Zygnema irregulare* during a desiccation and recovery period. California State University San Marcos. Master's Thesis. Department of Biological Sciences. Dr. Robert Sheath, advisor.

Guiry, M.D. (2013). Taxonomy and nomenclature of the Conjugatophyceae (= Zygnematophyceae). *Algae* 2013, 28(1): 1-29.

Holzinger, A., Tschakner, A., Remias, D. (2010). Cytoarchitecture of the desiccation-tolerant green alga *Zygonium ericetorum*. *Protoplasma* 243: 15–24.

Hainz, R., Wöber, Ch. and Schagerl, M. (2009). The relationship between *Spirogyra* (Zygnematophyceae, Streptophyta) filament type groups and environmental conditions in Central Europe. *ELSEVIER, Aquatic botany* 91 (2009) 173-180.

Hall, J.D., Karol, K.G., McCourt R.M., Delwiche, F.Ch. (2008). Phylogeny of the conjugation green algae based on chloroplast and mitochondrial nucleotide sequence data. *J. Phycol.* 44,467–477 (2008).

Hawes, I. (2009). Effect of freezing and thawing on a species of *Zygnema* (Chlorophyta) from the Antarctic. *Phycologia* 29: 326-331.

Holzinger, A., Lütz, C. (2009). The vegetative arctic freshwater green alga *Zygnema* is insensitive to experimental UV exposure. *Micron* 40: 831-838.

Kadlubowska, J.Z. (1984). Conjugatophyceae I: Chlorophyta VIII: Zygnematales. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, Band 16., (Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H., Mollenhauer, D., eds), pp. 1-532. Gustav Fisher, Jena.

Raymond, J.A., Janech, M.G. and Fritsen, C.H. (2009). Novel ice-binding proteins from a psychophilic Antarctic alga (Chlamydomonadaceae, Chlophyceae). *J. Phycol.* 45: 130-136.

Thomas, D.N., Fogg, G.E., Convey, P., Fritsen C.H., Gili, J.-M., Gradinger, R., Laybourn-Parry, J., Reid, K. and Walton D.W.H. (2008). *The biology of polar regions*. Oxford University Press, Oxford.



- Timme, R.E., Bachvaroff T.R. and Delwiche, C.F. (2012). Broad phylogenomic sampling and the sister lineage of land plants. *PLoS One* 7: e29696.
- Randhawa, M.S. (1959). *Zygnemataceae*. Indian council of agricultural research. New Delhi, 478 pp.
- Herburger, K., Lewis, L.A., Holzinger, A. (2014). Photosynthetic efficiency, desiccation tolerance and ultrastructure in two phylogenetically distinct strains of alpine *Zygnema* sp. (*Zygnematophyceae*, *Streptophyta*): role of pre-akinete formation. *Protoplasma* (2015) 252:571–589.
- Holzinger, A., Roleda, M.Y., Lütz, C. (2009). The vegetative arctic freshwater green alga *Zygnema* is insensitive to experimental UV exposure. *Micron* 40 (2009) 831–838.
- Hoshaw, R.W. (1983). Systematic of the *Zygnemataceae* (Chlorophyceae). III. Transeau collection of the *Zygnemataceae*: An old collection with modern species. *American journal of botany*, Vol. 70, No. 1 (Jan, 1983), 145-153.
- Hoshaw, R.W., Jackson, D.F. (1967) *Algae, Man, and the Environment: Proceedings of an International Symposium [held at] Syracuse University June 18-30, 1967*. Syracuse university press, 1968. 135-184.
- Transeau, E.N. (1951). *The Zygnemataceae*. Ohio state university press, Columbus, 327 pp.
- Hoshaw, R.W., Wang, J.-Ch., McCourt, R.M., Hull, H.M. (1985) Ploidal changes in clonal cultures of *Spirogyra communis* and implications for species definition. *American journal of botany*, Vol. 72, No. 7 (Jul., 1985), 1005-1011.
- Hoshaw, R.W., Wells, Ch.V., McCourt, M.R. (1987). A polyploid species complex of *Spirogyra maxima* (Chlorophyta, *Zygnemataceae*), a species with large chromosomes. *J. Phycologia* 23, 273-283.
- Hoshaw, R.W., McCourt R.M. (1988). The *Zygnemataceae* (Chlorophyta): A twenty-year update of research. *Phycologia* (1988) Volume 21 (4), 511-548
- Hull, H.M., Hoshaw, R.W., Wang, J.-Ch. (1985). Interpretation of zygospore wall structure and taxonomy of *Spirogyra* and *Sirogonium* (*Zygnemataceae*, *Chlorophyta*). *Phycologia* Vol. 24 (2), 231-239.
- Chalotra, P., Gaiind, M., Anand, V.K. (2013). Morpho-taxonomic studies on the genus *Zygnema* agardh (Chlorophyta) occurring in fresh water bodies of Jammu, Jammu and Kashmir. *International journal of science and knowledge* Vol. 2, NO. 1, 14-25.

- Chen, Ch., Barfuss M. HJ, Pröschold T., Schagerl M. (2012). Hidden genetic diversity in the green alga *Spirogyra* (Zygnematophyceae, Streptophyta). *BMC Evolutionary biology* 12:77.
- Kaplan, F., Lewis A.L., Herburger, K., Holzinger, A. (2013). Osmotic stress in Arctic and Antarctic strains of the green alga *Zygnema* (Zygnematales, Streptophyta): Effects on photosynthesis and ultrastructure. *Micron* 44 (2013) 317–330.
- Kim, G.H., Yoon, M., West, J.A., Klochkova, T. A., Kim, S.-H. (2007). Possible surface carbohydrates involved in signaling during conjugation process in *Zygnema cruciatum* monitored with fluorescein isothiocyanate-lectins (Zygnemataceae, Chlorophyta). *Phycological research*, 55: 135-142.
- Kim, J.-H., Boo, S.M., Kim, Y.H. (2012). Morphology and plastid psbA phylogeny of *Zygnema* (Zygnemataceae, Chlorophyta) from Korea: *Z. insigne* and *Z. leiospermum*. *Algae* 2012, 27 (4): 225-234.
- Komulainen S. F. (2008). Green algae as a structural element of phytoperiphyton communities in streams of NW Russia. *Biologia* 63/6: 859-865, 2008.
- Komulainen, S.F. (2008). The structure and distribution of phytoperiphyton community in the Teno River and its tributaries (Finnish Lapland). *Boreal environment research* 13: 517-524.
- McCourt, R.M., Hoshaw, R.W., Wang, J.-Ch. (1986). Distribution, morphological diversity and evidence for polyploidy in North American Zygnemataceae (Chlorophyta). *J. Phycol.* 22, 307-313 (1986).
- McCourt, R.M., Karol, K.G., Bell, J., Helm-Bychowski, K.M., Grajewska, A., Wojciechowski, M.F., Hoshaw, R.W. (2000). Phylogeny of the conjugating green algae (Zygnematophyceae) based on rbcL sequence. *Algae* 2013, 28(1): 1-29.
- Pichrtová, M., Hájek, T., Elster, J. (2014). Osmotic stress and recovery in field populations of *Zygnema sp.* (Zygnematophyceae, Streptophyta) on Svalbard (high arctic) subjected to natural desiccation. *FEMS Microbiol. Ecol.* 89 (2014) 270–280.
- Pichrtová, M., Kulichová, J., Holzinger, A. (2014). Nitrogen limitation and slow drying induce desiccation tolerance in conjugating green algae (Zygnematophyceae, Streptophyta) from polar habitats. *PLOS ONE* Vol. 9, No. 11 e 113137.
- Pichrtová, M., Remias, D., Lewis A.L., Holzinger, A. (2013). Changes in phenolic compounds and cellular ultrastructure of Arctic and Antarctic strains of *Zygnema* (Zygnematophyceae, Streptophyta) after exposure to experimentally enhanced UV to PAR Ratio. *Microb. Ecol.* (2013) 65:68–83.

- Pouličková, A., Žižka, Z., Hašler, P., Benada, O. (2007). Zygnematalean zygospores: morphological features and use in species identification. *Folia Microbiol.* 52 (2), 135-145 (2007).
- Werth, C.R., Guttman, S.I. and Eshbaugh, W.H. (1985). Recurring origins of allopolyploid species in *Asplenium*. *Science (Wash. D.C.)* 228: 731-3.
- Remias, D., Holzinger, A., Aigner, S., Lütz, C. (2011). Ecophysiology and ultrastructure of *Ancylonema nordenskiöldii* (Zygnematales, Streptophyta), causing brown ice on glaciers in Svalbard (high arctic). *Polar Biol.* (2012) 35:899–908.
- Gontcharov, A.A. (2008). Phylogeny and classification of Zygnematophyceae (Streptophyta): current state of affairs. *Fottea* 8(2): 87–104, 2008.
- Stancheva, R., Hall, J.D., Herburger, K., Lewis, L.A., McCourt, R.M., Sheath, R.G., Holzinger, A. (2014). Phylogenetic position of *Zygonium ericetorum* (Zygnematophyceae, Charophyta) from a high alpine habitat and ultrastructural characterization of unusual aplanospores. *J. Phycol.* 50, 790-803 (2014).
- Stancheva, R., Sheath, R.G., Hall, J. D. (2012). Systematic of genus *Zygnema* (Zygnematophyceae, Charophyta) from Californian watersheds. *J. Phycol.* 48, 409-422 (2012).
- Transeau, E.N. (1916). The Periodicity of Freshwater Algae. *American Journal of Botany*, Vol. 3, No. 3 (Mar., 1916), pp. 121-133.
- Vilumbrales, D.M., Skácelová, K., Barták, M. (2013). Sensitivity of Antarctic freshwater algae to salt stress assessed by fast chlorophyll fluorescence transient. *CZECH POLAR REPORTS* 3(2): 163-172, 2013.
- Wang, J.-Ch., Hoshaw, R.W., McCourt, R.M. (1986). A polyploid species complex of *Spirogyra communis* (Chlorophyta) occurring in nature. *J. Phycol.* 22, 102-107 (1986).
- Wang, J.-Ch., Hoshaw, R.W., McCourt, R.M. (1989). *Diversity of Spirogyra* (Chlorophyta) filament types on an altitudinal gradient. *Br. phycol. J.* 24: 367-373 (Dec. 1989).
- Wodniok, S., Brinkmann, H., Glöckner, G., Heidel, A.J., Philippe, H., Melkonian, M. and Becker, R. (2011). Origin of land plants: Do conjugating green algae hold the key? *BMC Evolutionary Biology* 2011,11:104.
- Zwirn, M. (2010). Sexuelle Fortpflanzung und taxonomische Fragestellungen bei der Süßwasseralge *Spirogyra* (Zygnemataceae, Streptophyta). Wien. Diplomarbeit. A.o. Prof. Mag. Dr. Michael Schagerl.

- Zwirn, M., Chen, Ch., Uher, B., Schagerl, M. (2013). Induction of sexual reproduction in *Spirogyra* clones – does an universal trigger exist? *Fottea, Olomouc*, 13 (1): 77-85, 2013.
- Fryxell, G.A. , Coleman, A.W. (1983). *Survival strategies of the algae*. Cambridge university press. 1-22.
- McLean, R.J, Pessoney, G.F. (1971). Formation and resistance of akinetes of *Zygnema*. Parker BC, Brown, R.M. Jr., *Contributions in phycology*. Allen, Lawrence, pp 145-152.
- Fritsch, F. E. (1931). Some Aspects of the Ecology of Fresh-Water Algae:(With Special Reference to Static Waters). *Journal of Ecology*, 19(2), 233-272.
- Fritsch, F. E., Haines, F. M. (1923). The moisture-relations of terrestrial algae. II. The changes during exposure to drought and treatment with hypertonic solutions. *Annals of Botany*, 37(148), 683-728.
- Fritsch, F. E. (1916). The morphology and ecology of an extreme terrestrial form of *Zygnema* (*Zygogonium*) *ericetorum* (Kuetz.), Hansg. *Annals of Botany*, (1), 135-149.
- Simpson, P. S., & Eaton, J. W. (1986). Comparative studies of the photosynthesis of the submerged macrophyte *Elodea canadensis* and the filamentous algae *Cladophora glomerata* and *Spirogyra* sp. *Aquatic Botany*, 24(1), 1-12.
- Simons, J., Van Beem, A. P. and De Vries, P. J. R. (1984). Induction of conjugation and spore formation in species of *Spirogyra*, Chlorophyceae, Zygnematales. *Acta Bot. Neerl.* 33: 323–34.

## Zdroje obrázků

Obr.1: Upraveno podle: <http://plantphylogeny.landcareresearch.co.nz/webforms/ViewTree.aspx?ObjectID=232f21fe-1b85-4809-afb3-8a7662961e65&ctlTreeImage=Show>

Obr. 2: Upraveno podle: [https://frederikleliaert.files.wordpress.com/2013/05/fig\\_2\\_updated\\_2013\\_10\\_25.jpg](https://frederikleliaert.files.wordpress.com/2013/05/fig_2_updated_2013_10_25.jpg)

Obr. 3: Upraveno podle: <http://nordicmicroalgae.org/taxon/spirogyra>

Obr. 4: Upraveno podle: [http://ccala.butbn.cas.cz/sites/default/files/styles/ccala\\_big/public/ccala\\_collection/13932/1352920130-704.jpg](http://ccala.butbn.cas.cz/sites/default/files/styles/ccala_big/public/ccala_collection/13932/1352920130-704.jpg)

Obr. 5, 6: Upraveno podle: <http://nordicmicroalgae.org/taxon/Zygnema>

Obr. 7: Upraveno podle: [http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species\\_id=29967](http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=29967)

Obr. 8: Upraveno podle: [http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species\\_id=29967](http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=29967)

Obr. 9: Upraveno podle: <http://www.biologydiscussion.com/wp-content/uploads/2014/12/image20.png>

Obr. 10: Upraveno podle: Kim, J.-H., Boo, S.M., Kim, Y.H. (2012). Morphology and plastid psbA phylogeny of *Zygnema* (Zygnemataceae, Chlorophyta) from Korea: *Z. insigne* and *Z. leiospermum*. *Algae* 2012, 27 (4): 225-234.

Obr. 11: Upraveno podle: Stancheva, R., Sheath, R.G., Hall, J. D. (2012). Systematic of genus *Zygnema* (Zygnematophyceae, Charophyta) from Californian watersheds. *J. Phycol.* 48, 409-422 (2012).

Obr. 12: Upraveno podle: <http://www.buzzle.com/images/diagrams/spirogyra/direct-lateral-conjugation.jpg>

Obr. 13: Upraveno podle: <http://www.buzzle.com/images/diagrams/spirogyra/indirect-lateral-conjugation.jpg>

Obr. 14: Upraveno podle: Kadlubowska, J.Z. (1984). Conjugatophyceae I: Chlorophyta VIII: Zygnematales. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, Band 16., (Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H., Mollenhauer, D., eds), pp. 1-532. Gustav Fisher, Jena.

Obr. 15: Upraveno podle: Stancheva, R., Sheath, R.G., Hall, J. D. (2012). Systematic of genus *Zygnema* (Zygnematophyceae, Charophyta) from Californian watersheds. *J. Phycol.* 48, 409-422 (2012).

Obr. 16: Upraveno podle: Stancheva, R., Sheath, R.G., Hall, J. D. (2012). Systematic of genus *Zygnema* (Zygnematophyceae, Charophyta) from Californian watersheds. J. Phycol. 48, 409-422 (2012).

Obr. 17: Upraveno podle: Stancheva, R., Sheath, R.G., Hall, J. D. (2012). Systematic of genus *Zygnema* (Zygnematophyceae, Charophyta) from Californian watersheds. J. Phycol. 48, 409-422 (2012).

Obr. 18: Upraveno podle: Stancheva, R., Sheath, R.G., Hall, J. D. (2012). Systematic of genus *Zygnema* (Zygnematophyceae, Charophyta) from Californian watersheds. J. Phycol. 48, 409-422 (2012).

Obr. 19: Upraveno podle: Stancheva, R., Sheath, R.G., Hall, J. D. (2012). Systematic of genus *Zygnema* (Zygnematophyceae, Charophyta) from Californian watersheds. J. Phycol. 48, 409-422 (2012).

Obr. 20: Upraveno podle: Pichrtová, 2014 (Pichrtová, M., Kulichová, J., Holzinger, A. (2014). Nitrogen limitation and slow drying induce desiccation tolerance in conjugating green algae (Zygnematophyceae, Streptophyta) from polar habitats. PLOS ONE Vol. 9, No. 11 e 113137.)

Obr. 21: Upraveno podle: <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/48/Spyrogyra-bgiu.jpg>

Obr. 22: Upraveno podle: [http://www.algaebase.org/search/images/detail/?img\\_id=k0e578e96caf32838&sk=0](http://www.algaebase.org/search/images/detail/?img_id=k0e578e96caf32838&sk=0)