

Sinice

(Cyanobacteria, Cyanophyta, Cyanoprokaryota)

Český název sinice pochází ze slova “siný” = světle modrý, namodralý. Podobně všechny výše uvedené latinské názvy jsou odvozené od řeckého slova pro modrou barvu (*kyanós*) a taktéž anglický termín *bluegreen algae* vystihuje častou barvu sinic. Název Cyanophyta je pak vytvořeno podle nomenklatorických pravidel botanického kódu, zatímco Cyanobacteria odpovídá kódu prokaryotnímu.

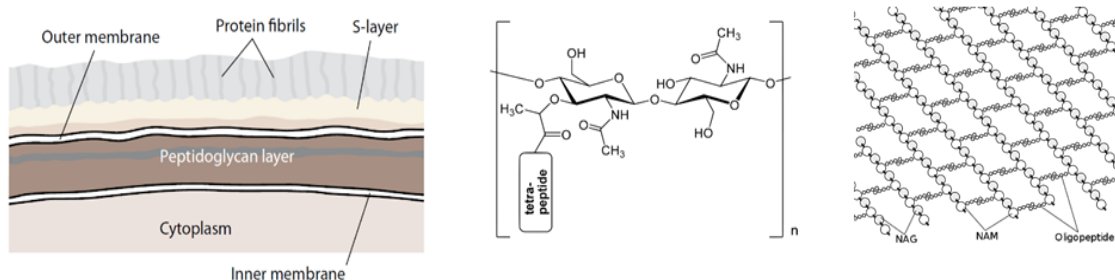
Sinice jsou **prokaryotní fotoautotrofní** organismy řazené mezi **gramnegativní bakterie** a tomu také odpovídá stavba buňky. Na rozdíl od eukaryotních buněk nemají sinice buněčné jádro, typické membránové kompartmenty (endoplasmatické retikulum, diktyozomy, vakuoly) ani cytoskelet. Naopak oproti ostatním bakteriím sinice **nikdy nemají bičíky**.

Zcela unikátním znakem pro sinice jakožto bakterie je schopnost **fotosyntézy rostlinného typu**, kterou provází produkce kyslíku, tzv. **oxygenní typ fotosyntézy**. Ta v drtivé většině případů probíhá na membránových váčcích zvaných **thylakoidy** uložených v cytoplasmě.

Struktura buněčné stěny

Buňky sinic mají **dvě plasmatické membrány** (vnitřní a vnější) a mezi nimi je uložena jako sendvič **buněčná stěna**. Ta je složená z **peptidoglykanu** a bývá zpravidla tlustší než u jiných gramnegativních bakterií. Nad ní následuje **periplasmatický prostor** a poté **vnější membrána** složená z **lipopolysacharidů**. Takto vypadá buněčný povrch u sinic, které nejsou schopné aktivního klouzavého pohybu (tzv. gliding). U sinic, které tento typ pohybu vykazují, je nad vnější membránou glykoproteinová **S-vrstva** a vrstva **oscilinových vláken** (více o jejich zapojení v pohybu viz dále). U některých sinic (například u *Synechococcus*) jsou na povrchu přítomné vláskovité **pili**, které zprostředkovávají trhavý pohyb (tzv. twitching).

Hlavní složkou buněčné stěny je peptidoglykan **murein**, kde cukernou složku tvoří střídající se N-acetylglukosamin a kyselina N-acetylmuramová spojené β -1,4-glykosidickou vazbou, které spolu vytváří nevětvený lineární polymer. Jednotlivé řetězce jsou pak mezi sebou propojeny pomocí oligopeptidů (z 3–5 aminokyselin), jež jsou připojené ke kyselině N-acetylmuramové, takže výsledkem je **3D síť**. Působením lysozymu se řetězec štěpí v místě glykosidické vazby. Podobně jako na jiné bakterie i na sinice působí antibiotika, například penicilin, který zabraňuje syntéze buněčné stěny.



NAG = N-acetylglukosamin, *NAM* – kyselina N-acetylmuramová

Mnoho sinic má více či méně vyvinutou **slizovou pochvu** složenou z extracelulárních polysacharidů, které aktivně vylučují z buňky. Sliz může plnit celou řadu funkcí, například **zabraňuje ztrátám vody**, **snižuje rychlost sedimentace** a **omezuje herbivorii** – řada bezobratlých herbivorů totiž buňky vysává, což pochva částečně zamezuje. Sliz rovněž slouží sinicím ke **klouzavému pohybu** nebo **spojování buněk do kolonií**. Slizová pochva může být homogenní, či lamelovaná, v některých případech může vytvářet na konci vláken čepičku (tzv. kalyptru). U některých sinic bývá slizový obal **zbarvený** přítomnými pigmenty (nejčastěji do žlutohněda), které odstiňují UV záření.

Stavba buňky

Uvnitř typické sinicové buňky jsou fotosyntetické membrány **thylakoidy**, na kterých sedí **fykobilizomy** (světlosběrné antény). Thylakoidy probíhají až na výjimky **samostatně koncentricky** uvnitř buňky. Dále je zde možné najít plynové měchýřky (aerotopy), karboxyzomy, granulky cyanofycinu, ribozomy, plazmidy a složitě vinutou kruhovou molekulu DNA.

Genom sinic

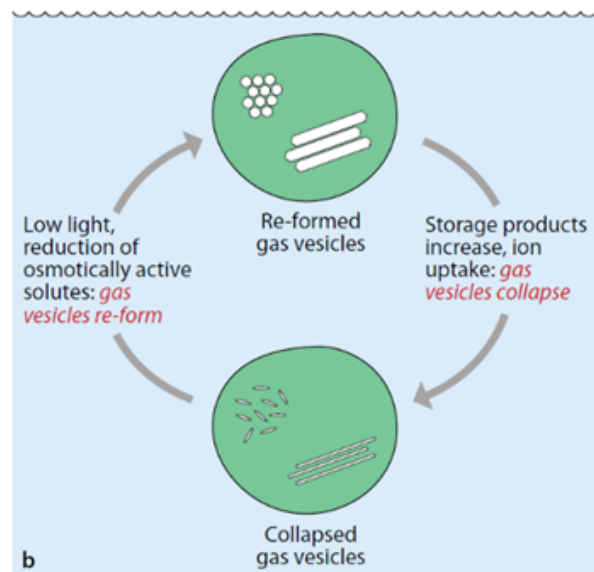
Genom je typický prokaryotní s **cirkulární** (kruhovitou) **molekulou DNA**, která je uložena volně v cytoplasmě (tzv. **nukleoid**). **Polyploidie** je častá u sinic, takže molekula DNA může existovat i v několika kopiích. Mohou obsahovat také **plasmidy**. Geny sinic jsou bez intronů a mají malé množství repetice, na rozdíl například u rostlin nebo živočichů. Jsou často uspořádané v operonech.

Aerotopy

Pro mnohé **planktonní** sinice je typická přítomnost tzv. **aerotopů** neboli **plynových měchýřků** (angl. *gas vesicles*). Jedná se o podlouhlé váčky obklopené **proteinovým obalem** (!), kterých je v buňce často velké množství a společně se sdružují do větších celků (na příčném řezu v TEM vypadají jako včelí plástev). Aerotopy jsou **propustné pro všechny plyny** rozpuštěné ve vodě, ale ne pro vodu samotnou. Je to velmi unikátní způsob, který buňku nadlehčuje (díky malé hustotě aerotopů) a umožňuje ji tak **vertikální pohyb** ve vodním sloupci. Planktonní sinice díky tomu dokážou dosáhnout hloubky s optimálním množstvím světla pro fotosyntézu a také získat potřebné živiny.

Cyklus aerotopů: Produkci aerotopů stimuluje především nízká intenzita světla. Pokud nastanou tyto podmínky, dojde k syntéze aerotopů a pomalému vynesení buňky směrem ke světlu. Ve chvíli, kdy je světla hodně, probíhá fotosyntéza rychleji a zároveň se zvyšuje koncentrace cukrů v buňce. To vyvolává zvýšený osmotický tlak, který vyfukuje aerotopy a způsobuje jejich kolaps. V důsledku tohoto kolapsu a vlastní balastní hmoty (zásobních polysacharidů) buňka klesá ve vodním sloupci. Ve větších hloubkách s nižším osvětlením jsou pak zásoby polysacharidů prodýchány, což umožňuje resyntézu aerotopů a cyklus se může opakovat. V některých případech se tento cyklus může přerušit (například kvůli silným aerotopům), čímž sinice zůstávají permanentně u povrchu a výrazně omezují světlo dostupné pro ostatní řasy, které jsou tak sinicemi vykompetovány. To je velmi častý případ sinic vodního květu.

Některé sinice (např. *Tolypothrix*, *Calothrix*, *Gloeotrichia*), mají aerotopy pouze v určité fázi životního cyklu, například v hormogoniích, které se tak mohou volně vznášet a efektivně rozšiřovat.



Zásobní látky

Sinicový škrob je zásobní polysacharid, který se nachází ve formě malých granulek mezi thylakoidy. Je to α -1,4-glukan, který je více podobný amylopektinové frakci škrobu zelených rostlin a glykogenu. **Cyanofycin** slouží jako zásobárna **dušíku**. Jedná se o polymer tvořený ekvimolárním množstvím **argininu** (Arg) a **aspartátu** (Asp), kdy polyaspartát tvoří páteř a arginin boční skupiny. V cytoplasmě se cyanofycin nachází ve formě zrn různého tvaru a velikosti, nebo se podílí na stavbě polárních zátek u heterocytů. Jako zásoba **fosforu** slouží granule **volutinu**, tj. polymerizovaného fosfátu. Sinice obecně

dokáží efektivně využít přítomnosti fosforu v prostředí, vytvořit z něj zásoby a poté je dlouho využívat. Dále v cytoplasmě mohou být přítomný **lipidové kapénky**.

Karboxyzomy

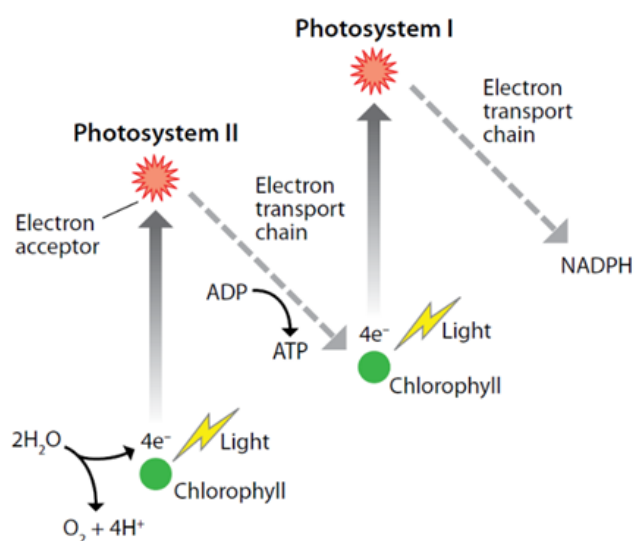
Karboxyzomy (angl. *polyhedral bodies*) jsou agregáty dvou enzymů: 1) **Rubisca** a 2) **karbanhydrázy**. Přijatý hydrogenuhličitanový aniont HCO_3^- je buňkou transportován ke karboxyzomům, kde je karbanhydrázou přeměněn na CO_2 , což je jediná forma, kterou dokáže Rubisco fixovat do organických látek. Karboxyzom je tedy **místo fixace uhlíku v buňkách sinic**. Karboxyzom je obehnan **proteinovou obálkou**, která pravděpodobně tlačí Rubisco do takové konformace, která preferuje jeho karboxylázovou aktivitu (vazbu s CO_2).

Fotosyntéza a pigmenty

Fotosyntéza u sinic probíhá zcela stejným způsobem jako u řas nebo vyšších rostlin – světelné reakce probíhají pomocí fotosystémů (I a II) a elektron-transportního řetězce na membránách thylakoidů, zatímco temnostní fáze je u sinic situována do cytoplasmy.

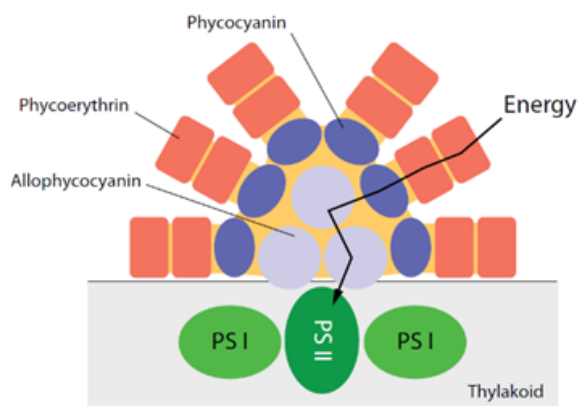
Hlavním fotosyntetickým pigmentem, který je zcela zásadní pro chod fotosyntézy, je u většiny sinic **chlorofyl a**, který absorbuje v **modré a červené části** viditelného spektra. Sinice rovněž obsahují různé doplňkové (akcesorické) pigmenty, nejčastěji **fykobiliny** a **karotenoidy**, ale některé i **chlorofyl b**. Pigmenty svojí přítomností ve světlosběrných anténách rozšiřují spektrum využitelného světla pro účely fotosyntézy. Všechny ve své chemické struktuře obsahují **konjugovaný systém dvojných vazeb**, jež interaguje se světlem a umožňuje přenos zachycené světelné energie rezonančním principem na další molekuly pigmentů až na finální molekulu, kterou je speciální pár chlorofylu *a* v reakčních centrech fotosystémů. Zde dochází k separaci excitovaného elektronu a k jeho předání na primární akceptor v rámci fotosyntetického řetězce.

Chlorofyl sinic se pravděpodobně vyvinul z prekursoru **bakteriochlorofylu**, který se v současné době nachází u různých jiných fotosyntetických bakterií, které jsou však anaerobní (např. zelené sírné bakterie, purpurové bakterie). Komparativními analýzami genomových sekvencí fotosyntetických bakterií se ukazuje, že **fotosystém I je původní formou** fotosystému. Druhý fotosystém byl podle jedné teorie získán z purpurových bakterií, podle druhé vznikl fotosystém II duplikací genového klastru a následnou divergencí přímo u sinic. Prapředci sinic využívali fotosystémy separátně, pravděpodobně v závislosti na podmínkách prostředí. Vznikem **manganového klastru** (Mn_4Ca) v rámci fotosystému II bylo umožněno využívat jako donor elektronů pro fotosyntetické reakce vodu, která byla pro sinice v okolním prostředí v nadbytku. Zároveň vedlejším produktem se stal plynný kyslík, který snadno difunduje ven z buňky. Tato evoluční událost pravděpodobně umožnila sinicím využívat fotosystém I a II v návaznosti na sebe, což vedlo ke zefektivnění fotosyntézy.



Fykobiliny

Fykobiliny jsou hlavní doplňkové pigmenty sinic, které jsou na rozdíl od ostatních pigmentů dobře **rozpuštěné ve vodě**. Svými absorpčními vlastnostmi dobře **vykřívají spektrum mezi píky chlorofylů a karotenoidů** (modrozelenou, zelenou, žlutou a oranžovou část). Mezi základní fykobiliny patří **fykoerythrobilin** a **fykocyanobilin**, které vznikají oxidativním rozštěpením tetrapyrrolového kruhu za vzniku lineární molekuly, která se napojuje na molekulu proteinu za vzniku protein-pigmentového komplexu zvaného **fykobiliprotein**. Existují tři typy: **fykoerythrin** (500–600 nm), který obsahuje fykoerythrobilin, a **fykocyanin** (550–650 nm) a **allofykocyanin** (600–675 nm), jejichž součástí je fykocyanobilin. Fykobiliproteiny jsou hexamery a jsou organizované v polokulovitých **fykobilizomech**, světlosběrných anténách, které jsou kotvené k membráně thylakoidů. Jejich jádro tvořené allofykocyaninem, zatímco paprskovitě vyběhající tyčinky fykocyaninem a fykoerythrinem. Fykobilizomy zachytávají světelné kvantum a předávají jej do reakčního centra fotosystémů I a II na speciální pár chlorofylu *a*. Sladkovodní sinice obsahují typicky více fykocyaninu, proto se jeví jako modrozelené, zatímco mořské více fykoerythrinu.



Sinice jsou schopné registrovat vlnové délky dopadajícího světla (jeho kvalitu) a podle převládající složky regulovat množství fykoerythrinu a fykocyaninu ve fykobilizomech. Pokud bude převládat modrozelené světlo, tak se zvýší zastoupení červeného fykoerythrinu, oranžové světlo naopak podporuje tvorbu modrozeleného fykocyaninu (allofykocyaninové jádro se nemění). Tomuto jevu se říká **chromatická adaptace** a představuje tak adaptivní strategii sinic v podmínkách, kde se může měnit kvalita světla. Fykobiliny umožňují sinicím žít i v relativně velkých hloubkách. Průchodem vody se intenzita světla zeslabuje nerovnoměrně, nejhlouběji proniká světlo mezi 500–600 nm, ve které fykobiliny absorbují (konkrétně fykoerythrin). Proto například buňky sinice *Synechococcus* z větších hloubek obsahují relativně více fykoerythrinu než buňky blízko u hladiny.

Karotenoidy

Karotenoidy jsou dalšími doplňkovými pigmenty mnoha sinic, které se nachází spolu s chlorofylem *a* uvnitř thylakoidních membrán. Mezi hlavní karotenoidy patří **β -karoten**, **zeaxantin** a specifické karoteny **echinenon** a **myxoxantofyl**, které u eukaryotických řas neznáme. Sinice také neobsahují lutein, velice běžný xantofyl u eukaryotických řas. U sinic jsou karotenoidy rovněž asociovány s ve vodě rozpustným proteinem zvaným **orange carotenoid protein (OCP)**. Pokud je buňka vystavená vysokým intenzitám fotosynteticky aktivního záření, váže se OCP protein na allofykocyaninové jádro fykobilizomu a zhasí přebytečnou energii, čímž tak pomáhá předcházet fotopoškození důležitých součástí fotosystémů.

Chlorofyly *b*, *d*, *f*

Chlorofyly *b*, *d* i *f* se od chlorofylu *a* strukturně liší jen přítomností jedné aldehydové skupiny, u jednotlivých typů v různé poloze. Pravděpodobně se všechny tyto formy vyvinuly z chlorofylu *a*. Pro některé sinice (*Prochloron*, *Prochlorococcus*, *Prochlorothrix*) je charakteristická přítomnost doplňkového pigmentu **chlorofylu *b*** a naopak **absence fykobilizomů s fykobiliny**. Chlorofyl *b* absorbuje také v modré a červené části spektra (s malým posunem „dovnitř“ oproti chlorofylu *a*) a je součástí světlosběrných antén, které se nachází v rámci thylakoidní membrány. Díky absenci fykobilizomů **mohou být thylakoidy přitisknuté k sobě a tvořit lamely**. Dříve byly sinice s

chlorofylem *b* sdružené do skupiny **Prochlorophyta**, ale na fylogenetických stromech vychází zmíněné tři rody na různých místech. Tedy se usuzuje, že schopnost syntézu chlorofylu *b* u nich vznikla nezávisle.

U sinice *Acaryochloris marina* je hlavním fotosyntetickým pigmentem **chlorofyl *d***, zatímco chlorofylu *a* obsahuje velmi málo a zároveň zcela postrádá fykobilizomy s fykobiliny. Chlorofyl *d* **nahrazuje speciální pár chlorofylu *a*** v reakčních centrech obou fotosystémů, což je velmi unikátní znak, jež nenajdeme u žádných jiných fotoautotrofních skupin. Rovněž je zajímavé, že pro svoji fotosyntézu využívá světlo, které je blízké **infračervenému záření** (far-red). U některých sinic se kromě chlorofylu *d* vyskytuje i **chlorofyl *f***, který absorbuje ještě v delších vlnových délkách (700–750 nm). Tyto zvláštní typy chlorofylů umožňují sinicím žít v místech, které jsou hodně zastíněné, například ve spodních vrstvách nárostů, kde převažují vlnové délky blízké IR. Také experimentálně byl prokázán zvýšený obsah chlorofylu *d* i *f* po vystavení sinice *Leptolyngbya* červenému světlu s vyšší vlnovou délkou.

Typy fotosyntetických aparátů

U většiny sinic probíhají thylakoidy **koncentricky na periferii buňky** a vzhledem k přítomnosti fykobilizomů **jsou nepřitištěné**. Tomuto převládajícímu typu se říká typ *Synechocystis*.

U primitivní sinice *Gloeobacter violaceus* nejsou thylakoidy vůbec vyvinuté, tudíž **fotosystémy s fykobilizomy** jsou lokalizované na **plazmatické membráně**, kde probíhá i mimo jiné i buněčná respirace. Nicméně plazmatická membrána je diferencovaná – je **invaginovaná** a v místech invaginací jsou umístěné pigmentové komplexy.

U sinic s chlorofylem *b*, jak již bylo zmíněno, jsou thylakoidy přitištěné a tvoří lamely.

Anoxygenní fotosyntéza

Některé sinice žijící v sírném prostředí s velmi nízkou koncentrací kyslíku (anaerobních podmínkách) jsou při dostatku světla schopné **fakultativní anoxygenní fotosyntézy**. Donorem elektronů je zde sulfan a produktem je elementární síra: $2\text{H}_2\text{S} + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + 2\text{S}^0 + \text{H}_2\text{O}$. Fotosystém II je přitom inaktivní. Příkladem je *Oscillatoria limnetica* z jezera Solar Lake na Sinaji (Izrael), kde během zimy silnou stratifikací vzniká u dna anaerobní prostředí s vysokou koncentrací sirovodíku. Tehdy sinice přepíná na anoxygenní fotosyntézu, při které je vznikající síra vylučována ven z buněk a vytváří nápadné granulky na povrchu vláken. Při jarním míchání vody se celý vodní sloupec prosytí kyslíkem a sinice přepne na oxygenní fotosyntézu. To jí poskytuje obrovskou výhodu a je v takovém prostředí dominantním primárním producentem.

Heterotrofní růst

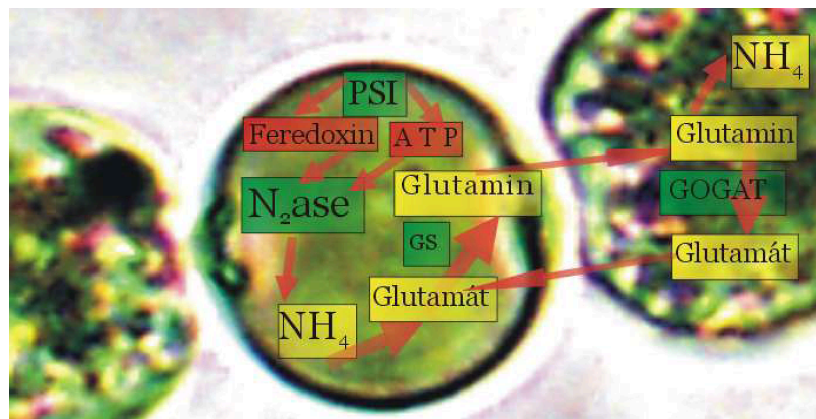
Všechny známé sinice jsou schopné fotosyntézy, ale některé rovněž dokážou růst **heterotrofně bez přítomnosti světla**. Potřebují však, aby v médiu bylo dostatečné množství organických látek (například cukrů, glycerolu nebo aminokyselin).

Fixace vzdušného dusíku

Je to **energeticky velmi náročný** proces. K rozbití pevné trojně vazby mezi atomy dusíku je potřeba dodat 16 ATP. Výsledkem je **2x amonný iont**, který je možné zabudovat do organické hmoty. Fixovat vzdušný dusík je výhodné v prostředí, kde je dusík limitující – hlavně v moři (ve sladkých vodách je limitující spíše fosfor). Pokud jsou sinice v prostředí, kde je dostatek dusíkatých zdrojů (NH_4^+ nebo NO_3^-), tak fixovat nebudou. Kromě sinic jsou schopné fixovat dusík hlízkové bakterie, ale žádný eukaryot to sám nezvládne. Je to **globálně zcela zásadní proces**, který umožňuje chod celých ekosystémů.

Fixace probíhá pomocí enzymů, které se nazývají **nitrogenázy** (I a II). Nitrogenáza I (Fe protein) dodává elektrony nitrogenáze II (Mo-Fe protein), kde dochází k vlastní fixaci. Nitrogenáza I získává elektrony z redukováného ferredoxinu, který vzniká v rámci fotosyntetického elektrontransportního řetězce. **V aerobním prostředí jsou tyto enzymy zcela inaktivovány**, je tedy potřeba nějakým způsobem omezit přítomnost kyslíku: prostorově, časově nebo jinak.

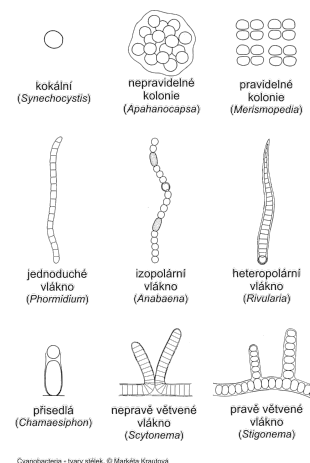
- 1) **Prostorové oddělení:** pomocí **heterocytů**. Mají velmi silnou buněčnou stěnu, která zpomaluje difúzi kyslíku do buněk. Diferencují se z vegetativních buněk. Vůbec **nemají fotosystém II**, na němž probíhá produkce O_2 , ale PSI je přítomen a umožňuje fotofosforylace k tvorbě ATP. Neprobíhá zde tvorba asimilátů, tudíž je potřeba organické látky do heterocytu dopravovat ze sousedních vegetativních buněk skrz póry v polárních těliscích. Ty jsou pak respirací přeměněny na ATP a redukční ekvivalenty. Respirace dále snižuje koncentraci kyslíku v heterocytech. Jsou různých tvarů, velikostí a mohou být umístěny interkalárně nebo na bázi vlákna. Vzniklé amonné ionty jsou zde vázány do glutaminu a v této formě transportovány do vegetativních buněk. V heterocytech rovněž nejsou přítomny karboxyzomy ani enzym Rubisco. Při nedostatku dusíkatých zdrojů v prostředí se začne hromadit intermediát Krebsova cyklu – 2-oxoglutarát, který se podílí na diferenciaci heterocytů.



- 2) **Časové oddělení:** fotosyntéza ve dne, **v noci fixace dusíku**. Večer se degradují fykobilizomy, vypne se fotosystém II a zastaví se produkce kyslíku. Rychle se nasyntetizuje nitrogenáza, přes noc se fixuje vzdušný dusík. K ránu se spustí PSII, kyslík se začne produkovat, nitrogenáza degraduje, znovu se nasyntetizují fykobiliproteiny, zrychlí se PSII a přes den probíhá fotosyntéza. Například u sinice *Synechococcus*.

- 3) Jiné sinice fixují dusík v anaerobních podmínkách, například ve spodních vrstvách nárostů, kde je kyslíku malé množství.

- 4) **Kombinace:** některé vláknité mořské sinice (*Trichodesmium*, *Katagnymene*) mají specializované buňky zvané **diazocyty**, které tvoří ve vlákně zóny o 2 až 30 buněk za sebou. Jsou méně zrnité, ale jinak nejsou moc poznat. A právě ty obsahují **nitrogenázy** (→ prostorové oddělení). Zároveň k fixaci dusíku v těchto buňkách dochází kolem poledne, kdy je produkce kyslíku zeslabena a zhasací mechanismy kyslíku naopak posíleny (respirací, Mehlerovou reakcí → časové oddělení). Buňky totiž obsahují standardně fotosystém II produkující kyslík, takže fixace dusíku je možná jen v určitých časových intervalech.



Morfologie sinic

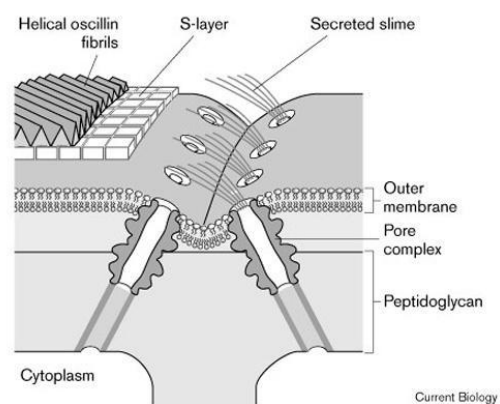
Sinice mohou být **kokální**, žijící jednotlivě, případně ve slizových koloniích, nebo **vláknité** (vlákno = trichom). Komunikaci a transport látek mezi buňkami umožňují malé póry zvané **mikroplasmodesmata**. Pomocí slizu se mohou buňky spojovat do různě tvarovaných kolonií (*Microcystis*), případně vlákna do svazů (*Microcoleus*).

Některé vláknité sinice se mohou i větvit, přičemž rozlišujeme: 1) **nepravé větvení** – vlákno se rozpůlí ve dvě, přičemž každé pokračuje vlastním směrem. Jsou spojené slizovou pochvou, ale nejsou spolu spojené přímo.

U rodu *Tolypothrix* jedno vlákno uhne z původní směru a druhé vytvoří heterocyt a dál již neroste, u rodu *Scytonema* se po přerušení spojení vyhybají do strany obě vlákna.; 2) **pravé větvení** – změna roviny dělení buněk o 90° (*Hapalosiphon*, *Stigonema*); je to to morfologicky nejsložitější, co bakterie umí – zvládá to jen jedna skupina sinic.

Pohyb

Sinice se mohou pohybovat vertikálně ve vodním sloupci **pomocí aerotopů** a jednak **aktivním klouzavým pohybem** po pevném substrátu, kterému se říká **gliding**. Je to pohyb charakteristický pro vláknité sinice, je rovnoměrný a poměrně pomalý – rychlost u rodu *Oscillatoria* byla naměřena zhruba 600 $\mu\text{m/s}$. Pohyb je umožněn **sekrecí slizu** přes speciální **póry**, které se nachází v místě příčných přepážek mezi buňkami v jedné, nebo více řadách po celém obvodu na obou stranách přepážky. Skládají se z tubulární části, která vychází z cytoplasmy, a vlastního póru, který ústí na povrchu v určitém úhlu. **Koordinovanou sekrecí**



slizu z pórů jedné strany septa je dosaženo **klouzavého pohybu** vpřed, případně vzad. **Uspořádání oscillinu udává rotaci** vláknů při pohybu, pokud jsou rovnoběžně se směrem pohybu, tak nerotují (*Phormidium*), pokud jsou orientovány šikmo, tak mohou rotovat po směru nebo proti směru hodinových ručiček (*Oscillatoria*, *Anabaena*). U sinice *Synechocystis* byl pozorován trhavý pohyb po substrátu pomocí výrůstků na buněčném povrchu (pili), které mění svoji konfiguraci. Je rovněž poměrně pomalý (2 $\mu\text{m/s}$) a označuje se termínem **twitching**.

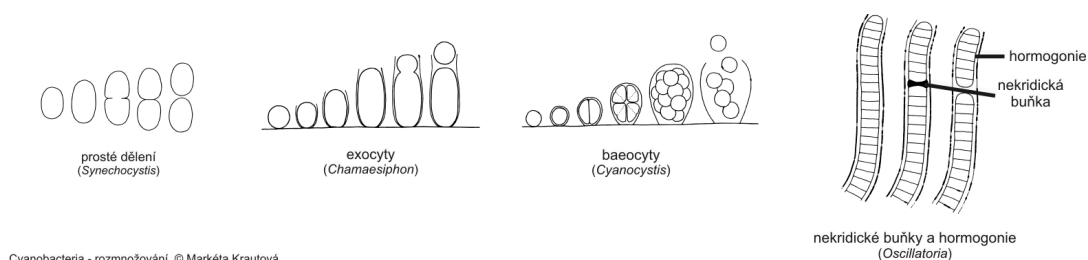
Rozmnožování

Pohlavní rozmnožování u sinic vůbec neprobíhá, jediná výměna DNA probíhá pomocí HGT. Zhruba 10–16 % genů získaly sinice pomocí HGT – buď přes plazmidy nebo **transdukci** přes cyanofágy. **Cyanofágové** během své reprodukce v hostitelské buňce mohou inkorporovat do svého genomu sinicové geny a přenést je do dalšího hostitele (tzv. **transdukce**). Tyto geny mohou rovněž ve virech podléhat evoluci a vrátit se pak do hostitelských buněk v modifikované podobě, což zvyšuje genetickou diverzitu hostitele. Výsledkem toho je, že sinice netvoří žádný krásný fylogenetický strom, ale anastomózy mezi jednotlivými větvemi, které odpovídají jednotlivým HGT událostem.

Dělení buněk probíhá tvorbou příčné přehrádky, která vrůstá po celém obvodu buňky ve směru od obvodu do nitra buňky (= **centripetálně**). Ve většině případů tak vznikají dvě stejně velké dceřiné buňky (*Synechococcus*, *Cyanothece*). U některých rodů je dělení organizované ve dvou rovinách, čímž vzniká placatá kolonie (*Merismopedia*). U jiných je dělení neorganizované a buňky zůstávají spojené slizem (*Microcystis*). U dalších sinic dochází k asymetrickému dělení buněk. Z jedné velké buňky se na jednom konci odškrubují drobné kulovité buňky zvané **exocyty** a uvolňují se po protržení apikální části buněčné stěny (*Chamaesiphon*). Jiné se rozmnožují pomocí **nanocytů**, velmi malých buněk,

kteřé se dělí tak rychle, že nestihnou vyrůst (*Aphanothece*). Některé kokální sinice se rozmnožují pomocí **beocytů**, drobných kulovitých buněk, které vznikají mnohonásobným dělením mateřské buňky a zůstávají ve společné mateřské buněčné stěně až do jejího roztržení (*Chroococcidiopsis*).

Vláknité sinice se často rozmnožují krátkými vlákny, kterým se říká **hormogonie**. Vznikají tak, že v jednom místě vlákna vznikne tzv. **nekridium/nekrotická buňka**, která spáchá programovanou buněčnou smrt. V tomto místě dojde k přerušení vláken, čímž vznikají hormogonie. Jsou relativně malé, lehké, snadno se šíří a sami jsou také schopné glidingu. Postupně dorůstají do velikosti původního vlákna. Některé také obsahují aerotopy. U některých sinic se tvoří hormogonie z celého vlákna (*Oscillatoria*), zatímco u jiných se vytváří na vrcholku vláken (*Petalonema*). Hormogonie vykazují pozitivní fototaxi, která je důležitá pro kolonizaci osvětlených biotopů fotoautotrofními organismy.



Sinice z řádu Nostocales jsou kromě heterocytů také schopné tvořit **akinety**, odpočívající stádia. Vytvářejí se na konci sezóny a slouží k přežití nepříznivých podmínek prostředí, v našich podmínkách většinou zimy, ale může to být i období sucha. Akinety jsou často větší než vegetativní buňky, vznikají diferenciací vegetativních buněk, nebo splýváním několika. Mají **velmi silnou buněčnou stěnu** a jsou **plné zásobních látek** (sinicového škrobu, cyanofycinu) a zároveň u planktonních zástupců u nich dochází ke snížení počtu aerotopů. Stimulem pro jejich tvorbu může být nízká teplota nebo snížená dostupnost fosforu v prostředí. Akinety jsou relativně těžké a padají do sedimentů, kde počkají na vhodnější podmínky (i 80 let). V našich podmínkách je signálem ke **klíčení teplota stabilně nad 10 °C**. Během něj se spotřebovávají zásobní látky a z akinety začne vznikat nové vlákno.

Evoluce sinic

Sinice jsou z evolučního hlediska velmi starou skupinou, která již **vyčerpala svůj evoluční potenciál**. Vytvořily všechny možné morfologie, jichž jsou v rámci své buněčné architektury schopné vyvinout, a proto recentní sinice vypadají stejně jako ty prekambrikové, např. *Paleolyngbya* je velmi podobná dnešnímu rodu *Lyngbya*, podobně zde najdeme sinice podobné rodům *Spirulina* nebo *Chroococcus*. Velmi pravděpodobně se však nejedná o tytéž organismy. Říká se tomu **statická evoluce**. Je to tím, že jsou to prokaryotické organismy a ty mají obecně jednodušší buněčnou organizaci, menší genom, a proto nejsou schopné vytvářet složitější mnohobuněčná těla.

První paleontologické nálezy pocházejí z doby před 3,5 miliardami let. Jde o vláknité typy, které připomínají vlákna recentních sinic rodu *Oscillatoria*. Tzv. **zlatý věk sinic** datujeme do doby před **2,5–0,6 mld. let**, tzn. až téměř na konec prekambria. V tomto období byly sinice dominantními organismy a svým působením zcela **změnily složení atmosféry** při tzv. **Great Oxidation Event** (2,5 mld. let). Jedná se o událost, kdy stoupla relativně stabilně koncentrace kyslíku a atmosféra se tak od té doby stala aerobní. Organismy, které byly doposud pouze anaerobní, se musely buď přizpůsobit nebo vyhynout. Zpočátku se produkovaný kyslík při fotosyntéze spotřebovával na oxidaci železitých sloučenin, kterých bylo v tehdejší oceánu velké množství, a až poté se začala koncentrace v atmosféře zvyšovat. Současně ubývalo methanu, který se působením kyslíku oxidoval na CO₂ a vodu a také CO₂ byl během fotosyntézy značně spotřebováván. Oba tyto plyny jsou hlavními skleníkovými

plyny (methan je dokonce silnější) a v důsledku jejich úbytku došlo ke globálnímu zalednění – **Snowball Earth** (Huronské zalednění). Podle odhadů trvalo až 300 milionů let a skončilo až masivní sopečnou činností, po níž nastoupila evoluce eukaryotického života.

Mezi nejstarší nálezy patří fosilní **stromatolity**. Jedná se o mnohaleté kolonie mělkých moří, které dosahují i makroskopických rozměrů a v době prekambria byly velmi hojné. Stromatolity přirůstají po vrstvách, střídáním organické a anorganické vrstvy. Organická vrstva je tvořená sinicemi a různými typy heterotrofních bakterií a anorganická sedimentovaným materiálem, který se přes noc zachytil ve slizových pochvách bakteriálních organismů. Následující den tuto vrstvu sedimentu sinice a bakterie přerostly a vytvořily vrstvu organického materiálu. Pod elektronovým mikroskopem je pak na tenkém výbrusu vidět **laminace, která odpovídá jednotlivým dnům**. Pokud se vezme v úvahu, že stromatolity rostou směrem za sluncem (zima x léto), tak z toho lze spočítat, kolik rok měl tehdy dní (před 1 mld. měl rok 435 dní). Stromatolity vymizely pravděpodobně s rozvojem herbivorních měkkýšů, kteří je prostě sežrali. Současné stromatolity jsou na místech, kde je predace silně omezená – nejznámější je **Shark Bay** v západní Austrálii, kde je extrémně slané prostředí. Další jsou na **jižní Floridě** a **Bahamách**, kde jsou až dvoumetrové stromatolity tvořené sinicí *Schizothrix*. Zde jsou zase silné vodní proudy.

Zvýšená koncentrace kyslíku v atmosféře sebou přinesla **tlak na tvorbu heterocytů**, protože nitrogenázy v oxygením prostředí přestávají fungovat. Uvnitř heterocytů je koncentrace O_2 tak nízká, že ji nitrogenáza už v pohodě zvládne. **Vznik heterocytů byla tedy evoluční nutnost**.

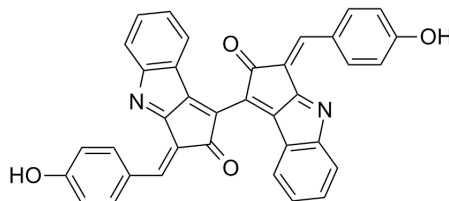
V současné době se zdá, že nejbližší volně žijící sinicí primárním plastidům je *Gloeomargarita lithophora*. Zajímavé je, že je to **sladkovodní** linie, a tak se usuzuje, že k primární endosymbióze mohlo dojít ve sladkovodním prostředí.

Ekologie sinic

Rozšíření sinic

Sinice žijí v podstatě všude, jsou **ubikvitní**. Jsou převážně sladkovodní, ale taky mořské a obývají i řadu **extrémních biotopů** – polární oblasti, slaniska, srst ledních medvědů a lenochodů, jsou součástí půdních krust na pouštích, a najdeme je i v horkých pramenech nebo v biotopech s velmi vysokým pH (nejdou jen na extrémně kyselých lokalitách). Úspěšná kolonizace spočívá v tom, že jsou schopné přežít i za **nízké světelné intenzity** (díky fykobiliproteinům), jsou **fenoplastické** (stejná genetická informace, ale v různých prostředích vypadají jinak) a produkují **toxiny**. V moři jsou převážně druhy **pikoplanktonní** – malé a kulovité, protože tím získávají největší povrch ku nejmenšímu objemu.

Epilitické sinice – hlavně ty aeroterestrické, žijí někde na skalách, kde jsou vystaveny vysokým dávkám slunečního záření. Sinice mají historicky nejdelší zkušenost s ochranou proti UV záření – k tomuto účelu jim slouží 1) **mykosporinu podobné aminokyseliny** (MAA), které jsou bezbarvé a nachází se uvnitř buňky nebo 2) **pigmenty** vylučované do slizových pochev. Jedná se zejména o **scytonemin**, indolový alkaloid, který vzniká kondenzací tryptofanu a fenylpropanu. Jeho přítomností se zbarvují **pochvy** především **vláknitých sinic do žlutohněda**. Uvádí se, že scytonemin je odolný k degradaci, a tudíž může sloužit jako indikátor prostředí, které byly vystavené vyšší míře UV záření.



Endolitické sinice – žijí uvnitř kamenů (většinou **křemenů**, které jsou průsvitné), žijí těsně pod jejich povrchem. Pověstná je tím sinice *Chroococcidiopsis*, která je zároveň součástí výzkumu o tom, jak osídlit Mars. Na poušti tato sinice roste pod průsvitnými kamínky nebo v dutinách, kde se jednak sráží vlhkost a zároveň sem dopadá zeslabená intenzita UV záření.

Sinice půdních krust – produkcí slizu se částčky půdy slepují dohromady, půda se stabilizuje a je **odolnější vůči erozi**. Zároveň tyto krusty **lépe zadržují vodu**, čímž zároveň zamezují oteplování povrchu. Nitrogenující sinice půdních krust navíc krusty **obohacují o zdroje dusíku** (po odumření buněk jej mohou využít další organismy). Například *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Scytonema*, *Calothrix*, *Chroococcidiopsis*, *Microcoleus*, *Aphanocapsa*. Součástí půdních krust jsou ale i další organismy – mechy, lišejníky, řasy, houby a další bakterie.

Termofilní sinice – žijí v blízkosti horkých pramenů (oblasti s vulkanickou aktivitou). Vyráží teplotu i 70-73 °C, na což musí být proteiny patřičně adaptované (*Phormidium*, *Synechococcus*). *Mastigocladus laminosus* má ubikvitní rozšíření, žije ve všech horkých pramenech, například v Yellowstoneu nebo v Karlových Varech (geograficky podmíněné rozšíření).

Halofilní sinice – osidlují slaná jezera, zátoky Mrtvého moře a hypersalinní sirné prameny. Často zde roste vláknitý *Microcoleus chthonoplastes* a jednobuněčná *Aphanothece halophytica*. Osmoregulaci zajišťuje produkce osmoticky aktivních látek.

Polární sinice – rostou mezi krystalky ledu na ledovém štítu Grónska, jsou primárními kolonizátory ledovcových morén. V tundře a v polárních půdách jsou hlavním zdrojem dusíku a uhlíku v letních měsících. Na dně některých antarktických jezer tvoří sinice povlaky s tloušťkou až 90 cm.

Eutrofizace

Eutrofizace je pojem pro obohacování vod o živiny, zejména dusík a fosfor. **Dusík** se dostává do vodních toků splachem z polí, **fosfor** spíše s průmyslovým odpadem a nedostatečně vyčištěnou odpadní vodou z domácnosti. Hromadění těchto látek v nádržích má za následek tvorbu společenstev zvaných **vodní květy**, které jsou často tvořené jen jedním nebo několika druhy o obrovské koncentraci buněk. V našich podmínkách je tvoří především druhy rodu *Microcystis*, *Dolichospermum*, *Aphanizomenon*, *Planktothrix* ale i další, jejichž pobyt u hladiny umožňují **aerotopy**. Tyto sinice jsou často schopné i fixace dusíku, a navíc dokáží **fosfor a dusík efektivně skladovat**. V našich podmínkách se vodní květ projevuje zejména v letním období a vytváří hygienické problémy na koupalištích a přehradách, které byly původně určeny jako zdroje pitné vody. Vodní květ lze pravidelně vidět třeba na Orlíku, na Slapech. Typické jsou tyto problémy také pro chovné rybníky například na Třeboňsku, do kterých rybáři sypou velké množství živin pro co největší produkci kaprů. V létě na nich vzniká vodní květ, klesá koncentrace kyslíku a rybám je proto potřeba vodu probublávat.

Na jaře, když už teplota neklesá **pod 10 °C**, vyklíčí z akinet vlákna. Sinice se začnou pomalu množit a hromadit fosfor. V letních měsících, kdy je velké množství biomasy ve fytoplanktonu a intenzita světla je zeslabena, postupně dochází pro fotoautotrofní organismy zdroje dusíku, což je čas, kdy sinice díky schopnosti vázat vzdušný dusík získají na vrch. Pomocí aerotopů se dostanou k hladině, namnoží se a zastíněním vykompetují ostatní řasy. Ideální jsou vody stojaté, teplé, které se nepromíchávají a vertikální cirkulace je tak znesnadněna. Cyklus aerotopů se přeruší – aerotopy mohou být hodně silné. V plném rozvoji vytváří vodní květ hustý koberec u břehů a v klidných zálivech. Navíc jsou tyto sinice často toxické pro své vlastní predátory, takže je nechťejí žrát. Tento stav ale může trvat jen krátkodobě, protože je tam takové množství biomasy, že jednou v noci (druhá půlka srpna) se respirací prodýchá veškerý kyslík a nastane **kolaps vodního květu**; více než 98 % buněk odumře a začne se hromadně rozkládat, vznikne **anoxické prostředí**, které zabije i ryby. Sinice pak ve formě odpočívajících stádií (akinet) přežívají zimní období. Vodní květy mohou být i v brakické nebo mořské vodě (*Nodularia*, *Trichodesmium*). Například na Baltu, kde je mělká voda a ústí sem hodně řek, vytváří vodní květy *Nodularia spumigena*.

Cyanotoxiny (více viz Biochemie)

Sinice je produkují proti svým vlastním **herbivorům**. Jsou to také **alelopatické** látky, nějakým způsobem negativně ovlivňují růst jiných organismů. V případě vodního květu jsou tam nakonec sinice v podstatě samy. Sinice nemusí toxiny produkovat, liší se to populace od populace. Cyanotoxiny

představují i velký problém pro člověka, zejména pro vodní tělesa, ze kterých se získává pitná voda. Cyanotoxiny lze podle chemické struktury rozdělit do čtyř základních skupin:

- 1) **lipopolysacharidy** – jsou složkou vnější membrány; u citlivějších jedinců mohou vyvolávat alergické reakce (podráždění kůže)
- 2) **alkaloidní neurotoxiny** – interferují s přenosem nervového vzruchu; například anatoxin, aphanotoxin nebo saxitoxin.
- 3) **alkaloidní hepatotoxiny** – působí negativně na jaterní buňky; cylindrospermopsin
- 4) **peptidické hepatotoxiny** – peptidy složené z několika aminokyselin, patří sem zejména microcystiny a nodularin.

Symbiotické interakce

Především **nitrogenující sinice** (zejména *Nostoc*) vstupují do různých symbiotických interakcí.

- **lišejníky** – sinice může být přímo fotobiontem nebo slouží jen k fixaci vzdušného dusíku. Například *Collema* (huspeník) nebo *Peltigera praetextata* (hávnatka obetkaná) mají *Nostoc* jako svého fotobionta. U druhu *Lobaria pulmonaria* a zelených hávnatek žije symbiotický *Nostoc* v komůrkách zvaných **cephalodia**, kde pomáhá vázat vzdušný dusík. Rod *Peltula* má sinici *Chroococcidiopsis*, je to poměrně extremofilní lišejník podobně jako jeho fotobiont.
- **houby** – *Geosiphon pyriforme* ze skupiny Glomeromycota vytváří v rámci mycelia hruškovité útvary, ve kterých žije vnitrobuněčně dusík fixující *Nostoc*. Tomuto vztahu se říká **endocyanóza**. Je to poměrně vzácná houba, u nás se snad vůbec nevyskytuje.
- **vyšší rostliny** – většina **hlevíků** a pár druhů **játrovek** (například *Blasia*) mají sinici *Nostoc* ve specializovaných dutinkách uvnitř stélky. U **kapradiny** *Azolla* jsou na jejích lístcích patrné tmavé skvrnky, které ukrývají dutiny s nostokem. Tato kapradinka se někdy pěstuje v asijských zemích na rýžových polích v asijských zemích a díky symbiotické sinici zde figuruje jako dusíkaté hnojivo. Společně s ní se zde také chovají kachničky, které žerou plevel, hmyz a částečně i kapradinu. Kachničky produkují odpad – dusičnany, fosforečnany, které pak využívá rýže společně s dusičnany, které se do vody dostávají po degradaci azolly. Přitom je důležité hospodářství naplánovat tak, aby k degradaci došlo při odnožování rýže. Toto je příklad ekologického systému hospodářství, který funguje již ode dávna a v současnosti existuje větší tendence k jeho návratu. **Cykasy** mají povrchové **korálovité kořeny**, na jejichž průřezu je patrná zelená vrstva N-fixující sinice, nejčastěji jde o *Nostoc*, ale může zde být i *Anabaena* (*Cycas revoluta*) nebo *Calothrix* (*Encephalartos hildebrandtii*). U tropické rostliny *Gunnera chilensis* je *Nostoc* přítomný ve slizových žlázkách na stonku nebo řapících. Také kořeny **epifytických orchidejí** mají symbiózu s dusík fixujícími sinicemi (*Acampe papillosa*, *Phalaenopsis amabilis* a *Dendrobium moschatum*).
- **řasy** – u celé řady existuje symbiotický vztah mezi řasou a sinicí: u **obrněnky** *Ornithocercus*, *Histioneis* či *Sinophysis*, **haptofyta** *Braarudosphaera bigelowii* jsou sinice přítomné ve formě tzv. **spheroid bodies** podobně jako u brakických a sladkovodních rozsivek *Epithemia* nebo *Rhopalodia*. Také mořské rozsivky, například *Hemiaulus*, *Rhizosolenia* nebo *Chaetoceros* mají symbiotické sinice, například *Richelia intracellularis* nebo *Calothrix rhizosoleniae*.
- **živočichové** – **sumky** rodu *Didemnum* žijí v symbióze se sinicí *Prochloron*. Celá kolonie má společnou kloaku, jejíž celý vnitřní prostor je obalený buňkami sinice. Když pak larvy prolézají kloakální dutinou, nabalí na sebe sinici a mohou s ní putovat. Zdá se ale, že symbiózy mohou vznikat i de novo.

Pěstování (více viz Biochemie)

Sinice *Arthrospira* se pěstuje ve velkém a vyrábí se z ní **potravinové doplňky**. Byla sbírána již Aztéky pod sopkou Popocatepetl v Mexiku anebo v Africe domorodými kmeny blízko jezera Čad (koláče dihé).

Význam sinic

- Sinice byly první organismy, které začaly produkovat na naší planetě kyslík. Jejich působením následně došlo k převratnému přechodu z anaerobní atmosféry v aerobní, a tím **přispěly ke vzniku eukaryot**, které začaly využívat více efektivního aerobního dýchání.
- První plastidy vznikly ze sinic. **Endosymbiotickými událostmi** došlo ke vzniku **celé řady eukaryotických linií** včetně suchozemských rostlin. Sinice i nadále vystupují v řadě **mutualistických interakcí**, a to převážně jako fixátoři atmosférického dusíku.
- Sinice jsou i výrazný **geologický činitel**. Pro naše území má největší význam tvorba **travertinu**. Jde o to, že srážení rozpuštěných solí (vápenatých a železitých) z minerálních vod závisí na teplotě a koncentraci CO₂. Sinice jsou schopné v těchto minerálních vodách žít. Jejich fotosyntézou se ve vodě sníží koncentrace CO₂, soli se vysráží a vzniká hornina travertin

Systematika a klasifikace

Jejich taxonomie je velmi problematická (např. neexistuje dosud rozumná definice druhu). Navíc chybí důkladnější floristický průzkum tropických oblastí, a proto neexistují jednotné odhady četnosti jejich taxonů, ale v současné době je popsáno víc než 320 rodů s 2700 druhy.

Někteří autoři se domnívají, že sinice vůbec druhy nemají (není mezi nimi ostrá hranice). Další říká, že sinice mají relativně málo druhů. Jiný názor zastává, že sinice mají tisíce druhů. Dříve se třídily sinice do 5 řádu, nicméně monofyletické jsou jen ty s pravým větvením. Zdá se, že události Great Oxidation Event těsně předcházely vznik mnohobuněčnosti. V tzv. zlatém věku se sinice diverzifikovaly do mnoha linií.

řád: Gloeobacterales

- *Gloeobacter violaceus* – nejprimitivnější sinice, podle sekvencí pro 16S RNA vychází na bázi fylogenetického stromu. Nemá vůbec vytvořené thylakoidy, fotosystémy a fykobilizomy jsou na lokalizované cytoplasmatické membráně, která je místy invaginovaná. Roste epiliticky na vápencových skalách ve Švýcarsku.

řád: Synechococcales

- *Synechocystis* – jednotlivé **kulovité** buňky, sladkovodní i mořské. U nás se vyskytuje v planktonu nádrží se zvýšenou koncentrací živin. Buňky jsou velmi malé, mají kolem 5 µm.
- *Synechococcus* – jednotlivé **oválné** buňky, sladkovodní i mořské a velmi malé (pod 3 µm). *S. lividus* je **termofilní** organismus (zvládá až 72 °C, což je teplotní rekord mezi fotoautotrofními organismy), patří ale spíš do rodu *Thermosynechococcus*. Mořské druhy *Synechococcus* jsou spolu s rodem *Prochlorococcus* dominantní součástí **pikofytoplanktonu** (<1 µm) tropických subtropických moří, kde je velký nedostatek živin, zejména dusíku a železa (tzv. oceanické pouště). Jsou to **významní primární producenti**, kteří se podílí až z 20 % na globální primární produkci oceánů. Proč zde dominují? Je to proto, že mají schopnost nitrogenace a také jsou malé a ve vodním sloupci téměř neklesají. V současnosti se odhaduje, že počet buněk na v oceánu může být i 10²⁶, což z něj činí jeden z nejhojnějších organismů na světě.
- *Prochlorococcus marinus* je pikoplanktonní kulička, tvoří dominantní složku fytoplanktonu v tropických a subtropických mořích v oceánických pouštích společně se *Synechococcus*. Fykobilinové světlosběrné antény nahrazuje **chlorofyl b**.
- *Prochloron didemni* je kokální, žije v symbióze se **sumkami rodu *Didemnum***, ve kterých se nachází hlavně v tkáních kolem kloakální dutiny. Byl nalezen i ve stromatolitech a pravděpodobně dokáže žít i volně. Je to relativně mladá linie. Dokáže zřejmě žít volně, cestovat vodními proudy a hledat nové hostitele. Nové larvy už mají ve vínku svůj prochloron. Uvnitř buňky se nachází typicky rozšířený thylakoid.

- *Acaryochloris marina* – nemá chlorofyl *a*, v centru fotosystémů má molekulu **chlorofylu *d*** – umožňuje jí to fotosyntetizovat v blízkosti infra-red záření → vytváří biofilmy, kde může být nedostatek viditelné záření, ale dostatek infra-red. Najdeme ji například v asociaci s pláštěnci nebo ruduchami, díky čemuž byla přítomnost chlorofylu *d* těmto řasám dlouho přisuzována.
- *Aphanocapsa* – kulovité buňky uložené nepravidelně v bezbarvém slizu. Velmi podobným rodem je *Aphanothece*, který má ale buňky v koloniích oválné.
- *Limnococcus* – buňky uložené ve společném slizu, buď jednotlivě nebo ve dvou- až čtyřbuněčných klastrech. Vyskytuje se v planktonu různých typů vodních nádrží. Nejhojnějším zástupcem je *L. limneticus*.
- *Merismopedia* – kulaté buňky seskupené do velice **pravidelných destičkovitých kolonií** (má dvě roviny dělení). Žije ve fyto-bentosu, destičkovitá morfologie je výborně přizpůsobená ke kompetici o prostor a světlo.
- *Pannus* – koloniální sinice bez aerotopů, která má vzhled roztrhaného hadru. Je poměrně vzácná.
- *Chamaesiphon* – **přisedlá heteropolární** sinice s asymetrickým dělením. Na jednom konci je buňka přirostlá k substrátu a na druhém se oddělují drobné dceřiné buňky (**exocyty**). Tento rod má mnoho druhů, z nichž všechny žijí jako epifyty nebo epilyty v čistých vodách. Žijí jednotlivě nebo vytváří menší kolonie.
- *Pseudanabaena* – velmi tenká vlákna bez heterocytů, buňky jsou v trichomu **výrazně zaškrcované**. Vyskytuje se v bentosu a perifytonu stojatých i tekoucích vod.
- *Limnothrix* – jsou to jednotlivá vlákna žijící volně v planktonu. Mají charakteristicky lokalizované **aerotopy na přepážkách**. Rostou v nádržích s trofickým stupněm od mesotrofie po eutrofii. Nejčastěji se setkáváme s druhem *L. redekei*, který je spíše chladnomilný, a tak se vyskytuje ve velkém množství zejména brzo na jaře a na podzim. Je hodně obtížný pro vodárenství – preferuje spíše mezotrofní vody (což je většina našich vodárenských nádrží) a je tak tenký, že proleze vodárenskými filtry.
- *Leptolyngbya* – velmi tenká vlákna s tenkou slizovou pochvou. Rostou většinou ve formě povlaků na půdě, dně vodních nádrží a v metafytonu. Tento rod funguje jako takové „skladiště“ tenkých neplanktonních vláknitých sinic, ve skutečnosti je to konglomerát vícera rodů, které jsou velmi často kryptické.
- *Snowella* – **koloniální** sinice bez aerotopů. Buňky jsou umístěné radiálně na povrchu kolonie na koncích jasně viditelných, nepravidelně se větvcích slizových stopek. Najdeme ji hojně v planktonu.
- *Woronichinia* – tvoří **kompaktní**, kulovité nebo oválné **kolonie**. Buňky sedí na slizových stopkách směřujících do středu kolonie, ty ale nejsou dobře viditelné. Nejčastějším zástupcem s **četnými aerotopy** v buňkách je *W. naegeliana*, která bývá součástí vodních květů. Rozmnožuje se pomocí tzv. **expulsing cells** – vystřelujícími buňkami (podobně jako vystřelují semena u netýkavky).

řád: Spirulinales

- *Spirulina* – hustě stočená vlákna, **buněčnými přepážkami** mezi jednotlivými buňkami ve světelném mikroskopu jsou prakticky **nepozorovatelné**. Vlákna nikdy nemají slizový obal. Je to benthický druh bez aerotopů, pohybuje se intenzivně **šroubovitým pohybem**. Vyskytuje se v metafytonu stojatých vod. Některé druhy rostou v blízkosti termálních a minerálních pramenů, nebo na halofilních biotopech.

řád: Chroococcales

- *Aphanothece* – oválné buňky uložené ve slizu. *A. stagnina* může tvořit **kulovité kolonie makroskopických rozměrů** v bentosu na ponořených substrátech. Starší kolonie se mohou odtrhnout od podkladu a plavat jako kolonie velikosti třešně na hladině. V potocích císařské

zahrady v Japonsku se vyskytuje *A. sacrum*, která sloužila jako výlučně císařská pochoutka. Jiné druhy vytvářejí subaerické nárosty na kamenech nebo vrchních vrstvách půdy.

- *Gloeocapsa* – převážně **epilitický** rod. Kulovité buňky s velmi **silnou slizovou vrstvou**, která je do sebe schopná pojmout velké množství vody, a navíc ta se tak snadno neodpaří jako z povrchu hornin. Slizová pochva bývá často zbarvená přítomností UV absorbujících látek. Společně se sinicí rodu *Gloeocapsopsis* vytváří biofilmy například v pohoří Tibesti na Sahaře. Jednak zde téměř vůbec neprší a jednak zde diurnálně extrémně kolísá teplota (desítky stupňů). Jakmile zaprší, sinice se aktivuje, rychle se párkrát rozdělí a přejde zpět znovu do stavu anabiózy. Čeká pak klidně i rok, než zase zaprší. Tyto biofilmy se vyskytují ale i třeba na skalách v Českém středohoří, spíše na vápencových skalách, které mají vyšší pH.
- *Chroococcus* – česky sinivka, vytváří čtyř/osmi/šestnácti buněčné **shluky**, které jsou obalené **silnou slizovou pochvou**. *Ch. turgidus* má až 20 µm, žije v bentosu oligotrofních, kyselých lokalit, například na rašeliništích nebo lesních tůňkách.
- *Microcystis* – výlučně **planktonní** rod. Tvoří nepravidelné **slizovité kolonie** z kulovitých buněk, které obsahují nápadné **aerotopy**. V našich podmínkách je to jedna z nejčastějších součástí sinicových vodních květů. Některé druhy jsou i toxické – produkují **peptidické hepatotoxiny** (microcystiny, microviridin). Druhy se určují podle tvaru kolonie, její kompaktnosti, velikosti buněk atd. *M. aeruginosa* je jedním z nejčastějších druhů, jeho kolonie jsou prolamované (s otvory). *M. viridis* tvoří kolonie složené z balíčkovitých, téměř krychlovitých subkolonií, *M. wesenbergii* má velmi nápadný sliz a není toxický a *M. ichthyoblabe* má velmi malé buňky.
- *Prochlorothrix hollandica* je vláknitá sinice, popsána z brakického jezera Lake Loosdrecht v Holandsku, kde vytvářela masivní povlaky. Místo fykobilizomy s fykobiliny obsahuje **chlorofyl b**.

řád: Pleurocapsales

- *Pleurocapsa* – sladkovodní i mořská, tvoří pseudovlákná ve slizových pochvách. U nás žijí většinou na vápencových kamenech, v horkých tocích a jezerech. Jiné druhy jsou mořské a také rostou epiliticky.

řád: Oscillatoriales

- *Cyanothece* – **oválné**, samostatně žijící buňky s nevýrazným slizovým obalem. Obsah buňky je zpravidla **zřetelně síťovaný**. *C. major* je největší vegetativní buňka u sinic (dosahuje až 100 µm), žije v bentosu a metafytonu rašeliniští s kyselým pH.
- *Microcoleus* – trichomy často sdružené **do svazečku ve společné slizové pochvě**. Vlákna se na konci zužují, často je vytvořena kalyptra. Žijí hlavně ve slaných vodách.
- *Limnorphis* – buňky kratší než širší, mají aerotopy a výrazné slizové pochvy. Na tři až čtyři roky zamořil hustým vodním květem vysokohorské jezero v Guatemale.
- *Oscillatoria* – česky drkalka, široká sinice, jejíž buňky jsou několikrát širší než delší a bez aerotopů. Pochva obvykle chybí, vytváří se jen za stresových situací. Vlákna jsou pohyblivá, schopná **glidingu**. Rostou jednotlivě nebo ve shlucích v metafytonu tůní nebo ve vlhké půdě. Z mnoha existujících druhů je nejnápadnější *O. limosa*. Tento druh žije v bentosu na dně rybníků, ale starší kolonie se utrhnou ode dna (díky bublině kyslíku vytvořené fotosyntézou) a vyplují na hladinu v podobě ne příliš vábného modrozeleného koláče o průměru až několik desítek cm.
- *Phormidium* – na druhy velmi bohatý rod, morfologicky podobný rodu *Oscillatoria*. Koncové buňky jsou často opatřeny **kalyptrou**. Jeho zástupci rostou na nejrozličnějším podkladu v tekoucích i stojatých vodách, některé najdeme i na vlhkých stěnách nebo bahně. Jiné druhy rostou v blízkosti horkých pramenů.
- *Lyngbya* – sladkovodní i mořská, podobná rodu *Oscillatoria*, ale vlákna jsou uložena ve **výrazné slizové pochvě**. U nás roste například ve fyto-bentosu čistých vod. Mořský druh

L. majuscula, která se v poslední době masově vyskytuje na dně mělkých znečištěných zátok (např. u Brisbane) a navíc je toxická – produkuje lyngbyatoxin (indolový alkaloid), ale i další, které jsou příčinou nepříjemných dermatitid. Její hlavní nebezpečí však spočívá v tom, že totálně potáhne celé dno hustým povlakem a hubí choulostivé mořské rostliny (rod *Zostera*) a tím i celé společenstvo, na nich závislé.

- *Planktothrix* – jednotlivá **planktonní vlákna** tvořící vodní květy. Trichomy mají velmi patrné **aerotopy**, v optickém mikroskopu jsou vidět jako spousta tmavých zrníček. Častými druhy jsou *P. agardhii*, která je zelená, a červená *P. rubescens*.
- *Arthrospira* – větší než *Spirulina*, výrazně **méně hustě zkroucená** a **přepážky jsou viditelné**. Thylakoidy nejsou parietální jako u rodu *Spirulina*, ale radiální. Žije v tropických vodních ekosystémech jako je jezero Čad nebo jezera ve Střední Americe, kde vytváří vodní květy a kde se také odedávna tato sinice sbírá (existují doklady využívání již z doby Aztéků). Sinice se pak suší a dělají se z ní placky, které obyvatelstvo od Čadu nazývá „dihé“. Díky bakteriální buněčné stěně jsou dobře stravitelné a obsahují velké množství proteinů, polynenasycených mastných kyselin a vitaminů. Je to ale také **průmyslově významný rod**, pěstuje se ve velkých akvakulturách a vyrábí se z něj potravinové doplňky. Dnes byl tento rod přearažen do rodu *Lemnospira*.
- *Trichodesmium* – významná mořská sinice, tvoří svazečkovité kolonie a je schopná nitrogenace. Vytváří rozsáhlé oblasti červeně zbarveného vodního květu v povrchových vodách tropických moří, například u Velkého bariérového útesu. Je to hlavní producent dusíku v oligotrofních oblastech tropického oceánu. Je rovněž schopný produkovat toxiny (saxitoxin). V buňkách se nachází četné aerotopy.
- *Katagnymene* – tropická až subtropická mořská sinice příbuzná rodu *Trichodesmium*, která však nevytváří kolonie, ale jednotlivá vlákna. Je také schopná diazotrofie díky diazocytům, ale jen na světle. Lze ji kultivovat v médiu bez dusíku.
- *Richelia* – mořské sinice s heterocyty, která žije v endosymbiotické asociaci s rozsivkou rodu *Hemiaulus*.
- *Plectonema* – některé druhy této sinice dokážou růst i v pH 13,5, což je asi nejvyšší hodnota, při které je život ještě možný.

řád: Chroococcidiopsidales

- *Chroococcidiopsis* – osidluje především velmi **extrémní biotopy**. Najdeme je v půdních krustách, uvnitř kamenů nebo pod křemencovými kameny v pouštích a aridní Antarktidě. *Ch. thermalis* žije v blízkosti termálních pramenů, je znám hlavně z tropů, ale vyskytuje se např. i v Piešťanech. *Chroococcidiopsis* byl rovněž vybrán v projektu NASA jako možný sinicový kolonista povrchu Marsu – za několik milionů let by nám tam měl vytvořit kyslíkatou atmosféru. Rozmnožuje se pomocí beocytů.

řád: Nostocales

- Mají **heterocyty** a **akinety**, všechny jsou vláknité. Heterocyty se mohou nacházet ve vláknech na bázi (**bazální**), na konci vláken (**terminální**) nebo vmezežené v průběhu (**interkalární**).
- Vlákna mohou být **izopolární**, tzn. se stejnými konci, nebo **heteropolární**, s morfologicky odlišnými konci – na bázi často bývá přítomen heterocyt a směrem k apikálnímu konci se vlákno zužuje. U větvených sinic může být vlákno uniseriální, tj. tvořené jednou řadou buněk, nebo multiseriální – složené z více řad buněk.
- Nostokální sinice jako jediné zřejmě opravdu tvoří monofyletickou skupinu.

Interkalární heterocyty

- *Dolichospermum* – rovná či šroubovitě stočená vlákna s téměř kulovitými vegetativními buňkami a interkalárními heterocyty. V buňkách jsou přítomné **aerotopy**, *Dolichospermum* je proto planktonní a vytváří často **vodní květy**. Populace mohou být i toxické produkci

alkaloidních neurotoxinů. Podobné bentické druhy bez aerotopů zůstaly v rodu *Anabaena* (česky růžencovka).

- *Anabaenopsis* – krátká, šroubovitě stočená vlákna s heterocyty na koncích vláken, případně se nachází dva vedle sebe. Je to planktonní rod.
- *Aphanizomenon* – česky chmýřnatka, vytváří rovná vlákna s interkalárními heterocyty, často se sdružuje do **jehlicovitých svazečků**, které jsou viditelné i makroskopicky. V buňkách jsou přítomné **aerotopy**, patří sem jen **planktonní** zástupci. Některé druhy jsou i toxické – produkují **alkaloidní neurotoxiny**, například *A. flos-aquae*. Vodní květy dominované tímto druhem se u nás začaly objevovat v polovině minulého století s počátkem eutrofizace vodních ploch, v současné době převažuje v drtivé většině rod *Microcystis*.
- *Nostoc* – česky jednořadka, vytváří **stočená vlákna uvnitř slizových obalů**. Jsou sladkovodní i půdní zástupci, kteří vytváří makroskopické, hnědé, slizové **kolonie** s tuhým povrchem. Často je můžeme najít na vlhkých místech, loužích na polních cestách apod. *Nostoc* velmi často vstupuje do **symbiotických vztahů** s různými organismy. *N. flagelliforme* se v čínské kuchyni používá jako surovina pro přípravu některých polévek.
- *Nodularia* – vlákna s buňkami širšími než delšími a interkalárními heterocyty. Je sladkovodní a mořská, planktonní i bentická. U nás se vyskytuje například bentická *N. harveyana* v sirných pramenech v Soosu. *N. spumigena* je planktonní druh, který vytváří vodní květy v Baltském moři. Produkuje peptidický hepatotoxin **nodularin**.

Terminální heterocyty

- *Cylindrospermopsis* – jednotlivá vlákna s terminálními **kuželovitými heterocyty**. *C. raciborskii* produkuje hepatotoxický **cylindrospermopsin**. Je to velmi běžná sinice v tropických a subtropických oblastech, kde vytváří často vodní květy, ale v současnosti se šíří i do temperátní zóny včetně našeho území. Nedávno byl tento rod sloučen s rodem *Raphidiopsis*.

Bazální heterocyty

- *Gloeotrichia* – na ponořených substrátech (rostlinách) tvoří velké, makroskopické, **kulovité kolonie** v tuhém slizu. Vlákna jsou heteropolární s bazálním heterocytem a za ním je většinou akineta, apikální konec vlákna vybíhá často v hyalinní chlup. Vlákna jsou v kolonii uspořádána radiálně. V čistých vodních nádržích roste *G. intermedia*. Druh *G. echinulata* může výjimečně tvořit **vodní květy**, je planktonní díky přítomnosti aerotopů.
- *Rivularia* – heteropolární nevětvená vlákna, která jsou uložena **koncentricky v pevném slizu** a vytváří tuhé **polokulovité kolonie** viditelné pouhým okem. Kolonie bývají **inkrustované uhličitánem vápenatým** a mohou při silné kalcifikaci tvořit i takové kamínky. U nás se vyskytuje *R. haematites*, která tvoří červenohnědé balonky v horských bystřinách bohatých na vápník, ale najde se i v Botanické zahradě mezi makrofytami. Druhy *R. atra* a *R. mesenterica* vytváří balonky zelené, jsou typické pro eulitorál evropských temperátních a subtropických moří (např. v Baltu, Středozemním moři).
- *Calothrix* – heteropolární vlákna s bazálním heterocytem, ale nevytváří makroskopické kolonie. Najdeme je ve slizovitých nárostech na kamenech a skalách ve sladkých vodách, nebo v mořském supralitorálu např. v Baltu.

Nepravé větvení

- *Tolypothrix* – jednořadá vlákna s tzv. **tolypotrichálním větvením**. Vlákno se v bezprostřední blízkosti interkalárního heterocyty rozdělí, jedno pak začne růst a vytvoří **boční větev**, zatímco u druhého vlákna zůstane na bázi heterocyt. Roste epifyticky v čistších stojatých vodách nebo na vápencových skalních stěnách.
- *Scytonema* – jednořadá vlákna s tzv. **scytonematálním větvením**. Na vlákně se vytvoří smyčka, která se dalším dělením buněk zlomí a vytvoří **dvě boční vlákna**. Slizové pochvy

jsou jasně viditelné a zbarvené do žluta přítomností **scytoneminu**. Rod má těžiště své diverzity v tropech, u nás je najdeme v čistých jezerech a na vlhké půdě.

- **Petalonema** – vlákno s **charakteristicky strukturovanou slizovou vrstvou**. Roste vzácně na smáčených vápencových stěnách. Rozmnožuje se pomocí apikálních hormogonií.
- **Hassallia** – **výhradně terestrická**, roste na skalách a stavebních konstrukcích. Poprvé byla izolována z chladících věží jaderné elektrárny Temelín. Její vlákna jsou jednořadá, heteropolární, a relativně krátká, buňky jsou širší než delší a její pochva bývá přítomností **scytoneminu** zbarvená do žluta.

Pravé větvení

- **Stigonema** – uniseriální či polyseriální vlákna, jejichž slizové pochvy jsou výrazně **zbarvené do žluta** přítomností **scytoneminu**. Často v tropických tekoucích vodách (vodopády na bazickém sopečném podkladu), ale roste i subaericky (v půdě, na mokrých skalách) nebo ve fyto-bentosu rašelinišť. *S. ocellatum* je uniseriální druh, který žije v nárostech rašelinišť (Swamp), *S. panniforme* je polyseriální a vyskytuje se na vlhkých bazických kamenech a skalních blocích (Krkonosé, Tatry).
- **Hapalosiphon** – vlákna uniseriální, boční větve nasedají téměř kolmo. Naším nejčastějším zástupcem je *H. fontinalis*, který má boční větve zřetelně tenčí než hlavní vlákna. Vyskytuje se v metafytonu rašelinných vod.
- **Mastigocladus laminosus** – uniseriální vlákna, nepravidelně stočená. Rozšířená kosmopolitně v **horkých sirných pramenech** (45–60 °C) a zvládá i **vysoké pH** (>7.5). Můžeme ji najít i v Karlových Varech, odkud byla poprvé popsána, ale také v sopečných pramenech na Islandu, Jávě atd. Její rozšíření je typicky ekologicky podmíněné.

Archaeplastida

Superskupina zahrnující převážně **fotoautotrofní** mikroskopické nebo makroskopické organismy s různým stupněm diferenciací **stélky** (thallus) nebo **rostlinného těla** (cormus).

Tato skupina je charakterizována přítomností **primárního plastidu**, který je obalen dvěma plastidovými membránami a který zřejmě pochází z jedné endosymbiotické události. Zásobní látkou je nejčastěji škrob (α -1,4-glukan), ale mohou jím být i jiné polysacharidy.

Náleží sem tři monofyletické vývojové linie: 1) **Glaucophyta**, 2) **Rhodophyta**, 3) **Viridiplantae**. Plastid **glaukofyt** a **ruduch** obsahuje nepřítisťené thylakoidy, které na svém povrchu nesou polokulovitá tělíska – fykobilizomy obsahující fykobiliproteiny. Hlavním fotosyntetickým pigmentem je chlorofyl *a*. Škrobová zrna jsou uložena v cytoplazmě. U glaukofyt je mezi membránami peptidoglykanová buněčná stěna. U **zelených rostlin** fykobilizomy s fykobiliproteiny chybí. Thylakoidy obsahují chlorofyl *a* a chlorofyl *b* a jsou vzájemně srostlé v lamely nebo tvoří grana a stromatální thylakoidy. Škrobová zrna jsou skladována v chloroplastech.

Chloroplasty jsou kromě hlavní fotosyntetické funkce rovněž místem syntézy řady důležitých látek – například mastných kyselin, izoprenoidů, fenypropanoidů nebo škrobu. Existuje velká variabilita ve velikosti genomů tří plastidových linií. Je to vidět zejména u skupin, které ztratily fotosyntetickou aktivitu (například *Plasmodium*).

Monofylie skupiny

Předpokládá se, že skupina je **monofyletická**, ale úplně jisté to není. Na základě některých analýz DNA dat vychází součástí Archaeplastida třeba skrytěnky. Nicméně tyto hypotézy jsou méně pravděpodobné. Zároveň se objevují důkazy, které berou v pochybnost fakt, že primární endosymbióza se v této větvi odehrála jednou u společného předka třech linií. Je možné, že každá z větví má jiného primárního endosymbionta (sinici). Například v případě zelených řas jím mohla být sinice s již etablovaným chlorofylem *b* a bez fykobiliproteinů, nebo tyto pigmenty ztratily záhy, protože žádné známky po genech souvisejících s fykobilizomy nebyly u zelených řas ani u suchozemských rostlin nalezeny (nicméně žádná se známých současně žijících sinic s chlorofylem *b* není blízké příbuzná zeleným plastidům). Další hypotézou je, že mezi těmito liniemi došlo k seriální endosymbióze. Problém komplikující celý pohled na evoluci těchto tří linií s primárním plastidem je fakt, že genomy hostitelů plastidů jsou do značné míry plné invadovaných sinicových genů, jejichž produkty nemusí zastávat funkci pouze v plastidu. Molekulárně fylogenetické studie založené na porovnávání genů odvozených od sinicového endosymbionta by mohly tak podávat zkreslený pohled na společný původ glaukofyt, ruduch a zelených řas.

(Protistologie, Megaeukaryogeneze, Hampl): Skupina **Picozoa** – drobní mořští bičíkovci. Neexistuje kultura. Dříve se myslelo, že mají plastid, ale dnes to spíš nevypadá. S maximální podporou sedí vedle Rhodophyta. Buď tedy plastid sekundárně ztratily, anebo jej nikdy neměly. Ani v genomu se nenašly žádné pozůstatky sinicových genů. Může to být znovu ztrátou, ale objevila se znovu hypotéza, zda je opravdu ruduchový plastid stejný jako v dalších dvou liniích. Také linie Cryptista a Haptista sedí sestersky k Archaeplastidům. Skrytěnky se v mnohých analýzách ukazují takto, ale Haptista jsou naprosto nejasná. Někdy sedí s Archaeplastidy, jindy se SARem. Cryptista tíhnou více k Archaeplastidům, ale vypadají opravdu jinak. Navíc mají komplexní plastid.

Víme s jistotou, že Archaeplastida, Haptista, Cryptista a TSAR jsou si příbuzné, měly společného předka. Není však vyjasněné, jaké mají mezi sebou příbuzenské vztahy.

Primární endosymbióza

Je to **klíčová evoluční událost** v evoluci všech řas včetně terestrických rostlin, které plastid zdědily od svých řasových předků. Primární endosymbiózu si představujeme tak, že aerobní eukaryotický protist fagocytoval sinici, kterou však nestrávil, naopak se stala jeho endosymbiontem. Protistní organismus tak díky tomuto vztahu začal získávat část fotosyntátů vyprodukovaných sinicí a sinice stabilní prostředí. V průběhu času docházelo k postupnému **přenosu genetické informace** ze sinice do jádra hostitele, čímž se tak stala závislou na importu genových produktů (rozdíl oproti symbióze!). Ten byl umožněn pomocí proteinových komplexů (translokonů) TOC a TIC, které se integrovaly do obalových membrán chloroplastu, a tranzitních peptidů (krátkých aminokyselinových sekvencí na N-konci proteinu), jež adresují příslušné proteiny do jednotlivých částí chloroplastu (stroma, thylakoidy). Aby bylo možné předávat etablované plastidy do potomstva, bylo potřeba převzít kontrolu nad jeho dělením a **synchronizovat jej s dělením jádra hostitele**. Po této události se stal endosymbiont existenčně závislý na svém hostiteli a neschopný samostatného života. Přesto si plastid (i mitochondrie) stále zachovává část své genetické informace a schopnost ji překládat na vlastních ribozomech do proteinů. Říká se jim proto **semiautonómni organely**. Zatím se však nedaří najít moderní sinici, která by byla plastidům blízce příbuzná.

Událost **primární endosymbiózy** se odehrála dávno v **prekambriu**, někdy před 1,5 mld. let, ale toto číslo se stále posouvá. Určitě to bylo po Great Oxidation Event (kolem 2,5 mld. let), kdy významně a stabilně stoupla koncentrace kyslíku v atmosféře a organismy přešly na aerobní metabolismus. K endosymbióze pak mohlo dojít relativně záhy, někdy před 2,2 mld. například a zřejmě k tomu došlo **ve sladkovodním prostředí**. Primární endosymbióza nemusela vlastně být jediná, ale zřejmě jen jedna populace přežila a prosadila se. Divergence na tři zmíněné linie je rovněž velmi dávná, proběhla zřejmě také v prekambriu, a proto není jasná jejich vzájemná pozice na fylogenetickém stromě. Jediným **paralelním příkladem primární endosymbiózy** je améba *Paulinella*, událost je poměrně mladá 90 až 150 milionů let (křída) nebo možná třetihory. Navíc v tomto případě nemáme žádné důkazy o evoluční radiaci, která by pak následovala, jsou známy jen tři druhy rodu *Paulinella*, které mají plastid, z nichž nejznámější je *P. chromatophora*. Není moc zajímavá z ekologického hlediska, ale z evolučního ano. Říká nám to, že primární endosymbióza není tak unikátní znak a mohla se stát klidně i víc krát. Ukazuje se, že primární endosymbióza probíhá trochu jinak, trochu jiné geny se přesouvají do jádra hostitele, nicméně dělení plastidu je zcela pod kontrolou jádra hostitele. Nejbližší příbuzný tomuto plastidu je současný rod sinice *Synechococcus*. Plastid má stále zachovanou peptidoglykanovou buněčnou stenu (podobně jako u glaukofyt) a koncentricky uspořádané thylakoidy. O biologii a ekologii tohoto rodu více viz v kapitole o Chlorarachniophyta.

Mikrofosílie

Fosílie *Grypania* – mohlo by se jednat o vláknitou řasu dlouhou i několik centimetrů a s 2 mm v průměru, ale taktéž by mohlo jít o velkou bakterii. Vlastně neexistuje důkaz, že se jedná o fotosyntetizující organismus. Nejstarší nálezy jsou staré až 2,1 miliardy let.

Dále se nacházejí tzv. **akritarcha** – kulovité mikrofosílie s průměrem 50 µm (nebo i větším) a s organickou buněčnou stěnou. Nejstarší akritarcha se datují do doby před 1,5 miliardami let. Zatím se však nedaří tyto organismy blíže zařadit, jedna z hypotéz je, že se jedná o odpočívající stádia některých řas. Byly to zřejmě planktonní organismy, pravděpodobně byly fototrofní, protože se zdá, že v ekosystémech dominovaly (a na biomasu je vždy výrazně více fototrofního planktonu). Mohly to být zástupci Archaeplastid (zástupci se sekundárními plastidy vznikly až na konci proterozoika), ale i klidně i skupina, která již v současnosti neexistuje. Jasnější jsou až nálezy z období 540-250 milionů let, které připomínají **odpočívající stádia současných prasinofytních řas** (tzv. fykomata)

Nejstarší fosilií, kterou je dnes téměř spolehlivě možné řadit mezi řasy, je *Bangiomorpha pubescens*. Jde o nevětvený, mnohobuněčný organismus připomínající svou morfologií současný rod *Bangia*. Je známá dnes již z několika míst na světě, přičemž všechny nálezy jsou datované do období **kolem 1,2 mld. let**. Někteří vědci jsou však stále skeptičtí, zda se to vykládá správně – jestli to není nějaká primitivní houba nebo bakteriální kolonie. Přesto stále převažuje názor, že jde o ruduchu, možná dokonce ze třídy Bangiophyceae. Tyto ruduchové mikrofosilie jsou jedny z hlavních markerů ve fosilním záznamu pro datování vývoje eukaryot jako takových. Jen málo z ostatních eukaryot má predispozice k fosilizaci, protože kalcifikace (schránky, kalcifikované stélky řas) se odehrála až na konci prekambria. K fosilizaci byly tedy vhodné organismy s buněčnou stěnou – řasy, houby.

Mnohem mladší je pak fosilie, která svou morfologií (vlákny a způsobem větvení) připomíná současný rod *Cladophora*. Pochází z doby před 700-750 miliony lety. Makrofosilie staré 579–565 milionů s vějířovitou morfologií by mohly představovat odvozenější červené, zelené nebo i stramenopilní řasy.

Glaukofyta

Malá skupina se 4-5 rody a pár druhy. Jejich primární plastidy se označují jako **cyanely** nebo **muroplasty**, protože obsahují původní sinicovou buněčnou stěnu mezi dvěma plastidovými membránami, která je tvořená **peptidoglykanem**. To je zvláštní, protože jedna z prvních věcí, která by se měla po endosymbióze odehrát, je ztráta sinicové buněčné stěny, která velmi pravděpodobně brzdí vzájemný transport mezi plastidem a cytoplasmou. Zde k tomu však nedošlo. Navíc jejich **thylakoidy** jsou uspořádané v plastidech **koncentricky** jako u sinic typu *Synechococcus* (asi u 95 % sinic), což u žádných dalších eukaryotických, fotosyntetických linií nenajdeme. Na svém povrchu thylakoidy nesou **fykobilizomy** složené z fykobilinů – **fykocyaninu** a **allofykocyaninu** (barva plastidů je proto sinicová; červený fykoerythrin neobsahují). Hlavním fotosyntetickým pigmentem je jako u všech řas chlorofyl *a*, rovněž obsahují β -karoten, ale už ne xanthofyly typické pro sinice (echinenon, myxoxanthofyl). **Plastidů bývá více než jeden**. Uvnitř muroplastů se nachází **pyrenoid** se stejnou funkcí (obsahuje Rubisco a jeho aktivázu), kterým ale neprochází thylakoidy. Zásobní látkou u glaukofyt je **škrob**, který je svým složením podobný škrobu zelených rostlin (stejný poměr amylozy a amylopektinu – cca 1:3), ale na rozdíl od nich glaukofyta ukládají škrob v **cytoplazmě**.

Většina plastidových proteinů je kódována jádrem (podobně jako u ostatních linií), což značí podstatnou redukci původní genomu sinice. Glaukofytní plastom navíc kóduje i další proteiny, které zelené plastidy vůbec nekódují (například malou podjednotku Rubisca, kromě té velké). Dělení cyanel probíhá vzhledem k přítomnosti peptidoglykanové buněčné stěny trochu odlišným způsobem než u ostatních zástupců Archaeplastid – je zde jen stromatální konstrikční prstenec („cyanelle ring“), zatímco u červených a zelených řas je i vnější cytosolický prstenec. Dělení rovněž napomáhá buněčná stěna plastidu.

Všichni zástupci obývají výhradně **sladké vody, oligotrofní a s mírně kyselým pH**. To je dost podezřelé, protože takové biotopy v prekambriu nebyly a celá evoluce probíhala tehdy v mořích v hloubkách 10 m a níž (nebyla vytvořená ozonová vrstva). Přitom je to skupina s nejplesiomorfnějšími znaky (přítomnost peptidoglykanové buněčné stěny, CLB). Jak to, že tedy neznáme žádná mořská glaukofyta? Je to velká evoluční záhada. Navíc jsou poměrně **vzácní** a v ekosystému netvoří nikdy dominantní složku. Také u nich doposud **nebyl popsán pohlavní proces**. Rozmnožují se nepohlavně, více viz u jednotlivých zástupců. Mitóza je otevřená a bez centriol.

Jednotlivé rody jsou od sebe evolučně velmi vzdálené (třeba jako člověk a moucha nebo špenát a rýže), klidně by každý mohl mít svoji vlastní třídu. Na fylogenetických stromech se vytváří **dvě hlavní linie** – bičíkatá (*Cyanophora*) a pak linie kokálních glaukofyt (*Glaucocystis*, *Gloeochaete*, *Cyanoptyche*). Zajímavá je také skutečnost, že na všech genomických rekonstrukcích mají glaukofyta jednu z nejkratších délek od kořene stromu ze všech eukaryot. To indikuje, že tato skupina je **evolučně**

velmi konzervovaná, mají **velmi pomalou evoluci**. A nějakým způsobem se jim podařilo přežít různé katastrofy v minulosti vývoje planety až do současnosti.

Zástupci:

Glaucocystis nostochinaerum

Kokální řasa oválného tvaru obsahující četné, protáhlé **cyanely uspořádané do dvou hvězdčovitých uskupení**, kontraktilní vakuoly a dvojici velmi krátkých bičíků (jejich rudimenty). Rozmnožování probíhá pomocí **autosporogeneze**, kdy v rámci celulózní mateřské buněčné stěny (autosporangium) vznikají dceřiné buňky obalené vlastní stěnou – **autospory** (4–16). Vyskytuje se ve fytoENTOSU rašelinných tůň s mírně kyselým pH (horská vrchoviště Šumavy, Krušné hory), ale je i v některých tůňkách v botanické zahradě. Vyskytují se v prostředí s malou koncentrací živin možná proto, že nejsou schopné konkurovat rychle rostoucím řasám. Jejich růst je velmi pomalý.

Cyanophora paradoxa

Volně žijící **bičíkovec** se dvěma nestejně dlouhými bičíky, které vyrůstají subapikálně. Jeden z nich směřuje dopředu, druhý dozadu a oba jsou pokryté jemným vlášením, ale nejedná se o mastigonemy jako u Stramenopil. Bazální tělíska jsou v buňce ukotvená strukturou zvanou **MLS** („multilayered structure“), jedná se o závěs mikrotubulů, který najdeme třeba u streptofytních bičíkatých buněk. Pod cytoplasmatickou membránou se nachází vzájemně se překrývající **ploché měchýřky** (alveoly), které jsou vyplněné **polysacharidovými destičkami** (činí to její povrch trochu flexibilní). Nemají tedy pravou buněčnou stěnu. Buňka obsahuje **dvě kulaté cyanely** s koncentricky uspořádanými thylakoidy. Rozmnožuje se podélným dělením. Je schopná plavat při velké míře ozáření směrem od zdroje světla. Žije vzácně ve fytoplanktonu sladkých, kyselejších vod. Možná existuje i druh *Cyanophora tetracyanea*, který je popsánému druhu podobný, jenom obsahuje cyanely čtyři.

Cyanophora biloba

Buňkou probíhá **ventrální rýha**, která ji rozděluje na dva laloky. V každém se nachází jeden muroplast. Jeden z bičíků probíhá rýhou a míří dozadu (celkově netypické pro rostliny, u kterých vyrůstají bičíky apikálně a směřují dopředu; spíše se to podobá bičíkům stramenopilům). Pod plasmatickou membránou jsou také ploché měchýřky s tenkými destičky. Vyskytuje se v planktonu efemerních alpských tůň, kde může občasné vytvářet i vodní květy.

Gloeochaete wittrockiana

Epifytická řasa vodních makrofyt, mechů a vláknitých řas. Kulovité buňky **jednotlivé nebo v koloniích** po 2 až 4 a vždy **obalené slizem**. Obsahuje několik kulovitých cyanel. Z přední části vybíhají dva dlouhé, nepohyblivé **zeslizlé bičíky** (pseudocilie), kterým chybí centrální dvojice mikrotubulů. Nepohlavní rozmnožování probíhá pomocí dvoubičíkatých zoospor. U nás se vyskytuje v Českém středohoří poblíž rašeliniště Březina na rákosech. Špatně se kultivuje, existuje asi jen jeden kmen.

Cyanoptycha gloeocystis

Kokální řasa **bez slizu**, obsahuje mnoho kulovitých muroplastů, je hodně vzácná. Může vytvářet dvoubičíkaté zoospory. Byla poprvé popsána A. Pascherem z rašeliniště u Máchova jezera a pak ji na několik desítek let nikdo neviděl. Až v 90. letech byla znovu objevena a nyní je známa z několika míst (Portugalsko, Vídeň).

Chalarodora azurea

Nezvěstná, popsána A. Pascherem jako epifyt na listech rdestu (*Potamogeton*). Asi před 10–15 lety ji našel profesor Hindák na Slovensku v jednom rašeliništi. Má odstálou buněčnou stěnu (fenomén známý od některých zelených řas), tzn. pod buněčnou stěnou je vrstva slizu a poté je až vlastní protoplast. Rovněž má více cyanel.

Rhodelphidia

Nově objevená linie protistních organismů **sesterská k červeným řasám**. Zahrnuje zatím pouze jediný rod *Rhodelphis* se dvěma druhy. *R. limneticus* byl objeven v ukrajinském jezeře Trubin a *R. marinus* v Jihočínském moři. To je velmi zajímavé, protože **sladkovodní** a **mořské** prostředí představuje zcela jiné podmínky pro život a vyžaduje velmi odlišná fyziologická přizpůsobení. Tyto dvě linie jsou poměrně hluboké, nejsou to blízce příbuzné druhy.

Jsou to jednobuněčné, volně pohyblivé organismy se **dvěma bičíky**, z nichž zadní má jemné vlášení. Živí se jako **predátoři** bakterií a drobných eukaryot pomocí **fagocytózy**, která je jinak v rámci Archaeplastid velmi vzácná a je známá jen u jedné linie prasinofyt (Pyramimonadales).

Jaderný genom je oproti ruduchám mnohonásobně větší a bohatý na introny. Obsahují například geny pro fagotrofii nebo proteiny podílející se na stavbě bičíku. Analýzou genomu a transkriptomu byla prokázána existence **reliktního primárního plastidu** (mikroskopem pozorován nebyl), který však již ztratil své geny i schopnost fotosyntézy, ale probíhá v něm pravděpodobně biosyntéza hemů, izoprenoidů a mastných kyselin.

Objevem této linie se **změnil pohled na společného předka Archaeplastid**. Patrně byl mixotrofní – živiny a energii získal z plastidů a fagotrofií. Byl to bičíkovec, měl složité biosyntetické dráhy.

U Archaeplastid patrně došlo k mnoha ztrátám.

Rhodoplantae

Skupina Rhodoplantae (česky **ruduchy** nebo **červené řasy**) zahrnuje jak druhy jednobuněčné, tak častěji mnohobuněčné. Patří sem dvě oddělení – **Cyanidiophyta** a **Rhodophyta** (ale jsou to kategorie daleko hlubší než to, čemu říkají botanikové oddělení).

Buněčná stěna

Povrch buněk je kryt ve srovnání s ostatními řasami poměrně málo pevnou buněčnou stěnou, která je častěji označována termínem **extracelulární matrix** (ECM). Skládá se z polysacharidů, a to jak z **fibrilárních**, tak **amorfních** (želírujících), které ve stěně převažují. To činí stěnu mnohem jemnější v porovnání se stěnou zelených řas.

Fibrilární složkou jsou **celulózové mikrofibrily**, které však většinou tvoří jen malou část celkového obsahu (například 9 % ECM u řasy *Kappaphycus alvarezii*). Jsou produkovány terminálními komplexy vloženými do cytoplasmatické membrány. Jde o uskupení celulóza syntáz, které využívají jako stavební jednotku aktivovanou UDP-glukózu. Zajímavé je, že ruduchy získaly schopnost syntetizovat celulózu pravděpodobně horizontálním genovým transferem nezávisle na zelené vývojové linii.

Amorfní složka významně převažuje v ECM ruduch, což dělá z buněčné stěny volnou síť mikrofibril, která je vyplněna gelovitou směsí sulfatovaných polygalaktanů a slizem. **Polygalaktany** jsou polymery β -(1,4)-galaktózy a α -(1,3)-3,6-anhydrogalaktózy a jsou hlavní součástí **fykokoloidů** získávaných z ruduch – agaru a karagenu.

Agar má řadu významných použití v potravinářství a využívá se k tvorbě živných půd (žádné bakterie nejsou schopné agar rozkládat). V přítomnosti kationtů (K^+ , Ca^{2+}) vytváří galaktany dvojité helixy, které pak agregují do trojrozměrné sítě. Hlavními zdroji agaru (**agarofyty**) jsou *Gelidiella*, *Gelidium*, *Pterocladia*, *Ahnfeltia*. Z chemického hlediska se agar sestává z větveného **agaropektinu** a linerání **agarózy**, která se používá pro přípravu gelu na elektroforézu. Využívá se také v molekulární kuchyni.

Karagen je rovněž směsí polygalaktanů, které jsou více sulfatované než v případě agaru, ale nemá na rozdíl od agaru schopnost vytvořit pevný gel. Používá se k zahuštění a stabilizaci potravinářských výrobků (krémů, šlehaček, zmrzlin). Mezi významné **karagenofyty** patří *Euchema*, *Chondrus*, *Kappaphycus*, *Hypnea* a *Mazzaella*. Existuje několik typů karagenu, které se vyskytují v různých kombinaci v různých druzích a jejich zastoupení se může rovněž lišit mezi jednotlivými životními stádii v rámci jednoho druhu. Další důležitou součástí ECM je **sliz**, který je produkovaný v diktyozomech a jehož podstatou jsou směsi polymerů různých sacharidů (glukóza, xylóza, galaktóza, glukoronová kyselina, ...). Sliz slouží řasám k přichycení k substrátu, ale hraje i důležitou roli při uvolňování rozmnožovacích částic (hydratací sliz nabobtná a vymrští buňku) a v některých případech i při jejich pohybu.

Toto odlišná kompozice buněčné stěny s převládající amorfnní složkou ovlivňuje biologii ruduch v řadě rysech. Umožňuje zejména snadnou **fúzi vegetativních buněk**, která se uplatňuje v post-fertilizační fázi u florideofytních ruduch, je základem opravného mechanismu v případě odumření buňky uvnitř mnohobuněčné stélky a také sehrála klíčovou roli v evoluci parazitických druhů ruduch. Zvláštní složení buněčné stěny také umožňuje buňkám významně zvětšit svůj objem a délku a rovněž stojí za větší ohebností stélek, což je výhodné zejména u řas blízko vodní hladiny, kde se projevuje vlnění.

Některé ruduchy mají rovněž schopnost **kalcifikace**, při které se ukládají **kalcitové** (koralinní ruduchy) nebo **aragonitové** krystaly (*Galaxaura*, *Liagora*) **do buněčné stěny**, což zpevňuje jejich stélku. Tyto dvě formy uhličitanu vápenatého se liší kationty, které mohou zastupovat vápník v krystalové mřížce. Kalcifikace probíhá nejrychleji v rostoucích částech stélky. Ruduchy jsou schopné depozici uhličitanu vápenatého kontrolovat (některé části stélky kalcifikují, některé ne), ale mechanismus, který za tím je, není známý (možná se tak děje regulací konkrétních látek v ECM). Fotosyntéza nepřímo podporuje kalcifikaci tím, že zvyšuje pH prostředí těsně při povrchu.

Rhodoplasty ruduch

Thylakoidy jsou v **rhodoplastech** uloženy vzájemně **rovnoběžně**, jsou **nepřítisťené** a jejich povrch pokrývají **fykobilizomy**. Ty obsahují fotosyntetické pigmenty fykobiliproteiny: červený **fykoerytrin** a modrý **fykocyanin** a **allofykocyanin**. Kromě chlorofylu *a* obsahují také α - a β -karoten a xantofyly zeaxantin a lutein (vzájemné izomery). Výsledná barva ruduch závisí na poměrném zastoupení jednotlivých pigmentů v rhodoplastech, často mají hodně fykoerytrinu, jsou proto často růžové až červené. Fykoerytrin efektivně absorbuje světlo v modré a zelené části spektra, které proniká vodou nejhluběji, což umožňuje ruduchám obsazovat habitaty na zastíněných a hlubokomořských habitatech. Sladkovodní ruduchy jsou spíše často zelené, modro-zelené nebo hnědé, protože fykoerytrin je překryt jinými pigmenty. U primitivnějších skupin ruduch obsahují buňky častěji jediný chloroplast, který je velký, často stélátní a zaujímá středovou polohu v buňce, u Florideophyceae je zpravidla rhodoplastů více, jsou diskovité a jsou bez pyrenoidu. Pyrenoid je přítomný jen u některých plesiomorfnějších skupin. U některých ruduch byl pozorován diurnální pohyb rhodoplastů spojený s odlišnou ozářeností během dne.

Zásobní látkou je **florideový škrob** (α -1,4,-glukan), jehož zrna jsou podobně jako u glaukofyt **ukládána v cytoplasmě**. Je podobný amylopektinové složce škrobu zelených rostlin, ale větví se častěji (vazba α -1,6). V reakci s jodem poskytuje pouze slabé zabarvení.

Ztráta bičíků a centriol

Důležitým znakem je **absence bičíkatých stádií a centriol** v životních cyklech všech známých ruduch. Vzhledem k tomu, že sesterská protistní linie Rhodelphidia bičíky má, společný předek těchto dvou skupin bičíky také měl a v linii Rhodophyta došlo v průběhu evoluce k jejich ztrátě.

Ztráta bičíku měla velký **dopad** na další evoluci ruduch, zejména na jejich **strategii pohlavního rozmnožování**, která u třídy Florideophyceae vyústila až ve vložení třetího mnohobuněčného stádia do jejich životního cyklu (velmi unikátní znak, viz dále). Všechny evoluční novinky pohlavního procesu jsou spojené s kompenzací snížené fekundity v důsledku ztráty bičíků u rozmnožovacích částic.

Přesto u některých jednobuněčných zástupců (*Porphyridium*) a některých spor (*Batrachospermum*) byl pohyb pozorován. Některé se pohybují vylučováním slizu, u jiných byl pozorován améboidní pohyb pomocí pseudopodií, který je zřejmě umožněn flexibilní buněčnou stěnou. Pohyb spor *Batrachospermum* je relativně rychlý (2,2 µm za sekundu) a je viditelný i ve světelném mikroskopu.

Buněčné jádro, mitóza a cytokineze

Vzhledem k absenci centriol zaujímá jeho funkci **polární prstenec**, který se na začátku mitózy duplikuje a migruje k protilehlým pólům buňky. Mitotické vřetenko vzniká pak mezi oběma prstenci. V průběhu mitózy se jaderná obálka nerozpadá, ale často je na pólech přerušena polárními okénky. Další průběh dělení probíhá standardně. V telofázi odděluje obě jádra rozměrná vakuola. Cytokineze probíhá **centripetálním zaškrcením** protoplastu (od obvodu ke středu). Dělicí rýhu provázejí četné váčky obsahující prekursor buněčné stěny. V přehrádce u ruduch ze skupiny Florideophyceae zůstane otvor, který je následně uzavřen primární zátkou (pit plug).

Genomy ruduch (jaderný i plastidový) jsou **poměrně malé** v porovnání s ostatními eukaryotickými skupinami. Vysvětlením by mohlo být to, čemu se říká „**hot start of Rhodoplantae evolution**“, tedy že společný předek všech ruduch žil v extrémně horkém a kyselém prostředí. To vedlo k tomu, že se zachovaly ty geny, které byly nezbytné k přežití a spoustu ostatních bylo ztraceno. Další evoluce pak pracovala jen s tím málem, co jim zbyla. Cyanidiophyta je skupina, která v tomhle prostředí žije dodnes.

Stavba stélky

Stélka je buď jednobuněčná nebo vláknitá. V druhém případě může být jednoosá (uniaxiální) nebo víceosá (multiaxiální) a s určitým algoritmem vývoje bočních větví. Některé stélky jsou ploše listovité, parenchymatické.

Životní cyklus a rozmnožování

Životní cyklus je buď – **dvoufázový/bifázický** (gametofyt + sporofyt) nebo **třífázový/trifázický** (gametofyt, karposporofyt, tetrasporofyt), který nacházíme u třídy Florideophyceae. Karposporofyt není většinou samostatnou rostlinou, ale součástí gametofytu. Vyvinul se zřejmě jako evoluční kompenzace ztráty bičíku u rozmnožovacích stádií,

Pohlavní proces je **oogamický**. Samčí pohlavní orgány (**spermatangia**) se vyvíjejí na stélce často ve shlucích a produkují po jedné bezbičíkaté **spermácii**. Do prostředí se uvolňují rozpadem buněčné stěny a bobtnáním slizu a následně jsou pasivně přeneseny ke **karpogoniu** (samičí gameta), kde dojde k oplození. Karpogonium u Florideophyceae často vyrůstá na konci **karpogoniální větve**, u Bangiophyceae se v karpogonium transformuje vegetativní buňka. Karpogonium je baňkovité, jednobuněčné a obsahuje jediné jádro. Jeho terminální část tvoří protáhlý výběžek zvaný **trichogyn**, na kterém se zachycují spermacie. Ty si pak prostřednictvím enzymů vytvoří kanálek skrz ECM,

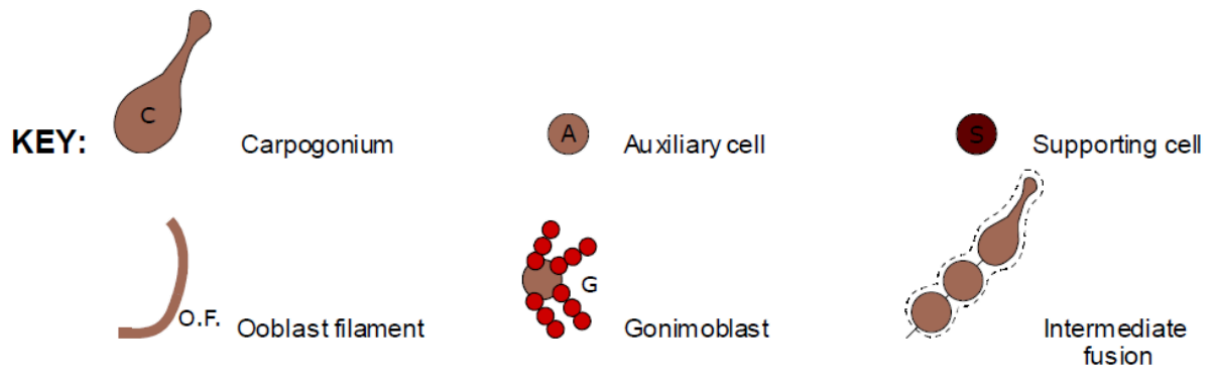
kterým se samčí jádro dostane do prostředí karpogonia. Oplození napomáhá karpogoniální vakuola, která svým smrštěním dostane samčí jádro do blízkosti samičího jádra, které se nachází na bázi buňky. Po karyogamii se cytoplasma na vrcholku baňkovitého ztlustění uzavře, čímž se zabrání vstupu dalších samčích jader.

V případě skupiny Bangiophyceae po oplození vznikají dělením zygoty diploidní **karpospory**, které po uvolnění na vhodném substrátu klíčí v mikroskopický sporofyt (**conchocelisové stádium**). V přírodě jej nejčastěji najdeme na schránkách měkkýšů, dokonce i v hloubce 80 m, mnohem hlouběji, než gametofyt může přežít. Conchocelisové stádium je víceleté a rozmnožuje se nepohlavními sporami. V jeho conchosporangiích pak dochází k meióze a ke vzniku haploidních conchospor, ze kterých vyroste gametofyt.

U třídy Florideophyceae vzniká ze zygoty na mateřském gametofytu **karposporofyt**, který produkuje velké množství diploidních karpospor. Ty pak dávají vznik samostatné rostlince a – tetrasporofytu (druhé diploidní stádium), v jehož tetrasporangiích vznikají po meiotickém dělení haploidní tetraspory. Ty pak klíčí v gametofyt.

Vlastní karposporofyt je tvořen systémem diploidních vláken, kterým se říká **gonimoblast**. Vyvíjí se buď přímo z oplozeného karpogonia nebo jiné buňky samičího gametofytu, která získala kopii diploidního jádra (viz dále). Samčí gametofyt poskytuje karposporofytu nezbytné živiny jak pro tvorbu gonimoblastových vláken, tak pro tvorbu karpospor. Karposporofyt je tedy výživově závislý na mateřském samičím gametofytu.

U některých florideofyt se karposporofyt vytváří přímo z oplozeného karpogonia nebo z buňky v rámci karpogoniální větvi, která s karpogoniem splynula (tzv. fúzní buňka) - živiny. U jiných florideofyt dochází k přenosu mitoticky vzniklých diploidních jader do jiných buněk gametofytu, tzv. auxiliárních buněk. Fúzní a auxiliární buňky poskytují potřebné živiny pro dělení. Při fúzi však nedochází k další karyogamii, v buňkách je diploidní i původní haploidní jádro. Do auxiliárních buněk mohou být tato jádra přenášena přes oblastová spojovací vlákna. Umožňuje to ruduchám z jednoho úspěšného oplození vytvořit mnoho karposporofytů.



Karposporofyt je často uzavřený v obalu z gametofytických vláken (tzv. perikarp) a vytváří útvar cystokarp. Ve vhodných podmínkách karpospory vytváří diploidní tetrasporofyt. U skupiny *Palmariales* je zvláštní v tom, že oplozené karpogonium se vyvíjí hned v tetrasporofyt (karposporofyt není). Předchůdce však zřejmě karposporofyt měl.

Tetrasporofyt – většinou samostatně žijící. *Phyllophora* – tetrasporofyt roste na gametofytu, který je jedinou samostatně žijící fází. Produkují tetrasporangia ve zralosti. K meióze dochází buď přímo v tetrasporangiích nebo až před samotným klíčením. Po přichycení vyrůstají v gametofyt.

Nepohlavní rozmnožování se uskutečňuje pomocí jednobuněčných **spor** (u bangiofyt nazývané archeospory, u florideofyt monospory). Může se jimi rozmnožovat jak gametofyt, tak i tetrasporofyt. Častěji se vyskytuje u evolučně primitivnějších skupin. Ve vhodných podmínkách se spora přichytí k substrátu pomocí slizu a vytvoří novou stélku. V každém sporangiu se vytváří jen jedna spora. K jejímu uvolnění dochází nabobtnáním slizu, který buňku vymrští. Některé ruduchy se rozmnožují i vegetativně, například pomocí stolonů, nebo specializovaných propagulí.

Fosílie

Ruduchy představují velmi **starou skupinu** a jednu z nejstarších eukaryotických skupin. Za jednu z **nejstarších eukaryotických fosilií** vůbec je považována ruducha *Bangiomorpha pubescens* (1 mld.). Jde o vláknitou, nevětvenou, **mnohobuněčnou** řasu složenou z radiálně uspořádaných klínovitých buněk, což je morfologie, která nápadně **připomíná v současnosti žijící rod *Bangia***. Multiaxiální stélku u dnešních sinic neznáme, proto to zřejmě není prokaryotická fosílie. V záznamu je taky možné rozpoznat sporangium/samčí gametangium, které je podobné zoidangiu bangiofytních řas. Byla nalezena v prekambriických sedimentech z Číny a relativně recentně i v kanadské Arktidě. Období, ze kterého jsou tyto fosílie nacházené, je stabilní neoproterozoické, které bylo stále dominované sinicemi (období „boring billion“). Pokud je *Bangiomorpha* opravdu bangiofytní řasou z období 1 mld, tak diverzifikace všech ostatních ruduchových skupin musela být mnohem starší. **Je pravděpodobné, že první ruduchy se vyvinuly na místech, které v té době nebyly sinicemi osídlené a nenacházíme je v nich dodnes – vodní prostředí s nízkým pH.**

Ukazuje to mimo jiné, že ruduchy jsou pomalu evolující a evolučně velmi konzervativní skupina. V první části prvohor už se nacházejí zcela jasné fosilní záznamy ruduch (fosilní Conchocelis s pit plugs). Ruduchy na planetě existují velmi dlouho a většina evolučních novinek se stala ještě dřív, než začaly existovat mnohobuněční živočichové. V současnosti ruduchy patří v mořských ekosystémech k dominantní složce fyto-bentosu. Řada ruduch v mořské vegetaci dominovala po celé období Fanerozoika (prvohory, druhohory, třetihory).

Ruduchy jsou pravděpodobně starší než zelené rostliny, přitom jsou to právě ony, které dokázaly tak úspěšně kolonizovat souš. Některé primitivní ruduchy – Cyanidiophyta a některá jednobuněčná Rhodophyta jsou terestrická a na souš mohly přejít už dávno. Možná dokonce byly na souši dříve. Nejúspěšnější skupiny červených řas však žijí v mořích, a to především v tropech.

Fylogeneze

Bazální skupinou jsou Cyanidiophyta, která se od skupiny „pravých ruduch“ oddělila již v prekambriu. Vnitřní fylogeneze ruduch není zcela ujasněná, ale rozdělení na **7 tříd** platí spolehlivě. V rámci Florideophyceae jsou dobře definované, monofyletické podtřídy (5). Čeledě jsou rovněž dobře molekulárně podpořené, jen střední úroveň, například řády, špatně.

Popsaných druhů je kolem 7 100, ale odhaduje se, že velká část diverzity je doposud nepopsaná (odhad 20 000). Nejvýznamnější je třída **Florideophyceae**, která zahrnuje drtivou většinu diverzity červených řas a kam patří jen mnohobuněčné druhy. Mnohobuněčnost vznikla u ruduch vícekrát, v každé třídě kromě Rhodellophyceae pravděpodobně nezávisle. V menších skupinách je diverzita zřejmě nedocenená, jsou to většinou mikroskopické skupiny. Největší diverzita a abundance ruduch je v tropických mořských ekosystémech.

Ekologie ruduch

Centrum diversity a abundance ruduch je v tropických mořských ekosystémech. Vyskytují se však i v temperátu v chladnějších vodách. Rostou v litorální a sublitorální zóně, díky fykoerythrinu a možnosti využívat modrozelené spektrum světla pronikají i do větších hloubek (žijí až ve 210 metrové hloubce).

Ruduchy díky svým složením pigmentů (hodně fykoerythrinu) jsou schopné růst na zastíněnějších místech – než chaluhy a zelené řasy. Ve větších hloubkách přibývá ruduch, ve hlubších oblastech spodního sublitorálu už ruduchy v podstatě dominují. Rostou také v sublitorálu pod převisy, malých jeskyních, štěrbinách.

Asi jen 200 druhů je sladkovodních a ty jsou většinou vázané na čistší tekoucí vody s vyšším přísunem kyslíku. Zároveň zde není taková kompetice.

Řada druhů produkuje různé typy sekundárních metabolitů. Poměrně hojně zastoupené jsou halogenované sloučeniny, například terpenoidy. Pravděpodobně mají antipredační úlohu. Je zde i několik druhů, které jsou parazitické, především na jiných ruduchách.

Floridozid (glykosid glycerolu) je nízkomolekulární sacharid, který má význam pro osmoregulaci. Jeho koncentrace se v buňkách červených řas zvyšuje s rostoucí salinitou média.

Korálové ekosystémy a kalcifikace

Rozšíření pravých korálových ekosystémů je vázané na **teplotu vody, mořské proudění a oligotrofní poměry**. Korály totiž nedokáží přežít teplotu pod 18 °C. **Primární centra výskytu** a diversity korálových ekosystémů jsou v **západním Pacifiku** (od Sumatry po Mikronésii), **sekundární** (mladší a s menší diverzitou) je pak v **Karibském moři**. Pak jsou menší oblasti výskytu například v Indickém oceánu, severně od Madagaskaru až po Rudé moře. Ve Středozezemním moři se v současnosti pravé korálové ekosystémy nevyskytují, ale byly zde ve třetihorách. Pak však nepřežily chladné cykly posledních glaciálu. V souvislosti s globálním oteplováním moří, zejména na východě Mediteránu na pobřeží Izraele, začínají panovat podmínky, které možná povedou ke vzniku nových korálových ekosystémů (problém je se sem dostat přes Suezský průplav). Kvůli studeným mořským proudům korálové ekosystémy zcela chybí na západním pobřeží Severní a Jižní Ameriky a Afriky.

Korálové útesy jsou na planetě od začátku prvohor (nebyla zde ale ještě symbióza s obrněnkou), **dnešní typ korálových útesů je výsledkem až druhohorní evoluce**. Současné korálové ekosystémy tvoří několik složek. Jednak samotné **kolonie láčkovců** žijících v symbióze s obrněnkou rodu *Symbiodinium*, tak i různé skupiny **kalcifikujících řas** – zejména koralinní ruduchy a někteří zástupci z třídy Ulvophyceae (*Halimeda*). Ve skutečnosti jsou to právě řasy, které jsou tím hlavním kalcifikujícím činitelem. Tyto organismy jsou **velmi důležité z globálního hlediska**. Ukládají uhlík do vápencových sedimentů, čímž ho činí dlouhodobě nedostupným pro globální cyklus uhlíku. Tím se reguluje množství oxidu uhličitého jakožto významného skleníkového plynu v atmosféře. Je to naprosto zásadní proces pro život na Zemi, bez něj by na planetě bylo velké teplo (svítivost Slunce neustále stoupá). U **bentických forem života je tento proces ještě významnější**, protože uhlík je hned uložen v sedimentu, zatímco kalcifikující planktonní organismy se po odumření často na dno nedostanou a vápenec se v průběhu jejich sedimentace přemění. V prekambriu kalcifikace asi nebyla, ale vyvinula se v prvohorách a pravděpodobně to souviselo s evolucí metazoí. Tehdy bylo v atmosféře velké množství oxidu uhličitého. Jeho snížení na dnešní hodnoty bylo dosaženo právě organickou precipitací ve stélkách jako jsou halimedy, ruduchy a další. Odhaduje se, že od začátku existence života bylo do vápence uloženo 70 000 gigatun uhlíku.

Jak ke kalcifikaci dochází? Mezi CO₂ v atmosféře a CO₂ v mořské vodě je dynamická rovnováha. Čím větší je parciální tlak CO₂ v atmosféře, tím více se ho rozpouští ve vodě. Ve vodě se pak oxidu uhličitého vyskytuje ve třech formách: 1) H₂CO₃; 2) HCO₃⁻; 3) CO₃²⁻. Tyto tři formy jsou ve vzájemné rovnováze (tzv. **karbonátový pufr**) a **jejich poměr určuje pH vody** – v kyselém pH dominuje

nedisociovaná forma kyseliny uhličitě, v neutrálním hydrogenuhlitanový aniont a v zásaditém plně disociovaná forma. Tedy pokud by bylo v atmosféře více CO_2 , tím by byla voda kyslejší, protože reakcí s vodou vzniká H_2CO_3 , která disociuje v HCO_3^- a H^+ , jež snižuje pH. Při fotosyntéze bere organismus z prostředí aniont HCO_3^- , čímž k vyrovnání narušené rovnováhy dojde k asociaci H^+ s CO_3^{2-} a tím nárůstu pH, které favorizuje nedisociovanou formu. Během slunečného dne při intenzivní fotosyntéze může na povrchu kalcifikujících stélek pH vzrůst k hodnotám až 9. Navíc v mořské vodě je i dostatek vápníku. Za takových podmínek CO_3^{2-} s Ca^{2+} tvoří kalcit sám od sebe. Tím uhlíčanového aniontu ubývá a pH se zase sníží disociací HCO_3^- . Existuje zde tedy taková **dynamická rovnováha mezi kalcifikací a fotosyntézou**. Ke kalcifikaci nedochází během noci. Proč tedy ale některé mořské řasy nekalcifikují? Možná se to děje samovolně a spíš se tomu musí aktivně bránit (například tvorbou slizu). Daní za kalcifikaci je snížená rychlost růstu. Jsou ale i hypotézy, které poukazují na silnou biologickou kontrolu tohoto procesu.

Globální zvyšování koncentrace CO_2 v atmosféře je pro kalcifikaci problém, protože se tím **snižuje pH vody** a při nízkém pH nedochází k efektivní kalcifikaci (k lokálnímu zvýšení pH dochází na kratší dobu). Tohle se dělo v minulých geologických obdobích několikrát, oxidu uhličitěho bylo v atmosféře i více a pH mořské vody muselo být nižší (například v druhohorách). Podstatné ale je, že v současnosti je tento trend velmi rychlý a organismy se na něj nestihnou adaptovat. Korálové ekosystémy jsou v tomto ohledu postiženy i **zvyšováním teploty** v důsledku silnějšího skleníkového efektu. Pro korálové láčkovce jsou velmi fatální náhlé výkyvy teplot (jsou zvyklí na stabilní teplotní prostředí). Dochází přitom k tzv. **bělení korálů** („bleaching“), kdy korál aktivně vypudí svého symbiotického partnera a čeká na jiného s jiným teplotním optimem. Korál je schopný po určitou dobu přežít, ale pokud dostatečně rychle nevytvoří nový symbiotický vztah, odumře. Korálové útesy jsou také ničeny lidskou činností. Příbřežní města produkují do moře velké množství živin z odpadních vod, což přináší velký tlak na korálový ekosystém. V Indonésii lidé loví ryby a hlavonožce házením výbušnin do korálových ekosystémů.

Oddělení: Cyanidiophyta

Bazální skupina červených řas, jsou to všechno **jednobuněčné kokální** organismy. Jejich buňky obsahují jeden rhodoplast bez pyrenoidu a s převahou **fykocyaninu**, mitochondrie a peroxizom, který funguje jako mitochondrie v anaerobním prostředí (→ **fakultativně anaerobní** organismy). Pohlavní proces není znám. Cyanidiofytů ruduchy mají **velmi účinné Rubisco** a tím i fotosyntézu, čehož se využívá v genovém inženýrství pro tvorbu transgenních plodin.

Cyanidyofyta obývají **extrénní biotopy**. *Cyanidium caldarium*, *Cyanidioschyzon merolae* i *Galdieria sulphuraria* rostou ve fyto-bentosu sirných sopečných pramenů například v Yellowstonském národním parku, v jižní Itálii a jinde, kde je voda **horká** (až 57 °C), **extrémně kyselá** (pH < 2) a prosycená sulfanem (**anoxická**), což velmi připomíná prekambriické podmínky (po většinu prekambria byla sopečná činnost mnohem více aktivní než dnes). Síra pochází z vulkanické činnosti a při rozpouštění sulfanu ve vodě se velmi rychle oxiduje na sírany a kyslík se z vody spotřebuje. Rostou také semiterestricky v blízkosti fumarol. Na těchto místech vytváří cyanidiofyta **modrozelené povlaky** na kamenech, skalách nebo hlíně. Tato skupina **vznikla dávno v prekambriu** a vypadá to, že je stále adaptovaná na původně prekambriické podmínky, jež jsou v současnosti raritní. Dalo by se říci, že v současnosti se vyskytují v prekambriických refugiích. Jsou to **evolučně konzervované** organismy, společný předek všech ruduch mohl vypadat jako cyanidiofyt. Asi 5 % genomu získali pomocí HGT od bakterií, postrádají však geny pro kompetici s jinými autotrofy v ostatních biotopech.

Pravděpodobně existují 4 linie: *Cyanidium*, *Galdieria*, *Cyanidioschyzon* a „*Galdieria*“ *maxima*, celková diverzita těchto řas je ale určitě vyšší. Typické je **kosmopolitní rozšíření** pro každou linii, které **ekologicky definované** (Itálie sopky, Řecko sopky, Japonsko sopky, Indonésie sopky, Kamčatka, ...). Obecně cyanidiofyta žijící terestricky či benticky tam, kde je kyslíku více, představují odvozenější taxony

Cyanidium má kulovité buňky se zřetelnou buněčnou stěnou a jedním hrnkovitým rhodoplastem, rozmnožuje se pomocí čtyř autospor. Kromě sopečných pramenů byly nalezeny nárosty *Cyanidium* i v jeskyních v poušti Atacama na pobřeží Chile. Ty představují stabilní prostředí (teplota, vlhkost a živiny z příboje, kyselé pH), ale zároveň sem dopadá malé množství světla. *Cyanidium* se zde vedle fototrofie živí i **osmotrofně**, ale v úplné tmě už biofilmy nevytváří. Nějak takto mohl vypadat přechod rostlin na souš, organismy jsou zde chráněné před škodlivým UV zářením, které jinak v době bez ozonové vrstvy bránilo rozvoji života na pevnině. Postupně zde mohli získat preadaptace na vysychání.

Galdieria je poměrně velká (5 µm) a vytváří také autospory. Žije i v chladnějším prostředí s kyselým pH, u nás například v Soosu – je tam celkem teplo (14 °C i v zimě) a nízké pH (pod 2). Pak byla recentně nalezena i na uhelných výsypkách na Ostravsku, které představují mladé antropogenní lokality. Má hodně fykocyaninu, takže v mikroskopu připomíná glaukofyta. Asi 5 % genů získala horizontálním genovým transferem od bakterií, například arzenové pumpy.

Cyanidioschyzon má buňky oválné bez zřetelné buněčné stěny a žije také v horkých a kyselých vodách. Zajímavý je způsob jeho dělení, kterému napomáhá **mikrotubulární prstenec vně buněčné stěny** → zaškrcení a rozdělení (to nikde jinde není).

Oddělení: Rhodophyta

třída: Rhodellophyceae

Kokální, jednobuněčné, převážně mořské řasy žijící epifyticky na makrořasách nebo v bentosu litorálu. Zástupci obsahují ve svých buňkách **manitol**, který je jinak toxický pro zelené řasy. Patří sem například *Rhodella* nebo sladkovodní *Glaucosphaera vacuolata*, která obsahuje laločnatý rhodoplast s malým množstvím fykoerythrinu, proto je modrozelená a připomíná spíše glaukofytní zástupce (dříve sem byla také řazena). *Corynoplaxis* a *Dixoniella* mají hvězdovitý plastid s centrálním pyrenoidem, jádro mají uložené periferně.

třída: Stylonematophyceae

Zde se objevuje už i **jednoduchá mnohobuněčnost** – například *Purpureofilum* nebo *Chroodactylon* (= *Asterocytis*). U *Asterocytis* zůstávají dceřiné buňky v jedné řadě, nejsou srostlé, ale jsou spojené společným slizem do krátkých vláken. Roste v brakických vodách epifyticky. Jednobuněčná ruducha *Chrootheca* je schopná se pohybovat usměrněným vylučováním slizu (podobně třeba i desmidiální řasy), čímž za sebou zanechává takovou stopku. Žije v půdních krustách nebo na vlhké půdě, ale taky na kyselé rašelině v Soosu. Má jeden centrální rhodoplast. Původně byla popsána z Chuchelských lázní, ale dnes tudy vede dálnice a původní lokalita je zničená. *Purpureofilum* vytváří uni- až multiseritání vlákna. Roste v mangrovech jako epifyt na vláknitých řasách. Má pohyblivé monospory právě díky slizu. Na rozdíl od ostatních řas této třídy má více fykoerythrinu. Nejkomplexnější ruduchou této třídy je *Bangiopsis*, která se i větví, ale stále jsou to jednotlivé buňky žijící ve společném pevném slizu (něco jako *Hydrurus* u zlatívek). Žije v intertidálním bentosu tropických a subtropických moří.

třída: Porphyridiophyceae

Převážně jednobuněčná skupina, ale zahrnuje i některé jednoduše vláknité ruduchy. Vyskytují se v moři, **sladkých vodách** nebo dokonce v **půdních krustách** (zde jen jednobuněčné; ruduchám se obecně nikdy nepodařilo vytvořit komplexní stélku na souši). Patří sem rod *Porphyridium*, jehož někteří zástupci tvoří půdní krusty, třeba i v suchých oblastech (polopouště). Jiné druhy jsou sladkovodní či mořské. Má jeden velký hvězdovitý rhodoplast s centrálním pyrenoidem. Podle pigmentové složení jsou buňky buď červené nebo modrozelené. *Porphyridium* je rovněž schopné

pomalého pohybu vylučováním slizu do prostředí. Je také biotechnologicky významná, kultivuje se pro polynenasycené mastné kyseliny. *Kyliniella* je vláknitá řasa rostoucí jako epifyt v potocích v Severní Americe.

třída: Compsopogonophyceae

Největší skupina z primitivních skupin ruduch, zahrnuje **hlavně tropické, sladkovodní** druhy, známé rovněž z akvárií. Některé jsou i mořské. Jsou to vláknité organismy, mnohobuněčnost zde vznikla nezávisle na bangio-florideofytní linii.

U rodu *Compsopogon* se poprvé mezi ruduchami setkáváme s **diferenciací buněk** na dva typy:

1) **centrální buňky**, které jsou velké a tvoří hlavní osu vlákna a 2) **korovité buňky**, které jsou malé, je jich spousta a obklopují centrální buňky. *Compsopogon* má vlákna větvená, boční větvičky se ke konci zužují. Žije epifyticky v tropech v zastíněných oligotrofních potůčcích (horské bystřiny) nebo v dendrotelmech (tůňky v paždí velkých listů). V Evropě se vyskytuje v Mediteránu (v jižní Francii, Itálii, ve Španělsku) v periodických jezerech, které se na podzim naplní vodou až do května. U nás je můžeme najít u výtoku chladící vody z elektrárny Dukovany nebo Temelín, která otepluje vodu a ta tak nikdy nezamrzá (teplota vody neklesá pod cca 10 °C). Rostou i v akváriích na listech vodních rostlin („nuisance alga“, „černá štětičková řasa“), je poměrně těžké se jí zbavit – mechanicky i chemicky. Jsou to takové slizké šedočerné porosty. V jižním Pacifiku se tato řasa sbírá a dělá se z toho pudink s rybičkami. *Compsopogon* jako rod je evolučně velmi homogenní, má nízkou globální genetickou diverzitu – pravděpodobně je to všechno jeden druh (velká výjimka u mikrořas) – *C. caeruleus*. Buď se velmi pomalu vyvíjí (je evolučně velmi konzervovaný) nebo má značnou migrační schopnost. Spíš je to tak, že se pomalu vyvíjí a má širokou ekologickou niku.

Pulvinus tvoří jednoduchá, krátká větvená vlákna ve sladkovodních tropických mokřadech (na vlhkém dřevě). Jeho nepohlavní spory (monospory) se mohou pohybovat vylučováním slizu z jedné strany buňky (podobně jako u *Purpureofilum*). Je to náhradní adaptivní cesta, jak zajistit sporám nějakou pohyblivost.

Boldia roste epizoidicky na šnečích, její stélka je dutá, vakovitá a naplněná vodou. Má tak do 20 centimetrů. Vyskytuje se v horských potocích i jezírkách na východě Severní Ameriky (Apalačské pohorí). Jestli má pro šneka nějaký přínos (např.: antipredační), se neví.

Brakické jsou například *Erythrotrichia* nebo *Erythrocladia*, které vytváří placičku a z ní vyrůstají dlouhá nevětvená vlákna, rostou epifyticky. *Erythrotrichia* je například v Baltickém nebo Severním moři poměrně hojná na makrořasách. *Erythrocladia* byla popsána i ze sladkovodního biotopu.

třída: Bangiophyceae

Je to sesterská skupina k Florideophyceae, dohromady se jim říká „core rhodophytes“. Jejich společný předek byl již mnohobuněčný. Morfologie je jednoduchá, většinou založená na **2 morfotypech**:

1) typ *Porphyra* – jednovrstevný lísteček a 2) typ *Bangia* – jednoosá nebo víceosá, nevětvená vlákna. Původně to bylo popsáno jako dva odlišné rody, ale zjistilo se, že to vůbec neodpovídá fylogenezi – morfotypy vznikly v evoluci v této skupině několikrát nezávisle na sobě. Původní morfotyp je zřejmě *Bangia* a morfotyp *Porphyra* se z toho vyvinul několikrát nezávisle (minimálně třikrát). Patří sem velké množství rodů, ale spousta z nich ještě není ani formálně definovaná. Většina druhové diverzity je v linii *Pyropia*, která má morfologii typu *Porphyra*. Vyskytují se kosmopolitně.

Životní cyklus je **bifázický** a zahrnuje střídání gametofytu (*Porphyra/Bangia*) a vláknitého conchocelisového stádia. Gametofyt může být jednodomý nebo dvoudomý a ve své buněčné stěně nahrazuje celulózové mikrofibrily β-1,3-xylan. *Conchocelis* je mikroskopický, vláknitý, víceletý a často roste **epizoidicky na mušlích** nebo svijonožcích. Na rozdíl od gametofytních stélek obsahuje

v buněčné stěně celulózu a mezi buňkami jsou vytvořené primární zátky. Nepohlavní rozmnožování gametofytu a conchocelis probíhá pomocí **monospor**.

Jádro diverzity této skupiny je na jižní polokouli, je to původně **gondwanská skupina**. Rody *Dione* a *Minerva* mají bangioidní morfologii a představují primitivní (plesiomorfni) linii této třídy. Rostou v intertidálu v chladných vodách na Novém Zélandu, jsou to zdejší endemité.

Typ *Bangia* – gametofyt představují nevětvená vlákna, mladší uniseritání se zřetelným hvězdovitým rhodoplastem, starší pluriseritání. Rhodoplast obsahuje pyrenoid. Při pohlavním rozmnožování samčí gametofyt produkuje velké množství spermácií, které oplodňují samičí karpogonia na samičím gametofytu. Dělením zygoty vznikají diploidní conchospory, které na vhodném substrátu klíčí ve vláknité conchocelisové stádium. V terminálních buňkách conchocelis se pak tvoří conchosporangia, kde po meióze vznikají čtyři haploidní conchospory, jež mohou dát vznik gametofytu.

Rody s morfologií *Bangia* rostou v eulitorálu až supralitorálu na kamenech nebo ve fyto-bentosu (atlantské pobřeží Evropy, Baltské moře i Mediterán), například v Piranu se vyskytuje *B. atropurpurea*, najdeme ji ve středně znečištěných vodách. Linie *Bangia* z Nového Zélandu je evolučně nejplesiomorfnější, což zase napovídá o jejich gondwanském původu.

Linie *Bangiadulcis* žije ve sladké vodě v litorálu velkých oligotrofních jezer, jakým je Lago di Garda nebo Ochridské jezero. Vytváří to zde tmavě fialové, vláknité, slizké porosty ve fyto-bentosu. Ochridské jezero je terciérní (jedno z nejstarších na světě), tektonické a poměrně hluboké, nikdy se celé nepromíchává a živiny, které se dostanou do určité hloubky už se zpět do biomasy nedostanou. *Bangiadulcis* je zde jednou z dominant makrobentosu, nebo roste epifyticky na mechu *Fontinalis*. Rovněž je možné ji najít na mlýnských kolech v jižním Chorvatsku, třeba i v Krkonoších (Úpský vodopád z Úpy nad Pecí).

Typ *Porphyra* – podobně jako *Bangia* zahrnuje spoustu mořských rodů, ale nedá se to vůbec poznat. Gametofyt je **jednovrstevný lísteček** (x *Delesseria*, *Rhodymenia*), který je svou bazální částí přichycen ke kamenitému substrátu, nebo roste epifyticky třeba na chaluhách. Množství fykoerythrinu je různé, což se odráží ve výsledném zbarvení (červené až hnědozelené). Gametofyt je **efemerní** a vyvíjí se ve **studených vodách** (moře kolem Norska, Skotska), ve Středozemním moři jej najdeme jen v zimě (únor). Tehdy se rozmnožuje jen nepohlavně pomocí monospor a dává vznik novým gametofytním stélkám. Na jaře (cca na konci dubna) se začnou produkovat spermacie, které jsou pasivně přenášeny ke karpogoniím, kde dojde k oplození a vzniku zygoty. Jejím dělením vznikají karpospory, které klíčí ke konci jara a pak v zejména létě v conchocelisové stádium. Během dlouhých letních dní se *Conchocelis* rozmnožuje nepohlavně monosporami, které dávají vznik dalšímu sporofytu. Se zkracujícím se dnem v koncových buňkách vytvářejí meiotickým dělením conchospory, které klíčí ve studené vodě v gametofyt. Tvorba conchospor je pravou reakcí na změnu fotoperiody, experimentálně bylo zjištěno, že světlo v této fázi působí inhibičně. *Porphyra* roste i ve středně znečištěných vodách, například malých přístavech. Zajímavé je, že lístečky mohou být **genetickou mozaikou** čtyř genotypů, která se promítává i do produkce pohlavních buněk. Jsou zde oblasti, které produkují spermacie a jiné, které vytvářejí karpogonia. Je to důsledek meiotické segregace pohlavních alel v klíčících conchosporách, které se mohou šířit v tetrádách.

V Japonsku, Číně a Koreji se *Porphyra* pěstuje v příbřežních akvakulturách. Conchocelisová stádía se kultivují ve sklenicích ve velkých kádích na sterilních mušlích. Krátká denní fotoperioda a nízká teplota stimulují produkci conchospor, které se nechávají usadit na ponořených sítí. Ty se se pak přemístí do příbřežních akvakultur a zhruba po 45 dnech se síť vytáhne a řasa se sklízí – omyje, zbaví epifytů, nakrájí, usuší, nalisuje a dělá se z ní sushi, nebo se mele na vločky. V Japonsku je to tzv. řasa **nori**, v Číně zikai. *Porphyra* je populární také v jižním Walesu, kde se upravuje pod jménem laverbread (Bara Lawr). *Porphyra* obsahuje řadu vitamínů, minerálů včetně jódu a obsahuje rovněž

relativně velké množství stravitelných bílkovin. Charakteristická chuť řasy je dána přítomností volných aminokyselin. Anglická badatelka Kathleen Baker v roce 1949 publikovala životní cyklus porfyry. Do té doby japonští farmáři porfyru pěstovali, někdy vyrostla méně, někdy více, ale moc nevěděli, proč to tak bylo. Jeden japonský vědec pak toto know-how předal japonským farmářům rozdělili pěstování porfyry s pěstováním *Balanus* ve sklenicích a od té doby byla sklizeň stabilní. Britské vědkyni byl postaven v Japonsku pomník a každý rok v době narozenin se koná slavnost a oslavují její přínos. Nazývají jí matkou moře.

třída: Florideophyceae

Převážná diverzita ruduch patří do této skupiny. Zahrnuje pouze **mnohobuněčné** řasy, žijící hlavně v **moři**. Je to skupina s výrazným latitudinálním gradientem – nejvíce druhů žije v tropických ekosystém a směrem k pólům jejich diverzita klesá.

Divergence jednotlivých linií v rámci Florideophyceae spadá do konce prekambria, je to velmi stará skupina. Skupina zahrnuje 5 podtříd: Hildenbrandiophycidae, Nemaliophycidae, Corallinophycidae, Ahnfeltiophycidae a Rhodymeniophycidae. Některé rody ruduch jsou známy již z prvohor, což potvrzuje celkově konzervativní evoluční strategii ruduch a jejich pomalou morfologickou evoluci či dokonce evoluční stázi (to je velký rozdíl oproti chaluham, kde se zásadní evoluční novinky odehrály v porovnání s Florideophyceae nedávno – ve třetihorách).

Geneticky příbuzné buňky stélky jsou spojeny pomocí pórů. Spojení není otevřené, ale plně uzavřené tzv. **primární zátkou**, která má strukturu specifickou pro jednotlivé řády ruduch. Je složená z proteinů a umožňuje nějakým způsobem komunikaci mezi sousedními buňkami podobě jako u plasmodesmů, ale zároveň experimenty prokázaly, že je důležitá pro mechanickou stabilitu vláken (bez nich dochází k časté fragmentaci). **Sekundární zátká** může vznikat mezi nepříbuznými buňkami (například mezi hostitelem a parazitem).

Buňky florideofyt jsou schopné se až 100x prodloužit oproti své původní délce. Když některá buňka uprostřed vlákna odumře, buňky, jež jsou bezprostředně nad ní a pod ní, se ihned rozdělí a vytvoří úzké buňky podobající se rhizoidům, které rostou proti sobě a splynou. Tak dojde k opravě vlákna. U druhu *Griffithsia pacifica* byl nalezen druhově specifický glykoprotein fungující jako hormon při opravě poranění – rhodomorfin. Podobné glykoproteiny umožňují fúzi buněk, včetně oplození, tvorby sekundárních pórových zátek apod.

V buňkách mají několik terčovitých nebo páskovitých chloroplastů bez pyrenoidů x Bangiophyceae, které mají jeden rhodoplast.

Je pro ně charakteristický **trifázický životní cyklus** – haploidní **gametofyt**, diploidní **karposporofyt** a diploidní **tetrasporofyt**. Karposporofyt je stádium vyrůstající po oplození na samičím gametofytu, jde většinou jen o pár vláken (u řasy *Botryocladia* jde o tři samostatně rostlinky), které jsou schované v nějaké komůrce (například konceptakulum). Jeho účelem je zvýšení počtu diploidních spor (karpospor) z jednoho oplození, což je jakási kompenzace ztráty bičíků u samčích gamet těchto řas, která vede k nepříliš úspěšnému pohlavnímu rozmnožování, kdy většina vajíček zajde neoplozená, takže ta, co oplozena jsou, musí vytvořit velké množství propagulí. Někdy toto stádium může chybět, například Hildenbrandiophycidae jej nemají. Karpospory pak dávají vznik diploidnímu tetrasporofytu, což je většinou samostatná rostlinka, která se pak meioticky množí a dává vznik haploidním tetrasporám, z nichž vznikají samčí a samičí gametofyty. Životní cyklus může být izomorfní, v případě že gametofyt a tetrasporofyt jsou morfologicky shodné, nebo heteromorfní, pokud jsou morfologicky rozdílné.

Na základě mikroskopického pozorování detailů pohlavního rozmnožování rozeznat navzájem příbuzné ruduchy ještě před molekulární érou.

podtřída: Hildenbrandiophycideae

Nejprimitivnější skupina třídy Florideophyceae. Patří sem rody *Hildenbrandia* a *Apophlaea*. Charakteristická je pro ně tvorba sekundárních zátek bez tvorby malé spojovací buňky.

Hildenbrandia vytváří **vytrvalé, červené, slizké, nekalcifikované povlaky** na větších stabilních kamenech, které se pohybem vody nepřevrátí. Rostou relativně pomalu, ale na jejím povrchu už se žádné řasy neusadí. Stélka je **pseudoparenchymatická** – tvořená jednotlivými krátkými vlákny, která jsou těsně nahloučená na sebe. Rod zahrnuje převážně mořské druhy, jen pár jich je sladkovodních. Nejčastější mořský evropský druh je ***H. rubra***, najdeme jej v Mediteránu nebo i v Baltu.

Je to zřejmě komplex druhů, protože morfologická variabilita těchto řas je nízká. Červené korovité porosty na pobřeží jsou téměř vždy *Hildenbrandia*, morfologicky podobné krustózní koralinní ruduchy většinou žijí ve větší hloubce. Jsou to dominantně epilittické řasy, ale občas ji najdeme i na schránkách měkkýšů. Pohlavní proces není dobře popsán. Ve stélkách mořských zástupců se vytváří komůrky **konceptákula**, ve kterých jsou uložena tetrasporangia. Podle pozice uložení (paralelní, šikmé) tetraspor se rozlišují dvě linie.

Invaze do sladkých vod se udála jen jednou, a to poměrně nedávno (až třeba ve třetihorách). Naším jediným sladkovodním druhem je ***H. rivularis***. Má kratší vlákna než mořští zástupci, kteří je mají delší a tlustší. Sladkovodní konceptákula netvoří a rozmnožují se pomocí gem. Našli bychom ji v čistších, tekoucích oligotrofních vodách, spíše na zastíněnějších místech. Ve sladkovodní ekologii je *Hildenbrandia* brána jako indikátor oligotrofie (malé množství živin – nízké koncentrace dusíku, fosforu a organického znečištění), i když trochu znečištění snese. V eutrofizovaných vodách (dolní toky řek nebo znečištěné vodní toky) už ji nenajdeme, přerůstají je sinice nebo nárůstové rozsivky. *Hildenbrandia rivularis* sezónně shazuje nejsvrchnější vrstvu buněk a tím se zbavuje všech eifytů. *Hildenbrandia* je vícevrstevná. Druhým rodem je ***Apophlaea***, která je endemická na Novém Zélandu. Vytváří tmavě červené krusty s takovými boulovitými výrůstky na kamenech v intertidálu. Ve stélce jsou také tetrasporangia vnořena v konceptákulech. *Apophlaea* vytváří linii v rámci rodu *Hildenbrandia*, což z něj dělá parafyletická taxon.

podtřída: Nemaliophycideae

Zahrnuje **většinu sladkovodních ruduch** patřících do řádů Batrachospermales, Thoreales a malého řádu Balbianiales. Nemaliales a Palmariales jsou čistě mořské. Acrochaetiales je převážně mořský, ale patří tam i sladkovodní druhy.

řád: Acrochaetiales

Radí se sem zástupci s **uniseriátními vlákny**. ***Acrochaetium*** je velmi jednoduchá ruducha. Tvoří efemerní, drobná, uniseriátní, větvená vlákníka rostoucí epifyticky na jiných mořských řasách. Je skoro všude, celková diverzita je zcela nejasná – morfologicky je to velmi homogenní. Má jeden stelátní rhodoplast. Patří sem dále rod ***Audouinella* (= *Chantransia*)**, která má také uniseriátní, větvená vlákna. Buňky mají spoustu malých diskovitých rhodoplastů, které nemusí být červené (mají málo fykoerythrinu), v mikroskopu se vlákno může jevit zelené. Je to velmi podobné tetrasporofytu zástupců řádu Batrachospermales a Thoreales. U některých známe pohlavní rozmnožování, ale často se rozmnožují nepohlavně monosporami. Vznikají na bočních větvíčkách a jejich morfologie je důležitá pro rozpoznávání jednotlivých druhů. Vytváří to na kamenech hodně slizké černé nárosty krátkých vláken (do 5 mm). Najdeme ji především tam, kde voda rychle teče (na jezu). Snáší i mírně znečištění, takže roste i ve Vltavě. Také porůstá akvarijní rostliny, říká se jí **černá štětičková řasa**. Příbuzný mořský rod ***Rhodochorton*** roste v chladných mořích na zastíněných lokalitách pod fukusy v severním Atlantiku (Balt, Irsko). V Baltském moři roste *R. purpureum*, kde tvoří dominantní prvek v podrostu fukusového pásu, taková červená krátká vlákna na kamenech. Také má v buňkách více diskovitých rhodoplastů.

řád: *Palmariales*

Řád *Palmariales* je relativně velká mořská skupina. Patří sem zástupci, kteří vypadají jako řasy z *Rhodymeniophycidae*. *Palmaria* je makroskopická řasa, má kauloid, z něž vyrůstají vícevrstevné lístečky. Roste hlavně v chladných mořích, například *P. palmata* roste v eulitorálu na kelpových chaluhách nebo kamenech v severním Atlantiku. Má zvláštní životní cyklus. Lístečkovitá stélka je buď tetrasporofyt nebo samčí gametofyt, zatímco samičí gametofyt je mikroskopický. Z tetraspor jedné generace se vytváří samičí gametofyty, které během pár dní vytvoří karpogonia, kdežto samčí gametofyty jsou pohlavně vyzrálé až za několik měsíců. Karpogonia musí být proto oplodněna spermáciemi produkovanými gametofytem starší generace. Po oplození vzniká přímo tetrasporofyt, který samičí gametofyt postupně přeroste. **Karposporofyt v životním cyklu chybí.** *Halosaccion* vytváří žlutohnědé duté vaky, které jsou naplněné mořskou vodou. Jednotlivé stélky mohou mít i 25 cm a často se vyskytují ve velkých populacích v intertidální zóně v severním Pacifiku. *Devaleraea ramentacea* je také chladnomilná ruducha. Roste na Islandu, Šetlandech až po střední Norsko, ale jádro jejího výskytu je v Arktidě, kde dominuje.

řád: *Batrachospermales*

Zahrnuje jen **sladkovodní** ruduchy převážně vodních toků. Mezi nejvýznamnější rody patří *Batrachospermum* a *Lemanea*. Ancestrální morfologií gametofytu je **hlavní vlákno s přesleny bočních větviček**, odvozená je pak morfologie řasy *Lemanea*. Tetrasporofyt je samostatná rostlinka, říká se mu **chantransiové stádium** a vypadá morfologicky jako rod *Audouinella*. Nevytváří však žádná tetrasporangia s tetrasporami, ale v apikálních buňkách dochází k meióze a výsledné haploidní buňky začnou růst v gametofyt. Životní cyklus je silně heteromorfní.

Batrachospermum (žabí símě) má centrální osu tvořenou několika **paralelně srostlými vlákny**. V určitých intervalech vyrůstají z tzv. pericentrálních buněk husté **přesleny bočních větviček**, které se větví a mají omezený růst. Stélka je **uniaxiální** – na vrcholku se nachází jediná apikální buňka. Celá stélka je **hodně slizká**. Druhy se rozlišují zejména podle morfologie pohlavního rozmnožování. Jsou buď jednodomé nebo častěji dvoudomé. Na gametofytu na bočních větvičkách vyrůstají samičí a/nebo samčí spermatangia, na jejichž koncích se tvoří kulovité spermácie. Spermácie dopadají na trichogyn karpogonia, jehož morfologie je variabilní a je určující pro jednotlivé druhy. Zároveň je lepkavý a vylučuje **feromony**, které navádějí spermácie ke karpogoniu. Oplozením vznikne zygota, která se dělí a tvoří diploidní gonimoblastová vlákna (karposporofyt), viditelná v mikroskopu jako takové kouličky v přeslenech. V nich se pak produkují karpospory, jejichž klíčením vzniká tetrasporofyt (chantransiové stádium). V jeho apikálních buňkách pak dojde k meióze a vyroste na něm gametofytní rostlinka. *Batrachospermum* i *Lemanea* jsou **efemerní organismy**, v létě je najdeme ve formě gametofytu, zatímco v zimě přežívají jako chantransiová stádia. Na nich po meiotickém dělení vyrůstají zjara gametofytní rostlinky. Gonimoblasty vznikají na konci léta. *Batrachospermum* je velký rod zahrnující přes 100 druhů. Mnoho tradičních druhů ve skutečnosti představuje druhové komplexy nebo jsou dokonce polyfyletické. Zároveň ale zde existuje vysoká vnitrodruhová variabilita, daná omezeným geografickým šířením mezi sladkovodními habitaty, které *Batrachospermum* obývá. V nedávné době byl rozdělen do několika dalších rodů (většinou jde o tropické linie). Centrum diversity *Batrachospermales* je v Amazonii. Vyskytují se typicky v bentosu tropických potoků, ale najdeme je i u nás v čistých tekoucích vodách na vápencových podkladech (mají rádi alkalické prostředí) – horské bystřiny, vodopády, studánky. Je dobrým indikátorem oligotrofie a čistoty vody. Je jen jediné acidofilní *Batrachospermum vagum*, které roste na rašeliništích.

Lemanea má dlouhé, tuhé, tmavě zbarvené stélky, které jsou v pravidelných intervalech mírně ztlustělé. Na příčném řezu je viditelné, že stélka je uniaxiální a sestává se z protáhlých buněk, na jejichž spojení vyrůstají v pravidelných intervalech přesleny čtyř větví. Ty se na distálním konci

hustě rozvětřvují a tvoří korovitou vrstvu stélky s dutým vnitřkem. Spermatangia se vytváří na povrchu korovité vrstvy, zatímco karpogonia jsou schovaná uvnitř, kde také vzniká po oplození karpoporofyt. Karpospory se uvolňují do vodního prostředí po rozpadu stélky a dávají vznik chantransiovému stádiu. Je relativně hodně druhů. Příbuzný rod *Paralemanea* se odlišuje v některých mikroskopických znacích a rovněž jej najdeme i v ČR. Žijí v kyselejších vodách než batrachosperma, ale také preferují čisté a tekoucí vody (horské bystřiny a zejména vodopády). U nás výskyt hlavně u horního toku řeky Křemelná na Šumavě ve fyto Bentosu, je jich tam opravdu hodně. Tato řeka je jedna z mála u nás v ČR bez modifikovaného hydrologického režimu a antropogenního znečištění.

Sirodotia je morfologicky podobná rodu *Batrachospermum*, ale nevytváří gonimoblasty. *Tuomeya* má zatočenou špičku a nemá přesleny, spíše je to chuchvalec bočních vláken. Je velmi vzácná, známá jen z mála lokalit v Evropě.

řád: *Balbianaiales*

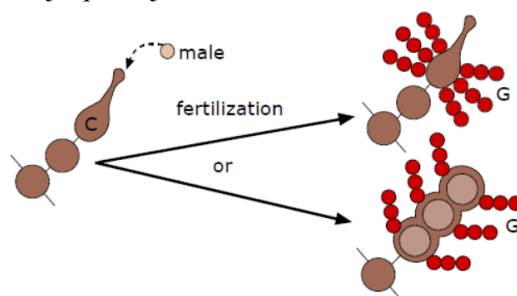
Malý **sladkovodní** řád, relativně vzácných **epifytických** a možná endofytických ruduch (možná jsou to parazité, ale není to moc dobře prozkoumané). *Balbiana* má uniseriální, větvená, červená vlákna, je epifytická na batrachospermech. Prorůstá bočními větvičkami, až to úplně obrostě. Ruduchy mají biochemicky odlišné složení buněčné stěny od zelených řas (hodně galaktózy), proto jsou schopné se takových epifytů zbavit, ale jiných ruduch ne. Zřejmě jsou hodně vzácné (Jiří je ještě neviděl, ale jsou lokality známe z Německa).

řád: *Thoreales*

Zahrnuje hlavně **tropické** a **subtropické sladkovodní**, bentické ruduchy. Centrum jejich diverzity je ve východní Asii. *Thorea* má centrální tlusté vlákno s bočními větvičkami po celé jeho délce, je dost slizká. Vypadá to jako tlusté žížalky, které mohou být až metr dlouhé. Roste v bentosu lesních řek a potoků například v jižním Japonsku a Číně, na Taiwanu, v Indonésii. Je to poměrně častá věc. Občas se pěstuje v akváriích nebo zde samovolně vyrostou. Jsou i záznamy z Evropy, zřejmě jde o antropogenní přenosy.

řád: *Nemaliales*

Nemalion je mořský zástupce, také takové žížalky. Jeho stélka je rozlišena na **medullu**, svazek bezbarvých axiálních vláken, a **cortex**, který vzniká paralelním srůstem dichotomicky větvených bočních větviček. Pohlavní orgány se vytváří na koncích těchto větví, trichogyn karpogonia vyčnívá krátce nad povrch stélky. Po oplození splývá zygota s buňkami karpogoniální větvičky a poté se až začnou tvořit gonimoblastová vlákna. Účelem fúze je zřejmě poskytnout vznikajícím diploidním buňkám gonimoblastu co nejvíce zásobních látek pro následnou tvorbu karpopor. Z nich klíčí vláknité stádium, které vytváří tetraspory. Zástupcem je *N. helminthoides*, který je spíše chladnomilný, ale je možné jej najít i ve Středozemním moři na kamenech v eulitorálu. Je to **efemerní** řasa, v Mediteránu ji spíš najdeme v zimě.

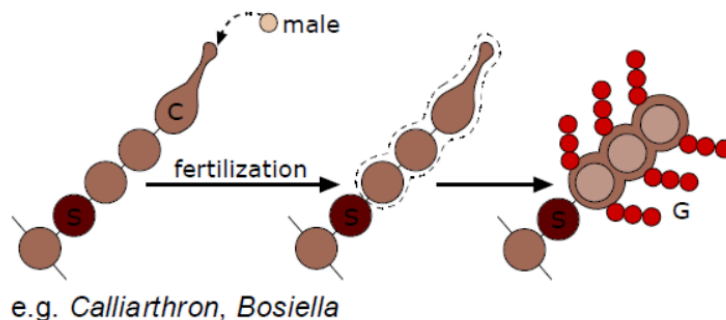


e.g. *Nemalion*, *Cumagloia*

Do čeledi Galaxauraceae patří subtropické a tropické rody, u kterých se nezávisle na koralinních ruduchách vyvinula **schopnost kalcifikace**. Ta zde probíhá do **mezibuněčných prostor** kortikální vrstvy a ve formě aragonitu. *Galaxaura* je vytrvalá, dichotomicky větvená řasa připomínající svým vzhledem koralinní ruduchy, ale je nesegmentovaná. Na příčném řezu je možné rozpoznat boční větvičky jako má *Nemalion*. Gametofyt a tetrasporofyt vypadají podobně. Reprodukční orgány se vytvářejí v konceptákulech, která jsou vnořená ve stélce, zatímco tetrasporangia se na tetrasporofytu vytvářejí na koncích větviček. Rod *Galaxaura* ve Středozemním moři nenajdeme, doby ledové ji zde vyhubily, nejbližší lokalita k nám je na Madeiře. Nejhojnějším druhem, pantropicky rozšířeným je *G. rugosa*. V Mediteránu ale rostou jiní kalcifikovaní zástupci, například *Tricleocarpa fragilis*.

podtřída: Corallinophycideae

Říká se jim „coral red algae“ čili **korálové/koralinní ruduchy**, protože jejich největší abundance a diverzita je právě v korálových ekosystémech. Jejich nejcharakterističtější a nejdůležitější vlastností je schopnost **kalcifikovat** svoje stélky uhličitánem vápenatým ve formě **kalcitu** (x Galaxauraceae). Podobně jako u jiných ruduch probíhá tato kalcifikace **do buněčných stěn**. Je to kontinuální proces, děje se během celého života stélek. Starší části jsou více kalcifikované než ty mladé. Vyvinulo se to jako **ochrana proti herbivorii**. Dalším znakem je uložení reprodukčních orgánů (gametangií a tetrasporangií) do **konceptákulí**, komůrek vnořených do stélky, které mají na vrcholu jeden nebo několik pórů (ostiol). Životní cyklus je **izomorfní**. Na karpogoniální větvičce se nachází **auxiliární buňka**. Trichogyny karpogonií vyrůstají nad povrch stélky skrz póry konceptákulí. Po oplození vyroste ze zygoty krátké oblastové vlákno a předá jádro auxiliární buňce. Všechny auxiliární buňky konceptakula pak zřezují v jednu velkou fúzní buňku, ze které se tvoří gonimoblastová vlákna.



Tyto řasy jsou dnes vázané hlavně do tropických korálových ekosystémů, ale vyskytují se i mimo ně – v subtropických oblastech (Mediterán) i v chladných vodách temperátní zóny. Zvláštním společenstvem s globálním výskytem ve spodním sublitorálu je tzv. **rhodolit beds**.

Je to ekologicky velmi důležitá skupina, díky schopnosti **kalcifikovat** svoje stélky významně přispívají k **depozici CO₂** do imobilizované formy (vápence), čímž pomáhají udržovat stálou koncentraci tohoto skleníkového plynu v atmosféře. Významnou úlohu zastávají v tvorbě a udržování tropických korálových útesů, jejichž součástí jsou již od druhohor (tehdejší útesy měly již podobnou strukturu). Kalcifikací stélek především negenikulárních koralinních ruduch se útes zpevňuje, stabilizuje a je tak chráněn před vlnobitím. Z tohoto důvodu je tato skupina řas pokládána za naprostou klíčovou pro korálové útesy, jejich absence by měla za následek kolaps celého ekosystému. Podílejí se na tvorbě písku, na Havaji je písek načervenalý.

Morfologicky můžeme zástupce rozdělit na dvě nemonofyletické skupiny:

- 1) **genikulátní** – větvené, keříčkovité stélky; **genikulum** (z lat. *genū* – koleno) je nekalcifikovaná část stélky, jde vlastně o takové klouby mezi kalcifikovanými segmenty (**intergenikula**) → stélka je ohebná, a tak tyto ruduchy mohou žít v prostředí, které je ovlivněné příbojem; přítomnost negenikulárních úseků podává důkaz o tom, že ruduchy jsou schopné kalcifikaci regulovat

- 2) **negenikulátní** – nevětvené, krustózní, případně palisádovité, nebo vytváří **rhodolity** (kamínky); celá jejich stélka je kalcifikovaná a velmi pevná.

Genikulátnost a negenikulátnost se v této skupině vyvinula několikrát, tzn. není to tak, že by jedna linie byla genikulátní a druhá negenikulátní, je to polyfyletická vlastnost. Jsou to zřejmě dvě strategie, jak kalcifikující ruduchy mohou v moři existovat.

Genikulátní (artikulátní) ruduchy

Intergenikula i genikula jsou diferencované na medullu (protáhlé buňky) a cortex (kratší buňky). Kalcifikace probíhá hlavně v kortikálních vrstvách.

Bossiella má ráda studenou vodu, roste na severopacifickém pobřeží Ameriky. Je zde součástí kelpových ekosystémů spolu s *Macrocystis pyrifera* a *Nereocystis luetkana*. Morfologicky jsou podobné corallinám, ale větší a relativně rigidní.

Corallina (korálovka) je kosmopolitní rod, vyskytuje se v tropických i temperátních mořích. Je to dlouho známá řasa, o které píše už Aristoteles nebo Theophrastos. Stélka připomíná keříček, který je tvořen **zplacatělými kalcifikujícími segmenty** s nenápadnými genikuly. Je **trichotomicky** větvená, dosahuje výšky většinou pár centimetrů. Dožívají se zhruba 7 let, rostou relativně pomalu. Koncové části stélek jsou bělejší, protože zde ještě nejsou plastidy. Stélka v této části ještě není dostatečně kalcifikovaná a je proto náchylná na okus. Plastidy jsou sem vpuštěné až po určité míře kalcifikace. Jedinci, kteří mají koncové části také růžové, nerostou. Větvičky jsou zakončené tzv. **receptakulem**, v jehož komůrkách jsou ukryté pohlavní orgány a kde se vyvíjí karposporofyt. Stélky mohou růst i relativně blízko hladiny a při odlivu mohou být krátce obnažené. V Mediteránu často tvoří monospecifická společenstva v osvětlených a exponovaných místech horního sublitorálu s vysokou mírou herbivorie (kalcifikované řasy nikdo moc nechce žrát; anorganická složka u dospělé coralliny tvoří okolo 80 % suché hmotnosti). Nejhojnějším evropským druhem je **C. officinalis**, která obsahuje kyselinu kainovou, díky níž byla ve zdravotnictví používána proti parazitickým červům. Zjistilo se ale, že rod *Corallina* není monofyletický, stejně jako druh *Corallina officinalis*. Evropské druhy tradičního rodu *Corallina* tedy zahrnují (a najdeme je i v Mediteránu):

- 1) **Ellisolandia elongata** (původně *C. elongata*) – boční větvičky se ve vrcholu dotýkají (malé nebo žádné mezery); poměrně hojná evropská řasa
- 2) **Corallina officinalis** – má zřetelné mezery mezi bočními větvičkami (nejlépe patrné v apikální části); nejhojnější
- 3) **Corallina caespitosa** – v apikální části vyrůstají ze segmentu až čtyři větvičky; méně hojný druh (západní Mediterán, Atlantik)

Jania je příbuzný rod. Její stélka ale není zplacatělá, je **cylindrická** (průřez je kruhovitý) a větví se **dichotomicky**. Bývá menší (cca do 2 cm) a je jemnější než *Corallina*. Například **J. rubens** roste na kamenech v horním sublitorálu, kde je dost světla, nebo roste jako epifyt na víceletých řasách. Pohlavní rozmnožovací útvary se vytváří v kulovitých inkrustovaných dutých konceptakulích s úzkým apikálním otvorem. Rod **Haliptilon** vypadá podobně, ale dělí se **trichotomicky**. V Mediteránu roste **H. virgatum**.

Amphiroa má **dlouhé kalcifikované segmenty** a velmi **krátká genikula**, takže stélka je prakticky nepohyblivá a je poměrně **rigidní**. Větví se nepravidelně dichotomicky. **A. rigida** je hlavní druh v Mediteránu, kde roste na kamenech v horním sublitorálu. Stélka je červená, růžová, ale často ji najdeme zcela bílou, ale je pořád živá, jen má v sobě velké množství kalcifikovaného vápence. Konceptakula jsou přisedlá, laterální na kalcifikované stélce. Roste na ekologicky **nejstabilnějších lokalitách**.

Negenikulární ruduchy

Jsou celé kalcifikované, většinou **krustózní** nebo tvoří **palisády**. Porůstají nejčastěji kamenné substráty, ale některé druhy jsou epifytické. Jejich stélka se skládá z těsně nahloučených vláken a má dorzoventrální organizaci. Spodní částí (**hypothallus**) přirůstá řasa k substrátu, její buňky jsou relativně velké a vznikají činností okrajových meristematických buněk. Kromě nich dává tento meristém vznik i buňkám interkalárního meristému, který se nachází ve svrchní vrstvě. Jeho dělením vzniká směrem k povrchu ochranná vrstva zploštělých buněk (**epithallus**) a směrem k substrátu střední vrstva (**perithallus**), která je tvořená menšími buňkami. Tloušťka perithallu určuje také tloušťku celé stélky.

Pohlavní struktury, resp. tetrasporangia jsou zanořené ve stélce, v komůrce (**konceptákulum**). Tetrasporofyt vypadá stejně. Rozpoznávacím znakem je zejména morfologie pohlavních struktur (počet otvorů ústících na povrch), ale je to komplikované (stélka se musí dekalifikovat a pak nařezat) a znaky nejsou vždy jasné. Také existuje velmi málo molekulárních dat a jsou problémy s kultivací. Tyto řasy mají určité **obrovskou skrytou diverzitu**. Často také rostou poměrně hluboko. Vyskytují se i v intertidálu, ale na místech, která nejsou vystavená přílišnému vysychání, například tam, kde dochází lámání vln nebo na zastíněných místech. Příhodnější místa jejich výskytu se nachází ve spodním sublitorálu, od spodní hranice intertidálu do hloubky 25 až 30 m.

Důležitým společenstvem, který je s těmito ruduchami spojené, je **rhodolith beds**. Vyskytují se globálně ve všech typech oceánů. Jsou většinou **ve větších hloubkách** (25 m a níž, tedy spodní sublitorál, kam dopadá méně než 5 % světla z povrchu) a není zde žádný zaznamenaný vliv vlnění. Řasy, které zde rostou, tak nemusí být přirostlé ke dnu, tvoří zde spíše takové růžové kamínky zvané **rhodolity**. Jsou tvořené centrálním jádrem (malý oblázek, fragment korálu) a porůstající negenikulární kalcifikující ruduchou, která roste na všechny strany. Některé vypadají jako takové kalcifikované větvičky. Morfologická plasticita rhodolitů je velká, je to dané mírou disturbance. Rhodolity rostou na místech, kde je nízká teplota, dopadá sem malé množství světla. Tyto řasy zde tedy rostou velmi pomalu, mohou žít desítky až stovky let (jsou to jedny z nejdéle žijících řas). Při větší bouři dojde k jejich převrácení, ale to je tak všechno. Tyto rhodolity jsou na různých místech planety tvořené jinými druhy, například v polárních oblastech jsou tvořené dvěma druhy – *Lithothamnion glaciale* a *Phymatolithon*. Tropické rhodolity mají velkou diverzitu. V Atlantiku se tomu říká **maerl**. Také se to průmyslově těží pomocí mořských bagrů, používá se to jako hnojivo (zdroj vápníku).

Lithophyllum a jeho parazit **Ezo**, který ho přerůstá a pouští do něj haustoria. Hlavní kompetice je v těchto **společenstvech o prostor (světlo)**, přerůstají buď přímo přes sebe, nebo nad sebou palisádovití jedinci, kteří se zastíňují navzájem. Živin je tu dost, ale světlo je limitující. Jsou to typičtí **K-stratégové** klimaxových biotopů. *L. incrustans* je korovitý mediteránní druh spodního sublitorálu. **Mesophyllum expansum** tvoří stélky ploše laločnaté, k povrchu kamenů přirůstají v jednom bodě. Některé druhy jsou často pěstované v akváriích – je to drahé a vydrží to jen pár měsíců, protože stélka je mnohem více ozářená než v 50 m. **Hydrolithon** je tropická řasa, korálová. **Heydrichia** má na okraji bílé límečky (nekalifikované části bez rhodoplastů), roste v jižní Africe a Austrálii. **Sporolithon** dělá desky do prostoru (není korovitý). Je součástí korálových ekosystémů (pobřeží Austrálie). Vyskytuje se i v Mediteránu, ale v teplém terciéru tam bylo nepřekvapivě daleko víc druhů. **Lithothamnion** porůstá kameny na zastíněných místech nebo tvoří rhodolity ve spodním sublitorálu. **Pneophyllum** je epifytem mořských trav a jiných víceletých řas. Tvoří na nich drobné, narůžovělé, cca 1 mm velké placičky, které jsou inkrustované. Někdy mohou tvořit i souvislé růžové povlaky. Jedinou sladkovodní koralinní ruduchou je **P. cetinensis**, která roste v chorvatské řece Cetina. Porůstá zde kameny, kořeny i ulity šneků. Tato řeka je velmi specifická – je zde vysoké pH a velké množství vápenatých iontů. **Titanoderma** je dalším příkladem epifyta, vyskytuje se spíše ve spodním sublitorálu, ale porůstá i kameny. Stélka je zploštělá, vícevrstevná a inkrustovaná uhličitánem vápenatým.

Velký ekologický význam negenikultních ruduch také spočívá v tom, že slepují vápencový sediment odumřelých stélek, bez čehož by samotný sediment nevznikl. Tyto ruduchy to přerostou, tzv. cementují do homogenního prostoru, který se pak může ukládat do vrstev.

podtřída: *Ahnfeltiophycidae*

Malá podtřída obsahující prozatím jen dva rody *Ahnfeltia* (10 druhů) a *Pihiella* (1 druh).

Ahnfeltia vytváří chomáčovitě vytrvalé stélky, které se nepravidelně dichotomicky větví. Díky “rozčepířenému” vzhledu se jí přezdívá paruka paní domácí (The landlady's wig). Vyskytuje se na pevném podloží v severním Atlantiku. Inkrustující tetrasporofyt byl popsán jako *Porphyrodiscus simulans*. Jde o jedlou řasu a lze ji použít k výrobě agaru.

podtřída: *Rhodymeniophycidae*

Největší podtřída zahrnující největší diverzitu Florideophyceae. Až na jednu výjimku – rod *Caloglossa*, jsou to všechno **mořští zástupci**. Jejich stélky jsou **větvené, vytrvalé**, nejsou diferencované na fyloidy (většinou), ale jsou spíš keříčkovité. Větvičky jsou však tvořené několika typy buněk – **korovitá** (malé buňky s tlustou BS) a **medullární vrstva** (velké buňky s tenkou BS) a buňky specializované pro pohlavní rozmnožování. Většinou nejsou kalcifikované – jednou z možných hypotéz je, že se tomu aktivně brání, například tvorbou slizu. Díky tomu mohou rychleji růst a produkovat na obranu různé toxické látky.

řád: *Gracillariales*

Gracillaria je velký rod s mnoha druhy, které se vyskytují **hlavně v tropech**, ale jsou i **subtropické** (jižní Itálie). Má **keříčkovitou** stélkou s červenou až hnědou barvou. Má mnohaleté centrální osní vlákno a větví se nepravidelně do jednoletých větviček, které se směrem k vrcholku zužují a dorůstají každý rok. Rodozměna je izomorfní. Spermacie se tvoří v konceptákulech. Po oplození karpogonium splývá s vícejadernými vyživovací buňkami a vytváří se gonimoblast. Současně okolní kortikální buňky vytváří perikarp vznikajícího cystokarpu. Cystokarpy jsou vidět jako takové zduřeniny na vláknech. *Gracillaria* je významným **agarofytem**. V Mexiku a na Filipínách se sbírají na potravu, ale některé druhy jsou smrtelně jedovaté (je to jako sbírání masáků) a jsou spojené s tzv. otravou ogonori, která se projevuje zejména sníženým krevním tlakem a může být pro člověka i fatální.

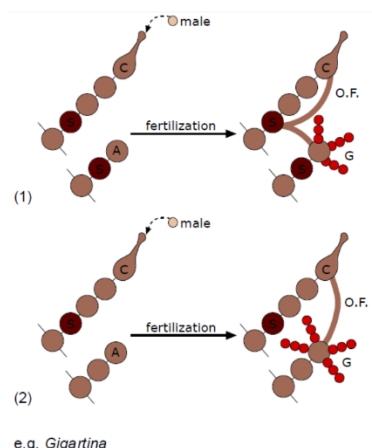
řád: *Gelidiales*

Patří sem keříčkovité ruduchy, **primárně teplomilné**. Zástupci jsou charakterističtí kopulovitou apikální buňkou. Většina zástupců má izomorfní rodozměnu. Na koncích větviček se tvoří rozmnožovací orgány – karpogonia s dlouhým trichogynem, shluky (sori) spermatangií, nebo tetrasporangia. Po oplození karpogonium může fúzovat s podpůrnou buňkou a/nebo vyživovacími vlákny. Do této skupiny patří významné **agarofyty**.

Gelidium (rosolenka) je tropická až subtropická víceletá ruducha (5-10 let), má **zploštělou, žebříčkovitě větvenou stélku** do 2. nebo 3. řádu. Existuje množství podobných rodů – ***Gelidiella*, *Pterocladia*, *Pteroclatiella***, rozdíly mezi nimi nejsou vůbec jasné. Velké populace těchto ruduch se vyskytují ve spodním sublitorálu (25 m) v celém subtropickém Atlantiku, na západě Evropy a severní Afriky. Při větších bouřích jsou na plážích toho obrovské haldy. Stélky se sbírají a vyrábí se z nich agar. Největším producentem agaru je Maroko. Ve Středozemním moři najdeme *Gelidium* i na zastíněných místech ne až v takové hloubce.

řád: *Gigartinales*

Velký řád, patří sem řada ekonomicky významných **karagenofytů**. Po oplození diploidní jádro přejde ooblastovým vláknem z karpogonia do podpůrné buňky a z něj do velké auxilární buňky na vedlejší větvičce. Ta pak dává vznik gonimoblastovým vláknům. V některých případech to probíhá bez podpůrné buňky.



Gigartina zahrnuje keříčkovité ruduchy temperátních a subtropických moří. Roste hlavně na jižní polokouli, některé druhy najdeme i v Antarktidě. Je zdrojem karagenu.

Eucheuma a *Kappaphycus* jsou bohatě větvené keříčkovité ruduchy, jejichž zbarvení je hodně variabilní (zelená, oranžová, hnědá, červená). Jsou to významné karagenofyty.

Furcellaria lumbricalis je **víceletá, chladnomilná, severoatlantická** řasa. Stélka je keříčkovitá, dichotomicky větvená, většinou hnědá až žlutá a k substrátu je připevněná bohatě větveným systémem rhizoidů. Na příčném průřezu je patrná korovitá vrstva malých buněk s tlustou buněčnou stěnou a vnitřní medullární vrstva velkých buněk s tenkými stěnami. Má klasický trifázický životní cyklus s izomorfní rodozměnou. Rozmnožovací útvary (sori tetrasporangii/cystokarpy) se nacházejí v apikálních částech stélky. Samičí gametofyt v cystokarpech ukrývá karpogonia a následně vláknitý karposporofyt. *Furcellaria* je klíčový druh **baltského ekosystému ve spodním sublitorálu**, dominuje zejména ve 2-3 metrech, není u hladiny. Dá se považovat za tzv. habitat-forming species (něco jako smrky s borovicemi determinují tajgu). Na východě Baltu nebo na severoněmeckém pobřeží jsou v lagunách („bodden“) populace, které jsou nepřírostlé (vytváří takové míčky) – nemusí být, neprojevuje se zde příboj. V **Baltském moři** je tak nízká salinita, že zde žije **jen samčí gametofyt a tetrasporofyt**. Rozmnožují se zde nepohlavně – fragmentací stélky a tetrasporami bez předem proběhlé meiózy. K pohlavnímu procesu zde nedochází. Ve velmi málo slaných oblastech roste již jen vegetativně se množící tetrasporofyt. *Furcellaria* roste vzácně i na západě Středozemního moře, kudy přitéká studená voda.

Chondrus (puchratka) je **chladnomilná, vytrvalá** ruducha. Její stélka je zploštělá, dichotomicky větvená a má **málo fykoerytrinu** – lze si ji splést s chaluhou (má často žlutou barvu). *Ch. crispus* (puchratka kadeřavá, „irish moss“) roste především na severní polokouli na atlantském i pacifickém pobřeží, sekundárně byl zanesen až do Antarktidy. Je to jeden z vlajkových druhů studené temperátní oblasti severního Atlantiku. Je součástí kelpových ekosystémů v eulitorálu (jako jedna z mála ruduch), například v Irsku společně s rodem *Fucus*. Musí snášet dramatické kolísání salinity (odliv vody a vysoušení, déšť, příliv). Druh je diecický a tetrasporofyt izomorfní. Spermatangia se nachází na mladých větvičkách, karpogoniální větve se vyvíjejí v cortexu stélky a trichogyn dosahuje nad povrch. Získává se z něj karagen. Parazituje na ní ulvofytní řasa *Acrochaete* v závislosti na tom, jaký typ karagenu obsahují ve své buněčné stěně. Sporofyt obsahuje lambda karagen, který je virulentním signálem pro řasu, zatímco gametofyt má kappa karagen, přes který *Acrochaete* neprojde.

Coccotylus truncatus je další **chladnomilná** řasa, její stélka je hodně **plastická**, může být zploštělá, dichotomicky větvená, nebo je jen taková vláknitá. Vytváří **loose-lying populace** s rodem *Furcellaria* u estonských ostrovů (nachází se zde velké populace nepřírostlých bentických řas). Průmyslově se zde sklízí a získává se ní karagen. Podobně jako *Furcellaria* i *Coccotylus* pochází z Atlantiku.

Mazzaella (*Iridaea*) má listovitou stélkou, jejíž povrch pokrývá proteinová vrstvička (zvaná **kutikula**, ačkoliv nemá nic společného s kutikulou vyšších rostlin), zodpovědná za duhově zbarvený odraz světla ponořené stélky. Její čepele vyrůstají každou sezónu z vytrvalého holdfastu. Rodozměna izomorfní. Získává se z ní karagen na pacifickém pobřeží USA.

Phyllophora má větvený stonek se zploštělými, dichotomicky větvenými listy, které tvoří takové laločnaté vějíře. Volně plovoucí phyllophorová společenstva se nachází v severozápadním Černém moři na ploše asi 15 000 km².

Gymnogongrus je nepravidelně dichotomicky větvený, stélka je poměrně tuhá, cylindrická nebo trochu zploštělá a vyrůstá z jedné diskovité báze. Karposporofyty se vyskytují jako takové bradavkovité útvary na stélce, tzv. **nemathecia**. U některých druhů je tetrasporofyt krustózní, u jiných je redukovaný a součástí karposporofytních vláken. Řasa se vyskytuje kosmopolitně, od Antarktidy přes tropy po Aljašku, v intertidálu po horní sublitorál. **G. griffithsiae** můžeme najít ve Středozemním moři, například v Piranu.

řád: *Bonnemaisoniales*

Bonnemaisonia hamifera je významnou **invazivní** ruduchou v severním Atlantiku. Gametofyt je keříčkovitý, epifytický s charakteristickými **háčky**, pomocí kterých se chytá svého hostitele. Tetrasporofyt je mikroskopický, vláknitý (stádium **Trailliella**). Pochází z Japonska.

Asparagopsis má rovněž **heteromorfní životní cyklus**. Gametofyt jsou takové vzpřímené, větvené kytičky, zatímco tetrasporofyt (stádium *Falkenbergia*) je vláknitý, větvený a tvořený třemi řadami buněk. **A. taxiformis** je domácí na jihozápadě Austrálie, ale už během druhé světové války byl zavlečen loděmi do Evropy a na subtropické pobřeží Severní Ameriky, kde panuje podobné klima. Je to **významný invazivní druh**, na Azorských ostrovech je to jedna z dominant. Invaze probíhá ve dvou fázích – nejdříve postupuje tetrasporofyt, který je odolnější vůči nižším teplotám, a pak následně gametofyt. V Jaderském moři přežívá zatím jen tetrasporofyt, množí se zde nepohlavně a nikdy nedokončí svůj cyklus (gametofyty nepřežijí). Nebezpečí spočívá v tom, že *Falkenbergia* porůstá mnohaleté, pomalu rostoucí koralinní ruduchy, zastiňuje je a ty pak mají sníženou fitness a mohou i odumřít. Navíc tato řasa je **toxická**, nic ji nechce žrát. Její specializovaní herbivoři, kteří v Austrálii jsou, ve Středozemním moři chybí a ani by zde zimu nepřežili. Zajímavé je, že linie, která je tak globálně invazivní, v domácí Austrálii vůbec hojná není.

řád: *Halymeniales*

Halymenia („dragon breath“) je **hlubokomořská** ruducha spodního sublitorálu. Její stélka je zploštělá, měkká, **bez pevné korovité vrstvy** (v hlubších vrstvách se tolik neprojevuje vlnění). Roste relativně pomalu a je **toxická**. *H. floresii* žije i ve Středozemním moři, je pantropicky rozšířená.

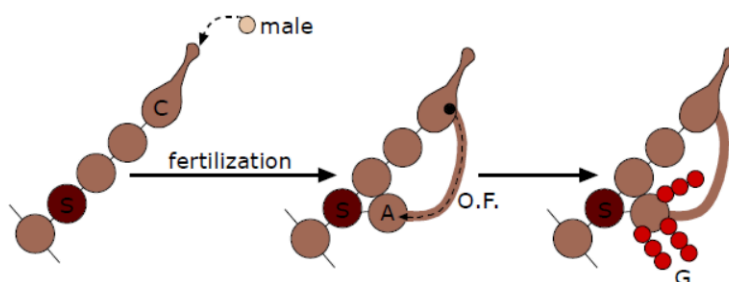
řád: *Plocamiales*

Plocamium je kosmopolitní rod, vyskytující se ve **spodním sublitorálu** od temperátu po tropy. Je typický **střídavým unilaterálním větvením** – větví se to vždy jen na jednu stranu, větvičky dalšího řádu zas na druhou. **P. cartilagineum** se využíval již v antice k výrobě purpuru (obsahuje hodně fykoerytrinu). Je to **hlubokomořská** řasa (30 m), kosmopolitní komplex asi 5 druhů (jednotlivé druhy se ale svým rozšířením liší). Je možné ji najít vyvrženou na pláži po větších bouřích.

řád: *Ceramiales*

Řád zahrnuje velké množství rodů s velkou morfologickou variabilitou. Patří sem zástupci s efemerními stélkami, kterou jsou sekundárně zjednodušené, někdy až na úroveň jednoduché uniseriální, větvené stélky. V rámci čeledi Delesseriaceae jsou však ruduchy, u kterých se

vyvinuly fyloidy podobné těm například u rodu *Sargassum*. Pro celý řád je charakteristické, že **auxiliární buňka se tvoří až po oplození karpogonia** (na místo před). Vytváří se z podpůrné buňky čtyřbuněčné karpogoniální větvičky. Diploidní jádro je pak přeneseno ooblastovým



e.g. *Polysiphonia*

vlákem do auxiliární buňky, ze které vzniká gonimoblast. Životní cyklus je izomorfni.

Ceramium je morfologicky sekundárně zjednodušený rod. Stélka je dichotomicky větvená, tvořená **centrálními** a **korovitými buňkami**, které tvoří prstýnky mezi centrálními buňkami. Na koncích stélek se tvoří **klíšťkovité zakončení**. *Ceramium* je **efemerní**, žije jen několik týdnů. Roste epifyticky nebo epiliticky v sublitorálu, zejména v chladnějších mořích. Díky efemerním stélkám jsou schopné vyrůst na místech se silnou sezónní disturbancí, například vlivem ledových ker. Zimu v Severním moři přežívá ve formě tetraspor nebo zygot, ve Středozemním moři zase přežívá letní období. Zástupce: *C. rubrum*, *C. tenuicorne*. *Rhodomela* – korovité buňky pokrývají kontinuálně celé centrální buňky.

Callithamnion (Ceramiales) + **Aglaothamnion** mají extrémně jednoduchou (sekundárně), velmi jemnou stélku. Vlákna jsou tvořena jednou řadou buněk, a tedy i **jedním buněčným typem**. Celá stélka je slizká, **efemerní** a roste epifyticky nebo epiliticky i na místech, která jsou více disturbovaná či znečištěná. Větví se do 2. a 3. řádu, hlavní vlákno je mnohem tlustší než postranní. Mají velkou diverzitu. Druhy a vlastně i rody je velmi těžké určovat podle morfologických znaků. Typický pro chladnější moře, v Baltu jen po Rujanu (to jsou nejvýchodnější populace), na Bornholmu není.

čeleď: *Delesseriaceae*

zahrnuje zástupce s plochými listovitými stélkami (*Phycodrys*, *Delesseria*)

Delesseria v rámci níž jako u jediné skupiny ruduch se vyvinuly **fyloidy** včetně **žeber** na zpevnění, aby se tolik netrhaly. Jsou to **chladnomilné** ruduchy, vyskytují se na pobřeží Norska i v Baltickém moři, kde roste *D. sanguinea*. Stélka je pseudoparenchymatická, **kauloid je vytrvalý** (starý klidně 20 let) a každý rok z něj vyrostou na jaře nové fyloidy.

Caloglossa zvládla přechod **do sladkých vod** jako jediná z rhodymeniálních ruduch. Je to **tropická** záležitost (Filipíny, Malajsie, Mexiko), roste v potocích a řekách. Je i nějaký údaj z Německa, ale pravděpodobně je to antropogenní přenos od akvaristů (*C. beccarii* a *C. fluviatilis* se prodávají pod názvem „red moss“). Pak jsou i druhy brakické, rostoucí typicky v **mangrovových** porostech.

Claudea je jednostranně větvená a tyto větvičky jsou vzájemně spojené jako u ptačího peří. Typická pro Indický oceán, je hlubokomořská (pod 15 m).

čeleď: *Polysiphoniaceae*

převážně chladnomilné ruduchy, jen vláknité, ale vytrvalé. Mají specifickou stavbu těla.

Polysiphonia je dalším příkladem **sekundárního zjednodušené** stélky. Ta je větvená, má **jednu centrální buňku** a **kolem ní jsou buňky pericentrální** (2ⁿ). Nejhojnější evropský druh je *P. fucooides*, například v Baltu – epifyticky a epiliticky v sublitorálu. Žijí ale více let, **přežívá zimu!!**

(5-7 let). Karpoporofyt v cystokarpu jsou takové ty bambulky na obrázku. Oranžová až někdy i červenočerná stélka.

Choreocolax, *Plocamioalax*, *Gracilariophila* v rámci čeledi Polysphoniaceae jsou podivní parazité ruduch (název podle hostitelské řasy). *Choreocolax* parazituje na polysiphonii, je takový světle červený slizký chomáček, několikabuněčný. Je to tzv. **adelphoparazit** – vstříkne vlastní jádro do buněk hostitele (a také vlastní mitochondrie) a zde se pak namnoží a vytvoří spory. Navíc hostitelské buňce krade plastidy. Má vlastní genom a jakési „proplastidy“, ale na fotosyntézu krade plastidy. Hostitel však nerozpozná cizí jádro a mitochondrii, ale využijí mašinérii hostitelské buňky, inaktivují jádro hostitelské buňky, pak se v buňce namnoží (udělá si z ní vlastně sporangium) a spory se pak dostanou do vnějšího prostředí. Běžové bochánky např. na polysiphonii. Zde vznikají sekundární zátky. *Choreocolax* má vlastní plastidový genom, ale ten nefotosyntetizuje.

Odonthalia má jako jediná skupina mořských řas boční větvičky zašpičatělé (analogie trnů u vyšších rostlin), je to její obrana proti herbivorům. Je severopacifická, je součástí kelpových ekosystémů.

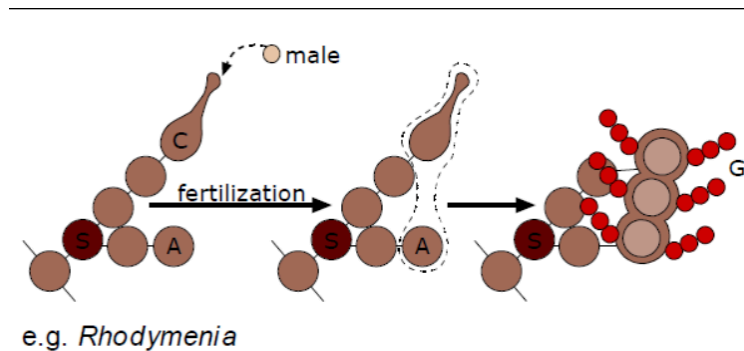
Laurencia – větvená, víceletá řasa. Terminální větvičky často krátké a tupě zakončené. Zabarvení velmi variabilní – od žluté, přes červenou až po červenohnědou. Stélka je rozlišená na cortex a medullu. Vyskytuje se v sublitorálu, často na exponovaných lokalitách. Vytrvalá, pletivná stélka. Vlákná mají cylindrický průřez. Terminální větvičky odbočují téměř v kolmém úhlu a jsou na vrcholech tupě oblé. Typické je kolísání obsahu fykoerythrinu ve stélkách vedoucí ke značné barevné variabilitě (zelená, šedohnědá, růžová až červená). Jedna z ruduch poskytující agar při zpracování buněčných stěn. V sublitorálu tropických a subtropických moří. *L. obtusa* je jednou z nejhojnějších řas svrchního sublitorálu středních a jižních oblastí Středozemního moře.

Womersleyella setacea – vytváří husté růžové chomáče na kamenných substrátech a jiných řasách. Stélka se skládá z bohatého systému plazivých vláken a vzpřímených vláken. Vlákná jsou tvořena jednou centrální buňkou a čtyřmi pericentrálními buňkami. Vlákná se přichycují pomocí holdfastů = krátké mnohobuněčné rhizoidy odvětvující se z pericentrální buňky, tvoří „basal pad“. Původně pantropický rod, který úspěšně invadoval Středozemní moře.

Wrangelia penicillata – vzpřímená efemerní stélka s bohatým větvením. Zbarvení bílé, žluté, načervenalé až temně červené. Vyskytuje se na středně disturbovaných habitatech, ale také na „pristine“ lokalitách v sublitorálu tropických a subtropických moří včetně Mediteránu. *W. penicillata* je primárně druhem hlubokomořských, zastíněných stanovišť. Často i živé a rostoucí stélky mají bílé zbarvení, a to zejména ve více osvětlených biotopech v horním sublitorálu. Důvodem je nižší koncentrace pigmentů u těchto populací předcházející tak fotoinhibici. *Wrangeliia* je typická svojí efemerní stélkou postrádající jakékoli stabilnější strukturu (například epidermis nebo zpevňující buňky). Stélky žijí vždy pouze po dobu jedné vegetační sezón.

řád: Rhodymeniales

Velká skupina. Z podpůrné buňky vyrůstá tři až čtyř buněčná karpogoniální větvička zakončená karpogoniem a dvoubuněčná větvička s auxiliární buňkou. Po oplození splývá zygota s auxiliární buňkou, ze které pak vyrůstá gonimoblast.



Botryocladia („red grape alga“) vytváří **červenorůžové balonky** na stopce, která může být u některých druhů větvená. Balonky jsou duté, tvořené na povrchu pigmentovanou vrstvou malých kortikálních buněk a pod nimi velkými buňkami medullární vrstvy. Malé buňky v medullární vrstvě, tzv. **sekretorické buňky**, produkují sliz, který vyplňuje vnitřek balónku. Rodozměna je izomorfní. *B. botryoides* se vyskytuje v Mediteránu. na zastíněných místech – kamenech nebo jako epifyt na víceletých řasách. Tropické druhy se často pěstují v akváriích.

Rhodymenia a ***Sparlingia*** jsou **tropické** a **subtropické** rody se zploštělými, lístkovitými stélkami, které mohou ale nemusí být větvené. Stélky jsou poměrně **rigidní**, **není to jednovrstevné** jako *Porphyra*. Gametofyt vypadá stejně jako tetrasporofyt. Nejhojnější mediteránní druh je *R. pseudopalmata*, najde se zde spíš v zimě. Často roste na starších víceletých řasách.

řád: *Peyssonneliales*

Peysonnelia squamaria (Peyssonneliales, Peysonneliaceae) – plochá stélka skládající se z epidermální části a parenchymatických medullárních buněk. K pevnému substrátu je připevněná pomocí jednoho holdfastu a vytváří nepravidelnou půlkruhovitý disk. Svrchní a spodní část stélky je diferencovaná. Víceletá řasa horního sublitorálu a zastíněných místech. Kruhy na stélce poukazují na období růstu, z čehož je možné určit věk řasy. Druhy jsou od sebe těžko poznatelné. Červené, oranžové až hnědé zbarvení.

Viridiplantae (Chloroplastida)

Označuje se tak **zelená vývojová linie** skupiny Archaeplastida. Lze ji rozdělit na dvě velké linie – **Chlorophyta** a **Streptophyta**. Jejich společný předek se označuje zkratkou **AGF** („ancestral green flagellate“). Zřejmě to byl bičíkovec, na povrchu neměl pravou buněčnou stěnu, ale byl pokryt polysacharidovými šupinami. Pravděpodobně to byl mořský organismus. Dále dvě hypotézy:

- 1) jednoduchý malý bičíkovec (1 nebo 2 bičíky); něco jako recentní *Mamiella/Dolichomastix*.
- 2) komplexní velká buňka se 4 bičíky a se schopností fagocytózy, kterou si mohl ulovit sinici; recentní druhy *Halosphaera*, *Cymbomonas* mají drobný kanál, kterým jsou transportovány na povrch buňky drobné šupiny; může to být pozůstatek dávného cytofaryngu (ancestrální fagocytující buňky).

Fosilní záznam

Fosilie označované jako *Acritarcha* (staré i 1,2 mld. let) by mohly být odpočívající stádia prasinofytních řas, ale není to jisté. Jasně jsou nálezy fykomat (= odpočívající stádia některých prasinofyt), jsou docela dobře zachované, staré zhruba 250–540 milionů let. Fosilní *Proterocladus antiquus* je **miliardu let stará** mnohobuněčná fosilie, která byla zřejmě **primitivní cladophorální řasou**. Nepřímé doklady svědčí o tom, že jeho buňky byly mnohoaderné. Vláknitá byla jednořadá, asymetricky větvená a s apikálním růstem. V rámci milimetrových vláken se možná utvářely akinety s tlustší buněčnou stěnou. Relativně nedávné nálezy ze severní Číny jsou početné a velmi dobře zachovalé. Samotný *Proterocladus* byl známý již dříve, ale z mladších geologických vrstev (750 milionů let) a v ne tak zachovalé podobě. Pokud byl *Proterocladus* opravdu zelenou řasou, divergence zelených řas musela nastat mnohem dříve, někdy před 1,5 miliardou let.

Fylogeneze zelených řas

V 18. století vyšlo dílo *Systema Naturae* od Carla Linného, ve kterém uvádí 6 řasových rodů: *Tremella* (což je houba), *Fucus*, *Ulva*, *Corallina*, *Volvox* a *Conferva* (označení pro zelenou vláknitku).

Klasifikace v 70. letech byla založena na typu stélky: bičíkatá (→ Volvocales), palmeloidní (→ Tetrasporales), kokální (→ Chlorococcales), vláknitá nebo sifonální (→ Ulotrichales), sifonokladální (→ Siphonocladales). Pak byly ještě zvlášť Conjugatophyceae a Charophyceae.

V 70/80. letech přišla elektronová mikroskopie, která ukázala, že některé struktury jsou relativně konzervované (struktura bičíkového aparátu, průběh cytokineze a mitózy). Byla vytvořena třída Prasinophyceae, Charophyceae, Ulvophyceae (CCW orientace), Trebouxiophyceae (dříve Pleurostrophyceae, CCW) a Chlorophyceae (CW nebo DO).

V 80. letech přišla DNA data. Nejdříve se sekvenovala malá nebo velká ribozomální podjednotka (dostatek DNA pro přímé sekvenování, přítomné v mnoha kopiích). V roce 1990 přišla PCR, která umožňuje zmnožení úseků do mnoha kopií. Přešlo se tedy od analýzy jednotlivých genů po multigenové studie až nyní v současných letech se sekvenují již celé genomy (plastidové, mitochondriální, jaderné).

Současný pohled na fylogenezi zelených řas

a) Chlorophyta

- uzavřená mitóza
- fykoplást
- buněčná přepážka se tvoří **centripetálně** (od okraje směrem dovnitř)

Za bazální skupinu v rámci linie *Chlorophyta* byla dříve brána třída **Palmophyllophyceae**, ale v současnosti existuje i názor, že tvoří třetí linii vedle Chlorophyta a Streptophyta zvanou

Prasinodermophyta. Prasinophyta jsou parafyletická skupina, aby byli monofyletičtí, musely by být do nich zahrnuty i skupiny UTC cladu. Termínem „**Prasinophyta**“ je tedy myšlena soustava odštěpujících se linií až k **UTC cladu** (Ulvophyceae, Chlorophyceae, Trebouxioophyceae), který je korunní skupinou chlorofyt. Bazální k UTC cladu je skupina **Chlorodendrophyceae** a společně vytváří skupinu zvanou „**core chlorophytes**“.

Třída Chlorophyceae je **monofyletická**, Trebouxioophyceae s velkou pravděpodobností také, ale Ulvophyceae rozhodně **monofyletická není** – řád Bryopsidales sedí mimo ostatní linie. Vzájemné vztahy mezi hlavními skupinami UTC cladu jsou rovněž nevyjasněné. Vztah mezi C. a T. je podpořen absencí přetrvávajícího mitotického věténka. Vztah mezi T. a U. zase podporuje CCW orientace bičíkových tělísek.

b) Streptophyta

- **otevřená** mitóza
- **fragmoplast**
- buněčná přepážka se tvoří **centrifugálně** (od středu k okraji)

U Streptofyt je bazální skupina **Mesostigmatophyceae** (jediní bičíkovci v rámci této skupiny) a dále skupina zahrnuje skupiny Chlorokybophyceae, Chaetosphaeridiophyceae a Klebsormidiophyceae. Odvozenější skupinou je tzv. **ZCC clade** složený ze tříd Zygnematophyceae, Charophyceae a Coleochaetophyceae. Mezi Streptophyta také náleží všechny suchozemské rostliny tvořící jednu monofyletickou linii. V současnosti převládá názor, že sesterská k terestrickým rostlinám je právě třída Zygnematophyceae.

Průběh evoluce zelených řas (hypotéza)

Rozdělení zelené vývojové linie na Chlorophyta a Streptophyta se odehrálo zhruba před 1 miliardou. Stále je to ve srovnání se skupinami, jako jsou rozsivky nebo chaluhy, velmi stará událost.

Na konci prekambria v ediakarském období (650-540 milionů let) po velké kryogeniánské glaciaci Chlorophyta obývala téměř výhradně fytoplankton oceánů (prasinofytní zástupci), zatímco Streptophyta dominovala sladkovodním biotopům, a to jak v planktonu, tak bentosu (mnohobuněčné formy typu *Klebsormidium*, *Coleochaete*). V prvohorách (490-400 milionů let) proběhla komplexní evoluce zelených rostlin a vznikly linie, které známe dodnes. V bentosu moří se vyvinuly makroskopické řasy z třídy Ulvophyceae, které tvořily společenstva společně s ruduchami (evoluce chaluh byla v té době v počátcích). Ve sladkovodním prostředí se dále diverzifikovala Streptophyta: parožnatky, spájkivky, první krásivky atd. Rovněž sem ale pronikly planktonní zástupci chlorofytní vývojové linie z třídy Chlorophyceae a Trebouxioophyceae. V druhohorách (360-60 milionů let) již mořští bičíkovci ve fytoplanktonu nedominují (to spíše haptofyta a první rozsivky), ale stále jsou zde makroskopické ulvofytní řasy. Ve sladkovodním prostředí probíhá stále divoká evoluce, během které Chlorophyceae a Trebouxioophyceae vytvořily řadu linií, které doslova ovládly fytoplankton. Vedle toho zažily velkou radiaci krásivky, a to ve sladkovodních kyselých biotopech, kam byly vytlačeny.

Základní znaky zelené linie

Chlorophyta – většina prasinofytních skupin je mořských. Chlorophyceae a Trebouxiophyceae jsou převážně sladkovodní a terestrické řasy, zatímco Ulvophyceae jsou spíše mořské. Streptophyta – většina je sladkovodních a terestrických. Některé chary mohou snášet i mírně slanou vodu (například v Baltu) a některé cévnaté rostliny rostou v moři (*Cymodocea*, *Posidonia*, *Zostera*).

Plastid a fotosyntetické pigmenty

Plastidy všech zelených řas jsou **primární** se dvěma membránami, obě jsou sinicového původu. Thylakoidy jsou uspořádané v **lamelách** o různém počtu, u některých streptofytních řas se tvoří **grana** jako u terestrických rostlin a thylakoidy jsou tak rozlišené v granální a stromatální (intergranální). Uvnitř plastidu mnoha řas se nachází **pyrenoid**, oblast koncentrace enzymu Rubisco (ribulóza-1,5-bisfosfát karboxyláza oxygenáza), ale některého řasy jej nevytvářejí. Thylakoidy mohou skrz pyrenoid i procházet. Pyrenoid je jeden z tzv. **CCM mechanismů** (*carbon concentrating mechanism*), který se snaží předcházet oxygenázové aktivitě Rubisca, a tím fotorespiraci. Kromě Rubisca je v pyrenoidu ještě obsažen enzym **karboanhydráza**, která přeměňuje HCO_3^- iont v plastidech na CO_2 , který vstupuje do temnostní fáze fotosyntézy. Fotosyntáty se ukládají ve formě **škrobu** (α -1,4-glukan), a to v plastidu, často kolem pyrenoidu – buď ve formě zrn nebo tvoří homogenní škrobovou obálku. V chloroplastu je molekula DNA ve formě nukleoidů, které jsou v plastidu rozptýlené a přichycené k thylakoidům. Tvar chloroplastu může být různý. Pokud má buňka jeden chloroplast, tak dělení plastidu a jádra musí být přesně synchronizováno.

U všech zelených řas byly zjištěny **chlorofyly a + b**. Oba mají své dva píky, jeden v modré a jeden v červené oblasti (vzájemně trochu posunuté). Mezi nimi je pro zelené řasy oblast, kterou nedokáží moc využívat. Částečně v této oblasti absorbují **primární karotenoidy** (karoteny a xantofyly), které ale mají i jiné funkce. Mezi hlavní patří **β -karoten** a pak xantofyly **lutein**, xantofyly xantofylového cyklu (**violaxanthin**, **antheraxanthin**, **zeaxanthin**) a **neoxanthin**. Některé jsou taxonomicky specifické: **sifonein**, **sifonoxanthin**, **prasinoxanthin** – u mořských zástupců, kterým pomáhají vychytávat světlo, které lépe proniká do hlubších vrstev moře. Říká se jim oranžové xantofyly. Někteří zástupci tvoří za určitých podmínek i **sekundární karotenoidy** (např. astaxanthin), které jsou na rozdíl od primárních karotenoidů uloženy v cytoplazmě ve formě kapének a jejich hlavní funkcí je absorpce nadbytečného slunečního záření, které by jinak vedlo k fotoinhibici.

Struktura bičíku a bazálního tělíska

Pohyb volně žijících monád (bičíkovců) a zoidů (zoospor + bičíkatých gamet) zajišťují **bičíky**. Bičíkovci mají většinou 2, 4 (například *Pyramimonas*) nebo více bičíků, vzácně se vyskytují druhy s jedním nebo třemi bičíky (ve skupině Prasinophyta). Zvláštním případem jsou tzv. **stefanokontní zoospory** u rodu *Oedogonium* (Chlorophyceae), které mají čtyřicet párů bičíků srostlých do věnce. Tyto zoospory jsou také u některých zástupců řádu Bryopsidales (*Bryopsis*, *Derbesia*). Bičíky jsou zpravidla stejně dlouhé, válcové a mají podobnou strukturu (**izokontní bičíky**). Na povrchu mohou být pokryté polysacharidovými šupinami (Prasinophyta) či mohou mít jemné vlášení (*Chlamydomonas*).

Bičík je klasický **eukaryotní** a je pokrytý cytoplasmatickou membránou. Skládá se z volné části bičíku – axonemy a v buňce je ukotven bazálním tělískem. Na příčném řezu **axonemou** je na periférii **9 dvojic mikrotubulů a jeden centrální pár** (9+2), konec bičíku obsahuje již jen ten centrální dublet. Vždy jeden z obvodových párů má **dyneinová raménka**, kterými se za spotřeby ATP posouvají po sousední dvojici, čímž dochází k ohybu bičíku.

Rozhraní mezi axonemou a bazálním tělískem označujeme jako **přechodnou zónu**. Na příčném řezu přechodné zóny je **stélátní (hvězdicovitá) struktura** = středový prstenec, z něhož vybíhají paprsky směřující k obvodovým dubletům. Na podélném řezu má tato struktura podobu **písmene H**. Toto jsou znaky **charakteristické pouze pro chlorofytní řasy**. Samotné bazální tělísko má v části bližší

k přechodné zóně na příčném řezu obvodový kruh devíti vzájemně spojených mikrotubulárních trojic a uprostřed bez centrálního páru. Na vzdálenějším konci bazálního tělíska je struktura popisovaná jako **kočárové kolo** („court-wheel“) = středový kruh a paprscité „loukotě“ vedoucí k obvodovým tripletům.

Z určitých tripletů bazálních tělísek vyrůstají **mikrotubulární kořeny**, které kotví bičíky v buňce. Skládají se ze dvou nebo čtyř (a více) srostlých mikrotubulů, které se na jisté vzdálenosti od bazálního tělíska rozplétají a stávají se součástí cytoskeletu. Bazální tělíska mohou být mezi sebou spojena kontraktilními **příčně pruhovanými** spojovacími vlákny. **Rhizoplast** je také příčně pruhované kontraktilní vlákno, které směřuje od bazálního tělíska k povrchu jádra, kde se rhizoplast větví. Pravděpodobně slouží k manipulaci jádra na začátku mitózy. Jak příčně pruhovaná spojovací vlákna, tak rhizoplast jsou tvořené proteinem centrin.

Příklad: *Chlamydomonas* má bičíky pod úhlem 90 stupňů. Jsou spojeny horními a dolními příčně pruhovanými vlákny a v buňce jsou ukotveny mikrotubulárními kořeny, dále probíhají buňkou a stávají se součástí cytoskeletu. V buňce je ještě spojení mezi bazálními tělísky a jádrem – rhizoplast. Zelená řasa se dvěma bičíky plave prsa.

K **replikaci** bazálních tělísek dochází na začátku buněčného dělení. Mechanismus replikace zajišťuje jejich nestejné stáří. Jedno z bazálních tělísek je přejímáno z mateřské buňky, druhé je nové. Vlastní bičík se vytvoří v následujícím buněčném cyklu. Bazální tělíska nejen ukotvují bičíky, ale také zajišťují regeneraci a růst bičíků po jejich ztrátě. Například *Chlamydomonas* může při osmotickém stresu bičík odhodit (v přechodné zóně) a pak jej je schopná znovu vytvořit.

Těsný vztah byl pozorován mezi bazálními tělísky a **centriolami**, které se často vyskytují na pólech mitotického vřeténka. Struktura obsahuje obvodový kruh z devíti mikrotubulárních tripletů (podobně jako bazální tělísko). Při mitóze bývá každý z obou pólů vřeténka obsazen párem centriol, jejichž osy svírají pravý úhel. U bičíkovců bazální tělíska slouží jako **organizátory mikrotubulů (MTOC)** na pólech vřeténka během dělení jádra, bezbičíkaté buňky mají centrioly. Některé ani centrioly nemají (například všechny cévnaté rostliny) a jako MTOC funguje něco jiného (například povrch mitochondrie nebo chloroplastu) a někdy nic, co by se dalo strukturně odlišit.

Bičíkový aparát

Bičíkový aparát je považován za konzervativní buněčnou strukturu, která během fylogeneze eukaryot prodělávala malé změny. Proto je jeho popis důležitým znakem vývojových linií. Důležité je zejména vzájemné postavení bazálních tělísek a mikrotubulárních kořenů při pohledu od vrcholu buňky ve směru k jejímu zadnímu konci.

Příklad: *Pyramimonas* (Prasinophyceae) – má 4 bazální tělíska, která jsou paralelně uspořádaná. Mikrotubulární kořeny se střídají v počtu 4-2-4-2 a rhizoplast je napojený na jádro. Bez 180° rotační symetrie.

U ostatních zástupců skupiny Chlorophyta je charakteristické křížové uspořádání mikrotubulárních kořenů, které se vyznačuje 180° rotační symetrií. Z každého bazálního tělíska vyrůstají dva mikrotubulární kořeny, z nichž jeden obsahuje dva srostlé mikrotubuly, druhý se skládá ze čtyř nebo více mikrotubulů. Rozlišují se 3 základní typy uspořádání bazálních tělísek a jejich mikrotubulárních kořenů:

- 1) **DO-orientace** (directly opposed) – bazální tělíska uložena **proti sobě**. Například u zoospor řádu Chaetopeltidales a Sphaeropleales (Chlorophyceae) – rod *Pediastrum*.
- 2) **CCW-orientace** (counter-clockwise) – bazální tělíska otočená vůči sobě proti směru hodinových ručiček. Například zoospor a gamety mnohých Ulvophyceae (*Acrosiphonia*), Trebouxiophyceae. Zřejmě ancestrální stav, ze kterého vznikly ty další dva.
- 3) **CW-orientace** (clockwise) – bazální tělíska otočená vůči sobě ve směru hodinových ručiček. Například u řádu Chlamydomonadales – *Chlamydomonas*.

U řádu Chaetophorales (Chlorophyceae) má vrchní pár bičíků CCW orientaci, zatímco spodní pár má CW orientaci. U zoidů primitivních zástupců skupiny Streptophyta (například zoospory *Coleochaete*) je zcela odlišná struktura bičíkového aparátu. Na předním konci, ale jen z jedné strany, vystupují z buňky dva bičíky. Jedno z dvojice bazálních tělísek nese plochý mikrotubulární závěs složený z nejméně 60 mikrotubulů (tzv. **multilayered structure, MLS**), který probíhá podél povrchu buňky k jejímu zadnímu konci. Druhé bazální tělísko je opatřeno jedinou dvojicí mikrotubulů. Vzájemné spojení bazálních tělísek zajišťují příčně pruhovaná vlákna.

Mitóza a cytokineze

Množství DNA v rámci zelené linie je velmi různorodé: u Chlorophyceae od 0,01 pg DNA/buňku (*Ostreococcus* – osekvenovaný, velmi drobný) až po 5,8 pg DNA/buňku. Streptophyta mají obecně větší genomy, největší mají krásivky a parožnatky. Množství DNA je úměrné i velikosti buněk.

Podobně jako struktura bičíkového aparátu je karyokineze a cytokineze konzervativní svou strukturou a průběhem jednotlivých fází. Oba buněčné pochody proto poskytují významné informace o fylogenezi.

Rozlišujeme tři základní typy mitózy:

- 1) **uzavřená mitóza** – jaderný obal zůstává během jaderného dělení zachovaný, mitotické vřetenko se dostává do jádra přes otvory v jaderném obalu (tzv. polární okénka).
- 2) **metacentrická mitóza** – uzavřená mitóza, jaderný obal se zachovává ve všech fázích mitózy; centrioly se nacházejí v ekvatoriální rovině jádra, ve které jsou v metafázi seřazeny chromozomy; popsána u třídy Trebouxiophyceae, ale není zdaleka u všech jejích zástupců.
- 3) **otevřená mitóza** – jaderný obal mizí na počátku jaderného dělení

Rozlišujeme tři hlavní typy buněčného dělení:

- 1) Cytokineze za účasti **fykoplastu** – mikrotubulární systém, který se objeví po ukončení jaderného dělení mezi dceřinými buňkami v rovině kolmé na **původní osu mitózy**. Fykoplast **vyznačuje průběh dělicí rýhy**, která vrůstá mezi dceřině protoplasty a odděluje je. Například u třídy Chlorophyceae se vytváří fykoplast po proběhlé uzavřené mitóze. U rodu *Pyramimonas* je mitóza otevřená a cytokineze je založená na fykoplastu, dělicí rýha probíhá od předního k zadnímu konci buňky. U třídy Trebouxiophyceae buněčné dělení navazuje na metacentrickou mitózu, fykoplast a dělicí rýha se zakládají jednostranně, a to v ekvatoriální rovině, kterou vyznačuje poloha centriol.
- 2) Cytokineze spojená s **fragmoplastem** – mikrotubulární systém složený ze dvou antiparalelních řad mikrotubulů, které tvoří prstenec rostoucí centrifugálně. Fragmoplast představuje „**kolejnici**“, **podél kterých jsou dopravovány váčky** z diktyozomů Golgiho aparátu s materiálem na stavbu nové buněčné přepážky. Ty pak vzájemně fúzí a tvoří novou buněčnou desku, která roste centrifugálně. Po fúzi nové přepážky s mateřskou buněčnou stěnou fragmoplast mizí. Tento typ cytokineze zpravidla **navazuje na otevřenou mitózu**. Plně rozvinutý systém fragmoplastu je univerzálním typem cytokineze u mechorostů a cévnatých rostlin, ale vyskytuje se i u řas ZCC cladu (*Coleochaete*), zatímco u *Klebsormidium* zajišťuje cytokinezi dělicí rýha.
- 3) Cytokineze bez účasti fykoplastu/fragmoplastu – je spojená s **oboustranným zaškrcením buňky**, dělicí rýha vrůstá v ekvatoriální rovině buňky od obvodu ke středu buňky (centripetálně). Například rod *Uronema*.

Životní cyklus

Buněčný cyklus většiny zelených řas je **haplontní** = většinu životního cyklu je řasa v haploidním stádiu a diploidním stádiem je jen zygota, která před klíčením prochází redukčním dělením. **Haplo-diplontní** životní cykly nacházíme ve třídě Ulvophyceae, vyvinulo se to zde vícekrát nezávisle.

Nepohlavní rozmnožování

Jedná se o tzv. **mitosporu** = spory vznikající mitotickým dělením. Haploidní mitosporu produkují haploidní gametofyt, diploidní jádro mají mitosporu produkované sporofytem. Rozlišují se:

- 1) **zoospora** – bičíkaté, volně pohyblivé buňky, které vznikají v **zoosporangiu**. Často mívají stigma. Po krátké pohyblivé fázi odhodí bičíky, buňka se zaoblí a v případě nahých zoospor vyloučí na povrch buněčnou stěnu. Zoosporu přisedlých druhů se uchytlí na povrchu předním koncem buňky.
- 2) **aplanospora** – vypadají jako zoosporu, ale nemají bičík.
- 3) **hemiaplanospora** – nepohyblivé buňky s některými pozůstatky bičíkaté buňky, například mají stigma a pulzující vakuoly, ale nemají bičík
- 4) **autospora** – miniaturní kopie vegetativních buněk uvnitř mateřského jedince. Například *Kirchneriella* – rozdělí se jádro na dvě, vznikne přepážka a jádra se znovu rozdělí. Celkově jsou tak v buňce 4 autosporu, které jsou obaleny mateřskou buněčnou stěnou. Stěna po nějaké době praskne a autosporu se uvolní.
- 5) **úlomky stélky**

Rozmnožování pohlavní

Pohlavní proces je občasou nebo pravidelnou složkou životních cyklů zelených řas. Podstatou pohlavního procesu je splývání plazmy (**plasmogamie**) a jader (**karyogamie**) kopulujících buněk (gamet). Výsledkem je vznik **diploidní zygoty**, která je u mnoha řas dormantním stádiem pro překonání nepříznivých podmínek prostředí. Pohlavního procesu se účastní gamety, které vznikají buď přeměnou vegetativních buněk, nebo se vyvíjejí ve specializovaných gametangích. Gamety mohou být vybaveny bičíky, které slouží nejen k pohybu, ale mají i důležitou úlohu v pohlavním procesu (rozpoznávání kompatibilních buněk). Samčí a samičí gamety mohou vznikat na stejném jedinci (**oboupohlavné druhy**, monoecické) nebo na odlišných jedincích (**jednoupohlavné druhy**, diecické). V případě morfologicky podobných gamet se jejich odlišné pohlaví ladění označuje znaménky + a -, nebo nověji mt^+ a mt^- (*mating type*). **Homothallické** kmeny pak produkují gamety obou pohlavních ladění, u **heterothallických** kmenů je nutné zajistit kmen produkující mt^+ gamet a jiný kmen, který produkuje gamety mt^- .

Pohlavní proces je řízen **feromony**, které často usměrňují pohyb spermatozoidů. Pohlavní proces zelených řas je založen na **gametogamii**, tj. kopulaci se účastní jednobuněčné gamety. Podle morfologie rozlišujeme:

- 1) **izogamie** – gamety morfologicky neodlišené, mají stejnou velikost i tvar a jsou opatřené bičíky; kopulace probíhá mezi mt^+ a mt^- ; například *Chlamydomonas*
- 2) **anizogamie** – samčí a samičí bičíkaté, ale liší se vzájemnou velikostí (menší gamety jsou považovány za samčí) Například *Codium* – samičí gamety mají často chloroplasty a samčí ne.
- 3) **oogamie** – samčí gamety (spermatozoidy) jsou opatřené bičíky a pohybují se, samičí gamety (oogonia, vaječné buňky) bičíky nemají. Například *Volvox* – spermatozoidy se uvolňují v balíčcích a teprve v blízkosti buňky se rozpadnou na jednotlivé buňky.

Povrch buněk

Většina buněk má na svém povrchu **buněčnou stěnu**, složenou z mikrofibrilární a amorfni složky. Nejčastějším typem mikrofibril je **celulóza** (β -1,4-glukan), ale u řas existují i jiné. V případě celulózy jsou prekurzory – aktivovaná glukóza – dopravovány k plasmatické membráně k terminálním komplexům, které se skládají z určitého počtu **celulóza syntáz** (CESA). U různých řas mají různé uspořádání – *Oocystis* má CESA ve třech řadách, *Micrasterias* má 6 CESA v kytici, *Coleochaete* má jeden centrální a okolo 8. Terminální komplexy se pohybují v plasmatické membráně krystalizací celulózy a jejich **orientaci udávají kortikální mikrotubuly** pod plasmatickou membránou. Mikrotubulární drogy zabraňující polymeraci mikrotubulů, vedou k neorganizované buněčné stěně.

Některé chlorelly glukosaminové podskupiny obsahují **chitinové mikrofibrily** (β -1,4,-N-acetylglukosamin). Schopnost syntézy chitinu získaly horizontálním genovým transferem od virů. Také je u řasy *Pithophora*, která má ale chitinové jen příčné přehrádky, zatímco podélné jsou z celulózy.

U některých mořských zástupců skupiny Ulvophyceae se pak setkáváme s mikrofibrilami z β -1,4-mananu nebo β -1,3-xylanu. Mikrofibrily z **β -1,4-mananu** mají strukturu podobnou celulóze a vyskytují se například v řádu Dasycladales (*Acetabularia*, *Batophora*, *Dasycladus*) a Bryopsidales (*Derbesia*, *Codium*). Naproti tomu mikrofibrily z **β -1,3-xylanu** vytváří pravotočivý helix. Najdeme je u některých zástupců řádu Bryopsidales (*Caulerpa*, *Udotea*, gametofyt *Bryopsis*). *Ulva* má ve své buněčné stěně jak xylany, tak glukany.

U některých prasinofyt není vytvořena pravá buněčná stěna, ale jejich povrch včetně bičíků je pokrytý **polysacharidovými šupinkami**. Jsou různých typů – tělové, bičíkové a mají různý tvar. Jsou i druhově specifické. U jiných prasinofyt polysacharidové šupinky splývají a vytvářejí **téku** (*Tetraselmis*, *Scherffelia*).

Zvláštním organismem je *Dunaliella*, jejíž buňka je pokrytá jen **cytoplasmatickou membránou**. Umožňuje jí to přežít dramatické změny osmotické koncentrace (extrémně halotolerantní organismus) – v méně slané vodě se nafoukne a začne degradovat glycerol k vyrovnání osmotického potenciálu. V hyperslané vodě se scvrkne a syntetizuje glycerol. Bez buněčné stěny jsou také zoidi Chlorophyceae.

Fenotypická plasticita

Znamená to, že jedinci stejného genotypu vypadají jinak za různých podmínek.

Příklad: *Desmodesmus*. Při častém přeočkovávání se rozpadá na jednotlivé buňky. Mohou ale přecházet ve čtyřbuněčná cenobia.

Příklad: *Scenedesmus*. Pěstování v médiu obohaceném o kairomony (= informační molekuly produkované predátorem) mělo za výsledek zvětšení počtu buněk v cenobiu.

Příklad: *Micractinium* (má dlouhé ostny). Zjistilo, že *Micractinium* dlouho pěstované v kultuře přestává produkovat ostny a vypadá jako každá jiná *Chlorella*. Pokud se však k němu přidá predátor *Brachionus* nebo příslušné kairomony, ostny zase začne produkovat. Je to jasná obrana proti predaci.

Příklad: *Ulva*, *Monostroma*, *Gayralia* – při axenickém pěstování se stélka zcela rozpadne na shluky jednotlivých buněk a nevytvoří klasickou stélku. **Bakterie** žijící na povrchu stélek totiž produkují řadu látek, například thallusin, které umožňuje buňkám **správnou morfogenezi**. Stačí opravdu jen ty látky, nemusí tam být bakterie přítomné fyzicky. Modelové organismy

Chlorella – v roce 1948 objasněna fixace CO₂ (M. Calvin); současně je to biotechnologicky významný organismus.

Acetabularia – transplantační experimenty (více viz Dasycladales).

Dunaliella – byl na ní popsán glycerolový cyklus. Rovněž biotechnologicky významná.

Chlamydomonas reinhardtii – model rostlinné molekulární biologie (dělení buněk, funkce bičíku).

Volvox carteri – studium vývoje mnohobuněčnosti.

oddělení: Chlorophyta

Prasinophyta

Není to žádná třída Prasinophyceae, je to parafyletická skupina. Aby byla monofyletická, musely by se do ní zahrnout i „core chlorophytes“. Termínem Prasinofyta se označují bazální skupiny, které se postupně odvětvují v linii vedoucí k UTC cladu. Jsou to hlavně mořští zástupci, ale někteří se dostali i do sladké vody. Některé linie obsahují zvláštní xantofyly jako je **prasinoxanthin**, **siphonoxanthin** nebo **siphonein**.

třída: Palmophyllophyceae

(clade VI)

Jde o evolučně **velmi hlubokou linii**, která se nachází buď na bázi chlorofytů, nebo představuje vedle chlorofytů a streptofytů třetí linii zelených řas zvanou **Prasinodermophyta**. Náleží sem dva řády – Palmophyllales a Prasinococcales.

řád: Palmophyllales

Jedná se o **makroskopické, mořské, bentické** organismy žijící ve **velkých hloubkách**. Byly nalezeny ve 20 m, ale mnohem častější jsou od 80 m a byly dokonce nalezeny i ve 200 m. Do těchto míst dopadá velmi malé množství světelného záření, k čemuž je jejich fotosyntetický aparát dobře přizpůsobený – obsahují **velké množství chlorofylu b**. Velmi pozoruhodný je způsob, jakým vytváří svoji makroskopickou stélku. Nejde o žádný parenchym či pseudoparenchym, ale **buňky zalité v hustém slizu**. Buňky mají velmi **vyvinutý Golgiho aparát**, který je zodpovědný za produkci velkého množství slizu. Žádná bičíkatá stádia nejsou známa.

Palmophyllum má **krustózní** stélkou, která je pevně přirostlá k substrátu (podobně jako například negenikulátní koralinní ruduchy). Druh *P. crassum* je dokonce znám ze Středozemního moře.

Verdigellas je k pevnému substrátu připevněn holdfastem, ze kterého vyrůstá **lupenitá** stélka. Vyskytuje se především v **teplých, tropických mořích** až do hloubky 200 m.

Palmoclathrus má silný **víceletý kauloid**, který se může i větvit, a na jehož konci vyrůstá každou sezónu **perforovaný fyloid**. Jediný známý druh, *P. stipitatus* se vyskytuje v temperátních mořích.

řád: Prasinococcales

Prasinococcus a *Prasinoderma* jsou kokální řasy s buněčnou stěnou a bez šupin. Ultrastrukturní zvláštností je **pyrenoid**, do kterého **vstupuje lalok mitochondrie** spolu s dvojitou membránou plastidu. Charakteristický je rovněž způsob jejich rozmnožování – při dělení buňky se vytvoří dvě dceřiné, přičemž jedna mateřskou buňku opustí přes pór v buněčné stěně a druhá zůstává, čímž na svém povrchu **nabaluje vrstvy buněčné stěny** jako cibule. Prasinoxanthin je přítomen. Buňky řasy *Prasinococcus* jsou uloženy v polysacharidové kapsli, na jejíž stavbě se podílí Golgiho tělíska. Materiál je pak sekretován na povrch buňky přes korunu deseti póru, tzv. dekapór. *Prasinoderma* kapsli nemá.

třída: Pyramimonadophyceae

(clade I)

Patří sem především rody *Pyramimonas*, *Halosphaera*, *Cymbomonas* a *Pterosperma*. Všechno jsou to **bičíkovci**, kteří **neobsahují prasinoxanthin**.

Pyramimonas má buňky víceméně kónické, nejčastěji se **4 izokontními bičíky**, případně 8 u druhu *P. octopus*, či dokonce 16 u *P. cyrtoptera*. Bičíky vyrůstají **z prohlubně** v apikální části buňky, která je ohraničena čtyřmi hrbolky. U druhů se čtyřmi bičíky tvoří bičíkový aparát 4 paralelně uspořádaná bazální tělíska a mikrotubulární kořeny, které se střídají v počtu 4-2-4-2. Od bazálních tělísek vychází rhizoplast, který se kotví na povrch plastidu. Celé tělo i bičíky jsou pokryté v několika vrstvách **polysacharidovými šupinami** různých tvarů a velikostí a většinou jsou druhově specifické. Rozlišují se na tělové (krabicové, korunkové – 3D) a bičíkové (limuloidní, vlasovité). Jeden druh může mít i více typů šupin. Všechny šupiny vznikají **v cisternách Golgiho aparátu** a v blízkosti bazálních tělísek jsou exocytovány na povrch. Buňka obsahuje jeden miskovitý chloroplast, jehož výběžky zasahují do buněčných laloků, a jeden **pyrenoid** umístěný v bazální části. V plastidu je také přítomná jedna nebo dvě **světločivné skvrny**. Pod plasmatickou membránou prohlubně se u některých mořských zástupců nacházejí **trichocysty** (ejektomy), jež slouží k zachycení kořisti a extracelulárnímu trávení. Jde o stočené pásky zhruba 1 μm × 1 μm a při vystřelení dosahují až 26 μm (samotná buňka má asi 10 μm). Známa jsou také **palmeloidní stádia** a **cysty** s hladkým nebo různě strukturovaným povrchem. *Pyramimonas* se vyskytuje ve **sladké, brakické i slané** vodě, ale všechny druhy jsou poměrně vzácné (naopak v prvohorách byl dominantní složkou mořského planktonu). *P. tetrahyndus* je **sladkovodní** zástupce menších čistších vod, který se vyskytuje i u nás. Druh *P. parkeae* je nejbližší žijící příbuzný **plastidům krásnooček**. *P. gelidicola* je zvláštní organismus izolovaný z moří kolem Antarktidy, kde značnou část roku tráví v úplné tmě (pod zamrzlým ledem). Za těchto extrémních podmínek přechází na **mixotrofní způsob výživy** (požírá bakterie), což je u řas velmi unikátní znak (nikde jinde u zelených řas jej nenajdeme). Využívá k tomu **rezervoár pro šupiny** a **kanál**, kterým pak šupiny putují na povrch.

Halosphaera je **mořský bičíkovec**, má také 4 bičíky s bazálními tělísky, ale mikrotubulární kořeny má uspořádané jinak, je zde přítomná **MLS struktura** (*multi-layered structure*), která je známá například z rodu *Mesostigma* (Streptophyta). Dále buňkou prochází specializovaný **kanál**, kterým jsou vyprodukované šupiny vynášeny na povrch buňky. Předpokládá se, že je to **pozůstatek vestigiálního cytofaryngu**, dříve to možná sloužilo k uchycení kořisti. *Halosphaera* vytváří nepohlavní cysty (**fykomata**) pro přežití nepříznivých podmínek. Ty mají velmi **odolnou, strukturovanou buněčnou stěnu**, díky které se zachovávají ve fosilním záznamu. Jsou známá fykomata spadající do období před 540–250 miliony let. Rovněž jsou v nich uloženy lipidy a oleje, které fykomata nadnáší a udržuje je ve vodním sloupci. Během jara nebo počátkem léta se mohou fykomata hromadit v povrchových vrstvách (nesena proudy a větrem) a způsobovat zelený, olejovitý, vegetační zákal. Rod *Cymbomonas* vypadá velmi podobně.

Pterosperma je **mořský bičíkovec** se **čtyřmi** dlouhými **bičíky**. **Fykoma** má **ekvatoriální lem** (má podobu planety Saturn). Po nějaké době dojde k meióze a následným mitózám a uvolnění bičíkovců v takovém balíčku, který se následně protrhne. Životní cyklus se řídí lunárním cyklem (je to známé například také u chaluh).

Fosílie: fykomata *Tasmanites* (600 milionů) a *Pterospermella*.

třída: Mamiellophyceae

(clade II)

řád: Monomastigales

Monomastix je poměrně **velký bičíkovec** (dlouhý až 20 µm) s **jedním** silným **bičíkem**, který vybíhá z prohlubně umístěné za předním koncem buňky. Buňky jsou podlouhlé a kryté submikroskopickými **šupinami**. V buňce jsou přítomné nápadné **trichocysty** v podobě rovných váčků (1–2). Chloroplasty jsou dva, nástěnné a každý obsahuje pyrenoid. Na bázi buňky je uloženo velké, protažené **stigma**.

M. opisthostigma velmi **vzácnou** součástí **sladkovodního planktonu** menších stojatých vod.

řád: Dolichomastigales

Crustomastix je relativně menší (3–5 µm), má **dva bičíky** umístěné **bočně** a jsou velmi dlouhé. Šupiny mohou být přítomné i na bičíku.

řád: Mamiellales

Micromonas pusilla je **nejmenší eukaryotický bičíkovec** (má sotva 1 µm). Nemá na povrchu **žádné šupiny**. V buňce jsou všechny orgány natěsnané. Má **jeden bičík**, **část jeho bazálního tělíska čouhá ven**. Žije v **oceánických pouštích**, je to **výrazný primární pikoplanktonní producent**. Je poměrně diverzifikovaný.

Ostreococcus je **nejmenší volně žijící eukaryot s nejmenším jaderným genomem** (okolo 0,8 µm). Je hojný po celém světě, v eutrofizovaných příbřežních vodách může vytvářet **vodní květ** – při nabrání do sklenice je voda světle zelená, ale v mikroskopu člověk nic neuvidí, musí použít elektronový mikroskop. Je to **kokální řasa**, nemá bičík. Mají geny potřebné pro meiotické dělení, ale pohlavní rozmnožování zatím nebylo popsáno.

Mezi další rody v rámci Mamiellales patří **Bathycoccus**, **kokální** buňka pokrytá tenkými šupinami, nebo bičíkovec **Mamiella**, která má šupinami pokrytý i bičík.

třída: Nephroselmidophyceae

(clade III)

Nephroselmis je **výrazně zploštělý bičíkovec** s tvarem **fazolky**. Má **dva nestejně dlouhé bičíky**, které vycházejí **z boku** buňky, a povrch krytý submikroskopickými **šupinami** různých tvarů (čtvercové, hvězdicové). V chloroplastu je přítomen pyrenoid i **stigma**. Neobsahují doplňkový pigment prasinoxanthin. Při dělení buňky se zduplikují nejprve bazální tělíska a následně se vytvoří bičíky. Původní se stávají delšími a dceřiné buňky si vytvoří vždy kratší. Následně se rozdělí chloroplast, jádra a poté celé buňky. U *N. olivacea* bylo popsáno **izogamické pohlavní rozmnožování** (jedno z mála pozorovaných pohlavních rozmnožování u prasinoftyt). Splýváním vzniká zygota, z níž se po meióze uvolňují dvě buňky. Většina druhů je mořských, ale známe i pár sladkovodních zástupců, například u nás se v planktonu menších stojatých vod vyskytuje *N. olivacea*.

třída: Pycnococcaceae

(clade V)

Pseudoscourfeldia (bičíkovec s nestejně dlouhými bičíky) a *Pycnococcus* (kokální) jsou pravděpodobně jen různá stadia téhož organismu. Mají totožnou DNA.

třída: Picocystophyceae

(clade VII)

Picocystis salinarum – kokální buňky žijící v extrémně slaných jezerech nebo v tzv. soda lakes (jsou hlavně ve východní Africe, žijí zde plameňáci, je zde hodně HCO_3^- aniontů a vysoké pH). V těchto jezerech dominuje často *Arthrospira*, která je hlavní potravou plameňáků.

třída: Chloropicophyceae

(clade VII)

Pikoplanktonní organismy. Zjistilo, že jsou velmi **častou skupinou v oceánu**, a tedy mají zřejmě velký význam z hlediska primární produkce.

třída: Pedinophyceae

Třída zahrnuje **bičíkovce** se **zploštělými** buňkami a **jedním** dlouhým **bičíkem**. Povrch **není krytý šupinami**. V buňce je přítomen jeden chloroplast bez prasinoxanthinu. Někteří zástupci jsou **mořští**, například *Marsupiomonas*, jiné sladkovodní.

Pedinomonas je **velmi rychlý**, poměrně **malý** bičíkovec (dlouhý kolem 5 μm) s **jedním dlouhým bičíkem**, který vyrůstá z apikální části buňky. Chloroplast je jeden s jedním kulatým pyrenoidem a **výrazným stigmatem**. *P. minor* se vyskytuje hojně i u nás v planktonu mírně tekoucích nebo stojatých vod, někdy i v kalužích či tůních. *P. noctilucae* je **endosymbiontem** mořských obrněnek rodu *Noctiluca*.

třída: Chlorodendrophyceae

(clade IV)

Patří již mezi „**core chlorophytes**“ a zahrnuje dva rody – *Tetraselmis* a *Scherffelia*. Pro tyto zástupce je charakteristická přítomnost **téky**, která kryje buňku a **vzniká splýváním polysacharidových šupin**. Neobsahují prasinoxanthin.

Scherffelia je bičíkovec se **čtyřmi bičíky**, které vyrůstají z **apikální prohlubně**, ohraničené čtyřmi různě vyvinutými laloky. Buňka je **výrazně zploštělá** a její povrch kryje tenká **téka** vznikající **srůstem polysacharidových šupin**. V buňce se nachází jeden nebo dva chloroplasty **bez pyrenoidů**. Stigma je přítomné. Jsou to poměrně vzácné organismy v mořských, brakických i sladkých vodách.

Tetraselmis je bičíkovec, který má v **apikální části** buňky **prohlubeň**, z níž vycházejí **čtyři bičíky** rozdělené do dvojic. Na povrchu má buňka **téku**, která vzniká **splýváním polysacharidových šupin**. V buňce je přítomen chloroplast zasahující i do laloků na apexu a obsahuje centrální **pyrenoid** a stigma. Při dělení buňka nejprve odhodí bičíky a poté se rozdělí v rámci své téky. Jedna buňka téku

opustí a druhá v ní zůstane. Následně se znovu vytvoří bičíky a nahá buňka také téku. Ve sladkých vodách jsou to poměrně **vzácné** organismy.

Druhy rodu *Tetraselmis* jsou **častými endosymbionty**, například v mřížovcích, ve vakuolách obrněnky *Noctiluca*, nebo v ploštěnce *Symsagittifera (Convoluta) roscoffensis*. Svým ústním otvorem přijímají tyto ploštěnky buňky řasy *Tetraselmis*, které v organismu odhodí bičíky a dostanou se těsně pod jeho povrch (získávají tím zelenou barvu). Jsou v dostřikové zóně na celém severním pobřeží Atlantiku. Při přílivu se zahrabávají trochu do písku a po jeho odeznění se vyhrabávají na sluníčko. Ploštěnka řasám poskytuje ochranu, konstantní prostředí, optimální podmínky pro fotosyntézu a dusíkaté látky (močovina). Řasa poskytuje cukry a kyslík a život v náročnějších podmínkách. Řasy se nepředávají do vajíček, ale díky tomu, že jsou ploštěnky nahusto pohromadě, tak mají velkou šanci ho někde získat. Bez řas ploštěnka umře. V ploštěnce se řasa postupně namnoží do velkých množství. Jsou na *Tetraselmis* závislé. *Tetraselmis* se také kultivuje a využívá se jako krmivo pro akvarijní koráli.

třída: Chlorophyceae

Chlorophyceae představuje téměř **výhradně sladkovodní, monofyletickou** skupinu, která je **druhově velmi bohatá** a zahrnuje organismy s různým typem stélky: volně žijící bičíkovce, kokální řasy a vláknitky. Třidu Chlorophyceae lze rozdělit na dva velké clady: **CS clade** (Chlamydomonadales, Sphaeropleales) a **OCC clade** (Oedogoniales, Chaetophorales, Chaetopeltidales). Dále se patří ještě menší linie *Jenufa*.

Bičíkový aparát

Bičíkovci a bičíkaté rozmnožovací buňky (zoidy = nepohlavní zoosporý a spermatozoidy) mají víceméně souměrnou buňku. Na předním konci vyrůstají dva, případně čtyři bičíky (zřídka i více), které jsou stejně dlouhé a na jejich povrchu chybí mastigonemy. V buňce jsou ukotvené bazálními tělísky, přičemž z každého z nich vyrůstají dva mikrotubulární kořeny. Předpokládá se, že původní orientace bičíkových bází byla **DO**, která se vyskytuje u dvoubičíkatých zoidů *Sphaeropleales* a čtyřbičíkatých *Chaetopeltidales*. *Chaetophorales* mají také čtyřbičíkaté zoidy, ale zde jsou **dva bičíky v DO** orientaci a **dva v CW**. *Chlamydomonadales* mají bičíky v **CW orientaci** a u *Oedogoniales* jsou přítomni **stefanokontní zoidi**, kteří mají velký počet bičíků uspořádaný ve věnci.

Bazální tělíska jsou vzájemně spojena pomocí kontraktálních, příčně pruhovaných vláken, která jsou složená z proteinu zvaného **centrin**. Podobná struktura, zvaná rhizoplast, spojuje bazální tělísko s povrchem jádra a jeho funkce spočívá v manipulaci jádra během mitózy.

Chloroplast

Značnou část buňky zaujímá chloroplast, který je většinou pouze jeden a obsahuje jeden nebo několik pyrenoidů. Vlastní matrix pyrenoidu mohou probíhat tylakoidy, případně u některých druhů plasmatické kanály. V chloroplastu bývá přítomno červenavé **stigma**. U některých druhů dochází k akumulaci **sekundárních karotenoidů** uvnitř cytoplasmy.

Buněčná stěna

U řádu Chlamydomonadales není přítomná klasická buněčná stěna, ale tzv. **chlamys** složená z glykoproteinů (viz dále).

Stěna mnoha kokálních řas z řádu Sphaeropleales (*Desmodesmus*, *Scenedesmus*, *Tetraedron*, *Pediastrum*, *Coelastrum*, ...) obsahuje na povrchu zvláštní vrstvu tvořenou acetorezistentním biopolymerem zvaným **algenan**. Z chemického hlediska se jedná o **dlouhé řetězce alifatických uhlovodíků**, které jsou vzájemně **propojené** pomocí **etherové vazby**. Kromě vegetativních buněk je algenanová vrstva přítomná i u odpočívajících stádií, např. hypnozygot *Chlamydomonas*, zygospor rodu *Dunaliella* nebo akinet u řasy *Haematococcus*. Acetorezistentní vrstva má na řezech studovaných transmisním elektronovým mikroskopem trojvrstevnou strukturu. Zakládá se na povrchu dceřiných protoplastů záhy po jejich oddělení nejprve ve formě destiček, které pak na povrchu splývají v souvislou vrstvu. Algenan je silně hydrofobní látkou, který brání proti vyschnutí. Jeho přítomnost v buněčné stěně představuje zřejmě **adaptační mechanismus**, kterým mohou být tyto řasy **transportovány** z jedné lokality na druhou (na peří ptáků, větrem). Díky odolné vrstvě mají buněčné stěny řas, které algenan obsahují, velký potenciál fosilizovat.

Mitóza a rozmnožování

Mitóza je uzavřená, v cytokinezi vzniká **fykoplást** a septum, které odděluje dceřiné protoplasty.

Někteří jednobuněční zástupci tvoří **kolonie** obklopené společným slizem. Zvláštním útvarem je tzv. **cenobium**, ve kterém se nachází buňky jedné generace v počtu 2ⁿ. (*Volvox*, *Desmodesmus*, *Pediastrum*). Tento pevný počet je daný tím, že cenobium vzniká synchronizovaným dělením původně jedné buňky. Při tvorbě mladého, dceřiného cenobia (tzv. autocenobium) se buňky uspořádají do pozice, ve které zůstanou až do konce. Buňky svým dělením již nedávají vznik novým buňkám cenobia, ale pouze zvětšují svůj objem. V některých případech je možné pozorovat i funkční diferenciaci buněk. Jedná se o specifický typ mnohobuněčnosti, tzv. **cenobiální mnohobuněčnost**.

Volně žijící bičíkovci se dělí podélným dělením. U kokálních buněk probíhá rozmnožování pomocí zoospor, aplanospor nebo autospor. Pohlavní rozmnožování je izogamické, anizogamické, často i oogamické. Životní cyklus je haplontní, zygota je jedinou diploidní buňkou a před vyklíčením prodělává meiotické dělení.

řád: Sphaeropleales

Zoidi jsou **dvoubičíkatí** a orientace jejich bičíkatýchází je **DO**. Často vytváří **cenobia**. Žijí téměř výhradně ve **fytoplanktonu** sladkých vod.

čeleď: Selenastraceae

Buňky jsou často vřetenovité nebo měsíčitě. Na fylogenetickém stromě vychází však následující rody vzájemně promíchané. Polyfyletický je zejména rod *Ankistrodesmus* a *Monoraphidium*.

Ankistrodesmus má buňky uspořádané ve vícebuněčných koloniích, které se sestávají z dlouze **vřetenovitých, zašpičatělých** buněk, uspořádaných paralelně ve spojených nebo zkřížených **svazcích**.

Monoraphidium má buňky **jednotlivé**, přibližně **vřetenovité**.

Selenastrum má **ostře měsíčité buňky** uspořádané do **kolonií**, v rámci nichž jsou buňky orientovány **do středu svými konvexními stranami** a vzájemně se dotýkají. *Selenastrum capricornutum* se využívá v řasových biotestech, které slouží ke sledování stimulačního nebo inhibičního účinku různých látek na růst planktonních sladkovodních řas. Zkoumá se, jak buňky rostou v roztoku s přidaným různě koncentrovaným toxikantem. Růst se vyhodnocuje spektrofotometricky (měří se optická denzita) nebo pomocí fluorescence.

Kirchneriella má **rohličkovité** buňky uspořádané v koloniích, v rámci nichž jsou nepravidelně uspořádány a **vzájemně se nedotýkají**. Rozmnožuje se pomocí autospor, které vznikají po čtyřech v mateřské buněčné stěně (nejdříve vzniknou dvě a ty se ještě jednou rozdělí). Autospory pak produkují autolyziny, které rozpustí mateřskou buněčnou stěnu.

Quadrigula má buňky uspořádané v **paralelních svazcích**, kde jsou vřetenovité buňky orientovány **v jednom směru**.

čeleď: Bracteacoccaceae

Bracteacoccus je hojná **půdní řasa**, která bývá součástí i **pouštních půdních krust**. Vytváří velké, kulovité buňky s **mnoha diskovitými chloroplasty** bez pyrenoidu a **velkým počtem jader v dospělosti**. Rozmnožuje se pomocí autospor a dvoubičíkatých zoospor. Morfologicky velmi podobný je například rod *Chromochloris*, který byl na základě molekulárních dat z rodu *Bracteacoccus* oddělen a je mu blíže nepříbuzný.

čeleď: Chromochloridaceae

Chromochloris zofingiensis je **půdní řasa**, která produkuje ve stacionární fázi velké množství **sekundárních karotenoidů**, které mají cihlově oranžovou barvu. Mladá buňka má jen jeden plastid, starší a větší buňky jich mají více.

čeleď: Hydrodictyaceae

Pediastrum je **cenobiální řasa**, která má buňky srostlé v plochých **hvězdicovitých** útvarech. Původní rod *Pediastrum sensu lato* byl rozdělen do několika rodů z toho důvodu, že na základě molekulárních dat rod *Hydrodictyon* vycházel vymezený mezi jednotlivé druhy původně definovaného rodu *Pediastrum*. Jednotlivé nové rody se však od sebe dají relativně bezpečně poznat:

- *Pediastrum duplex* má **otvory v cenobiu** a okrajové buňky mají **dva dlouhé výběžky**. Je **velmi častý ve fytoplanktonu** stojatých i tekoucích mezo- až eutrofních vod. *Pediastrum angulosum* je relativně vzácnější druh a odlišuje se hlavně zřetelně přiblíženými výrůstky vnějších buněk.
- *Pseudopediastrum boryanum* má cenobia **bez vnitřních štěrbin** a okrajové buňky mají **dva krátké výběžky**. Vyskytuje se **velmi hojně** ve **fytoplanktonu** spolu s *P. duplex*.
- *Parapediastrum biradiatum* má cenobia proděravělá a okrajové buňky mají dva užší výběžky, ze kterých vybíhají **čtyři tenké růžky**. Hojný ve fytoplanktonu, ale méně než *P. duplex* spolu s *P. boryanum*.
- *Lacunastrum gracillimum* má cenobia **silně perforovaná** s velkými otvory. Vyskytuje se převážně v **kyselých, dystrofních vodách**.
- *Stauridium tetras* má vnější buňky v cenobiu s **výrazným výřezem ve tvaru písmene V**. Vyskytuje se poměrně hojně v planktonu eutrofních nádrží.
- *Monactinus simplex* mívá cenobia bez perforací a buňky **pouze s jedním, úzkým výběžkem**. Vyskytuje se hojně ve fytoplanktonu eutrofních vod.
- *Sorastrum* vytváří **kulovitá cenobia** z buněk, která nesou 1–4 **výběžky**.

Nepohlavní rozmnožování probíhá u *Pediastrum sensu lato* tvorbou nových dceřiných cenobií. Ve vegetativní buňce dojde k dělení cytoplasmu, při kterém vznikne přesně definovaný počet zoospor, jež se uvolní do prostředí ve slizovém váčku. V něm se zoospory chvíli hemží a uspořádávají se v nové dceřiné cenobium. Nakonec odhodí bičíky a změní svojí morfologii. Celý proces trvá jen několik minut. Cenobium pak už jen roste, ale nemění svůj počet buněk. Pohlavně se rozmnožují **izogamicky**, gamety bývají menší než zoospory a mají na rozdíl od nich stigma. Většina výše jmenovaných rodů se vyskytuje na **eutrofních lokalitách** (řeky, rybníky), kde během letního období tvoří dominantní složku fytoplanktonu. Výrůstky na okrajích představují adaptaci na život ve vodním sloupci (zpomalují sedimentaci). V buněčných stěnách je přítomná algenanová vrstva, díky které se dobře zachovávají v sedimentech.

Hydrodictyon reticulatum (česky vodní síť) vytváří **makroskopická síťovitá cenobia**, ve kterých jsou válcovité buňky svými konci srostlé tak, že tvoří 5–6 úhelníkovité struktury. Skoro celý objem protoplastu zabírá velká vakuola, zatímco cytoplazma se nachází v kortikální části. Zde se nachází také síťovitý chloroplast s mnoha drobnými pyrenoidy. Cenobia mohou být dlouhá až 20 cm. V buněčné stěně algenany nejsou přítomné. *Hydrodictyon* je **r-stratég**, který dokáže dobře využít zvýšenou dostupnost živin a namnožit se rychle do velké biomasy. Může **vytvářet plovoucí nárosty v**

eutrofnějších vodách, u nás například ve Vrbenských rybnících, kde je i zároveň ptačí rezervace. Velmi často jej najdeme na rýžových polích v Asii. V 80. a 90. letech zamořil Severní ostrov Nového Zélandu. Životní cyklus: V každé buňce cenobia může vzniknout nové dceřiné cenobium. Dělením cytoplazmy vznikne velké množství zoospor s předem definovaným počtem, které se uspořádají v nové budoucí cenobium. Poté odhodí bičíky, změní morfologii a po protrhnutí mateřské buňky se uvolní do prostředí. Cenobium je zpočátku malé, postupně ale dorůstá velikosti mateřského cenobia. Druhý způsob nepohlavního rozmnožování spočívá v uvolnění zoospory z buňky cenobia a tvorbě primární hypnozygoty. Z ní pak vyrejdí znovu zoospora, která vytváří sekundární hypnozygotu tvaru **polyedru**. V něm dochází k rýhování cytoplazmy a vzniku balíčku zoospor, které se následně po uvolnění z hypnozygoty uspořádají v nové cenobium. Pohlavní proces je **izogamický**. Po splnutí izogamet vzniká zygota, dojde k redukčnímu dělení a uvolní se čtyři haploidní zoospory, které dají vznik hypnozygotě polyedrického tvaru a poté je to již stejné jako v případě nepohlavního rozmnožování.

Tetraëdron má buňky troj-, čtyř- nebo pětirohé, zploštělé nebo tetraedrické. Plocha buňky, výběžky a rohy nejsou často v jedné rovině díky celkovému pokroucení. Výběžky jsou zvláště u báze velmi široké. V buněčné stěně je obsažena **algenanová vrstva**. Rozmnožování probíhá pomocí autospor. Vyskytuje se v planktonu stojatých vod. *T. caudatum* má buňky **pětirohé s dlouhými výběžky**, většinou ploché, někdy tetraedricky pokroucené. *T. minimum* má buňky nejčastěji **zploštělé** tak, že jsou dobře viditelné všechny **čtyři rohy**. Na konci rohů jsou krátké výrůstky. *T. triangulare* má buňky **třírohé a ploché**, na každém rohu je malá papila.

čeleď: Scenedesmaceae

Do této čeledi náleží řada **cenobiálních** řas, které jsou častou složkou letního **fytoplanktonu**.

Původní tradiční rod *Scenedesmus* byl rozdělen na základě molekulárních dat nejprve na rod *Desmodesmus* a *Scenedesmus*, ale dnes se rozeznávají i další rody:

- *Scenedesmus* tvoří 4–16 buněčná cenobia, ve kterých jsou buňky široce **zaoblené, nevytažené** a buněčná stěna **hladká**.
- *Verrucodesmus verrucosus* má cenobia 4–8-buněčná, se silně **alternujícími buňkami**, většinou **dvouřadá**. Buňky jsou pokryty drobnými **bradavičkami**.
- *Tetradesmus* má buňky v cenobiu prostě vytaženy do různě **ostré špičky**.
- *Pectinodesmus pectinatus* má buňky vytaženy do dlouhých, tenkých **hyalinních výběžků**.
 - *Desmodesmus* vytváří 4–16 buněčná, **lineární cenobia**, kde jsou krajní buňky velmi často opatřeny **dlouhými ostny**. Na buněčné stěně jsou dále vyvinuté specifické struktury – **žebra, bradavičky**. Dalším znakem je, že **neprodukuje sliz**.

Všichni tito zástupci obsahují v buněčné stěně algenan, a tudíž se jejich prázdné buňky zachovávají dobře v sedimentu. *Desmodesmus* je klasickým příkladem **fenotypové plasticity**, tj. morfologické, případně fyziologické odpovědi organismu na změnu podmínek v prostředí. Tzn. buňky mají stejný genotyp, ale fenotyp se mění v závislosti na podmínkách. *Desmodesmus* v kultuře nejčastěji tvoří čtyřbuněčná cenobia, ale při častém přeočkovávání se cenobia rozpadají na jednotlivé buňky s ostny. Morfologickou změnu a počet buněk v cenobiu může vyvolat kromě hustoty buněk i teplota nebo přítomnost kairomonů v médiu. V experimentech s přefiltrovanou vodou, ve které byl pěstován vířník *Brachionus*, byly přítomné informační molekuly, které vedly již po 48 hodinách ke zvýšení počtu

buněk v cenobiu *Tetrademus obliquus*, aniž by byl samotný predátor přítomen. Je to zřejmá ochrana proti predaci.

Coelastrum má buňky uspořádané v **kulovitých cenobiích** a spojené krátkými slizovitými výběžky, uvnitř je koule dutá. Část druhů byla přefazena do rodu *Hariotina*.

Hariotina má na rozdíl od rodu *Coelastrum* buňky v cenobiu spojené ve své vnější části **dlouhými, prstovitými výběžky**, které dodávají kulovitému cenobiu charakteristický, **sítovitý vzhled**. Oba tyto rody obsahují ve své buněčné stěně **algenan** a tudíž dobře fosilizují.

čeled': Sphaeropleaceae

Sphaeroplea annulina je vláknitá, nevětvená řasa, která je tvořená **velmi dlouhými buňkami** (8–20x delší než široké). V každé buňce je přítomná **velká vakuola**, která natlačuje cytoplasmu s **mnoha jádry** do kortikální vrstvy, v níž se také nachází **prstencovité, vzájemně oddálené chloroplasty** (až 70 v jedné buňce) s větším počtem pyrenoidů. Rozmnožuje se pohlavně pomocí **oogamie** – cytoplazma oogonií se rozdělí na několik vaječných buněk, ke kterým pronikají dvoubíčíkaté spermatozoidy. Po oplození vznikají **oranžové hypnozygoty** s dvouvrstevnou stěnou, pokrytou křídlatými výběžky. Hypnozygoty jsou schopny přežít nepříznivé podmínky a pak vyklíčit. Kromě oogamie byla u tohoto rodu popsána i anizogamické pohlavní rozmnožování. *Sphaeroplea* se vyskytuje v **periodicky vysychajících tůňkách** (louže podél cest) a na vlhké půdě.

čeled': Microsporaceae

Microspora tvoří nevětvená vlákna s buňkami, které obsahují jeden nástěnný, **sítovitý plastid bez pyrenoidu**. Buněčná stěna je složená ze **dvou překrývajících se dílů**, na konci vláken proto po rozlomení jsou často pozorovatelné **H-kusy**. Morfologicky je poměrně podobná různobrvce *Tribonema*, které lze od sebe bezpečně odlišit barvením pomocí Lugolova roztoku. Nepohlavně se rozmnožuje fragmentací nebo dvoubíčíkatými zoosporami, které se uvolňují rozpadem vláken. Zesílením vrstev buněčných stěn vznikají akinety. Druhy rodu *Microspora* jsou typické pro chladné vody, dystrofní, oligotrofní až slabě eutrofní.

čeled': Neochloridaceae

Botryosphaerella sudetica je **koloniální** řasa, která byla oddělena od rodu *Botryococcus* (Trebouxiophyceae) na základě molekulárních dat. Morfologicky se od sebe poznají tak, že *Botryosphaerella* má **dobře rozeznatelné kulovité buňky**. Vyskytuje se v planktonu rašelinných tůň a jezírek, v malých oligotrofních a dystrofních rybníčkách.

čeled': Radiococcaceae

Palmodictyon varium vytváří **slizovou stélku**, ve které jsou **uloženy kulovité buňky** v jedné řadě, případně nepravidelně víceřadě. Slizový obal se někdy může i rozdvajovat. Vyskytuje se v mírně kyselých vodách, relativně vzácná řasa.

čeled': Schizochlamydaceae

Planktosphaeria gelatinosa má buňky **jednotlivé, velké a kulovité**, uložené v **homogenním a hyalinním slizu** (dobře viditelném). Později se vytváří v rámci slizu velký počet kulovitých **autospor**

(8, 16, 32), které jsou v rámci útvaru od sebe pravidelně oddáleny. Jedná se o **velmi hojnou** součást planktonu mezotrofních až méně eutrofních rybníků a nádrží.

Jenufa clade

Tento clade představuje sesterskou skupinu ke Sphaeropleales, ale jejich postavení ještě není zcela vyjasněno. Náleží sem rody *Jenufa* a *Golenkinia*.

Jenufa je **kokální** řasa s jedním plastidem. Roste na **borce stromů v tropických deštných lesích** Ekvádoru, Panamy a Malajsie, odkud byla poprvé popsána. Později byly nalezeny i kmeny z **temperátních oblastí** rostoucí epiliticky na kamenech nebo z betonového bunkru na Helgolandu, kde jediným zdrojem světla je zářivka. Rovněž byla popsána i endolitická komunita v hradní zdi.

Golenkinia je kokální řasa kulovitěho tvaru, ze které vybíhají **dlouhé, rovné ostny** (25–65 µm), které jsou po celé délce stejně tenké. Kolem buňky se nachází úzký slizový obal. Vyskytuje se v planktonu spíše eutrofních stojatých vod.

řád: Chlamydomonadales

Bičíkovci z řádu Chlamydomonadales nemají na svém povrchu klasickou fibrilární buněčnou stěnu, ale tzv. **chlamys**, jež je složená z glykoproteinů bohatých na aminokyselinu **hydroxyprolin**. Kromě amorfních polysacharidů neobsahuje žádné mikrofibrilární složky (celulóza). Chlamys je pevná, pružná a u plně vyvinutých buněk může být i vícevrstevná. Bičíky jsou dva nebo čtyři a vyrůstají na předním konci buňky, kde vystupují ven kanálky v chlamys. Orientace bičíkovýchází je **CW** a vzájemně svírají úhel 90°.

Chlamydomonas (česky pláštěnka) je jednobuněčný bičíkovec, který se pohybuje pomocí **dvou stejně dlouhých bičíků**, a to dvěma způsoby: 1) způsob podobný plaveckému stylu „prsa“; 2) „kopání“, který umožňuje rychlý úprk před nebezpečím pohybem vzad. Buňka má kapkovitý až kulovitý tvar a mezi bičíky je přítomný výstupek zvaný **papila**. V buňce je přítomen chloroplast se **stigmatem** a **pyrenoidem**, jehož přítomnost odlišuje tento rod od příbuzného rodu **Chloromonas**. V blízkosti bazálních tělísek se nachází pulzující vakuoly, které slouží k regulaci osmotického tlaku buňky ve sladkovodním prostředí. Nepohlavní rozmnožování probíhá podélným dělením buňky, pohlavní prostřednictvím **izogamie**. Některé druhy jsou homothalické, jiné heterothalické (např. *Ch. reinhardtii*) a vyžadují při kopulaci geneticky odlišné jedince (mating type mt^+ a mt^-). Pohlavní rozmnožování lze indukovat **limitací dusíkatých živin** a **zvýšenou intenzitou světla**. Vlastní průběh pohlavní rozmnožování: Vegetativní buňka se rozdělí v gamety, které jsou menší než mateřská buňka. Gamety pak do sebe narážejí a dotýkají se vzájemně konečky bičíků, na kterých se nachází specifické proteiny pro rozpoznání kompatibility. Při nalezení vhodného partnera se bičíky obou gamet slepují po celé délce, čímž se buňky k sobě přibližují až dojde k fúzi jejich obsahu. Vzniká pohyblivá **planozygota** se čtyřmi bičíky a dvěma chloroplasty. Ta následně odhodí bičíky a vytvoří si rezistentní buněčnou stěnu, ve které je obsažen algenan. Zralá stěna **hypnozygoty** je tlustá, zbarvená do červenohněda a na povrchu výrazně strukturovaná. Po klidovém období v sedimentu dochází k redukčnímu dělení a z prasklé zygosporie vyjdou čtyři nové buňky. Za nepříznivých podmínek mohou vznikat i palmelová stádia ve slizu. Rod je druhově velmi bohatý, v současné době se uvádí 592 taxonomicky platných druhových jmen.

Ch. reinhardtii je typovým druhem rodu a zároveň **modelovým organismem** pro studium rostlinné buňky. Je u něj známý i celý genom a existuje i spousta mutantních linií.

Polytoma je **bezbarvá**, oválná chlamydomonáda, která obsahuje **leukoplasty**, v nichž se ukládá zásobní škrob. Pyrenoid není přítomný, ale je zde **stigma**. Protože nepotřebuje světlo, najdeme ji mezi rozkládajícím se organickým materiálem na dně nádrží, kde se vyživuje **osmotrofně**.

Vitreochlamys (dříve *Sphaerellopsis*) má vyvinutou **výraznou chlamys**, která **nemá zvlněné okraje**, jinak je buňka podobná rodu *Chlamydomonas*. Podobným rodem je **Lobomonas**, který má však okraj chlamys **zvlněný**.

Carteria je morfologicky podobná rodu *Chlamydomonas*, ale z apexu vycházejí **čtyři bičíky**. Chloroplast je **hrncovitý** a je v něm přítomen **pyrenoid**. Existuje celá řada druhů, které se vyskytují v planktonu nejružnějších typů vod.

Pteromonas má buňky **silně zploštělé**, uložené v bezbarvé **lorice** složené ze **dvou stejných polovin** a opatřené **křídlatými výběžky**, do kterých protoplast buňky nezasahuje. Častým zástupcem je **P. aculeata**, který se vyskytuje v planktonu eutrofních vod, například ve Vltavě.

Phacotus má buňku uloženou v **lorice**, která je **dvoudílná** a **výrazně zploštělá** (tvarem podobná čočce). Lorika bývá **inkrustovaná** uhličitánem vápenatým a jinými solemi, které ji dodávají **hnědé zbarvení** (intenzita závisí na množství železa/manganu ve schránce), může být však i bezbarvá. Na

povrchu loriky jsou znatelné **jemné granule**. Protoplast většinou nezabírá celý prostor loriky. Tvar buňky je nápadný zejména při pohybu, protože buňka rotuje kolem své osy. *P. lenticularis* je nejhojnějším zástupcem, který se vyskytuje planktonu stojatých a mírně tekoucích vod.

Dysmorphococcus má taktéž **loriku**, ale je složená jen z jednoho dílu. Lorika je silnostěnná, různě **strukturovaná** a inkrustovaná solemi železa, které ji propůjčují **hnědé zbarvení**. Protoplast nevyplňuje celý prostor schránky. Z buňky vychází dva stejnocenné bičíky, každý **vlastním otvorem** (rozdíl oproti rodu *Coccomonas*). Je to relativně vzácná řasa.

Haematococcus má **výraznou chlamys**, která je protkaná početnými, nevětvenými, radiálně směřujícími **plasmatickými paprsky**. Na základě molekulárních dat bylo z tohoto rodu vyčleněno mnoho druhů a potvrzena jejich příslušnost k novému rodu *Balticola*, která se odlišuje především rozvětvenými plasmatickými paprsky. *Haematococcus* se vyskytuje v drobných stojatých vodách (kaluže, sudy, umělé kamenné nebo betonové nádrže), které mohou i vysychat. Za určitých podmínek (viz dále) mohou bičíkovci odhodit své bičíky a vytvořit odpočívající kokální stádium, tzv. **akinetu**. Ta postupně zvětšuje svůj objem a začíná akumulovat velké množství červených sekundárních karotenoidů, především **astaxanthin**. Ten se objevuje nejprve kolem jádra a pak se šíří i na periferii odpočívajícího stádia, takže karotenoidy mohou zcela překrýt zelenou barvu chlorofylu. Při přemístění do čerstvého média se protoplast akinety začne dělit a následně z něj vyjede noví bičíkovci.

Astaxanthin je v buňkách přítomen ve formě **mono- a diesterů mastných kyselin** (tvoří 95 % sekundárních karotenoidů), které se vážou přes hydroxylové skupiny terminálních cyklů. V buňkách je pak **součástí lipidových tělísek**, které se nachází v **cytoplasmě**. Jeho vlastní syntéza však začíná v chloroplastu **izoprenoidovou drahou** a vede až ke vzniku β -karotenu, který přechází přes membránu chloroplastu do cytoplasmy a je prekurzorem pro syntézu sekundárních karotenoidů. β -karoten je následně přeměněn přes echinenon, canthaxanthin a adonirubin až na astaxanthin, přičemž dochází ke vzniku hydroxylových a ketonových skupin na cyklických řetězcích. Astaxanthin slouží v buňkách především k ochraně **před nadměrnou excitační energií** (absorpční maximum kolem 480 nm) a také ke **zhašení reaktivních forem kyslíku** v lipidových zásobních globulích.

H. pluvialis (syn. *H. lacustris*) je vzhledem k vysoké produkci astaxanthinu **biotechnologicky významným** organismem. Podmínky pro růst bičíkovců („zelená fáze“), kteří se aktivně dělí, a pro indukci tvorby akinet („červená fáze“), při které se hromadí astaxanthin, jsou odlišné a je potřeba jejich vhodná optimalizace a načasování. Bičíkovci rostou při nižší světelné intenzitě (ca 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), při dostatku všech živin (zejména dusíku, fosforu) a teplotě ca 15 °C. Optimální podmínky pro tvorbu akinet je pak médium s vyčerpanými živinami (především dusíku a fosforu) a zvýšená světelná intenzita. *Haematococcus* se pěstuje velkoplošně například v uzavřených fotobioreaktorech v Negevské poušti v Izraeli (Algatech). Na Havajii (Cyanotech) nebo v Číně se kromě uzavřených fotobioreaktorů využívají i otevřené systémy. Astaxanthin se využívá jako **potravinový doplněk** (antioxidant). Dále se přidává do krmení pro rybičky a ze stejného důvodu se přidává i do krmení na **lososových farmách**, aby jejich maso bylo krásné růžové. V současné době se však používá pro obarvení masa i syntetický astaxanthin.

Dunaliella je bičíkovec, který zcela postrádá buněčnou stěnu nebo chlamys a jeho povrch je tedy pokryt **pouze cytoplasmatickou membránou**. Druh *D. salina* je **halofilní** organismus, který je schopný tolerovat vysoké hodnoty salinity (dokáže přežít i v nasyceném roztoku NaCl, ca ~35 % NaCl). *Dunaliella* v takto silně hypertonickém prostředí přežívá díky schopnosti syntetizovat velké množství **glycerolu**, který funguje jako **osmolyt** a vyrovnává tak osmotickou hodnotu s vnějším prostředím. Glycerol se vytváří prostou přeměnou v rámci **glycerolového cyklu** z dihydroxyacetonu, který může vznikat jako meziprodukt Calvinova cyklu, případně degradací škrobu a následnou glykolýzou. To implikuje, že vznik glycerolu může probíhat na světle i ve tmě. Dihydroxyaceton

vzniká v chloroplastu, následně je transportován ve formě aktivovaného glycerolu s připojeným fosfátem (po redukci) do cytoplasmu, kde se odštěpí fosfát a dochází k akumulaci glycerolu. V hypotonickém prostředí je naopak glycerol degradován. *Dunaliella* je zároveň schopná produkovat velké množství **β-karotenu**, který se ukládá v globulích **na periferii chloroplastu**. Přírozně se tento bičíkovec vyskytuje v **hypersalinních jezerech** jako je Mrtvé moře (Izrael), Velké Solné jezero (Utah, USA) nebo Růžové jezero (Austrálie; růžová barva je způsobena archebakterií *Halobacterium*). Nachází se také v prostředí salin kolem Mediteránu (Španělsko, Francie, Itálie, Řecko), kde často zbarvuje vodu do červena. *D. salina* a *D. bardawil* jsou **biotechnologicky významné organismy**, které se pěstují pro vysokou produkci β-karotenu, přičemž optimálními kultivačními podmínkami jsou vysoká salinita, vysoká světelná intenzita a nedostatek dusíkatého zdroje. Pěstují se buď v otevřených salinách v přímořských oblastech (západní Austrálie, Kalifornie, Krym, Slovinsko – Sečovlje), nebo v nádržích poháněných kolesy (Izrael). Získaný β-karoten je součástí potravinových doplňků (provitaminu vitamínu A), krmiva pro zvířata a přidává se také do kosmetických přípravků. K těmto účelům se využívá také syntetický β-karoten, ale jeho konfigurace je pouze all-trans, takže vytváří špatně rozpustné krystalky. *Dunaliella* produkuje zhruba ve stejném poměru konfiguraci all-trans a 9-cis β-karoten, které jsou v této kombinaci dobře rozpustné a organismy dobře vstřebatelné. *D. acidophila* je další extremofilní organismus, který je silně **acidofilní** – optimální pH se pohybuje kolem hodnoty 1. Jedná se o druh, který byl původně popsán ze Soosu (1963), kde se nachází přírozně vysoká koncentrace solí a nízké pH. Další kmeny byly izolovány z Itálie, kde je častá sopečná činnost, a jeden z Islandu.

Sanguina nivaloides (dříve *Chlamydomonas nivalis*) často stojí za fenoménem zvaným **red snow** díky přítomnosti **astaxanthinu** v odpočívajících stádiích, které mohou ve vysokých abundancích zabarvovat sníh do červena. *S. nivaloides* je kosmopolitním druhem, ale sníh mohou zabarvovat i jiné řasy z řádu Chlamydomonadales (*Chloromonas*, *Chlainomonas*) a i do jiné barvy, například do oranžova nebo zelena. U nás je tento jev poměrně vzácný, spíše najdeme zelené zbarvení sněhu. Při dostupnosti kapalné vody migrují bičíkovci v rámci sněhové pokrývky prostory mezi krystalky sněhu vzhůru ke světlu, kde se vegetativně dělí do velkých populací. Nejsou však přímo na povrchu (zde jsou vysoké hodnoty PAR), ale těsně pod ním. Následně probíhá pohlavní rozmnožování a vznik **pohlavních cyst**, ve kterých řasa přežívá do následující sezóny. V cystách dochází k akumulaci astaxanthinu, který jednak chrání před nadměrnou excitační energií, dále oxidačním stresem a rovněž brání před vznikem ledových krystalků uvnitř buňky tím, že potlačuje obsah vody v buňce.

Stephanosphaera je **cenobiální** bičíkovec s 8 či 16 buňkami, který je ohraničen viditelnou slizovou stěnou. Buňky jsou uspořádané nejčastěji do kruhu a mají na obou koncích dlouhé, rozvětvené výběžky. *Stephanosphaera* je také schopná v sobě hromadit **sekundární karotenoidy**. Jedná se o relativně vzácnou řasu, kterou najdeme v efemérních vodách, včetně skalních prohlubní s dešťovou vodou.

Evoluce cenobiální mnohobuněčnosti

Představa, jak mohl z jednobuněčného rodu *Chlamydomonas* vzniknout komplexně organizovaný, cenobiální *Volvox*. Zjednodušené si to lze představit s využitím některých cenobiálních rodů (*Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Pleodorina*), které se liší svým stupněm komplexity. Proces zahrnuje zvyšování počtu buněk, zvětšování velikosti objemu extracelulární matrix (ECM) a tendenci k funkční diferenciaci buněk na somatické a gonidiální, které dávají vznik cenobiím další generace.

Gonium má cenobia **čtvercová** a **mírně vypouklá** (miskovitá), většinou s 16 buňkami (4 vnitřní a 12 okrajových). Cenobium se zakládá jako miska s bičíky orientovanými dovnitř, přičemž musí dojít k jejímu převrácení. Nejhojnějším zástupcem je *G. pectorale*, který se vyskytuje v planktonu mezo- až eutrofních vod.

Pandorina má již cenobium **kulovité**, složené obvykle ze 16 buněk, které jsou na sebe **velmi nahlouchené** (mezi buňkami je jen malé množství prostoru). Polarita buněk je anterior-posteriorní (předo-zadní). Pohlaví proces je **anizogamický**. *P. morum* je hojná v planktonu mezo- až eutrofních vod.

Eudorina má **duté, kulovité** cenobium, složené z 16 nebo 32 kulovitých buněk. Ty jsou v cenobiu **volně uspořádané** a každá z nich má **vlastní slizový obal**. Polarita buněk je anterior-posteriorní. Pohlavní rozmnožování je **oogamické**. Nejhojnějším zástupcem je *E. elegans* s 32 buňkami.

Pleodorina má cenobium také kulovité, duté, ale **počet buněk je vyšší** (nejčastěji 32 nebo 64). **Buňky se liší svojí velikostí**: zadní jsou větší a slouží hlavně k rozmnožování (gonidiální buňky), zatímco přední buňky (somatické) zastávají fotosyntetickou funkci.

Volvox (česky váleč) představuje duté, kulovité cenobium, na jehož povrchu se nachází v jedné vrstvě vysoký počet buněk (500–50 000) podobných malé chlamydomonádě. Každá je umístěna ve vlastní slizové komůrce a s dalšími buňkami je spojena pomocí **mezibuněčných cytoplasmatických provazců**. Vnitřní část cenobia je vyplněná velkým **množstvím extracelulární matrix** složené z glykoproteinů bohatých na hydroxyprolin. U cenobia je možné rozlišit **přední** (anteriorní) a **zadní** (posteriorní) část. Anteriorní buňky mají větší stigma a liší se také jeho pozicí v buňce oproti posteriorním. V posteriorní části se kromě somatických buněk nachází gonidiální buňky (bez bičíků) a dceřiná cenobia, která slouží jako závaží pro **vnímání směru gravitace**. Pohyb cenobia je fototaktický, koulivý a je zajištěn **synchronním pohybem tisíců párů bičíků**, které kmitají laterálně (orientace bičíkovýchází je pozměněná, jsou vůči sobě téměř v paralelní pozici). V některých případech může pohyb nabrat zpětný chod. Ve chvíli, kdy *Volvox* potřebuje změnit směr pohybu, se cenobium zastaví právě tímto zpětným módem. V jedné části cenobia pak stále část bičíků kmitá ve zpětném chodu, zatímco v ostatní zabírají vpřed, čímž dochází k otáčení cenobia.

Nepohlavní rozmnožování

Vznik dceřiných cenobií připomíná vznik embrya, a proto se tomuto procesu také říká **embryogeneze**. Dceřiné cenobium vzniká z jediné buňky rychlým sledem buněčných dělení. Prvních pět je **symetrických**, při kterém vznikají stejně velké buňky (stádium 32-buněčného embrya) a šesté je **asymetrické** (řídí gen *gls*) – vznikne velká a malá buňka (u některých zástupců toto asymetrické dělení není přítomné). Velká se ještě několikrát rozdělí a u těchto buněk se aktivuje gen *lag*, který potlačuje expresi somatických genů, tzn. nedojde ke vzniku bičíku a buňky se stanou gonidiálními, ze kterých budou vznikat cenobia další generace. Menší buňky se mnohonásobně dělí a vytvoří všechny somatické buňky budoucího cenobia. Přitom dochází k aktivaci genu *regA*, který naopak potlačuje expresi gonidiálních genů. Zprvu má dceřiné cenobium tvar kulovitého shluku buněk, ale později se vytvoří dutá koule s buňkami na obvodu. Všechny bičíky však směřují dovnitř dutiny koule, proto musí dojít k **inverzi**, při které se vchlípí část buněk do nitra koule. Následně se jednotlivé buňky ocitnou ve správné poloze s bičíky směřujícími ven. Dceřiná cenobia se dostávají ven z mateřského cenobia až po jeho protržení. Dokonce uvolněná dceřiná cenobia již mohou mít uvnitř svá dceřiná cenobia (čili vnoučata).

Schéma: Jednotlivé kroky od jednobuněčné chlamydomonády k cenobiální organizaci typu *Volvox*

- 1) **Neúplná cytokineze**, při které buňky zůstávají spojené cytoplasmatickými můstky.
- 2) **Parciální inverze embrya**: *Gonium* je mísa, která prochází inverzí z konvexního tvaru do konkávního. U dalších rodů je inverze již úplná.
- 3) **Rotace bazálních tělísek**, aby byl zajištěn usměrněný pohyb cenobia.

- 4) **Ustavení organismální polarity:** *Gonium* má vnitřní buňky odlišné od vnitřních, u ostatních rodů je předozadní polarita.
- 5) **Zvětšení objemu ECM:** narůstá v řadě *Chlamydomonas*, *Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Pleodorina*, *Volvox*.
- 6) **Genetická modulace počtu dělení buněk**
- 7) **Kompletní inverze embrya:** přítomná u rodů *Pandorina*, *Eudorina*, *Pleodorina* a *Volvox*.
- 8) **Další zvětšování objemu ECM**
- 9) **Částečné rozdělení na somatické a pohlavní buňky:** přítomné již u rodu *Pleodorina*.
- 10) **Plné rozdělení na somatické a pohlavní buňky**
- 11) **Asymetrické dělení:** není u všech druhů rodu *Volvox*
- 12) **Bifurkace programu buněčného dělení na somatický a gonidiální** (zajištěn odlišnou genovou expresí)

Při pohledu na fylogenetický strom je patrné, že na bázi leží skutečně *Chlamydomonas reinhardtii* a korunní linií je *Volvox carteri*. Nicméně rod *Volvox* je **polyfyletický** a najdeme jej na několika místech fylogenetického stromu, což indikuje, že tato morfologie vznikla v evoluci ne jednou, ale několikrát.

Pohlavní rozmnožování

Pohlavní rozmnožování je **oogamické** a je řízeno pohlavními hormony, které indukují vznik pohlavních buněk (spermatozoidů a vaječných buněk) z gonidií v rámci cenobia. Spermatozoidy se uvolňují do prostředí v balíčcích, v němž se přiblíží k cenobiu. Spermatozoidy z něj následně vyrejdí a oplodní vaječné buňky v rámci cenobia, čímž vzniká tlustostěnná zygota hnědočervené barvy. Pohlavní rozmnožování je často synchronizováno v celé rybníku.

Naším nejhojnějším druhem je *V. aureus* (500–850 µm). Relativně vzácnější je *V. globator*, který bývá větší (800–1000 µm), buňky má propojeny silnými cytoplasmatickými provazci (x slabé u *V. aureus*) a obrysy buněk mají hvězdovitý tvar (x kulovitý u *V. aureus*). Oba se vyskytují v planktonu stojatých vod a snášejí i větší znečištění.

Tetraspora vytváří buňky **zalité ve slizu**, které se nachází často po čtyřech. Z některých buněk vychází nepohyblivé bičíky, tzv. **pseudocilie**, kterým chybí centrální pár mikrotubulů a jsou rovněž obalené slizem. Vyskytuje se převážně v **čistších, horských potocích** a prameništích, kde může vytvářet makroskopický, světle zelený sliz například na vodních rostlinách.

Apiocystis vytváří **slizovité váčky**, které obsahují jednotlivé buňky. Váček je přichycený terčíkem k pevnému substrátu, například vodní rostlině.

Chlorococcum je **kokální, půdní** řasa s oválnými buňkami, které se vyskytují buď jednotlivě, nebo nahloučené v nepravidelných skupinkách, vždy bez slizového obalu. Obsahuje nástěnný chloroplast s pyrenoidem. Nepohlavní rozmnožování zajišťují zoospory, případně aplanospory. Pohlavní proces je izogamický – vytváří se nejprve planozygota a následně hypnozygota se tlustou a strukturovanou buněčnou stěnou. Zajímavým druhem je *Ch. amblystomatis* (syn. *Oophila amblystomatis*), který je **symbiotickým organismem ve vajíčkách mloka** *Ambystoma maculatum*.

Asterococcus je kokální řasa, která je obklopená hustým jednoduchým, nebo koncentricky vrstevnatým **slizovým obalem**. Buňky mohou být jednotlivé, nebo uspořádané ve skupinkách. Chloroplast bývá hvězdovitý s centrálním pyrenoidem. Velmi hojným druhem, který najdeme zejména v **rašelinných vodách** je *A. superbis*.

řád: Chaetophorales

Do tohoto řádu náleží **vláknité** řasy s větvenou nebo nevětvenou stélkou, která roste připevněná k substrátu. Nepohlavní rozmnožování probíhá fragmentací vláken, případně tvorbou **zoospor se čtyřmi bičíky**, kde jeden pár má orientaci **DO** a druhý **CW**.

Uronema má **krátká** (zhruba do dvaceti buněk), nevětvená vlákna, která jsou **zakončena zúženou, často zašpičatělou a ohnutou buňkou**. Pohlavní rozmnožování není známo. Roste epifyticky na vodních rostlinách a vláknitých řasách ve stojatých a mírně tekoucích vodách.

Chaetophora tvoří **polštářkovité** nebo **kulovité**, zelené, **makroskopické útvary** (několik mm až několik cm), v jejichž průzračném a relativně pevném slizu se nachází **rozvětvená vlákna** paprscité stavby. Na konci vláken jsou přítomné několikabuněčné, **hyalinní vlásky**. Lze ji nalézt na ponořené vegetaci, listech, tlejícím dřevě, ulitách šneků, ale i na kamenech ve stojatých a mírně tekoucích vodách.

Stigeoclonium má keříčkovitou stélku (dlouhou až několik cm), v rámci níž jsou rozlišené dva typy vláken: 1) **prostrátní**, které přichycují řasu k substrátu a 2) **erektilní**, jež rostou vzpřímeně. Vedlejší větvičky jsou uspořádány v přeslenech nebo nepravidelně, vrcholové buňky jsou **často zašpičatělé**, případně zakončené bezbarvým, mnohobuněčným **vláskem**. Životní cyklus je **haplo-diplontní a izomorfní**. Na haploidním gametofytu se produkují gamety, které splývají a dávají vznik cystě. Z ní klíčí diploidní sporofyt, na kterém dochází k meióze a vzniku čtyřbičíkatých zoospor. *Stigeoclonium* tvoří jemné trsy na různých podkladech, jedná se relativně hojný rod. Některé druhy snášejí silné organické znečištění i obsah těžkých kovů a často dominují v řekách pod výtoky z čistíren odpadních vod, zejména v letních měsících. Na základě molekulárních studií se rod rozpadá do několika clusterů, které jsou promíchány s druhy rodu *Chaetophora*.

Draparnaldia má stélku rozlišenou v **hlavní osní vlákno** a **krátká, bohatě větvená boční vlákna**. Buňky hlavního vlákna jsou soudkovité a jsou opatřena nástěnným chloroplastem ve tvaru proužku. Boční větvičky jsou uspořádané vstřícně nebo v přeslenech a jsou tvořené drobnějšími buňkami. Stélka tvoří makroskopické, slizem obalené keříky dlouhé až několik centimetrů a k podkladu je přichycená rhizoidy. *Draparnaldia* roste ve neznečištěných tekoucích vodách, často v chladných horských potocích. Je to dobrý **bioindikátor kvality vody**.

Frittschiella je vláknitá **terestrická** řasa, která je poměrně vzácná. Stélka je **heterotrichální**, vlákna jsou rozlišena na prostrátní (plazivá, jednoduše větvená) a erektilní, která jsou bohatě větvená.

Aphanochaete má stélku složenou z krátkých, poléhavých vláken, ze kterých vyrůstají **hyalinní štětiny bez pochvy** (z každé buňky jedna). Roste epifyticky na vláknitých řasách v litorálu stojatých vod (nejvíce v létě). Je to poměrně hojná řasa. Nejhojnějším druhem je *A. repens*.

řád: Chaetopeltidales

Pseudulvella a *Chaetopeltis* mají **diskovité** stélky, které rostou epifyticky na vláknitých řasách nebo malých větvičkách, případně epizoicky ve sladkých vodách nebo v moři. Na okraji je stélka jednovrstevná, ve středu vícevrstevná. Oba rody produkují **čtyřbičíkaté** zoospory s **DO** orientací bičíkových bází. Pyrenoidem prochází invaginace cytoplasmy.

Dicranochaete reniformis je **kokální** řasa, která roste vzácně na rašeliništích **na lístku rašeliníku**. Buňka je polokulovitá se zploštělou bází, kterou přisedá k substrátu. Ze čtyřbičíkaté zoospory dojde záhy ke vzniku **ostnitě korunky**, která slouží jako ochrana proti predaci. Poté vyroste celá buňka a vytvoří si větvenou **chétu**, která zvětšuje povrch, kterým mohou být živiny absorbovány z prostředí.

řád: Oedogoniales

Tento řád je zvláštní přítomností tzv. **stefanokontních zoidů** (spermatozoidů, zoospor), které nesou věnec bičíků, a způsobem cytokineze, která zahrnuje tvorbou **límečků**. Pohlavní rozmnožování je **oogamické**. Patří sem tři rody: *Oedocladium*, *Oedogonium*, *Bulbochaete*.

Oedogonium (česky čapkoblanka) je vláknitá, nevětvená řasa. Buňky jsou **polárně rozlišené**, jedna strana buňky je alespoň mírně širší než druhá. Buňky také na sebe ve vláknu charakteristicky nasedají. Uvnitř se nachází **nástěnný chloroplast síťovitého tvaru** s větším množstvím pyrenoidů a středovou část buňky zaujímá velká vakuola. Dalším velmi specifickým znakem jsou **prstence** (límečky) **buněčné stěny** („rings“), které v některých místech mohou být nahloubené v relativně velkém počtu. Během jaderného dělení se v horní části buňky utváří **prstencovitý záhyb** buněčné stěny tvořený pouze její vnitřní vrstvou. Po ukončení karyokineze se utváří příčná přehrádka a mladé buňky rostou do délky. Podstatně rychleji roste horní buňka se záhybem, který se postupně rozevře, a tím se prodlouží boční stěna. Vnější vrstva tlakem praskne a dá vznik dvěma límečkům – horní se posunuje s rostoucí buňkou, zatímco spodní zůstává jen jeden, a to na úrovni příčné přehrádky.

Nepohlavní rozmnožování zajišťují velké **stefanokontní zoospory** zhruba se **40 páry bičíků** umístěných ve věnci na předním konci buňky. V buňce se vyvíjí jen jediná zoospora, která vyrejdí, krátkou dobu plave a pak přisedne předním koncem k podkladu. Zbaví se bičíků, vytvoří se příchytý terčík a začne růst nové vlákno, která má zpočátku kyjovitý tvar. Bičíkové báze stefanokontních zoospor jsou spojené **masivním, kruhovým pásem** (princip je podobný jako u Bryopsidinae).

Pohlavní proces je **oogamický**, přičemž podle vývoje samčích gametangií se rozlišují druhy **makrandrické** a **nanandrické**. V případě makrandrických se antheridia vyvíjejí přímo z vegetativních buněk. V každém vznikají dva spermatozoidy, které oplodní vaječnou buňku. U nanandrických se vegetativní buňky přeměňují na tzv. **androsporangia**. V těchto útvarech se vyvíjí jediná androspora, která přisedá na vlákno v blízkosti oogonia. Zde dává vznik krátkému vláknu složenému ze dvou nebo tří buněk, který je teprve antheridiem. Antheridium produkuje dva spermatozoidy, které zajišťují oplození. Oogonia mají oválný nebo kulovitý tvar a v době zralosti se na nich vytváří šterbina zvaná **mikropyle**, kterým proniká spermatozoid. Oogonia produkují feromon **circein**, který láká spermatozoidy. Zralá ooospora má ostnitou, vrásčitou nebo jinak strukturovanou stěnu. Spermatozoidy i androspory jsou menší než stefanokontní zoospory a věnec bičíků tvoří menší počet bičíků. *Oedogonium* je běžnou řasou s mnoha druhy, které vytváří nárosty ve stojatých a mírně tekoucích vodách. Zvláštním druhem je *O. undulatum*, který má zvlněné okraje buněčných stěn.

Bulbochaete je vláknitá řasa, pro kterou jsou typické **dlouhé, silné a bezbarvé chlupy s cibulovitě rozšířenou bází**. Buňky jsou taktéž polárně rozlišené (v horní části mírně rozšířené) a mají síťovité

chloroplast s větším počtem pyrenoidů. Podobně jako u *Oedogonium* se vytváří límečky, ale u této řasy nejsou tak patrné. Většina druhů je **nanandrických**. *Bulbochaete* vytváří vatovité trsy na vodních rostlinách nebo pevných substrátech, spíše v méně úživných vodách.

Oedocladium je **terestrická**, větvená řasa, poměrně vzácná. Občas se najde i volně plovoucí.

třída: Trebouxiophyceae

Do skupiny Trebouxiophyceae patří zejména **kokální** rody, solitérní, či koloniální, zatímco volně žijící bičíkovci chybějí. Bičíky se nacházejí jen u rozmnožovacích buněk (gamet či zoospor), které **mají CCW uspořádání** bičíkových bází (jsou pootočený proti směru hodinových ručiček). U některých rodů však bičíkatá stádia zcela chybějí (*Chlorella*, *Oocystis* aj.). U některých rodů byla popsána tzv. **metacentrická mitóza**, v jejímž průběhu se nerozpadá jaderný obal a v metafázi migrují centrioly na úroveň metafázových chromozomů.

Jsou to převážně **terestrické** a **aerofytické** řasy a často vstupují do různých **symbiotických interakcí** (s nálevníky, bezobratlými, lišejníky apod.). Jiné se vyskytují ve sladkovodním planktonu a v poslední době jsou nalézány také mořské, často pikoplanktonní linie (do 3 µm; například *Nannochloris*, *Picohlorum*, *Chloroparvum*).

Třída byla původně popsána pod názvem Pleurostrophyceae (1984) na základě druhu *Pleurastrum insigne*, který, jak se později zjistilo, náleží do Chlorophyceae. Jméno Trebouxiophyceae pak bylo navrženo v roce 1994.

řád: Chlorellales

Řád se zahrnuje dvě hlavní čeledě: 1) **Chlorellaceae**, která se dále dělí na *Chlorella*-clade a *Parachlorella*-clade, a 2) **Oocystaceae**.

čeleď: Chlorellaceae

a) Chlorella-clade

Chlorella je kokální, jednobuněčná řasa s jedním **nástěnným plastidem** a **pyrenoidem**. Rozmnožuje se pouze pomocí **autospor**, které jsou v mateřské buňce **stejně velké**. Nevytváří žádná bičíkatá stádia. Zástupci se vyskytují v rozmanitých povrchových vodách, v půdě či aerofyticky na zdech nebo kamenech. Dnes do tohoto rodu patří jen tři základní druhy – *Ch. vulgaris*, *Ch. sorokiniana* a *Ch. lobophora*, které mají ve své buněčné stěně přítomné **chitinové mikrofibrily** složené z **N-acetylglukosaminu** (tzv. glukosaminová skupina). Jejich společný předek příslušné geny pro syntézu získal pravděpodobně **od virů** pomocí transdukce. Dříve do tohoto morfologicky jednoduchého rodu spadali zástupci zcela geneticky nepřibuzní. V evoluci tato morfologie, zvláště u terestrických řas, vznikla nezávisle, protože být kuličkou je nejvýhodnější v takovém prostředí – buňka zaujímá nejmenší povrch vůči objemu, čímž se efektivně brání vysokým ztrátám vody. Tradičně definované druhy rodu *Chlorella* spadají v současnosti minimálně do 10 jiných rodů: *Parachlorella*, *Pseudochloris*, *Auxenochlorella*, *Jaagichlorella* a *Chloroidium*, které spadají v rámci Trebouxiophyceae do odlišného řádu Watanabeales, nebo dalších, které jsou dokonce součástí Chlorophyceae – *Desmodesmus*, *Scenedesmus*, *Chromochloris*, *Mychonastes*. Zajímavé je, že i terestrické druhy jinak hojných planktonních rodů *Scenedesmus* a *Desmodesmus* jsou jednobuněčné a kulaté. Stále si však zachovávají morfologii plastidu, je stejný jako plastid u sladkovodních.

V zelených kuličkách je obecně **velká kryptická diverzita**, neustále se popisují nové a nové rody spadající do různých linií, například *Kaliniella* + *Parachloroidium* (Watanabeales), *Leptochlorella*, *Pseudomarvania* (Prasiolales). *Jenufa* je další terestrická kulička, která ale tvoří samostatnou, poměrně hlubokou linii v rámci Chlorophyceae. Stejně tak pouštní zástupci Trebouxiophyceae popsaní z amerických pouští mají tuto morfologii a jsou to zcela nové rody, například *Xerochlorella* nebo *Desertella*. Spoustu *Chlorella*-like linií ještě nebylo objeveno, diverzita je opravdu ohromná.

Naopak **planktonní rody** příbuzné rodu *Chlorella* jsou morfologicky adaptované k omezení sedimentační rychlosti a předačního tlaku:

Micractinium tvoří **kolonie** z těsně nahloučených buněk, jež jsou opatřeny proteinovými, **dlouhými ostny** vybihajícími na všechny strany. Zajímavé je, že *Micractinium* dlouho uchovávané ve sbírce netvoří ostny ani kolonie, nýbrž je rozpadlé na jednotlivé kuličky bez ostnů. Bylo zjištěno, že

v přítomnosti predátora (vířník *Brachionus*) nebo média, ve kterém byl vířník pěstován a jež obsahovalo kairomony (infochemikálie produkované vířníkem), **dochází k indukci tvorby dlouhých ostnů** jako obraně proti predátorovi. V preferenčních experimentech pak bylo prokázáno, že vířník dává přednost buňkám, které nejsou opatřené ostny. Je to jeden z příkladů **fenotypické plasticity**. *M. belenophorum* (dříve řazený do rodu *Diacanthos*) vytváří **jen dva ostny**, které jsou k sobě protilehlé.

Actinastrum má **vřetenovité buňky**, které vybíhají paprscitě z centra cenobia a tvoří **prostorovou hvězdici**. Špice i báze buněk jsou často hyalinní. *A. hantzschii* se vyskytuje v planktonu eutrofních nádrží, rybníků i větších řek.

Didymogenes tvoří nejčastěji **čtyřbuněčná cenobia** ze dvou za sebou ležících párů válcovitých, prohnutých buněk, které navzájem srůstají konvexními (vypouklými) stranami. Buňky mohou být opatřeny ostny. Vyskytuje se v planktonu eutrofních vod.

b) *Parachlorella-clade*

Parachlorella má hodně uzavřený plastid, ale od samotného rodu *Chlorella* se špatně rozezná.

Dictyosphaerium tvoří **kolonie** z buněk, které jsou vzájemně **spojené pomocí zbytků mateřských buněčných stěn**. Ve chvíli, kdy se vytvoří autospory, protrhnou mateřskou buněčnou stěnu a vytvoří si z ní stopku. *Dictyosphaerium* je **značně polyfyletický** rod, kdysi to byla jen jedna linie, ale v současnosti se jich eviduje 9 (v rámci ***Chlorella*- i *Parachlorella*-cladu**), ve kterých tento morfotyp vznikl v evoluci nezávisle na sobě. Morfologicky je ale velmi složité tyto rody rozpoznávat. Obecně je to velmi běžná řasa v eutrofních sladkých vodách.

Closteriopsis má buňky **dlouze vretenovité** a chloroplast obsahuje **několik pyrenoidů**. *C. acicularis* se vyskytuje se v planktonu stojatých i tekoucích mezotrofních vod.

Dicloster tvoří nejčastěji **čtyřbuněčná cenobia**, ve kterých jsou zahnuté buňky spojeny pomocí konvexních (vypouklých) stran. Morfologicky vypadá podobně jako *Desmodesmus*.

Marinichlorella je **mořským** zástupcem, který tvoří separátní linii v rámci *Parachlorella*-cladu.

Parazitické druhy

V rámci řádu Chlorellales je tzv. *Prototheca*-clade, kam náleží dva zvláštní **parazitické** organismy. Napadají jak **bezobratlé**, tak **obratlovce** a v ojedinělých případech i člověka. Jejich **plastid** je **značně redukováný a bez fotosyntetických pigmentů**. Probíhá v něm ale stále metabolismus různých látek.

Helicosporidium je **obligátní parazit** u různých **bezobratlých živočichů**, například hmyzu (komáři, muchničky, vrubounovití brouci, housenky motýlů), chvostoskoků, perlooček, motolic aj. Vyskytuje se primárně ve formě **cyst bubnovitého tvaru**, které uzavírají tři oválné buňky a jednu dlouhou, spirálovitě stočenou buňku. Když se cysta dostane do střeva svého hostitele, uvolní se buňky a ta s dlouhým **ostnitým výběžkem penetruje střevní stěnu**. Dostane se do hemolymfy a zde se začne množit a tvořit nové cysty. Diverzita tohoto rodu může být obrovská, je z velké části nepoznaná.

Prototheca je kokální buňka, která se vyskytuje **volně v půdě a sladkovodním prostředí**, zejména kontaminovaném odpadními vodou nebo fekáliemi, kde se vyživuje osmotrofně. Poměrně vzácně však může infikovat zvířata nebo člověka a způsobit onemocnění zvané **prototékóza** (tzn. je to **fakultativní parazit**). Například u krav byla asociována se zánětem mléčných žláz. Mléko od infikovaného skotu není vhodné ke konzumaci a vzhledem k tomu, že na organismus nepůsobí antibiotika, bývá infikovaný skot poražen. Další případy jsou známy u psů, kterých způsobuje kožní, střevní nebo systémovou infekci, která zasahuje různé další orgány, například oči nebo mozek (znám případ meningitidy). U koček, koz a koní se projevuje především zánětem nosní sliznice a kůže kolem nosu. Prototékóza ve formě **kožních lézí** se u lidí může projevit hlavně u **pacientů s oslabenou imunitou** (po transplantacích, AIDS). V současnosti je známo **několik druhů**, z nichž zhruba polovina byla

doposud pozorována jako potenciální paraziti. Rozmnožuje se pomocí **autospor**, což je dobrý rozpoznávací znak od kvasinek v medicíně v kontextu.

Kromě dvou výše zmíněných parazitárních nálezů jsou známy i případy **chlorelózy** způsobené různými chlorelloidními zástupci zelených řas. Infekce byly popsány u různých druhů živočichů a s odlišnými příznaky – zvětšení uzlin a zánět pobřišnice u skotu, střevní zánět u velblouda, nebo kožní léze u gazely, a dokonce i u člověka (jeden zaznamenaný případ). U ovcí se chlorelóza projevuje postupnou ztrátou hmotnosti, průjmy aj. K infekci dochází orální cestou a z trávicího traktu se pak může dostat do dalších orgánů. V napadených orgánech pak může vytvářet **zelené léze**, například v lymfatických uzlinách (zejména mesenterické jsou nejčastěji zasažené), které jsou rozšířené a mohou být i celé zelené, játrech, plicích, ledvinách nebo střevní stěně. Většinou se však infekce zjistí až na jatcích při porážce ovcí.

Endosymbiózy

Pravá *Chlorella* a rod *Micractinium* jsou častými **endosymbionty** (tzv. **zoochlorelly**) v různých organismech: nálevníků (*Paramecium bursaria* – treпка zelená), slunivek (*Acanthocystis*) nebo nezmara zeleného (*Chlorohydra viridissima*). V evoluci se posledně jmenovaná symbióza udála jen jednou a bylo prokázáno, že se zoochlorelly předávají do dalších generací při pohlavním rozmnožování přes vajíčka.

Potravinové doplňky

Kolem **potravinových doplňků** vyráběných z řasy *Chlorella* je **velký byznys** (roční obrát činí desítky milionů dolarů). Výhodné je, že má **vysokou růstovou rychlost** a dokáže růst i ve vodě s **levnými zdroji živin** (močovina, odpadní cukry). Některé kmeny dokáží dokonce růst i heterotrofně bez zdroje světla. *Chlorella* se pěstuje v různých kultivačních zařízeních. Jedním z takových jsou **otevřené, kruhové, mělké bazény**, které jsou promíchávané kolesem. Tím je zajištěna rovnoměrná distribuce živných látek, udržení buněk ve vodním sloupci a rovněž optimální světelné podmínky pro všechny buňky. Problémem otevřených kultivací mohou být kontaminace, ovšem *Chlorella* je **konkurenčně silná**. Druhým způsobem jsou různé **uzavřené fotobioreaktory**.

V Číně a na Taiwanu, které jsou **velkým producentem**, se *Chlorella* pěstuje ve velkých otevřených systémech, zatímco v Evropě jsou spíše oblíbené uzavřené fotobioreaktory (Německo, Holandsko). V Mikrobiologickém ústavu AV ČR v Třeboni, kde působí firma Algatech, pěstují *Chlorellu* v suspenzi, která se nechává stékat v tenké vrstvě po nakloněné plošině.

Tablety s vysušenou a slisovanou biomasou pak obsahují **vysoký obsah chlorofylu**, který má protinádorový účinek (existují relevantní studie v recenzovaných časopisech), podporuje imunitní systém a hojení ran (chlorofylová masť). Z nutričního hlediska je rovněž zajímavý i obsah **vitaminu C**, případně **karotenoidy**. V Třeboni je *Chlorella* pěstována v médiu obohaceném o mikroprvky, a tak jsou tyto potravinové doplňky především zdrojem minerálních látek.

Při dlouhodobém užívání hrozí **riziko vývoje dny** (ukládání kyseliny močové v podobě krystalků v oblasti kloubů), protože každá z buněk má relativně velké jádro. Organismus tak přijímá velké množství nukleových kyselin (purinů).

U výrobků z Číny je velký problém v tom, že tablety obsahují poměrně velké množství **těžkých kovů**. Navíc buněčná stěna bývá často **nedostatečně narušená**, čímž se k tělu, které nedokáže chemicky degradovat chitin ani celulózu, žádné látky nedostanou. Problém je i s **kontaminací** – kromě chlorelly jsou zde i jiné řasy (což není takový problém), ale také zooplanktonní organismy nebo dokonce houbové hyfy.

čeleď: Oocystaceae

Skupina v rámci Chlorellales, jež zahrnuje zástupce s **citronovitým tvarem** buňky – oválné a na koncích se ztloustlými buněčnými stěnami.

Oocystis má **oválné** buňky se **ztluštěním na apikálních pólech**. Vyskytuje se buď jednotlivě nebo ve formě několika **autospor** obklopených společnou mateřskou buněčnou stěnou. Obsahuje jeden až mnoho chloroplastů. Je to **hojná planktonní řasa**. *O. lacustris* je jeden z největších druhů.

Franceia má **oválné** buňky s jemnými **ostny**, které jsou **po celém povrchu** rozmístěny **rovnoměrně**. *F. ovalis* je **planktonní řasa**, spíše vzácná.

Lagerheimia má na rozdíl od rodu *Franceia* **ostny** umístěné **jen na některých místech** buňky, nejčastěji apikální či subapikálně a mohou být rovné i zahnuté. **Planktonní řasa** s několika druhy.

Crucigeniella tvoří **dvoubuněčná cenobia**, která bývají spojená v 16-32-64-buněčná, volně plovoucí syncenobia. Buňky jsou **široce vejčité oválné až elipsoidní**.

Eremosphaera je **bazální linií** v rámci Oocystaceae. Je to velká koule se středovým jádrem a s **četnými, malými, diskovitými plastidy**, které se nachází v provazcích cytoplasmy, které vychází ze středu jádra, a na periferii buňky. Je to velmi charakteristická řasa, nedá se s ničím splést. Nepohlavně se rozmnožuje pomocí čtyř **autospor**. Pohlavní rozmnožování je také známo a probíhá **oogamicky**. *E. viridis* je běžným zástupcem ve vodách s **kyselým pH** (rašeliníště).

Echinocoleum má **paprsčité formovanou slizovou obálku**, která omezuje sedimentaci. Vypadá jako takové sluníčko, dobře se pozná.

Amphikrikos je vzácnější řasa, která má na povrchu **inkrustovaná žebra** železitými solemi.

V rámci Oocystaceae je také **mořský rod** *Droopiella*, který ale nemá citronovitý tvar. Diverzita Trebouxiophyceae v mořském prostředí bude pravděpodobně mnohem větší, než je v současnosti známo.

Do Trebouxiophyceae (obecně) náleží tři rody, jež vytváří tetraedrické (čtyřbuněčné) placaté kolonie:

Tetrastrum má buňky uspořádané tak, že mezi sebou **nemají otvory**. Některé druhy mohou mít na svém povrchu **krátké ostny**. Častá planktonní řasa eutrofních vod. Náleží do linie blízké Oocystaceae.

Crucigenia tvoří **plochá, čtvercová cenobia** (čtyř až šestnáctibuněčná), která jsou ve středu bez otvoru (*C. tetrapedia*) nebo s otvorem přibližně čtvercovým (*C. fenestrata*). Náleží do Chlorella-cladu.

Lemmermannia tvoří čtyřbuněčná cenobia, ve kterém jsou buňky spojené v křížovitém útvaru s **malou čtvercovou štěrbinou** uprostřed. Vlastní buňky jsou **vejčité až téměř kulovité**. U nás se v planktonu vyskytuje *L. komarekii*. Náleží do vlastního cladu příbuznému k Botryococcus.

řád: Trebouxiales

Patří sem **nejdůležitější symbionti lišejníků**: *Trebouxia*, *Asterochloris*, *Myrmecia* a *Vulcanochloris*.

Trebouxia je **fotobiont velké většiny lišejníků** (60 %), pravděpodobně je i volně žijící, ale o tom se vedou stále spory (málokdy se najde v přírodě volně žijící). Buňka má **centrálně uložený chloroplast**, který je **laločnatý** a obsahuje jeden nebo několik pyrenoidů. Mezi laloky chloroplastu je schované jádro. Nepohlavně se rozmnožuje pomocí 4–32 **autospor** s laločnatým chloroplastem, nebo pomocí zoospor. *Trebouxia* je fotobiontem **korovitých** lišejníků (*Lecanora*, *Lecidea*, *Rhizocarpon*), **lupenitých** (*Xanthoria*, *Parmelia*, *Physcia*) i **keříčkovitých** (*Usnea*, *Cetraria*). Rod zahrnuje **velké množství druhů**, z nichž spousta je ještě nepopsaných. Morfologicky jsou si však velmi podobné, pro přesné druhové určení je tedy nutné získání molekulárních dat. V rámci rodu je možné odlišit pět hlavních genetických cladů (arboricola, corticola, simplex, impressa, ...). Druhy se však **odlišují svými ekologickými nároky**. Například *T. jamesii* propůjčuje lišejníkům schopnost růst na substrátu s vyšším obsahem mědi. V nedávné době bylo zjištěno, že lišejníky mají v sobě více než jednoho symbionta, přičemž tento další partner může mít zcela jiné ekologické nároky (například chladnomilný vs. teplomilný druh). V závislosti na lokálních podmínkách je jeden z těchto symbiontních partnerů dominantní a druhý minoritní (viz například studie Kanárské ostrovy vs. Španělsko). Horské lišejníky mají psychrofilního fotobionta, To znamená, že v sorédiích jsou přítomní oba fotobionti a podle prostředí převládne jeden z nich.

Asterochloris má **více laločnatý chloroplast** než *Trebouxia* a většinou jeden pyrenoid, jinak je morfologicky velmi podobný. Při autosporogenezi se vytváří mnohem **větší množství aplanospor** či zoospor (64 či 128). Je to také častý **fotobiont**, především **keříčkovitých** (*Cladonia*, *Stereocaulon*) nebo **práškovitých lišejníků** (*Lepraria*). Diverzita druhů je i zde velmi velká a stále mnoho linií je nepopsaných. Jednotlivé druhy se mohou lišit svou ekologií, například jsou linie ombrofilní (snášejí vydatné srážky) a ombrofobní (nesnášejí vodu; lišejníky pak rostou pod převisy a vodu získávají ze vzdušné vlhkosti). Na tomto organismu se také ukazuje, že symbióza s mykobiontem je poměrně volná, není zde patrná koevoluce. Mykobiont si ideálně nachází partnera, který je pro něj na dané lokalitě nejvýhodnější (tzv. *switch*). Zřejmě nemusí být přítomný ani v rozmnožovacích částicích, ale může se do symbiotického vztahu dostat z okolního prostředí nebo fotobiont jinému lišejníku ukradne (tento fenomén je dokázán).

Myrmecia má **nástěnný** (parietální) **chloroplast**, který může být rozdělený do 2–4 širokých laloků **bez pyrenoidu** (charakteristická kombinace znaků). Je to také **symbiont lišejníků** (*Bacidia*, *Psoreia*), ale ne zcela nápadných – tvoří černé nebo oranžové fleky na skalách. U této řasy se ví, že žije i **volně v prostředí**. Rozmnožuje se pomocí autospor, případně zoospor či aplanospor.

Botryococcus-clade

Botryococcus tvoří **kolonie** z buněk, které jsou uloženy ve slizových, trychtýřovitých útvarech na konci širokých stopek. Zajímavou vlastností tohoto rodu je **akumulace lipidových látek**, které mohou tvořit až 35 % suché hmotnosti. Jsou produkovány uvnitř buněk a následně vyloučeny ven, kde **impregnují slizovou matrix**. Tím získává kolonie charakteristické žlutozelené zbarvení a může se vznášet u hladiny. Jsou známy případy **vodních květů** žlutohnědé barvy tvořených dominantně touto řasou. Tyto bloomy mohou být **toxické** pro jiné mikroorganismy a **ryby**. V minulosti se ukázalo se, že *Botryococcus* je **polyfyletický** a byl proto rozdělen na dva rody. Jedna linie se nachází v Trebouxiophyceae – zde je to pravý *Botryococcus*, u kterého nelze rozpoznat jednotlivé buňky v kolonii (například *B. braunii*). Druhá linie se nalézá v Chlorophyceae a byla pojmenována *Botryosphaerella* (dříve *Botryococcus sudeticus*). Jednotlivé buňky v tomto případě jde dobře rozeznat – to je rozpoznávací znak mezi těmito rody. Také se liší i typem látek, jež produkují.

Z biotechnologického hlediska je druh *B. braunii* velmi zajímavým adeptem především pro produkci biopaliv, nicméně jeho nevýhodou je jeho **nízká růstová rychlost**. Podle typu látek, které obsahuje, se rozlišují jednotlivé clady tohoto druhu: **A-race** (n-alkadieny, n-alkatrieny), **B-race** (triterpenoidy zvané botryococeny), **L-race** (tetraterpenoid lykopadien) a **S-race** (C₂₀ alkan). Botryococeny s počtem uhlíku C_{30–37} a lykopadien C₄₀ jsou **karotenoidy**, jejich akumulací získává kolonie oranžovo-červenou nebo oranžovo-hnědou barvu. *Botryosphaerella* se kromě morfologických znaků liší od rodu *Botryococcus* i typem látek, které produkuje (jde o především triacylglyceroly). Také bylo zjištěno, že *B. braunii* obsahuje odolné látky podobné **algenanům**, tvořené dlouhými, nenasyčenými polyaldehydovými řetězci, vzájemně propojenými různými vazbami v závislosti na cladu.

Coccomyxa má **oválné** buňky s nástěnným chloroplastem **bez pyrenoidu**, které mají často na jedné straně **slizovou stopku**. Buňky se sdružují do slizovitých kolonií. Jedná se o velmi častý rod, který se vyskytuje **v planktonu** vodních nádrží nebo častěji **aerofyticky** na smáčených skalách, mezi mechovými rostlinkami, případně na vlhkém dřevě, kde může tvořit i **makroskopické nárosty**. Rod má spoustu druhů, které se liší svými životními strategiemi. Některé jsou volně žijící, jiné jsou fotobionti lišejníků a další jsou symbionti nálevníků. Zajímavé je, že *Coccomyxa* je **fotobiontem basidiolišejníků**, například u rodu *Omphalina*, která vytváří plodničku. Jiný druh je nekrotrofním **parazit u slávky jedlé** (*Mytilus edulis*), stále si však uchovává plastid s thylakoidy a fotosyntetickými pigmenty.

Elliptochloris se vyskytuje volně v půdě nebo na borce stromů, druh *E. bilobata* je fotobiontem **basidiolišejníků** (např. *Baeomyces*, *Catolechia*) a mořský druh *E. marina* je dokonce **symbiontem mořské sasanky** *Anthopleura*, která je díky tomu krásně zelená. Chloroplast je **nástěnný**, rozdělený na dva či několik laloků a může obsahovat pyrenoid. Rozmnožuje se pomocí **dvou typů autospor** (2/4 velkých kulovitých a 16/32 menších válcovitých), které se tvoří synchronně.

řád: Watanabeales

Patří sem kulovité nebo oválné rody, které mají **páskovitý chloroplast**. Při autosporogenezi se tvoří vždy jen **jedna velká autospóra** a **zbytek jsou malé**. Problém však je, že takhle vypadá téměř vše, co do této skupiny patří.

Jaagichlorella luteoviridis (dříve *Heterochlorella*) má plastid, který tvoří často **pásek** či prstenec vyplňující pouze **střední část buňky**; v mateřské buňce se typicky vytváří **jedna větší a několik menších autospor**. Hojná řasa vyskytující se v půdě, kůře stromů a jiných aerofytických substrátech.

Chloroidium je velmi častá **aerofytická** řasa, která vypadá podobně jako *Cooccomyxa*, ale neprodukuje sliz. Nepohlavně se rozmnožuje pomocí nestejně velkých autospor. Je to také **fotobiont keříčkovitého lišejníku** *Stereocaulon*, který roste na zvláštních biotopech (povrch sopky, železné kolejnice, izolační pěna do oken), zatímco ve svém klasickém biotopu má jako fotobionta *Asterochloris*. Je to ukázka toho, že lišejníky dokáží měnit své fotobiony podle potřeby i na úrovni rodu. Třetím rodem tohoto lišejníku je *Vulcanochloris* (Trebouxiales).

Phyllosiphon se vyskytuje v **subtropických oblastech** buď jako volně žijící, kokální buňky, které jsou součástí kortikolních biofilmů nebo je **parazitem áronovitých rostlin** (rod *Arum* a jiné). Parazitický *Phyllosiphon* vytváří zelené, větvené, **sifonální trubice**, které lezou dovnitř listů přes průduchy v epidermis a prorůstají v parenchymu v mezibuněčných prostorech (nikdy nepenetrují buňky). Makroskopicky jsou na infikovaných listech patrné **žlutozelené skvrny**, které zůstávají, i když parazitovaný list usychá a hnědne. Při nepohlavním rozmnožování dochází k segmentaci cytoplasmy v sifonech a produkci malých, jednobuněčných spor, které mají páskovitý plastid.

Symbiochloris sedí na bázi Watanabeales, ale možná k nim nepatří – autospory jsou stejně velké. Také se dokáže rozmnožovat pomocí zoospor či aplanospor. Buňka obsahuje **sít'ovitý plastid bez pyrenoidu**. Vyskytuje se **aerofyticky** na kůře stromů a je také **fotobiontem lišejníků** čeledi Lobariaceae, například *Lobaria*.

Pomocí metabarcodingu se zjistilo, že v tropech existuje celá řada dalších nepopsaných linií. Například linie *Mysteriochloris* se ukazuje být dominantní v tropech, přitom donedávna byla ještě neznámá. Ukazuje se tím, že diverzita třídy Trebouxioophyceae je z velké většiny nepopsaná.

Apatococcus-clade

Apatococcus (česky zrněnka) je **velmi častá aerofytická řasa** na kůře stromů, kamenech a různých antropogenních substrátech (dřevěné ploty, zídky, omítky, okapy atd.). Vytváří **nepravidelné shluky** buněk, které obsahují chloroplast bez pyrenoidu. Nepohlavně se rozmnožuje pomocí autospor a dvoubíčíkatých zoospor. Molekulární studie poukazují na **kryptickou variabilitu** rodu – sestává se minimálně ze šesti linií, z nichž některé jsou **fotobionty** lišejníku rodu *Fuscidea*. *Apatococcus* je velmi úspěšný rovněž na **zdech panelových domů**, kde je příčinou zelenošedých šmouh. V současnosti se zkoumá, jak by se těchto nevzhledných nárostů dalo zbavit. Jednou z možností se zdají být speciální nátěry z oxidu titaničitého, kdy při expozici UV záření se aktivuje jeho katalytická schopnost vytvářet reaktivní formy kyslíku, jež pak naruší integritu buněk. Zajímavé je, že *Apatococcus* je **mixotrof**, který při své kultivaci vyžaduje i zdroj organických látek.

řád:Microthamniales

Microthamnion tvoří světle zelené **keříčky** složené z větvených jednořadých vláken. Způsob větvení je velmi charakteristický – **buňka uhýbá z osy vlákna do strany**. Chloroplasty jsou bez pyrenoidů. Nepohlavně se rozmnožuje dvoubíčíkatými zoosporami, které se uvolňují prasklinou v buněčné stěně. Vyskytuje se především v **mírně kyselých vodách** (rašeliníštích) nebo vlhké půdě. *M. kuetzingianum* je hojným druhem s hustým větvením, zatímco *M. strictissimum* je málo větvené a má delší buňky.

Geminella-clade

Geminella má uniseriální **vlákna** tvořená **dvojicemi buněk**, které jsou vždy od dalších párů **oddělené** zřetelnými **mezerami**. Celé vlákno obklopuje **výrazná slizová obálka**. Rozmnožuje se pomocí silnostěnných, hnědých akinet. *G. interrupta* se vyskytuje ve vodách s **kyselým pH** (rašeliníštích).

řád: Prasiolales

Prasiola je **makroskopická řasa**, která se ve své ontogenezi vyskytuje ve dvou formách – buď tvoří **drobné lístečky**, nebo **nevětvená vlákna**. Vlákna jsou jednořadá, nevětvená a složená z buněk, které jsou širší než delší. Na svém povrchu mají vlákna viditelné podélné čáry, tj. rýhy buněčné stěny. Z vláken se pak může vyvinout lístkovité stádium. Lístkovitá stélka je pseudoparenchymatická, jednovrstevná (monostromatická) tvořená pravidelně uspořádanými buňkami, které jsou často ve skupinkách po čtyřech. Chloroplast je u obou stádií centrální, hvězdicovitý a obsahuje jeden pyrenoid. Nepohlavně se rozmnožuje fragmentací stélky a tvorbou aplanospor. Jako u jedné z mála řas ze skupiny Trebouxioophyceae je u ní známo pohlavní rozmnožování – **oogamie**. Vegetativní stélky jsou **diploidní** a v pohlavní dospělosti se na ní utváří mozaika z tmavých a světlých částí. V tmavých dochází meiotickým dělení k produkci vajíček, ve světlých k tvorbě spermatozoidů. Po oplození vzniká zygota, která klíčí v diploidní stélku. Životní cyklus je tedy **diploontní**. *Prasiola* je **chladnomilná terestrická** a **mořská** řasa. Například druh *P. stipitata* je hojným druhem v dostřikové zóně studené temperátní zóny. V našich podmínkách se vyskytuje terestricky pouze druh *P. crispata*,

který nejčastěji roste na vlhkých, stinných místech s vyšším obsahem dusíkatých látek. Nejčastěji bychom ji mohli najít například na bázi stromů v parcích (kde vyměšují psi) či v zákoutích blízko restauračních zařízení. Dříve byla poměrně častá i v Praze, například v parku na Karlově náměstí nebo Stromovce, ale možná v souvislosti s oteplováním ji zde již nenajdeme. *Prasiola* je hodně častá také v antarktických a subantarktických **hnízdištích tučňáků**, kde je prostředí silně zatížené dusíkatými látkami. Může zde vytvářet poměrně husté biofilmy.

Rosenvingiella je blízce příbuzná rodu *Prasiola*, ale je jen mořská. Její stélka je **haploidní** a tvořená vlákny, která jsou **zaškrcovaná**. Roste v **dostřikové zóně studené temperátní oblasti**.

Stichococcus se vyskytuje nejčastěji ve formě **volných válcovitých buněk** nebo v **krátkých řetízcích**, které se **snadno rozpadají**. Je to primárně terestrická řasa, ale najdeme ji i v **planktonu**. Zajímavé je, že do linie *Stichococcus* je vmezeřený rod *Prasiola*, která představuje korunní linii a činí rod *Stichococcus* parafyletickým taxonem. V nedávné době byl rod rozdělen do několika menších rodů, aby bylo zachováno monofyletické postavení *Prasioly*, ale v praxi jsou tyto nové rody morfologicky obtížně rozpoznatelné.

Ekerewekia je **vláknitá a větvená** řasa popsána ze stolových hor ve Venezuele. V každé buňce se nachází jeden až dva plastidy s pyrenoidem a její **buněčná stěna je dvoudílná** podobně jako například u zelené řasy *Microspora*. Nepohlavně se rozmnožuje malými fragmenty odlamovanými z koncových částí vedlejších větví. Na místě, na kterém byla popsána, roste epiliticky v mělkém potoce, kde tvoří monospecifický, makroskopický nárost. Fylogeneticky však nesedí společně s ostatními vláknitými liniemi.

Diplosphaera vytváří **balíčky**, které jsou složené z dvojic či čtyř až osmibuněčných, lehce rozpadavých kolonií. Chloroplast je nástěnný s jedním nevýrazným pyrenoidem. Nepohlavně se rozmnožuje pomocí **autospor**. Je to velmi hojná řasa vyskytující se v půdě, na borce stromů či na povrchu kamenů. Rovněž je **fotobiontem** lišejníků čeledi **Verrucariaceae**. *Diplosphaera* vychází ve fylogenetických analýzách promíchaná s rodem *Stichococcus*, ale od doby jeho rozčlenění do několika nových rodů, je *Diplosphaera* **monofyletická**.

Koliella má buňky **vřetenovité** a s **vlasovitě vytaženými konci** (rozdíl oproti podobnému rodu *Monoraphidium*). Rozmnožování probíhá příčným rozdělením buněk na **dvě části**, které často setrvávají pohromadě. Vyskytuje se v **planktonu** stojatých i tekoucích vod.

Monofylie třídy Trebouxiophyceae

O monofyletickém postavení třídy Trebouxiophyceae stále není jasno. Ve fylogenetických analýzách založených na plastidových genomech vychází linie Chlorellales mimo „core Trebouxiophyceae“ a jako sesterská k třídě Pedinophyceae.

V nových molekulárních studiích, založených na jaderných genech, však vychází Trebouxiophyceae již **monofyletická**. Chlorellales jsou sesterskou linií ke všem ostatním trebouxiofytním cladům.

třída: Ulvophyceae

Ulvophyceae jsou pravděpodobně polyfyletická skupina (na fylogenetickém stromě vychází na čtyřech místech). Je zde mnoho linií, některé jsou velmi bohaté – například Bryopsidales, Trentepohliales, Cladophorales, ale patří sem i málo známé.

Pro tuto skupinu je charakteristická **CCW orientace** bičíkovýchází a **absence fykoplastu** při cytokinezi, která probíhá u zástupců třídy Ulvophyceae **zaškrcením buňky** dělicí rýhou. Mitóza je uzavřená. V buněčné stěně mohou být mikrofibrily celulózové, ale také mananové nebo xylanové. Většina zástupců této třídy je mořská. Naprostá většina řas, které sem patří, jsou mnohobuněčné.

Morfogenetické tendence ulvofytních řas

V této třídě je neobvyklá tendence (vůbec mezi eukaryoty) tvořit **velké buňky**, nebo **mnohojaderné buňky**, anebo jejich **kombinaci**. Například řád **Ulvales** (*Ulva*) má buňky malé a jednojaderné (klasika), stejně je na tom i řád **Trentepohliales**. Mezi **Cladophorales** patří mnohobuněčné řasy, jejichž buňky mají mnoho jader (tzv. sifonokladální stélka). U rodu *Cladophora* je na buňku tak 10-20 jader. Společný předek Cladophorales a rodu *Blastophysa* zřejmě získal tuto schopnost. Stélka **Bryopsidales** je jednobuněčná, ale obsahuje velké množství jader (u rodu *Caulerpa* snad i tisíce). Jádra pravděpodobně mají nějaké okrsky svého působení, které jsou vymezené nějakými chemickými gradienty, ale to jsou jen spekulace a moc se o tom neví. Přestože celé tělo *Caulerpy* tvoří velké množství jader bez přepážek, jsou jednotlivé části stélky diferencované. U řádu **Dasycladales** v rámci jedné linie – Acetabulariaceae – se vyskytuje tendence vytvářet **velké buňky**, které ale přitom mají **jedno obrovské jádro**. Například *Acetabularia* má jádro v rhizoidální oblasti (je vidět pouhým okem) a nějakým ne zcela probádaným způsobem zvládá zásobovat celou stélku transkripty až nahoru. Navíc stélka je očividně diferencovaná a jak toto probíhá jen pomocí jednoho jádra v jedné velké buňce není pořád jasné.

řád: Oltmansiellopsidales

Oltmansiellopsis viridis – čtyřbuněčná kolonie, každý jedinec má čtyři bičíky. Vyskytuje se v mořích.

řád: Scotinosphaerales

Scotinosphaera – najdeme ji často v půdních vzorcích. Má velké, kyjovité buňky (je až skoro okem viditelná) a hyalinní terčík k přisedání. Její chloroplast je složitě uspořádaný a obsahuje několik pyrenoidů. Z velkých buněk se během životního cyklu mohou uvolnit dvoubičíkaté zoospory, které přisednou a zase dají vznik velkým stélkám. Může produkovat sekundární karotenoidy.

řád: Ignatiales

Specifická větev Ulvophyceae, patří sem **terestrické řasy** z vlhkých habitatů. Jsou to **kokální** buňky – nevypadá nijak extra zvláště. Vytváří na fylogenetickém stromě poměrně dlouhou samostatnou linii.

řád: Ulotrichales (Codiolales)

V rámci jejich **haplontního** životního cyklu je tzv. **codiolové stádium**, které bylo dříve popsáno jako samostatný rod *Codiolum*. Vzniká diferenciací zygoty a je tedy diploidní. Má velmi silnou buněčnou stěnu pro odolávání nepříznivých podmínek prostředí v průběhu **dormantní fáze**. Pomocí výběžku se přichytává k podkladu. Některé rody mají codiolové stádium dokonce uvnitř schránek plžů nebo uvnitř

jiných řas. Z tohoto stádia pak po meióze vyjede čtyřbičikate zoospory, které dají vznik haplontní stélce. Gamety jsou dvoubičikate. Rodozměna je tedy **heteromorfní**.

Chlorocystis – **kokální** řasa s laločnatým chloroplastem a pyrenoidem, vypadá podobně jako třeba rod *Trebouxia* nebo *Chlorococcum* (**vývojový paralelismus**). Byla popsána z různých habitatů – ve slizu kolonií rozsivek nebo roste endofyticky zanořená ve stélkách rodů *Ulva* nebo *Polysiphonia*.

Životní cyklus: samčí a samičí gametofyt produkují dvoubičikate gamety, které jsou morfologicky odlišné (anisomagie) a splývají v čtyřbičikatu zygotu. Ta následně bičiky odhodí a vznikne z ní diploidní codiolové stádium, které je přichycené k pevnému substrátu. Po meióze z něj vyjede čtyřbičikate zoospory, které apikální částí přisednou, odhodí bičiky a dají vznik novému kokálnímu stádiu. Gametofyt se může také rozmnožovat nepohlavně pomocí zoospor.

Ulothrix (kadeřnatka) – vláknitá, nevětvená řasa s přichytnou bazální buňkou bez chloroplastu. Má jeden prstencovitý chloroplast s několika pyrenoidy, morfologicky je však hodně plastická: starší vlákna mají ztlustlé buněčné stěny a kondenzovaný protoplast, mladší vlákna mají charakteristicky tvarovaný chloroplast. Existují jak mořské, tak sladkovodní druhy (například *U. zonata*), obecně **preferují chladnou vodu**. V našich podmínkách se s kadeřnatkou taky můžeme setkat, ale není to nějak častá řasa. V podstatě ji najdeme jen na jaře, v létě už není moc vidět. Porůstá kameny v potocích i jiné ponořené substráty z jara, kdy je studená voda. **Životní cyklus** je haplontní, nepohlavní rozmnožování probíhá rozdělením celého protoplastu v čtyřbičikate zoospory, které vyjede a přisednou apikální částí k substrátu, vytvoří přichytný terčík a vyrostou ve vlákno. Při pohlavním rozmnožování se protoplast změní ve dvoubičikatu izogamety, oplozením vznikne čtyřbičikatu zygota, která přisedne a vytvoří codiolové stádium. Po meióze z něj vyjede čtyřbičikate zoospory, které dají vznik vláknu. Na konci jara, kdy se oteplí, se všechny protoplasty přemění v gamety a z buněk zůstanou jen prázdné buněčné stěny. Populace v potoce najednou zmizí a řasa je ve fázi codiolového stádia, ve kterém vyčkává na další sezonu, kdy se zase ochladí.

Spongomorpha – větvená, vláknitá řasa, buňky jednojaderné. Ve spodních částech stélky jsou buňky téměř krychlové, směrem nahoru se buňky prodlužují. Tvoří nároty na makrořasách či na pevném podkladu. Jsou to takové husté chomáče tenkých vláken (do 2 cm). Běžná je v eulitorálu a sublitorálu v chladných mořích severního Atlantiku. Pohlavní rozmnožování je izogamické (gamety vznikají zase přeměnou protoplastu a jejich namnožením), čtyřbičikatu zygota přisedá a vytváří tzv. **petrocelisové stádium**, protože bylo popsáno jako samostatný rod ruduchy *Petrocelis*. To pak produkuje čtyřbičikate zoospory, které dají vznik novým stélkám. Například *S. aeruginosa*. (Bornholm).

Urospora – vláknitá, nevětvená, ale mnohojaderná, k podkladu se přichycuje bazálním terčíkem. Starší vlákna mohou tvořit H-kusy. Pohlavní proces je anizogamický, jinak je stejný, obsahuje codiolové stádium. Roste přichycená na kamenech od supralitorálu po horní sublitorál spíše v chladnějších mořích (i v Arktidě a Antarktidě). Je odolná vůči UV záření. Například *U. penicilliformis* (Bornholm).

Acrosiphonia – vláknitá, větvená a mnohojaderná, stélka připomíná *Cladophoru*. Koncové části vláken jsou často zahnuté. Roste přichycená na kamenech v eulitorálu v chladnějších mořích. Jádra jsou rozptýlená v celé buňce, při dělení buňky se většina jader shromáždí v jedné rovině uprostřed buňky, rozdělí se synchronně a distribuují se do dceřiných buněk za současné tvorby přehrádky (platí to i pro mnohojaderný rod *Urospora*). Například *A. arcta*.

Monostroma – buňky jednojaderné, stélka **jednovrstevná**, lístečkovitá (monostromatická).

Po přisednutí zoospory se nejprve vytváří placička, která se poté začne vydouvat, vytvoří se přichytný terč a následně listovitá stélka. Roste v horním sublitorálu na kamenech nebo epifyticky na jiných řasách. Pohlavní proces je izogamický. Hodně se sbírá v jihovýchodní Asii při odlivu, někde se i pěstuje na sítích. Prodává se na salát nebo nadrcená jako koření (tzv. **aonori** – i *Ulva* a další rody). Pro

správnou morfogenezi vyžadují specifické informační molekuly produkované bakteriemi (například thallusin). Zástupcem může být *M. grevillei* (Bornholm).

řád: Ulvales

Setkáváme se zde s **haplo-diplontním** životním cyklem a **izomorfní rodozměnou**, kdy gametofyt i sporofyt jsou morfologicky nerozlišené. V okrajových částech stélky gametofytu se vytváří dvoubíčíkaté gamety, které po splynutí vytváří zygotu a z ní po přisednutí ihned vyrostle základ sporofytu (není zde žádné odpočívající stádium). Na sporofytu vznikají meiotickým dělením haploidní čtyřbíčíkaté zoospory, které dají vznik gametofytu. Pokud gamety nenajdou svého kompatibilního partnera, mohou také přisednou a dát vznik zase gametofytu.

Ulvaria – má **monostromatickou** stélku. Roste na kamenech v intertidálu a subtidálu v temperátní oblasti severní polokoule (Atlantik, Pacifik). Podobně jako *Ulva* je to typický r-stratég, rostou velmi rychle ve vhodných podmínkách.

Ulva a *Enteromorpha* byly dříve dva odlišné rody. *Ulva* má stélku **dvouvrstevnou** (distromatickou), zatímco *Enteromorpha* ji má **trubicovitou** jednovrstevnou. V evoluci se několikrát stalo, že se ty dvě vrstvy spojily – na fylogenetickém stromě jsou jednotlivé druhy Ulvy a Enteromorphy promíchané, **není to tedy významný evoluční znak**. Zároveň spíš platí, že distromatické stélky najdeme spíš v mořské vodě, zatímco v brakických a sladkých jednoznačně převládají tubulární morfotypy. Pro správnou morfogenezi stélek, podobně jako v případě rodu *Monostroma*, jsou potřebné látky produkované konkrétními bakteriemi, které rostou na povrchu těchto řas – tyto řasy tedy nelze pěstovat axenicky. Bylo pozorováno, že plastidy jsou schopné pohybu v závislosti na aktuální míře ozáření. Nepohlavní rozmnožování probíhá zejména **fragmentací** stélky. Uvolňování gamet probíhá jen v okrajových částech stélky, a to v závislosti na lunárním cyklu. Druhů je velké množství a určují se poměrně těžko, známým zástupcem je například *U. lactuca* (porost locikový). Často se vyskytují na **živiny bohatých a znečištěných habitatech** blízko mořské hladiny v eulitorálu. Některé tubulární typy najdeme i v dostřikové zóně na kamenech a antropogenních substrátech. Jsou to **efemerní organismy**. V japonské kuchyni je *Ulva* společně s rodem *Monostroma* známá pod názvem **aonori** – prodává se jako drcená směs a přidává se do různých jídel.

Zástupci tohoto rodu dokáží velmi efektivně využít vhodných podmínek a extrémně se přemnožit. V posledních letech se dramatické vodní květy zvané „**green tides**“ opakují na pobřeží Číny ve Žlutém moři (Qingdao) každý rok a jsou tvořené druhem *Ulva prolifera*. Zdejší moře je bohaté živiny (odpadní vodu asi moc nečistí). Stalo se zde, že stélky se utrhlý ze dna. Uklidit to stojí velké množství peněz. Při větru se biomasa Ulvy dostane ke břehu. Problém je, že se stélky pak začínají rozkládat a uvolňuje se z nich sirovodík. V roce 2008 byly v Číně Olympijské hry v Qingdao a přesně toto se jim stalo – plachetnice se musely prodírat biomasou. Tyto nárosty se objevují ale i v jiných částech planety. U nás se enteromorfní typy také vyskytují, přirozeně například v Soosu a nebo v příkopech podél silnic, které se v zimě solí. *U. clathrata* se pěstuje například v Mexiku na poloostrově Baja California. Velmi často se pěstuje společně s krevetami nebo rybami, řasy mohou využívat odpadní produkty jako živiny.

Ulva se rovněž doporučuje do akvárií díky schopnosti sekvestrace živin do biomasy. Akvárium se tak čistí a biomasa může být odstraňována.

Blidingia – tvoří shluky větvených nebo nevětvených trubiček (dlouhých do 5 cm), který vyrůstají z jednoho holdfastu. Vypadá podobně jako morfotyp *Enteromorpha*, ale je zpravidla menší a jemnější. Vytváří velmi kluzké biofilmy na kamenech a antropogenních substrátech v supralitorálu. Na Bornholmu, ale i ve Středozemním moři je možné najít druh *B. minima*.

Acrochaete – **parazit** hlavně na ruduše rodu *Chondrus*, ale i jiných. Je to pár vláken, které zapouští svá haustoria dovnitř hostitele. *Chondrus* se jí snaží bránit, a to přepínáním mezi sporofytem a gametofytem. Ve své buněčné stěně má karageny různých typů (λ , ι , κ) a podle zastoupení

jednotlivých typů je daná stélka citlivá k infekci. Sporofyt obsahuje především λ -karagen, který slouží pro *Acrochaete* jako virulentní signál. Prorůstá stélkou a škodí. Gametofyt má buněčnou stěnu složenou z ι -karagenu (propustný) a κ -karagenu, který už parazita nepropustí.

Percursaria percursea tvoří nevětvená dvouřadá vlákna, lze ji nalézt v Soosu.

řád: Cladophorales

Do řádu Cladophorales patří mnohobuněčné vláknité řasy tvořené **mnohojadernými buňkami**, jejich stélka je tzv. **sifonokladální**. Často jsou to makroskopické organismy. Téměř všichni zástupci žijí ve vodě, většinou v mořích, ale některé linie pronikly i do sladkých vod. K tomuto přechodu došlo minimálně třikrát nezávisle na sobě – v rámci Aegagropilaceae, v linii *Rhizoclonium* a v rámci *Cladophora* cladu. Předek všech cladophorálních řas byl zřejmě mořský a vláknitý. Plastid bývá jeden, je síťovitý a často má více pyrenoidů. U mnoha zástupců nacházíme terminální sporangia.

Tradiční systém založený na morfologii rozlišoval dva řády – Cladophorales a Siphonocladales, ale molekulární fylogenetika ukázala, že toto rozdělení není přirozené a jednotlivé rody patří do jedné skupiny, došlo tedy ke sloučení Cladophorales a Siphonocladales. Dnes se rozlišují čtyři hlavní monofyletické clady (čeledě):

- 1) **Okellyaceae** – bazální skupina, mořská, tvoří jednoduchá vlákna
- 2) **Cladophoraceae** – větvené vláknité řasy, morfologicky velmi uniformní; převážně mořské, ale jsou i zástupci známí ze sladkých vod
- 3) **Siphonocladaceae** – výhradně mořské, vyskytují se hlavně v tropech, variabilní morfologie
- 4) **Aegagropilaceae** – brakické a sladkovodní řasy, rostou od temperátu po tropy

Proterocladus je cca 1 mld. let stará fosílie, která byla zřejmě primitivní cladophorální řasou se sifonokladální stélkou. Svojí morfologií připomíná současné rody *Cladophora* a *Rhizoclonium*. Měla jen pár milimetrů a tvořila zřejmě husté nárosty v mělkých šelfových mořích.

čeleď: Okellyaceae

Na fylogenetických stromech vychází jako **bazální větev** ke všem ostatním skupinám. Zahrnuje pouze jeden rod s jedním druhem – *Okellya curvata*. Je to mikroskopická, sifonokladální řasa tvořící **nevětvená vlákénka**, která jsou trochu zatočená. Roste epifyticky na víceletých řasách v chladnějších mořích. Na koncích vláken se tvoří sporangia. Nějak takto mohl vypadat předek cladophorálních řas. Zajímavé rovněž je, že nežije v tropech, ale například v severním Atlantském oceánu. Poukazuje to na skutečnost, že radiace sifonokladálních řas v tropických oblastech je sekundární.

čeleď: Cladophoraceae

Cladophora (žabí vlas) tvoří zelené nárosty vláknitých, větvených keříčků ve fyto-bentosu. Na omak je hrubší než třeba spájivky – je to dané větvením a menší vrstvou slizu. Vlákna jsou relativně tlustá, boční větvičky jsou vždy slabší a odvětvují se vždy v místě příčné přehrádky. Buňky mají mnoho jader a jeden síťovitý plastid s mnoha pyrenoidy. K substrátu se stélky připojují rhizoidálními buňkami. Gametofyty jsou odděleného pohlaví, v apikálních buňkách vláken vznikají gametangia s **dvoubíčíkatými izogametami**, které otevřením buněčné stěny vyjdu do prostředí. Pokud nenajdou svého kompatibilního partnera, mohou se uchytit a vytvořit nový gametofyt. Po **izogamii** vzniká **planozygota** se čtyřmi bičíky, která plave poměrně dlouho (dříve byla popsána jako druh čtyřbičíkaté jednobuněčné řasy rodu *Carteria*). Poté se usadí, přichytí se k substrátu a vyroste z ní sporofyt, který je morfologicky totožný s gametofytem – **izomorfní rodozměna**. V apikálních buňkách vznikají sporangia, ve kterých meiotickým dělením vznikají haploidní **čtyřbičíkaté zoospory** (jsou menší než planozygota). Ty dávají vznik gametofytickým stélkám.

Vlastní *Cladophora* se ukázala být **polyfyletická**, je to komplex více rodů. Druhů je velké množství, všechny ale vypadají podobně – **morfologicky** je to velmi **uniformní** rod. Některé determinující znaky se přeci jen našly (např. zašpičatělá koncová vlákna, větvení jen na jednu stranu, řídké větvení atd.), ale někdy to není snadné rozpoznat a může to být dané i prostředím. Zajímavé je, že *Cladophora* se velmi obtížně kultivuje – vytváří globulární kolonie z propletených vláken namísto typických stélek.

Většina druhů je mořská, ale je i **jedna linie, která je sladkovodní** (zdá se, že k přechodu do sladkých vod došlo jen jednou). *C. glomerata* je jednou z nejhojnějších řas našeho říčního fyto Bentosu, zejména v eutrofních vodách jako jsou dolní toky řek (například Vltava v Praze). Je to takový **indikátor přirozené říční eutrofie**. Může vytvářet i rozsáhlé monokulturní nárosty, velmi častá je na jezech. *C. glomerata* roste také v eulitorálu na Bornholmu, kde funguje jako typický ruderalní organismus. Roste zde například na místech, kde z nějakého důvodu odumřely víceleté fukusy. *Cladophora* využije tohoto uvolněného prostoru, rychle to zde poroste, ale žije jen pár týdnů, je to efemerní řasa. V podrostu fukusů roste pak stínomilná *C. rupestris*, která má vlákna mnohem tlustší, má vzhled takového tmavě zeleného keříčku. Oproti *C. glomerata* je považována za řasu klimaxových společenstev, K-stratég. Zajímavé také je, že má širokou teplotní amplitudu – roste jak v Severním a Baltském moři, tak i v Mediteránu.

Rhizoclonium je taková podivně vypadající *Cladophora*, má tlustá vlákna, ale **téměř vůbec se nevětví**. Plastid mají také síťovitý s více pyrenoidy Jsou sladkovodní, brakické a mořské druhy. Na Bornholmu v eulitorálu a supralitorálu roste *R. riparium*. Rod je také **polyfyletický**.

Chaetomorpha je čistě **mořský rod** s mnoha druhy. Tvoří nevětvená vlákna, jejichž buňky jsou velké a viditelné pouhým okem. Roste přichycená jednotlivě na pevném substrátu v eulitorálu až horním sublitorálu, nebo vytváří propletené chomáče vláken. Jsou primárně **chladnomilné**, typické pro studenou temperátní zónu (Severní a Baltské moře včetně Bornholmu). Ve Středozemním moři ji lze najít pouze v zimě. Jsou to **efemerní** organismy, které teplé období přežívají ve formě bazálních terčů na kamenech. Životní cyklus je analogický rodu *Cladophora*. Nejčastějšími evropskými druhy jsou *Ch. linum* a *Ch. melagonium*.

čeleď: Siphonocladaceae

Všechno jsou to **mořské** organismy, **tropické** a **subtropické** (Středozemní moře má řadu druhů), v Severním a Baltském moře prakticky žádné druhy nejsou). Oproti Cladophoraceae jsou **morfologicky mnohem variabilnější**, ale tato variabilita často vychází z morfologie cladophorální stélky.

Cladophoropsis je morfologicky nejjednodušší rod, vypadá skoro jako *Cladophora*, ale jeho větvená vlákenka jsou trochu zahnutá. Životní cyklus je izomorfický, analogický rodu *Cladophora*.

Microdictyon tvoří větvená vlákna, která rostou proti sobě, srůstají (anastomózuji) a vytvářejí síť, která vypadá jako takový jemný, potrhaný lísteček. Vyskytuje se v **tropických korálových** ekosystémech, které **odumírají** zejména v důsledku eutrofizace (indikátor disturbovaného ekologického stavu korálových ekosystémů). *Microdictyon* porůstá útes a zároveň zastiňuje korály (jeho endosymbionty), čímž urychluje jejich smrt. Typický r-stratég. Přirozeně roste v estuárech větších řek, kde je voda přirozeně bohatší na živiny.

Anadyomene má název podle bohyně Afrodity z moře zrozené. Její stélka je tvořená větvenými sifonokladální vlákny, které bočně srůstají a tvoří **pseudoparenchymatický lísteček**. Je to **monofyletický** rod, většina druhů je tropických. Ve Středozemním moři roste jen *A. stellata*. Vykazuje typické pantropické rozšíření, její nejsevernější lokality představují Azory a Středozemní moře, na jihu Austrálie (ale už není na Novém Zélandu nebo v jižní Africe). Je to typický **ruderální** organismus, roste především na disturbovaných lokalitách, je to typický **r-stratég** – rychle rostoucí a efemerní. Na

eutrofizovaných místech může *A. stellata* vytvářet obrovské bloomy, které sice nejsou toxické, ale mohou přerůst jiné řasy a mořské trávy a snižovat tak jejich fitness (problém například na pobřeží Floridy). Ve Slovinsku roste třeba i na lanech v přístavu. Ostatní druhy jsou všechny tropické, často rostou v korálových ekosystémech. Příkladem může být dekorativní *A. lacerata* z karibské oblasti.

Chamaedoris má stélku diferencovanou ve **vytrvalý kauloid** a **vrcholovou část**, která je tvořená zase bočně srostlými vlákny. Tropická řasa, našli bychom ji v Karibiku a na východním pobřeží Jižní Ameriky.

Boodlea má **diferencovaná vlákna** na tlustší osní a postranní jemné větvičky, které se dále větví. Také je typická pro korálový útes, ale ve fázi jeho formace kolem pevniny (první fáze). Často roste neuchycená mezi kameny. Tropická řasa, našli bychom ji v Karibiku nebo v Rudém moři.

Siphonocladus má velmi **velké buňky**, z hlavního vlákna vyrůstají boční větvičky, které jsou jednobuněčné. Řasa tropických a subtropických oblastí, je i v Mediteránu nebo třeba na Krymu.

Ernodesmis má také velké buňky, na **koncích ztloustlé**, odkud se větví v takovém věnci. Tropický rod, typický pro stabilní korálové ekosystémy. V Mediteránu jej nenajdeme, na konci miocénu po messinské salinní krizi se do Mediteránu nevrátil. Nejbližší lokality k nám, kde *Ernodesmis* roste, jsou Makaronéské ostrovy (třeba na Azorech je hojný).

Dictyosphaeria je pantropicky rozšířená řasa korálových ekosystémů. Mladá stélka je kulovitá, jednobuněčná, dorůstá třeba do 1 cm a uvnitř se nachází velká vakuola. Při následném zvětšování stélky dochází ke vzniku jednotlivých buněk z kortikální vrstvy mnohojaderné cytoplasmy. Vznikající buňky jsou relativně velké a vytváří na povrchu takové kuličky. U starších stélek může dojít k otevření dutiny a zvrásnění stélky do jiné morfologie.

Valonia vytváří kulovité, nebo protáhlé **balónky**, které jsou přichycené k substrátu pomocí přichytných buněk. Mladé stélky jsou jednobuněčné, při zvětšování dochází pod povrchem mateřské buněčné stěny k vytvoření vrstvy buněk, které ale nejsou tak velké jako u předešlého rodu *Dictyosphaeria* a stélka tak vypadá jako jedna velká buňka. Většina druhů je zase tropická, v Mediteránu jsou jen dva druhy.

V. macrophysa je kulovitá, je to organismus stabilních korálových ekosystémů, ale vyskytuje se i v Mediteránu. *V. utricularis* tvoří protáhlé balónky, které se mohou i větvit. Často vytváří kolonie mnoha jedinců. Roste epifytický na víceletých řasách (například chaluhách rodu *Cystoseira*).

čeled': Aegagropilaceae

Zahrnuje **brakické** a **sladkovodní** rody rozšířené **od temperátu po tropické oblasti**. Patří sem vláknité řasy, řada roste epizoicky na schránkách z uhlíčitanu vápenatého (lastury, ulity ale i krunýř želv), jiné jsou endofytické – například některé druhy rodu *Wittrockiella* rostou pod epidermis vodních rostlin.

Aegagropila vytváří nepřírostlé koule, které jsou na povrchu (asi do 1 cm) tvořené živými větvenými vlákny, zatímco uvnitř je biomasa odumřelá, případně může být koule i dutá. V akvaristice se prodává pod názvem **řasokoule**. Přirozeně roste v oligotrofních jezerech na Islandu (jezero Mývatn), Sibiři nebo na Hokaidu (jezero Akan), které mají vyšší pH (jezera blízko sopečných oblastí). Rostou zde nepřírostlé v bentosu ve velkých populacích, v 5 až 10 metrech (je zde stále dostatek světla) a občasné proudy udržují jejich tvar. V tekoucí vodě má *A. linnaei* stélku jako *Cladophora*. K jezeru Akan a řasokoulím se váže legenda – dcera náčelníka kmene, který žil na břehu jezera, se zamilovala do chudáse. Jejich lásce však rodiče nepřáli, tak spolu utekli a nakonec se utopili v jezeře Akan a jejich srdce se proměnila v „marimo“, tedy řasokouli. Na svatého Valentýna se v Japonsku mladí lidé touto řasou obdarovávají.

Pithophora je **sladkovodní řasa tropických** oblastí (Florida, Indie), jsou i endemické druhy v termálních pramenech (Piestany, Slovensko) – *P. roettleri*. Je řidčeji větvená, její **příčné přehrádky** jsou tvořené **chitinem**, zatímco podélné klasicky z celulózy. Ve vláknech se tvoří **tmavé interkalární akinety**, nepohlavně vzniklá odolná stadia pro přežití nepříznivých podmínek (vyschnutí). Její buňky jsou mnohoaderné. V eutrofních vodách vytváří velké nárosty (problémy v Indii).

Basicladia je **sladkovodní řasa** větvená pouze na své bázi, jinak se nevětví. Velmi často porůstá **záda želv** včetně ocasu (například u kajmanky dravé). Buňky jsou mnohoaderné.

Wittrockiella má **heterotrichální stélku**, diferencovanou na plazivé větvičky, kterými se přichycuje k substrátu, a z nich vyrůstající vzpřímená vlákna, často v kolmém postavení. Apikální buňky vzpřímených vláken bývají často více pigmentované. Některé druhy rostou ve **fjordech na Novém Zélandu**, kde je voda brakická a zároveň oligotrofní (vzácná kombinace, brakická voda je často spojená s eutrofnější vodou). Jiné druhy obývají **vnitrozemská slaniska** v tropech až subtropích.

Cladophorella je **semiterestrická řasa** rostoucí na vlhké slané hlíně, například na **rýžových polích**. Dnes je to součástí rodu *Wittrockiella*.

Spongiochrysis je **kokální, aeroterestrická řasa** rostoucí na kmenech stromů na Havaji. Ke svému růstu **potřebuje mořskou sůl**, žije proto maximálně 20 m od mořského pobřeží.

řád: Trentepohliales

Tento řád zahrnuje vláknité řasy žijící pouze **terestricky**, neznáme žádné sladkovodní ani mořské zástupce. Předpokládá se, že předek těchto řas žil v moři. Centrum jejich diverzity spadá do **tropů**, ale najdeme je i v temperátní oblasti. Rostou na kamenech, skalách, borce stromů, živých listech i antropogenních substrátech. Také jsou častými **fotobionty** lišejníků.

Všechny buňky jsou **jednoaderné**. Pro skupinu je charakteristická akumulace **sekundárních karotenoidů**, které se nachází v tukových kapénkách v cytoplasmě, a představují ochranu před přemírou excitační energie. Charakteristická je rovněž **morfologie jejich sporangii**. Jsou tvořena vlastním sporangiem, kde se tvoří čtyřbičíkaté zoospory, a pod nimi je vždy tzv. **hákovitá buňka**, která vymršťuje sporangium – při navlhčení se narovná a sporangium vylítne. Je to rozmnožovací mechanismus, který je zjevnou adaptací na terestrický způsob života. Zoospory klíčí ve vodních kapkách.

Tato skupina dále vykazuje některé znaky, které nacházíme jen u pokročilejších streptofyt a vyšších rostlin. Je to zejména přítomnost **fragmoplastu** během cytokineze, ale podrobnějším studiem se zjistilo, že se v některých detailech odlišuje. Dále se mezi buňkami nachází **plasmodesmy** a bičíkatá stadia mají **MLS strukturu**, kterou mají streptofytní bičíkovci. Všechny tyto znaky jsou možná adaptací na terestrický způsob života a u této skupiny se vyvinuly nezávisle.

Tradiční rody řádu Trentepohliales byly definované na základě morfologie, a tak není divu, že *Trentepohlia* ani *Phycopeltis* nejsou monofyletické. Biotrofní parazité *Cephaleuros* a *Stomatochroon* monofyletické jsou. Nejstarší fosilie trentepohliální řasy pochází z pozdního eocénu (35 milionů let).

Trentepohlia je vláknitá, větvená řasa, jejíž cytoplasma je **plná sekundárních karotenoidů**, a proto nárosty tvořené touto řasou jsou sytě oranžově. Porůstá kameny, skály, borku stromů i antropogenní substráty (zídky, fasády budov). Některými vlákny se chytá substrátu, další mohou růst do prostoru a vytvářet jakési huňaté nárosty. Rodozměna je **izomorfní**, diploidní vlákna vytváří sporangia na hákovité buňce, haploidní nesou kulovitá gametangia bez stopky. V kultuře na čerstvém médiu vypadá jako normální zelená řasa, teprve starší vlákna vytvářejí karotenoidy. Rod má řadu druhů, hlavní diverzita je v tropech. U nás je to také běžná řasa, ale diverzita už není tak vysoká, zhruba 15 druhů je známo ze střední Evropy. Navíc se to špatně určuje, determinující znaky spočívají hlavně v morfologii sporangii, které ale *Trentepohlia* v kultuře nedělá. *T. umbrina* roste na našich stromech zejména

s vyšším pH (dub, jilm, jabloň, olše, ale ne třeba smrk nebo borovice). Jsou to významné indikátory tzv. **alkaline dust pollution**. V blízkosti vápencových lomů se víří vápencový prach a usazuje se na borkách okolních stromů a zvyšuje jejich pH, pak trentepohlii najdeme růst i na smrku nebo borovici. *T. aurea* vytváří takové oranžové chomáčky do 2 cm vysoké například na vápnitých zdech a kamenech. *T. iolithus* roste na kyselých kamenech (žule) například v Krušných horách v údolí horských říček a potoků. Vytváří cihlově červené povlaky. Charakteristickou lokalitou jejího výskytu je Čertův důl. Tvrdí se, že stélka voní za vlhkého počasí po fialkách. Výrazná společenstva se nachází také v Číně v Red Stone Valley. Na kůře tropických stromů roste *Trentepohlia* mezi lišejníky, mechy, játrovkami i plavuněmi, je to bohaté společenstvo.

Trentepohlia je častým **fotobiontem** lišejníků, například rodu *Usnea*, v tropech je součástí tzv. **folikolních lišejníků**. To je celá skupina tropických lišejníků (asi 700 druhů), které z naší oblasti vůbec neznáme, protože zde nemáme takové vlhko a listy stromů jsou jednoleté. V tropických deštných ekosystémech, kde je stálé teplo a vlhko (vzdušná vlhkost nikdy neklesá pod 90 %), jsou vytrvalé listy pokryté tímto typem lišejníku, které mají jako fotobionta řasu z řádu Trentepohliales (*Trentepohlia*, *Phycopeltis*). Listy vypadají špinavé, ale to je právě ta diverzita lišejníků a epifytických řas. Jsou dokonce i organismy (hmyz, žáby), které mají svoje mimikry napodobující folikolní lišejníky. Toto společenstvo na vytrvalých listech významně snižuje světlo, které je list schopný zachytit svými pigmenty. Snaží se tomu bránit ochrannou voskovou vrstvou, která svoji hydrofobicitou odpuzuje vodu, čímž potlačuje kolonizaci povrchu. Listy mají navíc špičaté konce, tzv. drop tips, které výrazně urychlují odtok vody při dešti. Trentepohlie v lišejnících **netvoří monofyletickou linii**, je jich více – vznik této lichenizované symbiózy nastal několikrát.

Phycopeltis roste epifyticky na listech (**epifylně**). V tropech je to všudypřítomný fenomén, ale roste třeba i v západním Irsku (třeba na listech břechťanu), kde díky atlantickému klimatu nikdy nemrzne. Roste zde na listech třeba v blízkosti řek nebo vodopádů, kde atmosférická vlhkost dosahuje podobných hodnot jako v tropech. Stélka je **jednovrstevná placička**, tvořená paralelně srostlými vlákny (pseudoparenchym), největší dosahují 5-7 mm. Buňky také obsahují **sekundární karotenoidy**, proto oranžová barva. Morfologicky je v nich velká diverzita – některé jsou pravidelně kruhové, další protáhlé a větvené, ale stále jednovrstevné. Životní cyklus je **izomorfní**, na gametofytních stélkách se z vegetativních buněk diferencují gametangia v tmavších okrcích stélky, někdy i v pravidelných kruzích. Oplozením vznikne zygota, která vyrůstá ve sporofyt. Na něm pak vyrůstají do prostoru sporangia s hákovitou buňkou. Zoospory jsou čtyřbičíkaté a vytváří gametofyt. *Phycopeltis* se moc nedá kultivovat. Je to polyfyletický rod, ale typový druh *P. epiphyton* patří cladu „core *Phycopeltis*“.

Cephaleuros a *Stomatochroon* jsou **paraziti** na listech cévnatých rostlin (včetně ekonomicky významných plodin – čajovníku, kávovníku, mangu, avokádu, kešu nebo olejové palmě), zejména v sušších oblastech tropů a subtropů (Alžírsko, Mauritánie). Vyvinuly se z epifytických předků. Jsou to vláknité řasy, které rostou **v parenchymu pod kutikulou** a na povrch vyráží jen vláknité, oranžové sporangiofory s oranžovými sporangii. Na povrchu listů je to patrné jako takové oranžové fleky. Svého hostitele nezabíjí (tzv. **biotrofní parazité**), ale **vysávají z něj vodu**. Parazitované listy usychají dřív, což činí problém například na čajovníkových nebo kávovníkových plantážích. Těžko se tomu dá bránit, mnohem nebezpečnější jsou sekundární bakteriální nebo houbové infekce. Někteří majitelé čajových plantáží to však vydávají za výhodu a prý zlepšují chuť čaje (Malajsie). Samotná řasa ale plastidy má, fotosyntetizuje, z hostitele získává jen tu vodu. V životním cyklu rodu *Cephaleuros* je gametofyt a sporofyt morfologicky odlišný (**heteromorfní rodozměna**). Ze zygoty vyrůstá diploidní malá stélka, jen několikabuněčná, která vytváří sporangia s hákovitou buňkou. Čtyřbičíkaté zoospory klíčí v gametofyt, který je parazitický a zanořuje se pod kutikulu. Nad povrch listu pak vyrážejí gametangiofory s gametangii, které vytvářejí dvoubičíkaté gamety. Gametofyt se může rozmnožovat i nepohlavně pomocí haploidních čtyřbičíkatých zoospor, které dávají vznik zase gametofytu. To, co je vidět na povrchu listu, je hlavně sporofyt a různé rozmnožovací útvary. Určování je velmi komplikované, diverzita je velmi málo prozkoumaná, není třeba vůbec jasná hostitelská specifita

Stomatochroom je také parazit, ale zdá se poměrně vzácný a není tolik prozkoumaný. Parazituje na **spodní straně listů**, z průduchů vyráží sporangiofory se sporangii, které produkují nepohlavní čtyřbičíkaté zoospory, a gametangia (takové houbičkovité útvary). Splynutím gamet vzniká morfologicky odlišný, několikabuněčný sporofyt (heteromorfní rodozměna). *Stomatochroom* má plastidy, hostiteli bere jen vodu. Je to sesterský rod k rodu *Cephaleuros*.

řád: Bryopsidales

Bryopsidales jsou **výhradně mořské** organismy, vyskytují se zejména v subtropických a tropických mořích. Jejich stélky jsou často makroskopické, ale **sifonální**, tzn. tvořené jen jednou buňkou s **mnoha jádry**, příčné přepážky se tvoří jen při tvorbě rozmnožovacích orgánů. Sifonální stélka může být buď **uniaxiální** – s jednou centrální osou (*Bryopsis*, *Caulerpa*), nebo **multiaxiální** – s více osami růstu, stélka je tvořena hustým propletením větvených vláken (*Codium*, *Penicillus*, *Halimeda*). Na příčném řezu je možné rozlišit vnitřní medullární část, která bývá často bezbarvá (nejsou zde plastidy) a vnější část, kterou tvoří nafouklé části vláken zvané **utrikuly**. Ty k sobě velmi těsně přiléhají a tvoří jakousi obdobu epidermis. V utrikulech se nachází plastidy, které u některých druhů rodu *Halimeda* migrují na noc do medully. Utrikuly mohou mít různou morfologii a být dobrým determinacním znakem pro určování druhů. Na těchto útvarech se rovněž tvoří gametangia, které jsou od zbytku stélky oddělené příčnou přepážkou.

Mikrofibrilární část buněčné stěny tvoří buď celulóza nebo jiné polysacharidy jako jsou manany nebo xylany. Buňky obsahují velkou **centrální vakuolu**, která zatlačuje ostatní orgány do kortikální části cytoplasmu. Ve směru podélné osy cytoplasmu **rychle proudí** (až 60 $\mu\text{m/s}$) a unáší s sebou plastidy a další orgány. Na pohybu se podílí jak mikrotubulární, tak aktinový cytoskelet. Rozdíly v plastidech dělí Bryopsidales na dvě skupiny, které korelují s fylogenezí: 1) **homoplastidické druhy** (*Bryopsis*, *Codium*, *Derbesia*) obsahují jen chloroplasty; 2) **heteroplastidické druhy** (*Halimeda*, *Caulerpa*, *Flabellia*) mají zelené chloroplasty a bezbarvé **amyloplasty**, ve kterých se ukládá škrob. Uvnitř plastidů heteroplastidických druhů se nachází **tělisko organizující thylakoidy** (TOB), které může dát vznik thylakoidům a řídit tak přeměnu z amyloplastů na chloroplasty a naopak. Chloroplasty obsahují kromě klasických fotosyntetických pigmentů také specifické xantofyly **sifonein** a **sifonoxantin**. Chloroplasty mohou (*Caulerpa*), ale nemusí (*Udotea*, *Codium*) mít pyrenoid.

Mitóza je **uzavřená**, u většiny druhů nejsou centrioly. V telofázi dochází k protahování jádra (vzniká tvar činky), až dojde k jeho přetržení a vzniku dvou dceřiných jader.

Ultrastruktura bičíkového aparátu (*Pseudobryopsis*): **gamety** jsou dvoubičíkaté, morfologicky **rozlišené**, samčí jsou menší a bezbarvé, samičí větší a mají plastidy. Orientace bičíkovýchází je jako u zbytku Ulvophyceae **CCW**. Mikrotubulární kořeny se u samčí gamety střídají v počtu 4-2-4-2, u samičí 4-3-4-3. Bazální tělíska jsou spojená horním spojovacím vláknem, které je u samičích gamet tlustší a napojuje se na mikrotubulární kořeny o třech vláknech. **Zoospory** jsou v linii Bryopsidineae často **stefanokontní**, mají velké množství bičíků (zhruba 35 párů), které jsou v apikální části zoospory uspořádané do věnce. Bazální tělíska jsou uspořádané jedno vedle druhého, je zde spodní amorfni kruh a horní nepruhovaný kruh, které spojují bazální tělíska a ukotvují je v buňce. Mezi bazálními tělisky jsou mikrotubulární kořeny střídající se v počtu 6-4-6-4.

Bryopsidales mají velkou morfologickou diverzitu. U některých multiaxiálních rodů dochází ke **kalcifikaci** stélek krystalky **aragonitu**, která se vyvinula minimálně ve třech liniích nezávisle (linie *Avrainvillea*, linie *Halimeda* a linie v rámci Udoteaceae). V případě rodu *Penicillus* nebo *Udotea* dochází ke srážení CaCO_3 na povrchu stélek, zatímco u rodu *Halimeda* v prostoru mezi utrikuly. Při procesu kalcifikace se uvolňuje oxid uhličitý, který je velmi často okamžitě spotřebován ve fotosyntéze. Tato **bentická kalcifikace** zásadní mírou přispívá k ukládání uhličitánu vápenatého na mořské dno, výraznou měrou se na ní podílí rod *Halimeda*.

Většina těchto řas žije v mělkých lagunách, často na tzv. seagrass meadows na písčitém substrátu, kde je zřetelný vliv proudění vody. Takové druhy jsou pevně přichycené pomocí tzv. **bulbouse base**, kterou tvoří rhizoidy, jež jsou schopné velmi pevně vázat zrnka písku. Výsledkem je poměrně těžká kotva, která stélku upevňuje v písku (*Halimeda*, *Penicillus*, *Rhypocephalus*).

Sifonální stélky musí disponovat **rychlými a efektivními reparačními mechanismy**, aby při jejich poškození nedošlo k vytečení veškeré cytoplasmy do prostředí, což by mohlo být pro tyto řasy fatální. V mnoha případech dochází ke **stažení cytoplasmy** z místa poranění a **vytvoření dočasné zátky**, pod jejíž ochranou pak dojde k obnově buněčné stěny. Například u druhu *Caulerpa taxifolia* se na tvorbě zátky podílí acetylovaný seskviterpen caulerpenyn, který je při mechanickém poškození přeměněn na reaktivnější sloučeninu, jež pak zodpovídá za propojení proteinů do rigidního polymeru. U jiných zástupců mohou zátku tvořit jiné látky. Při poranění stélky může vytékající cytoplazma **agregovat do shluků**, a dokonce se v krátkém časovém úseku (do 20 minut) obalit membránou. Do 12 hodin se pak vytvoří membrána z fosfolipidové dvojvrstvy. Pokud takový shluk obsahuje všechny esenciální organely (zejména jádro, plastid, mitochondrii), může z něj nakonec vzniknout i nová stélka. Je to velmi **efektivní schopnost rozmnožování**, který řasy předurčuje k jejich invaznímu potenciálu.

podřád: Bryopsidinae

Mají **homoplastidické** stélky, v chloroplastech není thylakoid organizing body (TOB). Produkce zooidů není holokarpická, při jejich uvolňování nedochází k dezintegraci stélky. Spoustu zástupců má **stefanokontní zoospory**. V buněčné stěně je celulóza, manany, nebo xylany.

Bryopsis plumosa tvoří plazivé sifony, z nichž vyrůstají vzpřímené **uniaxiální** stélky (do 15 cm), které jsou, ve vrcholové části **žebříčkovitě větvené**. Boční větvičky jsou od hlavního sifonu oddělené zúženou bází. Ve vrcholových postranních větvičkách vznikají gametangia, které produkují dvoubíčíkaté gamety – velké samičí s plastidy, nebo menší samčí bez plastidů (stélky jsou heterothalické). Kopulací vznikne zygota, která se usadí a vyklíčí z ní diploidní sifon s obrovským jádrem, kterému se říká **primární jádro**. Následně může nastat redukční dělení a mnohonásobné mitotické dělení, které vede ke vzniku mnoha jader. Diferenciací dochází ke vzniku **stefanokontních** zoospor, které vyrejdí, usadí se a dají vznik novému gametofytu. Případně po redukčním dělení může ihned ze sifonu vyrůst haploidní stélka. Gametofyt obsahuje ve své buněčné stěně xylany, zatímco sporofyt manany. *B. plumosa* roste na pevném substrátu od tropů po chladnější temperátní moře, najdeme jej i v kanálu La Manche. Je to **efemerní** druh.

Derbesia má také **uniaxiální** stélku, často vytváří husté trsy dosahující 15 cm. Plastidy jsou většinou bez pyrenoidů. Má zvláštní životní cyklus, který zahrnuje **stádium Halicystis**. Jedná se o heterothalický gametofyt, takový malý váček, který vytváří samčí (malé, bezbarvé), nebo samičí (velké, zelené) dvoubíčíkaté gamety. Gamety jsou následně velmi rychle vypuzeny. Po splnutí jejich cytoplasmy **nedochází ke karyogamii**, ale po přisednutí se začne vytvářet **dikaryotická stélka** se samčími a samičími jádry. V kulovitých postranních sporangích teprve tato jádra splývají, obalí se buněčnou stěnou, dojde k meióze a vzniku **stefanokontní** zoospory. Z nich po přisednutí vzniká zase stádium *Halicystis*. Gametofyt obsahuje v buněčné stěně xylan, dikaryotický sporofyt manan. Je to jediný známý řasový rod, který má ve svém životním cyklu dikaryotickou fázi.

Codium má **multiaxiální** stélku rozlišenou na **medullu** a **utrikuly**, jeho plastidy nemají pyrenoid. Životní cyklus je podobný, na utrikulech se vytváří gametangia, která produkují buď malé samčí nebo velké samičí gamety. Splnutím vzniká zygota, která usedne, projde redukčním dělením a dá vznik gametofytní stélce. Pokud samičí gamety nenajdou svého partnera, mohou přisednout a dát vznik zase gametofytu. Tomuto typu rozmnožování se říká **partenogeneze**. Existuje spousta druhů, dobrým určovacím znakem je morfologie utrikulů. *C. effusum* vytváří nepravidelné útvary, které jsou k substrátu připojené rhizoidy, ne celou stélkou. *C. bursa* vytváří kulovité útvary, vnitřní části jsou

duté. Často bývá porostlé nárůstovými řasami. *C. fragile* (dead man's fingers) je větvené, jeho stélky jsou hodně pevné. Utrikuly jsou zašpičatělé. Významným **invazivním druhem** je *C. tomentosum*, které se snadno rozmnožuje partenogeneticky. Šíří se zejména podél pobřeží Chile.

podřád: Halimedinae

Stélky jsou **heteroplastidické**, plastidy jsou rozlišené na chloroplasty a amyloplasty, ve kterých se ukládá škrob, případně jiné zásobní polysacharidy. V obou typech plastidů je přítomné **thylakoid organizing body** (TOB), které je zodpovědné za vratnou přeměnu mezi oběma typy plastidů. Hlavním polysacharidem buněčné stěny je **xylan**. Při produkci gamet se celá cytoplasma natáhne do gametangií a ze stélky zbydou jen prázdné buněčné stěny, případně kalcifikované bílé části (tzv. ghost).

Říká se tomu **holokarpická produkce**. Zoospory nikdy **nejsou stefanokontní**.

U řady zástupců (*Halimeda*, *Caulerpa*, *Penicillus*, *Rhipocephalus*, *Udotea*) je známé **masové, simultánní vypouštění samčích a samičích gamet** podobně jako u korálů. Přes noc u nich dochází k migraci celých protoplastů do apikálních částí stélky a ráno zhruba 5 % z populace jednoho druhu začne současně vypouštět gamety. Celé to trvá až 15 minut a v té době se viditelnost ve vodě sníží zhruba na metr. Po splynutí vznikají zygoty, které klesají do sedimentu.

Rhipocephalus phoenix (pinecone alga) má kauloid s bulbózní bází, kterou je ukotvená v písčitém substrátu. Na vrcholu je capitulum tvořené nahloučenými vějířky, které kalcifikují.

Udotea (mermaids fan) tvoří ploché, vějířovité stélky. Gamety se z fertilních stélek uvolňují současně, vzniká zygota, která přisedne, vytvoří se tzv. **protosféra** s velkým jádrem. Dojde k meióze a následně k vyklíčení vlákna, které se začne větvit a splétat v gametofytní stélku. Existuje spousta druhů,

U. cyathiformis tvoří kalíškovitou stélku. Některé druhy jsou schopné růst i na měkkém substrátu.

Flabellia byla dříve řazená do rodu *Udotea*. Také má vějířovité stélky, které jsou tvořené paralelními sifonálními vlákny, jež jsou na okrajích volné, proto okraje stélky působí roztřepeně. Kauloid je tvořený propletením vláken, stélka nekalcifikuje. Ve Středozemním moři je častá *F. petiolata*, která roste často na zastíněnějších biotopech společně s rodem *Halimeda*.

Penicillus capitatus (Neptune's shaving brush) má kauloid tvořený medullou a utrikuly, vrchní capitulum rozvětvených vláken a bulbózní bází, kterou se stélka ukotvuje v písčitém substrátu. *Penicillus* je také schopný se rozmnožovat vegetativně pomocí stolonů. Capitulum je schopné kalcifikace. Je to subtropická, tropická řasa, najde se i ve Středozemním moři.

Halimeda má stélku složenou z **kalcifikujících segmentů**, jež jsou vzájemně spojené **nekalcifikujícími nody** (podobně jako u genikulátních ruduch). Stélka je tak ohebná a může růst i v prostředí, kde se projevuje vlnění. Na tvorbě nového segmentu se podílí část vláken z předcházejícího segmentu, vlákna se rozvětví, propletou a dají vznik bezbarvé medulle a povrchové vrstvě tvořené utrikuly, která obsahuje plastidy. Utrikuly k sobě přisedají velmi těsně jako dlažební kostky. Přes den jsou všechny plastidy v utrikulech, zatímco na noc migrují do vnitřních částí stélky. Je to zřejmá ochrana proti herbivorii. U druhu *H. incrassata* stélky na noc téměř zbělají. Gametangia se vytváří jako takové drobné výrůstky ve věnci na koncových segmentech. Při tvorbě gamet migruje protoplast do pohlavních struktur a z prázdných kalcifikovaných stélek zbude duch. Uvolněné gamety splývají v zygotu, která se usadí. Vznikne z ní **protosféra** s velkým jádrem, která prochází redukčním dělením. Následuje vláknitá fáze, z níž pak dochází k postupné formaci segmentů z větvených vláken. Stélky jsou několikaleté, segmenty přirůstají nejrychleji během letního období, během chladného se několik segmentů může i aktivně odhodit.

V prostorech mezi utrikuly, v tzv. **interutrikulárním prostoru** dochází ke **kalcifikaci**. Vlivem fotosyntézy se v tomto relativně uzavřeném prostoru zvyšuje pH (odebíráním CO₂), takže kalcifikace zde probíhá vlastně sama. U starších segmentů je tento prostor zcela vyplněn krystalky aragonitu.

Kalcifikace představuje vedle produkce **sekundárních metabolitů**, které *Halimeda* také má, významnou ochranu před herbivory. Přesto má své specializované predátory, například plže *Elysia pusiilla*, který vysává cytoplasmu plastidy, které pak distribuuje ve svém těle a po určitou dobu si ponechávají svojí fotosyntetickou aktivitu. *Halimeda* se proti něm může chránit odvrhnutím napadených segmentů. Na druhou stranu existují organismy, které mohou stélky halimed napodobovat, například rybka *Solenostomus halimeda* dokáže dokonce měnit barvu a napodobovat i prázdné segmenty. Krab *Huenia heraldica* zase připevňuje mladé halimedy na své tělo.

Druhů je velké množství, rozlišují se na základě tvaru segmentů a morfologie utrikulů, ale druhy často představují druhové komplexy. Rod *Halimeda* obývá subtropická, a hlavně tropická moře, jeho diverzita je spojená zejména s korálovými ekosystémy, kde v mělkých mořích vytváří halimedové louky (například u Velkého bariérového útesu). Zde je kalcifikace velmi intenzivní díky vysoké teplotě vody a relativně vysokým intenzitám slunečního záření. Tato **bentická kalcifikace** je mnohem významnější než například u kokolitek, protože vápencový sediment se po odumření organismu ukládá hned na dně. Většina tohoto biogenního sedimentu je vlastně výsledkem bentických organismů. Tímto způsobem se uhlík váže do imobilizované formy, která se nevrací zpět do globálního cyklu uhlíku. Tím je regulována koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře a udržována stálá teplota na planetě.

V subtropech, včetně Středozemního moře je jen jeden druh – *H. tuna*, je to nejsevernější hranice jejího rozšíření. Je zde celkem hojná. Roste na pevném substrátu (skalách, velkých kamenech). Všechny druhy mají buď **indopacifické nebo atlantické** rozšíření s jedinou výjimkou, a tou je *H. opuntia*, která je v obou oceánech. Výzkumy ukazují, že by jednotlivé druhy mohly růst i v té druhé oblasti, ale je pro ně zřejmě těžké překonat americký kontinent. *H. opuntia* je významným tropických druhem, který se podílí na vzniku bílého vápenatého **písku** z rozlámaných segmentů stélky (například pobřeží Střední Ameriky). *H. incrassata* má bulbózní kotvu pro růst v měkkém substrátu, je to polyfyletický druh.

Caulerpa (lazucha) má **uniaxiální** stélku, po substrátu se plazí pomocí **stolonů** s rhizoidy, z nichž se vytváří **vzpřímené stélky s různou morfologií**. Životní cyklus je podobný ostatním řasám z této skupiny, **samičí gamety mívají výrazné stigma**. Existuje spousta druhů. *C. prolifera* je jediným původním druhem Středozemního moře s celokrajnými fyloidy, najdeme ji v teplejších oblastech, například na Kypru, Peloponésu nebo na Maltě.

C. taxifolia byla v minulosti velmi významným **invazivním druhem** zejména ve Středozemním moři, Makaronéských ostrovech (Kanáry, Madeira, Azory) a také v Kalifornii. Původem je to pantropická řasa. Do Středozemního moře se dostala kuriózním způsobem. Příběh začíná ve Stuttgartu, kde byla *C. taxifolia* součástí mořské instalace v místní zoologické zahradě. Voda zde byla vytápěna na nižší teplotu, než je teplota původní tropické vody. Tak se zde vypěstoval **chladnomilný genotyp řasy**. Pak byla prodána společně s rybičkami do akvária do Monaka, kde se při čištění vody dostala do moře. První dva roky to zde rostlo jen na malém okrsku dna, ale během několika dalších let se řasa rozšířila podél pobřeží Francie, Itálie, Sicílie, Mallorky a později se objevila i v Chorvatsku, Tunisku a pak dokonce i v Kalifornii, přičemž všechno to byl jeden genotyp. Největší kulminace byla v 90. letech, kdy *C. taxifolia* vytvářela obrovské monospecifické louky, které bránily růstu všech ostatních řas. Nerostlo zde v podstatě nic jiného kromě *C. taxifolia*, proto se jí začalo přezdívat **killer alga**.

Za její dramatické šíření může několik důležitých vlastností. Řasa je schopná **velmi efektivního rozmnožování**, a to jednak pomocí **stolonů**, tak z velkého množství **subprotoplastů**, které vznikají při mechanickém poškození stélky. Stolony současně vytváří jakousi málo prostupnou síť, kterou ostatní víceleté řasy špatně kolonizují. Řasa je rovněž **toxická** a v novém prostředí neměla žádné přirozené nepřátele. V její původní domovině existují specializovaní predátoři, například plž *Elysia subornata*, který vysává cytoplasmu s plastidy a udržuje tak populace *C. taxifolia* v mezích. Vzniklo

proto několik programů, jak se s touto hrůzou vypořádat. Nasadit australské plže se neosvědčilo, protože caulerpové louky byly tak rozsáhlé, že by plžů muselo být v počtu 1000 jedinců na m⁻² a navíc by zimu v této části země vůbec nepřežily. Místo toho se k likvidaci používaly různé chemikálie na bázi chlóru, extrémně slaná voda, mechanické vytrhávání potápěči (ne moc účinné vzhledem ke snadnému šíření stélek) nebo překrytí igelitem. Po roce 2000 se populace *C. taxifolia* začaly postupně stahovat, v současnosti ji najdeme jen třeba na pobřeží Francie v místech, které jsou více znečištěné lidskou činností. Proč se tak stalo, není jasné. Je možné, že se tak stalo v důsledku infekce nějakého patogenu. V současnosti *C. taxifolia* nepředstavuje hrozbu.

C. taxifolia je rovněž zajímavá tím, že má ve svých rhizoidech **vnitrobuněčné bakterie**, které jsou schopné **ze substrátu přijímat** anorganický **fosfor** a organický **dusík**. Je to velmi unikátní jev, rhizoidy se chovají jako kořeny cévnatých rostlin. U jedné z bakterií (*Rhodopseudomonas*) byl rovněž nalezen gen pro nitrogenázu, ale nebylo zjištěno, zda opravdu k **nitrogenaci** dochází. Protože tento enzym ke své funkci vyžaduje anoxické podmínky, musela by nitrogenace probíhat v rhizoidech zanořených do substrátu.

C. cylindracea je v současnosti **významným invazivním druhem** subtropických moří. Dříve byla řazena do komplexu *C. racemosa*, ale dnes je to samostatný druh. Její uniaxiální stélka je tvořená bobulovitými ramuli vyrůstající z centrálního sifonu. Podobně jako *C. taxifolia* je schopná se **úspěšně vegetativně množit** – jednak stolonem, oddělením ramulů od zbytku stélky nebo ze subprotoplastů, které vznikají při mechanickém narušení stélky. Původně je tento druh endemit **jihozápadní části Austrálie**, odkud se do Středozemního moře dostal zřejmě lodní dopravou. První záznam z Mediteránu pochází z Libye z roku 1990. Během následujících let se rozšířila téměř po celém Mediteránu, včetně východního pobřeží, Baleárských ostrovů a atlantických Kanárských ostrovů. Zatím se nevyskytuje na severu Jaderského moře v Terstském zálivu, kde jsou na ní v zimě příliš nízké teploty, ale v Chorvatsku na Istrii ji již najdeme. Invaze je v tomto případě mnohem rychlejší než v případě *C. taxifolia* a navíc se nezdá, že by docházelo k nějakému poklesu jejího šíření. Svým hustým porostem stolonů vytváří substrát, který je obtížně kolonizovatelný pro ostatní řasy, což má velký vliv na diverzitu ostatních, zejména víceletých řas. Ve Středozemním moři ji najdeme v poměrně širokém spektru podmínek – na měkkém i tvrdém substrátu, klidně i v relativně velké hloubce (do 30 m) a často poblíž velkých měst a přístavů, kde je voda více znečištěná.

C. lentillifera (sea grape alga) má ramuli bobulovité, řasa vypadá jako bílé hrozny. Sbírá se v Japonsku na Okinawě v tropickém pásmu a hlavně na Filipínách na ostrově Koron, kde se jejím sběrem živí celé vesnice. V některých asijských zemích se dokonce kultivuje. Konzumuje se syrová, většinou jako součást salátů nebo sushi.

Vsuvka: *Ostreobium* (Bryopsidales)

Jde o linii, která se ukazuje být bazální linií v rámci řádu Bryopsidales. V rámci tohoto rodu je stejná diverzita jako ve všech ostatních Bryopsidales. Je to zřejmě **hluboká linie**.

Ostreobium je kokální řasa žijící endoliticky ve vápencích nebo jako **endosymbiont v korálech**.

O vztahu mezi korálem a touto řasou se toho moc neví, není zcela prostudováno, zda mezi organismy dochází k látkové výměně, ale je to pravděpodobné. V rámci korálu může být tedy *Symbiodinium* i *Ostreobium*. Jeho diverzita je vázaná na korálové útesy, najdeme jej i ve Středozemním moři v jediném středomořském korálu *Cladocora caespitosa*.

řád: Dasycladales

Dasycladales je **monofyletický** řád, byl původně považován za sesterskou skupinu k řádu Bryopsidales, ale recentní fylogenetické studie tuto polohu nepotvrzují. Všechno jsou to **hlavně tropické**, méně subtropické druhy, které najdeme **hlavně v mělkých lagunách**. Dasycladales mají **bohatý fosilní záznam**, spolehlivé nálezy pocházejí již z doby kambria (540 milionů let). Největší

rozvoj skupiny nastal v permu, juře až křídě a starších třetihorách). Dnes známe jen 10 rodů s 38 druhy, přičemž některé druhy jsou velmi vzácné. Fosilní druhy, které dnes nacházíme, jsou morfologicky velmi podobné současným rodům, proto si tyto řasy vysloužily titul **živoucí fosilie**.

Stélky jsou **makroskopické**, ale jsou tvořené jen **jednou buňkou** bez příčných přehrádek (vyjímaje rozmnožovací struktury). Základní stavební plán je jednotný, z centrálního vzpřímeného sifonu vyrůstají **husté přesleny bočních větviček**, které se větví do prvního a druhého řádu. U některých zástupců (*Bornetella*, *Neomeris*, *Cymopolia*) se sekundární větvičky na distálním konci rozšiřují a bočně srůstají v **kortikální vrstvu** obsahující chloroplasty. Starší přesleny mohou odpadávat a zanechávat na stélce jizvy. K podkladu se řasy připojují větvenými sifony rhizoidů.

V buněčné stěně jsou přítomné hlavně **manany**, celulóza je dominantní složkou gametangiálních cyst. Stélky obsahují velkou centrální vakuolu a tenkou vrstvu nástěnné cytoplazmy, ve které proudí v podélné ose buněčné organely. Zástupci Dasycladales jsou **homoplastidičtí**, chloroplasty nemají thylakoid organizing body (TOB) ani pyrenoid a ve stélce proudí tzv. úzkým drahami (60-120 um/min), zatímco jádra širokými (200-600 um/min). Zásobními látkami jsou **škrob** nebo **fruktany**, které jsou uloženy jednak v **chloroplastu** a v **cytoplazmě**. Spoustu zástupců svoje stélky více či méně **kalcifikuje**. Podobně jako řasy z řádu Bryopsidales, i zde se vyvinul **reparační mechanismus**, který rychle zaceluje rány. U zástupců *Dasycladus*, *Batophora* a *Cymopolia* k tomu slouží **kumariny**, které v místě poranění propojují proteiny do formy nerozpustné zátky, která ránu dočasně ucpe.

Stélka obsahuje buď **jedno primární diploidní jádro** jako u rodu *Acetabularia*, v tomto případě je schované v bazální části, která se větví do rhizoidů, nebo je **vícejaderná**, s jádry roztroušenými v centrálním sifonu. Před pohlavním rozmnožováním prochází primární jádra meiózou a následnou sérií uzavřených mitóz za vzniku několika stovek **sekundárních haploidních jader**. Ty pak putují širokými drahami do gametangií. Gametangia se vytváří v čeledi Dasycladaceae na bočních větvičkách jako takové kouličky nebo oválky, u Polyphysaceae jsou gametangia podlouhlé struktury, které mohou i srůstat. U většiny zástupců se jádra obalují buněčnou stěnou za vzniku **gametangiální cysty**, ve které dojde k dalšímu pomnožení jader. Cysta je silnostěnná a slouží k překonání nepříznivého období. Ve vhodných podmínkách dojde v cystě k vytvoření izogamet, které se ven dostávají přes víčko. Izogamety jsou dvoubíčíkaté s CCW orientací bičíkovýchází. Splynutím jader vzniká zygota s velkým **diploidním jádrem**. Ta se usadí a vytvoří se zárodek nové stélky. Primární jádro je u Dasycladales mnohem větší než u Bryopsidales. Okolo obou jader je tzv. **intermediální zóna**, do které nezasahují žádné další organely, a **lakunární labyrint**. Jádro komunikuje s okolím prostřednictvím spojovacích kanálů.

Rozlišují se dvě čeledi – **Polyphysaceae** (*Acetabularia*, *Chalmasia*, *Parvocaulis*) a **Dasycladaceae** (*Halicoryne*, *Cymopolia*, *Neomeris*, *Bornetella*, *Batophora*, *Dasycladus*, *Chlorocladus*).

Acetabularia (mermaid's wine glass) roste často ve velkých shlucích přichycená na větších kamenech. Stélka je nevětvená, kauloid se v bazální části větví v rhizoidy. V této oblasti se nachází **velké diploidní primární jádro**. Životní cyklus je buď jednoletý nebo dvouletý. Když stélka povyroste, objeví se pod jejím vrcholem přeslen křehkých, dichotomicky větvených trichomů. Při dalším vrcholovém růstu přibude další věnec, který vystřídá trichomy předchozího věnce. Životní cyklus je završen v době, kdy stélka vytvoří charakteristický deštník srostlých gametangií. Během pohlavního rozmnožování jsou do nich dopravena haploidní sekundární jádra, která se uzavřou buněčnou stěnou gametangiální cysty. V rámci nich dochází k dalším mitózám a vzniku gamet. Po dozrání se cysty z gametangií uvolní. Z cysty se pak gamety ve vhodných podmínkách dostávají víčkem. Stélka *Acetabularia* také celkem kalcifikuje. **A. acetabulum** je jediným druhem ve Středozezemním moři, vyskytuje se jen zde a na Kanárských ostrovech. Je to indikátor **ekologicky stabilních společenstev**. Ostatní druhy jsou tropické. Ve 30. letech byla *Acetabularia* modelovým organismem transplantačních experimentů.

Halicoryne má vytrvalé přesleny, které vytváří jakési hustě nahloučené kalichy. V některých z nich vznikají gametangia s velkým množstvím cyst. Stélka může mírně kalcifikovat. Roste na kamenitém podkladě v teplých vodách Pacifiku (v jižním Japonsku, Indonésii a na Nové Kaledonii).

Cymopolia vychází na fylogenetických stromech jako bazální linie moderních Dasycladales. Je dichotomicky větvená (*C. barbata*) nebo nevětvená (*C. vanbosseae*), má **kalcifikované segmenty (nody) a nekalcifikovaná internodia** jako *Corallina*, což stélce propůjčuje elasticitu. Na vrcholku stélky se nachází nekalcifikovaný chochol vláken. Segmenty jsou tvořeny postranními větvemi, které se v přeslenech odvětvují z centrálního sifonu. Větvením vznikají **primární a sekundární větvičky**, které se rozšiřují, vzájemně srůstají a tvoří souvislou kortikální vrstvu. Gametangia se vytváří na vrcholu primárních větviček kontinuálně během života stélky, gamety se uvolňují před kalcifikací segmentu. Při narušené stélce se může rozmnožovat nepohlavně – stélka může vzniknout z fragmentů nebo gametangií, které se neuvolnily před kalcifikací segmentu. V současnosti existují jen dva druhy.

C. barbata roste v Karibiku a východním Atlantiku, *C. vanbosseae* je pacifická.

Neomeris má vnitřní strukturu podobnou jako u rodu *Cymopolia*. Z centrální sifonální trubice se v hustých v přeslenech odvětvují **primární a následně sekundárně větvičky**, které jsou ve spodní části stélky na koncích ztloustlé a vzájemně srůstají v kortikální vrstvu. Zde dochází ke kalcifikaci, která má často vzhled prstenců (*N. annulata*). Vrcholová část stélky je zakončená chocholem světlezelených vlasovitých výběžků, které vybíhají ze sekundárních větví. Gametangia se vytváří na vrcholku primárních větviček. Vyskytuje se kosmopolitně v tropických mořích.

Bornetella tvoří takové balónky na stopce (*B. sphaerica*), nebo protáhlé, kyjovité útvary (*B. nitida*). Vnitřní struktura je podobná jako v předchozích případech. Z centrálního sifonu vychází větvičky primárního řádu, které dávají vznik sekundárním větvičkám. Ty se na distálním konci zvětšují a vzájemně srůstají v poměrně silnou kortikální vrstvu. Gametangia vyrůstají podél primárních větviček. Řasa tropického Pacifiku.

Batophora má vzpřímenou osu, ze které vyrůstají v přeslenech do několika řádů větvené boční sifony. Kulovitá gametangia se vytváří v paždí větviček prvního řádu. Stélka nekalcifikuje. *Batophora* je tropická řasa karibského pobřeží. Je poměrně halotolerantní, roste v brakické i hypersalinní vodě, zejména v mangrovových oblastech. Byla nalezená i v brakických vnitrozemských jezerech v Novém Mexiku. Jsou známy tři druhy, například *B. oerstedii*.

Dasycladus vypadá podobně jako *Batophora*, ze vzpřímené osy vyrůstají v přeslenech větvené boční větvičky, stélka působí více kompaktním dojmem než *Batophora*. Gametangia solitérní, tmavě zelená, netvoří se v nich cysty, ale rovnou gamety. *D. vermicularis* je druh, který roste i ve Středozemním moři, často jej najdeme ve společenstvu s rodem *Acetabularia*. Najdeme jej i na Makaronéských ostrovech a v Karibiku. Jiné druhy rostou často v mangrovech.

oddělení: Streptophyta

Jedná se většinou o sladkovodní či terestrické organismy, které jsou buď jednobuněčné, vláknité, nebo tvoří mnohobuněčné makroskopické stélky. Většina z bazálních skupin Streptofyt zahrnuje v současnosti jen velmi malý počet druhů, často i jen jeden (tzv. monotypické skupiny). Jsou to ale zřejmě jen pozůstatky původně větší diverzity. Rozlišují se na dva základní clady – bazálně postavený **KCM** (Klebsormidiophyceae, Chlorokybophyceae, Mesostigmatophyceae) a odvozenější **ZCC** clade (Zygnematophyceae, Coleochaetophyceae a Charophyceae). Jako **Charophyta** nebo charofytní řasy se označují všechny skupiny mimo vyšší rostliny (Embryophyta).

Charakteristické znaky linie

V plastidech jsou u řas **ZCC cladu** thylakoidy sdružené do **gran** (granální thylakoidy), mezi nimiž jsou thylakoidy stromatální (intergranální).

Mitóza je **otevřená**, jaderný obal se rozpadá na počátku jaderného dělení. U členů ZCC cladu mitotické vřeténko v telofázi přetrvává a formuje se z něj struktura zvaná **fragmoplast**. Jedná se o dvě řady antiparalelních mikrotubulů tvořící prstenec, který leží rovnoběžně se spojnicí jader. Jsou to takové kolejničky, podél kterých jsou dopravovány váčky z diktyozomů Golgiho aparátu s materiálem na stavbu nové buněčné přepážky. Tyto váčky pak spolu fúzí v destičku, která roste centrifugálně (od středu k okrajům). Po fúzi nové přepážky s mateřskou buněčnou stěnou fragmoplast mizí.

U bazálně postavených skupin napomáhá dělení **dělicí rýha**, která vrůstá mezi dceřiná jádra.

U některých zástupců Zygnematophyceae je fragmoplast kombinován s dělicí rýhou. Těsně před mitózou se u Coleochaetophyceae a Zygnematophyceae vytváří ještě mikrotubulární struktura zvaná **preprofázový prstenec** (PPB), který určuje polohu budoucí přepážky mezi buňkami. PPB zanechává „**paměťovou stopu**“ v podobě signálních molekul na membráně pro **budoucí fúzi přepážky**.

Buňky **Coleochaetophyceae** a **Charophyceae** jsou vzájemně spojené pomocí **plasmodesmů**, které slouží ke vzájemné komunikaci. Jejich stavba se vzájemně liší a je také odlišná od plasmodesmů, které známe u vyšších rostlin. Z toho se usuzuje, že jsou to struktury vzniklé nezávisle na sobě. Zygnematophyceae plasmodesmy nemají a zřejmě je ani neměly, takže se nejedná o sekundární ztrátu.

Bičíkatá stádia, pokud jsou přítomná, mají asymetrický tvar a dva bičíky **uložené laterálně**. Jedno z bazálních tělísek nese jakýsi závěs mikrotubulů zvaný **mnohovrstevná struktura** (MLS – *multilayered structure*), zatímco druhý nese mikrotubulární kořen z několika málo mikrotubulů. Bazální tělíska jsou vzájemně spojená kontraktilní spojkou. Mesostigmatophyceae má jako jediná streptofytní skupina vegetativní buňky monadoidní, u ostatních skupin jsou bičíky jen u rozmnožovacích buněk, zoospor nebo samčích gamet. Výjimkou je třída Zygnematophyceae, která bičíky úplně ztratila. Na povrchu bičíkatých stádií se nacházejí drobné **polysacharidové šupiny**.

Pohlavní proces je znám pouze u třídy Charophyceae, Coleochaetophyceae a Zygnematophyceae.

Streptophyta se také od skupiny Chlorophyta liší způsobem, jakým u nich probíhá fotorespirace. U streptofyt dochází k oxidaci glykolátu v peroxizomech pomocí glykolát oxidázy na glyoxylát a peroxid vodíku. Peroxid vodíku je pak v peroxizomech přeměněn aktivitou katalázy na vodu a kyslík. Monofylii skupiny rovněž podporuje **duplikace genu Gap** (glyceraldehyd-3-fosfát dehydrogenáza), mají tak dvě kopie – jedná se o příklad vzácné evoluční události.

Zvláštní je, že řasy ze skupiny Trentepohliales mají také fragmoplast a jejich bičíkatá stádia MLS strukturu. Považuje se to za nezávislý vznik, nejsou to zcela totožné struktury. Tyto znaky možná představují adaptaci na terestrický život.

Evoluce Streptofyt

Rozdělení na chlorofytní a streptofytní linii možná koreluje se zamrznutím planety („Snowball Earth“) v důsledku zvýšené koncentrace kyslíku. Podle této hypotézy se Streptophyta adaptovala na sladkovodní tůňky na povrchu ledu, zatímco Chlorophyta se vyvíjela v moři. V době kryogeniánu po rozmrznutí zřejmě díky aktivní vulkanické činnosti zůstaly jejich habitaty rozdělené a dále zde probíhala jejich evoluce. V raných prvohorách docházelo k postupné invazi chlorofyt do sladkovodního prostředí a začaly vytlačovat diverzifikované streptofytní linie, které nebyly tak konkurenčně schopné. To je možná důvod, proč pozorujeme nízkou druhovou diverzitu v rámci bazálních streptofytních linií. Některé skupiny se uchýlily na souš, nebo našly svůj nový habitat v rašeliníštích.

V současnosti všechny studie poukazují na to, že **nejbližším žijícím příbuzným vyšším rostlinám** jsou **spájivé řasy** (první článek Wodniok et al., 2011). Existuje spousta článků, které se snaží vysvětlit tzv. **terestrializaci**, jaké znaky umožnily rostlinám přechod na souš a následně jejich úspěšnou kolonizaci a které tyto znaky sdílejí se spájivými řasami a ostatními streptofytními řasami. Některé z nich ukazují, že spájkivky a předci vyšších rostlin měly veškerou výbavu pro **symbiózu s houbami**, které především zpřístupňují rostlinám živiny z půdy. Je to možná jedna z nejdůležitějších preadaptací pro přechod na souš. Mezi další preadaptace se řadí **pevná buněčná stěna** nebo přítomnost **UV ochranných látek**. Dalším takovým znakem, který se udává, jsou **holocentrické chromozomy**, které mají oproti monocentrickým centromerový tandem po celé délce chromozomu. Při poškození chromozomu UV zářením a následném odtržení nějaké úseku je tato část stále dědičná. Tento typ chromozomů mají mezi zelenými rostlinami Zygnematophyceae a krytosemenné rostliny.

Životní cykly

Podle jedné studie se mezi streptofytními řasami nesetkáme s jednoduchým střídáním haploidní a diploidní fáze, ale ploidie je ve skutečnosti více. Například *Spirogyra* může být i v „půl ploidním“ stádiu, zatímco *Coleochaete* se může dostat do tetraploidního stádia a zpět na haploidní úroveň. Je to velmi neprostudovaná oblast.

třída: Mesostigmatophyceae

Nejbazálnější skupina Streptofyt, zahrnuje pouze jeden druh *Mesostigma viride*. Je to **sladkovodní bičíkovec s asymetrickým tvarem** a dvěma laterálními bičíky vyrůstajícími z mělké prohlubně, která je patrná při pohledu z boku. V rámci bičíkového aparátu je vyvinuta MLS struktura. Na svém povrchu má dva typy **polysacharidových šupin** – pohárkovité a destičkovité. Chloroplast obsahuje **stigma** (přítomné v rámci streptofyt pouze v této skupině) a několik pyrenoidů. Je to relativně vzácný organismus, který najdeme i u nás.

třída: Chlorokybophyceae

Chlorokybus je méně častá **aerofytická řasa** se **sarcinoidní** morfologií stélky, tj. balíčky po 2 až 8 buňkách ve společném slizu. Má **dva typy pyrenoidů** – jeden velký, uložený v centru chloroplastu a obalený vrstvou škrobových zrn a druhý laterální a neobalený, tzv. **pseudopyrenoid**. Řasu najdeme na povrchu opukových a vápencových skal, na kůře stromů, v půdě nebo mezi mechovými rostlinkami. Rozmnožuje se nepohlavně rozpadem kolonií nebo pomocí dvoubičíkatých **zoospor**, které mají na povrchu drobné šupiny, MLS a nemají stigma. Původně byl znám jen druh *Ch. atomophyticus*, ale v nedávné době se prokázalo, že se jedná o druhový komplex a byl formálně rozčleněn do pěti druhů. Tato genetická diverzita však nevystihuje morfologickou variabilitu, jednotlivé druhy se morfologicky od sebe téměř vůbec neodlišují. Přesto se jedná o velmi hlubokou divergenci (cca 76 milionů let stará, což je dvakrát více než například u vyšších rostlin).

Molekulární studie také poukazují na možnou příbuznost rodů *Chlorokybus* a *Spirotaenia*, která byla na základě morfologických znaků a způsobu pohlavního rozmnožování tradiční taxonomií řazena do třídy Zygnematophyceae do blízké příbuznosti řasy *Spirogyra*. *Spirotaenia* vypadá jako jednobuněčná *Spirogyra*, obsahuje v buňce jeden **spirálovitý** chloroplast s mnoha pyrenoidy, který se ale stáčí na opačnou stranu než u šroubatky (zleva doprava). U rodu *Spirotaenia* je známo pohlavní rozmnožování, které připomíná **konjugaci** u spájkivých řas. Netvoří se při ní však konjugací kanál – buňky se paralelně uspořádají, obalí se společným slizovým obalem, dojde k tvorbě gamet a po rozpuštění buněčných stěn k jejich fúzi. Další zvláštností je, že se protoplasty konjugujících partnerů před vznikem gamet rozdělí, takže produktem rozmnožování je **dvojice zygospor** (to je známé jen u některých krásivek). *Spirotaenia* čítá několik druhů, ale všechny jsou poměrně vzácné. Tradiční rod *Tortitaenia* (5 druhů), který má axiální plastid s podélnými rýhami, je možná součástí rodu *Spirotaenia*, ale k tomu je potřeba dalších analýz.

třída: Klebsormidiophyceae

Třída není morfologicky příliš diverzifikovaná, zástupci se vyznačují tím, že mají v každé buňce jeden nástěnný chloroplast s pyrenoidem. V současné době je známo 5 rodů: *Klebsormidium*, *Interfilum*, *Entransia*, *Hormidiella* a *Streptosarcina*. Kromě rodu *Entransia* syntetizují tito zástupci **mykosporinu podobné aminokyseliny (MAAs)**, které slouží buňkám jako ochrana proti UV-A záření a jsou aktivně akumulovány při expozici tomuto stresoru. *Klebsormidium* a *Interfilum* obsahují MAA zvané **klebsormidin A a B**, zatímco *Hormidiella* obsahuje strukturně jinou MAA. U rodu *Streptosarcina* zatím screening neproběhl.

Klebsormidium je častá vláknitá řasa v **aeroterestrickém** prostředí (půda, kůra stromů, vlhké zdi), některé druhy jsou však popsány i z vodního prostředí. Typický je pro něj **parietální plastid**, který z laterálního pohledu zakrývá polovinu buňky. Kolem pyrenoidu není žádná výrazná škrobová obálka, ale jen malá zrna, proto není pyrenoid tak výrazný. Buněčná stěna může být hladká nebo strukturovaná, některé druhy ji mají dvoudílnou (sestavenou z H-kusů). Nepohlavně se rozmnožuje pomocí dvoubíčíkatých **zoospor** nesoucích MLS strukturu. Celý protoplast se přitom přemění v jednu zoosporu, která vyjede skrz otvor v buněčné stěně, přisedne a dá vznik novému vlákně. Indukci zoospor lze vyvolat poměrně snadno, stačí přenést pár vláken do vlhkého prostředí bez zdroje světla a po nějaké době lze pozorovat bičíkovce.

Klebsormidium se sestává ze sedmi geneticky odlišných skupin (označených A–G), které jsou však morfologicky velmi podobné. V kontrastu s tím to vypadá, že linie jsou diferencované ekologicky – některé jsou specializované na městské antropogenní substráty s pH kolem 10, jiné se například podílí na tvorbě půdních krust v aridních oblastech. *Klebsormidium* je hojně studováno z hlediska stresové odolnosti. Důležitým stresovým mechanismem je například syntéza **kalózy** (β -1,3-glukan), která je ukládána v buněčné stěně vláken. Propůjčuje stěnám flexibilitu, díky níž se buněčná stěna dokáže při nedostatku vody sevrknout, aniž by došlo k plazmolýze.

Interfilum je řasa je charakteristická tvorbou pseudovláken nebo sarcinoidních balíčků. Chloroplast je laločnatý. Mezi základní druhy patří *I. terricola*, jež tvoří pseudovlákná z několika buněk za sebou, *I. paradoxum* je typový druh, je sladkovodní a buňky se vzájemně v pseudovlákně drží zbytkem buněčné stěny a *I. massjukiae*, jež tvoří sarcinoidní balíčky. Ve skutečnosti tento rod padá dovnitř rodu *Klebsormidium*. Problém je v tom, že rod *Interfilum* byl popsán dřív než *Klebsormidium*, takže všemu by se pak mělo říkat *Interfilum* a rod *Klebsormidium* zavrhnout. Druhou možností by bylo rozsekát tento clade na více rodů, jako tomu bylo v případě rodu *Pediastrum*.

Entransia fimbriata je vzácná vláknitá řasa popsána z litorálu jezer nebo rašelinišť, pro kterou je charakteristické **zašpičatělé zakončení** vláken. Plastid je deskovitý s prstovitými výběžky na okrajích

a obsahuje více pyrenoidů. Rozmnožuje se pomocí zoospor nebo tzv. **nekridií**, kdy určité buňky v rámci vlákna spáchají programovanou buněčnou smrt, čímž se vlákno fragmentuje.

Mezi další rody patří vláknitá *Hormidiella* nebo jí příbuzná *Streptosarcina*, která tvoří sarcinoidní balíčky nebo dlouhé **větvíci** se buňky, je to poměrně plastická věc.

Streptofilum tvoří snadno rozpadavá vlákna, která jsou uzavřená ve slizu a na povrchu mají drobné šupinky. Je to terestrický organismus. Ve studii tento rod vyšel na bázi Streptofyt. Je to horký kandidát na nejstarší streptofytní linii.

třída: Charophyceae

(parožnatky)

Makroskopické vodní řasy nejvíce připomínající vyšší rostliny (přesličky). Jejich stélka je vzpřímená, rozlišena na **kauloid** s **přesleny bočních větviček** a **rhizoidy**. Ty upevňují řasu v substrátu a obsahují ve svých buňkách také **statolity**, vysrážené krystalky síranu barnatého, které se zřejmě podílejí na vnímání gravitropického signálu. Kauloid je rozdělen na **nody** (uzliny), ze kterých vyrůstají v přeslenech boční větvičky, a **internodia** (články) – segmenty mezi nody. Jednotlivé buňky jsou propojeny pomocí **plasmodesmů**.

Růst je vrcholový (apikální) a je zajišťován jedinou polokulovitou **apikální buňkou** (terminálou). Jejím dělením vzniká **primární dceřiná buňka**, která pak dává vznik uzlinové (nodální) buňce a buňce článkové (internodální). **Internodální buňka** se po svém vzniku již dále nedělí, ale zvětšuje svůj objem a prodlužuje se (může dosahovat délky až 15 cm). Segment mezi dvěma uzlinami odděluje tedy jen jedna internodální buňka. Většinu buňky zaujímá velká vakuola, která zatlačuje cytoplasmu do kortikální vrstvy pod buněčnou stěnu. Obsahuje velké množství čočkovitých plastidů bez pyrenoidu a s thylakoidy sdruženými do gran. Internodální buňky mají zpočátku jedno jádro, ale s postupným vývojem se stávají mnohojadernými (až několik set jader na buňku). Cytoplasmatická membrána těchto buněk je na některých místech vchlípená v útvary zvané **charazomy**. Zřejmě se podílejí na okyselení okolního vodního prostředí pomocí H^+ ATPáz ke konverzi HCO_3^- iontu v CO_2 , který snadno difunduje do buňky přes membránu. **Uzlinová buňka** zůstává malá a jejím dělením vznikají (1) přesleny bočních větviček; (2) pohlavní orgány (oogonia a antheridia); (3) korové buňky u rodu *Chara*; (4) stipuly. Boční větvičky mají podobnou stavbu jako hlavní osa, na vrcholu se nachází apikální buňka, ale její dělení je časově omezené. V paždí přeslenů se kromě pohlavních orgánů u některých rodů nachází **stipuly** (stipuloidy), krátké hrotnaté výběžky. U rodu *Chara* kryjí povrch internodia mnohojaderné **korové buňky** ve dvou až třech vrstvách, které se inkrustují **uhlíčitánem vápenatým**. Z meristematických buněk korové vrstvy mohou ještě vyrůstat **ostnité buňky** (*spine cells*), jejichž hustota, délka a tvar jsou diagnostickým znakem pro určování jednotlivých druhů.

Životní cyklus

Celá stélka je **gametofyt**, jediným diploidním stádiem v životním cyklu je zygota. Pohlavní rozmnožování je **oogamické**. V paždí přeslenů vznikají dělením uzlinové buňky pohlavní orgány – samičí **oogonia** a/nebo samčí **antheridia** v závislosti na tom, jestli druh je jednodomý nebo dvoudomý. V antheridiu vznikají dvoubičíkaté gamety a v oogoniu se vyvíjí vaječná buňka. Spermatozoidy se dostávají k vaječným buňkám pomocí feromonové komunikace a oplozením vznikne zygota, která je schopná přežít období klidu. Uvnitř dojde k meiotickému dělení a zániku třech haploidních jader.

Antheridia jsou mnohobuněčné kulovité útvary oranžové barvy, jejichž povrch kryje **osm štítků** ozdobených paprscitým rýhováním. Z jejich středu vyrůstá dovnitř antheridia sloupek zvaný **manubrium**. Na jeho konci sedí buňky **primární a sekundární kapituly**, ze kterých vyrůstají dlouhá **spermatogenní vlákna** smotaná v klubko. V jejich komůrkách vzniká jeden spermatozoid se

zvláštním šroubovitě vinutým tvarem. Mají dva bičíky, které vyrůstají laterálně, redukováný chloroplast a velké, protáhlé jádro. Produkce spermatozoidů je obrovská, dosahuje tisícových počtů.

Oogonium má vejčitý tvar, uvnitř se nachází vaječná buňka a kolem je obal sterilních buněk zvaný **sporostegium**. Tvoří jej pět buněk, které se během vývoje spirálně stáčí proti směru hodinových ručiček a obalují vaječnou buňku. Na vrcholu se z každé buňky sporostegia oddělí buňky tvořící tzv. **korunku**. Ta může být **jednopatrová** (z pěti buněk) nebo **dvoupatrová** (z deseti buněk), když dojde k dalšímu rozdělení korunkových buněk. Obalové buňky se také podílejí na výživě vaječné buňky. Spermatozoid vniká do oogonia otvorem v korunce a splývá s vaječnou buňkou. Zygota roste, akumuluje zásobní látky a obaluje se tmavě zbarvenou buněčnou stěnou s acetorezistentními látkami. Obalové buňky také kalcifikují, což propůjčuje vyvíjejícím se **oosporám** další odolnost a schopnost zachovávat se v sedimentu jako tzv. **gyrogonity**. Na konci sezóny se stélky parožnatků rozpadají a oospory s pevně přirostlým sporostegiem přežívají v bentosu nepříznivé podmínky (v našich podmínkách zimní období). V dalším roce po proběhlé meióze vyklíčí z oospory nejprve bezbarvý rhizoid a dalším dělením pak vertikálně rostoucí vlákno. Tomuto mladému vláknitému stádiu se říká **prochara** a dalším vývojem z něj vzniká komplexní stélka parožnatky.

Někteří zástupci se mohou rozmnožovat i nepohlavně, například **fragmentací** stélky (*Chara vulgaris*) nebo tvorbou bezbarvých, specializovaných **hlízek** v rhizoidální oblasti, které mohou přežít nepříznivé prostředí v sedimentu.

Fylogeneze a systém

Dříve byly Charophyceae považovány za sesterskou linii k vyšším rostlinám a na prvních fylogenetických stromech konstruovaných na základě menšího počtu genů to tak i vycházelo. V současnosti se opakovaně ukazuje, že nejpříbuznější suchozemským rostlinám jsou Zygnematomyceae, poté Coleochaetophyceae a teprve až po nich Charophyceae. Spoustu evolučních novinek společných s vyššími rostlinami měl již předek ZCC cladu: fragmoplast, větvení, vaječnou buňku a pohyblivou samčí gametu, signalizaci pomocí fytohormonů (cytokinin, kyselina abscisová, strigolaktony, ethylen, auxin), přítomnost určitých transkripčních faktorů, apikální růst, složení buněčné stěny a celulóza syntázy uspořádané v rozetách atd. V linii Charophyceae byly tyto znaky dále rozvíjeny, některé naopak ztraceny.

V současnosti známe **6 rodů**, které jsou **molekulárně podpořené**, problém je pak na úrovni druhů. Většina druhů patří do rodu *Chara* a *Nitella*.

Chara (parožnatka) má nejvíce zástupců, i u nás je to nejčastější rod, ale v porovnání s tropy je u nás diverzita malá. Má **vnější korovou vrstvu, osténkaté buňky a korunku z pěti buněk**. V paždí přeslenů vyrůstají hrotnaté **stipuly**. **Korová vrstva je schopná kalcifikace**. Například *Ch. braunii*, u níž je osekvenovaný celý genom, ale korovou vrstvu nemá. Některé studie naznačují, že určité morfologické znaky nejsou důležité pro definování druhů, nenesou žádný evoluční signál a vedou k nadnesení druhové bohatosti. Naopak v rámci *Ch. braunii* existují dvě linie, které jsou morfologicky nerozlišitelné, ale mají rozdílnou ekologii (mělká x hlubší voda).

Nitella (skleněnka, lesklenka) je také poměrně hojná, **nemá korovou vrstvu ani stipuly** a její **korunka** je tvořená **deseti buňkami**. Její stélka nekalcifikuje a je hodně **jemná**.

Nitellopsis obtusa také nemá vnější korovou vrstvu ani stipuly. Rozmnožuje se pomocí **vegetativních nodálních tělísek (bulbily)**, které mají hvězdovitou strukturu (odtud název *starry stonewort*). Tělíska se vytváří po celé délce stélky v paždí přeslenů. V Evropě a Asii, kde je tento druh poměrně vzácný, ale v Kanadě je to invazivní druh (řeka sv. Vavřince) a vytváří monokulturní společenstva. Kromě tělísek je schopná se efektivně rozmnožovat fragmenty stélky.

Tolypella nemá vnější korovou vrstvu ani stipuly, její korunka je tvořená deseti buňkami. *T. salina* má velké množství oranžových antheridií, vypadá to jako nějaké plody. Některé druhy mají boční větvičky dichotomicky větvené.

Lamprothamnium je rod **brakických** parožnatků bez vnější korové vrstvy. Korunka je tvořená pěti buňkami a v paždí přeslenů jsou stipuly. Jsou to drobné řasy.

Lychnothamnus barbatus je monotypický taxon, sladkovodní parožnatka. Vyžaduje **velmi čistou vodu** a zároveň roste ve **větší hloubce** (v 10 m), je poměrně vzácná. Studie ukazují, že je tento druh na ústupu v důsledku úbytku vhodných habitatů. Ve fosilním záznamu je však poměrně hojná společně i s dalšími druhy tohoto rodu. Sice je velmi vzácná, ale vyskytuje se všude na světě (Austrálie, Evropa, Amerika, Asie). Je pro ni charakteristické **centrální oogonium** a **okolo něj dvě antheridia**.

Výskyt a ekologie

Parožnatky jsou buď **sladkovodní** nebo **brakické** řasy upevněné pomocí rhizoidů v pevném nebo měkkém substrátu. Většina parožnatků vyžaduje **oligotrofní až mesotrofní** podmínky a **neutrální až zásadité pH**, které je důležité při kalcifikaci oospor a korových buněk u rodu *Chara*. Díky tomu jsou parožnatky hlavní producenti vápencového sedimentu ve sladkovodních jezerech (z toho anglický název *stoneworts*). Z globálního hlediska má tato sladkovodní bentická kalcifikace menší význam než mořská, ale lokálně je to velmi významné. Stélky parožnatků jsou substrátem pro epifytické řasy a mohou také sloužit jako potrava pro herbivorní ryby, vodní plže nebo vodní ptactvo.

Parožnatky jsou typické pro **alkalická jezera** na vápencovém podkladě (například Plitvická jezera v Chorvatsku Balkáně) nebo sopečná jezera. Rostou také v ombrotrofních mokřadech, které jsou na bazickém podkladu (například v Irsku). U nás je kombinace vyššího pH a oligotrofní vody poměrně vzácná. Vhodným novým biotopem jsou pro parožnatky **zatopené lomy** nebo **pískovny**. Jsou oligotrofní, s nízkým pH díky podloží a voda je zde průsvitná do několika metrů. Parožnatky jsou velmi citlivé na znečištění, a proto se využívají jako **bioindikátory kvality vody**. Dříve byly parožnatky v našich rybnících a jezerech mnohem hojnější. V době první republiky jich bylo dokonce tolik, že se parožnatky nabíraly vidlemi a házely se na pole jako alkalické hnojivo. Některé parožnatky jsou přizpůsobené na nízkou ozářenost, například *Chara contraria* se vyskytuje v hloubce až 150 m.

Brakické parožnatky vydrží zhruba polovinu mořské salinity, vyskytují se díky tomu hojně v Baltském moři nebo v ústí řek. Zejména v Baltském moři jsou parožnatky velmi významné. V klidných, chráněných, mělkých lagunách s bahnitým substrátem vytváří **parožnatkové louky**, kde fungují jako **habitat-forming species**, klíčové organismy vytvářejí prostředí pro jiné. Tyto zátoky se nacházejí na pobřeží Německa, Polska, Lotyšska a Litvy. Parožnatky jsou z hlediska tolerance salinity diverzifikované. Například *Ch. aspera* je schopná růst v široké škále salinity, zatímco *Ch. baltica* jasně preferuje větší salinitu a *Ch. canescens* naopak nižší. Naši nejhojnější parožnatkou je *Ch. vulgaris* vyskytující se hojně v Polabí, mezi vzácnější patří například *T. glomerata* nebo *T. prolifera*.

Fosilní záznam

Ve fosilním záznamu nacházíme nejčastěji gyrogonity, které jsou díky kalcifikaci a přítomnosti dalších látek velmi odolné a dobře se zachovávají. Gyrogonity jsou vhodné v **paleoekologii** proto, že jsou to těžké struktury a na rozdíl od pylových zrn je najdeme tam, kde skutečně kdysi bývalo jezero. Z celého profilu tak můžeme říci něco z jeho příběhu, například kdy vzniklo nebo kdy bylo zazemněno. Z fosilních gyrogonitů rovněž víme o řadě fosilních čeledí. Nejstarší gyrogonity pocházejí ze siluru (425 milionů let) a jejich morfologie byla mnohem variabilnější než ta, kterou pozorujeme u současných druhů. Zajímavé je, že současné parožnatky mají sporostegium tvořené jen pěti buňkami, zatímco u fosilních jich bylo i více. Rovněž všechny recentní parožnatky mají sporostegium stáčené proti směru hodinových ručiček, zatímco některé fosilní to mají i na opačnou stranu. Všechno to poukazuje na to, že dříve byla tato skupina mnohem diverzifikovanější a v současnosti známe jen

zlomek druhů. Současné formy známe z druhohor, rod *Tolypella* je zřejmě nejstarší ze současných rodů. Vzácně se nachází i celé vegetativní stélky – příklad devonského rodu *Paleonitella*.

třída: Coleochaetophyceae

(štětinatky)

Coleochaete (štětinatka) je sladkovodní řasa rostoucí **epifyticky na vodních rostlinách** (orobincích, skřípínách, rákosech), makroskopických řasách (parožnatkách), ale i antropogenních substrátech (sklo, plast). Stélka je tvořená větvenými vlákny s **apikálním růstem**, které mohou srůstat v jednovrstevný, pseudoparenchymatický disk (*C. orbicularis*) nebo tvoří splet nesrostlých vláken (*C. pulvinata*). Stélky jsou velké do 1 mm. Z některých buněk mohou vyrůstat **dlouhé séty**, které jsou na své bázi cibulovitě rozšířené a slouží pravděpodobně jako ochrana před predátory. V každé buňce je nástěnný chloroplast s 1–2 pyrenoidy. Při buněčném dělení je přítomen **fragmoplast**, který napomáhá vzniku buněčné desky. Ta se tvoří v místě, které před vlastní mitózou vyznačil **preprofázový prstenec**. Buňky jsou vzájemně propojené pomocí **plasmodesmů**. Coleochaete se nepohlavně rozmnožuje pomocí dvoubíčíkatých zoospor s polysacharidovými šupinami na povrchu a MLS strukturou. Zoospory vznikají po jedné v každé buňce a opouštějí ji specializovaným pórem v buněčné stěně. Pohlavní rozmnožování je **oogamické** – na stélce se tvoří oogonium s trichogynem, ke kterému je chemicky přitahován dvoubíčíkatý spermatozoid vznikající v antheridiích. Po oplození vznikne zygota, která zvětší svůj objem a pokryje se sterilními obalovými vlákny tvořícími tzv. **sporokarp**. Vzniká tak dormantní **oospora** červenohnědé barvy s odolnou buněčnou stěnou, která je navíc krytá korovými buňkami sporokarpu. Po uplynutí určité doby dormance dojde k meiotickému dělení a tvorbě 16–32 zoospor, které vyrejdí a přisednou k substrátu. Oogonia se tvoří často koncentricky v kruhu podobně jako třeba u rodu *Phycopeltis* (Trentepohliales). Coleochaete zvládá růst i v aerofytickém prostředí na agaru, kde ale ztrácí svoji diskovitou morfologii. Naším nejběžnějším zástupcem je *C. scutata* s plochou, diskovitou stélkou.

Chaetosphaeridium roste jako **epifyt na vláknitých** sladkovodních řasách. Vytváří přisedlé **kolonie**, ve kterých jsou buňky vzájemně propojené pomocí dutých trubic. Buňky jsou kulovité a vybíhají z nich **dlouhé bezbarvé séty**, které jsou na bázi ztloustlé. V buňce je přítomen jeden chloroplast s pyrenoidem. Nepohlavně se rozmnožuje pomocí zoospor s MLS a drobnými šupinkami na povrchu. Z každé buňky mohou vzniknout 1–2 zoospory, které se zde uvolňují ven rozpadem buněčné stěny. U *Ch. pringsheimii* byl pozorován **oogamický** pohlavní proces.

třída: Zygnematophyceae

(spájivky, spájivé řasy)

Skupina Zygnematophyceae je v současnosti považovaná za **nejpříbuznější žijící skupinu k linii Embryophyta**, která zahrnuje všechny známé suchozemské rostliny. Spájivky mezi charofytními řasami vynikají především morfologickou variabilitou a největší druhovou bohatostí. V současnosti je evidováno kolem 4000 druhů v 60 tradičních rodech, ale stále probíhající taxonomické revize přináší nové poznatky o fylogenetické struktuře spájivých řas, a tak obě tato čísla nejsou finální (mnoho tradičně definovaných rodů je polyfyletických a k mnoha zástupcům nejsou dostupná molekulární data). Třída zahrnuje **kokální jednobuněčné, vláknité i koloniální** formy. Vyskytují se především ve sladkovodním prostředí s neutrálním až kyselým pH, ale také na extrémních habitatech, jako jsou

vysychavé kůrky, kůrka stromů, půdní krusty nebo povrchy ledovců. Někteří zástupci jsou velmi úspěšní a jsou známí ze všech kontinentů, jiné druhy mohou být vzácné, či s endemickým rozšířením.

Základní znaky spájkivek

Pro skupinu je charakteristická **kompletní absence bičíkatých stádií a centriolárních centrozomů**, která se promítá i do jejich unikátního pohlavního rozmnožování zvaného **konjugace** (viz dále). Buňky spájkivých řas jsou velmi často velké s jedním, nápadným jádrem, které má obvykle **vysoký obsah DNA**. Identifikovány byly i případy polyploidizace.

Plastidy mívají často **charakteristický tvar** (hvězdčovitý, deskovitý, šroubovitý), u krásivek často opisuje morfologicky složitý tvar buňky. V chloroplastech bývá většinou přítomen **větší počet pyrenoidů**, kolem kterých se ukládají zrna zásobního škrobu, proto jsou pyrenoidy v buňkách dobře viditelné. Kromě škrobu jsou zásobními látkami lipidy, které se ukládají v cytoplasmě ve formě kulovitých tělísek.

Buněčná stěna spájkivek

Buněčná stěna má podobné složení jako u vyšších rostlin – síť celulóзовých mikrofibril vzájemně pospojovaných pomocí hemicelulóz a amorfni hmota z pektinových molekul. Celulóзовé mikrofibrily jsou syntetizovány pomocí **rozetových terminálních komplexů** celulózy syntáz. Orientaci rostoucích mikrofibril zajišťují kortikální mikrotubuly uložené těsně pod plasmatickou membránou. Na povrchu buněk bývá často produkováno poměrně **velké množství slizu**, výrazné zejména u vláknitých rodů. Skládá se z amorfni polysacharidů a hraje roli v mnoha aspektech biologie spájkivek. Chrání buňky před herbivorií, zřejmě se v něm také koncentrují živiny z prostředí a také představuje vhodné prostředí pro potenciální symbiotické organismy. U planktonních krásivek slizový obal omezuje rychlost sedimentace a u semiterestrických druhů zadržuje vodu a zabraňuje tak rychlému vyschnutí. Benthické krásivky se vylučováním slizu mohou také pohybovat.

V buněčné stěně jsou přítomné i další látky se specifickými vlastnostmi. **Kalóza** je polysacharid (β -1,3-glukan), který dodává stěnám flexibilitu. Byla identifikována v konjugacních kanálcích nebo u rodu *Zygnema* v rohových částech stěny, kde je největší mechanická zátěž při stresu. **Homogalakaturonan** je typ pektinu, který je v buněčné stěně nejvíce zastoupen a je důležitý pro zadržování vody (například starší buňky rodu *Zygnema* mají homogalakaturonanu více než mladé). **Algenan** je velmi odolný, acetorezistentní biopolymer, který se nachází ve stěnách zygospor a jiných odolných stádií.

Mitóza, cytokineze a rozmnožování spájkivek

Mitóza je otevřená, samotné karyokinezi předchází formace mikrotubulárního **preprofázového prstence**, který určuje polohu budoucí buněčné přehrádky. U vláknitých rodů dělení napomáhá jak **fragmoplast**, tak **dělicí rýha**, která **roste centripetálně**. Fragmoplast je v tomto případě relativně malý v porovnání s Coleochaetophyceae nebo Charophyceae a liší se také v některých strukturních detailech a dynamice. Naopak například u jednobuněčného rodu *Closterium* fragmoplast není sekundárně a dělení probíhá pouze pomocí dělicí rýhy.

Vláknité druhy se nepohlavně rozmnožují fragmentací vláken, jednobuněční zástupci mitózou a následnou cytokinezi. Pohlavní rozmnožování spájkivých řas se nazývá **spájení (konjugace)**. Kompatibilní buňky nebo celá vlákna se k sobě přiblíží a obalí společnou vrstvou slizu. Následně se protilehlé buňky propojí, nejčastěji pomocí **konjugacního kanálku**, jehož stěna je tvořena z větší části kalózou a jež vzniká splynutím papilárních výrůstků konjugujících buněk. Jako gamety zde vystupují celé protoplasty, které se pohybují amébovitě a vůbec nevstupují do okolního prostředí. Protoplast tvoří vždy jen jednu gametu. Jeden nebo oba protoplasty pak migrují vzniklým kanálkem a následně spolu fúzí, v prvním případě v místě jedné z buněk (v gametangiu, tzv. gametangialní konjugace), ve

druhém uprostřed konjugacího kanálu (tzv. extragametangialní konjugace). Splynutím vzniká zygota, která se obaluje odolnou vrstvou buněčné stěny, akumuluje zásobní látky a vyvíjí se v **zygosporu**, která je dormantní a přečkává nepříznivé podmínky prostředí. Zygospora je jediným diploidním stádiem v životním cyklu, který je jinak **haplontní**. Ve vhodných podmínkách dojde k meióze a ze zygospor vyklíčí nová buňka/buňky (až 4). Faktory, které indukují pohlavní rozmnožování, jsou různé – snížená dostupnost dusíku v prostředí, zvýšená teplota, vyšší intenzita záření a/nebo koncentrace Ca^{2+} a Mg^{2+} . Některé dlouhodobě uchovávané laboratorní kmeny se pohlavně zřejmě již nerozmnožují. Vlastní sexuální proces – migrace gamet, je poměrně krátký, trvá jen pár minut a je tudíž vzácné jej pozorovat. Naopak vývoj zygospory trvá i několik týdnů. Existují kmeny homothalické i heterothalické.

Odolná stádia spájkvek

Stěna zygospory se skládá ze tří základních vrstev odlišného chemického složení – vnější **exospor**, střední **mesospor**, která obsahuje zeleně autofluorescenční **algenanovou vrstvu**, a vnitřní **endospor**. Každá z těchto základních vrstev může být ještě tvořená dalšími vrstvami. Algenan je svými vlastnostmi podobný sporopoleninu u vyšších rostlin a propůjčuje zygospoře odolnost k vysychání a různým infekcím. Díky tomu se zygospor mohou dlouho zachovávat v sedimentu i poměrně dlouhé období a vyčkávat na příznivé podmínky. Bylo popsáno klíčení indukované i po 20 letech dormance. Nejstarší dochované zygospory pochází z karbonu.

Zralé zygospory jsou nejčastěji zbarvené do **hněda až oranžovohněda**, někdy bývají i modré. Častá je **ornamentace** a **skulpturace**, výrazná zejména u některých krásivkových rodů, jež mají zygospor poseté trnitými výběžky. Morfologie zygospor je velmi důležitá v rozeznávání některých vizuálně podobných rodů a zároveň bývá často jediným determinacním znakem pro rozeznávání druhů. V přírodě dochází k jejich klíčení typicky na jaře nebo na konci bezvodého období, kdy dojde k obnovení přechodné tůňky nebo potoku. Klíčení v laboratorních podmínkách může být indukováno pomalým odpařením media, uchováním zygospor ve tmě (s nebo bez chlazení) měsíc až 12 měsíců a poté jejich navlhčení čerstvým médiem. Několik hodin po rehydrataci se zygospor zezelenají a po jednom až třech dnech stěna praskne a vyklíčí 1–4 noví jedinci, tzv. **gonia**.

Kromě zygospor se u vláknitých spájkvek můžeme setkat s celou řadou dalších odolných stádií, jejichž složení stěny je analogické zygosporám: 1) **partenospor** se vyvíjí z neoplozené gamety po neúspěšně proběhlé konjugaci, jsou tedy haploidní; 2) **aplanospor** vznikají kontrakcí protoplastu vegetativní buňky, která si následně vytvoří novou, odolnou buněčnou stěnu analogickou zygosporám (původní buněčná stěna zůstává zachována); 3) **akinety** vznikají ztlusťováním vlastní buněčné stěny a přeměněním celé vegetativní buňky v odolné stádium. Všechna tato stádia včetně zygospor se vytvářejí u jednotlivých druhů v různém poměru, některé například nevytváří vůbec akinety, ale často jsou v jejich vláknech pozorované aplanospor. Jiné druhy nevytváří vůbec zygospor a vytváří jen nepohlavně vzniklá odolná stádia. Všechny tyto specializované buňky mají pevnou buněčnou stěnu, která musí před klíčením prasknout.

Systém spájkvek

Tradiční systém rozeznává na základě ultrastrukturních znaků buněčné stěny dva řády – **Zygnematales** (jařmatky) a **Desmidiaceae** (krásivky). Mezi Zygnematales, jejichž buněčná stěna je hladká, bez pórů, jakékoli ornamentace a složená z jednoho kusu, náleží čeled' Zygnemataceae s vláknitými rody a čeled' Mesotaeniaceae, zahrnující jednobuněčné rody (tzv. **saccoderm desmids**, nepravé krásivky). Řád Desmidiaceae zahrnuje pravé krásivky (tzv. **placoderm desmids**) a dále se podle detailů buněčné stěny člení do čtyř čeledí – Gonatozygaceae, Closteriaceae, Peniaceae a Desmidiaceae. Jejich zástupci mají buněčnou stěnu vícedílnou, často ornamentovanou a v různé míře vyvinuté póry pro vylučování slizu.

Molekulárně-fylogenetické studie ukázaly, že řád Desmidiales je skutečně monofyletický a tvoří korunní skupinu v rámci Zygnematophyceae. Oproti tomu řád Zygnematales je parafiletický a některé jeho linie spadají do blízké příbuznosti krásivek (*Roya*, *Planotaenium*, *Netrium* + *Nucleotaenium*).

Zbylé Zygnematales tvoří minimálně 3 linie – *Mesotaenium* 2, *Spirogyra*-clade a superclade „Zygnemataceae“ (nebo také korunní Zygnemataceae), kam spadá většina rodů. Spoustu tradičně definovaných rodů v rámci obou řádů je polyfyletických.

V současnosti je třída rozdělena na dvě podtřídy – **Zygnematophycidae** a **Spirogloeophycidae**, do níž se řadí jen jediný zatím známý zástupce *Spirogloea muscicola*, sesterská linie ke všem ostatním spájivým řasám.

řád: Zygnematales (jařmatky)

Tradičně definovaný řád Zygnematales zahrnuje **jednobuněčné kokální** a **vláknité** rody v čeledích Mesotaeniaceae a Zygnemataceae. Stupeň buněčné organizace (jednobuněčnost/vláknitost) a tvar chloroplastu byly znaky, kterým tradiční taxonomie přikládala při definování rodů velký význam. Molekulární fylogeneze však poukázala na polyfyletický stav mnoha jednobuněčných rodů, které ve skutečnosti tvoří několik vzdáleně příbuzných linií, což činí zmíněné znaky homoplázickými, které vznikly v evoluci nezávisle na sobě.

Buněčná stěna

Společným znakem Zygnematales je buněčná stěna, která je **hladká, celistvá a bez jakékoli ornamentace či pórů**. Představuje však plesiomorfni (ancestrální) znak. Skládá se ze tří vrstev – vnější slizové vrstvy tvořené amorfními polysacharidy, tenké fibrilární primární stěny a výrazně silnější sekundární stěny. Vláknité spájivky typicky produkují **velké množství slizu**.

Konjugace

Konjugace u vláknitých typů se rozlišuje na skalariformní a laterální. Při **skalariformní** (žebříčkovité) **konjugaci** se dvě vlákna dostanou blízko sebe do paralelní pozice a protilehlé buňky se propojí pomocí konjugačních kanálků jako žebřík. U **laterální** (boční) konjugace se pomocí krátkého zakřiveného kanálku propojí dvě sousedící buňky v rámci jednoho vlákna. K fúzi dochází v místě jedné z buněk nebo v konjugačním kanálku. Svým způsobem se nejedná o pohlavní rozmnožování. Je to poměrně vzácný jev. V obou případech však vzniká zygospora, z níž následně klíčí zpravidla jediný produkt. U jednobuněčných nepravých krásivek probíhá konjugace mezi jednotlivými buňkami obdobným způsobem. Také se vytváří konjugační kanálek a jako gamety vystupují celé protoplasty. Ze zygospory klíčí až 4 nové buňky. U vláknitých zástupců tři jádra po meióze zanikají a ze zygospory klíčí jen jediná buňka.

Výskyt

Vyskytují se kosmopolitně ve sladkých, spíše **stojatých vodách**, jiné jsou **aeroterestrické**. Vláknité rody typicky rostou v metafytonu zachycené mezi vodními rostlinami nebo kameny. Na omak jsou hodně hladké, čímž se dají rozpoznat od časté řasy *Cladophora*. Nárosty se však mohou objevit i na hladině – bublinky kyslíku vyprodukovaného během fotosyntézy se zachytí mezi vlákny a vynesou celý nárost k hladině, který zde pak volně plave.

Další vlastnosti

Vláknité rody jsou v zásadě nevětvené, ale občas se cosi jako větvení vytváří, například v případě tvorby **rhizoidů**. Vzhledem k tomu, že schopnost pravého větvení byla přítomná již u společného předka ZCC cladu, musí být tento znak vlastní i vláknitým spájivkám, jen jej zřejmě tolik nevyužívají.

Pro mnoho zástupců Zygnematales je charakteristická přítomností **fenolických látek** odvozených od **kyselin gallové**. Jsou to hydrofilní látky, které jsou rozpuštěné uvnitř vakuol. Z chemické podstaty jsou to látky schopné absorbovat UV záření, u některých s přesahy do viditelné části spektra. Mohou být zodpovědné za hnědé až fialové zbarvení buněk, ale například u rodu *Spirogyra* jsou bezbarvé.

Absorpce záření nemusí být jediným důvodem jejich syntézy a v několika studiích jim byla přisuzována i řada dalších funkcí.

Přehled rodů

Zygnemataceae

Spirogyra (šroubatka) má v buňkách **spirálovitě vinutý chloroplast s mnoha pyrenoidy**. Nejčastější počet plastidů je jeden až dva, ale jsou popsány i druhy s 16 chloroplasty. Na okraji bývá plastid různě složitě členěný. Uprostřed buňky bývá velmi nápadné jádro zavěšené na cytoplasmatických provazcích. V některých případech je možné pozorovat rhizoidální výběžky na bazálním konci vláken, kterým se řasa přichycuje k substrátu. Rovněž bylo pozorováno, že řasa je schopná **pozitivní fototaxe**. Samotné buňky se moc pohybovat nemohou, ale v nárostu po sobě klouzají a ohýbají se, a tím se tak celý nárost pohybuje směrem ke zdroji světla. U rodu *Spirogyra* byla pozorována **skalariformní i laterální** konjugace. U různých druhů vzniká hnědá zygospora uvnitř jedné z konjugujících buněk. V současnosti je tradiční taxonomií popsáno kolem 400 druhů, ke kterým ale chybí příslušné kultury a molekulární data. Je zde zjevná variabilita ve velikosti genomu, která je daná polyploidii, což vede k popisu více druhů, než kolik jich skutečně je, ale v jiné skupině zas naopak může být diverzita kryptická. Je těžké tedy odhadnout, jaká je skutečná reálná diverzita. V mnoha fylogenetických analýzách vychází tento rod nejbližší k bázi celé třídy. *Spirogyra* je rozšířená na všech kontinentech a roste ve všech základních biomech – tundře, temperátu i deštných lesích. *Spirogyra pratensis* produkuje ethylen, jeden z fytohormonů, a v reakci na něj dochází k prodlužování buněk ve vláknu.

Sirogonium je rod podobný šroubatce. Na rozdíl od ní se při konjugaci netvoří konjugační kanál, ale vlákna se ohýbají a konjugující buňky se dostávají do bezprostřední blízkosti. Rovněž chloroplast není tolik stočený a vlákna nemají slizovou pochvu. Laterální konjugace u tohoto rodu nebyla pozorována. Jedná se především o subtropický a tropický rod. Na fylogenetickém stromě vychází *Spirogyra* a *Sirogonium* jako monofyletické, sesterské linie, problém však dělá *Spirogyra maxima*, která má znaky na pomezí těchto rodů (má konjugační kanály, ale má málo stočené chloroplasty). V další fylogenetické studii založené na více datech vyšlo ještě více promíchané – *Sirogonium* bylo v rámci jedné linie uprostřed šroubatky (clade II). Z fylogenetického hlediska to vypadá, že nemá význam rozlišovat tyto dva rody. Tradiční rod zahrnuje jen 24 druhů.

Mougeotia (deskovka) má v buňkách přítomný jeden **deskovitý chloroplast** s několika pyrenoidy, které se nachází uspořádané v jedné linii nebo jsou roztroušené po celém plastidu. Konjugace je spíše **skalariformní**, laterální je pozorována zřídka. Zygospora se vytváří v konjugačním kanálku.

U některých druhů se vlákna při konjugaci k sobě ohýbají, takže kanálek je krátký a zygospora má pak čtyřlaločný tvar. Chloroplast je schopný natáčet se v závislosti na aktuální ozáření k dosažení optimální dávky světelné energie. Pokud je intenzita nízká, vystaví se světlu celá plocha chloroplastu, zatímco když je vysoká, chloroplast se natočí svojí hranou. Na vnímání světelného signálu se podílí fotoreceptory fototropin, registrující modrou složku světla, a tzv. neochrom reagující na červenou barvu. Samotné otáčení pak má snad na svědomí aktomyozinový komplex vázaný na povrch plastidu. Procesu se také účastní vápenaté ionty. Ze všech tří vláknitkových rodů je nejvíce **acidofilní**.

Debarya vypadá ve vegetativním stavu jako *Mougeotia*, ale zygosporý jsou ale hodně jiné. Zajímavé je, že v současnosti je hodně vzácná, ale podle fosilních nálezů byla dříve mnohem více hojná. Vůbec z toho nejsou molekulární data, takže těžko říct, kam patří.

Mougeotiopsis je rod s jedním druhem. Taktéž vypadá jako *Mougeotia*, ale nemá pyrenoidy. Ale zase je to sporné – třeba to je jen *Mougeotia* bez pyrenoidů. Nejsou k tomu žádná data.

Temnogametum je hodně vzácný rod, tropický. Také vypadá jak *Mougeotia*. Má rovněž typické zygosporý s čtyřúhelníkovým tvarem a nemá konjugační kanálky. Některé druhy mají fialovou cytoplasmu (vakuolu). *T. iztacalense* tvoří samostatnou linii v rámci Zygnematales a bylo nalezeno ve

vysokohorském jezeru s oligotrofními podmínkami a kyselým pH v nadmořské výšce více než 4000 metrů nad mořem. Vystavené vysokým dávkám UV záření. Rozmnožuje se pomocí aplanospor.

Zygnema (jařmatka) – vyskytuje se i v trochu vyšším pH na rozdíl od šroubatky a deskovky, klidně v eutrofnějších vodách (*Spirogyra*, *Mougeotia* jsou spíš v kyselejších). V každé buňce se nachází **dva hvězdčité chloroplasty s jedním pyrenoidem** a mezi chloroplasty se nachází poměrně velké jádro dobře viditelné už ve světelném mikroskopu. Dále se nachází v cytoplasmě různě velké vakuoly. Ani u tohoto rodu není taxonomie zdaleka vyřešená. Ale je vidět, že druhy se mezi sebou liší tvarem chloroplastu (vidět z konfokálního mikroskopu) – některé laloky jsou ploché, jiné více zašpičatělé, další zase baňaté. Ale v morfologii chloroplastu se nenašel žádný fylogenetický signál. Vyskytuje se i na místech, které jsou více exponované a vysychavé – louže, tundra, polární oblasti. Konjugace skalariformní i laterální. U jařmatky byly pozorovány tzv. **pre-akinety**. Jsou to v podstatě staré vegetativní buňky. Když v médiu začne ubývat živin, tak vlákno se přestane dělit a obsah buněk se začne zahušťovat, vytváří se zásobní lipidické látky a akumulují osmoticky aktivní látky, ztloustne buněčná stěna, vytvoří se více slizu kolem vláken, chloroplasty jsou menší, kulatější bez laloků. Vlákná se mohou po nějaké době i rozpadat na kratší vlákna, což napomáhá šíření větrem. Tyto pre-akinety jsou odolné proti vyschnutí a osmotickému stresu. Je to strategie, jak přežít nepříznivé podmínky prostředí ve vegetativním stavu. Stále u nich jede dál fotosyntéza, ale vzhledem k nedostatku živin, z nich vytváří lipidy a sacharidy, které jí pomáhají přežívat různé stresy. Jsou schopné přežít vyschnutí louže nebo zamrznutí v zimě. Důležité je, že pre-akinety se v novém médiu dokáží vrátit do klasického vegetativního stavu. Fragmentace vláken může být zároveň dobrou adaptací na rozšiřování například větrem poté, co louže vyschne. Taxonomie rodu *Zygnema* – je popsána celá řada druhů a je už i několik známých sekvencí. Problémem je ale malý překryv – je málo kmenů, u kterých je popsána morfologie zygospor (abychom to tradičně popsali druhovým názvem) a zároveň jsou pro ně dostupná molekulární data. V rámci tohoto rodu jsou dva monofyletické clady dobře podpořené, které se dají rozlišit podle barvy mesospor (modrá a hnědá) a kde dochází k tvorbě zygot (v gametangiiích/v konjugačním kanálku). Modrá barva však ale u zygospor nezůstává, jde o to, jestli někdy v počáteční fázi zygospora modrá byla. Na bázi je ještě další třetí clade tvořený *Zygogonium tunetatum*, jež bylo ale přearaženo také do rodu *Zygnema*. Na Špicberkách je to významný primární producent. Na konci vegetační sezóny se stávají pre-akinety, které jsou plné zásobních látek. Tyto buňky jsou velmi odolné. V časném létu dochází k roztání sněhu a přeměně na fotosyntetizující buňky.

Zygnemopsis – ve vegetativním stádiu vypadá jako *Zygnema*, ale je to jiná linie. Vlastně není ani sesterský k zygnemě (mezitím je třeba *Mougeotia*). V konfokálním mikroskopu ale chloroplast není úplně hvězdčitý, je hodně laločnatý. Ve světelném mikroskopu se to spíš nepozná. Zygospor jsou morfologicky odlišné – trochu hranaté a vznikají v konjugačním kanálkách. Na fylogenetickém stromě vychází v této linii ještě *Cylindrocystis*, ale možná je to jen špatně určené a jde také o *Zygnemopsis*.

Zygogonium – vypadá podobně jako *Zygnema*, má dva nebo jeden plastid s centrálním pyrenoidem. Definován tak, že po formaci zygospor zůstávají zbytky cytoplasmy v gametangiu (původní buňce) a že má poměrně ztloustlé buněčné stěny. Je to řasa, která je skoro terestrická – žije na vlhké půdě, na vysychavých místech, také třeba v rašeliništích, kde je nízké pH nebo ve vysokých horách v kyselých tůňkách. Má ztloustlou buněčnou stěnu. Typovým druhem je *Z. ericetorum*, podle kterého je ten rod popsán. Zase není sesterský k zygnemě, vychází trochu jinde, což podporuje samostatnost této linie. Ostatní zygogonia, která patří jinam, tak by se také měli jmenovat jinak – případ *Zygogonium tunetatum*, který byl přearažen k rodu *Zygnema*. U rodu *Zygogonium* se rozlišují dva „morfotypy“ – zelená a fialová vlákna. V přírodě typicky jsou zastoupeny oba morfotypy. Fialová barva je způsobená fenolickými látkami akumulovanými ve vakuolách. Fialový morfotyp je přitom adaptovaný na vyšší intenzitu ozáření, zatímco zelený morfotyp lépe zvládá vysychání. Jeho fenolické látky jsou rovněž schopné vázat do svých komplexů železité ionty, které se v kyselejších biotopech vyskytují ve vyšší koncentraci. *Zygogonium* také vytváří aplanospor (buňky vznikající uvnitř mateřské buňky), přičemž

část cytoplasmu s hnědým zbarvením zůstane v původní buňce. Je to pravděpodobně elegantní způsob, jakým se *Zygogonium* zbavuje příliš vysoké koncentrace železa, který může být pro buňku toxická.

Z. ericetorum se vyskytuje také v Yellowstonském národním parku v kyselé (pH 3,5–4,5) a relativně teplé (27 °C) vodě blízko termálních vývěrů.

Mesotaeniaceae

Mesotaenium – polyfyletický rod, na fylogenetických stromech vychází na několika místech. Některé jsou sesterské k deskovce, které spojuje deskovitý plastid, nicméně ne všechny druhy rodu jsou sesterské. Vyskytuje se ve velmi kyselých biotopech, ale vytváří i aeroterestrické biofilmy (kůra, půda). Často vytváří monokultury. Druh *Mesotaenium berggrenii* patří společně s dalšími dvěma druhy spájivců (*Ancylonema nordenskiöldii* a *Cylindrocystis brebissonii*) mezi tzv. **ledovcové řasy**, které rostou na povrchu ledovce po celý rok. Rovněž mají fenolické látky, které jim dodávají hnědé zbarvení a pomáhají jim přežít v tomto prostředí. Rovněž jsou fenoly relativně „levné“ na syntézu, skládají se z prvků, ze kterých jsou složeny i produkty fotosyntézy, což je výhodné, protože na ledovci je velmi malé množství živin (oproti produkci například MAA, které obsahují dusík). Zbarvení buněk má zřejmě i globální význam, protože akumulace biomasy na ledovcích může zřejmě upravovat fyzikální vlastnosti ledu tím, že snižují albedo, čímž tak zůstává více energie ve formě tepla na ledovci a tím rychleji taje. Válcovité buňky s jedním deskovitým plastidem a několika pyrenoidy. Některé druhy (*M. caldariorum*) jsou příbuzné rodu *Mougeotia*, jiné spadají jinam. Podobně jako *Mougeotia* je schopná orientovat plastid.

Cylindrocystis – polyfyletický rod, trochu zase připomíná jednobuněčnou zygnetu. Některé druhy jsou také blízko zygnetě, ale ne všechny. Snášejí i hodně acidické biotopy (pH 3–4). Má typicky tvarované zygospory – v rozích ztlustlé stěny. Má dva hvězdčité plastidy a mezi nimi je jádro. Válcovité buňky. Vyskytuje se v periodicky vysychavých, kyselých lokalitách.

Netrium má protáhlé, válcovité buňky se **dvěma** velkými, axiálními **plastidy**, ze kterých vychází **podélné lamely**, jež mají **vroubkovaný okraj**. Mezi plastidy se nachází centrálně umístěné jádro. Sliz může být vylučován celým povrchem nebo z jednoho konce, což je příčinou pohybu o rychlostí 1 µm za minutu. Hnědá zygospóra se vytváří v konjugčním kanálku a po dormanci se z ní uvolňuje jedna až dvě nové buňky. Jádro obsahuje až neuvěřitelných 592 chromozomů. *Netrium* se vyskytuje v efemérních loužích a kyselých biotopech.

Nucleotaenium je typický **jedním chloroplastem**, který je složen ze dvou částí. Vzájemně jsou spojené tenkým centrálním (*Netrium* SVCK 255) nebo laterálním provazcem (*N. eifelense*, *N. cylindricum*). U relativně velkého kmene SVCK 255 a *N. eifelense* jsou okraje podélných žebér vroubkované, zatímco u *N. cylindricum* jsou hladké a rovné. Jádro je v obou případech uloženo v buňce asymetricky blíže k jedné straně a u druhů s laterální propojením je jádro neobvykle zploštělé, diskovité. *Nucleotaenium* je sesterskou linií k *Netrium* a spolu tvoří clade sesterský k linii *Planotaenium/Roya/Desmidiales*.

Planotaenium má dva (*P. ohtanii*) nebo čtyři (*P. interruptum*) chloroplasty v buňce a **hladká podélná žebra** probíhající kontinuálně podél buňky. V apikálních koncích buňky většiny druhů se nachází **vakuoly** s krystaly. Je to samostatná linie sesterská k linii *Roya/Desmidiales*.

Roya je ze všech rodů v rámci Zygnematales nejvíce příbuzná k pravým krásivkám. Vyskytuje se v rašeliništích, je poměrně vzácná. Má kulaté zygospory.

Spirogloea muscicola je **bazální linií** v rámci Zygnematophyceae, a tedy sesterská ke všem ostatním spájivkám. Má jeden spirálně vinutý plastid s mnoha pyrenoidy. Byla oddělena od morfologicky velmi podobného rodu *Spirotaenia*, která však na základě fylogenetických studií spadá do blízké příbuznosti rodu *Chlorokybus*.

řád: Desmiales (krásivky, dvojčatkovité řasy)

Krásivky jsou **monofyletickou**, **korunní** skupinou spájivých řas. Řadí se sem především kokální, jednobuněčné rody, ale některé jsou i vláknité, případně koloniální. Buňky evolučně odvozenějších krásivek se skládají ze dvou symetrických částí, tzv. **semicel (půlbuněk)**, proto se tyto řasy také označují termínem **dvojčatkovité řasy**. Semicely jsou spojené částí, která se nazývá **isthmus** (šíje) a kde je uloženo jádro. Zářez oddělující půlbunčky je u různých rodů v různé míře vyvinutý a říká se mu **sinus**.

Vyskytují se hlavně v **kyselých mokřadech**, jež představují centrum jejich rozšíření. Počet druhů je velmi nejasný (existuje zde řada rodových i druhových komplexů). Nejstarší zygospory krásivek, které se našly, pochází z jury a křídly, což by ukazovalo na to, že je to poměrně mladá skupina. Krásivky mají velmi komplexní a krásné tvary buněk.

Nejstarší nalezenou fosílii vegetativní buňky je *Paleoclosterium leptum* z období středního devonu (380 milionů let). Buňky podobné modernímu rodu *Cosmarium* byly nalezeny v jantaru z triasu (220 milionů let).

Buněčná stěna

Buněčná stěna je složená ze **dvou** (Desmidiaceae) **až více segmentů** (bazální skupiny), které vznikají časově oddělené. Bývá také v různé míře **ornamentovaná** či **skulpturovaná** (výběžky, ostny) a obsahuje **póry**, kterými je vylučován sliz. Stěna je tvořena dvěma vrstvami, primární buněčná stěna se často odlamuje po vytvoření sekundární, která bývá mnohem více ornamentovaná. U vláknitých krásivek jednotlivé buňky spolu drží pomocí primární stěny. Bazální skupiny mají jednoduché póry, které prochází jen přes vnější vrstvu buněčné stěny, zatímco u Desmidiaceae jsou komplexní.

Sekrece slizu

Pomocí slizu se bentické krásivky mohou pohybovat, a to i regulovaně vylučováním jen přes určité skupiny pórů. V jedné experimentální studii pozorovali, že buňky v médiu chudém na dusík a fosfor lezli mnohem dál – možná kvůli minimalizaci vnitrodruhové kompetice. Pohyb je však poměrně pomalý, zhruba 1 μm za sekundu a je fototaktický. Také planktonní krásivky mají slizové obaly, čímž snižuje rychlost sedimentace. Sliz se sestává z polysacharidů, které vznikají v diktyozomech Golgiho aparátu. Váčky s materiálem jsou pak dopravovány k pórům, kde jsou exocytovány. Hypotetickou funkcí slizu je to, že představuje prostředí pro symbiotické bakterie, které by krásivkám mohly zpřístupňovat málo dostupný fosfor v kyselém prostředí pomocí fosfatáz (fosfor vytváří nerozpustné komplexy špatně dostupné pro eukaryota). Starší půlbunčka je porostlejší bakteriemi než mladší

Nepohlavní rozmnožování

Semicely se od sebe oddálí a dovytvoří si druhou půlbunčku, takže každá je jinak stará. Přitom chybějící semicela je syntetizována podle té staré, slouží tedy jako matrice. Velkou roli zde tedy hraje epigenetická dědičnost – když bude mít půlbunčka ukousnutý lalok, tak i druhá půlka bude mít lalok ukousnutý. Mechanismus toho je ale stále neznámý. Celé je to poměrně krátký proces – obvykle v noci se rozdělí jádro mitoticky a během několika hodin, než vyjde sluníčko, je morfogeneze hotová (zřejmá adaptace). Nicméně na to rozmnožování se dlouho připravuje, nedělí se tak často. Před samotným dělením se rozdělí jádro, následně plastidy a poté se oddálí buňky. Ve výsledku je každá z dceřiných buněk složená ze dvou nesterpně starých buněk.

Pohlavní rozmnožování

Také konjugace, ale je ještě vzácnější než u vláknitých rodů, u některých zástupců nebyla vůbec pozorována. Před samotnou konjugací se buňky ještě jednou nepohlavně rozdělí a až poté se pohlavně rozmnoží (když už se najdou partneři, tak jsou z toho dvě zygospory). Existují teorie, že mají více pohlaví, což se ukazuje na některých křížících pokusech. Při pohlavním procesu hrají roli feromony –

stimulují aktivně lezoucí (+) mating type, aby lezl za pasivním (-) a také tvorbu konjugačních kanálů a formaci gamet Zygospor jsou často výrazně skulpturované a ostnité, ale je to velmi vzácné.

U krásivek (*Micrasterias*) dochází mezi nimi ke vzniku konjugačního kanálku. První buňka, která vyklíčí ze zygoty ještě nemá klasickou morfologii, vypadá jako takové *Cosmarium*. Až po dalším dělení se vytvoří buňka s laloky. Při rozdělení si každá půlbuňka dosyntetizuje novou půlbuňku.

U vláknitých zástupců ze zygospor vyklíčí jen jedno vlákno, zatímco u rodu *Micrasterias* více.

U jednobuněčných zástupců je pohlavní rozmnožování méně časté, u krásivek kompatibilní partneři před konjugací se ještě jednou nepohlavně rozdělí. Když už se nějakí partneři najdou, tak aby vzniklo zygospor více. Bylo zjištěno, že krásivky mohou mít i více pohlaví, nebo to může být tím, že některé populace jsou výhradně nepohlavní a neumí se pohlavně rozmnožit.

Životní cyklus (Micrasterias):

Gamety jsou schopné lézt poměrně daleko (asi cm a půl v jedné studii). Poté se opačně nabití partneři dostanou do polohy nad sebou a mezi nimi vznikne konjugační kanál, kde vznikne zygota. Po jejím vyklíčení vzniknou jedna až dvě, které vypadají úplně jinak než *Micrasterias* po zbytku životního cyklu a říká se jim **gonia**. Iniciální buňka vypadá jako *Cosmarium*, je trojrozměrná, není to placička a jsou typicky méně ornamentované. Při nepohlavním dělení už ale vzniká půlbuňka, který vypadá jako *Micrasterias*. Nepohlavně vzniklé odpočívající buňky byly popsány u několika rodů.

Morfogeneze

Obecně jsou to velmi složité rostlinné buňky. Existuje spousta článků, které se zabývají jejich morfogenezi. Inhibice syntézy aktinu narušuje morfogenezi nově vznikající buňky. Mechanismus, který stojí za morfogenezi, je gradient vápenatých kationtů. Vyšší koncentrace vápenatých kationtů se utváří ještě před samotnou morfogenezi. V místech, kde je vápníku hodně, tak tam bude vznikat lalok, a tam, kde je ho málo, tak tam bude zářez. Výsledná morfologie je tedy kompletně daná ve chvíli, kdy se ještě laloky nezačaly tvořit.

Systém krásivek

Mezi tradiční čeledi krásivek patří **Gonatozygaceae**, **Closteriaceae**, **Peniaceae** a **Desmidiaceae**, přičemž v molekulárně-fylogenetických vychází monofyletické jen první dvě bazální skupiny. Peniaceae se odvětvuje parafyletický k Desmidiaceae ve dvou liniích, přičemž jedna z linií obsahuje rovněž *Actinotaenium cruciferum*. Zvláštní je mezi krásivkami rod ***Phymatodocis***, který v sobě kombinuje znaky Peniaceae a Desmidiaceae – jde o vláknitou krásivku, která má stále jednoduché póry (plesiomorfni stav), ale buňky jsou již tvořené semicely. Je to separátní linie, která by mohla mít svoji vlastní skupinu.

Velká většina rodů je **polyfyletická** (*Cosmarium*, *Staurostrum*, *Staurodesmus*, *Spondylosium* aj.). Rovněž vláknitost se v rámci této skupiny vyvinula minimálně dvakrát nezávisle na sobě.

Gonatozygaceae

Gonatozygon tvoří **křivé tyčinky s výrůstkem na buněčné stěně**. Isthmus je velmi **nezřetelný** a téměř tak svou morfologií nepřipomíná krásivku. Chloroplasty jsou dva, axiální, páskovité a lehce zvlněné. Někdy se tvoří **pseudovlákná**. Je to poměrně vzácný organismus.

Genicularia má podobou morfologii jako *Gonatozygon*, ale její plastidy jsou **spirálovité**. Jeden druh, ***G. spirotaenia*** je součástí rodu *Gonatozygon*.

Closteriaceae

Closterium má **rohličkovitý** tvar s nezřetelným isthmem, ale rozdělení na semicely je znatelné. Některé druhy jsou hodně protáhlé, ale vždy ohnuté do půlměsíce. Některé druhy mají podobně jako *Penium* zřetelné **girdle bands**. V každé půlbuňce je jeden axiální brázděný plastid s několika pyrenoidy a uprostřed se nachází jádro. Na koncích buňky se nachází **vakuoalky s krystaly síranu barnatého**, které se zde pohybují Brownovým pohybem. Po rozdělení buněk dochází k elongaci

v oblasti, kde vznikla příčná přepážka, a následně k obnově buněčné symetrie. Tradiční taxonomie rozeznává přes 100 druhů, které se vzájemně liší například tvarem zahnuté apikální části nebo rýhováním buněčné stěny. *C. striolatum* má šrafovanou buněčnou stěnu a je typickým druhem kyselých biotopů. Jeho dvojníkem je *C. intermedium*, ale jeho šrafování je řidší a vyskytuje se spíš v méně kyselých a mesotrofních lokalitách. Zajímavým druhem je *C. karnakense*, které je přirozenou součástí brakických ekosystémů, například v italských příbřežních mokřadech, což není obecně pro krásivky typická ekologie. Některé druhy jsou typicky eutrofní a najdeme je například ve Vltavě, třeba *C. limneticum*.

Peniaceae

Penium je tyčinka, která má na sobě jakési pásy. Dochází u ní k sekundárnímu růstu – než dojde k rozdělení, tak se vytvoří na každé půlbuňce část pokrytá jen primární buněčnou stěnou, ale zůstává zde zjevné oddělení ve formě příčných proužků (tzv. **girdle bands**) – podle počtu proužků lze odhadnout počet dělení. Má také podélná žebra. Jde o **parafyletický** rod skládající se ze dvou linií. Buněčná stěna se skládá z několika segmentů oddělených mělkými zářezy

Desmidiaceae

Patří sem většina krásivkových rodů. Mají zaškrbené buňky složené ze dvou semicel a komplexním póry (x *Phymatodocis* má jednoduché!). Je to velmi rychle evolující skupina.

Cosmarium vytváří **prostorově kulaté** semicely (x *Micrasterias*), které jsou spojené krátkým isthmem. Buněčná stěna může být hladká nebo ornamentovaná, bez ostnů. V každé půlbuňce se nachází jeden, někdy i více axiálních nebo parietálních plastidů s pyrenoidy. Tento rod má obrovské množství druhů (přes 1000), ale nepřekvapivě je polyfyletický a vychází v několika odlišných liniích (minimálně v 10).

Actinotaenium má **isthmus hodně široký**. *A. turgidum* je velká krásivka, která se nedá s ničím jiným splést a jako jediná svého rodu má parietální plastid. *A. cucurbita* je příkladem acidofilního druhu. Polyfyletický.

Xanthidium má podobný tvar jako *Cosmarium*, ale z povrchu buněčné stěny vyrůstají **ostny**, které jsou velmi často v párech. Ostny podléhají morfologické plasticitě a z tohoto důvodu je *Xanthidium* dobrým modelem pro její studium. Tato adaptace slouží jednak jako **ochrana před predací**, ale zároveň také **zpomaluje sedimentaci** ve vodním sloupci. V každé půlbuňce se nachází čtyři axiální nebo parietální plastidy s pyrenoidem. Tradiční taxonomie rozeznává přes 100 druhů.

Staurostrum je velký rod, druhý druhově nejbohatší po rodu *Cosmarium* (kolem 800 druhů). Má úzký isthmus a **řadu ostnitých výběžků** vycházejících z povrchu obou semicel. Počet ostnů je hodně variabilní, mohou to být nezvyklá čísla – 7, 9, 13. *Staurostrum* je při pohledu z pólu radiálně symetrický. Výrůstky slouží ke zpomalování sedimentace, díky čemuž je tento rod úspěšný v planktonu. *Staurostrum* vychází na fylogenetických stromech jako polyfyletický (2 linie), ale určité **monofyletické jádro**, kam spadá většina druhů, je zachováno (Gontcharov 2005). Tyto druhy mají svoji buněčnou stěnu ornamentovanou, zatímco ostatní tři menší linie mimo hlavní jádro nikoliv. Některé druhy jsou typicky rašeliništní, jiné najdeme i v eutrofnějších vodách, třeba i ve Vltavě.

Staurodesmus má jeden osten v laterální pozici buněk, jinak je hladký. Polyfyletický, vychází ve třech liniích.

Arthrodesmus je podobný, má také ostny, polyfyletický.

Tetmemorus je taková tyčinka se **zářezem na apikálním konci obou půlbuněk**, což je znak typický i pro rod *Euastrum*, ke kterému je *Tetmemorus* blíže příbuzný. Typický pro oligotrofní kyselé rašeliniště.

Euastrum má **zploštělé** semicely se zřetelným **apikálním zářezem**. Některé druhy mají semicely členěné v symetrické laloky. Buňky mohou mít jakési vybouleniny, ve kterých jsou koncentricky uspořádané póry pro vylučování slizu. V každé půlbuňce je jeden nebo dva zbrázděné plastidy s pyrenoidy. *Euastrum* je velmi běžná bentická krásivka kyselých rašelinišť. Mezi běžné druhy patří například *E. oblongum* nebo *E. pinnatum* se zřetelnými laloky. Naproti tomu *E. ancetum* nemá laloky žádné kromě apikálního zářezu. Bylo popsáno přes 250 druhů, které ale nevytváří monofyletickou linii.

Oocardium je **vápnomilná** krásivka, což je velmi unikátní. Je to významný činitel v biokalcifikaci. Vyskytuje se v zásaditých potocích a vodopádech, kde je pH nad 8. Je to taková asymetrická kulička, vytváří kolonie na **větvených kalcifikovaných stopkách**.

Pleurotaenium je tyčinkovitá krásivka s tupým ukončením a centrální prstencovitou ztlustlinou. V apikálních částech buňky se nachází **vakuolky s krystaly síranu barnatého**. Někdy bývají na koncích buněk přítomné bradavičky. Chloroplast je **nástěnný** s lamelami a pyrenoidy. Běžným druhem je *P. ehrenbergii*.

Haplotaenium je podobný předchozímu rodu, ale plastidy jsou **axiální** a na apexu nejsou nikdy bradavičky. Také **nemá apikální vakuoly**.

Micrasterias (hvězduška) je placatá (2D) buňka s **výraznými laloky a zářezy**. Každá buňka má jeden velký laločnatý plastid s několika pyrenoidy a zasahuje i do jednotlivých laloků. Najdeme jej v oligotrofních a mesotrofních rašeliništích. Zde je jejich složitá morfologie velmi výhodná – velký povrch jim zajišťuje větší přísun živin v prostředí jinak chudém na živiny. Celá řada studií se věnuje mechanismu, kterým složitá morfologie tohoto rodu vzniká. Soudí se, že v časně fázi vývoje nové semicely se vytváří lokalizovaný gradient vápenatých iontů. V místech jeho akumulace jsou pak targetovány váčky s materiálem na stavbu buněčné stěny a také celulóza syntázy. Na těch to místech dochází k aktivnímu růstu buněčné stěny a tvorbě laloku. Zajímavé je, že se při tvorbě semicely targetuje materiál na stavbu buněčné stěny a celulóza syntázy především do míst, kde bude vznikat lalok. Zajímavé je, že nová půlbuňka je vytvářena podle stávající, která slouží jako matrice. Pokud bude nějak poškozená, například bude chybět jeden z laterálních laloků, projeví se to i v nově vznikající půlbuňce. Tradiční taxonomie popsala asi 150 morfologických druhů a fylogeneticky *Micrasterias* skutečně vytváří **monofyletický** clade. Všechny druhy jsou jednobuněčné s jedinou výjimkou a tou je *M. foliacea*, který vytváří 2D pseudovlákná, vzájemně spojená pomocí polárních laloků, které se vzájemně překrývají a spojují se pomocí výrůstku. Spoustu druhů tohoto rodu je velmi vzácných, například *M. fimbriata*, který má laloky členěné do 4. řádu včetně krátkých ostnů na konci. *M. ralfsii* je příkladem, který nemá žádné laloky, vypadá spíše jako *Cosmarium*, ale molekulární fylogenetika jej zařadila sem. Do rodu *Micrasterias* spadá i tradičně definovaný, tyčinkovitý rod *Triploceras*. Soudí se, že je to *Micrasterias* **pouze s polárními laloky**, zatímco ty laterální chybí. Buňky jsou ornamentované pomocí výběžků.

Triplastrum je tyčinkovitá krásivka vypadající podobně jako *Triploceras*, ale spadá do jiné linie.

Vincularia

Spondylosium vytváří **pseudovlákná ze zploštělých buněk** bez zřetelné ornamentace. Vlákna jsou uložena ve slizu. Rod není monofyletický.

Onychonema je také pseudovláknitá krásivka uložena ve slizu. Z *Cosmarium*-like semicel vybíhají **apikální výběžky**, kterými se buňky ve vláknu překrývají.

Desmidium je pseudovláknitá a uložena ve slizu, buňky jsou bi-, tri- nebo kvadriraditání v závislosti na druhu. Při pohledu seshora to vypadá, že je vlákno **spirálně stočené**. Je to dané tím, že je každá buňka je vůči předešlé pootočená o určitý úhel. Je to specifický znak tohoto rodu. Polyfyletický.

Hyalotheca tvoří pseudovlákná uložená ve **výrazném slizu**. Buňky jsou soudkovité. Je hojná v mesotrofních rašeliništích. Popsána byla také tvorba odolných aplanospor. Polyfyletická.

Bambusina má buňky s charakteristickou morfologií a organizované do vláken. Semicely nemají výrazný sinus. Je to sesterský rod k rodu *Hyalotheca*.

Teilingia – *Cosmarium*-like buňky.

Cosmocladium – koloniální, monofyletická krásivka. *Cosmarium*-like buňky.

Heimansia

Výskyt a význam

Největší diverzita krásivek se nachází v biotopech s nízkým pH, (rašeliniště, kyselá jezera v boreálním pásmu), ale jsou i výjimky. V tomto prostředí je uhlík dostupný primárně ve formě kyseliny uhličitě. Voda v rašeliništích pochází buď ze srážek (ombrotrofní rašeliniště, u nás horská vrchoviště, jsou chudé na živiny a nízké pH) nebo napájením z povrchu, typicky v aluviu řeky, nebo jsou napájené spodní vodou (minerotrofní rašeliniště, mívají větší množství živin a vyšší pH). Většina krásivek je typická pro oligotrofní prostředí. Některé spájivky a krásivky jsou eutrofofilní nebo adaptované na různé extrémní stanoviště, například povrchy ledovců nebo vysychavé lokality.

Společenstva krásivek jsou typické pro určité podmínky a dají se použít jako indikátory pH a trofie vody. Přestože molekulární data nemusí odpovídat tradičnímu pojetí druhu, tak pro bioindikaci je to víceméně jedno. Bylo zjištěno, že společenstva na změny podmínek reagují poměrně rychle.

Podle hypotézy Harholt et al. (2015) byly Streptophyta terestrické již od začátku, jejich společný předek se vyvíjel již na souši. Argumentují tím, že složení buněčných stěn je podobné u všech Streptofyt a které odpovídá selekčním tlakům v terestrickém prostředí, konjugace jako adaptace na terestrické prostředí a vůbec jeho absence. Do vody se tak tyto řasy dostaly sekundárně – parožnatky, spájivky. Dalším argumentem je, že bičíkatá stádia parožnatek nemá stigma.

Excavata

Dnes jsou rozpadlé na **Discoba** (Discicristata) a **Metamonada**. Jsou to všechno jednobuněčné organismy (náznak mnohobuněčnosti je možné pozorovat u diktyostelií). Jsou charakterističtí **ventrální (exkavátní) rýhou**, která jim slouží k zachytávání potravních částic. Mají jeden nebo více bičíků, přední slouží k pohybu, zpětný probíhá ventrální rýhou a vlněním vytváří proud vody. Tím přihánjí potravní částice (bakterie, jiné protisty) k buněčným ústům. Jsou ale i Excavata, které tuto rýhu nemají.

1) **Discoba** mají diskoidální mitochondriální krysty (kromě Jakobida).

- **Euglenozoa** – patří sem **Euglenida** (krásnoočka) a **Kinetoplastida**, které mají svůj název od kinetoplastu. Jde o zmnoženou mitochondriální DNA, často bývá v blízkosti bazálního tělíska bičíku. Mezi známé zástupce náleží například *Trypanosoma*, původce **spavé nemoci**.
- **Heterolobosea** – patří sem *Dictyostelium*, terestrická měňavka živící se bakteriemi. V jedné fázi svého životního cyklu dochází k agregaci volných stádií a vytvoření mnohobuněčného stádia (**agregativní mnohobuněčnost**). Patří sem i bičíkovec *Naegleria fowleri*, která je fakultativním patogenem u lidí. Způsobuje tzv. **primární amébovou meningoencefalitidu**, jež je ve většině případů smrtelná. Po čichovém nervu se *Naegleria* dostane do mozku, který pak zničí. Vyskytuje se především v teplých vodách (tropech), ale v 60. letech se objevila i u nás ve vyhříváném bazénu v Ústí nad Labem (16 úmrtí).
- **Jakobida** – mořské i sladkovodní organismy s jednoduchou stavbou buňky. Zajímavé je, že jejich mitochondriální geny jsou uspořádány v operonech podobně jako u bakterií.

2) **Metamonada** jsou jednobuněčné, anaerobní organismy s modifikovanou mitochondrií. Často jsou to obligátní parazité.

- **diplomonády** – hlavně anaerobní parazité: *Giardia intestinalis* (parazit člověka), *Spiroplasma* (léze na rybách)
- **oxymonády** – často žijí ve střevě xylofágních termitů a švábů, kterým pomáhají trávit celulózu.
- **parabasalidi** – zahrnuje hypermastigidy žijící také ve střevech termitů, pomáhají jim trávit celulózu. Rovněž sem patří trichomonády, např. *Trichomonas vaginalis*, původce urogenitální trichomoniázy u člověka.

Euglenida a Chlorarachniophyta získaly **sekundární plastid** ze zelené skupiny **nezávisle na sobě**, u euglen je nejbližším příbuzným (osekvenovaným) *Pyramimonas parkeae*, u chlorarachniofyt je to něco na bázi UTC cladu.

Kdy Euglenida získaly plastid? Jsou dvě hypotézy: 1) Plastid získán poměrně brzy v evoluci a v několika větvích došlo ke ztrátě, 2) Plastid získán poměrně recentně s málo ztrátami. Důležitým organismem v odpovědi na tuto otázku je mořský mixotrofní euglenoid *Rapaza viridis*. Kromě vlastního funkčního plastidu se živí rovněž zelenou řasou rodu *Tetraselmis* a tento způsob obživy je pro ni obligátní. *R. viridis* tak představuje přechodový článek ve vývoji fotoautotrofních euglenidů z fagotrofních předků.

Způsoby výživy euglenidů:

- 1) **Bakteriovorové** – u bazálních skupin. Jsou relativně **malí**, mají **málo proužků pelikuly** (= proteinový obal buňky pod plazmatickou membránu, viz dále). K zachytávání kořisti mají *feeding pocket*, mají dva bičíky – 1 dorzální a 1 ventrální, který slouží k plazivému pohybu po pevném substrátu.
- 2) **Eukaryovorové** – jsou **větší**, mívají **větší počet proužků pelikuly**. Proužky jsou hodně pružné, mohou po sobě klouzat, což umožňuje buňkám měnit tvar, případně otevřít buněčná ústa. Pohyb podobný jako u bakteriovorů – plazení po substrátu.
- 3) **Fotosyntetizující** – poměre velké buňky. Bičíky jsou dva, ale jeden je často zakrnělý a vůbec nevychází z ampuly (pozůstatek *feeding pocket*). Bičík je anteriorní, má silná mastigonemata a slouží jako **pádlo**. Fotosyntetizující euglenidi se pohybují volně ve vodním sloupci, aby našli optimum světelných podmínek pro fotosyntézu. Mají **světločivnou skvrnu** a **fotoreceptor**, což jim umožňuje orientovaný pohyb za světlem, případně od světla (**phototaxe**). Některé mají pohyblivé proužky pelikuly, mohou po sobě klouzat → **metabolický pohyb**, jiné mají pásy rigidní, pelikula je pevná → organismus nedokáže měnit svůj tvar, např. *Phacus* – zřejmě tím šetří energii.

Závěr: Druhá z hypotéz je více pravděpodobná, eukaryotní euglenid pohltil zelenou řasu. Fotosyntetizující krásnoočka (Euglenophyta) tvoří monofyletickou skupinu.

Euglenida

(krásnoočka)

Krásnoočka jsou jednobuněční, volně žijící bičíkovci žijící ve fytoplanktonu zejména sladkých vod, ale některé druhy najdeme i v brakické a mořské vodě. Pod cytoplasmatickou membránou se nachází proteinová vrstva zvaná **pelikula**. V apikální části buňky se nachází vchlípenina ve tvaru baňky s úzkým hrdlem, které se říká **ampula** (pozůstatek *feeding pocket*). Z jejího dna vyrůstají **dva bičíky**. Buňky mají několik **sekundárních zelených plastidů**, zásobní látkou je **paramylon**.

Pelikula krásnooček

Pelikula je specifický obal krásnooček, který se nachází **pod plazmatickou membránou**. Je složená z **proteinových proužků**, které spirálovitě omotávají celou buňku. Každý proužek má na jedné straně zářez a na druhé zahnutou část, která zapadá do zářezu následujícího proužku a vytváří tak společně takový kloub. Proužky se díky tomu mohou po sobě pohybovat a být tak příčinou tzv. **metabolického** pohybu. Dochází při něm k přelévání buněčného obsahu – pohyb začíná malým cytoplasmatickým výběžkem, za kterým následuje zbytek buňky. Je to pohyb závislý na kontaktu. Někteří zástupci mají proužky „zamčené“, jejich pelikula je rigidní a buňky mají stálý tvar, např. *Phacus*, *Lepocinclis* nebo *Monomorphina*. Některé mohou na svůj povrch ukládat soli železa a manganu do podoby linií papil jako to má *Lepocinclis spirogyroides*. U rodů *Trachelomonas* a *Strombomonas* se na povrchu buňky vytváří polysacharidová **lorika**, která bývá inkrustovaná solemi železa a manganu, což dává lorice tmavé zbarvení. Pod pelikulou euglenidů se nachází **mikrotubuly** a **systém endoplazmatického retikula**.

Bičíky a fotorecepce u krásnooček

Bičíky jsou většinou **dva**, u většiny zástupců je jeden redukovaný (kratší) a zůstává v ampule, druhý je dlouhý, směřuje dopředu a slouží k pohybu. Je poměrně silný, vyztužený **paraflagelární tyčí**, která má velmi pravidelné uspořádání proteinů (parakrystalická struktura), ale neví se přesně z jakých. Po celém povrchu bičíku jsou dva typy vlášení – dlouhé mastigonemy a hustý porost krátkých vlásků. Bazální tělíska bičíků jsou v buňce ukotvena **třemi mikrotubulárními kořeny**: ventrálními, intermediálními a distálními. Distální kořen se rozvětňuje a vytváří podporu pro ampulu, udržuje její tvar.

Na delším bičíku se ještě na úrovni ampuly nachází ztlustlina. To je **fotoreceptor**, který vnímá světlo/tmu. K vnímání orientace světla slouží **světločivná skvrna (stigma)**, která leží v jeho blízkosti a funguje jako takové stínítko. Stigma je **extraplastidiální** (tzn. není součástí chloroplastu jako u zelených řas) a je složené z lipidových granulí obsahujících různé **karotenoidy**, proto se stigma jeví červené. Každá taková globule je obalená membránou. Při svém pohybu se euglenidi zároveň i otáčejí. V jedné fázi se tak stigma vyskytne mezi fotoreceptorem a zdrojem, odkud přichází světlo. Karotenoidy svými absorpčními vlastnostmi modulují procházející světelné záření, což fotoreceptor zaznamená. To je podstatou vnímání, odkud vychází světelné záření.

Jádro, karyokineze a cytokineze u krásnooček

Chromozomy jsou, podobně jako u obrněnek, **permanently spiralizované** i během interfáze. Často mají jedno nebo více jadérek. Těsně před mitózou jádro migruje do apikální části buňky a současně dojde k duplikaci bazálních tělísek. Mitóza je **uzavřená**, během dělení jádra se jaderná obálka nerozpadá. Bazální tělíska migrují na opačné póly jádra a slouží jako **organizátory mikrotubulů**.

Dělení probíhá **podélně**, buňka se začíná dělit od apikální části. O pohlavním rozmnožování se toho moc neví, bylo pozorováno jen u rodu *Scytomonas* – hologamie (gamety morfologicky stejné).

Spousta euglenidů vytváří palmeloidní stádia nebo cysty. **Parmeloidní stádia** vznikají produkcí velkého množství slizu z diktyozomů Golgiho aparátu, které se skládají z velkého počtu cisteren a nachází se často v blízkosti ampuly. Buňky odhodí bičíky a zcela se slizem obalí. Je to ochrana před vyschnutím. K překonání nepříznivých podmínek prostředí slouží i **cysty**.

Chloroplast, mitochondrie, vakuoly u krásnooček

Tvar a velikost chloroplastů mohou být různé. Jedná se o **sekundární plastid** původem ze zelené řasy z řádu Pyramimonadales, proto je pigmentové složení podobné. Mají **chlorofyl a + b**, β -karoten a malé množství xanthofylů. Xanthofylový cyklus je **diato-diadinoxanthinový**. Thylakoidy jsou většinou v **lamelách po třech**. Plastid má **3 obalové membrány**, na jejich původu se zatím vědci neshodli. V plastidu může být pyrenoid, je to důležitý determinační znak. Většina zástupců má ve svých buňkách **větší množství malých, diskovitých plastidů**. Některé druhy plastid sekundárně nemají, ztratily je a musí se živit heterotrofně.

Mitochondrie mají **diskoidální** krysty, které jsou typické pro zástupce skupiny Discoba. U heterotrofních zástupců jsou mitochondrie spojené do jednoho celku (chondriom).

V buňkách se nacházejí kontraktilní vakuoly, které **pumpují přebytečnou vodu ven z těla** do ampuly (buněčný obsah představuje oproti sladké vodě hypertonické prostředí).

Výživa krásnooček

Fotoautotrofní zástupci se primárně živí fotosyntetickým způsobem života, ale jsou rovněž schopní přijímat organické látky celým povrchem těla. Pokud jsou krásnoočka pěstována ve tmě a na organickém médiu, thylakoidy v chloroplastech zmizí a v buňce zůstanou jen struktury připomínající proplastidy. Na světle se jejich struktura regeneruje.

U některých linií došlo ke **ztrátě plastidu** a k přechodu k heterotrofní způsobu výživy. Mohou přijímat látky **osmotrofně** (obligátní osmotrofové) celým povrchem těla, nebo svoji kořist (bakterie, eukaryota) lovit – **fagotrofie**. K tomu jim slouží například **cytostom** v apikální části buňky, kam pomocí bičíku přihání kořist nebo **bodce faryngeálního aparátu**, které slouží k propíchnutí povrchu kořisti a následně jejímu vysání. Existuje i **obligátní mixotrof** (*Rapaza*), který má fotosyntetizující plastidy, ale zároveň potřebuje lovit svoji kořist.

Zásobní látkou u zástupců všech způsobů výživy je **paramylon** (β -1,3-glukan), který tvoří zrna. Ta mohou mít různý tvar (tyčinkovitá, diskovitá) a velikost. Jsou velmi důležitým determinačním znakem. Spekuluje se, že jsou produkovány na povrchu pyrenoidu (vně plastidu) a poté jsou sloupnuta a uvolněná do cytoplazmy. U některých byl popsán chrysolaminaran (také β -1,3-glukan s malým podílem β -1,6-glukanu).

Všechny eugleny potřebují v médiu vitamin B₁ a B₁₂, které jsou nezbytné pro buněčné dělení.

Ekologie krásnooček

Obývají **hlavně sladkovodní biotopy**, jsou ale známy rovněž z brakického či mořského prostředí. Mohou růst v kyselých i alkalických vodách. Většina zástupců preferuje lokality s větším množstvím rozpuštěných organických látek (**eutrofizované lokality**), ale vyskytují se i v čistších lokalitách. Najdeme je i v malých loužích, tůňkách, kde mohou fungovat jen část roku a zbytek roku překlenout ve formě odolných stádií. Některé mohou vytvářet i vodní květy, například *Euglena viridis* nebo *Euglena sanguinea*. Eugleny mohou dobře žít i ve vodních květech sinic.

Využití krásnooček

Euglenoidní bičíkovci patří díky své schopnosti mixotrofní výživy mezi důležité organismy v procesu **čištění odpadních vod**. Jsou součástí společenstev na tzv. aktivovaných kalech/filtrech společně s dalšími mikroorganismy (biologicky aerobní stupeň čištění), kudy se protahuje znečištěná (fekální) voda, kterou tyto organismy osmotrofním způsobem přečišťují.

Zástupci krásnooček

Fotoautotrofní linie s plastidy je **monofyletická**, ale patří sem i zástupci, kteří plastid již ztratili.

Rapaza viridis je **obligátní mixotrof**. Má fotosyntetické plastidy, ale zároveň loví svoji kořist – zelenou řasu rodu *Tetraselmis*. K lovení kořisti slouží zkrácený faryngeální aparát. **Z ampuly vychází oba bičíky**. Má pružnou pelikulu, která je schopná metabolie. Je to **mořský** organismus, **sesterská linie ke všem ostatním fotoautotrofům**. Má soubor znaků, který odpovídá přechodu od fagotrofie k fotoautotrofii.

Eutreptia, *Eutreptiella* je pravděpodobně **bazální** linie fotoautotrofních euglenidů. **Z ampuly vychází oba dva bičíky**, často je jeden kratší. Jejich pelikula je pružná, jsou schopné metabolie. V buňce mají plastidy, u některých došlo sekundárně ke ztrátě. Jsou to **brakické** organismy.

Euglena je největší rodem v rámci skupiny. Má **dva bičíky**, jeden zůstává v ampule, druhý slouží k pohybu. Buňky jsou nejčastěji vřetenovité, ale **pelikula je elastická**, často pozorujeme **metabolický pohyb a změnu tvaru buňky**. Chloroplasty mohou mít různý tvar (diskovitý, stuhovitý, s laločnatými okraji atd.) a mohou obsahovat pyrenoid. *E. mutabilis* je jeden z mála druhů, které žijí v rašelinistích. *E. sanguinea* je v optimálních podmínkách zelená, ale při nadměrném ozáření dokáže během několik minut zčervenat. Barva je daná globulemi sekundárních karotenoidů (hlavně **astaxanthinu**), které migrují ze středu buňky na její povrch a překrývají zelenou barvu chlorofylu. Zelené formy tedy astaxanthin mají také ve svých buňkách, což je rozdíl například oproti rodu *Haematococcus*, který astaxanthin produkuje až za nepříznivých podmínek. Zároveň u této řasy byla pozorována **jen pozitivní fototaxe**, astaxanthin představuje velmi účinnou ochrannou bariéru před nadměrným slunečním zářením. Za takových podmínek může *E. sanguinea* vytvořit i **vodní květ**, který stíní ostatním řasám, zatímco ona má světla dostatek. Zpět do zelené formy to trvá o něco déle, ale během dne takto normálně může přecházet ze zelené na červenou a naopak. Některé druhy jsou sekundárně bezbarvé, například *E. longa*.

Euglenaria byla dříve součástí rodu *Euglena*, morfologicky je téměř nerozlišitelná. Vyčleněna byla na základě molekulárních znaků. *Discoplastis* byl také původně v rodu *Euglena*, má spoustu malých diskovitých plastidů bez pyrenoidu.

Lepocinclis má **rigidní** pelikulu, není tedy schopný metabolického pohybu. Buňky jsou tvarově vejčité, vřetenovité nebo válcovité, posteriorní konec často vybíhá v **kaudální výběžek**. Pelikula má **výraznou** podélnou nebo spirální **striaci**. Chloroplasty jsou malé, diskovité a bez pyrenoidu. **Paramylonová zrna** jsou **velká**, většinou jedno nebo dvě v buňce a mohou mít tyčinkovitý nebo diskovitý tvar.

L. spirogyroides má proužky inkrustované solemi manganu a železa.

Phacus má **rigidní** pelikulu a na posteriorním konci je často **kaudální výběžek**. Buňky jsou u většiny druhů **výrazně zploštělé**. Chloroplasty jsou malé, diskovité a bez pyrenoidů, paramylonová zrna mají různý tvar – většinou je v buňce přítomno jedno až dvě velká diskovitá zrna. Některé druhy jsou spirálovitě stočené a při pohybu se točí jako lodní šroub, čímž lépe pronikají vodou, jež je pro bičíkovce poměrně hustá (*P. helikoides*). Jiné druhy mají na svém povrchu linie papil z anorganických solí. Existují i druhy, které jsou bezbarvé, například *P. ocellatus*.

Monomorphina má **rigidní buňky** hruškovitého tvaru s hyalinním **kaudálním výběžkem**. Pelikula nese **výrazná, spirálně stočená žebra**. V buňce je obsažen jeden až čtyři chloroplasty bez pyrenoidů.

Cryptoglena má **rigidní, oválné, zploštělé buňky s ventrální rýhou** probíhající po celé délce buňky. Svým tvarem připomíná **kávové zrna**. V buňce je přítomen **jediný chloroplast** a dvě paramylonová zrna. Vyskytuje se především v čistších stojatých vodách.

Trachelomonas a *Strombomonas* mají buňku obalenou polysacharidovou **lorikou**. Ta může mít různý tvar a výrůstky, které představují důležitý morfologický znak. Na vrcholu je **apikální otvor**, kterým **prochází bičík**. Lorika je polysacharidová, takže v sedimentu se moc neuchovává. Má různé **zbarvení** díky inkrustujícím **solím manganu a železa** (hodně inkrustované jsou hnědé). Při dělení buňky musí jedna loriku opustit, protáhnout se apikálním otvorem a vytvořit si loriku novou, která je zpočátku průsvitná (neinkrustovaná). *Trachelomonas* má loriku **soudkovitou s jasným nasazením límečku** v anteriorní části. Je velmi častou součástí fytoplanktonu, najde se běžně i ve Vltavě. *Strombomonas* je vzácnější, jeho lorika je **vázovitá** a odlišuje se od rodu *Trachelomonas* především **pozvolným přechodem schránky do límečku**. Příbuznost těchto dvou rodů je potvrzená i molekulární fylogenetikou.

Colacium žije přirostlé **epifyticky** nebo **epizoicky**, například na vířnicích, perloočkách nebo vláknitých řasách; je to jejich ochrana před herbivorií. V přisedlém stavu se dokonce dělí. Ze svého hostitele mohou slézt a ve vodě se volně pohybovat, dokud nenajdou nové místo k přisednutí. *C. libellee* dokonce žije přisedle v rektu larvy vážky. *Colacium* k povrchu přirůstá apikální částí buňky pomocí slizových polštářků nebo stopek.

Následují zástupci, jejichž předek plastid nikdy neměl:

Rhabdomonas je **primární osmotrof**. Z ampuly vychází jen jeden bičík. Vyskytuje se v rašelinných tůňkách, kde není moc živin.

Notosolenus se živí **bakteriovorně**. Z ampuly oba bičíky, jsou nestejně dlouhé. Pelikula je pevná, často spirálovitě stočená. Povrch je opatřen křídlovitými výběžky.

Entosiphon pomocí dobře vyvinuté **cytostomu** loví bakterie. Má dva nestejně dlouhé bičíky.

Peranema pohlcuje pomocí cytostomu drobné buňky. Větší buňky napadá tak, že se k nim připojí a pomocí dutých bodců **faryngeálního aparátu** protrhne povrch kořisti a následně ji vysaje.

Fosílie datovaná do doby před 400 miliony lety nese znaky pelikulárních vrstev, které připomínají to, co nacházíme u současných euglen. Bylo to nazváno jako rod *Moyeria*.

Superskupina (T)SAR

Největší skupina obsahující protisty. Jméno lze použít jako skutečné jméno Sar anebo jako zkratku SAR tří hlavních skupin. Nedávno bylo zjištěno, že na bázi této skupiny sedí linie Telonemida, a tak se linie přejmenovala na **TSAR**. Patří sem globálně významné skupiny jako jsou obrněnky, rozsivky a chalupy. Tato skupina je **fylogenomicky velmi dobře podpořená**. Přestože je těžké najít jednotící morfologické znaky, existují společné molekulární znaky (například GTPáza RAB1 ve dvou kopiích u všech členů, je to poměrně vzácná evoluční událost).

Historie superskupiny SAR

Původní skupina **Chromista** se objevila v 80. letech (Cavalier-Smith) a sdružovala různé skupiny organismů na základě dvou znaků: 1) **mastigonemy na bičíkách** a 2) **komplexní ruduchový plastid** se 4 membránami. Spadaly sem Stramenopila, Haptophyta a Cryptophyta. Poté se zjistilo, že k nim je příbuzná skupina Alveolata (nálevníci, výtrusovci, obrněnky), čímž vznikla skupina **Chromalveolata** (Cavalier-Smith, 2002). Podle **chromalveolární hypotézy** tvoří Chromalveolata monofyletickou skupinu a jejich společný předek měl sekundární plastid z ruduchy a u některých linií, jako jsou nálevníci nebo různé skupiny stramenopil, zcela zanikl. K červené sekundární endosymbióze podle této teorie došlo tedy jen jednou.

Plastidy chromalveolátů nejsou ovšem jednotné. Skrytěnky, haptofyta a stramenopila mají plastid obalený 4 membránami, přičemž vnější splývá s endoplasmatickým retikulem, a tím pádem i s jadernou obálkou. Má tedy na sobě přisedlé ribozomy. Pouze u skrytěnek jsou ale přítomné fykobiliny a také nukleomorf, pozůstatek jádra původního endosymbionta. Výtrusovci a Perkinsea mají zase nefotosyntetické plastidy se 4 membránami, vnější nesplývá s ER a nesedí na ní ribozomy. Obrněnky mají různé typy plastidů, někdy i velmi komplexní (s 5 membránami), ten nejběžnější, tzv. peridininový plastid má jen 3 membrány.

Pro podporu chromalveolární teorie hovoří zejména nukleomorf skrytěnek, který je skutečně zbytkem jádra ruduchy, a současně přítomnost ruduchových fykobilinů u této skupiny protist. Na základě analýzy plastidových genů tvoří Chromalveolata monofyletickou skupinu a sedají do ruduch. K podobným závěrům se došlo i sekvenací DNA v nukleomorfu skrytěnek. Bylo tedy dokázáno, že plastidy mají společný původ. Samotnou monofylii chromalveolát podporují vzácné evoluční události: 1) **gen pro GADPH** (glyceraldehyd-3-fosfát dehydrogenáza, enzym glykolýzy), kdy u Archaeplastid, vč. ruduch je tento gen kódován v jádře ve dvou formách – jeden protein (eukaryotického původu) je směřován do cytoplazmy a druhý (původem se sinice) do plastidu. U všech chromalveolát (a nikde jinde) došlo k duplikaci genu cytosolické formy, kdy jedna kopie je posílána do cytoplazmy a druhá do plastidu. Původní plastidová forma ze sinic zanikla. 2) **gen pro FBA** (fruktóza-1,6,-bisfosát aldoláza, také enzym glykolýzy) – podobný scénář. 3) **chlorofyl c** u většiny fotosyntetických chromalveolát. Navzdory zmíněným vzácným evolučním událostem se chromalveoláta neuznávají. Monofylie chromalveolát nebyla nikdy molekulárně podpořena. Ukázalo se, že do příbuznosti těchto linií spadá skupina **Rhizaria**, která ale vůbec ruduchový plastid nemá. Takže Chromalveolata se rozpadly na několik skupin: **SAR, Haptista a Cryptista**.

Když neplatí chromalveolární hypotéza (společný předek chromalveolát získal sekundární červený plastid a poté se diverzifikoval v jednotlivé linie), tak platí **seriální hypotéza**. Ta říká, že na počátku byl skutečně sekundární červený plastid (mohlo by to být ve skrytěnkách, mají ten nukleomorf) a ostatní linie to získaly od sebe navzájem – například haptofyt jej získal od skrytěnky (terciární plastid, ale je redukovaný, že vypadá jako sekundární), podobně stramenopila (kvartérní) a alveoláti (také kvartérní). Tato hypotéza je v **souladu s tím, že chromalveoláta nejsou monofyletickou skupinou**. Ve skutečnosti nevíme přesně, který plastid je jaký – hromadí se však důkazy, že např. peridininový plastid obrněnek, apikoplast nebo plastid haptofyt nejsou sekundární.

Charakteristika superskupiny SAR

Z hlediska globálního ekosystému naší planety jsou v současnosti nejdůležitější skupinami **obrněnky** a **rozsivky**. Jsou **dominantní složkou mořského fytoplanktonu**, jsou primárně mořské (jádro jejich diverzity je v mořích), ale obě se vyskytují i ve sladkovodních ekosystémech. Několik desítek procent primární produkce mořského ekosystému naší planety spočívá v řasách z těchto skupin (mořské ekosystémy tvoří zhruba $\frac{3}{4}$ primární produkce planety).

Divergence na tři linie s primárním plastidem se udála již v prekambriu. Zdá se, že řada organismů z říše SAR před sekundárním rhodoplastem měly ještě sekundární chloroplast, ztratily ho a zachovalo se jen pár genů. Současné rody mají autotrofii odvozenou od ruduchových plastidů, nicméně kromě skrytěnek **nemají fykobiliny**. Skoro u všech se vyvinula schopnost (v evoluci dávno) tvorby **chlorofylu c**. Stramenopila mají navíc fukoxanthin ze skupiny xanthofylů – dodává jim hnědožlutou barvu.

Endosymbiózy

Kořen eukaryotického života

Sekvenováním hlubokomořských vývěrů byly objeveny sekvence **archebakterií**, které mají některé eukaryotické geny, jež poukazují svou komplexitou na predispozici vzniku eukaryot. Skupiny těchto archeí byly pojmenovány podle severských bohů a jsou umístěné v superskupině Asgard, která představuje nejpříbuznější prokaryotickou skupinu eukaryotům. Už v roce 1977 se objevila hypotéza, že eukaryota se vyvinula z archebakterií, ale tehdy se tomu moc nevěřilo.

Endosymbiózy

Primární endosymbióza je událost, při které aerobní pra-eukaryot pohltil pra-sinici, nestrávil ji, ale inkorporoval ji do své buňky. V průběhu evoluce docházelo k postupné redukci sinicového genomu a některé jeho části byly inkorporovány do jádra hostitele. Ze sinice se tak stal **primární plastid**. Při **sekundární endosymbióze** eukaryotický heterotrof pohltil řasu s primárním plastidem. Právě sekundární plastidy mají fotosyntetická Euglenida a Chlorarachniophyta (zelený sekundární plastid, získaný nezávisle) a pravděpodobně i Cryptophyta (červený sekundární plastid). U skupin Cryptophyta a Chlorarachniophyta zůstal zachován tzv. **nukleomorf**, pozůstatek jádra endosymbionta. V rámci skupiny Cercozoa (Rhizaria) došlo relativně nedávno k další primární endosymbióze (*Paulinella chromatophora*).

Na základě **chromalveolární hypotézy** byla vytvořena skupina **Chromalveolata**, která sdružovala Alveolata, Stramenopila, Haptophyta a Cryptophyta do jedné evoluční skupiny. Podle této teorie pocházejí sekundární plastidy ruduchového původu z **jedné endosymbiotické události**, tzn. že jednotlivé linie jej získaly od společného předka. Na druhou stranu by to ale znamenalo, že v mnoha liniích této skupiny by muselo dojít ke ztrátě plastidu (minimálně 10×), a to ještě zcela jistě nejsou známy všechny příbuzné linie a některé už nemohou být objeveny, protože mohly již vymřít. Takže jde o málo pravděpodobný scénář. Dnes převládá názor, že ruduchový plastid mohly chromalveolární linie získat různým způsobem, kdy při tzv. **seriálních endosymbiózách** mohlo docházet k endosymbiózám vyššího řádu. Ochrophyta (fotosyntetická Stramenopila) tak mohou mít terciární plastid, Haptophyta i kvartérní. Neví se ale, kdo byl mezihostitelem (membrány jsou vždy 4, ty vnější jsou homologní s membránami sekundární endosymbiózy). Předpokládá se, že Cryptophyta mají sekundární plastid a u ostatních původ není jistý, proto se jejich plastidy označují pojmem **komplexní (plastidy vyššího řádu)**. Přitom všechny tyto plastidy pochází z jedné sekundární endosymbiózy pra-ruduchy, proto se označují také jako **CASH plastidy** (= Cryptophyta, Alveolata, Stramenopila, Haptophyta; jde však o evolučně nezávislé skupiny). Dnes tedy skupina Chromalveolata neexistuje a byla nahrazena skupinou **SAR**, do které patří Stramenopila, Alveolata a Rhizaria, zatímco Haptophyta a Cryptophyta spadají do odlišných linií, pojmenovaných **Haptista** a **Cryptista** s ne zcela vyjasněným postavením v rámci celého systému. Na některých stromech vychází Haptista blíže k SAR, zatímco Cryptista k Archaeplastida.

Společným znakem linií Cryptophyta, Haptophyta a Ochrophyta je volný přechod **vnější membrány plastidu v endoplasmatické retikulum** a přítomnost **chlorofylu *a* a *c***. **Fukoxanthin** je hnědý pigment ze skupiny xantofylů, který je typický pro skupinu Ochrophyta, ale najdeme jej i u haptofyt. Oproti tomu Cryptophyta fukoxanthin nemají, za to u nich nacházíme fykobiliny (ale ne ve fykobilizomech). Zásobní látkou je u haptofyt i ochrofyt **chrysolaminaran** (β -1,3-glukan), zatímco u cryptofyt škrob (α -1,4,-glukan).

Zajímavé je, že například u rozsivek se v jaderném genomu nachází otisky genů, které jsou charakteristické pro zelené řasy. Je tedy možné, že rozsivky měly původně zeleného endosymbionta a teprve poté získaly ruduchového.

Stramenopila / Heterokontophyta

Stramenopila je velká skupina organismů, která patří do **superskupiny (T)SAR**. Patří sem řada fotoautotrofních linií sdružených do skupiny **Ochrophyta**, ale najdeme zde i heterotrofní skupiny bez plastidu, případně linie, které plastid ztratily a jsou sekundárně heterotrofní. Největší diverzita je popsána u rozsivek, následně u xantofyt a chaluhy.

Základní charakteristika a fylogeneze

Pro skupinu je charakteristické, že bičíkatá stádía (ať už vegetativní nebo rozmnožovací) mají tzv. **stramenopilní bičíky**. Bičíky jsou nestejně dlouhé, tzv. **heterokontní**, delší z bičíků směřuje dopředu, kratší dozadu, a vyrůstají subapikálně. Na delším bičíku vyrůstá po celé jeho délce ve dvou řadách vlášení, tzv. **mastigonemy**, které jsou **tripartitní** – mají bazální část, tubulární část a terminální vlásky. Kratší bičík mastigonemy nemá. Existují ale i výjimky od tohoto schématu, například u centrických rozsivek je zachován jen delší z bičíků. Podobně je tomu u některých zástupců skupiny Pelagophyceae, kde jsou mastigonemy bipartitní (nemají bazální část). U některých druhů Pinguiphyceae je pouze jeden bičík bez vlášení. Přední bičík slouží k pohybu – dělá takové vlnky a díky vlášení zabírá jako pádlo. Druhý z bičíků slouží spíše jako kormidlo.

Heterotrofní skupiny Stramenopil jsou **bazální** a zahrnují bičíkovce s lorikou (Bicosoecida), bičíkovce vytvářející struktury podobné hyfám (Hyphochytriales), bičíkovce/améby vytvářející síť propojených vláken (Labyrinthulomycetes), významné parazity vyšších rostlin a sladkovodních i mořských řas (Oomycetes) a endokomenzály živočichů (Opalinata).

Fotosyntetické linie tvoří monofyletickou skupinu zvanou **Ochrophyta** (Chromophyta), k endosymbiotické události došlo u jejich společného předka. Dále se člení na **Khakista** (Bacillariophyceae, Bolidophyceae), **Hypogyristera** (Pelagophyceae, Dictyochophyceae) a **Chrysista** (Phaeophyceae, Xanthophyceae, Raphidophyceae, Chrysophyceae, Eustigmatophyceae aj.)

Plastid ochrofyty

Současný plastid je **komplexní** a původem pochází z červené linie. Mezihostitelem mohl být například nějaký zástupce Cryptophyceae a plastid by byl pak terciární, ale zatím to není jisté. Plastid obalují **čtyři membrány**, vnitřní dvě jsou sinicové, **vnější membrána kontinuálně navazuje na endoplazmatické retikulum a vnější jadernou membránu**. Na plastidu tedy mohou sedět ribozomy. Zvláštní uspořádání plastidových membrán nacházíme u skupiny Synchronophyceae a Aurearenophyceae (viz příslušné skupiny). U třídy Chrysoparadoxophyceae jsou přítomné jen dvě plastidové membrány.

V plastidech se nachází tzv. **věncová lamela** (*girdle lamella*), která obkružuje obvod chloroplastu. U některých skupin ale chybí, například u všech zástupců Eustigmatophyceae, Synchronophyceae, Aurearenophyceae a u některých druhů Pinguiphyceae a Raphidophyceae. Uvnitř plastidu se nachází thylakoidy tvořící **lamely po trojicích**. Hlavními fotosyntetickými pigmenty jsou **chlorofyl *a* + *c***, ale například u Eustigmatophyceae chlorofyl *c* není. Chlorofyl *c* se liší od ostatní chlorofylů **absencí nepolárního fytolového řetězce**, což jej činí více hydrofilním. Rozlišují se různé typy – *c*₁, *c*₂, *c*₃ a další. Jako doplňkový pigment mají ochrofyty velmi často xantofyl **fukoxantin**, který řasám dodává hnědé až zlatohnědé zbarvení. Nemají jej pouze skupiny Eustigmatophyceae, Xanthophyceae a sladkovodní Raphidophyceae, a proto jsou jejich plastidy zelené. Pyrenoid může, ale nemusí být přítomen. Zásobní látkou je **chrysolaminaran** (β-1,3,-glukan), který se ukládá ve vakuolách, nebo **olejových krůpějích**. Chrysolaminaran na rozdíl od škrobu v reakci s jodem neposkytuje hnědé zbarvení, což lze využít k odlišení zelených řas od eustigmatofyt a různobrvěk.

Zvláštní je, že se v jaderném genomu našly kromě sinicových a ruduchových genů ještě geny charakteristické pro zelené řasy. Existují teorie o tom, že předek ochrofyt měl před ruduchovým plastidem zeleného endosymbionta, na kterého nakonec zanevřel. Možná to ale také získaly laterálním genovým transferem.

Charakteristika a diverzita ochrofyt

U skupiny Ochrophyta se setkáváme s ohromnou **morfologickou, fyziologickou a fylogenetickou diverzitou**. Zástupce najdeme v mořích, v brakické i sladké vodě, ale dokonce v půdním prostředí (hlavně Xanthophyceae a Eustigmatophyceae). Jsou **mikroskopičtí** nebo **makroskopičtí**, stélky chaluh mohou mít i několik desítek metrů. Diverzita typů stélek je rovněž velká – monadoidní, kokální, améboidní, vláknitá nebo parenchymatická. U některých skupin se rovněž setkáváme s tvorbou kolonií. U mnoha linií se vyvinula schopnost **silicifikace**.

Primárně jsou **fotoautotrofní**, ale spousta z nich využívá **mixotrofii**, tzn. organické látky kromě fotosyntézy získává z prostředí, a to jedním ze dvou způsobů: 1) **fagotrofně**, pohlcováním především bakterií (Raphidophyceae, Chrysophyceae – známý je tím zejména *Dinobryon*); 2) **osmotrofně**, tedy příjmem rozpuštěných organických látek (bentické rozsivky, Pelagophyceae). U některých zástupců došlo ke ztrátě fotosyntetické aktivity, zejména ve skupinách Chrysophyceae, Dictyochophyceae nebo Bacillariophyceae. Plastid se v takových případech často zachovává jako **leukoplast**.

Plastidy ochrofyt mohou být kradeny a fungovat jako **kleptoplasty** u organismů ze zcela jiných linií. Například mořský plž *Elysia chlorotica* vysává plastidy z mořského zástupce rodu *Vaucheria* a ty v jeho těle pak po určitou dobu fungují a plž tak nemusí shánět další potravu. Některé obrněnky mají ve svých buňkách **intracelulární endosymbionty** ze skupiny Dictyochophyceae (*Podolampas*) nebo z Pelagophyceae (*Amphisolenia*). U jedné linie obrněnek, Kryptoperidiniaceae, je dokonce přítomen trvale etablovaný plastid původem z rozsivky. Kromě plastidu je zde zachováno i funkční jádro, mitochondrie i endomembránový systém. Této zvláštní asociaci se říká **dinotom**. Velmi výjimečně se ochrophyta stávají **fotobionty** lišejníků, u rodu *Verrucaria* to může být *Heterococcus* ze skupiny Xanthophyceae, nebo *Petroderma* z Phaeophyceae.

Velká diverzita ochrofyt je zejména v mořích, a to jak v litorálu (chaluhy), tak ve fytoplanktonu (rozsivky). Rozsivky jsou velmi důležité z hlediska globální primární produkce a také biogeochemických cyklů.

K vývoji Ochrophyt došlo v průběhu Paleozoika, velká diverzifikace nastala na pomezí triasu a jury v Mezozoiku.

SIII clade

Patří sem velká a velmi významná skupina Bacillariophyceae (rozsivky) a pak méně známé skupiny Bolidophyceae, Dictyochophyceae a Pelagophyceae. Plastidy jsou u této linie typické **stramenopilní** s chlorofylem *a + c*, fukoxanthinem a věncovou lamelou. Xantofylový cyklus je založen na xantofylech **diatoxanthin** a **diadinoxanthin**.

třída: Bolidophyceae

Je to **bazální skupina** v rámci skupiny **Khakista** (Diatomista). Jsou součástí **mořského pikofytoplanktonu**, jejich buňky jsou velmi malé (kolem 1,2 µm), a byly proto dlouho přehlížené. Mají typické **heterokontní bičíky**, na povrchu není žádná buněčná stěna. Plastid je typický **stramenopilní**, obsahuje chlorofyl *a + c* a fukoxantin, pyrenoid je přítomný jen u některých zástupců. Nemají stigma.

Jde o skupinu, která je **příbuzná rozsivkám**. Když se to poprvé zjistilo na základě rekonstrukce fylogeneze, bylo to celkem překvapení, protože rozsivky tvoří křemičité schránky a bičíky mají pouze rozmnožovací stádia centrických rozsivek. Později se sekvenováním zjistilo, že součástí Bolidophyceae je skupina **Parmales**, jejíž zástupci vytváří **křemičité plátky** a **nemají bičíky**, jsou kokální. Dříve patřily do skupiny Chrysophyta, ale ukázalo se, že rod *Bolidomonas* má identickou sekvenci s rodem *Triparma*. Zřejmě jsou to tedy **dvě stádia jednoho organismu**, jedno haploidní, druhé diploidní, které mají zároveň odlišné ekologické nároky. Ploidie různých forem však zatím nebyla zjištěna.

Skupina **Parmales** je součástí mořského **nanoplanktonu** (jsou trochu větší než bičíkovci, ale stále hodně malí: 2–5 µm). Buňky jsou **kokální** bez bičíků. Na povrchu se utváří **křemičité plátky**, které mají různý tvar, ornamentaci a mohou mít i různé výrůstky. Například rod *Tetraparma* má čtyři kulaté a čtyři triradiální plátky. Parmales jsou přítomni ve všech typech oceánů, ale vždy představují minoritní složku fytoplanktonu. Hojnější jsou v **polárních a subpolárních mořích**. *Triparma mediterranea* se nachází jen v povrchových vrstvách Středozemního moře, zatímco v hlubších vrstvách najdeme již jiný druh.

třída: Bacillariophyceae (rozsivky)

Rozsivky jsou obrovskou skupinou jednobuněčných organismů, pro něž je charakteristická křemičitá schránka různých velikostí a tvarů. Jsou to **ubikvitní** organismy, můžeme je najít ve všech možných habitatech. Jsou **sladkovodní, brakické i mořské**, buď součástí **bentosu** nebo **planktonu**. Mohou být i **semiterestrické**, rostou například na smáčených stěnách nebo mezi lístky mechu. **Extremofilní** rozsivky najdeme i v termálních pramenech, hypersalinních jezerech nebo přichycené k mořskému ledu, kde na kontaktu s mořskou vodou vytváří nápadné hnědé nároty. Jsou samostatně žijící jako **jednotlivé buňky**, nebo tvoří **kolonie** různého tvaru, které reflektují podmínky prostředí (určitý typ kolonie se nachází ve vodním sloupci a jiný typ bude výhodný pro přisedlý způsobu života). V ojedinělých případech vstupují rozsivky do **endosymbióz** a některé jsou dokonce **parazitické**.

Bičíkatá stádia jsou přítomná jen u **samých gamet centrických rozsivek**, které mají oogamické pohlavní rozmnožování. Buněčná stěna rozsivek je **silicifikovaná** a říká se jí **frustula** (téka). Skládá se ze dvou částí, které do sebe zapadají jako Petriho misky. Miskám se říká **valvy**, horní je **epivalva**, ta je vždy větší než spodní **hypovalva**. Vzájemně jsou spojené pomocí **pásků** (*girdle bands*), které mohou mít více vrstev (schránka pak může být i poměrně vysoká), a společně s miskami tvoří horní **epitéku**, resp. dolní **hypotéku**. Na rozsivku je tedy možné se dívat jak z její **valvární** strany, tak z **pleurální**, (tzn. ze strany), což je velmi důležité si uvědomit při determinaci rozsivek. Křemičitá schránka je pro

rozsivky nezbytná, pouze endosymbiotické rozsivky frustulu nemají vyvinutou. Vedle toho je ještě zvláštní rod *Phaeodactylum*, který může za určitých podmínek vytvářet i organickou buněčnou stěnu.

Klasifikace a systematika rozsivek

Tradičně jsou rozsivky členěny na 1) **centrické** a 2) **penátní**. **Centrické** se dále dělí na **radiální**, které mají póry/perforace na frustule organizované kolem jednoho centrálního bodu (paprscitá symetrie), a **bi-/multipolární** rozsivky, jež mají těchto bodů více (více os symetrie). **Penátní** mají póry na schránce uspořádané symetricky podle podélné osy buňky (bilaterální symetrie). Podle přítomnosti raphe se dále rozlišují na **arafidní** a **rafidní** penátní rozsivky.

Radiální centrické rozsivky představují **nejstarší skupinu rozsivek**, ze které se pak vyvinuly **polární centrické**. Většina diverzity centrických rozsivek je v **mořském fytoplanktonu**, kde se předpokládá, že rozsivky také vznikly (v mělkých šelfových mořích). Pohlavní rozmnožování u nich je **oogamické**. Následoval vznik **penátních arafidních** rozsivek, z jejichž jedné linie se odvětvily **penátní rafidní**. Jejich drtivá diverzita je v **bentosu**. Zaujímají zároveň největší diverzitu v rámci rozsivek, což může být dané schopností aktivního pohybu pomocí rafe, a také tím, že bentos je v porovnání s pelagiálem více heterogenním prostředím a může tedy u této skupiny probíhat speciace rychleji. Pohlavní rozmnožování je u penátních rozsivek převážně **izogamické**, ale neplatí to bez výjimky. **Centrické** a **arafidní** penátní rozsivky mají v buňkách **více diskovitých plastidů**, **rafidní penátní** mají **jeden nebo dva** velké plastidy rozprostřené do plochy.

Molekulární data ukazují, že **centrické rozsivky** jsou skutečně **nejpůvodnější**. Avšak vzájemné vztahy mezi centrickými radiálními, polárními a penátními rozsivkami stále zůstávají nejasné.

Na rekonstrukce fylogeneze má velký vliv nedostatečné zastoupení různě starých evolučních linií, což je částečně zapříčiněno i vymřením linií centrických rozsivek. Ukazuje se, že radiální centrické i polární centrické rozsivky jsou parafyletická podobně jako penátní arafidní. Pouze **rafidní rozsivky** se ukazují být **monofyletické** a vznikly z jedné linie arafidních.

Také se ukazuje, že do skupiny polárních rozsivek patří i některé radiální, například rod *Thalassiosira*, který je hodně diverzifikovaný, nebo terestrický rod *Orthoseira*. Další zvláštností jsou *Rhizosolenia* a *Urosolenia*, které bývaly na základě podobné morfologie řazené do jednoho rodu, ale *Rhizosolenia* je mořská a *Urosolenia* sladkovodní. Molekulární fylogenetika ukázala, že *Rhizosolenia* patří mezi centrické radiální rozsivky a *Urosolenia* polární. Dalším takovým případem je rod *Toxarium*, který spadá mezi polární rozsivky, ale podle tradiční morfologie byl považován za penátní arafidní rozsivku. Bývá připojen k substrátu stopkou, což je typické právě pro arafidní rozsivky, a pohlavně se rozmnožuje anizogamii.

Diverzita rozsivek

Diverzita rozsivek je velká a populace se často vyskytují ve **velkých abundancích**. Je to druhově nejbohatší skupina autotrofních řas a jedna z nejbohatších skupin protist. Rozsivky se od sebe liší především strukturou frustuly – celkovým tvarem, velikostí, perforacemi, výrůstky a jinými strukturami. Variabilita je rovněž patrná v organizaci organel, počtu a tvaru plastidů nebo poloze jádra vůči symetrii schránek. Různorodé jsou rovněž v typu pohlavního rozmnožování.

V současnosti je známo několik set rodů a více než 60 000 druhů včetně fosilních. Díky křemičité schránce se zachovávají dobře v sedimentech, a tak víme, že spoustu druhů je již vymřelých, včetně celých čeledí. Máme také ponětí o rodech s velmi obskurními strukturami na frustulách. Recentních druhů je asi 10 000, ale spoustu jich ještě pravděpodobně nebylo objeveno. Odhad pomocí **polyfázického přístupu**, který integruje morfologii, ekologii, DNA sekvence i pohlavní kompatibilitu, je 100 000 až 200 000 druhů, přičemž většina odhadované diverzity je v bentických penátních rozsivkách. Málo prozkoumané jsou rozsivky s malými buňkami, mořské bentické habitaty a také asijské regiony. Genetická data rovněž často poukazují na **kryptickou diverzitu**, tzn. že druhy

vypadají velmi podobně, ale geneticky jsou od sebe diverzifikované. Poměrně intenzivně je v tomto ohledu studovaný komplex druhů *Sellaphora pupula*.

Evoluční historie rozsivek

Odhady na základě molekulárních hodin ukazují na **vznik rozsivek v období triasu** (250 milionů let), na druhou stranu nejstarší dobře zachované **fosílie** pochází až z doby časně **jury** (190 milionů let). Při masovém vymírání na konci křídly (65 milionů let) vymřelo asi 85 % všech druhů, ale rozsivky se vymírání téměř nedotklo. Největší diverzity dosáhly rozsivky na rozhraní eocénu a oligocénu (30 milionů let). Radiální centrické se poprvé objevily v juře, multipolární centrické v rané křídě a penátní se objevují až v pozdní křídě. V období druhohor se staly důležitou součástí fytoplanktonu rozsivky, kokolitky a obrněnky. Díky jejichž činnosti došlo postupně ke snížení koncentrace CO₂ až na současnou hladinu.

U druhů *Thalassiosira pseudonana* (radiální centrická) a *Phaeodactylum tricornutum* (rafidní penátní) je znám celý genom, který odhalil unikátní kombinace genů a metabolické dráhy (například kompletní cyklus močoviny). Přestože tyto dva druhy dělí zhruba 90 milionů let, jsou jejich genomy tak odlišné jako například genomy savců a ryb.

Výživa rozsivek

Rosivky jsou primárně **fotosyntetické**, ale některé mohou být **mixotrofní**, tzn. že získávají látky také **osmotrofním** způsobem. To je častý jev u bentických druhů, které se mohou dostat do hlubších vrstev sedimentu, kde není dostatek fotosyntetického záření. Pár zástupců jsou dokonce **obligátní heterotrofové**, kteří nefotosyntetizují, ale stále nesou bezbarvý (apochlorotický) plastid. Stalo se tak pouze v jedné linii rodu *Nitzschia*. Tito zástupci se vyskytují například v mangrovech nebo na rozkládajících se makrofasách, což představuje významný zdroj živin.

Zajímavé je, že rozsivky jsou schopné využívat močovinu jako zdroj dusíku. Mají totiž **kompletní cyklus močoviny**, který pravděpodobně získal předek rozsivek horizontálním genovým transferem.

Plastidy rozsivek

Plastidy rozsivek jsou **typické stramenopilní**, mají čtyři obalové membrány s věncovou lamelou a stromatálními thylakoidy, které vytváří lamely po trojicích. Fotosyntetické pigmenty jsou **chlorofyl a + c**, β -karoten a xantofyly **fukoxanthin**, **diatoxanthin** a **diadinoxanthin**. Centrické a arafidní rozsivky mají větší počet menších diskovitých plastidů na periferii, zatímco uprostřed je velká vakuola. U penátních raphidních rozsivek jsou plastidy dva nebo jeden, který je členitý. V plastidech bývá přítomen **pyrenoid**.

Zásobní látkou je **chrysolaminaran** (β -1,3-glukan) nebo **olejové krůpěje**. Některé rozsivky vytváří granule **volutinu**, které jsou složené z polymerovaného fosfátu.

Rafe a pohyb rozsivek

Penátní rafidní rozsivky mají ve své schránce podlouhlou štěrbinu zvanou **rafe**. Ta nejčastěji probíhá středem valvy a uprostřed je přerušena ztlustlinou zvanou centrální nodulus, na koncích jsou pak terminální noduly. Rafe je směrem dovnitř schránky esíčkovitě prohnuté kvůli kompaktnosti frustuly. U některých rozsivek je přítomno tzv. **kanálkové rafe**, kde je štěrbina schovaná do kanálku probíhajícího na kraji schránky (*Nitzschia*, *Hantzschia*) nebo kolem dokola celé frustuly (*Surirella*, *Campylodiscus*). Kanálek je zpevněný křemičitými můstky, kterým se říká fibuly. U některých arafidních rozsivek je přítomno tzv. **pseudorafe**, střední část je bez štěrbiny a ornamentace (*Diatoma*).

Většina penátních rozsivek je **birafidních**, tzn. rafe je na obou valvách, ale jsou i druhy **monorafidní**, které mají rafe přítomné jen na jedné valvě.

Skrz rafe dochází k **vylučování slizu**, který je složen z polysacharidů. Sliz je přes transmembránové proteiny vázán na proteiny asociované s aktinovými mikrofilamenty, jejichž stahy v cytoplazmě se přenáší na podklad, po němž buňka leze (**klouzavý pohyb**, gliding). Je to poměrně rychlý pohyb, ale celkem chaotický, rozsivka se často při něm zastavuje a vrací. Díky pohybu mohou **bentické druhy vertikálně migrovat** a hledat optimální světelné podmínky, zdroje živin a kompatibilního partnera pro pohlavní rozmnožování. Charakter pohybu odpovídá typu rafe – rozsivka s kanálkovým rafe se pohybuje jinak než *Navicula*, jež má rafe středové. Arafidní penátní a centrické rozsivky nemají rafe, sliz vylučují skrz speciální póry. Jejich pohyb ale není tak akční jako u rafidních, centrické rozsivky se při pohybu zároveň i otáčejí, ale není to vlastně moc efektivní. Rozsivky jsou rovněž schopné se pomocí slizu překlopit se na stranu, na kterou potřebují.

Velmi zvláštním typem pohybu, který není asociovaný s podkladem, nalezneme u rafidní rozsivky *Bacillaria paradoxa*. Vytváří kolonie ve společném slizu, která se pohybuje tím, že se jednotlivé buňky posouvají po sobě navzájem jako skládací metr.

Vegetativní rozmnožování rozsivek

Životní cyklus je **diplontní**, haploidní jsou pouze gamety. Rozmnožování probíhá prostým rozdělením buňky ve dvě dceřiné, z nichž každá zdědí jednu z mateřských valv a druhou si musí **vytvořit podle předlohy**. Zděděná část schránky se vždy stává epitékou a **syntetizuje se menší hypotéka**. Zákonitě tak dochází k tomu, že se část populace buněk postupně zmenšuje – přibývá více těch, které mají menší schránku. Navíc mateřská epitéka může být použita jako matrice jen několikrát, proto velké rozsivky mizí z populace. Zmenšování buněk se neděje proporcčně, šířka zůstává víceméně podobná, ale délka se hodně mění. **K obnově maximální velikosti slouží většinou pohlavní rozmnožování.**

Při dělení se buňka obalí **vrstvou ochranného slizu**. Dojde k oddálení obou částí frustuly, rozdělení jádra a invaginaci plasmatické membrány, která rozdělí buňky ve dvě dceřiné. Pod membránou dochází k **fúzi SDV váčků** (z angl. *silica deposition vesicle*) odvozených z diktyozomů Golgiho aparátu v jeden velký váček, ve kterém dochází k postupné silicifikaci a vzniká tzv. **silikalema**. Hotová schránka obalená membránou je následně **exocytována na povrch**, vnitřní membrána silikalemy se stane plasmatickou membránou a původní plasmatická membrána a vnější membrána silikalemy je ztracena. Dceřiné buňky se od sebe oddělí a posléze dojde ještě k vytvoření bočních pásků v samostatných SDV váčcích.

Buněčná stěna rozsivek a její formace

Buněčná stěna je **silicifikovaná**, tzn. je složená z amorfního oxidu křemičitého (opálu). Někdy kromě křemíku může být přítomný v malém množství hliník, mangan, železo nebo titan. Biosilicifikace je vázaná jen na dělení buněk, kdy si buňky **dovytvářejí menší ze schránek**. Po vytvoření schránka nemění svůj tvar ani velikost. Rozsivky jsou **bytotně vázané na přítomnost křemíku** (na rozdíl od zlatívek), bez něj se nemohou dělit a postupně mizí z populace. Nedokážou vytvářet žádnou prozatímní schránku.

Křemík ve formě nerozpustného oxidu křemičitého patří k nejrozšířenějším prvkům na Zemi. Rozsivky však přijímají křemík v jeho **rozpustné formě** jako **kyselinu orthokřemičitou** Si(OH)_4 , která je v porovnání s nerozpustnou formou mnohem vzácnější. Příjem této formy je realizován aktivním transportem a je vázaný jen na proces **dělení buněk**. V kyselých SDV váčcích se nachází peptidy zvané **silaffiny**, které způsobují **precipitaci** kyseliny orthokřemičité do formy **křemičitých nanosfér** (malých kuliček o průměru 30-50 nm). Frustula tedy není jednolitá, ale je tvořená z velmi malých kuliček oxidu křemičitého. Existují různé typy těchto peptidů (s odlišným polyaminovým

řetězcem) a také produkují různé velké částice. Jsou i druhově specifické. Jejich přítomnost pak určuje výslednou ornamentaci frustuly.

Vyšší koncentrace těžkých kovů mohou být zodpovědné za **teratologické (malformované) frustuly**, což lze využít při **bioindikaci**. Těžké kovy kompetují s křemíkem a ostatními kovy a integrují se do struktury schránky. Narušená může být jen ornamentace nebo i celkový tvar. Vzhledem k tomu, že při dělení buněk slouží jedna ze schránek jako matrice pro druhou, bude mít i ona stejný (malformovaný) tvar. Tak to se to může projevit ve většině buněk v populaci.

Frustuly rozsivek jsou **perforované kvůli výměně živin, plynů a jiných látek**. Perforace jsou různě složité, od jednoduchých pórů po komůrky, které jsou až na svém dně perforovány jako sítko. Pórům (komůrkám) se říká **areoly**, u penátních rozsivek jsou často sdružené do proužků, tzv. **strií**, které mohou být opticky zdánlivě celistvé. Perforace jsou různě veliké a vykazují určité vzorce, které jsou důležité v definování taxonů. Další **specializované póry slouží k vylučování slizu**, často se nacházejí na apexu buňky. Sliz slouží například k přichytávání k substrátu pomocí různě vyvinutých stopek. Může také spojovat buňky v rámci kolonie (*Melosira*) vedle chitinových vláken (*Thalassiosira*) a křemčitých výrůstků (*Aulacoseira*), které do sebe zapadají jako zámek a klíč.

Při silicifikaci u penátních rozsivek dochází k formaci nejdříve primární strany a až poté sekundární strany valvy. Tyto strany se dají rozlišit ve světelném mikroskopu tak, že apikální konce rafe míří ve většině případů na sekundární stranu. Na sekundární straně také napojováním ramen vznikají různé nepřesnosti, například propojení sousedních strií (tzv. Voigt discontinuity). U centrických rozsivek se formuje vždy prstenec, od kterého probíhá silicifikace v radiálně vybíhajících žebrech. U jiných dochází k silicifikaci od okraje ke středu nebo uniformně po celé valvě.

Při vzniku frustuly se na jejím povrchu formuje pomocí glykoproteinů zvaných **frustuliny** organický povlak (diatopenin), který slouží jako **ochrana před rozkladem**. Mrtvé schránky tento povlak ztrácí a snáze podléhají mikrobiální degradaci.

Pohlavní rozmnožování rozsivek

Jako **kritická velikost** pro pohlavní rozmnožování se udává **1/3 maximální velikosti** buněk.

Při pohlavním rozmnožování (**auxosporulaci**) dochází k meióze a tvorbě gamet, jejich splynutí a vzniku zygoty, která nabývá na velikosti. Říká se jí **auxospora**, ale nejde o klidové stádium. Z ní pak vznikne tzv. **iniciální buňka**, která má **maximální velikost schránky** konkrétního druhu v životním cyklu, ale ještě nemá definitivní tvar. Jejím dělením pak vznikají normální vegetativní buňky. Pokud rozsivka po zmenšení na tzv. kritickou velikost nenajde včas svého kompatibilního partnera pro pohlavní rozmnožování, tak se vegetativně dále dělí, ale posléze je již tak malá, že pohlavního procesu nebude schopná a z populace vymizí. Auxospora může vznikat i nepohlavně, fúzí gamet v rámci jednoho jedince.

Podle některých studií závisí auxosporulace na podmínkách prostředí (koncentrace dusíku, křemíku, množství světla). Někdy je pohlavní rozmnožování synchronní v rámci celého rybníka a po zbytek roku k auxosporulaci nedochází. Podle jiné hypotézy mají rozsivky vnitřní hodiny, které jsou reakcí na dlouhodobě působící podmínky prostředí a pohlavní proces je možné načasovat díky střídání fází pomalejšího a rychlejšího růstu, kdy tak lze v určitém období dosáhnout ideální velikosti buněk pro pohlavní rozmnožování (je nicméně možné že určitou roli hrají biotické interakce jako je predace, parazitismus a alelopatie).

1) Centrické rozsivky

Pohlavní rozmnožování je **oogamické**, samčí buňky produkují až stovku **jednobičkatých spermatozoidů**, samičí vytvářejí jednu až dvě nepohyblivé vaječné buňky. Po oplození vzniká auxospora a z ní iniciální buňka. Spermatozoidy mají **jeden bičík s tripartitními mastigonemy**, ale

jeho vnitřní struktura je pozměněná – nemá centrální pár mikrotubulů a periferní mikrotubuly jsou v doubletech namísto tripletů. V jejich cytoplasmě se nachází plastidy. **Auxospory radiálních rozsivek** jsou **kulaté a pokryté křemičitými šupinami**, chrání ji, ale zároveň jí nebrání ve zvětšování velikosti. U **multipolárních rozsivek** je auxospora z počátku sférická, ale se mění její tvar a již **připomíná svým tvarem vegetativní buňku**. Zčásti je krytá **křemičitými šupinami** a zčásti **křemičitými pásky**, kterým se říká **properizonium**. Většina centrických rozsivek je homothalická.

2) Penátní rozsivky

Pohlavní rozmnožování je u většiny **arafidních** rozsivek **izogamické** a jako gamety zde vystupují **haploidní protoplasty**. Kompatibilní partneři se dostanou do bezprostřední blízkosti, obalí se společným slizem a dojde k meiotickému dělení. Některá jádra zanikají, jiná zůstávají. Následně dojde k reorganizaci protoplastu a přesunu protoplastu s jádrem z jedné schránky do druhé, kde dojde ke karyogamii. U některých druhů, kde se zachovávají po meióze dvě jádra, dojde k přelití zbývající části protoplastu s druhým jádrem do první schránky, kde pak vznikne druhá auxospora. Auxospory penátních rozsivek jsou protáhlé a kryté **příčnými křemičitými pásky** v několika vrstvách. Zde se jim říká **perizonium**. Z auxospory pak vzniká iniciální buňka, jejímž dělením již vzniká klasická vegetativní buňka. U **arafidních** rozsivek je pohlavní rozmnožování **anizogamické**, je zde **pohyblivá améboidní gameta**, která nemá bičík, ale jakési výběžky, pomocí kterých se pohybuje, a **nepohyblivá oosféra**. Většina penátních rozsivek je heterothalická. Pohlavní rozmnožování je řízené feromony, které jsou různých typů. Poprvé to bylo ukázáno na arafidní rozsivce rodu *Pseudostaurosira*. Některé z feromonů indukují gametogenezi u samčích buněk, jiné u samičích a další pak atrahují samčí gametu k vaječné buňce.

Odolná stádia rozsivek

Pro přežití nepříznivých podmínek prostředí (vyšší tlak predátorů, nedostatek křemíku) vytvářejí rozsivky dva typy odpočívajících stádií: 1) **odpočívající spory** a 2) **odpočívající buňky**.

Odpočívající spory jsou **morfologicky zcela odlišné** od vegetativních buněk – mají jinou ornamentaci, výrůstky atp. Jsou často **hodně silicifikované**, čímž snadno klesají ke dnu, kde jejich dormance probíhá. Jsou málo vakuolizované a bohaté na zásobní látky. Rozlišují se na exogenní, semiendogenní a endogenní podle toho, jestli je spora uzavřená ve frustule, či ne (semiendogenní jsou uzavřené jen v hypovalvě). Po přečkání nepříznivých podmínek se excystují, **obnoví se jejich velikost na maximální možnou** a vstoupí do vegetativní fáze. Odpočívající spory jsou častější u **mořských zástupců centrických rozsivek**, ale najdeme je i u některých sladkovodních, a dokonce pár penátních (například *Eunotia*, *Craticula*). Do vodního sloupce se pak dostávají mícháním vodního sloupce nebo prouděním vody, v hlubokých vrstvách oceánu se neuplatní.

Odpočívající buňky připomínají vnější morfologii vegetativní buňky, jejich protoplast je kondenzovaný, plastidy se shromažďují kolem jádra a valvy mohou být více silicifikované. Celková fyziologická aktivita je utlumená. Je to spíš **dočasná strategie k přežití** nepříznivých podmínek (například vysychání nebo zamrzání), kdežto spory vydrží v sedimentech i desítky let. Důležité jsou zejména u **aeroterestrických rozsivek**, které jsou často vystavovány desikaci a zamrzání. Vytváří je rovněž sladkovodní, planktonní arafidní a některé centrické rozsivky.

Velikost buněk jako významný ekologický faktor

Některé rozsivky jsou schopné svoji **velikost náhle zmenšit**. Při vegetativním dělení si epitéka vytvoří mnohem menší hypotéku. Může to být výhodně například při poškození schránky nebo v podmínkách, kde je nedostatek živin. Menší buňky mají větší poměr povrchu ku objemu, protože objem roste s třetí mocninou a povrch s druhou. Poměr je kriticky důležitý při příjmu živin – **čím větší je poměr S:V, tím snáz organismus přijímá živiny**. Současně se tím rozsivka přiblíží k tvorbě

pohlavního rozmnožování, které může nahradit stávající poškozenou schránku. Jiné rozsivky se mohou během svého životní cyklu dokonce zvětšovat (především v šířce schránek), nebo alespoň zůstat stejné, a to díky flexibilitě bočních pásků.

Rozsivky mají možnost být v prostředí zastoupené buňkami zahrnující celou škálu velikostí. Je pravděpodobné, že nějaká z velikostních frakcí bude lépe adaptovaná na prostředí než v tu chvíli řada jejích kompetitorů. Za některých podmínek bude výhodné být malý, například v prostředí s nízkou dostupností živin, zatímco v přítomnosti predátorů je výhodnější mít buňky velké. Tato velká velikostní škála umožňuje rozsivkám **obsazovat řadu nik**.

Ekologie planktonních rozsivek

Mořské planktonní rozsivky se vyskytují ve velkém rozsahu velikostí – od 3-5 μm po 30 až 600 μm v průměru a oproti sladkovodním mají větší průměrné objemy buněk. Mořské rozsivky jsou **mnohem starší**, ale zároveň je u nich **speciace i extinkce pomalejší**, zatímco u sladkovodních rozsivek je speciace rychlá, podobně i extinkce. Zároveň diverzita penátních rozsivek je mnohem vyšší a jsou převážně bentické.

Sezónní dynamika

Planktonní rozsivky, sladkovodní i mořské, jsou význačné **velkou sezónní dynamikou v abundancích**, která v bentosu není tak znatelná. Je to dané především rozdíly teplot v průběhu roku. Ve sladkovodním prostředí **dominují** rozsivky hlavně **v časném jaře**, kdy využívají živiny, které se dostaly do vodního sloupce ze sedimentů během jarního míchání. Tím, jak se v temperatuře během jara ochladí celý vodní sloupec na stejnou teplotu, je umožněno jeho promíchání až do spodních vrstev sedimentů, odkud se dostanou živiny znovu do horních vrstev, kde jsou přístupné vodním organismům včetně řas. **Po jarním maximu rozsivek ubývá**, protože jejich **dělení je limitované křemíkem**. V létě dochází ke stratifikaci vodního sloupce, míchá se jen horní vrstva. Toho využívají jiné organismy – zelené řasy a následně v pozdním létě sinice. Podzimní maximum je menší, opět způsobeno mícháním většiny vodního sloupce a zase jsou obnoveny živiny, zejména křemík. Během **podzimu**, kdy se začne ochlazovat, se znovu promíchává vodní sloupec a **rozsivky mají své druhé maximum**, ale v porovnání s jarním už není tak vysoké. Během zimy je dostatek živin pro růst, ale hlavní limitace fytoplanktonu je nedostatkem světla. Mícháním se řasy dostávají z eufotické vrstvy, kde nemohou růst.

Dalšími zdroji živin může být například v příbřežích oblastech **upwelling** nebo **mikrobiální smyčka**, která je důležitá zejména pro křemík. Bakterie křemík rozloží na jednotky, které jsou zpátky využitelné planktonem.

Sedimentace a přizpůsobení

Protože mají rozsivky buněčnou stěnu postavenou z křemíku, mají **pozitivní klesavost**, nevznáší se ve vodním sloupci. Spoustu rozsivek se v eufotické vrstvě udržuje jen díky větru a vodním proudům, ale některé se klesání cíleně brání, například tvorbou kolonií nebo různých výběžků. Všechny tyto adaptace vznikly v evoluci několikrát nezávisle na sobě.

U některých větších mořských zástupců vyplňuje buňku **velká vakuola**, ve které dochází k **aktivní výměně těžkých iontů za lehčí** (například dvojmocné ionty za jednomocné). Buňka je tak schopná aktivně regulovat svoji pozici ve vodním sloupci. Mezi takové rozsivky patří například *Coscinodiscus* nebo *Ethmodiscus*.

Rozsivky mohou vzdorovat sedimentaci také **tvorbou kolonií** různého tvaru. Mořský rod *Chaetoceros* může mít buňky, které jsou opatřené četnými výběžky (tzv. séty), v kolonii **spirálovitě stočené**. Podobně sladkovodní *Aulacoseira* může vytvářet spirální řetězce. Sladkovodní *Asterionella* má buňky uspořádané do **hvězdčovitých kolonií**, podobně to má i mořský rod *Asterionellopsis*. Sladkovodní *Fragilaria crotonensis* má **pásovité kolonie**, kde se buňky vzájemně dotýkají jen ve středové části, zatímco mezi výběžky jsou mezery. Tento tvar kolonie se ukázal i experimentálně jako velmi dobrou adaptaci proti sedimentaci. *Rhizosolenia* může být samostatná buňka nebo pospojovaná s dalšími. Je to mořský rod, který vytváří **velmi dlouhé a jehlicovité** buňky. Spojení do kolonií probíhá tak, že

po rozdělení buněk se již od sebe neoddělí a zůstávají spolu spojené. Jiné rozsivky se spojují do **kolonií pomocí chitinových fibril**, jako například *Thalassiosira*, kde fibrily prochází středem frustuly, nebo *Skeletonema*, u které jsou buňky spojené více výběžky. Je to velmi robustní propojení, zatímco buňky v kolonii *Asterionella* jsou spojené jen slizovitými polštářky.

Rod *Stephanodiscus* vytváří různé **chitinózní výběžky** zabraňující klesání. Některé rozsivky jsou záměrně **málo silicifikované**, například *Chaetoceros* nebo *Rhizosolenia* (snadno se lámou), čímž se ještě zmenšuje jejich sinking rate. Vznášivost může být **regulována** rovněž **velikostí buněk**, menší buňky klesají pomaleji než větší. Více silicifikované buňky klesají rychleji ke dnu, což je výhodné pro odpočívající cysty, které přežívají nepříznivé podmínky v sedimentu. Zároveň napadené rozsivky klesají rychleji než neinfikované, čímž se omezuje šíření patogenu v populaci.

Mořský plankton

Rosivky jsou velmi úspěšně organismy, a to nejen z hlediska počtu druhů, ale také z hlediska množství biomasy a primární produkce. V mořském prostředí mohou být zodpovědné až **za 20 % globální fotosyntetické fixace uhlíku**, což je dokonce více než všechny terestrické ekosystémy dohromady. **Z celkové produkce mořským fytoplanktonem to činí až 50 %**. Biomasa ale není tolik vidět, protože má **velký obrat** – buňky rozsivek jsou rychle sežrané, nezůstávají tedy jako akumulovaná odumřelá biomasa. Vedle toho jsou rozsivky a jiný fytoplankton také významným producentem kyslíku.

Diverzita a abundance mořských rozsivek je nejvyšší **v chladných oblastech**, například kolem Antarktidy a v příbřežních oblastech, kde dochází k **upwellingu**, tzn. místech, kde se studená voda s živinami dostává do povrchových vrstev. Ke svému životu potřebují zejména **dostatek křemíku** a také **železa**, což je limitující prvek pro všechny řasy, ale některé druhy rozsivek žijících ve vodách otevřeného oceánu jsou schopné nedostatek železa kompenzovat. Zejména v Jižním oceánu kolem Antarktidy, kde jsou abundance rozsivek nejvyšší, dochází k intenzivní sedimentaci křemičitých schránek na mořské dno. V minulých geologických obdobích (posledních 150 milionů let) tímto způsobem došlo ke vzniku **velkých ložisek diatomitu (křemeliny)**, která mohou mít i několikakilometrové rozlohy a 200 metrů v tloušťce. K největšímu ukládání docházelo právě **během kříd**. Ložiska jsou známá například z Číny, Kalifornie, v Česku je křemelina na Třeboňsku nebo v Soosu. Křemelina může být tvořena sladkovodními i mořským zástupci, jejich identifikace je ale v mnoha případech těžká, schránky jsou často poškozené, ale v některých případech to lze. Může se tím usuzovat na dávné geologické změny nebo se křemelina sama přímo používá pro filtrování kapalin (například piva, je to hodně porézní materiál), jako jemný leštící materiál kovů nebo se přidává do zubních past jako abrasivum.

V současnosti rozsivky zcela **dominují mořskému cyklu křemíku**. V prvohorách využívaly křemík převážně křemičité houby a mřížovci. Jejich diverzita a abundance však významně poklesla při velkém vymírání na konci permu a nahradily je v tomto ohledu rozsivky.

Některé mořské rozsivky mohou vytvářet i **vodní květy**, které mohou být pro ostatní organismy **toxické**. Patří mezi ně zhruba 1/3 druhů rodu *Pseudo-nitzschia* a jeden druh rodu *Nitzschia*, které produkují neurotoxin **kyselinou domoovou**. Ta primárně slouží jako signální molekula mezi buňkami a také uvnitř buněk. Při spásání se kyselina z buněk uvolňuje a akumuluje se především v měkkýších jako jsou slávky nebo ústřice nebo korýších, kteří filtrují fytoplankton a jež jsou proti tomuto toxinu odolné. Při jejich pozření však nastává u savců včetně člověka otrava zvaná **amnesic shellfish poisoning (ASP)**, která se projevuje ztrátami krátkodobé paměti a může dokonce končit při vyšších dávkách i smrtí. Navíc je tato látka termostabilní, takže při tepelném zpracování se nedegraduje. Proto je sledování kyseliny domoové v mase mořských živočichů od roku 1990 pod trvalou kontrolou státních orgánů v USA i Kanadě (podobně jako například saxitoxin a další). Za maximálně přípustné množství kyseliny domoové se považuje 20 mg tohoto toxinu v 1 kg masa mořských živočichů. Kyselina domoová je trikarboxylová kyselina, která je **podobná** svou chemickou strukturou

aminokyselině glutamát, jež slouží v mozku jako neurotransmiter aktivující glutamátové receptory. Kyselina domoová vystupuje jako **analog** tohoto **neurotransmiteru** s mnohem vyšší afinitou k receptorům, což při intoxikaci vede k nadměrné stimulaci receptorů. Vysoká koncentrace vápenatých iontů vstoupí do buňky a aktivuje řadu enzymů, které poškozují buněčné struktury. Výsledkem je pak **poškození neuronů**, a to zejména v oblasti hipokampu, což pak má za následky zmíněné poruchy krátkodobé paměti. V současné době neexistuje žádný protijed.

Symptomy otravy kyselinou domoovou se objevují nejdříve 30 minut a nejpozději 24 hodin po konzumaci toxických mořských živočichů, v závislosti na množství zkonsumovaného jedu. Lehká až středně těžká intoxikace se vyznačuje zvracením, průjmami, křečemi v žaludku, bolestmi hlavy, závratí a zmateností a symptomy zpravidla odeznívají do 24 hodin, kdy se objeví první příznaky. Těžké intoxikace se projevují silnou dušností, záchvaty křečí a bezvědomím a u starších či jinak oslabených osob může nastat smrt do 48 hodin po objevení se prvních příznaků. U části intoxikovaných, kteří přežijí, se objevuje trvalá porucha krátkodobé (pracovní) paměti, připomínající Alzheimerovu chorobu. V tomto směru se intoxikace kyselinou domoovou liší od všech ostatních intoxikací jinými mořskými toxiny. Otravy tímto druhem toxinu se staly i inspirací pro různé detektivní příběhy.

Krátká historie ASP (<https://biology.estranky.cz/clanky/biochemie/kyselina-domoova.html>)

Do podvědomí veřejnosti se ASP dostala v listopadu roku 1987, když bylo postiženo akutní intoxikací 156 lidí poté, co konzumovali slávku jedlou (*Mytilus edulis* L.) v jedné restauraci v Zálivu Sv. Vavřince. Tito měkkýši pocházeli z umělého chovu na Ostrově Prince Edwarda. Téměř 20 lidí muselo být hospitalizováno a tři starší pacienti na následky intoxikace zemřeli. Tragickým symptomem intoxikace byla destrukce krátkodobé paměti u 107 pacientů, kteří přežili. Nepamatovali si nic, co se stalo po intoxikaci. Někteří nepoznávali své dřívější známé a příbuzné. Ztráta krátkodobé paměti trvala několik let a u dvanácti intoxikovaných byla trvalá. Takovéto neurologické poškození po otravě jídlem nebylo do té doby pozorováno, proto do pátrání po toxinu s tak mimořádným biologickým účinkem bylo zapojeno mnoho mořských biologů a chemiků. Identifikace nebyla snadná, ale nakonec se podařila a jako původce této mysteriózní intoxikace byla identifikována kyselina domoová.

Zdá se, že zvýšené hladiny kyseliny domoové jsou zodpovědné i za smrt velkého množství pelikánů hnědých a kormoránů Brandtových v roce 1991 u Santa Cruz a nejméně 62 lvounů hřivnatých v roce 1998 v zálivu Monterey.

Zajímavé také je, že kyselina domoová byla nalezena již dříve v mořské rudiše *Chondria armata*, jejíž extrakt je po staletí využíván v Japonsku jako osvědčený prostředek proti škůlkům. Protože však množství kyseliny domoové v tomto prostředku je malé, nebyl při jeho používání nikdy pozorován amnestický účinek přítomného toxinu.

Přechody mezi mořským a sladkovodním prostředím

Příklad přechodu z mořského prostředí do sladkovodního prostředí byl zkoumán například u řádu Thalassiosirales. Došlo k tomu minimálně čtyřikrát nezávisle v evoluci, a dokonce jedna skupina zde úspěšně speciovala do druhů se specifickou morfologií, ke které neznáme ekvivalent v mořském prostředí (u jiných tranzic zůstala morfologie víceméně stejná). U některých linií došlo ke zpětné rekolonizaci mořského prostředí ze sladké vody.

Ekologie bentických rozsivek

Bentické rozsivky jsou **asociované se substrátem** – **epipelické** žijí v bahně, **epilitické** na kamenech a **epifytické** na rostlinách a řasách. Nachází se jen po hranici eufotické vrstvy, kde je ještě **dostatek fotosynteticky aktivního záření**. K přichycení využívají nejčastěji **slizu**, který vylučují ze speciálních pórů na bázi buňky, nebo z rafe. Například monorafidní rozsivka *Cocconeis* je často epifytická, kdy roste přichycená schránkou s rafe například na stélkách rodu *Cladophora*. Jiné bentické rozsivky se přichytávají k substrátu pomocí **slizových stopek**, čímž se vyzdvihují nad substrát a nekompetují tolik o prostor, a navíc mohou přijímat živiny z volné vody. Příklady takových rozsivek jsou *Gomphonema*, *Cymbella* nebo mořská *Licmophora* s bohatým větvením slizových stopek. Některé druhy rodů *Cymbella*, *Navicula* a *Frustulia* mohou tvořit **slizové trubičky**, ve kterých žijí.

Bentické rozsivky jsou důležitou součástí bentosu, tvoří zde **biofilmy**, do kterých se váží další mikroorganismy a **stabilizují substrát** proti působení eroze tvorbou slizových povlaků. Biofilmy se mohou tvořit i na **antropogenních substrátech**, což je nežádoucí zejména v případě lodí. Rozsivky, houby a bakterie jsou prvotní kolonizátoři, kteří umožňují přichycení dalších organismů – mušlí, makrořas aj. Porostlé lodě pak musí překonávat větší odpor a spotřebovává se více paliva. Lidé se snaží rozvoji těchto biofilmů omezovat – pravidelným oškrabáváním nebo využitím různých toxických nátěrů. Ve výsledku to stojí velké množství peněz. Typický zástupce těchto biofilmů je *Achnanthes*, který má slizovou stopku nad substrátem, takže mu toxický nátěr ani moc nevadí.

Masivní makroskopické nárosty v tekoucích vodách je schopná tvořit *Didymosphenia geminata*, které jsou tvořené zejména masou slizových stopek. Zjistilo se, že to lokální diverzitu až tak neovlivňuje, není to toxické a ani to nepůsobuje anoxii. Je to hlavně estetický problém, ale mohlo by to mít vliv na konkurenční boj se vzácnými druhy. Zajímavé je, že tvorba těchto masivních nárostů je spojená s **oligotrofizací**. Ukázalo se to například v Kanadě, kde *Didymosphenia* byla vždy, ale až v současnosti tvoří problémy. Na Jižním ostrově **Novém Zélandu**, kde je celá řada toků oligotrofních, je *Didymosphenia* nepůvodní **invazní druh**, který zde pravděpodobně nemá svého predátora.

Biotické interakce

Protista a rozsivky

Poměrně zvláštní je soužití epibiotické penátní rozsivky (s kanálovým rafem na okraji schránek jako má rod *Nitzschia*) *Fragilariopsis doliolus* s **nálevníkem** rodu *Salpingella*. Nálevník si tvoří kolem sebe jakýsi **barel**, který se sestává z kolonie této rozsivky. Je to vlastně takové brnění – křemičitý obal a zároveň se tím nálevník stává větší pro predátory. Rozsivka je díky nálevníkovi mnohem více mobilní a může se dostávat do prostředí, kde je více živin.

Vedle zelených řas a obrněnek jsou i rozsivky běžnými **symbionty dírkonošců**. Rozsivky poskytují svým hostitelům organické látky z fotosyntézy a dírkonošci je chrání svým brněním. V rámci rozsivek je symbiotická dost možná jen jedna linie blízce příbuzná rodu *Thalassionema*. Kromě řas mají ještě dírkonošci symbiózu s bakteriemi a sinicemi schopnými vázat vzdušný dusík.

Termínem **dinotom** se označují obrněnky z monofyletické skupiny Kryptoperidiniaceae, které mají ve svých buňkách **kompartment rozsivkového původu** v různých stádiích integrace. U některých druhů musí být pravidelně obnovován, u jiných proběhla trvalá integrace a při dělení se předává do další generace. Kompartiment je velmi málo redukovaný, zůstaly zachovány **všechny orgány** včetně endomembránového systému a genom jádra symbionta je také téměř nezměněn. Jediná frustula a plasmatická membrána zmizela. Bylo zjištěno, že každý dinotom má kompartiment odvozený od jiné rozsivky.

Prokaryota a rozsivky

Některé rody mořských centrických planktonních rozsivek mají ve svých buňkách **endosymbiotické dusík fixující sinice s heterocyty** (například rody *Richelia*, *Calothrix*). Poskytuje to příslušným rozsivkám výhodu v otevřených vodách oceánu, kde je nízká dostupnost živin. Týká se to například rodů *Chaetoceros*, *Rhizosolenia* nebo *Hemiaulus*. Podobně sladkovodní a brakické bentické rody *Rhopalodia* a *Epithemia* mají v cytoplasmě redukované sinicové endosymbionty v kompartmentu **spheroid body**. Není již fotosynteticky aktivní, ale **fixuje vzdušný dusík** a předává jej rozsivkám. Genom této sinice je příbuzný volně žijící sinici *Cyanothece*. Tato endosymbióza proběhla u společného předka těchto penátních rozsivek, **jsou si fylogeneticky příbuzné**. Vyskytují se v habitatech s vyšším pH, kde je nízký poměr dusíku vůči fosforu. Oproti tomu *Pinnularia* může mít v buňkách **heterotrofní bakterie**, které také **vážou vzdušný dusík**, a nacházejí se mezi třetí a čtvrtou plastidovou membránou. Vyskytuje se v oligotrofních a dystrofních habitatech s nízkým pH.

Bakterie jsou důležitou součástí biofilmů, ale jsou také všudypřítomnou a významnou složkou planktonu, jejich počet daleko převyšuje rozsivky o mnoho řádů. V tenké vrstvě vody kolem řasových buněk, tzv. **fykosféře**, se právě tyto **bakterie hromadí**, sdílejí s rozsivkami metabolity a mohou **zvyšovat sedimentační rychlost** rozsivek. Dokonce se ukázalo, že jedna mořská bakterie aktivně inhibuje dělení rozsivek, a to zřejmě z toho důvodu, že při dělení se postupně zmenšují frustuly a tím se zmenšuje prostor pro kolonizaci.

Viry a rozsivky

Rovněž bylo ukázáno, že **viry** hrají důležitou roli v dynamice populací rozsivek tvořících vodní květy. *Chaetoceros* je hojnou mořskou rozsivkou a jeho **virus má přímý vliv na to, kolik buněk přežívá**. Infekce a lyze souvisí s nedostatkem křemíku. Jakmile začne být populace limitovaná nedostatkem křemíku, začnou být buňky mnohem méně silicifikované, což umožňuje viru snáze pronikat a způsobovat častější lyzi. Viriony se dostanou do prostředí a mohou napadnout další buňky.

Parazitismus

Některé druhy rozsivek jsou **parazitické**, ale je to vzácná záležitost. Je to známé u rozsivky *Fragilariopsis* spp., která žije uvnitř **antarktických houbovců**. Rozsivka si bere z houby potřebné organické látky a sama nemusí fotosyntetizovat, může takto žít i v úplně tmě. Na druhou stranu rozsivky sami podléhají různým patogenům, zejména chytridiomycetům, oomycetům. Infikované planktonní rozsivky mají zvýšenou sedimentační rychlost samotnou přítomností parazitů a také sníženou schopností regulovat obsah vakuol. Klesáním vypadávají z populace a omezuje se tím další šíření nákazy.

Zástupci rozsivek

Mořský plankton

Zhruba 90 % globální rozsivkové biomasy planktonu je zahrnuta ve 43 morfologicky definovaných druzích, například v rodech *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Thalassiosira*, *Pseudo-nitzschia* nebo *Coscinodiscus*. Výsledky z metabarcodingu ukazují, že nejhojnějším mořským rodem je *Chaetoceros/Bacteriastrum* a v antarktické oblasti dominuje *Fragilariopsis*, který je schopný žít přichycený na spodní části mořského ledu. Tyto výsledky potvrdilo i pozorování ve světelném mikroskopu. Zajímavé je, že planktonní řasy nejsou výlučně planktonní, ale zasahují i do bentosu. Ukázalo se, že *Chaetoceros*, *Skeletonema* a *Thalassiosira* jsou dominantní jak v planktonu, tak i v bentosu.

Thalassiosira je centrická radiální rozsivka patřící ale podle rekonstrukce fylogeneze do skupiny polárních rozsivek. Je to hlavně mořský rod, jen pár druhů je sladkovodních, a navíc jsou dost vzácné. Vytváří **řetízkoité kolonie**, kde jsou jednotlivé buňky spojené **chitinovými fibrilami**. Má poměrně velké areoly a na obvodu se nachází trny.

Skeletonema je také **koloniální** centrická rozsivka, má hodně **spojovacích ostýnků**, které se stýkají mezi jednotlivými buňkami a tvoří vláknitou kolonii. Některé druhy jsou sladkovodní, ale jde především o mořský rod.

Coscinodiscus je **samostatně žijící** centrická rozsivka s výraznými areolami. Buňka může být poměrně velká, uvnitř se nachází **velká vakuola** a spoustu malých diskovitých plastidů na periferii. Nemá na okraji žádné trny. Rozsivkou s velkou vakuolou je také *Ethmodiscus*, jehož buňky mohou dosahovat i 2 mm.

Chaetoceros je **koloniální** centrická rozsivka, která je jedním z nejdiverzifikovanějších a nejhojnějších rodů v mořském planktonu. Je primárně mořská, pár zástupců je sladkovodních. Buňky jsou **jemně silicifikované** a z každé vychází čtveřice **křemičitých sít**, které jsou **silicifikovány extracelulárně**. Vždy protější sítě sousedních buněk se dotýkají u své báze a pak směřují ven.

Na koncových buňkách kolonie je ještě jedna dvojice sít. Kolonie mohou být i spirálovitě stočené. Příbuzný rod *Bacteriastrium* má také sěty, které se pak **rozdvíhají**. Na koncových buňkách sěty nejsou.

Minidiscus je velmi malá centrická rozsivka (2-5µm), která je součástí **nanoplanktonu**. Byla velmi dlouho přehlížena, protože ve světelném mikroskopu je těžké ji zahlédnout.

Leptocylindrus je další centrická **koloniální** rozsivka, která **vypadá podobně jako Aulacoseira**, ale má jinou strukturu schránky – hodně póru a schránka je rozdělena na štítky.

Paralia vytváří také **vláknité** kolonie, valvy schránek mají radiálně uspořádaný systém kruhovitých drážek.

Asterionellopsis patří mezi penátní **arafidní** rozsivky. Její kolonie jsou buď **hvězdičkovité** (jako sladkovodní *Asterionella*) nebo tvoří **řetízky**.

Thalassionema má tyčinkovité buňky spojené pomocí slizových polštářků buď do **hvězdičkovitých** kolonií nebo jsou uspořádány **cik-cak**.

Fragilariopsis je penátní **rozsivka s typem rafe jako Nitzschia**, tvoří **dominantu v planktonu chladných oblastí**. Některé druhy jsou parazitické v mořských houbovcích.

Bacillaria je mořská rozsivka tvořící **tabulovité kolonie**. Buňky jsou vzájemně spojené kanálkovým rafe a mohou tak klouzavým pohybem měnit polohu a pohybovat se v prostoru.

Tabularia je poměrně velká araphidní rozsivka s jehlovitým tvarem. Má široké sternum i strie.

Pseudo-nitzschia je penátní **rafidní** rozsivka podobná rodu *Nitzschia*. Má **kanálkové rafe**, které probíhá jen na jedné straně. Může tvořit kolonie, ve které buňky k sobě asymetricky přiléhají. Některé druhy se mohou přemnožovat a tvořit **toxické vodní květy** způsobující **ASP**.

Rhizosolenia je **centrická** rozsivka s **jemně silicifikovanou** frustulou. Je podlouhlá, ke koncům se zužuje.

Odontella je **centrická** rozsivka s **hodně silicifikovanou** buněčnou stěnou. Je poměrně velká.

Biddulphia je **centrická** rozsivka, která má valvy poměrně malé, ale za to má **výrazné boční pásy**. Na valvách se nachází vyvýšené výběžky. Může být planktonní i bentická, spojená do řetízovitých kolonií.

Asterolampra má hvězdovitou strukturou na valvě. Vyskytuje se spíše v tropických mořích. Podobný je svou morfologií a ekologií rod *Asteromphalus*, který má ale areoly mnohem výraznější.

Mořský bentos

Mezi mořské, bentické arafidní rozsivky náleží především:

Licmophora je penátní **arafidní** rozsivka, výlučně mořská, která tvoří **větvené vějířovité kolonie** na slizových stopkách. Je to typicky **epifyt** na makrořasách.

Climacosphenia je penátní **arafidní** rozsivka, která vyrůstá **epifyticky** na makrořasách.

Grammatophora je penátní **arafidní** rozsivka podobná rodu *Tabellaria*. Tvoří řetízkovité **cik-cak** kolonie a má septa.

Rhabdonema je **arafidní** penátní, také má **cik-cak** kolonie, ale struktura strií je odlišná, oproti předešlému rodu je má mnohem širší.

Rhaphoneis je **arafidní** penátní, vypadá trochu jako *Cocconeis*, ale obě schránky má bez rafe. Tvarově jsou to takové **citronky** s výraznou perforací.

V bentosu je možné najít také penátní birafidní rozsivky:

Lyrella je charakteristická přítomností výrazného **hyalinního pole ve tvaru H**.

Mastogloia může mít také podobnou hyalinní strukturu jako *Lyrella*, ale ta bývá méně výrazná. Rovněž má jinou perforaci, **póry jsou protáhlejší a hrubší**. Bezpečně ji lze poznat podle **periferních komůrek** na jedné ze schránek. Některé druhy jsou sladkovodní.

Petroneis je výlučně mořský rod, má poměrně **velké kulaté póry**.

Diploneis je tvarem schránek kulovitý nebo má zanoření uprostřed. Lze jej dobře poznat podle **výrazných podélných kanálků po obou stranách rafe**. Někteří zástupci jsou sladkovodní, ale je to spíš výjimka a jejich frustuly nejsou tak velké a tolik silicifikované.

Trachyneis má kopinatý tvar, striaci z obdélníků a středovou hyalinní část ve tvaru **motýlka**.

Halamphora má **valvy přetočené k sobě** a celý girdle tvoří záda z druhé strany. Morfologicky podobné sladkovodní druh nesou rodový název *Amphora*.

Entomoneis má **schránky zatočené** kolem apikální osy, se **sigmoidně zakřiveným kylem**, ve kterém je uloženo **kanálkové rafe** (z bočního pohledu mají schránky podobu číslice 8). Velmi vzácně se najde i ve sladkých vodách.

Tryblionella má schránky lineárně kopinaté, **kanálkové rafe** probíhá při jednom okraji valvy (morfologicky připomíná tento zástupce rod *Nitzschia*). Na valvě je patrné **podélné zvlnění**, povrch je často zvrásněný. Některé druhy jsou i sladkovodní.

Plagiotropis má **zanořené rafe**, tvarem připomíná luk. Je hodně špičatý.

Ctenophora má podlouhlé, kopinaté schránky s **centrální depresí**. K substrátu se přichycuje pomocí slizových polštářků.

Mezi centrické rozsivky asociované se substrátem náleží například:

Hyalodiscus má **rozsáhlou středovou hyalinní část** a vypuklý tvar jako čočka.

Aulacodiscus má nápadné **výběžky na periferii** valv.

Actinoptychus má areoly rozdělené do **snížených a vyvýšených trojúhelníkovitých sektorů**, které se pravidelně střídají. U druhu *A. senarius* je jich 6, ale u jiných druhů jich může být i 20. Je poměrně častou bentickou rozsivkou, najdeme jej i epifyticky na řasách.

Arachnoidiscus má vnitřní strukturu valvy připomínající **pavoučí síť**, která je daná horizontálními spojovíky. Navíc na rozdíl od předešlého rodu vrůstá do každého sektoru z okraje valvy další „čára“.

Auliscus má hodně charakteristické valvy se **dvěma kruhovitými výběžky** zvanými *ocelli*.

Triceratium je centrická polární rozsivka s **trojúhelníkovým** tvarem, valvy jsou výrazně perforované na rozdíl od rodu *Trigonium*, který má v rozích „nožičky“.

Amphitetras má frustulu tvarovanou do **čtyř laloků** a na každém z nich je „nožička“. Může tvořit cik-cak kolonie připojené k vegetaci.

Sladkovodní plankton

Aulacoseira je centrická rozsivka tvořící **vláknité kolonie**. Při proostřování ve světelném mikroskopu je patrná na boku schránek **perforace**, která může být rovnoběžná, nebo běží zprava doleva, případně obráceně (druhově specifické znaky). Buňky se vzájemně **spojují pomocí věnce trnů**, které zapadají do následující frustuly jako zámek a klíč. Podobný rod *Melosira* nemá žádnou perforaci a buňky jsou spojené jen slizem. Na opačné straně théky se u některých druhů nachází výrazná polokruhovitá brázda.

Cyclotella je centrická rozsivka, která má **okraje tvořené ze svazku radiálních strií** a středové pole, které je strukturně nerozlišené (tj. prázdné) a rovné, nebo je povrch zprohýbaný. Velmi běžným druhem eutrofních stojatých i tekoucích vod je *C. meneghiniana* s výraznými striemi a prázdným středovým polem. Je velmi dobrým indikátorem zvýšené trofie. Některé druhy jsou i mořské.

Discostella má oproti předchozímu rodu uprostřed valvy **hvězdovitou strukturu** připomínající květinu.

Stephanodiscus má **radiální svazky areol** probíhající v liniích od středu k okraji a **na obvodu** se nachází **kruh trnů**. Může tvořit i chitinové sítě proti klesání. Je výlučně sladkovodní.

Actinocyclus je převážně mořský rod, ale druh *A. normanii* je brakický a v současnosti je invazivním druhem z Baltského a Kaspického moře do evropských toků a nádrží. Jeho buňky jsou poměrně **velké** (16-50 µm) a areoly vycházejí radiálně ze středu buňky.

Kromě centrických je v planktonu také spousta druhů arafidních rozsivek:

Asterionella tvoří **hvězdicovité kolonie**, ve kterých jsou buňky spojené **slizovými polštářky**. Jednotlivé buňky jsou **heteropolární** – bazální část je užší než vrchní. Velmi hojným a takřka jediným druhem u nás je *A. formosa*.

Diatoma, má výrazná, silně **silicifikovaná podélná žebra** probíhající i přes pseudorafe a paralelní ke striím. Z pleurálního pohledu žebra nejsou patrná. Tvoří řetízkovité **cik-cak** kolonie. Její český název je rozsivka.

Fragilaria crotonensis má kolonie **spojené jen v centrální části**, zatímco okrajové jsou volné. Její buňky jsou velmi protáhlé.

Tabellaria také tvoří řetízové **cik-cak** kolonie, při pohledu z boku ji lze odlišit od rodu *Diatoma* přítomností **výrazných sept.** Z valvárního pohledu je buňka protažená, uprostřed zduřelá a s kapitátními konci. Mezi nejčastější druhy patří *T. fenestrata*, která má z pleurálního pohledu obdélníkovité frustuly, zatímco *T. flocculosa* je má čtvercové.

Sladkovodní bentos

Epipelické rozsivky se obecně dobře pohybují v substrátu a mají silnou silicifikovanou buněčnou stěnu. Mezi nejhojnější rozsivky, které najdeme v epipelonu, patří:

Melosira varians je centrická, **koloniální** rozsivka, která má typicky několik plastidů podobně jako *Aulacoseira*. V centru každé buňky se nachází velká vakuola, cytoplazma s buněčnými organelami, jádrem a plastidy je zatlačena do periferní vrstvy. Schránky **nejdou perforované** a buňky jsou vzájemně **spojené jen pomocí slizu**. Vyskytuje se v metafytonu stojatých i tekoucích vod, kde na vegetaci může vytvářet i výrazné makroskopické chomáče z dlouhých vláken.

Amphora má **valvy přetočené k sobě** a celý girdle tvoří záda z druhé strany. Raphe je excentrické. Na rozdíl od podobného rodu *Halamphora*, který se vyskytuje ve slaných vodách, má však **hyalinní oblast bez strií**.

Navicula je penátní rafidní rozsivka nejčastěji **kopinatého** tvaru. Existují i mořské druhy. Strie vypadají ve světelném mikroskopu jako čárky, u větších zástupců jsou viditelné i čárky tvořící strie. Rafe je jednoduchou lineární štěrbinou (téměř symetrické cymbelloidní rozsivky a rod *Pinnularia* mají rafe zprohnuté v různých rovinách). Dříve bylo do tohoto rodu zahrnuto vše, co nemělo specifickou morfologii rozlišitelnou ve světelném mikroskopu. S vyšším rozlišením, umožněným použitím elektronového mikroskopu, došlo k přesunům mnoha druhů rodu *Navicula* do nových rodů. Její český název zní člunovka.

Hippodonta dříve patřila do rodu *Navicula*. Její schránky jsou masivní, výrazně vyztužené křemíkem. Má **široké, hrubé a velmi výrazné strie**. Na obou koncích je patrná výrazná hyalinní oblast. Nejhojnějším druhem je *H. capitata*.

Craticula je naviculoidní rozsivka s **výrazně paralelními striemi**. Tento rod má schopnost vytvářet **odpočívající spory** v reakci na stres způsobený vysycháním. Vyskytuje se ve vodách s vyšší konduktivitou.

Neidium má kolem okraje valvy **podélné rýhy**, které jsou pro tento rod typické. **Centrální konce** rafe jsou většinou **hákovitě zahnuté** a každý z konců směřuje na opačnou stranu. Strie se jeví jako jemné tečky.

Gyrosigma je **esovitě zahnutá**, má velmi jemnou perforaci vypadající jako síť, která je uspořádána kolmo k rafe. Její český název zní bokovka. Podobná *Pleurosigma* je mořským rodem, který má strie k rafe šikmo uspořádané.

Sellaphora má kapitátní konce. Častý je specifický **motýlkovitý tvar centrální oblasti a hyalinní konce**, výrazná je také zesílená axiální oblast.

Fistulifera má široce eliptické schránky jen velmi **málo vyztužené křemíkem**. Středové sternum je jediná část schránky, která je silněji vyztužená. Strie nejsou ve světelném mikroskopu viditelné.

Ulnaria má **dlouhou lineární** frustulu. Dříve byla řazena do rodu *Synedra*, kam nově patří jen mořští a brakičtí zástupci.

Stauroneis je charakteristický přítomností struktury zvané **stauros**, hyalinního kříže ve středu schránky. Strie se jeví jako jemné tečky.

Cymatopleura má **kanálkové rafe**, které se táhne při okraji valvy. Z boku má tvar cukrářského piškotu (*C. solea*) nebo je bez středového zúžení (*C. elliptica*). Povrch valvy je **pravidelně zvlněný**, což je patrné i z pleurálního pohledu. Nedávno byl tento rod na základě fylogeneze přearán do rodu *Surirella*.

Surirella je rod s **výrazným kanálkovým rafe** (tzv. **křídlem**) probíhajícím po celém obvodu valvy. Frustula může být bilaterálně symetrická, ale i heteropolární. Některé druhy jsou spirálně stočené. Existují i mořské druhy. Buňky jsou poměrně velké s hodně silicifikovanou schránkou.

Campylodiscus má **torzní valvy** – kruhovitě a sedlovitě prohnuté. Jde o poměrně vzácnou rozsivku s velkou buňkou a těžkou schránkou. **Kanálkové rafe** se táhne po obvodu **výrazného křídla**, po celém obvodu valvy, podpořeno křídlovými kanálky. Vyskytuje se ve vodách s vysokou konduktivitou.

Nitzschia má schránky lineární, často rovné, nebo sigmoidně ohnuté, **kanálkové rafe** probíhá **na okraji** nebo je mírně vysunutě ke středu. **Rafe** každé valvy se nachází **na opačných stranách schránky** (nizschoidní symetrie) **nebo na stejné** (hantzschoidní symetrie). Některé druhy jsou mořské a planktonní. Je to velmi variabilní rod s mnoha druhy, které se obtížně určují. Zástupci rodu mohou tvořit **kolonie**, např. paprskovitě vyběhající z místa přichycení (stelátní kolonie). V rámci rodu *Nitzschia* existuje jedna linie, která v evoluci ztratila schopnost fotosyntetizovat, její plastid neobsahuje chlorofyl a tyto rozsivky se tak musí vyživovat výhradně heterotrofně.

Mezi epilitické a epifytické druhy patří zástupci, kteří přirůstají k substrátu:

Meridion je rozsivka s **heteropolárním** tvarem a podobně jako *Diatoma* má **podélná**, vyztužená **žebra**. Z valvárního pohledu vypadá jak **sarkofág**. Často vytváří **vějířovité kolonie** v tekoucích vodách.

Gomphonema má **heteropolární** tvar (bazální část je užší než apikální), může být výrazně rozšířená uprostřed (tvar panenky) nebo je bez středového rozšíření - klavátní. Charakteristickým znakem je **stigma** v blízkosti středové části valvy. Vyrůstá v koloniích na větvených nebo nevětvených slizových **stopkách**, jiné jsou volně žijící. Jedná se o druhově bohatý rod s různorodými ekologickými nároky.

Didymosphenia geminata je **heteropolární** rozsivka s **výraznými slizovými stopkami** a **invazním potenciálem**. Schránky jsou velmi velké, **robustní**, s markantními **kapitátními** konci, kdy jedna z hlaviček bývá menší (asymetrie k transapikální ose). Ve středové části schránky se nachází 2-5 stigmat. Najdeme ji i u nás, například v potocích v Krkonoších, Moravskoslezských Beskydech a Jeseníkách, ale nevytváří masové nároty.

Cymbella a **Encyonema** mají **dorziventrální** schránku, z nichž *Cymbella* má terminální konce rafe zahnuté k dorzálnímu okraji valvy, zatímco *Encyonema* k ventrálnímu. *Cymbella* může mít jedno či více stigmat na ventrální straně u středových konců rafe, *Encyonema* může mít tzv. stigmoidy na dorzální straně. Liší se také způsobem života, *Cymbella* roste na slizových stopkách, *Encyonema* vytváří slizové trubičky. Někde mohou být jejich buňky i volné.

Cymbopleura má valvy jen **velmi mírně asymetrické** podél apikální osy (oproti rodu *Navicula* mají cybelloidní rody rafe zprohnuté, tvoří lineární šterbinu), schránky jsou většinou velké a široké, osamocené póry ve středové části (stigma, stigmoidy) nejsou přítomné. **Apikální konce mohou být diferencované** v hlavičky nebo výrazně protažené. Terminální konce rafe jsou zahnuty směrem k dorzálnímu okraji valvy. Je **volně žijící**, tvoří kolonie ani slizové stopky.

Epithemia je také **dorziventrálně asymetrická** (půlměsíčitá), valvy jsou přetočené k sobě a boční pásy tvoří „záda“. Má **výrazná podélná žebra** a **kanálkové rafe tvořené dvěma oblouky u ventrální strany**, které u středových konců vybíhají k dorzální straně. Uvnitř buňky se nachází **spheroid bodies**, endosymbiotické sinice schopné diazotofie.

Rhopalodia gibba byla v nedávné době přeřazená do rodu *Epithemia*. Je **dorziventrálně asymetrická** (půlměsíčitá), valvy jsou přetočené k sobě a boční pásy tvoří „záda“. Má **výrazná podélná žebra**. **Kanálkové rafe je umístěno blízko dorzálního okraje** valvy. V jejích buňkách se také nachází **spheroid bodies**.

Rhoicosphenia tvoří krátké stopky například na zelené řase *Cladophora*. Její buňka je z pleurálního pohledu **výrazně zakřivená**. Schránka je **heterovalvární** – jedna schránka má rafe klasicky doprostřed a na druhé je rafe velmi krátké.

K přisedlému způsobu života jsou přizpůsobené i monorafidní rozsivky:

Cocconeis má tvar valvy **výrazně eliptický**. Ornamentaci na valvě s rafe je mnohem jemnější a okolo je morfologicky dobře odlišené hyalinní obkruží. Na druhé valvě je ornamentace výraznější a ve středu je přerušena hyalinním polem (v místě, kde není rafe). Schránky *Cocconeis* jsou **zprohnuté**, aby dobře přisedl k substrátu (přichycuje se stranou s rafe). Velmi často je k nalezení například na rodu *Cladophora*. Některé druhy jsou mořské.

Achnanthisidium má malé, úzké buňky s hlavičkou nebo bez. Buňky jsou z boku **“kolénkatě” prohnuté** (jako u rodu *Rhoicosphenia*). Často tvoří pásovité kolonie, kde jsou jednotlivé buňky mezi sebou přichycené valvami. Častá rozsivka sladkých vod. Dříve patřil do rodu *Achnanthes*, než se zjistilo, že ten zahrnuje jen mořské zástupce.

Planothidium má velmi často na valvě bez raphe asymetrickou centrální oblast s **výraznou oblastí bez strií**, často ve tvaru podkovy, která může být i **dutá** (cavum – dutinka).

Acidické habitaty

Rozsivky specifické pro kyselé biotopy, kde dosahují své nejvyšší diverzity:

Pinnularia se najde i v eutrofní nebo brakické vodě, ale její největší diverzita je v kyselých oligotrofních biotopech. Má často **velké schránky s mohutnými striemi** (= **alveoly**), které jsou složené z velmi malých areol. Uvnitř buněk některých druhů se mezi třetí a čtvrtou plastidovou membránou nachází **symbiotické heterotrofní bakterie**. Jádru se nachází ve středu buňky. Zajímavým druhem je *P. ferrophila*, která je adaptovaná na život v železitých pramenech (například na Soosu nebo v pramenech Slavkovského lesa). Je to jeden z druhově nejbohatších rodů.

Eunotia se rovněž vyskytuje i v eutrofních vodách, ale většina diverzity rodu je v kyselém pH. Její **zkrácené rafe** prochází z větší částí **na pleurální straně** a jen **koncová část vybíhá na valvární stranu**. Na valvě jsou **zřetelné příčné strie** a je **dorziventrálně asymetrická** – záda bývají často zvlněná, břicho konkávně prohnuté.

Stenopterobia je dlouhá, úzká, rovná, kopinatá nebo esovitě zahnutá, z boku připomíná trochu rod *Nitzschia*. Z valvární strany má charakteristickou ornamentaci. Patří mezi surirelloidní rozsivky – má **kanálkové rafe** při okraji valvy.

Brachysira má jednoduše kopinatý tvar nebo s vytaženými hlavičkami. Má **neuspořádanou striaci** z teček (areol) a ve středovém poli mohou perforace chybět a tvořit tak tvořit hyalinního pole ve tvaru kosočtverce.

Frustulia má kopinatý tvar schránek. Charakteristickým znakem je **raphe** uloženo **mezi dvěma výraznými podélnými žebry**, které tvoří dojem dvoukolejnice. Na terminálních koncích jsou ve tvaru „hrotu tužky“. Obě axiální žebra spojuje **výrazný centrální nodulus**. Nejběžnější druhy rodu *Frustulia* mají **striaci hodně jemnou** a kolmou na podélnou osu buňky podobně, jako to má rod *Gyrosigma*.

Kobayasiella je naviculoidní rozsivka s malými schránkami a velmi jemnou striací, která vytváří ve středu rozvolněnou ornamentaci. Apikální konce jsou často rozšířené v hlavičky.

Aeroterestrické habitaty

Nejčastěji vlhké mechy, smáčené stěny nebo vlhká půda.

Hantzschia amphioxys je typickým aeroterestrickým zástupcem. Jde se o rozsivku s **kanálkovým rafe**, které je na obou valvách **na stejné straně** (tzv. hantzschioidní symetrie; tato symetrie je přítomná i u rodu *Nitzschia*).

Pinnularia borealis se pozná poměrně snadno, vůči své velikosti má **hodně výraznou striaci** – alveoly jsou hodně široké. Tvar má jednoduše oválný nebo se zploštělými apikálními konci.

Orthoseira roseana je centrická rozsivka, které má **na valvě** ve středu **specifické póry**. Z pleurálního pohledu lze vidět výraznou strukturu v oblasti, kde k sobě valvy přiléhají. Jde o **trny**, pomocí kterých se frustuly drží v krátkých řetězcích.

Ellerbeckia arenaria je **jednou z největších centrických rozsivek** (průměr schránek 40-140 µm), vyskytuje se aericky v mechu a na smáčených skalách nebo v čistých vodách bohatých na vápník. Velmi často vytváří kolonie ve tvaru řetězce.

Mezi aeroterestrické zástupci s malými buňkami (cca 10-20 µm) patří:

Chamaepinnularia má lineární valvy s kapitátními konci a může mít **tříkrát zvlněný okraj**.

Microcostatus má **výrazné středové sternum**, po jehož stranách se nachází **prohlubně** s malými žebry („costae“).

Humidophila má zaoblené konce a ve středu valvy může mít stauros nebo hyalinní pole rozšířené téměř k okrajům. Perforace je ve formě podlouhlých děr. Dříve druhy patřily do rodu *Diademis*.

Luticola má ve středové části **hyalinní pole** bez strií jdoucí až téměř k okrajům. Typickým znakem je perforace tvořena **výraznými areolami**, **stigma** a **zahnutí středových konců rafe** na opačnou stranu než je stigma.

Fylogeneze rozsivek

Následuje několik studií, které se u vybraných skupin rozsivek pokoušely mapovat některé morfologické znaky na fylogenetický strom.

Centrické rozsivky

Radiální centrické a polární centrické rozsivky **netvoří monofyletické skupiny**. Jsou to parafyletické skupiny a některé radiální rozsivky patří mezi polární. Studie na řádu Thalassiosirales, poměrně hojná skupina zahrnující jak mořské, tak sladkovodní zástupce (například *Thalassiosira*, *Skeletonema*, *Cyclotella*): ukázalo se, že rod s tradičním názvem *Thalassiosira* je **polyfyletický**, na fylogenetickém stromě vychází na několika místech a jednotlivé linie jsou oddělené jinými rody. Zároveň se v této studii ukázalo, že jednotlivé **rody v tomto řádu nejsou stejně staré**, některé jsou mladé (4 miliony let), jiné staré (134 milionů let), tudíž jsou to vlastně rody vmezežené do rodů.

Arafidní rozsivky

Ve studii Li et al. (2015) se dívali na rodu *Fragilaria* podobné rozsivky, které se vyskytují v mělkých slaných příbřežních vodách. Snažili se mapovat ultrastrukturní morfologické znaky na fylogenezi, ale většina se ukázala, že je společná pro odlišné linie.

Naviculoidní rozsivky

Přítomnost stauros (hyalinní část tvořící kříž uprostřed): spadá sem i monorafidní rozsivka, která je blízkce příbuzná s birafidní rozsivkou *Craspedostauros*, takže ani **monorafidní rozsivky nevznikly jednou** v evoluci. Je zde i *Staurotropis*, který má kanálkové rafe (v rámci Bacillariales - nitzchioidní rozsivky) a je vmezežený mezi birafidní rozsivky. **Hyalinní část tedy nemá význam z hlediska fylogeneze.**

Gomphocymbeloidní rozsivky

Gomphonemoidní (heteropolární) a **cymbeloidní** (dorziventrální) rozsivky: clade CCDE obsahuje jak heteropolární rod *Didymosphenia*, tak dorziventrální rozsivku *Cymbella*. Heteropolární *Gomphonema* ale stojí mimo tento clade, takže ani tato symetrie nevznikla v evoluci jednou. Do této skupiny také spadá bilaterálně symetrická rozsivka *Placoneis*, která je z fylogenetického hlediska na bázi gomphocymbelloidních rozsivek. Protoplast rozsivky *Placoneis* naznačoval příbuznost s touto skupinou řas již před využitím molekulárních analýz, protože má do strany vychýlené jádro včetně plastidů, což indikuje počínající dorziventralitu protoplastu. U *Encyonema* je primární strana (ve smyslu syntézy schránek) vyklenutá, zatímco u *Cymbella* je to naopak.

Nitzschoidní/Surirelloidní rozsivky

Dokonce ani **kanálkové rafe** není znak, který by byl evolučně unikátní. Nitzschoidní rozsivky - Bacillariales, které mají **rafe jen na jedné straně**, tvoří jednu linii, která vznikla v rámci naviculoidních, bilaterálně symetrických rozsivek. Druhá skupina zahrnuje Surirellales, v rámci nichž je vnořená nebo sesterská skupina Rhopalodiales (*Rhopalodia*, *Epithemia*), které mají sféroidní tělíska. Na bázi se odvětluje *Entomoneis*, který je morfologicky hodně jiný. Konzistentně spolu vychází *Surirella*, *Campylodiscus* a *Cymatopleura*.

Druhový koncept rozsivek

Mnoho lidí používá morfologický druhový koncept, využívají k tomu velmi jemné rozlišení (zejména elektronovou mikroskopií). Spíše by však měl být využíván **polyfázický přístup**, který v sobě integruje vícero znaků, tedy nejen morfologii, ale také fyziologii, genetická data a vzájemné křížení. Rutinně je to však velmi náročné, člověk musí mít k dispozici kultury. Polyfázický přístup poukazuje na to, že o rozsivkách víme stále velmi málo.

Praktické využití rozsivek

Jejich mikroskopická krása byla obdivována už ve Viktoriánském období (2. polovina 19. století), kdy nastal velký rozvoj světelné mikroskopie. Tehdy bylo oblíbené skládat obrazy ze schránek rozsivek do různých mozaikových útvarů. Spoustu preparátů z této doby se dochovalo a některé jsou k dispozici i na katedře. Tvary rozsivek a jejich struktury rovněž inspirovaly mnohé současné designery při tvorbě předmětů denní potřeby (lampy, židle, mísy), ale také architektky.

Silaffiny, peptidy podílející se na stavbě frustuly, mají potenciální **význam v nanotechnologiích**. Vytvořit křemičité struktury je hodně energeticky i finančně náročné – je potřeba nízké pH, vysoká teplota a vysoký tlak, zatímco rozsivka pomocí specifických peptidů silicifikuje za běžných podmínek. Vědci se snažili rozsivkám rovněž nabídnout jiné sloučeniny, například zlata nebo titanu, a zkoušeli, jak by takové schránky mohly být dále využitelné jako **čipy/polovodiče**.

Křemelinu je možné využít jako **filtrační materiál** díky malým pórům, je to relativně levný filtr. Dále slouží jako **jemný leštící materiál kovů**, nebo se přidává do **zubní pasty**, kde slouží jako **abrazivum**.

Křemičité frustuly rozsivek by se daly také využít v medicíně jako **nosiče léčiv**. Schránka je porézní, biokompatibilní a teplotně stabilní. Na povrch lze adsorbovat receptory, které navedou schránku na cílové místo, kde by se pak uvolnila účinná látka schovaná ve frustule.

Díky produkci olejů mají některé druhy rozsivek **potenciál v produkci biologického paliva**. Rozsivky se nejdříve kultivují za optimálních podmínek růstu, tzn. udržují se v exponenciální fázi, aby bylo dostatek biomasy a poté se pěstují za nedostatku dusíku, což indukuje tvorbu olejů. Bylo to zkoumané například centrické rozsivky *Chaetoceros muelleri*, která je málo silicifikovaná, mořská a planktonní, nebo u sladkovodní, bentické, penátní rozsivky *Fistulifera saprophila*, která žije v eutrofních vodách.

Rozsivky jsou díky svým velkým abundancím, relativně snadnou identifikací a vazbou na určité ekologické podmínky vhodnými **bioindikátory** recentních (v průběhu měsíců) nebo dávných změn (často se spíše využívají na změny v glaciálech, nejde se více do minulosti). Využívají se k **rekonstrukci klimatu** nebo **změn salinity, pH a trofie** vodních těles. Byly vyvinuty **biotické indexy**, které jsou založeny na ekologických optimech a tolerancích druhů. Podle četností výskytu, případně absence určitých druhů lze pak usuzovat, jaké byly podmínky prostředí na dané lokalitě. V řadě zemí Evropy je biomonitoring ekologického stavu tekoucích vod založen dominantně na rozsivkách.

Rozsivky se využívají i **ve forenzních vědách**. Může se tím například zjistit, jestli se člověk, kterého najdou ve vodě, utopil, nebo tam byl vhozený již mrtvý. Pokud člověk utonul, tak musel vdechnout vodu s rozsivkami, které se pak dostaly do plic a přes krevní oběh do kostí a vnitřních orgánů, zatímco u mrtvého člověka hrozeného do vody se rozsivky najdou jen v plicích. Také lze využít zbytky hlíny na botách, kde jsou půdní řasy včetně rozsivek, může to pomoci odhalit například místo činu. Ale je to spíše sekundární důkaz.

Určování rozsivek

Pro lepší pozorování schránek je vhodné **odstranit protoplast** tím, že se **vypálí**. Vzorek se kápne na krycí sklíčko a nechá se vypálit nad kahanem. Pak se vzorek může zalít do pryskyřice kvůli lepšímu lomu světla. Nejužívanějšími pryskyřicemi jsou Nafrax (pochází z Velké Británie, recept je tajný) a Pleurax (pochází z České republiky, ale není tak světlolomný a celkem patlá). Takto vytvořené preparáty pak vydrží i stovky let. Kromě vypalování je možné provést i chemickou oxidaci – vzorek se saturuje peroxidem vodíku a poté se aplikuje dichroman draselný. Je ale třeba vzorek pak několikrát pročistit destilovanou vodou, abychom se zbavili chemikálií.

Rody se rozeznávají podle tvaru valv a vzoru ornamentace, přítomnosti/absence rafe, typu habitatu, tvaru kolonie, typu rafe (jednoduché nebo kanálkové) a tvaru z pleurálního pohledu. Pak jsou specifické znaky jako stigma (osamocený otvor ve střední části), septa (dutinky uvnitř schránek, které se propojí tak, že to vypadá jako čárky), výběžky nebo trny, prohlubně, hyalinní části (není zde perforace) a příčné pásy.

Druhy se rozlišují podle tvaru valvy, maxima a minima šířky a délky (dobré si změřit variabilitu), vzoru ornamentace (hustota strií = počet strií na 10 μm). Důležitá je také ultrastruktura perforací (mohou se jevit ve světelném mikroskopu jako tečky, čáry nebo alveoly jako třeba u rodu *Pinnularia*), tvar rafe (může být zkroucené nebo rovné). Mezi specifické znaky patří tvar hyalinní částí nebo sklon strií. Důležitý je typ habitatu.

Klíč k určování

- **Radiální ornamentace** – centrické rozsivky; nemusí to nutně znamenat, že jsou kulaté (centricnost se vztahuje k perforaci); sladkovodní centrické jsou ale vždy kulaté; typickým znakem je, že mají **více plastidů**.
 - o **Radiální**
 - mohou tvořit i kolonie, které vypadají jako vlákna (*Aulacoseira*)
 - o **Polární**
 - – bi- až multiporální; ve sladkých vodách nejsou časté
- **Bilaterální ornamentace** – penátní rozsivky
 - o **Arafidní**
 - i když nemají rafe, mají uprostřed strukturu zvanou **sternum** (= hyalinní část bez perforace); všechny mají **mnoho plastidů** a často vytvářejí **kolonie**
 - o **Rafidní**
 - **Monorafidní**
 - mají rafe **jen na jedné schránce** (*Cocconeis*)
 - **Birafidní**
 - **Eunotioidní**
 - o rafe **hodně zkrácené**, rafe mají jen na apexu a pak pokračuje krátce po boční části; není zde středové přerušení, ale strie jdou skrze celou valvu a setkávají se až u rafe na boku (*Eunotia*; předpokládá se, že tyto rozsivky jsou “prapředci” rozsivek s rafe)
 - **Jednoduché rafe**
 - o **symetrické** – mají dvě osy symetrie (transverzální a apikální osa)
 - o **asymetrické** – mohou být symetrické v hornodolní (bazální část jiná než apikální = heteropolární) nebo v pravolevé rovině (dorziventrální nebo také cymbeloidní); patří sem také *Gyrosigma*, která je esovitá
 - **Kanálkové rafe**
 - o **Surreloidní** – rafe **kolem celé valvy**
 - o **Nitzschoidní** – rafe **jen na jedné půlce valvy**; horní i dolní valva může mít rafe na stejné straně nebo na opačných stranách (x **hantzschoidní** symetrie)
 - o **Epithemoidní** – tvarově vypadají jako rod *Eunotia*; rafe mají buď **na dorzální straně valvy** (*Rhopalodia* – valvy jsou přetočené k sobě a boční pásy tvoří „záda“), nebo jde **do oblouku na ventrální straně valvy směrem k dorzální straně** (*Epithemia*)

třída: Dictyochophyceae

Sesterská skupina k Pelagophyceae v rámci cladu **Hypogyristera**. Charakteristické jsou pro ně **améboidní buňky s pseudopodiemi**. Mají typický **stramenopilní plastid** s pyrenoidem, některé se živí mixotrofně, případně jsou sekundárně heterotrofní lovící bakterie. Buňky mají **jen jeden bičík** – dlouhý s mastigonemou. Buňky jsou nahé, nebo mají na povrchu organické šupiny, případně jsou uloženy v lorice. Zástupci skupiny Dictyochales si vytváří křemičité kostřičky, kterou prostupuje amébovitý protoplast. Dictyochophyceae se vyskytují ve sladkých i slaných vodách jako planktonní organismy. V oceánech jsou docela dobře zastoupené, podobně jako třeba skryténky (ale mnohem více je rozsivek a haptofyt).

řád: Pedinellales

Mořští a sladkovodní zástupci, kteří se vyživují mixotrofně nebo heterotrofně fagotrofií bakterií. Buňky mají dlouhý přední bičík a spoustu filopodií. Někteří zástupci mají fotosyntetický plastid (většinou 3-6; *Pedinella*, *Apedinella*), jiní jej mají ve formě leukoplastu (*Actinomonas*, *Pteridomonas*). Na povrchu mají buď organické šupiny (*Pedinella*) nebo loriku (*Apedinella*). *Pedinella* je mixotrofní, má stopečku, pomocí níž se může někde přichytit, ale může i plavat, přičemž táhne stopečku za sebou a bičík má vpředu. Najdeme ji ve sladkých a brakických vodách.

řád: Rhizochromulinales

Patří sem jediný fotoautotrofní zástupce *Rhizochromulina marina*, améba s tenkými filopodiemi, jedním bičíkem a jediným zlatohnědým plastidem. Vyskytuje se na mořském pobřeží v supralitorálních tůňkách.

řád: Florencielalles

Mořští bičíkovci typičtí pro chladné vody. Patřím sem pikoflagelát *Florenciella parvula*, jediný zástupce tohoto rodu popsáný z průlivu La Manche. *Verrucophora* (původně *Pseudochatonella*) byla dříve řazena mezi Raphidophyceae, pod povrchem má rovnoměrně distribuované mukocysty jako jiní zástupci raphidofyt. Je schopná tvořit toxické vodní květy v chladných vodách (Norsko, Japonsko, Nový Zéland, Chile).

řád: Dictyochales

Říká se jim také **silikoflageláti**. Jsou to mořské organismy fytoplanktonu. Vytváří **hvězdovitou, křemičitou kostřičku**, kterou prostupuje **améboidní protoplast s tenkými pseudopodiemi**. Uvnitř se nachází poměrně velké jádro a na periférii množství malých zlatohnědých plastidů. Celá buňka je ještě obalená ve slizové obálce. Buňky se **pohybují pomocí jednoho bičíku**. Křemičité kostřičky jsou různě strukturované, často mají ostýnky jako obranu proti predaci. Také se dobře uchovávají v sedimentech a jsou využívány v **paleorekonstrukcích k indikaci chladných vod**. Poprvé se objevily v křídě, kdy byly diverzifikovanější a populace druhů dosahovaly obrovských abundancí. Většina zástupců je fosilních, do současnosti se dožil jen rod *Dictyocha* se dvěma druhy: *D. speculum* a *D. fibula*, které se vyskytují jen na severní polokouli v chladných vodách, kde dominují rozsivky. Mají poměrně složitý životní cyklus, který zahrnuje buňky s kostřičkou, amébovité buňky bez kostřičky nebo buňky s dlouhými slizovými vlákny. Fúzí buněk vzniká zygota, z níž se následně po meióze diferencuje mnohoaderné plasmodium, ze kterého vznikají dceřiné buňky.

Nedávno bylo zjištěno, že sem spadá i druh *Vicicitus globosus*, který byl původně řazen do skupiny Raphidophyceae do rodu *Chatonella* (*Ch. globosa*) a jenž nevytváří žádná silicifikující stadia. Pod povrchem buňky se i zde nachází rovnoměrně distribuované mukocysty. Během plavání se může buňka rychle (během pár sekund) změnit z oválného tvaru v amébovitý.

třída: Pelagophyceae

Mají různě utvářenou stélku – bičíkatou, kokální, vláknitou, kapsální nebo sarcinoidní. Bičíkaté buňky mají jeden nebo dva bičíky a mastigonemy jsou buď bipartitní nebo tripartitní. Plastid je **typický stramenopilní**.

řád: Pelagomonadales

Jsou to bičíkovci nebo kokální buňky mořského pikoplanktonu.

Pelagomonas je bičíkovec s jedním bičíkem a bipartitním vlášením. Většinu buňky kryje tenká organická téka. *Pelagococcus* je kokální, může být samostatně žijící nebo žije v symbióze s dírkonošci.

Aureococcus je kokální buňka obalená **extracelulárním slizem**. Je poměrně malá, podobně třeba jako sinice *Synechococcus*. Při přemnožení vytváří hnědé zakalení vody zvané „**brown tides**“. Někdy bývá vegetační zákal tak hustý, že se světlo nedostává na dno, kde může tvořit porosty mořská tráva *Zostera marina*. Těm se pak nedaří, odumírají a ubývá tak i habitatů pro mušle, které zde mohou být pěstovány. Extracelulární vrstva slizu současně inhibuje jejich filtrační schopnost, takže mušle tolik nerostou. *Aureococcus* je schopný **růst i při nízkých teplotách** a dokáže díky **osmotrofní výživě** přežít dlouhé období tmy. Vodní květy tak může vytvářet časně zjara, kdy má *Aureococcus* oproti ostatním řasám značnou výhodu. Bloomy způsobené touto řasou jsou známe především z východního pobřeží USA nebo z jižní Afriky.

řád: Sarcinochrysidales

Diverzita ve stélkách je velká – kokální buňky, vláknité druhy, případně sarcinoidní kolonie (skupiny buněk uzavřených ve společném slizu), ale s fylogenezí to nekoreluje. Není to moc dobře molekulárně prostudovaná skupina. Všichni zástupci Sarcinochrysidales produkují **sliz**.

Aureoumbra má kokální buňky uložené ve slizu, který znesnadňuje predaci. Podobně jako *Aureococcus* je schopná tvořit **brown tides**. Roste i v hypersalinních podmínkách.

Chrysocystis (tzv. *noodle alga*) tvoří **makroskopické porosty** v mořském bentosu. Buňky jsou uspořádané **za sebou ve společné vrstvě slizu**, ale buňky mezi sebou nekomunikují. Výsledkem jsou makroskopická žlutavá vlákénka. *Chrysocystis* **se může přemnožovat** a vytvářet nepříliš esteticky vypadající nárosty.

Chrysophaeum vytváří **makroskopické kolonie z buněk**, které jsou obalené slizem a mohou být na stopkách. Je to bentická řasa. V současné době je **invazivní ve Středozemním moři** ze subtropických a tropických oceánů.

Nematochryopsis je **vláknitá** řasa, vytváří makroskopické nárosty třeba na ponořených provazech. Buněčná stěna je ze dvou částí, říká se jí proto „mořská *Tribonema*“.

Chrysonephos je také vláknitý a dokonce **větvený**. Roste epifyticky na listech posidonie nebo cystoseirách.

SI clade

Označuje se také jako **PX clade** podle dvou velkých skupin – **Phaeophyceae** a **Xanthophyceae**. Patří sem ale řada dalších skupin: Phaeothamniophyceae, Aurearenophyceae, Phaeosacciophyceae, Schizocladophyceae a Chrysoparadoxophyceae. Žádný ze zástupců těchto linií nemá monadoidní stélku jako vegetativní fázi. Naopak všichni mají ve své **vegetativní fázi buněčnou stěnu**. V jejich buňkách jsou přítomné **elektron-denzní váčky**. U chaluhy se jedná o fýsody, tělíska obsahující fenolické látky, ale u ostatních se to neví. Mnoho zástupců je mořských, ale patří sem i spousta sladkovodních linií.

třída: Phaeophyceae (chaluhy)

Chaluhy jsou vedle rozsivek jednou z ekologicky nejvýznamnějších skupin ochrofyt. Až na několik výjimek jsou to **primárně mořské** organismy, všechny jsou **mnohobuněčné** a spousta druhů je **makroskopických**. Chaluhy jsou hlavní skupinou, ve které stramenopilní řasy v evoluci dospěly stélek makroskopických rozměrů (stélky rodu *Macrocystis* mohou dosahovat výšky i přes 60 metrů). Je to doklad toho, že fotoautotrofní způsob života vede k obdobné životní strategii, tj. sesilnímu způsobu života, vzniku buněčné stěny, větvené architektuře keříčkovitých, případně zploštělých stélek a řadě dalších konkrétních adaptací. Potvrzují to tři nezávislé příklady evolučních příběhů (zelené a červené řasy a chaluhy), které dospěly k podobným evolučním řešením.

Až na drobné výjimky rostou **přichycené k podkladu** v mořském litorálu – od hranice dostřikové zóny (supralitorálu) přes eulitorál (intertidál) až po sublitorální společenstva, která jsou stále pod vodou. Chaluhy nejsou typicky hlubokomořské řasy, tam spíše dominují ruduchy.

V současnosti je evidováno něco přes 2000 druhů, ale řada jsou druhové komplexy a zároveň zejména v tropech je druhová diverzita do určité míry neobjevená a nepopsaná. Většina biomasy chaluhy je jen v několika málo druzích, zejména v řádu Fucales a Laminariales a pak je velké množství druhů, které jsou vzácné nebo mají drobnější stélky.

Buněčná struktura chaluhy

Buněčné stěny jsou svým složením dosti odlišné od buněčných stěn zelených řas. Fibrilární složkou je sice **celulóza**, ale ta představuje jen asi 1-10 % suché hmotnosti. Amorfní složku tvoří **soli alginových kyselin (algináty)**, tj. polymery kyseliny **β -(1,4)-D-manuronové** a **α -L-guluronové** s různými kationty (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}). Algináty se nachází především v mezibuněčných prostorech a udělují stélkám chaluhy větší flexibilitu. Jsou **majoritní složkou** buněčné stěny, mohou tvořit 20-40 % suché hmotnosti stélky. Kromě chaluhy dokáží algináty produkovat také Xanthophyceae, Phaeothamniophyceae a *Schizocladia*, sesterská skupina k chaluham. Třetí složkou buněčné stěny jsou tzv. **fukoidany**, dlouhé řetězce sulfatovaných polysacharidů, jejichž hlavním monosacharidem je **L-fukóza**, ale i další jsou přítomné (galaktóza, xylóza, arabinóza atd.). Algináty společně s fukoidany tvoří také **slizovou vrstvu** na povrchu stélek, a chrání tak **proti vysychání**.

V buňkách se nachází jeden nebo více plastidů s klasickou **stramenopilní charakteristikou**. Vnější membrána plastidu kontinuálně přechází v endoplasmatické retikulum a vnější membránu jaderného obalu. V plastidu se nachází thylakoidy sdružené do lamel po trojicích a obvod obkružuje věncová lamela. **Pyrenoid** je přítomný je u některých chaluhy (zejména u zástupců řádu Ectocarpales), který vyčnívá do cytoplasmu a na jeho vnějším povrchu, ale mimo plastid, se tvoří čepička z chrysolaminaranu, který je uložen ve vakuole. Hlavními pigmenty jsou **chlorofyl a + c**, **β -karoten**, **violaxanthin** a **fukoxantin**, který dodává chaluham žlutohnědé zabarvení.

V těsné blízkosti jádra se nachází dvě centrioly typické eukaryotické stavby. Při jaderném dělení dochází nejdříve k jejich replikaci a poté k migraci na protilehlé póly budoucího vřeténka. **Mitóza je částečně uzavřená**. Probíhá uvnitř jaderného obalu, který zůstává zachován s výjimkou polárních okének, tj. otvorů, jimiž vstupují mikrotubuly vřeténka do jádra ke kinetochorům. Cytokineze probíhá kruhovým zaškrcením protoplastu. V buněčné stěně jsou **plasmodesmy**, kterými se realizuje spojení mezi protoplasty. Buňky v parenchymatickém pletivu jsou vždy spojeny pomocí plasmodesmů.

Hlavní zásobní látkou je **chrysolaminaran** (β -1,3-glukan) nebo **manitol**, který je zároveň převládajícím konečným produktem fotosyntézy u chalu. Kromě těchto látek mohou být ve stélkách přítomné **olejové krupě**.

Stavba stélek chalu

Stélky mohou být: 1) **vláknité**; 2) **pseudoparenchymatické** (tzn. tvořené nahloučenými shluky vláken, tvoří pravá pletiva) nebo 3) **parenchymatické**, tvořené různými typy pravých pletiv. Vláknina mohou být v závislosti na počtu růstových dělení **unisériální** (jednořadá vlákna, například u *Discosporangium*) nebo **multisériální** (víceřadá vlákna, například u *Sphacelaria*)

Parenchymatický typ stélky najdeme především u Fucales, Laminariales, Tilopteridales a Desmarestiales a zdá se, že vznikl několikrát nezávisle. Stélka je přichycená k podkladu pomocí diskovitých **holdfastu** nebo větveného systému **rhizoidů**. Z něj pak vychází **zploštělý kauloid** nebo kauloid nesoucí fotosyntetické **fyloidy**. Stélky některých chalu (*Fucus*, *Laminaria*) udržují svoji optimální polohu ve vodě pomocí dutých měchýřků naplněných nejčastěji vzduchem, kterým se říká **pneumatocysty** (plovací nebo plynové měchýřky). Ty mohou vznikat jak přímo na samotné stélce (kauloide) jako v případě řasy *Ascophyllum* nebo *Fucus*, nebo vznikají přeměnou fyloidy (*Sargassum*). Jejich funkcí je nadnášet často mohutné stélky chalu k hladině a udržovat optimální polohu vzhledem ke světlu.

Anatomicky jsou stélky rozlišeny v **kortikální buňky**, případně ještě na povrchu epidermální, které mají **tlusté buněčné stěny**, a v **medullární buňky** uprostřed. U některých chalu se uvnitř medully kauloidu nachází vodivé pletivo, které transportuje asimiláty z fyloidů do spodních částí stélky. V kauloidech *Macrocystis pyrifera* probíhá transport trubicovitými buňkami, jejichž příčné stěny jsou perforované podobně jako v sítkovicích floému vyšších rostlin. K příjmu živin dochází celým povrchem těla z vodního sloupce.

Důležitým znakem je způsob, jakým probíhá ontogeneze stélek. Růst může být: 1) **apikální**, zajišťovaný **apikálním meristémem**, jež je tvořen jednou nebo více buňkami a je evolučně původní (Dictyotales, Sphacelariales) nebo 2) **interkalární**, u kterého se **interkalární meristém** nachází mezi kauloidem a fyloidy (Laminariales, Desmarestiales). Je to pravděpodobně znak, který v evoluci chalu vznikl pouze jednou, ale pak došlo zpětně k přechodu k apikálnímu růstu u některých skupin, například u řádu Fucales nebo Ralfsiales.

Rozmnožování chalu

Životní cyklus chalu může být **izomorfní**, kdy gametofyt a sporofyt vypadají morfologicky zcela stejně (Dictyotales), nebo **heteromorfní** s gametofytem v různé míře potlačeným. U řádu Laminariales představuje gametofyt krátké mikroskopické vlákno s krátkou životností a u řádu Fucales gametofyt dokonce není samostatnou stélkou, ale vyvíjí se na sporofytu ve specializovaných strukturách.

Tvorba pohlavních buněk a zoospor je velmi často spojená se specializovanými strukturami na stélce – zoidangii. **Plurilokulární zoidangia (plurangia)** jsou šiškovité útvary, které jsou mnohobuněčné a v každé z buněk vzniká synchronizovaně nejčastěji jeden zoid. **Unilokulární zoidangia (unangia)** jsou spíše kulovité, jde o jednu velkou buňku, která se diferencuje na mnoho zoidů. Unangia často produkují po meiotickém dělení haploidní zoosporu dávající vznik gametofytu (unilokulární sporangia), zatímco plurangia haploidní gamety (plurilokulární gametangia), ale variabilita je velká.

U pokročilejších skupin (Laminariales, Fucales) jsou pohlavní struktury modifikované. Pohlavní rozmnožování je **izogamické**, **anizogamické** nebo **oogamické**, v rámci nějž je vaječná buňka nepohyblivá. Při oplození se uplatňují feromony, které chemotakticky lákají samčí gamety k vaječným buňkám, nebo ovlivňují oplození u geneticky rozlišených izogamet/anizogamet. Feromony nejsou druhově specifické, některé jsou společné pro celé rody a pro rody příbuzné.

Nepohlavní rozmnožování probíhá pomocí **zoospor**. Vznikají-li na gametofytech, jsou haploidní a dávají vznik novým gametofytům. Zoospory, které produkuje sporofyt, jsou diploidní a vyrůstají z nich nové sporofyty. Přední z bičíků je delší, nese dvě řady mastigonem a funguje jako pádlo, kratší zadní nese jen jednu řadu mastigonem, nebo je zcela hladký a funguje jako kormidlo. Bičíky u chaluh **vyrůstají z boku buňky**, tzn. **laterálně**, zatímco u ostatních linií stramenopil vyrůstají subapikálně. Uvnitř buňky se vždy nachází alespoň jeden plastid, někdy i více. Na bázi jednoho z bičíků se nachází u většiny linií fotoreceptor a v jeho blízkosti stigma, jež je situované uvnitř plastidu, což je zřejmě i ancestrální znak. Variabilita zoidů je mezi liniemi podstatná. U řádu Laminariales stigma není a také jejich zoidi postrádají fototaxi. Zoidi řádu Dictyotales mají pouze jeden přední bičík, zástupci Fucales mají zoidy s nejredukovanější strukturou.

Metabolické produkty chaluh

Stélky chaluh mají schopnost **koncentrovat jód** v relativně velkém množství (0,03-0,3 % čerstvé hmotnosti), zatímco v mořské vodě jsou koncentrace nízké (0,05 mg·l⁻¹). Nachází se především na povrchu a v mezibuněčných prostorech a zřejmě chrání stélky před vnějším oxidativním stresem. Mimo jód produkují chaluhy také celou řadu **bromovaných sloučenin** (organobromidy), které mají zřejmě deterentní (odpuzející) účinek.

Pro chaluhy mají velkým význam **fenolické látky**. Jedná se o specifickou skupinu tříslovin zvaných **florotaniny**, které se u vyšších rostlin vůbec nevyskytují. Jedná se o polymery floroglucinolu a akumulují se v tělískách zvaných **fysody**. Zastávají nejrůznější funkce. Přisuzuje se jim především antiherbivorní účinek a ochrana před ultrafialovým zářením, ale zastávají i celou řadu tzv. primárních funkcí, které jsou nezbytné pro správný vývoj řasy. Jsou například integrální součástí buněčné stěny nebo se podílejí na polarizaci embrya.

Dalším důležitým metabolitem je **dimethylsulfopropionát (DMS)**, který je syntetizován pro vyrovnávání osmotické hodnoty s okolním prostředím.

Fylogeneze chaluh

Tradičně se chaluhy dělily do 14 řádů. Za nejprimitivnější byly považovány chaluhy s nejjednodušší morfologií, tj. řasy z řádu Ectocarpales, a za naopak nejodvozenější byly brány ty s nejsložitějšími a největšími stélkami, tedy řady Laminariales a Fucales. Dobře to rovněž korelovalo s životním cyklem – původním znakem je izomorfní rodozměna, kdy se gametofyt a sporofyt morfologicky neliší, zatímco u odvozenějších skupin je přítomná rodozměna heteromorfní se stádií morfologicky diferencovanými.

Molekulární fylogenetika ukázala, že mnoho z těchto úvah je správných a dobře koreluje s evoluční historií, ale v některých případech je tomu jinak. Zejména řád Ectocarpales se ukázal být výsledkem sekundárního zjednodušení. Na druhou stranu řady Dictyotales a Sphacelariales s izomorfní rodozměnou jsou evolučně skutečně velmi staré.

Dnešní systém rozlišuje chaluhy do **4 podtříd**: 1) **Fucophycideae** a 2) **Dictyotophycideae** zahrnují naprostou většinu diverzity, zatímco bazální 3) **Ishigeophycideae** a 4) **Discosporangiophycideae** jsou malé skupiny, evolučně staré a málo známé.

Znaky mapované na fylogenetický strom

- **rodozměna** – izomorfní rodozměna je u plesiomorfních skupin, ale i u některých odvozených linií. Ovšem v případě Ectocarpales se následně ukázalo, že to práva izomorfie není, ale stádia se liší například ekologií (žijí ve zcela odlišných nikách), případně drobnými morfologickými detaily. Heteromorfní rodozměna je skutečně typická pro odvozené řády. Například Laminariales a Fucales mají gametofyt značně redukovaný, u Fucales dokonce žije jako pár vláken na sporofytu.
- **počet plastidů** – ancestrální stav je větší počet plastidů a jen u některých linií došlo několikrát nezávisle na sobě k redukci na jeden na buňku (Ralfsiales, část Ectocarpales a Scytothamnales)
- **pyrenoid** – nemají jej všechny chaluhy, pravděpodobně není ancestrálním znakem. Vyvinul se nezávisle například v řádě Ectocarpales, Scytothamnales a Neodermatales.

Chaluhy jsou **velmi mladá skupina**, skoro stejně mladá jako savci. Například základní evoluční inovace chaluh, heteromorfní rodozměna, se zdá že vznikla až ve druhohorách. Oproti ruduchám, kde hlavní diverzifikace na jednotlivé linie proběhla již v prekambriu, je tohle velice mladá záležitost. V celém dlouhém období prvohor chaluhy nebyly, zdá se, že jejich evoluční radiace je spojená až s rozhraním perm-trias. V případě ekologicky nejvýznamnějších chaluh řádů Laminariales a Fucales je jejich radiace spojená až s přelomem druhohor/třetihor (60 milionů let) podobně jako penátních rozsivek nebo primátů. **Centrum vzniku** chaluh je pravděpodobně v **teplých oblastech**, Laminariales a Fucales pak během posledního ochlazování planety (zhruba od miocénu) během třetihor invadovaly do studených moří.

Systém chaluh

řád: Discosporangiales

Discosporangium je **nejplesiomorfnější** známá chaluha. Její stélka je větvená s **uniseriálními** vlákny a **apikálním** růstem. Její buňky mají větší počet diskovitých plastidů. V průběhu vláken se tvoří **plurilokulární zoidangia**, která jsou ale morfologicky odlišná od těch u Ectocarpales. Jsou to jednovrstevné destičky složené z jednotlivých komůrek (lokuly). *Discosporangium* vytváří světle hnědé makroskopické chomáče podobně jako *Ectocarpus*, makroskopicky se to asi nedá od sebe rozeznat. Druhy jsou známy z Mediteránu a Austrálie.

řád: Ishigeales

Ishige okamurae je nepravidelně dichotomicky větvená, může mít až 20 cm. Životní cyklus je izomorfní. Vyskytuje se jen v **západním Tichém oceánu** v temperátní a subtropické oblasti od Hong Kongu po Beringovo moře včetně Taiwanu, Japonska a Jižní Korey. Na pobřeží roste v **intertidální oblasti**, při odlivu je stélka obnažená. Vnitrodruhová diverzita reflektuje glaciální refugia (Taiwan, Jižní Korea), zatímco populace v Japonsku jsou geneticky mnohem více homogenní a byly rekolonizovány v posledním interglaciálu.

Petroderma maculiforme je hnědá, **korovitá** chaluha porůstající kameny v eulitorálu chladných moří severní i jižní polokoule (například v Severním a Baltském moři, na atlantickém pobřeží). Vyskytuje se v zóně společně s rodem *Fucus* nebo *Ascophyllum*. Je podobná korovité chaluze *Ralfsia*, od které ji makroskopicky nelze rozeznat. Zajímavé je, že je to také **zatím jediná známá chaluha**, která je **fotobiontem lišejníků**, konkrétně druhu *Wahlenbergiella tavaresiae* (dříve *Verrucaria tavaresiae*). Lišejník má černou korovitou stélku a žije pouze v **dostřikové zóně** na pobřeží San Francisca. V rámci lišejníku tvoří vlákna podobně jako ve volné formě.

řád: Dictyotales

Patří sem makroskopické chaluhy se **zploštělými dichotomicky větvenými** stélkami bez diferenciaci na hlavní a boční větvičky. Jsou nejčastěji **třívrstevné** – dvě vrstvy **epidermálních** buněk na povrchu a mezi nimi vrstva **medullární**. Epidermální buňky jsou malé, pigmentované (nesou plastidy), nesou více fysoů, mají relativně tlustou buněčnou stěnu a těsně k sobě přiléhají. Medullární buňky jsou velké, hyalinní a mají tenké buněčné stěny. U některých může být medulla i vícevrstevná. Jednotlivé buňky jsou vzájemně spojeny plasmodiesmy – stélka je parenchymatická. Diktyotální chaluhy rostou apikálním růstem dělením nejčastěji čoučkovité **apikální buňky**, která se dělí podélně v subapikální buňky. Ty se kolmo k povrchu dvakrát rozdělí a vytvoří primární medullární buňku a dvě primární epidermální buňky, jež svým dělením dávají vznik dalším buňkám té dané vrstvy. V místě dichotomického větvení se apikální buňka rozdělí příčně ve dvě apikální buňky, které pak dávají vznik samostatným větvením. Při ztrátě apikální buňky dochází k dediferenciaci kortikálních buněk a rediferenciaci v buňku apikální. U rodu *Padina* jsou apikální buňky spojené v okrajový meristém. Životní cyklus je **diplo-haplontní s izomorfní rodozměnou a oogamickým** pohlavním rozmnožováním. Spermatozoidy diktyotálních chaluh mají jen **jeden bičík**, a to anteriorní s mastigonemou. **Primárně** jsou to **teplomilné** řasy subtropických a tropických moří.

Zástupci:

Dictyota je dichotomicky větvená chaluha se **zploštělou, nejčastěji třívrstevnou** stélkou. K substrátu je pevně připojena pomocí mnohobuněčných, větvených, uniseriálních a hyalinních rhizoidů. Jsou to **efemerní** organismy, žije jen jednu sezónu. Sporofyt i gametofyt vypadají stejně, v případě gametofytu jsou stélky **diecické** (dvoudomé). Přírodní populace jsou tedy tvořené třemi typy stélek. Na samčím gametofytu se vytvářejí v pohlavní zralosti ve shlucích (sorech) antheridia. Jedná se o plurilokulární gametangia, v každém z nich vzniká kolem 20 spermatozoidů jen s jedním přitýčeným bičíkem. Kolem bývají sterilní haploidní podlouhlé buňky, kterým se říká **parafýzy** (chaluhová vlákna). Na samičích stélkách vznikají unilokulární gametangia – oogonia s jednou buňkou vaječnou. Jsou také ve shlucích, které jsou na stélce patrné jako takové tmavé tečky. Před samotným oplozením vypadávají vajíčka z oogonií a **až ve vodním prostředí dochází ke vzniku zygoty**. Uvolňování gamet se děje masově a je **synchronizované lunárním cyklem**. Při oplození hrají důležitou roli feromony vylučované vaječnými buňkami, které lákají spermatozoidy. V tomto případě se jedná o tzv. **diktyoten**. Zygota spadne do bentosu, přilepí se adhezivní vrstvou a asymetrickým dělením v závislosti na směru světla vznikne apikální a rhizoidální buňka. Dělením a diferenciací vzniká sporofyt, na němž pak vznikají unilokulární sporangia produkující po předem proběhlé meióze bezbičíkaté spory, dvě z nich vyklíčí v samčí, dvě v samičí gametofyty. Ty se uvolňují neustále, nemusí to být synchronizováno. Mezi sporangii se také nachází parafýzy.

Dictyota je téměř kosmopolitní rod, **největší diverzita je v subtropech a tropech**. Některé druhy se adaptovaly i na studenou vodu, například *D. falklandica* nebo i *D. dichotoma*, která roste ještě v jižním Norsku v letním období díky teplému Golfskému proudu a na východním pobřeží Jižní Afriky. V polárních oblastech ji už ale nenajdeme. Bylo ukázáno, že *Dictyota* má **ve Středozemním moři výrazný fenologický cyklus korelovaný s teplotou vody** – v nejstudenější části roku (březen, duben) převažují sporofyty, v nejteplejších částech roku (srpen, září, říjen) převažují sterilní stélky. Gametofyty se vyskytují v zimě (únor). Rod má desítky druhů a mnohé z toho jsou druhové komplexy, klasickým příkladem je *D. dichotoma*. Ta byla nedávno rozdělena do několika druhů, ale od sebe se to nedá takřka poznat. Celé to navíc komplikuje **vysoká morfologická plasticita** druhů *D. dichotoma* a *D. implexa*, které mohou mít větvičky poměrně široké, ale klidně i úzké se spoustou přechodů mezi tím. Navíc tyto stélky mohou růst vedle sebe na jednom stanovišti. *D. cyanoloma* je další druh, který najdeme ve Středozemním moři, a je typická **světle modrým fosforeskující lem** na stélce. Je zde **invazním** druhem, původně pochází z jižní Austrálie. Pobřeží Austrálie má velmi podobné teplotní podmínky jako Středozemní moře, proto nejvíce invazních druhů v Mediteránu pochází právě z jižní Austrálie (podobně jako třeba *Caulerpa cylindracea*, *Asparagopsis armata*). Časově je možné mnoho

z těchto invazních událostí dohledat k období 40. let 20. století, kdy se zvýšila lodní doprava mezi Evropou a Austrálií v souvislosti s druhou světovou válkou.

Dictyopteris je příbuzný rodu *Dictyota*. Vypadá podobně, ale jeho stélky jsou zpevněné **středním žebrem**. Je to jen mechanická výztuž, není to žádný cévní svazek. Je to **víceletá** řasa. Ve Středozezemním moři na zastíněnějších habitatech roste *D. polypodioides*.

Lobophora má stélky **vějířovitě rozšířené**, ale stále se **dichotomicky** větví. Hlavní tradiční druh *L. variegata* má typické pantropické rozšíření, je to ale druhový komplex. Na příčném průřezu je stélka složená **z pěti vrstev** – jedna medulární vrstva a dvojité epidermální vrstvy buněk. Fylogenetické analýzy ukázaly, že *L. variegata* ve Středozezemním moři vůbec není, jsou zde tři odlišné druhy. Autochtonní druhy *L. schneideri* a *L. delicata* jsou sesterské a třetí druh *L. lessepsiana* je pravděpodobně lesepský imigrant, tzn. že se do Mediteránu dostal z Rudého moře po prokopání Suezského průplavu (1867).

Padina má stélky **zploštělé a vějířovitě rozšířené**. Stélka je **třívrstevná** a okraj je srolovaný do ruličky, čímž se tak chrání **apikální meristém** v podobě jedné řady dělivých buněk. Na okraji stélky vyrůstají jemné vlásky. Je to jediná chaluha, která **kalcifikuje**. „Letokruhy“ na stélce jsou výsledkem **střídání kalcifikovaných a nekalcifikovaných zón** na povrchu stélky – v tenčích, světlejších je uložen uhličitán vápenatý ve formě aragonitu. Je to velmi podobný mechanismus kalcifikace jako známe u parožnatků. *Padina* aktivně vylučuje do prostředí látky, které lokálně zvyšují pH vody a tím umožňují precipitaci uhličitánových iontů. Je to energeticky náročné, ale díky tomu lépe vzdorují herbivorii. Na nekalcifikovaných částech se v pohlavní zralosti vytváří rozmnožovací orgány. Je to **kosmopolitní** rod, který má centrum diverzity v tropech (zejména v Indopacifiku), ale najdeme jej i subantarktických vodách. Nejhojnější druh Mediteránu je *P. pavonica*, ale ve skutečnosti je to druhový komplex. Je to druh **ruďerální** (r-stratég), efemerní, **dominuje na ekologicky disturbovaných lokalitách**. Její nejsevernější lokalitou v Evropě je jižní Anglie. Studie z této oblasti ukazují, že lokalit, kde *Padina* může růst, přibývá v souvislosti s oteplováním povrchové mořské vody.

řád: *Spacelariales*

Jejich stélky jsou vláknité, větvené a jednotlivá vlákna jsou **multiseriální** s podélnými segmenty. Růst je **apikální** s terminální buňkou podobně jako u Dictyotales. Po prvním dělení vzniká **primární** segment, který se následně dělí na dva **sekundární** segmenty oddělené příčnou přehrádkou. Sekundární segment se dále rozdělí na menší buňky oddělené podélnou přepážkou. Životní cyklus je v zásadě **izomorfní**, žádná velká diferenciace mezi diploidním a haploidním stádiem není. Pohlavní rozmnožování je variabilní, nacházíme u nich izogamii, anizogamii i oogamii. Pohlavní proces stimuluje ektokarpen podobně jako u řádu Ectocarpales. Zajímavá je u nich produkce mnohobuněčných **triradiálních nepohlavních propagulí**, které se odlamují z větviček. Zástupci této skupiny vytváří nejčastěji hnědé chomáče („tufts“), které rostou přichycené na kamenech nebo epifyticky.

Zástupci:

Spacelaria je polyfyletický rod, na vrcholku vláken je typicky **velká apikální buňka**, která se dělí a vytváří nové buňky. Starší buňky se dále dělí příčně a tvoří **multiseriální vlákno s palisádami buněk**. V Mediteránu vytváří často hnědé, vláknité, **efemerní chomáče** na kamenech nebo víceletých řasách. To platí například pro *S. cirrosa*, která má větvičky druhého řádu ve vrcholové oblasti **žebříčkovitě uspořádané** a vyrůstají na nich **stopkatá plurilokulární sporangia**. *S. artica* je naproti tomu **vytrvalá** řasa rostoucí ve spodním sublitorálu chladných moří (Baltské moře, Severní moře), kde je poměrně málo světla. Je považována za nejhloběji rostoucí řasu v Baltském moři (od 7 do 40 metrů). Je také poměrně citlivá na eutrofizaci.

Halopteris filicina tvoří **keříčkovité** stélky větvené do třetího řádu. Větvičky vzhledově připomínají ptačí peří, starší jsou multiseriální, terminální uniseriální. *Halopteris* je **vytrvalou** řasou, roste hojně ve Středozemním moři.

Cladostephus je **vytrvalá** chaluha, která má centrální kauloid a **boční větvičky v přeslenech**. V přírodních populacích jsou dost často ožrané a větvení se nachází jen horní částech stélky. *C. spongiosus* se v Evropě vyskytuje jak ve Středozemním moři (například na Ankaranu ve Slovinsku), tak na atlantickém pobřeží Evropy v Irsku a jižním Norsku.

Do této skupiny náleží i **sladkovodní chaluhy**, jakými jsou *Heribaudiella* a *Bodanella*, jež tvoří spolu **monofyletickou linii**. Jsou to poměrně vzácné organismy. *H. fluviatilis* má **korovitou** vláknitou stélku a vyskytuje se horních tocích horských říček na vápencovém podkladě (biotop nejodlišnější od moře). Morfologicky je to dost podobné rodu *Hildenbrandia* – krátká nahloučená vlákna tvořící v tomto případě hnědou slizkou krustu. Buňky mají více plastidů. Je známá z více kontinentů včetně Severní Ameriky, v Evropě roste třeba na Balkáně. *B. lauterbornii* je známá jen ze čtyř alpských jezer včetně Bodamského jezera, kde je voda oligotrofní a na vápencovém podkladě. Roste zde od 8 metrů až prý do 40 metrů na kamenech společně s rodem *Hildenbrandia*. Stélka je také **korovitá**, složená z jednotlivých krátkých vláken.

řád: Desmarestiales

Jejich stélky jsou vláknité nebo listovité, **apikální meristém tvoří více buněk**. Jsou to hlavně **chladnomilné** chaluhy, vyskytují se například v Antarktidě (kde ekologicky zastupují pravé kelpy) nebo na západním pobřeží kontinentů (Amerika, Evropa). Evoluční centrum diverzity této skupiny možná bylo v subantarktické oblasti. Jejich životní cyklus je **heteromorfní** – sporofyt je velká stélka, **gametofyt je redukovaný** do podoby krátkých vláken rostoucích epiliticky. Samičí a samčí gametofyt vypadají také odlišně.

Zástupci:

Himantothallus grandifolius je antarktická chaluha dorůstající až 35 m, tvoří **obrovské fyloidy**.

Je endemitem Antarktidy a subantarktických ostrovů. Je jedním z klíčových organismů tzv. **pseudokelpových společenstev** na pobřeží Antarktidy, kde chybí pravá kelpová společenstva tvořená řasami z řádu Laminariales.

Desmarestia má centrální osu, ze které vybíhají postranní větvičky. Větve mohou být i ploše listovité jako například u *D. ligulata*, která zasahuje svým výskytem do severní Evropy. *D. viridis* je také evropský druh s jednoroční stélkou, roste například v Severním moři nebo Baltském moři. Oproti tomu *D. anceps* nebo *D. menziesii* jsou antarktičtí endemité. Některé druhy tohoto rodu mají ve svých stélkách buňky, které obsahují **volnou kyselinu sírovou** s pH kolem 1 (odtud anglický název *acid weed*). Vyvinulo se to v této linii pouze jednou. Je to zjevná adaptace proti herbivorii.

řád: Ralfsiales

Ralfsiales je malá skupina, ale ekologicky docela významná. Jsou to všechno **korovité** chaluhy, které rostou **v intertidálu až supralitorálu**, kam dostíkuje mořská voda. Stélky jsou tmavě hnědé, často se světlejším okrajem a tvořené krátkými vlákny nahloučenými na sebe. Zoidangia (unilokuární/plurilokulární) se vytváří ve vertikálních řadách a jsou ukončené sterilní buňkou. Je to kosmopolitní skupina, rostou ve Středozemním moři, Severním moři i v tropech. Jejich diverzita je do značné míry neznámá.

řád: Tilopteridales

Do tohoto řádu patří zástupci, z nichž někteří jsou součástí **pseudokelpových společenstev**.

Zástupci:

Saccorhiza polyschides je **jednoletá** chaluha s jediným zploštělým kauloidem, který je na konci rozšířen a rozdělen do pásků. Charakteristickým znakem jsou „**volánky**“ na bázi kauloidu a

bradavičky přítomné v dospělosti na holdfastu. Je to **velmi rychle rostoucí** druh dosahující délky až 4 m. Životní cyklus je podobný laminariálnímu: sporofyt je makroskopická stélka, zatímco gametofyt je mikroskopický. Na volancích a holdfastu se vytváří unilokulární sporangia produkující po meióze haploidní zoospory, které dávají vznik dvoudomému gametofytu. Vyskytuje se podél západního pobřeží Evropy v horním sublitorálu, často společně s druhem *Laminaria hyperborea*. Méně často se najde i v některých částech Středozemního moře, ale na americkém pobřeží neroste. Je to oportunistický druh kolonizující prázdná místa v kelpovém ekosystému.

Phyllariopsis je součástí **sublitorálních kelpových společenstev** ve Středozemním moři a zastává zde podobnou roli jako tyto chaluhy.

Zanardinia vytváří hnědé zploštělé stélky, kruhové nebo nepravidelné, které mají na okrajích poměrně dlouhé vlásky. K substrátu je připojena jen pomocí rhizoidů. *Z. typus* se vyskytuje v sublitorálu například Středozemního moře.

Halosiphon má nevětvenou centrální osu, která je hustě pokrytá béžovými vlásky. *H. tomentosus* roste epiliticky na kamenech v Baltském moři. Stélka může měřit až jeden metr.

řád: Laminariales

Velmi významný řad zahrnující druhy s velkými stélkami (sporofyty), z nichž mnohé jsou klíčovými organismy společenstev zvaných **kelpové lesy**.

Životní cyklus je **heteromorfní** – gametofyt je **vláknitý a mikroskopický**, ale stále je to samostatné stádium, byť s menším významem. Hlavní vegetativní stádium představuje sporofyt, který je v mnohých případech **vytrvalý**. Je často diferencován na pevné, větvené **rhizoidy** (zvané též **haptery**), **kauloid** a **fyloidy**. U plesiomorfních skupin Aureophycaceae a Akkesiphycaceae je stélka tvořená jen jediným kauloidem s jedním nevětveným fyloidem. U čeledí Chordaceae a Pseudochordaceae, které jsou sesterské ke všem ostatním liniím Laminariales a jsou někdy řazené do vlastního řádu Chordales, jsou stélky bičovitité, duté. U některých druhů se vyvinuly i tzv. **plovací měchýřky** naplněné plyny jež udržují polohu stélky ve vodním sloupci.

Anatomie laminariálních chaluh

Růst sporofytu není apikální, ale je zajišťován **interkalárním meristémem** na rozhraní kauloidu a fyloidu. Na příčném řezu kauloidem lze rozlišit **pigmentovanou epidermis**, pod níž se nachází dělivé pletivo zvané **meristoderm**, které umožňuje růst do šířky a je tedy analogické kambiu u vyšších rostlin. Pod ním se pak nachází bezbarvá **korová vrstva** a centrální **medullární vrstva**. Ve vnitřní korové vrstvě a/nebo medulle se nachází **specializované vodivé buňky pro transport látek**. Jsou to protáhlé trubice uspořádané v řadách vedle sebe a na svých koncích jsou **perforované** podobně jaké sítkovice ve floémové části cévních svazků. Tyto vodivé buňky probíhají celým tělem stélky mimo rhizoidy a jsou jimi transportovány asimiláty, především manitol, z aktivně fotosyntetizujících částí stélky do míst potřeby. Vodivé buňky byly prokázány u mnoha laminariálních chaluh. Příčný řez fyloidem připomíná rovněž řez listem cévnatých rostlin.

Životní cyklus laminariálních chaluh

Zpravidla v zimních měsících se na diploidním sporofytu vytvářejí **sori unilokulárních sporangií**, v nichž se vytvářejí bičíkaté haploidní zoospory. Ty dávají vznik vláknitým **gametofytům, které jsou odděleného pohlaví** a na nichž se utvářejí četná **unilokulární gametangia**. Spermatozoidy při **oogamickém** pohlavním procesu oplodňují vaječné buňky, vzniká zygota a z ní nová sporofytická stélka, která vyrůstá na samičím gametofytu. Uvolnění spermatozoidů ze samčích gametangií a jejich usměrněný chemotaktický pohyb způsobuje feromon produkovanými zralými vaječnými buňkami zvaný **lamoxiren**. Sporofyty jsou často **mnoholeté, fyloidy se obnovují** vždy zjara.

Sori sporangií se na sporofytu vyskytují **u různých čeledí na určitých místech stélky**. U Chordaceae a Pseudochordaceae se vytvářejí po celém povrchu stélky, u Aureophycaceae na dobře vyvinutém

holdfastu, Laminariaceae mají sori na fyloidech a Alariaceae mají sori soustředěně na specializovaných sporofylech, které vyrůstají na bázi stélky. Řada procesů v životním cyklu je řízená **cirkadiánně** a také **teplotou**. Důležité je to zejména pro synchronizaci tvorby samičích a samčích gamet. Také dozrávání sporangii je řízené teplotně, u většiny druhů probíhá v období studené vody. Tyto aspekty limitují rozšíření laminariálních řas.

Fylogeneze a rozšíření laminariálních chaluh

Všechny hlavní skupiny jsou monofyletické. Řád obsahuje několik čeledí, z nichž některé jsou velmi malé, ale důležité z evolučního hlediska. Na počet druhů to není tak velká skupina, v chladných vodách totiž probíhá speciace mnohem pomaleji než v tropických oblastech (analogické k terestrickým ekosystémům). Čeledi Chordaceae, Pseudochordaceae a Akkesiphycaceae je sesterské ke všem ostatním laminariálním chaluhám, proto jsou někdy vyčleňované do samostatného řádu **Chordales**.

Korunními skupinami jsou **Laminariaceae** a **Arthrothamnaceae**, které tvoří většinu diverzity evolučně mladých linií.

Laminariales jsou **chladnomilné** řasy. Jejich **největší diverzita je v severním Pacifiku**, kde se vyskytují i evolučně plesiomorfni linie a mnoho z nich jsou zde endemické. Pseudochordaceae se vyskytují v Ochotském moři, Akkesiphycaceae jsou endemické pro severní Hokaido a Aureophycaceae rostou na Aleutských ostrovech. Do čeledi Chordaceae patří *Chorda filum*, která je jediným druhem rozšířeným i v Atlantiku, včetně Baltského moře a Britských ostrovů. Všechny ostatní druhy jsou endemické pro severní Pacifik. Recentně byla *Ch. asiatica* antropogenně rozšířena do Středozemního moře. Je prakticky jisté, že toto je **evoluční centrum** laminariálních chaluh a do dalších oblastí se rozšířily sekundárně. Severní Atlantik má tak menší množství druhů, a ještě o něco více zaostává jižní polokoule. Přitom právě zde se nacházejí rozlehlé kelpové lesy s největší biomasou. Zdá se, že jen třem rodům se podařilo překonat tropický pás a rozšířit se i na jižní polokouli – jsou to rody *Macrocystis*, *Ecklonia* a *Laminaria*. Rod *Lessonia* je zřejmě původní na jižní polokouli. Na západním pobřeží jižní Ameriky a Afriky se také vyskytují kelpové lesy, a to díky studeným proudům (Humboldtův, Benguelský). Podobně je tomu na jižním pobřeží Austrálie a na Kanárských a Kapverdských ostrovech, kde zas proudí studený Kanárský proud. Pak ještě existují i hlubokomořské kelpy, které se vyskytují například v tropech nebo i ve Středozemním moři ve 100 metrech hloubky. Teplota vody je zde podobná jako v chladných částech planety, což těmto řasám maximálně vyhovuje, říká se tomu **isothermic submergence**. Většinou jsou to pomalu rostoucí chaluhy.

Laminariales je **evolučně mladá linie**, ale ne zas tak jako Fucales. Jejich diverzifikace probíhala v průběhu třetihor, ale již od paleogénu. Její počátek je spojen s **ecenním/oligocenním rozhraním**, kdy se na planetě výrazně ochladilo po velmi teplém období eocénu. Tehdy byly hladiny oceánů o 120 metrů výše a moře dosahovalo až na jižní Moravu. Arktida i Antarktida neměly polární čepičky, rostly zde stromy a žila různá zvíř. V oligocénu tak vznikly biotopy, kde se Laminariales mohly uchytit a diverzifikovat. V průběhu neogénu už většina současných druhů existovala, což je rozdíl oproti mnoha fukálními liniím

Zástupci:

čeleď: Aureophycaceae

Aureophycus aleuticus je jediný druh této plesiomorfni skupiny. Sporofyt tvoří jeden nevětvený kauloid s fyloidem a **diskovitým holdfastem, na kterém vznikají sori sporangii**. Gametofyt je mikroskopický, vláknitý a žije pod velkými sporofyty. *Aureophycus* je endemit **Aleutských ostrovů**, kde se vyskytuje poměrně hojně a je jedním z důležitých organismů zdejšího ekosystému.

čeleď: Lessoniaceae

Ecklonia je jeden ze tří rodů, kterým se podařilo přeskóčit **ze severní na jižní polokouli**. Jsou to velké chaluhy se stélkami diferencovanými na kauloid a fyloidy. Holdfast je zde větvený, není diskovitý. ***E. maxima*** dorůstá výšky i 20 m, vytváří kelpové lesy na pobřeží jižní Afriky. Zejména v jižní Africe se fyloidy této řasy osekávají a dále zpracovávají v tzv. **kelpak**, který se používá jako biostimulant

v zemědělství. Jeden z nejhojnějších druhů je *E. radiata*, je velká asi jen 2-3 m a spíš dělá takové křoví. *1 druhna východě Atlantiku, není v JA, ale 2 druhy v jižní Africe a 3 v Austrálii*

Egregia je rod vázaný na severní Pacifik. Z kauloidu vyrůstá po celé délce spousta malých fyloidů, proto se jí říká *feather boa kelp*.

Lessonia je rod **vázaný na jižní polokouli** a zároveň zřejmě jediný, který se zde vyvinul. Zejména v **Austrálii** a na **Novém Zélandu** ve studených mořích jsou tyto chaluhy dominantním prvkem sublitorálních společenstev. Také se vyskytuje v Jižní Americe, ale v jižní Africe není. Má dlouhé, větvené, páskovité fyloidy.

Eisenia se vyskytuje v severním Pacifickém oceánu a také na západním pobřeží Jižní Ameriky (na zbytku jižní polokoule není). Jeden z druhů, *E. bicyclis*, se pěstuje a využívá se v asijské kuchyni. V Japonsku je známá pod názvem **arame**. Má pevný kauloid, který se **terminálně vidličnatě větví** ve dvě zploštělé větve, z nichž pak vychází řada páskovitých fyloidů. *E. galapagensis* roste endemicky poměrně hluboko na Galapágách, které se jinak vyskytují v tropickém pásu (vliv studeného proudění).

čeleď: *Agaraceae*

Agarum má kauloid s jedním **perforovaným fyloidem**. Vyskytuje se na severní polokouli včetně Arktidy.

Costaria costata je pacifický rod s protáhlým zvlněným fyloidem.

čeleď: *Alariaceae*

Alaria má **dimorfní fyloidy** – jeden velký **vegetativní fyloid** s vlnitým okrajem a středním žebrem a bazální, menší, celokrajné **sporofyly**. Je vázaná jen na severní polokouli, většina druhů je v Pacifiku, ale druh *A. esculenta* se vyskytuje i v severním Atlantiku. Je to jediný druh v severním Atlantiku, svým výskytem zasahuje i do arktické oblasti.

Undaria má bohatě **členěný jeden fyloid** s jedním kauloidem. V pohlavní dospělosti se na bázi kauloidu vytváří, podobně jako u rodu *Alaria*, **sporofyly**. Je to původem pacifický rod, ale druh

U. pinnatifida je **invazní** druh v mnoha částech planety. Je to **jednoletá** řasa, fyloid vyrůstá během zimy, ale sporangia dozrávají až v květnu/červnu. Během léta přežívá ve formě gametofytu. Je to z potravinářského hlediska důležitá chaluha, v japonské kuchyni je známá pod názvem **wakame**. Pěstování je delší záležitost než třeba u rodu *Porphyra*. Mladé sporofyty, předem napěstované v kádích, se během října/listopadu vysazují na plovoucí natažená lana v akvakulturách. V březnu/dubnu se pak sklízí a během května/června se z některých získávají haploidní zoospory, které se pak využijí na vypěstování gametofytů v laboratořích a oplození během srpna/září. Globální invaze druhu *U. pinnatifida* souvisí s rozšířením farem do jiných oblastí světa, odkud se jí podařilo rozšířit i do volné přírody. V současnosti se tak šíří v Tasmánii, na Novém Zélandu, pobřeží Argentiny, Kalifornie a zejména v celé západní Evropě včetně nejstudenějších oblastí Středozemního moře. V Jaderském moři se vyskytuje pouze v Benátské laguně, která je hodně izolovaná od zbytku moře. V zimě zde teplota klesá pod 15 °C, což je klíčové pro tvorbu gamet a přežití druhu.

čeleď: *Laminariaceae*

Laminaria má centrum diverzity na severozápadním pobřeží Pacifiku a jen jeden druh se vyskytuje i a jižní polokouli (*L. pallida*). Stélka má jeden kauloid s **děleným fyloidem**, který vždy vyrůstá na jaře nový. Sporofyt může žít více než 10 let. Mezi hlavní evropské druhy patří *L. hyperborea* a *L. digitata*, které se od sebe liší zejména délkou kauloidu. *L. hyperborea* je tzv. canopy species, dorůstá až 25 metrů a na severozápadním pobřeží Evropy, od severního pobřeží Portugalska až na sever včetně Faerských ostrovů, Islandu a sever Skandinávie, je to **dominanta evropských kelpových lesů**. Na Špicberkách už kelpové lesy nejsou. *L. digitata* roste v menší hloubce, má jeden až dva metry.

L. ochroleuca nebo *L. rodriguezii* rostou v Mediteránu na hlubokomořských lokalitách (50 metrů a víc), kde je voda studenější. *L. ochroleuca* roste i na Pyrenejském poloostrově a severním Maroku.

L. rodriguezii je dokonce endemitem Středozemního moře. *Na evropském pobřeží se vyskytuje 6 druhů, v Jižní Americe 1 druh (*L. pallida*), stejně tak v Jižní Africe (1 druh – *pallida*) a v Austrálii už není.*

Nereocystis je endemicky vázaný na severní Pacifik. Jediný druh, *N. luetkeana*, je **dominantou kelpových lesů na západním pobřeží Severní Ameriky** (Kalifornie, Oregon, Washington, Britská Kolumbie, Aljaška). Dorůstá až 40 metrů a tvoří korunní vrstvu kelpových lesů. Je jednoletý a rychle roste. Je to druh se **největšími plovacími měchýřky**, z něhož vybíhají dlouhé, páskovité fyloidy. Měchýřky obsahují velké množství **oxidu uhelnatého** (až 12 % objemu) – zřejmě je to obrana proti herbivorii. Podobnou stavbu stélky má i rod *Pelagophycus*.

Macrocystis (bobulák) je druhý hlavní rod, který **dominuje kelpovým lesům v severním Pacifiku**. Je to vůbec největší chaluha, dorůstá až 60 metrů a váha čerstvé stélky dosahuje 300 kg. K substrátu je pevně ukotvená pomocí **mohutného hapterového systému**. Z něj pak k hladině roste několik dlouhých kauloidů porostlých fyloidy s pilovitým okrajem. Jeden může mít až 80 cm a **na bázi každého** se nachází **plovací měchýřek**. Bazální část s haptery je mnohaletá, jedinec se dožívá 16 až 30 let. Každým rokem z hapterové části vyrůstají nové kauloidy. Je to velmi rychle rostoucí chaluha, denní délkový přírůstek činí cca 30 cm. Vzpřímená část stélky tak dosáhne hladiny za několik měsíců a zde se rozprostře ještě na několik dalších desítek metrů. Fyloidy umístěné v bazální části kauloidu nesou zoosporangia (**sporofyly**), jež pak produkují haploidní zoosporý dávající vznik mikroskopickým gametofytům. Je to jeden z rodů, který přeskočil i **na jižní polokouli**, kde tvoří **dominantu** kelpových lesů. *M. pyrifera* tvoří kelpové lesy na západním pobřeží USA, ale pak také na západním pobřeží Jižní Ameriky, subantarktických ostrovech, jižní Afriky a na jižním pobřeží Nového Zélandu, kde se vyskytuje společně s rodem *Lessonia* a *Ecklonia*. V Severní Americe jsou tyto lesy ohrožovány zejména populacemi mořských ježovek, které žerou podrost – gametofyty a mladé sporofyty.

Saccharina je jen na severní polokouli a je to primárně asijský rod. Má **jeden celistvý fyloid** s jedním kauloidem. *S. latissima* je hojný, severoatlantický druh včetně evropského pobřeží (severní Německo, Dánsko a částečně i v Baltském moři). Sporofyty jsou jednoleté, maximálně dvouleté, ale rostou poměrně rychle. Pěstují se v akvakulturách společně s druhem *S. japonica*. V Japonsku je známá pod názvem **kombu**. U nás v Evropě se vyskytují dva druhy, na jižní polokouli není.

Postelsia je chaluha západního pobřeží Severní Ameriky a jediná z Laminariales, která roste v **horním intertidálu** – při odlivu jsou stélky zcela obnažené včetně holdfastů. Je pouze jeden druh, *P. palmaeformis*, zvaná *sea palm*, jež dorůstá několika desítek centimetrů.

čeleď: Chordaceae

Chorda má vegetativní stélku zcela odlišnou. Je **bičovitá, dutá a naplněná vzduchem**, díky čemuž roste vzpřímeně k hladině. Dorůstají 2 až 3 metrů. Na průřezu je patrná svrchní epidermální vrstva a pod tím medullární vrstva velkých buněk. Na povrchu stélky se nachází jednobuněčné **parafýzy** kyjovitého tvaru a **sporangia**. Jediný evropský druh je *Ch. filum*, která rovněž žije i **Baltském moři**. Stélka je jednoletá, vrchol výskytu sporofytů je od června do srpna, na podzim začínají odumírat, vypouští se z nich vzduch a leží spíš při dně. Zimu přežívá v gametofytu a na jaře z toho roste nový sporofyt. Ostatní druhy rodu se nachází v severním Pacifiku.

řád: Ectocarpales

Drobné chaluchy, které se **sekundárně zjednodušily** (původně byly považované za primitivní chaluchy). Životní cyklus je **haplo-diplontní**, přičemž obě **stádia jsou morfologicky velmi podobné**, ale nejsou identické a zejména mají v přírodě **odlišné niky**. Pohlavní proces je izogamický nebo mírně anizogamický. Některé druhy mají ale i komplexní stélky.

Zástupci:

Ectocarpus siliculosus má větvenou vláknitou stélku, ale jednotlivá vlákna jsou **unisériální**, což je rozdíl oproti sphacelariálním řasám. Haploidní gametofyt produkuje gamety v šiřticovitých **plurilokulárních gametangiích**, diploidní sporofyt vytváří haploidní zoospory v **unilokulárních zoosporangiích**. Obě stádia se mohou rozmnožovat také nepohlavně pomocí zoospor vytvářejících se v plurilokulárních zoosporangiích, v případě gametofytu jsou haploidní a v případě sporofytu diploidní. Samičí gamety produkují feromon **ektokarpen**. Velmi podobný druhem je *Pylaiella littoralis*, která se odlišuje jednak počtem plastidů a pozicí plurilokulárních zoidangií. U rodu *Ectocarpus* je **jeden síťovitý plastid** a zoidangia jsou **terminální**, u rodu *Pylaiella* je **plastidů více** a zoidangia jsou **interkalární**. Makroskopicky to vytváří hnědé, **efemerní** chomáčky, které rostou **epifyticky** na jiných chaluhách nebo mořských trávách či je najdeme růst na kamenech a antropogenních substrátech. Jsou to často **nárostové, ruderální řasy**, které se vyskytují na znečištěnějších místech, ale třeba v Baltském moři jsou běžnou součástí ekosystémů. Rod *Ectocarpus* a *Pylaiella* si přitom nejsou blízké příbuzné.

Colpomenia vytváří takové **duté měchýřky**, které se plní zevnitř plyny z fotosyntézy a respirace. Často roste **na ústřicích a jiných mušlích**, které to může odtrhnout od substrátu (tzv. *oyster thief*). Může způsobovat **ekonomické škody** na ústřicových farmách. Právě přes ně se dostala do celého světa, včetně chladnějších oblastí Středozemního moře. Jsou dva druhy – *C. peregrina* a *C. sinuosa*, ale ve skutečnosti jsou to druhové komplexy. Vlastní stélku tvoří vlákna, která jsou hustě propletená.

Petalonia fasciata je severoatlantický rod, roste například na pobřeží Britských ostrovů. Má **listovitou stélkou**, ale je to efemerní organismus.

Scytosiphon lomentaria má **tubulární, dutou** stélku, která je **pravidelně zaškrcovaná** – tlustší místa jsou nafouklá a zaškrbená jsou bez centrální dutiny. Roste hojně na západním pobřeží Evropy včetně Baltského moře. Je to **efemerní řasa**, vyskytuje se typicky jen na jaře do začátku léta a zbytek roku přežívá v bazálním diskovitém útvaru.

Cladosiphon okamurans je větvená chaluha s válcovitou, relativně měkkou stélkou vytvářející poměrně husté trsy připomínající špagety (sporofyt). Je významná v asijské kuchyni, v Japonsku je známá pod názvem **mozuku**. Sbírá se nebo se pěstuje na sítích zejména na japonském ostrově **Okinawa**, kde se pak sklízí sacím čerpadlem. Je bohatá především na fukoidany a je považovaná za jeden z důvodů, proč se místní obyvatelstvo dožívá tak vysokého věku.

Dictyosiphon má **multisériální** vlákna, na povrchu se nachází epidermální vrstva a pod ní medulla.

D. foeniculaceus roste ve studené temperátní zóně včetně Baltského moře a zasahuje svým výskytem rovněž do Arktidy (Grónsko).

Eudesme virescens – studená temperátní zóna, ale také Arktida (Grónsko).

Adenocystis má **kyjovité** vegetativní stélky. Vyskytuje se jen v chladných, subantarktických vodách na **jižní polokouli**.

Splachnidium má stélky větvené, kyjovité. Je to další **endemit** studených vod **jižní polokoule**.

Pleurocladia lacustris je vzácnou **sladkovodní** chaluhou řádu Ectocarpales. Vytváří takové malé hnědé polštářky unisériálních vláken na kamenech ve stojatých i tekoucích vodách s vyšším pH.

řád: Fucales

Evolučně nepokročilejší skupina chaluh s **velmi výraznou heteromorfní rodozměnou**. **Sporofyt** je vždy **makroskopická** stélka s **apikálním růstem**, zatímco **gametofyt** je **redukovaný** do podoby několika vláken a roste na diploidním sporofytu. Není to tedy již samostatné stádium, ale výživově je plně závislé na mateřském organismu. Životní cyklus je proto **diplontní**. Pohlavní orgány, antheridia a oogonia, se vytváří mezi parafýzami v dutinkách zvaných **konceptákula**, která s okolním prostředím komunikují pomocí úzkého póru (ostiolum). Konceptákula jsou nahloučená na koncových, zduřelých částech stélky, kterým se říká **receptákula**. Pohlavní proces je **oogamický**, k oplození vaječných buněk dochází mimo prostor konceptákula. Spermatozoidy jsou bezbarvé, ale mají stigma. Vzniklá zygota se okamžitě dělí a dává vznik nové stélce. Druhy jsou buď **diecické** nebo **monoecické**. Nepohlavní rozmnožování je omezeno na fragmentaci stélky, žádné nepohlavní zoospory se netvoří.

Mezi Fucales patří spousta čeledí, některé z nich obsahují jen jeden rod s několika druhy a jsou často endemické pro jižní polokouli (například Xiphophoraceae, Bifurcariopsidaceae, Hormosiraceae, Notheiaceae a Seirococcaceae). Naprostá většina diverzity je v čeledi Sargassaceae, která je primárně teplomilná. Ostatní skupiny jsou chladnomilné, mají nižší diverzitu a vyskytují se buď na severní, nebo jižní polokouli, žádné z nich se nepodařilo proniknout na tu druhou. Řasy z řádu Fucales obecně žijí **v intertidálu** (eulitorálu). Dokáží však žít i v sublitorálu trvale pod vodou (například v Baltském moři), ale zde jsou v mnoha případech vykompetované laminariálními chaluhami.

Zástupci:

čeleď: Xiphophoraceae

Xiphophora

čeleď: Hormosiraceae

Hormosira je tzv. habitat forming species v **intertidálu** jižní Austrálie a na Novém Zélandu.

Vytváří **korálovité stélky**, proto její anglický název *Neptune's necklace*.

čeleď: Notheiaceae

Notheius je **epifyt** jižní polokoule, endemicky vázaný na velké chalupy jako je *Hormosira* a *Xiphophora*. Jeho stélka je sekundárně zjednodušená, vláknitá, a proto se dříve myslelo, že patří mezi ektokarpální chalupy.

čeleď: Durvillaeaceae

Durvillaea je jediný rod této čeledi, zahrnuje 7 druhů, které najdeme jen v oblastech **jižní polokoule** – Ohňová země, Falklandské ostrovy a jižní pobřeží Austrálie a Nového Zélandu, zde všude tento rod dominuje. Stélky jsou vytrvalé, poměrně velké, větvené a zploštělé a rostou **v horním sublitorálu** při hladině vody. Některé druhy mají ve stélkách **dutinky**, které jsou **vyplněné vzduchem** a vynášejí tak fyloidy k hladině. Je to primárně adaptace, která vítězí v kompetici o světlo a vyvinula se u mnoha fukálních řas nezávisle na sobě. Největší druhová diverzita včetně endemických druhů se vyskytuje na jihu Nového Zélandu a sousedních ostrovech. Všechny ostatní oblasti jižní polokoule (subantarktické ostrovy, Ohňová země, Tasmánie) mají diverzitu velmi nízkou. Je to zřejmě tak, že rod *Durvillaea* vznikl na Novém Zélandu a jen jedna linie (*D. antarctica*) se roznesla antarktickým cirkumpolárním proudem na subantarktické ostrovy. Pak se dostala na pobřeží Chile a dále trochu na sever, kde speciovala v endemické druhy (*D. antarctica* je ve skutečnosti druhový komplex).

čeled': *Fucaceae*

Původ této skupiny možná spadá do Tichého oceánu, kde se vyskytují plesiomorfni rody *Silvetia* a *Pelvetiopsis*. Ostatní rody – *Fucus*, *Ascophyllum* a *Pelvetia* jsou primárně severoatlantické.

Pelvetia je chaluha vyskytující se v eulitorálu a části supralitorálu. *P. canaliculata* roste na západním pobřeží Atlantického oceánu.

Fucus (chaluha) má stélky **dichotomicky větvené** a **zploštělé**, se **středním žebrem**, některé nesou plovací měchýřky. Stélky jsou **mnohaleté**, k substrátu přirůstají terčíkovitou bází. Zbytnělé koncové části větví, receptákula, mají bradavčitý povrch a na jejich průřezu jsou patrná konceptákula obsahující gametangia. Vlastní konceptákulum je vyplněno sterilními vlákny, mezi kterými se tvoří pohlavní orgány. Anteridia se tvoří jako boční výrůstky vláken, oogonia se tvoří na stopce a jejich velikost značně převyšuje velikost vegetativních buněk. Z oogonia se uvolňují vaječné buňky při zralosti. Po vypuzení z konceptákula klesají na dno a tam dochází k oplození. Průběh oplození stimuluje feromon **fukoseraten**.

Je to primárně **severoatlantický** rod, vyskytuje se od New Yorku až po Grónsko a v Evropě od Portugalska po Špicberky, včetně Baltského moře. Je to **dominantní intertidální zóna**, při odlivu je nad vodou, za přílivu je ponořený. *F. vesiculosus*, *F. serratus* a *F. spiralis* se vyskytují na obou atlantických pobřežích, *F. distichus* svým rozšířením zasahuje i do Pacifiku (stejně tak *F. gardneri*). Některé druhy mají endemické rozšíření, například *F. virsoides* v Jaderském moři nebo *F. radicans* v Baltském moři. Samotný rod *Fucus* je **velmi mladou linií**, vznik a diverzifikace je spojená až s ochlazením klimatu na planetě v průběhu třetihor od poloviny pliocénu (5 milionů let) po předešlém velmi teplém miocénním období. Začalo střídání dob ledových a meziledových, v glaciálech vznikaly refugia oddělné zaledněnými oblastmi, ve kterých tento rod mohl diverzifikovat a speciovat. *F. spiralis* má stélky nepravidelně zakroucené, je to **nejhojnější atlantický druh**, v Baltu jej nenajdeme. *F. vesiculosus* (chaluha bublinatá) má **plovací měchýřky** na stélce a je typický severoatlantický. *F. serratus* plovací měchýřky nemá, ale okraj jeho stélek je pilovitý. Na pobřeží Norska, Skotska, na západě Dánska a Německa rostou tyto řasy v intertidálu a pod nimi jsou kelpové porosty. Oba tyto zmíněné druhy zasahují i do **Baltského moře**, kde se přizpůsobily na sníženou hladinu salinity. Vlastně již byly k této kolonizaci preadaptované, protože v intertidálu silně kolísá salinita, a to oběma směry (při vysoušení nebo naopak za deštivého počasí). Laminariální chaluhy se ale v Baltu nevyskytují, proto zde *Fucus* zasahuje i do sublitorálu a vytváří zde **fukusový pás** s druhem *F. vesiculosus* blíže u hladiny, zatímco pod ním je *F. serratus*. Jsou to klíčové druhy zdejšího ekosystému. Nejsou ale v celém Baltském moři, ve velmi nízké salinitě už přestávají zygoty klíčit. Na jihovýchodním švédském pobřeží jsou na jihu populace *F. serratus*, které vytváří fukusový belt, dále na sever se rozmnožují už jen nepohlavně a stélky jsou spíše jednotlivé a několik desítek kilometrů jižně od Stockholmu už *F. serratus* neroste. V Baltském moři došlo také **recentně** (v posledních stovkách let) **ke speciaci endemického druhu *F. radicans* z *F. vesiculosus***. Nemá plovací měchýřky a stélky jsou menší. Je vázaný na oblasti s velmi nízkou salinitou, vyskytuje se na severu ve Švédsku a Finsku a na východě na estonských ostrovech. Vypadá to ale, že populace ve Švédsku a v Estonsku nejsou monofyletické, a tak to možná vzniklo dokonce dvakrát nezávisle. Typickým fenoménem Baltu dále je, že **snížující se salinita vede ke zvyšující se klonalitě** druhů *F. vesiculosus*, *F. radicans* ale třeba i u ruduchy *Furcellaria lumbricalis*. Populace se rozmnožuje jen nepohlavně a genetická diverzita tak klesá. *F. virsoides* je jediným druhem rodu, který se vyskytuje **ve Středozemním moři**. Je to **glaciální relikt**, ale bohužel je zřejmě na ústupu. Býval kdysi k nalezení na Slovinském pobřeží poblíž Ankaranu, ale zde jeho populace úplně vymizely.

Ascophyllum je evolučně příbuzný rod, také **severoatlantický**. Je také dichotomicky větvený a má podlouhlé **plovací měchýřky**, které vznikají jako **ztlustlina kauloidu**. Receptákula jsou umístěná na krátkých bočních větvích. Je jen jeden druh – *A. nodosum*, který zasahuje i do **arktických vod**, třeba na sever Norska a severní Island. Studie ukazují, že se zvyšující se teplotou moře se zvyšuje růstová rychlost této chaluhy.

čeleď: *Sargasaceae*

Je to druhově nejbohatší čeleď řádu, zahrnuje více než 500 druhů, které jsou hlavně **teplomilné**.

U některých zástupců se dokonce vyvinuly **fyloidy**.

Sargassum (hroznovice) má stélku morfologicky členěnou na rhizoidy, **kauloid** s **fyloidy** a kulovitými **plovacími měchýřky**, které jsou na stopkách a vznikají **modifikací fyloidů**. Jsou to **vytrvalé řasy**. Má mnoho druhů, které jsou velmi mladé, jsou to evoluční novinky posledních pár milionů let. Centrum diverzity rodu spadá do indomalajské oblasti, zatímco v Atlantickém oceánu a na východním pobřeží Tichého oceánu je genetická diverzita velmi nízká. V rámci rodu se rozlišují dvě skupiny druhů: (1) **bentické litorální** druhy a (2) **pelagické** druhy rostoucí na volném moři. *S. vulgare* má pantropické a subtropické rozšíření, vyskytuje se i **ve Středozemním moři** na osvětlených místech blízko hladiny. Roste často spolu s různými druhy rodu *Cystoseira* a dohromady jsou považovány za **indikátory klimaxových společenstev** (K-strategové). Jeho fyloidy jsou často pilovité. Některé druhy, jako *S. fluitans* a *S. natans*, vytvářejí v Atlantickém oceánu **volně plovoucí populace**, které se **množí pouze nepohlavně**. Je to ekosystémem, který není v kontaktu s pevnou zemí. Jsou na ně vázané různé další organismy – sinice, řasy, ale i třeba krabi nebo další korýši. Svým výskytem to není omezené jen na Sargasové moře, je to i na jih od rovníku. Naopak v Tichém oceánu, kde je evoluční centrum tohoto rodu, se takový ekosystém prakticky nevyskytuje. V poslední době dochází k nárůstu abundance těchto plovoucích raftů, které se pak mohou při větších bouřích hromadit na pobřeží. Problémy s tím má zejména Brazílie, kde se musí při takových incidentech odklízet desítky tun biomasy. Negativní dopady to má jednak na turismus, ale rovněž na přibřežní ekosystém. Obrovské haldy biomasy zastíňují zdejší autotrofní společenstva, spotřebovávají kyslík, a ještě mohou produkovat různé alelopatické látky. Jaký faktor stojí za současným vzestupem těchto abundancí, zvaných **golden tides**, není stále jasné. *S. fusiforme* je významná potravinářsky využívaná chaluha. Její japonské jméno je **hiziki** a dříve byla také řazená do rodu *Hizikia* než se ukázalo, že náleží do linie *Sargassum*.

Turbinaria je **tropický** rod s charakteristickou morfologií stélek. Stélka má pevný, **nevětvený kauloid**, na kterém vyrůstají takové **deskovité fyloidy trojúhelníkovitého tvaru**, na jejichž zadní straně na bázi vyrůstají receptákula. Centrum diverzity rodu je také v indomalajské oblasti a Indickém oceánu. Nejsevernější lokality jsou v **Rudém moři**, ale ve Středozemním moři se už nevyskytuje. Je to však potenciální adept, který by **indikoval tropikalizaci Středozemního moře**. V budoucnosti lze očekávat antropogenní přenos. Nejrozšířenějšími druhy je *T. turbinata* a *T. ornata*. Je to jedna z mála chaluh, které **vzdorují herbivorii** i na místech, kde je silný žrací tlak.

Cystoseira je **primárně mediteránní** rod. Jsou to **keříčkovité, mnohaleté** chaluchy bez fyloidů. Mají **výrazný sezónní cyklus** – během března/dubna, kdy je voda nejstudenější, mají největší biomasu a pak během letní sezóny jsou stélky silně spásané. Na konci sezóny, v říjnu/listopadu se sestávají jen z bazálních větvíček. V dalším roce z toho vyrůstají nové stélky. *C. compressa* je příkladem hojného druhu, který má stélky zploštělé a téměř žebříčkovitě větvené. Některé druhy, například *C. barbata*, mají na sekundárních větvíčkách podlouhlé ztlustliny, které fungují jako plovací měchýřky. Ve Středozemním moři jsou považovány za **indikátory klimaxových společenstev** ve svrchním sublitorálu, kde často rostou spolu se *Sargassum*. Kombinace zvyšování teploty moře a eutrofizace pobřeží vede k tomu, že druhy rodu *Cystoseira* a *Sargassum* jsou na řadě míst ve Středozemním moři na ústupu.

Cystophora je důležitým druhem **jižní polokoule** (jižní Afrika, Austrálie, Nový Zéland), který má **podobnou ekologii jako Cystoseira** ve Středozemním moři. Je to vytrvalá řasa ekologicky stabilních lokalit. Jejím charakteristickým znakem je **střídavé větvení** na jednu a na druhou stranu. Některé druhy, například *C. retroflexa*, mají plovací měchýřky.

Využití chaluhy

Chaluhy mají celou škálu využití, od potravinářského průmyslu přes biotechnologický průmysl a různé další zvláštní využití. Na ostrově Læsø (Dánsko) se z vyplavených chaluhy dělají střechy místních domů (hlavně z biomasy druhů rodu *Fucus*). Ve Skandinávii nebo na Faerských ostrovech se na vyplavené biomase nechávají pást ovce. V severním Irsku jsou na pobřeží časté tzv. seaweed baths, kde se do horkých koupelí přidávají kelpové chaluhy. Společně s ruduchami jsou chaluhy využívány ve výtvarném umění seaweed art – jedná se buď o koláž stélek jednotlivých řas, nebo se například obtiskávají na plátno.

Pro **potravinářské** nebo **biotechnologické** využití se chaluhy **spíše pěstují** (ale například *Macroystis* se sbírá z přírodních populací). Typicky takové marikultury vznikají na místech tzv. soft-bottom, kde by normálně makrořasy nerostly. Pěstují se často na provazech, které jsou natažené mezi kůly nebo betonovými sloupy. Největší tradice konzumace chaluhy je ve východní Asii, kde se z řas dělají různé saláty – **kombu** (různé druhy rodu *Saccharina*), **wakame** (*Undaria*), **hiziki** (*Sargassum fusiforme*) nebo **mozuku** (*Cladosiphon*). V biotechnologiích se využívají především jako zdroj **jódu** nebo **alginátů**, které jsou obsažené v buněčných stěnách všech chaluhy. Spolu s látkami získávanými z ruduch (agar, karagen) jsou uváděny pod technologickým názvem **fykokoloidy** a jejich společnou vlastností je vytvářet vazký gel. Díky tomu se v potravinářství přidávají do zmrzlin, margarínu, majonéz, džemů, pивní pěny a za stejným účelem jsou součástí zubních past, krémů, šampónů nebo montážních lepidel. Známé je také tzv. alginátové cukroví, které může nahrazovat kandované ovoce. Algináty jsou pro člověka nestravitelné, ale vyvolávají pocit nasycení. Proto slouží i k výrobě pastilek pro hubnutí. Algináty nachází své uplatnění také v medicíně – při výrobě rovnátek nebo alginát vápenatý nachází své uplatnění v samovstřebávacích obvazech, které se mohou vložit do rány. Vápenaté ionty jsou postupně nahrazovány sodnými ionty z tělních tekutin, čímž se obvaz rozpustí a náplast se nemusí strhávat. Mezi významné **alginofyty** patří především rody *Laminaria*, *Ascophyllum* a *Macrocystis*.

třída: Xanthophyceae (různobrvky)

Jejich stélky jsou především **kokální** a **vláknité**. Není jisté, zda sem patří i zástupci s améboidní, monadoidní a kapsální stélkou (viz dále). Bičíkatá stadia mají heterokontní bičíky. Buněčná stěna je z **celulózy**, případně **alginátu**, nebo dokonce může být inkrustovaná křemíkem. Jedna skupina xantofyt má buněčnou stěnu dvojdielnou z tzv. **H-kusů**, které se vzájemně překrývají. Dají se pozorovat hlavně u vláknitých forem, které se snadno fragmentují.

Xantofyta se vyskytují od tropů po polární oblasti, především ve **sladkých vodách**, případně v **terestrických habitatech**. Ve sladké vodě jsou součástí fytoplanktonu, případně jsou tychoplanktonní (tzn. vzedmuté z bentosu), nebo jsou součástí perifytonu – asociované s vodními makrofyty. Rod *Vaucheria* je jediná také mořská a brakická. Vláknité rody jako je *Tribonema* a *Vaucheria* často vytvářejí viditelné nárosty.

Plastidy xantofyt

V buňkách je přítomno často **více stramenopilních plastidů** s typickou ultrastrukturou. Obsahují **chlorofyl a + c**, ale hnědý **fukoxantin chybí**, díky čemuž jsou pěkně zelené, případně žlutozelené (odtud anglický název „yellow-green algae“. Absence fukoxantinu vedla v minulosti k tomu, že řada xantofyt byla popsána jako zelené řasy a opačně. Kromě podobného zabarvení sdílejí tyto skupiny i podobnou ekologii. Různobrvky jsou tak **evolučním paralelismem k zeleným řasám**. Dají se odlišit pomocí Lugolova činidla, které v reakci se škrobem zelených řas poskytuje hnědé zabarvení, zatímco u xantofyt je zásobním produktem **chrysolaminaran**, který se barví jen slabě. Současně se ukazuje, že řada zástupců původně řazených do této skupiny patří mezi Eustigmatophyceae, které fukoxantin rovněž ztratily. Odlišují se od nich odlišnou kompozicí xantofylů, absencí chlorofylu *c* a také přítomností věncové lamely v plastidu. V plastidech bývá přítomen **pyrenoid**.

Rozmnožování xantofyt

Rozmnožování probíhá především **nepohlavně** prostým dělením nebo tvorbou rozmnožovacích částic jako jsou **zoospory** (s heterokontními bičíky), hemiautospory (bez mastigonem), aplanospory (bez bičíků) nebo **autospory** (malé repliky mateřské buňky). Mohou tvořit **endogenní cysty** inkrustované křemíkem nebo **akinety** se ztlustlou buněčnou stěnou. U některých rodů je známo i **pohlavní rozmnožování**. U rodu *Botrydium* a *Tribonema* je izogamické, případně anizogamické a u rodu *Vaucheria* oogamické.

Systematika xantofyt

Tradiční klasifikace založená na morfologii stélek **nereflektuje fylogenezi**. Spoustu taxonů je **polyfyletických**, vyskytují se na různých místech stromu a mezi nimi jsou jiné rody. Mezi potvrzená xantofyta patří kokální a vláknité druhy s buněčnou stěnou, ostatní linie jsou s otazníkem – nemusí být blízce příbuzné xantofytům a mohou představovat nové stramenopilní linie s nejasným postavením. Fylogenetická data jsou dostupná jen pro cca 1/6 popsáných druhů různobrvků. Většinu druhů popsal Adolf Pascher, ale mnohé z nich nebyly nikdy od doby jejich původního popisu znovu nalezeny.

Skupiny s nejasným postavením

1) **Heterochloridales** (Chloramoebales) zahrnuje nahé bičíkovce, kteří mohou být i améboidní. Kromě sladkých vod se vyskytují i v mořských a brakických vodách. Molekulární data pro ně nejsou k dispozici (například *Chloromeson*).

2) **Heterogloales** obsahuje buňky s kapsální stélkou, tedy bez buněčné stěny a obalené slizem. Dříve sem patřil rod *Pleurochloridella*, který však na základě molekulárních dat je spolu s *Phaeobotrys* sesterskou linií ke Xanthophyceae (nepatří tedy přímo do nich). Platí to tak zatím pro mořského zástupce *P. botrydiopsis*, zatímco pro sladkovodní *P. vacuolata* molekulární data nejsou zatím dostupná. Zajímavé je, že **obsahují fukoxantin**.

3) **Rhizochloridales** je skupina s amébovitými buňkami. Zahrnuje heterotrofní *Rhizochloris* a autotrofní *Myxochloris sphagnicola*, která žije uvnitř hyalocytů rašeliníku zřejmě jako komenzál. Její životní cyklus je poměrně komplikovaný s velkým množstvím odlišných stádií – jsou zde kokální buňky, bičíkovci a améby, které jsou i vícejaderné (plasmodium). Je to relativně vzácný organismus. *Stipitococcus* a *Stipitoporos* jsou sladkovodní epifyti vláknitých řas. Osekvenováním původního člena skupiny *Chlamydomyxa labyrinthoides* se zjistilo, že spadá do blízkosti Synchronophyceae (SII clade).

Skupiny náležící do Xanthophyceae

Mezi schválené skupiny v rámci Xanthophyceae spadají následující řády, které jsou však **polyfyletické**: 1) **Mischococcales** – kokální formy; 2) **Tribonematales** – vláknité; 3) **Botrydiales** – sifonální formy; 4) **Vaucheriales** – sifonální vlákna. Bohužel **ani rody nejsou monofyletické**, například *Xanthonema* vytváří na fylogenetickém stromě dva clady, mezi nimiž jsou různé další rody. Podobně je na tom i *Tribonema*.

Pravá xantofyta se na základě molekulárních dat rozdělují do **4 hlavních cladů**:

- **Chlorellidium-clade** – rody s kokální a heterotrichální stélkou (*Chlorellidium*, *Heterococcus*)
- **Botrydiopsis-clade** – kokální formy (*Botrydiopsis*, *Mischococcus* aj.)
- **Vaucheria-clade** – sifonální stélka (*Vaucheria*)
- **Tribonema-clade** – rody s kokální, trichální i sifonální stélkou (*Ophiocytium*, *Bumilleriopsis*, *Bumilleria*, *Xanthonema*, *Tribonema*, *Botrydium*).

Chlorellidium-clade a *Botrydiopsis-clade* mají **buněčnou stěnu z jednoho kusu**, zatímco *Tribonema-clade* má buněčnou stěnu **bipartitní** sestávající se z **H-kusů**.

Zástupci xantofyt

Bumilleria tvoří rozpadavá krátká **vlákna složená ze segmentů** po 2 až 8 válcovitých buňkách. Na koncích jsou někdy zřetelně viditelné H-kusy – buněčná stěna je bipartitní. Rozmnožuje se pomocí zoospor. *Bumilleria* je sladkovodní, vyskytuje se v metafytonu mezi dalšími vláknitými řasami, ale najdeme ji také v planktonu.

Bumilleriopsis je polyfyletický rod. Stélka je **kokální, válcovitá a často protáhlá**, s početnými plastidy a rozmnožuje se pomocí seriálně se tvořících autospor. Buněčná stěna je dvoudílná. Žije v metafytonu sladkých vod nebo na vlhké půdě.

Ophiocytium má buňky cylindrické a protáhlé, volně žijící buňky si **na jednom konci** vytváří **dlouhý ostn** (na obou koncích buňky si dlouhé ostny vytváří odlišný rod **Centrtractus**). Některé druhy vytvářejí **kolonie** – mateřská buňka svůj protoplast přemění v několik zoospor, které se uchytí v hrdle mateřské buňky a vytvoří nové buňky, které se protáhnou a vytvoří kytickovou kolonii. Buněčná stěna je bipartitní. Vyskytuje se ve sladkých vodách jako součást fytoplanktonu (euplankton, tychoplankton), nebo je metafytonní a epifytický.

Tribonema (česky žabnice) tvoří nevětvená vlákna s dlouhými, **válcovitými buňkami** a dvoudílnou buněčnou stěnou. Na koncích vláken jsou velmi často pozorovatelné **H-kusy**. V buňce je často více parietálních plastidů. Rozmnožuje se pomocí zoospor, které nějaký čas plavou ve vodním sloupci a následně apikálním koncem přisednou k podkladu a vyrostou v nové vlákno. Roste v metafytonu stojatých i tekoucích vod, ale je složkou i planktonu. Převážně bývá v kyselejších vodách, ale některé byly nalezeny i v pH kolem 9. Rod je polyfyletický.

Xanthonema je morfologicky podobná předešlému rodu, ale na koncích nejsou H-kusy tak časté. Nicméně buněčná stěna je i zde dvoudílná. Je to převážně **půdní řasa**, ale roste i v metafytonu sladkovodních nádrží. Také je polyfyletická.

Botrydium (česky vakovka) je makroskopická řasa, která tvoří nadzemní **balónkovité váčky** a v zemi se ukotvuje pomocí rhizoidů. Stélka je **sifonální**, obsahuje mnoho jader a zároveň není přepažená buněčnými přehrádkami, je to tedy celé jedna buňka. Přitom je stélka diferencovaná – rhizoidy jsou hyalinní bez plastidů, balonek je zelený a obsahuje mnoho plastidů. Nepohlavně se rozmnožuje pomocí zoospor, nepříznivé prostředí přečkává ve formě odpočívající cysty, které se vytváří z rhizoidů. Vyskytuje se nejčastěji na mokré půdě, například při vypouštění sladkovodních nádrží.

Vaucheria (česky posypanka) tvoří větvená, **sifonální vlákna** bez přepážek a s neukončeným **apikálním růstem**. Uvnitř buněk se nachází **středová** velká **vakuola** a na periférii velké **množství jader a plastidů**, které zde proudí cytoplasmatickými drahami. Pohlavně se rozmnožuje **oogamicky**, kdy se na vláknech v bočních větvičkách vytváří samčí antheridia a samičí oogonia, obě oddělené od zbytku stélky přepážkou. Antheridia produkují velké množství bezbarvých spermatozoidů, zatímco oogonia produkují jedinou vaječnou buňku. Po oplození vzniká zygota s tlustou buněčnou stěnou (tzv. **hypnozygota**), která je dormantním stádiem. Poté dojde k meióze a ke klíčení nového vlákna. Jednotlivé druhy jsou buď jednodomé nebo dvoudomé. Poměrně zvláštní je rovněž nepohlavní rozmnožování, které probíhá pomocí tzv. **synzoospor**. Jedná se o poměrně velkou **mnohojadernou buňku**, jejíž povrch nese **rovnoměrně rozmístěné dvojice** podobně dlouhých **bičků** a vnitřek zaujímá velká vakuola. Synzoospor **vznikají v koncových částech** sifonální stélky, která se zprvu oddělí příčnou přehrádkou. Po uvolnění z mateřského vlákna synzoospora rejdí, přisedne a vyrostе v novou stélku. *Vaucheria* roste často ve fyto-bentosu mělkých lokalit, v naší krajině například v loužích a jiných vysychavých lokalitách. Může také vytvářet poměrně rozsáhlé nárosty na vlhké půdě a přispívat tím k její stabilizaci. To je ekologicky významné v periodicky zaplavovaných polopouštních říčních korytech a mangrovových ekosystémech. Mangrovové porosty jsou ohrožené erozí tídními pohyby a v případě polopouštního biotopu větrnou erozí. Půdní mikrobiální krusty, několik milimetrů tlusté a slepené slizem, jsou mnohadrhová společenstva řas, sinic, hub, bakterií a

dalších organismů, které mají velký vliv na zpomalování eroze a *Vaucheria* může být jedna z hlavních složek. Některé linie tohoto rodu jsou **sladkovodní**, jiné **brakické**, a dokonce i **mořské**. Mořská *Vaucheria* je dokonce zdrojem kleptoplastidů pro mořského plže *Elysia chlorotica*. Jednotlivé druhy lze rozeznat jen na základě morfologie pohlavních orgánů.

Asterosiphon je **vláknitý** rod s **dichotomickým větvením**. Vlákná jsou dělená pomocí přepážek v jednotlivé **buňky**, které jsou **vícejaderné**. Může mít až 1 cm a pomocí bezbarvých rhizoidů přirůstá k substrátu. Vyskytuje se nejčastěji na **vlhké půdě**. Rozmnožuje se pomocí akinet. Pravděpodobně nenáleží do *Vaucheria*-cladu.

Botrydiopsis má řadu druhů, většina z nich je **půdních**. Je to kokální řasa s **mnoha plastidy**, mladé buňky jsou jednojaderné, **starší mají více jader**. Buněčná stěna je jednodílná. Rozmnožuje se pomocí zoospor i autospor. Osekvenováním druhu *B. pyrenoidosa* se zjistilo, že vytváří novou evoluční linii, která je sesterská ke cladu Schizocladiphyceae + Phaeophyceae. Je to půdní řasa izolovaná z dolomitů. Ostatní druhy náleží do Xanthophyceae.

Mischococcus vytváří dichotomicky větvené, slizové, **stromečkovité kolonie**, kde na konci stopek jsou za sebou uložené buňky nejčastěji po čtveřicích. Vyskytuje se ve sladkých vodách v tychoplanktonu nebo roste epifyticky na ponořených rostlinách.

Heterococcus je běžnou a rozšířenou **půdní řasou v chladných oblastech** (například na Antarktidě), některé druhy se ale také najdou jako epifyty v dystrofních tůňkách, kde je hodně huminových kyselin. Zajímavé je, že v přírodních vzorcích jsou to jednobuněčné kokální buňky, zatímco na agaru *Heterococcus* vytváří uniseriální vlákna, která jsou nepravidelně větvená. Koncové buňky jsou prodloužené. Druh *H. caespitosus* je dokonce **fotobiontem** lišejníku *Verrucaria*. Jeho buněčná stěna je jednodílná a v buňkách se nachází jeden plastid. Je monofyletický.

třída: Phaeothamniophyceae

Problematická skupina, bylo sem řazeno spoustu zástupců, ale pak jich bylo také spoustu přesunuto jinam. Právě Phaeothamniophyceae zahrnují zatím jen tři rody. **Plastid** je jeden nebo je jich více a jsou **typické stramenopilní**. V buněčné stěně jsou přítomné **algináty**. Rozmnožují se pomocí **heterokontních zoospor**. *Phaeothamnion* je bází přichycený k substrátu (například k vláknité řase) a stélka se stromečkovitě větví do prostoru. V protáhlých buňkách je jeden nebo více plastidů bez pyrenoidu. Rozmnožuje se pomocí heterokontních zoospor. Ve sladkých vodách je to celkem častá věc. *Phaeoschizochlamys* vytváří **kolonie ve slizu** ve sladkých a brakických stojatých vodách. Typická je přítomnost **hrnkovitých prázdných mateřských buněčných stěn** ve slizu. V buňce je přítomný jeden až dva plastidy. Rozmnožuje se pomocí heterokontních zoospor. *Stichogloea* tvoří kokální buňky ve slizovitých koloniích, které se vznášejí v planktonu. Často ji najdeme v alpinských nebo severských jezerech (chladných a čistých).

třída: Aurearenophyceae

Sesterská skupina k Phaeothamniophyceae. Zatím sem patří jen druh *Aurearena cruciata*, která byla objevená až v roce 2008 na písčitém pobřeží v Japonsku (*Aurearena* = „zlatý písek“) a vykazuje **unikátní znaky**. Má buněčnou stěnu, pod níž je bičíkovec s heterokontními bičíky. Ten se pak skrz pór ve stěně uvolní a dělí se v dceřiné buňky. Následně si zase vytvoří buněčnou stěnu, ve které ten bičíkovec přebývá. V plastidu **chybí chlorofyl c i věncová lamela**, ale fukoxanthin je přítomný. **Plastid má unikátní uspořádání membrán** – je složený ze dvou plastidů obalených třemi membránami a čtvrtá membrána je společná oběma plastidům. Další zvláštností je zanoření membrán, kdy dvě vnitřní membrány vbíhají horizontálně dovnitř pyrenoidu. Horizontální a vertikální zanoření tvoří v plastidovém kompartmentu **křížovitou rýhu**. Na periférii buňky se nachází elektrondenzní váčky.

třída: Phaeosacciophyceae

Nově definovaná třída zahrnující jednobuněčné, koloniální i vláknité (uniseriální nebo větvené multiseriální) formy. Buňky jsou opatřené buněčnou stěnou s jedním až dvěma plastidy a **typickou stramenopilní** charakteristikou. Náleží sem *Tetrasporopsis*, který je typický pro studené tekoucí vody. Vytváří kokální **buňky ve slizu**, které mohou být i **makroskopické**. *Psammochrysis* je mořský, kokální zástupce s poměrně silnou buněčnou stěnou a plastidy se čtyřmi laloky. V přírodě je asociovaný se zrnky písku. *Phaeosaccion* je mořský rod s trichální stélkou. *P. collinsii* vytváří **makroskopické duté trubice** na trávě *Zostera marina*. Stélka je složena z pravidelných bloků buněk, což je dané dělením ve dvou rovinách. *P. multiseriatum* má vlákna větvená (uniseriální a multiseriální) a složena z bloků, které jsou ale méně pravidelné.

třída: Schizocladiphyceae

Monotypická skupina s druhem *Schizocladia ischiensis*, která vytváří **sesterskou skupinu k chaluham**. Její vlákna jsou bohatě větvená. V buněčných stěnách má **algináty** ale ne celulózu a neobsahuje plasmodesmy, které jsou charakteristické pro chaluhy. V buňkách je jeden až dva plastidy s chlorofylem *a + c*, fukoxanthin je přítomný. Nemají pyrenoid. Rozmnožují se pomocí heterokontních zoospor se stigmatem. Je to **mořská řasa**.

třída: Chrysoparadoxophyceae

Byla objevená v roce 2019 a obsahuje zatím jediný druh *Chrysoparadoxa australica*. Byla nalezená v písku na pobřeží Austrálie. Zvláštností je, že její **plastidy jsou obalené jen dvěma membránami** – došlo zde ke **ztrátě jedné plastidové membrány a jedné odvozené z endoplasmatického retikula**. Jinak je plastid typicky stramenopilní s chlorofylem *a + c*, fukoxanthinem, pyrenoidem i věncovou lamelou. Vnější membrána je stále kontinuální s vnějším membránou jaderného obalu. Vegetativní buňky jsou obalené několikavrstevnou buněčnou stěnou, která je rozdělená na primární a sekundární buněčnou stěnu. Buňky jsou přichycené k substrátu pomocí slizu. Rozmnožuje se pomocí zoospor s heterokontními bičíky.

Možná sem náleží i rod *Nematochrysis* vytvářející nevětvená uni- až multiseriální vlákna uložená ve slizu. Roste epifyticky v brakických vodách na severní polokouli.

třída: Raphidophyceae (chloromonády)

Sesterská skupina k PX cladu. Patří sem poměrně velcí **bičíkovci s dorziventrální stavbou buňky** – ventrální strana je lehce zploštělá, dorzální je mírně vypouklá. Bičíky jsou typické **heterokontní**, hlavní bičík směřuje vpřed a slouží k pohybu, zadní bývá přirostlý k břišní straně buňky. Bazální tělíska jsou spojená s povrchem jádra pomocí **rhizoplastu**.

Povrch nekryje žádná buněčná stěna, jsou to nahé buňky se zpevněnou plazmatickou membránou. Raphidophyta obsahují velké množství plastidů s **chlorofyly *a* a *c***, **fukoxantin je přítomný jen u mořských** zástupců, proto mají žlutohnědé zbarvení, zatímco u sladkovodních převládá zelená barva vzhledem k absenci tohoto pigmentu. U některých zástupců chybí obvodová věncová lamela, **pyrenoid** mají **jen mořští** zástupci. **Plastid není spojený s endoplasmatickým retikulem** a vnější jadernou membránou. **Nemají stigma**. Zásobní látkou je **chrysolaminaran** nebo olejové krůpěje.

Sladkovodní zástupci raphidofyt

Sladkovodní zástupci vytváří jeden **monofyletický clade uvnitř mořských**. Nemají fukoxanthin ani pyrenoid.

Gonyostomum semen je celkem velká buňka (50-100 µm). Uprostřed je **veliké jádro**, na němž je čepička složená z diktyozomů Golgiho aparátu. Na periferii buňky se nachází početné plastidy, **protáhlé trichocysty** a mukocysty. Trichocysty vystřelují svinuté vlákno, **mukocysty produkují velké množství slizu** při přemnožení. *Gonyostomum* se **může i přemnožit**, například v oligotrofních, huminózních, lesních jezírkách. Poznává se to tak, že planktonka se při odběru zcela ucpe slizem. Po koupání v takové vodě vyleze člověk celý oslizlý. Produkce slizu je jeho obrana proti predaci, žerou ho jen velké perloočky (*Daphnia magna*). Také má schopnost produkovat určité látky, které způsobí lyzi ostatních řasových buněk. Rovněž je schopný se vyživovat **mixotrofně** příjmem organických látek z prostředí. *Gonyostomum* je **invazivní ve Skandinávii v oligotrofních jezerech** s vyšší koncentrací huminových kyselin (například ve Švédsku). Vegetativní buňka je diploidní, nepohlavně se rozmnožuje dělením. V nepříznivých podmínkách vytváří nepohlavní, případně pohlavní cystu.

Vacuolaria je podobně velká jako *Gonyostomum*, ale **trichocysty na periferii jsou kulaté**. Rovněž je invazivní.

Mořští zástupci raphidofyt

Oproti sladkovodním zástupcům **mají fukoxantin a pyrenoid**.

Chattonella se často přemnožuje a vytváří toxické **red tides** – produkuje **brevetoxiny** způsobující úhyn ryb. Zpomaluje jejich srdeční tep, tudíž nedostatečné množství krve se prohání přes žábry k okysličení a ryby se pomalu udusí. Brevetoxiny mohou být nebezpečné i pro alergické lidi. Vlnobitím se brevetoxiny dostávají do kapek aerosolu, který pak člověk může vdechnout a u citlivých lidí způsobuje konstriktce průdušek a průdušinek, jež vedou k astmatickému záchvatu.

Heterosigma akashiwo rovněž vytváří **toxické vodní květy**, například na pobřeží Jižní Karoliny. Toleruje velké rozmezí salinity (je v brakické i mořské vodě) a dokáže přežít úplnou tmou až 15 týdnů. *Heterosigma* se také šíří poměrně úspěšně, pravděpodobně s balastní vodou.

Fibrocapsa japonica toxiny neprodukuje.

SII clade

třída: Eustigmatophyceae

Zahrnuje zástupce s **kokální** stélkou, kteří se vyskytují především v **půdě**, **aeroterestricky** na různých substrátech (v půdě, na borce stromů), nebo jsou **planktonní** ve sladkých vodách, případně mořích. Známe je pouze nepohlavní rozmnožování pomocí **zoospor**, které mají buď dva heterokontní bičíky, nebo jen jeden přední s vlášením. Na bázi delšího z bičíků se nachází fotoreceptor a v jeho blízkosti je v buňce **extraplastidiální stigma** složené z několika lipidových globulí, z nichž každá je obalená vlastní membránou.

Plastid je většinou jeden, ale u nové popsané separátní linie je plastidů více. Obsahují pouze chlorofyl *a*, **chlorofyl *c* ani fukoxantin nejsou přítomné**, což dává těmto řasám zelené zbarvení podobně jako u zástupců Xanthophyceae. Také **nemají věncovou lamelu**. V plastidu je přítomen **pyrenoid**. Zásobní látkou je **chrysolaminaran** a olejové krůpěje. U mnoha zástupců se ve starších buňkách vytváří tzv. **reddish globule** neznámého složení a funkce.

Podle morfologie pyrenoidu lze skupinu rozdělit na Eustigmatales a Goniochloridales. Eustigmatales jsou především **půdní** a **aeroterestrické** organismy, které mají pyrenoid buď stipitátní, tzn. připojený ke zbytku plastidu úzkou stopkou (Eustigmataceae), nebo je bulk-like (Monodopsidaceae) nebo chybí (Neomonadaceae). V linii Monodopsidaceae jsou i mořské druhy. Goniochloridales zahrnuje hlavně **planktonní** organismy a jejich pyrenoid je variabilní.

Zástupci eustigmatofyt

řád: Eustigmatales

Nannochloropsis a **Microchloropsis** jsou **mořské**, pikoplanktonní rody, které rostou v povrchových vrstvách oceánů. Produkují **polynenasycené mastné kyseliny**, zejména eikosapentaenovou (EPA), jež se řadí mezi tzv. omega-3 mastné kyseliny. Snižují krevní tlak, potlačují příznaky schizofrenie a sebevražedné nálady. Tyto polynenasycené mastné kyseliny se získávají především z tresčích jater, kde se akumulují z potravy – zooplanktonu, který filtruje zmíněné řasy. Nejznámější producent je **Microchloropsis gaditana**, který byl dříve řazený do rodu *Nannochloropsis*. Komerčně se pěstuje jako krmivo pro zooplankton a rybí plůdky. Zajímavé je také složení jeho buněčné stěny. Nad povrchem celulózové stěny se nachází hydrofobní vrstva tvořená **algenanovou vrstvou**. Z chemického hlediska se jedná o dlouhé alifatické řetězce, které jsou vzájemně spojené etherovými vazbami. Tato vlastnost je zřejmě charakteristická i pro další zástupce třídy Eustigmatophyceae.

Eustigmatos je **půdní** řasa se stipitátním pyrenoidem. Buněčná stěna je **hladká**. V cytoplazmě starších buněk se vytváří **červené krůpěje**. Rozmnožuje se pomocí zoospor a autospor.

Vischeria má **výrůstky na buněčné stěně**. Na fylogenetickém stromě však vychází *Eustigmatos* a *Vischeria* promíchané mezi sebou, a tak název *Vischeria* by se už neměl používat, vše je to zřejmě rod *Eustigmatos*.

Chlorobotrys má kulovité buňky, které jsou víceméně pravidelně uspořádány v **kolonii** a uloženy ve **společné slizové, vrstevnaté obálce**. Plastidy jsou nástěnné. Rozmnožování probíhá pomocí autospor. Vyskytuje se v kyslejších vodách nebo ve vlhké půdě

Characiopsis tvoří **protáhlé buňky**, které rostou **epifyticky** na sladkovodních řasách. Přichytávají se pomocí prodloužené buněčné stěny nebo slizového terčíku. Vyrůstá solitérně nebo ve skupinkách. Ve fylogenetických analýzách vychází ve dvou liniích – v cladu *Eustigmatos/Vischeria* a druhý v čeledi Neomonadaceae, kde byl přejmenován na rod *Neomonodus*.

Paraeustigmatos columelliferus je nově popsáným sladkovodním zástupcem, který byl izolován z vláknitkových nárostů řasy *Zygnema*. Zřejmě spadá do řádu Eustigmatales, ale na rozdíl od nich má v buňce **více plastidů** a **nemá pyrenoid**. Buněčná stěna vyběhává do tenkých výběžků zvaných kolumely, které jsou šípovitě zakončené. Je možné, že udržují sousední buňky v pevných shlucích, které tato řasa vytváří. Rozmnožuje se pomocí autospor, zoospory nebyly pozorovány.

řád: Goniochloridales

Goniochloris má **trojúhelníkovité** buňky, jehož konce bývají často vytažené do výběžků, které nejsou dělené. Buněčná stěna je bipartitní a ornamentovaná. Je to **planktonní** řasa. Rozmnožuje se pomocí autospor.

Tetraëdriella je **planktonní** řasa se **čtyřmi póly** (tetraedrický/pyramidální tvar), na koncích jsou často krátké ostny. *T. subglobosa* má plochy natolik konvexní, že se tvarem blíží kouli – vypadá jako golfový míček.

Pseudostaurastrum se podobá se krásivkovému rodu *Staurastrum*. Buňky jsou **tetraedrické** a tělo je vytažené do výrazných **ramen**, která jsou **na konci rozvětvená**. Je to **planktonní** rod oligotrofních jezer.

Vacuoliviride crystalliferum je kokální, kulovitá řasa tvořící reddish globule, s níž je asociovaná zvláštní **krystalinní struktura**. Byla izolována z lahve s tekutým lepidlem.

třída: Chrysophyceae (zlativky)

Do této třídy patří převážně volně žijící jednotliví nebo koloniální **bičíkovci**, pro které se používá neformální jméno „**chrysomonády**“. Patří sem však také druhy s améboidní a kapsální stélkou. V drtivé většině jsou to **sladkovodní organismy**.

Dříve byla tato skupina rozdělená na dvě třídy – Chrysophyceae a Synurophyceae, ale ta je dnes již považována za řád Synurales v rámci třídy Chrysophyceae. Byla vyčleněna na základě zejména odlišného uspořádání bičíkového aparátu. U Chrysophyceae jsou **bazální tělíska** bičíků na sebe **kolmá** a jeden z mikrotubulárních kořenů **obkružuje potravní kapsu** (*feeding pocket*), a tím ji tak vyztužuje. Do ní si mixotrofní, případně heterotrofní zástupci Chrysophyceae přihánějí organickou potravu. Synurales jsou čistě fotoautotrofní, proto nemají *feeding pocket* a **vyztužující kořen je redukovaný**. Současně jsou u nich **bazální tělíska v paralelní pozici**.

Buněčná struktura zlativek

Buňky mají v základním stavu dva **heterokontní bičíky**, ale u některých druhů je kratší bičík redukovaný. Přechodná zóna hlavního bičíku obsahuje typickou **šroubovitou strukturu** (*transitional helix*). Na bázi kratšího bičíku je umístěna ztlustěniná obsahující **fotoreceptor**. Jeho funkce je podobná fotoreceptoru u krásnooček – mění spektrální složení světla, které se dostane k **extraplastidiálnímu stigmatu**. Obě struktury se podílejí na fototaktické reakci buňky.

Bazální tělísko hlavního bičíku je spojeno s povrchem jádra pomocí **rhizoplastu**, tj. příčně pruhovaného kontraktálního vlákna, a manipuluje s ním během karyokineze. Ukotvení bičíků zajišťují **čtyři mikrotubulární kořeny**.

V buňce bývá jeden nebo dva **plastidy** zlatohnědé barvy, které jsou typicky **stramenopilní** – obsahují chlorofyl *a* a *c* a hnědý fukoxantin, pod povrchem se nachází věncová lamela a thylakoidy jsou uspořádány do lamel po trojicích. V plastidu je přítomen **pyrenoid**.

V buňkách jsou přítomné **pulzující** (kontraktilní) **vakuoly** s **osmoregulační funkcí** – postupně se zaplňují tekutinou, kterou v pravidelných intervalech odstraňují z buňky. Na periferii se nachází **mukocysty**, které se podílejí na sekreci slizu a tzv. **diskobolocysty**, smotané pásy, které se při podráždění vystřelují a slouží k odrazení od potenciálního nebezpečí.

Zásobní látkou je **chrysolaminaran** (β -1,3-glukan), který je součástí vakuol, nebo oleje.

Povrch buněk zlativek

Buňky zlativek jsou většinou **nahé**, některé však žijí v **chitinózních lorikách**, jež jsou spletené z jednotlivých mikrofibril (například *Dinobryon*, *Poterioochromonas*). Mohou je i opouštět, například při pohlavním rozmnožování nebo při stresu, s lorikou nejsou nijak pevně asociovaní. U rodu *Dinobryon* po rozdělení buněk jedna zůstává v lorice, zatímco druhá přisedne na její ústí a vytvoří si vlastní. Proces provází současně změny v morfologii buňky. Nakonec z loriky čouhá jen bičík.

Některé zlativky produkují na svůj povrch **křemičité šupiny**, případně ostny – zástupci řádu Synurales, dále *Paraphysomonas* a *Chrysosphaerella*, ostatní je netvoří. Jejich biogeneze probíhá, podobně jako u rozsivek, ve specializovaném **SDV váčku**.

Výživa zlativek

Způsoby výživy jsou u této skupiny velmi různorodé. Fotoautotrofní organismy (Synurales) pouze fotosyntetizují. Spoustu zástupců je však **mixotrofní**, tzn. že kombinují autotrofní způsob výživy s heterotrofním. Děje se tak buď **osmotrofií**, příjmem rozpuštěných organických látek povrchem těla, nebo **fagotrofií**, pohlcováním bakterií a jiných potravních částic pomocí **feeding pocket**, jejich uzavřením do potravní vakuoly a následným natrávením pomocí enzymů. Příjmu potravy napomáhá **kratší bičík**, které **přihání potravní částice** do potravní kapsy. Některé linie jsou sekundárně čistě heterotrofní (*Spumella*, *Paraphysomonas*) s plastidem zachovaným jako leukoplast. Jsou zde i druhy, které dokáží střídát mezi fotoautotrofií, mixotrofií a heterotrofií. Například *Dinobryon* je **fakultativní fagotrof**, dokáže velmi účinně požírat bakterie a žít ve vrstvách, kde není dostatek světla pro fotosyntézu. Bylo spočítáno, že jedna buňka sežere tři bakterie během pěti minut. Tím se zbavují svých konkurentů, kteří by využívali podobné zdroje, a zároveň slouží jako zdroj jejich obživy. Dokáže však pohltnout i *Synury*. *Ochromonas* a *Uroglena* jsou **obligátní fagotrofové a fotoautotrofové** ke svému růstu potřebují, jak lovit kořist tak světlo. *Ochromonas* potravní částice obklopí pseudopodiem, uzavře je do potravní vakuoly a následně rozloží. Klidně sní i něco většího, než je jeho buňka. *Poterioochromonas* tíhne spíš k fagotrofii, ale v krajních případech může spoléhat i na fotosyntézu. Fagotrofní způsob výživy hraje důležitou roli na lokalitách, které jsou oligotrofní a na takových místech zlativky často dominují. K jejich růstu je důležité zejména železo, které je potřeba pro tvorbu cytochromu.

Rozmnožování zlativek

Mitóza zlativek je otevřená, bazální tělíska bičíkovců slouží jako centrioly při buněčném dělení po své předcházející duplikaci. **Pohlavní rozmnožování** není příliš prozkoumané, pozorování bylo jen u několika málo rodů (*Kephyrion*, *Chrysolykos*, *Dinobryon*), u nichž dochází ke splývání kopulujících buněk (**hologamie**). U rodu *Dinobryon* jsou v populaci přítomné samčí a samičí kolonie, které jsou morfologicky identické. Samičí buňky produkují feromony, které přitahují samčí buňky, jež se ze svých kolonií (lorik) uvolní. V samičí lorice pak dojde ke splnutí a k tvorbě odpočívající cysty, která pak z loriky vypadne.

Stomatocysty

Odpočívajícím cystám se říká **stomatocysty**, nebo také **statozpy**. Jsou z polymeru oxidu křemičitého a **vznikají endogenním způsobem**, tzn. uvnitř buňky. V rámci **silikon depozitního váčku** (SDV) dochází k ukládání křemičitého materiálu až se postupně formuje tvar duté kuličky. Jakmile je stěna cysty dostatečně pevná, nasouká se do ní přes otvor celý protoplast a vstupní otvor se uzavře pevnou zátkou. Stomatocysty slouží k přečkávání nepříznivých podmínek v sedimentu. Spouštěč encystace není úplně jasný, zdá se jím být hlavně vysoká hustota buněk a excystace je spíš kontinuální proces, stále dochází k uvolnění malého procenta buněk v populaci. Stomatocysty mohou vznikat jak **pohlavní, tak nepohlavní cestou**.

Struktura cyst je různá, od jednoduchých kouliček po různě ornamentované. Stomatocysty v sedimentech fosilizují a **vyžívají se v paleoekologii** společně se schránkami rozsovek a pylovými zrny k odhadu podmínek, které na dané lokalitě panovaly v minulosti. Dívá se jak na typ stomatocyst, tak na jejich vzájemný poměr a pak se to srovnává s recentním profilem. Modely existují například pro alpská jezera. Nejstarší cysty pochází z doby křídy (150 milionů let).

Vodní květy zlatívek

Například *Uroglena*, *Dinobryon* nebo *Synura* mohou vytvářet obrovské populace **v oligotrofních nádržích** (například vodní nádrž Souš v Jizerských horách, která napájí Jablonec a okolí). Po odumření a rozkladu těchto organismů se vytváří aldehydy a ketony (n-heptanal, 2,4-heptandienal), které smrdí po rybině. Oděru se pak těžko zbavuje. Některé zlativky dokonce voní po okurce.

Systém zlatívek

řád: Ochromonadales

Ochromonas je **nahý bičíkovec** se **dvěma heterokontními** bičíky, plastidem a stigmatem. Bylo popsáno asi 80 druhů, ale na základě morfologie se to nedá rozeznat. Navíc je to **polyfyletický** rod. Vyživuje se **mixotrofně**, potravní částice pohlcuje pomocí pseudopodia. Široce rozšířený rod.

Poterioochromonas je bičíkovec žijící v **chitinózní lorici**, která se stopkou připojuje k **substrátu**. Může ji i při vyrušení opouštět, pak je buňka téměř k nerozeznání od rodu *Ochromonas*. Má dva nestejně dlouhé bičíky. Plastidy jsou přítomné, ale výživa je zde **mixotrofní**, případně může přepínat mezi fagotrofií a fotoautotrofií.

Koloniální bičíkovci bez šupin, kteří jsou na periferii kolonie a jsou buď spojené slizovými stopkami nebo sedí jednotlivě na povrchu slizové koule. Na fylogenetickém stromě vychází v odlišných liniích v rámci řádu Ochromonadales. ***Uroglena*** má protáhlé konce buněk, které jsou vzájemně spojené tenkými můstky ve středu kolonie. U rodu ***Uroglenopsis*** sedí buňky jednotlivě na povrchu slizové kolonie, nevětví se a ***Urostipulosphaera*** má velmi silné slizové stopky. Jejich bičíky jsou heterokontní, *Urostipulosphaera* a *Uroglenopsis* mají jeden z bičíků velmi krátký. Vyskytují se spíše v oligotrofních jezírkách. Při přemnožení mohou způsobovat problémy se zápachem vody.

Epipyxis je bičíkovec žijící **přisedle v lorici**, která je **složená z šupin** a je větvenovitá až dlouze válcovitá (rozdíl oproti rodu *Chrysopyxis*). Roste epifytický na jiných vláknitých řasách v oligotrofním prostředí. Vyživuje se **mixotrofně**, bičíky pomáhají přihánět potravu. Soliterním druhem tohoto rodu je ***E. utriculus***.

Kephyrion je soliterní, **planktonní bičíkovec**, který si vytváří **loriku** kelímkovitěho tvaru. Často bývá pštencovitě či spirálně zesílená. Buňky mají **jeden viditelný bičík**.

Dinobryon vytváří **stromečkovité, volně plovoucí kolonie** z buněk v nálevkovité **chitinové lorice**. Její stěna je budována spirálně propletenými smyčkami mikrofibril, které jsou vylučovány během pomalé rotace buňky. Po rozdělení se dceřiné buňky usadí v hrdle mateřské loriky a vytvoří loriku novou. Buňky jsou přichycené pomocí tenkého cytoplasmatického vlákna ke dnu loriky. Buňky mají dva **heterokontní bičíky** – delší vychází z loriky ven, kratší dosahuje obvykle pouze ústí. V buňkách je přítomné **výrazné stigma**. Pohlavní proces je **hologamický**. V kolonii je často možné v ústí lorik pozorovat stomatocysty jako výsledek pohlavního či nepohlavního rozmnožování. Druhy se rozlišují na základě morfologie loriky, ale je potřeba k tomu udělat detailní molekulární studii a podívat se, do jaké míry to koreluje s fylogenezí. Je to **významný mixotrof** požírající **zejména bakterie**. Vyskytuje se především na jaře, kdy ještě ve vodním sloupci není tolik živin a v čistých vodách chudých na fosfor. Při populační explozi vytváří viditelný vegetační zákal a produkuje nepříjemný zápach po rybině.

Spumella je čistě **heterotrofní** zlativka, která má plastid redukovaný na bezbarvý **leukoplast**. Má dva **heterokontní bičíky** a povrch je **bez šupin**. V životním cyklu vyleze ze stomatocysty bičíkovec, obalí se slizovou obálkou a začne se dělit. Ze slizové koule pak vyrejdí jednotlivé buňky a začnou se živit fagocyticky, včetně jedinců svého druhu (**kanibalismus**). Na základě výsledků environmentálního sekvenování jde patrně o přehlížený, relativně běžný taxon. Současně se ale ukázalo že tento morfotyp se v evoluci zlativek vyvinul vícekrát nezávisle na sobě a tyto taxony tak najdeme v různých liniích zlativek.

Anthophysa vegetans vytváří **kolonie bezbarvých bičíkovců na konci dlouhých stopek**. Ty se větví a také **mineralizují solemi železa**, čímž získávají oranžovo-hnědou barvu. Roste přichycená k různým podkladům ve stojatých i tekoucích vodách, často s nižším pH a vyšším obsahem železa. Byla rovněž nalezena v brakických vodách Baltu. Poměrně vzácná záležitost.

řád: Chrysosaccales

Chromophyton má buňky se **dvěma bičíky**, z nichž jeden je dlouhý a druhý velmi krátký. Buňky buď rejdí ve vodě pod hladinou nebo vytvářejí na klidné hladině **zlatavé povrchové blanky** (epineuston). V neustonou vytvářejí buňky obráceně baňkovitou loriku, skrz jejíž ústí vysílají jemné panožky.

Lagynion je **lorikátní améba** žijící **epifyticky** na vláknitých řasách. Lorika má charakteristický **tvár Erlenmeyerovy baňky**, z jejíhož hrdla vystupuje ven panožka, která se často větví. Vyskytuje se například na Dokesku nebo Šumavě.

Chrysopyxis je améba žijící **přisedle v lorice**, která je **celistvá a oválná**. K vláknitým řasám přisedá pomocí sedlovité báze s dvojicí bočních, tence špičatých výběžků. Tyto boční výběžky mohou srůst a vytvořit jednolitý tenký prstenec kolem celého vlákna. Z protoplastu vychází ven z loriky **hyalinní panožka**, která se u otvoru loriky větví na několik tenkých vláken. Vyskytuje se vzácně v kyselých rašelinných vodách.

Chrysosphaera má kokální buňky s **pevnou buněčnou stěnou**. Tvoří často **epifytické kolonie**.

řád: Chromulinales

Chromulina je **nahý bičíkovec s heterokontními bičíky**, z nichž jeden je výrazně redukovaný a viditelný pouze v elektronovém mikroskopu. Tvar buňky je velmi variabilní. Obsahuje **plastid**.

Chrysamoeba má **amébovitou stélkou** s tenkými panožkami, které kromě pohybu hrají úlohu také při fagocytóze. Panožky mohou být i větvené a občas připomínají vlákno s pravidelně rozloženými uzlíky. Občas je přítomen jeden viditelný bičík. **Chrysamoeba** dokáže tvořit i bičíkatá stádia bez panožek. Vyskytuje se vzácně v **planktonu** stojatých a tekoucích vod.

Cyclonexis annularis je velmi vzácná planktonní zlativka, **koloniální bičíkovec**. Buňky jsou uspořádané v **jednořadém prstenci** s centrálním otvorem vyplněným slizem. Každá buňka má dva heterokontní bičíky. Kolonie se při pohybu otáčí.

Chrysosphaerella je **koloniální bičíkovec**, každá jednotlivá buňka je pokrytá **křemičitými šupinami**, z nichž vybíhají **ostny** jako obrana proti predaci. Ultrastruktura a velikost šupin a ostnů je druhově specifická. Pro správnou determinaci druhů je obvykle nutný elektronový mikroskop. Na rozdíl od rodu *Synura* **má stigma** a bičíky jsou výrazně heterokontní.

Spiniferomonas není molekulárně popsán, tudíž zůstává nejasné, do jaké linie spadá (jediný osekvenovaný druh patří do rodu *Chrysosphaerella*). Je to drobný, **soliterní bičíkovec** s heterokontními bičíky. Povrch je krytý **bazálními šupinami** a **šupinami s ostny**.

řád: Paraphysomonadales

Paraphysomonas je **sekundárně heterotrofní bičíkovec**, který ale obsahuje bezbarvý **leukoplast**. Má dva heterokontní bičíky. Jeho tělo pokrývají **křemičité šupiny s ostny**, jejich ultrastruktura je druhově specifická. Jako šablona pro vznik ostnu zde funguje váček endoplasmatického retikula, na kterém se vymodeluje tvar šupiny v SDV váčku a dojde k silicifikaci. Organismy, které mají šupiny více strukturované (košíkovité) byly přesunuty do rodu *Clathromonas*. *Paraphysomonas* je obvykle volně plovoucí, ale občas může přisedat na různé substráty pomocí stopky. Je to **významný mikrobiální predátor** – buňky dokáží kromě bakterií fagocytovat i větší potravní částice (např. rozsivky a zelené řasy). Pozření probíhá anteriorně u bázi bičíku.

řád: Hydrurales

Hydrurus (vodochvost) má **kapsální stélku**, tzn. buňky jsou zalité ve velmi hustém slizu a nemají buněčnou stěnu. Vytváří **makroskopické, větvené stélky**, které jsou pevně přichycené na kamenech v tekoucích vodách na vápencovém podloží, s čistou a studenou vodou. Našli bychom je hlavně v **horských potocích**. Rozmnožuje se pomocí **tetraedrických zoospor**. V době, kdy dochází k jejich produkci, se stélka rozpadá. Je to fylogeneticky velmi komplikovaný rod. Hlavním druhem je *H. foetidus* (v. smrdutý) – pokud jej člověk vytáhne z vody, tak velmi zapáchá.

řád: Hibberdiales

Chrysocapsa má **kapsální stélku** z buněk uložených na **periferii slizovité kolonie**. Buňky nemají buněčnou stěnu a v kolonii jsou rozptýlené samostatně nebo ve dvojicích. Vyskytuje se volně v **planktonu** stojatých vod, obzvláště na jaře.

Kremastochrysis a *Kremastochryopsis* jsou řasy schopné růst pod sněhovou pokrývkou v polárních i alpských oblastech. Díky své pigmentaci (fukoxanthinu) tvořit v tajícím sněhu bloomy nazvané **yellow snow**. Jsou zajímavé rovněž z biotechnologického hlediska, produkují například relativně větší množství polynenasycených mastných kyselin (EPA a DHA).

řád: Synurales

Patří sem jen 3 rody – *Mallomonas*, *Synura* a *Neotesella*. Čtvrtý rod *Chrysodidymus* je ve skutečnosti také *Synura*. Jsou to **fotoautotrofní** organismy, na rozdíl od většiny ostatních zlativek se nevyživují mixotrofně. Jejich **bazální tělíska** mají **paralelní uspořádání** a mikrotubulární kořeny jsou jen dva. Jejich charakteristickým znakem je přítomnost **křemičitých šupin**. Stigma není nikdy vyvinuto.

Křemičité šupiny Synurales

Životní cyklus je spojený s křemíkem, potřebují jej na tvorbu **šupin** a stomatocyst. Pokud křemík není dostupný, tak se vytváří nahé buňky bez šupin, tedy nízká dostupnost křemíku neomezuje tyto řasy v jejich růstu a dělení na rozdíl od rozsivek. Při přeočkování do média s křemíkem začnou šupiny produkovat, nejdříve trochu chaoticky, ale po nějaké době se uspořádají tak, jak mají. Šupiny jsou **různě strukturované**, rozlišují se na nich různé útvary a jsou **druhově specifické**. Jejich morfologická variabilita je podle jedné z teorií **výsledkem selekčně neutrální evoluce**. V evoluci se neustále vytváří nové tvary šupin a pokud splňují původní zadání (ochrana, která zároveň nebrání v pohybu), tak je selekce neusekne. Z toho vzniká pozorovaná variabilita. Podle další teorie může být určitý pattern na šupinách výhodnější při expozici proti UV záření.

Předpokládá se, že vzniku šupin zase napomáhá membrána endoplasmatického retikula, která formuje tvar **SDV vakuol**. Hotové šupiny jsou pak ve váčcích exocytovány na povrch. Některé druhy mají ještě **ostny**, které ale vznikají **v separátních SDV váčcích**, a na šupinu je potřeba pak je nasadit do jakési výdutě zvané dóm. Zde se osten může i trochu pohybovat jako kloub. U *M. splendens* byl pozorován výběžek, který pomohl ostenu otočit (produkuje se totiž v opačném směru) a správně ho umístit na šupinu. Při dělení buněk potřebuje buňka vytvořit dvojnásobek křemičitých šupin. Šupiny nejsou celistvé, ale pro komunikaci buňky s okolním prostředím jsou **perforované**.

Zástupci Synurales

Mallomonas je **bičíkovec** s oválným či protaženým tvarem buňky, který na svém povrchu nese **křemičité šupiny** a velmi často také **dlouhé ostny** (například *M. adamas* nebo *M. insignis* je však nemají). Bičíky jsou dva s různým poměrem délek, ale ve světelném mikroskopu je viditelný často jen jeden. Je popsáno kolem 180 druhů a stále se popisují nové. Liší se jednak ve velikosti, ekologických nárocích a rovněž v **morfologii šupin**, které jsou **druhově specifické**. Šupiny se ale také liší podle toho, na jakém místě buňky se nachází. Druhy se dělí do dvou linií podle přítomnosti V-žebra, které má zpevňovací a organizační funkci. Naproti tomu dóm není tak významný fylogenetický znak, pravděpodobně se vyvinul několikrát nezávisle. Pro správnou druhovou determinaci většiny zástupců je však nutný elektronový mikroskop. *M. caudata* je jeden z největších druhů (buňky jsou až 100 µm dlouhé), má **výrazné, dlouhé, tenké ostny** po celém povrchu buňky. Bylo u něj také pozorováno pohlavní rozmnožování, které spočívá ve splývání buněk posteriorními konci (hologamie). *M. insignis* je také poměrně velký, ale **nemá ostny** a na obou koncích buněk jsou pouze **šupiny s ostnitým výběžkem**. *M. annulata* je příkladem druhu, který při přemnožení smrdí po kyselých okurkách. *Mallomonas* najdeme často v aluviálních tůňkách v **oligotrofním prostředí**.

Synura je **koloniální bičíkovec**, jehož kolonie jsou nejčastěji kulovité, méně často pak protáhlé. Buňky jsou spojené posteriorním výběžkem ve středu kolonie. Každá buňka nese dvojici **stejně dlouhých bičíků** a na povrchu je krytá brněním z **křemičitých šupin s ostnitým výběžkem** (osténkem). Šupiny mají relativně výrazné ostny především v apikální části buňky, směrem k posteriornímu konci se zmenšují. Ultrastruktura šupin je druhově specifická a determinace většiny druhů je možná jen s pomocí elektronového mikroskopu. Kolonie jsou výrazně fototaktické, pohybují se rotací kolem středu kolonie – „kutálením“ v prostoru. Při pohlavním procesu jsou k samičí kolonii přitahovány samčí buňky feromonovou komunikací. Po splnutí buněk vznikne zygota a následně statocysta. Meiotickým dělením pak vzniká nová kolonie bičíkovců. Obecně častá **dominanta jarního fytoplanktonu**. Při populační explozi vytváří viditelný vegetační zákal a produkuje nepříjemný zápach po rybině. *S. sphagnicola* je typický obyvatel extrémně **kyselých lokalit**. V cytoplazmě se nachází **červené globulky** neznámého složení a funkce. *S. uvella* je spíše v zásaditějších lokalitách. *S. synuroidea* patřila dříve do rodu *Chrysodidymus*, tvoří **dvoubuněčné kolonie** spojené posteriorními konci. Je to sesterská linie k *S. sphagnicola*.

Neotessella je také **koloniální bičíkovec**, ale zde **šupiny pokrývají celou kolonii** v několika vrstvách, ne jednotlivé buňky. Například *N. volvocina* je australským endemitem, je zde velice běžná.

Ekologie Synurales

O spoustě šupin dnes víme, k jakým organismům je přiřadit a jaké jsou jejich ekologické nároky. Zároveň se zachovávají v sedimentu. Na základě změn v druhovém zastoupení těchto organismů je možné **odhadovat ekologickou dynamiku jezer**. Jsou známé studie ze Severní Ameriky, které identifikují příchody jednotlivých indiánských kmenů k Velkým jezerům, jež jsou spojené s eutrofizací. To je proces, který vede k zásadní změně ve druhovém složení fytoplanktonu včetně zlativek.

Ve Skandinávských oligotrofních jezerech jsou zlativky přítomné po celý rok a vytváří zde významnou dominantu, **u nás vytváří jarní maximum** před tím, než vodní sloupec obsadí zelené řasy. Typickým prostředím jsou **aluviální tůňe**, které vznikají u meandrujících řek. Často se využívají jako **bioindikátory oligotrofie vody**. Jejich distribuce je daná zejména pH prostředím (hlavní faktor), koncentrací živin i klimatem. Zlativky **nemají žádné CCM mechanismy**, jsou proto vázány na nižší pH vody, kde je rovnováha posunutá směrem k CO₂. Ve vyšším pH nejsou moc časté.

Ve vodním sloupci **vertikálně migrují** – během poledne, kdy je největší osvit, jsou u hladiny, večer jsou spíše v hlubších vrstvách (zřejmě kvůli predaci). Samotné šupiny jim pomáhají proti predaci, ale chrání je jen před malými predátory, větší dafnie je v pohodě sežerou.

třída: Synchronomphyceae

Sesterská skupina ke zlativkám. Jedná se o **améby**, které se mohou vzájemně spojovat pomocí tenkých výběžků (retikulopodie) do tzv. **meroplasmodia**. Bylo pozorováno, že pomocí panožek jsou schopné chytat a pohltit různé organismy (bakterie, rozsivky), které jsou následně v těle améby stráveny. Jsou to tedy **mixotrofní** organismy. Buňka má několik plastidů a jejich jednotlivé pyrenoidy směřují do jednoho místa, kde vytváří jakýsi klastr pyrenoidů. **Všechny plastidy včetně pyrenoidů jsou obalené dvěma membránami a spojené tak do jednoho plastidového celku. Věncová lamela není přítomná.** Jsou to **mořští** obyvatelé **tropických útesů**.

Synchroma grande má v životním cyklu pohybující se amébu, která se může uchytit a vytvořit **sesilní amébu s lorikou**. Otvorem (ostiolum) vychází retikulopodie, které se mohou spojovat se sousedními amébami v síťovité meroplasmodium. Při dělení sesilní buňky musí jedna dceřiná buňka loriku opustit a stává se migrující amébou. Ta se rovněž může proměnit v plující amébu a naopak. Migrující buňky mohou spolu fúzovat za vzniku zygoty, z níž zase vznikají migrující améby. Případně spolu může fúzovat více buněk za tvorby mnohojaderného útvaru. Z něj se pak po redukčním dělení uvolní několik migrujících améb. V případě stresových podmínek se vytváří odpočívající cysty.

Linie, které se odvětvují směrem k Synchronomphyceae, zahrnují **amébovitý *Leukarachnion***, který je **heterotrofní**, ale má redukovaný plastid bez fotosyntetického aparátu, a druh ***Chlamydomyxa labyrinthoides***, který je také **améboidní**, ale **fotosyntetický**. Rod ***Picophagus*** je bazální skupinou ke cladu Chrysophyceae/Synchronomphyceae. Je to bičíkovec s heterokontními bičíky.

třída: Pinguiphyceae

Mají kokální nebo bičíkatou stélku a všechno jsou to **mořské**, poměrně malé organismy. Byli pojmenováni podle vysokého obsahu **polynenasycených mastných kyselin**. Plastid je typický stramenopilní, u některých chybí věncová lamela. ***Glossomastix*** tvoří kolem 5 µm velké buňky zalité ve slizu. Jeho zoospory mají pouze jeden bičík bez mastigonem. Také má pseudopodium, které slouží k plazivému pohybu. ***Polypodochrysis*** žije v protažených lorikách. Rovněž produkuje zoospory s jedním bičíkem a pseudopodiem. ***Phaeomonas*** má dva heterokontní bičíky bez pseudopodia. ***Pinguicoccus*, *Pinguiochrysis*** jsou **pikoplanktonní** buňky bez bičíků.

třída: Olisthodiscophyceae

Recentně popsaná třída spadající pravděpodobně do blízké příbuznosti skupiny Pinguiphyceae. *Olisthodiscus* je **mořský bičíkovec** s více plastidy, který má v cytoplasmě přítomné **extraplastidiální tělíska** červené nebo oranžové barvy. Je zajímavý především z evolučního hlediska – v plastomu se nachází původní pra-ruduchové geny, které se u jiných skupin ochrophyt ztratily.

Alveolata

V rámci alveolát jsou tři velké velmi odlišné linie: obrněnky, nálevníci a výtrusovci. Společným znakem jsou **kortikální alveoly** – ploché měchýřky pod plazmatickou membránou, povrch těchto organismů je tedy trojmembránový. Jsou vyplněné **amorfní hmotou** nebo v nich jsou uloženy **celulózní pláty** jako

u obrněnek. Povrch buněk je díky tomu pevný a zároveň pružný, alveolati nepotřebují těžké schránky → jsou to **rychlí plavci a často velcí dravci**. Něco podobného jako kortikální alveoly je i u glaukofyt nebo ve skupině Telonemea, což je linie příbuzná SARu. Druhým znakem je přítomnost **trichocyst** mezi deskami, které vystřelují stočené vlákno.

Alveolata lze rozdělit na dvě velké skupiny, na **Ciliophora** (nálevníci) a na **Myxozoa**. U této skupiny se vyvinula tzv. **myxocytóza** – modifikovaná fagocytóza, při které predátor napíchne kořist mikrotubuly podpořeným „sosákem“ a vysaje její buněčný obsah (cytoplasmu). U obrněnek se sosáku říká pedunkl, u výtrusovců se tento aparát přeměnil v apikální komplex. Menší protistní skupiny v rámci Myxozoa společně se skupinou Colponemida se někdy označují názvem **Protalveolata**.

Stručný přehled alveolátních skupin

- 1) **Ciliophora** (nálevníci) – ohromná skupina jednobuněčných protist žijících jednotlivě, v koloniích, nebo paraziticky. Jsou morfologicky velmi diverzifikovaní. Mají velké množství bičíků a pod povrchem se nachází spousta menších alveol. Mají dvě jádra – mikronukleus a makronukleus. Jsou kosmopolitně rozšířené, najdeme je ve sladké i slané vodě a také v půdě.
- 2) **Colponemida** – hodně jednoduchá stavba, mají dva nestejně dlouhé bičíky a kortikální alveoly. Jsou to malí predátoři ve vodním prostředí. Nějak takto mohl vypadat předek všech alveolát. Jsou zde zatím tři zástupci, ale skupina je jistě bohatší. Je to bazální skupina všem alveolátům.

Vývojová linie vedoucí k výtrusovcům

- 3) **Colpodellida** – *Colpodella* má alveoly pod membránou a myxocytotický aparát. Nějak takto mohl vypadat předek myxozoi. Snad má nějaký nefotosyntetický plastid, ale moc se o tom neví.
- 4) **Chromerida** – **fotosyntetičtí protisti** příbuzní výtrusovcům → **řasy**! Ve svých buňkách mají funkční plastidy s **chlorofylem a**. Ve většině svého životního cyklu jsou to nazelenalé kuličky, ale v určité fázi životního cyklu vytváří bičíkovce, kteří jsou podobní colpodelle. Žijí v těsné **asociaci s korály**, ale o jaký vztah jde, není zatím jasné. *Chromera velia* má v buňce zvláštní jehlovitou organelu zvanou **chromerosom** nejasné funkce, možná slouží k přichycení ke korálu. Trochu tu připomíná myxocytotický aparát. Druhým zástupcem je *Vitrella brassicaformis*, která je častým symbiontem korálů (je to prokázáno). Od rodu *Chromera* se liší lamelární buněčnou stěnou. V životním cyklu vytváří sporangia s tlustou buněčnou stěnou. *Chromera* a *Vitrella* ale nejsou sesterské linie, environmentálním sekvenováním bylo nalezeno spousta dalších fotosyntetických linií (na základě 16S), které jsou v rámci této skupiny a některé jsou dokonce evolučně ještě blíže výtrusovcům. Ve skutečnosti Colpodellida, *Chromera* a *Vitrella* vytváří jednu skupinu zvanou Chrompodellida.
- 5) **Apicomplexa** (výtrusovci) – významní paraziti (*Plasmodium*, *Toxoplasma*). Pod povrchem je jeden velký alveolus, dále mají apikální komplex a **apikoplast**, který je redukováným ruduchovým plastidem. Má čtyři membrány a je poměrně malý. Je však pro buňku nepostradatelný, stále zde probíhá metabolismus lipidů, izoprenoidů aj.

Vývojová linie vedoucí k obrněnkám

- 6) **Perkinsea** – mořští vnitrobuněční parazité mlžů, mohou způsobovat velké ekonomické škody na ústřicových farmách (*Perkinsus*), jiní parazitují na obrněnkách (*Parvilucifera*). *Perkinsus* má zřejmě jako výtrusovci pozůstatek nefotosyntetického plastidu.
- 7) **Ellobiopsa** – ektoparazité mořských korýšů.

Je možné, že společný předek chromeridů a obrněnek prošel endosymbiotickou událostí a heterotrofní zástupci plastid sekundárně ztratili. Nebo k zisku plastidu došlo u těchto linií nezávisle na sobě. První teorii podporuje přítomnost apikoplastu u výtrusovců a pravděpodobně i u dalších linií (Perkinsea, *Oxyrrhis*). Divné je však to, že se u chromeridů našlo spoustu genů od stramenopil, jako by měly plastid z něčeho jiného než obrněnky. Článek o tomhle ale nevyšel, protože analýzy zřejmě moc dobře nedopadly. Zatím platí první hypotéza – **endosymbióza byla jedna u předka chromeridů, výtrusovců a obrněnek**.

Dinophyta (obrněnky)

Jsou sladkovodní i mořské (těch je více, asi 90 %), většinou **planktonní**. Buď jsou autotrofní nebo sekundárně heterotrofní (poměr 1:1, většina sladkovodních má plastid). Heterotrofní jsou dravci, kteří vysávají kořist myzocytózou nebo jsou parazité, ovšem autotrofové také často chytají kořist → **mixotrofie**. Je známo asi 130 rodů a 2000 druhů, naprostá většina jsou **bičíkovci**, vzácně mají kapsální nebo kokální stélku.

Povrch buňky a buněčné organizace

Pod cytoplasmatickou membránou se nachází **kortikální alveoly**, které mohou být vyplněné **amorfní hmotou** (*Gymnodinium*) – tzv. **nahé (athékátní)** obrněnky, nebo obsahují **celulózové destičky** (*Peridinium*), které tvoří pancíř buňky (**théku**). Rozlišují se dvě základní buněčné organizace:

1) **desmokontní** – dva velké pláty (levý a pravý) a na vrcholu vyrůstají dva bičíky, které jsou volné a stejně dlouhé; 2) **dinokontní** – plátů je více, bičíky vycházejí ze střední části buňky. U tohoto typu jsou přítomny dva typy žlábků: a) **sulcus** (podélná rýha) – zde je podélný bičík, který pohání buňku vpřed (tlačný); b) **cingulum** (příčná/ekvatoriální rýha) – bičík je zde přirostlý k povrchu buňky, jeho vlnění způsobuje rotaci buňky. Cingulum zároveň dělí buňku na horní část (**epitéku**) a dolní část (**hypotéku**).

Při růstu velikosti buňky destičky přirůstají na svých okrajích, přičemž jejich tvar ani počet se nemění. Stavební materiál přinášejí **thékátní vezikuly**. Tvar a počet destiček je důležitý znak pro taxonomii, každá destička má svoje speciální označení. Kolem apexu, kde se může nacházet apikální pór, jsou **apikální** destičky, desky dotýkající se cingula se nazývají **precingulární**, mezi tím jsou pak **interkalární**, ze strany hypotéky desky dotýkající se cingula jsou **postcingulární** a následují ty na druhém vrcholu – **antapikální**. Destičky se mohou vůči sobě trochu hýbat – pokud je buňka nažraná, pláty se od sebe odtáhnou a mezi deskami jsou pak viditelné zářezy (**sutury**).

Bičíky jsou pokryté dvěma řadami **vlášení** (mastigonemy), které zlepšují záběr bičíku ve vodním prostředí. Bičík v ekvatoriální rýze je spirálně stočený a vytváří s povrchem jakousi membránu. Navíc obsahuje **paraflagelární tyč** tvořenou kontraktilní bílkovinou centrin. Bazální tělíska jsou v buňce kotvená pomocí mikrotubulárních kořenů. Zvláštností bičíkového aparátu jsou **prstence** z příčně pruhovaných vláken, které objímají bazální tělíska a **rhizoplast**, systém mikrotubulů, který propojuje bazální tělíska s jádrem a pravděpodobně umožňuje jeho manipulaci během dělení jádra. Obrněnky jsou **výborní plavci**, dosahují rychlosti 200–500 μm/s. Rychlost rotace představuje asi jednu otáčku buňky za 0,7 s. Hlavně nefotosyntetizující mořské druhy mají tzv. **pusuly**, jakési vchlípeniny plasmalemy, které vyúsťují u bází bičíků. Do pusuly ústí síť dalších kanálků. Jejich funkce není úplně jasná, možná hrají nějakou roli při trávení potravy.

Pod buněčným povrchem se nacházejí **trichocysty**, tělíska se stočeným vláknem, která se v případě nebezpečí vystřelí skrz povrchové póry a obrněnka se odrazí od nepřítele. U některých heterotrofních rodů (*Haplozoon*) trichocysty vystřelují proti kořisti vlákno s bodcem na konci, je to taková harpuna.

Plastidy a endosymbiózy

Plastid má asi polovina obrněnek, některé jej ztratily a znovu si získaly v rámci nové endosymbiotické události. Některé obrněnky plastidy mohou i krást a ty pak fungují jen po určitou dobu jako tzv. **kletoplastidy**. Původní plastid je tzv. **peridininový plastid**, pochází z ruduchy, ale není jisté, kdo byl mezihositelem (možná nějaký ochrofyt), proto jej označujeme jako **komplexní plastid**. Vzhledem k přítomnosti apikoplastu u výtrusovců a funkčních plastidů u chromerid, musel být tento plastid získán již předkem všech myzozoi. Obalují ho **tři membrány**, uvnitř najdeme **pyrenoid** a thylakoidy v lamelách po třech. Hlavními fotosyntetickými pigmenty jsou **chlorofyl a + c**, β -karoten a **peridinin** jakožto hlavní xantofyl, který dává obrněnkám hnědé zbarvení. Peridinin je u obrněnek součástí speciálního světlosběrného komplexu označovaného **PCP** (peridinin-chlorofyl-protein), který **vylepšuje absorpční schopnosti** plastidu. Absorbují v modrozelené oblasti (470–550 nm) a fixovanou energii předávají do reakčního centra velmi efektivně. Kromě nich mají klasické LHC komplexy. Kromě peridininu obsahují ještě xantofyly **diadinoxanthin** a **dinoxanthin**. Zásobní látkou je **škrob**, který je uložený v cytoplazmě, nebo olejové krůpěje.

U obrněnek, které zanevřely na svůj původní plastid, známe mnohé **další endosymbiotické události** a tento nový plastid může pocházet z různých evolučních linií. Plastid původem ze **zelené řasy** (příbuzné pedinofytům) nacházíme u sladkovodní obrněnky *Lepidodinium*, která představuje **třetí nezávislou linii** se **sekundární zelenou endosymbiózou**. Plastid obsahuje klasické pigmenty chlorofyl **a + b** a má 4 membrány. Nově byly objeveny další linie obrněnek, které mají ve svých buňkách také zelené plastidy. Jedná se ale o nezávislou událost, plastid je příbuzný jiným zeleným řasám, a dokonce se zde v tomto případě zachoval nukleomorf. Plastidy pocházející ze **stramenopilních řas** mívají 5–6 membrán, věncovou lamelu, a kromě chlorofylů **a + c** ještě **fukoxantin**. Jde například o rody *Kryptoperidinium* nebo *Durinskia*, které mají ve své buňce celou rozsivku i s funkčním jádrem, plastidy, mitochondriemi i endomembránovým systémem (celému kompartmentu se říká **dinotom**). K tomu má ještě vlastní mitochondrie a světločivnou skvrnu, která je zřejmě pozůstatkem původního peridininového plastidu. Dohromady má **5–6 genomů** (není jisté, zda stigma má v sobě také genom). Druhy rodu *Karenia* a *Karlodinium* mají plastid odvozený od **haptofyty**. Plastid má již jen tři membrány a obsahuje chlorofyl **a + c** a **fukoxantin**.

Naproti tomu existuje celá řada **kleptoplastidů**, které nejsou trvalou součástí buňky, a musí být proto obrněnkami obnovovány. Například sladkovodní *Nusuttodinium* (*Gymnodinium*) *aeruginosum* má plastid ze skrytěnky *Chroomonas*, mořská obrněnka *Dinophysis* zase krade plastidy ze skrytěnek (*D. norvegica*), haptofyta (*D. mitra*) nebo z nálevníka *Myrionecta rubra*, který již má plastid ukradený ze skrytěnky (*D. acuminata*). U některých obrněnek byly rovněž zjištěny **intracelulární endosymbionti**: u *Podolampas bipes* jsou přítomné buňky patřící do skupiny Dictyochophyceae, u rodu *Amphisolenia* do skupiny Pelagophyceae a u *Sinophysis* byly zjištěny endobiotické sinice, možná tak jde o právě probíhající třetí primární endosymbiózu.

Pro obrněnky je poměrně snadné „zotročit“ si nového endosymbionta. Je to tím, že **genom peridininového plastidu je velmi redukován**, velká většina genů byla přesunuta do jádra. V plastidu zbylo jen 14 malých kroužků (tzv. mikrokroužky), každý obsahuje **jediný gen** (jsou to zcela nezbytné geny) a pak nějaké regulační sekvence. Když pak o tento plastid přijdou, tak jim to tolik nevádí, protože naprostou většinu plastidových genů mají v jádře. Při chycení další řasy už má ve vlastním genomu výbavu na zotročení.

Zbraně obrněnek a stigma

Kromě autotrofního způsobu výživy jsou to také **dravci**. Svou kořist však nefagocytyjí, ale vysávají myzocytózou. K tomu slouží nejčastěji tzv. **pedunkl**, sosák vyztužený mikrotubuly, kterým vysávají buněčný obsah (dokáží tím propíchnout i rozsivkovou frustulu). Modifikovaným pedunklem je **tentakl**, je to takový tlustší a větší sosák u větších obrněnek, například u *Noctiluca scintillans*. Obrněnky často vysávají kořist společně, troufnou si i na mnohem větší kořist (larvy živočichů). U některých druhů bylo ještě pozorováno tzv. **pallium**, jakýsi závoj, kterým obrněnka překryje kořist (klidně i mnohem větší, než je sama) a natráví jí pomocí enzymů. Panožku pak následně zase zastrčí zpátky a kořist zpracuje.

Obrněnky mají **extraplastidiální stigma**, může být jednoduché nebo velmi komplexní. U druhu *Durinskia* (dříve *Peridinium*) *baltica* má stigma podobu jednoduché membránové struktury s lipidovými granulkami. Funguje to jako **stínítko fotoreceptoru**, otáčením za současného pohybu je obrněnka schopná zjistit, odkud přichází zdroj světla. Komplikovanější strukturu představuje **ocelloid**, který je vlastně **analogií komorovému oku** u obratlovců, ale na úrovni jedné buňky! Nacházíme zde cosi jako rohovku, na jejíž stavbě se podílí mitochondrie, následuje čočka, komora vyplněná vodou a sítnice tvořená přeměněným plastidem. Tato struktura se vyvinula u heterotrofních obrněnek čeledi Warnowiaceae (rody *Warnowia* nebo *Erythropsidinium*).

Jádro a genetické zvláštnosti

Jádro obrněnek je **nápadně velké**, lze jej spatřit i ve světelném mikroskopu a říká se mu **dinokaryon**. Jeho chromozomy jsou **trvale kondenzované** i během interfáze a **neobsahují histony**, na které je DNA u eukaryot běžně navinutá, a tím pádem ani nukleozomy. DNA se u obrněnek pravděpodobně sbaluje díky nukleoproteinům získaným transferem od virů. **Genomy** obrněnek jsou **obrovské**, z velké části jsou zde nekódující sekvence, a naopak některé geny jsou přítomny v mnoha kopiích (např. gen pro luciferin). Další zvláštností je zrání mRNA. U eukaryot k tomu dochází tak, že se na 5' konci vytvoří guanosinová čepička. Naproti tomu obrněnky k mRNA připojují krátký řetězec RNA s připravenou čepičkou, který je kódovaný někde jinde v genomu (tzv. **trans-splicing** = spojování úseků kódovaných v různých částech genomu).

Genom mitochondrie je také zvláštní. Obsahuje jen **3 protein-kódující geny** (cox1, cb, cox3), ale jsou zde v mnoha kopiích a jsou fragmentovány, RNA musí proto vznikat trans-splicingem. Častá je také editace mRNA, tj. oprava sekvence. Geny v mitochondriálním genomu používají alternativní start kodony (ATT, ATA), U mnoha transkriptů se nevyskytují kanonické STOP kodony a není jasné, jak se terminuje translace.

Mitóza je **uzavřená**, jaderná obálka se nerozpadá, ale prochází skrze ni **mitotické tunely**, kterými prochází mikrotubuly dělicího vřeténka. Tunelů bývá jen pár, často je i jen jeden, nejvíce jich bylo pozorováno kolem šesti. Chromozomy jsou během mitózy připevněny pomocí kinetochorů k vnitřní straně jaderné membrány, takže se přímo nedotýkají mikrotubulů dělicího vřeténka. Následným tahem mikrotubulů dochází k jejich rozchodu (zřejmě tomu napomáhá rhizoplast). Tento speciální typ mitózy s mitotickými tunely byl nazván **dinomitóza**.

Životní cyklus a rozmnožování

Životní cyklus je **haplontní**, jedinou diploidní buňkou bývá zygota. Nepohlavní rozmnožování probíhá rozdělením buňky na dvě poloviny. Druhy s pancířem si ho rozdělí nerovnoměrně a dceřiné buňky si musí chybějící část rychle dovytvořit

Pohlavní proces je buď: 1) **anizogamický**: samice je větší, pohltní menšího samečka, rozloží ho a dojde ke karyogamii a vznikne zygota, nebo 2) **izogamický**: gamety jsou stejně velké. Zygota vypadá jako velká vegetativní buňka se dvěma bičíky, je pohyblivá (tzv. **planozygota**). Záhy projde meiózou a

vzniknou opět normální haploidní stadia. Za určitých podmínek z ní může vzniknout nepohyblivá, tlustostěnná **hypnozygota** která může dlouho přežít v mořském i sladkovodním sedimentu (klíčení se podařilo indukovat i po 100 letech). Vypadá velmi podobně jako obrněnka, anebo je zcela jiná – vytváří se takové výběžky ze středu plátů. Hypnozygoty obsahují velmi odolnou látku zvanou **dinosporin**, díky které se dobře zachovávají ve fosilním záznamu. Paleologové těmto mikrofosiliím říkají **hystrichosféry** a jsou známe už z prekambria (~ 600 mil. let). Tyto hystrichosféry jsou dost podobné velmi starým fosiliím ze skupiny Acritarcha. Je možné, že některé z těchto acritarch jsou hystrichosféry dinoflagelátů, dokonce i některé chemické analýzy toto potvrzují. Pancíře vegetativních buněk byly nalezeny až ve třetihorách. Velký rozvoj obrněnek nastal v pozdním triasu asi před 200 miliony lety, od té doby je obrněnek ve fosilním záznamu velké množství.

Ekologie obrněnek

Mořské obrněnky jsou spolu s rozsivkami **nejdůležitější složkou fytoplanktonu**, významně se podílejí na primární produkci. Některé obrněnky (+ některé chloromonády) tvoří při přemnožení tzv. **red tides – vodní květy**, které jsou často **toxické**, a navíc kvůli cystám, jež vydrží v sedimentu dlouho, se jich nejde moc dobře zbavit. Dynamika red tides vypadá tak, že na počátku dojde k masivnímu klíčení cyst, obrněnky se pak ve vodě namnoží, vyžerou veškerý plankton, sexuálně se rozmnoží a vytvoří znovu cysty, které spadnou zpět do sedimentu. První zmínka o červených vodních květech se zmiňuje již Bible: „řeka Nil se změnila v krev, ryby zemřou, voda zasmradne a Egypťané budou pitím vody churaví“. V řece Nil skutečně dochází k tvorbě red tidů, ale je to problém ústí i dalších větších řek – v Libanonu, Číně, Austrálii (Bondi Beach) nebo na Floridě, tedy hlavně v místech, kde je velké množství živin. Vodní květ ale nemusí být jen červený, ale klidně nazelenalé barvy. Red tides mohou vytvářet různé obrněnky, například *Noctiluca*, *Alexandrium*, *Dinophysis*, *Karenia*. Negativní důsledky red tides: 1) tvorba **anoxického prostředí** → hrozí udušení vodních organismů, 2) svou abundancí **omezují průchod světla** do hlubších vrstev, 3) **ucpávají rybám žábry**, 4) **produkují toxiny**. Zatím nebyly nalezeny žádné sladkovodní obrněnky, které by toxiny produkovaly. Rozlišují se čtyři základní typy onemocnění způsobené obrněnkami:

1) Neurotoxic Shellfish Poisoning (NSP)

- Popsáno již v roce 1880, objevuje se v Mexickém zálivu a na Novém Zélandu. Způsobeno obrněnkou *Karenia brevis*, která produkuje **brevetoxin**. Ten se akumuluje zejména v mušlích a krevetách, pro které není toxický. Problémy pro člověka nastávají až při jejich konzumaci. Toxin blokuje Na⁺ kanály v neuronech a tím interferuje s přenosem nervového vzruchu po axonu. Také pro ryby je toxický, snižuje se jim tepová frekvence, méně krve jim proudí do žaber a ta se méně okysličuje, což vede k následnému udušení ryb. Byly pozorovány i **masivní úhyny** v důsledku NSP.
- **Příznaky**: tiky, závratě, roztažené zornice, při vdechu aerosolu hrozí i **respirační problémy**.

2) Paralytic Shellfish Poisoning (PSP)

- Mnohem častější a nebezpečnější, onemocnění je globálně rozšířené a velmi přísně se hlídá. Způsobují jej různé druhy obrněnek, například *Alexandrium tamarense* nebo *Gymnodinium katenatum*, které produkují alkaloidní neurotoxiny **saxitoxin** a **neosaxitoxin**. I ty se akumuluji v mušlích a krevetách, kterým to nic nedělá. Pro člověka komplikace nastávají při jejich konzumaci. Toxiny jsou navíc termostabilní, tzn. nerozkládají se při tepelné úpravě jídla. Má to velký **ekonomický dopad na farmy mušlí**.
- **Příznaky**: ztráta koordinace pohybů, znečtivění jazyka a halucinace, při nadměrném příjmu saxitoxinu nastane udušení za plného vědomí. Mortalita je okolo 9 % a není na to žádný protijed.
- Příklad z roku 1978 ve státě Guatemala – polovina dětí zemřela po požití jarních závitků z mušlí, které v sobě obsahovaly neurotoxiny.

3) *Diarrhetic Shellfish Poisoning (DSP)*

- V Evropě docela rozšířené. Způsobují to zejména různé druhy *Dinophysis*, které **produkují kyselinu okadaovou, dinophysistoxin a pektenotoxin**.
- Příznaky: gastroenteritida, průjemy, případně zvracení
- Také se akumuluje v mušlích.

4) *Ciguatera Fish Poisoning (CFP)*

- Onemocnění z tropických oblastí a je vůbec z těchto čtyř nejčastější (50 tisíc případů za rok). Otrava hrozí především z ryb, které okusují vodní makrofyta. Na nich sedí epifytické obrněnky produkující **ciguatoxin** (např. *Gambierdiscus toxicus*, *Prorocentrum lima*, *Ostreopsis siamensis*). Rybkám to ale nic nedělá a při jejich konzumaci se člověk může otrávit. Toxin je navíc termostabilní, takže zůstává v pokrmu po tepelném upravení.
- Příznaky: Zvláštním příznakem je zaměněné vnímání tepla a chladu, v horších případech může nastat i srdeční arytmie. Po vyléčení má prý člověk doživotní následky.

Symbiotické obrněnky (dříve zvané **zooxanthely**) jsou velmi důležitou součástí korálových ekosystémů. Planuly (larvy korálnatců) mají už s sebou nějaké zooxanthely, přenášejí se z generace na generaci. Je to velmi úzká symbióza, ačkoliv se ví, že koráli si je mohou měnit za jiné. Zooxanthely mají v sobě rovněž některé sasanky, medúzy, mřížovci nebo dírkonošci.

Sladkovodní obrněnky jsou typické zejména pro **oligotrofní a mesotrofní** lokality (horská jezera), kde mohou lokálně i dominovat. Najdeme je však třeba i ve Vltavě.

Bioluminescence

K bioluminiscenci dochází ve specializovaných kompartmentech buňky zvaných **scintilony**. Ty obsahují proteinově vázanou organickou molekulu **luciferin** a enzym **luciferázu**. Luciferin je u obrněnek odvozený od tetrapyrrolového cyklu. Při mechanickém, případně i osmotickém podnětu, dojde k rychlému poklesu pH ve scintilonech na 5-6 z původních 8, čímž se aktivuje luciferáza. Ta katalyzuje oxidaci luciferinu, což má z následků jeho odtržení od proteinu a současné vyzáření fotonu (záblesk trvá asi 0,1 sekundu)

Nejznámější obrněnkou schopnou bioluminiscence je *Noctiluca scintillans*, ale dělají ji i jiné druhy, například *Pyrocystis pseudolumula*, *P. fusiformis* nebo také *Dinophysis* aj. Je to **energeticky náročný proces**, takže to nějaký význam musí mít. Proč to dělají: **svítí predátorům svých predátorů**. Korýši, kteří se živí obrněnkami způsobí bioluminiscenci, které se všimnou chobotnice nebo sépie, a korýše snědí. Zjistilo se, že scintilony podléhají diurnálním rytům. První je známý z *Gonyaulax polyedra*, který si na noc vytváří velké množství scintilonů z váčků Golgiho aparátu (540) a přes den je rozkládá (40). U rodu *Pyrocystis* se scintilony stěhují z podpovrchové vrstvy do vnitřních částí buňky, přičemž jeho plastidy vykazují opačný pohyb. Jedna americká firma prodává tzv. *Light From the Sea*, v podstatě obrněnku *Pyrocystis*, která se nasadí do média a v noci pak svítí (rytmus ji lze i otočit, pokud ji přes den budeme dávat do tmy a v noci na ní budeme svítit).

Diverzita a evoluce

Tradiční systematika dříve vycházela z počtu a morfologie jednotlivých destiček (→ 12 řádů obrněnek). Původně se nevědělo, jestli původní stav je malý počet velkých desek nebo velký počet malých. Podle fosílie *Suessia* (~ 200 mil. let), která má velký počet malých desek, se vytvořil fylogenetický strom reflektující první variantu – tzv. *plate reduction model*. S nástupem molekulárních metod se zjistilo, že je to trochu složitější. Podle nejnovějších studií jsou bazálními liniemi parazitičtí Syndiniales a heterotrofní Oxyrrhinales a Noctilucales. Následuje parafyletická skupina Gymnodiniales, která má alveoly vyplněné amorfní hmotou, a pak jsou thékátní linie – vypadá to, že **ke vzniku celulózní théky došlo jednou v evoluci**. Patří mezi ně i *Symbiodinium*, které má velmi malé celulózní pláty (lze je pozorovat až v elektronovém mikroskopu). **Původní thékátní předek měl pravděpodobně destiček velkou spoustu** (~ *Suessia*) a pak se v evoluci jejich počet zmenšoval a diverzifikoval se v různé typy pancířů. Nicméně v některých případech asi došlo i k sekundárnímu zvýšení jejich počtu.

Rozpoznávání obrněnek: nahé/thékátní, morfologie destiček, pozice cingula (např. *Gonyaulax* s vertikálními pláty a cingulum posunuté), podoba apikální rýhy a některé další ultrastrukturní znaky. Spoustu tradičních rodů obrněnek se ukázalo být polyfyletických, např. *Gymnodinium*, *Peridinium*, nedávno z nich byla vyčleněna celá řada nových rodů.

řád: Syndiniales

Ekto – a **endoparazit** mořských organismů, ryb a korýšů. Například *Syndinium* dokáže korýše celého vyplnit. Korýš pak praskne, parazit se uvolní a může infikovat další. Jiné druhy parazitují na obrněnkách, nálevnicích či mřížovcích.

řád: Blastodiniales

Parazit korýšů a mnohoštětinatců. *Blastodinium* obsahuje ve svých buňkách rudimentární plastid. Je to parazit klanonožců. *Haplozoon* má cenocytickou organizaci těla, je jednobuněčný a obsahuje více jader. Je to parazit mnohoštětinatců, buňky vysává myzocytózou.

řád: Oxyrrhinales

Jediným známým zástupcem je *Oxyrrhis marina* se dvěma volnými bičíky, ale nemá sulcus ani cingulum. Nemá dinokaryon, stále jsou zde přítomné histony. Mitóza je otevřená. Je to eukaryotní predátor, k harpunování kořisti mu slouží trichocysty. V mořích je poměrně častý.

řád: Noctilucales

Noctiluca scintillans je mořská **heterotrofní** obrněnka, hlavním stádiem je **diploidní buňka** velká až 2 mm, která nemá dinokaryon. Ten je přítomen pouze u krátkodobého haploidního stádia, které připomíná *Gymnodinium*. *Noctiluca* nemá žádnou théku, povrch pokrývají alveoly s amorfní hmotou. Většinu objemu diploidní buňky zabírá velká vakuola. Na rozdíl od ostatních obrněnek má jen **jeden bičík**, který neslouží moc k pohybu. Buňka se pohybuje spíše díky své schopnosti **regulovat svoji hustotu** (zejména výměnou relativně těžších kationtů za lehčí) a podle potřeby se vznášet nebo klesat ve vodním sloupci. K lovu má vyvinutý kontraktilní **tentakl**, kterým vysává svoji kořist myzocytózou. *Noctiluca*, česky svítilka, je schopná **bioluminiscence**, která je výrazná v pobřežních vodách zejména při přemnožení této obrněnky. Vodní květy tvořené touto obrněnkou mohou být červené (**heterotrofní forma**), ale i nazelenalé (forma se **symbiózou se zelenými řasami** druhu *Pedinomons noctilucae* ze skupiny Pedinophyceae), nejsou však toxické.

Nepohlavně se rozmnožuje binárním dělením. Pohlavní rozmnožování probíhá tak, že uvnitř vegetativní buňky proběhne meióza a buňka se stane haploidní. Její jádro se nejdříve rozdělí na čtyři dceřiné, ale pak pokračují repetitivní mitózy, až vznikne asi 1000 izogamet. Ty kopulací vytváří zygotu diferencující se do vegetativní buňky.

řád: Gymnodiniales

Nemají celulózní pláty, kortikální alveoly jsou vyplněné **amorfní hmotou** (→ nahé obrněnky), ale je zde cingulum a sulcus. Jsou **dorziventrálně zploštělí** (nejsou to koule). Jsou zde heterotrofové i autotrofové, sladkovodní i mořští. Skupina je **parafyletická** – existují minimálně ve dvou liniích.

Gymnodinium byl uznán polyfyletickým rodem, v současnosti se z něj oddělilo několik nových rodů (*Nusuttodinium*, *Spiniferodinium*). Je mořské i sladkovodní, například *G. fuscum* má typickou kónickou hypotéku a žije na rašeliništích. Mořské *G. catenatum* tvoří pseudovlákná z jednotlivých buněk. Je to toxický druh, produkuje **saxitoxin** způsobující PSP.

Nusuttodinium má **kleptoplastid ze skrytěnky**, díky čemuž má **modrozelenou** barvu. Dříve byl součástí rodu *Gymnodinium*. Sladkovodním zástupcem je *N. aeruginosum*, kterého najdeme i u nás v horských jezerech. Jsou i mořské druhy, také jsou kleptoplastidické.

Woloszynskia a **Tovellia** mají tenké **hexagonální destičky**, které jsou ale patrné jen při pohledu na prázdné buňky. Oba rody jsou u nás vzácné, ale je jen možné, že se to špatně pozná.

T. sanguinea je zajímavá přítomností rudých pigmentů neznámého charakteru.

Spiniferodinium má **pohyblivé stádium** morfologicky podobné rodu *Gymnodinium* s epitékou, která je široce zaoblená, téměř helmovitá. **Nepohyblivé stádium** je **epifytické**, pokryté průhlednou, tuhou, mnohvrstevnou **slizovou blankou**, která je pokrytá **pravidelně rozmístěnými ostýnky**. Některé druhy jsou sladkovodní, například *S. limneticum*, ale je to poměrně vzácná obrněnka.

Polykrikos evolučně vznikl tak, že po karyokinezi se protoplasty nekompletně nerozdělily a vznikla tak obrněnka s **coenocytickou organizací**. Má několik jader (4), bičíků i cingulů a sulků (8). Je to heterotrofní mořská predátor. *P. schwartzii* má dokonce ocelloid.

Warnowia, **Erythropsidinium** mají komplexní vnitřní organizaci. V buňce se nachází **ocelloid** a tzv. **piston**, velmi dlouhý výběžek, který obrněnkám slouží k pohybu nebo jím hledá kořist.

Amphidinium je mořský i sladkovodní rod. Má **nápadně malou epithéku**, cingulum je posunutě směrem k horní části buňky. Většinou má hnědou barvu. Některé mořské druhy produkují **ciguatoxin**.

Katodinium je taky asymetrická obrněnka, která má naopak **redukovanou hypothéku** – cingulum je umístěno v dolní části buňky.

Gyrodinium má **cingulum výrazně spirální**, jeho začátek a konec jsou od sebe extrémně vzdálené. Některé druhy mají podélné žebrovaní (nejsou to destičky). Plastidy mohou být přítomny.

Dissodinium pseudolunula je **parazit** na mořských korýších. Má složitý životní cyklus: malé obrněnky podobné gymnodiniu (dinospory) přisedají na vajíčka korýšů, vycucnou je a zvětší se na jejich velikost (za 90 minut). Následně uvnitř vznikají cysty – nejdřív kulovité, pak se začnou protahovat v měsíčky. V nich se pak vytvoří malé obrněnky, které vyrejdí.

Karlodinium je **extrémní predátor**, troufne si i na mnohonásobně větší kořist (perloočku, mnohoštětinatec) a často se na ní živí ve velkých počtech. Jeho **plastid** je původem z **haptofyta**. Některé druhy jsou toxické.

Karenia má také **plastid z haptofyta**, ale jedná se zřejmě o jinou endosymbiotickou událost než v případě *Karlodinium*. *K. brevis*, produkuje **brevetoxiny** způsobující NSP.

Lepidodinium má **sekundární zelený plastid** získaný z řasy ze skupiny Pedinophyceae.

Asterodinium je morfologicky velmi zajímavá mořská obrněnka popsána z Japonska.

Akashiwo sanguinea náleží mimo tento řád, stojí jako samostatná linie. Vytváří red tides, které nejsou toxické pro člověka.

řád: Phytodiniales

Kokální formy, často epifytické na řasách.

Dinococcus je **oválek s dvěma silnými hroty** na koncích. Žije epifytický na řasách nebo mechových rostlinkách. Vzácná obrněnka.

Cystodinium je volně žijící obrněnka s **měsíčitým tvarem**. Póly buněk mohou být zaoblené nebo zašpičatělé s výrazným ostnem. Najdeme ji vzácně v kyselých vodách (rašeliništích), například v Soosu.

Stylodinium je **parazitická** obrněnka. Buňky jsou kulovité, přisedlé k substrátu (nějaké zelené řase) pomocí **stopky**. Z ní v určité fázi životního cyklu vyleze améba s filopodiemi, která hledá prasklinu v buněčné stěně svého hostitele, kam by zalezla a mohla buňku vysát. Nažraná zpátky vytváří přisedlou formu a v ní se vytvoří zoospory vypadající jako klasická obrněnka. Tato stádía chvíli volně plavou a pak se zas přichytí k další vláknité řase. Poměrně vzácná obrněnka.

řád: Peridinales

Velká linie **thekálních** obrněnek. Mořští i sladkovodní, autotrofní i heterotrofní.

Peridinium se ukázal být polyfyletickým rodem, nové studie z něj vyčlenily řadu dalších rodů (*Parvodinium*, *Palatinus* aj.). Nyní je to rod celý **sladkovodní** a **autotrofní**. Jednotlivé druhy a příbuzné rody se rozlišují počtem destiček a s kolika destičkami sousedí první apikální a druhá interkalární deska. *P. willei* má bilaterálně souměrné destičky, bez apikálního póru. *P. cinctum* má kapkovitou destičku a také nemá apikální pór. *P. bipes* má apikální pór a má symetrické destičky. Asi nejčastější obrněnka u nás.

Protoperidinium je **mořský** a **heterotrofní**. Uspořádání desek je podobné jako u *Peridinium*.

Parvodinium je sladkovodní rod oddělený od rodu *Peridinium*. Má apikální pór a dvě interkalární destičky, zatímco *Peridinium* má tři. *P. umbonatum* je u nás docela běžné, má dva výběžky na hypotéce.

Palatinus je další oddělný rod, má stejné uspořádání destiček jako *Parvodinium*, ale nemá apikální pór. *P. apiculatus* má podobně jako *P. cinctum* třetí apikální destičku kapkovitou, odlišují se počtem interkalárních desek.

Peridiniopsis je menší *Peridinium*, má pouze jednu malou interkalární desku nebo žádnou, ale je to špatně vidět. Mají plastidy, jsou sladkovodní, brakické i mořské druhy.

Tyrannodinium je **sladkovodní heterotrofní** obrněnka, apikální destičky nejsou symetrické a jsou různě velké. Pokud najdeme heterotrofní thekální obrněnku ve sladké vodě, tak je to s největší pravděpodobností tato.

Durinskia, *Kryptoperidinium* a *Unruhadinium* mají velmi zachovalé **plastidy z rozsivek** a světločivnou skvrnu, která je pravděpodobně odvozená od původního peridiniového plastidu. Jsou sladkovodní i mořské.

Podolampas je mořský zástupce, najdeme jej i ve fytoplanktonu Středozemního moře. *P. bipes* má v sobě **endosymbiotické buňky** ze skupiny **Dictyochophyceae** (možná z řádu Pedinellales). Bylo zjištěno, že tyto endosymbionty předává i oběma dceřiným buňkám.

Pfiesteria piscicida je významný **parazit ryb**, může způsobovat i jejich úhyn. *Pfiesteria* má navíc schopnost rychle rozpoznat přítomnost ryb (látky přítomné v rybím slizu), chemický signál odstartuje velké množství zoospor, které svým tvarem připomínají nahé obrněnky. Ty okamžitě zaútočí na ryby. Zoospory ještě k tomu produkují ichthyotoxin, který ryby znehybní a vyvolává u nich rozpad kožního

epitelu a vytváří **krvavé léze**. Právě na těchto místech se zoospory přichytí a pedunklem začne vysávat buněčný obsah. Zoospory rychle zvětší svůj objem a vegetativně se dělí. Zároveň dochází k pohlavnímu procesu. Parazitované ryby umírají v důsledku působení toxinu nebo zavlečené sekundární infekce. Jakmile ryby zmizí, obrněnka se přemění v cystu a čeká na další příležitost. Pokud v blízkosti nejsou žádné ryby, živí se obrněnka lovem drobného fytoplanktonu. V komplikovaném životním cyklu jsou bičíkovci, améby (větší než 400 µm), palmeloidní stádia a různé typy cyst, střídá se asexuální a sexuální cyklus. Nejznámější případ zamoření je popsáno z Marylandu (1997), kde se vyskytly toxické populace této obrněnky a byly příčinou úhynu až 30 000 ryb. Současně toxiny mohou působit i negativně na lidi (gastrointestinální potíže, zvracení).

Thoracosphaera měla dříve vlastní řád, jsou to kuličky obalené **vápenitou buněčnou stěnou**, díky čemuž se dobře ukládají ve fosilním záznamu.

řád: *Gonyaulacales*

Velká linie **thékátních** obrněnek, destičky mají jinak postavené oproti řádu Peridinales. První apikální deska je asymetrická. Některé se dají poznat již podle morfologie buňky.

Ceratium (česky trojrožec) je **sladkovodní** rod, má protáhlé buňky s hroty: epitéka je protažená do jednoho velkého výběžku a hypotéka do dvou až tří. Ve sladkých vodách je poměrně častý

C. hirundinella (např. ve Vltavě, hojný na dolních tocích řek), který má epitéku široce přilbovitou. Oproti tomu *C. furcoides* má epitéku úzce kuželovitou, která pozvolně přechází do dlouhého rohu. Pak je u nás ještě *C. cornutum*, které je celkově menší a hroty má kratší, tlustší, horní je zahnutý. Najdeme ho v čistších horských potůčcích nebo v rašelinistích.

Tripes zahrnuje druhy, které byly původně považované za **mořská ceratia**. Z buněk vystupují často dlouhé **hroty**, které bývají často na hypotéce zpětně zahnuté. U jiných druhů vystupuje z epitéky a hypotéky jediný velmi dlouhý hrot. Jiné druhy zas připomínají sladkovodní *C. hirundinella*. Výběžky jsou zřejmá **obrana proti predaci**.

Gonyaulax má velké množství vertikálně orientovaných destiček, určování je velmi složité.

Gambierdiscus má diskovitý tvar, žijí **epifyticky** na makrořasách zejména v tropických oblastech, produkuje **ciguatoxin**, který se hromadí v potravním řetězci a u lidí způsobuje CFP.

Pyrocystis je rod schopný **bioluminiscence**. Může mít měsíčkovitou morfologii (*P. lunula*), nebo může být podobný *N. scintillans* (*P. noctiluca*).

Alexandrium je **mořský** rod se spoustou druhů, které se ale špatně určují. První apikální deska má póry, destičky jsou spíše jemné. Některé druhy tvoří **řetízky**, ale je to pořád jednobuněčné, není to mnohobuněčná stélka. *A. tamarense* je běžným zástupcem, produkuje **saxitoxin**, při přemnožení hrozí riziko onemocnění PSP. Jeho populace se bedlivě monitorují.

řád: *Gloeodinales*

Kokální obrněnky žijící ve slizu.

Gloeodinium je rašelinistní rod, má slizovitou stélku po několika buňkách, sliz je koncentrický. Najdeme ji i na našem území.

řád: *Suessiales*

Hemidinium má oválný tvar, **cingulum** se nachází jen **na půlce buňky**. V rámci svého životního cyklu vytváří kapsální stélku jako *Gloeodinium*. Najdeme ho také v rašelinistích

Symbiodinium je ekologicky velmi významný **symbiont mořských organismů** – korálnatců, sasanek, medúz, mřížovců a dírkonošců. Jsou to velmi malé buňky, které mají celulózní **destičky**, ale jsou **malé** a je jich **velké množství**. *Symbiodinium* má ohromnou genetickou diverzitu, ale morfologicky to vypadá vše velmi podobně. Jednotlivé **linie se však liší ekologicky**, například v teplotních a

světelných optimech. Obrněnka je hlavně známá pro svoji symbiózu s mnohými láčkovci, kterým poskytuje sacharidy z fotosyntézy. Láčkovci jsou **výživově na této symbióze velmi závislí** a bez svého partnera dlouho nepřežijí. Obrněnky naproti tomu mají stabilní prostředí, v korálu žijí pod epidermis. Symbióza mezi obrněnkou a korálem je však **velmi citlivá**, a to **zejména na rychlé výkyvy teplot** (tzv. *heat waves*). Vypadá to, že pokud je láčkovec dlouhodobě teplotně stresovaný, **aktivně vypudí obrněnku** ze svých buněk v naději, že najde jiného partnera s teplotním optimem ve vyšší teplotě. Korál může nějaký čas bez obrněnky přežít, ale neroste. Pokud je bez obrněnky příliš dlouho, odumře a vybělí se. Hromadné **bělení korálů** (tzv. *coral bleaching*) je to celosvětový problém, nejvíce je v současnosti postižen Velký bariérový útes v Austrálii. V roce 2016 zde došlo k úhynu 60 % všech živých korálů v severní části, která zasahuje do tropů (tehdy byly *heat waves* spojené se silným jevem El Nino). Pokud vlny veder netrvají dlouho, obrněnka se může vrátit.

Několik studií prokázalo, že korály jsou **schopné vyměňovat své symbionty**. Například v Karibské oblasti, která je několik let ovlivněná zvýšenou teplotou a lidskou činností, se objevují symbionti z jihovýchodní Asie, kteří nahrazují ty původní. Jde o druh *S. trenchii*, který je **adaptovaný na vyšší teplotu**. U jiných korálů bylo pozorováno, že jsou schopni měnit své symbionty podle biotopu, kde rostou (tzv. *habitat adapted symbiosis*). Pro všechny případy si v sobě ještě nechávají původního symbionta, ale jeden je dominantní (v jednom korálu bylo dokonce nalezeno i 8 různých symbiodinií). Jak si koráli získávají své symbionty? Někteří čekají, co se jim dostane do trávicí láčky a případné kompatibilní buňky přelezou do tělních buněk. U jiných korálů bylo zjištěno, že lákají svoje potenciální partnery pomocí zelené fluorescence (obsahují zelený fluorescenční protein, který po modré excitaci svítí zeleně).

Nově byl tento rod rozčleněn do několika rodů, *Symbiodinium* zahrnuje jen clade A.

řád: Dinophysiales

Mají **velkou levou a pravou desku** spojenou podélným švem. Cingulum je výrazně posunuto do horní části buňky, **hypothéka je mnohem větší** než epithéka. Ta je navíc překrytá **dvěma límečky**. Pro komunikaci s prostředím se vyvinuly **četné póry** na povrchu buňky. Dinophysiales je monofyletická linie, zahrnuje pouze mořské zástupce, autotrofní i heterotrofní.

Dinophysis má malou epithéku a velkou hypothéku a dvě velké celulózové desky (levou a pravou). Na straně má **křídlo**, které funguje jako kormidlo. Jednotlivé druhy *Dinophysis* si kradou plastidu z různých vývojových linií: ze skrytěnky (*D. norvegica*), haptofyta (*D. mitra*) nebo z nálevníka *Myrionecta rubra*, který již má plastid ukradený ze skrytěnky (*D. acuminata*), ze samotné skrytěnky je neumí ukrást. Některé druhy jsou také **toxické** (produkují kyseliny okadaovou, dinophysistoxin a pektenotoxin), při přemnožení (red tides) způsobují **DSP**. Některé druhy také **světélkují** (spíš do zelena). Najdeme je v Baltu i ve Středozemním moři.

Phalacroma vypadá podobně jako *Dinophysis*, její hypothéka je hodně oblá. Rod je heterotrofní a netoxický.

Ornithocercus je převážně tropická záležitost. Na epithéce jsou dva nálevkovité límečky a po části obvodu probíhá **výrazné křídlo**. Obrněnka nemá plastidy, je heterotrofní. Mezi límečky má jakousi zahrádku ze **symbiotických sinic** a **N₂ fixujících heterotrofních bakterií**, což ji poskytuje výhodu v oligotrofních tropických vodách.

Histioneis má podivnou morfologii křídel, také má symbiotické sinice. Tropický rod.

Amphisolenia je tropická, je to taková dlouhá jehlice (až 1 mm), má pravou a levou desku. U druhu *A. bidentata* byly zjištěny **endobiotické řasy** ze skupiny **Pelagophyceae**.

Sinophysis má ve svých buňkách **endobiotické sinice**.

řád: *Prorocentrales*

Morfologicky nejjednodušší zástupci s **desmokontní organizací** buněčného těla. Mají dvě velké desky, není zde žádná hypotéka ani epitéka. Na vrcholu vyrůstají dva volné bičíky. Kolem jejich bázi je spousta malých destiček, podle kterých se rozeznávají (těžko) jednotlivé druhy. Všechny druhy jsou **mořské** a **obsahují plastidy**.

Prorocentrum je převážně tropický rod, **porůstá vodní makrofyta** pomocí slizu. Současně produkuje **ciguatoxin** způsobující CFP. V Severním moři najdeme *P. micans*, které má protáhlé buňky a typický hrot na vrchu. Je planktonní a schopný tvořit red tide.

Rhizaria

Radiolaria (mřížovci) jsou všechno mořské organismy, mají kostřičky z různých látek, například křemičitanů (Polycystinea) nebo síranu strontnatého (Acantharea). **Foraminifera** (dírkonošci) mají schránky z uhličitanu vápenatého. Jak mřížovci, tak i dírkonošci mají zooxanthely z různých skupin řas – zelených, haptofyt, z obrněnek rodu *Symbiodinium*, k tomu u dírkonošců byly zjištěny i rozsivky a červené řasy. O **Haplosporidia** se dlouho nevědělo, kam to patří, jsou to parazité ústřic. Mezi **Cercozoa** patří thekátí améby se schránkou z křemičitanů (*Euglypha*), sladkovodní bičíkovci **cerkomonády** (*Cercomonas*), **desmothoracidní slunivky** (*Clathrulina*) a parazité rostlin **Plasmodiophorida** (nádorovky), například *P. brassicae* vytváří nádory na kořenech brukvovitých rostlin.

Jediným **paralelním příkladem primární endosymbiózy** je améba **Paulinella** (Cercozoa), událost je poměrně mladá – 90-150 milionů let (křída/třetihory). Navíc v tomto případě nemáme žádné důkazy o evoluční radiaci, která by pak následovala, jsou **známé jen tři druhy** rodu *Paulinella*, které mají plastid, z nichž nejznámější je *P. chromatophora*. Není moc zajímavá z ekologického hlediska, ale z evolučního ano. Ukazuje se, že primární endosymbióza probíhá trochu jinak, trochu jiné geny se přesouvají do jádra hostitele, nicméně dělení plastidu je zcela pod kontrolou jádra hostitele. Plastid má stále zachovanou **peptidoglykanovou buněčnou stěnu** (podobně jako u glaukofyt) a **koncentricky uspořádané thylakoidy**. Nejbližší příbuzný tomuto plastidu je současný rod sinice *Synechococcus*. Její schránka je tvořená **křemičitými šupinami**. Před dělením si buňka vytvoří kopii své schránky z jednotlivých šupin, přičemž k jejich uspořádání slouží speciální pseudopodium. Celé to trvá asi 40 minut. Poté se *Paulinella* rozdělí a jedna přežije do nové théky. Vyskytuje se v kyselejších tůňkách, je třeba na Swampu (Dokesko). Nevyskytují se ve velkých abundancích.

Chlorarachniophyta

Patří sem **améby** s tenkými panožkami, jež se mohou vzájemně spojovat v síť zvanou **filoplasmodium** (*Chlorarachnion*), ale třeba i bičíkovci (*Bigelowiella*). Pro bičíkovce a zoospory je charakteristické, že mají **jediný bičík**, jež je **spirálovitě stočený kolem buňky**.

Jejich plastid pochází ze **zelené sekundární endosymbiózy**, dárce byly nějaká řasa na bázi UTC cladu. Díky tomu je pigmentové složení podobné zeleným řasám, obsahují **chlorofyl a + b**. Plastid má 4 obalové membrány. Mezi 1.+2. a 3.+4. membránou se v periplastidiálním prostoru nachází **nukleomorf**. Podobně jako u skrytinek má **jen tři chromozomy**. Zřejmě je to nejmenší počet, který ještě může fungovat. Jsou zde tzv. house-keeping geny, které umožňují udržení, replikaci a předávání genetické informace do dceřiných buněk. Nejsou zde téměř žádné nekódující sekvence. Thylakoidy jsou v chloroplastu uspořádané do lamel nejčastěji po třech. Chlorarachniophyta mají nápadný **pyrenoid**, často **vyčnívá do cytoplasmy**, na jeho vnější straně mimo plastid se ukládá **čepička β-1,3-glukanu**.

Jsou to všechno **mořské organismy**, většinou žijí v **tropických a subtropických** mořích. Améby jako *Chlorarachnion* žijí na pevném substrátu nebo na makrořasách. Je pospáno asi 7 rodů, ale existuje **spousta environmentálních sekvencí**, diverzita je ve skutečnosti mnohem větší.

Zástupci chlorarachniofyt

Chlorarachnion je améba, pohybuje se vpřed pomocí pseudopodií.

Cryptochlora žije **paraziticky na rozsivkách**, při pohlavím rozmnožování splývají dvě améby.

Gymnochlora stellata existuje jako **měňavka** tvořící filoplasmodium. Může se stát kokální buňkou, z níž vzniká mnohoaderné stádium. Následně z něj vzniká zase améboidní stádium.

Bigelowiella natans je **bičíkovec** popsáný ze Sargasového moře. Při pohybu buňka rotuje a zároveň má kolem sebe částečně obmotaný bičík. Pyrenoid je vystrčený do cytoplasmy a na jeho povrchu vzniká čepička β-1,3-glukanu.

Norrisiella má **kokální** buňky s charakteristickou ultrastrukturou. V životním cyklu není žádné améboidní stádium. Kokální buňky se rozmnožují autosporami nebo pomocí zoospor, která má bičík v klidu obtočený kolem buňky. Může vytvářet tlustostěnné **cysty**.

Lotharella vacuolata vytváří převážně kokální buňky se **silnou buněčnou stěnou**. Po rozdělení buněk musí jedna ven, vytáhne se přes úzký pór jako měňavka, najde si vhodné místo a poté se přemění na kokální buňku a vytvoří si novou buněčnou stěnu. Ta, co zůstala v mateřské buněčné stěně má vytvořenou vrstvu navíc. S každým dělením tedy vzniká nová vrstva. *Lotharella reticulosa* vytváří z filoplasmodií retikulární síť kolejniček, podél kterých mohou buňky putovat. Díky tomu jsou rovnoměrně rozmístěné v rámci substrátu.

Partenskyella glossopodia má v životním cyklu bičíkovce, améboidní buňku, kokální buňku a cysu.

Haptophyta/Prymnesiophyta

Název získaly podle haptonomy. Jsou to jednobuněčné organismy, bičíkaté či kokální, žijící volně, případně mohou tvořit kolonie obalené slizem. Jsou převážně **planktonní** a jsou **velmi malí** (pikoplanktonní: $<3\ \mu\text{m}$ nebo nanoplanktonní: $2\text{--}20\ \mu\text{m}$). Mohou být **fotoautotrofní**, ale současně mnoho z nich je schopné fagotrofie. Pak jsou i druhy, které jsou čistě heterotrofní. Vyskytují se **hlavně v mořích** celosvětově, jen pár druhů je sladkovodních. Mohou tvořit i masivní **vodní květy** (např. *Emiliania/Gephyrocapsa huxleyi*, *Phaeocystis* spp.), které mohou být v některých případech pro člověka nepříjemné (například ucpávají rybářům sítě, zamořují pláže). Některé jsou i **toxické** – způsobují velké úhyny ryb při přemnožení produkcí ichtyotoxinů (např. *Prymnesium parvum*). Haptophyta jsou **důležitou skupinou v globálním cyklu uhlíku**. Jednak jsou v mořích ve velkých abundancích (podle recentních studií tvoří 30–50 % celkového chlorofylu *a* v oceánech) a současně jedna skupina produkuje **kalcitové šupiny**, tzv. **kokolity**, které kalcifikují na organických šupinách (**kokolitoforech**), čímž se dále vychytává oxid uhličitý z atmosféry. Existuje asi 50 recentních rodů s 5000 druhů.

Bičíky a haptonyma haptofyt

Haptofyta mají typicky **dva podobně dlouhé bičíky bez vlášení**. U bazální skupiny Pavlovaphyceae je situace jiná, zástupci mají nestejně dlouhé bičíky pokryté šupinkami a jemným vlášením (ale nejedná se o tubulární mastigonemy jako u Stramenopil). U Coccolithophyceae mohou bičíky i chybět.

Haptonema byla dříve považována za třetí bičík, ale ve skutečnosti slouží k jiným funkcím než k pohybu. Nachází se mezi oběma bičíky, může být krátká, nebo mnohem delší než bičíky, nebo je velmi redukovaná, kdy mohou chybět i vyztužující mikrotubuly (Coccolithophyceae). Haptonema má jiné uspořádání mikrotubulů než eukaryotický bičík, mikrotubuly jsou jen **obvodové**, nejsou po dvojicích a také chybí centrální pár. Počet mikrotubulů je různý, odlišný na konci (6–7) a na bázi (8–9). Haptonema má **tři membrány**, dvě vnitřní pochází z endoplasmatického retikula. Haptonema může sloužit k různým účelům: 1) k **rychlému útěku** – haptonema je dlouhá a stočená, slouží k rychlému odrazení a úniku od nebezpečí (samotné stočení trvá pak relativně dlouho); 2) k **chytání potravy** (převážně bakterií) – při pohybu buňky je lepkavé haptonema vystrčené dopředu, potrava zde ulpí a postupně se tvoří větší agregát, který je poté předán haptonemou na posteriorní část buňky, kde je pohlcen (*Chrysochromulina*); 3) k **připojení k substrátu** (třeba k rybám; *Prymnesium*).

Stavba buňky haptofyt

Nemají pravou buněčnou stěnu, cytoplazmatická membrána je obkroužena **periferním endoplazmatickým retikulem**. Na povrchu jsou pak šupiny – organické a nad nimi mohou být kalcifikované kokolity. Chloroplasty 1–2 se 4 obalovými membránami, vnější kontinuálně navazuje na endoplazmatické retikulum. **Nemají stigma**, ale spoustu zástupců Pavlovaphyceae jej má. Plastidy obsahují **pyrenoid** a thylakoidy jsou uspořádány do lamel po třech. Není zde tzv. věncová lamela (*girdle lamella*) charakteristická pro Ochrophyta. Mají chlorofyly *a* + *c*, karotenoidy (β -karoten, diatoxantin, diadinoxantin, **fukoxanthin** a jeho deriváty). Zásobním sacharidem je **chrysolaminaran**, u Pavlovaphyceae je to **paramylon** (podobně jako u euglen). Někteří zástupci vytváří olejové krůpěje.

Většina haptofyt má **organické šupiny** (kokolitofory), které chrání buňku. Organické šupiny jsou polysacharidové a jejich součástí jsou mikrofibrily z celulózy nebo proteinů (*Chrysochromulina*).

Nad nimi mohou být **silicifikované** (*Hyalolithus*) nebo častěji **kalcifikované** šupiny, tzv. **kokolity**:

- 1) **holokokolity** – jsou tvarově **jednodušší**, krystaly kalcitu jsou pravidelně uspořádané, jsou evolučně starší než heterokokolity a jsou jimi pokryta **haploidní** stadia;
- 2) **heterokokolity** – krystalická stavba kalcitů je modifikovaná a šupiny tedy mohou mít **rozmanitější** tvar, nachází se na **diploidních** stádiích haptofyt.

Morfologie kokolitů je **druhově specifická**, a jsou proto důležitým znakem pro taxonomii. V minulosti byl vznik holokokolitů vysvětlován extracelulární kalcifikací. Ukázalo se však, že holo- i heterokokolity **vznikají uvnitř buněk** a jako templát jim slouží organické šupiny. Všechny šupiny (organické i anorganické) vznikají **ve váčcích odvozených z Golgiho aparátu**. Kokolity mohou obalovat buňku v jedné nebo ve více souvislých vrstvách, obal se nazývá **kokosféra**.

Životní cyklus haptofyt

Je **haplo-diplontní**. Haploidní i diploidní stádia jsou morfologicky odlišná (**heteromorfní** životní cyklus) a dříve byly proto popsány jako samostatné rody. Stádia mohou mít jinou morfologii, ale i metabolismus a životní strategie. Výsledkem toho je, že **jeden druh může obývat širší ekologickou niku**, která se vzájemně mezi stádii nepřekrývá. Dělení buněk probíhá mitoticky, dceřiné buňky si rovnoměrně rozdělí krycí šupinky a chybějící si dotvoří.

Příklad: *Coccolithus* má diploidní stádium bez bičíků a haptonemy, na povrchu má heterokokolity; haploidní stádium má bičíky s haptonemou a na povrchu jsou holokokolity.

Příklad: *Phaeocystis* je v diploidním i haploidním stádiu bičíkovec, diploidní je ale mnohem větší. V určité fázi životního cyklu tvoří diploidní stádium kulovité kolonie buněk v hromadě slizu, kdy buňky se nacházejí na jejím povrchu. Po meióze mohou haploidní stádia fúzovat a dát vznik diploidnímu stádiu.

Symbiózy haptofyt

Mohou být **symbionty** mřížovců a dírkonožců (některé druhy rodu *Phaeocystis*). Rovněž sami haptofyta mohou mít ve svých buňkách **N-fixující sinice** ve formě **spheroid bodies**, což jim dává výhodu v otevřených oceánech, kde je nedostatek dusíku (*Braarudosphaera bigelowii*).

Evoluční historie haptofyt

Díky kalcifikovaným kokolitům je haptofyta možné zaznamenat ve **fosilním záznamu**. Poprvé se zde objevují v pozdním triasu (~ 220 mil. let). V minulosti byly jejich abundance mnohem větší (pozdní křída ~ 95 mil.), sedimentací odumřelých kokolitů vznikly například známé **doverské křídové útesy** v jihovýchodní Anglii. Křídové sedimenty v té době vznikaly v mělkých pobřežních vodách, v současné době podobný proces pokračuje na dně oceánů. Také diverzita byla kdysi mnohem vyšší, avšak významně poklesla při velkém vymírání na K/T hranici (zhruba 80 %). Přežily ty, které byly mixotrofní, příp. heterotrofní, nebo fototrofní tvořící cysty (katastrofa byla provázena dlouhotrvající tmou). Kokolitoformní haptofyta se vyvinuly nejpозději, předchůdci jsou Pavlovaphyceae a Prymnesiales (tvořící jen organické šupiny).

Systém a klasifikace haptofyt

Rozeznávají se 3 třídy – Rappephyceae, Pavlovaphyceae a Coccolithophyceae (= Prymnesiophyceae), kde se také nachází většina diverzity. Společný předek všech haptofyt měl haptonemu.

třída: Rappephyceae

Nově popsaná třída zahrnující zatím pouze druh *Pavlomulina ranunculiformis*, ale existuje spousta environmentálních sekvencí. V mořském planktonu jsou hojně zastoupené a to kosmopolitně. Má dva **izokontní bičíky** s **haptonemou**. Povrch kryjí **knob-like šupiny**. Plastid je typicky haptofytní. Na rozdíl od ostatních haptofyt je zde přítomen **rhizoplast**.

třída: Pavlovaphyceae

Rod *Pavlova* byl pojmenován podle ruské primabaleríny. Diverzita této skupiny je poměrně malá (4 rody, 13 druhů). Jsou to bičíkovci s **nestejně dlouhými bičíky**, kratší vyrůstá více posteriorně, delší má jemné vlášení (ale nejedná se o mastigonemy). Povrch buněk, stejně jako delší z bičíků, je pokryt **knob-like šupinami**. Haptonema je redukované. Mají **stigma** z lipidových globulí, u ostatních skupin haptofyt stigma nenacházíme. Zásobní látkou je **paramylon**. Jsou běžní v **příbřežních mořských vodách** v bentosu. Pár zástupců je **sladkovodních**, například *Diacronema noctivaga* (česky krkonošenka noční), která byla popsána docentem Kalinou z Úpského rašeliniště v Krkonoších. Často vytváří palmeloidní stádia.

třída: Coccolithophyceae**řád: Prymnesiales**

Jsou to bičíkovci se **stejně dlouhými bičíky** a různě dlouhou haptonemou. Někteří zástupci jsou schopni tvořit nad organickými šupinami ještě **křemičité šupiny** namísto klasických kalcitových – například *Hyalolithus*, který má šupiny uspořádané ve více vrstvách nad sebou. Jsou produkovány v silikon depozitních válcích (SDV).

Prymnesium parvum je sladkovodní i salinní **mixotrofní** bičíkovec, schopný tvořit **toxické vodní květy** v příbřežních oblastech. Produkuje toxiny zvané **prymnesiny**, které jsou **toxické** především **pro ryby** (ichthyotoxin). Na člověka se zdá, že nemají velký efekt. Má organické šupiny, cysty jsou však pokryté šupinami z křemičitanů.

Chrysochromulina parva je široce rozšířená ve **sladkých vodách**, tekoucích i stojatých (častěji). Je to nejběžnější sladkovodní haptofyt. Vyskytuje se i u nás, zejména v čistších mezotrofních rybnících či pískovnách, hojnější je v jarním planktonu. Její buňky jsou drobné (kolem 5 µm), jedná se o přehlížený taxon. Má **velmi dlouhou, stočenou haptonemu** (až dvacetinásobně delší než buňka) a **dlouhé bičíky** (více než dvojnásobné délky než buňka), které odstupují ze široka a tvoří tvar písmene V. V buňce se nachází dvojice nástěnných, žlutohnědých plastidů. Na povrchu buňky se nachází **jen organické šupiny**. Buňka plave specifickým trhavým pohybem, při kterém využívá haptonemu.

Chrysochromulina polylepis je **mořský** bičíkovec. Tvoří **vodní květy** na pobřeží Skandinávie, je toxická (produkuje ichthyotoxiny).

řád: Phaeocystales

Jsou to bičíkovci, kteří mohou v rámci životního cyklu tvořit **slizovité kolonie** (tzv. palmeloidní stádia), které mohou být i makroskopicky viditelné.

Phaeocystis je v haploidním i diploidním stádiu **bičíkovec** (diploidní je větší). V určité fázi životního cyklu vytvoří **diploidní** stádia kulovitou **slizovou kolonii** o průměru až 8 mm. V buňkách byly zjištěny velké měchýřky obsahující svinutá chitinová vlákna, která je buňka schopná vymrštít. Při přemnožení vytváří **vodní květy**, které se pak při rozkladu slizu a rozšleháním vlnami stávají **pěnovitými**. Větrm se pěna nafouká k pláži a nepůsobí zrovna vzhledně. Navíc aerosol rozšlehané pěny může způsobit u citlivých lidí **respirační potíže**. S vodním květem mají problém rybáři, kterým sliz ucpává síť a rybám může zanášet žábry. Navíc některé druhy *Phaeocystis* jsou toxické. Tento rod je také považován za velmi významného **producenta DMS** (dimethylsulfidu), udává se až 10 % globální produkce *Phaeocystis* žije častěji v **chladnějších mořích**, ale je rozšířen celosvětově. Některé druhy jsou symbionty mřížovců.

skupina: *Coccolithophores* („kokolity“)

Patří sem dva řády – **Coccolithales** a **Isochrysidales**. Kokolity jsou v jedné nebo častěji v několika vrstvách (kokosféra), přičemž zástupci mohou mít jeden typ kokolitů, ale často spíš více. Jejich morfologická variabilita je obrovská, z šupin mohou vyrůstat i osténky. Kokolity do sebe zapadají, doplňují se. Pod vlastními kokolity jsou často ještě nemineralizované organické šupinky složené z celulózových nebo proteinových mikrofibril, uspořádaných pravidelně nebo rozptýleně.

Biosyntéza heterokokolitů (*Emiliania/Gephyrocapsa huxleyi*):

Základem kokolitu je **tenká organická lamela** z kyselých polysacharidů, které následně vážou značné množství vápenatých iontů. Fúzí váčků odvozených z **diktyozomů** Golgiho aparátu vzniká jedna velká vakuola připojená k jaderné obálce. Zde dochází k formaci lamely a následně ke kalcifikaci kokolitu. V jednom váčku vzniká jeden kokolit, celý proces trvá zhruba hodinu. Hotová šupinka je pak transportována na povrch.

K tvorbě kokolitu je potřeba do buňky **aktivně transportovat Ca^{2+} a HCO_3^- ionty** (CO_2 ani CO_3^{2-} nedokáží přijímat) a exportovat H^+ . Kalcifikace je energeticky hodně náročná, probíhá podle rovnice: $2\text{HCO}_3^- + \text{Ca}^{2+} \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ (uvolněný CO_2 se vypouští do atmosféry).

Kokolity a životní cyklus kokolitek

U většiny zástupců produkují **diploidní** buňky **heterokokolity**, **haploidní holokokolity** (*Syracosphaera*, *Alisphaera*). U rodu *Emiliania/Gephyrocapsa* jsou diploidní buňky kokální a na povrch produkují heterokokolity s paprscitě uloženými kalcitovými elementy. Haploidní stádia jsou bičíkovci bez šupin nebo s organickými šupinami.

Hypotetické funkce kokolitů

- 1) Natáčením kokolitů mohou buňky **regulovat množství světla**, které se odrazí a které se dostane ke světlosběrným anténám. Díky tomuto přizpůsobení se mohou kokolity vyskytovat ve vrchních vrstvách oceánů.
- 2) Fungují jako **ochrana před herbivory** – selektivní (tvorba výrůstků) a neselektivní.
- 3) **Ochrana před virovou a bakteriální infekcí**

White tides

Haptofyta mohou vytvářet **masivní vodní květy**, na ploše několika desítek tisíc čtverečních kilometrů. Většinou jsou mnohadruhové, ale jsou záznamy i o monospecifických květech. Významnými zástupci jsou například *Emiliania/Gephyrocapsa huxleyi* nebo *Gephyrocapsa oceanica*. *E. huxleyi* se vyskytuje zejména v **temperátních a boreálních** povrchových vodách (Beringovo moře u Aljašky, na pobřeží Norska, v Severním oceánu). **Snáší vysokou míru ozáření**, zároveň toleruje nižší množství dusíku a železa a roste spíš ve stratifikované vodě (x rozsivky vytváří vodní květy, když je větší množství živin a voda není moc stratifikovaná). Šupinky svým postavením odrážejí světlo, což se při vysokých koncentracích buněk projeví jako mléčné zakalení vody na satelitních snímcích – tzv. **white tides**. Na konci vodního květu *Emilianie* dochází k infekci buněk **specifickým virem**. V případě infekce diploidní buňky dojde k její lyzi, ale v případě haploidní fáze lyze buňky nenastává. Zdá se, že jejich adaptačním mechanismem, jak vzdorovat důsledkům virové nákazy, je **rychlá přeměna v haploidní fázi**. Nelyzované buňky zřejmě dostanou od infikovaných signál, který si vzájemně předávají, a dojde k hromadnému meiotickému dělení za vzniku haploidního stádia. To provází velmi rychlé vymizení white tide. V haploidním stádiu *Emiliania* pak čeká, až bude virů v prostředí méně.

Globální význam kokolitek

Haptofyta jsou skupinou řas, která se významně podílí na **globálním cyklu uhlíku a síry** a zřejmě mají velký **vliv na ochlazování planety**. Uhlík přijímají ve formě HCO_3^- iontu, který je důležitý jak pro fotosyntézu (ve formě CO_2), tak pro kalcifikaci (ve formě HCO_3^-). Po odumření buňky se kokolity mohou dostat do sedimentů, ale ve skutečnosti dosáhne dna jen asi půl procenta kalcifikovaných šupin (v mělkých mořích je procento vyšší).

Většinu buněk při sedimentaci něco sežere, a pak se kokolity dostávají potravním řetězcem do exkrementů a dále sedimentují, nabalují na sebe další organickou hmotu včetně bakterií, a to celé padá jako tzv. **mořský sníh** do hlubin moří. Převážná většina této hmoty se však během své cesty metabolizuje a zůstane v hlubších vrstvách oceánu, odkud se uhlík zpátky k hladině snadno nedostane. Tím pádem je v hlubších vrstvách zhruba o 15 % rozpuštěného uhlíku více než u hladiny. Tento **gradient** umožňuje další rozpouštění oxidu uhličitého ve vodě a reguluje jeho množství v atmosféře. To je důležité, protože v průběhu času stoupá svítivost slunce (skoro lineárně) – je to přirozený vývoj Slunce jako hvězdy a k udržení stálé teploty k životu na Zemi je potřeba redukovat efekt skleníkových plynů. Kokolity to dělají dvěma mechanismy – **organickou** a **uhličitanovou pumpou**.

Produkce **DMSP** (dimethylsulfopropionát): není specifická jen pro haptofyta, ale v souvislosti s tím jsou často zmiňovány. Funguje zejména jako **osmolyt** a jako obrana proti herbivorům. DMSP se ve vodě přeměňuje na DMS (dimethylsulfid), dostává se do ovzduší a zde se oxiduje na SO_2 , který funguje jako **velmi efektivní kondenzační jádro pro tvorbu mraků**. Mraky vznikají nad mořem a svým albedem zvyšuje odrazivost slunečního záření. Mraky jsou pak odvanuty na pevninu, vyprší se, způsobí erozi, živiny se dostanou do říčních toků a jimi do moře. Z živin pak žijí haptofyta. Je to taková **pozitivní zpětná vazba**. Nové studie však ukazují, že mořský fytoplankton není tak významným producentem DMS, protože okolní buňky jsou schopné jej přijmout zpátky (produkce DMSP je hodně energeticky náročná). Významnými producenty dimethylsulfidu jsou třeba také chaluhy.

Haptofyta tedy k **ochlazování planety přispívají trojím způsobem**: 1) ukládáním CO_2 do hlubších vrstev oceánu; 2) tvorbou mraků; 3) samotné white tides zvyšují albedo planety.

Lidskou činností, zejména vypouštěním oxidu uhličitého a methanu do ovzduší, dochází ke snižování pH mořské vody. Při acidifikaci oceánů se pravděpodobně primární produkce haptofyt sníží, budou mít totiž při sníženém pH nedostatek HCO_3^- iontu, který je jedinou formou anorganického uhlíku, jež jsou schopni přijímat. Tím se zvýší intenzita skleníkového efektu a zároveň bude méně oblačnosti a menší množství srážek na pevnině v důsledku nižší koncentrace DMS. Planeta se tak bude ještě více ohřívat. Studie již nasvědčují, že celková primární produktivita white tides je menší než kdysi.

Zástupci kokolitek

Emiliania/Gephyrocapsa huxleyi je **mixotrof**, diploidní kokální buňky mají jen jeden typ heterokokolitů ve více vrstvách, haploidní stádia jsou nazí bičíkovci, nebo mají na svém povrchu organické šupiny. V buňce jsou dva plastidy, **haptonemu nemají**. Je to velmi mladý druh, ve fosilním záznamu se objevuje až od pleistocénu (třetihory). Společně s *G. oceanica* vytváří masivní white tides. Dnes se řadí do rodu *Gephyrocapsa*. *Gephyrocapsa oceanica* má na kokolitech jakýsi můstek.

Hymenomonas roseola je **jediným známým sladkovodním zástupcem kokolitek**, který má kalcifikované šupiny. Ve světelném mikroskopu lze tento druh dobře rozpoznat – buňky jsou poměrně velké (zejména ve srovnání s mořskými zástupci). Samotná buňka má olivovou barvu (obsahuje dva nástěnné plastidy) a na jejím povrchu jsou vidět oválné perličky = kokolity. Má dva stejnocenné bičíky, obvykle dvojnásobné délky než buňka. Haptonema není přítomno. Žije v oligotrofních vodách v metafytonu (prostředí asociované s cévnatými rostlinami).

Coccolithus pelagicus je velmi rozšířený, má původ ve třetihorách. Typické jsou pro něj masivní kokolity. *Discosphaera tubifera* má na povrchu kokolity, ze kterých vyrůstají trumpetky.

Skupina **Braarudosphaerales** je stará linie (mezozoická), která spadá pravděpodobně do řádu Prymnesiales. Její buňky mají na povrchu kokolity ve tvaru pravidelných pětiúhelníků, kterým se říká **pentality**, a ty jsou zase složeny z pěti dalších destiček. Zároveň se v jejich buňkách nachází **endosymbiotické kokální sinice schopné fixace atmosférického dusíku** (tzv. *spheroid body*). Jejich haploidní stádium je odlišné, bičíkovec bez šupin. V současných ekosystémech nejsou tak hojné, našli bychom je spíše v tropech. Zkoumaným zástupcem je především *Braarrudosphaera bigelowii*.

Praktický význam haptofyt: klimatické konsekvence, paleolimnologie, toxické/nepříjemné vodní květy, využívají se ke krmení v akvakulturách (mušlí, korýšů, ryb) díky tomu, že mají hodně nenasycených mastných kyselin.

Cryptophyta

(skrytěnky, kryptomonády)

Jednobuněční volně žijící **bičíkovci** (+ jsou známe i palmeloidní fáze, tj. buňky obalené slizem). Jsou primárně **planktonní** a **fotoautotrofní**, nicméně jsou schopni se přizpůsobit například i bakteriemi (→ **mixotrofní** způsob výživy). Někteří zástupci se vyživují čistě **heterotrofně**, jsou bezbarví, ale plastid mají zachovaný jako leukoplast. Vyskytují se v mořských, brakických i sladkovodních ekosystémech, ale většinou dlouhodobě nedominují. Mají **charakteristický způsob plavání**: buňky rotují kolem své podélné osy.

Stavba buňky skrytěnek

Mají typický skrytěnkový tvar – **asymetrický** a se **zploštěním na ventrální straně** (dorzální strana je vyklenutá). Bičíky se mírně liší svou délkou a vystupují z místa v blízkosti prohlubně, které se říká **buněčný jícen** (*furrow-gullet system*), jehož otvor ústí na ventrální straně. Jícen je ohraničen **ejektozomy**, které obsahují stočené vlákno, jež se může vymrštit. Jejich vymrštění může vést k rychlé změně směru pohybu buňky jako reakce na podráždění. Menší ejektozomy jsou i pod periplastem. V buňkách je dále přítomná dvojice refraktilních **Maupasových tělísek** s neznámou funkcí (možná mají funkci podobnou lyzozomům). Skrytěnky mají **různé zbarvení** – modrozelené, cihlově červené, olivově hnědé nebo bezbarvé. U sladkovodních zástupců jsou přítomné **kontraktilní vakuoly**. Jádru skrytěnek je objemné, kulovité a obsahuje nápadné jadérko. Mitóza je otevřená.

Nemají pravou buněčnou stěnu, ale proteinový **periplast**. Skládá se z **vnitřní** a **vnější vrstvy**, které přisedají z obou stran k cytoplazmatické membráně jako sendvič a liší se svojí stavbou. Vnější vrstvu tvoří destičky, na kterých mohou být dále menší šupinky a/nebo vlákna, vnitřní vrstva je rozlámaná do destiček různých tvarů nebo je celistvá. Periplast byl dříve brán jako taxonomický znak, ale ve skutečnosti je struktura periplastu velmi variabilní i v rámci druhu. Šupinky mohou být i na bičíkách.

Bičíkový aparát skrytěnek

Hlavní bičík nese dvě řady tubulárních **mastigonem**, které končí jedním nebo dvěma jemnými terminálními vláčky. **Druhý bičík** nese jedinou řadu mastigonem nebo může být i holý. Bazální tělíska jsou v buňce ukotvená pomocí podélně uloženého svazku mikrotubulů, který se označuje jako **rhizostyl**. Kolmo na něj jsou ještě další mikrotubulární kořeny.

Kratším bičíkem skrytěnky nahánějí do buněčného jícnu bakterie. Ejektozomy na tyto bakterie vystřelují svůj obsah – **sliz** a **trávicí enzymy**. Takže bakterie zde uvíznou a enzymy je rozloží, živiny pak buňka přijme osmotrofně – jsou to **mixotrofové**.

Plastid a pigmenty skrytěnek

Plastidy skrytěnek jsou zřejmě pravé **sekundární plastidy**. V buňce je většinou jeden plastid se **4 membránami** a **pyrenoidem**, který u některých zástupců může chybět. Vnější dvě membrány jsou kontinuální s endoplazmatickým retikulem, následuje **periplastidiální prostor**, kde se nachází nukleomorf, ribozomy a **zásobní škrob** (α -1,4,-glukan). **Nukleomorf** je pozůstatek jádra endosymbionta ruduchy. Je často asociován s pyrenoidem a podobně jako nukleomorf chlorarachniofyt obsahuje jen **3 chromozomy**. Genů je jen několik, většina kóduje proteiny související s fotosyntetickým aparátem. Je otázkou, zda pozůstatek jádra endosymbionta poukazuje na pomalou evoluci, nebo jestli to poskytuje nějakou výhodu. Skrytěnky mají tedy celkem **4 genomy**.

V plastidech není věncová lamela a thylakoidy tvoří lamely po třech. Hlavními pigmenty je chlorofyl **a + c**, α - a β -karoten, specifický karotenoid **alloxanthin** a **fykobiliproteiny** – buď modrý fykocyanin, nebo červený fykoerythrin (nemají oba zároveň). Netvoří však žádné fykobilizomy, ale jsou soustředěné **v lumeny thylakoidů**. Zásobními látkami jsou škrob (v periplastidiálním prostoru) nebo olejové krůpěje. Heterotrofní zástupci, např. *Chilomonas*, rovněž produkují škrob. U některých druhů je stigma složené z karotenových globulí, lokalizované uvnitř plastidu.

Životní cyklus a klasifikace skrytěk

Existuje zde **buněčný dimorfismus haploidní a diploidní fáze** (dříve popisovány jako dva odlišné rody – např. *Cryptomonas* a *Campylomonas*). Liší se vzájemně velikostí, tvarem periplastových šupin, komplexností buněčného jícnu a dalšími znaky. Rozmnožování probíhá pomocí **schizotomie** – mitóza + cytokineze, kdy dělicí rýha probíhá od předního k zadnímu konci buňky (podélné dělení). Pro pohlavní proces existují pouze nepřímé důkazy – čtyřbičíkatá zygota, která pravděpodobně vzniká splýváním izogamet, které se nijak neliší od vegetativních buněk. Některé skrytěkky jsou schopné tvořit tlustostěnné **cysty** (nemají žádné viditelné struktury jako ejektomy nebo jícen).

Rody byly dříve rozpoznávané **podle barev** (*Cryptomonas*, *Campylomonas*, *Chroomonas*, *Rhodomonas*, *Chilomonas*), ale to se ukázalo u některých rodů jako taxonomicky nevýznamný znak, protože buňky jsou schopné v různých podmínkách měnit svoji barvu. Vhodnější pro určení rodů jsou **spektrogramové analýzy** fykobiliproteinů. Využívá se toho, že fykobiliproteinů je vícero typů (8) a vzájemně se liší svým absorpčním maximem. U některých lze tento znak bez problému využít, například u rodu *Cryptomonas*, který obsahuje PE566, nicméně třeba PE545 je obsažen ve více než jednom rodě. **Heterotrofie** také **není unikátní**, ale vznikla v rámci rodu *Cryptomonas* několikrát. Je složité najít jeden či více znaků, kterými by se daly ode sebe odlišit rody, případně druhy. Klasifikace skrytěk nezbytně vyžaduje celkovou revizi.

Ekologie skrytěk

V našich podmínkách se skrytěkky objevují **záhy zjara** a v některých případech tvoří **první maximum biomasy v rybnících a přehradách**. Následně jsou vystřídány jinými organismy – rozsivkami, v létě pak sinicemi a eutrofilními zelenými řasami, kterým nejsou skrytěkky schopné konkurovat. Navíc jsou díky svému měkkému povrchu zooplanktonem velmi dobře stravitelné. Dominantním složkou sladkovodního fytoplanktonu jsou skrytěkky typicky v **aluvialních tůních** s malým množstvím živin (přírozené lužní lesy). Ve Vltavě se také najdou, ale nikdy netvoří dominantní složku.

Skrytěkky jsou schopné díky svým bičíkům **vertikální migrace** ve vodním sloupci. Vzhledem k přítomnosti fykobilinů se mohou **adaptovat na nízké intenzity záření** a vyskytovat se v oligotrofních jezerech v hloubce 15-23 m na hranici kyslíkaté a bezkyslíkaté vrstvy a tvořit zde **hloubkové maximum chlorofylu**. V této zóně je méně konkurentů i predátorů než na hladině a živin je dostatek. Ve fytoplanktonu moří jsou skrytěkky také, ale jde o vzácný jev – *Rhodomonas* a *Chroomonas* (převážně subtropická až tropická šelfová moře).

U skrytěk se také setkáváme se zvláštní biotickou interakcí, která dostala název **seriální kleptoplastie**. Nálevník *Myrionecta rubra* loví skrytěkky druhu *Geminigera cryophila*, přičemž z nich získává celé kompartmenty – jádro skrytěkky a pak kompartment s plastidem, nukleomorfem a mitochondrií. Všechny tyto orgány jsou navíc funkční. *Myrionecta* je díky získanému plastidu červená a je schopná fotosyntézy, je k tomu ale za potřeby skrytěkčí jádro. Dokonce se může i přemnožovat a tvořit červené vegetační zákaly (například na pobřeží Peru a Baja California). Plastidy fungují po určitou dobu, ale čas od času musí být znovu ukradeny (kleptoplastie). Podobné je to se

skrytěním jádrem, to vydrží v nálevníkově o něco méně, a proto čas od času musí ulovit jinou skrytěnku jen kvůli jádru. Další zvláštností je, že obrněnka *Dinophysis acuminata* v sobě také obsahuje plastidy této skrytěnky, ale krade si je od *Myrionecty*, od samotné skrytěnky to neumí. Samotná obrněnka s plastidem umí nakládat a vydrží ji poměrně dlouho, nepotřebuje další kompartmenty k jeho řízení.

Využití skrytěnek

Skrytěnky jsou **netoxické** a dají se snadno **pěstovat ve velkém**. Získávají se z nich například fykobiliny, které pak nacházejí svoje místo ve vědě jako **fluorescenční barvičky**. Vzhledem k vysokému obsahu polynenasycených mastných kyselin slouží rovněž jako **krmivo** pro klanonožce na rybích farmách.

Je znám celý jejich plastidový genom, jsou modelovou skupinou pro **studium endosymbiózy**. 1) skrytěnky mají chloroplasty i leukoplasty, 2) příbuzné linie jsou apoplastické (= bez plastidu) a fagocytické, což skrytěnky neumí, 3) různé skupiny (obrněnky, ciliáti) je využívají jako dočasné plastidy (kleptoplastidy).

Další skupiny v rámci skupiny Cryptista

Skupina **Goniomonadea** je sesterská skupina, dříve byla v rámci fotosyntetických skrytěnek, ale jsou vzdáleněji příbuzné. Mají i jinou ekologii – jsou spíše ve sladkovodním **bentosu**, zatímco skrytěnky jsou ve vodním sloupci. Mají také jiný tvar – jsou hodně **zploštělé** a na vrchu uťaté. **Ejektozomy tvoří korunku** na vrcholku buňky. Nejsou fotosyntetičtí, **nemají plastidy**, živí se pohlcováním bakterií. Periplast je hodně řádkovaný a bičíky mají dlouhé filamenty.

Skupina **Katablepharida** – sladkovodní a mořští heterotrofní bičíkovci, mají také ejektozomy uspořádané do řady. Nemají buněčný jícen, ale stejně jako Goniomonadea jsou schopni fagocytózy. Patří sem zástupce *Hatena arenicola*, která má v sobě plastid zelené řasy *Nephroselmis*. Jde o **recentní sekundární endosymbiózu** – většina symbionta je degradovaná (mitochondrie, Golgi, cytoskelet a endomembránový systém), zatímco plastid je selektivně zvětšen. Po rozdělení si ale jen jedna dceřiná buňka zachovává plastid a druhá si jej musí obstarat. Zároveň se u heterotrofních buněk musí vytvořit žrací aparát umožňující fagocytózu, který u buňky s plastidem není. *H. arenicola* tedy **postrádá synchronizované dělení vlastní buňky a plastidu**.